М-31

Е. Н. МИШУСТИН

МИКРООРГАНИЗМЫ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗЕМЛЕДЕЛИЯ

ТС
867

Е. Н. Мишустин

МИКРООРГАНИЗМЫ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗЕМЛЕДЕЛИЯ

Абдуллаева
6/II.73г.

Издательство «Наука»

Москва

1972

4-3-4
31-71 НИЛ

ОТ АВТОРА

В 1956 г. вышла моя книга «Микроорганизмы и плодородие почв». Понятно, что за прошедшие с тех пор 16 лет представления о жизни почвы претерпели существенные изменения. Применение новых приемов исследования — капиллярной и электронной микроскопии, а также других аналитических методов — позволило обнаружить в почве много неизвестных ранее микроскопических существ. Численность микробов в почве оказалась по крайней мере в тысячу раз большей, чем это представлялось десять лет назад. В результате накоплен весьма существенный материал, касающийся использования микробиологических методов в разработке агротехники и защиты растений. Имеются новые интересные данные о влиянии бактериальных удобрений и стимуляторов роста на урожай сельскохозяйственных растений.

В связи с широко проводимой в нашей стране химизацией сельского хозяйства особое внимание привлекают вопросы повышения эффективности минеральных удобрений. Становится очевидным, что степень использования их растениями существенно зависит от направленности микробиологических процессов в почве.

Большие задачи поставлены перед сельским хозяйством XXIV съездом КПСС. В Директивах съезда по пятилетнему плану развития народного хозяйства СССР на 1971—1975 гг. отмечается, что в области сельского хозяй-

ства задача состоит в увеличении среднегодового объема производства сельскохозяйственной продукции по сравнению с предшествующим пятилетием. Для обеспечения роста урожайности сельскохозяйственных культур необходимо повысить плодородие почв, рационализировать использование минеральных и органических удобрений, расширить мелиорацию земель, улучшить семеноводство, шире проводить защиту растений от болезней, вредителей и сорняков.

В Директивах съезда ставится также задача увеличения производства всех видов корма, что позволит улучшить воспроизводство продуктов животноводства. Намечено осуществление ряда экономических мероприятий, связанных с оснащением сельского хозяйства техникой, улучшением условий работы и повышением уровня жизни тружеников сельского хозяйства. Дальнейший подъем сельского хозяйства рассматривается как всенародное дело.

В повышении продуктивности сельского хозяйства существенную роль должна играть микробиология. Это побудило автора составить настоящую книгу, в основу которой положены данные, полученные микробиологами за последний период времени.

Автор приносит сердечную благодарность профессору М. М. Кононовой, сделавшей ценные замечания при просмотре рукописи данного труда.

Замечания, имеющиеся у читателей, прошу направлять автору по адресу: Москва В-133, Профсоюзная, 7, Институт микробиологии АН СССР.

1

РАЗВИТИЕ ВЗГЛЯДОВ НА РОЛЬ МИКРООРГАНИЗМОВ В ОБРАЗОВАНИИ ПОЧВЫ

Основоположник научного почвоведения В. В. Докучаев назвал почву особым телом природы, столь же самобытным, как растения, животные или минералы. Он указал, что в различных условиях образуются разные почвы и что они меняются во времени. По определению В. В. Докучаева, почвой следует называть «дневные», или поверхностные, горизонты горных пород (все равно каких), естественно измененных совместным влиянием ряда факторов. Тип почвы слагается в зависимости от материнской породы, климата, растительности, рельефа страны и длительности почвообразовательного процесса.

Касаясь значения отдельных факторов почвообразования, В. В. Докучаев отмечал, что совершенно бесполезно задавать вопрос, какой именно из факторов играет наиважнейшую роль в истории формирования почвы: каждый из них одинаково важен.

Тесно увязывая свою работу с запросами сельскохозяйственной практики, В. В. Докучаев большое внимание уделял условиям, определяющим плодородие почвы. По его убеждению, человек может управлять плодородием почвы и непрерывно повышать его. Для каждой зоны страны В. В. Докучаев наметил важнейшие мероприятия по подъему сельского хозяйства, основанные на принципе одновременного воздействия на весь комплекс условий, которым определяется плодородие почвы. Разрабатывая научные основы почвоведения, В. В. Докучаев всегда отмечал огромную роль живых организмов, в частности микроорганизмов, в формировании почвы.

Мнение о большом значении биологического фактора в почвообразовании утвердилось у русских ученых со времени М. В. Ломоносова, а В. В. Докучаев его последовательно развил. Еще в сочинении «О слоях земных» (1763) М. В. Ломоносов высказал взгляд о том, что почвообразовательный процесс, идущий во времени и сопровождающийся накоплением элементов плодородия, является результатом взаимодействия растительности с горными породами. Он предполагал, что перегной почвы образовался из остатков растений и животных. М. В. Ломоносов писал, что чернозем «не первообразная и не первозданная материя, но произошел от согнития животных и растущих тел со временем».

Чрезвычайно интересно признание В. В. Докучаева в «Лекциях о почвоведении», что он с удивлением узнал от профессора В. И. Вернадского о взглядах М. В. Ломоносова на генезис чернозема, т. е. на вопрос, за разработку которого ему была присуждена докторская степень. В. В. Докучаев считал, что М. В. Ломоносов изложил вопрос о черноземе шире и более обобщенно, чем это сделал он сам.

М. В. Ломоносов рассматривал почву как верхний слой коры выветривания, имеющий существенное значение для жизни растений. Представления М. В. Ломоносова на многие десятки лет опередили зарубежную науку о почве.

Период творчества В. В. Докучаева совпал со временем великих открытий французского микробиолога Л. Пастера, показавших огромное значение микроорганизмов в превращении разнообразных веществ и в инфекционном процессе.

В конце прошлого — начале текущего века были опубликованы результаты важных работ в области микробиологии, имевшие принципиальное значение для почвоведения и земледелия. Еще в 1838 г. французский ученый Ж. Буссенго установил, что бобовые растения обогащают почву азотом. В 1888 г. вышла в свет работа немецких ученых Г. Гельригеля и Г. Вильфарта, в которой они показали, что функция азотофиксации связана у бобовых растений с образованием клубеньков. За 20 лет до этого в России М. С. Воронин нашел в клубеньках большое количество палочковидных и раздутых клеток. Как оказалось позднее, это были клубеньковые бактерии, чистую культуру которых получил голландский ученый М. Бейеринк (1888). Функцию клубеньков бобовых растений уточнили К. А. Тимирязев и Л. С. Коссович в работах, выполненных в конце прошлого века.

Л. ПАСТЕР

Французский ученый М. Бертело установил (1885) способность микронаселения почвы фиксировать молекулярный азот. Вскоре (1893) выдающийся русский микробиолог С. Н. Виноградский выделил чистую культуру анаэробной бактерии — Clostridium pasteurianum. Бактерия могла усваивать элементарный азот, не находясь в симбиотическом отношении с растением. М. Бейеринк установил (1901) аналогичную способность у аэробной бактерии — Azotobacter chroococcum.

К концу прошлого века С. Н. Виноградский выполнил ряд классических работ. Он открыл, в частности, автотрофный тип питания у ряда бактерий и доказал, что к автотрофам относятся и нитрифицирующие бактерии, чистые культуры которых ему удалось изолировать и изучить.

Л. Попов выяснил, что клетчатка разлагается микроорганизмами и среди образующихся при этом газов имеется метан (1886). Позднее ученик и сотрудник С. Н. Ви-

ноградского В. Л. Омелянский выделил и описал анаэробные целлюлозные бактерии (1895, 1897). К этому периоду времени относится работа отечественного микробиолога В. Фрибеса, посвященная возбудителям брожения пектиновых веществ. Французские последователи У. Гайон и Г. Дюпети обнаружили у некоторых бактерий способность восстанавливать нитраты до молекулярного азота (1882). В эти годы профессор Новороссийского университета Ф. Н. Каменский обнаружил тесную связь между корневыми системами растений и почвенными грибками (1881). Было показано, что такой симбиоз (микотрофия) имеет большое значение для питания растений.

Таким образом, к началу нашего века в науку вошло много фундаментальных открытий в области микробиологии. Значительную часть основных работ выполнили русские ученые.

В общем выяснилось, что микроорганизмы способны вызывать разнообразные процессы. Было установлено также, что в почве содержится огромное количество микроорганизмов. Все отмеченное свидетельствовало о фундаментальной роли микробиологического фактора в формировании и жизни почвы. Вполне естественно, что В. В. Докучаев, разрабатывая основы почвоведения, старался расширить изучение мира микроскопических существ почвы.

О глубоком интересе широких научных кругов к вопросам почвенной микробиологии в рассматриваемый период времени свидетельствует письмо гениального химика Д. И. Менделеева к В. В. Докучаеву, написанное им в 1895 г.: «С огромным интересом прочел я Ваш ряд статей о почвоведении и бактериологии. Это не только вклад, за который Вам скажут спасибо в настоящем и будущем..., но и честь понимания научных основ... Итак, земля—труп в сказаниях, а у нас она кормилица—живая. Научить этому, думаю, очень полезно и начинать в университетах пора» [1].

Одновременно с В. В. Докучаевым работал другой выдающийся представитель русской науки о почве — П. А. Костычев. В монографии «Почвы черноземной об-

[1] В. В. Докучаев. Избранные сочинения, т. III. Сельхозгиз, 1949, стр. 330—331.

С. Н. ВИНОГРАДСКИЙ

ласти России, их происхождение, состав и свойства» (1886) он писал: «Геология... имеет второстепенное значение в вопросе о черноземе, потому что накопление органического вещества происходит в верхних слоях земли, геологически разнообразных, и чернозем является вопросом географии высших растений и вопросом физиологии растений низших, производящих разложение органического вещества» [1]. П. А. Костычев лично провел ряд опытов по выяснению роли отдельных групп микроорганизмов в создании почвенного перегноя.

Интерес к микроорганизмам как факторам почвообразования и плодородия к концу прошлого века был так велик, что на VIII съезде естествоиспытателей и врачей, состоявшемся в С.-Петербурге в 1890 г., были сделаны доклады, имевшие микробиологический аспект. Известный в то время деятель агрономии В. И. Ковалевский в сообщении «Запросы современного сельского хозяйства к естествознанию» основное внимание уделил значению микроорганизмов в создании плодородия почвы. Профессор Петровской сельскохозяйственной академии

[1] *П. А. Костычев.* Избранные труды. Изд-во АН СССР, 1951, стр. 13—14.

Лаборатория С. Н. Виноградского в Бри-Конт-Робер под Парижем

Г. Г. Густавсон прочитал доклад «О микробиологических основах агрономии». Он убедительно показал, что почва представляет собой живую систему, огромную роль в которой играют низшие существа.

Год спустя после съезда знаменитый русский ученый Д. И. Ивановский, основоположник учения о вирусах, опубликовал работу «Из деятельности микроорганизмов почвы». Она начиналась словами академика А. С. Фаминцина, который писал, что не без основания может быть поставлен вопрос: не сведется ли в будущем успешная культура и богатые урожаи хлебных растений на приспособление почвы к роскошному развитию в ней микроскопических существ?

В 1894 г. был созван IX съезд русских естествоиспытателей и врачей. На нем присутствовал Л. Н. Толстой и выступал К. А. Тимирязев. Доклад на тему «О круговороте азота в природе» прочитал С. Н. Виноградский. В нем освещалась роль микроорганизмов в цикле процессов, имеющих огромное значение в формировании почвенного плодородия.

К концу XIX в. ученые убедились в возможности широкого использования в сельском хозяйстве «биологического» азота, т. е. азота, связанного микроорганизмами. Об этом, в частности, свидетельствует выступление известного микробиолога Б. Л. Исаченко в 1899 г. на собрании сельских хозяев в С.-Петербурге, где он прочитал лекцию на тему «О бактериальном способе удобрения растений азотом». Таким образом, представления о микроорганизмах как могущественном факторе почвообразования и плодородия почвы сложились уже к концу прошлого века.

В достаточной мере интенсивная работа в области общей и агрономической микробиологии развернулась в начале XX в. В России плодотворно работали такие крупные ученые, как В. Л. Омелянский и С. П. Костычев. Ценные исследования были проведены С. А. Северным, Н. Н. Худяковым, их сотрудниками и другими учеными. Все это способствовало развитию взглядов В. В. Докучаева.

Среди выдающихся исследователей, внесших большой вклад в представления о роли биологического фактора в преобразовании лика Земли и в процессе почвообразования, следует упомянуть В. И. Вернадского.

В. И. Вернадский — ученик В. В. Докучаева — считал, что главным фактором в миграции химических элементов в верхней части земной коры являются организмы. Их деятельность затрагивает не только органические, но и минеральные вещества почвенного и подпочвенного слоев. Соединения макро- и микроэлементов, трансформированные почвенными процессами, поступают в растения и определяют их рост. Учение о биогеохимических провинциях, устанавливающее закономерности распределения микроэлементов на поверхности Земли, позднее развил известный геохимик А. П. Виноградов. Это учение позволяет понять ряд особенностей в процессах, протекающих в почвах отдельных зон Советского Союза.

Большое внимание биологическим процессам в почвообразовании уделял выдающийся почвовед Б. Б. Полынов, который считал, что глинистые минералы в почвах имеют биологическое происхождение.

Почвообразующая деятельность животных отражена в трудах другого почвоведа — Н. А. Димо.

Н. Г. ХОЛОДНЫЙ

Профессор почвоведения Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева В. Р. Вильямс большое внимание уделял микробиологическим процессам в почве. Поэтому его взгляды следует рассматривать более подробно.

Перемещение питательных для растений веществ на Земле В. Р. Вильямс связывал с двумя круговоротами — большим геологическим и малым биологическим. При большом геологическом круговороте веществ продукты выветривания горных пород с водными потоками устремляются в реки, а оттуда в моря и океаны. Они откладываются на дне, а частично поступают в пищу живому населению водной среды. Повседневный возврат этих соединений на сушу происходит в крайне малых количествах с выловленной рыбой и добытыми морскими животными. Полностью эти вещества вновь могут оказаться на суше только в процессе многовековых изменений лика Земли, при перемещении морей и океанов, при обнажении их дна.

В процессе малого биологического круговорота минеральные вещества потребляются растительностью и живым населением почвы. В силу этого они накапливаются в почве, что в конечном счете повышает ее плодородие. За счет микробиологических процессов почвенный слой обога-

Б. В. ПЕРФИЛЬЕВ

щается азотом, который фиксируется из атмосферы воздуха.

В. Р. Вильямс предложил принципы учения о растительных формациях, т. е. о природных сочетаниях высших зеленых и низших бесхлорофильных растений. Каждая растительная формация определяет развитие известного типа почвы. Современные зональные типы почв, по его учению, представляют собой конкретные формы проявления различных периодов и стадий единого почвообразовательного процесса.

Характерным и важнейшим свойством почв В. Р. Вильямс считал их плодородие. Хозяйственная деятельность человека должна быть направлена на повышение плодородия почвы.

Положения, высказанные В. Р. Вильямсом, имели несомненный интерес и могли бы послужить основой для дальнейшего развития биологических концепций в почвоведении. К крайнему сожалению, однако, отсутствие экспериментального материала, в частности микробиологического, привело В. Р. Вильямса при конкретизации частных положений его взглядов к существенным ошибкам. Кроме того, взгляды В. Р. Вильямса, высказанные в достаточно категорической форме, были воз-

ведены его последователями в догму. Естественно, что со временем они стали противоречить новым экспериментальным данным. Поэтому прогрессивное по своей принципиальной сущности учение В. Р. Вильямса оказалось дискредитированным. Следствием теоретических ошибок В. Р. Вильямса оказались неправильные практические рекомендации.

При объективной оценке взглядов В. Р. Вильямса нельзя забывать, что они сложились в основном до Великой Октябрьской социалистической революции, когда о жизни почвы знали намного меньше, чем теперь. Поэтому попытка использовать их в неизменной форме в более позднее время, при новом уровне сельского хозяйства и теоретических знаний, совершенно не оправдалась.

За 50 с лишним лет существования Советского государства большой коллектив ученых нашей страны проделал существенную работу в области общей и агрономической микробиологии. Имеющиеся результаты ставят советскую почвенную микробиологию на почетное место.

Отмечая крупными штрихами достижения микробиологии, обусловившие рост почвенной микробиологии, следует прежде всего указать на развитие методических приемов, которые позволили значительно расширить существовавшие представления о почвенном микронаселении (Н. Г. Холодный, Б. В. Перфильев, Д. Р. Габе, Т. В. Аристовская, Д. И. Никитин и др.).

Чрезвычайно большая работа проведена в области физиологии микроорганизмов, что позволяет существенно уточнить роль отдельных представителей микромира в почве (М. П. Корсакова, В. Н. Шапошников, А. А. Имшенецкий и др.). Следует особо отметить работы в области фиксации молекулярного азота, которые в значительной степени поддерживал основоположник советской агрохимии Д. Н. Прянишников. Он показал огромное значение «биологического» азота в земледелии СССР. Это обстоятельство стимулировало исследования по усвоению молекулярного азота. Существенный вклад в изучение микроорганизмов азотфиксаторов сделал М. В. Федоров.

В почвообразовании имеет большое значение процесс формирования перегноя. При изучении этого вопроса получен фундаментальный материал (И. В. Тюрин, М. М. Кононова, С. С. Драгунов и др.).

В конце 20-х годов выдающийся физиолог растений С. П. Костычев развернул в основанном им Институте сельскохозяйственной микробиологии широкие исследования по изучению биодинамики почв в географическом аспекте. Эти работы впоследствии были углублены и дали определенное представление о ценозах микроорганизмов почв разных типов и их культурных вариантов (Е. Н. Мишустин, Н. М. Лазарев и др.).

Много сделано в области уточнения взаимоотношений между высшими растениями и микроорганизмами (Н. А. Красильников, Л. И. Рубенчик, Н. М. Шемаханова и др.).

Результаты длительной и упорной работы микробиологов позволяют в настоящее время дать в достаточной мере полное представление о почве как живой системе и предложить ряд рекомендаций производству. Это не означает, что в области почвенной микробиологии уже все выяснено. Как будет показано, здесь еще имеется много белых пятен, ждущих исследования.

Советский Союз вступил в период построения материально-технической базы коммунизма во всех отраслях народного хозяйства, в том числе в сельском хозяйстве. Население и хозяйственные потребности страны должны быть полностью удовлетворены продукцией сельскохозяйственного производства. Для поднятия продуктивности земледелия и животноводства сейчас осуществляется широкая химизация. Однако она ни в коей мере не снимает вопроса об увеличении естественного плодородия почвы. Эффективное плодородие почвы следует использовать в максимальной степени, и химизация должна наслаиваться на агрономический фон, как можно более высоко поднятый биологическими методами. Лишь в этом случае можно ожидать максимальной рентабельности минеральных удобрений.

Сейчас перед биологией почвы стоят новые ответственные задачи. Роль микробиологов в разработке мероприятий по повышению плодородия почвы раскрывается в содержании последующих разделов.

2

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СОСТАВА И АКТИВНОСТИ ПОЧВЕННОГО МИКРОНАСЕЛЕНИЯ

Микроскопическое население почвы чрезвычайно многочисленно и разнообразно. Оно состоит из бактерий, грибов, актиномицетов, микроскопических водорослей, протозоа и близких к этим группам живых существ. Микробиологи обычно изучают первые три группы организмов, так как водоросли исследуются альгологами, а простейшие животные — зоологами.

Прежде всего встает вопрос об общем количественном анализе микронаселения почвы. Наиболее объективны методы прямого микроскопирования почвы, принцип которого предложил С. Н. Виноградский. При таком методе готовится почвенная суспензия, в определенном объеме которой с помощью микроскопа подсчитывается общее число микроорганизмов. Затем путем пересчета можно установить количество зародышей различных микроорганизмов в 1 г исследуемой почвы.

С. Н. Виноградский готовил препараты на предметном стекле и просматривал их под оптическим микроскопом. В поле зрения при этом попадают палочковидные, мелкие и крупные кокки, иногда обрывки мицелия грибов и актиномицетов и другие микроорганизмы. Прямое микроскопирование почвы, как показал опыт, облегчается при использовании флюорохромов, позволяющих легче различать микроорганизмы среди мелких минеральных частиц.

Б. В. Перфильев и Д. Р. Габе для подсчета микроорганизмов в почве рекомендовали пользоваться сконструированными ими капиллярными камерами. Глубина камер

не превышает 30—40 мк, а ширина не более поля зрения микроскопа. Это позволяет без труда подсчитать число микроорганизмов, находящихся в капилляре, а затем пересчитать на 1 г почвы.

В последние годы Д. И. Никитин и его сотрудники используют для прямого счета микроорганизмов почвы электронный микроскоп. С его помощью наряду с обычными микроорганизмами удалось обнаружить множество мельчайших микроскопических существ, большинство из которых не было известно до сих пор. Естественно, что с помощью электронного микроскопа учитывается значительно большее число микроскопических существ, так как очень многие из них плохо различимы или не видны в оптические увеличительные системы.

Прямые методы дают ценные материалы для суждения о богатстве почв микроорганизмами. Однако внешний облик микроорганизмов не позволяет судить об их функциях, и поэтому целесообразно бывает дополнительно изучить состояние в почве отдельных систематических и физиологических групп микроскопических веществ.

Группы микроорганизмов (бактерии, актиномицеты, грибы и т. д.) можно определить путем посева почвенной суспензии на твердые питательные среды, на которых прорастают зародыши нанесенных микроорганизмов. В практике обычно используются агаризованные или желатинизированные твердые питательные субстраты. В отдельных случаях берется различный набор питательных ингредиентов, что помогает выявлять те или иные группы микроорганизмов.

После инкубации засеянных чашек в термостате подсчитывают количество выросших на твердой питательной среде колоний. Допуская, что каждая колония произошла из одного зародыша того или иного микроорганизма, можно простым пересчетом установить число клеток, имевшихся во взятом образце почвы. Подобный пересчет имеет ряд условностей. Так, например, бактериальные колонии вырастают на питательной среде не из одной клетки, а из группы клеток, оставшихся неразделанными в почвенной взвеси. Колонии грибов и актиномицетов возникают из обрывков мицелия разной величины и их спор. Дифференцировать колонии, выросшие из спор и из мицелия этих микроорганизмов, совершенно невозможно. Таким образом, данные, полученные методом посева,

имеют определенную условность, о которой нельзя забывать.

Представляют интерес примерные соотношения числа микроорганизмов, подсчитываемых в одной и той же почве различными методами. В табл. 1 приводятся соответствующие данные. Колонии микроорганизмов на питательной среде показаны на цветной вклейке.

Таблица 1

Соотношение показателей, полученных при исследовании дерново-подзолистых почв

Использованный метод	Численность микроорганизмов в 1 г почвы	Соотношение показателей при отдельных анализах *
Посев на твердые питательные среды	$1—3 \cdot 10^6$	1
Прямой подсчет под оптическим микроскопом	$5—20 \cdot 10^8$	150—1500
Прямой подсчет под электронным микроскопом	$20—25 \cdot 10^9$	до 15000

* За единицу взяты данные, полученные посевом на твердые питательные среды.

На основании данных табл. 1 можно сделать вывод, что цифры, полученные в результате прямой микроскопии, во много раз превышают показатели метода посева. Это объясняется рядом причин. Прежде всего при прямом анализе подсчитываются как живые, так и мертвые клетки. Число последних может быть велико, так как индивидуальная жизнь у микроорганизмов весьма коротка. Кроме того, в лабораторной практике невозможно создать универсальные питательные среды, на которых росли бы многие группы микроорганизмов. Субстраты, подходящие для культивирования сапрофитов, не подходят для автотрофов, и наоборот. Среды, удовлетворяющие грибы, малопригодны для бактерий и т. д. Таким образом, на обычно используемых твердых питательных средах растут лишь отдельные группы микроорганизмов.

На большинстве обычно используемых сред, богатых легкодоступными органическими веществами, выявляются сапрофитные бактерии. С. Н. Виноградский называл эту группу зимогенной микрофлорой почвы. В состав

почвенного микронаселения, конечно, входит группировка, ассимилирующая такие характерные для почвы соединения, как перегнойные вещества. Эту группу С. Н. Виноградский назвал автохтонной. В нее входят представители разных систематических единиц, способные усваивать не только легкодоступные органические соединения, но и более сложные вещества ароматической природы, к которым относится перегной.

Общие показатели численности микробов, сколь бы условны они ни были, представляют определенный интерес. На их основании можно примерно вычислить весовую массу микроорганизмов, населяющих почву. Как показывают подсчеты, она составляет десятые доли процента веса почвы (табл. 2). По мере перехода от северных почв к южным вес микробной массы в почве увеличивается. Почвы южной зоны более богаты микроорганизмами.

Таблица 2

Примерный вес биомассы микроорганизмов в разных почвах

Почва	Вес сухой массы микроорганизмов на 1 га, т	Микробная масса, % к перегною
Подзол	0,10	0,1
Дерново-подзолистая		
целинная	0,15	0,2
окультуренная	0,60	0,8
Чернозем		
целинный	0,61	0,3
окультуренный	0,86	0,6
Серозем		
целинный	0,42	1,3
окультуренный	0,83	2,5

Примечание. Для целинных почв взят горизонт *A*, для окультуренных — пахотный слой.

В общем от 0,1 до 2,5% почвенного органического вещества состоит из клеток разных микроорганизмов. Эта относительно небольшая величина не позволяет сделать заключения о малом значении микроорганизмов в почве.

Биомасса микробов чрезвычайно активна. Поверхность микроорганизмов, населяющих 1 га пахотного слоя почвы, достигает нескольких сотен гектаров. Через эту огромную поверхность, соприкасающуюся с почвой, продуцируются ферменты и выделяются продукты обмена микроорганизмов. Они вызывают глубокие изменения органических и минеральных составных частей почвенного слоя.

Весьма часто при анализе почв учитывают количество отдельных физиологических групп бактерий. Это делается методом титра, при котором жидкие избирательные (элективные) питательные среды для определенных групп микроорганизмов заражают почвенной суспензией разного разведения. После выдержки в термостате устанавливают степень разведения, показавшего присутствие выявляемой группы микроорганизмов, затем простым пересчетом определяют численность ее представителей в почве. Таким путем можно узнать, насколько почва богата нитрификаторами, денитрификаторами, целлюлозоразлагающими и другими бактериями.

Метод титра используется при учете почвенных водорослей и протозоа. Для водорослей берут минеральные среды, которые после заражения их почвенной суспензией в различных разведениях выдерживают при искусственном освещении. При учете простейших среды, содержащие микроорганизмы, которыми могут питаться простейшие, инфицируют почвенной болтушкой.

В микробиологии помимо отмеченных применяют и другие методы количественного учета микроскопических существ почв, на которых мы здесь останавливаться не можем.

Следует отметить, что для характеристики типа почвы и ее состояния важна не только численность разных групп микроорганизмов, но и анализ их состава. За редкими исключениями физиологические группы микроорганизмов чрезвычайно широки по видовому составу. Изменения почвенных условий резко влияют на видовой состав почвенного микронаселения, но могут мало или совсем не сказываться на численности их физиологических групп. Поэтому чрезвычайно важно при анализе почвы стремиться установить состояние отдельных видов микроорганизмов.

Совершенно очевидно, что диагностика до вида даже

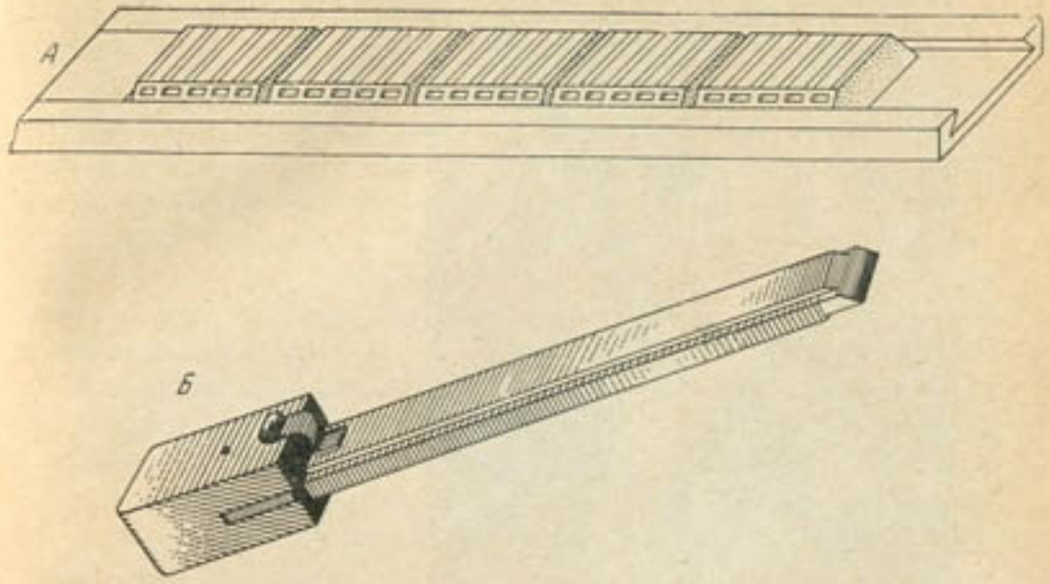


Рис. 1. Педоскоп Перфильева

А — педоскоп с капиллярными ячейками разного типа, *Б* — приспособление для введения педоскопа в почву

обычных сапрофитных микроорганизмов почвы невозможна. Поэтому сейчас стремятся выявить микроорганизмы, характерные для определенных почв. Список подобных индикаторных организмов пока не столь велик, но он будет возрастать по мере развития почвенной микробиологии. Приведем несколько примеров. Так, наличие в почве в качестве доминирующей группировки бацилл из родов Bac. agglomeratus и Bac. asterosporus характерно для северных подзолов. Относительное богатство зародышами Bac. mycoides и Bac. cereus свойственно подзолистым и дерново-подзолистым почвам средней полосы СССР. Присутствие в почве значительного числа Bac. megaterium и Bac. mesentericus наблюдается в каштановых и сероземных почвах.

Имеются микроорганизмы, характеризующие окультуренность почвы. В почвах повышенного плодородия возрастает число клеток Bac. megaterium. Размножение бактерий этого вида коррелятивно связано с развитием нитрифицирующих бактерий. С повышением плодородия почв число последних микроорганизмов также существенно возрастает. Внесение в почву навоза значительно

Ф. ЛЁНИС

увеличивает содержание в ней термофильных бактерий, так как зародыши термофилов в большом числе находятся в навозе, созревание которого обычно протекает при повышенных температурах.

Следовательно, при решении ряда вопросов теоретического и прикладного характера можно опираться не только на данные общего микробиологического анализа почвы, но и на выявление состояния индикаторных микроорганизмов. В настоящее время сложились определенные представления об элементах, составляющих микробные группировки разных почв. Это дает возможность использовать уже сейчас микробиологический анализ для установления направленности и интенсивности почвенных процессов и для суждения о воздействии на почву разных культурных мероприятий.

В 30-х годах нашего столетия Н. Г. Холодный рекомендовал изучать микробные пейзажи почвы с помощью «стекол обрастания». По этому методу в почву закладывают предметные стекла и оставляют там на определенный срок. Поверхность стекол обрастает микрофлорой, характерной для данной почвы. Ее состав может быть выявлен микроскопическим анализом.

Новые перспективы в области изучения микробных пейзажей почвы открывает капиллярный метод Б. В. Перфильева и Д. Р. Габе. Ими сконструирован капиллярный прибор «педоскоп», предназначенный для изучения группового состава микроорганизмов почв. Он может быть использован и для работы с грунтами. Педоскоп представляет собой набор капиллярных ячеек с 5—6 прямоугольными каналами. Ячейки закладываются в пазы широкого стеклянного держателя (рис. 1). Т. А. Аристовская рекомендует заполнять капилляры педоскопа полужидкой агаризованной средой, содержащей в качестве органического субстрата перегнойные вещества (фульвокислоты). Это создает для микроорганизмов среду, более близкую к почве

Педоскоп выдерживают в почве обычно 1,5—2 месяца, а затем просматривают под микроскопом. С помощью этого метода можно выявить характерные для почвы микробные ассоциации. В частности, удалось обнаружить ряд новых интересных форм микроорганизмов.

Методика микробиологической работы все время совершенствуется. Предложен ряд новых подходов к изучению состава и состояния почвенных микроорганизмов. Ряд из них, без сомнения, окажется перспективным.

Отмеченные выше методы исследования дают представления об общем характере почвенного микронаселения, но они не позволяют судить о напряженности тех или иных почвенных процессов. На самом деле в почве подчас содержится большое число микроорганизмов, но в силу определенных условий их деятельность может быть подавлена.

Существуют приемы, позволяющие установить суммарный эффект деятельности почвенной микрофлоры в химических показателях. К ним можно отнести определение нитрификационной способности почвы, показывающей мобилизуемость азотного фонда почвы в результате деятельности почвенного микронаселения. Нитрификационная способность определяется по нарастанию в почве количества нитратов после выдерживания ее при определенных условиях в термостате. Описанная проба свидетельствует о потенциальной способности почвы накоплять то или иное количество минерального азота. Этот показатель важен в ряде случаев для практики.

Если в начале опыта в почву внести соль аммония, то по

накоплению нитратов можно получить дополнительное представление об энергии работы нитрифицирующих бактерий. Подобным образом можно определить активность и других групп микронаселения почвы (аммонификаторов, целлюлозных микроорганизмов и т. д.). Эти приемы получили название «микробнологических реакций». Они иногда применяются при исследовательских работах. Большое внимание им уделял немецкий ученый Ф. Лёнис, написавший во втором десятилетии нашего века фундаментальные труды по почвенной микробиологии.

Широко используется при изучении почвенной биодинамики выделение почвой CO_2 (дыхание почвы). Количество CO_2 показывает в основном энергию процесса разложения органических соединений в почве.

Нитрификационная проба и определение энергии дыхания почвы проводятся различными способами. Можно установить быстроту распада в исследуемой почве любого химического вещества по образованию продуктов распада или по убыли внесенного в почву соединения.

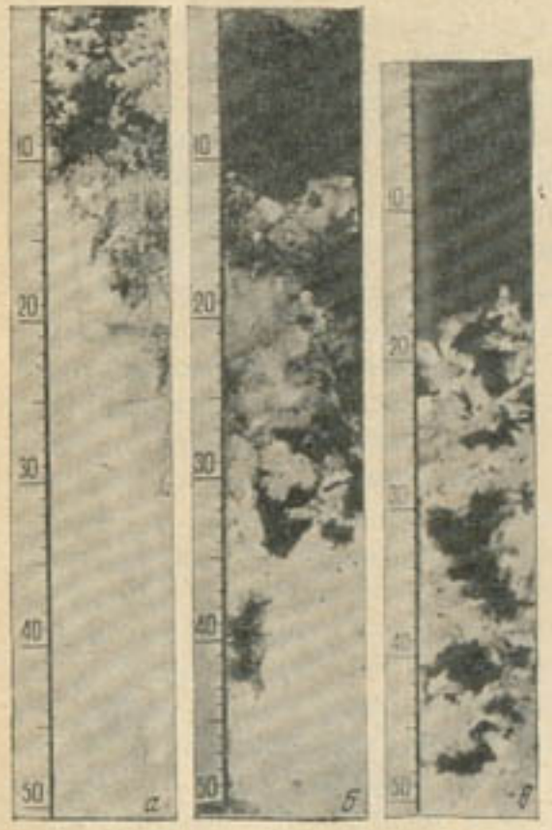


Рис. 2. Распад льняной ткани в черноземной почве, вспаханной на глубину 30 см

а — после выдерживания в течение одного месяца, *б* — двух, *в* — трех месяцев

В частности, используется закладка в почву полос бумаги или льняной ткани, закрепленной на стекле (метод аппликаций). Заложенные в почву полосы периодически извлекают, просматривают и фиксируют зоны распада материала (рис. 2). Так как разрушение клетчатки определяется присутствием в почве доступного азота, фосфора и других элементов, то подобная проба свидетельствует не только об активности целлюлозных микроорганизмов, но и о напряженности хода микробиологических процессов вообще.

Ткань разлагается в почве медленно, но анализ можно ускорить: после нескольких дней выдержки ткани в почве ее обрабатывают нингидрином или бромфенолом — синим. Зоны интенсивной деятельности микробов окрашиваются сильнее, так как в них накопляются метаболиты (белки, аминокислоты и т. д.).

Метод аппликаций весьма показателен при решении ряда агрономических вопросов. С его помощью, например, хорошо выявляется интенсивность процессов в разных горизонтах пахотного слоя, устанавливается влияние различных удобрений, мелиорирующих средств и т. д.

Накопились данные, свидетельствующие о том, что для суждения об активности почвы могут быть использованы показатели активности ферментов (В. Ф. Купревич, А. Ш. Галстян и др.). Ферменты, находящиеся в почве, в основном продуцируются микроорганизмами. Поэтому между ферментными показателями почвы и определенными микробиологическими процессами намечается тесная зависимость. Подобная связь устанавливается, например, между активностью инвертазы и интенсивностью дыхания почвы, активность же оксидаз находится в прямом соотношении с динамикой нитратов. Абсолютное значение отдельных ферментных показателей меняется для почв разных климатических зон. Это тоже может быть использовано в диагностических целях.

В общем набор аналитических приемов, имеющихся в распоряжении почвенных микробиологов, достаточно велик. Совершенно очевидно, что различными комплексами методов анализа почвы следует пользоваться в зависимости от поставленных теоретических или практических задач.

3

МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ НАСЕЛЕНИЕ ПОЧВЫ

Систематическое положение микроорганизмов почвы и их общая характеристика

Микроорганизмы, населяющие почву, весьма многочисленны и относятся к различным систематическим группам. Из наиболее богато представленных в почве микроорганизмов следует прежде всего отметить бактерии, актиномицеты, грибы и микроскопические водоросли. Они являются растительными организмами, и их относят к слоевцовым простейшим растениям (Tallophyta). Для слоевцовых растений характерно то, что они, как правило, имеют примитивное строение и не обладают сосудистой тканью.

Представители слоевцовых растений весьма разнообразны по своим размерам и физиологическим особенностям. Их величина колеблется от микроскопических одноклеточных организмов до великанов — бурых водорослей, имеющих длину в несколько сот метров. Некоторые микроскопические слоевцовые растения могут жить за счет фотосинтеза, например водоросли и зеленые бактерии. В темноте большая часть их способна питаться растворимыми формами органических соединений.

Основная масса почвенных микроорганизмов — бактерии, актиномицеты и грибы — существует как сапрофиты, используя для питания органические вещества или паразитируя на других высших и низших организмах. Эти микроорганизмы играют большую роль в превращении животных и растительных остатков.

Большая часть сапрофитов в качестве источников азота может усваивать соли аммония и азотной кислоты. Некоторые сапрофитные микроорганизмы способны ас-

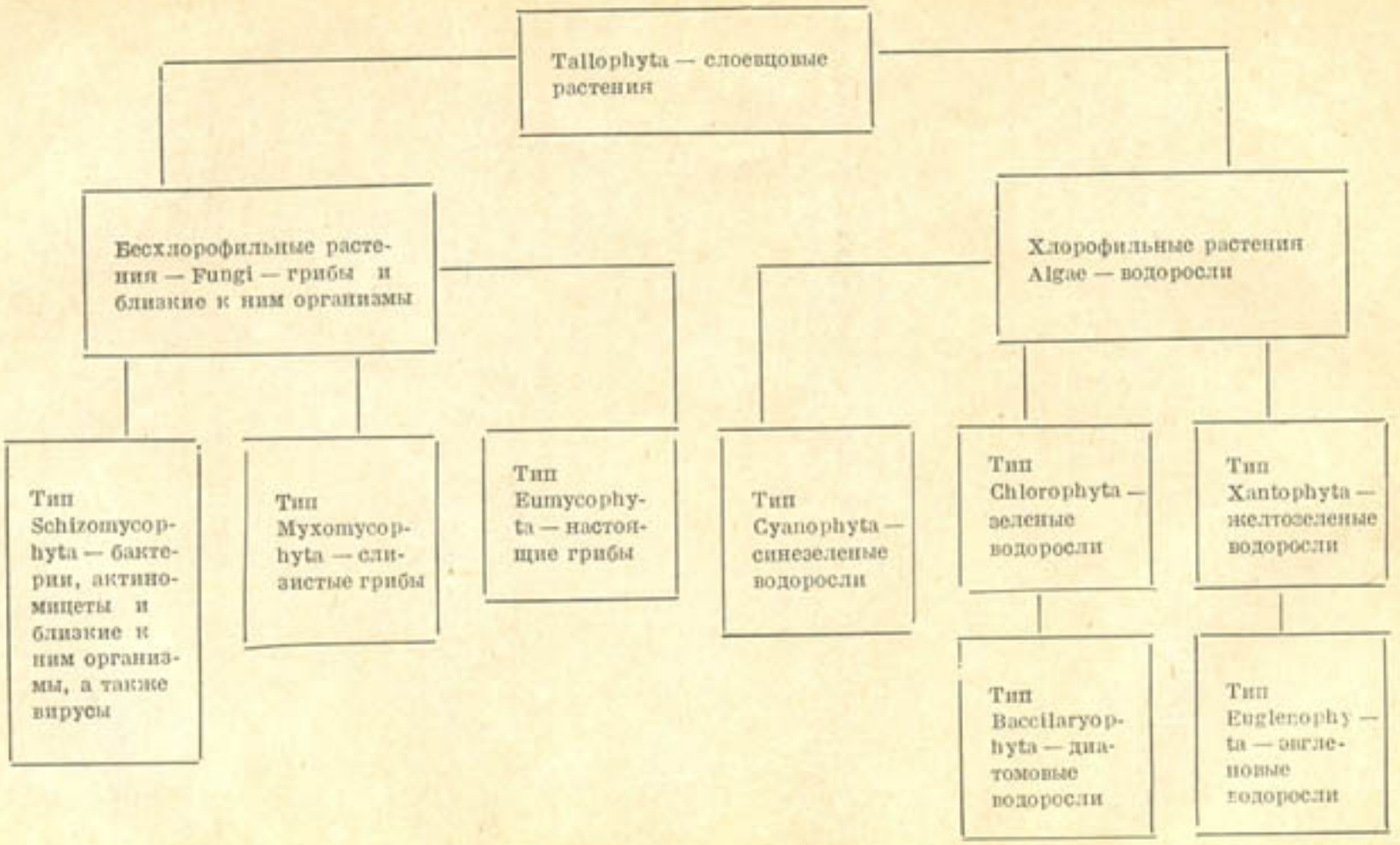
симилировать молекулярный азот. Микроорганизмы окисляют органические соединения частично и полностью. Микроорганизмы, использующие для жизни кислород, получили название аэробов. Однако имеется довольно большая группа микроорганизмов, которые могут существовать без доступа воздуха. Это анаэробные микроорганизмы. Они вызывают неполный распад органических соединений (обычно сахаров), т. е. разнообразные бродильные процессы, как, например, спиртовое, молочнокислое, маслянокислое и т. д. Некоторые анаэробы (строгие анаэробы) не выносят присутствия воздуха. Микроорганизмы, способные жить как при доступе воздуха, так и без него, называются факультативными, или условными, анаэробами.

Существуют бактерии, живущие автотрофно (хемоавтотрофно), т. е. они могут довольствоваться лишь минеральными соединениями и ассимилируют углерод из углекислого газа. Необходимую энергию такие бактерии получают, вызывая экзотермические окислительные реакции. Каждый вид автотрофа способен возбуждать какой-нибудь строго специфический окислительный процесс. Из автотрофных бактерий общеизвестны нитрификаторы, окисляющие соли аммония в азотную кислоту. К этой группе относятся серобактерии, окисляющие серу и сероводород до серной кислоты, железобактерии, окисляющие соли закисного железа в соли окисного железа и т. д. Большинство автотрофов способно питаться и органическими соединениями, т. е. являются миксотрофами.

Среди почвенного микронаселения обнаружены вирусы и фаги. Вирусы являются паразитами высших растений, различных групп животных и человека. Фаги паразитируют на микроорганизмах. По своей природе фаги занимают особое систематическое положение. Формально фаги рассматриваются как примитивные представители слоевцовых растений.

Положение перечисленных выше растительных организмов можно представить в виде схемы, приведенной на стр. 30. (В схеме отмечены лишь типы водорослей, встречающихся в почве.)

К почвенным микроорганизмам следует причислить микроскопических животных (Protozoa), в больших количествах населяющих почвенный слой.



В последующих разделах дается краткая характеристика основных групп микроскопических существ, играющих существенную роль в жизни почвы.

Бактерии

Бактерия — одна из наиболее богато представленных групп почвенного микронаселения. Они наряду с актиномицетами и грибами вызывают разнообразные процессы, связанные с превращениями органических и минеральных соединений почвы. Под названием «бактерии» объединяется большая группа довольно сильно различающихся между собой живых существ, обладающих в то же время рядом общих свойств. Все эти микроорганизмы относятся к классу грибов дробянок (Schizomycetes), который распадается на ряд порядков. Ниже рассматриваются лишь некоторые из них, имеющие существенное значение для почвенных процессов.

К бактериям в основном относятся одноклеточные бесхлорофильные микроорганизмы. Размеры бактерий могут существенно варьировать, но чаще всего поперечник их клетки равен 0,5—1,0 мк, а длина колеблется в пределах 0,5—5,0 мк.

Бактерии размножаются большей частью простым делением, но иногда в делящихся клетках возникают перетяжки, или почки. Возможен примитивный половой процесс, при котором мужские и женские клетки соединяются «мостиками».

Строение бактериальной клетки типично для растительного организма, но имеет некоторые особенности. Так, например, ядро более примитивно и не имеет ядерной оболочки. Бактерии и другие микроорганизмы с примитивным ядром, например синезеленые водоросли, относятся к группе так называемых прокариотов, что в переводе с греческого значит «доядерные» организмы. Микробы с нормально развитыми ядрами носят название эукариотов, т. е. истинно ядерных организмов. Бактериям свойственна неластичная оболочка, состоящая из мукопротеидов, мукосахаров, белков и некоторых других веществ.

Некоторые бактерии обладают подвижностью. Их передвижение, как правило, осуществляется при помощи

жгутиков, которые представляют собой протоплазматические выросты, пронизывающие оболочку клетки (рис. 3). Бактериальная клетка может иметь один жгутик (монотрихи), пучок жгутиков на конце клетки (лофотрихи) или многочисленные жгутики, расположенные вокруг клетки (перетрихи). От жгутиков отличаются фимбрии, служащие, очевидно, бактериям для прикрепления к объектам внешней среды (рис. 4). Некоторые бактерии передвигаются путем выделения с одного конца набухающей слизи. Этот «ракетный» способ передвижения свойствен так называемым миксобактериям (см. ниже).

На твердых питательных средах бактерии (как и другие микроорганизмы) образуют слизистые или пастовидные, иногда с различным узором, колонии, видимые невооруженным глазом. У некоторых видов бактерий колонии бывают пигментированы. Внешний облик колоний некоторых микроорганизмов настолько характерен, что без труда позволяет произвести их диагностику.

Как правило, бактерии лучше всего развиваются при нейтральной реакции среды. Лишь отдельные виды их выносят кислую среду (низкие величины pH). Основная масса почвенных бактерий может размножаться при температуре 5—45° с оптимумом около 25—35°. Группа бактерий, размножающихся в этих пределах температур, называется «мезофильной». Существуют «психрофильные» бактерии, рост которых отмечается даже при температуре ниже 0°. Психрофилы, однако, лучше всего размножаются при более высоких температурах (около 20°); максимум отмечен в пределах 25—30°. Так называемые термофильные бактерии существуют лишь в зоне высоких температур (37—85°). Они в больших количествах встречаются в греющихся компостах, навозе, но в почве существенной роли не играют. Между отмеченными группами бактерий имеются и промежуточные.

Из бактериальных организмов следует отметить следующие порядки.

1. *Истинные бактерии* (Eubacteriales) могут иметь различную форму — круглую, палочковидную и изогнутую. Круглые, или кокковидные, бактерии бывают одиночными (Micrococcus), парными (Diplococcus), соединенными в цепочки (Streptococcus) или в пакеты до восьми клеток (Sarcina) и, наконец, находящиеся в гроздe-

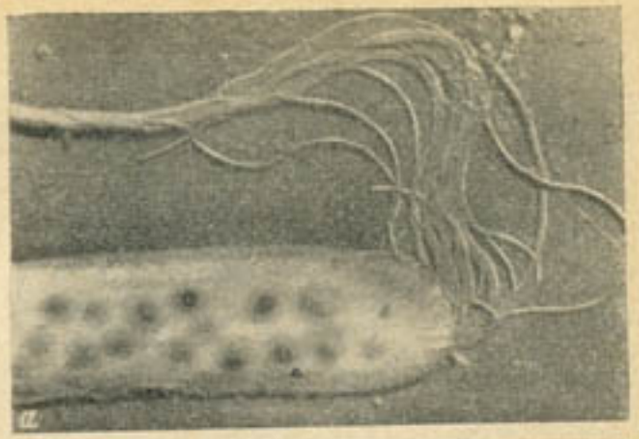


Рис. 3. Жгутики у бактерий под электронным микроскопом (по Е. Клинебергер — Нобель)

а — клетка с пучком жгутов (лофотрих),
б — жгуты окружают всю клетку (перетрих

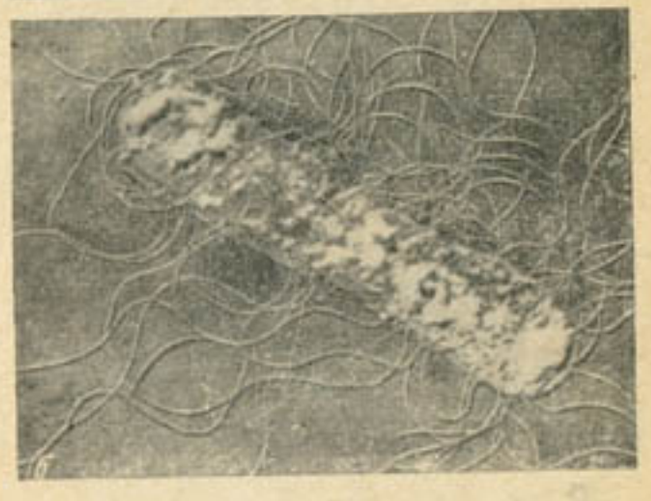
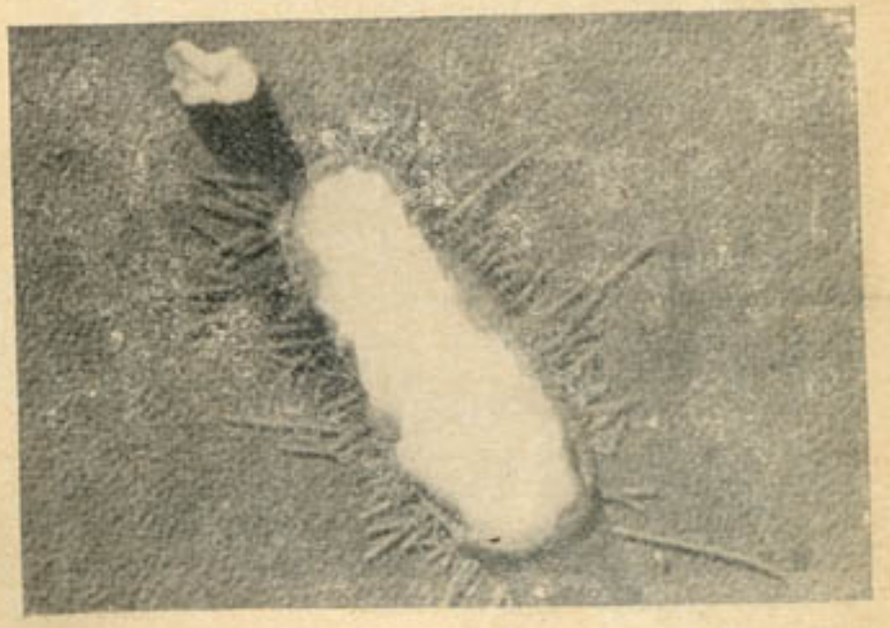


Рис. 4. Фимбрии у бактерий под электронным микроскопом (по Е. Скаига)



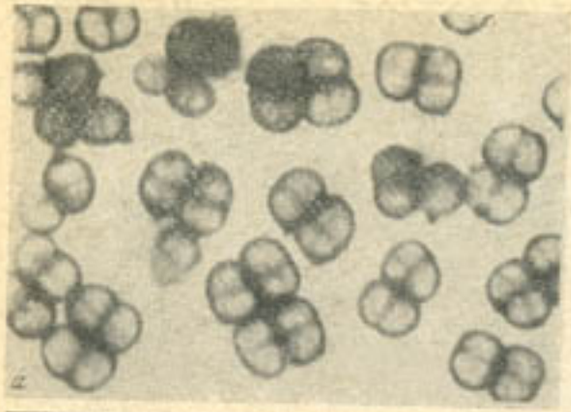
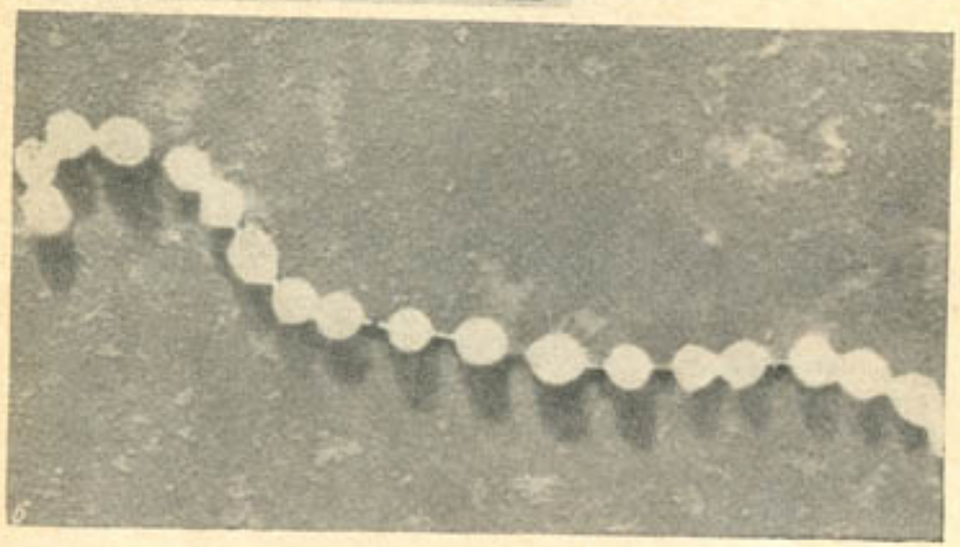


Рис. 5. Круглые бактерии под электронным микроскопом (по Е. Клинебергер – Нобель)

а — диплококки,
б — стрептококки



видных скоплениях (Staphylococcus). Некоторые формы круглых бактерий даны на рис. 5.

Как уже отмечалось, бактерии являются одноклеточными образованиями и их парное и многоклеточное скопление определяется тем, что у некоторых видов этих микроорганизмов клетки после деления не расходятся. Так как клетки у отдельных видов делятся в разных направлениях, то получаются различные формы бактериальных скоплений. В природе широко распространены палочковидные бактерии. Они бывают одиночными, соединенными парами или цепочками (рис. 6). Некоторые палочковидные бактерии при неблагоприятных условиях формируют внутри клеток весьма устойчивые образования — споры. Форма спор и их местоположение в клетке бывают различными. В бактериальной клетке образуется только одна спора. Поэтому спорообразование

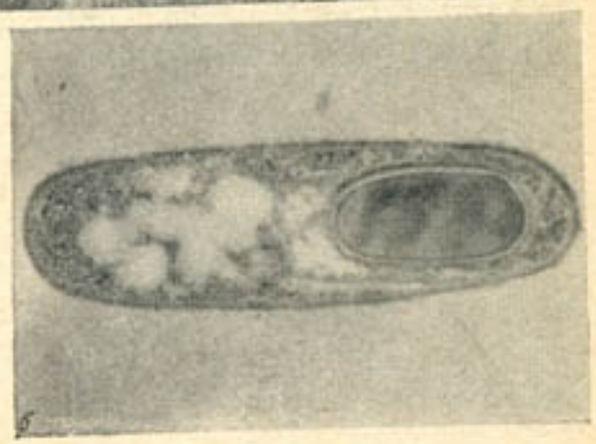


Рис. 6. Палочковидные бактерии под электронным микроскопом (по Е. Сканга)

а — палочковидные бактерии,
б — палочковидная бактерия со спорой

должно рассматриваться как приспособление для перенесения неблагоприятных внешних условий. Споры дают проросток, превращающийся в палочку.

Аэробные палочки, образующие споры, относятся к роду Bacillus, аэробные палочковидные бактерии с толстой конечной спорой («барабанные палочки») причисляются к роду Plectridium, а формы, имеющие спору в середине клетки (форма веретена),— к роду Clostridium.

Неспороносные палочковидные подвижные и неподвижные бактерии относятся к роду Bacterium, а мелкие палочки с конечным жгутиком к роду Pseudomonas.

Изогнутые палочковидные бактерии называют вибрионами (Vibrio), если их клетка имеет слабый изгиб. Для спирилл (Spirillum) характерен полный завиток. Извитые формы часто бывают подвижны и спор не образуют (рис. 7).

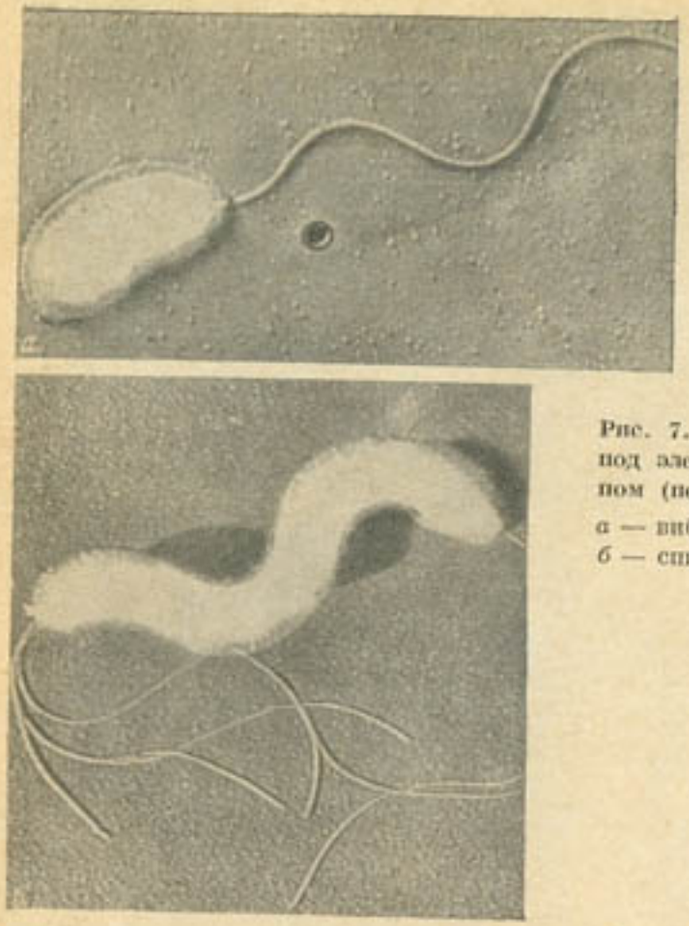


Рис. 7. Извитые бактерии под электронным микроскопом (по Е. Сканга)
а — вибрион,
б — спирилла

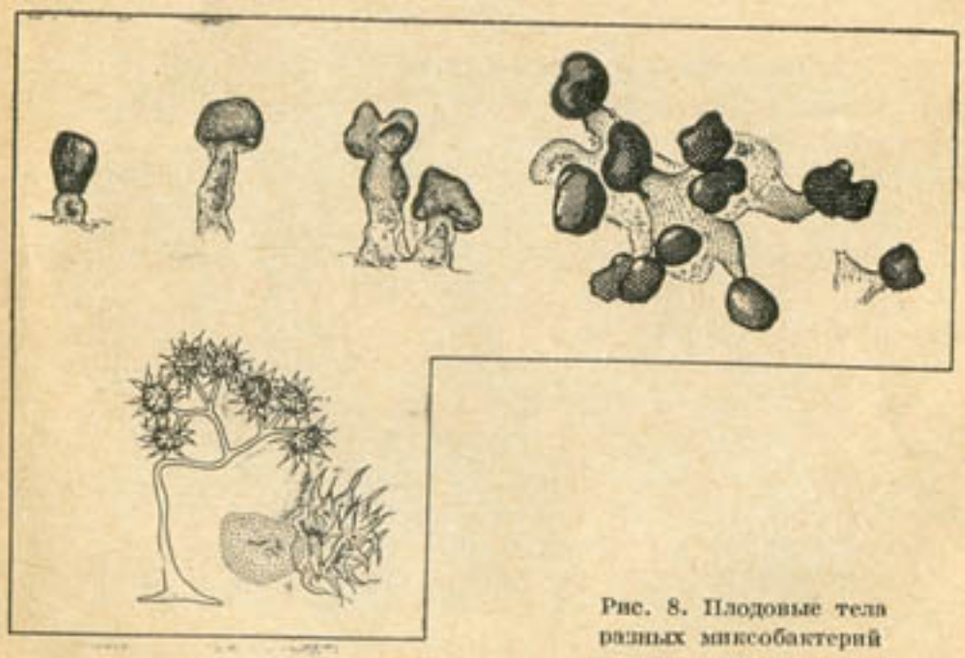


Рис. 8. Плодовые тела разных миксобактерий

2. *Миксобактерии* (Myxobacteriales) в молодом состоянии имеют палочковидную форму. Оболочка клетки у них, однако, более эластичная. Поэтому клетки при движении, осуществляемом в основном «реактивным» способом, изгибаются и меняют свою форму. В клетках содержится ясно оформленное ядро. Размножение клеток может происходить делением или перешнуровыванием.

Когда пищевые ресурсы исчерпываются, палочки миксобактерий сжимаются и образуют округлые клетки — микроцисты. Скопление микроцист окружается общей оболочкой, и формируются плодовые тела. Часто они бывают пигментированы в разные тона (красный, коричневый, желтый и т. д.). Форма и размеры этих плодовых тел весьма различны (рис. 8). Иногда плодовые тела образуются на ножке, которая нередко бывает разветвлена. Форма плодового тела служит основой для деления миксобактерий на семейства.

3. *Спирохеты* (Spirochaetales) имеют гибкие, спирально извитые клетки, структура которых довольно сложна. Они содержат пучки спирально извитых эластичных фибрилл, которые способны сокращаться. Благодаря этому клетки спирохет сгибаются, извиваются и могут совершать вращательное или прямолинейное движение. Оболочка клетки спирохет тонка и эластична. Некоторые из них имеют жгутики (рис. 9). Представители порядка Spirochaetales занимают среднее положение между типичными бактериями и простейшими (трипанозомами).

4. *Нитевидные бактерии* (Chlamydobacteriales) представляют собой в отличие от других микроорганизмов этой группы многоклеточные существа. Отдельные клетки этих бактерий соединяются в нити, достигающие в некоторых случаях длины в несколько миллиметров (рис. 10). Бактериальные нити бывают покрыты слизистой капсулой. У некоторых видов нитевидных бактерий имеет место ложное ветвление. Представители этой группы являются аэробами и не образуют спор. В конечных, расширенных клетках нитей могут возникать многочисленные подвижные зародыши (гонидии), содержащие органы размножения.

Нитевидные бактерии способны к автотрофии — они окисляют закисное железо и отлагают $Fe(OH)_3$ в слизистом чехле, окружающем их клетки.

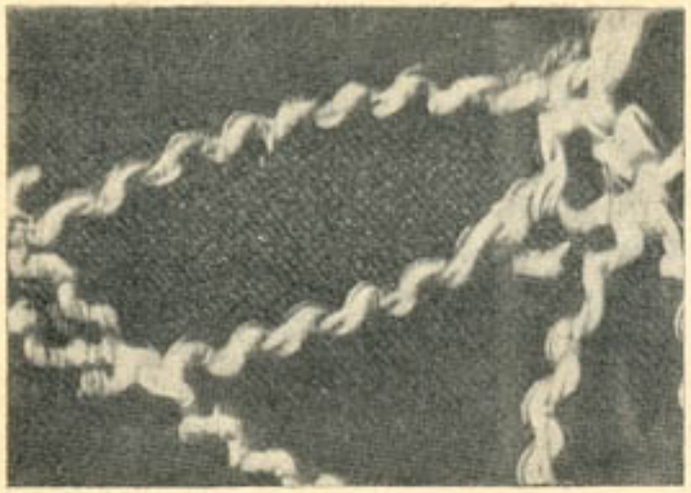


Рис. 9. Спирохета под электронным микроскопом

Рис. 10. Нитчатая бактерия Thiothrix, окисляющая серу (по Р. Стеннеру с соавторами)

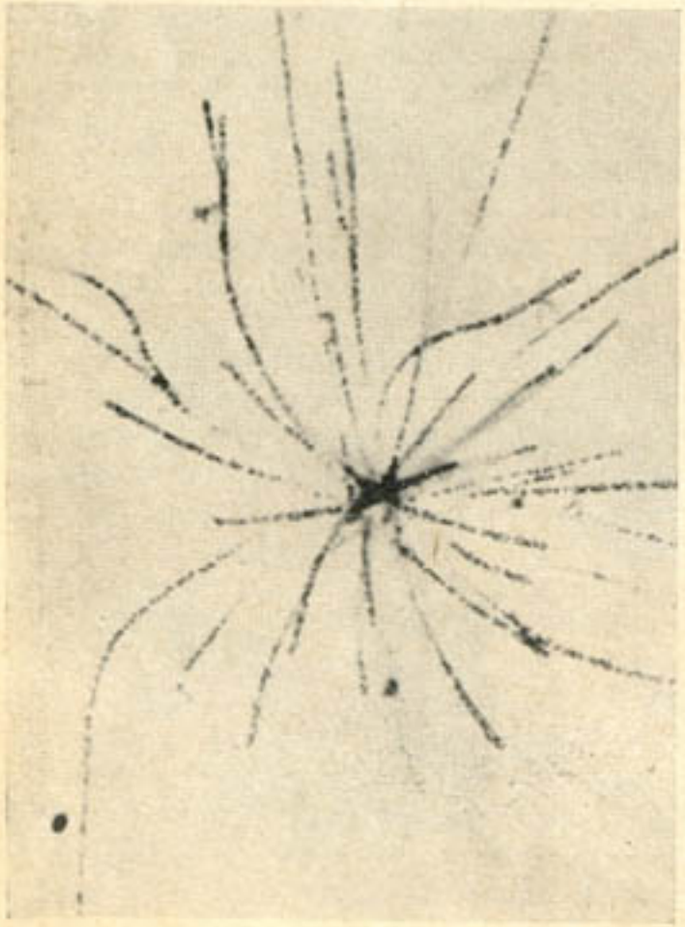
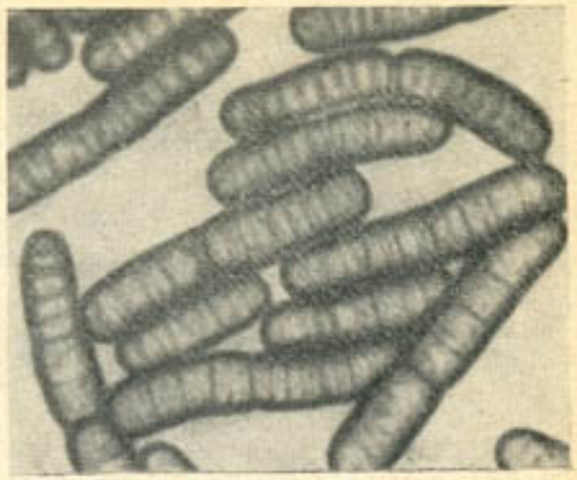


Рис. 11. Caulobacter под электронным микроскопом (по П. Карпентеру)



5. Многоклеточные нити образуют также *представители порядка Caryophanales*. Нити состоят из цилиндрических клеток с хорошо дифференцированным ядром, имеющим дисковидную или кольцеобразную форму. Бактерии этой группы имеют перетрихиальные жгутики; многие из них образуют споры (рис. 11).

6. *Почкующиеся бактерии* (Hyphomicrobiales) имеют овальные или округлые клетки, иногда снабженные жгутиком. От других бактерий отличаются способностью образовывать почки на конце клетки или на тонких выростах, отходящих от клеток. Эта группа пока недостаточно изученных микроорганизмов чрезвычайно широко распространена в почвах и объединяет роды, резко отличающиеся друг от друга по ряду признаков. Здесь встречаются сапрофиты и автотрофы. Остановимся на некоторых из них.

а. Род Caulobacter представлен клетками веретеновидной формы, имеющими длинный стебелек и часто жгутик (рис. 12). Стебелек служит для прикрепления к разным субстратам. Размножение идет путем асимметрического перешнуровывания клеток. Эти микроорганизмы — аэробы с сапрофитным обменом. Они широко распространены в почвах.

б. Род Hyphomicrobium имеют бактерии вытянутой, веретенообразной формы с отростком или гифой, которая может разветвляться. Клетки делятся только почкованием. Почка образуется на конце гифы и при созревании отделяется (рис. 13). Аэробы могут окислять

Рис. 12. Caryophanon под электронным микроскопом (по Н. Карпентеру)

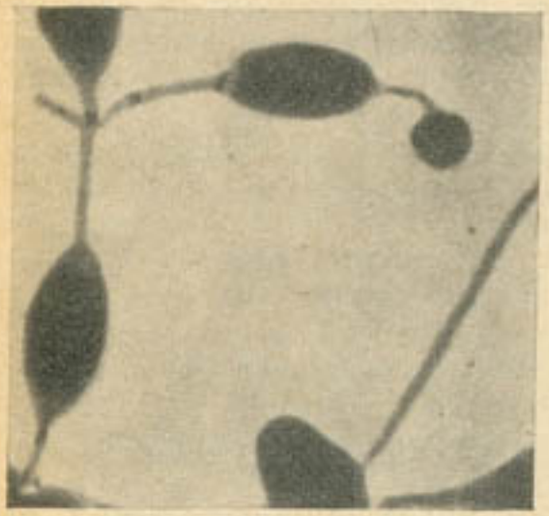


Рис. 13. Hyphomicrobium под электронным микроскопом (по Р. Стеннеру)

Рис. 14. Мицелий актиномицета (по С. Ваксману)

простые органические соединения, например метиловый спирт, компоненты светильного газа и т. д. Возможно, что они склонны к хемоавтотрофии. К описанному роду близки бактерии рода Rhodomicrobium, являющиеся фотосинтетиками.

в. Род Pedomicrobium включает бактерии овальной, реже палочковидной формы, соединенные тонкими ветвящимися нитями, которые образуют сеть. Размножаются они почкованием; на отдельных стадиях развития обладают жгутиками. Физиология микроорганизмов этой группы изучена недостаточно, но установлена их способность размножаться на фульвокислотах.

К почкующимся бактериям следует, очевидно, отнести Nitrobacter — возбудителя второй фазы нитрификации — и бактерии рода Gallionella, окисляющие соли закиси железа. Эти автотрофные микроорганизмы рассматриваются ниже при анализе соответствующих процессов. Сюда же можно причислить и плохо изученных бактерий рода Metallogenium, окисляющих соединения железа и марганца. Они дают колонии в форме паучка с радиально расходящимися нитями, покрытыми MnO_2 или $Fe(OH)_3$. Микроорганизмы этого рода являются автотрофами.

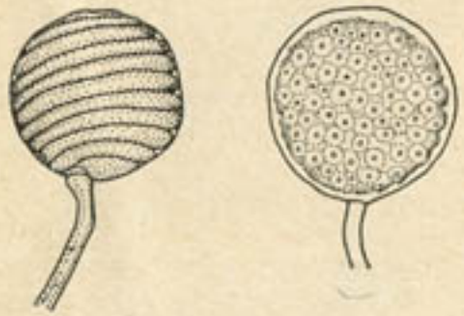
$Fe(OH)_3$ откладывается также и вокруг колоний Blastobacter — одноклеточной бактерии, размножающейся почкованием. Клетка у нее грушевидная со стебельком. Эта бактерия часто образует скопления в виде розеток.

К роду Pedomicrobium относятся и другие интересные, но малоизученные бактерии, рассмотрение которых мы опускаем.

Актиномицеты и родственные им организмы

Как и бактерии, микроорганизмы рассматриваемой группы богато представлены в почвах. Они относятся к классу Schizomycetes, но составляют особый порядок ветвящихся бактерий (Actinomycetales). Их называют также лучистыми грибами или плесневидными бактериями. По ряду признаков, как мы увидим дальше, актиномицеты являются промежуточной группой между бактериями и грибами.

а



б

Рис. 15. Конидиеносцы и спорангии актиномицетов (по Н. А. Красильникову)

а — конидиеносцы,
б — спорангии со спорами

Актиномицеты имеют одноклеточные нитевидные разветвленные клетки (рис. 14). Близкие к ним микробы могут иметь палочковидную или кокковидную форму клеток. Строение клеток актиномицетов аналогично структуре типичных бактерий. Клетки подвижностью не обладают.

Актиномицеты и близкие к ним организмы размножаются делением клеток, почкованием, а также спорами. У разных представителей группы споры формируются различно, но прорастают по одному типу — обычно путем образования нескольких проростков. Это является характерным как для высших, так и для низших представителей группы. Споры актиномицетов менее термоустойчивы, чем споры бактерий. У некоторых актиномицетов образуются особые плодовые тела спорангии, в которых находятся споры, способные передвигаться с помощью полярного жгутика. Подобно бактериям у актиномицетов может иметь место примитивный половой процесс.

Среди микроорганизмов рассматриваемой группы встречаются термофилы. Подавляющее большинство этих микроскопических существ является аэробами. В зарубежной литературе аэробные актиномицеты относят к роду Streptomyces, а анаэробные — к роду Actinomyces. Актиномицеты плохо переносят подкисление, и отчасти поэтому их численность в почвах, имеющих пониженное значение pH, незначительна.

Актиномицеты и близкие к ним организмы существуют в почве сапрофитно, разрушая различные органические соединения. В природе имеются и патогенные представители.

Порядок Actinomycetales включает несколько семейств. Ниже описываются некоторые из них, имеющие большое значение для почвенных процессов.

1. *Типичные актиномицеты* (Actinomycetaceae) характеризуются нитевидным строением. Они напоминают грибы. Однако в отличие от грибов толщина их вегетативного тела, или мицелия, невелика — диаметр не превышает 0,5—0,7 мк. Длина мицелия может достигать 600 мк и более. Мицелий хорошо развит и дает разветвления. Он представляет собой одну клетку, так как поперечных перегородок не имеется. В мицелии имеются многочисленные ядра, по строению напоминающие бактериальные.

На твердых питательных средах актиномицеты образуют два типа мицелия — субстратный и воздушный. Первый развивается, плотно прилегая к среде или погружаясь в нее. Воздушный мицелий появляется позднее, и его массовое образование придает колонии пушистый или бархатный вид. Колонии актиномицетов в целом имеют плотную консистенцию. У отдельных видов их структура может иметь довольно существенное отличие. Весьма характерным для многих актиномицетов признаком является яркая пигментация их колоний. Здесь можно встретить окраску всех тонов солнечного спектра и их смесей.

В зрелом состоянии мицелий становится хрупким и легко расчленяется. При благоприятных условиях обрывки мицелия прорастают, давая нормальные колонии.

В основном размножение актиномицетов происходит путем образования спор (оидиоспор) на специальных органах плодоношения — спороносцах, которые резко отличаются по своему строению у различных актиномицетов. У одних видов они прямые или слегка искривленные, у других — винтообразные закрученные. Спороносцы могут образовываться моноподиально, мутовками и т. д. У некоторых актиномицетов споры формируются в особых образованиях — «спорангиях», которые могут иметь оболочку или представлять собой слизистые комочки без оболочки. Различные органы плодоношения у актиномицетов даны на рис. 15.

К типичным актиномицетам близки *микромоноспоры* (Micromonospora), которые образуют, однако, округлые споры на плодоносных ветках специфической структуры.

К семейству Actinomycetaceae следует отнести также *проактиномицеты* (Proactinomyces или Nocardia), которые в ранней стадии развития имеют такое же нитевидное строение, как и актиномицеты. Позднее отдельные субстратные нити или даже весь мицелий распадается на мелкие палочки или кокковидные элементы. Некоторые проактиномицеты образуют слабо развитый воздушный мицелий, на котором формируются плодоносные ветки со спорами. Колонии проактиномицетов на богатых средах имеют тестообразную консистенцию и трудно отличимы от бактериальных колоний. На бедных питательных средах колониям проактиномицетов свойственно мицелиальное строение (рис. 16). Окраска колоний проактиномицетов менее разнообразна, чем у актиномицетов.

2. *Микобактерии* (семейство Mycobacteriaceae) включают два рода — Mycobacterium и Mycococcus.

Представители рода (Mycobacterium) в ранних стадиях развития имеют вид палочек, которые часто ветвятся. Микобактерии лишены органов движения. В отличие от типичных бактерий микобактерии часто имеют искривленные контуры и нередко образуют цепочки. При старении клетки микобактерий укорачиваются и принимают кокковидную форму.

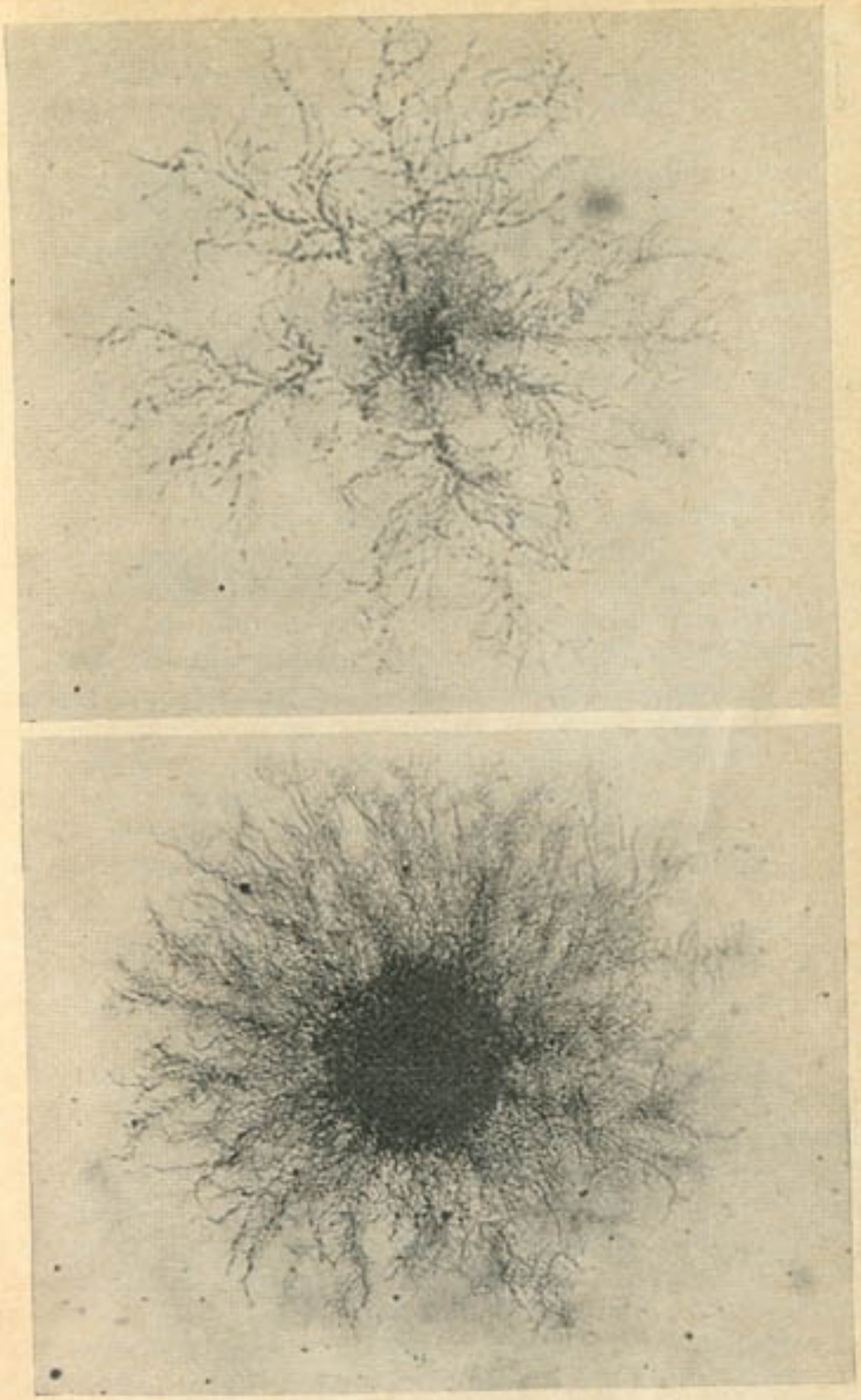


Рис. 16. Колонии проактиномицетов на почвенном агаре под микроскопом при слабом увеличении (по Е. З. Теппер)

Микобактерии размножаются не только делением, но и почкованием. При старении культуры в клетках могут образовываться по 2—4 споры, не обладающие значительной термоустойчивостью.

Микококки (Mycococcus) имеют клетки неправильной формы; размер их не одинаков. Некоторые микококки дают палочковидные образования, имеющие боковые выросты.

Колонии микобактерий на твердых питательных средах тестообразны, форма их конусовидная. Окраска культур весьма разнообразна.

