

М.А.Глазовская , Н.Г.Добровольская

# ГЕОХИМИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ МИКРО- ОРГАНИЗМОВ



**М.А.Глазовская  
Н.Г.Добровольская**

**Геохимические  
функции  
микроорганизмов**

**ИЗДАТЕЛЬСТВО  
МОСКОВСКОГО  
УНИВЕРСИТЕТА  
1984**

Глазовская М. А., Добровольская Н. Г. Геохимические функции микроорганизмов. — М., Изд-во МГУ, 1984 г. С ил., 152 с.

В методическом пособии рассматривается роль микроорганизмов в формировании биосферы, их широкое расселение и многообразие геохимических функций, регулирующих современные процессы рассеяния и концентрации химических элементов в биосфере. Дается характеристика основных групп микроорганизмов. Изложение теоретических вопросов увязано с практическими задачами охраны окружающей среды, сельского хозяйства, промышленности, геологии.

*Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Московского университета*

Рецензенты:

доктор геолого-минералогических наук,  
профессор *А. И. Перельман*,  
доктор биологических наук, профессор *Э. А. Штина*

Мария Альфредовна Глазовская,  
Наталья Глебовна Добровольская

### ГЕОХИМИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ МИКРООРГАНИЗМОВ

Заведующая редакцией *И. И. Щехура*. Редактор *Л. И. Лопатина*. Младший редактор *Н. Н. Микоян*. Художественный редактор *Ю. М. Добрянская*. Переплет художника *Л. А. Бабаджаняна*. Технический редактор *К. С. Чистякова*. Корректоры *М. И. Эльмус*, *С. Ф. Будаева*

Тематический план 1984 г., № 122

ИБ № 1893

Сдано в набор 30.03.83 Подписано к печати 27.10.83 Л-95535 Формат 60×90/16 Бумага тип. № 1 Гарнитура литературная Высокая печать Усл. печ. л. 9,5 Уч.-изд. л. 10,71 Тираж 985 экз. Зак. 70 Цена 55 коп. Изд. № 2482

---

Ордена «Знак Почета» издательство Московского университета. 103009, Москва, ул. Герцена, 5/7. Типография ордена «Знак Почета» издательства МГУ. Москва, Ленинские горы

## ПРЕДИСЛОВИЕ

На географическом факультете МГУ читается специальный курс «Геохимические функции микроорганизмов в ландшафте». Его задача — показать на примере деятельности микроорганизмов значение живого вещества в геохимии биосферы. Учебное пособие в соответствии с программой курса освещает главные аспекты геохимической деятельности микроорганизмов: участие в становлении и развитии биосферы, в круговороте отдельных атомов (C, N, S, Fe, Mn), в процессах выветривания и синтеза вторичных минералов и пород, в регулировании химического состава природных вод, подземной и приземной атмосферы, в осуществлении взаимосвязи и взаимодействия входящих в биосферу оболочек Земли — литосферы, атмосферы, гидросферы, педосферы, образующих в совокупности единую систему, подсистемы которой связаны между собой потоками вещества и энергии. Поскольку студентам-географам не читается курс микробиологии, в книгу включена глава, в которой излагаются современные представления об основных группах микроорганизмов, их экологии и закономерностях распространения. Освещена роль микроорганизмов в очищении окружающей среды от химического загрязнения.

Глава об основных географических закономерностях проявления результатов геохимической деятельности микроорганизмов иллюстрирует всеобщность географических законов.

Настоящее пособие — первое по этому спецкурсу — будет полезно студентам-географам, а также биологам, почвоведом, геологам.

Авторы приносят искреннюю благодарность рецензентам проф. Э. А. Штиной и проф. А. И. Перельману, чьи ценные советы были учтены при издании книги.

**ОБЩЕЕ ПОНЯТИЕ О БИОСФЕРЕ. РОЛЬ МИКРООРГАНИЗМОВ  
В ЕЕ ФОРМИРОВАНИИ**

Термин «биосфера» был введен в научную литературу в конце XIX в. геологом Э. Зюссом для обозначения особой земной оболочки, населенной живыми организмами. Целостное учение о биосфере было создано в первой половине XX в. крупнейшим естествоиспытателем-геохимиком В. И. Вернадским. На основании анализа истории атомов в земной коре и в ее верхней, охваченной жизнью, оболочке Вернадский пришел к выводам исключительного теоретического и, как впоследствии стало ясно, практического значения. Он показал, что биосфера не только населена живыми организмами, но и в существенной степени геохимически ими переработана; это не только среда жизни, но и продукт жизнедеятельности обитавших на земле во все геологические времена живых организмов — живого вещества планеты. Это положение, имеющее исключительно большое значение для геохимии, А. И. Перельман предложил именовать «законом Вернадского» и сформулировал его так: «Миграция химических элементов в биосфере осуществляется или при непосредственном участии живого вещества (биогенная миграция), или же она протекает в среде, геохимические особенности которой ( $O_2$ ,  $CO_2$ ,  $H_2S$  и т. д.) обусловлены живым веществом, как тем, которое в настоящее время населяет данную систему, так и тем, которое действовало в биосфере в течение геологической истории» (Перельман, 1979, с. 215).