Грибы

Разнообразные грибные организмы всегда встречаются в почве. Среди них имеются столь различные между собой организмы, как микроскопические плесени, с одной стороны, и шляпные грибы — с другой. Вместе с тем грибам присущ ряд общих и характерных свойств. Эти особенности грибов могут быть сведены к следующему. Прежде всего, за исключением некоторых примитивных представителей (миксомицетов), грибам свойственно вегетативное тело в виде мицелия, представляющего собой систему тонких ветвящихся нитей (рис. 17). Мицелий грибов значительно толще, чем у актиномицетов.

Обычно грибы делят на две большие группы — низших и высших. У низших грибов мицелий, как правило, бывает одноклеточным. У высших грибов мицелий состоит из многих клеток.

Как и актиномицеты, грибы дают колонии, имеющие субстратный и воздушный мицелий. Весьма нередко им свойственна пигментация.

Клетка грибов более высоко организована по сравнению с клетками бактерий и актиномицетов. В частности, у нее оформлено ядро и есть ядерная оболочка. У низших грибов в несегментированном мицелии имеется значительное число ядер. Оболочка клетки грибов состоит из целлюлозы или близких к ней соединений.

Однако грибы не столь отличаются по строению мицелия, как по способам размножения. Каждый тип грибов образует специфические органы размножения, внутри или на поверхности которых образуются споры. Споры

могут возникать бесполым путем, но нередко спорообразование связывается с половым процессом, который у грибов протекает в той или иной форме. У грибов споры не обладают значительной устойчивостью к неблагоприятным внешним воздействиям и поэтому должны рассматриваться как органы размножения, а не защиты.

Практически все грибы являются аэробными организмами. Они хорошо растут в диапазоне 5—40° (оптимум около 25—30°). Среди грибов встречаются и психрофилы, слабо развивающиеся даже при отрицательных температурах. Типичных термофилов среди грибов нет, но у некоторых из них температурный максимум лежит около 63°. Подобные организмы можно назвать термотолерантными.

Следует отметить отношение грибов к реакции среды. Многие грибы хорошо растут в кислой среде, и поэтому в кислых почвах удельный вес грибной флоры (микофлора) сильно возрастает. Вместе с тем все грибы хорошо развиваются при нейтральной среде. Поэтому нет такой почвы, в которой не было бы более или менее обильного грибного населения. В почве грибы принимают участие в разрушении весьма разнообразных органических соединений. Среди грибов имеется много паразитарных форм.

Грибные организмы могут быть подразделены на следующие два типа.

I. *Настоящие грибы* (тип Eumycophyta) распадаются на пять классов.

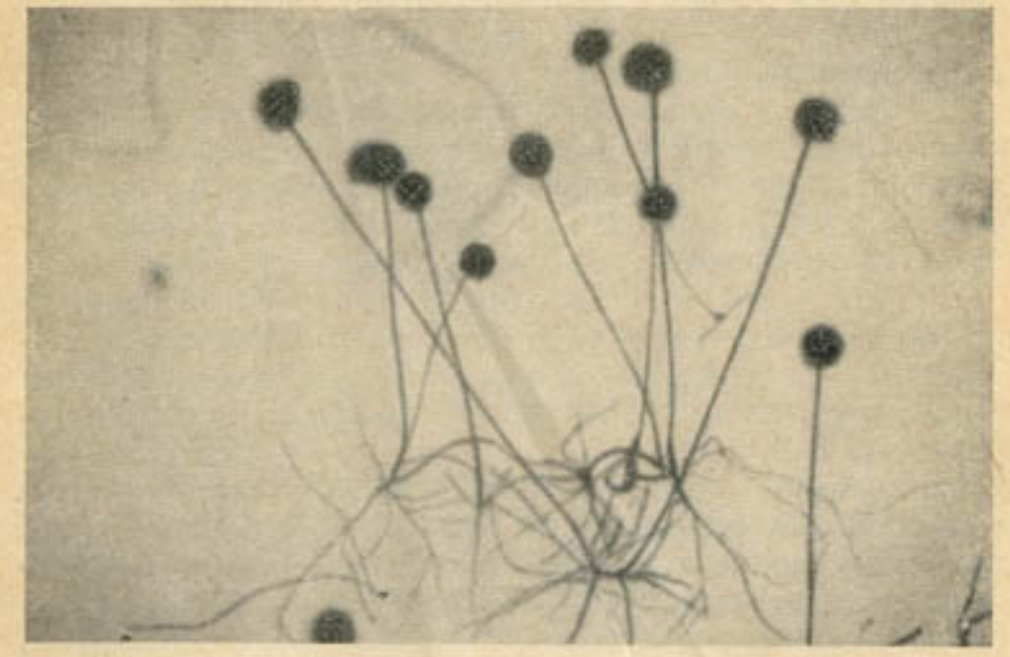
1. *Грибы — водоросли* (Phycomycetes), для которых характерен несептированный многоядерный мицелий. Размножаются они с помощью спор, образуемых внутри спорангиев. Происходит половой процесс, который состоит из конъюгации половых клеток — гамет.

К классу фикомицетов относятся широко распространенные в почве грибы из родов Mucor, Rhizopus, Mortierella и др. (рис. 18). Среди этих грибов встречаются такие возбудители заболеваний растений, как Phytophtora и Pithium.

2. *Сумчатые грибы* (Ascomycetes) имеют многоклеточный мицелий. Размножение осуществляется обычно при помощи конидий, т. е. спор, образующихся в результате деления концевых частей конидиеносцев. Кроме того, сумчатые грибы размножаются половым путем — спорами, или аскоспорами, которые формируются в плодовых

Рис. 17. Мицелий гриба (по А. Х. Саркисову)

Рис. 18. Гриб фикомицет Rhizopus nigricans (по А. Х. Саркисову)



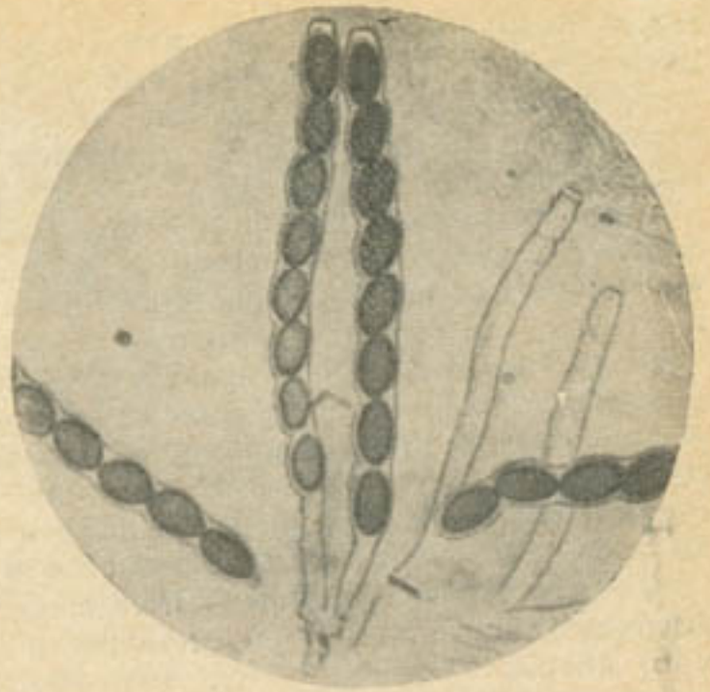
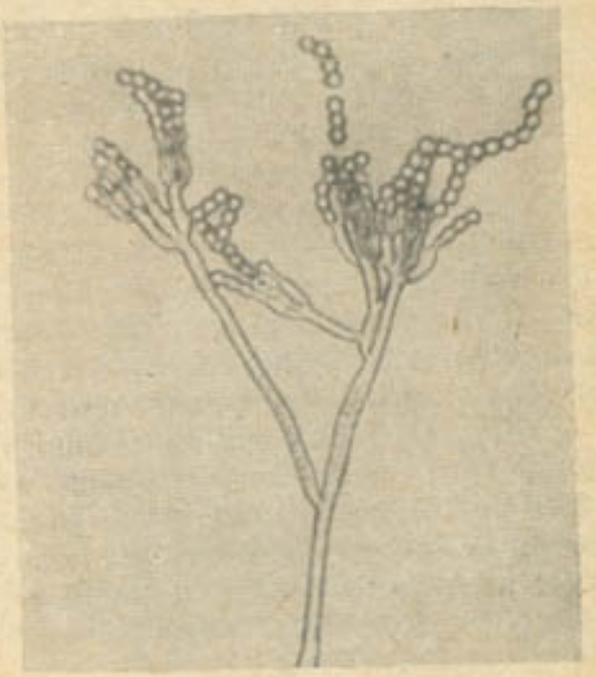


Рис. 19. Сумки гриба Sordaria fumicola с восемью округлыми спорами (по А. Х. Саркисову)

Рис. 20. Конидиеносцы гриба Penicillium (по Г. Мюллеру)



телах, называемых сумками, или асками. Каждый аск имеет 2—8 спор. Аскоспоры возникают после слияния ядер половых клеток — гамет. Аски располагаются в образованиях, имеющих у отдельных грибов весьма различную форму (рис. 19).

Широко распространенные в почве грибы родов Penicillium, Aspergillus, Chaetomium принадлежат к сумчатым грибам (рис. 20). Некоторые сумчатые грибы, как, например, спорынья, являются паразитами растений.

К сумчатым грибам относятся дрожжи. Эти одноклеточные микроорганизмы размножаются почкованием. Их размножившиеся клетки иногда не отделяются и образуют сцепления в форме ложного мицелия. При истощении «питательной» среды каждая дрожжевая клетка образует до восьми спор, т. е. превращается в аск.

3. *Базидиальные грибы* (Basidiomycetes) — наиболее высокоорганизованные представители рассматриваемого класса. Мицелий у них многоклеточный. Половое размножение осуществляется при помощи так называемых базидиоспор, образующихся на поверхности спороносных органов — базидий, которые возникают после капуляции половых гамет.

Базидиомицеты, встречающиеся в природе, весьма разнообразны. Среди них имеются организмы микроскопических размеров и формы, дающие в определенный период развития столь крупные плодовые тела, как съедобные грибы. Плодовое тело одного из базидиальных грибов, образовавшееся на искусственной питательной среде, показано на рис. 21.

Многие базидиальные грибы участвуют в разложении разнообразных органических веществ. Среди них имеются энергичные разрушители клетчатки, портящие на корню древесину и лесоматериалы, как, например, «домо́вый гриб» (Merulius lacrimans). Некоторые базидиальные грибы являются возбудителями болезней сельскохозяйственных растений (головня, ржавчина и т. д.).

4. *Несовершенные грибы* (Fungi imperfecti) включают группу микроскопических грибов, имеющих многоклеточный мицелий, у которых не установлен половой процесс. Они размножаются, образуя конидии. Несовершенные грибы разбиваются на ряд семейств, различающихся между собой по форме конидиеносцев, а также плодовых тел, имеющих споры.

Представители рассматриваемой группы распространены в почве весьма широко. Можно упомянуть представителей следующих родов: Cephalosporium, Trichoderma, Cladosporium, Alternaria и т. д. Эти микроорганизмы являются трансформаторами органических соединений. Среди несовершенных грибов имеются и возбудители заболеваний растений.

К рассматриваемой группе отнесены виды дрожжей, не образующие спор.

5. *Стерильные грибы* (Mycelia sterilis) объединяются в особую группу. У них не установлены ни половой процесс, ни образование бесполых спор. Эти грибы размножаются обрывками мицелия.

II. *Миксомицеты* (тип Myxomycophyta), или *слизистые плесени*, — своеобразные организмы, напоминающие по ряду свойств грибы. Они существуют в виде слизистой массы и передвигаются, подобно амебам, выпуская ложные ножки (псевдоподии). В известный период времени слизистые массы сливаются и образуют плодовое тело, в котором формируются подвижные споры. Освободившиеся споры начинают делиться и образуют амебоидные клетки.

Миксомицет Rhizophlyctis rosea часто встречается в почве. Он принимает активное участие в разрушении клетчатки. Некоторые из рассмотренных грибов являются возбудителями болезней растений. Например, килу капусты вызывает миксомицет.

Вирусы и фаги

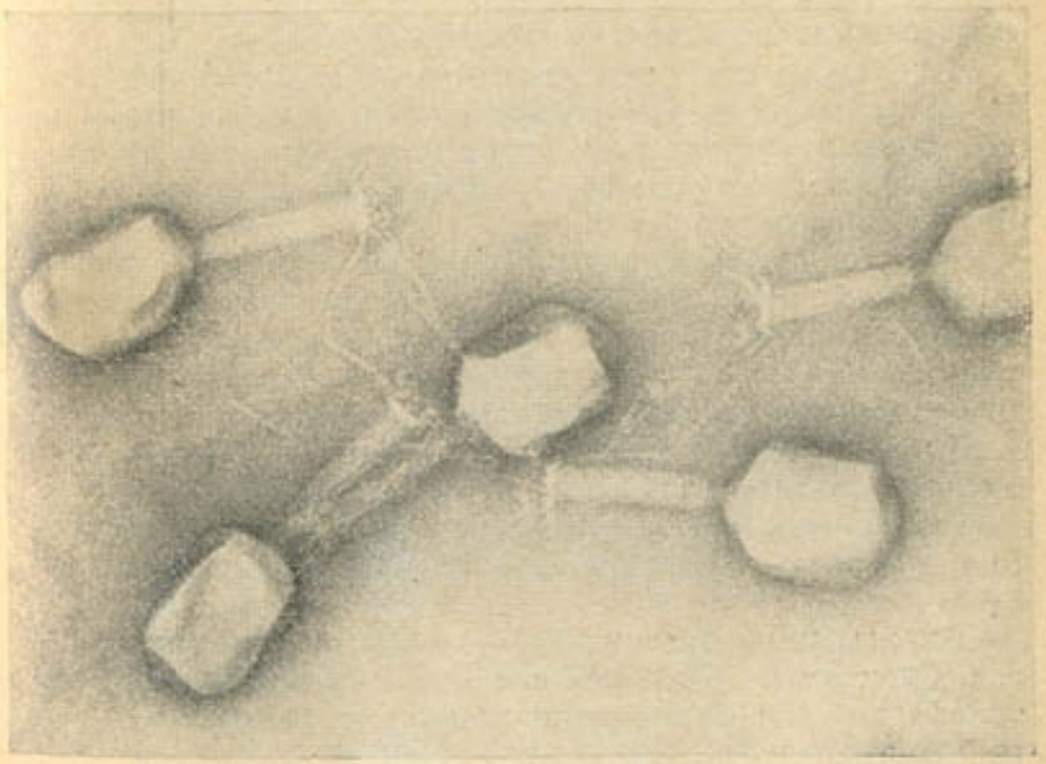
В природе встречаются невидимые в световой микроскоп паразитарные микроорганизмы. Их можно рассмотреть лишь в электронный микроскоп. Эти существа относятся в особую группу, входящую в тип Schizomycophyta. Из этих микроскопических существ мы кратко рассмотрим вирусов—возбудителей заболеваний людей, животных и растений, а также фагов—паразитов микроорганизмов.

Остановимся сначала на вирусах. Эти организмы имеют незначительные размеры и поэтому проходят через бактериальные фильтры. Вместе с тем размеры клеток отдельных вирусов чрезвычайно резко различаются. Так, например, диаметр одного из самых мелких вирусов, вызывающих ящур у крупного рогатого скота, равен 20 мк,

Рис. 21. Плодовое тело базидиального гриба, образовавшееся в пробирке ←

Рис. 22. Частицы вируса табачной мозаики под электронным микроскопом (по Е. Сканга) →

Рис. 23. Фаги кишечной палочки под электронным микроскопом (по А. С. Тихоненко) →



а вирус пситтакоза (заболевания человека, передающегося от попугаев) достигает 450 мк. Чрезвычайно отличаются вирусы по форме частиц — она может быть игольчатой, сферической, округлой и т. д. Резко отличаются вирусы и по химическому составу. Некоторые из них состоят лишь из белка и нуклеиновых кислот (РНК, ДНК или одной из них). Другие же имеют некоторые ферментные системы.

О различиях в природе отдельных вирусов может дать представление следующий пример. Вирус табачной мозаики представляет собой голый нуклеотид, ничтожно малые частицы которого, видимые лишь в электронном микроскопе, образуют паракристаллические решетки (рис. 22). Частицы вируса могут давать довольно большие кристаллические образования. В то же время частицы вируса бешенства и оспы могут быть различимы при увеличении оптического микроскопа. Они имеют оболочку и обладают физиологическими свойствами.

Из сказанного следует заключить, что вирусы объединены в одну группу формально, исходя из их свойства проходить через фильтры, задерживающие бактерии. По существу же природа и свойства отдельных организмов, включенных сюда, весьма различны.

Вирусы не могут культивироваться на искусственных питательных средах и размножаются лишь в организме восприимчивого к ним живого существа или на их тканях. В почве вирусы также не размножаются, но могут сохраняться длительное время.

Вирусы были открыты в 1892 г. русским ученым Д. И. Ивановским при изучении причин заболевания табака мозаичной болезнью. Значительно позднее (1935) американский ученый У. Стенли получил вирус табачной мозаики в кристаллическом виде. Ему удалось разделить вирус на основные компоненты — белок и нуклеиновую кислоту, а затем вновь соединить их (1956). Отдельные части не вызывали заболевания табака, а соединенные обеспечивали восстановление активных свойств вируса.

Вирусы микроорганизмов получили наименование фагов. Существуют бактериофаги — паразиты бактерий, актинофаги — паразиты актиномицетов и альгофаги — паразиты водорослей.

Фаги обладают весьма оригинальной структурой.

У них имеется многогранная головка и более или менее длинный отросток, оканчивающийся пластинкой с 5—6 выростами. Диаметр головки фага редко превышает 0,05—0,1 мк. Отросток может достигать длины до 0,2 мк, хотя есть фаги с очень короткими отростками. Головка фага покрыта оболочкой, которая сложена из упорядоченно расположенных белковых субъединиц. Внутри головки находится одна или две нити ДНК или РНК. Одни фаги содержат в головке ДНК, другие РНК. Отросток имеет сверху чехол, построенный из спирально расположенных субъединиц белка, которые способны к сокращению. Внутри отростка расположен белковый стержень (рис. 23).

Фаг поражает микроорганизмы стилетообразными выступами отростка. Содержимое головки фага переводится затем в клетку микроба-хозяина, оболочка же фага остается вне его клетки. Под влиянием вещества фага метаболизм пораженной клетки перестраивается. Она начинает производить компоненты, входящие в состав частицы фага, из которых возникает большое число фаговых частиц. В конечном итоге оболочка микроорганизма растворяется (подвергается лизису), освобождая созревшие в клетке фаги (рис. 24, 25). В одной бактериальной клетке могут возникнуть сотни и даже тысячи частиц фага.

Растворять клетки бактерий (или других микробов) может только вирулентный фаг. Нередко, однако, клетка инфицируется недостаточно активным фагом, который может в ней существовать, не вызывая лизиса. При размножении микроорганизма частицы фага переходят в дочерние клетки. Фаги отмеченного порядка называются умеренными, а культуры микробов—передатчиков фагов—лизогенными. При определенных условиях лизогенные культуры микроорганизмов могут быть лизированы находящимися в них фагами.

Лизирующее действие фага на твердой питательной среде легко обнаруживается на микробном газоне по образованию прозрачных зон. В жидкой питательной среде фаги уменьшают плотность суспензии микроорганизмов.

Следует отметить специфичность действия фагов. Каждый индивидуальный фаг способен порождать один вид или группу близких организмов. Из этого следует, что в природе существует большая группа фагов. Один микроорганизм поражается несколькими различными фагами.

Рис. 24. Бактериальная клетка, атакуемая фагами (по Е. Сканга)

Рис. 25. Распад бактериальной клетки под влиянием фага (по Е. Сканга)

Вирусы играют большую роль в сельском хозяйстве как возбудители болезней животных и растений. Фаги поражают многие почвенные микроорганизмы и могут оказать определенное влияние на процессы, протекающие в почве. Работы последнего времени говорят о том, что на разных грибных организмах паразитируют не фаги, а типичные вирусы. Они изучены, однако, очень плохо.

Между вирусами и бактериями находятся микоплазмы. Это очень мелкие организмы (0,1—0,2 мк), имеющие форму круглых телец, тонких нитей или звездочек. Они проходят через бактериальные фильтры. Микоплазмы неподвижны. Среди них имеются патогенные (например, возбудитель плевропневмонии) и сапрофитные формы.

Микроскопические водоросли

Почвенные водоросли — большая группа растительных организмов, содержащих хлорофилл. Нередко они имеют не зеленую, а бурую или синеватую окраску. Это обусловлено содержанием в клетке водорослей помимо хлорофилла и других пигментов.

Водоросли, встречающиеся в почве, могут быть разделены на следующие группы ценозов:

а) наземные водоросли, разрастающиеся в массовом количестве на поверхности влажной или орошаемой почвы. Их разрастание носит эфемерный характер и связано с периодом сильного увлажнения;

б) почвенные водоросли, населяющие толщу почвенного слоя при нормальных условиях его увлажнения;

в) сверлящие водоросли, активно внедряющиеся в каменистый субстрат и живущие внутри мелких ходов и пор, проделанных ими в каменистой породе.

Массовое размножение водорослей на почве особенно бросается в глаза весной, когда возникают большие их скопления, вызывающие так называемое цветение полей. Аналогичные явления наблюдаются нередко после полива почвы.

Водоросли — фотосинтезирующие организмы, обогащающие почвенный слой органическим веществом. Некоторые из них (представители синезеленых) могут связывать молекулярный азот и способствуют повышению плодородия почвы.

Необходимо отметить способность значительной части микроскопических водорослей питаться органическим веществом. При отсутствии света (например, при жизни в толще почвенного слоя) они существуют как сапрофиты. Это миксотрофные водоросли.

Характеристика основных групп микроскопических водорослей, встречающихся в почве, дается ниже:

1. *Синезеленые водоросли* (Cyanophyta) — наиболее примитивная группа рассматриваемых организмов. Оболочка их клетки в основном состоит из пектина. Ядро примитивное. Хлорофилл не сосредоточен в хлоропластах, а разбросан в виде гранул по цитоплазме. Кроме хлорофилла в клетках имеются каротин, ксантофил и синий пигмент фикоциан. Синезеленые водоросли представлены одноклеточными, колониальными и многоклеточными организмами. Многие из водорослей могут передвигаться «реактивным» способом, выделяя из клетки набухающую в воде слизь.

Для систематики многоклеточных форм большое значение имеет присутствие или отсутствие пограничных клеток, или гетероцист — крупных клеток, лишенных в зрелом состоянии живого содержимого. Размножение происходит путем простого деления. У нитчатых форм с гетероцистами наблюдается распадение нитей — «трихома» на участки — гормогонии.

В почве встречаются представители ряда родов, имеющих нитчатое строение,— Nostoc, Anabaena, Cylindrospermum, Oscillatoria и др. Иные виды, такие, как Gloeocapsa, дают скопления круглых клеток, покрытых слизью.

Как уже отмечалось, многие синезеленые водоросли способны фиксировать молекулярный азот и в силу этого играют существенную роль в формировании почвы и повышении ее плодородия.

2. *Зеленые водоросли* (Chlorophyta) в большинстве случаев имеют клетки с целлюлозной или пектиновой оболочкой, которая нередко покрывается слизью. Клетки обычно одноядерные, но иногда многоядерные. Хлорофилл заключен в хроматофоры, которые могут иметь весьма разнообразную форму. Вегетативное тело бывает одноклеточным, колониальным или многоклеточным. Водоросли с многоклеточным строением образуют длинные нити.

У некоторых одноклеточных форм размножение происходит простым делением, но обычно образуются подвижные споры (зооспоры), имеющие жгутики. У многих представителей также образуются споры, но лишенные подвижности. Они называются апланоспорами, или автоспорами. У зеленых водорослей имеется половой процесс. У разных представителей он протекает далеко не одинаково. Чаще всего копулируют половые гаметы (планогаметы), сходные по строению с зооспорами.

В почве часто встречаются одноклеточные виды зеленых водорослей (Chlamydomonas, Chlorella, Chlorococcum и др.) и многоклеточные (Ulothrix, Hormidium, Vaucheria и т. д.)

3. *Желтозеленые водоросли* (Xanthophyta) по своему строению очень близки к зеленым водорослям. Основное отличительное свойство — дисковидные хроматофоры желтовато-зеленого цвета и наличие у зооспор двух жгутиков неравной длины. У нитчатых форм характерно строение оболочки из двух H-образных частей. В почве встречаются как одноклеточные формы (Pleurochloris и др.), так и многоклеточные (Heterothrix, Tribonema и др.).

4. *Диатомовые водоросли* (Bacillariophyta) характеризуются строением оболочки, которая состоит из внутреннего пектинового слоя и наружного тесно прижатого к нему сильно окрепшего слоя—«панциря». Панцирь масивен и сложен из двух половинок, надетых друг на друга. Их называют «теками». Большая крышечка носит название эпитеки, меньшая — гипотеки. Стенки створок имеют тонкую сложную структуру. У протопласта клетки есть ядро. Хроматофоры светло-бурые или желтые.

Размножаются диатомовые водоросли посредством деления. Может происходить образование половых «ауксоспор», формирование которых имеет место после слияния протопластов двух клеток. Ауксоспоры, первоначально покрытые пектиновой оболочкой, при развитии образуют панцирь.

В почве встречаются лишь мелкие одноклеточные диатомовые водоросли, имеющие вытянутые клетки, симметричные по продольной оси. Здесь обычно виды родов Navicula, Pinnularia, Hantzschia, Nitzschia и др.

5. *Эвгленовые водоросли* (Euglenophyta) характеризуются наличием у них в течение вегетативной жизни одного-двух жгутиков, благодаря которым они могут активно передвигаться. Форма клеток обычно округлая, чаще вытянутая. Оболочка клеток имеет целлюлозную при-

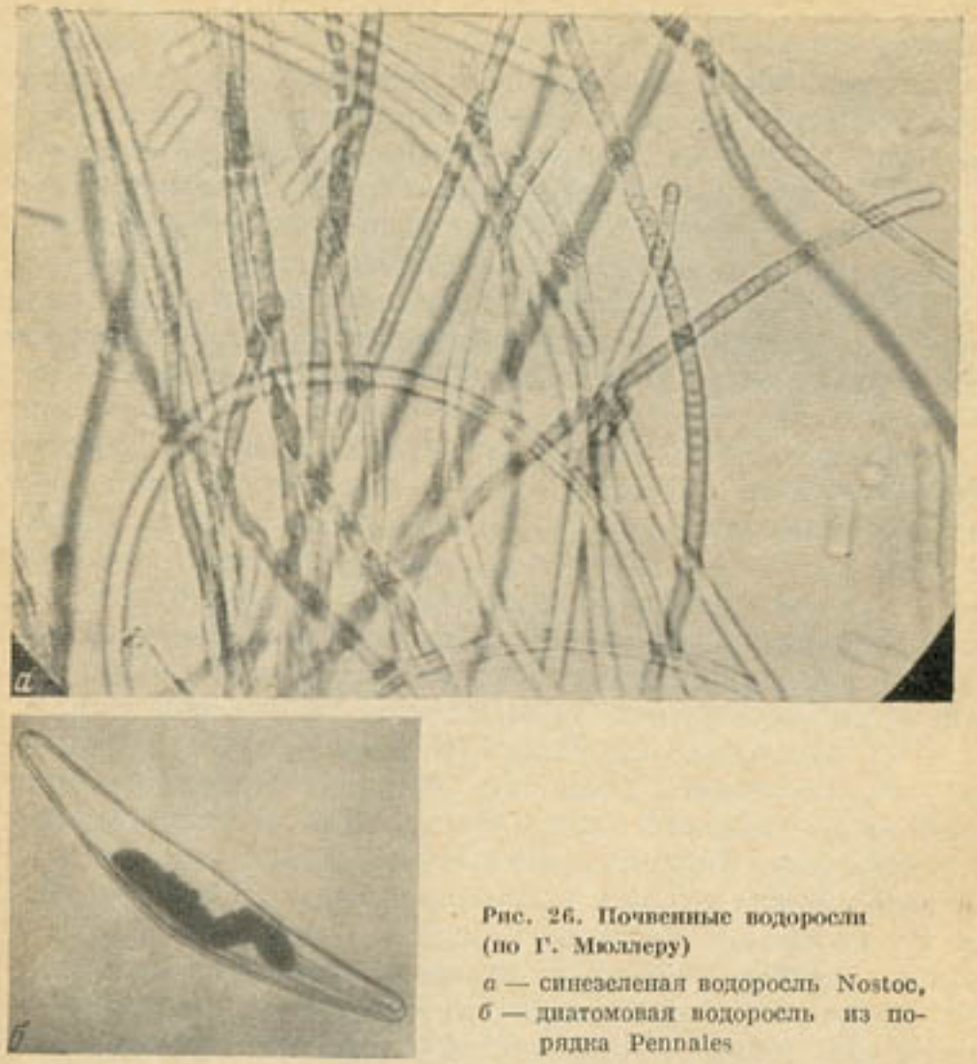


Рис. 26. Почвенные водоросли (по Г. Мюллеру)

а — синезеленая водоросль Nostoc, *б* — диатомовая водоросль из порядка Pennales

роду, но иногда построена из пектина. Клетки содержат ядро и хроматофоры, в которых содержится хлорофилл. Но встречаются формы, лишенные хлорофилла, которые питаются органическими соединениями. У большинства эвгленовых водорослей имеется глазок в виде пигментного красноватого пятна.

Размножение обычно протекает бесполым путем — продольным делением. У некоторых эвгленовых наблюдается половой процесс, сводящийся к слиянию вегетативных клеток и образованию зиготы. После ее деления возникают нормальные вегетативные клетки.

В почвах нередко обнаруживаются представители родов Chlamydomonas, Euglena, Trachelomonas и др. Ряд почвенных водорослей показан на рис. 26.

Простейшие и другие животные почвенного слоя

Около 40 лет тому назад возникло сомнение в существовании специфических почвенных простейших или протистов. Почва представлялась недостаточно влажной средой для их обитания. Однако благодаря работам как зарубежных, так и советских ученых, из которых особо следует отметить А. Л. Бродского и В. Ф. Николюка, прежние взгляды коренным образом изменились. Оказалось, что почва всегда содержит микроскопических почвенных животных (Protozoa). В плодородных почвах их общая численность может достигать сотен тысяч на 1 г. Тип почвы и ее состояние резко влияют на состав и численность почвенных протистов. Можно считать, что рассматриваемые нами ниже группы простейших представлены в почвах примерно в равной степени обильно.

Какую роль простейшие играют в почве? Некоторые исследователи рассматривают их как нежелательный элемент почвенного микронаселения, который подавляет деятельность некоторых групп микробов, например бактерий. Однако наблюдения советских исследователей (В. Ф. Николюк и др.) показывают обратное. В присутствии амеб энергия микробиологических процессов повышается. Возможно, что поедание старых бактериальных клеток облегчает размножение оставшихся и приводит к появлению популяции молодых и биохимически более активных особей. Определенное значение может иметь также то, что при поедании микроорганизмов и их переваривании простейшие превращают сложные органические соединения в более простые и тем способствуют увеличению в почве запаса доступных высшим растениям веществ.

Все простейшие животные одноклеточные. Размер клетки наиболее мелких простейших равен 2—4 мк, а наиболее крупных — 50—150 мк. Низшие представители простейших, такие, как амебы, не обладают постоянной формой тела. Их полужидкая протоплазма постоянно меняет свои очертания благодаря образованию выростов — ложных ножек, или псевдоподий, с помощью которых амебы передвигаются (другие простейшие имеют жгутики или реснички). У большинства простейших форма тела относительно постоянна, так как клетки одеты плотной эластичной оболочкой, образующей цитоплазму. У более сложно организованных

простейших имеются опорные структуры различной формы.

Все простейшие питаются, как правило, микроскопическими живыми существами — бактериями, водорослями или даже простейшими. Возможна также ассимиляция растворенных органических соединений. Многие простейшие являются паразитами.

В клетке простейших имеется обычно одно оформленное ядро, но встречаются и многоядерные виды. У инфузорий и некоторых корненожек имеется двойной ядерный аппарат. Большое ядро выполняет вегетативные функции, а малое связано с половым процессом. Клетка содержит, как правило, сократительную вакуоль, регулирующую запас воды в цитоплазме.

У простейших наблюдается бесполое и половое размножение. При бесполом размножении клетка делится на две или большее число частей. Половой процесс протекает весьма разнообразно у различных простейших. В основном он характеризуется тем, что собственно размножению предшествует слияние половых клеток (гамет) или двух половых ядер, ведущее к образованию одной клетки — зиготы. Из последней образуется новое поколение.

Для почв обычны следующие простейшие.

1. Корненожки (Rhizopoda), среди которых наиболее просто организованными являются амебы. Как уже отмечалось, они имеют голую клетку, т. е. лишены оболочки, образующую ложные ножки, или псевдоподии. С их помощью амебы передвигаются и заглатывают пищу. Поглощенная пища окружается вакуолью. Остатки пищи выбрасываются наружу. Амебы размножаются бесполым путем, причем делению протоплазмы предшествует кариокинетическое разделение ядра.

Некоторые амебы образуют раковины, в состав которых входят хитин, кремний и известняк. Форма раковины может быть весьма различной. Раковинные корненожки обитают в пресных водах и в болотистых сильно увлажненных почвах. В почвах часто встречаются Difflugia, Naegleria и другие виды амеб.

2. *Жгутиконосцы* (Mastigophora или Flagellata) характеризуются особыми органами движения — жгутиками. Чаще всего имеется лишь один жгут, нередко их бывает два, а иногда восемь и даже больше. Обычно клетка имеет плотную оболочку.

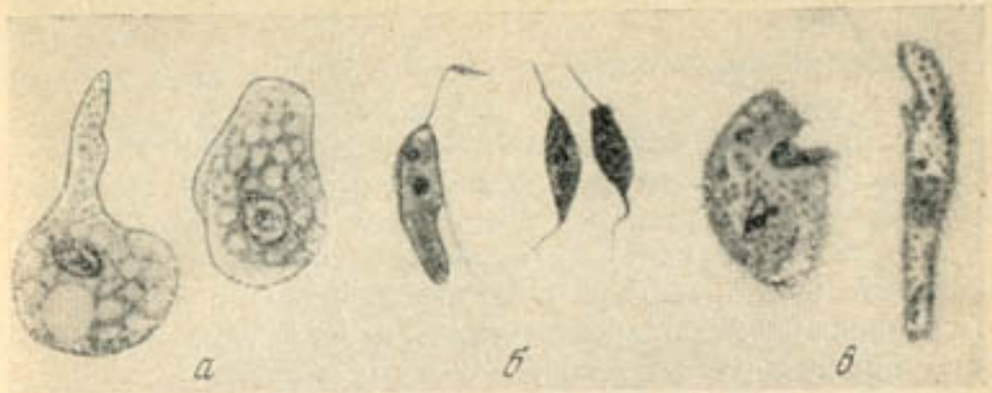


Рис. 27. Почвенные простейшие

а — корненожки — Naegleria, *б* — жгутиконосцы — Bodo, *в* — инфузории — Balantiophorus, Colpoda

К жгутиконосцам могут быть отнесены некоторые организмы переходного между животными и растениями типа, например эвгленовые водоросли, которых называют растительными жгутиконосцами (их особенности рассмотрены выше). Для типичных жгутиконосцев характерно отсутствие хроматофор с хлорофиллом и питание осмотическим путем сапрофитно или путем заглатывания оформленных частиц.

В почвах часто встречаются виды Bodo, Cercomonas и другие, имеющие два жгутика. У их основания небольшой кусок цитоплазмы лишен оболочки, и здесь происходит заглатывание пищи, которой обычно являются бактерии.

Размножение жгутиконосцев происходит обычно путем простого деления. Может иметь место и половой процесс.

3. *Инфузории* (Infusoria или Ciliata) также относятся к одноклеточным животным. Поверхность клетки, покрытая плазменной оболочкой, имеет большое количество ресничек, согласованные движения которых обеспечивают движение. Число ресничек у одной инфузории может достигать 10—15 тысяч. В клетках имеются большие и малые ядра, сократительная вакуоль и некоторые другие структурные элементы. Заглатывание пищи происходит через ротовую впадину и глотку. В основном инфузории питаются бактериями, которые загоняются в рот ресничками. Скопившаяся на дне глотки пища вместе с не-

большим количеством воды поступает в эндоплазму, образуя пищеварительную вакуоль. Непереваренный остаток выбрасывается наружу через определенный участок тела.

Размножение инфузорий происходит путем поперечного деления. Возможен половой процесс, протекающий по типу конъюгации.

В почве встречаются представители родов Colpoda, Pleurotrichia. Ряд почвенных простейших показан на рис. 27.

В почве помимо простейших обитает большое количество более крупных беспозвоночных животных: дождевых червей, различных насекомых и их личинок, клещей, моллюсков, нематод и т. д. Примерное соотношение их численности на 1 дм³ может быть выражено следующими показателями:

нематоды	30000	рачки, насекомые, пауки	100
ногохвостки	1000	энхитриды	50
клещи	2000	земляные черви	2
коловратки и тихоходы	500		

Беспозвоночные животные играют огромную роль в почвенных процессах. Они перерабатывают такие стойкие растительные и животные остатки, как кератин, хитин и клетчатка. Измельчение различных тканей беспозвоночными увеличивает поверхности последних и облегчает воздействие на них бактерий.

Животные прокладывают в почве ходы и этим способствуют увеличению ее скважности и повышению аэрации. Это усиливает мобилизационные процессы.

Растительные вещества, проходя через пищеварительный тракт беспозвоночных, не только разлагаются, но в значительной мере превращаются в перегной. Еще Дарвин подчеркивал огромную роль дождевых червей в создании перегноя и улучшении структуры почвы. Роль животных в почвенных процессах не исчерпывается только переработкой ими веществ, находящихся в почве. Они заносят в почвенный слой подстилку и опад, вовлекая их, таким образом, в более быстрый круговорот веществ. Нередко животные заносят органические вещества в материнскую породу. Это способствует увеличению мощности почвенного слоя.

Рис. 28. Звездообразно соединенные клетки Seliberia stellata под электронным микроскопом (по Т. В. Аристовской)

Рис. 29. Формы микроорганизмов, обнаруживаемые в почве с помощью электронного микроскопа (по Д. И. Никитину).

а — клетки бактерий с бугристой поверхностью, *б* — с выростами, *в* — почковидные клетки бактерий с вакуолями, *г* — протозоа (очевидно, Suctoria), *д* — диатомовая водоросль

Новые формы почвенных микроорганизмов

В последнее время благодаря использованию принципиально новых методических приемов (капиллярная микроскопия, электронная микроскопия, применение сред нового состава и т. д.) в почве выявлены многие оригинальные формы микроорганизмов. Условно мы их называем «новыми», хотя в почве эти микроорганизмы, очевидно, существуют с незапамятных времен. Изучение данных, весьма интересных с точки зрения морфологии и физиологии микроорганизмов, только началось, но, без сомнения, их познание составит новую интересную страницу почвенной микробиологии. Ниже мы отмечаем лишь некоторые из недавно описанных необычных почвенных микроорганизмов. Так, Т. В. Аристовская, используя капиллярные педоскопы, обнаружила в почве интересную бактерию со спиралевидно извитыми клетками, названную в честь советского микробиолога Г. Л. Селибера «Seliberia». Клетки этого микроба часто образуют звездовидное скопление (рис. 28). В капиллярах встречаются почкующиеся бактерии из родов Pedomicrobium и Hyphomicrobium.

В лаборатории автора этой работы Д. И. Никитин на голодных средах изолировал бактерий, имеющих форму почки,— Renobacter, с бугорчатыми клетками — Tuberoidobacter, бактерию, образующую многочисленные завитки,— Spirosoma и ряд других форм. Л. В. Васильева выделила бактерию, имеющую звездообразную форму (Stella humosa).

Г. А. Заварзин, используя специальные среды, показал, что в почвах богато представлены почкующиеся бактерии, не растущие на общепринятых средах. Здесь встречаются также микроорганизмы, близкие к микоплазмам.

При электронномикроскопическом изучении почвы в ней обнаруживается не только большое число разнообразных мелких бактерий, но и организмы, подобные протозоо и водорослям столь малой величины, что они практически не видны в оптический микроскоп. Некоторые из микроорганизмов, обнаруженных в почве с помощью электронного микроскопа, показаны на рис. 29.

Большая работа по изучению новых почвенных и водных форм микроорганизмов ведется сейчас не только в СССР, но и в ряде других стран.

4

ПРОЦЕССЫ, ВЫЗЫВАЕМЫЕ МИКРООРГАНИЗМАМИ

Аммонификация органических азотсодержащих соединений

Азот — основной элемент, определяющий высоту урожая сельскохозяйственных культур. Вместе с тем из большого числа разнообразных соединений азота, встречающихся в почве, растения могут использовать для питания в основном минеральные формы этого элемента. Запас почвенного азота находится в форме перегнойных соединений, которые довольно медленно минерализуются почвенными микроорганизмами, после чего азот становится доступным растениям. В разделе, посвященном синтезу и распаду перегноя, будут рассмотрены микроорганизмы, вызывающие распад гумусовых веществ. Здесь же мы остановимся на превращениях в почве азотсодержащих органических соединений растительных и животных остатков. Прежде всего следует коснуться распада белков и составляющих их компонентов — пептонов и аминокислот. Минерализация этих соединений микроорганизмами приводит к выделению содержащегося в них азота в форме аммиака. Отсюда и сам процесс получил наименование аммонификации.

Процесс аммонификации белков вызывают весьма разнообразные гнилостные микроорганизмы как аэробные, так и анаэробные. Здесь могут быть упомянуты бактерии, актиномицеты, грибы и близкие к ним организмы. Обычно в аэробных условиях на растительных и животных остатках первоначально размножаются разнообразные неспороносные бактерии из родов Pseudomonas, Bacterium, микобактерии, а также грибы. Позднее начинают преобладать спорообразующие бактерии и актиномицеты.

Размер накопления свободного аммиака в разлагающихся органических остатках зависит от соотношения в них углерод- и азотсодержащих соединений, доступных микроорганизмам. Если, например, в субстрате содержатся преимущественно белки, т. е. вещества, богатые азотом, то происходит накопление аммиака. В среде, обогащенной углеводами, микроорганизмы потребляют освободившийся минеральный азот, и он подвергается «биологическому закреплению». Считается, что свободный NH_3 может находиться в среде, если соотношение N к C в разлагающемся субстрате не выше 1 : 20.

Аммонификации легко подвергаются как простые, так и сложные белки. Простые белки (протеины) разрушаются первоначально до пептонов, а затем до аминокислот. Распад последних осуществляется различными путями, некоторые из них представлены ниже (R — радикалы):

1. Дезаминирование:

$$R{-}CH_2{-}\underset{\displaystyle NH_2}{\underset{|}{CH}}{-}COOH \rightarrow R{-}CH{=}CH{-}COOH + NH_3.$$

2. Окислительное дезаминирование:

$$R{-}\underset{\displaystyle NH_2}{\underset{|}{CH}}{-}COOH + {}^1/_2O_2 \rightarrow R{-}\underset{\displaystyle O}{\underset{\|}{C}}{-}COOH + NH_3.$$

3. Восстановительное дезаминирование:

$$R{-}\underset{\displaystyle NH_2}{\underset{|}{CH}}{-}COOH + 2H \rightarrow R{-}CH_2{-}COOH + NH_3.$$

4. Декарбоксилирование:

$$R{-}\underset{\displaystyle NH_2}{\underset{|}{CH}}{-}COOH \rightarrow R{-}CH_2NH_2 + CO_2.$$

В состав сложных белков (протеидов) могут входить соединения небелковой природы (липоиды, углеводы), но особое значение имеют нуклеиновые кислоты. Белковая часть сложных белков разрушается микроорганизмами только что описанными путями. Отщепленные же нуклеиновые кислоты, содержащие азот, также подвергаются аммонификации.

В моче, выделяемой человеком и животными, содержатся мочевина, мочевая и гиппуровая кислота. В довольно значительных количествах мочевина может образовываться в процессе их жизнедеятельности различными грибами. В почве и компостах мочевина легко гидролизуется весьма разнообразными кокковидными и палочковидными бактериями. Их обычно называют уробактерии. При распаде мочевины протекает следующая простая реакция:

$$\underset{\text{мочевина}}{(NH_2)_2CO} + \underset{\text{вода}}{2H_2O} = \underset{\substack{\text{углекислый}\\ \text{аммоний}}}{(NH_4)_2CO_3}$$

Азот мочевой кислоты первоначально переводится гнилостными микроорганизмами в форму мочевины, которая затем превращается в аммиак

$$\underset{\substack{\text{мочевая}\\ \text{кислота}}}{\begin{matrix} NH{-}CO \\ | \quad | \\ CO \quad C{-}NH \\ | \quad \| \\ NH{-}C{-}NH \end{matrix}}\!\!>CO + \underset{\text{вода}}{4H_2O} = \underset{\text{мочевина}}{2\,(NH_2)_2CO} + \underset{\text{тартроновая кислота}}{HOOC{-}CHOH{-}COOH}$$

Гиппуровая кислота распадается по следующему уравнению:

$$\underset{\text{гиппуровая кислота}}{C_6H_5CONH{-}CH_2{-}COOH} + \underset{\text{вода}}{H_2O} = \underset{\substack{\text{бензойная}\\ \text{кислота}}}{C_6H_5COOH} + \underset{\text{гликоль}}{CH_2NH_2{-}COOH}$$

В дальнейшем гликоль разлагается, освобождая аммиак.

Помимо уже отмеченных в природе встречаются и другие азотсодержащие соединения, как, например, хитин, входящий в состав некоторых компонентов клетки грибов и покровов различных животных. Эти соединения более или менее быстро также подвергаются процессу аммонификации.

Нитрификация

Аммиак, образующийся в почве, довольно быстро окисляется в азотистую, а потом в азотную кислоту. Этот процесс получил название нитрификации. Л. Пастер был первым исследователем, допустившим, что нитрификация вызывается деятельностью микроорганизмов. В 80-х годах прошлого столетия Ж. Шлёзинг и А. Мюнтц во Франции экспериментально показали, что возбудитель окисления

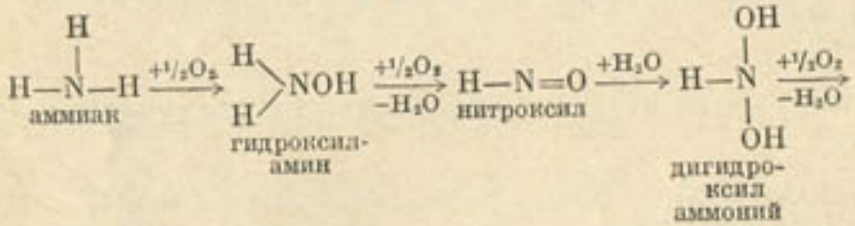
аммиака убивается температурой в 100°, т. е. имеет биологическую природу. Однако выделить культуру нитрификаторов им не удалось. Позднее это осуществил С. Н. Виноградский.

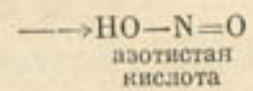
Нитрификация протекает в два этапа:

а) $2NH_3 + 3O_2 = 2HNO_2 + H_2O$;
аммиак, кислород, азотистая кислота, вода

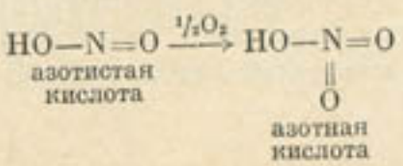
б) $2HNO_2 + O_2 = 2HNO_3$
азотистая кислота, кислород, азотная кислота

Отмеченные нами реакции являются суммарными, и в них указываются лишь конечные продукты. На самом же деле здесь имеется многоступенчатый процесс. Первая реакция — окисление аммиака в азотистую кислоту — протекает следующим путем:





Вторая реакция — окисление азотистой кислоты в азотную осуществляется следующим образом:

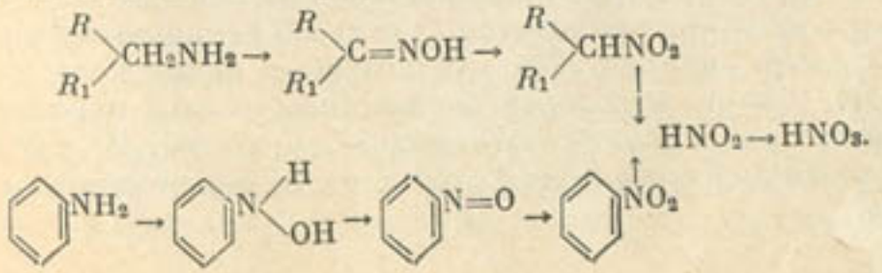


Возбудителей процесса нитрификации, т. е. нитрифицирующих бактерий, удалось выделить, как уже отмечалось, С. Н. Виноградскому в 1890 г. Эти микроорганизмы оказались типичными автотрофами, т. е. они не нуждаются совершенно в органическом веществе и ассимилируют углерод из углекислоты воздуха или углекислых солей. Окисление азотсодержащих минеральных соединений азота (NH_3 или HNO_3) имеет для них энергетическое значение и позволяет синтезировать все соединения клетки, а также отправлять другие жизненные функции. Органические соединения в дозировках, обычно применяемых для культивирования сапрофитных бактерий, угнетают развитие нитрифицирующих бактерий.

Первая фаза нитрификации, т. е. окисление аммиака до азотистой кислоты, производится в почвах бактериями рода Nitrosomonas, имеющими форму вытянутых в длину кокков (рис. 30) с одним жгутиком; Nitrosomonas образуют зооглеи, т. е. скопления клеток, покрытых слизью. В некоторых почвах встречаются Nitrosospira, имеющая спиралевидную форму клетки. Этот микроорганизм изучен плохо.

Окисление HNO_2 в HNO_3 осуществляется неспорообразующей бактерией, имеющей клетки грушевидной формы; ее относят к роду Nitrobacter. Микроб размножается почкованием, причем образующаяся дочерняя клетка обладает жгутиком (рис. 31). Nitrosomonas и Nitrobacter являются автотрофами. Однако установлено, что их рост возможен на некоторых органических средах. Так, Nitrosomonas способен окислять не только соли аммония, но и производные пурина (гуанин, мочевую кислоту, аллантоин и мочевину). Это показано исследованиями Е. Л. Рубан. Nitrobacter может развиваться, хотя и медленно, на среде, имеющей соли уксусной кислоты и набор аминокислот.

В последние годы американский исследователь М. Александер и его сотрудники показали, что многие сапрофитные микроорганизмы могут образовывать некоторое количество нитритов и нитратов в среде, содержащей различные органические вещества. Этот процесс не имеет энергетического значения и поэтому должен рассматриваться как идущий сопряженно с другими окислительными реакциями. В нитраты могут превращаться как алифатические, так и циклические соединения. Схематически процесс возможно представить в следующем виде:



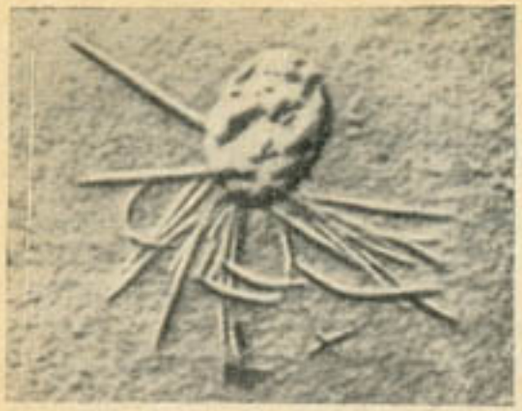
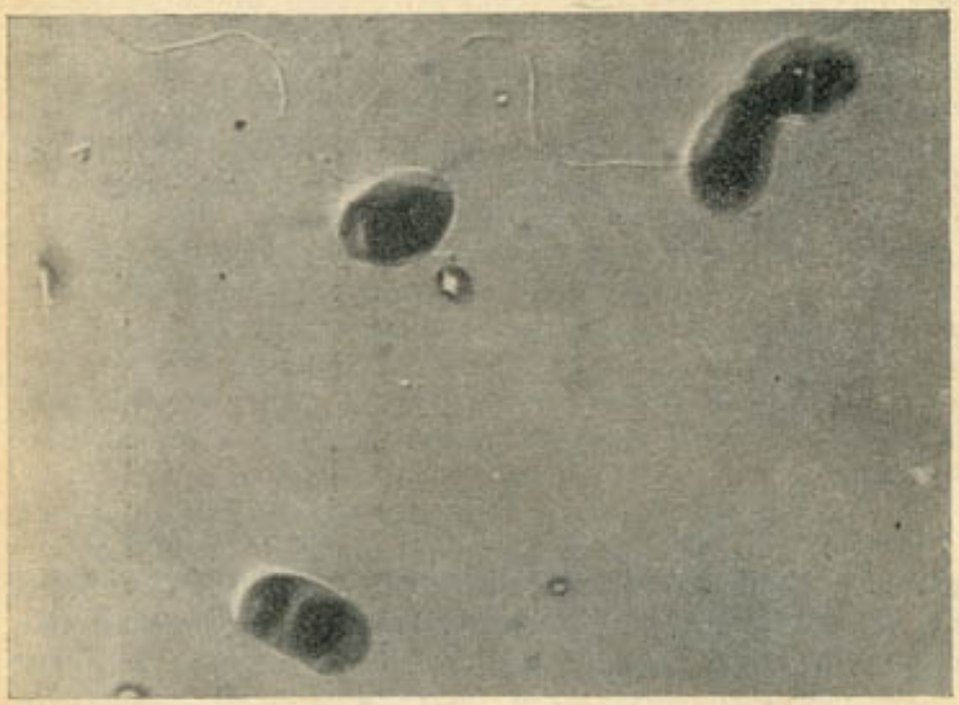


Рис. 30. Nitrosomonas под электронным микроскопом (по Е. Л. Рубан)

Рис. 31. Nitrobacter под электронным микроскопом (по Г. А. Заварзину)



Энергия процесса нитрификации в почвах связана с их плодородием, и весьма нередко о потенциальном богатстве почвы судят по нитрификационной способности. В ряде случаев, однако, приходится думать об ограничении процесса нитрификации. По наблюдениям индийского ученого Н. Дхара, некоторое количество аммиака окисляется до азотной кислоты фотохимическим путем. В местностях с сильной инсоляцией этот процесс может иметь значение.

В прошлом с помощью нитрификации получали селитру для пороха. Для этого сточную жидкость пропускали через сложенный в штабеля хворост, где органические вещества разлагались и накоплялась азотная кислота.

Биологическое закрепление (иммобилизация) азота

При бурном развитии почвенные микроорганизмы потребляют минеральные соединения азота и переводят азот в белок плазмы. Происходит, как говорят, иммобилизация азота. Она наблюдается при внесении в почву значительных количеств веществ, богатых углеродом, но бедных азотом, например соломистых удобрений. После отмирания микроорганизмов ассимилированный ими азот минерализуется. Таким образом, биологическое закрепление азотсодержащих минеральных соединений временно приводит к большему или меньшему обеднению почвы доступными для растений формами азота. Имеющиеся наблюдения показывают, что около 10% микробного белка уже в первый год минерализуется и превращается в аммиак.

Иммобилизация азота имеет место при внесении в почву органических соединений с соотношением C : N, большим, чем 1 : 20. Если в почву попадают вещества с более узким соотношением C : N, то наблюдается накопление минеральных форм азота, т. е. мобилизация азота (см. рис. 76).

Ассимилировать соли аммония и азотной кислоты, т. е. вызывать иммобилизацию азота, могут весьма разнообразные микроорганизмы: бактерии, плесневые грибы, актиномицеты и другие микроскопические существа.

Иммобилизация неорганического азота имеет важное агрономическое значение, и с этим приходится считаться. Так, удобрение почвы, предназначенной под зерновые, бедными азотом растительными остатками (например, соломой) ухудшает азотное питание растений. Их можно вносить в почву лишь с азотными минеральными удобрениями. В этом случае получается хороший результат. Рекомендуют на каждую тонну запахиваемой в почву соломы давать 6—7 кг азота в форме минеральных солей.

Бобовые растения, фиксирующие атмосферный азот в симбиозе с бактериями, не испытывают депрессии от внесения соломистых удобрений. Наоборот, они лучше разви-

Рис. 32. Влияние соломистых удобрений на люпин (песчаная культура)

а — контроль,
б — солома внесена в верхний слой песка,
в — солома внесена во всю массу песка

ваются и связывают больше атмосферного азота (рис. 32). Опыт показывает, что от соломистых удобрений получается лучший эффект, если они вносятся в верхний слой почвы. Это объясняется более быстрым разрушением в аэробных условиях летучих кислот, образующихся при распаде клетчатки и вредно действующих на корневую систему растений.

В районах, где земледелие имеет зерновой уклон, накапливаются большие избытки соломы. Обычно ее сжигают. Целесообразно поставить вопрос об использовании соломы как органического удобрения под бобовые и зерновые культуры. В последнем случае солому надо вносить с минеральными азотными удобрениями. Запахивать солому можно только после предварительного измельчения. Эту задачу успешно решают при помощи специальных машин.

Денитрификация

В почве может протекать процесс восстановления нитратов, причем образуется N_2 или N_2O. Это — процесс денитрификации. Его вызывают при дефиците кислорода разные бактерии, которые способны использовать кислород нитратов для окисления органических соединений. Если

в среде присутствуют моносахариды, то редукция нитратов до N_2 пойдет по следующему пути:

$$\underset{\text{сахар}}{5C_6H_{12}O_6} + \underset{\substack{\text{азотнокис-}\\\text{лый калий}}}{24KNO_3} = \underset{\substack{\text{кислый}\\\text{углекислый}\\\text{калий}}}{24KHCO_3} + \underset{\substack{\text{углеки-}\\\text{слота}}}{6CO_2} + \underset{\text{вода}}{18H_2O} + \underset{\text{азот}}{12N_2}.$$

Нитраты отдают свой кислород не сразу, и их восстановление протекает как многоступенчатый процесс:

$$\underset{\substack{\text{азотная}\\\text{кислота}}}{HNO_3} \rightarrow \underset{\substack{\text{азотис-}\\\text{тая}\\\text{кислота}}}{HNO_2} \rightarrow \underset{\substack{\text{азотно-}\\\text{ватистая}\\\text{кислота}}}{HNO} \rightarrow \underset{\substack{\text{закись}\\\text{азота}}}{N_2O} \rightarrow \underset{\text{азот}}{N_2}$$

Редукцию азотнокислых солей до азотистой кислоты и азота могут вызывать многие, преимущественно неспорообразующие бактерии (Pseudomonas fluorescens, Bact. stutzeri). Они чрезвычайно распространены во всех почвах.

Какое же практическое значение имеют денитрифицирующие бактерии? До недавнего времени считали, что редукция нитритов идет только в уплотненных или переувлажненных почвах. Новые данные заставляют пересмотреть этот вопрос. С несомненностью доказано, что даже в почвах, обладающих хорошей структурой и нормальной влажностью, происходит восстановление некоторых количеств азотнокислых соединений. Это объясняется тем, что в каждой почве имеются микрозоны, недостаточно обеспеченные кислородом. В них и протекают восстановительные процессы.

Интенсивность редукции нитратов в значительной мере определяется их количеством в почве. Оно значительно возрастает при увеличении запаса азотнокислых соединений. Поэтому с денитрификацией особенно следует считаться при использовании высоких доз азотных удобрений.

Обычно коэффициент использования азотных туков не превышает 70%. Потеря отчасти объясняется их вымыванием из почвы, но в значительной мере она связана с процессом денитрификации. Соответствующими приемами можно существенно повысить коэффициент полезного действия азотных удобрений (см. ниже).

Газообразный азот из его окисленных соединений может образоваться в силу чисто химических реакций. Этот вопрос мы рассматриваем в разделе, посвященном регулированию микробиологических процессов в почве.

Усвоение молекулярного азота

Азот — первый элемент, определяющий высоту урожая. Запасы газообразного азота в атмосфере практически неисчерпаемы. Над каждым гектаром содержится такой запас азота, который мог бы обеспечить хорошие урожаи в течение миллионов лет. Однако растениям необходим азот минеральных соединений. Обычно растения испытывают нужду в азотном питании, в то время как их надземная часть окружена огромными запасами молекулярного азота, а корни находятся в почве, где также имеется большой фонд неусвояемого органического азота в форме перегноя.

На основании накопленных данных исследователи пришли к выводу, что в природе все же имеются процессы, обогащающие почву азотом. Стало очевидным также, что это связано с деятельностью микроорганизмов. Так, в 1885 г. французский ученый М. Бертело установил, что в почве наблюдается некоторое увеличение содержания азота, но этот процесс подавляется стерилизацией.

В 1893 г. С. Н. Виноградский сделал крупное открытие. Он установил, что некоторые сапрофитные анаэробные бактерии могут усваивать газообразный азот. Был описан анаэробный возбудитель этого процесса, названный Clostridium pasteurianum (рис. 33), который оказался широко распространенным в разных почвах. Позднее было показано, что и другие анаэробные микроорганизмы способны фиксировать молекулярный азот. Экология этих спорообразующих бактерий к настоящему времени изучена достаточно хорошо. Они неприхотливы и встречаются повсеместно.

Рис. 33. Clostridium pasterianum под электронным микроскопом

В 1901 г. М. Бейеринк открыл аэробную бактерию, усваивающую молекулярный азот — Azotobacter chroococcum. Молодые клетки этого микроорганизма имеют палочковидную форму. Они подвижны. При старении клетки становятся кокковидными и обычно окружены капсулами (рис. 34). На средах, лишенных связанного азота, Azotobacter хорошо растет, образуя темноокрашенные колонии (рис. 35). Позднее были описаны другие виды Azotobacter'а, имеющие некоторые морфологические и культуральные отличия, в частности другой цвет колоний. Эти виды встречаются реже, чем Azotobacter chroococcum.

Azotobacter весьма требователен к субстрату. Он не выносит кислой реакции среды и дефицита фосфора, весь-

Рис. 34. Azotobacter chroococcum под электронным микроскопом (по Т. М. Кадыровой)

ма влаголюбив и т. д. Отмеченные особенности делают понятным, почему эта бактерия обычно встречается главным образом в плодородных почвах. Бактериям рода Azotobacter посвящено большое количество работ, и к настоящему времени они изучены в достаточной мере хорошо.

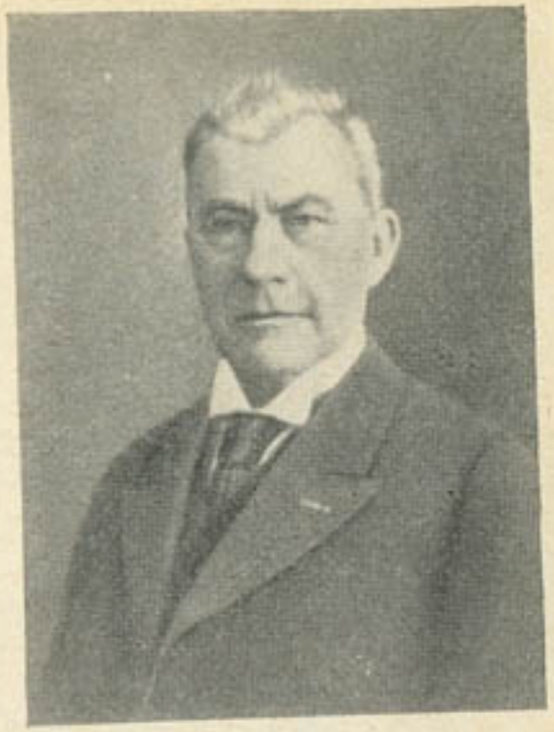
Установлено, что многие другие почвенные микроорганизмы способны усваивать молекулярный азот. К ним, в частности, относятся бактерии рода Beijerinckia, весьма близкие к Azotobacter'у, но в отличие от последнего вида отличающиеся значительной кислотоустойчивостью. Они распространены в кислых латеритных почвах субтропической и тропической зоны. Большинство культур Beijerinckia дает на безазотной среде с глюкозой выпуклые блестящие, нередко складчатые слизистые колонии вязкой консистенции (рис. 36). При старении колонии окрашиваются в красноватый или темно-коричневый цвет.

Интересные формы почвенных азотфиксаторов найдены в СССР. Н. А. Красильников описал энергичного азотусвоителя из рода Pseudomonas и дал ему название Azotomonas fluorescens. М. В. Федоров и Т. А. Калининская выделили микобактерии, усваивающие атмосферный азот. Многие азотфиксирующие организмы описаны зарубежными учеными. Помимо бактерий усваивать молекулярный азот, по-видимому, могут некоторые грибы и актиномицеты. Большинство из вновь описанных фиксаторов молекулярного азота изучены недостаточно.

Усваивать молекулярный азот могут многие синезеленые водоросли (цианобактерии). К настоящему времени эта способность установлена почти у сорока видов этих микроорганизмов. Большинство синезеленых водорослей лучше всего развивается при нейтральной и слабощелочной среде. В почвах СССР обнаружено 17 видов азотусваивающих синезеленых водорослей (Э. А. Штина). Из их числа следует отметить виды Anabaena, Cylindrospermum, Gloeotrichia и др.

Все азотфиксирующие микроорганизмы могут ассимилировать связанные формы азота в виде минеральных и органических соединений. Присутствие этих веществ в среде подавляет у микробов азотфиксирующую способность.

Помимо свободно живущих микроорганизмов молекулярный азот могут связывать некоторые микробы, живущие в симбиозе с высшими растениями, в частности с бо-



М. БЕЙЕРИНК

бовыми. С давних пор было известно, что бобовые растения повышают плодородие почвы. Об этом писали еще до нашей эры греческий философ Теофраст, а также римляне Катон и Варрон. Точные эксперименты французского ученого Ж. Буссенго установили, что бобовые растения обогащают почву азотом. Немецкие ученые Г. Гельльригель и Г. Вильфарт в своих классических работах доказали, что существует взаимосвязь между нахождением на корнях бобовых растений бородавчатых выростов — корневых клубеньков — и фиксацией растениями свободного азота.

Наличие клубеньков у бобовых растений было известно очень давно, и их описание дано в научных работах XVI в. Однако лишь во второй половине прошлого столетия (1866) известный русский ученый Н. С. Воронин показал, что в клубеньках находятся микроскопические существа. Это были клубеньковые бактерии.

Чистые культуры клубеньковых бактерий выделил М. Бейеринк (1888). Он показал, что чистые культуры клубеньковых бактерий не фиксируют молекулярного азота. Процесс азотусвоения протекает лишь в клубеньках на корневой системе бобовых растений, образуемых

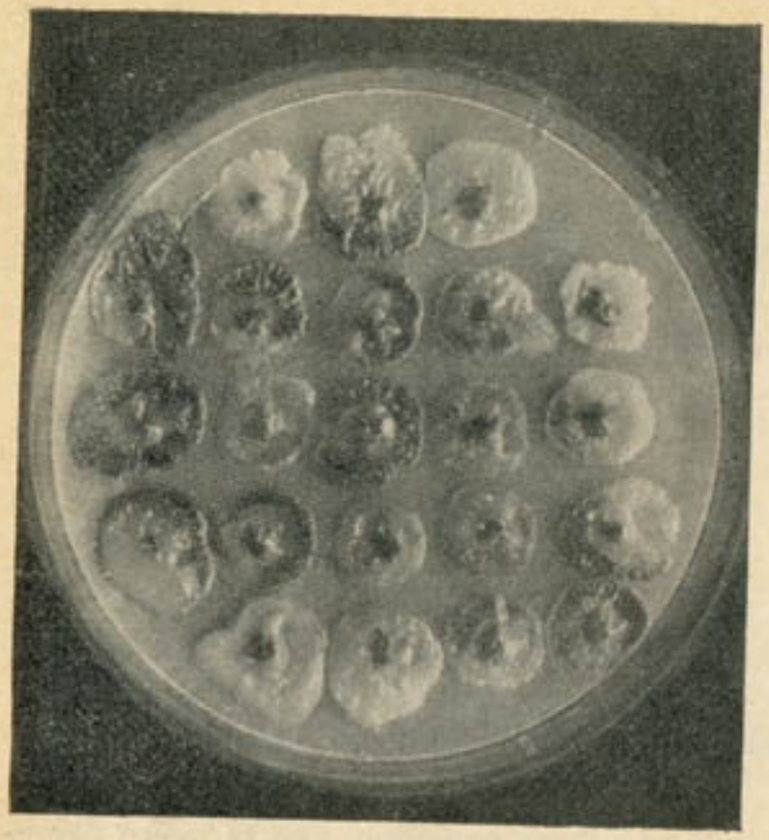
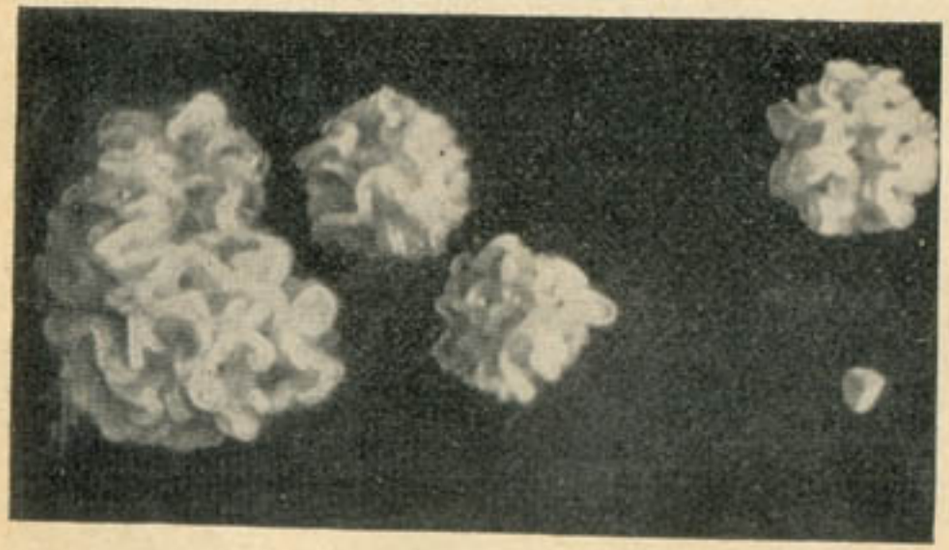


Рис. 35. Колонии Azotobacter chroococcum на твердой питательной среде, не содержащей азота

Рис. 36. Колонии Beijerinckia, на безазотной агаровой среде (по Д. Беккингу)



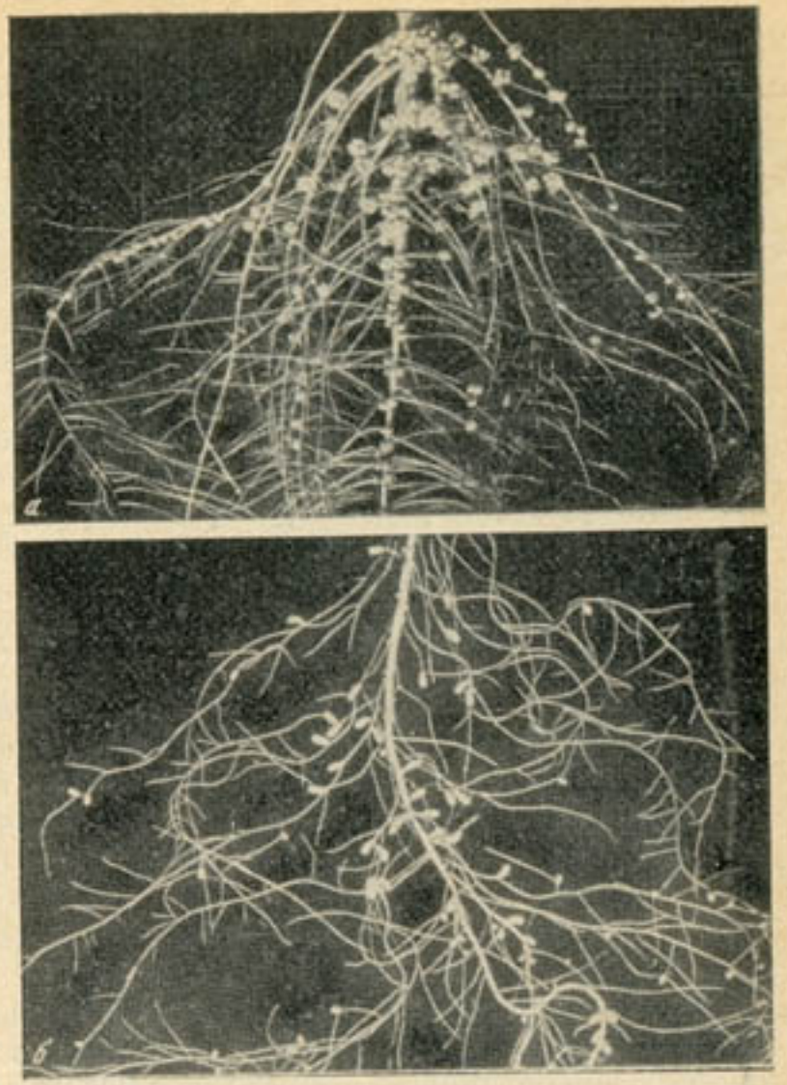
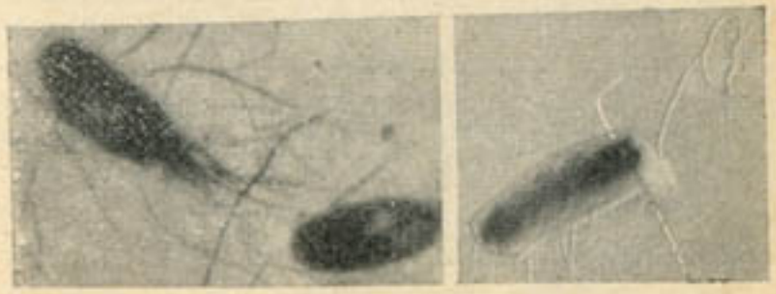


Рис. 37. Клубеньки на корнях бобовых растений (по И. Доммергу и Ф. Манкино)

а — корневая система соевых бобов,
б — корневая система красного клевера

Рис. 38. Клетки Rhizobium с жгутами под электронным микроскопом (по Ж. де-Лей)



под влиянием проникающих в корень бактерий (рис. 37). На первых этапах изучения клубеньковых бактерий большое внимание им уделил известный польский ученый А. Пражмовский.

Клубеньковые бактерии, относимые к роду Rhizobium, представляют собой неспорообразующие подвижные аэробные палочки. Их внешний облик сильно меняется в процессе жизненного цикла (рис. 38). При старении они теряют подвижность, сильно разбухают и образуют крупные клетки, называемые бактероидами. Клубеньковые бактерии могут жить свободно в почве, но обычно вступают в симбиоз с бобовыми растениями. От растения-хозяина бактерии получают углеродсодержащие вещества, а сами снабжают его азотной пищей, вырабатываемой из атмосферного азота. Отток ассимилированного азота из клубеньков в другие ткани растения происходит в форме аминокислот.

Проникновение клубеньковых бактерий из почвы в корневую систему растений идет через корневой волосок, где бактерии образуют так называемую инфекционную нить (рис. 39). Достигая меристемы корня, бактерии выходят из «инфекционной нити», заражая клетки растительных тканей. Их быстрое деление приводит к формированию клубенька. Структура зрелого клубенька дана на рис. 40, 41.

Следует особо подчеркнуть то, что отдельные культуры клубеньковых бактерий резко отличаются по своей активности, т. е. способности в симбиозе с бобовыми растениями ассимилировать молекулярный азот. В почве встречаются как активные, так и совершенно неактивные культуры этих микроорганизмов. Последние дают образование клубеньков, но азотфиксации в них не происходит (рис. 42).

По ряду признаков клубеньки, образованные активными культурами Rhizobium, отличаются от клубеньков, сформированных неэффективными расами этих микроорганизмов. В частности, активные формы окрашены в розоватый тон благодаря наличию в них пигмента леггемоглобина, близкого по своему составу к гемоглобину крови животных. Неэффективные клубеньки имеют зеленоватую окраску.

Весьма важно то, что отдельные культуры Rhizobium способны образовывать клубеньки лишь у определенной

Рис. 39. Продольный разрез инфекционной нити в образующемся клубеньке. Продольный разрез под электронным микроскопом (по Ф. Бергерсену)

группы бобовых растений. Избирательная способность клубеньковых бактерий в отношении растения-хозяина получила название «специфичности».

Взаимоотношения между бобовыми растениями и клубеньковыми бактериями, обеспечивающие энергичную азотфиксацию, создают при определенном комплексе факторов. Большое значение имеет обеспеченность почвы элементами питания для растений (P, K, микроэлементы), влажность, кислотность почвы и другие условия. Небольшие дозы азотных удобрений действуют благоприятно, а высокие подавляют азотфиксацию. Эффективность бобо-

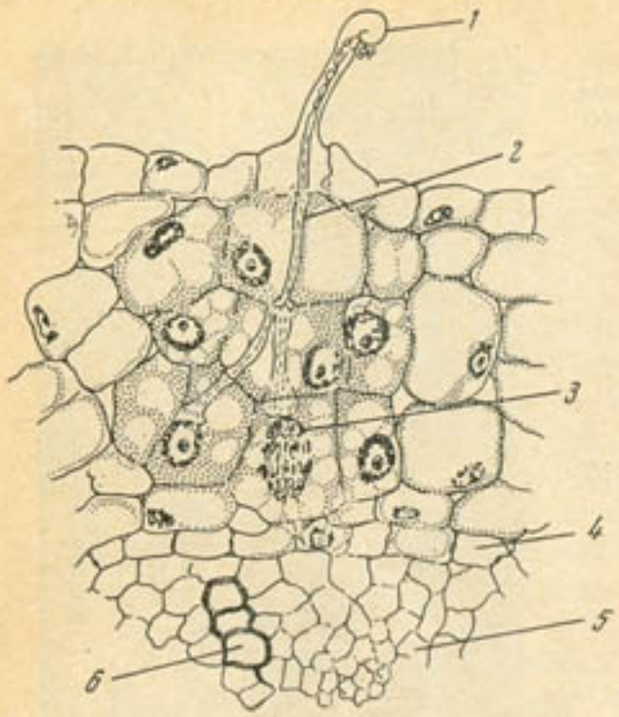


Рис. 40. Образование клубенька на корне бобового растения (по Г. Торитону)

1 — инфицированный корневой волосок,
2 — инфекционная нить с бактериями,
3 — делящиеся клетки,
4 — эндодерма,
5 — центральный цилиндр корня,
6 — ксилема

Рис. 41. Клетка клубеньковой ткани, наполненная бактериями, под электронным микроскопом (по Ф. Бергерсену)

вых растений в отношении азотонакопления рассматривается нами ниже.

Установлено, что некоторые древесные и кустарниковые растения (ольха, облепиха, лох и др.) имеют на своих корнях клубеньки и могут усваивать молекулярный азот (рис. 43). Природа симбионтов этих растений точно не установлена. В ряде случаев здесь, очевидно, имеются не бактерии, а актиномицеты.

Несколько замечаний следует сделать о химизме процесса азотусвоения. Его изучали и продолжают изучать многие исследователи. Основательные работы, в частности по данной проблеме, были выполнены в СССР М. В. Федоровым, В. Л. Кретовичем и другими учеными.

Ряд обстоятельств заставляет думать, что в клетке микроорганизмов азот восстанавливается до аммиака.

Можно предположить, что процесс идет следующим путем:

$$\underset{\text{азот}}{N \equiv N} \rightarrow \underset{\text{диимид}}{HN = NH} \rightarrow \underset{\text{гидразин}}{H_2N - NH_2} \text{ (или } \underset{\text{гидроксиламин}}{NH_2OH}) \rightarrow \underset{\text{аммиак}}{NH_3}$$

Ферментная система, катализирующая данный процесс, должна активизировать молекулярный азот и водород органических соединений. Система, активирующая азот,— так называемая нитрогеназа, очевидно, состоит из ряда ферментов, имеющих в своем составе микроэлементы (Mo, Fe). Активирование водорода связано с деятельностью дегидрогеназ.

Разложение углеводов и лигнина

В составе органических веществ растительного организма имеется много углеводов. Простые сахара представлены бедно. Значительно больше в растениях клетчатки (целлюлозы), существенную часть которой составляют гемицеллюлозы. Простые сахара (моно- и дисахариды), а также некоторые полисахариды (декстрин и крахмал) чрезвычайно легко разрушаются различными микроорганизмами. Некоторые из них окисляют эти соединения полностью до CO_2 и H_2O. Другие же сбраживают их до органических кислот и спиртов, которые также весьма нестабильны и быстро полностью разрушаются различными представителями почвенной микрофлоры.

Рис. 42. Корневая система у клевера, зараженного разными культурами Rhizobium (по Е. Фреду)

Слева — растение заражено активной расой Rhizobium, справа — растение заражено неактивной расой Rhizobium

Рис. 43. Клубеньки на корневой системе ольхи (по Д Беккингу)

Рис. 44. Целлюлозоразрушающая миксобактерия под электронным микроскопом (по Е. Фоллетт и Э. Вебли)

Значительно большей стойкостью к воздействию микроорганизмов обладает одна из основных составных частей высших растений — клетчатка. Ее может разлагать лишь специфическая группа целлюлозных микроорганизмов. Впервые способность микроорганизмов разрушать клетчатку установил Л. Попов в 1875 г. Позднее, в 1902 г., В. Л. Омелянский выделил анаэробные спорообразующие бактерии, вызывающие данный процесс. Типичным представителем является Bacillus omelianskii. Последующие исследования показали, что клетчатка разрушается многими микроорганизмами и в аэробных условиях. К группе целлюлозных аэробных микробов, встречающихся в почве, принадлежат:

а) миксобактерии из родов Polyangium, Myxococcus, Cytophaga и Sporocytophaga (рис. 44);

б) вибрионообразные подвижные палочки (Cellvibrio), дающие на клетчатке бесцветные или яркопигментированные колонии;

в) грибы, принадлежащие к разным систематическим группам. В почве чаще всего встречаются представители родов Trichoderma, Aspergillus, Chaetomium, Fusarium

В. Л. ОМЕЛЯНСКИЙ

и др. Некоторые высшие грибы (Fomes, Merulius) активно разрушают древесные материалы;

г) актиномицеты и близкие к ним организмы (род Nocardia).