На раннем этапе развития биологии существовало представление, что все живое, обитающее на Земле, подразделяется на два «царства» организмов: флору и фауну, или царство растений — *Plantae* и царство животных — *Animalia*. В XVIII—XIX вв. с момента открытия и последующего интенсивного изучения мира микроорганизмов стало необходимым выделение нового третьего царства живых существ, названного Геккелем (1866) царством протистов. Появление новых разделов биологии, в частности молекулярной биологии, усовершенствование техники микроскопирования, применение электронной микроскопии, разработка новых современных методов исследования микроорганизмов способствовали дальнейшему выделению новых царств живой природы; в современных

классификациях обособляются пять царств, объединенных по типу строения клетки в две группы (R. Murray, 1968; R. Whitaker, 1969):

|            |                   |              |
|------------|-------------------|--------------|
| Эукариоты  | царство животных  | — Animalia   |
|            | царство растений  | — Plantae    |
|            | царство протистов | — Protista   |
|            | царство грибов    | — Mycota     |
| Прокариоты | царство бактерий  | — Procaryota |

Прокариотический тип микробной клетки характерен для бактерий, актиномицетов и синезеленых водорослей. Ее основная особенность — отсутствие четкой границы между ядерным веществом, цитоплазмой и отсутствие ядерной мембраны. Область ядра (так называемый нуклеоид) заполнена ДНК, не связанной с белком и не образующей структур, похожих на хромосомы эукариотов. Нет также митохондрий и хлоропластов, а клеточная стенка состоит из гетерополимерного вещества, которое не обнаружено ни у одного из эукариотических организмов. В цитоплазме фотосинтезирующих бактерий имеются тилакоиды, содержащие пигменты (хлорофиллы и каротиноиды), с помощью которых осуществляется фотосинтез. У некоторых видов бактерий в клетках накапливаются гранулы жира и волютина.

Эукариотический тип клетки свойствен грибам, водорослям, простейшим (имеет сходство с клетками растений, животных и человека). Она более сложна: ядро с двухслойной ядерной пористой мембраной отделено от цитоплазмы, в нем находится одно-два ядрышка, внутри которых синтезируется РНК (рибонуклеиновая кислота) и содержатся хромосомы — носители наследственной информации, состоящие из ДНК и белка. В цитоплазме есть также митохондрии (участвующие в процессах дыхания) и у водорослей хлоропласты (преобразующие лучистую энергию в химическую).

По данным абсолютной геохронологии и палеонтологии, использующей новейшие методы биохимии, 4—3,5 млрд. лет назад в архее уже существовала жизнь. При глубоком опорном бурении, поставленном в СССР на Русской платформе, в метаморфизованных осадочных породах архея обнаружено много углеродистых продуктов преобразования первых фотосинтезирующих организмов — синезеленых водорослей и мельчайших органических телц бактериального происхождения. Эти прокариотические организмы — бактерии и цианобактерии, появившиеся еще в бескислородной атмосфере (но обладающие фотосинтетическим аппаратом) — единственные обитатели Земли в течение более 1 млрд. лет, были первыми продуцентами свободного кислорода в ее атмосфере.

В конце архея и начале протерозоя — 2,6—2,2 млрд. лет назад — атмосфера Земли уже содержала достаточно кисло-

рода для осуществления окислительных процессов. В породах этого возраста обнаружены сульфаты (продукты окисления сульфидов), латеритные бокситоносные формации, содержащие окислы Fe (Сидоренко, Теняков и др.). В породах протерозоя, возраст которых 2 млрд. лет, обнаружены железобактерии (Заварзин, 1972). Таким образом, уже в архее и нижнем протерозое в результате газовых и окислительных функций микроорганизмов была преобразована населенная ими сфера Земли настолько, что она приобрела геохимические черты современной биосферы.

Наличие свободного кислорода в атмосфере стало условием для развития многообразных форм жизни — эукариотных простейших и многоклеточных растений и животных. На схеме эволюции органического мира, по представлениям палеонтолога академика Б. С. Соколова, показаны основные этапы развития жизни не только в палеозое и мезозое (изучением которых значительное время занималась палеонтология), но и в архее, афебии (среднем и нижнем протерозое) — длительном периоде истории Земли, когда господствовали простейшие организмы, а более сложные появились в рифее (верхнем протерозое). Древнейшие бактерии, синезеленые водоросли (цианобиты), грибы, простейшие, с деятельностью которых связано формирование биосферы, были во все геологические времена и продолжают существовать сегодня.