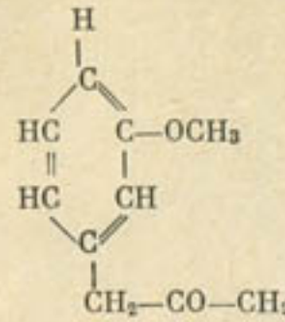
При разрушении клетчатка первоначально превращается в глюкозу:

$$\underset{\text{клетчатка}}{(C_6H_{10}O_5)} + H_2O + \underset{\substack{\text{целло-}\\\text{биоза}}}{C_6H_{22}O} + H_2O = \underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6}$$

В аэробных условиях целлюлозные микроорганизмы полностью окисляют глюкозу. В анаэробных условиях глюкоза сбраживается. При этом образуются органические кислоты (масляная и уксусная), углекислота и водород.

Гемицеллюлозы, пектиновые вещества и лигнины входят в состав межклетников растительных тканей. Гемицеллюлозы и пектиновые вещества представляют собой высокомолекулярные соединения углеводной природы. Распад этих веществ может осуществляться различными микроорганизмами. Лигнины — сложные соединения с большим молекулярным весом. Это продукты конденсации оксикониферилового спирта, происходящей под

влиянием окислительных ферментов. Формула оксикониферилового спирта дается ниже:



Лигнины устойчивы к воздействию микроорганизмов и разлагаются ими весьма медленно. Описаны отдельные бактерии из родов Achromobacter и Pseudomonas, разные грибы и актиномицеты, разрушающие лигнин. Среди продуктов распада лигнина обнаруживаются различные ароматические соединения, одна часть которых окисляется дальше, а другая часть превращается в перегнойные соединения почвы. Ниже показана схема превращений продуктов распада лигнина.

Превращение соединений фосфора

Фосфор является вторым после азота по значению в питании растений элементом. Основная масса фосфорных соединений находится в почве в форме органических и минеральных соединений, малодоступных или совсем недоступных микроорганизмам. Обычно органические соединения фосфора составляют от 10 до 50% общего запаса фосфора почвы, но иногда их содержание повышается до 80%. Некоторые из них, такие, как гексозофосфаты, легко минерализуются разными микроорганизмами и становятся доступными растениям. Они могут быть гидролизованы и ферментами корневой системы растений. Другие же органические соединения фосфора, такие, как нуклеиновые кислоты, нуклеопротеиды, фитин и особенно перегнойные соединения, минерализуются медленно и лишь постепенно переходят в доступную для растений форму. Разрушение этих веществ осуществляется многими представителями почвенной микрофлоры (рис. 45).

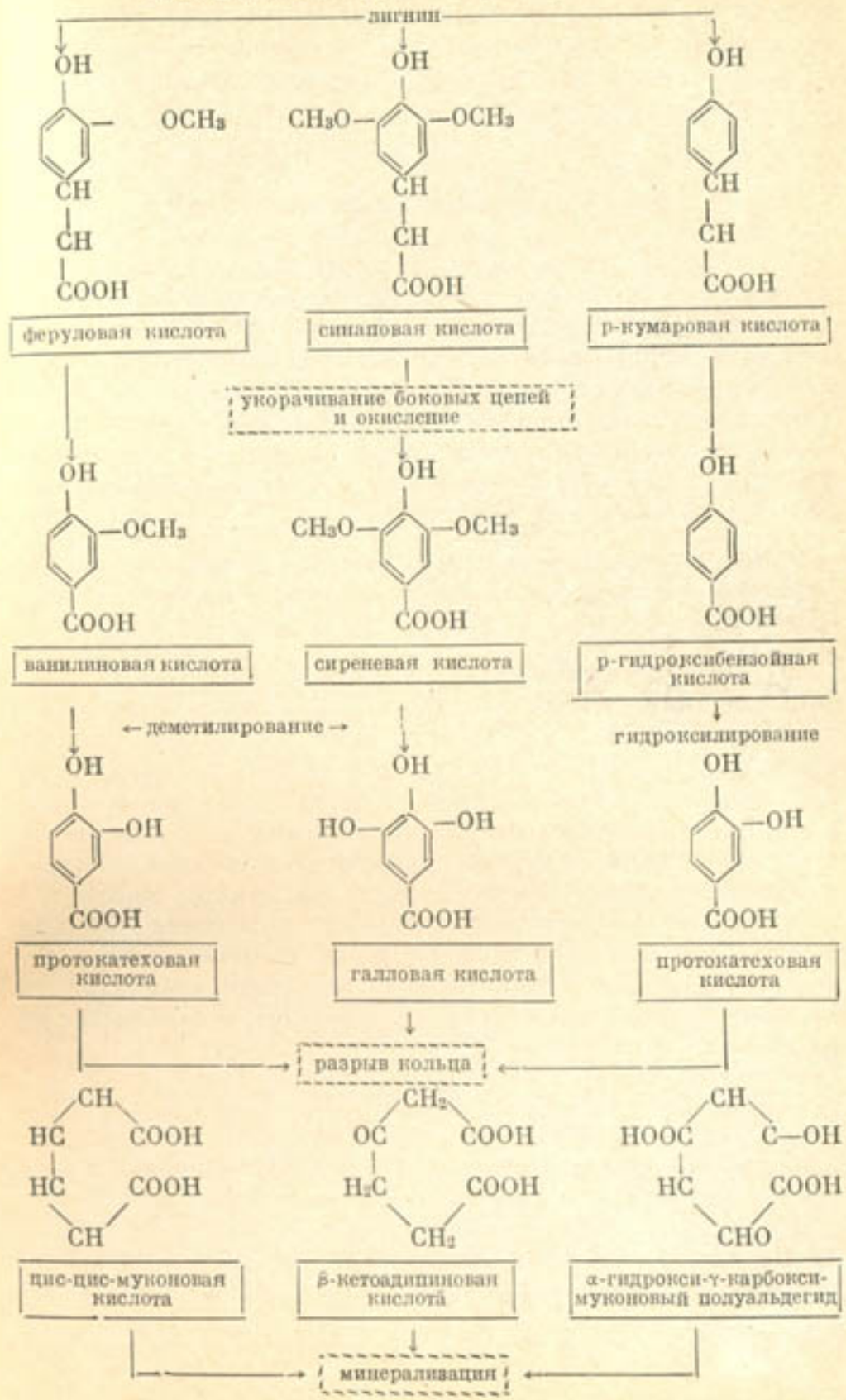
Весьма разнообразны минеральные соединения фосфора. Кислые соли фосфорной кислоты легкорастворимы

Рис. 45. Минерализация органических соединений фосфора вокруг бактериальных колоний

и хорошо усваиваются растениями. Однако основные соли кальция и особенно железа и алюминия переходят в раствор лишь при действии кислот. В почве мобилизация фосфора из труднодоступных фосфатов может происходить под влиянием разных микроорганизмов кислотообразователей. Можно считать доказанным, что переход в раствор фосфатов происходит под влиянием водорастворимых перегнойных веществ, которые образуют с ними хелатные соединения. Более подробно вопрос о трансформации минеральных соединений в почве рассматривается нами ниже.

В анаэробных условиях, например в глубоких слоях навоза, может происходить восстановление фосфатов с образованием из фосфорной (H_3PO_4), фосфористой (H_3PO_3) или фосфорноватистой кислоты (H_3PO_2). Данный процесс аналогичен денитрификации.

Трансформация продуктов распада лигнина



Установлено, что при созревании навоза теряется заметное количество фосфора. Поэтому не исключено, что из фосфорной кислоты образуются какие-то летучие соединения (возможно, фосфористый водород). Этот процесс пока достаточно не выяснен.

Превращение серы и ее соединений

В анаэробных условиях в почве может образоваться сероводород в результате отщепления молекулы S_2 от белка или восстановления сульфатов. Этот процесс аналогичен денитрификации и вызывается микроорганизмами, способными в анаэробных условиях окислять органические вещества кислородом сернокислых соединений. Понятие о химической стороне процесса может дать следующая реакция, в которой в качестве органического вещества берется молочнокислый натрий:

$$2C_3H_5O_3Na + 3MgSO_4 = 3MgCO_3 + Na_2CO_3 + 2CO_2 + 3H_2S + 2H_2O$$

молочнокислый натрий — сернокислый магний — углекислый магний — углекислый натрий — углекислота — сероводород — вода

Процесс восстановления сульфатов до H_2S происходит при восстановленных условиях. Окислительно-восстановительные условия системы, т. е. ее аэробность, принято выражать в вольтах [Eh] по отношению к водородному электроду, потенциал которого условно принимается равным нулю. Системы, имеющие более высокий потенциал, чем водородный электрод, обозначаются со знаком плюс, а имеющие меньший потенциал — со знаком минус.

Окислительно-восстановительный потенциал системы может быть также охарактеризован величиной rH_2, которая показывает отрицательный логарифм концентрации атомов водорода в среде. Показатель rH_2 вычисляется по формуле

$$rH_2 = \frac{Eh}{0{,}029} + 2pH.$$

Как видно из формулы, величина rH_2 определяется не только показателем Eh, но на нее влияет и кислотность среды.

Водный раствор, насыщенный водородом, имеет rH_2, равный 0, а насыщенный кислородом — 41. Шкала от 0 до

41 характеризует любую степень аэробности среды. При падении показателя rH_2 ниже 10—12 наступают анаэробные условия. Если величина rH_2 выше 12, то наступает разной степени аэробиоз.

Восстановление сульфатов до H_2S имеет место, когда величина rH_2 опускается ниже 12.

Можно думать, что восстановление сульфатов имеет большое значение в формировании солонцов. По мнению И. Н. Антипова-Каратаева, сода в солонцах получается в результате следующих реакций:

$$Na_2S + 2H_2O = 2NaOH + H_2S$$

сернистый натрий — вода — едкий натрий — сероводород

$$2NaOH + CO_2 = Na_2CO_3 + H_2O$$

едкий натрий — углекислота — сода — вода

Восстанавливать сульфаты могут разнообразные бактерии. Многие из них относятся к вибрионам или спириллам (Vibrio desulfuricans).

В аэробных условиях H_2S и элементарная сера окисляются в серную кислоту. Процесс вызывают автотрофные бактерии (серобактерии), которые используют энергию, освобождающуюся при окислительной реакции, для своих жизненных отправлений. Реакции окисления протекают следующим путем:

$$2H_2S + O_2 = 2H_2O + S_2$$

сероводород — кислород — вода — сера

$$S_2 + 3O_2 + 2H_2O = 2H_2SO_4$$

сера — кислород — вода — серная кислота

Первая из приведенных реакций имеет место при менее аэробных условиях (rH_2 12—20), чем вторая (при rH_2 выше 20).

Из почвенных серобактерий следует отметить представителей рода Thiobacillus — небольшие подвижные неспорообразующие палочки, способные жить в условиях кислой среды. В воде встречаются и многие другие серобактерии. Описана весьма своеобразная серобактерия (Sulfomonas denitrificans), способная окислять серу в анаэробных условиях за счет кислорода нитратов, которые восстанавливаются при этом до газообразного азота. В воде живут фотосинтетические серобактерии, окисляющие H_2S при процессе ассимиляции CO_2 в анаэробных условиях.

Они используют для реакции восстановления CO_2, сопровождающейся окислением H_2S в H_2SO_4, энергию солнечного света:

$$\underset{\text{углекислота}}{2CO_2} + \underset{\text{сероводород}}{H_2S} \xrightarrow{\text{свет}} \underset{\text{вещество клетки}}{2(CH_2O)} + \underset{\text{серная кислота}}{H_2SO_4}$$

Превращение соединений железа

Железо жизненно необходимый элемент, хотя он требуется организмам в очень небольших количествах. Как и другие микроэлементы, железо входит в состав каталитических систем всех живых существ.

В природе есть микроорганизмы, жизненные функции которых тесно связаны с превращениями соединений железа. В 1888 г. С. Н. Виноградский доказал, что существуют «железобактерии», у которых окисление закисных соединений железа равнозначно дыханию. С физиологической точки зрения этот процесс вполне аналогичен окислению NH_3 нитрификаторами и H_2S серобактериями. Железобактерии окисляют закисные соединения железа в окисные:

$$\underset{\substack{\text{углекислое}\\\text{закисное}\\\text{железо}}}{4FeCO_3} + \underset{\text{вода}}{6H_2O} + \underset{\text{кислород}}{O_2} = \underset{\substack{\text{гидрат окиси}\\\text{железа}}}{4Fe(OH)_3} + \underset{\text{углекислота}}{4CO_2}$$

При окислении солей закиси железа в клетке бактерий первоначально, очевидно, образуется растворимая соль окиси железа. После выделения из клетки эта соль превращается в гидрат окиси железа. Обычно $Fe(OH)_3$ образует вокруг клеток бактерий влагалища бурого цвета. Это имеет место у нитчатых железобактерий — Leptothrix (рис. 46), Crenothrix или у капсульных бактерий — Siderocapsa, обитающих в воде. Иногда (у Gallionella) гидрат окиси железа выделяется с одной стороны клетки и образует длинные спиралевидные отложения Не исключено, что внутри этих спиралей имеется живая субстанция.

Большинство железобактерий, очевидно, является миксотрофами, т. е. наряду с автотрофным существованием они могут питаться органическим веществом. Подсчеты показывают, что при образовании 1 г клеточной массы же-

Рис. 46. Железобактерия Lepiothrix ochraceae (по Б. Мульдеру)

лезобактерии выделяют в окружающую среду около 500 г гидрата окиси железа. Поэтому в местах их развития нередко наблюдается отложение больших масс $Fe(OH)_3$. Подчас деятельность железобактерий приводит к закупориванию водопроводных труб и дренажных систем, что наносит существенный урон сельскому хозяйству. В природной обстановке образование огромных скоплений $Fe(OH)_3$ — так называемой болотной руды — объясняется деятельностью железобактерий.

В почвенных условиях при повышенном увлажнении могут возникать сильно восстановленные условия, в которых соли окисных соединений железа переводятся в закисные соли. Подобные явления имеют место при образовании «глея», а также в почвах с высоким уровнем грунтовых вод или затопленных почвах рисовых полей и т. д. При дефиците кислорода практически все группы микроорганизмов создают сильно восстановленную обстановку.

В заключение можно отметить, что обычно в почвах железо находится в форме неподвижных окисных гидратных соединений. Микроорганизмы, образуя кислые продукты, переводят железо в раствор и обеспечивают пита-

ние растений. Растворению железа способствует и то, что многие органические соединения и, в частности, полифенолы, образуемые микроорганизмами при разрушении растительных остатков, образуют с железом комплексные соединения, легко переходящие в раствор.

Микробиологическая трансформация соединений марганца

Марганец, необходимый растительным организмам, ассимилируется ими в форме двухвалентного соединения. Окисленная четырехвалентная форма соединений марганца недоступна растительным организмам. Поэтому вопрос о трансформации соединений марганца в почве весьма интересен.

Окисленное или восстановленное состояние марганца в значительной степени определяется реакцией среды. При pH ниже 5,5 марганец присутствует в форме Mg^{+++}, а при pH $>$ 8,0 — в форме Mn^{++}. В отмеченном интервале возможно усиление окислительных или восстановительных реакций с участием микроорганизмов.

Еще М. Бейеринк показал (1913), что соединения марганца окисляются разными микроорганизмами. Последующие наблюдения других исследователей также создали впечатление, что окислять соединения марганца могут весьма разнообразные микроорганизмы. Работы последних лет, выполненные в СССР (Т. В. Аристовская, Г. А. Заварзин), все же позволяют думать, что существуют специфические формы почвенных бактерий, которые окисляют соединения марганца. Это отдельные представители родов Metallogenium и Pedomicrobium, относящиеся к почкующимся бактериям. Не исключена возможность, что этот процесс окисления имеет для отмеченных бактерий энергетическое значение. Энергичное окисление соединений обедняет почву доступной для растений формой марганца и вызывает их заболевание. Увеличение растворения в почве соединений марганца можно частично вызвать усилением нитрификации и других процессов, дающих накопление кислых продуктов.

Восстановление соединений Mn происходит в почве под влиянием разнообразных микроорганизмов при понижении pH и дефиците кислорода. Подобная обстановка, например, имеет место в затопленных почвах.

Превращение соединений калия и микроэлементов

В почве калий находится главным образом в составе первичных (полевые шпаты, слюды, микроклин и др.) и вторичных (гидрослюды, каолин, монтмориллонит, вермикулит и др.) минералов. Некоторая часть калия, весьма небольшая, связана с органическими веществами почвы, т. е. органическими остатками, гумифицированными веществами и составными частями клеток микроорганизмов.

Среди подвижных минеральных соединений калия имеются водорастворимые соединения и соединения, из которых калий вытесняется в раствор при обработке их солевым раствором (обменный калий). Первая группа соединений легко усваивается растениями, а вторая значительно труднее. Необменный калий, находящийся в прочной связи с минеральными соединениями почвы, частично может ассимилироваться растениями.

Существует достаточно большое количество фактов, говорящих о способности микроорганизмов разрушать минералы, содержащие калий, в частности алюмосиликаты (В. И. Вернадский, Л. Е. Новороссова с соавторами, А. П. Виноградов и Е. А. Бойченко и др.). К этой функции способны бактерии, грибы, водоросли и другие микроорганизмы. Можно полагать, что действующим агентом в данном случае являются кислые выделения и, в частности, угольная кислота. Полный гидролиз силикатов может быть осуществлен углекислотой по следующей схеме:

$$\underset{\text{кремнекислый калий}}{K_2SiO_3} + \underset{\text{угольная кислота}}{H_2SO_3} \rightarrow \underset{\text{углекислый калий}}{K_2CO_3} + \underset{\text{кремневая кислота}}{H_2SiO_3} \rightarrow \underset{\text{углекислый калий}}{K_2CO_3} + \underset{\text{вода}}{H_2O} + \underset{\text{окись кремния}}{SiO_2}$$

Другие кислоты, продуцируемые микроорганизмами (азотная, серная и т. д.), осуществляют этот процесс еще более энергично. По данным английского микробиолога Д. Вебли, рентгеноструктурный анализ свидетельствует о глубоком распаде под влиянием микроорганизмов таких минералов, как волластонит, анофелин и оливин.

В. Г. Александров полагает, что в почве существуют специфические «силикатные» бактерии, которые активно разлагают алюмосиликаты. Подобным микроорганизмом считается спороносная палочка Bacillus mucilaginosus sili-

ceus. Это мнение, конечно, нельзя считать обоснованным в силу соображений, изложенных выше. Препарат силикатных бактерий предложен для практического использования. Ниже, в разделе, посвященном бактериальным удобрениям, мы рассматриваем его эффективность.

В обычных условиях микроорганизмы не закрепляют в клетках значительных количеств калия. Однако при очень интенсивном их размножении (например, в случае внесения в почву значительных количеств свежих органических соединений) запас подвижного калия может заметно снизиться. Это тем не менее не сказывается существенно на содержании обменного калия в почве и лишь несколько уменьшает его подвижность.

Находящиеся в почве соединения микроэлементов также вовлекаются в биологический круговорот. Они могут временно закрепляться или освобождаться из трудно растворимых продуктов под влиянием продуктов жизнедеятельности микроорганизмов. Некоторые микроэлементы переводятся микроорганизмами в летучие соединения. Например, мышьяковистая кислота превращается в триметиларсит $As(CH)_3$, а соединения селена — в диметилселенид $(CH_3)_2Se$.

Образование микроорганизмами биологически активных соединений

Имеются вещества, которые в ничтожнейших дозировках благоприятствуют развитию растений и микроорганизмов. Они получили разнообразные наименования: «ростовых веществ», «регуляторов роста», «факторов роста» и т. д. К настоящему времени природа многих соединений этой группы установлена и характер их воздействия на организм более или менее выяснен.

Ростовые вещества высших растений (ауксин и гетероауксин) лишь в редких случаях ускоряют рост микроорганизмов. Вообще же, как правило, они им не требуются.

Факторы роста, или ростовые вещества микроорганизмов, представляют собой витамины и витаминоподобные вещества, которые влияют не только на рост микробов, но и на процессы обмена в их клетках, на строение клеток и т. д. В дальнейшем изложении под понятием «факторы роста» мы обобщаем вещества, стимулирующие как рост растений, так и микробов.

Число известных ростовых веществ приближается к 30. Здесь могут быть отмечены витамины B_1, B_2, B_{12}, пантотеновая кислота, биотин и т. д. Некоторые из этих соединений необходимы для роста отдельных микроорганизмов, другие же, несмотря на их способность стимулировать их размножение, не обязательны. Перечень витаминоподобных веществ, активных в отношении какого-нибудь микроорганизма, называется его «ауксограммой». Потребности микроорганизмов в витаминах неизмеримо более разнообразны, чем потребности животных.

Некоторые микробы способны строить вполне самостоятельно весь комплекс необходимых им ростовых веществ из обычных источников углерода, азота и других элементов. Они получили наименование «ауксоавтотрофов». Так называемые ауксогетеротрофные микроорганизмы используют лишь готовые витаминоподобные факторы роста и без них не растут.

Способность многих микроорганизмов продуцировать факторы роста имеет существенное значение для жизни почвенного слоя и роста растений. Многие витаминоподобные вещества вырабатываются зеленым растением, но их дополнительное накопление благодаря деятельности почвенных микроорганизмов ускоряет рост растений (см. главу «Взаимоотношение почвенных микроорганизмов и растений»).

Не меньшую роль играют так называемые антибиотические вещества, выделяемые микроорганизмами и служащие им для угнетения других видов микроорганизмов. Антибиотики являются как бы боевыми химическими веществами микроорганизмов. Антагонистически действующие друг на друга микроорганизмы очень часто встречаются в почве, и в настоящее время их широко используют для получения лечебных препаратов — пенициллина, стрептомицина и т. д. Антибиотические вещества весьма разнообразны. Химическая природа многих из них выяснена; удалось даже осуществить синтез некоторых антибиотиков.

Антибиотики обладают избирательным действием. Так, например, одни из них подавляют развитие некоторых грибов, другие — развитие определенных бактерий и т. д. Чаще всего антибиотики задерживают рост микроорганизмов, т. е. действуют бактериостатически; иногда они обусловливают гибель микроорганизмов — бактерицидное дей-

ствие, и даже последующее растворение их клеток — бактериолиз.

Вещества антибиотического характера всасываются корневой системой и предупреждают развитие заболеваний растений. На этом основано использование антибиотиков и микробов-антагонистов для борьбы с болезнями растений.

Ферменты почвы

Общеизвестно, что в процессе жизнедеятельности клетки микроорганизмов выделяют в окружающую среду большое количество различных ферментов. После смерти микробов ферменты освобождаются и продолжают действовать, но уже вне клетки. Установлено также, что корневые системы растений способны выделять в почву разнообразные ферменты, которые определенное время сохраняют свою активность. Не исключена возможность выделения ферментов и разнообразными почвенными животными. Таким образом, можно считать, что помимо микроорганизмов в почвенных процессах определенное значение имеют и накопляющиеся там ферменты.

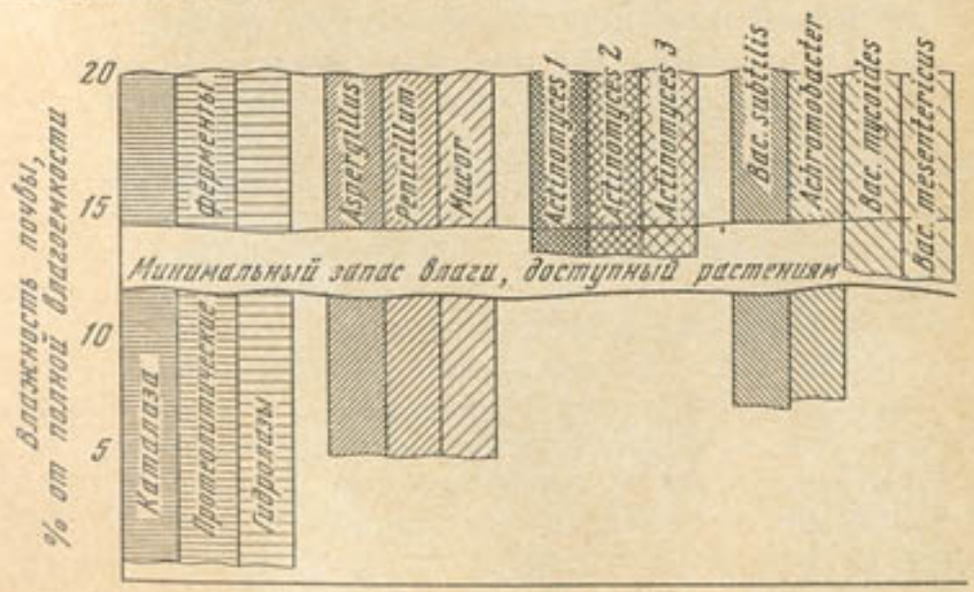
Присутствие в почве каталитически действующих соединений отмечалось уже давно. Об этом, например, говорил в «Химических письмах» (1844) Ю. Либих. В начале текущего столетия отдельные исследователи стремились установить присутствие разных ферментов в почве. В значительной степени, однако, эти работы были связаны со способностью почвы разлагать H_2O_2, которая зависит не только от ферментов, но и от минеральных компонентов почвы. Более обоснованные положения о значении бактериальных ферментов в почве высказал в 1926 г. С. П. Костычев. Но обстоятельная работа по изучению ферментного комплекса почвы была начата лишь в 50-х годах в СССР В. Ф. Купревичем, а также А. Ш. Галстяном. В это же время с данным вопросом работал в ФРГ Г. Гофманн. Ферменты почвы привлекли затем внимание многих исследователей, и сейчас почвенная энзимология превратилась в самостоятельное направление в биологии.

Почвы, особенно их верхние горизонты, в достаточной мере богаты разными ферментами. Почему же ферменты, вообще весьма нестойкие вещества, относительно устойчивы в почве? Высказано мнение, что они стабилизируют-

ся органическими веществами, свойственными почве (например, лигно-протеинами), или адсорбируются почвенными коллоидами, защищающими их от разрушения микроорганизмами. Имеющиеся наблюдения позволяют сделать вывод, что активность ферментов в почве не стабильна — она изменяется во времени. В. Ф. Купревич установил, что в условиях Белоруссии наибольшей величины энзиматическая активность достигает во второй половине лета. В других почвах отмечается весенне-летний максимум. Прямой связи между общей численностью микробов и накоплением ферментов в почве обычно не наблюдается. Это вполне понятно, так как определенные ферменты вырабатываются не всеми, а лишь некоторыми микроорганизмами. Следует полагать, что надо искать определенную зависимость между накоплением конкретных ферментов и развитием в почве определенных групп микронаселения. К. А. Козлову, например, в некоторых почвах Сибири удалось найти зависимость между накоплением липазы и развитием липолитических бактерий.

Большинство исследователей приходят к выводу, что на ферментативную активность большое влияние оказывает влажность почвы. Ее понижение ведет к снижению деятельности ферментов. Однако очень важно то, что ферментные процессы в почве прекращаются при значительно более низкой влажности, чем деятельность микроор-

Рис. 47. Критические уровни влажности, прекращающие развитие растений, микроорганизмов и деятельность ферментов в почве



ганизмов (рис. 47). Поэтому биохимические процессы могут протекать даже в относительно сухих почвах.

Большое влияние на ферментную активность почвы оказывает ее культурное состояние. Отмечается, например, что верхние слои целинных почв богаче некоторыми ферментами по сравнению с окультуренными. Это определяется, несомненно, бо́льшим богатством верхнего слоя корневыми остатками и микроорганизмами.

Можно думать, что имеется связь между некоторыми ферментными показателями почвы и уровнем плодородия, а также состоянием растительного покрова. Однако конкретный материал по данному вопросу в достаточной мере противоречив, и было бы преждевременно рекомендовать использование ферментных тестов для характеристики типа и состояния почвы. Здесь требуется существенная доработка. Во всяком случае материалы, опубликованные А. Ш. Галстяном, показывают, что соотношение показателей активности отдельных ферментов существенно меняется в почвах различных типов. Оно зависит от микробного населения, но также и от растительности, содержания перегноя и других факторов. На состояние ферментов почвы влияет и характер хозяйственной деятельности человека. Это дает в принципе основание надеяться на возможность использования в будущем показателей ферментативной активности почвы для решения научных и практических задач.

5

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ СОСТАВ МИКРООРГАНИЗМОВ ПОЧВЫ

На развитие в почве отдельных микроорганизмов и их сообществ—ценозов, а следовательно, и на характер почвообразовательного процесса оказывает влияние ряд факторов. Существенное влияние на почвенное микронаселение и его деятельность оказывает **температура** почвы. В основном здесь проявляется действие географического фактора. До некоторой степени на температурный режим почвы влияет способность поглощать тепловые лучи, теплоизлучение, экспозиция, характер растительности и т. д. Поэтому в одних и тех же климатических условиях разные почвы несколько отличаются по своим тепловым свойствам.

При анализе обеспеченности теплом почвенных микроорганизмов следует напомнить, что основная роль в почвенных процессах принадлежит мезофильной их группировке.

Психрофильные микроорганизмы малоактивны и размножаются крайне медленно. Наблюдения показывают, что при температуре около 5—8° в почве практически перестает накапливаться CO_2 и HNO_3, т. е. приостанавливается процесс распада органических соединений (рис. 48, 49).

Весьма показательно изменение дыхания почвы в условиях теплого климата в течение суток. Его энергия полностью повторяет динамику температуры почвы. Ниже 5° практически приостанавливается процесс нитрификации. Если за 100% принять энергию этого процесса при 25°, то относительная интенсивность образования нитра-

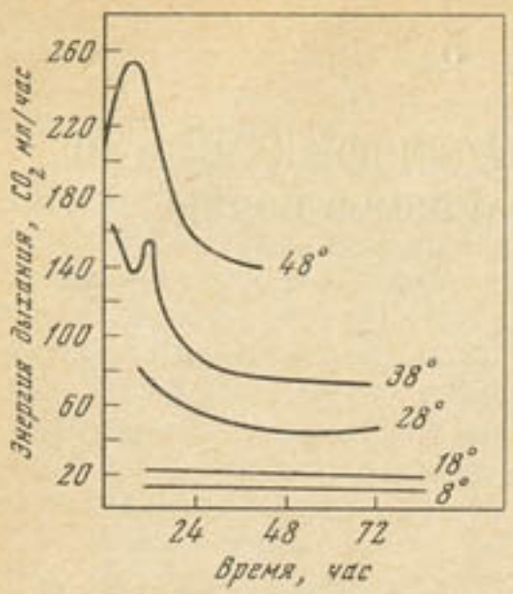


Рис. 48. Влияние температуры на энергию дыхания почвы (по Ж. Дробнику)

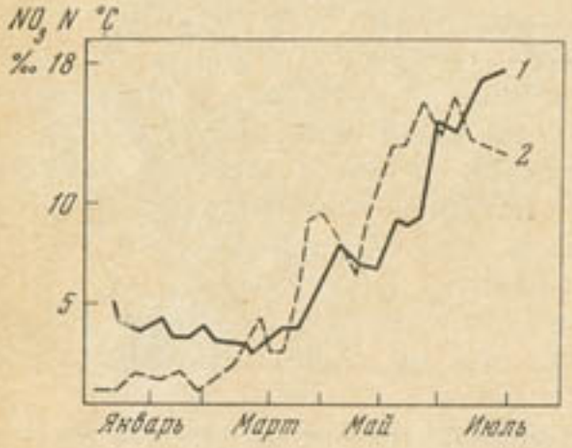


Рис. 49. Изменение температуры и накопление нитратов в почве в течение года (по В. Флайгу)

1 — количество азота нитратов, *2* — температура почвы

тов при более низких температурах выразится в следующих процентных показателях:

25°	100	10°	20
20°	80	5°	10
15°	50	1°	1

Положение оптимальной и максимальной температурных точек у большинства почвенных мезофильных микроорганизмов меняется в зависимости от климата. Бактерии южных почв, как правило, развиваются при более высоких температурах. В этом сказывается приспособительная реакция микроорганизмов к условиям среды.

Термофильные микроорганизмы даже в южных почвах встречаются в очень малом числе и существенной роли

в почвенных процессах не играют. Это объясняется тем, что при сильном нагревании почва быстро пересыхает и создается обстановка, неблагоприятная для размножения термофилов. Теплолюбивые микроорганизмы в основном вносятся в почву с навозом, при созревании которого происходит массовое их размножение. Поэтому богатство почвы термофилами может служить косвенным признаком степени ее унавоженности.

Чтобы получить представление о напряженности микробиологической деятельности в почвах разных климатических зон в зависимости от температуры, можно сопоставить температуру почв за теплый период времени с положением оптимальных температурных точек у мезофильных бактерий (табл. 3).

Таблица 3

Сопоставление температур почвы с потребностью сапрофитных бактерий в тепле

Местоположение пунктов	Средняя температура почвы за май и август, *а*	Примерная оптимальная температура для бактерий, *б*	Разница *б* — *а*
Архангельск	10,5	28,5	18,0
Москва	12,7	30,0	17,3
Курск	16,4	34,0	17,6
Армавир	22,4	35,5	13,1
Ташкент	30,0	38,0	8,0

Данные таблицы свидетельствуют о том, что для всех пунктов оптимальные температуры развития у бактерий лежат несравненно выше фактической температуры почвы. Лишь на юге в отдельные моменты эти точки могут совпадать. Все же в южной зоне тепла много, и при благоприятной влажности микробиологические процессы здесь могут протекать более интенсивно. Этому способствует повышенная биохимическая активность, свойственная более теплолюбивым культурам южных микроорганизмов. А. А. Имшенецкий доказал, что закон Вант-Гоффа вполне применим к микроорганизмам. С повышением у культур температурного оптимума на 10° их биохимическая активность примерно удваивается.

В почвах южной зоны живут не только более теплолюбивые расы бактерий, но и другие микроорганизмы, предъявляющие повышенные требования к теплу. Так, например, почвы юга богаче теплолюбивыми грибами рода Aspergillus, представители которого развиваются при более высоких температурах.

Недостаток тепла, более резко выраженный в почвах северной зоны, сказывается на характере почвообразовательного процесса и на формировании микробных ценозов. Имеются наблюдения, которые говорят о закономерной смене микробных ассоциаций в ходе распада органических веществ. Так, например, в первые фазы разложения растительных остатков на них развиваются грибы и неспорообразующие бактерии. Позднее увеличивается число бацилл и актиномицетов. Происходит также смена видов грибов (Н. А. Красильников, Е. Н. Мишустин). Все сказанное позволяет предполагать, что специфика трансформации органического вещества в почвах разных типов должна сказываться на характере их микрофлоры. Ниже будет показано, что это вполне подтверждается.

Как же сказывается понижение температуры зимнего периода на почвенной микрофлоре? Многие почвы, включая и каштановые, зимой промерзают. В области серозем-ных почв даже температура поверхности почвы практически не опускается ниже 0°. Совершенно естественно, что в этом случае в почве протекают слабые микробиологические процессы. При температурах ниже 0° большинство микроорганизмов в почве сохраняется в анабиотическом состоянии. Лишь некоторые психрофильные бактерии и грибы в подобной обстановке могут проявлять весьма слабую активность.

Микробиологические анализы почвы, производимые в зимнее время, нередко показывают увеличение численности бактерий. Поэтому возникла мысль, что в почве существует особая группировка холодоустойчивых микроорганизмов. Эта точка зрения не подтвердилась. Возрастание же числа бактерий, отмеченное выше, объясняется, по всей видимости, освобождением (десорбцией) микроорганизмов из почвенных частиц, наступающим при коагуляции коллоидов под влиянием холода. Возможно, известную роль здесь играет и замедленное отмирание бактерий при низких температурах.

Температурный режим почвы поддается до некоторой

степени управлению. Легче всего это осуществляется в теплицах. В полевых условиях также вполне возможно с помощью ряда мероприятий создать более благоприятные температурные условия для микроорганизмов и растений. Это достигается соответствующей обработкой почвы, ее мульчированием, созданием экранов и т. д.

Огромное влияние на жизнедеятельность микроорганизмов оказывает **влажность почвы**. Вода, составляющая жидкую фазу почвы, содержит в себе то или иное количество растворенных веществ. Почвенный раствор — наиболее активная составная часть почвы, так как растения и микроорганизмы усваивают питательные вещества в основном из раствора. В почвенном растворе могут содержаться многие органические и минеральные вещества: перегнойные соединения, аминокислоты, органические кислоты, разные соли и т. д. Состав почвенного раствора в отдельных почвах сильно меняется.

Водная фаза почвы находится в разном состоянии. Несколько схематизируя имеющиеся классификации, можно выделить следующие формы влаги.

1. *Химически связанная* вода, входящая в состав гидротированных веществ, слагающих почвенную массу.

2. *Адсорбированная*, или гигроскопическая, вода — влага, образующая вокруг почвенных частиц тончайшую пленку ориентированных молекул, удерживающихся с большой силой. Максимальное количество воды, которое путем адсорбции может поглотить почва, называется максимальной гигроскопичностью.

3. *Пленочная вода* — тончайшие водяные слои воды, удерживаемые силами молекулярного притяжения почвенных частиц. Они располагаются поверх водного слоя, образуемого гигроскопической влагой.

4. *Капиллярная вода* заполняет тончайшие почвенные поры и под влиянием менисковых сил передвигается в почве по самым различным направлениям.

5. *Гравитационная вода* — свободно передвигающаяся вода, заполняющая некапиллярные промежутки. Последние две формы воды являются «свободными» и доступными растениям. Очевидно, частично может усваиваться и пленочная влага. Схема состояния воды в почве дается нами на рис. 50.

Опытами установлено, что устойчивое завядание большинства растений происходит при количестве воды в поч-

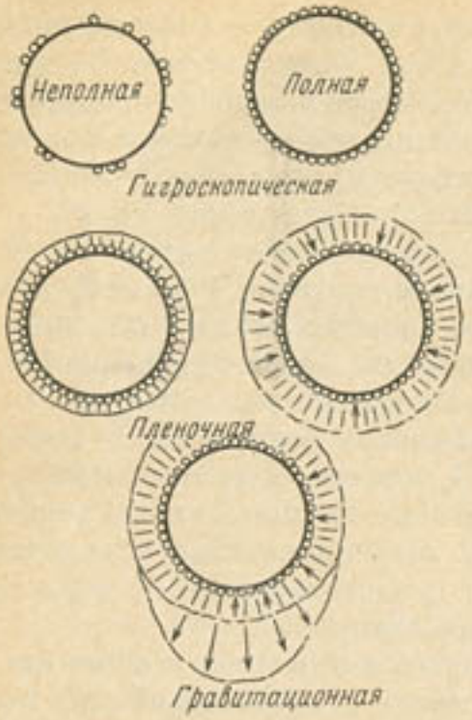


Рис. 50. Формы воды в почве (по А. Ф. Лебедеву)

ве, равном приблизительно 1,5 максимальной гигроскопичности. Очень часто этот уровень воды называют «влажностью завядания», «критической влажностью» или «мертвым запасом» воды для растения. Следует отметить, что растения существенно отличаются друг от друга по отношению к критическому уровню влаги. Корневая система растений или клетки микроорганизмов для ассимиляции водного раствора должны иметь более высокое осмотическое давление, чем раствор. Микроорганизмы почвы по отношению к влажности можно разделить на отдельные группы; у некоторых из них величина осмотического давления в клетке достигает 200—250 атмосфер. Это в основном актиномицеты и микроскопические грибы. Они могут развиваться при ничтожной влажности почвы, равной 80 — 85% от максимальной гигроскопичности.

Следовательно, некоторые микроорганизмы могут, хотя и медленно, размножаться в почве, содержащей меньше мертвого запаса влаги. Большинство других микроорганизмов имеет более низкое осмотическое давление в клетке (не свыше 30—50 атмосфер). К ним относятся многие микроскопические грибы, бактерии, водоросли и протозоа. Для развития последней группы микроорганизмов нужен запас гигроскопической воды.

В обычных почвах со средней влажностью осмотическое давление раствора обычно колеблется в пределах 0,5—5,0 атмосфер. Небезынтересно привести взаимосвязь между влажностью почвы в процентах от абсолютно сухого веса почвы и осмотическим давлением почвенного раствора (данные Э. Шелль).

Влажность почвы в процентах от абсолютно сухого веса почвы	Осмотическое давление, атм	Влажность почвы в процентах от абсолютно сухого веса почвы	Осмотическое давление, атм
5,8 (воздушно-сухая)	965,0	17,1	15,2
		18,0	7,6
8,7	418,0	18,9	3,8
11,9	130,0	20,0 (полная влагаемость)	0,0
13,2	72,0		
14,9	38,0		

Приведенные данные показывают, что при подсушивании почвы осмотическое давление ее раствора резко возрастает, достигая больших величин. На величину осмотического давления почвенного раствора существенное влияние оказывают растворимые соли. Так, в солончаках, где содержание солей очень высоко, при достаточной влажности почвенный раствор имеет большое осмотическое давление.

При низких уровнях влажности почвы даже ксерофитные (засухоустойчивые) микроорганизмы проявляют довольно слабую биохимическую активность. Интенсивное размножение микроорганизмов происходит в достаточно увлажненной почве. Для отдельных групп почвенных микроорганизмов оптимальная влажность неодинакова. Можно, однако, считать, что мобилизационные (агрономически благоприятные) процессы лучше всего протекают при влажности почвы, приближающейся к 60% от полной ее влагоемкости. При такой степени увлажнения почва достаточно обеспечена водой, а также воздухом, находящимся в почве между почвенными агрегатами. Сильное увлажнение приведет к вытеснению воздуха почвы, что подавляет аэробные микробиологические процессы. Оптимальные условия создаются в почве для аэробных бактерий при насыщении почвы влагой, не превышающей капиллярного насыщения. Присутствие гравитационной воды начинает их тормозить. Судить об уровне оптимальной

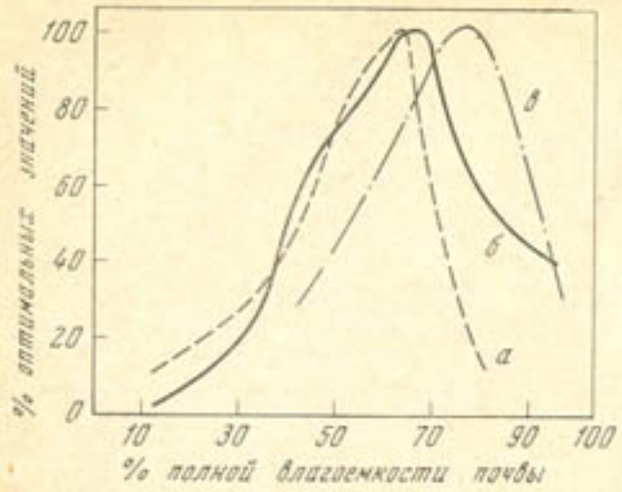


Рис. 51. Интенсивность биологических процессов при различной влажности почвы (по Д. Гривсу и М. Картеру)

а — нитрификация,
б — аммонификация,
в — азотфиксация

влажности для развития в почве желательных микробиологических процессов возможно по энергии нитрификации, которая суммирует мобилизацию почвенного азота. На рис. 51 показано, что нитрификация, как и аммонификация, идут лучше всего при влажности почвы в 60% от полной влагоемкости. Оптимум азотфиксации несколько сдвинут в сторону более высокой влажности. Это, очевидно, объясняется тем, что связывать молекулярный азот могут многие бактерии, склонные к анаэробиозу.

В природной обстановке влажность почвы подвержена существенным колебаниям. Особенно они резки в неорошаемых почвах южной зоны. Здесь в периоды дефицита увлажнения нередко подавляется деятельность бактерий, но активизируются актиномицеты и грибы. Во время значительного иссушения почвы микробиологическая деятельность в ней вообще прекращается. В сухих степях нередко более энергичные микробиологические процессы в почве протекают поэтому не летом, а весной и осенью, когда температура более низка, но почва обеспечена влагой.

Таким образом, в почвенных процессах огромное значение имеет сочетание температурных условий и влажности. Последний фактор, как показывает ряд наблюдений, все же имеет большое значение для размножения микроорганизмов в почве (Я. Зайферт).

Весьма интересную попытку построения схемы интенсивности биологических процессов в почве на основе учета температурного фактора и влажности сделала М. М. Кононова. Эта схема помогает создать примерное

представление о напряженности микробиологических процессов в разных почвенно климатических условиях. Высокий нагрев, равно как и низкая температура, подавляют биологические процессы в почве. Интенсивнее всего они идут в зоне 20—30° (табл. 4).

Таблица 4

Градации для характеристики возможной интенсивности биологической деятельности

Температура почвы	Коэффициент увлажнения по Иванову *	Возможная интенсивность биологической деятельности
⩾30	1,5	Слабая
30—20	1,49—1,0	Весьма интенсивная
20—10	0,99—0,6	Довольно интенсивная
10—5	0,59—0,30	Слабая
5	0,29—0,13	Весьма слабая

* Коэффициент увлажнения представляет собой отношение количества выпавших осадков к количеству испарившейся воды.

Заслуживает внимания тот факт, что при малой влажности, не обеспечивающей сколько-нибудь интенсивного развития микробиологических процессов, в почве достаточно деятельны разнообразные ферменты. В производственных условиях наиболее благоприятный водный режим может быть создан обработкой почвы, ее поливом, мелиорацией и т. д.

Как уже отмечалось выше, для аэробных микробиологических процессов почвы необходим воздух. Содержание воздуха в почве подвержено сильным колебаниям и зависит от ряда причин — почвенного типа, обработки почвы, ее влажности и т. д. В отсутствие переувлажнения в 1 м^3 почвы обычно имеется от 80 до 350 см^3 воздуха.

Почвенный воздух всегда несколько отличается от атмосферного. В нем значительно больше углекислого газа. Обогащение почвенного воздуха углекислотой происходит за счет выделения ее микроорганизмами при различных процессах и дыхания корневой системы растений. Содержание углекислоты газа в воздухе почвы подвержено сезонным и суточным колебаниям. Обычно в почвах сельскохозяйственного использования в слое 0—10 см

содержание CO_2 колеблется от 0,3 до 1,5%, а в слое 20—30 см — доходит до 2,0—3,0%.

Несколько сот килограммов CO_2 ежесуточно выделяется каждым гектаром почвы. В почву вместо CO_2 поступает кислород. Процесс дыхания почвы имеет огромное значение для жизни нашей планеты. Совершенно очевидно, что без систематического пополнения атмосферы углекислотой за счет деятельности микробов (частично вулканов) процессы жизнедеятельности на Земле были бы ограничены.

В почвенном воздухе содержится нередко меньше кислорода, чем в воздухе. В почвах сельскохозяйственного использования в слое 0—20 см имеется около 19% кислорода, но в слежавшейся и затопленной почве его содержание снижается до 1—2%.

Различные газы не одинаково растворяются в воде. Так, при 20° растворимость в 100 мл воды у кислорода равна 3,1 мл, у азота — 1,5 мл, а у углекислого газа —87,8 мл. Поэтому при повышении содержания CO_2 в воздухе почвенный раствор сильно обогащается этим газом. По вычислениям И. П. Гречина и А. Я. Коготкова, между составом газов в атмосфере и в растворе существует определенная зависимость (табл. 5).

Таблица 5

Соотношение содержания газов в воздухе и в воде (в %)

Воздух			Вода		
O_2	CO_2	N_2	O_2	CO_2	N_2
20,96	0,03	78,16	34,33	1,39	64,28
20,00	1,00	79,00	22,84	32,84	44,88
19,00	2,00	79,00	16,54	49,30	34,16
5,00	16,00	79,00	1,01	91,10	7,89
1,00	20,00	79,00	0,16	93,37	6,47

При высокой растворимости CO_2 в воде в почвенном растворе может возникнуть обстановка, близкая к анаэробиозу, несмотря на относительно высокое содержание кислорода в почвенном воздухе. Анаэробиоз легче создается в микропорах и капиллярных промежутках почвы, где

нет свободного воздуха. Можно считать, что это происходит при содержании кислорода в почвенном воздухе, близком 2,5%.

Семена зерновых растений лучше всего прорастают при содержании кислорода около 20%. Если количество его падает до 10—15%, то прорастание семян тормозится. При содержании 2,5—5,0% кислорода обычно семена все же прорастают, но всходы задерживаются, а у некоторых растений совсем не трогаются в рост.

Степень обеспеченности среды кислородом может быть охарактеризована величинами rH_2 и Eh. Показатели окислительно-восстановительных условий в случае их применения для почв приобретают весьма условное значение. Подчас при довольно высоком среднем показателе Eh (или rH_2) в почве могут протекать восстановительные процессы. Это объясняется существованием в почве микрозон с восстановленными условиями.

Обычно в верхнем слое окультуренных почв значение Eh колеблется в пределах 400—550 мв, что соответствует rH_2, равному 23—30 мв. Иногда оно может быть бо́льшим или меньшим. При снижении Eh до 200—250 мв в почве начинают развиваться микробиологические процессы резко восстановительного характера, например образуется глей в силу редукции окисных солей железа. В нейтральных почвах при Eh, равном 250 мв, восстанавливается такое количество марганца, что образовавшиеся закисные соединения этого элемента могут отравить растение. При Eh, равном 340 мв, создается обстановка, благоприятствующая энергичному восстановлению нитратов до свободного азота. В затопляемых почвах, например в рисовых полях, более или менее удовлетворительно обеспечивается кислородом самый поверхностный слой в несколько сантиметров. Глубже значение Eh падает до весьма низкой величины (около —150 мв). Здесь начинают протекать восстановительные процессы, в частности идет образование сероводорода из сульфатов.

Не желательны для почвы и резко окислительные условия. Так, в нейтральных почвах (pH 6,5—7,0) при Eh = 550 мв, а в кислых (pH около 5,0) при Eh = 680 мв происходит почти полное окисление солей железа и марганца, и они выпадают из раствора в виде гидратов окиси. Это приводит к нарушению питания растений железом и марганцем.

На величину Eh почвы могут влиять ионы растворимых элементов, меняющие свою валентность, например $Fe^{..}$, $Fe^{...}$, $Mn^{..}$, а также изменение pH, действующее на стойкость отмеченных ионов.

Вещества, образующие твердую и коллоидально-дисперсную фазу, в возникновении окислительно-восстановительного потенциала почвы не участвуют, но обладают буферным действием и служат резервом для образования потенциал-определяющих ионов. Это, в частности, относится к перегнойным соединениям почвы. На рисунке 52 указаны величины Eh и pH различных почв.

Приведенные данные говорят о том, что обычно в почве имеются аэробные условия. Анаэробная обстановка часто сохраняется лишь внутри отдельных комочков почвы, потому что микроорганизмы, населяющие поверхность агрегатов, поглощают кислород и не пропускают его внутрь. В течение вегетационного периода величина Eh в почве колеблется.

Аэробные микроорганизмы могут развиваться в средах, имеющих значение rH_2 10—35, условные анаэробы переносят среды с rH_2 0—30, а строгие анаэробы не растут в средах со значением rH_2 выше 8—10.

К аэробным микроорганизмам почвы нужно отнести плесени, большинство актиномицетов и значительную часть бактерий. Аэробные актиномицеты и бактерии могут существовать при относительно небольших запасах кислорода, что позволяет им размножаться в нижних слоях почвенного слоя. Как было показано Н. Н. Худяковым, некоторые аэробные почвенные микроорганизмы (Bacillus subtilis, Aspergillus niger и т. д.) могут размножаться при наличии в атмосфере 0,13—0,26% кислорода. Отдельные группы аэробных микроорганизмов, однако, не одинаково относятся к обеднению воздуха кислородом. Например, мукоровые грибы более аэробны, чем представители рода Penicillium; Bac. mycoides тяготеет к верхним слоям почвы, а Bac. idosus одинаково хорошо растет как в верхних, так и в нижних горизонтах почвенного слоя.

Отмеченные нами факты помогают понять, почему по мере углубления в почву наряду с уменьшением общей численности микроорганизмов существенно меняется соотношение групп и видов микроорганизмов (рис. 53).

Некоторые аэробные бактерии могут жить и в ана-

Рис. 52. Величины Eh и pH в разных почвах (по Л. Баас-Беккингу)

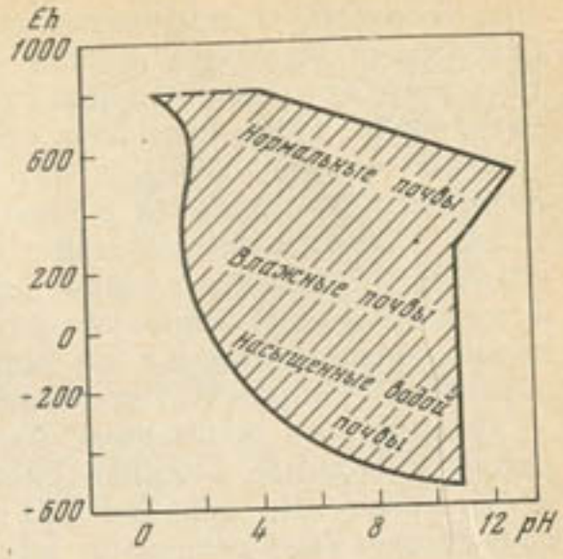
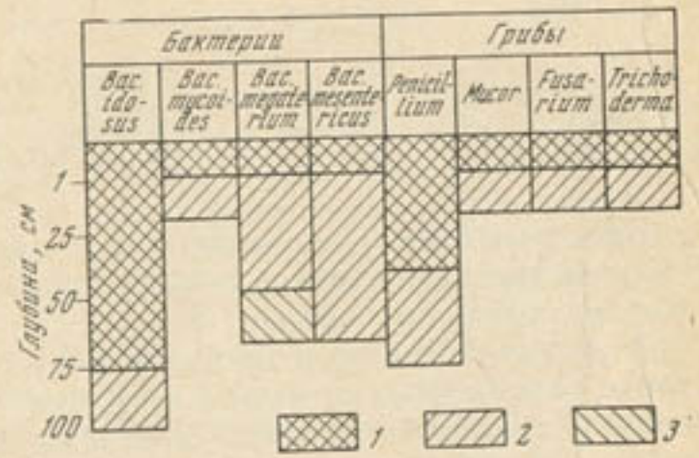


Рис. 53. Распространение отдельных микроорганизмов в профиле почвы
1 — обильное,
2 — умеренное,
3 — слабое



эробных условиях, довольствуясь связанным кислородом нитратов или сульфатов.

Аэробные микроорганизмы хорошо переносят повышенное содержание CO_2 в воздухе. Нередко отмечается даже улучшение их роста при некотором обогащении воздуха углекислотой. Тем не менее при концентрации CO_2 1,0—1,5% и выше начинает проявляться депрессия в жизнедеятельности ряда групп микроорганизмов. По всей видимости, отчасти поэтому нижние горизонты пахотного слоя беднее микроорганизмами, чем верхние.

Возникает вопрос о месте размножения в почве анаэробных микроорганизмов, к которым в основном относятся бактерии. Их численность обычно не высока. Не более

10% бактерий почвы принадлежит к строгим и условным анаэробам. Наиболее богаты анаэробными бактериями верхние слои почвы. Это объясняется тем, что здесь имеется наиболее обильный запас органических веществ. Анаэробные же микрозоны, в которых эти микроорганизмы размножаются, имеются в каждом комочке почвы.

На окислительно-восстановительные условия в почвенном слое сильное влияние оказывают агротехнические и мелиоративные мероприятия (обработка почвы, орошение, дренирование и т. д.), которые позволяют должным образом регулировать почвенные процессы.

Помимо уже отмеченных факторов на характер микрофлоры большое влияние оказывает **активная кислотность почвы**. По величине pH (анализ водной вытяжки) почвы могут быть разделены по следующим группам:

Почва	pH почвенного раствора	Почва	pH почвенного раствора
Сильно кислая	3—4	Нейтральная	6—7
Кислая	4—5	Щелочная	7—8
Слабо кислая	5—6	Сильно щелочная	8—9 и выше

Подзолы имеют значение pH в пределах 3,5—5,0. В черноземах эта величина повышается до 6,5—7,2, а в сероземах подчас доходит до 7,5.

Значение pH одной и той же почвы в разных, даже недалеко расположенных частях поля может несколько различаться. В течение вегетационного периода реакция почвы также подвержена изменениям (рис. 54). Это связано с жизнедеятельностью микроорганизмов — выделением CO_2, кислот и т. д.

Следует иметь в виду, что pH почвы, определяемое обычными методами, дает лишь некоторый средний показатель кислотности. На самом деле значение pH отдельных точек одной и той же почвы не одинаково и микроорганизмы, обитающие в разных микрозонах этой почвы, находят в них далеко не одинаковые условия для жизни. Поэтому даже в кислых почвах имеются микрозоны, в которых могут размножаться микроорганизмы, не переносящие низкого значения pH. Наоборот, в щелочных почвах могут быть микрозоны с относительно кислой реакцией.

Весьма существенно также и то, что одинаковое зна-

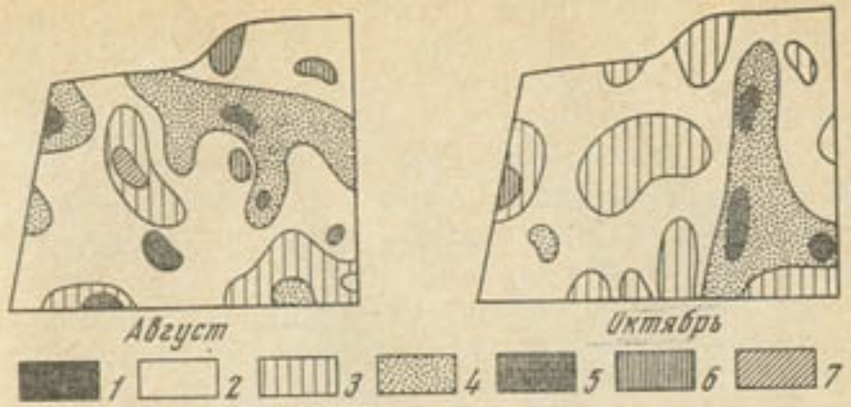


Рис. 54. Кислотность почвы поля в разное время года (по Н. П. Ремезову)

1 — 8,0—8,2; *3* — 6,7—6,9; *5* — 6,6—6,9; *7* — 6,0—6,3
2 — 7,0—7,3; *4* — 7,4—7,6; *6* — 6,4—6,5;

чение pH может играть неодинаковую роль в жизнедеятельности микроорганизмов в разных почвах. Так, в подзоле некоторое снижение pH вызывает освобождение алюминия, токсически действующего на ряд микроорганизмов, чего не наблюдается в черноземах, богатых кальцием. Поэтому подкисление подзолов вызывает более сильное подавление микробиологических процессов, чем равное подкисление черноземов. К алюминию особо чувствительны актиномицеты, азотобактер, многие водоросли и т. д. Повышенную дозу этого элемента легко переносят грибы и многие бактерии. Очевидно, отчасти поэтому северные почвы бедны актиномицетами, азотобактером и синезелеными водорослями.

Микроорганизмы одной и той же систематической группы не одинаково относятся к кислотности среды. Так, если основная масса бактерий почвы не развивается при pH ниже 4,5—5,0, то некоторые бактерии (например, Thiobacillus thiooxydans) могут сохраняться в жизнеспособном состоянии даже при pH, равном 0—1,0. Минимальные значения pH для грибов лежат в пределах 1,5—3,0. Но некоторые грибы как представители рода Mortierella не выносят подкисления среды. Весьма чувствительны к снижению pH актиномицеты.

Все сказанное делает понятным то обстоятельство, что в любой почве можно найти представителей основных групп микроорганизмов. Однако кислые почвы относительно богаче микроскопическими грибами, чем нейтральные и ще-

лочные. В последней группе почв лучше размножаются бактерии и актиномицеты.

Несмотря на разную кислото- и щелочеустойчивость, все группы микроорганизмов наиболее активно проявляют свою жизнедеятельность при нейтральной среде. Поэтому нейтрализация кислых и усреднение реакции щелочных почв приводит к активизации желательных для агрономической практики процессов.

На деятельность почвенных микроорганизмов большое влияние оказывает **механический состав почвы**. Почвенные частицы разной величины имеют разные наименования:

крупнее 3 мм — каменистая часть почвы;
3—1 — песок крупный;
1—0,25 — песок средний;
0,25—0,05 — песок мелкий;
0,05—0,01 — пыль крупную (лёссовидная фракция);
0,01—0,005 — пыль среднюю;
0,005—0,001 — пыль мелкую;
мельче 0,001 — ил

В зависимости от соотношения различных по механическому составу фракций почва получает то или иное наименование (глинистая, суглинистая, супесь, песчаная и т. д.).

Как распределены микроорганизмы между твердой фазой почвы и почвенным раствором и какие частицы почвы более обсеменены микроорганизмами?

Имеющиеся наблюдения показывают, что основная масса почвенных микроорганизмов (90—99%) топографически связана с твердой частью почвы. Только незначительная доля их обнаруживается в почвенном растворе (Д. М. Новогрудский). Причина приуроченности большей части микронаселения почвы к твердой ее части объясняется способностью твердых частиц почвы удерживать (адсорбировать) клетки микроорганизмов.

Работами Н. Н. Худякова и его учеников показано, что в почве микроорганизмы наиболее активно поглощаются мелкими ее частицами (илом и мелкой пылью). Поэтому, чем богаче почва этими частицами, тем сильнее она адсорбирует микроорганизмы. В основе адсорбции микроорганизмов почвами лежит взаимодействие положительно заряженных частиц почвы с отрицательно заряженными

Н. Н. ХУДЯКОВ

клетками микробов. Заряд клеток различных микроорганизмов не тождествен, и поэтому они поглощаются почвой с разной энергией.

Имеющиеся наблюдения позволяют думать, что адсорбция микроорганизмов почвой изменяет их биохимическую активность, иногда снижая, а иногда увеличивая ее. Это обусловливается особенностями среды, в которую попадают адсорбированные клетки. На поверхности раздела твердого тела и жидкости концентрируются различные органические и неорганические вещества. Их природа и концентрация определяют характер активности адсорбированных микроорганизмов (Д. Г. Звягинцев). На поверхности твердых частиц могут быть адсорбированы не только микроорганизмы, но и ферменты. Это также существенно сказывается на их активности.

Способность почв адсорбировать микроорганизмы не остается постоянной. Это явление обратимо и зависит от влажности почвы, ее температуры, pH, дисперсности и ряда других факторов. Поскольку эти факторы меняются

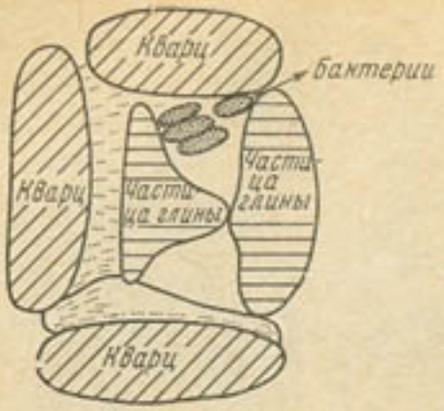


Рис. 55. Схема почвенного агрегата с поглощенными бактериями (по И. Доммергу)

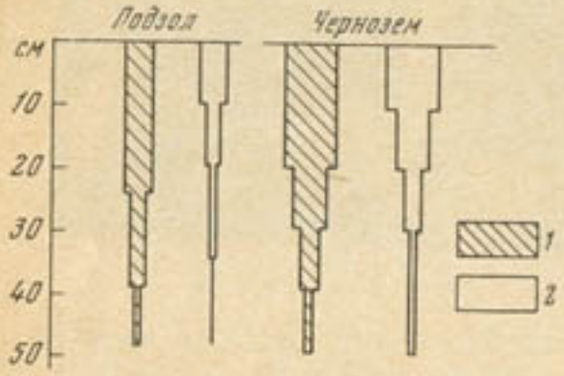


Рис. 56. Распределение гумуса и микроорганизмов в профиле почвы
1 — гумус,
2 — микроорганизмы

в течение года, то это сказывается на показателях адсорбционных явлений. Например, весной, осенью и зимой, когда почва влажна и холодна, поглощение ею бактерий ослабевает. При летнем подсыхании и повышении температуры микроорганизмы адсорбируются энергичнее. Все процессы, как биологические, так и абиотические, изменяющие дисперсность почвы, резко изменяют поглощение ею микроорганизмов. На рис. 55 дано представление об адсорбции бактериальной культуры мелкими частицами почвы.

В почве происходит агрегация мелких частиц и образуются комочки большей или меньшей величины. Наблюдения показывают, что общая обсемененность микроорганизмами крупных агрегатов почвы значительно выше, чем распыленных мелких фракций (ила, пыли). Это можно объяснить тем, что крупные почвенные агрегаты богаче органическими веществами и, следовательно, более пригодны для размножения микроорганизмов. Распыление

почвенных агрегатов неблагоприятно сказывается на развитии почвенной микрофлоры, так как сопровождается ухудшением водно-воздушного режима почвы.

При обогащении почвенного раствора питательными для микроорганизмов веществами их размножение происходит не только у твердых частиц, но и в водной фазе почвы. Это свидетельствует о том, что на распределение микроорганизмов в почве большое влияние оказывает свежее органическое вещество. Гумифицированные соединения точно так же играют определенную роль в размножении почвенной микрофлоры. Обычно по мере углубления в почвенный профиль число микроорганизмов заметно снижается в результате ухудшения воздушного режима и уменьшения органических соединений. Последние служат источником питания для сапрофитной микрофлоры, а продукты минерализации используются автотрофами.

Для каждого почвенного типа характерен свой профиль. У некоторых почв гумусовый слой очень невелик, у других он идет на большую глубину, что способствует распространению микроорганизмов в более глубокие слои почвы. Однако отмечается, что по мере углубления в почву содержание гумуса снижается более постепенно, чем численность микроорганизмов (рис. 56). Как мы уже отмечали, при постепенном углублении в почву наряду с общим уменьшением числа микроорганизмов наблюдается явно выраженная их перегруппировка. Чрезвычайно много микроорганизмов находится около корней растений. Это происходит потому, что из корней в почву выделяется некоторое количество органических соединений, которые служат пищей для микроорганизмов. Такую же роль играет «корневой опад», т. е. отмирающие корешки. Много микроорганизмов скапливается и на телах погибших почвенных животных.

Материал, приведенный в настоящем разделе, позволяет сделать заключение, что в каждой почвенно-климатической зоне для жизни микроорганизмов слагается весьма специфическая обстановка. В каждой конкретной обстановке складывается свой характерный ценоз микроорганизмов.

Микроскопические существа далеко не равномерно распределены по почвенному слою. Определенные их группировки размножаются в микрозонах. Этого не позволяет установить обычный микробиологический анализ почвы.

Получаемые с его помощью данные следует воспринимать как усредненные и поэтому до известной степени условные.

Численный состав и соотношение представителей почвенного микроценоза в значительной степени зависят от количества поступающих в почву растительных остатков и быстроты их переработки. Свежие растительные остатки, как уже отмечалось, первоначально перерабатываются грибами и неспороносными бактериями. Нередко можно видеть, как бактерии расселяются по гифам грибов. Позднее поселяется значительное количество бацилл и актиномицетов. Энергия процесса минерализации сказывается на соотношении групп отмеченных микроорганизмов.

С. Н. Виноградский предложил называть микроорганизмы, перерабатывающие свежие органические остатки, зимогенными. Обычно представители зимогенной микрофлоры требуют довольно высокого уровня питания. Однако значительные периоды времени почва весьма бедна доступными для микроорганизмов органическими соединениями. Не удивительно поэтому, что многие представители почвенного микронаселения адаптировались к жизни при малых количествах углеродсодержащих органических соединений. Их называют олигокорбофилами. Микробы, способные довольствоваться следами азотсодержащих минеральных или органических соединений, получили название олигонитрофилов. Как показал Н. Г. Холодный, существуют бактерии, которые способны размножаться, используя следы органических соединений, имеющиеся в воздухе.

Для почв характерно наличие перегнойных соединений. Эти сложные вещества доступны далеко не всем микроорганизмам почвы. Микроорганизмы, способные разрушать перегнойные соединения, С. Н. Виноградский предложил называть «автохтонными». Весьма разнообразные представители этой группировки способны ассимилировать и другие органические соединения более простого состава. Тип почвообразовательного процесса резко отражается на соотношении зимогенных и автохтонных микроорганизмов.

На формирование микробных ценозов почвы определенное влияние оказывают **токсические свойства** ее составных частей по отношению к отдельным группам микроорганизмов. Д. М. Новогрудский установил интересное явление: некоторые почвенные частицы могут подавлять развитие микроорганизмов. Наиболее резко антимикробные свойства выражены у распыленных почвенных частиц, имеющих диаметр $< 0{,}125$ мм. Эти частицы вообще менее богаты микроорганизмами, чем более крупные.

Последующие работы позволят сделать вывод, что в почве накапливаются какие-то вредно действующие на микробы соединения. В отдельные периоды их количество то падает, то увеличивается. Подчас их накопление тормозит даже развитие растений. Природа токсических соединений почвы, очевидно, может быть различной. Так, в кислых почвах появляются растворимые соли алюминия. Для некоторых микроорганизмов они весьма токсичны (клубеньковые бактерии, азотобактер и т. д.), другие же относятся к ним в достаточной мере индифферентно (Penicillium, Mucor и др.). Во всяком случае наличие в почвенном растворе соединений алюминия определенным образом сказывается на компонентах почвенного микроценоза.

В ряде случаев в почве накапливаются токсические продукты растительного и микробного метаболизма. Так, некоторые растения (миндаль, персик) выделяют в почву через корневую систему алкалоиды, подавляющие развитие ряда микробов. Разнообразные микроорганизмы способны вырабатывать антибиотические соединения, вредно действующие на некоторые микроскопические существа. При сбраживании углеводов накапливаются летучие кислоты, подавляющие рост растений и микробов. Почвенный токсикоз представляет собой интересное явление, и его сейчас изучают в ряде научно-исследовательских учреждений.

Сообщество микроорганизмов почвы зависит от **биотических факторов** и прежде всего от взаимоотношений микроскопических существ, которые бывают весьма различными. В некоторых случаях микроорганизмы находятся в так называемых метабиотических отношениях. При этом продукты жизнедеятельности одних микробов служат источником существования для других. Так, например, нитрификаторы могут развиваться лишь в тех случаях, когда в почве имеется достаточно аммиака, вырабатываемого гнилостными микробами.

Отношения микроорганизмов подчас имеют симбиотический характер. Так, деятельность азотфиксаторов нередко значительно усиливается при наличии других микробов, вырабатывающих различного рода стимулирующие их развитие вещества. Нередко, однако, среди

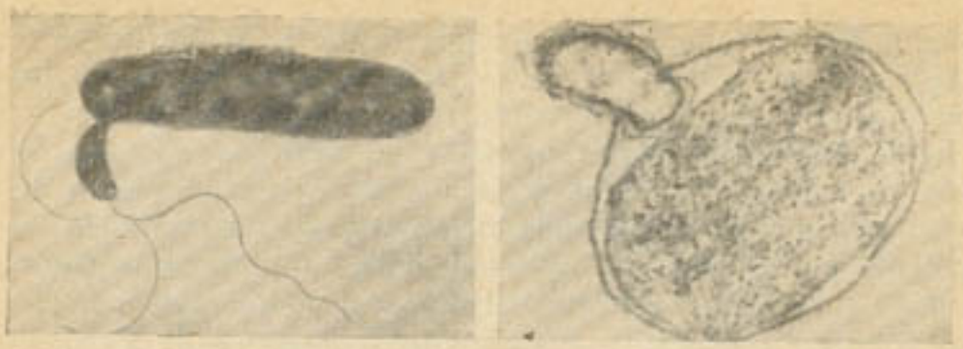


Рис. 57. Bdellovibrio, внедряющийся в бактериальную клетку; электронномикроскопический препарат (по А. М. Гелей)

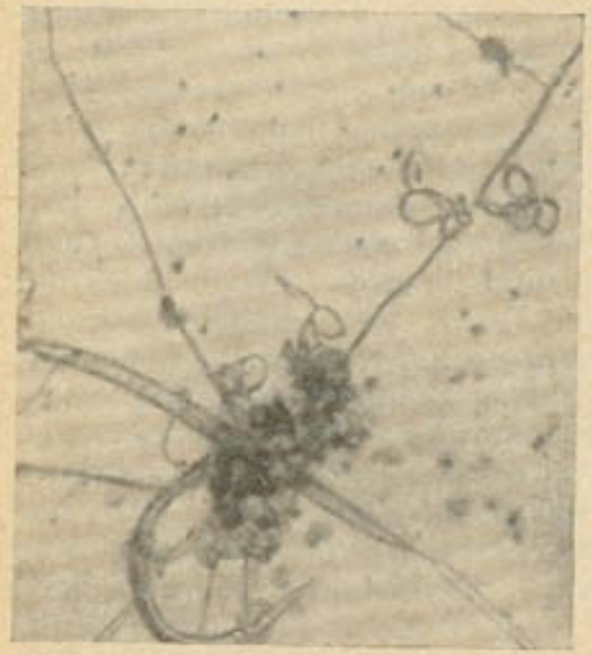


Рис. 58. Ловчие кольца, образуемые мицелием хищных грибов. В одном из них поймана нематода (по А. Р. Сопрунову)

микроорганизмов наблюдается антагонизм. Выше отмечалось, что многие микробы продуцируют антибиотические вещества, подавляющие жизнедеятельность некоторых групп микробного населения. Имеющиеся данные позволяют думать, что антибиотики вырабатываются не только на искусственных средах, но и в почве.

У представителей микромира имеет место и прямой паразитизм. Так, Б. В. Перфильев и Д. Р. Габе описали хищных бактерий, образующих или кольца, или сети. При помощи этих приспособлений они ловят других бактерий, которых затем убивают и переваривают.

Немецкий микробиолог Штольп обнаружил очень мелкую бактерию, названную им Bdellovibrio (вибриопиявка), которая первоначально присасывается к клеткам

более крупных бактерий, а затем проникает внутрь (рис. 57). Это облигатно паразитный организм имеет много видов, каждый из которых может порождать лишь определенные виды бактерий. Bdellovibrio встречается в воде и почве.

Существуют грибы, паразитирующие на других грибных организмах. Некоторые хищные грибы питаются нематодами. Они образуют разные ловчие приспособления, с помощью которых улавливают и убивают нематоды. Это могут быть короткие крючковидные отростки мицелия, шаровидные или эллипсовидные липкие головки на гифоподобных толстых почках, округлые сжимающиеся или несжимающиеся кольца и т. д. (рис. 58). Задержанная жертва умерщвляется и переваривается с помощью эктоферментов, выделяемых мицелием гриба.

Интересное открытие было сделано Б. В. Громовым. У водорослей имеются специфические паразиты (Aphelidium, Amoeboaphelidium) — промежуточная форма между Protozoa и водорослями.

Мелкие животные питаются микробами растительного происхождения. Так, Protozoa поедает большое количество бактерий и грибных организмов. Пищей для мелких клещей и других животных служит не только мертвый органический субстрат, но и микроорганизмы.

Несомненно, что отмеченные нами взаимоотношения представителей микромира определенным образом сказываются на почвенных процессах. Очевидно, что метабиоз и симбиоз способствуют деятельности некоторых групп микробов. Однако паразитизм не ведет к явно выраженным отрицательным явлениям. Так, например, некоторые исследователи рассматривали простейших как нежелательный элемент почвенного микронаселения, который может подавлять бактериальные процессы в почве. Однако, как уже отмечалось, в присутствии простейших деятельность бактерий активизируется. Таким образом, эффект взаимоотношений у микроорганизмов весьма сложен и во многих случаях должен быть уточнен.

В заключение следует отметить, что почвенная среда в силу ее специфики нередко вызывает существенные изменения во внешнем облике микроорганизмов. Поэтому лабораторные культуры микроорганизмов по их морфологии могут существенно отличаться от аналогичных природных форм микроскопических существ.

6

ОБРАЗОВАНИЕ ПОЧВЫ И ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МИКРООРГАНИЗМОВ

Все существующие на Земле почвы образовались из выходящих на дневную поверхность разнообразных горных пород, которые обычно называют материнскими. В качестве почвообразующих могут быть магматические, осадочные и метаморфические породы. Магматические породы образуются при остывании расплавленной массы внутри земной коры или вытекающей в виде лавы на земную поверхность. Эти породы имеют кристаллическое строение. Осадочные породы образуются путем выветривания и переотложения продуктов выветривания различных пород и из отложений различных организмов. Метаморфические породы формируются из магматических и осадочных пород в глубоких слоях земной коры под воздействием высокой температуры и больших давлений. Магматические и метаморфические породы обычно встречаются в горных областях. На равнинах почвы, как правило, формируются на осадочных породах.

Рыхлые почвообразующие породы состоят из разнообразных первичных и вторичных минералов. Под последними подразумеваются минералы, которые образовались главным образом в результате химического и биологического выветривания магматических пород и первичных минералов. Вторичные минералы частично синтезируются при выветривании первичных минералов.

Процесс почвообразования приводит не только к измельчанию материнской породы, но и к приобретению ею ряда новых свойств. Наиболее ярко выражено свойство накапливать большие или меньшие количества темноокрашенного перегноя и образовывать структурные элемен-

ты, придающие почве зернистое строение. Самым же основным свойством почвы, отличающим ее от породы, из которой она образовалась, является плодородие. Понятие о плодородии мы противопоставляем понятию о бесплодном камне или, другими словами, понятию о массивной горной породе, писал В. В. Вильямс, подчеркивая, что понятие о способности почвы производить урожай должно включаться в ее определение.

Уже с начальных этапов превращения горных пород в почву роль микроорганизмов в процессах выветривания минералов вырисовывается весьма наглядно. Первыми поселяются на горных породах нитрифицирующие бактерии и накипные лишайники, особенно обильно размножающиеся на кристаллических породах. Лишайники обычно находятся в симбиозе с сапрофитными бактериями. Эти микроорганизмы разрушают горные породы как путем механической дезагрегации, так и химически — продуктами своей жизнедеятельности. В отношении ряда элементов лишайники выступают как их аккумуляторы. В мелкоземе под литофильной растительностью резко увеличивается количество органического вещества, фосфора, окиси железа, кальция и магния (Е. Я. Ярилова).

Измененный лишайниками слой горных пород богат микроорганизмами. Здесь имеется много неспорообразующих бактерий и грибов, но бациллы и актиномицеты встречаются в малом количестве (Н. А. Красильников). О большой биогенности разрушающейся горной породы свидетельствуют и материалы многих исследователей. Из других растительных организмов, поселяющихся на материнских породах, следует отметить микроскопические водоросли, в частности синезеленые и диатомовые. Водоросли, как правило, живут в ассоциации с неспорообразующими бактериями. Водоросли играют существенную роль как автотрофные накопители органических веществ, без которых не может протекать деятельность сапрофитных микроорганизмов. Последние образуют разные соединения, вызывающие выветривание минералов. Многие синезеленые водоросли являются азотфиксаторами и обогащают разрушаемую горную породу этим элементом.

Микроскопические существа ускоряют распад горных пород. Основную роль в процессе выветривания, очевидно, играют углекислота, минеральные и органические кислоты, вырабатываемые разными микроорганизмами.

Не исключается возможность участия в процессе выветривания перегнойных соединений, образуемых микроорганизмами. По данным В. В. Пономаревой, фульвокислоты и гуминовая кислота могут разрушать силикатные минералы (монтмориллонит, биотит, мусковит, вермикулит, нефелин). Механизм воздействия этих кислот на силикаты, однако, совершенно различен. Фульвокислоты в основном вступают в комплексную связь с алюминием, а гуминовые кислоты реагируют с кальцием. Растворяющая роль многих органических соединений, вырабатываемых микроорганизмами (аминов, аминосахаров, уроновых кислот, перегнойных соединений и т. д.), частично связана с их химическим воздействием на минералы, частично же с хелатирующим действием. Они образуют с минералами хелаты, или клешневидные комплексы. Слово «хелаты» произошло от греческого «хела», что значит «клешня», поскольку парные комбинированные связи, захватывающие у отмеченных соединений металл, можно образно сравнить по форме и функциям с клешней рака. Внутрикомплексные соединения с элементами горных пород могут образовывать, очевидно, разные бактериальные слизи.

Воздействие микроскопического населения на горные породы в ряде случаев проявляется весьма наглядно. Так, андезито-базальтовые породы и туфы покрываются налетом $CaCO_3$. Иногда происходит глубокий метаморфоз горной породы, при котором наблюдается почти полная ее карбонизация. Отмеченное явление может возникнуть под влиянием чисто химических процессов, но их ускорение наблюдается в местах соприкосновения горных пород с корневыми системами растений, т. е. в зонах, богатых микроорганизмами. Опыты, проведенные В. И. Вернадским, А. П. Виноградовым и Е. А. Бойченко, доказали, что виды водоросли Nitzchia разрушают каолиновые минералы.

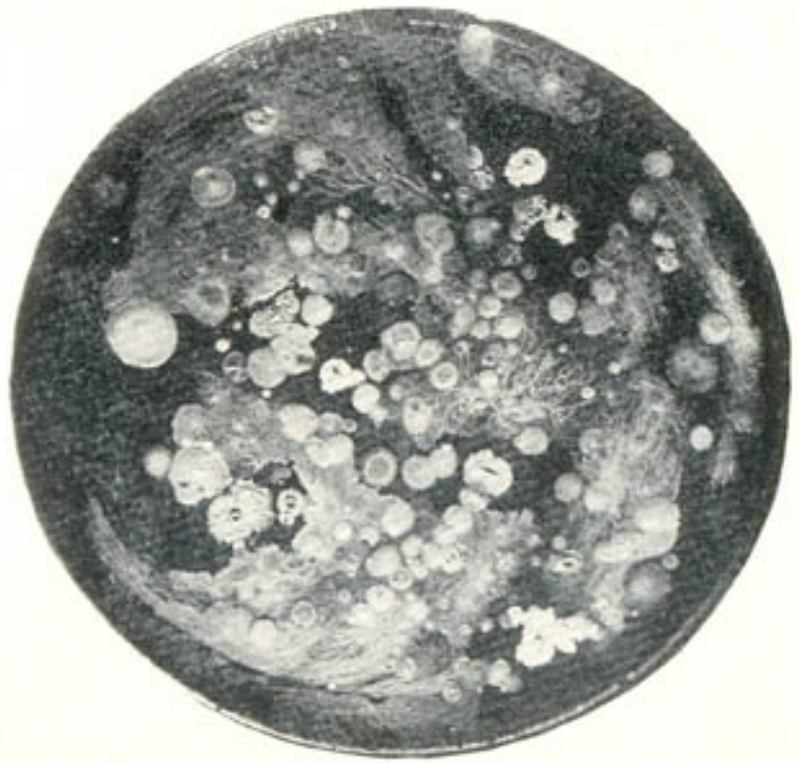
Исследования последнего времени показали, что жизнедеятельность многих микроорганизмов приводит к освобождению SiO_2 из накрита, плагиоклаза, других минералов и фитолитов. Одни минералы разрушаются быстрее, другие медленнее, но практически все они вовлекаются в биологический круговорот веществ. Микробы-кислотообразователи разрушают разные минералы. При почвообразовательном процессе, протекающем в кислой среде,

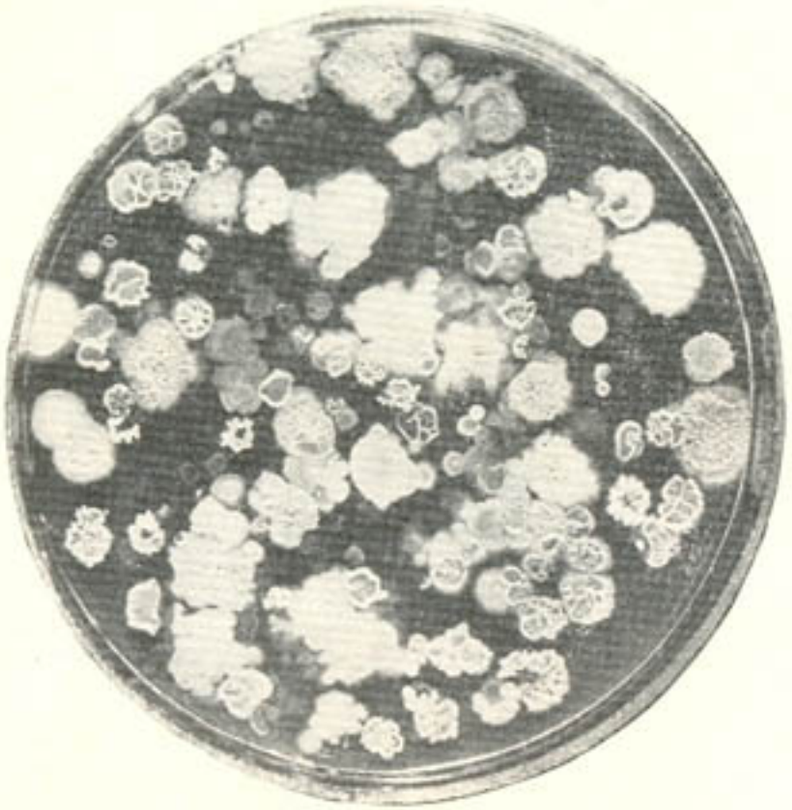
Грибы целинного серозема. Темные и желтопигментированные колонии грибов рода Aspergillus зеленоокрашенные колонии — грибы рода Penicillium (посев на сусло — агар, разведение 1/1000.

Актиномицеты целинной сероземной почвы. Пигментированные колонии актиномицетов на крахмало-аммиачном агаре (разведение 1/10000).

Бацилярная флора целинной тундровой почвы. Доминируют мелкие колонии Bac. asterosporus и Bac. agglomeratus (посев на агаризованную среду, разведение 1/1000.

Бацилярная форма целинной дерново-подзолистой почвы. Много колоний Bac. cereus и Bac mycoides (посев на агаризованную среду, разведение 1/1000.





Бациллярная форма целинного серозема. Доминируют колонии Bac. magaterium и Bac mesentericus (посев на агаризованную среду, разведение 1/1000.

разрушение алюмосиликатов идет скорее, лишь кварц и биогенный кремнезем подвергаются метаморфозе энергичнее при щелочной обстановке.

Иногда при почвообразовательном процессе наблюдается накопление значительных количеств кремнекислоты. Это может быть следствием не только разрушения алюмосиликатов, но и результатом массового развития диатомовых водорослей, створки которых содержат SiO_2. Принимая это во внимание, нетрудно понять причины, вызывающие разнообразные пороки архитектурных памятников, зданий и других сооружений, возведенных из горных пород. Пороки являются следствием развития на их поверхности различных микроорганизмов: лишайников, нитрифицирующих, сероокисляющих и других микроорганизмов, вырабатывающих вещества, которые обладают кислыми свойствами.

Выветривание горных пород должно рассматриваться как единство двух противоположных процессов — распада первичных минералов и возникновения вторичных минералов. В зависимости от сочетания ряда факторов дальнейшее развитие почвообразовательного процесса протекает различно, обусловливая образование того или иного почвенного типа. К основным факторам почвообразования В. В. Докучаев, как уже отмечалось выше, относил материнскую породу, климат, растительность и рельеф страны. Большое значение он придавал возрасту почвообразовательного процесса.

Совершенно естественно, что микробиологическим ассоциациям различных почвенных типов свойственны свои отличительные черты. Микроорганизмы являются чуткими индикаторами внешней обстановки, так как ее изменение существенно отражается на составе микробных группировок почвы. Этому вопросу посвящается следующая глава, здесь же мы кратко отметим характерные типы почв, свойственные Советскому Союзу, а также остановимся на принципах их классификации.

Почвенный покров СССР отличается большим разнообразием, что отражает сложность природных факторов почвообразования, имеющих место в разных частях страны. Возникла естественная потребность в классификации почвенных типов. Наиболее надежная естественная основа для группировки почв — их генезис. Он отражает совокупность условий и процессов почвообразования, от

которых зависят как внешние, так и внутренние свойства почв. Впервые генетическую классификацию почв предложил В. В. Докучаев. Он сформулировал закон зонального распределения почв. В одной из своих работ В. В. Докучаев писал, что климат, растительность и животные распределяются на земной поверхности по направлению с севера на юг в строго определенном порядке, с правильностью, допускающей распределение земного шара на пояса — полярный, умеренный, подтропический, экваториальный и пр. А так как агенты-почвообразователи в своем распределении подчинены известным законам, то и результат их деятельности — почва должна распределяться по земному шару в виде зон, идущих более или менее (лишь с некоторыми отклонениями) параллельно широтным кругам.

Генетическая классификация почв разрабатывалась многими учеными нашей страны (Н. М. Сибирцевым, П. С. Коссович, С. С. Неуструевым, Л. И. Прасоловым, И. П. Герасимовым, В. А. Ковдой и др.). Основной классификационной единицей в почвообразовании в настоящее время принят почвенный тип. Под этим наименованием объединяется группа почв, которым свойственны многие общие, существенные и характерные свойства. Каждый почвенный тип подразделяется на подтипы, виды и разновидности.

Почвенный тип, преобладающий на определенной территории, образует почвенную зону, или почвенный пояс. Почвенные зоны закономерно сменяют одна другую в направлении с севера на юг, образуя горизонтальные зоны. В горных областях по мере подъема также наблюдается последовательная смена почвенных типов. Здесь проявляется вертикальная зональность (поясность).

Как указывал Л. И. Прасолов, почвенные зоны нельзя представлять себе как пояса, аккуратно опоясывающие земной шар. На отклонение широтных поясов оказывают влияние многие причины: материнские породы, количество осадков и т. д. Под влиянием местных условий характер почвенного покрова иногда даже на небольших расстояниях может резко меняться.

Таким образом, распределение почв на земной поверхности может быть представлено следующим образом: почвенные зоны залегают полосами, которые местами суживаются или расширяются. Внутри же этих полос большими или меньшими пятнами могут встречаться почвы иного строения и свойств. Почвенные типы делятся на более мелкие классификационные единицы: подтипы, роды, виды, разновидности, разряды. Основные зональные почвенные типы на равнинной части СССР:

арктические и тундровые, характеризующиеся развитием почв глеевого, полуболотного и болотного характера;

таежно-лесные, среди которых преобладают подзолистые, дерново-подзолистые и болотно-подзолистые почвы. Здесь и к северу часто встречаются болотные почвы;

серые лесные почвы лесостепной зоны, распространенные преимущественно в северной части лесостепной полосы;

черноземные почвы лесостепной и степной зон. Наряду с черноземами здесь встречаются солонцы и солончаки;

почвы зоны сухих степей, типичными среди которых являются каштановые почвы. Здесь же могут быть встречены солонцевые почвы, солончаки и солоди;

почвы пустынно-степной и пустынной зон, где распространены бурые, серо-бурые почвы различной солонцеватости и засоления, а также такыры и солончаки;

почвы предгорно-пустынных степей сухих субтропиков. Это сероземы, распространенные в пустынных степях Средней Азии и Закавказья. Почвы влажных субтропиков, из которых наиболее характерны красноземы, желтоземы и подзолисто-желтоземные почвы.

Отмеченные нами основные почвенные типы разнятся не только по свойствам верхнего горизонта, но имеют совершенно различный профиль. Каждый почвенный тип отличается совокупностью большого числа признаков, на которых мы здесь останавливаться не можем. Мы считаем целесообразным рассмотреть более внимательно лишь вопрос о формировании «перегноя», или «гумуса» — специфического вещества почвы, определяющего ряд ее свойств, в том числе плодородие.

Такие выдающиеся почвоведы, как П. А. Костычев, В. Р. Вильямс и другие, считали образование перегноя основным признаком почвообразовательного процесса. Перегной начинает накапливаться в почвенном слое с первых этапов развития почвообразовательного процесса. Под термином «перегной», или «гумус», объединяется целая группа родственных высокомолекулярных соединений,

химическая природа которых до сих пор точно не установлена. Гумус составляет 85—90% всей массы органического вещества почвы. В нем аккумулировано значительное количество азота, фосфора и ряда других элементов. До 50% азота перегнойных соединений подвергается кислотному гидролизу и превращается в аминокислоты. Очевидно, эта часть азота входит в белковую фракцию, связанную с высокомолекулярным комплексом небелковой природы. Остальная часть азота включается в гетероциклический комплекс ядра перегнойных веществ. В составе гумуса имеется небольшое количество нуклеиновых кислот. В них заключено до 3—5% азота перегноя. Содержание фосфора в гумусе колеблется в пределах 0,27—1,45%.

Характерный признак перегноя — его устойчивость к воздействию микроорганизмов. Содержание перегноя в разных почвах сильно варьирует. Это определяется поступлением в почву остатков растительного покрова, из которого в основном образуется гумус, и условиями их переработки микроорганизмами. По данным Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич, растительный опад (надземной части и корней) в разных почвенно-климатических условиях колеблется в широких пределах (в т на 1 га):

тундры арктические	1	пустыни полукустарниковые	1,2
ельник таежный	3,5—5,5	субтропические леса	21,0
дубравы	6,5	саванны сухие	7,2
степи умеренно-засушливые	11,2	влажные тропические леса	25,0

В лесах главным источником гумуса является подстилка, а в тундре, степях и саваннах — корневые остатки. Совершенно очевидно, что в случае поступления в почву больших масс растительных остатков может накопиться больше перегноя. Однако слишком быстрый темп их разложения, как, например, во влажных тропических лесах, сильно ограничивает эту возможность. В зависимости от почвенно-климатических условий изменяется не только темп накопления гумуса, но и его химический состав. Валовые запасы гумуса и содержащегося в нем азота в почвенных слоях разной глубины представлены в табл. 6, составленной по материалам И. В. Тюрина.

Перегной играет большую роль в формировании типа почвы. Перегнойные соединения находятся в почве не

Таблица 6

Запасы гумуса и азота в почвах СССР на разной глубине
(в т на 1 га)

Почва	Гумус		Азот		C : N
	0—100 см	0—20 см	0—100 см	0—20 см	0—20 см
Сильноподзолистая	101	63	6,6	3,4	10,3
Среднеподзолистая	94	50	6,1	3,2	9,0
Слабоподзолистая	104	54	7,2	3,1	10,1
Серая слабооподзоленная	175	—	9,4	5,6	10,7
Темно-серая слабооподзоленная	296	—	14,0	6,6	10,3
Чернозем					
деградированный	452	132	25,2	7,0	11,0
выщелоченный	549	192	26,5	9,4	11,8
мощный	709	224	35,8	11,3	11,5
обыкновенный	426	137	24,0	7,0	11,3
южный	391	93	17,0	6,3	8,6
Темно-каштановая	229	99	13,2	5,6	11,2
Серозем					
темный	128	—	11,8	3,8	8,2
типичный	183	—	7,5	2,5	8,4
светлый	67	—	6,4	2,3	7,8
Краснозем	282	153	10,5	4,7	18,9

только в свободном состоянии, но образуют соединения с минеральной частью почвы и оказывают существенное влияние на ее изменения. Накопление перегноя в почве должно расцениваться как положительное явление. В перегное аккумулируются вещества, которые постепенно минерализуются и служат пищей для растений. Если бы образования гумуса не происходило, то значительная часть ценных минеральных соединений могла бы вымываться из почвы.

Гумус существенно улучшает физические свойства почвы. Он способствует созданию почвенной структуры, улучшает тепловые свойства почвы и т. д. Благодаря обменным реакциям гумус способствует стабилизации почвенной реакции. Перегнойные соединения в очень небольших концентрациях (тысячные и десятитысячные доли процента) стимулируют жизнедеятельность высших и

низших растительных организмов. Это, очевидно, связано с наличием в перегное хинонных группировок, а также других соединений, активирующих окислительно-восстановительные реакции. Чем больше в почве перегноя, тем более энергично протекают в ней микробиологические и биохимические процессы, играющие огромную роль в накоплении питательных для растений соединений. По химической природе перегнойные соединения почвы не однотипны. Их делят на следующие четыре группы: гуминовые кислоты, гумины, фульвокислоты, гиматомелановые кислоты. Эти генетически родственные вещества отличаются степенью полимеризации их молекул, дисперсностью, растворимостью в разных жидкостях и т. д. Каждая из отмеченных групп соединений представляет собой группу близких по своим свойствам веществ. Так, например, известно, что гуминовые кислоты разных почв отличаются друг от друга. При переходе от подзолов к черноземам в них возрастает степень конденсированности ядра. Гуминовые же кислоты подзолистых почв и краснозе мов имеют ряд признаков, свойственных фульвокислотам. Соотношение C : N в перегнойных соединениях несколько сужается по мере движения от более северных к южным.

Основные химические свойства перегнойных кислот приведены в табл. 7, которая составлена по данным моно-

Таблица 7

Состав и основные свойства перегнойных соединений

Перегнойные кислоты	Цвет	Растворимость	Состав, %			
			C	H	O	N
Гуминовые	Темно-бурый	Растворимы в щелочах, кислоты осаждают, не растворимы в спирте	52—62	3,0—5,5	30—33	3,5—5,0
Гумины	То же	Не растворимы в щелочах	52—63	3,5—5,6	30,2—38,4	3,5—5,9
Фульвокислоты	Желтый	Растворимы в воде и щелочах, не осаждаются кислотами	44—49	3,5—5,0	44—49	2,0—4,0
Гиматомелановые	Шоколадно-коричневый	Растворимы в щелочах и спирте, осаждаются кислотами	60	ок. 4,4		1,0—1,4

графии М. М. Кононовой «Органическое вещество почвы» (1963) и некоторым дополнительным материалам.

По общему составу различные перегнойные кислоты довольно близки друг к другу, но в то же время различаются по ряду признаков (окраска, молекулярный вес и т. д.).

Гуминовые кислоты составляют от 15 до 40% почвенного перегноя. Наиболее богаты ими черноземы. Гуминовые кислоты имеют значительный молекулярный вес (до 4000), и диаметр их молекулы колеблется в пределах 80—100 Å. Можно считать доказанным, что гуминовые кислоты имеют ароматическое ядро. При их разрушении обнаруживаются продукты ароматической природы — пирокатехин, пирогаллол, протокатеховая кислота, ванилин, сиреневый альдегид и другие соединения. При кислотном гидролизе гуминовых кислот обнаруживается ряд азотсодержащих органических соединений — амиды, аминокислоты, пурины, пиримидин. Найдены также циклические формы азота, например индола. Для гуминовых кислот характерно присутствие ряда функциональных групп: среди них могут быть отмечены карбоксильные и фенольные гидроксилы, водород которых способен к реакциям обмена. Обнаружены также метоксильные, карбонильные и другие группы. Точная химическая структура гуминовой кислоты к настоящему времени не выяснена. С. С. Драгуновым, однако, предложена схема строения основного звена молекулы гуминовой кислоты.

Под термином «гумины» объединяются гумусовые вещества, не извлекаемые из почвы щелочными растворами. После обработки их все возрастающими концентрациями H_2SO_4 гумины почти полностью переходят в щелочной раствор и становятся практически неотличимыми от гуминовых кислот. Можно полагать, что гумины являются производными гуминовых кислот, прочно связанных с минеральной частью почвы. В почвах гумины составляют 20—30% от перегнойных соединений.

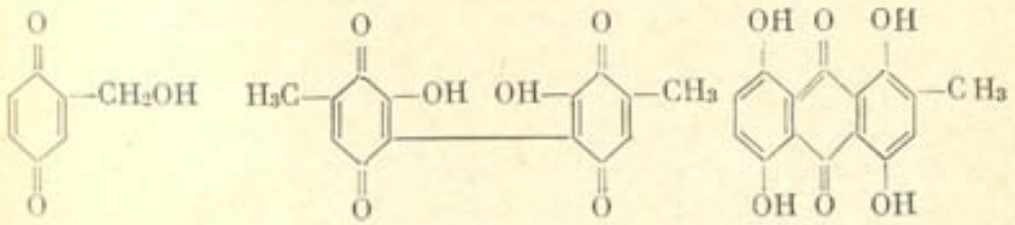
Гиматомелановые кислоты по своему составу и свойствам близки к гуминовой кислоте. Они отличаются от нее лишь растворимостью в этиловом спирте. М. М. Кононова полагает, что гиматомелановые кислоты — это не самостоятельная группа гумусовых веществ, а спирторастворимая фракция гуминовых кислот.

Фульвокислоты — соединения, родственные гуминовой кислоте, но ароматическое ядро в них менее конденсировано. Меньше и молекулярный вес фульвокислот. Фульвокислоты весьма распространены в почвах и составляют 35—50% почвенного перегноя. Наиболее богаты ими подзолистые и красноземные почвы. Фульвокислоты можно подразделить на две группы — креновую и аноксреновую кислоты. Первая имеет светло-желтый цвет. На воздухе она окисляется и образует бурое труднорастворимое вещество, похожее на гуминовую кислоту, которое было названо апокреновой кислотой. Фульвокислотам свойственно присутствие ряда функциональных групп (метоксильных, карбоксильных, фенольных гидроксилаз). Азотная фракция фульвокислот значительно легче гидролизуется, чем у гуминовых кислот. По-видимому, в фульвокислотах содержатся восстанавливающие вещества в количествах больших, чем у других перегнойных соединений. В общем можно сказать, что фульвокислоты представляют собой хорошо очерченную группу органических соединений. У ее представителей слабо выражена ядерная часть (ароматические углеродные сетки) и преобладают боковые цепи.

Фульвокислоты имеют более высокую степень диссоциации и большее количество активных кислотных групп, чем гуминовые кислоты. Они дают комплексные растворимые соединения с железом, алюминием, кальцием и другими металлами, что определяет значительную роль этих перегнойных соединений в подзолообразовании.

Процесс формирования перегноя в деталях еще не раскрыт, но многие моменты, касающиеся его синтеза, выяснены. Несомненно то, что перегной представляет из себя весьма сложное соединение, которое возникает в процессе синтетических реакций, осуществляемых в почвенном слое. Еще в 1914 г. А. Г. Трусов, основываясь на том, что в составе перегноя имеются ароматические соединения, высказал предположение, что окисление лигнина, ароматических и дубильных веществ с образованием хинонов играет существенную роль в синтезе перегнойных кислот. В дальнейшем американский ученый С. Ваксман, исходя из представлений А. Г. Трусова, сформулировал теорию о лигно-протеиновом комплексе как ядре почвенного гумуса. По данной теории гумус формируется из лигнина растительных остатков и белка микробных клеток. Как известно, лигнин разлагается микроорганизмами медленно, и поэтому гниющие растительные остатки относительно обогащаются этим соединением. Можно допустить, что накопляющийся в почве лигнин соединяется с белком отмерших микробных клеток и, таким образом, происходит формирование сложного комплекса перегнойных соединений.

Теория С. Ваксмана была подвергнута критике. Имеющиеся данные заставляют признать, что в процессе гумусообразования лигнин претерпевает существенные изменения. Хотя он и является устойчивым соединением, но все же его участие в образовании перегнойных соединений идет через разложение и высвобождение структурных единиц, которые и служат материалом для формирования гумуса. Помимо лигнина растительные ткани содержат и ароматические соединения типа полифенолов. Их участие в образовании гуминовых кислот нельзя отрицать. В гумусообразовании не исключается участие дубильных веществ и ряда других соединений. К сказанному надо добавить, что в продуктах микробного синтеза возможно образование ароматических соединений. Многие микроорганизмы при своей жизнедеятельности синтезируют огромное количество различных циклических соединений, в том числе из ряда хинонов, легко конденсирующихся и дающих перегнойные соединения. В качестве примера укажем на некоторые бензохиноны, обнаруженные в культурах грибов (С. Виссер):



гентизиловый хинон (продуцент Penicillium patulum)

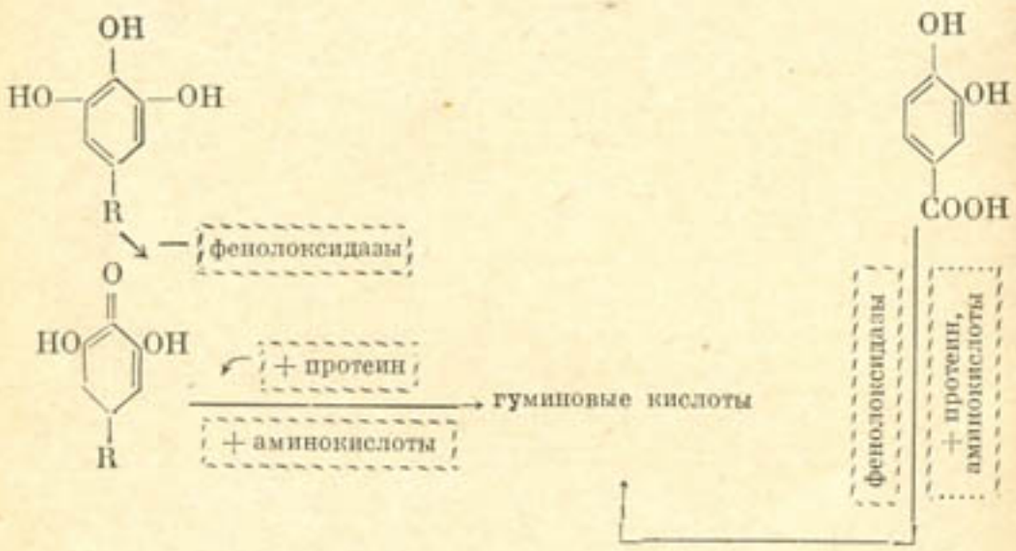
феницин (продуцент Penicillium phoeniceum)

цитодонтин (продуцент Helmintosporium cynodontis)

Многие микроорганизмы при жизни вырабатывают темноокрашенные пигменты, природа которых близка к перегнойным соединениям. В частности, многие микроорганизмы имеют темную пигментацию, и химическая природа их пигментов близка к перегнойным соединениям.

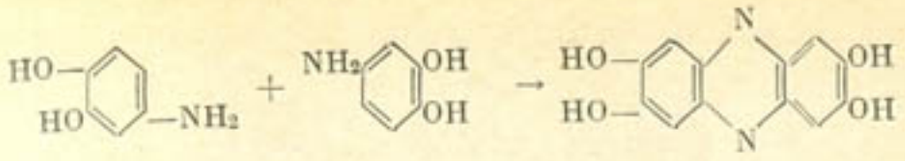
Образование соединений ароматического ряда из алифатических веществ возможно также биохимическим путем. Таким образом, лигнин растительных остатков не может рассматриваться как единственный источник ароматических соединений, входящих в состав перегноя. Различные вещества ароматической природы при соответствующих условиях могут конденсироваться с аминокислотами или протеинами, в результате чего образуются начальные формы гумусовых соединений.

Среди продуктов ароматической природы, участвующих в формировании гумусовых веществ, широко представлены полифенолы. Их конденсации предшествует окисление до хинонов. Ниже приведена одна из возможных схем процесса конденсации фенолов, предложенная В. Флайгом:

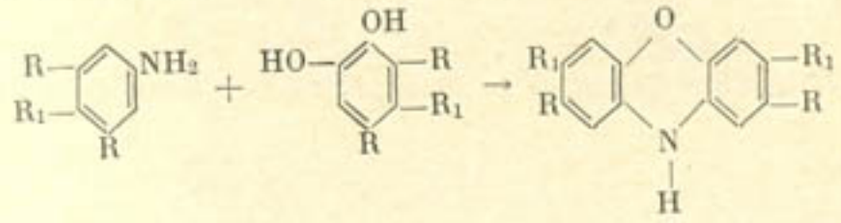


Реакция конденсации возможна и с монофенолами и монофенолкарбоновыми кислотами. В эти соединения включается новая группа OH в ортоположении. Далее при действии оксидаз происходит сначала реакция дегидрирования, а затем через хиноны и димеры следует переход к полимерным соединениям.

Образование гетероциклов может протекать при участии циклических аминосоединений по схеме, которая дается ниже. Сформировавшиеся короткие цепочки при конденсации образуют молекулы с большим молекулярным весом:



диоксиаминобензол диоксиаминобензол



В последнее время ряд исследователей высказали мнение, что разложение лигнина при гумусообразовании не обязательно идет до мономеров. В формировании перегноя, возможно, участвуют и более крупные продукты его распада, которые конденсируются с аминокислотами и пептидами, давая начало гумусовым веществам.

О значительной роли окислительных процессов при гумусообразовании говорит следующий опыт. Если в слой песка равномерно распределить растительный материал и через некоторое время определить новообразование гумуса, то легко установить, что оно быстрее всего происходит в верхнем слое песка. Здесь энергичнее протекают микробиологические процессы, и сюда имеется большой доступ воздуха (рис. 59).

В почве не исключается возможность образования темноокрашенных соединений типа меланинов и меланоидинов. Меланины получаются при окислении тирозина. Как промежуточный продукт возникают соединения с индольным кольцом, переходящие затем при окислении в хиноидные структуры, подвергающиеся конденсации. В конечном результате получаются черноокрашенные меланины.

Меланоидины получаются при конденсации аминокислот с различными сахарами. Очевидно, при этой окислительно-восстановительной реакции, сопровождающейся образованием ряда промежуточных продуктов, происходит взаимодействие групп NH_2 аминокислот с альдегидной или кетонной группой сахаров. При этом процессе отмечается образование фурфурола, оксиметилфурфурола, а также «редуктонов» — соединений с ненасыщенными связями между углеродными атомами, склон-

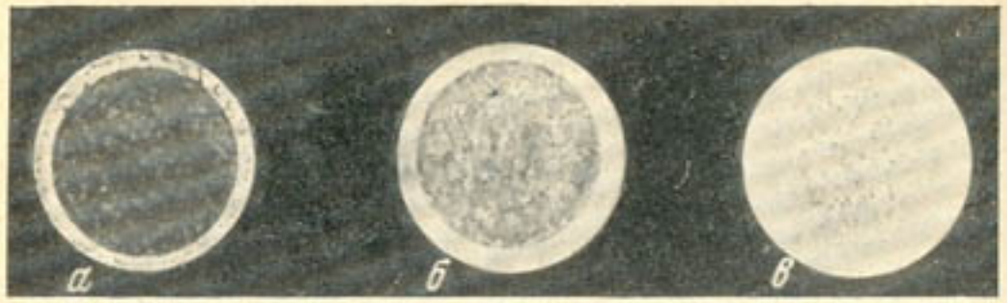


Рис. 59. Осадок гуминовой кислоты на мембранных фильтрах из равных навесок песка, взятого с разных глубин (по И. С. Вострову)

а — глубина 0,6 см, *б* — 6—12 см, *в* — 12—20 см

ными к полимеризации (В. Л. Кретович, Р. Р. Токарева).

Меланоидины в почве могут образоваться из аминосахаров микробного происхождения, а также из продуктов распада хитина, состоящего из остатков ацетил-глюкозамина.

Перегнойные соединения, возникающие в почве, частично реагируют с ее минеральными компонентами, и благодаря этому создается фонд органо-минеральных соединений почвенного гумуса. В условиях подзолистой зоны органо-минеральные соединения представлены главным образом сложными комплексными соединениями фульвокислот и ульминовых кислот с полуторными окислами (Fe и Al), а в условиях черноземов — гуматами натрия и кальция, а также сложными комплексами с глинистыми минералами.

Органо-минеральные соединения играют большую роль в обеспечении растений Fe, Mn и т. д. В виде комплексов многие плохо растворимые элементы мигрируют в почвенном слое.

Какое же значение имеют микроорганизмы в создании почвенного перегноя? Их роль весьма многогранна и совершенно необходима для образования гумуса. Прежде всего микроорганизмы разлагают различного рода остатки и образуют соединения, которые служат структурными единицами молекул гумусовых веществ. Вещества подобного рода частично создаются самими микроорганизмами. Наконец, многие микроорганизмы продуцируют ферменты фенолоксидазы, которые окисляют полифенолы до хинонов, далее при определенных условиях легко конденсирующихся в перегнойные соединения.

Несмотря на сложность молекул, гумусовые соединения разлагаются очень многими микроорганизмами. Особой активностью в этом отношении обладают бактерии из рода Pseudomonas. Гумусовые соединения могут разрушаться и другими микроорганизмами (бактериями, актиномицетами, проактиномицетами, грибами и т. д.). Состав микрофлоры, способной разлагать разные фракции перегнойных соединений, необходимо изучить более подробно. Наблюдения, сделанные Т. В. Аристовской и Д. И. Никитиным, показывают, что среди бактерий, развивающихся на средах с фульватами, встречаются весьма необычные формы этих существ, например, Seliberia, Agrobacterium lyspheroidum и т. д. Можно предположить, что эти микроорганизмы принимают участие в разрушении перегноя. Установлено, что чем сложнее молекула перегнойного соединения, тем труднее оно разлагается микроорганизмами.

Работы Т. В Аристовской показали, что некоторые микроорганизмы (Seliberia, Pedomicrobium и др.) разлагают комплексные соединения перегнойных веществ с минеральными элементами. Они отщепляют полуторные окислы и марганец. Это способствует накоплению гидроокисей этих элементов в определенных почвенных горизонтах. В природных условиях накопление перегноя в почве — результат двух диаметрально противоположных процессов — его синтеза и распада.

Обобщив существующие материалы, М. М. Кононова дает схему (рис. 60), показывающую взаимосвязь между содержанием в почве перегноя и ее биогенностью. Запасы гумуса даны для слоев почвы 0—100 см, количество микроорганизмов — на 1 г гумуса. На схеме показано, что сильное развитие микроорганизмов (в буроземах), равно как и слабое (в тундрово-глеевых почвах), не способствует накоплению перегноя. В первом случае он быстро разрушается, во втором — медленно образуется. Наибольшие запасы гумуса в почве образуются при некотором среднем количестве микроорганизмов и при накоплении значительной массы растительных остатков. Подобная обстановка имеет место в черноземах. Здесь может происходить энергичный процесс новообразования перегноя, и вместе с тем процесс его распада не осуществляется бурными темпами.

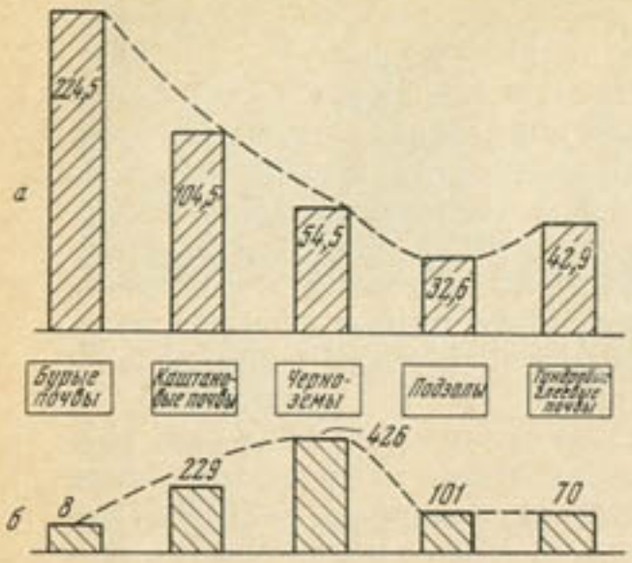


Рис. 60. Соотношение числа микроорганизмов и содержания перегноя в разных почвах (по М. М. Кононовой)

а — численность микроорганизмов в млн. на 1 г гумуса,
б — запас гумуса в т. на 1 га в слое 0—100 см

Между климатическими условиями и накоплением перегноя имеется закономерная связь. В. Р. Волобуев предложил формулу функциональной зависимости содержания гумуса в почве и гидрофактора (Hf), характеризующего изменение условий увлажнения при различных соотношениях осадков (P) и средней годичной температуры (T). Величины гидрофактора вычисляются по эмпирической формуле

$$Hf = 43{,}2 \lg P - T.$$

Изменение запаса гумуса в основных почвенных типах и подтипах в зависимости от гидрофактора показано на

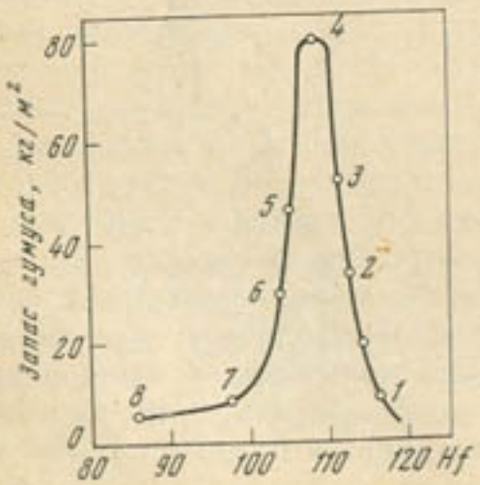


Рис. 61. Запас гумуса в основных почвенных типах и гидрофактор (по В. Р. Волобуеву)

1 — подзолистые почвы,
2 — оподзоленные светлые,
3 — оподзоленные темные,
4 — мощные черноземы,
5 — обыкновенные черноземы,
6 — каштановые темные почвы,
7 — каштановые светлые,
8 — сероземы.

рис. 61. Как следует из рисунка, высокогумусированным почвам соответствуют средние значения гидрофактора от 105 до 112. Для мощных черноземов он равен 100. При меньших и больших значениях гидрофактора содержание гумуса резко снижается.

Различные системы использования почвы определенным образом влияют на накопление и расход в почве перегноя. Они могут обогатить или обеднить почву гумусом и соответственно изменить ее плодородие. На данном вопросе мы останавливаемся в дальнейшем изложении.

7

МИКРОБНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ПОЧВ РАЗНЫХ ТИПОВ

Вскоре после работ В. В. Докучаева микробиологи предприняли попытки к установлению отличий между микрофлорой различных почвенных типов. Поскольку наиболее характерны верхние горизонты почвы, то работа в основном приводилась с горизонтом А. Исследования в этом направлении были начаты в начале текущего века основателем первого научного сельскохозяйственного микробиологического учреждения в России — Бактериолого-агрономической станции в Москве С. А. Северины м. Он пытался сопоставить микронаселение почв окрестностей г. Обдорска и полуострова Таймыр с микрофлорой почв средней полосы России. Каких-либо явных заметных различий С. А. Северин установить не мог. Не более удачными были попытки и ряда других исследователей найти принципиальные отличия качественного порядка между микрофлорой разных почвенных типов.

Некоторые ученые высказывали взгляд о специфике микробного населения разных почв. Так, В. Р. Вильямс сформулировал положение о группировках низших организмов, свойственных определенным растительным сообществам. Однако его положение не базировалось на фактическом материале и не подтвердилось позднейшей экспериментальной работой.

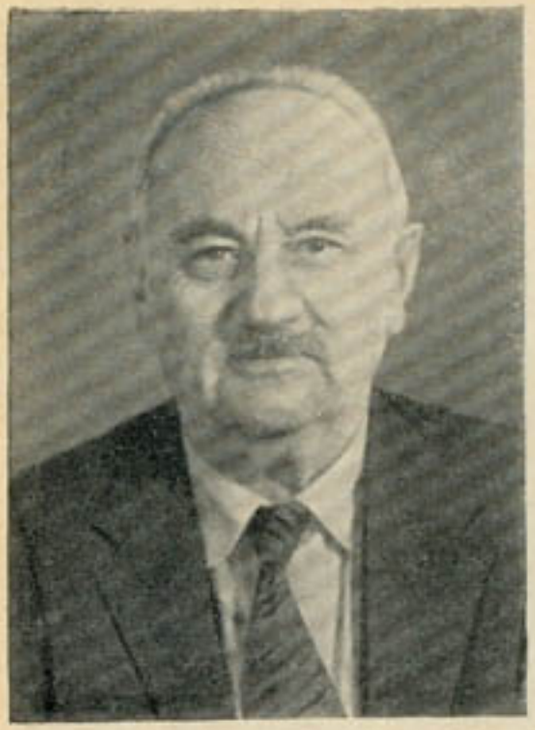
Отрицательные результаты, долгое время сопровождавшие исследования по выявлению специфики микробных ассоциаций различных почв, привели к сужению решаемой задачи до рамок экологического вопроса. Роль географического фактора при этом отрицалась. Наиболее ярким

С. А. СЕВЕРИН

выразителем подобных взглядов является Н. А. Красильников, который в монографии «Микроорганизмы почвы и высшие растения», опубликованной в 1958 г., писал: «По нашему мнению, географическая зональность сама по себе не является действующим агентом. Каждая конкретная площадь или место обитания микробов характеризуется совокупностью внешних условий. Следовательно, закономерности распределения микроорганизмов определяются экологическими факторами, а не географической закономерностью» [1].

Высказанное мнение, казалось бы, подкрепляется тем общеизвестным фактором, что микроорганизмы являются космополитами и рассеяны по поверхности всего земного шара. Однако более глубокий анализ поднятого вопроса заставляет решать его по-другому. Как было показано в предыдущей главе, микробиологические процессы в почвах южной зоны протекают значительно энергичнее, чем на севере. Поскольку на отдельных этапах трансформации органических соединений в почве создаются разные мик-

[1] Н. А. Красильников. Микроорганизмы почвы и высшие растения. Изд-во АН СССР, 1958, стр. 209.



Д. ФЕХЕР

робные ценозы, то можно предполагать, что это скажется на микрофлоре отдельных почвенных типов, различающихся к тому же не только по органическому веществу, но и по ряду других признаков.

Известный советский ученый В. Л. Омелянский давно привлекал внимание к микроорганизмам как весьма чувствительным показателям свойств среды. Трудно думать, что почвенное микронаселение остается инертным к окружающей его обстановке.

Таким образом, исходя из общих соображений следует ожидать, что хотя микроорганизмы почвы и имеют огромные ареалы распространения, однако их активное размножение должно быть ограничено определенными географическими зонами. В этом смысле и нужно понимать положение о географическом распространении почвенных микроорганизмов. Оно органически связано с географией почвенных типов.

Выдающийся голландский микробиолог А. Клюйвер писал: «Опыт показал, что подавляющее большинство микробов можно считать почти вездесущими». Это не означает, что они повсюду встречаются в значительных количествах, под этим лишь подразумевается, что нескольким особям удается удержать вид в весьма различных местах зем-

С. П. КОСТЫЧЕВ

ного шара либо в состоянии анабиоза, либо путем кратковременных и локальных вспышек размножения, за которыми следует медленное уменьшение образовавшейся популяции. Сказанное вполне справедливо отнести и к почве. Венгерский микробиолог Д. Фехер убедительно показал, что пустынные почвы Сахары существенно отличаются по микрофлоре от почв Центральной Европы.

После Великой Октябрьской социалистической революции работы по изучению биодинамики различных почв были начаты в широком плане С. П. Костычевым. После смерти этого выдающегося ученого (1931) они были продолжены его учеником Н. М. Лазаревым. Аналогичная работа выполнялась также автором настоящей книги. В результате были получены данные, позволяющие утверждать, что закон зональности В. В. Докучаева вполне распространяется на мир почвенных микроорганизмов. Ниже в кратком изложении приводится соответствующий фактический материал. Он построен в основном на анализе сапрофитных групп микроорганизмов и некоторых автотрофов (нитрификаторов). Частично также использован метод прямой микроскопии. Электронная микроскопия для исследования состава почвенных микроорганизмов только что начинает применяться.

Приступая к характеристике микронаселения различных почв, мы должны прежде всего отметить большую его динамичность. Численность микрофлоры довольно сильно меняется не только в течение года, но и небольших отрезков времени. Это является следствием динамики температуры и влажности почвы, состояния растительного покрова и т. д.

В южной зоне, особенно в неполивных почвах, где отмечается летний дефицит влаги, колебание численности микроорганизмов выражено более резко. В летний период иссушения здесь доминируют менее требовательные к влаге актиномицеты, а весной и осенью бактерии, численность которых летом сильно уменьшается. Увлажнение почв, конечно, коренным образом меняет положение дел. В более северной зоне, где обычно бывает достаточно влаги, колебание численности отдельных групп микроорганизмов выражено значительно меньше. Не отмечается здесь и больших сдвигов в соотношении систематических группировок микроорганизмов.

Почти во всех почвах имеет место большая или меньшая активизация деятельности микроорганизмов весной. Очевидно, это связано с обогащением почв отмершей за осенне-зимний период растительностью. Сезонная динамика численности микроорганизмов не снимает тем не менее вопроса о плотности заселения разных почв микроорганизмами. Несмотря на имеющиеся колебания, легко заметить, что одни почвы богаче, а другие беднее микроорганизмами. Если ориентироваться на средние цифры для большего числа наблюдений, то можно получить примерные данные, обрисовывающие степень населенности почв микроорганизмами (т. е. биогенность почвы).

Как уже отмечалось раньше, микробиологические анализы дают условные показатели, но если для изучения разных почв используется одна и та же методика, то получаются вполне сопоставимые результаты. Для установления богатства почв микроорганизмами или, как говорят, их биогенности Н. М. Лазарев применил прямой микроскопический метод, рекомендованный С. Н. Виноградским. Средние показатели, полученные для горизонта А целинных почв и пахотного слоя окультуренных почв, даны в табл. 8. Для более глубоких горизонтов материал не приводится, но следует помнить, что по мере углубления численность микроорганизмов падает. Размер этого сни-

Таблица 8

Количество микроорганизмов в почвах СССР по данным метода прямого подсчета (в млн.)

Почва	Состояние почвы	Общее количество микроорганизмов	
		на 1 г почвы	на 1 мг азота
Подзол	Целинная	300—600	Около 70
Дерново-подзолистая	Целинная	600—1000	200
	Окультуренная	1000—2000	250
Чернозем	Целинная	2000—2500	500
	Окультуренная	2500—3000	750
Серозем	Целинная	1200—1600	2000
	Окультуренная	1800—3000	2400

Примечание. Данные таблицы округлены.

жения в значительной мере зависит от мощности гумусового горизонта.

Как следует из таблицы, на 1 г почвы численность микроорганизмов колеблется от 300 до 3000 млн. Н. М. Лазарев рекомендует также число микроорганизмов пересчитывать на 1 мг азота. Основная масса азота почвы содержится в перегное, поэтому полученные данные являются показателями энергии разложения перегноя и мобилизационных процессов.

Из материалов таблицы нетрудно усмотреть, что по мере движения от севера к югу биогенность почв возрастает. Окультуривание почв в каждой почвенно-климатической зоне положительно влияет на биогенность почвенного слоя.

При учете микроорганизмов методом посева на твердые питательные среды абсолютные цифры получаются во много раз меньшие, но общая закономерность, как это следует из материалов табл. 9, не меняется. В этой таблице общее число микроорганизмов вычислено как сумма бактерий, актиномицетов и грибов. Численность бацилл включается в общее число бактерий.

Большая биогенность почв тундры и тайги по сравнению с почвами лесо-луговой зоны объясняется, очевидно, тем, что северные почвы анализировались лишь летом, когда в них максимальное число микроорганизмов. Чис-

Таблица 9

Соотношение отдельных групп микроорганизмов в почвах разных типов

Зона	Почва	Состояние почвы	Число микроорганизмов, тыс. на 1 г почвы: общее число микробов	общее число бактерий	из числа бактерий: споры	актино-мицеты	грибы	бактерий, %	споры (из числа бактерий), %	актиномицеты, %	грибы, %
Тундра и тайга	Тундрово-глеевая и глеево-подзолистая	Целинная	2140	2040	13	30	70	95,7	0,7	1,4	2,9
		Окультуренная	4870	4750	27	84	36	98,0	0,6	1,6	0,4
Лесо-луговая	Подзол и дерново-подзолистая	Целинная	1085	970	130	90	26	89,2	12,0	8,1	2,7
		Окультуренная	2620	1800	430	790	30	70,7	14,9	28,2	1,1
Луговая степь и степь	Чернозем	Целинная	3630	2300	750	1300	30	63,8	21,4	35,4	0,8
		Окультуренная	4533	2940	1000	1570	23	64,4	24,5	35,1	0,5
Сухая степь	Каштановая	Целинная	3482	2260	690	1200	22	64,7	19,8	34,7	0,6
		Окультуренная	6660	4540	1680	2100	20	67,6	23,0	32,0	0,4
Пустынная степь и пустыня	Бурая почва и серозем	Целинная	4490	2920	770	1550	20	63,4	17,7	36,1	0,5
		Окультуренная	7378	4980	1470	2380	18	66,1	19,8	33,6	0,3

Рис. 62. Соотношение основных групп микроорганизмов в почвах разных типов

а — целинные почвы, *б* — окультуренные; *1* — неспороносные бактерии, *2* — актиномицеты, *3* — бациллы

ленность же микроорганизмов для других почв получена при динамических наблюдениях. Следует отметить, что данные табл. 10 относятся к горизонту А целинных почв и к пахотному слою окультуренных.

Приведенные сведения позволяют вскрыть и вторую закономерность, которая не устанавливается прямым методом микроскопирования. Оказывается, что почвы северной зоны значительно беднее южных спорообразующими бактериями и актиномицетами. Процентное содержание данных групп микроорганизмов резко возрастает в почвах южной зоны (рис. 62). По всей видимости, в этом отражается степень переработки органического вещества в разных почвах. Бациллы и актиномицеты, как это уже отмечалось, размножаются на более поздних этапах разложения растительных остатков. Грибное население в разных почвах меняется в количественном отношении не так резко. Тем не менее следует отметить, что в южных почвах относительное число грибов уменьшается.

Данные методы посева подтверждают, что окультуривание почв значительно усиливает их биогенность. Мы считаем более правильным пересчитывать количество бактерий на 1 г перегноя, так как жизнедеятельность сапро-

фитных микроорганизмов связана не со всей почвенной массой, а с ее органическим веществом. При подобном расчете высокая биогенность южных почв становится еще более ярко выраженной (табл. 10).

Таблица 10

Биогенность органического вещества различных целинных почв (микроорганизмы в тыс/г перегноя)

Зона	Почва	Общее количество микроорганизмов	Неспорообразующие бактерии	Бациллы	Актиномицеты	Грибы
Тундра и тайга	Тундрово-глеево-подзолистая	42 800	40 540	260	600	1400
Лесо-луговая	Подзол и дерново-подзолистая	32 480	25 040	3 960	2 700	780
Луговая степь и степь	Чернозем	57 450	26 250	11 250	19 500	450
Сухая степь	Каштановая	99 460	42 100	20 700	36 000	660
Пустынная степь и пустыня	Бурая и серозем	218 500	101 500	38 500	77 500	1000

Косвенным, но весьма точным показателем большой биогенности почв южной зоны является процесс нитрификации, суммирующий мобилизационные процессы, связанные с превращением азотного фонда почвы. Еще С. П. Костычев установил, что энергия нитрификации почв повышается по мере перехода от севера к югу. Наши наблюдения вполне подтверждают эту закономерность.

Вертикальная поясность влияет на состав почвенной микрофлоры так же, как и широтная зональность. В качестве примера приводятся данные З. Ф. Тепляковой, исследовавшей почвы горного хребта Алатау (Казахстан). С высотой (по мере снижения средней годовой температуры почвы) уменьшается численность бактерий и процентное содержание бацилл. Особенно отчетливо это проявляется при пересчете микронаселения на 1 г перегноя (табл. 11).

Существенный интерес представляют данные З. Ф. Тепляковой по энергии нитрификации этих почв. В более

Таблица 11

Биогенность горизонта A_1 целинных почв Заилийского Алатау

Почва	Высота над уровнем моря, м	Количество бактерий в 1 г почвы, тыс.		Бациллы, %	Количество бактерий в 1 г перегноя, тыс.	
		общее число	бациллы		общее число	бациллы
Горно-луговая, альпийская	Выше 3500	1000	80	8,0	6 000	500
Горно-луговая субальпийская	3000—3600	1130	110	9,7	12 500	1 200
Горно-лесная, темноцветная	1700—2100	2800	190	6,8	56 000	3 800
Чернозем горный	1300—1700	3900	410	10,5	47 000	5 000
Светло-каштановая	850—1100	4680	610	13,1	190 000	24 000
Серозем светлый	500—600	3780	1050	27,8	220 000	55 000

теплой климатической зоне почвы богаты микроорганизмами и энергичнее перерабатывают перегной, накопляя большие количества нитратов. Это убедительно подтверждает их большую биогенность (табл. 12). Энергия дыхания почв полностью повторяет закономерность, полученную с процессом нитрификации (А. Ф. Захарченко).

Изменяется ли видовой состав микроорганизмов различных систематических групп в отдельных почвах? В отношении неспороносных бактерий этот вопрос сколь-либо детально не выяснен. Известно, что в почве преобладают представители родов Pseudomonas, Bacterium, Mycobacterium. Систематика представителей этих родов, живущих в почве, разработана пока слабо, и достоверных сведений о различиях в этой группировке у отдельных почв пока не имеется.

Неспорообразующие бактерии являются пионерами освоения органических остатков, попадающих в почву. Свежее органическое вещество (в основном растительных остатков) содержится во всех почвах, а различие в его химическом составе не столь существенно. Вполне возможно, что в разных почвах развиваются близкие виды неспорообразующих бактерий, осваивающих свежие органические остатки. Тем не менее на первичных стадиях почвообразовательного процесса из неспороносных бактерий явно доминируют микобактерии (Н. Н. Сушкина).

Таблица 12

Энергия нитрификации в различных целинных почвах Заилийского Алатау

Почва	Прибавка NO_3 после трех недель, мг/кг	Количество NO_3 на 1% гумуса, мг
Горно-луговая	12,8	1,2
Горно-лесная	85,6	2,9
Черноозем	64,8	6,9
Темно-каштановая	102,7	26,5
Серозем	138,9	62,9

Более основательно изучены группировки спорообразующих бактерий, развитие которых связано с наличием в почве более переработанного органического вещества. Можно было ожидать, что состав почвенных бацилл будет более наглядно отражать особенности почвенного типа. Имеющиеся к настоящему времени данные наглядно показывают, что каждому почвенному типу свойствен вполне характерный набор преобладающих видов бацилл. Другие виды здесь могут встречаться, но в очень небольшом числе.

В почвах наиболее часто встречаются следующие виды бацилл.

1. Bac. agglomeratus дает небольшие сероватые, иногда с зеленоватым отливом колонии. Бродильной способностью не обладает.

2. Bac. asterosporus — вид, сходный с предыдущим, но ображивающий сахара с газообразованием.

3. Bac. cereus характеризуется плоскими относительно диффузными колониями с равной, как бы мучнистой поверхностью.

4. Bac. mycoides — вид, дающий мицелиевидные колонии.

5. Bac. idosus — бактерии, сформированные колонии которых имеют пленчатую форму. Подобную колонию можно легко снять с агаризованной среды препаровальной иглой.

6. Bac. virgulus образует слизистые сероватые колонии. Если прикоснуться иглой к колонии и легко поднимать ее, то бактериальная масса дает длинный слизистый тяж.

7. Bac. megaterium дает слизистые колонии обычно молочно-белого тона, состоящие из характерных гранулированных толстых клеток.

8. Bac. mesentericus дает колонии, обычно плотно прилегающие к агаровой среде и имеющие морщинистую поверхность. Сахара не сбраживает.

9. Bac. subtilis — вид, сходный с предыдущим, но ферментирующий углеводы с газообразованием.

10. Bac. gasificans дает на среде слизистые желтоватые колонии, включающие пузырьки газа.

11. Bac. adhaerens характеризуется плоскими колониями, имеющими гифоидную, неясно выраженную структуру.

При характеристике только что упомянутых спорообразующих бактерий описаны их колонии на среде, состоящей из равной смеси мясо-пептонного и суслового агара. На этой среде отдельные виды бацилл дают весьма характерные колонии.

В табл. 13 и на рис. 63 представлены сведения о преобладающих группировках бактерий в разных типах почв. (Конечно, в любых почвах могут быть найдены и другие бациллы, но они малочисленны и не имеют существенного значения.) Приведенные данные показывают, что группировка Bac. agglomeratus и Bac. cereus весьма

Рис. 63. **Группировки доминантных бацилл в разных почвах СССР (типичные формы отмечены штриховкой)**

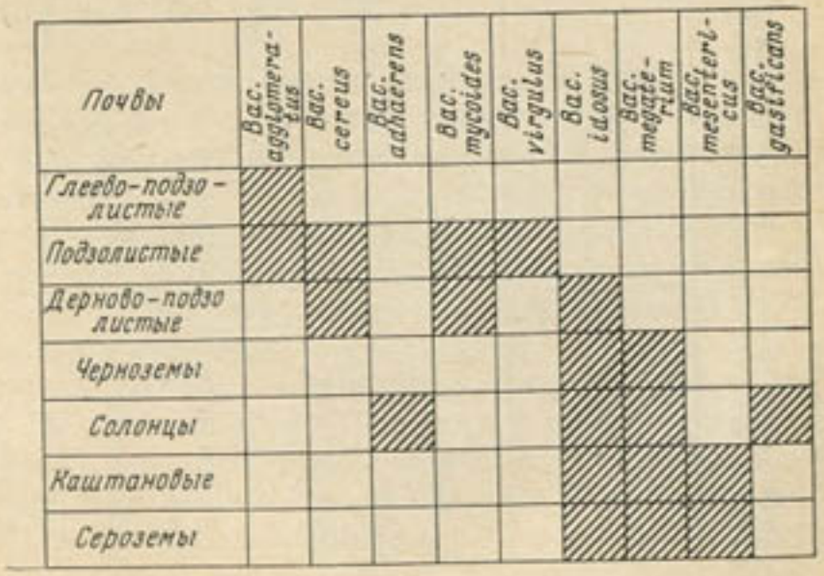


Таблица 13

Состав спорообразующих бактерий в горизонте A_1 различных целинных почв
(в процентах от общего количества бацилл)

Зона	Почва	Bac. agglomeratus, Bac. asterosporus	Bac. mycoides	Bac. cereus	Bac. virgulus	Bac. idosus	Bac. megaterium	Bac. mesentericus, Bac. subtilis	Bac. adherens	Bac. gasificans	Другие
Тундра	Тундрово-глеевая	50	0	0	0	0	0	0	0	0	50
Тайга	Глеево-подзолистая	50	4	25	12	4	0	0	0	0	5
Лесо-луговая	Подзол	26	10	20	37	0	0	0	0	0	7
	Дерново-подзолистая	25	17	21	0	8	5	0	0	0	24
Луговая степь и степь	Чернозем	14	0	4	0	63	17	0	0	0	2
Сухая степь	Каштановая	10	0	6	0	33	16	8	0	0	27
Пустынная степь	Бурозем и серозем	1	0	0	0	40	26	8	0	0	25
Полупустыня	Солонец	4	0	4	6	30	34	7	4	4	7

Примечание. 0 — означает, что виды встречаются в малом числе. Жирным шрифтом отмечены виды, характерные для почвы.

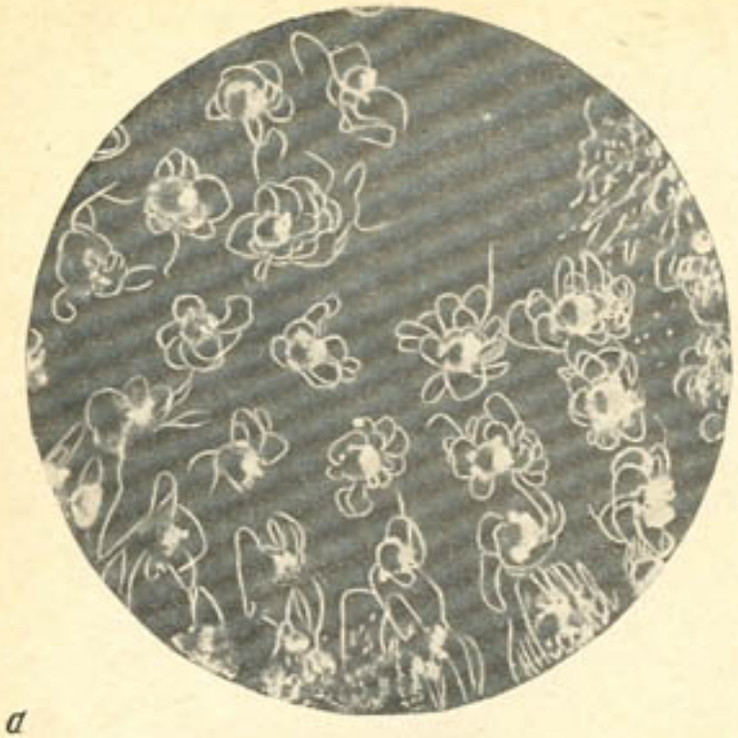
характерна для почв Крайнего Севера. В подзолах средней полосы СССР в значительных количествах встречаются Bac. mycoides и Bac. cereus. К лесным почвам тяготеет Bac. virgulus. В черноземах энергично размножается группировка Bac. idosus и Bac. megaterium. Группа Bac. mesentericus и Bac. subtilis богато представлена в каштановых и серозе-мных почвах. Кроме того, в этих почвах, как правило, всегда содержится большое число зародышей Bac. megaterium.

В почвах с более энергичными мобилизационными процессами доминируют бациллы, способные использовать не только органический, но и минеральный азот (Bac. megaterium, Bac. mesentericus, Bac. subtilis). Наоборот, в почвах со слабо протекающими минерализационными процессами явно преобладают спорообразующие бактерии, нуждающиеся в органическом азоте (Bac. cereus, Bac. mycoides и др.). В этом сказывается глубокая связь физиологии микроорганизмов со свойствами среды их обитания.

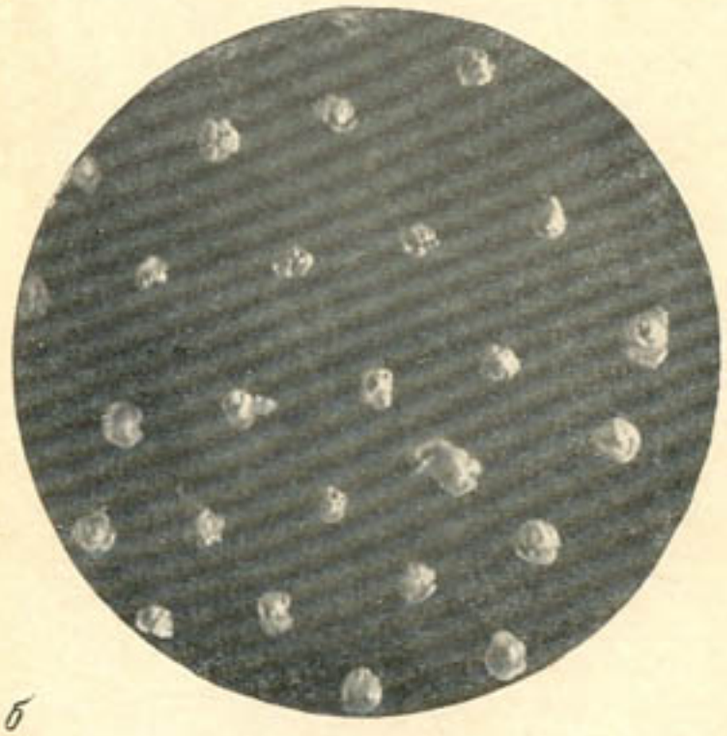
Простым опытом можно показать зависимость распространения отдельных видов бактерий от типа почвы. Например, если на мясопептонный агар, разлитый в чашки Петри, разложить комочками дерново-подзолистую и серозем-ную почвы, то через сутки у каждого комочка северной почвы вырастает колония Bac. mycoides, а у комочков южной почвы колонии этого микроорганизма не образуются (рис. 64). В то же время общая численность бацилл в сероземе значительно больше, чем в дерново-подзолистой почве. В серозёмах Bac. mycoides встречается, но в очень малом числе.

При окультуривании состав почвенной микрофилы, в том числе бацилл, существенно меняется. В почве появляются виды спорообразующих бактерий, свойственные более южной зоне. Группировки бацилл чрезвычайно характерны для каждого типа почвы. Об этом дает представление рисунок (вклейка), на котором приводятся фотографии чашек Петри, засеянных пастеризованными суспензиями различных почв.

В некоторых случаях с органическими удобрениями, например с навозом или компостами, в почву вносятся характерные для этих удобрений бациллы. В частности, в разогревшемся при созревании навозе содержится очень много зародышей Bac. mesentericus, Bac. subtilis и тер-



а



б

Рис. 64. Образование колоний Bac. mycoides у комочков различных почв, разложенных на мясо-пептонном агаре

а — дерново-подзолистая почва,
б — сероземная почва

мофильных бактерий. В почвах вертикального ряда обнаруживается по существу такая же смена бациллярных форм, как и в почвах зонального типа. Правда, ввиду того, что почвы вертикальной поясности не являются полными аналогами горизонтально-зональных, здесь имеются некоторые отклонения. Так, например, горно-луговые почвы, точно так же как и тундровые, бедны Bac. mycoides, но в них богато представлена группировка Bac. cereus и Bac. idosus. В горных черноземах часто встречаются Bac. mycoides, который практически отсутствует в обычных черноземах.

Правда, наличие Bac. mycoides отмечено в северных черноземах и в черноземах, формирующихся в условиях более влажного климата. В табл. 14 приведены данные З. Ф. Тепляковой о доминантных формах бацилл в почвах Заилийского Алатау (Казахстан).

В горно-луговых почвах имеется довольно много бацилл с неустановленным систематическим положением.

О влиянии географического фактора на распространение в почвах грибов имеется большое количество работ. В результате этих исследований вырисовывается ряд закономерностей. Так, в южных почвах численность грибов несколько снижается, но в то же время видовое разнообразие их увеличивается. В почвах со слабо протекающими минерализационными процессами, т. е. главным образом в северной зоне, очень много грибов рода Penicillium. При передвижении к югу происходит их смена грибами рода Aspergillus. Заслуживает внимания не только изменение численного содержания представителей рода Penicillium в почвах разных почвенно-климатических зон, но и существенные сдвиги в соотношениях грибов секций данного рода, что связано с их физиологией. В почвах с более вялой биодинамикой преобладают биохимически менее активные грибы рода Penicillium. Так, в солонцах, солончаках и такырах преобладают грибы секции Monoverticillata. В лесных почвах богато представлена секция Biverticillata, в которой объединены грибы, хорошо ассимилирующие органический азот и т. д. Мы не можем останавливаться на характеристике видового состава грибов рода Penicillium в отдельных почвах. Отметим лишь, что наряду с весьма широко распространенными видами (Pen. canescens, Pen. cyclopium Pen. thomii и т. д.) выявляются виды с ограниченным ареалом распространения.

Таблица 14

Соотношение видов спорообразующих бактерий в почвах вертикальных зон Алатау (в процентах от общего количества)

Почва	Высота над уровнем моря, м	Bac. agglomeratus, Bac. asterosporus	Bac. mycoides	Bac. cereus	Bac. idosus	Bac. megaterium	Bac. mesentericus, Bac. subtilis	Прочие
Горно-луговая альпийская	Выше 3800	20	0	14	25	0	0	41
Горно-луговая субальпийская	3000—3600	18	0	13	45	10	0	14
Горно-лесная темноцветная	1700—2100	8	3	11	40	22	0	16
Чернозем горный	1300—1700	4	3	12	47	31	2	1
Светло-каштановая	850—1100	2	0	13	52	18	14	1
Серозем светлый	500—600	2	0	3	43	29	22	1

Примечание. Жирным шрифтом отмечены виды, характерные для почвы.

Мукоровые грибы энергично размножаются на субстратах, богатых свежими растительными остатками. Поэтому не вызывает удивления их широкое распространение в более северной зоне. Здесь они тяготеют к верхним слоям почвы. Некоторые виды (такие, как Mucor. ramanianus) встречаются лишь в лесных почвах.

Среди мукоровых грибов имеются, однако, виды, приуроченные к южным почвам. Примером могут служить представители рода Choanephora, встречающиеся в сероземах.

Вполне определенно вырисовывается приуроченность грибов рода Fusarium к почвам, занятым травянистой растительностью. Лесные почвы весьма бедны данными микроорганизмами, но в черноземах, каштановых и сероземных почвах их очень много.

Изучение экологии дрожжевых грибов также показало (А. Л. Бабьева, Л. А. Головлева) на их взаимосвязь с

типами почв. Вообще больше всего дрожжей обнаруживается в почвах, богатых слабо разложившимися растительными остатками с кислой реакцией и значительным содержанием влаги, например в низовых торфяниках. Торфяники вообще наиболее богаты по разнообразию видов дрожжей, однако характерным можно считать наличие здесь дрожжей рода Torulopsis. В других типах почв эти дрожжи не обнаруживаются в сколько-нибудь значительных количествах.

В других почвах дрожжи встречаются в меньшем числе. Видовой состав их меняется в зависимости от типа почвы. В тундрово-глеевых и болотных почвах в значительных количествах присутствуют дрожжи из рода Cryptococcus, дающие капсулы. В кислых подзолистых и дерново-подзолистых почвах преобладают представители рода Candida, имеющие в цикле развития мицелиальную стадию. В серых лесных почвах и черноземах постоянно обнаруживаются дрожжи рода Lypomyces. Для черноземных характерно также наличие розовых дрожжей — Rhodotorula.

В табл. 15 дается соотношение основных родов грибов в разных почвах. Эти материалы были получены при анализе микофлоры, произведенном на твердой сусловой среде.

Таблица 15

Соотношение микроскопических грибов в горизонте A_1 ценных почв (в процентах от общего количества)

Зона	Почва	Penicillium	Aspergillus	Trichoderma	Fusarium	Mucorales	Mucor ramanianus	Dematium	Дрожжи
Тундра	Тундрово-глеевая	72	0	3	1	8	6	10	+++
Тайга	Глеево-подзолистая, дерново-подзолистая	71	0	5	1	9	7	7	++
Степь	Чернозем	71	1	8	2	7	0	11	+
Сухая степь	Каштановая	63	7	8	10	5	0	7	+
Пустынная степь	Серозем	47	38	1	7	1	0	6	+
Полупустыня	Солонец, солончак	48	31	4	8	4	0	5	+

Примечание. +++ — значительное содержание; ++ — менее значительное; + — малое.

Закономерность общего порядка в распространении актиномицетов довольно хорошо выяснена и была выше отмечена нами. Трудности, связанные с определением видов актиномицетов, замедляют изучение их экологии. Однако собранные к настоящему времени достаточно обстоятельно материалы позволяют сделать вывод о взаимосвязи между составом актиномицетного населения и типом почвы (З. Ф. Теплякова, Е. И. Андреюк и др.). Установлено, что южные почвы не только богаче актиномицетами, но в них содержится и бóльшее видовое разнообразие этих организмов, что отмечается как на зональных типах почв, так и на почвах, характерных для вертикальной поясности.

Процесс минерализации органических остатков протекает в различных почвах далеко неодинаково по интенсивности, что отражается на нитрификационном процессе. Почвы южной зоны значительно богаче нитрификаторами. Показателями мобилизационных процесов в почве являются также целлюлозные микроорганизмы. Чем лучше идет мобилизация азота в почве, тем больше в ней содержится целлюлозных микроорганизмов (рис. 65). Клетчатка может разрушаться бактериями, грибами и актиномицетами. По своей требовательности к субстрату, особенно к запасу доступного азота, отдельные виды целлюлозоразлагающих микроорганизмов сильно различаются. Наименее требовательны грибы из рода Dematium, поэтому они доминируют в почвах со слаборазвитыми мобилизационными процессами. В более высоком уровне азотного питания нуждаются такие виды разрушающих клетчатку грибов, как Chaetomium, Fusarium и др. Бактерии требуют более высокого обеспечения азотом, чем грибы. Поэтому в почвах с более благоприятным азотным балансом в значительном количестве появляются миксобактерии (Polyangium, Myxococcus), а при дальнейшем улучшении условий среды — вибрионы (Cellvibrio) и миксобактерии (Cytophaga). В почвах довольно широко распространен целлюлозоразлагающий микохитридиевый гриб Rhizophlyctis.

Поскольку энергия мобилизационных процессов в почвах усиливается по мере перехода с севера на юг, в почвах более теплых климатических зон относительное содержание целлюлозоразлагающих бактерий по сравнению с грибами значительно усиливается. Схема, характеризу-

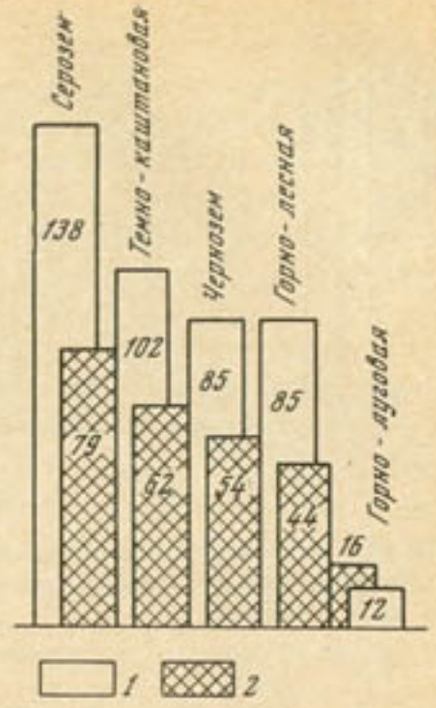


Рис. 65. Зависимость численности целлюлозоразрушающих микроорганизмов в разных целинных почвах от энергии нитрификации (по З. Ф. Тепляковой)

1 — энергия нитрификации выражена в мг NO_3 на 1 кг почвы;
2 — численность целлюлозоразрушающих микроорганизмов в процентах комочков почвы, обросших разрушителями целлюлозы на среде Гутчинсона

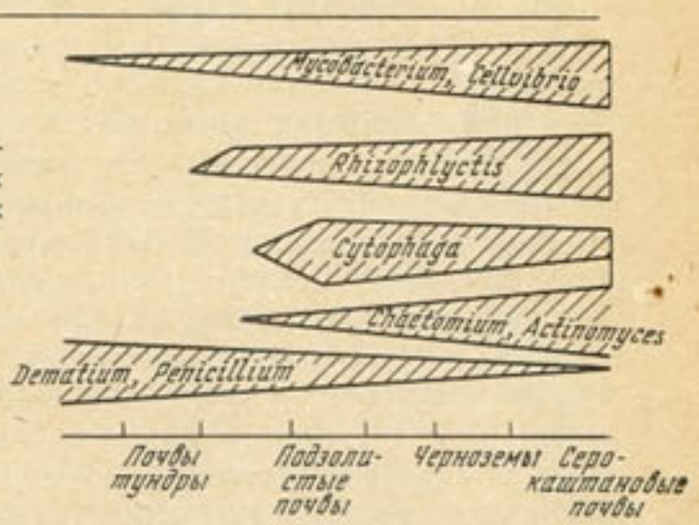


Рис. 66. Преобладающие группировки целлюлозоразрушающих микроорганизмов в различных почвах

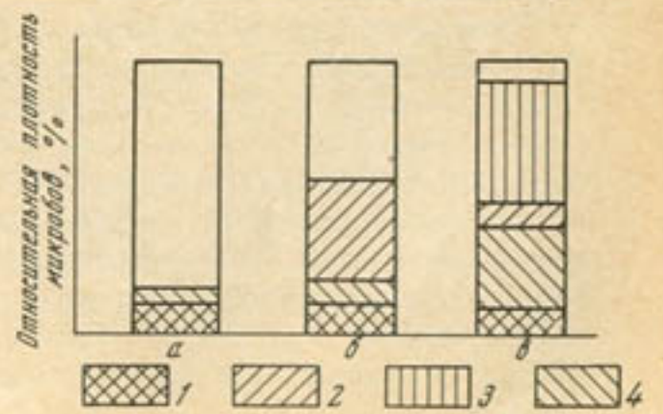


Рис. 67. Микроорганизмы, разрушающие клетчатку в различных окультуренных почвах Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева

а — контрольная почва,
б — почва, удобренная минеральными соединениями (NPK),
в — почва, удобренная навозом:
1 — грибы,
2 — Cellvibrio,
3 — Cytophaga,
4 — миксобактерии

Рис. 68. Соотношение количества клеток Clostridium pasteurianum и Clostridium acetobutylicum в различных почвах Грузии (по В. Т. Емцеву)

1 — Cl. pasterianum, 2 — Cl. acetobutylicum

ющая доминантные группы целлюлозных микроорганизмов в целинных почвах разных типах, дается нами на рис. 66.

Окультуривание резко меняет свойства почвы, в частности их азотный режим. Это приводит к изменению состава целлюлозоразлагающих микроорганизмов. На рис. 67 приведены данные, характеризующие целлюлозную микрофлору почв Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева, удобрявшихся длительное время различно. Внесение удобрений сильно повысило биогенность почвы. Внесение минеральных удобрений способствовало размножению Cellvibrio, а навозное удобрение стимулировало рост Cytophaga. Возделывание почв в сильной степени меняет состав и других представителей микробного населения почвы.

Распространение свободноживущих азотфиксирующих бактерий подчас также связывается с определенными почвенными типами. Так Clostridium pasteurianum в больших количествах встречается в подзолистых и дерново-подзолистых почвах, а в каштановых и сероземных почвах он в значительной степени заменяется Clostridium acetobutilicum (рис. 68). Этот микроорганизм требует для своего развития белкового питания, и, очевидно, южные почвы, более богатые микробной массой (т. е. белком), лучше подходят для его развития.

Говоря об азотфиксаторах, нельзя не упомянуть об Azotobacter'е, экология которого хорошо изучена. Распространение этого микроорганизма, очевидно, подобно ряду других, определяется не географическими, а в значительной степени экологическими моментами. Azotobacter — весьма требовательный организм. Он развивается в почвах с реакцией среды, близкой к нейтральной, в достаточной мере богатых доступными соединениями фосфора, содержащих достаточный запас органического вещества, обеспеченных водой и т. д. Комплекс подобных условий встречается далеко не везде, даже в зоне столь богатых почв, как черноземы. Не удивительно поэтому, что Azotobacter в северной зоне обнаруживается главным образом в почвах пойм и в сильно окультуренных землях. В зоне черноземов и более южных почв (каштановых и сероземах) Azotobacter постоянно встречается лишь в орошаемых почвах, т. е. в достаточной мере увлажненных. В неорошаемых почвах он обычно размножается как весенний эфемер, когда почва бывает увлажнена. Следовательно, Azotobacter можно использовать как хороший индикатор ценных агрономических качеств почв. Подобными же свойствами, как мы видели, обладают многие целлюлозоразлагающие бактерии.

Приведенный материал позволяет сделать вывод, что среди почвенных микроорганизмов могут быть вычленены виды, характеризующие тип почвообразовательного процесса, а также виды, свидетельствующие об агрономических свойствах почвы. Безусловно, имеются и такие микроорганизмы, которые чрезвычайно широко распространены, и их можно встретить практически всюду.

Имеющиеся данные говорят об огромном влиянии типа почвы на состав микроскопических водорослей. Работа Э. А. Штиной показывает, что в сообществе водорослей имеются виды — убиквисты, встречающиеся повсюду. Однако существуют виды, строго приуроченные к определенным почвам. Так, например, при подзолообразовательном процессе имеется сравнительно простое сообщество водорослей с преобладанием нитчатых форм из порядка Ulotrichales (зеленые водоросли). Синезеленые водоросли здесь играют незначительную роль. При развитии дернового процесса водоросли развиваются обильнее: появляется значительное число синезеленых водорослей и мелких форм диатомовых водорослей. Степной процесс

связан с преобладанием синезеленых водорослей (Nostoc, Scytonema) и в несколько меньшей степени — диатомовых. Роль зеленых водорослей здесь уменьшается. При развитии пустынного процесса резко возрастает роль синезеленых водорослей (Oscillatoriales).

Выше мы приводили данные, относящиеся к верхнему горизонту разных почв. Отдельные почвы существенно различаются также по глубине их микробиологического профиля. Вообще с углублением в почву число микроорганизмов постепенно снижается и меняется их состав. Это отмечалось уже ранее. Снижение численности микронаселения с глубиной до известной степени связано с уменьшением содержания гумуса в нижележащих слоях почвы, но прямая зависимость здесь отсутствует. Обычно численность микроорганизмов падает по мере углубления в почву более резко по сравнению с уменьшением содержания перегноя. В гумусных и нейтральных почвах микробиологический профиль обычно все же более глубок.

Следует особо подчеркнуть, что как в целинных, так и в окультуренных почвах даже небольшое углубление в почву (на 5—10 см) ведет к уменьшению численности микроорганизмов. Конечно, мы берем случай нормально увлажненных почв, так как в сухих почвах от недостатка влаги больше всего страдает самый поверхностный слой. В некоторых случаях, в силу разных причин, при углублении в почву число микроорганизмов возрастает. Так, например, дело обстоит в случае погребенных почв.

Для того чтобы дать известное представление о микробиологическом профиле разных почв, мы приводим табл. 16, в которой представлены соответствующие материалы для четырех различных почвенных типов. По вполне понятным причинам самой богатой микроорганизмами почвой является чернозем. У него и более глубокий микробиологический профиль. В северных почвах слой, богато заселенный микроорганизмами, относительно невелик.

Характер микрофлоры существенно меняется при постепенном углублении в почву. Более глубокие слои почвы обычно относительно богаче бациллами и нередко актиномицетами. Особенно это хорошо видно на примере чернозема и серозема — почвенных типов, в которых данные микробные группировки представлены более богато. С глубиной происходит перегруппировка и видового состава микроорганизмов, что может быть показано

Таблица 16

Содержание микроорганизмов в профиле различных почв
(в тыс./г почвы)

Глубина, см	Гумус	Общее количество бактерий	Спорообразующие бактерии	Актиномицеты	Грибы
Дерново-глеевая (тундра) — Кольский полуостров					
0—5	31,0	2960	5,4	19,0	70,0
5—10	2,5	1057	4,7	11,0	25,0
20—30	2,2	450	3,0	2,0	4,0
40—50	1,0	100	0,5	1,2	1,5
70—80	0,2	15	0,5	0	0
Дерново-подзолистая (Московская область)					
0—5	3,4	1600	180	177	40,0
5—10	3,3	780	175	61	18,9
20—30	1,4	148	59	33	0,9
40—50	0,4	77	16	9	0,5
70—80	0,1	20	12	4	0,3
Чернозем (Харьковская область)					
0—5	9,2	8950	815	835	37,0
5—10	9,1	6650	945	1015	36,5
20—30	7,7	835	825	125	19,3
40—50	4,5	200	169	24	17,2
70—80	2,7	147	127	13	0,3
Серозем (Узбекистан)					
0—5	2,2	1500	505	780	20,0
5—10	2,1	800	350	700	12,0
20—30	1,0	560	96	360	2,4
40—50	0,5	110	69	160	0,4
70—80	0,3	90	17	150	0,2

на примере черноземной почвы (табл. 17). Некоторые спорообразующие бактерии, например Bac. idosus, весьма глубоко проникают в почвенный слой, другие (Bac. megaterium и Bac. mycoides) тяготеют к верхнему слою почвы. То же самое отмечается и в отношении грибов. Грибы рода Penicillium — основные представители микрофлоры более глубоких слоев почвы. Роды Mucor,

Таблица 17

Распространение некоторых микроорганизмов в почвенном профиле черноземной почвы (в тыс./г почвы)

Глубина, см	Общее количество бактерий	Спорообразующие бактерии	Bac. mycoides	Bac. mesentericus	Bac. megaterium	Bac. idosus	Общее количество грибов	Penicillium	Mucor	Fusarium	Trichoderma
0—5	8950	815	0,5	4,5	265	515	37,0	27,0	4,2	2,8	3,0
5—10	6650	945	0,5	4,5	265	565	36,5	31,8	2,0	1,2	1,5
30—35	835	818	0	1,0	60	755	19,3	18,7	0,3	0	0,3
47—52	200	160	0	0,5	1,5	156	17,2	17,2	0	0	0
70—75	147	127	0	0,5	1,5	123	0,3	0,3	0	0	0
90—95	50	49	0	0	0,1	45	—	—	—	—	—

Fusarium и Trichoderma в основном населяют поверхностные слои почвы.

Какие слои почвы следует сопоставлять при выяснении отличий между микронаселением различных почв? Мы считаем, что особенности микрофлоры наиболее характерно отражает верхний слой почвы, т. е. горизонт А целинных почв и пахотный слой освоенных почв. При эколого-географических сопоставлениях мы ориентируемся именно на эти слои.

Экологические моменты осложняют анализ влияния географического фактора на состав почвенной микрофлоры. Они, несомненно, резко сказываются и могут создать впечатление у исследователя (особенно у работающего с ограниченным набором почв), что это воздействие наиболее ощутимо. Примером могут служить данные, полученные нами при исследовании почв Воронежской области. Было установлено, что Bac. mycoides в заметных количествах обнаруживается лишь под лесом, где имеется богатый опад. Содержание Bac. megaterium резко увеличивается в окультуренных почвах. Bac. mesentericus начинает развиваться в окультуренном черноземе. Количество грибов рода Penicillium заметно уменьшается под

влиянием освоения, но одновременно численно возрастают представители родов Fusarium и Chaetomium.

Можно привести бесконечное количество подобных примеров. Однако внимательный анализ без труда позволяет различить во взятом наборе почв микробиологические признаки, общие для зоны и перекрывающие отмеченные более частные отличия в распределении микроорганизмов. Так, все почвы очень бедны Bac. mycoides и группой Bac. mesentericus — Bac. subtilis. В них небогато представлен и Bac. cereus. Из грибов здесь доминирует род Penicillium и встречаются лишь единичные представители рода Aspergillus. Все это весьма характерно именно для почв черноземной зоны.

Таким образом, экологические условия, несомненно, оказывают влияние на состав почвенного микронаселения, но оно гораздо слабее географического фактора.

Отмеченные нами закономерности отражают общую связь живого населения почвы с направленностью почвообразовательного процесса. Так М. С. Гиляров убедительно показал связь характера животного населения с типом почвы и ее плодородием. Это легло в основу почвенно-зоологического метода диагностики почвы.

8

ВЛИЯНИЕ ОБРАБОТКИ ПОЧВ НА ЕЕ МИКРОФЛОРУ

Основная обработка почвы — вспашка преследует ряд задач. С ее помощью прежде всего создается почвенный слой, благоприятный для развития корневой системы растений. В самой же почве обеспечиваются условия для мобилизационных процессов, в результате которых аккумулируются питательные для растений вещества. Вспахивая почву, человечество ежегодно проделывает титаническую работу. По вычислениям Н. А. Качинского, ежегодно на Земле при вспашке почвообрабатывающими орудиями оборачивается до 1000 км³ почв. Следовало бы ожидать, что значимость и объем проделываемой при вспашке работы приведут к ее детальному изучению и теоретическому обоснованию. К сожалению, однако, до недавнего времени процесс вспышки был плохо изучен, и это привело к появлению недостаточно обоснованных практических предложений. С удовлетворением можно отметить, что за последние 10—15 лет накоплен интересный фактический материал, и многие теоретические вопросы, связанные с обработкой почвы, начинают выясняться.

Длительное время в науке господствовало учение о культурной вспашке, сформулированное В. Р. Вильямсом. Во вспашке В. Р. Вильямс видел не только операцию, способствующую рыхлению на достаточную глубину почвы и улучшающую воздушно-водный режим в пахотном слое, но большое значение придавал перемещению горизонтов пахотного слоя почвы. По его мнению, распыленный верхний горизонт пахотного слоя, перемещенный на дно борозды, должен в условиях относительного анаэробиоза восстановить структуру, так как в нем при

дефиците кислорода накапливаются перегнойные вещества цементирующие почвенные агрегаты.

Допущение В. Р. Вильямса о более интенсивном синтезе перегноя в глубоких слоях почвы экспериментально не подтверждается. Однако его положение, что горизонты пахотного слоя неоднородны по физическим свойствам и составу, следует считать правильным. Так, коллоидные частицы, кальций и другие вещества вымываются из верхних горизонтов в более глубокие. Судя по ряду данных, в нижних горизонтах пахотного слоя содержится больший запас подвижного органического вещества. В связи с этим можно ожидать, что перемещение нижней части пахотного слоя на поверхность (хотя бы периодическое) имеет определенный смысл. В частности, очевидно, что известкование и гипсование нельзя проводить без вспашки с оборотом пласта. Тем не менее в агрономической науке выдвигались и иные предложения по обработке почвы, в частности исключающие оборот пахотного слоя. Так, П. А. Костычев в работе «Обработка и удобрение чернозема», опубликованной в 1892 г., отмечал, что, по его наблюдениям, в засушливые годы лучший результат дает мелкая вспашка на 9 см по сравнению с более глубокой вспашкой на 22 см. В последнем случае почва сильнее пересыхает и урожай получается плохим или растения даже не плодоносят. В подобных условиях безотвальная глубокая вспашка, не иссушающая почву и создающая достаточно хороший аэробиоз, дала бы максимальный эффект.

В 20-х и 30-х годах XX в. другой известный ученый — Н. М. Тулайков также обосновал широкое применение мелкой вспашки на 10—13 см в засушливых областях.

Возникли мысли о целесообразности безотвальной вспашки. Подобная идея пропагандировалась в начале нашего века Е. И. Овсинским. В последнее время внимание агрономической общественности привлекли работы Т. С. Мальцева, предложившего глубокую вспашку (на 40—50 см) без перемещения горизонтов пахотного слоя. Эта вспашка осуществляется специальным безотвальным плугом. Т. С. Мальцев исходит из следующих теоретических концепций. По его мнению, ежегодная вспашка почвы с оборотом пахотного слоя ухудшает ее структуру. При вспашке по его методу растительные остатки попадают в пахотный слой, не подвергающийся сильной аэрации,

и поэтому лучше гумифицируются, оструктуривая почву. Т. С. Мальцев полагает, что для поддержания структуры почвы вполне достаточно пожнивных остатков однолетних растений, которые при использовании его системы обработки почвы могут заменить посев многолетних трав. Глубокую безотвальную обработку почвы Т. С. Мальцев рекомендует производить один раз в 5—6 лет. В промежутки между вспашками делается безотвальное лущение почвы.

Особое значение безотвальная обработка почвы имеет в засушливых областях, подверженных ветровой эрозии. Сохранение растительного покрова предупреждает здесь разрушение почвы ветром в малоснежные зимы и при сильных весенних ветрах. А. И. Бараев предложил для обработки почвы в подобных местностях использовать вместо плуга особую машину — плоскорез-глубокорыхлитель, позволяющий производить вспашку под слоем стерни. Этот прием дает хороший результат. Были сделаны и другие предположения по технике обработки почвы (В. П. Мосолов, В. П. Бушинский и др.). Мы их здесь не рассматриваем.

Переходя к анализу воздействия разных приемов обработки почвы на ее микрофлору, мы прежде всего отметим, что накопленный к настоящему времени достаточно богатый материал позволяет говорить о биологической гетерогенности пахотного слоя. По мере углубления в почву численность микроорганизмов постепенно снижается. Конечно, и в каждом отдельном горизонте пахотного слоя микроскопические существа распределены неравномерно (здесь имеются более и менее богатые ими зоны).

Для показа затухания биологической активности в более глубоких горизонтах пахотного слоя возьмем данные по микробиологическому исследованию двух почв, в достаточной мере окультуренных, но расположенных в разных зонах. Одна из них — дерново-подзолистая почва опытного поля Сельскохозяйственной академии имени К. А. Тимирязева (под Москвой), другая — обыкновенный чернозем Института земледелия ЦЧО им. В. В. Докучаева (Воронежская область). Первая почва была занята посевом овса, вторая — яровой пшеницы. В табл. 18 даны анализы этих почв, проведенные в раннелетний и послеуборочный периоды. Учет микроорганизмов был произведен посевом на мясо-пептонный агар.

Таблица 18

Распределение микроорганизмов в пахотном слое (в тыс. на 1 г сухой почвы)

	Раннелетний период				Послеуборочный период				
	аэробные и факультативные аэробные бактерии	анаэробные бактерии	нитрификаторы	актиномицеты	грибы	аэробные и факультативные аэробные бактерии	анаэробные бактерии	нитрификаторы	актиномицеты	грибы
Дерново-подзолистая почва										
0—5	5700	270	1 000	640	53	6200	360	1 000	850	18
10—15	4400	230	1 000	420	41	3400	220	1 000	590	30
15—20	2700	180	100	250	20	2900	214	100	280	27
Обыкновенный чернозем										
0—5	6300	310	10 000	1950	48	3800	156	10 000	1460	25
10—20	5700	240	10 000	2020	43	5400	190	10 000	2150	50
20—30	4800	180	10 000	1860	41	5100	110	10 000	1600	17
30—40	2100	105	1 000	990	17	2600	60	1 000	1100	11
Подпахотный горизонт										

В первый срок анализа верхний горизонт (0—10 см) обеих почв наиболее богат микроорганизмами — ему свойственна большая «биогенность». Это вполне понятно, так как более сильный нагрев достаточно увлажненного верхнего горизонта и хороший доступ к нему кислорода обеспечивают здесь развитие аэробной микрофлоры (бактерий, грибов и актиномицетов). Анаэробные бактерии в почве не столь многочисленны. В большом числе они встречаются вверху, т. е. в слое почвы, более богатом органическим веществом. Конечно, анаэробы населяют микрозоны, защищенные аэробами от доступа кислорода.

В дерново-подзолистой почве отмеченное положение сохраняется в течение всего вегетационного периода. В черноземах же, как и во всех неполивных южных почвах, как правило, наблюдается иная картина. Эти почвы находятся в зоне недостаточного увлажнения, и летом их верхний горизонт обычно подсыхает. В силу этого микробное население верхнего горизонта заметно уменьшается. Аналогичная картина наблюдается в засушливые годы и в дерново-подзолистой почве.

Бросается в глаза, что весьма богатый перегноем подпахотный слой чернозема имеет пониженную биогенность. Активация деятельности микроорганизмов могла бы содействовать здесь повышению эффективного плодородия почвы.

Приводимый материал в общем свидетельствует о разнокачественности отдельных горизонтов пахотного слоя. По мере углубления биогенность почвы снижается, и это особенно наглядно может быть отмечено даже не по численности микроорганизмов, а по показателям, характеризующим суммарную активность почвенного микронаселения. Так, например, самым активным по энергии дыхания является верхний слой почвы. В табл. 19 показано обогащение CO_2 замкнутого пространства почвой, взятой из разных горизонтов пахотного слоя за сутки (в колбы объемом 250 мл помещалось 100 г почвы). Эта закономерность проявляется как на парующей, так и на занятой растительностью почве. По вполне понятным причинам лучше аэрируемая парующая почва «дышит» энергичнее. Опыт был проведен с черноземом Каменной степи (Воронежская область). При безотвальной вспашке верхний горизонт парующей почвы выделяет больше CO_2, чем верхний горизонт почвы, вспаханной обычным способом.

Таблица 19

Активность дыхания отдельных горизонтов обработанной черноземной почвы (процент CO_2 в воздухе)

Исследованная почва	Глубина залегания почвы от поверхности, см		
	0—10	10—20	30—40
Пар			
обычная вспашка	2,1	0,6	0,6
безотвальная глубокая вспашка	4,3	0,7	0,4
Яровая пшеница по пару			
обычная вспашка	1,8	0,5	0,2
безотвальная глубокая вспашка	1,6	0,7	0,5

Примечание. В таблице приведены данные И. С. Вострова.

Это объясняется тем, что при данной обработке основная масса растительных остатков находится наверху.

Весьма показательна аппликационная проба, о которой говорилось в методической части. На заложенных в почву полотнах отчетливо выявляется зона максимальной активности. При нормальном увлажнении почвы она расположена в верхнем горизонте пахотного слоя (рис. 2). Почва более глубоких горизонтов пахотного слоя, химически ничем не отличаясь от более высоколежащего горизонта, неблагоприятно действует на растение. Если чашки Петри наполнить почвой из разных горизонтов окультуренного чернозема и посеять в нее семена растений, то легко можно установить, что прорастание семян и развитие растений лучше всего идет в почве из горизонта 0—10 см, хуже — из горизонта 15—25 и совсем плохо из горизонта 30—40 см (подпахотного). Это хорошо видно на рис. 69.

Такой же эффект наблюдается и в условиях вегетационного опыта. В одном из них сосуды емкостью в 8 кг почвы были наполнены обыкновенным черноземом Каменной степи, взятым с разной глубины. В почву посеяли овес [1]. Как следует из данных табл. 20, слой почвы

[1] Опыт был проведен в нашей лаборатории И. С. Востровым.

Таблица 20

Эффективное плодородие отдельных горизонтов пахотного слоя черноземной почвы (вес овса в 1 г на сосуд)

Исследованная почва	Слой почвы	Вспашка	
		обычная	безотвальная
Из-под пшеницы	0–10	26,9	29,5
» »	20–30	17,8	13,8
Из-под пара	0–10	25,1	27,8
» »	20–30	28,6	24,6

0—10 см из-под пшеницы оказался значительно плодороднее слоя, лежащего более глубоко. Эти почвы различались по биогенности; по химическому составу они были тождественны. На этом примере ясно видно, что эффективное плодородие почвы определяется не только химическим составом почвы, но и деятельностью микроорганизмов. Разные горизонты парующей почвы не отличались по плодородию. Это вполне понятно, так как почвы брали вскоре после обычной вспашки, и все горизонты пахотного слоя были более или менее смешаны. Наблюдения говорят, что обособление отдельных горизонтов пахотного слоя наблюдается через 1—1,5 месяца после вспашки почвы.

Аналогичные результаты получены и другими исследователями. В частности, как видно из рис. 70, плодородие целинных почв нередко бывает меньшим, чем окультуренных. Правильная система использования почв повышает их плодородие.

В недавно проведенных опытах Л. А. Абросимовой с сотрудниками было весьма убедительно показано, что в почве, оставленной некоторое время без перемешивания, отмечается дифференцировка слоев. Она выявляется комплексом показателей микробиологических и биохимических. Это вполне подтверждает изложенную нами точку зрения.

Чем можно объяснить неблагоприятные свойства для растений и микроорганизмов более глубоких слоев почвы?

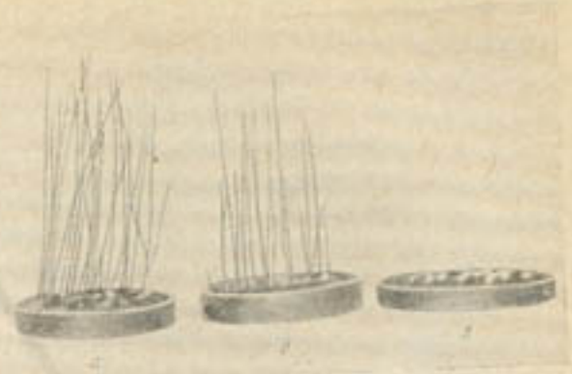


Рис. 69. Прорастание пшеницы на черноземной почве, взятой из разных горизонтов пахотного слоя (по И. С. Вострову)
а — 0—10 см,
б — 10—20 см,
в — 20—30 см

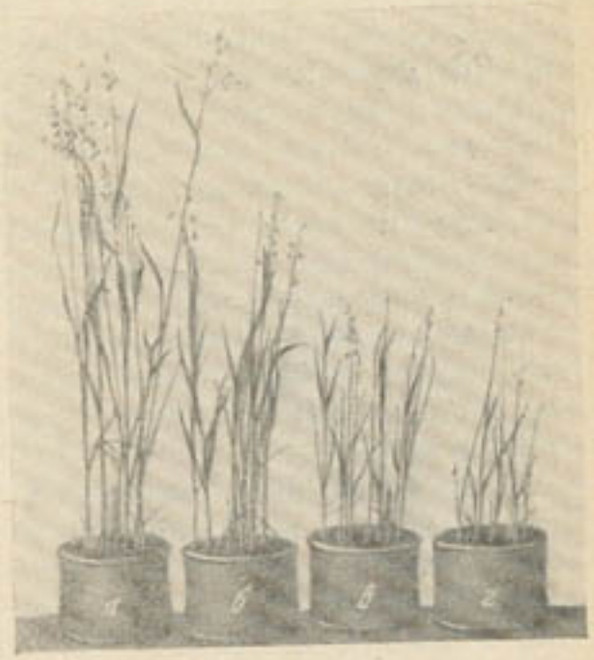


Рис. 70. Развитие овса на разных слоях черноземной почвы (по С. П. Норкиной)
Старопахотная почва:
а — 0—20 см,
б — 20—40 см
Целинная почва:
в — 0—20 см,
г — 20—40 см

Тот факт, что на почве, взятой из глубины, плохо прорастают семена, говорит о присутствии в ней токсических соединений. Их природа пока не выяснена, но имеются некоторые данные, позволяющие думать, что здесь накапливаются какие-то токсические органические соединения (Н. А. Красильников, Я. П. Худяков). Наши наблюдения показывают, что по мере углубления в почве несколько снижается окислительно-восстановительный потенциал. Так, в черноземной почве Каменной степи при обычной вспашке отмечен следующий окислительно-восстанови-

тельный потенциал (в мв) на разной глубине (в см):

0—10	430
10—20	390
20—30	380

Возможно, что окислительные условия с глубиной ухудшаются в результате затрудненного газообмена. Установлено, что более глубокие слои почвы обогащаются углекислым газом. В слое 10—20 см содержание CO_2 почти удваивается (И. П. Гречин). В результате ухудшения аэрации в почве могут накапливаться неполно окисленные продукты микробного метаболизма, типа летучих органических кислот, которые обладают токсическими свойствами. Данный вопрос в общем требует уточнения.

Приведенные материалы свидетельствуют, что пахотный слой любой почвы неоднороден. В отдельных случаях он может различаться по мощности, но общие закономерности его строения остаются неизменными.

Рассмотрим, какой эффект на микробиологические процессы оказывает оборот пахотного слоя при вспашке. Соответствующие работы проведены на хорошо окультуренной дерново-подзолистой почве Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева (Е. Н. Мишустин и П. Н. Жуковская). На небольших делянках в 20 м² было изучено состояние микрофлоры в почвах, обработанных следующим образом:

1) поверхностным рыхлением только слоя 0—5 см;
2) послойным рыхлением почвы на 20 см без ее оборота;
3) послойным рыхлением почвы на 20 см с оборотом пахотного слоя;
4) вспашкой на 20 см.

Почва обрабатывалась вручную. Поверхностное рыхление производилось лопатой. Во втором варианте на брезент снимали части пахотного слоя толщиной в 5 см. После перемешивания каждого горизонта взрыхленную почву возвращали на прежнее место с соблюдением очередности горизонтов. В третьем варианте почву также снимали послойно и рыхлили на брезентах, но укладывали в обратном порядке, т. е. верхний горизонт помещали на глубину 15—20 см, горизонт 10—15 см оставляли на месте, а нижний горизонт (15—20 см) помещали наверху. На делянках четвертого варианта почву перекапывали. Микробиологические анализы производились каж-

дый месяц и дали вполне закономерную картину. Мы ограничиваемся приведением лишь средних относительных данных, в которых показатели для горизонта — 0—5 см поверхностно рыхленной почвы приняты за 100 (табл. 21). Поверхностное рыхление создало благоприятные условия для размножения микроорганизмов главным образом в горизонте 0—5 см. В нижележащих горизонтах микробиологическая деятельность протекала менее интенсивно и особенно слабо на глубине 15—20 см.

Послойное рыхление почвы без оборота вызвало известную, но в общем не столь значительную активацию микробной деятельности в более глубоких горизонтах пахотного слоя. Это можно объяснить тем, что почва при обработке не подвергалась существенной аэрации, особенно в глубине. Поэтому окислительные процессы здесь не могли развиваться. Улучшение же условий жизнедеятельности микроорганизмов в верхнем слое после обработки не могло дать значительного эффекта, так как легкоподвижные органические вещества в значительной степени уже были здесь израсходованы. Следует подчеркнуть, что опытные почвы имели вполне достаточную влажность.

Послойное рыхление с оборотом почвы обеспечивало усиление деятельности бактерий во всем пахотном слое Верхний горизонт почвы (0—5 см), помещенный на глубину 15—20 см, сохранял в течение всего вегетационного периода присущую ему биогенность. В несколько раз увеличивалось количество микробов в нижнем горизонте при его перемещении на дневную поверхность. При обычной вспашке, как и следовало ожидать, получался средний результат между вторым и третьим вариантами.

Таким образом, полученный материал наглядно свидетельствует о значительном влиянии оборота почвы на направленность микробиологических процессов. Обработка почвы отразилась и на урожае овса, собранного с опытных делянок:

	Урожай в пересчете на ц/га
Поверхностное рыхление	11,9
Послойное рыхление без оборота пласта	17,8
Послойное рыхление с оборотом пласта	30,6
Вспашка	30,2

Эффект оборота пахотного слоя, по нашему мнению, объясняется тем, что подвижные органические вещества,

Таблица 21

Относительное изменение микробиологических показателей при разной обработке почвы

Глубина слоя, см	Число сапрофитных бактерий (учет методом разливок)				Энергия нитрифицирующих бактерий				Показатели роста целлюлозных бактерий			
	поверхностное рыхление	послойное рыхление без оборота пласта	послойное рыхление с оборотом пласта	вспашка	поверхностное рыхление	послойное рыхление без оборота пласта	послойное рыхление с оборотом пласта	вспашка	поверхностное рыхление	послойное рыхление без оборота пласта	послойное рыхление с оборотом пласта	вспашка
0—5	100	98,8	146,1	128,8	100	92,4	147,2	142,6	100	122,8	191,2	175,4
10—15	71,2	74,6	131,5	102,4	80,1	95,9	142,4	131,5	75,4	100	210,5	108,8
15—20	34,6	57,6	100,4	71,2	85,3	83,3	116,4	94,5	36,8	56,1	104,2	78,0
По всему пахотному слою	100	113,2	184,1	150,2	100	102,4	158,9	144,5	100	103,3	235,2	169,7

аккумулированные в нижнем горизонте, при его перемещении наверх в условиях лучшего аэробиоза быстро подвергаются минерализации, что повышает эффективное плодородие почвы. Таким образом, оборот пахотного слоя полезен. Однако встает другой вопрос: как часто нужно делать оборот пахотного слоя. Очевидно, резервные соединения накапливаются не так быстро в глубине пахотного слоя. Это зависит от системы земледелия и почвенно-климатических условий. Не исключено, что целесообразно чередовать обычную пахоту с безотвальной. Периодичность подобных операций не может быть всюду тождественной. Ее следует экспериментально установить для конкретных условий того или иного хозяйства.

При сопоставлении глубокой безотвальной вспашки по методу Т. С. Мальцева с обычной следует отметить, что рыхление подпахотного слоя (30—40 см), как правило, не затрагиваемого обработкой, приводит к активации в нем жизнедеятельности микроорганизмов и имеет положительное значение, особенно на почвах с глубоким профилем гумусового горизонта. Такая вспашка по существу дает углубление пахотного слоя, что мы отмечали при работе на обычных черноземах в колхозе «Заветы Ильича» Курганской области.

Существенно, что разная вспашка оказывает большое влияние на формирование типа корневой системы сельскохозяйственных растений. Основная масса вторичных корней образуется в зоне запаханных растительных остатков. Поэтому при безотвальной вспашке растения имеют разветвленную корневую систему в верхнем слое почвы, а при обычной вспашке она располагается более глубоко (рис. 71). Первый тип корневой системы менее устойчив к засухе, чем второй. Поэтому для условий засушливого климата помимо прочих сооражений целесообразно ориентироваться на вспашку с оборотом пахотного слоя, а в зоне с достаточным увлажнением может дать хорошие результаты безотвальная обработка почвы. По всей видимости, она особенно целесообразна в условиях относительно холодного и достаточно влажного климата с коротким летом. Здесь растительные остатки, помещенные в хорошо прогреваемый и аэрируемый верхний слой почвы, могут быстро минерализоваться. Очевидно, при систематическом использовании безотвальной вспашки будет полезна периодическая обычная вспашка почвы.

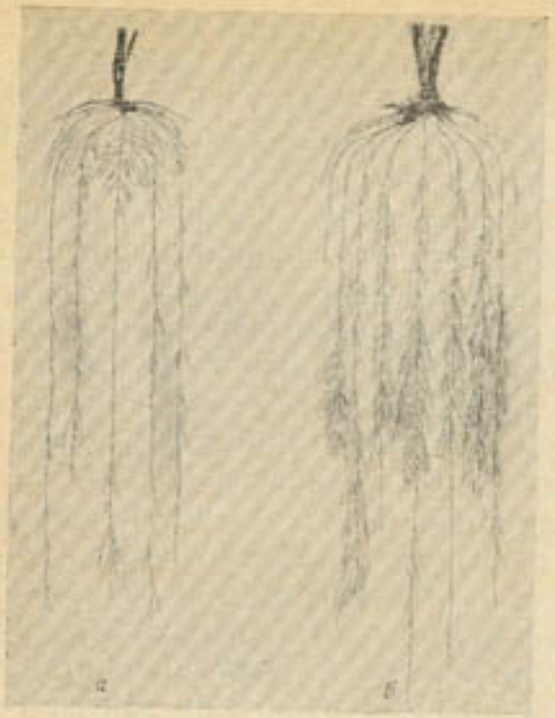


Рис. 71. Корневая система кукурузы на различно обработанной почве (по И. В. Матышуку)

а — в почве, обработанной по Т. С. Мальцеву;
б — в почве, вспаханной обычным способом

При теплом климате нередко бывает целесообразной задержка распада органических остатков (особенно в поливном земледелии). Например, лучшее последствие дает глубокая заделка с помощью отвальной вспашки люцернового пласта.

Все соображения общего порядка показывают, что вопросы обработки почвы не могут решаться по единой схеме. Дадим несколько примеров, показывающих, как разная обработка почвы сказывается на урожае сельскохозяйственных культур. Можно указать, что на дерново-подзолистых почвах вспашка с оборотом пахотного слоя не всегда дает лучший результат. Это зависит от истории поля. Например, Н. Н. Третьяков и его сотрудники под Москвой в ряде хозяйств имели лучший урожай при безотвальной весенней пропашке вспаханного ранее луга. Повторная отвальная перепашка оказалась не эффективной (табл. 22).

По данным А. И. Зражевского и Г. В. Назаренко, отвальная вспашка иногда приводит к образованию избыточно рыхлых очагов. В этих местах нарушение прочного контакта между корнями и почвой вызывает непомерно большой рост корневой системы в ущерб надземной части растения.

Таблица 22

Урожай зеленой массы кукурузы на различно обработанной почве
(в т/га)

Вариант опыта	1961 г.	1963 г.		1964 г.
	совхоз «Ермолино»	совхоз «Ермолино»	совхоз «Юрьев»	совхоз «Ермолино»
Безотвальная весенняя перепашка на 35—40 см	363	348	267	480
Отвальная перепашка на 15—16 см	323	305	238	318
Точность опыта, в %	2,7	1,6	5,9	3,1

Т. С. Мальцев (колхоз «Заветы Ильича»), используя безотвальную вспашку на обыкновенных черноземах без применения удобрений, получает довольно высокие урожаи пшеницы. При сравнении данных табл. 23 видно, что и на Курганской опытной станции лучший урожай получается при глубокой безотвальной вспашке. Здесь короткое лето и достаточное количество осадков. Эффективное плодородие в данном случае лучше реализуется при запашке растительных остатков в верхний слой почвы.

В опытах И. В. Матышука на каштановых почвах Акмолинской области, в совхозе «Комсомольский» (Казахстан) в засушливый год глубокая безотвальная вспашка дала ничтожный урожай. Он был в два раза ниже, чем

Таблица 23

Урожай яровой пшеницы на черноземах Курганской области при разной обработке почвы

Способ обработки почвы; глубина, см	Урожай, ц/га	
	колхоз «Заветы Ильича»	курганская опытная станция
Обычная обработка, 0—25	20,3	22,4
Безотвальная вспашка, 0—40	21,6	24,8

при обычной вспашке (табл. 24). Это можно объяснить тем, что при безотвальной вспашке образовалась поверхностная корневая система, неустойчивая к засухе. Обычная вспашка в условиях данного опыта, очевидно, не привела к иссушению пахотного слоя, как это было отмечено П. А. Костычевым. По всей видимости, климатические условия в описываемом опыте были иными.

Таблица 24

Урожай яровой пшеницы в совхозе «Комсомольский» на каштановых почвах

Способ обработки почвы; глубина, см	Урожай зерна, ц/га
Дискование, 0—10	4,4
Безотвальная вспашка, 0—40	5,8
Нормальная вспашка, 0—20	11,0
Глубокая вспашка, 0—40	11,4

В связи со сказанным выше нельзя не отметить сообщение А. И. Бараева на Пленуме ЦК КПСС (1964) о том, что Институт зернового хозяйства Казахстана на каштановых почвах за три года имел в среднем по безотвальной вспашке 11,2 ц с 1 га, а при обычной зяблевой только 8 ц. Это свидетельствует, что не только зона, но и другие условия определяют результативность той или иной системы обработки почвы. В случаях, приведенных А. И. Бараевым, большое значение могло иметь снегозадержание, вызванное оставленной на поле высокой стерней, чего не было в опытах И. В. Матышука. Этим, возможно, объясняется разный результат, полученный при аналогичном методе обработки почвы.

В Голодной степи (Узбекистан) Е. Г. Петров изучал влияние способов вспашки сероземной почвы на урожай хлопчатника. Полученные им данные приводятся ниже (табл. 25).

Из приведенных в таблице данных следует, что при обороте пласта, как правило, получался значительно лучший результат. Из этих же данных следует, что увеличение мощности пахотного слоя (т. е. по существу его биогенности) оказывает огромное влияние на урожайность.

Таблица 25

Влияние различной глубины вспашки и обработка пласта на урожайность хлопчатника (в ц/га)

Характер обработки почвы	Глубина вспашки, см			
	10	20	30	40
Целина; вспашка без оборота пласта	14,7	16,2	14,7	17,5
Целина; вспашка с оборотом пласта	17,4	19,7	19,1	22,5
Старопашка; без оборота пласта	—	19,4	18,2	20,3
Старопашка; с оборотом пласта	16,0	17,6	21,7	22,3

И. Н. Антипов-Каратаев поднял весьма важный вопрос о влиянии глубины заделки пласта трав на урожайность последующих культур. Он вполне правильно указывает, что органические удобрения (навоз, сидераты, травяной пласт и т. д.) должны рассматриваться как источники не только минерального питания растений, но и углекислого газа. Разная глубина заделки вызывает неодинаково быстрое их разложение, а следовательно, и полноту использования сельскохозяйственными растениями.

В разных почвенно-климатических зонах может быть найдена своя оптимальная глубина заделки пласта. Для иллюстрации возможного эффекта от разной глубины запашки пласта мы приведем один из опытов Вахшской почвенно-мелиоративной станции в совхозе им. Куйбышева (табл. 26). В этом случае опыт был проведен с пластом смеси люцерны и ежи сборной.

При более мелкой заделке пласт быстро разлагается и процесс выделения CO_2 в почвенный воздух имеет эфемерный характер. При более глубокой запашке пласта трав хлопчатник систематически снабжается углекислым газом в течение всего вегетационного периода. Результат глубокой запашки пласта должен сказываться и в последующие годы. Весьма существенно также то, что глубокая заделка пласта обеспечивает лучшее оструктуривание почвы. Это вполне понятно. На юге разложение органической массы при более анаэробных условиях приводит к получению больших количеств деятельности перегноя.

Таблица 26

Влияние глубины заделки пласта на урожайность хлопчатника

Глубина заделки пласта трав, см	Среднее число коробочек на одно растение	Средний вес коробочки хлопчатника, г	Урожай хлопчатника, ц/га
25	9,5	6,12	38,0
35	10,0	6,58	42,1
45	11,1	7,26	44,9

Приведенный материал показывает, что приемы обработки почвы должны творчески создаваться на местах с учетом природных условий, т. е. типа почвы, количества осадков и их распределения во времени, температурного фактора и т. д. Использование шаблона кроме вреда ничего принести не может.

Промежуточные обработки почвы обычно активируют деятельность микроорганизмов. Это связано отчасти с тем, что улучшается аэрация почвы, а отчасти с разрушением почвенных агрегатов, органическое вещество которых становится более доступным микробам.

Несколько замечаний следует сделать о микробиологической гетерогенности горизонтов пахотного слоя затопляемых почв рисовых полей. В данном случае условия относительного аэробиоза имеются лишь в самом поверхностном слое, равном нескольким сантиметрам (до 5—7 см). Здесь развивается в основном корневая система риса и сосредоточивается основная масса микроорганизмов (табл. 27).

Таблица 27

Численность микроорганизмов (в тыс. на 1 г) в затопляемой почве и распространение корневой системы риса

Горизонт почвы, см	Число бактерий при учете		Целлюлозные микроорганизмы	Нитрификаторы	Корневая система риса, %
	на МПА	на КАА			
0—5	28 300	53 700	5000	10	70—80
5—10	8 500	16 700	0,8	1	20—25
10—20	6 700	14 800	0,4	0,5	5—10

Примечание. МПА — мясо-пептонный агар; КАА — крахмало-аммиачный агар.

Весьма отчетливую картину биогенности отдельных горизонтов пахотного слоя затопленных почв дают и аппликационные методы. Они четко фиксируют развитие энергичных процессов в лучше аэрируемом верхнем горизонте почвы. Ниже создается сильно восстановленная обстановка и это ограничивает возможность протекания мобилизационных процессов. Если в верхнем горизонте почвы окислительно-восстановительный потенциал равен 200—250 мв, то глубже 8—10 см он снижается до 150 мв. Поэтому здесь может быть наблюдаемо образование сероводорода и появление закиси железа.

9

ХИМИЗАЦИЯ ЗЕМЛЕДЕЛИЯ И ЗАДАЧИ МИКРОБИОЛОГИИ

Значение почвенной биологии в период химизации земледелия

Внедрение химии в сельское хозяйство — одно из решающих условий поднятия урожайности всех сельскохозяйственных культур и повышения производительности труда. Еще в 1867—1869 гг. гениальный химик Д. И. Менделеев, проведя опыты в четырех губерниях России, показал огромное значение минеральных удобрений в повышении урожая. Страстным популяризатором минеральных удобрений был К. А. Тимирязев, проводивший опыты Д. И. Менделеева в Симбирской губернии. Использование минеральных удобрений пропагандировали и другие выдающиеся ученые того времени — А. В. Советов, И. А. Стебут, А. Н. Энгельгардт.

Ученик К. А. Тимирязева — выдающийся ученый Д. Н. Прянишников — явился основателем агрохимической школы в нашей стране. Еще до Великой Октябрьской социалистической революции он указывал на необходимость широкого использования минеральных удобрений. Однако царская Россия не имела химической промышленности. Она была создана лишь в годы Советской власти и теперь бурно развивается. В 1913 г. в сельском хозяйстве России оказалось использованным только около 200 тыс. т минеральных удобрений, большую часть которых вывозили из-за границы. В СССР в 1969 г. общая продукция удобрений достигала 40 млн. т. К 1975 г. выработка удобрений достигнет 75 млн. т.

Развитие химии и химической промышленности в Советском Союзе неразрывно связано с именем В. И. Ленина, который придавал огромное значение химизации сельского хозяйства: «Данные о расходах на удобрение

и о стоимости орудий и машин служат самым точным статистическим выражением степени интенсификации земледелия»[1],— писал В. И. Ленин.

Ускоренное развитие химической промышленности в нашей стране дает возможность быстро увеличить не только производство минеральных удобрений, но и химических средств защиты растений и других химических продуктов, необходимых для сельского хозяйства. Таким образом, сейчас имеются все предпосылки для резкого увеличения продуктивности сельского хозяйства путем химизации, что дает возможность полностью удовлетворить растущую потребность нашей страны в продовольствии и сырье, которое производят земледельцы.

Химизация сельского хозяйства вообще и земледелия в частности не уменьшает, однако, роли биологического фактора в земледелии. Рациональное использование удобрений должно компенсировать недостаток питательных для растений элементов в тех случаях, когда отсутствует возможность создать соответствующий уровень плодородия агротехническим и биологическим путем. Следует стремиться удобрять почву, у которой в максимальной степени использованы биологические факторы для поднятия урожайности. Это позволяет эффектно и экономно расходовать минеральные удобрения. С должным вниманием нужно отнестись и к исследованиям микробиологов, направленных на изучение превращений в почве питательных для растений соединений. Эти работы будут содействовать разработке методов более рационального применения минеральных удобрений.

Эффективность минеральных удобрений весьма различна на отдельных почвах. Анализ имеющегося материала показывает, что удобрения наиболее сильно действуют на тех почвах, где деятельность микроорганизмов подавлена (это вполне понятно из вышеизложенного). В табл. 28 приводим данные Д. М. Аникст о действии азотных минеральных удобрений (40 кг азота на 1 га) на разных почвах.

Общую закономерность подобного порядка в несколько более ранней работе отметили И. В. Тюрин и А. В. Соколов. Таким образом, прогнозирование эффективности

---

[1] *В. И. Ленин.* Новые данные о законах развития капитализма в земледелии. Полное собрание сочинений, т. 27, стр. 159—160.

Таблица 28

Эффективность азотных удобрений на разных почвах

Почва	Урожай в контроле, ц/га	Прибавка от азотного удобрения, ц/га	Увеличение урожая, %
Мерзлотная	11,4	4	35,1
Дерново-подзолистая	14,4	3,2	22,2
Серая лесная	27,2	3,1	11,5
Выщелоченный чернозем	24,0	3,2	13,3
Обычный чернозем	18,0	1,6	8,9

Примечание. Фон получил фосфорно-калийное удобрение.

минеральных удобрений нельзя определять в отрыве от биологических процессов, совершающихся в почве. Коэффициент использования минеральных удобрений растениями не всегда достаточно высок. Например, азотсодержащие удобрения усваиваются растениями не более чем на 60—70%. Остальное количество непроизводительно тратится или закрепляется в почве в значительной степени из-за деятельности почвенных микроорганизмов. В силу этого целесообразно разрабатывать технику применения минеральных азотных удобрений с учетом возможных их трансформаций микроскопическим населением почвы. В значительной мере рекомендация относится и к другим минеральным удобрениям.

Эффективное применение удобрений возможно лишь при учете запаса питательных элементов в почве. Каждый колхоз и совхоз должен иметь почвенные карты и картограммы, позволяющие учитывать свойства их почв и помогающие определять потребность их в тех или иных удобрениях. Данная работа возложена на агрохимические лаборатории, которые проводят соответствующую аналитическую работу, пользуясь химическими методами. Существует и ряд микробиологических способов определения обеспеченности почв различными элементами. Эти методы весьма просты и могут быть рекомендованы для широкого практического использования. Микробиологические приемы анализа вполне пригодны и для оценки различных способов мелиорации почвы.

Говоря о химизации нашего земледелия, нельзя забывать об органических удобрениях (навоз, компосты, городские отходы и т. д.), значение которых всегда будет в достаточной мере велико. Их изготовление и применение должны быть тесно увязаны с учетом деятельности микроорганизмов. Особое значение, как мы увидим ниже, имеют работы по использованию «биологического» азота, т. е. азота, усваиваемого микроорганизмами. Недостаток минеральных азотных удобрений во многих случаях может быть частично, а иногда и полностью компенсирован биологическим азотом. Нередко бывает экономически более выгодным использовать биологический азот.

Большой и убедительный опыт ряда агрономических учреждений свидетельствует о том, что даже высокие дозы удобрений при отсутствии правильных севооборотов не обеспечивают получения высоких урожаев. В качестве примера можно привести совхоз Пахта-Арал (Узбекистан): до 1962 г. средний урожай хлопчатника сырца составлял 35 ц/га, а позднее, когда были увеличены дозы удобрений, но нарушился хлопково-люцерновый севооборот, урожай снизился до 22,9 ц/га.

Порядок чередования культур в севообороте тоже оказывает влияние на урожай, так как каждое растение специфически влияет на жизнь почвы. На долю биологов вообще и микробиологов в частности падает задача по разработке научных основ систем земледелия и выбору наиболее эффективных методов мелиорации почвы. Химизация земледелия не снимает вопроса об обогащении почвы перегноем и создании благоприятной для растений почвенной структуры. Разработка этой проблемы, тесно связанной с установлением севооборотов, должна продолжаться. Наряду с производством минеральных удобрений в нашей стране будет резко расширяться производство гербицидов, инсектицидов и фунгицидов.

Болезни, вредители и сорняки наносят огромный ущерб сельскому хозяйству. Химическая защита растений ежегодно сберегает миллионы рублей. Подсчитано, что каждый рубль, затраченный на защиту растений от вредителей и болезней, сохраняет урожай на 10—70 рублей. Следует иметь, однако, в виду, что аккумуляция в почве различных токсических соединений крайне опасна и может привести к существенному снижению урожая последующих культур. Поэтому большое значение приобретает вопрос о раз-

ложении отравляющих веществ в разных почвенно-климатических условиях.

Разнообразные вещества — минеральные и органические удобрения, пестициды и т. д.— вызывают определенные сдвиги в почвенной биодинамике. Их сущность и влияние на свойства и плодородие почвы представляют большой интерес для биолога и агронома. Комплекс затронутых здесь вопросов освещается в микробиологическом аспекте в настоящей и следующей главе.

Действие минеральных и органических удобрений на почвенные микроорганизмы

Внесение в почву удобрений не только улучшает питание растений, но изменяет и условия существования почвенных микроорганизмов, которые также нуждаются в минеральных элементах. При благоприятных климатических условиях численность микроорганизмов и их активность после удобрения почвы значительно возрастают.

Стимуляционный эффект минеральных удобрений на почвенную микрофлору, а в еще большей степени навоза весьма наглядно демонстрирует опыт, проведенный на дерново-подзолистой почве Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева (Е. Н. Мишустин, Е. З. Теппер). Более 50 лет назад по инициативе Д. Н. Прянишникова был заложен стационарный длительный опыт по изучению влияния разных удобрений на почву. Для микробиологического исследования брались образцы со следующих делянок.

Бессменный пар: 1) неудобрявшаяся почва; 2) почва, ежегодно получавшая минеральное удобрение; 3) почва, ежегодно удобрявшаяся навозом.

Бессменная рожь: 1) неудобрявшаяся почва; 2) почва, ежегодно получавшая NPK; 3) почва, ежегодно удобрявшаяся навозом.

Семипольный севооборот с клевером: 1) неудобрявшаяся почва (пар); 2) почва, ежегодно удобрявшаяся навозом (пар).

В среднем почвы, удобрявшиеся минеральными удобрениями, за год получали на 1 га 32 кг азота, 32 кг фосфора (P_2O_5) и 45 кг калия (K_2O). Навоз вносили в количестве 20 т на 1 га ежегодно.

Таблица 29

Влияние разных удобрений на микрофлору дерново-подзолистой почвы (средние данные за лето)

Внесенные удобрения	pH		Общее число микроорганизмов, тыс. на 1 г	Число актиномицетов, тыс. на 1 г	Актиномицеты, %	Общее число грибов (тыс. на 1 г)
	водный	солевой				
Бессменный пар						
неудобренный	4,5	3,8	594	117	19,6	15,0
NPK	4,3	3,6	1 246	61	4,9	23,6
навоз	5,5	4,5	2 297	250	10,9	30,0
Бессменная рожь						
неудобренная	5,0	4,0	6 559	3344	51,0	29,0
NPK	4,7	3,8	5 889	2389	40,7	57,2
навоз	5,9	5,3	13 448	7013	52,1	28,1
7-польный севооборот						
неудобренный пар	4,6	3,9	1 680	430	25,5	4,0
навоз, пар	6,0	5,9	4 467	2316	51,9	72,0

Примечание. Учет бактерий и актиномицетов произведен на крахмало-аммиачном агаре, а грибов — на сусло-агаре.

Как следует из данных табл. 29, почвы, длительное время бывшие под паром, сильно обеднились микроорганизмами, так как в них не поступали свежие растительные остатки. Выше всего численность микроорганизмов была в почве, находившейся под бессменной рожью, куда поступали в значительных количествах растительные остатки.

Внесение минеральных удобрений в почву, находившуюся все время в состоянии пара, заметно увеличило общую биогенность. Существенного влияния на численность микронаселения почвы под бессменной рожью применение минеральных удобрений не оказало.

В большинстве случаев минеральные удобрения несколько снизили относительную численность актиномицетов и увеличили содержание грибов. Это явилось результатом некоторого подкисления почвы, которое отрицательно влияет на первую группу почвенного микронаселения и усиливает размножение второй. Навоз во всех случаях резко стимулировал размножение микроорга-

низмов, так как с навозом в почву вносится богатый комплекс минеральных и органических веществ.

Различия, имевшиеся в системе удобрений, резко сказались на свойствах почвы и ее урожайности. Почва, находившаяся 50 лет в парующем состоянии, потеряла около половины запаса перегноя. Внесение минеральных удобрений существенно уменьшило эту потерю. Удобрения стимулировали образование микробами перегноя.

Средний урожай за период опыта приводится в табл. 30, составленной на основании данных В. Е. Егорова.

Таблица 30

Влияние разных удобрений, внесенных в дерново-подзолистую почву, на урожай сельскохозяйственных культур (в ц/га)

Удобрение	Рожь		Овес		Картофель
	бессменная	в севообороте	бессменный	в севообороте	в севообороте
Контроль	6,7	13,4	7,1	13,2	75,6
NPK	10,6	20,5	10,1	17,8	148,9
Навоз	13,7	—	11,1	—	172,9

В севообороте урожаи были значительно выше, чем при бессменных культурах. Во всех случаях, однако, удобрения существенно повышали урожай. Более эффективным было полное органическое удобрение, т. е. навоз.

Минеральные удобрения обычно обладают «Физиологической» кислотностью. При использовании их растениями накапливаются кислоты, подкисляющие почву. Перегной и илистые фракции почвы могут нейтрализовать кислые вещества. В таких случаях говорят о «буферных» свойствах почвы. В разобранном нами примере почва обладала хорошо выраженными буферными свойствами и длительное применение удобрений не привело к существенному снижению величины pH. В результате деятельность микроорганизмов не была угнетена. Не отмечалось и вредного последействия удобрений на растения.

В легких песчаных почвах буферность слабо выражена. Длительное применение на них минеральных удобрений может привести к сильному подкислению, в результате которого в раствор переходят токсические соединения

алюминия. Вследствие этого биологические процессы в почве подавляются, а урожайность падает.

Подобное неблагоприятное действие минеральных удобрений наблюдалось на легких супесчаных почвах Соликамской сельскохозяйственной станции (Е. Н. Мишустин и В. П. Прокошев). Для опыта был взят трехпольный севооборот со следующим чередованием культур: картофель, брюква, яровая пшеница. В почву ежегодно вносили N и P_2O_5 по 90 кг/га, а K_2O — 120 кг/га. Навоз давали два раза в три года по 20 т/га. Известь вносили из расчета на полную гидролитическую кислотность — 4,8 т/га. Перед микробиологическим исследованием почвы прошли четыре ротации. В табл. 31 даются материалы, характеризующие состояние отдельных групп микроорганизмов в исследованных почвах.

Таблица 31

Влияние разных удобрений на микрофлору подзолистой песчаной почвы Соликамской сельскохозяйственной станции

Удобрения	pH (водный)	Общее число микроорганизмов, тыс. г	Численность актиномицетов, тыс. г	Численность грибов, тыс.	Состав целлюлозных микроорганизмов, % обрастаний комочков почвы			
					Cytophaga	миксобактерии	Demationum	другие плесени
Контроль	5,5	538	180	8	0	0	73	27
NPK	4,4	324	150	14	0	20	0	75
Известь	6,1	640	260	10	0	50	20	18
Навоз	5,9	1136	610	16	3	40	0	7
Известь и навоз	6,1	1397	850	17	83	14	0	0

Примечание. Общее число микроорганизмов учитывалось на мясопептонном агаре, а актиномицеты — на крахмало-аммиачной среде.

Из данных таблицы следует вывод, что применение NPK в течение ряда лет существенно снизило численность микроорганизмов в почве. Не пострадали лишь грибы. Это произошло вследствие значительного подкисления почвы. Внесение извести, навоза и их смесей стабилизовало почвенную кислотность и благоприятно сказалось на микронаселении почвы. Заметно изменился состав

целлюлозных микроорганизмов в связи с удобрением почвы. На более кислых почвах преобладали грибы. Все типы удобрений способствовали размножению миксобактерий. Внесение навоза усилило размножение Cytophaga.

Интересны данные, иллюстрирующие величины урожая сельскохозяйственных культур на различно удобрявшихся почвах Соликамской сельскохозяйственной станции (табл. 32).

Таблица 32

Влияние удобрений, внесенных в песчаную почву, на урожай сельскохозяйственных культур (в ц/га)

Удобрения	Урожай яровой пшеницы при севооборотах			Урожай картофеля при севооборотах		
	1-м	2-м	3-м	1-м	2-м	3-м
Контроль	3,8	2,7	2,3	82,7	75,7	58,9
NPK	7,2	1,4	0,4	174,8	114,7	31,1
Известь	—	5,4	4,5	—	75,7	62,8
Навоз	6,1	12,0	10,9	136,1	169,9	145,4
Известь + навоз	—	14,9	13,8	—	178,4	156,6

Цифры таблицы показывают, что минеральные удобрения постепенно снижали урожай, причем пшеница начала страдать раньше, чем картофель. Навоз оказал положительное влияние. В общем микробное население реагировало на изменение почвенного фона примерно так же, как и растительность.

При сопоставлении данных таблиц 29 и 31 можно установить, что удобрявшиеся минеральными соединениями дерново-подзолистые почвы Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева и подзолистые песчаные почвы Соликамской сельскохозяйственной станции имели одинаковое значение pH в водной вытяжке (4,3—4,4). Однако на песчаной почве отмечался явно выраженный токсикоз, отсутствовавший на дерново-подзолистой почве. Это объясняется более легким переходом в раствор токсических солей алюминия в слабо буферной песчаной почве, имеющей иногда даже не столь катастрофическое снижение

pH. В результате применение удобрений все же вызывает нежелательные последствия. Так, например, подкисление почвы может усилить деятельность некоторых фитопаразитов. По наблюдениям Л. С. Жалнина, вследствие длительного применения удобрений на темно-серой лесной почве усилилось поражение конопли фузариозом (возбудитель Fusarium oxysporum). Так, на контрольной делянке солевое pH почвы равнялось 5,5. В этом случае болело около 5% высеянных растений. При удобрении почвы средней дозой минеральных туков ($N_{60}P_{45}K_{45}$) pH снизилось до 5,2; заболело 14% растений. При повышении дозы удобрений ($N_{200}P_{100}K_{240}$) показатель pH упал до 4,4 — болезнь поразила 42% растений.

На нейтральных буферных почвах минеральные удобрения даже при длительном их применении положительно действуют на почвенную микрофлору и растения. В табл. 33 приводятся результаты опыта, в котором черноземные почвы Воронежской области удобрялись разными минеральными туками. Азот вносили из расчета 20 кг/га, P_2O_5—60 кг/га, K_2O — 30 кг/га. Развитие почвенного микронаселения усилилось. Однако высокие дозы удобрений, используемые длительное время, тоже могут снизить pH и подавить рост микрофлоры и растений. Поэтому при интенсивной химизации следует учитывать физиологическую кислотность удобрений. Вокруг кусочков минеральных или органических удобрений в почве создаются радиальные микрозоны, содержащие различную концентрацию питательных веществ и имеющие различное значение pH. В каждой

Таблица 33

Влияние минеральных удобрений на численность микрофлоры черноземной почвы (в тыс/г)

Удобрение	Бактерии	Актиномицеты	Грибы	Микроорганизмы, разрушающие клетчатку
Контроль	4200	1700	16	30
$P_2O_5 + K_2O$	5600	2450	27	185
$P_2O_5 + K_2O + N$	8300	3350	21	270

из подобных зон развивается своеобразная группировка микроорганизмов, характер которого определяется составом удобрений, их растворимостью и т. д. Таким образом, было бы ошибочно думать, что удобренные почвы во всех точках имеют однотипную микрофлору. Микрозональность, впрочем, свойственна и неудобренной почве, о чем упоминалось ранее.

Усиление размножения микроорганизмов в удобренных почвах сказывается на активизации процессов, протекающих в почве. Так, заметно усиливается выделение почвой CO_2 («дыхание» почвы), что является следствием более энергичного разрушения органических соединений и перегноя. Понятно, почему в удобренных почвах растения наряду с внесенными элементами используют большие количества питательных веществ из почвенных запасов. Особенно наглядно это проявляется в отношении азотных соединений почвы. Опыты с минеральными азотными удобрениями, меченными N^{15}, показали, что размер мобилизации азота почвы под их влиянием зависит от типа почвы, а также дозировок и форм использованных соединений.

Усилившаяся деятельность микроорганизмов в удобренных почвах одновременно приводит к биологическому закреплению части внесенных минеральных элементов. Некоторая часть минеральных азотсодержащих веществ, например соединения аммония, может закрепляться в почве и в силу физико-химических и химических процессов. В условиях вегетационного опыта в почве связывается до 10—30% дисперсно внесенных азотных удобрений, а в полевых условиях — до 30—40% (А. М. Смирнов). После отмирания микроорганизмов азот их плазмы частично минерализуется, но частично переходит в форму перегнойных соединений. До 10% закрепленного в почве азота может быть использовано растениями в следующем году. Примерно в таком же темпе освобождается остальной азот.

Особенности микробиологической активности в разных почвах влияют на превращение азотных удобрений. На них существенно влияет техника внесения минеральных туков. Гранулирование, например, уменьшает контакт удобрений с почвой, а следовательно, и микроорганизмами. Это существенно повышает коэффициент использования удобрений. Все сказанное в значительной

мере относится и к фосфорным удобрениям. Поэтому делается понятным значение учета микробиологической деятельности почвы при разработке вопросов рационального использования удобрений. Биологическое закрепление калия в почве происходит в относительно небольших количествах.

Если азотные удобрения наряду с другими минеральными соединениями активизируют деятельность сапрофитной микрофлоры, то фосфорные, а также калийные соединения усиливают активность свободноживущих и симбиотических азотофиксаторов. Весьма благотворное влияние, как уже отмечалось, оказывают на почвенное микронаселение органические удобрения, в частности навоз. Он применяется в больших дозах, потому что питательные вещества в доступных для растений формах находятся в навозе в небольших количествах.

Помимо азота, фосфора и калия навоз содержит кальций и другие элементы, улучшающие состав поглощающего комплекса почвы, а также микроэлементы. Фосфорные и калийные соединения навоза используются растениями легко. Определенная же часть азота находится в форме перегноя, малодоступна растениям и лишь постепенно минерализуется при разложении навоза в почве. Вследствие этого длительность действия навоза как азотного удобрения значительно больше по сравнению с минеральными солями.

Быстрота минерализации азотсодержащих органических соединений навоза в почве определяется рядом факторов, но в основном она зависит от соотношения C : N. Если оно больше 18—20, то это указывает на избыток углеродсодержащих соединений. При таких условиях микроорганизмы, энергично размножаясь, частично закрепляют азот в их клетках. При более узком соотношении C : N микробиологические процессы приводят к освобождению азота в виде аммиака.

Навоз разной зрелости имеет разное отношение C : N и поэтому неодинаково действует как азотное удобрение. Свежий навоз с широким соотношением C : N первоначально вызывает закрепления в почве растворимых азотсодержащих соединений, которые лишь позднее, после отмирания микроорганизмов, минерализуются. Полуперепревший навоз, в котором соотношение C : N сужается, проявляет удобрительное действие с момента внесения, так

как он не содержит богатого углеродом материала, вызывающего энергичное усвоение азота микроорганизмами. Азотсодержащие соединения навоза подвергаются минерализации. В перепревшем навозе сыпце значительная часть азота входит в состав гумусовых веществ. Перегной слабо минерализуется, и сыпец как азотное удобрение оказывает небольшое, но длительное действие.

Все сказанное о значении C : N в навозе в равной степени относится к компостам и другим органическим удобрениям. Используя изложенные выше сведения, можно создать органические удобрения, максимально действующие в определенные стадии развития растений. С этой целью особенно целесообразно применять органо-минеральные смеси, первый компонент которых должен действовать быстро, а второй более медленно.

С точки зрения данных, изложенных выше, весьма интересен опыт Г. М. Мейерсона, который сопоставлял действие минеральных и органо-минеральных удобрений на хлопчатнике. При внесении 100 кг/га азота в виде минеральных солей урожай хлопчатника-сырца равнялся 37,7 ц/га. Замена 50% минерального азота органической его формой повышала урожайность хлопчатника до 54,1 ц/га, а замена на 100% — до 48,3 ц/га. Положительное действие органического удобрения в значительной степени объясняется тем, что оно обеспечивает подкормку посева азотом в течение длительного срока.

Конечно, с помощью ряда приемов (гранулированием, дробным внесением и т. д.) эффективность минеральных удобрений можно существенно повысить. Однако факт более длительного действия органических удобрений сомнений не вызывает.

Изучая минерализуемость перегнойных соединений, Я. В. Пейве пришел к весьма существенному выводу. Он установил, что важное агрономическое значение имеет соотношение в органическом удобрении между свободными гуминовыми килотами (α-гуматами) и гуматами кальция (β-гуматами). Этот показатель дает представление о быстроте распада перегнойных веществ и может быть использован для определения эффективности органических удобрений. Для суждения об удобрительной ценности навоза и компостов он пока не использован (что, очевидно, следует сделать), но применен для характеристики торфов и способов их использования.

Как известно, торфа являются ценным органическим удобрением, но они чрезвычайно различаются по своим свойствам. Низменный торф считается лучшим удобрением. Я. В. Пейве предложил примерную схему классификации качества торфов, приводимую в табл. 34.

Таблица 34

Характеристика торфа в зависимости от содержания в нем форм органического вещества

Количество α-гуматов (в % к сумме α- и β-гуматов)	Агрохимическая характеристика торфа	
	возможность использования проветренного торфа в чистом виде	способ компостирования
0—0,5	В чистом виде не дает эффекта	С навозом, фекалиями, зеленой органической массой. Для компостирования с известью и фосфоритной мукой непригоден
1—15	В чистом виде слабоэффективен	То же
16—30	Можно использовать в чистом виде на почвах различной степени оподзоленности	С навозом, фекалиями. Можно компостировать с фосфоритной мукой
31—75	Можно использовать на слабоподзолистых и нейтральных почвах	То же
76—100	В чистом виде для подзолистых почв непригоден	С навозом и фекалиями, с известью, золой и фосфоритной мукой

Как следует из приведенных материалов, избыток свободных гуминовых кислот, так же как и избыток гуматов кальция, тормозит разложение гумусовых веществ и мобилизацию азота, фосфора и других элементов. Для повышения удобрительной ценности в торф иногда вносят минеральные удобрения, в частности аммиак. Таким образом готовятся ТАУ (торфо-аммиачное удобрение), ТМАУ (торфо-минерально-аммиачное удобрение) и другие смеси. Следует иметь в виду, что часть внесенного в торф аммиака необратимо закрепляется гумусовыми веществами торфа.

В качестве органического удобрения широко используются и зеленые удобрения — сидераты. Растительная масса, запаханная в почву, подвергается минерализации. Быстрота освобождения из нее азота в форме неорганических соединений зависит от соотношения C : N, о чем уже

говорилось выше. В зависимости от почвенно-климатических условий сидераты оказывают положительное влияние на бо́льшее или меньшее количество последующих культур (обычно на одну-две культуры).

Мелиорация и ее влияние на микрофлору почвы

Мелиорации почв в Советском Союзе придается исключительно большое внимание. В нашей стране, имеющей территорию в 2231,6 млн. га, лишь 12,3% используется сельским хозяйством. Запас имеющихся сейчас земель, которые могли бы идти под земледелие без мелиорации, не превышает 2,5—3,0 млн. га. Остальные территории должны быть мелиорированы. Сельское хозяйство нуждается в химической, оросительной, осушительной, противоэрозионной и других мелиорациях.

Мелиоративные мероприятия помогают не только освоить новые территории, но и повышают урожайность уже используемых земель. Ниже мы кратко анализируем влияние мелиоративных приемов на биологические процессы в почве.

Сильно изменяет жизнь почвы химическая мелиорация, одним из наиболее широко применяемых способов которой является известкование кислых почв. Внесение извести устраняет вредную кислотность и уменьшает содержание в почве подвижного алюминия, оказывающего токсическое действие на многие микроорганизмы и растения.

Известкование пополняет в почве запас кальция, которого обычно в кислых почвах недостает. С известью обычно в почву вносится и магний. Все это способствует улучшению поглощающего комплекса почвы.

Известкование резко изменяет соотношение отдельных групп микроорганизмов почвы и активизирует деятельность ряда их видов, имеющих важное значение для улучшения почвенного плодородия. Помимо повышения общей биогенности, отмечается сильное увеличение числа бактерий (в том числе бацилл) и актиномицетов. Интенсивно начинают размножаться и нитрификаторы. Вместе с тем снижается численность грибов. В известкованных почвах появляются микроорганизмы, свойственные высокоплодородным почвам,— Azotobacter, Bacillus megaterium,

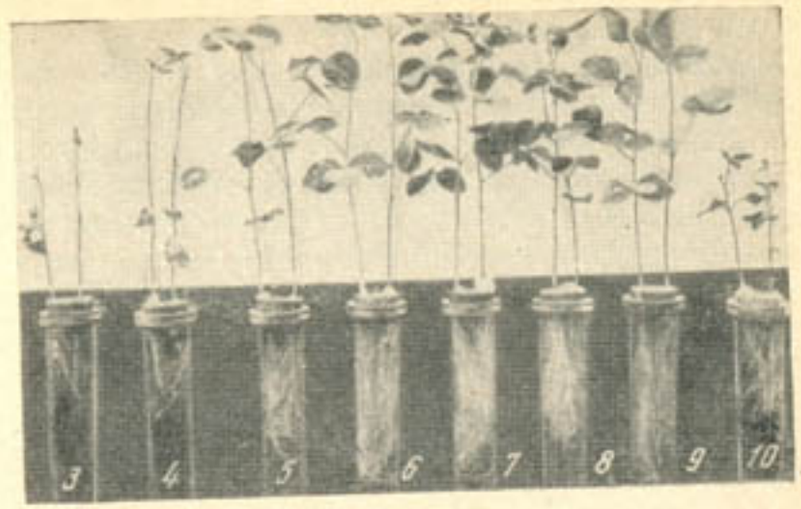


Рис. 72. Влияние кислотности среды на развитие корневой системы клевера; цифры показывают значение pH среды (по Е. Фреду)

целлюлозные миксобактерии и вибрионы. Некоторые представления об эффекте известкования дерново-подзолистой почвы под Москвой дает табл. 35. В данном случае известкование производилось из расчета на полную гидролитическую кислотность.

Известкование улучшает рост бобовых растений и образование у них клубеньков (рис. 72). Отчасти это определяется хорошим состоянием самого растения, рас-

Таблица 35

Изменение состава микрофлоры дерново-подзолистой почвы при ее известковании

Дата наблюдения	Вариант опыта	Число микроорганизмов, тыс. на 1 г почвы					
		бактерий	бацилл	актиномицетов	грибов	азотобактера	нитрификаторов
27.VI	Контроль	3 900	770	160	67	0	1
	Известкование	6 500	1600	250	10	2	5
10.VIII	Контроль	2 900	880	200	130	0	1
	Известкование	15 500	2130	2200	50	15	10

тущего на известкованном фоне, но в определенной мере здесь сказывается усиленное размножение клубеньковых бактерий в нейтрализованной почве. Как известно, число этих микроорганизмов довольно сильно колеблется в ротации севооборота, возрастая под соответствующими бобовыми растениями и снижаясь под другими сельскохозяйственными культурами. Однако в известкованных почвах подобные колебания проходят на значительно более высоком уровне. Из сельскохозяйственных бобовых культур лишь люпин лучше растет на более кислых почвах.

Изменения, аналогичные только что описанным, дает химическая мелиорация солонцов. Чаще всего для этой цели используют гипс — $CaSO_4$. Гипсование приводит к замещению в поглощающих комплексах натрия на кальций, что резко улучшает физические свойства почвы и нейтрализует свойственную солонцам щелочную реакцию.

В солонцах уменьшен горизонт *А* и подавлено развитие ряда групп микроорганизмов, в частности нитрификаторов. Химическая мелиорация и обработка солонцов приводят к тому, что состав их микрофлоры за небольшой промежуток времени приобретает характер, свойственный микрофлоре плодородных почв.

Осушение переувлажненных почв также сказывается весьма благоприятно на составе микробного населения,

Таблица 36

Влияние мелиорации низового торфяника на микрофлору
(число микроорганизмов, тыс. на 1 г)

Целина						Мелиорированный участок					
неспорообразующие бактерии	бациллы	актиномицеты	грибы	целлюлозные микроорганизмы	нитрификаторы	неспорообразующие бактерии	бациллы	актиномицеты	грибы	целлюлозные микроорганизмы	нитрификаторы
5500	200	2400	35	0,4	1	24 000	210	21 000	95	85	20

Примечание. В таблице приведен анализ слоя 0—15 см, произведенный Е. С. Теппер.

что вызывает в конечном результате повышение плодородия почвы. В частности, сказанное относится к торфяникам, вводимым в культуру. Для показа влияния осушения на почвенную биодинамику приводятся данные, полученные при исследовании целинных и мелиорированных низовых торфяников Яхромского опытного поля, находящегося под Москвой (табл. 36). На их основании можно сделать вывод, что нормализация условий влажности вызвала сильное размножение ряда групп микроорганизмов. Особенно резко возросла численность неспороносных бактерий и актиномицетов.

Влияние пестицидов на почвенную микрофлору

Химические средства защиты урожая от различных вредителей сельскохозяйственных культур — так называемые пестициды,— в настоящее время использующиеся весьма широко. Сюда входят гербициды, применяемые для борьбы с сорняками, фунгициды — препараты, защищающие растения от фитопатогенных грибов, инсектициды — средства защиты от насекомых, нематоциды — препараты против вредителей нематод и другие вещества.

Началом широкого применения отравляющих веществ в сельском хозяйстве можно считать 1939 год, когда швейцарец П. Мюллер показал перспективность использования ДДТ (дихлородифенилтрихлорэтана) при борьбе с вредителями. За свою работу П. Мюллер был удостоен Нобелевской премии. Эта высокая оценка вполне понятна, так как использование пестицидов защищает растения от разных вредителей и уменьшает потери урожая. Даже при применении средств защиты они очень велики и могут достигать более 30% урожая.

В США потеря от сорняков, вредителей и болезней растений расценивается в 10 млрд. долларов в год. Они весьма существенны и у нас. Не удивительно поэтому, что производство и применение пестицидов во всех странах мира быстро растут. Например, в США за период с 1959 по 1962 г. выработка пестицидов возросла почти в 10 раз. Здесь производятся различные химические средства защиты на сумму более чем 400 млн. долларов ежегодно. Широко развивается использование пестицидов в СССР и других странах.

Нельзя, однако, отрицать того, что применение пестицидов таит в себе опасность загрязнения вредными веществами внешней среды и продуктов питания. Приобретает большое значение вопрос о стойкости используемых веществ. При большой стабильности они могут аккумулироваться и загрязнять внешнюю среду и сельскохозяйственную продукцию. Наиболее целесообразно использование соединений, разложение которых требует не более одного вегетационного периода, продукты распада которых безопасны для человека и животных.

По существующим санитарным установкам в ряде продуктов (молоко, мясо, зерно и т. д.) пестициды не должны содержаться. В продуктах сезонного потребления (яблоки, салат, томаты и т. д.) допускается некоторое количество пестицидов. В некоторых странах выработаны нормы допустимых остатков пестицидов для продуктов сезонного потребления.

Несоблюдение существующих правил при работе с пестицидами ведет к тяжелым последствиям. Отравления пестицидами зарегистрированы в 50 странах мира, причем пострадало более 30 тыс. человек. Большая часть отравлений падает на страны, очень широко применяющие отравляющие вещества (США, Япония и т. д.). Установлен ряд тяжелых болезней (злокачественные образования, болезни крови, печени, аллергические явления, патологическое течение беременности, рождение уродов и т. д.), по всей видимости связанных с загрязнением продуктов питания пестицидами.

Во многих странах мира возникла и продолжается дискуссия о допустимости использования в сельском хозяйстве стойких препаратов (ДДТ, гексахлоран, гептахлор, альдрин и др.). Она отражена в ряде статей, опубликованных за рубежом. Особое внимание общественности привлекла книга американской писательницы Р. Карсон «Безмолвная весна» (США). Публикации критического характера в связи с использованием пестицидов имеются в СССР и в других странах. В этих выступлениях имеются и преувеличения, но содержится и истина. Так, наблюдения физиологов показали, что ДДТ, накапливаясь в организме, приводит к нарушению функционального и морфологического состояния печени, энергетического обмена и появлению ряда других нежелательных симптомов. Особое значение имеет то, что ядовитые вещества нередко

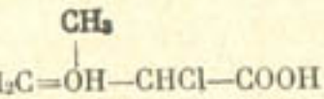
в большей степени откладываются в половых железах, что отражается на появлении неполноценного потомства. Между тем неумеренное применение пестицидов уже крайне загрязнило окружающую среду. Свидетельством этого является тот факт, что ДДТ обнаружен в телах пингвинов и тюленей, обитающих в Антарктике. Пестициды могут оказать вредное действие и на растительный организм. Например, препарат группы 2,4-Д вызывает уменьшение в растении аскорбиновой кислоты, триазины изменяют содержание сахаров и аминокислот и т. д.

Ниже мы задерживаем внимание читателя на гербицидах, которые теперь широко используются в растениеводстве для борьбы с сорной растительностью.

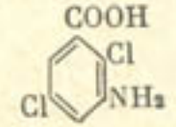
Сорняки приносят огромный вред посевам, потребляя из почвы питательные вещества и воду. Василек при сильном засорении выносит из 1 га почвы около 65 кг азота, 24 кг P_2O_5 и 68 кг K_2O. На образование 1 кг сухого вещества сорных растений расходуется от 250 до 1000 литров воды.

По характеру влияния на растения гербициды делятся на сплошные, действующие на все растения, и избирательные, действующие только на определенные виды растений. Они резко отличаются между собой и по характеру воздействия на растительный организм. Одни из них нарушают окислительно-восстановительные процессы в тканях растений, другие — обмен, третьи — синтез белков и углеводов, инактивируют хлорофилл и т. д.

Весьма разнообразна и химическая природа гербицидов. Они относятся более чем к 20 различным группам химических соединений. Здесь имеются довольно простые вещества, например дихлоризомасляная кислота



или аллиловый спирт $CH_2 = CHCH_2OH$. Но к числу гербицидов принадлежат также производные ароматических карбоновых и карбиминовой кислот, например 2—5-дихлор-3-аминобензойная кислота



Из гетероциклических соединений применяют симазин

и многие другие вещества.

В почву гербициды вносятся обычно в небольшом количестве (несколько килограммов на 1 га), но, поскольку они являются соединениями высокой токсичности, то возникает вопрос о возможности их неблагоприятного воздействия на биологические процессы в почве, а косвенно и на урожай. Не меньший интерес возбуждает и судьба гербицидов в почве, особенно быстрота их разрушения. Не удивительно поэтому, что исследованию трансформации внесенных в почву гербицидов посвящено большое число исследований.

Остановимся прежде всего на превращениях гербицидов в почве. Они могут подвергнуться изменению в силу ряда причин — воздействия микроорганизмов, действия химических и физических факторов, улетучивания, сорбции почвенными частицами и т. д. На основании имеющихся данных можно, однако, заключить, что главным фактором, вызывающим изменение гербицидов в почве, являются микроорганизмы.

По существу нет таких искусственных или естественных соединений, которые не подвергались бы трансформации микроорганизмами. В том случае, если вещество токсично, то необходимо, чтобы оно не содержалось в почве в концентрации, вредной для микроорганизмов.

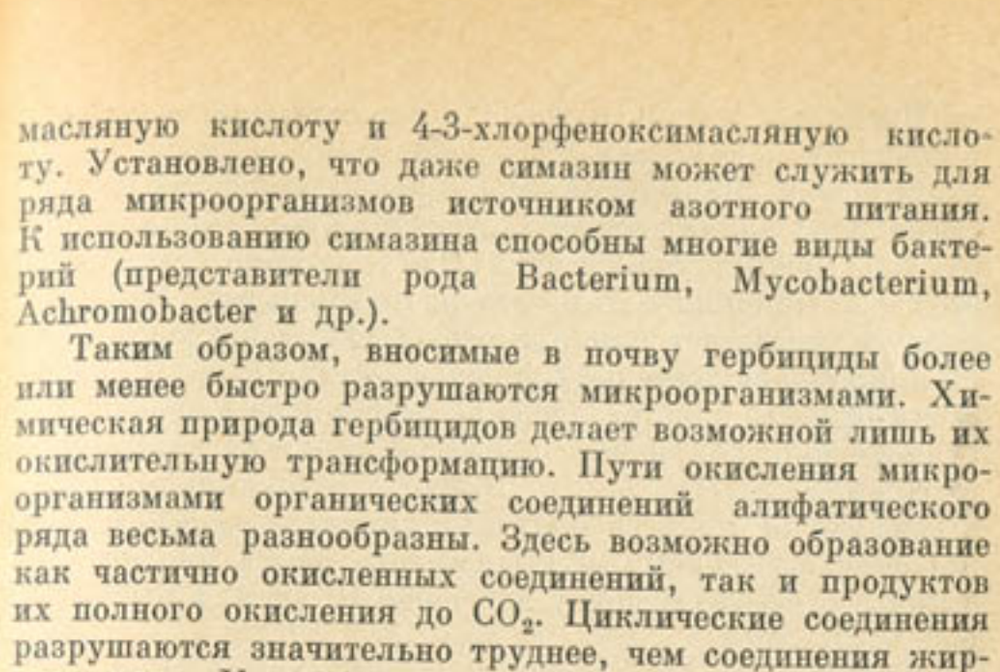
Доказано, например, что ряд микроорганизмов может использовать в качестве источника углерода аллиловый спирт, хотя для большинства микронаселения почвы он несомненно вреден.

К микроорганизмам, использующим аллиловый спирт, относятся Pseudomonas vulgaris, Nocardia corallina, Azotobacter, Trichoderma vulgaris и т. д. Найдено, что МХФК и 2,4-Д разлагаются микобактериями и представителями рода Flavobacterium.

Некоторые виды Nocardia (проктиномицеты) способны ассимилировать в качестве источника углерода 4-фенокси-

масляную кислоту и 4-3-хлорфеноксимасляную кислоту. Установлено, что даже симазин может служить для ряда микроорганизмов источником азотного питания. К использованию симазина способны многие виды бактерий (представители рода Bacterium, Mycobacterium, Achromobacter и др.).

Таким образом, вносимые в почву гербициды более или менее быстро разрушаются микроорганизмами. Химическая природа гербицидов делает возможной лишь их окислительную трансформацию. Пути окисления микроорганизмами органических соединений алифатического ряда весьма разнообразны. Здесь возможно образование как частично окисленных соединений, так и продуктов их полного окисления до CO_2. Циклические соединения разрушаются значительно труднее, чем соединения жирного ряда. У ароматических соединений первоначально подвергаются окислению периферические цепи, затем происходит окисление углерода цикла с последующим разрывом ароматического кольца. Например, окисление бензойной или салициловой кислот можно представить себе так:



Датский микробиолог Г. Иенсен, изучавший распад симазина под воздействием Aspergillus niger, подтвердил, что этот микроорганизм сначала разрушает боковую цепь, а затем окисляет ядро.

Возникает весьма важный в практическом отношении вопрос: за какой срок обезвреживаются в почве внесенные в нее общепринятые дозы гербицидов. Этому вопросу посвящена значительная литература, но пока нельзя сделать точных заключений для каких-то конкретных случаев. Причина в том, что на разложение гербицидов в почве оказывает влияние целый ряд факторов — свойства почвы, ее температура, влажность и т. д. В зависимости от этого срок разложения гербицидов в почве может существенно сокращаться или удлиняться. Например, в одном из опытов М. З. Шкляр с сотрудниками 2,4-Д в дозе 2,5 кг на 1 га проявлял токсическое действие на растение в условиях вегетационного опыта при его внесении в огородную почву в течение 10 дней, а в супесчаной — 25 дней.

В лабораторных опытах Р. Камиловой и Н. Кирилловой трихлорацетат Na в дозе 12 кг на 1 га терял токсичность при 80% влажности (от полной влагоемкости) почвы через 40 дней, а при влажности в 40% — через 55 дней.

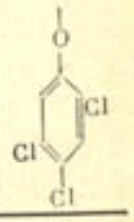
Г. Иенсен установил, что аллиловый спирт при 25° в дозе 0,2 мг на 1 кг почвы теряет активность через 2—8 дней, а при 5° — только через 1 месяц.

Быстрота разрушения гербицида в сильной мере зависит даже от небольших изменений в его строении. Как следует из данных табл. 37 (составленной по материалам американского микробиолога М. Александера), введение в бензойное кольцо молекулы хлора и положение ее в кольце сильно изменяют быстроту распада гербицида.

Все сказанное делает понятным, почему без учета химического состава гербицидов и почвенно-климатических условий нельзя составить даже примерного представления о быстроте распада гербицидов. Известны случаи, когда в европейских странах практика ориентировалась на американские данные по освобождению почв от симазина. В результате же недоучета особенностей климата делалась грубая ошибка, и в результате пшеница, высеянная после кукурузы, обработанной симазином, резко снижала урожай. Принимая во внимание всю условность указываемых в литературе сроков распада различных гербицидов, мы все же приводим в табл. 38 соответствующую сводку. Она показательна в том отношении, что устанавливает стабильность в почве различных

Таблица 37

Быстрота распада различных гербицидов (в днях)

Введение дополнительной группировки				
$-CH_2COOH$	11	26	205	205
$-(CH_2)_2COOH$	11	4	81	81
$-(CH_2)_3COOH$	53	11	205	205
$-CH(COOH)(CH_3)$	205	205	205	205
$-CH(COOH)(CH_2)CH_2CH_3$	81	81	81	81

Примечание. Взяты дозы, рекомендуемые для использования.

веществ. Так, некоторые гербициды, например изопропил—N-фенилкарбамат, распадаются в почве через несколько недель, а симазин может там сохраняться более года. Имеются еще более устойчивые вещества.

Таким образом, имеющиеся данные с несомненностью свидетельствуют о способности многих микроорганизмов разлагать гербициды. Возникает, однако, вопрос: все ли почвенные микроорганизмы одинаково устойчивы к действию гербицидов и не происходит ли в обработанной почве их перегруппировка?

Большинство микробиологических исследований почв, обработанных гербицидами, не позволяет говорить о сколько-нибудь заметном изменении численности микробного населения. Иногда, правда, отдельные исследователи устанавливают некоторое торможение процесса нитрификации. Это вполне возможно, так как нитрификаторы весьма чувствительны к сильным воздействиям различного рода. Особо можно отметить работы французского ученого Ж. Пошона с сотрудниками, которые изучали влияние большого числа гербицидов на почвенную микрофлору. Они нашли, что даже дозировки гербицидов, в 50—100 раз превышающие дозы, используемые в практике, не оказы-

Таблица 38

Примерная быстрота разрушения в почве гербицидов (практически используемых дозировок)

Соединение	Техническое наименование	Примерный период распада
2,4-Дихлорфеноксиуксусная кислота	2,4-Д	2—8 недели
2,4,5-Трихлорфеноксиуксусная кислота	2,4,5-Т	5—11 месяцев
2-Метил-4-хлорфеноксиуксусная кислота	МХФК	3—12 недель
2-2-Дихлорпропионовая кислота	Далапон	2—4 недели
2(втор.)-бутил-4,6-динитрофенол	ДНБФ	2—6 месяцев
Изопропил-N-фенилкарбамат	ИФК	2—4 недели
Трихлоруксусная кислота	ТХА	2—9 »
2,3,6-Трихлорбензойная кислота	2,3,6 ТБК	Около 2 лет
Аллиловый спирт		1 неделя
Изопропиловый эфир хлорфенилкарбаминовой кислоты	ИФК	3—5 недель
Дихлоральмочевина	ДХМ	3—6 »
2-Хлор, 4,6 бис-(этил-амино)-симм-триазин	Симазин	1 год и более
2,4-Бис (4-хлорфенил) 1,2,3-трихлорэтан	ДДТ	Около 10 лет
1,2,3,4,5,6-Гексахлорциклогексан	ГХЦГ	10 лет

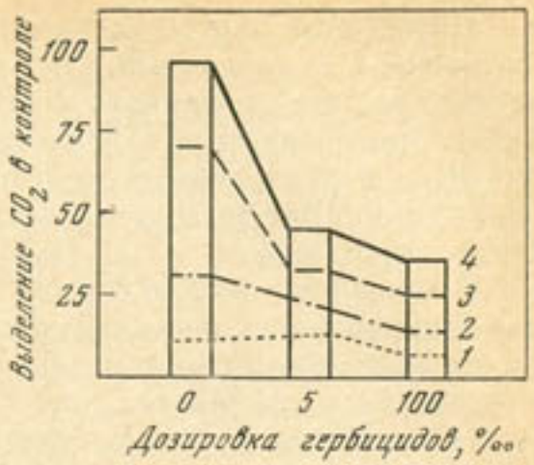
вают на почвенные микроорганизмы особо вредного действия.

Некоторые исследователи отмечали стимулирующее влияние гербицидов на отдельные группы микроорганизмов. Эти данные вряд ли можно считать убедительными, и они скорее всего определяются теми отклонениями при подсчетах, которые вообще присущи микробиологическому методу исследования почвы.

Многие исследователи пытались определить суммарный эффект действия гербицидов на микрофлору почвы по изменению ее дыхания. В опытах, проводимых по методике Варбурга, тормозящее действие оказывали лишь дозы гербицидов, в десятки раз превосходящие используемые на практике. Однако, как это показали индийский исследователь С. Чандра с сотрудниками, если энергия дыха-

Рис. 73. Влияние разных дозировок трихлорбензойной кислоты на дыхание почвы (по П. Чандра)

1 — измерение через 42 часа после начала опыта,
2 — через 7 дней,
3 — 28 дней,
4 — 56 дней



ния почвы изучается длительный срок, то можно уловить некоторый депрессирующий эффект даже малых доз гербицидов. На рис. 73 показано действие разных дозировок трихлорбензойной кислоты на дыхание почвы: в опытах, продолжавшихся 48 часов и даже 7 дней, различия между контролем и опытными почвами не улавливались. Однако в более поздние сроки (на 28-й и 56-й день) можно было заметить, что даже небольшая дозировка симазина несколько снижала выделение CO_2 почвой. Сильнее действовала, конечно, высокая доза симазина.

Таким образом, можно заключить, что обычные дозы гербицидов не вызывают существенных изменений в численности микроорганизмов почвы, но на некоторое время уменьшают их биохимическую активность. Размер этой депрессии зависит от природы и дозы гербицида, а также условий почвенной среды. Г. Иенсен показал, например, что в кислых почвах гербициды действуют на микрофлору сильнее, чем в нейтральных почвах.

Разные микроорганизмы неодинаково чувствительны к гербицидам. При малых дозах данных химических веществ различие не сказывается. Оно вполне очевидно при повышении их концентраций. В таком случае становится ясно, что неспорообразующие бактерии более устойчивы к токсическим соединениям, чем бациллы (Г. Б. Дуброва). Бесспорно можно считать установленным, что актиномицеты по своей устойчивости к гербицидам приближаются к бактериям, а грибы относительно легко подавляются ими.

Интересные данные были получены Э. А. Штиной, работавшей с водорослями. Оказалось, что и здесь намечаются большие различия. Так, например, Phormidium tenue погибает при незначительных концентрациях 2,4-Д, а другие водоросли (Chlorella vulgaris, Amorphonostoc punctiforme и т. д.) весьма устойчивы к действию этого гербицида.

В общем же можно сделать вывод, что обычные дозы гербицидов могут слегка подавить биохимическую активность микроорганизмов почвы, но не вызывают глубокого токсического эффекта.

В заключение следует отметить целесообразность применения некоторых микроорганизмов как тест-объектов при изучении детоксикации почвы. Сейчас для этих целей используется высев семян растений, чувствительных к тем или иным гербицидам. Не менее точные, но более быстрые результаты может дать микробиологический метод. Например, Ю. В. Круглов для контроля распада симазина в почве с успехом использовал водоросли.

Химический и термический методы обезвреживания почвы

При обезвреживании небольших площадей (теплицы, оранжереи, питомники, огороды и т. д.) от фитопатогенной микрофлоры с успехом может быть использована обработка почвы химическими веществами. Это мероприятие нередко называют «частичной стерилизацией», так как при нем достигается уничтожение не всего микронаселения почвы, а лишь вредных организмов и некоторых представителей метатрофных микробов. Положительное действие стерилизации связано в основном со следующими моментами:

а) уничтожением возбудителей болезней растений, вредителей и сорняков;

б) некоторой перегруппировкой сапрофитного микронаселения почвы;

в) прямым стимулирующим действием остаточных доз антисептических веществ на почвенную микрофлору и развивающееся растение;

г) косвенным действием антисептиков, переводящих часть питательных веществ почвы в более доступную для растений форму.

Борьба с вредителями сельскохозяйственных растений путем стерилизации почвы в практике используется довольно широко. В ряде случаев стерилизация почвы бывает экономически чрезвычайно выгодна. Например, обезвреживание почвы закрытого грунта химическими веществами обходится в 4—6 раз дешевле, чем замена зараженных почв свежими. Это же мероприятие находит применение при ликвидации опасных для сельского хозяйства очагов карантинных болезней растений, вредителей и сорняков, распространение которых может быть прекращено только радикальными мерами. Систематическое применение антисептиков должно быть широко использовано в хозяйствах, производящих посевной и посадочный материал.

К ядохимикатам, применяемым для стерилизации почвы, предъявляется ряд требований. Прежде всего они должны обладать достаточно длительным токсическим действием и вместе с тем постепенно разрушаться в почве без вредных последствий. Отмеченные свойства позволяют наметить безопасный срок для посева сельскохозяйственных культур. Большинство минеральных ядов остается в пахотном слое длительный промежуток времени и лишь постепенно вымывается из него атмосферными осадками (медный купорос, сулема, соединения мышьяка и т. д.). Поэтому для целей стерилизации они неудобны. Промежуточное положение между отмеченными группами соединений занимают минеральные вещества, имеющие в своем составе значительный процент активного хлора. Сюда относятся хлораты, гипохлораты и хлорная известь, токсически действующие на растения только в период своего разложения. При выборе антисептика должны быть учтены особенности почвенно-климатических условий местности и состояние почвы в момент производства работ.

Следующее требование, предъявляемое к ядохимикатам, используемым для частичной стерилизации, сводится к тому, чтобы молекулы отравляющего вещества обладали известной стойкостью и не сразу расходовались при внесении их в почву. В последнем случае их стерилизующий эффект может оказаться ничтожным. Сказанное, в частности, относится к газообразному хлору, который в почве очень быстро превращается в соляную кислоту. Наконец, антисептикам должна быть свойственна высокая проницаемость, способствующая их равномерному распределению по почвенному слою.

Из веществ, используемых для газовой обработки или фумигации, могут быть отмечены следующие.

Сероуглерод применялся очень широко до конца 40-х годов. Он обычно вводится в чистом виде или используется в виде эмульсий.

Хлорпикрин — значительно более токсичный, чем CS_2, но и более эффективный фумигант. Находит себе достаточно широкое применение.

ДД — смесь 1,3-дихлорпропена и 1,2-дихлорпропана в отношении 2 : 1. Обычно используется при борьбе против нематод, но может поражать и других вредителей растений.

Бромистый этилен по эффективности близок к ДД. Оба эти вещества имеют высокую точку кипения, и поэтому при их применении не требуется прикрытия поверхности почвы.

Бромистый метил — легко летучий антисептик, используется чаще всего для обезвреживания парников.

Формальдегид применяется ограниченно, главным образом для борьбы с корневой гнилью, но относительно дорог и не очень эффективен.

Из фумигантов и стерилизующих веществ привлекают также внимание тетрахлорэтан и пентахлорэтан (сильные нематодациты), а также дихлорпропиловый эфир, цианплав, карбатион, тиазон и некоторые другие вещества. Фунгистатическими свойствами обладают аллиловый спирт и бромистый аллил. Против грибов и нематод хорошо действуют хлорированные и бромированные углеводороды, дихлорбромпропилен и дибромбутен, аммонийная и кальциевая соли хлоруксусной кислоты и изотиоцианаты.

В почву фумиганты вносятся различного рода аппаратами (инжекторами) или с помощью приспособлений, присоединяемых к землеобрабатывающим орудиям, которые дают струю фумиганта на дно борозды.

Почва, используемая в теплицах, парниках, может быть обеззаражена в штабелях. В разных местах штабеля вводится хлорпикрин или другой антисептик, сверху штабель прикрывается каким-либо материалом для предупреждения улетучивания антисептика. Можно промочить поверхность почвы водой на 2—3 см. Влажный слой почвы выполняет роль мульчи. Этот слой перед использованием обеззараженной почвы удаляется.

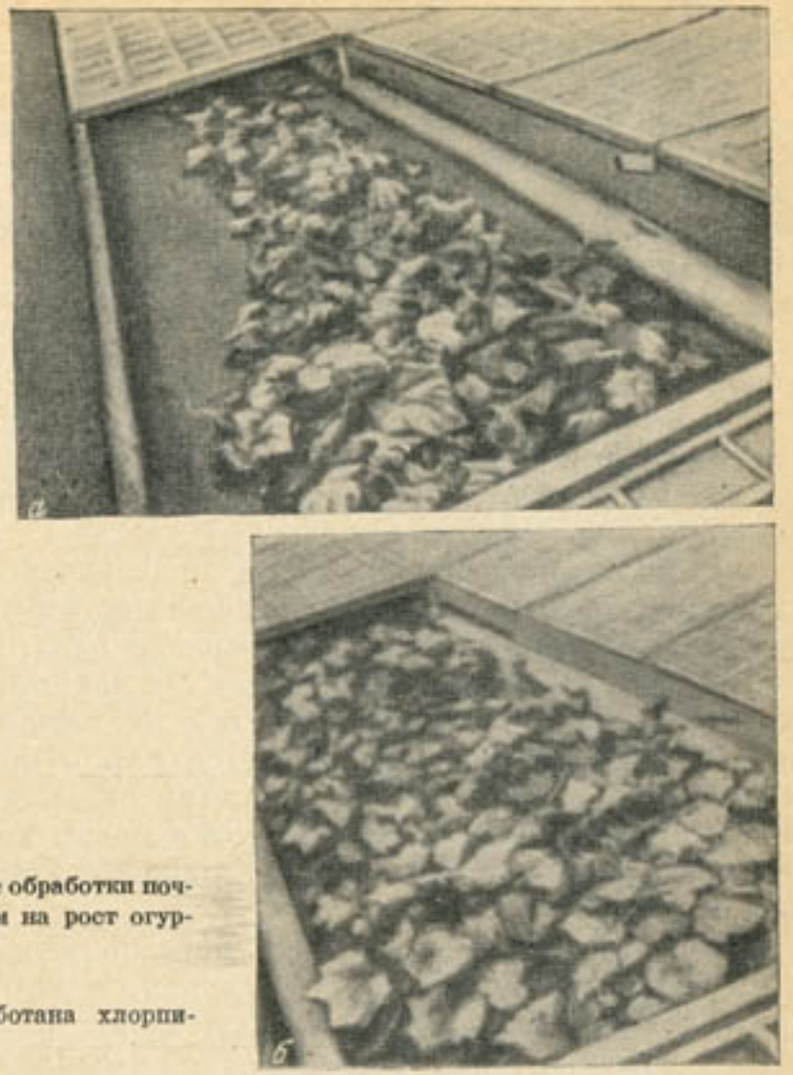


Рис. 74. Влияние обработки почвы хлорпикрином на рост огурцов

а — контроль,
б — почва обработана хлорпикрином

При использовании ядовитых веществ для ликвидации очагов опасных болезней растений и вредителей необходимо соблюдать строгие правила, предусмотренные соответствующими руководствами. В них указываются дозировки отравляющих веществ, возможность их использования для борьбы с определенными заболеваниями растений, условия применения и т. д. Между прочим, дозы антисептиков довольно сильно меняются в зависимости от объекта, на который они должны воздействовать. Так, например, для борьбы с возбудителем корневой гнили злаковых культур берут около 5 ц хлорпикрина на 1 га, а для уничтожения возбудителя рака картофеля доза хлорпикрина должна быть повышена до 24—48 ц на 1 га.

Е. Е. УСПЕНСКИЙ

По вполне понятным причинам культура азотобактера не может реагировать на наличие в почве доступного растениям азота. Поэтому, когда нужно определить запасы подвижного азота, то в качестве индикаторного организма советуют брать культуру гриба Cunninghamella. При проведении анализа почва, удобренная фосфатом и органическим веществом, увлажняется до состояния пасты и вмазывается в небольшие чашки Петри. В середину почвенной пластины наносят культуру гриба Cunninghamella. Пластинки ставят затем в термостат 25—30° и через 40 часов измеряют диаметр колонии выросшего гриба. Ее размер находится в определенной зависимости от наличия доступного азота. Если одновременно поставить почвенные пластины с разными дозировками солей азота, можно получить примерное представление об обеспеченности почвы доступными соединениями этого элемента. Такая проба имеет, конечно, ориентировочный характер.

Для определения доступных запасов фосфора и калия в почве В. С. Буткевич рекомендовал метод, основанный на использовании гриба Aspergillus niger. Определение ведется следующим образом. В колбы Эрленмейера объемом в 60—100 мл вносят 5 г воздушно-сухой исследуемой

В. С. БУТКЕВИЧ

почвы при определении запасов P_2O_5 и 1 г — запасов K_2O. Колбы закрывают ватными пробками и стерилизуют при 120° С в течение 30 минут. Затем к простерилизованной почве приливают стерильный питательный раствор следующего состава (в %):

Сахароза	10
Виннокислый аммоний	1,5
Сернокислый магний	0,05
Сернокислый цинк	0,001
Сернокислое железо	0,001

Величину pH среды доводят до 4,8—5,0. Если определяют запасы P_2O_5, то в колбы с почвой наливают по 30 мл питательного раствора, содержащего помимо отмеченных соединений 0,1% KCl, а при определении K_2O — 20 мл раствора, получившего добавку 0,12% $NH_4H_2PO_4$. Опытные колбочки заражают культурой гриба и ставят в термостат при 30° на 9 дней. Гриб, развивающийся в растворе без фосфорнокислых соединений, всю свою потребность в фосфоре покрывает за счет соединений, содержащихся в почве. В среде без хлористого калия источником данного элемента является почва. Гриб усваивает не только водорастворимые формы этих соединений, но

й растворимые в кислотах, так как из сахарозы он вырабатывает кислоту, и значение pH среды снижается до 3,8.

Запас фосфора и калия в почве можно определить, взвесив урожай мицелия. Для этого после выдержки в термостате культуру гриба убивают (нагрев при 100° в течение 10 минут), пленку гриба извлекают крючком, отмывают горячей водой от приставших частиц почвы, сушат до постоянного веса и взвешивают. Наряду с исследуемыми почвами в опыт вводится стандартная почва, обеспеченность которой P_2O_5 или K_2O известна. Сравнивая вес мицелия, выросшего на исследуемых почвах и на стандартной почве, можно путем простого расчета определить обеспеченность исследуемой почвы этими элементами. Не исключается также возможность прямого определения фосфора и калия в развившемся мицелии гриба.

В настоящее время разработаны микробиологические методы определения обеспеченности почвы некоторыми микроэлементами (Zn, Mn, Mg, Cu и т. д.). Технически они проводятся так же, как и определение доступных запасов фосфора и калия в почве. Конечно, исследуемым соединением в таком случае является тот или иной микроэлемент. В качестве тест-организма обычно берется гриб Aspergillus niger. В последнее время в качестве тест-организмов рекомендуют микроскопические водоросли.

Микробиологические методы, отмеченные выше, используются сейчас в агрономической практике ограниченно. Это объясняется недостаточным знакомством персонала агрономических учреждений с техникой проведения микробиологического эксперимента. Но она весьма несложна, а ответ при постановке опыта получается очень быстро.

Значительно чаще находит применение на практике микробиологическая проба для определения запасов подвижного азота в почве. Наряду с химическим методом (И. В. Тюрина и М. М. Кононовой) часто определяется нитрификационная способность почвы. Метод сводится к учету накопления нитратов в почве, поставленной в оптимальные условия температуры и влажности. Отсюда можно сделать заключение об обеспеченности почвы азотом и рассчитать нужную норму удобрения. Чаще всего нитрификационная способность почвы определяется по методу С. Ваксмана, но имеются и другие варианты этого метода.

10

СИСТЕМЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПОЧВЫ И МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПОВЫШЕНИЯ ЕЕ ПЛОДОРОДИЯ

Севообороты и плодородие почвы

Основное, производственно важное свойство почвы — плодородие, которое тесно связано со всей совокупностью ее свойств. Плодородие почвы зависит не только от природных свойств почвы, но и в большей степени от приемов ее эксплуатации, обусловленной характером общественных отношений[1]. Правильное использование почвы должно не обеднять, а, наоборот, повышать ее плодородие.

К. Маркс писал о том, что у каждого поколения человечества должна быть задача так использовать блага земли, чтобы оставлять ее потомкам в лучшем состоянии по сравнению с тем, что данное поколение приняло от своих предков. К. Маркс различал следующие формы плодородия почвы. Естественное (природное) плодородие, определяемое процессом накопления в почве питательных для растения веществ и их расходом. Искусственное плодородие зависит от добавочного количества питательных веществ и воды, вводимых в почву. Эффективное (действительное) плодородие почвы определяется фактически используемой частью естественного и искусственного плодородия. Очевидно, при оптимальном сочетании данных форм почвенного плодородия может быть получен максимальный агрономический эффект.

В предыдущей главе уже отмечалось, что не только удобрения, но и правильный севооборот обеспечивают

---

[1] К. Маркс, Ф. Энгельс. Нищета философии. Собрание сочинений, т. 4, стр. 175.

высокое плодородие почвы. Мы приводили данные многолетнего опыта Д. Н. Прянишникова, из которых следует, что при равных дозах удобрений при монокультуре получаются по крайней мере в два раза более низкие урожаи, чем в севообороте. Этот эксперимент был проведен на дерново-подзолистой почве под Москвой. Аналогичные данные получены в многолетнем опыте, проведенном на черноземе Харьковской опытной станции. Как видно из материалов табл. 39, и в этом случае севооборот обеспечивал лучший урожай.

Таблица 39

Средняя урожайность зерновых культур на черноземе при монокультуре и севообороте (в ц/га)

Варианты опыта	Озимая пшеница		Овес	
	без удобрений	NPK	без удобрений	NPK
Севооборот	16,2	26,8	13,9	18,5
Монокультура	6,9	15,4	7,9	11,7

В результате многолетней практики крестьяне вполне оценили значение чередования культур и не зря сложили поговорку: «Хлеб по хлебу сеять — не молотить, не веять».

Следует напомнить, что одностороннее увлечение химизацией земледелия давало печальный результат и в прошлом. Так после известных работ немецкого ученого Ю. Либиха в середине XIX века в Германии стали широко использовать минеральные удобрения, но перестали заботиться о севооборотах. Первоначально урожаи резко возросли. Однако скоро пришло разочарование — нормы удобрения увеличивали, а урожаи не поднимались или даже падали. Оправдалось предостережение профессора Московского университета Я. А. Линовского, который призывал при решении вопросов плодородия учитывать значение не только минерального питания, но и других факторов. Теоретические основы чередования культур в севообороте разрабатываются в течение длительного времени многими учеными как у нас, так и за рубежом.

Еще в XVIII столетии известный русский агроном И. М. Комов сформулировал основы плодосмена и разработал севообороты для России, отличающиеся от севооборотов западных стран. В 30-х годах прошлого столетия М. Г. Павлов организовал проведение первых опытов по изучению севооборота в учебном хозяйстве Московской земледельческой школы. А. В. Советов — первый доктор земледелия в России — много внимания уделил системам земледелия и севооборотам. Его труд «О системах земледелия» представляет интерес и до сих пор.

А. Н. Энгельгардт в 70-х годах прошлого столетия в хозяйстве «Батищево» Смоленской губернии на практике показал пользу севооборотов с клевером. Севообороты изучали такие выдающиеся ученые, как И. А. Стебут и В. В. Докучаев. В советское время теорию севооборотов развивали В. Р. Вильямс, Д. Н. Прянишников и другие выдающиеся представители агрономической школы.

Несмотря, однако, на давно установленную пользу культурных севооборотов, в царской России преобладало трехполье, истощавшее почву. Лишь после Великой Октябрьской социалистической революции на смену ему пришли травопольная и плодосменная системы, включавшие посев травосмесей. При травополье травами занимают до 30—40% почвы, при плодосмене значительно меньше — 20—25%. В каждой почвенно-климатической зоне требуется, конечно, свое чередование культур.

При существовавших ранее установках в севооборот стремились ввести поле, восстанавливающее плодородие почвы (пар, посев трав, использование сидератов и т. д.). Сейчас при интенсивном земледелии поддержание и увеличение плодородия почвы осуществляются во всех полях севооборота в результате применения комплекса агротехнических мероприятий — чередование культур, системы обработки и удобрения почвы (С. А. Воробьев).

Возникает вопрос: каким путем предшественник может влиять на последующую культуру и какая роль принадлежит здесь микробиологическому фактору? Несомненно, мы здесь встречаемся с комплексом явлений: избирательным потреблением растениями тех или иных элементов, изменением химических и физических свойств почвы и т. д. Некоторые из причин, имеющих здесь место, установлены, но многие из них пока не выяснены. Например, корневые системы некоторых растений накапливают и вы-

деляют в почву вещества, угнетающие почвенную микрофлору и некоторые сельскохозяйственные культуры. Под влиянием накопления этих веществ постепенно ухудшается и рост данного растения. Установлено, что корневая система овса выделяет скополетин (вещество, близкое к кумарину), обладающий ингибирующим действием (Ф. Эрерхардт). Корневая система льна в продуктах выделения (экзосмоса) имеет ряд ароматических соединений — агликон, феруловую, р-кумариновую и р-гидроксибензойную кислоты, которые обладают определенной токсичностью (Г. Борнер).

Нашими опытами (Е. Н. Мишустин, А. Г. Наумова) показано, что в корнях люцерны аккумулируются алкалоиды, которые постепенно диффундируют в почву. На корнях люцерны через три-четыре года использования начинают отмирать клубеньки в результате накопления высокой концентрации алкалоидов. В зоне корня также подавляется деятельность микроорганизмов. Хлопчатник, чувствительный к алкалоиду, накопленному в почве, дает изреженные всходы и плохо развивается. Зерновые культуры, однако, токсического эффекта не ощущают. Это хорошо иллюстрируется опытами нашей лаборатории, проведенными в разных местах Советского Союза (табл. 40).

Таблица 40

Урожай хлопчатника по люцерне разного возраста (в ц/га)

Район	Однолетняя люцерна	Двухлетняя люцерна	Трехлетняя люцерна	Четырехлетняя люцерна
Узбекистан, Пахта-Арал	18,6	28,7	30,1	24,6
Азербайджан, совхоз № 6	—	45,0	37,0	34,0

Бесспорно выяснено, что токсическое соединение флоридзин выделяют в почву корни яблони, из корневой системы персиков в почву поступает ядовитый амигдалин и т. д. Таким образом многие растения могут ухудшать растительные свойства почвы, насыщая ее теми или иными вредными соединениями. Однако накопленный к настоящему времени материал недостаточен для построения теории севооборотов.

Более 150 лет назад известный ботаник О. Декандоль пытался развить учение о севооборотах, базируясь на токсичности корневых выделений растений. Достаточного экспериментального материала Декандоль, однако, не имел. Отходу от взглядов Декандоля способствовал также авторитет Ю. Либиха, который категорически утверждал, что монокультура дает плохие результаты в силу одностороннего истощения почвы.

Тем не менее вопрос о корневых выделениях растений и характере воздействия на почву их корневых остатков в связи с развитием учения о севооборотах заслуживает дальнейшей разработки. В том случае, когда сельскохозяйственные растения имеют общих вредителей, также и микробиологических, то их следование друг за другом нежелательно. Очевидно, имеются и иные моменты, определяющие влияние одного растения на другое. Можно полагать, что в зоне корня некоторых растений избирательно накапливаются некоторые группы микроорганизмов, неблагоприятно действующие на растения. Например, немецкий исследователь Е. Шнидер установил, что вторичный посев ячменя существенно снижает урожай. Минеральные удобрения не снимают этой депрессии. В то же время, как известно, кукурузу можно сеять по кукурузе ряд лет подряд без существенного снижения урожая. Напрашивается вывод, что корневая система ячменя накапливает какие-то микроорганизмы, ухудшающие рост растений. Исследовательская работа по вскрытию взаимоотношений отдельных представителей растительного царства (в том числе и микробиологическом аспекте) представляет несомненный интерес для развития учения о севооборотах.

Огромное значение имеет включение в севооборот бобовых растений, которые в симбиозе с клубеньковыми бактериями обогащают почву азотом. Это приводит к сильному повышению урожайности бобовых культур. По данным Д. Н. Прянишникова, после того как в Европе были введены плодосеменные севообороты с посевом клевера, среднюю урожайность зерновых подняли с 7 до 17 ц/га. В Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева на дерново-подзолистой почве шестипольный севооборот с клевером однолетнего пользования позволял на протяжении 50 лет получать урожаи ржи в 13,4 ц/га (без минеральных удобрений). Тот же севооборот без кле-

вёра дал лишь 6,7 ц/га. Внесение минеральных удобрений, конечно, дополнительно помогает еще больше увеличивать урожайность зерновых.

На более плодородных почвах при хорошей агротехнике бобовые растения поднимают урожайность зерновых до более высокого уровня. Так, на черноземе Воронежской опытной станции в четырехпольном севообороте без бобовых растений и удобрений озимая пшеница давала около 20 ц/га. При однолетнем использовании клевера урожай повышался до 25 ц/га, а при двухлетнем — до 28 ц/га. Подобные урожаи устойчиво держались на протяжении 17 лет опыта (С. К. Чаянов).

Не удивительно, что во многих странах Европы с высокоразвитым земледелием до 20—25% окультуренной площади занимается многолетними бобовыми растениями. Они служат одновременно и для получения ценного корма и для обогащения почвы азотом.

Чтобы дать известное представление об эффективности бобовых растений, мы приводим один из опытов Ротамстедской станции (Англия) в табл. 41. Данные показывают

Таблица 41

Сопоставление люцерны и однолетних злаков (райграса) как предшественников озимой пшеницы

Доза азота под пшеницу, кг/га	Урожай пшеницы, ц/га		Разница в пользу люцерны
	по люцерне	по злакам	
—	56,9	35,3	+21,6
50	68,8	49,1	+19,7
100,4	70,0	60,5	+ 9,5
150,6	68,8	65,0	+ 3,8

явное преимущество люцерны в качестве предшественника озимой пшеницы по сравнению с райграссом. Даже внесение 50 кг/га азота в виде минерального удобрения не снижало ее удобрительного действия. Лишь очень высокие дозы азотных удобрений (около 150 кг азота на 1 га) нивелировали роль предшественника.

На основании экспериментальных данных Д. Н. Прянишников сделал вывод о гораздо большей ценности бобовых трав чистого посева в качестве предшественников по сравнению со смесями их со злаковыми травами.

Резервом потенциального плодородия почвы является запас перегноя, который при использовании почвы в сельскохозяйственных целях подвергается постепенному распаду. По данным М. М. Кононовой, за 12—13 лет эксплуатации целинных почв происходят следующие потери перегноя:

в дерново-подзолистой почве до 40%, в черноземе — до 7%, в сероземе — 70%.

Правильные севообороты, внесение органических удобрений, применение сидератов и другие мероприятия не только предотвращают потерю, но и увеличивают накопление перегноя в почве. Таким путем можно повысить естественное плодородие почвы.

С уменьшением запаса перегноя, а также в связи с механическим воздействием обработки в окультуренных почвах структура нередко изменяется в худшую сторону. Поэтому необходимо проявлять заботу об ее улучшении. Более подробно на этом мы остановимся в дальнейшем.

Биологический азот в земледелии

Валовой запас азота в почвах довольно велик. Так, например, в слое 0—20 см окультуренные дерново-подзолистые почвы имеют более 3 т азота на 1 га, а соответствующий слой черноземов содержит до 10 т и более. Этих запасов могло бы хватить на многие десятки лет для получения очень высоких урожаев. Однако в силу того, что основная часть азота почвы входит в состав перегнойных соединений, трудно разлагаемых микроорганизмами, сельскохозяйственные культуры обычно испытывают нужду в этом элементе. Она выявляется даже на черноземах.

Практически во всех почвах ощущается острый недостаток доступного для растений азота. Поэтому при разработке мероприятий по поднятию урожайности прежде всего встает проблема обеспечения сельскохозяйственных культур азотом.

Использование азота минеральных удобрений («технического» азота) — один из наиболее эффективных путей увеличения урожайности сельскохозяйственных культур. Этим объясняется значительно больший рост производства азотных удобрений по сравнению с другими удобрениями.

Азот требуется растениям в довольно больших количествах. В среднем можно считать, что с урожаем зерна в 10 ц/га с поля (в виде зерна и соломы) уносится около 30 кг азота. Таким образом, для обеспечения урожая зерна в 20 ц почва должна содержать не менее 60 кг азота в форме минеральных соединений на 1 га, а для получения урожая в 30 ц — около 90 кг на га. Естественное плодородие почв не обеспечивает мобилизации подобных запасов минерального азота. В дерново-подзолистых почвах за вегетационный период может накопиться не более 30 кг азота, а в черноземах — около 50 кг. Для получения высоких урожаев требуется вносить минеральные удобрения или использовать биологический азот, фиксируемый микроорганизмами.

Посмотрим, насколько широко азотное удобрение используется в СССР и в других странах. В ряде государств с малой земельной площадью вносятся очень высокие дозы минерального азота. Например, в Японии и Голландии на 1 га обработанных земель в среднем дается 110—130 кг азота. В европейских странах, имеющих большую земельную площадь, таких как Франция, ФРГ, Великобритания, применяются меньшие дозы минерального азота — от 40 до 55 кг/га. В этих странах, правда, азотный баланс почв выравнивается не только внесением минеральных, но и органических удобрений, а также культурой бобовых растений, усваивающих атмосферный азот. В США на 1 га обрабатываемой площади вносится в год около 40 кг азота.

В СССР вырабатывается большее количество минеральных азотных удобрений — сельское хозяйство ежегодно получает около 19 млн. т азотных удобрений, содержащих около 3,8 млн. т азота. Это составляет 15% мирового производства азотных удобрений. Вместе с тем из-за огромной площади, используемой в сельском хозяйстве СССР, средняя ежегодная норма азотных удобрений составляет около 17 кг азота на 1 га. Если учесть, что у нас в стране технические культуры (хлопчатник, чай, сахарная свекла, цитрусовые и т. д.) практически полностью удовлетворяются необходимыми элементами (N, P, K) питания в форме минеральных удобрений, то норма удобрений для зерновых существенно снижается. Зерновые культуры получают их не везде и не в полной мере.

В соответствии с Директивами XXV съезда КПСС

производство минеральных удобрений в СССР должно сильно увеличиваться. Тем не менее, если через пять лет оно существенно возрастет, то совершенно очевидно, что минерального азота все же будет не хватать, и следует ставить вопрос о путях ликвидации азотного дефицита в земледелии.

Проблема азотного баланса затрагивает не только интересы СССР, но и многих других стран. Примерные подсчеты показывают, что с сельскохозяйственной продукцией на Земле ежегодно выносится около 110 млн. т азота. Химическая же промышленность мира вырабатывает лишь около 30 млн. т азота в виде удобрений. Имеющийся дефицит должен быть компенсирован, так как в противном случае плодородие почв будет истощаться, а урожаи — падать. По примерным подсчетам сейчас дефицит сельского хозяйства СССР в азоте составляет около 3 млн. т.

Д. Н. Прянишников — основатель советской агрохимии — в своем классическом труде «Азот в жизни растений и земледелия СССР» (1945) писал, что, как бы ни было высоко производство минеральных удобрений, решать азотный вопрос следует с учетом возможного использования азотособирателей, т. е. «биологического» азота. Это заключение справедливо и на сегодняшний день для подавляющего большинства государств земного шара. Существенную роль азотособиратели имеют и для сельского хозяйства СССР.

Из материала, изложенного выше, известно, что существуют две группы микроорганизмов, связывающих атмосферный азот. Одна из них находится в симбиозе с высшими растениями, образуя клубеньки на их корнях. Другая группа живет независимо от растений в почве.

Опыт подтверждает огромную роль бобовых растений в земледелии. Но неправильно было бы думать, что все бобовые растения в равной степени обогащают почву азотом. Накоплен значительный материал, позволяющий составить определенное представление о значении различных культур бобовых растений как азотонакопителей.

Обобщение имеющихся данных мы приводим в табл. 42. Они имеют, конечно, ориентировочное значение, так как размер азотонакопления может существенно меняться в зависимости от условий роста растений.

Как следует из таблицы, бобовые растения резко различаются по обогащению ими почвы азотом. Это объяс-

Таблица 42

Примерные величины азотонакопления разными бобовыми культурами за 1 год

Растение	Всего связывается азота растением, кг/га	Убыль и прибыль азота в почве после уборки урожая, кг/га
Люцерна (за 3 года пользования)	300 (до 500—600)	около 100 (до 150—200)
Клевер (за 2 года пользования)	150 (до 250—300)	+75—100 (до 125—150) +30
Люпин	до 150	+30
Зерновые бобовые	50—60	от —5 до +40

няется тем, что усвоенный азот распределяется в органах растений неодинаково. В то время как у многолетних растений не менее $^1/_3$ фиксированного азота концентрируется в корнях, у однолетних бобовых к моменту созревания урожая практически весь ассимилированный азот из атмосферы переходит в надземную часть. Это хорошо иллюстрируется следующими примерными данными, показывающими распределение азота в (кг/т) в массе различных бобовых растений:

	Сено	Корни
Клевер красный	27,0	12,0
Люцерна	25,6	10,4
Вика	33,4	4,6
Соевые бобы	25,8	2,7
Горох	28,0	1,2

Экономические причины побуждают выбирать в тех или иных условиях земледелия определенные культуры бобовых растений. Однако при использовании однолетних бобовых культур необходимо помнить, что накопленный ими азот практически полностью уносится с урожаем. Поэтому следует думать о его возврате в почву с органическими удобрениями, т. е. с навозом.

При разработке приемов повышения плодородия почвы можно считать, как это указывал Д. Н. Прянишников, что дефицит азота в 13—14 кг на 1 га может быть допущен,

Рис. 75. Влияние влажности почвы на рост люцерны (по Е. Фреду)

а — 25% от полной влагоемкости, *б* — 50%, *в* — 75%, *г* — 100%

Он компенсируется за счет деятельности свободноживущих азотфиксаторов, поступлений азота с дождевыми водами и т. д. Остальное количество азота должно быть внесено частично с минеральными удобрениями, а частично обеспечено симбиотической азотфиксацией бобовыми растениями.

Для продуктивного азотонакопления бобовыми культурами должен быть создан комплекс необходимых условий, обеспечивающих эффективный симбиоз бобовых растений с клубеньковыми бактериями. Большое значение в энергии азотонакопления имеет влагообеспеченность почвы. При дефиците влаги и при ее избытке бобовые растения растут хуже, и азотфиксация подавляется (рис. 75). Интересно, что различные растения неодинаково переносят дефицит увлажнения. Так, при пониженной влажности почвы люцерна не образует клубеньков, в то время как на корнях эспарцета они функционируют нормально.

Бобовые растения должны быть обеспечены фосфором, калием и другими макро- и микроэлементами. Благоприятное влияние на симбиотические взаимоотношения бобовых растений и клубеньковых бактерий оказывают бор и молибден (торитон). Существенно влияют на азотфиксацию реакция почвы и другие факторы. Некоторые бобо-

Г. ТОРИТОН

вые, например клевер, предпочитают нейтральную реакцию, другие, например люпин,— более кислую.

Небольшие дозы азота (в пределах 25—30 кг на 1 га) способствуют азотонакоплению. Подкормка азотом молодых бобовых растений усиливает их рост и образование клубеньков. Более высокие дозы азотных удобрений подавляют формирование клубеньков, а в конечном итоге азотфиксацию.

На рост бобовых растений и азотфиксацию благоприятно действуют соломистые удобрения, которые, как известно, подавляют развитие злаков (рис. 32). Как уже указывалось выше, внесение в почву органических соединений с широким отношением C : N приводит к биологическому закреплению минеральных форм азота. Это отрицательно сказывается на всех растениях кроме бобовых. Последние обладают автономным аппаратом, снабжающим их азотом, а другие соединения, поступающие из разлагающейся соломы, оказывают положительное действие. Из наших опытов следует, что солому нужно запахивать в верхний слой почвы (0—10 см). При более глубокой заделке эффективность соломы как удобрения снижается.

Большое значение имеет подбор сортов бобовых растений. Некоторые сорта растений хорошо заражаются (инокулируются) клубеньковыми бактериями, а другие значительно хуже. Это, очевидно, зависит от обмена веществ в растении. А. Ф. Шулындин установил, что сорта соевых бобов, содержащие в вегетирующей массе больше сахаров, образуют на корневой системе более обильные клубеньки. Например, сорт «Харьковский», имеющий 4,25% сахаров в сухой массе, образовывал в среднем 82 клубенька на растение. Сорт же «Староукраинский», содержащий 2,5% сахаров, имел в среднем 26 клубеньков на растение.

В ряде случаев усилению азотонакопления бобовыми культурами помогает искусственное заражение высеваемых семян чистыми культурами клубеньковых бактерий. Это улучшает образование клубеньков и в конечном итоге положительно сказывается на процессе азотфиксации.

Препарат клубеньковых бактерий получил название «нитрагин». Его применение рассматривается ниже в специальном разделе (см. «Микробные землеудобрительные препараты и их эффективность»).

Факт существенного обогащения почв бобовыми проявляется в том, что после них резко возрастает нитрификационная способность. В табл. 43 приведены данные А. Н. Хабаровой по образованию нитратов в парующей почве после разных предшественников. Как следует из таблицы, бобовые растения по этому показателю дают лучший результат. Пожнивные остатки бобовых растений имеют узкое соотношение C : N, и поэтому при их минера-

Таблица 43

Динамика нитратов в слое 0—20 см парующей почвы после разных предшественников (NO, в мг : 1 кг почвы)

Культуры в занятом пару (предшествовавшего года)	Сроки наблюдений					
	9.VII	25.VIII	20.IX	3.X	15.X	25.X
Ячмень	Следы	33,0	35,7	36,0	11,3	Следы
Кормовые бобы	56,2	58,7	69,8	62,2	93,9	45,7
Клевер красный	24,7	58,0	65,4	82,8	81,8	50,2

лизации образуется много аммиака, превращающегося затем в нитраты. Остатки зерновых культур, наоборот, вызывают закрепление азота (рис. 76).

Значительные количества азота связывают некоторые древесные и кустарниковые растения, как бобовые (акация), так и не принадлежащие к семейству бобовых (ольха, лох и т. д.). Они усваивают на 1 га до 100 кг азота в год. Совершенно очевидно, что эти растения с успехом могут быть использованы в лесоводстве как компоненты насаждений. Они усиливают рост основных древесных пород.

У свободноживущих сапрофитных микроорганизмов в почве питание углеродсодержащими веществами ограниченно. Примерные расчеты показывают, что свободноживущие азотфиксирующие бактерии вряд ли могут накопить более нескольких килограмм азота на 1 га в год. Их активность может быть повышена путем внесения в почву веществ, богатых углеродом, например соломы. Однако в подобных случаях может произойти временное закрепление минеральных форм азота размножающейся в почве сапрофобной микрофлорой. Это вызывает снижение урожая. Поэтому при посеве зерновых одновременно с соломой следует вносить некоторые количество азотсодержащих минеральных удобрений. Как отмечалось ранее, солому целесообразнее вносить в верхний слой почвы.

В обычных условиях роль свободноживущих азотфиксирующих микроорганизмов в обогащении почвы азотом невелика. Тем не менее для практического исполь-

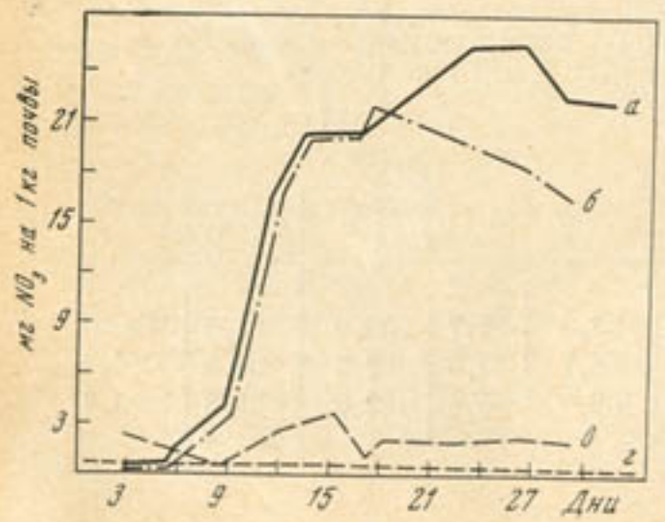


Рис. 76. Влияние различных органических веществ на накопление нитратов в почве (по Д. Хатчинсу)

а — внесена люцерна (отношение C : N — 17,5 : 1),
б — внесен клевер (отношение C : N = 16,4 : 1),
в — контроль,
г — внесена солома (отношение C : N — 82 : 1)

Рис. 77. Влияние синезеленой водоросли Anabaena на рост риса (по А. Н. Петровой)

а — почва в сосудах заражена водорослью,
б — контроль

зования рекомендована культура Azotobacter chroococcum, которая применяется в виде препарата «азотобактерин». Об эффективности этого препарата мы будем говорить ниже, в главе, посвященной микробным землеудобрительным препаратам.

При достаточном количестве влаги энергичными азотфиксаторами могут быть такие автотрофные микроорганизмы, как синезеленые водоросли. В ряде стран (Япония, Индия и т. д.) с ними ведется сейчас интенсивная научно-исследовательская работа. Особенно перспективными синезеленые водоросли будут на рисовых полях, где они способны интенсивно размножаться длительный период времени. Азотонакопление с помощью синезеленых водорослей может доходить до 50 кг (и более) на 1 га в год. Это обстоятельство представляет определенный практический интерес и оправдывает попытки использования водорослей при культуре риса. На рис. 77 показано влияние водоросли Anabaena на развитие риса. При высоких дозах минеральных удобрений (выше 50 кг азота на 1 га) заметного эффекта водоросли не дают. Создается впечатление, что в разных условиях следует применять разные культуры водорослей. В Японии, например, лучшие результаты получаются при заражении рисовых полей культурой Tolypothrix tennuis, а в Индии — Aulosira fertilisima.

В настоящее время разработаны методика массового размножения синезеленых водорослей и получение их концентрированных препаратов. Это делает технически возможным широкое использование водорослей для искусственного заражения («альголизации») рисовых полей.

Во Вьетнаме крестьяне широко используют для поднятия урожайности рисовых полей водный папоротник азолла (Azolla), который живет в симбиозе с синезеленой водорослью (Anabaena). С помощью данного организма без применения минеральных удобрений удается получить урожаи риса около 30 ц/га.

Интересна история открытия азоллы. Несколько столетий тому назад в провинции Тхай-Бинь простая крестьянка Ба-Хен стала культивировать азоллу и получила резкое повышение урожайности. После этого культура водного папоротника начала широко применяться. После смерти Ба-Хен была обожествлена, а в деревне, где она жила, построена пагода в честь «богини Азоллы».

В СССР сейчас также проводится исследовательская работа, имеющая своей целью определить условия и целесообразность использования синезеленых водорослей в земледелии нашей страны.

Накопление перегноя и создание структуры почвы

Как уже отмечалось выше, при сельскохозяйственном использовании почвы перегнойные вещества подвергаются минерализации, и почва постепенно обедняется гумусом. Поддержание потенциального плодородия почвы требует компенсации этой убыли. Рациональной возможностью является введение в севообороты многолетних трав. Во время их пребывания на поле почва не обрабатывается, и за счет деятельности корневой системы и микроорганизмов в этих условиях происходит накопление перегноя. Некоторый резерв для накопления перегноя дают и пожнивные остатки однолетних культур.

Циклы процесса накопления — разложения перегноя в разных почвах — хорошо изучены М. М. Кононовой [1].

[1] *М. М. Кононова*. Проблема почвенного гумуса и современные задачи его изучения. М., Изд-во АН СССР, 1951.

Обобщенные ею материалы позволяют сделать заключение, что многолетние травы при хорошем развитии за два-три года могут обогащать почву на 0,3—0,5% перегноя (или на 7,5—12 т перегноя на 1 га). Кроме этого, хорошая травосмесь оставляет после себя в почве примерно 5—10 т/га корневых остатков, которые также являются резервом питательных веществ и источником перегноя.

В различных почвенно-климатических зонах скорость накопления перегноя находится в прямой зависимости от интенсивности деятельности микроорганизмов и жизненного тонуса растений. Наиболее быстро и в больших размерах перегной накапливается в орошаемых сероземах, для которых характерны высокая интенсивность микробиологической деятельности и быстрая вегетация растений. Но в этих условиях перегной быстро разрушается. В засушливых условиях, например в неорошаемых каштановых почвах, где дефицит влаги препятствует росту растений и активности микроорганизмов, перегнойные соединения хуже накапливаются и медленнее разрушаются.

По интенсивности циклов накопления — разложения органических соединений М. М. Кононова делит почвы на следующие группы:

а) с ускоренным циклом — сюда входят орошаемые сероземы, орошаемые каштановые и черноземные почвы, черноземы зоны достаточного увлажнения и дерново-подзолистые почвы;

б) с умеренным циклом — к этой группе относятся черноземные почвы зоны неустойчивого увлажнения;

в) с замедленным циклом — сюда входят черноземные и каштановые почвы засушливых областей.

Экспериментальный материал о влиянии различных трав на состояние почвенного перегноя, накопленный к настоящему времени, весьма существен и может быть использован при разработке рациональных севооборотов в различных почвенно-климатических зонах. Поскольку перегнойные соединения склеивают механические элементы почвы и создают агрегаты, то вопрос о динамике гумуса органически связывается с оструктуриванием почвы. Структура — важное свойство почвы. Оструктуренная почва при рыхлении легко распадается на отдельные частицы. Почва, не обладающая структурой, дает глыбистые отдельности. Различают макро- и микроструктуру

почвы. К макроструктурным элементам относятся почвенные комочки, диаметр которых колеблется от 0,25 до 10 мм. Под микроструктурой подразумеваются комочки мельче 0,25 мм. Агрегаты крупнее 10 мм создают глыбистую структуру. В хорошо оструктуренных почвах до 70—80% почвенной массы находится в форме макроагрегатов.

Механические элементы почвы могут различаться по форме и быть кубовидными, призмовидными, плитовидными, ореховидными и т. д. Агрегаты имеют разную плотность и пористость. Если имеются только тонкие поры, комочки быстро пропитываются водой даже при небольшой влажности, и аэробные микробиологические процессы в них подавляются.

Структура почвы имеет огромное значение для производительности почв, используемых в сельском хозяйстве, особенно глинистых и суглинистых почв. В структурной почве всегда много некапиллярных промежутков. Влага выпадающих дождей легко впитывается подобной почвой и рассасывается по капиллярам. Средние и крупные поры быстро освобождаются от воды, и в них образуется запас воздуха. Таким образом, в почве устанавливается благоприятное соотношение воды и воздуха. В структурной почве легче распространяется корневая система растений.

Весьма красочно показал значение структуры почвы для развития растений польский исследователь К. Бассалик, который выращивал разные растения на песке разной крупности при прочих равных условиях. На крупном песке бобы себя чувствовали значительно лучше, чем на раздробленном.

Весьма интересные данные получены немецким исследователем В. Крюгером. Он показал, что значительное уплотнение супесчаной дерново-подзолистой почвы уменьшает урожаи зерновых на 15—25%.

Отсутствие значительной капиллярной связи между почвенными частицами в оструктуренной почве способствует сохранению влаги в толще почвенного слоя. При засушливой погоде в структурной почве подсыхает лишь самый верхний слой. Структурная почва аккумулирует не только влагу осадков, но также воду, поступающую из подпочвенного слоя по капиллярам как в капельножидком состоянии, так и в виде пара.

Достаточная аэрация и наличие влаги в оструктуренной почве способствует течению благоприятных для земледелия микробиологических процессов. В бесструктурной почве мелкие частицы залегают сплошной массой на всю глубину пахотного слоя. Осадки плохо впитываются такой почвой и в большом количестве стекают с поля. На поверхности бесструктурной почвы легко образуется корка, резко ухудшающая и без того плохую аэрацию. В период дефицита увлажнения бесструктурная почва, представляющая собой массу, богатую капиллярами, легко иссушается. По вполне понятным причинам значительно хуже здесь обстоит дело и с пищевым режимом растений.

Структурная почва легче обрабатывается, и на ней труднее возникают эрозионные явления. Таким образом, производственное значение структуры должно быть высоко оценено. Однако ее нельзя и переоценивать. Так, например, В. Р. Вильямс считал, что плодородие почвы в основном зависит от структуры почвы, и поэтому первоочередной задачей является оструктуривание почв. Минеральные удобрения, по его мнению, целесообразно использовать лишь на оструктуренных почвах.

Образование агрономически ценной структуры возможно далеко не во всех почвах. Лишь при содержании известного количества илистых частиц и определенных форм перегнойных соединений почва может быть оструктурена. Многие весьма плодородные почвы в силу особенностей их механического состава не поддаются оструктуриванию. Тем не менее на них великолепно действуют минеральные удобрения и удается получить хорошие урожаи. Правда, подобные почвы требуют от земледельца больше забот, чем оструктуренные, но нецелесообразно было бы считать их непригодными для земледелия или воздерживаться от удобрения.

Почвенная структура должна обладать водопрочностью, т. е. противостоять размыванию и разрушению водой. Подобная структура создается благодаря цементированию почвенных частиц перегнойными соединениями («деятельный» перегной), находящимися в растворе и представляющими собой молекулярно растворимые вещества. Гумусовые кислоты при воздействии на них многовалентных катионов почвенного раствора коагулируют и цементируют почвенные частицы, действуя как клей. В процессе коагуляции перегнойных соединений основную роль играют кальций и магний. Возможно

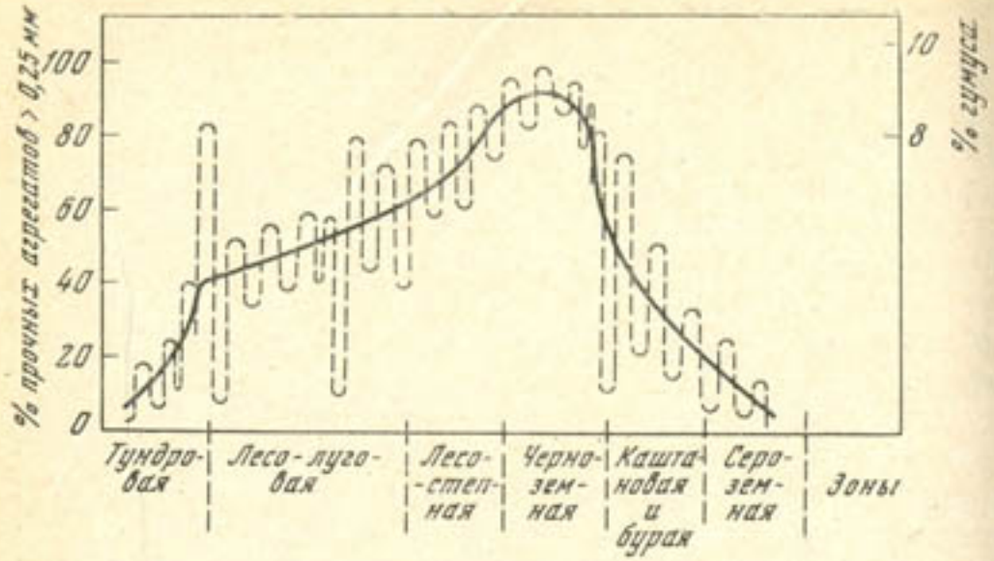


Рис. 78. Структуры почв и содержание в них перегноя (по Н. И. Саввинову)
Сплошная черта — средний процент перегноя в почве, волнистая черта — диапазон колебаний процента макроагрегатов

участие и полуторных окислов (Fe и Al), накопляющихся в почве при разрушении микроорганизмами минеральных составных частей почвенного слоя. Эффект от коагуляции закрепляется действием низких температур. Почвенная структура, созданная перегнойными кислотами, водопрочная и сохраняется длительное время, так как гумус относительно медленно разлагается микроорганизмами.

Все сказанное позволяет предполагать, что почвы, богатые перегноем, должны обладать лучшей структурой. Эта общая тенденция подтверждается материалами, собранными Н. И. Саввиновым (рис. 78). Однако в отдельных случаях при одинаковом содержании перегноя степень оструктуренности почвы бывает разной. Это определяется в основном механическим составом почвы.

Под воздействием микроорганизмов могут быть образованы значительно менее прочные макроагрегаты. Как известно, многие микроорганизмы имеют мицелиальный рост. К ним относятся грибы и актиномицеты. Развиваясь в почве, данные микроорганизмы опутывают ее частицы мицелием и вызывают формирование водопрочных агрегатов. Существуют бактерии, образующие при своем разви-

тии слизи, способные также энергично цементировать почву. Структура, сформированная таким способом, недолговечна и относительно легко распадается. Диспергирующим фактором в этом случае служат автолитические процессы и деятельность бактерий, сопровождающаяся разрушением мицелия грибов и актиномицетов, а также слизей микробного происхождения, цементирующих почву.

Если взять почву, оструктуренную под влиянием развития чистых культур микроорганизмов, и заразить ее затем смесью почвенных микроорганизмов, то сформированные агрегаты начинают быстро разрушаться. За месячный срок распадается значительный процесс оструктуренных микроорганизмами частиц (от 60 до 100%).

Структуру, созданную микроорганизмами, как нам представляется, несмотря на ее нестабильность, не следует игнорировать. Прежде всего в некоторых случаях она может иметь значительное количественное выражение. Способствуя агрегированию почвы, мицелий микроорганизмов и разнообразные коллоидные растворы микробного происхождения облегчают цементирование почвы деятельным перегноем.

Особенно сильно должно проявиться образование комочков почвы мицелием микроорганизмов и бактериальными слизями в зоне корневой системы растений, где обильно размножаются микроорганизмы.

При оптимальном увлажнении совершенно бесструктурная почва может при рыхлении распадаться на макроагрегаты. Создается впечатление, что почва хорошо оструктурена. Подобное явление зависит от того, что водные пленки временно цементируют почвенные частицы. Структура, созданная таким путем, молниеносно разрушается под влиянием подсушивания почвы и других причин.

Микробиологические процессы, протекающие в почве, сопровождаются одновременно синтезом перегнойных соединений и их разрушением, а соответственно созданием и уничтожением почвенной структуры. Итог этих процессов определяется в значительной мере поступлением в почву органических соединений и состоянием почвы. Обработка почвы, связанная с механическим воздействием и усилением развития микроорганизмов, способствует распылению почвы.

Каждое растение образует органические вещества и

является поэтому потенциальным структурообразователем. Характер его воздействия на почву зависит от строения и массы корневой системы. Давление корневой системы растений расчленяет почвенную массу на комочки, обладающие связанностью. Агрегированию почвы способствуют микроорганизмы. Образовавшиеся комочки пропитываются молекулярно- и коллоидно-растворимым перегноем и при его свертывании превращаются в прочные структурные зерна. Оструктуривать почву могут даже однолетние растения, и тем лучше, чем меньше обрабатывается занятая ими почва. Под зерновыми, например, физические свойства пахотного слоя изменяются в лучшую сторону, а под пропашными — в худшую.

Многолетние травы — лучшие структурообразователи, так как дают в 5—7 раз больше корневых остатков, чем другие сельскохозяйственные культуры, и почвы под их пластом не обрабатываются длительное время. В. Р. Вильямс полагал, что травостой многолетнего травяного поля, функцией которого является оструктуривание почвы, должен состоять из равного количества стеблей многолетних злаков и бобовых растений. Он считал, что распад остатков многолетнего пласта при анаэробных условиях (осенью) лучше обеспечивает накопление деятельного перегноя. Предполагалось также, что бобовые растения богаты кальцием и при минерализации их корней должны освобождаться значительные количества солей кальция, придающие сформировавшимся комочкам почвы достаточную прочность.

Мнение В. Р. Вильямса о значении анаэробных условий распада растительных остатков для образования почвенной структуры не подтверждается. Мы уже отметили, что синтез перегнойных соединений лучше идет при определенном уровне аэрации. Опыт показывает, что в создании структуры почвы корневые остатки играют значительно меньшую роль, чем живые корни и окружающая их микрофлора, которая в основном состоит из аэробных форм. Поэтому для структурообразования большее значение имеет образуемая растениями масса корневой системы, а не время ее отмирания. Отсюда следует, в частности, что поздний срок подъема пласта, который рекомендовал В. Р. Вильямс для лучшего оструктуривания почвы, не имеет принципиального значения. Вместе с тем поздний подъем пласта делает невозможным посев озимых хлебов —

культур, наиболее урожайных в ряде областей СССР, а иногда оказывает неблагоприятное воздействие и на яровые. Исследования, проведенные нами на черноземах Воронежской области, показали, что августовский и октябрьский сроки подъема пласта сколько-нибудь заметной разницы в структурообразовании не дают.

Не подтвердились взгляды В. Р. Вильямса и на роль бобового компонента как аккумулятора кальция. Наземная часть бобовых действительно богата кальцием, но их корневая система содержит этот элемент лишь немногим больше, чем злаковые растения. Поэтому посев травосмесей не уменьшает значения известкования.

Имеющиеся данные свидетельствуют о нецелесообразности отказа от чистых посевов бобовых растений. Разница в накоплении корневой массы при посеве бобовых и травосмесей весьма невелика, но травосмеси существенно меньше обогащают почвенный слой азотом. Понятно, почему чистые посевы бобовых оказывают лучшее последействие, чем травосмеси.

Пример некритического применения травопольной системы, приведшей в свое время к существенному сокращению валовых сборов зерна, зерновых, крупяных, зернобобовых и зернофуражных культур, показывает, какие печальные практические последствия могут дать неверные представления в области науки вообще и микробиологии в частности.

Мы уже отмечали, что на способность почвы формировать прочные агрегаты сильное влияние оказывает ее

Таблица 44

Влияние посева люцерны на структуру разных сероземных почв
(% макроагрегатов больше 0,25 мм)

Культуры	Пахта-Арал	Ак-Кавак
Хлопчатник 3-го года	1,44	7,72
Люцерна 2-го года	2,72	10,08
Люцерна 3-го года	2,74	16,48
Целина	4,75	28,12

механический состав. Почвы, бедные коллоидной фракцией, трудно поддаются оструктуриванию. Для иллюстрации в табл. 44 приводятся данные нашего опыта по влиянию многолетней люцерны на структуру сероземных почв Узбекистана. Работа проводилась в двух хозяйствах — Пахта-Арале и Ак-Каваке. Во втором случае люцерна значительно лучше повлияла на создание макроструктуры, что объясняется большим богатством почвы Ак-Кавака частицами меньше 0,02 мм (табл. 45). В общем даже и здесь люцерновый пласт сравнительно немного улучшил физические свойства почвы, доведя процент макроагрегатов до 16.

Таблица 45

Механический состав сероземных почв

Величина частиц, мм	Пахта-Арал		Ак-Кавак	
	почва	подпочва	почва	подпочва
0,25—0,02	46,0—53,0	45,0—57,0	38,0—36,0	27,0—36,0
0,02—0,002	31,0—36,0	28,0—36,0	43,0—47,0	44,0—47,0
0,02—0,002	14,5—18,4	10,0—15,0	20,0—23,0	26,0—28,0
0,002	4,1—5,2	2,3—2,9	6,0—8,0	7,0—8,0

Совершенно иная картина наблюдается на черноземах Каменной степи (Воронежская область). Здесь под зерновыми количество макроагрегатов достигает 70—75%, а после люцерны еще возрастает на 10—15%. Столь высокая степень оструктуренности чернозема становится возможной в силу того, что в нем содержание частиц менее 0,002 мм достигает 60%. Таким образом, на многих почвах люцерна дает очень хороший урожай, обогащает почву азотом, но имеет слабый оструктуривающий эффект. Исходя из последнего момента, ошибочно было бы отказываться от посевов люцерны, например на сероземах.

Во многих случаях препятствием к упрочнению почвенной структуры может быть недостаточное содержание в почве кальция. Подобная обстановка имеет место в зоне кислых северных почв (подзолы, дерново-подзолистые почвы и т. д.). Тогда эффектно действует известкование. Оно не только усредняет реакцию почвы и повышает со-

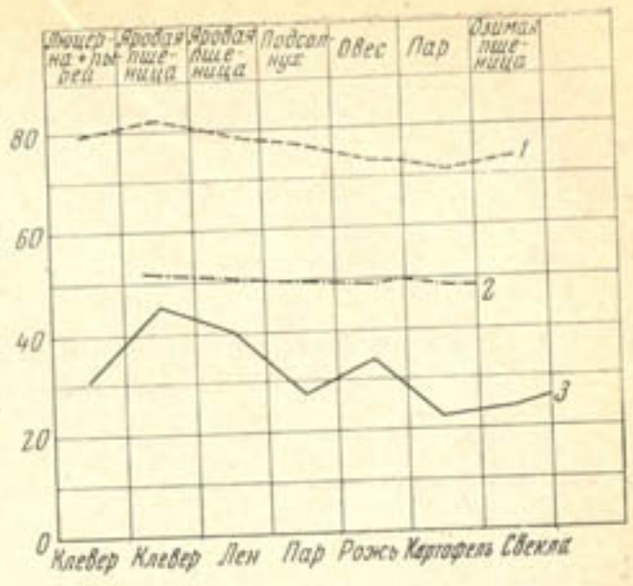


Рис. 79. Динамика структуры на различных почвах

1 — чернозем Воронежской области,
2 — известкованная дерново-подзолистая почва под Москвой,
3 — неизвесткованная дерново-подзолистая почва под Москвой.

Вверху приведен севооборот на черноземной почве, внизу — на дерново-подзолистой

держание полезного катиона, но и способствует лучшему росту трав. Благодаря этому почва лучше обогащается растительными остатками, служащими материалом для образования деятельности перегноя. На рис. 79 приводятся данные наших опытов, проведенных в зоне черноземных (Воронежская область) и дерново-подзолистых почв (Московская область).

Как показано на рисунке, на черноземе в течение севооборота макроструктура изменялась относительно мало, но несколько улучшалась под травосмесью. На неизвесткованной дерново-подзолистой почве травосмесь действовала также положительно, но создавшиеся агрегаты быстро разрушались под последующими культурами, так как не обладали прочностью. Известкование здесь резко улучшало структуру, создаваемую травами. В общем приведенный материал свидетельствует, что состав почвы играет огромную роль в создании почвенной структуры.

В последнее время в практике сельского хозяйства начинают находить применение высокомолекулярные, оструктуривающие почву вещества (смесь метакриловой кислоты с метакриламидом, полакрилат натрия и др.). В ряде случаев их использование бывает в достаточной мере эффективным. В частности, оструктуривающие вещества с успехом используют для закрепления песков.

Регулирование микробиологических превращений питательных для растений веществ в почве

Общеизвестно, что валовой запас основных питательных элементов в почвах велик. Об этом свидетельствуют данные табл. 46.

Таблица 46

Содержание некоторых элементов в почвах (в кг/га)

Почвы	Азот	Фосфор (P_2O_5)	Калий (K_2O)
Дерново-подзолистые	До 6000	До 3000	До 65 000
Черноземы	» 35000	» 6000	» 77 000
Сероземы	» 3500	» 3500	» 60 000

Урожай пшеницы 20 ц с га уносит: азота (N) 60 кг, фосфора (P_2O_5) 20 кг, калия (K_2O) 28 кг.

Если сопоставить приведенные цифры, то можно заключить, что потенциальное плодородие почвы огромно, но растения его используют не без труда. Это зависит от того, что большая часть запаса полезных элементов содержится в почве в форме сложных органических или нерастворимых и недоступных растениям минеральных соединений. Как уже говорилось, азот в основном входит в состав перегноя. Огромные запасы фосфора находятся в виде фосфорорганических соединений, частично уже в форме средних и основных фосфатов полутораокисей. Калий содержится в почве в солях ортокремневой кислоты и в алюмосиликатах.

Трансформация этих соединений в форму, доступную растениям, в значительной мере определяется деятельностью микроорганизмов. Направленность вызываемых ими процессов может как способствовать росту растений, так и ухудшать его. В принципе можно регулировать микробиологические процессы почвы и содействовать повышению урожайности. Однако вопрос активного вмешательства в стихийно развивающиеся почвенные процессы только что начинает разрабатываться. В дальнейшем изложении на отдельных примерах будут показаны значение поднятой проблемы и возможные подходы к ее решению.

Азот. Наше изложение начнем с азотных соединений, которые характеризуются способностью к различным микробиологическим превращениям в почве и поэтому нередко теряются для растений.

Различные органические азотсодержащие соединения, в том числе и перегной, подвергаются в почве минерализации. Азотсодержащая часть превращается в аммиак. Их распаду способствуют все приемы, активирующие жизнедеятельность микроорганизмов: обработка почвы и внесение минеральных удобрений. Установлено, например, что при внесении азотных удобрений растения развиваются лучше не только потому, что они используют внесенные питательные вещества, но и потому, что лучше ассимилируют азот из фондов почвы (табл. 47). При внесении удобрений азот лучше мобилизуется микроорганизмами.

Таблица 47

Влияние $(NH_4)_2SO_4$ на использование овсом азота почвы

Почва	Вариант опыта	Использовано растением N, мг/кг	
		из почвы	из удобрений
Подзолистый суглинок	Контроль	175	—
	$+(NH_4)_2SO_4$	255	298
Серозем	Контроль	236	—
	$+(NH_4)_2SO_4$	320	210

Примечание. В таблице приведены данные Ф. В. Турчина.

Известная часть накапливающегося в почве аммиака закрепляется почвенными минералами (иллитом, монтмориллонитом, вермикулитом и др.). Ион аммония входит внутрь кристаллической решетки глинистых минералов. Значительная часть аммонийных соединений фиксируется необратимо. Обычно в почвах необменно фиксированного аммонийного азота бывает в два — четыре раза больше, чем обменных и водорастворимых форм минерального азота.

Аммонийные удобрения, а также вещества, быстро превращающиеся в аммиак (мочевина, цианамид кальция

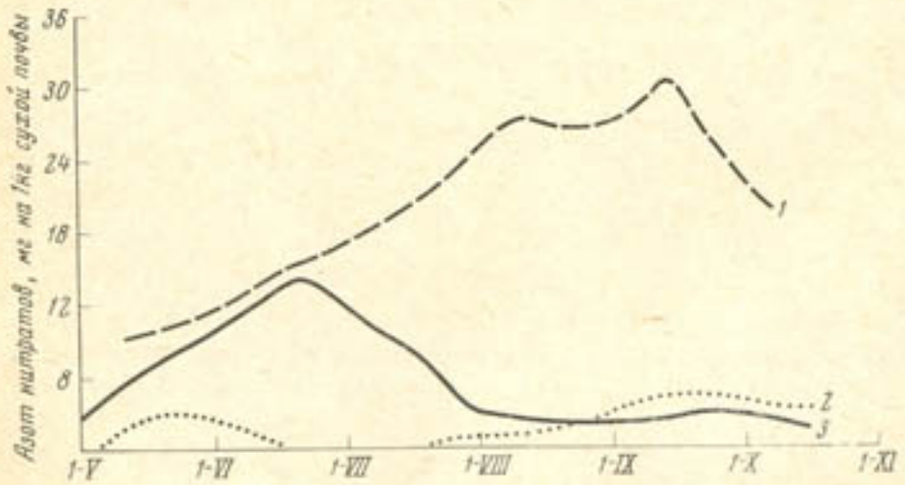
и т. д.), в значительных количествах фиксируются почвой. Аммонийный азот в почве подвергается нитрификации и превращается в азотную кислоту. Часть необменно фиксированного аммония нитрифицируется, но весьма медленно.

Процесс нитрификации особенно наглядно проявляется в парующей почве, где нитраты накапливаются летом в значительных количествах. Под посевом сельскохозяйственных культур запас солей азотной кислоты практически отсутствует или же бывает минимальным, так как соли азотной кислоты потребляются растениями и микроорганизмами ризосферы (рис. 80). Ранней весной и осенью нитратов в почвах (даже парующих) бывает мало. Это зависит от того, что в холодную погоду соли азотной кислоты потребляются психрофильными микроорганизмами довольно энергично, а нитрифицирующие бактерии при температуре ниже 8—10° действуют очень слабо. Из сказанного следует, что весной целесообразно использовать для сельскохозяйственных культур азотные подкормки.

Д. Н. Прянишников показал, что нитраты и аммиак — практически равноценные источники азотного питания для растений. Однако превращение солей аммония в азот-

Рис. 80. Динамика нитратов на парующей и занятой сельскохозяйственными культурами дерново-подзолистой почве (по А. А. Кудрявцевой)

1 — черный пар, *2* — озимь, *3* — корнеплоды



ную кислоту приводит к ряду нежелательных последствий. Прежде всего нитраты не поглощаются почвенными коллоидами и легко вымываются из почвы. Затем нитраты могут подвергаться микробному восстановлению и теряться в виде бесполезного газообразного азота. Поэтому сейчас серьезно ставится вопрос о мерах, позволяющих тормозить процесс нитрификации в почве. Этого можно достигнуть с помощью ряда приемов. Так, например, отмечено, что хлористые соли аммония нитрифицируются медленнее, чем сернокислые. Очевидно, можно путем подбора вносимых солей несколько затормозить окисление аммиака. Существенную задержку нитрификации дает внесение гранулированных и медленно растворяющихся (также гранулированных) удобрений.

Большое внимание привлекает попытка внесения азотных удобрений в сочетании с пестицидами, что может оказать желательное воздействие на ход превращений азотных соединений в почве. Пестициды, например тиомочевина, ДД, ряд фосфорорганических соединений, производные анилина и т. д., в определенных дозах, безвредных для большинства сапрофитных микроорганизмов, тормозят процесс нитрификации. Найдены еще более избирательно действующие на нитрификаторов соединения — азид натрия, 2-хлор-6-пиридин, пара-хлормеркур-бензойная кислота и т. д. Очевидно, в дальнейшем можно будет подобрать дешевое и в достаточной мере эффективно действующее соединение, которое позволит тормозить процесс нитрификации в почве.

Особое значение имеет вопрос о регулировании минерализации органического азота и его превращении в нитраты для осваиваемых низинных торфяников. Очень часто в них происходит избыточное накопление аммония и нитратов, в силу чего азотный фонд почв расходуется нерационально. Слишком высокий уровень азотного питания приводит к полеганию злаков.

Существенный ущерб может дать денитрификация, т. е. восстановление окисленных форм азота HNO_2, HNO_3 до молекулярного азота. Выделение молекулярного азота из его окисленных соединений происходит в почве из-за нескольких причин. Как уже говорилось, многие микроорганизмы восстанавливают нитраты до нитритов и далее до молекулярного азота. Потеря азота происходит и в результате химической денитрификации. В условиях кислой

среды HNO_2, реагируя с аминокислотами или аммонием, образует молекулярный азот:

$$RCHNH_2COOH + HNO_2 = RCHOHCOOH + H_2O + N_2;$$

$$NH_4^+ + NO_2^- = 2H_2O + N_2.$$

Нитриты могут образовываться в почве на первом этапе нитрификации и в соответствующих условиях разрушаться с образованием газообразного азота.

Возможны потери азота из почвы при образовании закиси азота. Например, оксимы (соединения с группой =N—OH), которые получаются при разнообразных микробиологических процессах, реагируют с HNO_2 и дают N_2O:

$$R_2C{=}NOH + HNO_2 = R_2C{=}O + N_2O + H_2O.$$

Основные потери азота в почве вызывают все же микробы. Как известно, встречаются разнообразные микроорганизмы, восстанавливающие окисленные соединения азота до N_2.

Имеются ли какие-либо доказательства существования процесса денитрификации в обычных пахотных почвах?

Прямым свидетельством является относительно невысокий коэффициент использования минеральных удобрений. Он не превышает 65—70%. Объяснить неполное использование минерального азота только закреплением в почве и вымыванием из нее нельзя — приходится допустить возможность восстановительных процессов. Они могут протекать в бескислородных микрозонах даже относительно хорошо аэрированной почвы.

В воздухе пахотных почв обнаружены N_2O и NO_2 (Б. Н. Макаров). Это свидетельствует о восстановительных процессах, идущих в этих почвах.

Голландский микробиолог Е. Номмик, исследовавший процесс денитрификации в почве, пришел к заключению, что в кислой среде образуется преимущественно N_2O, а в нейтральной и щелочной — N_2 (рис. 81).

Весьма показателен вегетационный опыт на кукурузе, проведенный нами с различными формами минерального азота в песчаной культуре. Основная питательная смесь давалась по норме Гельригеля, азот в дозе 90 мг на 1 кг. В случае, если в среду вносили $NaNO_3$, отмечалась довольно значительная потеря азота, доходившая в конечном итоге до 36%. При внесении $(NH_4)_2SO_4$ убыль азота не об-

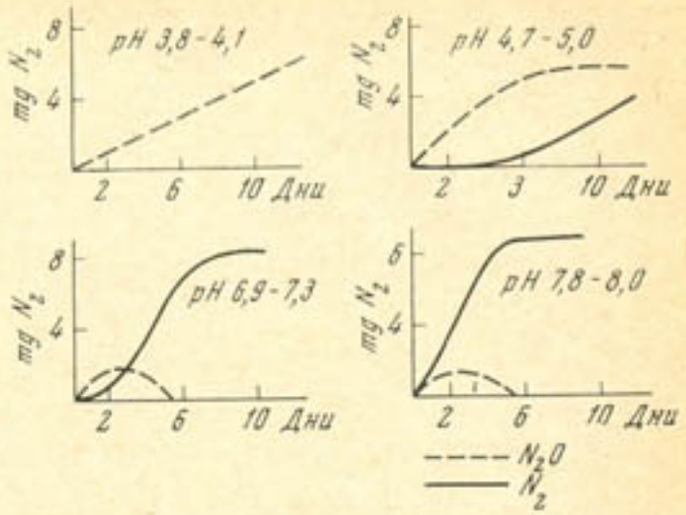


Рис. 81. Влияние реакции среды на образование N и N_2O при денитрификации (по Е. Номмику)

наруживалась (рис. 82). Это можно объяснить тем, что в песке, бедном микроорганизмами, аммоний не подвергается окислению, и процесс восстановления нитратов не осуществляется.

П. М. Смирнов с сотрудниками провел ряд опытов с кукурузой в вегетационных сосудах. Дерново-подзолистая почва удобрялась $N^{15}H_4N^{15}O_3$ из расчета 113,6 мг N на 1 кг. В конце опытов учитывалось перераспределение N^{15}. Полученные результаты показали, что растения использовали 55—65% азота. Потери составляли 12—27% от внесенного в почву азота. В парующей почве потеря азота возрастала до 40 — 73%. Это можно объяснить тем, что растения потребляли нитраты и уменьшали возможность их восстановления микроорганизмами до газообразного азота. Результаты одного из проведенных опытов даны на рис. 83.

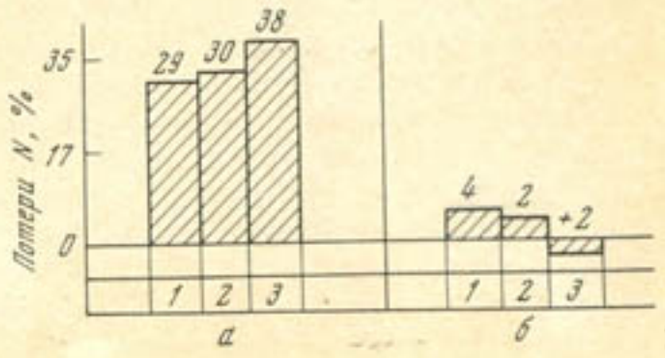


Рис. 82. Потери азота в песчаной культуре кукурузы при нитратном (*а*) и аммонийном (*б*) питании

1 — до цветения,
2 — цветение,
3 — образование початков

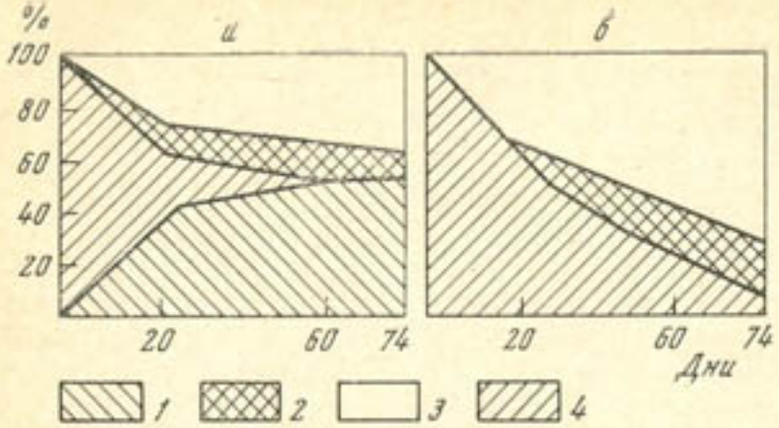


Рис. 83. Потеря азота из почвы при процессе денитрификации

а — почва под растением, *б* — почва без растения. *1* — усвоено растением, *2* — осталось в почве в органической форме (усвоено микроорганизмами), *3* — потеряно, *4* — осталось в форме нитратов (по П. М. Смирнову)

Наши опыты с кукурузой, стерильно выращенной на минеральной питательной среде, и кукурузой, корневая система которой заражена денитрифицирующими бактериями, подтвердили, что потери азота наблюдаются только в тех случаях, когда в питательном субстрате имеются нитраты. Органических соединений в среде не содержалось, и бактерии-денитрификаторы в качестве источника питания могли использовать лишь вещества, выделяемые корневой системой растений. Их количества было достаточно для восстановительного процесса.

Размер потерь азота в силу денитрификации возрастает по мере увеличения запаса подвижного азота в почве, который постепенно превращается в нитраты. В Англии, на Ротамстедской станции, отдельные делянки различно удобрялись в течение 50 лет. При ежегодном унавоживании (около 35 т/га) в среднем 1 га пахотной почвы терял в результате вымывания и денитрификации около 60% внесенного с навозом азота. Неудобрявшаяся почва на 1 га в среднем ежегодно обогащалась на 7 кг азота. Урожай на ней, конечно, был очень низким, так как растения испытывали недостаток питательных веществ.

На основании проведенных нами вегетационных опытов создается впечатление, что при дозировках нитратного азота около 100 кг на 1 га потери этого элемента в нормально увлажненной и занятой растениями почве

достигают минимум 10%. Они сильно возрастают при увеличении доз нитратов.

Большое значение в развитии процесса денитрификации играет степень увлажнения почвы: увеличение влажности с 50 до 100% усиливает редукцию нитратов вдвое.

Все сказанное убеждает в том, что в производственной обстановке возможны определенные потери азота из почвы при денитрификации. Проявление этого процесса имеет место даже при нормальной влажности почвы. На основании многих опытов Ф. В. Турчин считает, что вносимые в почву азотные удобрения распределяются следующим образом: растения ассимилируют 50—70%, микроорганизмы поглощают 17—30% (чаще около 20%), потери от улетучивания 11—17%.

Все сказанное заставляет думать о повышении коэффициента использования минерального азота. Это особенно важно для тех случаев, когда азотные удобрения применяются в высоких дозах, как, например, в хлопководстве, свекловодстве и т. д. Значительный эффект могут дать мероприятия, ведущие к уменьшению контакта внесенных удобрений с почвенной микрофлорой. Конкретно это сводится к местному внесению удобрений, использованию гранулирования и слабо растворяющихся азотных туков. В настоящее время за рубежом начали производить подобные туки. К ним относятся уреаформ (конденсат мочевины с формальдегидом), гранулированная мочевина с оболочкой из элементарной серы, уреа-зет (конденсат мочевины с ацетальдегидом), изобутилен-диуреа и т. д.

При использовании в качестве удобрения негранулированной мочевины происходят значительные потери из-за улетучивания аммиака, образующегося при гидролизе ее микроорганизмами. Особенно эти потери возрастают на щелочных почвах.

Фосфор. Величина валовых запасов фосфора в почве обычно несколько меньше, чем азота. Однако они в общем значительны, а в некоторых случаях сильно возрастают благодаря хозяйственной деятельности человека. В среднеазиатских республиках, например, под хлопчатник ежегодно вносится большое количество фосфорных удобрений. Сероземные почвы богаты кальцием, и существенная часть растворимых фосфорных солей удобрений переходит в недоступную для растений форму (возникает яв-

ление «зафосфачивания»). Вообще коэффициент использования фосфорных удобрений не превышает 40%.

Большое количество фосфора может перейти в труднодоступную форму в почвах, богатых алюминием, например в красноземах. В таком случае образуются фосфаты алюминия:

$$2Al\ (почва) + Ca_3(PO_4)_2 = 6Ca\ (почва) + 2AlPO_4.$$

Вопрос о мобилизации в почве фосфора интересовал исследователей давно. В 20-х годах нашего века в России им занимался С. А. Северин, а в Чехословакии Ю. Стоклаза. Успешное решение этого вопроса возможно на основе более подробного анализа соединений фосфора почвы.

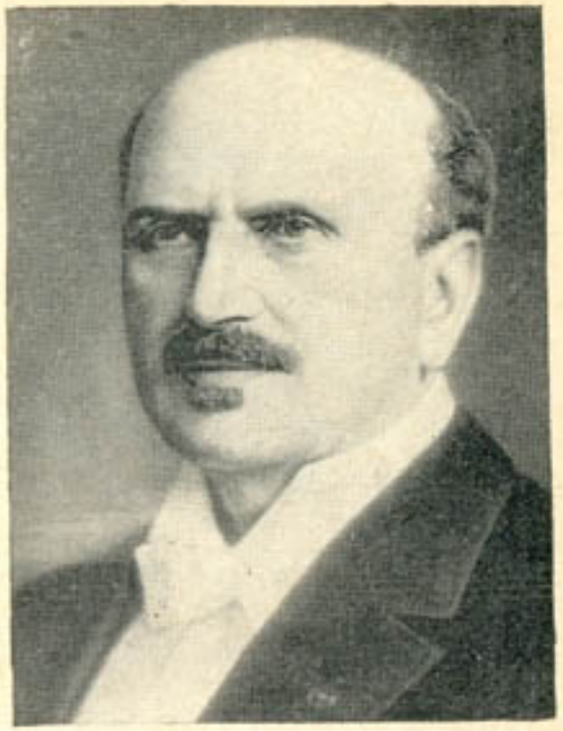
Фосфорные соединения почвы представлены органическими и минеральными соединениями. Соотношение этих форм варьирует в разных почвах. Процентное содержание органических фосфорных соединений может колебаться от 10 до 80%. В подзолистых почвах в органических веществах содержится от 20 до 50% запаса фосфора, в черноземах больше 50%, а в сероземах не более 10%.

Большая часть органических соединений фосфора находится в форме фитина и фитатов, нуклеопротеидов, нуклеиновых кислот и перегнойных соединений. Имеется также некоторое количество фосфатидов, глицерофосфатов и гексозофосфатов. Последняя группа соединений относительно легко минерализуется. По данным Е. И. Ратнера, корни растений, вылеляя глицерофосфатазу, разрушают глицерофосфат и усваивают его не хуже, чем фосфорнокислые соли.

Для ускорения минерализации органических фосфорных соединений Институт сельскохозяйственной микробиологии ВАСХНИЛ предложил препарат «фосфоробактерин». Эффективность этого препарата, судя по имеющемуся опыту, невысока (см. раздел о микробиологических землеудобрительных препаратах).

Часть минерального фосфора находится в почве в труднорастворимых соединениях с кальцием, железом и алюминием. Некоторая часть фосфорной кислоты поглощается глинистыми минералами, которые имеют гидроксильную группу, обменивающуюся на анион PO_4.

По данным американских исследователей С. Чанга и М. Джексона, растения могут частично усваивать фосфаты кальция (апатит, двухкальциевый фосфат и т. д.).



Ю. СТОКЛАЗА

Очень трудно усваиваются фосфаты кальция, осажденные на карбонате кальция, фосфаты алюминия, осажденные на алюмосиликатах, и фосфаты железа, осажденные на окислах железа. Практически неусвояемыми следует считать фосфаты кальция, окклюдированные [1] карбонатом кальция, фосфаты алюминия, окклюдированные окислами железа, и подобные им соединения.

Ф. В. Чириков (1936) разделил фосфорные соединения почвы на следующие группы, основываясь на их отношении к разным растворителям (табл. 48).

При микробиологических процессах кислые продукты метаболизма (CO_2, HNO_3 и т. д.) способствуют переводу части трудно растворимых соединений в более доступные растениям (рис. 84). Например, двух- и трехкальциевые фосфаты превращаются в воднорастворимый монокальциевый фосфат.

$$\underset{\text{фосфорнокислый кальций}}{Ca_3(PO_4)_2} + \underset{\text{углекислота}}{4H_2CO_3} = \underset{\text{кислый фосфорнокислый кальций}}{Ca(H_2PO_4)_2} + \underset{\text{кислый углекислый кальций}}{2Ca(HCO_3)_2}.$$

[1] Акклюдированные фосфаты — заключенные в почвенные агрегаты и конкреции фосфаты, покрытые нерастворимыми соединениями кальция, железа, алюминия и т. д.

Таблица 48

Характеристика фосфорных соединений почвы, различающихся по доступности растениям

Группа	Доступность растениям	Растворитель	Формы соединений фосфора
1	Доступные соединения	H_2O и H_2CO_3	Щелочные фосфаты Na, K, NH_4; кислые фосфаты Ca, Mg, частично $Ca_3(PO_4)_2$
2	То же	0,5*N* уксусная кислота	$Ca_3(PO_4)_2$, частично $AlPO_4$
3	Почти недоступные соединения	0,5*N* соляная или серная кислота	Основные фосфаты Fe, Al, фитин
4	То же	3*N* едкий натрий	Нуклеин, нуклеопротеиды
5	Недоступные соединения	Соединения нерастворимые в отмеченных выше веществах	Фосфаты Ti, невыветрившиеся минералы, материнская порода

Примечание. *N* — нормальность раствора.

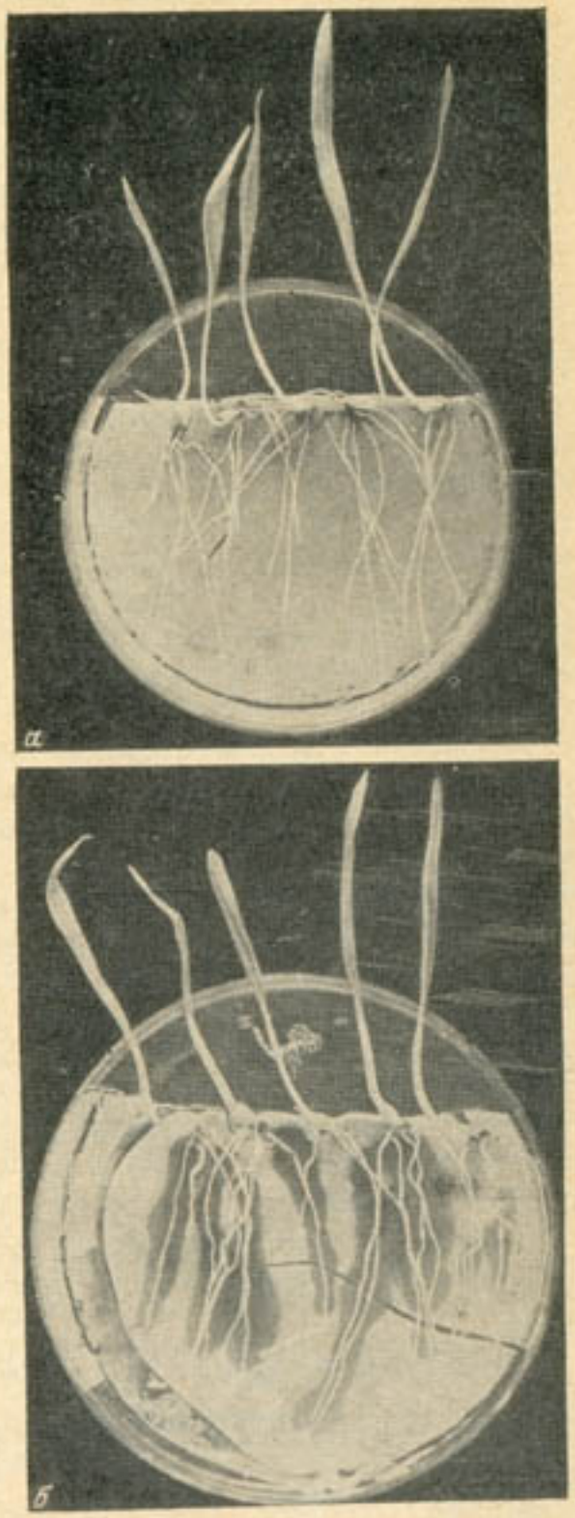
Поглощенная фосфорная кислота может быть вытеснена и другими анионами. Поэтому, в частности, когда на парующих почвах протекает энергичная нитрификация и повышается содержание азотной кислоты, то несколько увеличивается запас подвижных фосфатов. В подобном случае протекает нижеследующий процесс:

$$\underset{\text{фосфорнокислый кальций}}{Ca_3(PO_4)_2} + \underset{\text{азотная кислота}}{4HNO_3} = \underset{\text{кислый фосфорнокислый кальций}}{Ca(H_2PO_4)_2} + \underset{\text{азотнокислый кальций}}{2\,Ca(NO_3)_2}.$$

В том случае, если почва обладает кислыми свойствами, она может частично растворить некоторые осажденные фосфорные соединения. Поэтому на кислых почвах хоро-

Рис. 84. **Растворение $Ca_3(PO_4)_2$ микроорганизмами в зоне корневой системы растений**

а — в стерильных условиях около корней в питательной среде зоны растворения отсутствуют, *б* — при заражении семян почвенной микрофлорой $Ca_3(PO_4)_2$ около корней растворяется



шо действуют на урожай фосфориты. Растворение их в кислой почве протекает следующим путем:

$$6H\ (\text{почвы}) + 3Ca_3(PO_4)_2 = Ca\ (\text{почвы}) + 6CaHPO_4.$$

При разложении микроорганизмами разных растительных остатков в почве образуются органические кислоты, обладающие растворяющим действием на многие соединения фосфора. Установлено чрезвычайно интересное явление: растворяющее действие органических кислот сильно различается при одном и том же значении pH. Это объясняется тем, что помимо иона H органические кислоты входят в реакцию с группой OH, освобождая анион. Поэтому растворяющая способность органических кислот возрастает при введении в их молекулу группы OH. Кислоты также образовывают с катионами внутрикомплексные, или хелатные соединения, что сильно сказывается на их растворяющей способности. Новозеландский исследователь Ч. Джонсон показал, что «хелатный индекс»[1] отдельных кислот сильно различается:

Лимонная кислота	70,5	Молочная кислота	13,5
Винная »	51,2	Уксусная »	4,1
Янтарная »	22,0	Масляная »	1,1

Приведенные данные позволяют понять, почему разные микроорганизмы кислотообразователя обладают далеко не одинаковой способностью растворять соединения фосфорной кислоты. Некоторые органические кислоты, например, лимонная, проявляют свое хелатирующее действие даже в щелочной реакции среды. Поэтому в принципе не исключено, что микроорганизмы могут переводить в раствор фосфаты даже без существенного подкисления среды.

Возникает вопрос, каким способом в производственной обстановке можно способствовать переводу хотя бы

[1] Хелатный индекс вычисляется по формуле

$$\frac{\lambda NaR - \lambda CaR}{\lambda NaR} \times 100,$$

где λNaR — величина электропроводности в смеси органической кислоты и гидроокиси натрия; λCaR — величина электропроводности в смеси органической кислоты и гидроокиси кальция.

части почвенных фосфатов в раствор. Совершенно очевидно, что для этого следует вносить в почву органические соединения. Перерабатывая их, микроорганизмы будут способствовать накоплению углекислоты и органических кислот.

Установлено, что после запашки сидератов или внесения навоза часть закрепленных почвенных фосфатов переходит в раствор. Аналогичный эффект может дать заделка в почву резаной соломы. О порядке ее использования уже говорилось в разделе «Биологическое закрепление азота». При удобрении соломистыми остатками бобовых растений можно получить от соломы хорошую прибавку урожая в первый год, а также на последующей культуре, когда растворение фосфатов под влиянием органического удобрения продолжает сказываться.

Делались попытки вносить в почву чистые культуры микроорганизмов, растворяющих фосфаты. Без одновременного удобрения почв органическим веществом подобное мероприятие не может быть эффективным. При отсутствии питательного материала микроорганизмы не способны размножаться и накапливать органические кислоты.

Необходимо отметить, что при переработке органических соединений в почве образуются перегнойные кислоты. Их растворимые формы также обладают хелатирующими свойствами по отношению к фосфатам и улучшают усвоение растениями соединений фосфора.

В завершение следует остановиться на том, что растения различаются по их способности усваивать труднодоступные формы фосфатов. Например, гречиха, горох и горчица могут ассимилировать малоподвижные формы фосфорных соединений. Не связана ли эта особенность с присутствием в корневой зоне этих растений микроорганизмов, активно растворяющих фосфаты? Имеющиеся данные позволяют отвести это предположение. Установлено, что корневая система различных растений сильно отличается катионной емкостью. Растения, потребляющие много катионов, в том числе кальция, способствуют переводу в раствор фосфорной кислоты, которая начинает лучше усваиваться растением.

В растворении фосфатов корневой системой растений некоторое значение имеют и корневые выделения. Например люцерна и донник имеют в продуктах выделения

корней хинную кислоту, которая образует с кальцием хелатные соединения и освобождает фосфорную кислоту. В растворении фосфатов определенную роль играет углекислота, образующаяся при дыхании корневой системы.

Можно отметить, что бурное развитие микробиологических процессов в почве, возникающее обычно при внесении органических веществ, влечет за собой временный переход части подвижных соединений фосфора в вещества микробной плазмы. Наступающее затем отмирание микроорганизмов имеет своим следствием освобождение фосфора в минеральной форме.

Калий. Соединения калия в почве входят почти полностью в состав первичных и вторичных минералов. Органические соединения почвы содержат очень небольшие количества калия. Относительно небольшая часть калия находится в водорастворимой и обменной форме. Она составляет не более $^1/_{100}$ части валового количества калия почвы. Основной же запас калия входит в такие соединения, как полевые шпаты, слюды, микроклин, и т. д. Слабое включение калия в биологический цикл позволяет растениям более полно использовать калийные удобрения.

Имеются данные, позволяющие утверждать, что почвенные силикаты под влиянием деятельности микроорганизмов подвергаются более или менее быстрому распаду. Так, например, английский исследователь Д. Вебли показал, что такие минералы, как волластонит, алофилин и оливин, претерпевают глубокое разложение под влиянием микроорганизмов. Это подтверждается данными рентгеноструктурного анализа. В. Г. Александров, экспериментируя с биотитом и мусковитом, установил, что из этих минералов отщепляется не только калий, но и алюминий.

Упомянутые выше процессы несомненно протекают в почвах. Они вызываются разнообразными микроорганизмами, образующими различные кислые продукты. Обычно, однако, темпы этих превращений недостаточно энергичны для мобилизации таких количеств калия, которые могли бы обеспечить потребности сельскохозяйственных культур. В. Г. Александров предложил препарат «силикатных» бактерий, усиливающий, по утверждению автора, процесс мобилизации калия в почве.

11

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ И РАСТЕНИЙ

Микрофлора зоны корня и ее влияние на растение

На поверхность корневой системы и наземных частей растений, во время их жизни, выделяются различные органические соединения, синтезированные растительным организмом. Это явление обычно называется экзосмосом.

Интенсивность экзосмоса может быть большей или меньшей и зависит от многих причин. В некоторых случаях выделяемые за период жизни растений соединения составляют до 5% от их веса. В составе корневого экзосмоса установлено присутствие органических кислот — яблочной, янтарной, винной, лимонной, фумаровой, щавелевой и других. Здесь обнаружены также сахара, представленные альдозами и кетозами, а также нуклеотиды, ряд аминокислот и амидов (аланин, лизин, лейцин, тиразин и др.).

В корневых выделениях обнаружены органические соединения большой физиологической активности: ферменты, витамины, ростовые вещества, иногда алкалоиды и т. д. Эти вещества играют большую роль во взаимоотношениях высших растений друг с другом, а также с микроорганизмами. Химическое взаимодействие (аллелопатия) растительных организмов в сообществе привлекает к себе в настоящее время внимание исследователей.

Многие из отмеченных нами соединений в некоторых количествах выделяются и наземными органами растений.

У отдельных растений состав продуктов экзосмоас в большей или меньшей степени различается.

Все сказанное делает понятным, почему в зоне корня и на поверхности растений размножается обильная сапрофитная микрофлора. Она находит здесь богатый запас

легкодоступных органических соединений (Р. Старки, Н. А. Красильников, и др.). Здесь, конечно, можно встретить и паразитарные организмы.

Рассмотрим первоначально наиболее существенные факты, касающиеся состава сапрофитной микрофлоры зоны корня. Обычно вычленяют «корневые» микроорганизмы, т. е. формы, поселяющиеся на самой поверхности корня. В зарубежной литературе эта зона называется «ризопланой». Выделяют также слой почвы, прилегающий к корню, или «ризосферу».

Численность микроорганизмов на поверхности корня и в ризосфере более значительна, чем в массе почвы. Как показывают данные табл. 49, в ризосфере находится в сотни раз больше микроорганизмов, чем в почвенном слое Особенно резко это различие сказывается в более глубоких слоях почвы, бедных микрофлорой.

Таблица 49

Численность сапрофитных микроорганизмов в ризосфере растений и вне ее

Растение	Глубина пробы, см	Число микроорганизмов, тыс. на 1 г почвы		Отношение *р/п*
		в ризосфере (*р*)	в почве, удаленной от корней (*п*)	
Овес	0—25	300 000	1500	200
	30—60	240 000	500	480
Пшеница	0—25	150 000	1800	83
	30—60	280 000	700	400

В зоне молодого корня в основном размножаются бактерии и микроскопические грибы. Из бактерий доминируют неспорообразующие формы. Это легко объясняется тем, что на простых органических соединениях, находящихся в продуктах экзосмоса, бациллы размножаются плохо. В ризосфере встречаются также и другие микроорганизмы: нитрификаторы, дрожжи, водоросли и протозоа. На состав микроорганизмов зоны корня существенное влияние оказывают тип почвы и климатические условия. Огромное значение, в частности, имеет влажность почвы.

Микрофлора ризосферы меняется с возрастом растения. Так, например, бациллы, актиномицеты и целлюлозоразлагающие микроорганизмы практически отсутствуют в ризосфере молодых растений, но появляются на несколько более поздних стадиях их развития. Очевидно, эта группировка микроорганизмов живет не за счет экзосмоса растений, а принимает активное участие в размножении отмирающих корневых остатков. Представление о групповом составе микрофлоры растений и об изменении соотношения отдельных групп микроорганизмов с возрастом растений дает табл. 50.

Таблица 50

Групповой состав и численность микрофлоры ризосферы пшеницы (число микроорганизмов в тыс. на 1 г почвы)

Фаза развития растения	Бактерий	Из числа бактерий		Актиномицеты	Грибы	Целлюлозные микроорганизмы
		неспоровые	бациллы			
Кущение	300 000	295 000	5 000	20	40	100
Колошение	420 000	417 000	3 000	80	55	100
Цветение	560 000	546 000	14 000	100	70	1 000
Созревание	280 000	205 000	75 000	300	45	10 000

Даже в гидропонных культурах поверхность корня растений бывает обильно населена типичной ризосферной микрофлорой. Несколько обобщая имеющиеся данные о составе бактерий ризосферы молодых сельскохозяйственных растений, можно указать на следующее примерное соотношение их родов (в %):

Pseudomonas	40	Mycobacterium	20
Bacterium	10	Mycococcus	3
Chromobacterium	12	Bacillus	3

Численность дрожжей и грибов составляет не более 10% от общего числа микроорганизмов, находящихся в зоне корня.

В ризосфере растений обильнее развиваются водоросли. Отмечается некоторые различия в составе водорослевого населения ризосферы. Так, в зоне корня бобовых растений имеется меньше диатомовых водорослей.

чем в ризосфере злаков (Э. А. Штина). Так как зона корня растений богаче бактериями, здесь имеется очень много простейших. К корням растений тяготеют амебы, а инфузории и жгутиконосцы более обильно представлены в почве. Микрофлора поверхности корня несколько отличается по составу от микробного ценоза ризосферы. Так, например, в ризоплане богаче представлен ряд Pseudomonas, здесь не может размножаться Azotobacter, целлюлозные и некоторые другие микроорганизмы.

Имеются попытки доказать, что зоне корня каждого растения свойственны строго специфические группы микроорганизмов, практически не размножающиеся в ризосфере других растительных организмов. Убедительных данных для подобного утверждения, однако, не имеется. Тем не менее можно говорить о перегруппировке отдельных микроорганизмов в зоне корня различных растений. Это определяется тем, что состав корневых выделений и органических остатков разных растений имеет некоторые особенности. Так, например, известно, что клубеньковые бактерии обильнее размножаются в ризосфере бобовых растений, Azotobacter лучше себя чувствует в зоне корня определенных растений. Отдельные растения селекционируют в зоне корня грибы и т. д.

Сапрофитные микроорганизмы, как правило, не проникают в корни жизнеспособных растений. Поэтому описанные в литературе факты нахождения обычных бактерий в корневых волосках и тканях корня должны быть объяснены явлениями, связанными с их отмиранием. Исключение составляют лишь специфическая группа симбионтов растений (бактерии и грибы), о которых говорится ниже, а также паразитарные микроорганизмы.

Какую же роль сапрофитные микроорганизмы зоны корня играют в жизни растений? Прежде всего нельзя отрицать их значения как разрушителей органических соединений, подготавливающих минеральную пищу для растений. Растительный организм строит свое тело в основном из минеральных соединений, хотя может ассимилировать некоторые довольно сложные органические соединения. И. С. Шулов и Г. Г. Петров в лаборатории Д. Н. Прянишникова показали способность растений к использованию некоторых органических азотсодержащих (в частности аминокислот) и фосфорных соединений. Однако, по данным Е. И. Ратнера, растения ассимилируют только те органические соединения азота и фосфора, которые разрушаются ферментами корней. Так, гликокол, глютаминовая, аспарагиновая кислота, отчасти аргинин и аланин, дезаминируются с освобождением аммиака, который и усваивается растительным организмом. Аминокислоты, устойчивые против воздействия ферментного аппарата корней, могут усваиваться лишь после их разрушения микроорганизмами, т. е. после освобождения азота из аминогруппы в виде аммиака. К подобным аминокислотам относятся тирозин, фенилаланин, валин, лейцин и др.

Растительный организм все же хуже усваивает аминокислоты по сравнению с солями аммония и азотной кислоты. Из фосфорсодержащих органических соединений корневая система растений может гидролизовать глицерофосфаты и сахарофосфаты. Другие соединения становятся доступными растению после их разрушения микроорганизмами (рис. 85). Минеральный фосфор вообще лучше усваивается растениями, чем доступные им фосфорорганические соединения.

Корни растений могут всасывать подчас органические соединения с довольно большой молекулой. Поэтому склонность растений к питанию минеральными веществами должна быть объяснена типом обмена, а не легкостью проникновения в корень тех или иных веществ. Поскольку наиболее энергичные микробиологические процессы совершаются в ризосфере, то здесь происходит накопление бо́льших количеств воднорастворимых элементов пищи растений, чем в почве, несмотря на их усиленное потребление корневой системой растений (табл. 51).

В ризосфере обнаруживаются не только больше фосфорных и калийных, но и азотсодержащих легкорастворимых соединений. Размер мобилизации питательных веществ зависит от запаса соответствующих органических веществ в почве и окружающих условий. Во время жизнедеятельности микроорганизмов выделяются углекислый газ и вещества кислой природы. Даже CO_2 способствует растворению и повышению усвоения растением ряда малодоступных соединений (углекислой извести, фосфатов кальция, некоторых силикатов калия и магния, а также других соединений). Еще более сильно действуют минеральные и органические кислоты, выделяемые микроорганизмами. Например, отмечается существенное увели-

Рис. 85. Влияние микроорганизмов на доступность растениям фосфорорганических соединений (по Е. И. Ратнеру)

а, б — стерильная среда, в которую фосфор дан в форме рибонуклеиновой кислоты (РНК), *в* — та же среда, зараженная микроорганизмами (после распада РНК легко усваивается растением), *г* — стерильная среда, в которую фосфор дан в форме фитина

чение запасов легкодоступных соединений фосфора при интенсивном процессе нитрификации. Растворяющим действием обладают и различные органические кислоты, образуемые многими микроорганизмами.

По всей видимости, в результате выделения корневой системой растений органических кислот могут образоваться соединения типа хелатов. Даже в карбонатных почвах, где железо неподвижно, растения в достаточной мере обеспечиваются этим элементом. То же можно сказать и о ряде других катионов.

Разные растения резко отличаются между собой по отношению к трудно растворимым соединениям, например фосфатам. Это зависит не от деятельности микроорганизмов их ризосферы, а от характера обмена веществ у растений. Уже отмечалось выше, что растения, потребляющие много катионов, в том числе кальция, способствуют

Таблица 51

Содержание доступных растениям минеральных соединений фосфора и калия в зоне корня и в почве
(в мг на 100 г сухой почвы)

Культура	Дата наблюдения	P_2O_5		K_2O	
		вне корней	в ризосфере	вне корней	в ризосфере
Ячмень	8.VII	18,6	22,5	9,3	12,8
Озимая пшеница	13.VII	37,2	43,2	6,6	27,9
Овес	19.VII	31,5	34,5	10,7	34,4
Клевер	18.VI	16,2	21,9	6,4	8,2
Злаково-бобовая травосмесь	13.VI	19,5	27,0	7,8	10,4

Примечание. В таблице приведены данные И. И. Канивца.

переводу в раствор фосфорной кислоты, которая в таком случае лучше ассимилируется корневой системой.

Определенное влияние на растения могут оказать микроорганизмы зоны корня в силу их способности синтезировать витамины. Установлено, например, что бактерии ризосферы вырабатывают тиамин, витамин B_{12}, пиридоксин, рибофлавин, пантотеновую кислоту и другие витамины. Они синтезируют также ростовые вещества: гиббереллин и гетероауксин. Это имеет определенное значение для растений. Высшие растения являются вполне автотрофными в отношении витаминного питания и способны к самостоятельному синтезу всех необходимых им витаминов. Однако растения нередко испытывают недостаток в тех или иных витаминах и положительно отзываются на внесение их извне. Не удивительно поэтому, что и витамины, и ростовые вещества микробного происхождения способны также оказать пользу сельскохозяйственным растениям. По данным Е. И. Ратнера, витамины группы В (тиамин, пиридоксин, рибофлавин, никотиновая кислота) могут для бобовых растений заменить микроэлемент молибден. Очевидно, витамины выполняют определенную роль в переносе электронов водорода при ферментативных реакциях, происходящих в тканях растения. Эту же функцию может взять на себя рибо-

нуклеиновая кислота, которая также образуется в почве микроорганизмами.

Установлено, что почвенный слой содержит различные витамины и другие «факторы роста» растений и микроорганизмов. Ими более богаты слои почвы, обычно населяемые микроорганизмами, в том числе и ризосфера. Ниже представлен перечень витаминов, содержащихся в почве (в мкг на 1 кг) по данным М. Н. Мейселя:

Тиамин	2,9—19,3	Никотиновая кислота	0,1—0,35
Рибофлавин	0,09—9,8	Парааминобензойная кислота	+
Биотин	0,023—0,62	Пантотеновая кислота	+
Витамин B_{12}	2,0—15,0	Фолиевая кислота	+
Витамин B_6	4,0—14,0	Инозит	+

Примечание. + — количественно витамин не определен.

Большая концентрация витаминов и других биологически активных веществ в зоне корня объясняется тем, что здесь размножаются преимущественно неспороносные бактерии, активно синтезирующие данные соединения. Бациллы, в большем количестве населяющие массу почвы, менее способны к данной функции. Материалы табл. 52

Таблица 52

Численность бактерий (в %), способных синтезировать биологичееки активные вещества

Факторы роста	Выделенные бактерии		
	почва	ризосфера	ризоплана
Тиамин	28,0	51,6	68,0
Биотин	14,0	33,3	43,0
Никотиновая кислота	32,7	71,7	74,0
Фолиевая »	26,2	68,5	61,0
Никотиновая »	30,8	71,7	74,0
Рибофлавин	27,0	72,7	76,0
Пиридоксин	18,7	56,6	58,0
Витамин B_{12}	14,0	20,2	27,0

Примечание. В таблице приведены данные канадского микробиолога А. Локхеда.

вполне подтверждают отмеченное нами положение, что большинство обитающих в зоне корня бактерий способны синтезировать витамины.

Влияние микроорганизмов на растения, развивающиеся в условиях хорошего питания, прослежено рядом исследователей. Ниже мы приводим лишь два примера. Так, Е. И. Ратнер поставил опыт с водными стерильными и нестерильными растениями кукурузы, которые выращивались на питательной смеси Кнопа. Как показывают данные табл. 53, заражение среды микроорганизмами

Таблица 53

Влияние микроорганизмов на состав пасоки растений (расчет на 1 г корней)

Опытные растения	Аминный и амидный азот, мг	Органический азот, мг	P^{32} (в имп/мин)		
			общий	нуклеопротеидный	липоидный
Стерильные	1,309	1,191	$1,73\times10^6$	6683	1555
Зараженные	1,562	1,960	$1,19\times10^6$	12055	3555

Примечание. Опыт был поставлен с радиоактивным фосфором и в трех последних графах таблицы дан учет отдельных фракций, в которые вошел P^{32}.

ризосферы сопровождалось существенными сдвигами в обмене веществ. В анализируемой пасоке значительно увеличилось содержание органических форм азота и фосфора (нуклеопротеидного и липоидного). Таким образом, способность растений к автотрофии несомненна, но биологически активные соединения микробного происхождения могут оказать на их рост положительное влияние.

Высказанная точка зрения подтвердилась в опытах Е. Х. Ремпе. В ее опытах различные растения, произраставшие на богатой питательной среде Гельригеля, чувствовали себя лучше при инфицировании среды микроорганизмами (рис. 86).

В почве нетрудно встретить микроорганизмы не стимулирующие, а, наоборот, ингибирующие рост растений. Несомненно также, что микрофлора зоны корня является определенным биологическим барьером, влияющим на взаимоотношения высших растений и паразитов.

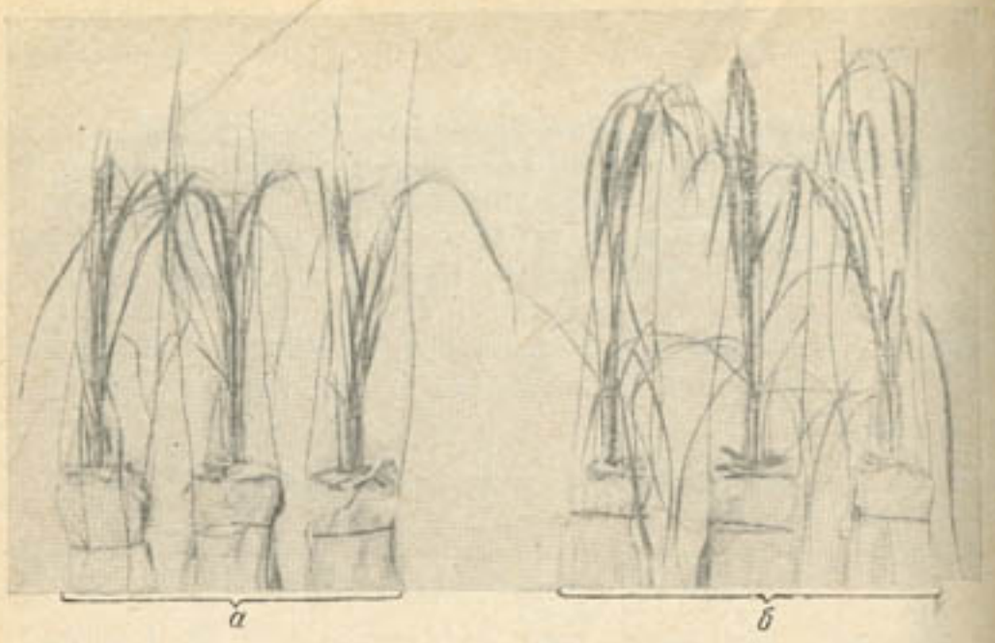


Рис. 86. Влияние микроорганизмов на рост овса. Растения развивались на песчано-каолиновой смеси, содержавшей полноценную минеральную среду (по Е. Х. Ремпе)

а — стерильно выращенные растения, *б* — сосуды были инокулированы почвенной микрофлорой

Потребляя питательные вещества, ризосферные микроорганизмы препятствуют развитию фитопатогенных микробов в почве. Важно также и то, что многие сапрофиты являются антагонистами возбудителей болезней и подавляют их рост. Работами Н. А. Красильникова показано, например, что в ризосфере люцерны активно размножаются бактерии, угнетающие возбудителей вертициллезного увядания хлопчатника. Поэтому введение люцерны в севообороты с культурой хлопчатника не только обогащает почву азотом, но дает и большой санитарный эффект.

К настоящему времени осуществлены успешные попытки усиления устойчивости растений к некоторым заболеваниям путем заражения семян растений культурами микробов-антагонистов (см. раздел: «Использование явления микробного антагонизма для защиты растений»).

Отмеченные выше моменты говорят о положительной роли прикорневой микрофлоры. Однако при определенных условиях ее деятельность может нанести существенный ущерб растению. Микроорганизмы почти всегда

используют для питания некоторое количество минеральных соединений. Поэтому резерв веществ, необходимых для высшего растения, несколько уменьшается. Однако размер подобного «биологического закрепления» не бывает значительным и не причиняет заметного ущерба растению. Обстановка существенно изменяется, как уже отмечалось ранее, при внесении в почву веществ с широким отношением C : N, например соломистого навоза, соломы и т. д. В таких случаях микроорганизмы быстро размножаются и потребляют значительные количества азота, фосфора и других элементов. В результате растение начинает страдать от дефицита необходимых ему элементов питания.

Биологическое закрепление питательных для растений элементов временно. Индивидуальная жизнь микроорганизмов в почве недолговечна. После отмирания клетки микроорганизмов минерализуются, и заключенные в них минеральные вещества освобождаются. Это отмечается обычно на следующий год после внесения в почву веществ, богатых углеродами.

Весьма существенна роль микрофлоры, окружающей корень растения, в потерях азота при денитрификации. Многие микроорганизмы этой зоны способны восстанавливать нитраты до газообразного азота. В определенных условиях они вызывают редукцию нитратов, поэтому бесполезно тратится ценный для растений резерв питательного материала.

Все изложенное заставляет признать весьма перспективной работу по изучению состава и роли микрофлоры зоны корня. Без сомнения, возможна разработка приемов, направленных к регулированию ее деятельности, т. е. к усилению развития полезных и устранению нежелательных групп этих микроорганизмов. Работа в этой области только еще начинается.

Корневые клубеньки и микориза

Многие растения вступают в тесные симбиотические отношения с почвенными микроорганизмами. Внедряясь в корневую систему, микроорганизмы питаются органическими соединениями, синтезированными растениями. В свою очередь растения получают от микробов-симбионтов ряд необходимых им веществ.

В материале, ранее изложенном, был рассмотрен симбиоз многих бобовых растений с клубеньковыми бактериями. Как уже нам известно, в подобных случаях на корнях бобовых растений образуются вздутия — клубеньки, клетка ткани которых содержит большое количество бактерий (Rhizobium). Благодаря симбиозу становятся возможными фиксация молекулярного азота и удовлетворение потребности растений в этом элементе. Было также отмечено, что у многих растений, не относящихся к семейству бобовых, тоже образуются клубеньки. Микроорганизмы, вызывающие их формирование, еще не изучены, но установлено, что этот симбиоз также обеспечивает связывание молекулярного азота.

Можно считать также выясненным, что практически все наземные растения умеренной и южной зон находятся в симбиотическом отношении с различными грибами. Их корневая система образует с грибом так называемый грибокорень (микоризу). В условиях Севера некоторые растения микоризы не образуют совсем, или она имеет у них нетипичную структуру (Б. А. Тихомиров).

Предположение о том, что между корневой системой и грибами существуют тесные взаимоотношения, возникло давно. Оно основывалось отчасти на всем известной взаимосвязи между типом леса и составом обитающих в них съедобных грибов. Если осторожно раскопать корневую систему дуба, то нетрудно установить, что развивающийся около нее мицелий и плодовые тела белого гриба взаимно связаны друг с другом (рис. 87).

Важную веху в развитии учения об отношениях почвенных грибов и высших растений составила работа русского ученого Ф. М. Каменского, изучавшего в конце прошлого века анатомическое строение корней подъельника (Monotropa hypopitis). Он установил, что корни этого растения, в особенности их окончания, покрыты толстым слоем грибного мицелия. Сильно сплетенные гифы гриба так плотно прилегают к эпидермису корней, что последние не могут непосредственно соприкасаться с землей. Ф. М. Каменский сделал заключение о возможности симбиотических взаимоотношений между грибом и корневой системой подъельника. Действительно, в природной обстановке подъельник не развивается из семян в отсутствие гриба.

Последующие работы, особенно исследование немец-

Рис. 87. Плодовое тело белого гриба на корнях дуба (по К. Мацуи)

кого ученого Б. Франка, позволили установить присутствие грибного мицелия на активной части корневой системы лиственных и хвойных древесных пород.

Сложный комплекс, образованный корневой системой растений и грибом, Франк назвал «микоризой», что в буквальном переводе значит «грибной корень». Позднее это понятие было расширено и распространено на ризомы лишайников, ризоиды мхов и проталлы папоротников.

В конце прошлого века русский ученый И. Варлих нашел, что корни орхидей пронизаны мицелием гриба. Орхидеи не растут без гриба-симбионта, и обеспечение этого сожительства является непременным условием их разведения.

Совокупность имеющихся к настоящему времени данных позволяет заключить, что микоризы широко распространены среди самых разнообразных групп высших растений. Они обнаруживаются у большинства растений Арктики, среднего и южного поясов, а также в тропиках. Лишь водные растения не имеют микоризы.

Внешний вид и внутренняя структура микориз могут сильно варьировать. Различают эктотрофную, эндотрофную, переходную (экто-эндотрофную) микоризу и, наконец, иногда говорят о так называемой перитрофной микоризе. Между только что отмеченными типами микориз могут быть всевозможные переходы.

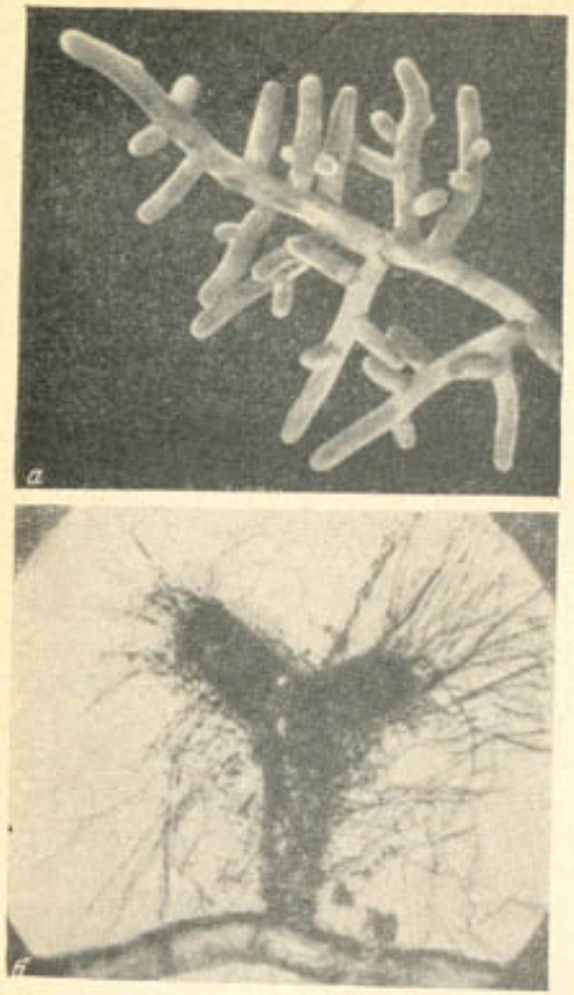


Рис. 88. Эктографная микориза на корнях разных древесных пород

а — микориза у сосны (по Е. Бьеркману),
б — микориза у дуба (по А. Хатчу)

Весьма распространена эктотрофная микориза, свойственная древесным породам. В данном случае корень окутывается достаточно плотным грибным чехлом, от которого во все стороны распространяется густая сеть гифа. Эктотрофная микориза различается по цвету мицелиального чехла. Окраска гифа может быть беловатой, серой, розовой, бурой и других тонов. По внешнему виду микоризного чехла различают микоризу с войлочной поверхностью, волосистую, или щетинистую, и совершенно гладкую (рис. 88).

При эндотрофной микоризе грибные гифы проникают в корень на небольшую глубину, ограничиваясь преимущественно межклетниками эктодермы. Здесь гифы, переплетаясь, образуют густую сеть, названную «гартиговской», по имени ученого (Р. Гартига), ее обнаружившего.

При наличии эктотрофной микоризы плотный грибной чехол очень часто так окутывает окончания корней, что корневые волоски исчезают. Поглощение воды и питательных веществ из почвы в таком случае осуществляется при помощи мицелия гриба.

Наружный слой клеток коры корня подвергается обычно более или менее полному разрушению. Под грибным чехлом располагается слой клеток, богатых дубильными веществами. Главные окончания корней (ростовые окончания) иммунны к грибу и не образуют микоризы. Рост их в длину продолжается все лето и обеспечивает охват корневой системой все большего и большего объема почвы. Это обстоятельство связано с тем, что ростовые корни быстро пробковеют. В первичном строении остается только утолщенное окончание. Они теряют первичную кору и прекращают всасывать воду и питательные вещества. В отличие от ростовых корней, сосущие окончания длительное время сохраняют первичное строение и имеют в эндодерме многочисленные пропускные клетки, которые позволяют им поглощать из почвы воду и растворенные в ней питательные вещества.

Эктотрофная микориза — однолетнее образование и каждый год возобновляется. Формирование микоризы понятно из рис. 89, который следует рассматривать как схему, так как структура микоризы может довольно сильно различаться даже у одного и того же растения.

Эндотрофная микориза свойственна травянистой растительности. Она имеется даже у растений, образующих клубеньки. При формировании эндотрофной микоризы мицелий гриба распространяется не только между клетками коровой паренхимы, но, как правило, внедряется в них (рис. 90). Клетки коровой паренхимы остаются жизнеспособными и переваривают внедрившийся в них мицелий. Особенно явно этот процесс происходит в более глубоко расположенных коровых клетках. Он весьма напоминает явление фагоцитоза. Под влиянием содержимого клетки внутриклеточный мицелий иногда образует клубки (пелотоны), а нередко древовидные разветвления (арбускулы) или вздутые окончания (спорангиолы и везикулы).

Описанные образования даны на рис. 91. У корней с эндотрофной микоризой часть мицелиальных окончаний выходит в почву. Такие гифы называются эмиссионными.

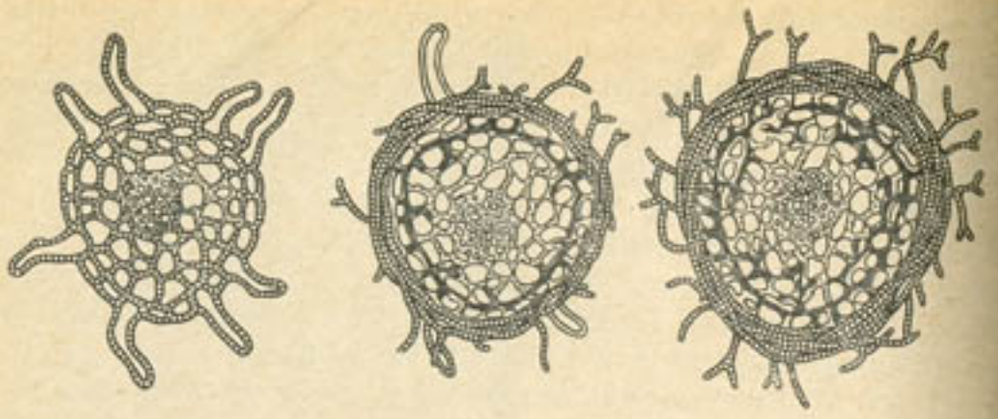


Рис. 89. Формирование эктотрофной микоризы. Постепенное образование грибом сети Гартига (черный цвет) и микоризного чехла приводит к редукции корневых волосков

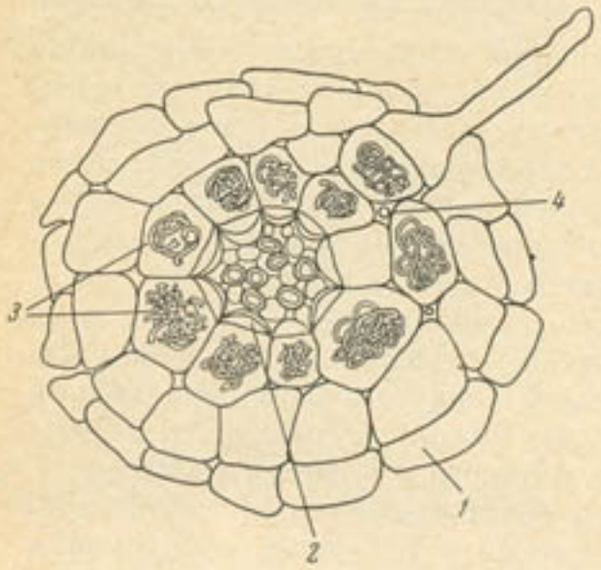


Рис. 90. Эндотрофная микориза у пшеницы (по Е. П. Куклиной)

1 — эпидермис,
2 — эндодерма,
3 — паренхимные клетки со скоплениями гриба (в некоторых клетках мицелий гриба растворяется),
4 — межклеточная гифа

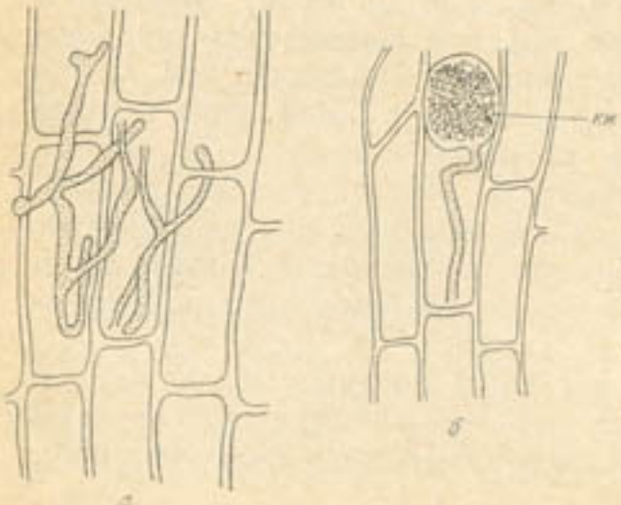


Рис. 91. Внутриклеточные гифы при эндотрофной микоризе

а — клетки паренхимы с гифами гриба,
б — образование везикула (кж — капельки жира)

Они не так густы и не образуют грибного чехла, как при эктотрофной микоризе. Поэтому корневые волоски у растений с эндотрофной микоризой обычно сохраняются.

Микориза переходного типа, встречающаяся у травянистой растительности, совмещает в себе черты, свойственные эктотрофной и эндотрофной микоризам.

Описана так называемая перитрофная микориза. В данном случае грибы не вступают с растением в тесную связь, но, поселяясь в ризосфере, окутывают корень чехлом.

От истинных микориз следует отличать псевдомикоризы, образуемые паразитарными грибами. Они лишь внешне напоминают микоризы, но поражают все ткани корня и имеют совершенно иную физиологическую основу. Кроме вреда они ничего растению не приносят. Грибы-микоризообразователи значительно усиливают и улучшают развитие корневой и надземной частей растения.

По отношению к грибам-микоризообразователям высшие растения могут быть разделены на следующие группы:

1. Облигатно-микотрофные растения, не развивающиеся без гриба. Сюда должны быть причислены немногочисленные растения, вроде подъельника и орхидей.

2. Растения, улучшающие свой рост и развитие в присутствии микоризы. К этой группе относятся многочисленные древесные и кустарниковые породы (дуб, граб, хвойные и т. д.), а также травянистые растения, в том числе сельскохозяйственные культуры.

3. Растения, развивающиеся без микоризы. Сюда должны быть причислены все водные и небольшая группа наземных растений (бересклет, лавровишня и др.).

Грибы-микоризообразователи древесной и особенно травянистой растительности изучены недостаточно. Систематическое положение известных к настоящему времени грибов-микоризообразователей весьма разнообразно. Здесь имеются представители фикомицетов, аскомицетов и базидиальных грибов. Напомним, что к последним принадлежат шляпные грибы, многие из которых съедобны.

Установлено, что микориза у одного и того же растения может образовываться разными грибами, вступающими в симбиоз с соответствующим растением. С другой стороны, один и тот же гриб способен давать микоризу с различными растениями. Впрочем, у ряда грибов проявляется известная специфичность. Этим обстоятельством

объясняется весьма характерный состав шляпных грибов в лесах, различных по составу древесных пород.

Все условия, способствующие хорошему росту растений, как правило, улучшают формирование у них микоризы. Весьма благоприятное влияние на формирование микоризы оказывают органические и большинство минеральных удобрений. Лишь внесение азотных удобрений подавляет микоризообразование. Это объясняется, очевидно, тем, что содержание в растении значительных количеств азота способствует переработке углеводов в белки, вследствие чего ухудшается питание гриба-симбионта.

Какую же пользу грибы-микоризообразователи приносят высшему компоненту?

Это влияние весьма многогранно. Грибной мицелий, окружающий корень, увеличивает его рабочую поверхность. Благодаря этому корневая система растения лучше поглощает влагу и питательные вещества из почвы. Установлено, в частности, что радиоактивные соединения фосфора быстрее ассимилируются корневой системой растений в случае, если у нее есть микориза. Растения, у которых имеется микориза, легче переносят засуху.

Многие органические соединения могут минерализоваться грибами-микоризообразователями, в результате чего улучшается питание растения. Некоторые грибы-симбионты даже разрушают перегной. Грибы-микоризообразователи синтезируют биологически активные вещества и таким образом содействуют росту растений.

Можно отметить, что подавляющее большинство грибов-микоризообразователей не способно фиксировать молекулярный азот и как азотонакопители никакой роли не играют. Исключением, по-видимому, является лишь гриб Phoma — симбионт вереска и некоторые грибы-симбионты сосны.

Образование микориз становится возможным лишь при наличии в почве соответствующих грибов. Обычно они имеются в микробном ценозе почвы. Однако в некоторых случаях, например при степном лесоразведении, когда в почве отсутствуют грибы-микоризообразователи древесных растений, целесообразно позаботиться о внесении в почву полезных грибов. Этот вопрос разбирается в следующей главе настоящей книги.

Эпифитная микрофлора растений

Часть микроорганизмов, развивающихся в зоне корня, во время вегетации растения переходит на его надземные органы и продолжает здесь размножаться. Некоторое количество микроорганизмов заносится на поверхность растений с пылью и насекомыми. Микроорганизмы, развивающиеся на поверхности растений, получили название «эпифитов». Микробы-эпифиты не паразитируют на растении, а растут за счет нормальных выделений его тканей и имеющихся на поверхности растений небольших количеств органических загрязнений (пыль и т. д.).

Довольствоваться скудными запасами питательных материалов, которые имеются на поверхности растений, могут далеко не все микроорганизмы. Поэтому состав эпифитной микрофлоры растений довольно специфичен. До 80% от общего числа микроорганизмов эпифитов составляют клетки Pseudomonas herbicola aureum. Эта бактерия на мясо-пептонном агаре образует золотисто-желтые колонии. В небольшом количестве здесь могут быть обнаружены и другие бактерии. Бациллы и актиномицеты среди эпифитных микроорганизмов представлены бедно, но чаще встречаются зародыши разных грибов, например Penicillium, Fusarium, Mucor и т. д. Характерной особенностью эпифитной микрофлоры является преобладание в ее составе группы темнопигментированных грибов (сем. Dematiaceae).

Нередко среди эпифитных микроорганизмов обнаруживаются полупаразиты и паразиты. У них создаются особые отношения с растениями. Эти микроорганизмы нарушают целостность растительных покровов, внедряются в ткани растения и вызывают явное или скрытое его заболевание. Существование эпифитных микроорганизмов на здоровом растении в значительной мере связано с климатическими условиями. Во влажную погоду их численность возрастает, а в сухую, наоборот, уменьшается. У тех растений, которые интенсивнее выделяют продукты обмена на поверхность тканей, микрофлора богаче и разнообразнее. В условиях влажного тропического климата на листовой поверхности растений могут размножаться столь влаголюбивые организмы, как представители родов Azotobacter, Beijerinckia, дрожжи, лишайники и даже простейшие (Ж. Руинен).

Кроме стебля, листьев и других наземных органов растений, микроорганизмы находятся и на семенах. Исключение составляют лишь семена, плотно закрытые плодовыми или семенными оболочками, например плоды бобовых. В таких случаях до момента раскрытия оболочек семена практически лишены микрофлоры.

Данные табл. 54 характеризуют микрофлору зерна пшеницы, выросшей под Москвой в условиях довольно влажного года. Учет микроорганизмов был произведен

Таблица 54

Эпифитная микрофлора пшеницы (на 1 г сухой массы)

Часть растения	Период выколашивания		Молочная зрелость		Полная зрелость	
	общее число микроорганизмов	число бацилл	общее число микроорганизмов	число бацилл	общее число микроорганизмов	число бацилл
Лист	600	20	19300	280	55880	83
Стебель	160	10	11300	150	17600	53
Колос	300	40	1300	166	4700	80
Зерно (стерильно извлеченное)	—	—	—	—	1530	3
Зерно (ручной обмолот)	—	—	—	—	5400	20
Зерно (обмолот комбайном)	—	—	—	—	53000	23

на мясо-пептонном агаре. Так как на поверхности растений имеется немного грибов и актиномицетов, то приводимые цифры практически показывают число бактерий. К моменту полной спелости численность микрофлоры зерна значительно увеличивается. На поверхности растений доминируют неспорообразующие палочки. Они наиболее богато представлены и на зерне.

При уборке и обмолоте зерно сильно загрязняется микроорганизмами. Большое значение при этом имеют пыль и почва, содержащие огромное количество микроорганизмов. Попадая на зерно, они сильно загрязняют зерновую массу микроорганизмами.

Зерно, находящееся в зернохранилищах, обычно имеет богатую микрофлору. Ниже мы указываем среднее число

микроорганизмов на зерне, взятом с заготовительных пунктов (в тыс. на 1 г зерна):

Рожь	2500	Горох	40
Пшеница	1500	Кукуруза	20
Овес (без цветочных пленок)	700	Просо	20
Рис (без цветочных пленок)	250		

Приведенные данные показывают, что степень обсеменения разного зерна микроорганизмами неодинакова. Здесь сказываются индивидуальные особенности растения, условия созревания и морфологические признаки зерна. Так, бороздка, шероховатая поверхность эпидермиса или цветочные пленки способствуют скоплению на поверхности зерна большого количества пыли и микроорганизмов. Поэтому зерно злаковых имеет больше микроорганизмов, чем семена некоторых масличных, а также бобовых, имеющих гладкую поверхность. Последние к тому же созревают в бобах и защищены до обмолота от микроорганизмов.

Большая часть микроорганизмов зерна состоит из неспороносных палочек. Среди них доминирует Pseudomonas herbicola aureum. Здесь можно встретить и большое число видов других микроорганизмов, но они представлены в нормальном зерне бедно.

Численность грибов обычно колеблется в пределах нескольких тысяч на 1 г зерна. Здесь обнаруживаются виды Penicillium, Alternaria, Aspergillus, Mucor и другие грибы. На свежеубранном зерне кукурузы встречаются грибы из родов Cladosporium Fusarium.

При хранении хорошо подсушенного зерна количество микроорганизмов сильно уменьшается. Однако при некондиционной влажности грибные организмы, в том числе патогенные (Helmintosporium, Alternaria и т. д.), могут размножаться на зерне. Это одна из причин снижения всхожести и жизнеспособности семян, а также урожайности растений.

Актиномицеты не являются существенным компонентом микрофлоры зерна, и видовой состав их на этом субстрате не привлекал внимания исследователей.

Какое же влияние оказывают эпифитные микроорганизмы на растительный организм? Это воздействие может быть весьма разнообразным в зависимости от окружающих условий. В первые этапы прорастания зерна эпи-

фитные микроорганизмы начинают размножаться и переходят на корневую систему и проросток. При пониженных температурах интенсивнее развиваются более холодоустойчивые микроскопические грибы, среди которых имеются паразитарные формы. В результате резко понижается полевая всхожесть зерна. Предварительное протравливание семян резко уменьшает вред, приносимый эпифитными и паразитарными грибами.

В связи с изложенным существенный интерес представляет работа К. Я. Калашникова, показавшего, что протравливание семян кукурузы дает наибольший результат в условиях холодного климата. Это вполне понятно, так как при низкой температуре почвы растения обладают меньшим иммунитетом и могут угнетаться даже сапрофитными микроорганизмами. В табл. 55 приводятся результаты работы К. Я. Калашникова с кукурузой ВИР-42, лабораторная всхожесть которой равнялась 99%. Семена кукурузы протравливались 50% ТМТД (тетраметилтиурамиддисульфид).

Таблица 55

Влияние протравливания семян кукурузы на их полевую всхожесть

Район опыта	Полевая всхожесть семян, в %	
	непротравленные	протравленные
Ленинградская область	10	54
Бурятская АССР	23	44
Рязанская область	52	57
Новосибирская область	49	70
Кустанайская область	77	82
Киевская область	90	96
Крым	98	100

В меньшей степени, чем у кукурузы, но все же достаточно велики потери и других культур от пониженной полевой всхожести семян. Эта проблема заслуживает большего внимания микробиологов и агрономов, чем уделялось до сих пор.

Рис. 92. **Влияние гриба Alternaria на рост эспарцета**

а — растения, выросшие из нестерильных семян, зараженных грибом Alternaria;

б — растения, выросшие из семян, обработанных гранозаном, на которых гриб был убит

В полном соответствии с изложенным находятся результаты опытов А. А. Невзорова, который установил, что рассада страдает от холода значительно сильнее в том случае, если она находится в субстрате, богатом микроорганизмами. Если, например, почву обработать паром, то растения лучше переносят мороз. Это легко объяснить уничтожением грибной микрофлоры и частично бактерий.

Среди эпифитной микрофлоры встречаются полупаразитарные грибы, например некоторые виды рода Alternaria. Они способны внедряться в ткани растущего растения, сильно замедлять его развитие, а в конечном счете снижать урожай. Наши опыты с эспарцетом, семена которого особенно богаты Alternaria, показали, что освобождение их от этого гриба резко увеличивает урожайность (рис. 92).

В определенной обстановке эпифитные микроорганизмы могут быть полезны для растения. Размножаясь на поверхности растения, они создают биологический барьер, препятствующий проникновению паразитов в ткани растения. Путем усиленного размножения эпифитной микрофлоры удавалось увеличивать ее антагонистическое действие фитопатогенным микроорганизмам. Имеются наблюдения, говорящие о том, что эпифиты ослабляют развитие на растениях таких паразитарных грибов, как

Colletotrichum graminearum, Fusarium lini, Helmintosporum sativum, Alternaria solani и т. д. Многие эпифитные микроорганизмы снижают активность бактерии Erwinia amylovorum, которая вызывает опасную болезнь — ожог плодовых, гриба Hypoxylon pruinatum — возбудителя рака —деревьев и других патогенов. Следовательно, в принципе возможно ставить вопрос о борьбе с некоторыми болезнями растений путем воздействия на их эпифитную микрофлору.

Большую роль эпифитные микроорганизмы играют при хранении зерна и семян. При созревании влажность их сильно снижается и достигает уровня, при котором размножение микроорганизмов делается невозможным. В спелом зерне вся влага находится в связанном состоянии и недоступна микроорганизмам. Поэтому они здесь сохраняются в покоящемся состоянии (анабиозе). Постепенно численность микроорганизмов на зерне даже снижается. При увлажнении зерна и семян в силу тех или иных причин микроорганизмы начинают бурно размножаться и вызывают их порчу.

Какие же условия делают возможным развитие на зерне и семенах микроорганизмов? Это прежде всего зависит от влажности зерна и температуры окружающей среды. Отдельные группы микроорганизмов начинают развиваться на зерне при разных показателях влажности. Так, например, при температуре около 15—20°С некоторые грибы могут размножаться на зернах пшеницы, имеющей влажность 14,5—15,0%, а для бактерии необходимо увлажнение зерна до 17,5—18%. Таким образом, первыми микроорганизмами, начинающими расти на увлажненном зерне, являются грибы.

Для каждого сорта зерна имеется своя критическая влажность, при которой возможно размножение микроорганизмов. Так, при температуре 15—20° грибы начинают развиваться на зернах пшеницы и кукурузы при влажности 14,5—15%, на семенах бобов — при 16% и подсолнечника — при 7—9%. Колебания влажности в этих случаях зависят от различий в уровне связанной воды у различных семян и зерен. Они определяются структурой и химическим составом материала. Например, наличие значительного количества жиров снижает в зерне содержание гидрофильных коллоидов, т. е. веществ, хорошо удерживающих влагу (главным образом белков

и крахмала). Поэтому у семян масляничных растений уровень критической влажности низок.

Микроорганизмы начинают развиваться на зерне лишь тогда, когда в нем появляется свободная вода, т. е. степень увлажнения превышает уровень связанной воды. Степень увлажнения хранимого зерна зависит от влажности окружающего воздуха. К настоящему времени установлены величины «равновесной» влажности семян и зерна растений при различной влажности воздуха. Руководствуясь этими показателями, можно создавать условия хранения зерна и семян, предупреждающие их порчу.

Совершенно очевидно, что развитие микроорганизмов на зерне и семенах зависит также от температурных условий. Конечно, это относится к увлажненному материалу, так как на сухом зерне независимо от температуры развития микроорганизмов не происходит. На зерне с повышенной влажностью рост микроорганизмов будет происходить тем быстрее, чем выше температура. На рис. 93 представлена схема зависимости влияния влажности зерна и температуры среды на развитие различных групп микроорганизмов. Как показано на схеме, при 10° даже довольно влажное зерно, имеющее 18—19% влаги, может храниться хорошо. При 15—20° оно начинает быстро плесневеть и портиться под действием бактерий. В данном случае лишь влажность в 14—15% может предупредить порчу зерна. Для успешного хранения зерна при более высокой температуре требуется еще более низкая его влажность.

Активное развитие микроорганизмов в зерновой массе различных культур при одной и той же степени увлажнения начинается в разные сроки. Пшеница, рожь, ячмень, горох, бобы и гречиха более устойчивы. В просе, кукурузе и подсолнечнике развитие микроорганизмов происходит быстрее и интенсивнее. Это различие определяется морфологическими, анатомическими и химическими особенностями семян.

При подмочке зерна свойственная ему эпифитная микрофлора быстро исчезает. Начинают развиваться разные плесени, преимущественно представители родов Penicillium и Aspergillus. Последний род доминирует при повышенных температурах (выше 25°). Из бактерий на зерне первоначально обильно размножаются микрококки, полностью вытесняющие Pseudomonas herbicola. Позднее

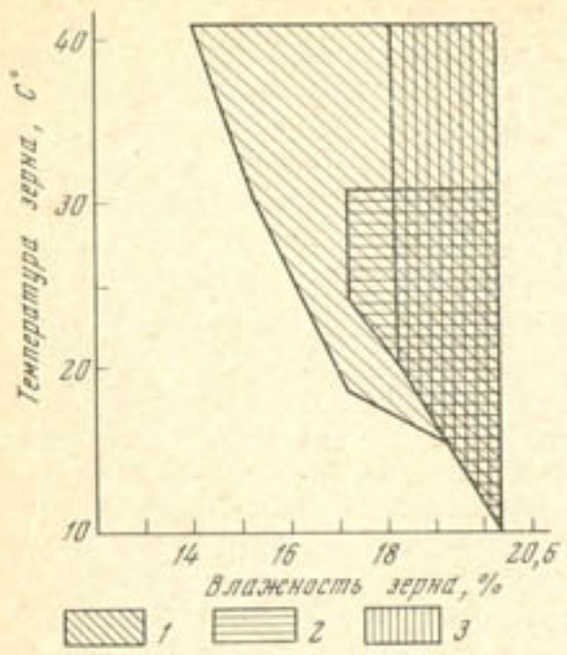


Рис. 93. Влияние температуры и влажности зерновой массы на развитие плесневых грибов и микрококков

1 — зона роста грибов рода Aspergillus,
2 — рода Penicillium,
3 — зона роста микрококков

же появляются разнообразные неспороносные палочки, а при повышенных температурах — бациллы (Bac. mesentericus, Bac. subtilis и др.). Отмеченные нами факты позволяют заключить, что по составу микрофлоры зерна можно довольно верно судить об условиях, в которых оно хранилось.

При более или менее длительном развитии микроорганизмов масса зерна может разогреться. Микроорганизмы в процессе своей жизнедеятельности выделяют много тепла. Зерновые массы имеют низкую теплопроводность и поэтому хорошо аккумулируют тепло. Наряду с микроорганизмами тепло выделяется в результате дыхания зерна, развития насекомых и т. д.

Глубоко зашедший процесс разогревания зерна приводит к повышению его температуры до 40—60°. Зерно при этом нередко приобретает темную окраску — «обугливается». Это результат образования в нем темноокрашенных соединений меланоидной природы. При высокой температуре зерно может спекаться и образовывать монолитную массу, с трудом удаляемую из хранилища. Пищевая и кормовая ценность подобного зерна, конечно, полностью теряется. Однако в нем сохраняется много углеводов, и его можно использовать в технических целях (для сбраживания на спирт и другие продукты).

Процесс разогревания зерна, в результате которого

температура достигает более 40°, протекает с участием термофильных бактерий.

Все изложенное выше свидетельствует о том, что правильные условия хранения зерна должны сводиться к недопущению развития на нем микроорганизмов.

Развитие на растениях токсигенных грибов

К биологически активным веществам, синтезируемым некоторыми группами микроорганизмов, следует отнести токсины — вещества, вызывающие заболевание высших организмов. Токсины вырабатываются как патогенными микроорганизмами, так и некоторыми сапрофитами. Существуют токсины, связанные с протоплазмой микроорганизмов (эндотоксины), другие же выделяются микробами во внешнюю среду (экзотоксины). Мы кратко рассмотрим лишь некоторые явления, вызываемые деятельностью токсигенных микроорганизмов и имеющие значение для сельскохозяйственного производства.

В результате развития на злаках или кормах некоторых грибов накапливаются ядовитые продукты, которые служат причиной тяжелых отравлений. Подобные токсикозы, поскольку они вызываются грибами, получили название «микотоксикозов». В ряде случаев виновниками пищевых и кормовых отравлений могут быть бактерии. Примером микотоксикоза может служить «эрготизм» — болезнь человека и животных, возникающая при потреблении зерна, зараженного спорыньей (патогенный сумчатый гриб Claviceps purpurea). Гриб поражает растения в поле. В колосках злаков образуются склероции гриба, обычно называемые «рожками». Ядовитыми свойствами обладают собственно рожки, поэтому перед размолом зерна их нужно удалять из зерновой массы. Эрготизм протекает различно. В основном поражается пищеварительный тракт, что сочетается с расстройством нервной системы.

Токсическое свойство рожков объясняется действием содержащихся в них алкалоидов — эргокристина ($C_{35}H_{39}O_5N$) и его изомеров, эргобазина ($C_{10}H_{22}O_2N_3$) и близких к нему соединений. В основе этих алкалоидов лежит лизергиновая кислота ($C_{16}H_{15}O_2N_2$), являющаяся производным индола. Она связана с одной или несколь-

ми аминокислотами. Из рожков спорыньи получают ценные фармацевтические препараты.

Другой паразитарный гриб Claviceps paspali поселяется на травах рода Paspalum (двурядная гречиха и др.) и образует на их колосках шаровидные склероции, содержащие токсические вещества. Гриб вызывает отравление скота; оно получило название «клавицепстоксикоза». Наиболее ярким симптомом этого заболевания является расстройство координации движения. Клавицепстоксикоз у разнообразных сельскохозяйственных животных встречается на юге СССР и в других странах, расположенных в южной зоне.

Серьезные заболевания людей могут вызвать грибы рода Fusarium, развивающиеся на вегетирующих или скошенных злаках. В условиях влажного климата на злаках может паразитировать Fusarium graminearum. Токсин, накапливаемый грибом в зерне, вреден для людей и в меньшей степени для животных. Хлеб, выпеченный из муки фузариозного зерна, вызывает симптомы, близкие к опьянению. Это заболевание получило название «пьяный хлеб». Химическая природа токсина точно не установлена. Очевидно, в нем содержатся глюкозиды и алкалоиды.

Тяжелые отравления людей наблюдаются при употреблении в пищу несвоевременно убранных, перезимовавших под снегом зерновых культур На них развивается сапрофитный гриб Fusarium sporotrichiella, образующий сильно токсические соединения. К токсину чувствительны не только люди, но и многие животные. Отравление бол ьным зерном у людей получило первоначально название септической ангины, так как она начиналась с признаков, близких по симптоматике к ангине. Позднее этот миксотоксикоз стал называться алиментарно-токсической алейкией, так как болезнь сопровождается кровоточивостью, резким уменьшением числа лейкоцитов за счет гранулоцитов и другими симптомами, присущими алейкии.

Из токсина Fusarium sporotrichiella выделен сапонин ($C_{65}H_{96}O_{23}$), который, очевидно, связан с холестерином. В токсине имеются и соединения, относящиеся к стеролам циклопентафенантренового ряда. Детально этот токсин не изучен.

Токсины способны вырабатывать многие плесневые грибы из родов Aspergillus, Dendrodochium и др. Поэтому вполне возможны отравления при потреблении продуктов из заплесневевшего зерна.

12

МИКРОБНЫЕ ЗЕМЛЕУДОБРИТЕЛЬНЫЕ ПРЕПАРАТЫ И ИХ ЭФФЕКТИВНОСТЬ

Назначение и принцип применения микробных препаратов

Материал, изложенный в предыдущей главе, показывает, что зона корня растений содержит огромное количество разнообразных микроорганизмов. Среди них имеются как виды, приносящие растению несомненную пользу, так и вредящие его росту. Возникло естественное желание искусственным путем усилить развитие в ризосфере полезных микроорганизмов. Это привело к применению разнообразных препаратов, содержащих те или иные культуры микроорганизмов.

К числу подобных препаратов относится нитрагин, содержащий клубеньковые бактерии бобовых растений (Rhizobium). Для каждого растения (или группы их) готовят особый препарат, так как клубеньковые бактерии обладают строгой специфичностью и заражают лишь определенные бобовые растения.

Нитрагин наносят на высеваемые семена бобовых растений. Существуют разные типы нитрагина. В некоторых случаях культуры клубеньковых бактерий смешиваются с сухим наполнителем. Подобным препаратом опыляют семена. Иногда культуры Rhizobium размножаются на агаровой среде или в стерильной почве. Из этих препаратов готовят водную суспензию, которой опрыскивают семена. В США для заражения семян иногда применяют вакуумную инфильтрацию клубеньковых бактерий и продают уже инокулированные семена.

Обработка семян нитрагином вызывает обильное образование клубеньков у бобовых растений. При хорошем агрофоне это способствует более энергичной азотфикса-

ции. Нитрагин в больших количествах сейчас применяют в СССР и за рубежом.

В СССР применяются также другие бактериальные землеудобрительные препараты — азотобактерин и фосфоробактерин. Азотобактерин содержит свободноживущую азотфиксирующую бактерию Azotobacter chroococcum. Для практики используется культура этого микроорганизма, размноженная на агаровой среде или в почве. Суспензией препарата опрыскивают высеваемые семена сельскохозяйственных растений. Азотобактерин может быть использован для всех культурных растений. Допускается, что бактеризация способствует размножению в зоне корня растений Azotobacter'а, который, питаясь корневыми выделениями, фиксирует атмосферный азот и улучшает таким образом азотное питание растений. Определенное значение могут иметь биологически активные вещества, вырабатываемые Azotobacter'ом.

Фосфоробактерин содержит культуру спорообразующей палочки Bac. megaterium var. phosphaticum. Этот микроорганизм способен разлагать фосфорорганические соединения. В некоторых почвах, особенно в черноземах, содержится много фосфора в органической форме. Предполагается, что бактеризация семян сельскохозяйственных растений фосфоробактерином усиливает процесс мобилизации фосфора в почке и улучшает фосфорное питание растений.

Фосфоробактерин готовят в виде сухого порошка, в котором зародыши Bac. megaterium смешаны с наполнителем. Этим препаратом опыляются семена растений перед посевом.

Недавно предложен препарат бактерий, которые разрушают алюмосиликаты и переводят содержащийся в них калий в форму, доступную растениям. В состав этого препарата входят «силикатные» бактерии — спорообразующая культура Bac. mucilaginosus siliceus. Обработка семян таким препаратом должна способствовать размножению «силикатных» бактерий в зоне корня, а следовательно, мобилизации калия почвы, и тем самым улучшению питания растений. Принцип использования этого препарата такой же, как азотобактерина и фосфоробактерина.

Существует комплексный микробный препарат АМБ, содержащий группировку микроорганизмов, способствующих минерализации перегнойных веществ почвы. Свое

название препарат получил оттого, что в его состав входит так называемая автохтонная микрофлора B[1], разлагающая перегнойные соединения. Из первых букв наименования микробной группировки образовано название препарата — АМБ. Препарат рекомендуется использовать для активации микробиологических процессов в кислых и торфянистых почвах, которым присущи замедленные темпы биологических процессов.

При лесопосадках, особенно в южной части СССР, довольно широко применялась «микоризация» семян и саженцев древесных растений. Эта операция связана с заражением семенного или посадочного материала лесной почвой или чистыми культурами грибов-микоризообразователей. Подобная обработка способствует формированию на корневой системе растений микоризы и лучшему росту лесопосадок. Ниже мы рассматриваем эффективность только что отмеченных препаратов.

Заражение (инокуляция) бобовых растений клубеньковыми бактериями

Вскоре после того как М. Бейеринк (1888) изолировал клубеньковые бактерии бобовых растений, появилась мысль об их использовании для улучшения образования клубеньков и усиления фиксации атмосферного азота. Впервые препарат клубеньковых бактерий под названием «нитрагин» был изготовлен в 1896 г. в Германии Ф. Ноббе и Л. Гильтнером. Позднее культуры клубеньковых бактерий начали готовить под различными наименованиями в других странах.

В 1906 г. в Англии В. Боттомлей стал производить нитрагин. В 1907 г. в США Ф. Гаррис и Б. Барлоу предложили соответствующий препарат «нитрокультура». В это же время в России Л. Т. Будинов (1907) начал применять препарат Rhizobium, именовавшийся здесь «нитрагином».

В настоящее время препараты клубеньковых бактерий широко используются в разных странах под разными на-

[1] Автор препарата Н. М. Лазарев различает две группировки автохтонной микрофлоры почвы: автохтонная микрофлора А, свойственная зонам синтеза перегноя, автохтонная микрофлора Б, характерная для процесса минерализации перегноя.

званиями: во Франции они именуются «N-germ», в Чехословакии «нитразон», в СССР «нитрагин», в Австралии «надулед» и «нитрофикс».

Когда можно рекомендовать применение препарата клубеньковых бактерий? Нет сомнения, что это прежде всего целесообразно делать, когда в данной местности вводятся новые культуры бобовых растений, а в составе данной флоры нет перекрестно заражающихся с ними растений. Подобная обстановка имела место в СССР при культуре соевых бобов и новых зонах их возделывания. В таких случаях клубеньки на корнях бобовых растений практически отсутствуют. Инокуляция увеличивает число клубеньков и урожай. В табл. 56 приведены результаты опытов с заражением соевых бобов, поставленных различными исследователями. Данные показывают, что в этом случае применение нитрагина дало хороший результат.

Таблица 56

Влияние инокуляции соевых бобов на их урожай

Объект	Средний урожай в контроле, ц/га	Увеличение урожая от инокуляции		Увеличение от инокуляции содержания в зерне протеина, %	Автор
		ц/га	%		
Зерно	18,7	4,2	22,5		Л. М. Дорошинский
Зеленая масса	189,3	45,6	24,3		Средние данные опытных учреждений за 1967—1969 гг.
Зеленая масса	170,0	68,0—76,5	40—45%		Г. Н. Блинков (средние данные)
Зерно	16,5	41,3	26,1	6,3	Л. Гиренко

В целесообразности использования инокуляции для новых культур бобовых растений, а также вновь осваиваемых земельных площадей едва ли можно сомневаться. Значительно труднее решить вопрос о старопахотных, хорошо окультуренных почвах, на которых длительное время высевают определенные виды бобовых растений. Можно предполагать, что в таких почвах уже сложились в достаточной степени стабильные микробные ценозы, имеющие в своем составе клубеньковые бактерии культурных бобовых растений. Нужна ли здесь инокуляция и будет ли она себя оправдывать?

Поставленный вопрос интересует исследователей уже давно. Для его проверки были проведены многочисленные опыты, давшие вполне определенные результаты. При рассмотрении их остановимся прежде всего на опыте СССР. В 1936—1938 гг. в Европейской части страны были проведены массовые опыты с инокуляцией разных культур бобовых растений (Е. Н. Мишустин, В. В. Бернард). В целом результат оказался положительным, и в подавляющем большинстве случаев инокуляция дала заметное увеличение урожая. Лучший эффект был отмечен на кислых почвах.

Более поздние материалы вполне подтвердили только что отмеченный вывод. В табл. 57 приведены данные результатов работы опытных учреждений СССР, которые изучали эффективность применения клубеньковых бактерий при посевах культур различных бобовых растений в полевых условиях на старопахотных почвах.

Таблица 57

Эффективность инокуляции бобовых растений на старопахотных почвах

Культура	Учитываемый объект	% опытов с положительными результатами	Средний урожай в контроле, ц/га	Прибавка урожая	
				ц/га	%
Горох	Зерно	88	16,7	2,5	14,9
Кормовые бобы	Зерно	66	16,8	3,1	18,0
Люпин	Зеленая масса	100	232,4	154,1	66,1
	Семена	100	10,5	2,2	20,9
Соевые бобы	Зерно	70	12,9	1,6	12,3
Нут	Сено	100	13,4	2,1	14,9
Люцерна	Сено	100	45,7	12,4	26,9
	Семена	100	1,9	1,1	57,9
Эспарцет	Сено	100	35,0	11,2	31,1
	Семена	100	6,0	2,4	46,6
Клевер	Сено		39,3	6,4	17,5
	Семена		4,1	1,4	34,2

Примечание. В таблице обобщены данные Л. М. Дорошинского и А. Д. Калниньша.

Как показано в таблице, инокуляция в подавляющем большинстве случаев дает положительный результат. Полученные прибавки урожая с избытком покрывают расходы, связанные с применением бактериального препарата.

Аналогичные результаты были получены Т. Врубелем в Польше (табл. 58). Проведенные эксперименты показывают, что в отдельных случаях размер увеличения от инокуляции сильно колеблется.

Таблица 58

Влияние инокуляции на урожай бобовых растений из данных полевых опытов, проведенных в Польше

Культура	Учитываемый объект	% опытов с положительными результатами	Крайние границы прибавок урожая, %	Среднее увеличение урожая, %
Горох	Зерно	100	5—11	8
Соевые бобы	Зерно	100	11—230	70
Люпин	Сено	75	0—40	12
	Зерно	60	0—220	27
Сераделла	Сено	90	0—25	15
	Зерно	80	0—33	14
Люцерна	Сено	75	0—29	18
	Зерно	80	0—230	42
Клевер	Сено	100	13—45	25
	Зерно	55	0—18	7

Положительные данные о применении препарата клубеньковых бактерий имеются в США, Швеции, Чехословакии, Франции, Болгарии и других странах.

Чем объясняется положительное действие от заражения бобовых растений культурой Rhizobium в тех случаях, когда почвы давно возделываются и имеют соответствующие клубеньковые бактерии? В этом случае имеется несколько причин.

Во-первых, в природной обстановке нередко происходит перекрестное заражение, т. е. бобовые растения заражаются клубеньковыми бактериями близких групп растений. В таких случаях клубеньки образуются, но они неполноценно функционируют. Искусственная инокуляция обеспечивает проникновение в корень бобового растения активной расы Rhizobium.

Во-вторых, клубеньковые бактерии, имеющиеся в почве, не занятой бобовыми растениями, существуют как обычные сапрофиты. Нередко в силу ряда причин почва оказывается неблагоприятной средой для клубеньковых бактерий. Их численность существенно уменьшается, а активность снижается. В подобных случаях естественная инокуляция не обеспечивает эффективного симбиоза — здесь также целесообразно использовать препарат Rhizobium.

Установить целесообразность использования инокуляции для определенных площадей можно лишь проводя соответствующие эксперименты. Подобная работа сделана во Франции Версальской опытной станцией с люцерной — одной из наиболее распространенных здесь культур бобовых растений. Выявлено, что инокуляция необходима на кислых почвах Бретани, Центрального массива и Вогезов. Она частично приносит пользу на декальцированных почвах Нормандии, почвах побережья Атлантического океана и других местах. Заметного эффекта от заражения не наблюдается на богатых кальцием и известкованных почвах.

Карта эффективности инокуляции ряда бобовых культур создана в Болгарии. Совершенно очевидно, что аналогичная работа должна быть проведена и в других странах, в том числе и в СССР. Она даст возможность научно планировать использование препарата клубеньковых бактерий.

Бактеризация не только увеличивает урожай бобовых растений, но и улучшает его качество. Растения, зараженные активными расами клубеньковых бактерий, имеют значительно больше белка и витаминов группы В. Поскольку положительное действие инокуляции распространяется и на корни растений, то после сбора урожая пожнивные остатки оказывают более эффективное действие на последующую культуру растений.

Все изложенное выше позволяет сделать вывод о том, что в значительном числе случаев применение препаратов клубеньковых бактерий оказывается экономически целесообразным.

В настоящее время широко используются приемы химического протравливания семян в целях их обеззараживания от вредителей. Не менее широко применяются также различные вещества в качестве гербицидов, инсекти-

цидов и т. д. Поэтому встает вопрос о совместимости химических мер защиты урожая с инокуляцией семян бобовых растений клубеньковыми бактериями. Ему посвящена большая экспериментальная работа. Она позволяет сделать вывод, что протравливание семян не исключает применения культур клубеньковых бактерий. Необходим, однако, подбор соответствующих протравителей и разделение этих операций во времени. Так, например, химическую обработку посевного материала можно делать заблаговременно, а инокуляцию производить перед посевом. Производственным учреждениям, конечно, следует выпускать препараты клубеньковых бактерий в форме, делающей их удобными для массового использования.

В обеспечении эффективного симбиоза клубеньковых бактерий и бобовых растений существенное внимание должно быть уделено селекции активных и адаптированных к местным условиям культур Rhizobium, а также растений, способных образовывать многочисленные клубеньки. Последнее свойство зависит не только от генетических свойств растений, но и от типа его обмена. Поэтому решение вопроса о более полном использовании азотфиксирующей способности бобовых растений и клубеньковых бактерий должно идти по линии организации комплексной работы микробиологов, генетиков, биохимиков и растениеводов.

Использование препарата Azotobacter chroococcum (азотобактерина)

Способность Azotobacter chroococcum размножаться при соответствующих условиях в ризосфере сельскохозяйственных культур дала основание предполагать, что этот микроорганизм может улучшить азотное питание растений. По предложению С. П. Костычева и его сотрудников с 30-х годов нашего столетия в СССР начали применять землеудобрительный препарат, содержащий культуру Azotobacter chroococcum. Он рассматривался как аналог азотных удобрений. Позднее, когда выяснилась способность Azotobacter'а продуцировать биологически активные вещества, его действие на растение начали связывать не только с процессом азотфиксации и улучшением азотного питания растений, но и с поступлением

в растения вырабатываемых им биологически активных соединений (витаминов и стимуляторов роста). С азотобактерином в СССР была проведена очень большая работа, которая позволяет в настоящее время дать вполне определенный отзыв о целесообразности его использования в практике сельского хозяйства.

Создается вполне определенное впечатление, что для растений полевой культуры азотобактерин мало эффективен. Опыты, поставленные Государственной географической сортосетью СССР в 1958—1960 гг., показали, что лишь в 34% случаев применение препарата давало прибавку урожая, но она была невысока и граничила с возможной ошибкой полевого эксперимента. Ниже в табл. 59 обобщены материалы Института сельскохозяйственной микробиологии ВАСХНИЛ, в которых приведены данные по эффективности азотобактерина, установленной научно-исследовательскими учреждениями СССР, работавшими с различными полевыми культурами. С каждой из них было поставлено от 8 до 60 опытов. При составлении таблицы учитывались лишь положительные эксперименты. Данные таблицы показывают, что в подавляющем большинстве случаев прибавка урожая составляла не более 10%, что не выходит за пределы возможной ошибки полевого эксперимента.

По материалам, обобщенным Л. М. Доросинским за 1967—1969 гг., среднее повышение урожайности от азотобактерина, применяемого для полевых культур, составля-

Таблица 59

Влияние азотобактерина на урожай полевых культур

Культура	Средний урожай в контроле, ц/га	Прибавка от азотобактерина, %
Пшеница: яровая	15,8	8,2
озимая	21,3	9,8
Овес	17,1	12,0
Ячмень	21,0	9,0
Кукуруза	36,2	8,0
Сахарная свекла	283,1	8,0
Картофель	178,0	8,0
Средняя прибавка по всем культурам		8,86

ет примерно 13%. Положительный же результат от использования препарата наблюдался в 60—100% случаев.

Приведенные данные показывают, что результат, полученный от применения азотобактерина, несопоставим с действием минеральных удобрений По данным И. В Тюрина и А В. Соколова (1958), минеральный азот в дозе 0,45 ц/га дает прибавку урожая до 40%, а в дозе 1,2 ц/га — до 80%.

Около 50 опытов по применению азотобактерина были поставлены автором этой книги совместно с различными организациями в зоне дерново-подзолистых почв и черноземов. При бактеризации полевых культур получены данные, подтверждающие выводы, сделанные на основании литературных материалов Прибавка урожая, как правило, не превышала 6 –10%.

Из имеющихся материалов с несомненностью вырисовывается, что на унавоженных почвах положительное действие азотобактерина возрастает. Вполне благоприятно влияет этот препарат на овощные культуры, которые, как правило, выращиваются на сильно удобренных навозом почвах. В таких случаях бактеризация высеваемых семян может увеличить урожай на 20—30% и, что особенно важно, ускорить его созревание

В табл. 60, составленной на основании материалов Института сельскохозяйственной микробиологии ВАСХНИЛ, даются материалы, наглядно свидетельствующие о благоприятном действии азотобактерина на полевые, а также огородные культуры, в том случае, если растения выращиваются на унавоженных почвах.

Хороший результат при использовании азотобактерина для выращивания рассады овощных культур в торфоперегнойных питательных кубиках, очень богатых всеми необходимыми растениям элементами, получили Е. Н. Мишустин и А. Н. Наумова. Питательные кубики готовились по методу В. И. Эдельштейна.

Рассаду первоначально выращивали в кубиках в парнике, а затем высаживали в поле. Бактеризованные растения лучше развивались и раньше созревали. Валовой сбор томатов с опытной делянки превышал контроль на 33,8%. У цветной капусты в результате бактеризации урожай увеличился почти на 40%. Отмечено также, что растения на опытных делянках реже заболевали.

Опыты по использованию азотобактера для инокуляции семян сельскохозяйственных растений ставились не

Таблица 60

Зависимость действия азотобактерина от удобрения почвы навозом

Характер культур	Культура	Удобрение	Урожай в контроле, ц/га	Прибавка от азотобактерина, %
Полевые культуры	Кукуруза (зерно)	Навоз	54,7	33,4
	»	Минеральные удобрения	55,0	12,7
	Картофель	Навоз	170,0	25,3
	»	Без удобрения	109,0	12,8
Огородные культуры	Капуста	Навоз	239,0	19,0
	Томаты	»	158,0	28,0

только в СССР, но и в других странах. В большинстве случаев Azotobacter или не увеличивал урожая, или давал небольшой эффект Изучение опубликованных материалов позволяет заключить, что на богатых почвах бактеризация дает лучший результат.

Чем объясняются эти факты? Прежде всего следует выяснить, может ли Azotobacter, используя корневые выделения, накопить достаточные количества азота для обеспечения развития растения? Прямые опыты с монобактериальными культурами, в которых выращенное из стерильных семян растение было инокулировано культурой Azotobacter'a, дают на этот вопрос отрицательный ответ. За счет корневых выделений растений Azotobacter может усвоить весьма небольшое количество азота, которое не способно обеспечить нормальный рост растения. Это происходит при наличии в зоне корня лишь Azotobacter'a, когда он не имеет конкурентов и усваивает все продукты корневого экзосмоса. Совершенно очевидно, что в природной обстановке зона корня растений окружена многочисленными микроорганизмами. Здесь Azotobacter получает относительно немного питательных веществ, выделяемых корнем. Его значение как азотонакопителя, очевидно, невелико. Трудно предполагать, что в питании Azotobacter'a существенное значение имеют продукты распада почвенного перегноя.

В настоящее время показано, что Azotobacter живет не на поверхности корня — ризоплане, а в почве, окружающей корень,— в ризосфере. Следовательно, выделяемые корнем растения вещества проходят мощный биологический фильтр, прежде чем поступить в зону, обитаемую ризосферными микробами, в том числе Azotobacter'ом. Последнему перепадает не столь уже много. Между тем для усвоения 10—15 кг молекулярного азота требуется не менее 1 г легко доступного источника углерода. Производя примерные подсчеты, нетрудно прийти к выводу, что Azotobacter как азотонакопитель не может существенно повлиять на величину урожая. Мы допускаем, что при урожае зерновых в 20 ц/га сухая масса растений равна 5 т, размер экзосмоса составляет 2,5 ц/га. Azotobacter использует около 10% этой величины, что обеспечивает накопление не более 0,5 кг азота на 1 га в год.

Вместе с тем несомненно и то, что в определенных условиях Azotobacter улучшает рост растений. В этом можно убедиться, если стерильные или нестерильные семена растений обработать суспензией культуры Azotobacter'а (рис. 94). Улучшение роста объясняется тем, что Azotobacter синтезирует комплекс биологически активных соединений: никотиновую кислоту, пантотеновую кислоту, пиридоксин, биотин, гетероауксин, гиббереллин и, возможно, другие соединения. Комплекс этих веществ способен стимулировать прорастание семян растений и ускорять их рост (конечно, в тех условиях, когда этому способствует среда). Благоприятное действие культуры Azotobacter'а усиливается, если этот микроорганизм будет активно размножаться в ризосфере и выделять перечисленные выше соединения.

Установлено и новое, весьма важное свойство Azotobacter'а: способность вырабатывать фунгистическое вещество (Е. Н. Мишустин с сотрудниками). Оно относится к группе анисомицина. Благодаря этому свойству Azotobacter'а при бактеризации в ризосфере угнетается развитие микроскопических грибов, многие из которых задерживают рост растений (рис. 95). Отдельные культуры Azotobacter'а различаются по своим антагонистическим свойствам.

Для иллюстрации защитного действия Azotobacter'а мы приводим рис. 96, на котором изображен опыт с кукурузой, проведенный в нашей лаборатории В. Г. Мариенко,

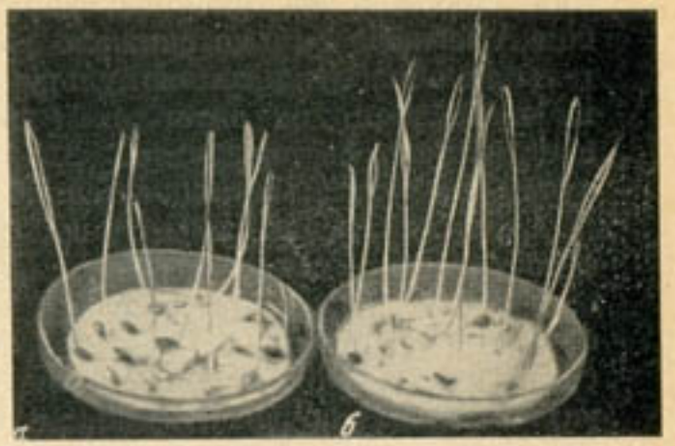


Рис. 94. **Влияние Azotobacter chroococcum на прорастающие семена ячменя**

а — контроль (вокруг корней развились грибы — рост растений замедлен),
б — семена обработаны культурой азотобактера (грибы подавлены, и растения растут значительно лучше)

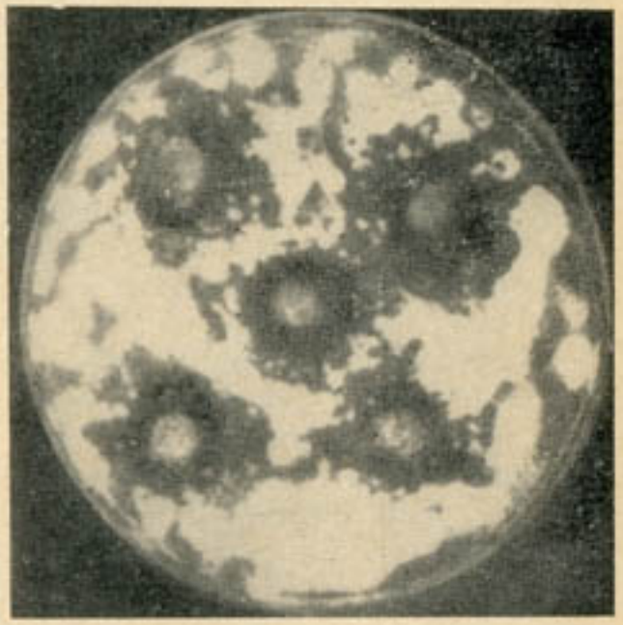


Рис. 95. **Фунгистатическое действие Azotobacter chroococcum на Alternaria** (на газон Alternaria положены блоки с культурой азотобактера. Вокруг их развитие гриба подавлено)

Рис. 96. **Предупреждение заболевания кукурузы путем бактеризации семян азотобактером (по М. Г. Мариенко)**

а — контроль,
б — растения заражены патогенным грибом,
в — растения заражены фитопаразитом, а затем обработаны азотобактером,
г — растения, выросшие из семян, обработанных азотобактером и Alternaria

Как показано на рисунке, заражение кукурузы грибом Alternaria сильно снижало рост растения. Дополнительная обработка семян культурой Azotobacter'а после инфицирования их патогенным грибом уменьшала вредное действие фитопаразита. Аналогичный результат получен и другими исследователями.

Стимулирующий эффект, вызываемый Azotobacter'ом в почвах, достаточно обеспеченных органическим веществом, легко понять исходя из физиологических особенностей этой бактерии. Она весьма требовательна к условиям среды и активно развивается лишь в плодородных почвах. В бедных почвах Azotobacter быстро погибает, и его воздействие на растение вследствие этого незначительно.

Известно, однако, что в плодородных почвах имеется спонтанная культура Azotobacter'а. Как же в таком случае объясняется положительный эффект дополнительного заражения? Мы полагаем, что это зависит от небольшой численности клеток Azotobacter'а даже в плодородной почве. При бактеризации она сильно возрастает (особенно в ризосфере), и создаются благоприятные условия для развития корневой системы растений. Здесь проявляется как стимулирующее влияние ростовых веществ, так и подавление вредной грибной флоры.

В общем приведенные данные показывают, что Azotobacter не может действовать как аналог азотных удобрений. Его благоприятный эффект на растения связан с продукцией биологически активных веществ и особенно фунгистатических соединений. Азотобактерин, очевидно, может с успехом применяться на богатых почвах как ростовой препарат.

Фосфоробактерин и его эффективность

В итоге работ, выполненных Р. А. Менкиной в Институте сельскохозяйственной микробиологии ВАСХНИЛ еще до Отечественной войны, был предложен бактериальный землеудобрительный препарат фосфоробактерин. В качестве действующего начала в нем содержится Bac. megaterium var. phosphaticum, способный разрушать фосфорорганические соединения и переводить их в форму, доступную растениям.

Фосфоробактерин наносят на высеваемые семена. Предполагается, что в почве бактерии переходят с семян на развивающуюся корневую систему растений. Здесь их размножение и биохимическая деятельность вызывают разложение органических соединений фосфора, что улучшает питание растений. Считается, что фосфоробактерин более эффективен при его использовании на черноземах, где запас фосфорорганических соединений особенно велик.

К настоящему времени накоплен большой фактический материал об эффективности фосфоробактерина. Наиболее целесообразно остановиться на данных некоторых опытных учреждений. В первой части табл. 61 приведены обработанные И. И. Самойловым материалы 160 экспериментов, проведенных в основном на дерново-подзолистых и черноземных почвах. Для вычисления средней прибавки взяты опыты с положительными результатами, число которых превысило 80%. Как показали расчеты, средняя прибавка урожая от фосфоробактерина близка к 10%.

Во второй части таблицы приведены материалы Л. М. Доросинского. Основываясь на них, можно сделать заключение, что фосфоробактерин дает небольшой устойчивый эффект лишь на кукурузе.

А. Т. Новикова обработала данные около 340 полевых опытов научно-исследовательских учреждений, поставленных в течение 1952—1961 гг. По ее данным, средние прибавки урожая составили следующие величины: озимая пшеница — 10%, яровая пшеница — 13%, кукуруза — 9%, картофель — 9,5%.

Накопленные материалы позволяют заключить, что в нечерноземной зоне эффект от фосфоробактерина примерно такой же, как и в черноземной. Этот вывод противоречит утверждению Р. А. Менкиной.

Мы не приводим других многочисленных материалов, так как они дают примерно те же результаты. В наших полевых опытах, а их было проведено около 50, зерновые культуры в среднем дали от применения фосфоробактерина 5,8% прибавки урожая, а овощные — 11,9%. По данным И. В. Тюрина и А. В. Соколова (1959), на дерново-подзолистых и черноземных почвах 0,45 ц/га P_2O_5 повышает урожай сельскохозяйственных культур на 28—30%, а 1,2 ц/га — на 28—56%. Таким образом, фосфоробактерин по эффективности нельзя сопоставлять с минеральными фосфорными удобрениями.

Опыты с фосфоробактерином, поставленные в производственных условиях, нередко давали очень высокие по-

Таблица 61

Эффективность фосфоробактерина по данным научно-исследовательских учреждений

Культура	Урожай в контроле, ц/га	Средняя прибавка от фосфоробактерина		% опытов с положительным результатом	Автор
		ц/га	%		
Яровая пшеница	13,8	1,0	7,2		И. И. Самойлов с соавторами, 1953
Озимая пшеница	20,7	2,4	11,2		
Просо	18,6	1,4	7,0	Около 80	
Ячмень	17,9	1,5	8,3		
Овес	12,3	0,9	7,3		
Гречиха	13,2	1,4	10,8		
Картофель	156,0	26,1	16,6		
Средняя прибавка		9,8			
Кукуруза зерно	47,6	4,0	8,0	67	Л. М. Дорошинский, 1970
Яровая пшеница	23,1	1,5	7,0	9	
Озимая пшеница	Прибавки не было			0	
Картофель	То же			0	
Сахарная свекла	373,0	29,0	8,0	25	
Средняя прибавка		7,7			

казатели. Подобный результат, по нашему мнению, связан с неточностями, допущенными при проведении экспериментов и учете результатов. Огромное число тщательно проведенных экспериментов говорит о весьма умеренном эффекте фосфоробактерина.

Эксперименты с фосфоробактерином приводят к довольно неожиданному и важному заключению. Оказывается, что эффективность фосфоробактерина на почвах, удобренных суперфосфатом, не снижается, как это можно ожидать, а, наоборот, часто даже повышается. А. Т. Но-

викова, например, приходит к заключению, что на старопахотных черноземах фосфоробактерин нецелесообразно применять без суперфосфата. С. А. Карагулян на основании экспериментального материала утверждает, что на темнокаштановой почве этот препарат действует только в комплексе с органическими удобрениями и суперфосфатом. На богатых гумусом черноземах, содержащих мало минерального фосфора, фосфоробактерин дает положительный результат лишь в случае удобрения почвы суперфосфатом. На черноземах, богатых фосфором, суперфосфат повышает эффективность фосфоробактерина.

Все сказанное делает понятным, почему, по данным Л. М. Дорошинского, фосфоробактерин дает лучший результат на кукурузе, которая хорошо удобряется.

Таким образом, накопленный материал заставляет нас прийти к выводу, что фосфоробактерин не может заменить фосфорные удобрения, как это утверждает автор препарата. Более того, фосфоробактерин не действует без фосфорных удобрений. Становится совершенно очевидным, что Bac. megaterium оказывает какое-то дополнительное полезное действие. Этот эффект, как показывает ряд наблюдений, до известной степени зависит от дозы внесенного на семена фосфоробактерина. Обычно увеличение дозировки препарата повышает его полезный эффект. Сделанный вывод о роли фона в действии фосфоробактерина хорошо подтверждается поставленными нами вегетационными опытами. Они проводились на черноземной почве. Фосфорное удобрение давалось по норме Гельригеля, а навоз — из расчета 60 т/га. Вместимость сосудов была около 8 кг. Результаты экспериментов приведены в табл. 62 (за 100 принят урожай по неудобренной почве). Как показывают данные таблицы, Bac. megaterium давал небольшую прибавку урожая. Внесение суперфосфата заметно улучшало эффективность Bac. megaterium. Отмечено, что результат бактеризации сильнее сказывается на развитии корневой системы растений по сравнению с их вегетативной частью.

Удобрительный эффект минерального фосфора и навоза оказался непосредственно более высоким по сравнению с фосфоробактерином. В основном наши выводы вполне согласуются с фактами, установленными научно-исследовательскими учреждениями, работавшими с фосфоробактерином.

Таблица 62

Сопоставление действия разных удобрений на урожай сельскохозяйственных растений

Удобрение	Относительная величина урожая	Прибавка, %	
		от Bac. megaterium	от минерального или органического удобрения
Контроль	100	—	—
Bac. megaterium	110,5	10,5	—
P_2O_5	144,8	—	44,8
P_2O_5 + Bac. megaterium	163	18,3	
Навоз	189,5	—	89,5
Навоз + Bac. megaterium	200,5	11,5	—

После установления размера воздействия фосфоробактерина на урожай сельскохозяйственных культур постараемся проанализировать характер его влияния на растение. По представлениям Р. А. Менкиной, внесение в почву фосфобактерина изменяет в благоприятную сторону всю биодинамику почвенного процесса, что увеличивает запас подвижных фосфатов, аммиака, нитратов и т. д. При этом отмечается резкое возрастание численности аммонификаторов, нитрификаторов, целлюлозоразлагающих микроорганизмов.

Подобное представление следует считать совершенно нереальным. Численность микроорганизмов, способных разлагать органические соединения фосфора, в почве чрезвычайно высока. Она составляет не менее 5% микронаселения почвы и ризосферы, т. е. в зоне корня имеется несколько миллионов бактерий на 1 г почвы, способных разлагать органические соединения фосфора.

При использовании фосфоробактерина на гектарную дозу семян вносят 15 г этого препарата, в которых содержится около 120 млрд. клеток Bac. megaterium. Если допустить, что обсеменение почвы зародышами Bac. megaterium происходит равномерно, то тогда в каждый грамм ее попадает около 40 клеток этого микроорганизма. В действительности же инфекция, очевидно, равна единичным клеткам, так как большая часть их прилегает к семенам. Могут ли несколько зародышей Bac. megaterium вызвать коренную перестройку биодинамики почвы и активизировать группировку многомиллионного населения, значительная часть которого обладает фосфатазой? Конечно, подобный взгляд нельзя принимать всерьез, тем более что Bac. megaterium, как показывает опыт, плохо размножается в ризосфере.

Как все же можно объяснить некоторое положительное воздействие культуры Bac. megaterium на растение? В течение ряда лет нами изучалось влияние инокуляции семян растений зародышами Bac. megaterium на жизнь почвы и ризосферы. Каких-либо закономерных изменений в составе почвенного микронаселения в результате бактеризации семян не было обнаружено. Имевшиеся отклонения можно объяснить случайными причинами. Это показывает, что действие фосфоробактерина не связано с размножением в зоне корня растений и в почве внесенной туда культуры Bac. megaterium. Отпадает также предположение об активации после применения фосфоробактерина почвенной микрофлоры.

Нам представляется, что наблюдаемый эффект объясняется действием биологически активных веществ, которые вырабатывает Bac. megaterium. Среди них обнаружены тиамин, пиридоксин, биотин, пантотеновая и никотиновая кислоты, витамин B_{12} и, очевидно, другие соединения. Попадая с культурой Bac. megaterium на семя, а затем и в его ткани, они благотворно действуют на первых этапах развития и роста растений. В данном случае полная аналогия может быть проведена с обработкой семян витаминами, которая также оказывает хорошее влияние на рост растений и урожай (К. Б. Овчаров). Большой серией работ микробиологов показано благотворное действие бактеризации семян сельскохозяйственных растений различными микроорганизмами.

Таким образом, полезное действие Bac. megaterium определяется выделяемыми культурой микроба веществами. Этот эффект зависит от густоты суспензии бактерий, т. е., другими словами, от концентрации ростовых веществ.

Если встать на эту точку зрения, то становится понятным, почему фосфоробактерин улучшает не только фосфорное, но и азотное питание растений. Очевидно, в результате улучшения роста растений вообще несколько усиливается усвоение всех питательных элементов. Если бы

Рис. 97. Влияние Bac. megaterium на развитие корневой системы сеянцев яблони (по И. Л Миропольской)

а — семена перед посадкой были замочены 12 часов в суспензии Bac. megaterium; *б* — семена были обработаны культурой Bac. megaterium. перед посадкой в почву; *в* — контроль — семена замочены 12 часов в воде

в опытах действие фосфоробактерина сопоставлялось не с фосфором, а с другим элементом, то при поверхностном анализе здесь была бы обнаружена полная идентичность.

Фосфоробактерином интересовались не только советские исследователи. В вегетационных и полевых опытах, проведенных зарубежными учеными, этот препарат в большинстве случаев не оказывал стабильного положительного действия. Проведенные ими агрохимические исследования позволяют также заключить, что фосфоробактерин сколь-нибудь заметно не изменяет состояние подвижных форм азота и фосфора в почве.

В целом можно считать, что фосфоробактерин является препаратом стимуляционного действия. Он оказывает некоторое положительное влияние на растения, произрастающие на достаточно богатых почвах. Ввиду того, что

фосфоробактерин особенно благоприятно действует на корневую систему, его, очевидно, целесообразно использовать для улучшения роста кустарников и древесных растений (рис. 97).

Использование «силикатных» бактерий

По инициативе В. Г. Александрова предложен для использования в производственных условиях препарат «силикатных» бактерий, улучшающий калийное питание растений. По утверждению автора, препарат Bac. mucilaginosus siliceus, содержащийся в нем, разрушает алюмосиликаты, фиксирует молекулярный азот, переводит в раствор труднорастворимые формы фосфора, продуцирует биологически активные соединения и т. д. Все это благотворно действует на растения. Для суждения об эффективности этого препарата мы приводим данные большого числа опытов с кукурузой, проведенных научно-исследовательскими учреждениями Украины (табл. 63).

Таблица 63

Эффективность «силикатных» бактерий

Зона	Количество опытов	Урожай в контроле, ц/га	Прибавка урожая зерна	
			ц/га	%
Южная степь	101	29,6	1,9	6,8
Центральная зона	27	29,4	1,4	5,7
Лесостепь	15	40,6	—0,2	—0,5
Степь УССР	128	29,5	1,8	6,1

При рассмотрении данных таблицы нетрудно заключить, что полученные прибавки укладываются в пределы допустимых ошибок полевого опыта. Правда, в отдельных случаях имелись более благоприятные результаты, но они могли быть случайными.

Как уже отмечалось выше, бактеризация может дать небольшой эффект в результате различных биологически активных веществ, присутствующих в микробных препаратах. «Силикатные» бактерии использовались без достаточного контроля на возможное действие сопутствующих

факторов. Поэтому причину некоторого положительного действия этого препарата нужно уточнить. Теоретические основы применения «силикатных» бактерий нельзя считать сколь-либо разработанными. Не выяснена даже способность бактерий, вносимых в почву, размножаться в ризосфере.

Перевод алюмосиликатов в растворимое состояние не является сколь-либо специфичным процессом и может вызываться самыми разнообразными микроорганизмами. Поэтому выделение особой группы «силикатных» бактерий совершенно нецелесообразно.

Препарат АМБ

Препарат АМБ, о котором кратко было упомянуто в первом разделе настоящей главы, предложен Н. М. Лазаревым в 40-х годах. Он рекомендуется к использованию для активации биодинамики окультуриваемых северных почв (кислых болотных, подзолов, дерново-подзолистых и др.), характеризующихся слабо протекающими микробиологическими процессами.

Препарат АМБ удобнее всего готовить на месте его потребления. Для этого низинный торф или торфяную почву размельчают и просеивают через грохот. На каждую тонну подготовленного торфа прибавляют 1 ц мелко раздробленного известняка, известковой муки или фосфоритной муки и 1 кг маточной культуры АМБ (ее можно получить из Института сельскохозяйственной микробиологии ВАСХНИЛ в Ленинграде).

Приготовленную массу тщательно перемолачивают и увлажняют до 50% от полной влагоемкости. Затем ее помещают слоем не больше 70—80 см в отапливаемом помещении с температурой около 20°. Два раза в неделю удобрения перелопачивают и увлажняют, если имеются признаки его подсыхания.

В этих условиях в торфе развивается весьма разнообразный микробный ценоз, в состав которого входят аммонификаторы, целлюлозные микроорганизмы и т. д. (автохтонная микрофлора Б).

По истечении трех недель препарат может считаться готовым для применения. Его используют в тот сезон, для которого он готовится. На 1 га вносят 500 кг препарата.

Судя по материалам Института сельскохозяйственной микробиологии, препарат АМБ дает довольно хороший эффект. Широкого применения он, однако, не получил, что, очевидно, связано с затруднениями по его изготовлению и применению.

Имеются сведения, что масса препарата АМБ дает очень хороший эффект как компонент парникового грунта. Очевидно, целесообразно его использовать в этих целях.

Микоризация растений

В некоторых случаях существенное значение имеет вопрос о заражении растений грибами — микоризообразователями — или, как говорят, «микоризация» растений.

Опыт показывает, что растения полевой культуры обычно дают нормальную микоризу без специальной инокуляции. Это свидетельствует о широком распространении грибов, образующих микоризу, и по существу снимает вопрос о дополнительном заражении высеваемых семян.

Сложнее дело обстоит с микоризацией сеянцев и саженцев древесных растений. В зоне распространения лесов грибы-симбионты деревьев несомненно широко распространены в почве. Однако этого трудно ожидать на юге, где лесная растительность встречается редко или отсутствует совершенно. Ряд советских ученых (Г. Н. Высоцкий, А. В. Бараней и др.) на основании проведенных опытов пришли к заключению, что при посадке леса на

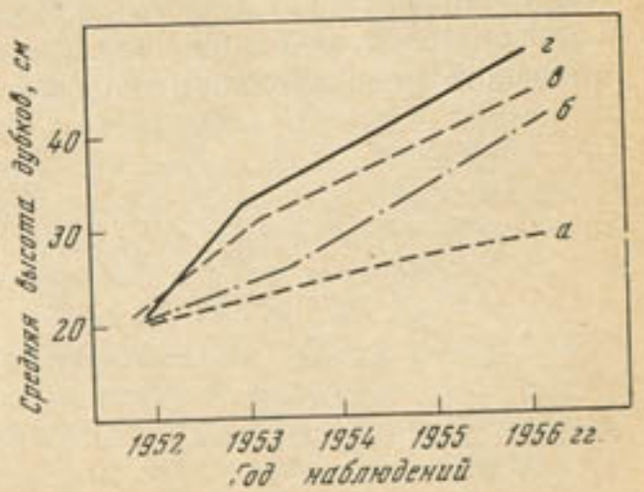


Рис. 98. Влияние микоризации на развитие сеянцев дуба (полевой опыт на лугово-каштановой почве)

а — контроль,
б — в лунку внесено 25 г микоризной почвы,
в — 50 г, *г* — 100 г

черноземах, темно-каштановых и других южных почвах, на которых длительное время отсутствовали лесные насаждения, следует вносить почву, содержащую грибы-микоризообразователи. Практически следует брать для инокуляции лесную почву из однотипного насаждения.

На 1 га посадок нужно вносить 30—50 кг лесной почвы. Для равномерного распределения почву можно смешать с перегноем или компостом. Полученную массу распределить по поверхности почвы и запахать. Еще целесообразнее местное внесение лесной почвы под семена. При посадке семян в лунки следует давать 25—50 г лесной почвы в каждую лунку. Одновременное внесение органических и минеральных удобрений (особенно фосфорных) улучшает развитие микоризы и рост растений. Если лесопосадка осуществляется саженцами, имеющими микоризу, то дополнительное их заражение нецелесообразно.

Для характеристики возможного влияния микоризации мы приводим рис. 98. На рисунке цредставлены результаты нашего полевого опыта с дубом на лугово-каштановых почвах Волгоградской области. В данном случае внесение микоризной земли с желудями резко увеличило рост растений. В результате микоризации особенно сильно повышалась выживаемость дубков. Выпады уменьшились в два — четыре раза, в зависимости от степени увлажнения почвы. Наиболее резко эффект микоризации заметен на неполивных почвах.

В общем, имеющиеся данные позволяют заключить, что микоризацию можно считать мероприятием, вполне целесообразным при лесопосадках, проводимых в южной зоне. Для заражения семян и саженцев древесных пород возможно использовать чистые культуры грибов-микоризообразователей. Однако массовое их размножение для практического использования пока не производится.

13

СТИМУЛЯЦИЯ РОСТА РАСТЕНИЙ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫМИ ВЕЩЕСТВАМИ

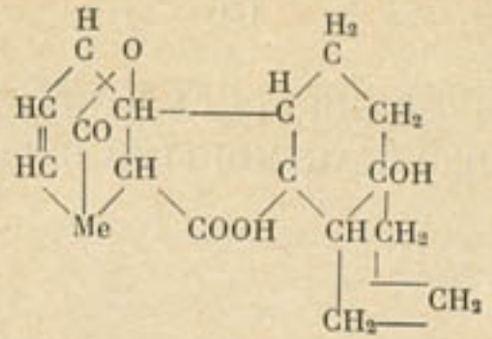
Известный английский писатель Г. Уэллс описал фантастическую страну, в которой бродили животные диковинных размеров, а растения росли прямо на глазах, достигая колоссальной высоты. Живые существа питались здесь «пищей богов», которая и была причиной невиданного расцвета и роста органического мира.

В наше время доказано существование веществ, сильно влияющих на рост и развитие растений. Это растительные гормоны (фитогормоны).

Еще наблюдения Ч. Дарвина позволили ему сделать заключение, что фототропические изгибы растений объясняются образованием в стебле каких-то специфических, чувствительных к свету веществ, которые распространяются по растению и передают возбуждающее действие света. Дальнейшие исследования подтвердили существование у растений фитогормонов. Они регулируют рост, геотропные и фототропные реакции. К числу гормональных веществ растений следует причислить ауксины, гетероауксин, гиббереллины и некоторые другие соединения. Растения самостоятельно синтезируют фитогормоны, но подчас в недостаточных количествах. Поэтому дополнительная обработка растительных организмов фитогормонами может сильно ускорить их рост и развитие. Много внимания фитогормонам уделял в СССР Н. Г. Холодный.

Прежде всего мы остановимся на гиббереллинах, представляющих несомненный интерес для сельского хозяйства. Это — группа химически близких соединений, отличающихся функциональными группами. Выделенные гиб-

береллины обозначаются буквой А с разными показателями. Ниже дается формула гиббереллина A_9.



Замечательным свойством гиббереллинов является их способность стимулировать рост и развитие растений. Это привело к практическому использованию гиббереллинов, о чем будет речь ниже.

Гиббереллины синтезируются грибом Gibberella fujikuroi, представляющим собой половую форму гриба Fusarium moniliforme. Этот гриб вызывает в Японии заболевание риса, известное под названием «баканэ» (т. е. бешеные всходы, глупый рис). Наиболее характерный симптом этой болезни — чрезмерное вытягивание пораженных растений. Японский биолог Е. Куросава предположил, что патогенный гриб вырабатывает какое-то физиологически активное вещество. Позднее японский биохимик Т. Ябута с сотрудниками получили чистый препарат данного соединения, которое было названо по имени гриба «гиббереллином». Это соединение обладает поразительно высокой физиологической активностью. Большие дозы гиббереллина вызывают симптомы заболеваний, малые — стимулируют рост растений. Раствор, содержащий одну часть гиббереллина на миллион частей воды, уже обладает сильно выраженным действием на растение. В настоящее время препараты гиббереллина добываются микробиологическим методом из культур гриба Fusarium fujikuroi.

Обработка растений гиббереллином усиливает у них дыхание и активность ферментов, связанных с обменом углеводов и белков. Усиливается потребление корневой системой элементов минерального питания. Фотосинтез, как правило, не меняется. Поскольку действие гиббереллина связано с изменением физиологических процессов в растении, то происходит некоторое изменение химического состава вегетативных органов, плодов и семян растений.

Гиббереллины сильно стимулируют рост растений, побегов, листьев, плодов и в меньшей степени корней. Стебли и побеги растут как за счет удлинения междуузлий, так и в силу увеличения их числа. Среди однолетних растений особенно чувствительны к действию гиббереллина карликовые формы растений, например гороха, кукурузы и томатов. Гиббереллины влияют также и на образование побегов. У многих растений длительное время растет только главный корень, а боковые побеги и ветки не образуются. При воздействии гиббереллина боковые побеги у них трогаются в рост.

Под влиянием стимулирующего действия гиббереллинов увеличивается урожай надземной вегетативной массы растений, у многих растений ускоряются цветение и плодоношение. При обработке гиббереллином сеянцы двухлетних культур (моркови, капусты, репы, свеклы, турнепса) цветут и плодоносят на первом году жизни без яровизации.

Касаясь действия гиббереллина на отдельные культуры, нужно отметить, что этот препарат увеличивает урожай кормовых трав. Однако при втором укосе отрастание трав ослабляется и увеличения урожая практически не наблюдается. Перезимовка клевера и люцерны после обработки гиббереллином ухудшается, поэтому применение гиббереллина для многолетних трав не рекомендуется.

Однолетние бобовые после обработки гиббереллином несколько увеличивают накопление сухой массы. Силосные культуры (кукуруза, подсолнечник и др.) повышают урожай в результате обработки гиббереллином. Стимулирующего действия на плодоношение и формирование зерна, а также на образование коробочек у хлопчатника не установлено.

Из овощных культур положительно реагируют на гиббереллин томаты, если обрабатывают цветущие кисти. У огурцов после опрыскивания гиббереллином увеличивается масса листьев и удлиняется главный стебель. Своевременная прищипка обработанных в фазе двух листьев растений увеличивает урожай. Положительно реагируют на гиббереллин сельдерей, петрушка, салат и укроп.

Из технических культур сильно реагируют на воз-

Рис. 99. Влияние гиббереллина на гортензию (по В. Ф. Верзилову)
Слева—контрольные растения, справа—растения, обработанные гиббереллином

действие гиббереллина конопля и табак. Конопля резко увеличивается в размере, а у табака образуется больше листьев, и вес их становится значительно больше. Большой эффект дают гиббереллины на разнообразные декоративные культуры: усиливаются их рост, цветение, изменяется форма стеблей, листьев и цветков. Гиббереллины способствуют цветению некоторых растений в таких условиях, в каких они обычно не цветут. Например, удается вызвать цветение растений длинного дня в условиях короткого дня. Особенно чувствительны к действию гиббереллинов оказались розеточные растения такого типа, как рудбекия и примула. Их декоративные качества резко улучшаются (рис. 99).

В ряде случаев хороший эффект получается при использовании гиббереллина для кустарников и древесных растений. Так, при осенней обработке гиббереллином чайных кустов усиливается рост молодых побегов, которые у необработанных растений при пониженной температуре практически не растут.

Гиббереллины стимулируют плодоношение у ягодных культур и у растений, обладающих сочными плодами.

Рис. 100. Влияние гиббереллина на бессемянной виноград (по Е. К. Перепелициной)
а — контроль, *б* — обработка гиббереллином в период цветения, *в* — обработка на 5 день после цветения

В определенных случаях дает хороший результат применение гиббереллинов на виноградной лозе. Опрыскивание соцветий кишмишных или бессемянных сортов приводит к значительному увеличению размеров ягод и гроздей (рис. 100). У сортов с функционально женским типом цветка, требующих для опыления пыльцы других сортов, обработка соцветий раствором гиббереллина заменяет опыление. Это имеет особое значение в годы с неблагоприятной погодой во время цветения. Опрыскивание препаратом гиббереллина обоеполых семенных сортов устойчивых положительных результатов не дает.

Установлено, что гиббереллин усиливает рост таких плодовых культур, как лимон, персик, абрикос. При обработке этим препаратом увеличивается плодоношение у смородины, черешни и других культур. Однако многолетние кустарниковые и древесные медленно растущие растения заметно не реагируют на воздействие гиббереллина.

Гиббереллин может быть использован в семеноводстве и селекции для ускорения работы при отборе растений, так как он прерывает период покоя у семян различных

растений, клубней картофеля, а также у кустарниковых и древесных растений.

Методика применения гиббереллина изменяется в зависимости от ее назначения и специфических особенностей культуры. Наиболее удобный и распространенный способ обработки растений — опрыскивание их водным раствором. Наиболее часто применяют растворы, содержащие 1—100 мг вещества в 1 литре воды. Клубни и луковицы растений можно кратковременно погружать в раствор гиббереллина. Для обработки семян и другого посевного материала препарат гиббереллина иногда используют в виде порошка.

Гиббереллины не могут рассматриваться как универсальное средство улучшения состояния растений. Однако в ряде случаев при хорошем световом и корневом питании растений их применение может дать значительный эффект. Научно-исследовательская работа с гиббереллинами ведется относительно недавно. Следует думать, что в недалеком будущем условия их использования будут уточнены. Однако они и сейчас уже нашли себе применение. Так, например, активность солода из ячменя, обработанного гиббереллином, значительно выше. Заводская практика это учла, и гиббереллины здесь широко используются.

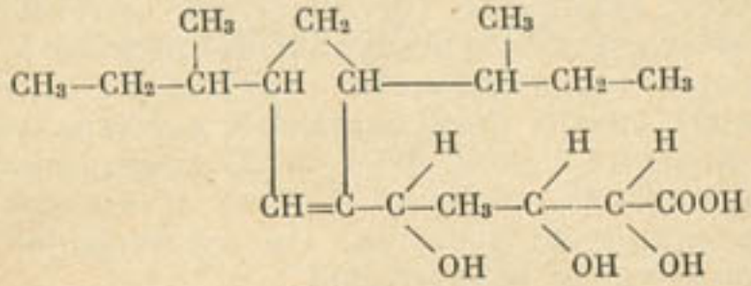
Очевидно, гиббереллины следует применять в цветоводстве. Для практического использования гиббереллины готовятся на заводах с помощью микроорганизмов.

Необходимо подчеркнуть, что эффективное использование гиббереллина в растениеводстве возможно лишь с одновременным использованием удобрений с соблюдением условий агротехники. Нужно выбрать и сроки применения препарата. Преждевременное, а также запоздалое его использование сильно снижает возможный положительный результат.

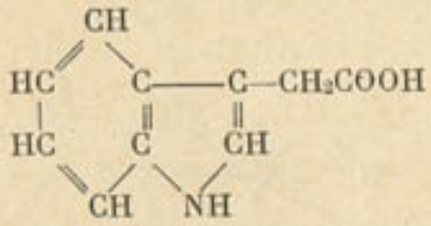
Среди исследователей, изучающих в СССР гиббереллины, особо следует отметить М. Х. Чайлахяна, Н. Н. Красильникова, Г. С. Муромцева, В. Ф. Верзилов и др. Важный этап в области изучения гормонов роста и их действия на растения — выделение голландским ученым Р. Кёглем и его сотрудниками из проростков кукурузы двух веществ, близких по своей физиологической активности к химическому строению ауксина *а* и ауксина *б*. Позднее эти же исследователи изолировали из плесневых

грибов третье ростовое вещество — гетероауксин, оказавшееся тождественным β-индолил-уксусной кислоте.

В СССР работу с ростовыми веществами начал Н. А. Максимов, позднее она проводилась рядом исследователей.



Ауксин *а*



Гетероауксин

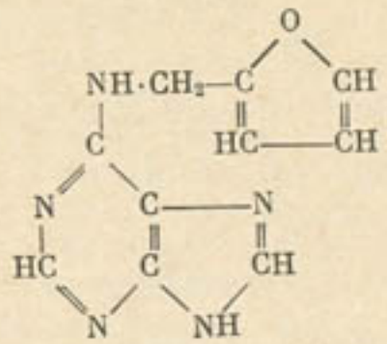
Действие ауксинов в общем носит ростовой характер, и они считаются в первую очередь регуляторами ростовых процессов, так как не обладают той узкой специализацией, которая присуща гормонам животного организма. Ауксины способствуют делению клеток, разрастанию камбиальной ткани, стимулируют образование каллюса — ткани раненых поверхностей, участвуют в ростовых корреляциях и вызывают существенные изменения морфологического характера. Они регулируют рост боковых побегов, влияют на взаимоотношение между листовой пластинкой и черешком, между плодом и плодоножкой, в частности, предупреждают преждевременное опадание плодов. Под влиянием ауксинов могут образовываться партенокарпические (бессемянные) плоды. У черенков ауксины стимулируют образование корней.

В настоящее время ауксины нашли широкое применение для дозаривания плодов помидоров, улучшения образования корней у черенков в целях их более быстрого укоренения и т. д. Для практического использования гетероауксин готовится химическим путем, точно так же, как и другие родственные соединения, обладающие сти-

мулирующим действием на растения (например β-нафтилуксусная кислота).

Следует, однако, иметь в виду, что многие микроорганизмы, живущие в зоне корня растений и в почве, выделяют значительные количества ауксина. Это может оказать заметное влияние на рост растений, даже полностью обеспеченных элементом минерального питания.

Некоторые микроорганизмы синтезируют соединение, оказывающее сильно стимулирующее действие на деление растительных клеток. Эта группа стимуляторов роста получила название «кинины». К кининам относится кинетин, выделенный из дрожжей. Он представляет собой 6-фурфурилметиламинопурпурин:



К регуляторам роста растений следует отнести многие витамины (B, C, никотиновую кислоту и т. д.). Опрыскивание хлопчатника и миндаля слабыми растворами никотиновой кислоты усиливает образование и рост листьев, а также побегов. Никотиновая кислота повышает урожай корнеплодов и других растений. Добавление витамина B или C к гетероауксину еще в большей степени ускоряет образование корней.

Как уже отмечалось ранее, почвенные микроорганизмы могут вырабатывать очень многие витамины, и это определенным образом должно сказываться на росте растений.

14

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЯВЛЕНИЯ АНТАГОНИЗМА МИКРООРГАНИЗМОВ ДЛЯ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

Среди микроорганизмов широко распространено явление антагонизма. Одни микроскопические существа угнетают рост других. Это объясняется тем, что микроорганизмы способны вырабатывать так называемые антибиотики — вещества, угнетающие определенные группы микробов.

Каждый антибиотик имеет характерный для него спектр действия, т. е. он способен подавлять лишь определенную группу микроорганизмов.

Антибиотики отличаются друг от друга по характеру их воздействия на микроорганизмы. Одни из них приостанавливают рост микробов или, как говорят, имеют бактериостатическое действие. Другие антибиотики убивают микробные клетки, т. е. действуют бактерицидно. Третьи вызывают не только гибель, но и растворение (лизис) клеток микроорганизмов. Подчас воздействие антибиотика меняется в зависимости от его дозировки.

В настоящее время антибиотики широко используются для лечения людей и животных. В ряде случаев они с успехом применяются для защиты растений от вредителей. Антибиотики в очень небольших количествах вводят в корма, так как доказано, что их добавка ускоряет рост молодых животных.

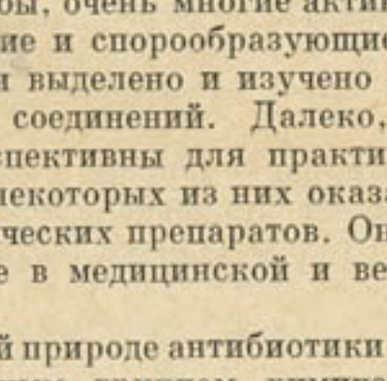
Практическое значение антибиотиков стало вырисовываться в 40-х годах текущего столетия. Однако явление антагонизма у микроорганизмов было известно давно. Еще Л. Пастер отметил угнетение сибиреязвенного бацилла культурой синегнойной палочки. И. И. Мечников серьезно изучал явление антагонизма у кишечной ми-

крофлоры. В 70-х годах прошлого столетия русские врачи В. А. Манассеин и А. Г. Полотебнев обнаружили в культуре гриба Penicillium антибактериальное вещество и пытались его использовать в лечебных целях. Интерес к антибиотикам, как уже отмечалось, резко возрос за последний период времени. В развитие учения об антибиотиках большой вклад вложен как советскими, так и зарубежными исследователями.

Продуцировать антибиотики могут различные микроорганизмы — грибы, очень многие актиномицеты, а также неспорообразующие и спорообразующие бактерии. К настоящему времени выделено и изучено до 500 различных антибиотических соединений. Далеко, однако, не все антибиотики перспективны для практического использования. Действие некоторых из них оказалось значительно эффективнее химических препаратов. Они нашли себе широкое применение в медицинской и ветеринарной практике.

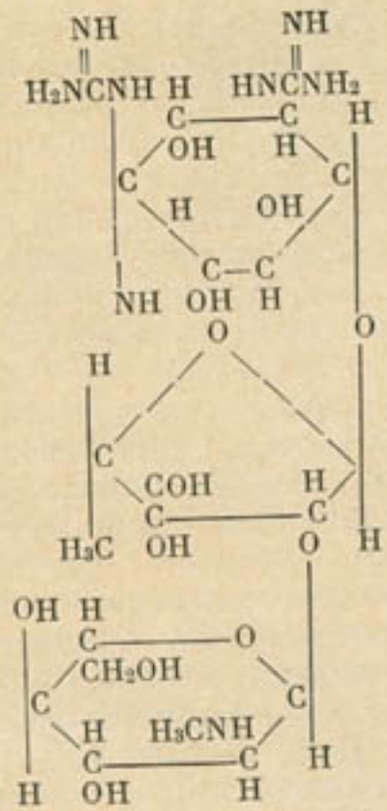
По химической природе антибиотики весьма различны и относятся к разным группам химических соединений. Здесь имеются соединения алифатического и ароматического строения, производные хинонов, фурана и пирана, азотсодержащие гетероциклические вещества полипептиды, соединения специфических групп (пенициллины, стрептомицины) и т. д. Ниже мы приводим структурные формулы некоторых наиболее широко применяемых антибиотиков.

Начнем с пенициллина, выделяемого некоторыми грибами рода Penicillium. Этот антибиотик был открыт и изучен английскими учеными А. Флемингом, Х. Флери и Д. Чейном. В настоящее время пенициллин производится микробиологическим путем в больших количествах. Ниже приводится формула пенициллина:



Радикал (R) может быть различным: $-CH_2-CH=$ $=CH-CH_2-CH_3$ (пентениловый), $-CH_2-(CH_2)_5-CH_3$ (гептиловый) и т. д., в связи с чем свойства пенициллина несколько изменяются. Пенициллин хорошо действует против грамм-положительных бактерий и слабо против грамм-отрицательных.

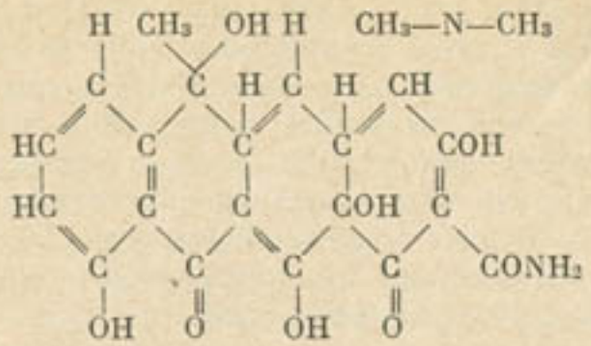
Другой широко используемый антибиотик — стрептомицин — был открыт американским ученым С. Ваксманом. Этот антибиотик продуцируется актиномицетом Actinomyces globisporus streptomicini.



Стрептомицин действует против возбудителя туберкулеза, бруцеллеза, дизентерии, туляремии и других микроорганизмов.

Большое значение имеют антибиотики группы тетрациклина, вырабатываемые актиномицетами. Типовым соединением этой группы может считаться тетрациклин, который получается химическим путем из ауреомицина (продуцент Actinomyces aureofaciens). Структурная фор-

мула тетрациклина следующая:



У ауреомицина (биомицина) в первом кольце один водород замещен на атом хлора, поэтому антибиотик иногда также называется хлортетрациклином. У террамицина, синтезируемого Actinomyces rimosus, в третьем кольце один атом водорода замещен оксигруппой.

Тетрациклины имеют очень широкий спектр действия. Они угнетают как грамм-положительные, так и грамм-отрицательные бактерии, грибы и крупные вирусы.

Очень сложны молекулы антибиотиков, относящиеся к полипептидам.

К настоящему времени учение об антибиотиках выросло в самостоятельный раздел микробиологии, имеющий большую область практического приложения. Микробы-антагонисты и вырабатываемые ими антибиотики имеют существенное значение в борьбе с фитопаразитами.

Некоторые патогенные микроорганизмы могут жить в почве довольно долгое время. К ним следует отнести возбудителя сибирской язвы, а также грибы, вызывающие вертициллезный вилт хлопчатника и фузариозные заболевания разных растений. Длительность существования отдельных микроорганизмов в почве зависит от их способности к сапрофитному существованию и от устойчивости их к антагонистическому воздействию почвенного микронаселения.

Большое влияние на освобождение почв от фитопаразитов оказывают мероприятия агротехнического и агрохимического характера. Они могут интенсифицировать деятельность почвенного микронаселения и ускорить распад остатков, на которых живут многие фитопатогенные микроорганизмы. Это приводит к быстрой гибели возбудителей заболеваний.

С. ВАКСМАН

Определенное значение в процессе освобождения почвы от фитопаразитов может иметь усиление размножения в ней микробов-антагонистов — возбудителей определенных заболеваний. Например, общеизвестно, что посевы люцерны содействуют очищению почвы от возбудителя вертициллезного вилта хлопчатник (Verticillium dahliae). В значительной степени это объясняется тем, что корневая система люцерны способствует размножению в почве антагонистов возбудителя вертициллеза. Антагонистом Vertcillium, в частности, является гриб Trichoderma, интенсивно размножающийся в почве, обогащенной органическими веществами. Поэтому уменьшение посевов люцерны в хлопково-люцерновых севооборотах приводит к усилению вертициллезного вилта хлопчатника.

Установлено также, что высев некоторых растений (клевер, вика) обеспечивает быстрое освобождение почвы от сибиреязвенной бациллы. Другие же растения (житняк, картофель) способствуют размножению зародышей этого микроорганизма. Различие действий растений на микрофлору зависит от разнокачественного характера корневых выделений растений, способствующих развитию антагонистов. Некоторые из них выделяют в почву фитон-

циды, вредно влияющие на определенные группы микроорганизмов, другие же не обладают этими свойствами.

Таким образом, в принципе возможна борьба с находящимися в почве болезнетворными микроорганизмами путем введения в севооборот определенных растений. Практическое осуществление данного принципа нуждается, однако, в экспериментальной разработке.

Значительно более выяснена возможность искусственного обогащения ризосферы сельскохозяйственных растений микробами-антагонистами, подавляющими рост определенных фитопаразитов, а следовательно, предупреждающими заболевание сельскохозяйственных культур. Для растений-хозяев эти микроорганизмы безвредны.

Исследовательскую работу в данном направлении в СССР начал Я. П. Худяков (1935). Он выделил бактерии, принадлежащие в основном к роду Pseudomonas, которые лизируют мицелий фитопатогенных грибов — Fusarium, Sclerotinia и Botrytis. Эти микроорганизмы с определенным успехом были использованы в широких полевых опытах для борьбы с фузариозом разных полевых культур (пшеница, лен, чайный куст и т. д.).

Хороший оздоровляющий эффект от применения микролитических бактерий получил Н. А. Красильников при борьбе с фузариозом сеянцев и саженцев сосны. Один из опытов с бактериями-антагонистами, использованными для профилактики фузариозного заболевания сеянцев сосны, показан на рис. 101.

Украинские исследователи (Н. М. Пидопличко, В. И. Билай, С. Н. Московец и др.) провели большую и успешную работу по изучению антагонистических свойств гриба Trichoderma и его использованию для борьбы с заболеваниями хлопчатника, картофеля и других сельскохозяйственных растений.

Подобных примеров можно привести большое число. Определенный успех в использовании культур микробов-антагонистов получен в работах многих советских и зарубежных исследователей.

Несколько слов следует сказать о технике применения антагонистов, среди которых могут быть бактерии, грибы и актиномицеты. В практической обстановке удобнее всего на высеваемые семена нанести культуры в виде водных суспензий. При развитии корешка микроорганизмы переходят в зону корня и начинают там размножаться. Следу-

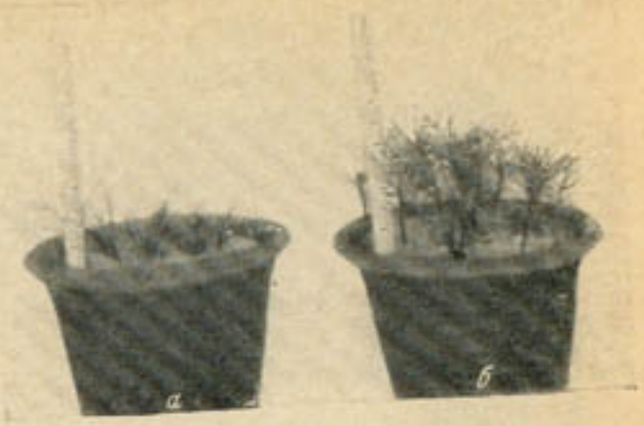


Рис. 101. Оздоровляющее действие бактерий, антагонистически действующих на гриб Fusarium, поражающий сосну (по Н. А. Красильникову)

слева — контроль, справа — семена обработаны микробом-антагонистом

ет подбирать культуры антагонистов, способные жить в ризосфере определенных растений, так как в противном случае полезный эффект не будет обеспечен. Надо также помнить, что каждый микроб-антагонист имеет свой «антимикробный спектр», т. е. может подавлять определенные виды фитопатогенных бактерий, грибов и простейших. Поэтому для предупреждения той или иной болезни необходимо иметь специфического антагониста.

При высадке рассады и саженцев их корни смачивают водной взвесью соответствующих микробов-антагонистов. В таком виде препарат можно также использовать для опрыскивания надземных частей поврежденных растений.

Доказано, что в некоторых случаях хороший эффект получается при опрыскивании заболевших растений раствором органических веществ (настой навоза и т. д.). В составе эпифитной микрофлоры находятся бактерии-антагонисты. После опрыскивания они начинают усиленно размножаться. Таким методом удавалось успешно бороться с заболеванием, вызываемым грибом Sphaerotheca mors uvae у крыжовника (мучнистая роса).

В некоторых случаях культуру микробов-антагонистов вносят в зону корневой системы растений вместе с поливной водой.

Микробы-антагонисты не только угнетают фитопаразитов в зоне корня: вырабатываемые ими антибиотики поступают в ткани растений и делают их более устойчивыми против возбудителей заболеваний.

По всей видимости, микробы-антагонисты могут быть использованы не только против возбудителей болезней

растений, но и против высших растений — паразитов культурных растений. Так, А. Е. Фомин показал, что некоторые микроорганизмы поражают заразиху, развивающуюся на помидорах и капусте. Растениям-хозяевам они не приносят абсолютно никакого вреда. Не исключена возможность подбора микробных культур, действующих в качестве гербицидов на определенные группы сорняков.

Работа по использованию микроорганизмов-антагонистов, несомненно, даст практически значимый результат. Очевидно, их применение не может служить универсальным методом борьбы с заболеваниями сельскохозяйственных растений, но в ряде конкретных случаев препараты микробов-антагонистов следует использовать. Исследования в данном направлении продолжаются.

Сейчас значительное внимание привлекает вопрос об использовании для борьбы с некоторыми болезнями растений препаратов антибиотических веществ. В принципе этот метод имеет крупные преимущества по сравнению с химическим методом. Химические препараты вредно действуют не только на фитопаразитов, но и на высшие растения — на обрабатываемые семена или посев. Нередко они вредят и живому населению почвы, особенно ее фауне. Антибиотики обладают селективным действием — убивают вредителя, а на растительный организм они не влияют или же в некоторых случаях оказывают стимулирующий эффект. Конечно, среди антибиотиков могут быть токсически действующие на растение, но их не следует применять.

Как показано исследованиями Н. А. Красильникова, многие антибиотики, несмотря на сложность их молекулы, легко проникают в ткани растительного организма и могут всасываться корневой системой. Антибиотики существенно различаются по этому свойству. Например, стрептомицин хорошо проникает в растения через корни, стебли и листовую поверхность, а также легко впитывается семенами. Ауреомицин подобной способностью не обладает. Очевидно, при отборе антибиотиков это свойство должно приниматься во внимание. На способность антибиотиков проникать в ткани растения сильное влияние оказывают внешние условия — температура, обеспеченность почвы влагой и т. д.

Имеются случаи успешного использования антибиотиков для протравливания семян. Биомицин, террамицин и другие антибиотические вещества хорошо действуют как протравители семян в целях предупреждения фузариоза тыквенных культур и гороха. Положительный результат дает также обработка антибиотиками семян овощных и технических культур. В частности, хороший эффект получается при борьбе с гоммозом хлопчатника, вызываемым Pseudomonas malvacearum (С. А. Аскарова).

Ps. malvacearum находится не только на поверхности семян, но и внутри их. Это затрудняет использование химических протравителей, так как они, уничтожая инфекцию, повреждают зерно. После обработки антибиотиками всхожесть зерна не ухудшается, а иногда даже улучшается. Но антибиотики широкого применения для протравливания семян не получили. Причиной этого является как недоработка вопроса микробиологами, так и инертность агрономического персонала.

Положительные результаты получены с использованием антибиотиков для борьбы с болезнями вегетирующих растений. Так, в Японии для предупреждения заболевания риса очень опасной грибной болезнью — пирикуляриозом, вызываемой Pericularia oryzae, и для лечения уже заболевших посевов широко использовался антибиотик актиномицетного происхождения — бластицидин S. Он оказался небезвредным для людей, и поэтому сейчас заменен другим актиномицетным антибиотиком — казугамицином, обладающим высокой активностью, но безвредным. Казугамицин может быть использован в концентрациях, в 20 раз более низких, чем бластицидин S. Продуцентом казугамицина является Actinomyces kasugaensis.

В США, Англии, Чехословакии и других странах для борьбы с различными болезнями сельскохозяйственных растений промышленность изготовляет ряд антибиотических веществ. Чаще всего используются производные стрептомицина, актидиона, террамицина и других антибиотиков. Эти препараты применяются как в чистом виде, так и в различных смесях.

Стрептомицин рекомендуется использовать против бактериозов, вызываемых Erwinia, Pseudomonas, Xanthomonas. С успехом препарат применяется при борьбе с бактериальным увяданием фасоли и сои, бактериальной пятнистостью огурцов и другими болезнями сельскохозяйственных культур. Он годен для протравливания

семян, зараженных отмеченными выше фитопатогенными бактериями. Хороший результат дает стрептомицин при борьбе с инфекцией древесных пород некоторыми бактериями. Он предупреждает поражение косточковых пород Bacterium syringae, грецкого ореха Bacterium juglands, бактериоз фруктовых деревьев, вызываемый Bacterium amylovorum, и т. д.

В США выпускается ряд препаратов стрептомицина в смеси с террамицином под названием «агримицин», «агристеп», «фитомицин» и т. д. В Чехословакии продается препарат «фитостреп», представляющий собой смесь стрептомицина с окситетрациклином.

Актидион — антибиотик, синтезируемый Actinimyces griseus. Судя по литературным сведениям, он действует против возбудителей каменной головни пшеницы, ложной мучнистой росы огурцов, ржавчины семенного лука и т. д. Очевидно, этот антибиотик перспективен для борьбы с настоящей мучнистой росой яблони, черешни и винограда. Эффективен он и при грибном поражении косточковых; убивает возбудителя монилиоза и дает хороший результат при защите сосны от фузариоза. В относительно низких концентрациях актидион токсичен для злаков, но многие растения (томаты, фасоль, земляника и др.) не страдают от него.

В США препарат актидиона изготовляется для практического использования в сельском хозяйстве.

Глиотоксин— антибиотик, вырабатываемый Trichoderma viridis, высоко эффективен против Rhizoctonia solani. Очевидно, его можно использовать и при других болезнях растений. Широкого применения глиотоксин пока не получил.

Трихотецин, получаемый с помощью гриба Trichotecium roseum, действует против ряда фитопаразитов — Botritis cinerea, Helmintosporium, Peronospora и т. д. Очевидно, после дальнейшего изучения может быть широко использован для защиты растений.

В Венгрии начал выпускаться препарат трихотецина для борьбы с монилиозом и антракнозом.

Гризеофульвин — продукт жизнедеятельности Penicillium griseofulvum эффективен против паразитарного гриба Botrytis и, возможно, других возбудителей болезней растений (ржавчины, разных видов мучнистой и ложномучнистой росы и т. д.). Он мало токсичен

для растений. Целесообразность использования гризеофульвина выясняется.

Испытываются в настоящее время и другие препараты, на которых мы здесь останавливаться не будем. Отметим лишь, что, очевидно, при вирусных инфекциях растений могут быть использованы препараты тетрациклина. Против вирусов болезней пасленовых хорошо действует имманин — препарат, рекомендованный Институтом микробиологии АН УССР (С. Н. Московец).

Для иллюстрации действия антибиотиков против возбудителей заболеваний растений приведем несколько примеров из работ советских исследователей.

Р. О. Мирзабекин испытывала антибиотик актиномицетного происхождения для борьбы с бактериальным увяданием абрикосов и персиков. Эта болезнь вызывается неспорообразующей палочкой Bac. armeniaca. В одном из экспериментов дички абрикосов двухлетнего возраста заражались фитопатогенной бактерией. Через несколько дней часть сеянцев опрыскивалась антибиотиком. Это привело к излечению растений. Зараженные, но не получившие антибиотика дички погибли.

Вполне удовлетворительные данные получены при лечении от бактериального увядания взрослых плодоносящих абрикосовых деревьев. Во всех случаях, когда плодовые деревья были не слишком поражены, процесс засыхания после введения препарата приостанавливался. На деревьях появлялись новые побеги. Деревья оправлялись и развивались нормально. Даже сильно поврежденные деревья, предназначенные к удалению, после введения антибиотика оживали: ниже засохшей и срезанной части появлялись новые побеги (рис. 102). В этих опытах антибиотики вводились в ствол через надрез при помощи фитиля.

Опыты под руководством Н. А. Красильникова были проведены на плодах лимонов и мандаринов, пораженных бактериальным некрозом (возбудитель Pseudomonas citriputealis). При этом заболевании на поверхности плодов образуются характерные бурые пятна отмирающей ткани. Возбудитель поражает также побеги, вызывая на них образование некротических очагов. Найдены антибиотики, предупреждающие развитие бактериального некроза у хранящихся плодов цитрусовых. Плоды, обработанные этими веществами, сохраняются в течение длитель

Рис. 102. Лечебный эффект антибиотика гризина при бактериальном увядании абрикосов (по Н. А. Красильникову)

а — контрольное дерево,
б — дерево, обработанное антибиотиком

ного времени без малейших признаков порчи. Это дает основание использовать полученные вещества не только для лечения вегетирующих растений, но и при хранении продукции на складах.

Имеются доказательства использования антибиотиков для предохранения пищевых продуктов от порчи. В некоторых странах, например, обрабатывают поверхностно антибиотиками тушки птицы, рыбу и мясо с целью продления сроков хранения этих скоропортящихся продуктов. Представляет интерес попытка добавления антибиотиков в упаковочные материалы и пленки, используемые для покрытия продуктов. Эта новая область применения антибиотиков сулит интересные перспективы, но требует еще экспериментальной доработки.

Все изложенное выше свидетельствует об огромном значении антибиотических веществ и делает понятным существование индустрии антибиотиков и широко развернутой исследовательской работы по их изучению.

Несомненную и большую перспективу имеет также микробиологический способ борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур — насекомыми и животными (грызунами). Истоки этой работы связаны с наблюдениями Л. Пастера над болезнями шелковичного червя (1865—1870). Было установлено, что насекомые страдают инфекционными заболеваниями, некоторые из них вызывают бактерии. Позднее И. И. Мечников также столкнулся с бактериальными заболеваниями насекомых. Он вполне осознал возможное практическое значение этого явления и считал, что в интересах сельского хозяйства следует распространять эпизоотии среди вредителей и таким образом бороться с потерями урожая. И. И. Мечников установил у личинок опасного вредителя зерновых культур — хлебного жука (Anisoplia austriaca) — заболевание, вызываемое зеленой мускардиной. Имевшиеся в распоряжении И. И. Мечникова материалы позволили ему на I съезде представителей от губерний, пораженных хлебным жуком, сделать доклад «О применении грибных болезней к истреблению вредных насекомых».

Наблюдения других исследователей также убедительно показали, что насекомые могут страдать от инфекционных заболеваний, возбудителями которых являются разные микроскопические существа — бактерии, грибы и вирусы.

В результате возникла мысль использовать микроорганизмы для борьбы с насекомыми вредителями сельскохозяйственных культур. Их применение казалось перспективным в силу того, что энтомопаразиты вызывают заболевание у какой-то узкой группы насекомых вредителей. Для человека и разных животных используемый микроорганизм совершенно безвреден. Кроме того, заболевания насекомых принимают характер эпизоотий и широко распространяются. Химические же средства защиты растений действуют локально.

В первой четверти нашего столетия культуры патогенных для насекомых бактерий начали применять в практических условиях. В ряде случаев получены хорошие результаты. Больших успехов добился С. Метальников (со-

трудник Пастеровского Института в Париже) в борьбе с вредителями хлопчатника и других растений в ряде стран и особенно в Африке. Вместе с тем имелись и неудачи. Ф. д'Эрелль пытался использовать культуру Coccobacillus acridiorum для борьбы с саранчой, но положительного результата не получил. Были и другие разочарования, в результате которых работы в этом направлении приостановились.

С удовлетворением можно отметить, что сейчас имеются не только несомненные научные достижения, но полученные результаты начинают широко внедряться в производство. Для практического использования выпускается ряд эффективных препаратов. В СССР большое внимание обращено на микроорганизмы группы Bac. thuringiensis, которые поражают многих вредителей сельскохозяйственных растений и леса. Впервые Bac. thuringiensis описана Е. Берлинером в 1915 г. и свое название получила от Тюрингии, где этот микроб был обнаружен как возбудитель болезни личинок насекомых.

Позднее в СССР микроорганизм близкого типа выделил Е. В. Талалаев. Эта бактерия была названа Bac. dendrolimus. Родственные микроорганизмы изолировали другие наши исследователи — В. И. Полтев, А. В. Гукасян, Э. Г. Африкян и др.

Весьма характерное свойство энтомопатогенных бактерий группы Bac. thuringiensis — наличие в их клетке кристаллического образования, токсичного для насекомых (рис. 103). Ядовитые свойства кристаллов сказываются только в том случае, если они попадают в пищеварительный тракт насекомого. При введении кристаллов в лимфу токсикоза не наступает. Свойства бактериальных кристаллов позволяют некоторым исследователям сопоставлять действие бактерий группы Bac. thuringiensis с инсектицидами. Это, однако, вряд ли правильно, так как бактерии не только отравляют насекомых, но и вызывают их заболевание.

В последнее время описаны энтомопатогенные бактерии, близкие к Bac. thurigiensis, но не имеющие кристаллических включений. Их действие на насекомых связано лишь с инфекционным процессом.

Рассмотренные выше микроорганизмы вызывают гибель насекомых вредителей леса (в частности сибирского шелкопряда), многих вредителей сада и сельскохозяй-

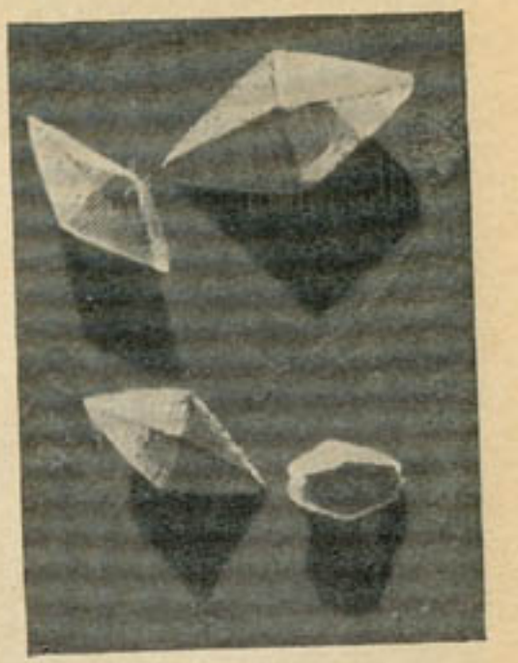


Рис. 103. Кристаллы в клетке Bac. thuringiensis; электронно-микроскопический препарат (по Г. Хеши)

Рис. 104. Гибель личинок шелкопряда после обработки насаждений культурой Bac. thuringiensis (по А. Б. Гукасяну

Б. Л. ИСАЧЕНКО

ственных культур (капустной белянки, хлопковой совки и т. д.).

Работа с бактериями группы Bac. thuringiensis ведется в ряде лабораторий. Из больных насекомых выделены чистые культуры энтомопатогенных бактерий. Отдельные микроорганизмы несколько отличаются по своим свойствам и по спектру действия. Это послужило основанием для выделения целого ряда новых видов. Всего описано 24 вида, некоторые из них выделены в СССР (Bac. dendrilimus, Bac. cereus, var. galleriae, Bac. insectus, Bac. tuviensis). Все эти микроорганизмы близки к почвенному сапрофиту Bac. cereus.

Ряд культур энтомопаразитных бактерий используется для приготовления препаратов, предназначаемых для борьбы с насекомыми вредителями. За рубежом производятся препараты «турицид», «биотрал», «агритрол» и др. В СССР налаживается выпуск «инсектицина», «энтобактерина», «дендробациллина» и «туверина». Эти препараты отличаются друг от друга спектром своего действия.

Применение энтомопатогенных препаратов сводится к их распылению на растительность, пораженную насекомыми. В случае обработки больших площадей препараты распыляются с аэроплана. Эффект действия препаратов

бывает весьма хорошим и вызывает массовую гибель вредителей. Для примера на рисунке мы приводим фотографию (рис. 104) из работы А. Б. Гукасяна. На нем изображены гусеницы дубового шелкопряда, погибшие в результате применения бактериального препарата. Однако результат микробиологической борьбы зависит от ряда условий: состояния насекомых, плотности их популяции, климатических условий и т. д. Поэтому эпизоотии насекомых в результате инфекции возникают при определенных условиях. Для того чтобы микробиологический метод борьбы с вредными насекомыми стал действительно массовым, нужна дополнительная работа по уточнению условий его использования.

Очевидно, для защиты растений целесообразно использовать не только бактерии, но и другие микроорганизмы. Так, например, гриб Beauveria bassiana (белая мускардина), вызывающий болезнь ряда насекомых, давно пытаются применить в производственных масштабах. Но до сих пор не решен вопрос о массовой технологии производства соответствующего препарата. Гриб Beauveria bassiana поражает ряд вредителей полевых культур — озимую совку, лугового и кукурузного мотылька, вредную черепашку, колорадского жука и свекловичного долгоносика. Гриб действует также и на вредителей садовых культур — яблоневую моль, яблоневую плодожорку. Он убивает многих вредителей сосны — совку, пяденицу, шелкопряда и т. д.

Другой гриб Metarrhizium anisopliae (зеленая мускардина) можно использовать для борьбы со свекловичным долгоносиком, яблонной плодожоркой, колорадским жуком и т. д.

Для борьбы с вредными насекомыми вполне целесообразно использованы вирусы. Известно около 300 вирусов, вызывающих болезни насекомых. Эта группа вирусов ядерного полиэдроза, гранулеза и цитоплазматического полиэдроза. В ряде случаев при их применении получен очень хороший результат. Так, в Канаде и других странах при борьбе с личинками пилильщиков используют вирус ядерного полиэдроза. Численность вредителя удалось снизить настолько, что он уже не представляет опасности для лесного хозяйства страны.

Вирусы ядерного полиэдроза успешно применялись в опытах, проводившихся в ряде стран для борьбы с гусе-

ницами совок, репной белянки, белой американской бабочки и т. д. Вирусы цитоплазматического полиэдроза применяются против южного шелкопряда.

В настоящее время в СССР развернута широкая работа по разработке метода использования вирусных препаратов для борьбы с насекомыми — вредителями растений. Очевидно, целесообразно ставить вопрос об использовании комплексных препаратов, в которых будут сочетаться микробные агенты с ядохимикатами.

При правильном применении микробиологических методов борьба с вредителями весьма эффективна. Так, опыты, проведенные в различных климатических зонах — Северный Кавказ, Молдавия, Казахстан и Украина — показали, что энтобактерин, а в ряде случаев боверин, дают результат, близкий к ДДТ.

Сейчас широко используется микробиологический метод борьбы с грызунами — мышами, полевками, крысами. Известно несколько культур, вызывающих у грызунов кишечные заболевания, которые напоминают брюшной тиф. Для человека и домашних животных эти микроорганизмы безопасны.

Впервые бактерию мышиного тифа выделил в 1892 г. в Германии Леффлер. Она получила название Bac. typhimurium. Позднее был обнаружен ряд близких к этой форме микроорганизмов, и в частности, отечественными микробиологами С. С. Мережковским и Б. Л. Исаченко. Все эти микроорганизмы относятся к группе так называемых кишечно-тифозных бактерий, точнее, к подгруппе паратифозных бактерий.

Рис. 105. Антагонистическое воздействие клопа Scaptocoris talpa на Fusarium oxysporum (вегетационный опыт по М. И. Тимонину)

а — помидоры, зараженные грибом Fusarium, *б* — в почву введен клоп Scaptocoris, *в* — растения заражены грибом Fusarium, и в почву введен клоп Scaptocoris, *г* — контрольное растение

При борьбе с грызунами размноженную культуру бактерий наносят на хлеб или на ней замешивают тесто. Полученные приманки раскладывают около норок или в местах, наиболее посещаемых грызунами.

Бактериальный метод борьбы с грызунами дешев и имеет то преимущество перед химическим, что он безвреден для домашних животных, хищных птиц и мелких хищников (ласка, хорь и т. д.). Эффективность его в достаточной степени высока.

Некоторые почвенные насекомые выделяют соединения, вредно действующие на возбудителей заболеваний сельскохозяйственных растений. Так, М. И. Тимонин (Канада) установил, что клоп Scaptocoris talpa продуцирует какие-то летучие вещества, угнетающие многие грибы, в том числе патогенные виды Fusarium, которые вызывают фузариозное заболевание томатов и бананов. Если в почву одного сосуда поместить 50—70 насекомых, то они предупреждают увядание растений. На рис. 105 показано действие клопа Scaptocoris talpa на фитопаразитов.

* * *

Материалы, изложенные в настоящей книге, в достаточной мере наглядно показывают огромную роль микроорганизмов в плодородии почвы. Рациональное использование биологических процессов почвы может существенно повысить эффективность минеральных и органических удобрений, а применение микробных препаратов — заменить в значительной мере ядохимикаты при борьбе с вредителями сельского хозяйства. Биологический фактор нельзя игнорировать и при разработке систем использования сельскохозяйственных угодий, а также приемов обработки почвы.

Возможности, открываемые микробиологией для сельского хозяйства, использованы далеко не полностью. Следует надеяться, что данные этой науки будут значительно шире применены для решения теоретических и практических вопросов земледелия.

ЛИТЕРАТУРА

Аристовская Т. В. Микробиология подзолистых почв. М., «Наука», 1965.

Буткевич В. С. Микробиологические методы определения потребности почв в удобрении. Избранные труды, т. II. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Верзилов В. Ф. Регуляторы роста и их применение в растениеводстве. М., «Наука», 1971.

Виноградский С. Н. Микробиология почвы (проблемы и методы). М., Изд-во АН СССР, 1952.

Возняковская Ю. М. Микрофлора растений и урожай. Изд-во «Колос», 1969.

Волобуев В. Р. Экология почв. Баку, Изд-во АН АзССР, 1963.

Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почвы. М., «Наука», 1965.

Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. М., «Наука», 1969.

Доросинский Л. М. Бактериальные удобрения — дополнительное средство повышения урожайности. Л. Россельхозгиз, 1965.

Имшенецкий А. А. Микробиология целлюлозы. М., Изд-во АН СССР, 1953.

Кауричев И. С. (под ред.). Почвоведение. М., изд-во «Колос», 1969.

Качинский Н. А. Почва, ее свойства и жизнь. Изд-во АН СССР,1956.

Кононова М. М. Органическое вещество почвы. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Костычев С. П. Физиология почвенных бактерий. Избранные труды, т. II. М., Изд-во АН СССР, 1956.

Красильников Н. А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М., Изд-во АН СССР, 1958.

Купревич В. Ф., Щербакова Т. А. Почвенная энзимология. Минск, изд-во «Наука и техника», 1966.

Мишустин Е. Н., Трисвятский Л. А. Микробы и зерно. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Мишустин Е. Н., Шильникова И. Х. Биологическая фиксация азота. М., «Наука», 1968.

Мишустин Е. Н., Емцев В. Т. Микробиология. М., изд-во «Колос», 1970.

Муромцев Е. С., Пеньков Л. А. Гиббереллины. М., Сельхозгиз, 1962.

Омелянский В. Л. Избранные труды. М., Изд-во АН СССР, 1953.

Пейве Я. В. Биохимия почв. Изд-во с.-х. литературы, 1961.

Перфильев Б. В., Габе Р. Д. Капиллярные методы изучения микроорганизмов. Л., Изд-во АН СССР, 1961.

Пошон Ж., Баржак Г. Почвенная микробиология. ИЛ, 1961.

Прянишников Д. Н. Азот и жизнь растений и земледелия. М., Изд-во АН СССР, 1945.

Ратнер Е. Н. Питание растений и применение удобрений. М., «Наука», 1965.

Рубенчик И. Л. Азотобактер и его применение в сельском хозяйстве. Киев, Изд-во АН УССР, 1960.

Сухов К. С. Общая вирусология. М., изд-во «Высшая школа», 1965.

Успенский Е. Е. Физико-химические условия среды, как основа микробиологических процессов. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Шемеханова Н. М. Микотрофия древесных пород. М., Изд-во АН СССР, 1962.

СОДЕРЖАНИЕ

От автора 5

1. Развитие взглядов на роль микроорганизмов в образовании почвы 7

2. Определение состава и активности почвенного микронаселения 18

3. Микроскопическое население почвы 28

4. Процессы, вызываемые микроорганизмами 67

5. Факторы, определяющие состав микроорганизмов почвы 103

6. Образование почвы и деятельность микроорганизмов . 126

7. Микробное население почв различных типов 144

8. Влияние обработки почвы на ее микрофлору 170

9. Химизация земледелия и задачи микробиологии . . . 188

10. Системы использования почв и микробиологические основы повышения ее плодородия 223

11. Взаимоотношение микроорганизмов и растений . . . 263

12. Микробные землеудобрительные препараты и их эффективность 291

13. Стимуляция роста растений биологически активными веществами 315

14. Использование явления антагонизма микроорганизмов для защиты растений 323

Литература 342

Евгений Николаевич Мишустин

Микроорганизмы и продуктивность земледелия

Утверждено к печати редколлегией серии научно-популярных изданий Академии наук СССР

Редактор *В. Н. Вяземцева*

Художественный редактор *В. Н. Тикунов*

Художник *Е. Г. Байтман*

Технический редактор *Л. К. Каскова*

Сдано в набор 14/X 1971 г.
Подписано к печати 15/IV 1972 г.
Формат 81×108¹/₃₂. Усл. печ. л. 17,43
Уч.-изд. л. 16,9. Тираж 10 000 экз.
Т-06386. Тип. зак. 2931
Бумага книжно-журнальная норвежская

Цена 1 р. 29 коп.

Издательство «Наука». Москва К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука». Москва Г-99, Шубинский пер., 10