С развитием и дифференциацией жизненных форм осваивались все экологические ниши биосферы, все многообразнее становилась их геохимическая деятельность. Наряду с газовыми и окислительно-восстановительными функциями приобрели колоссальное планетарное значение концентрационные функции живых организмов, особенно ярко проявившиеся в отношении C, Ca, Si.

Фотосинтетическая деятельность организмов и концентрация углерода и солнечной энергии в форме органических веществ определили глобальное распространение формации углеродисто-кремнистых и горючих сланцев в протерозое и палеозое. Развитие в кембрии морской фауны с известковым, фосфатным и кремнистым скелетом положило начало накоплению мощных свит органогенных пород, которое продолжалось во все последующие геологические эпохи. Формирование этих пород в значительной мере связано с деятельностью микроорганизмов: литифицированные клетки коколитофоридов обнаружены во всех известковых осадках; скопления кремневых скелетов диатомовых водорослей и радиолярий образуют диатомиты и трепелы.

Разнообразные геохимические функции микроорганизмов, их высокая ферментативная активность существенно влияют на геохимические процессы и современной биосферы.

Биосфера включает несколько геосфер: тропосферу, гидросферу (Мировой океан), педосферу и верхнюю

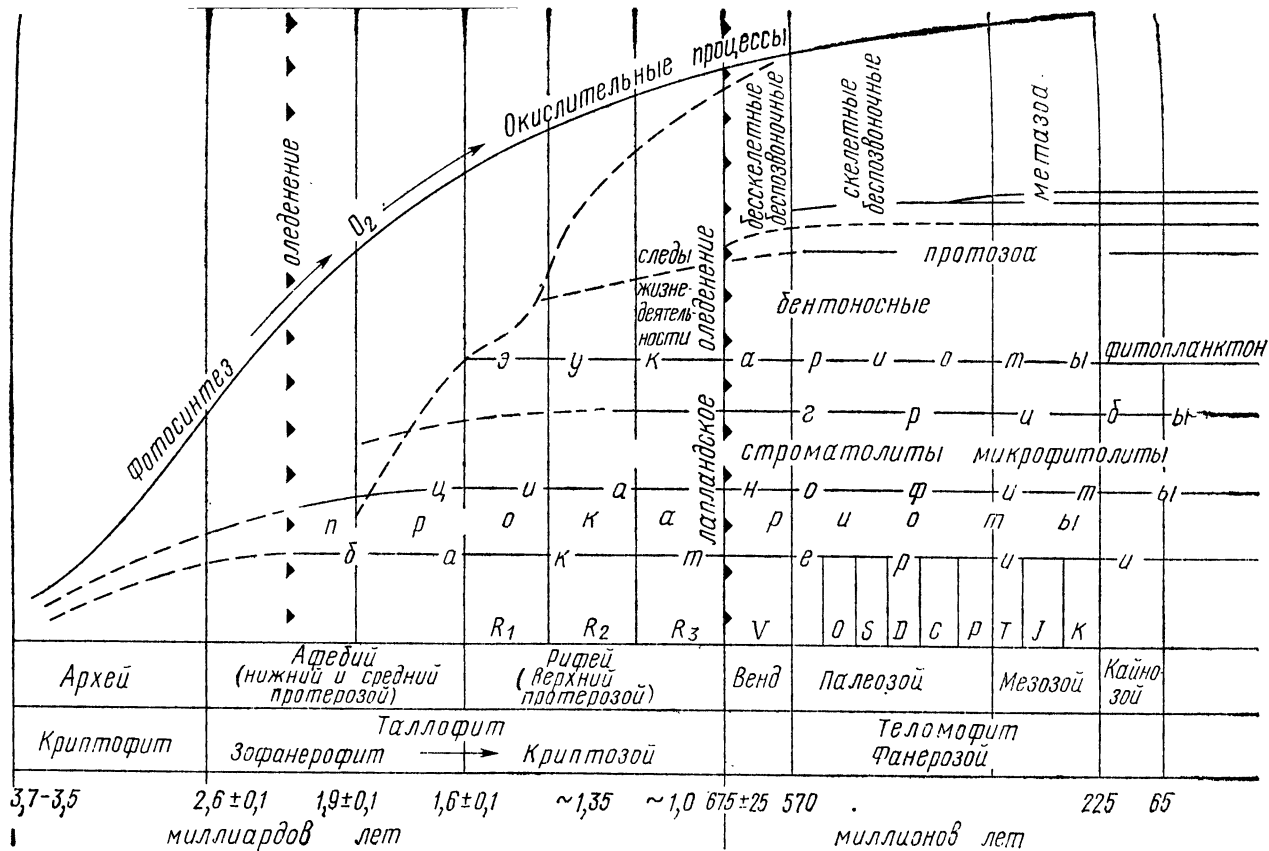


Рис. 1. Схема развития органического мира (Соколов, 1977)

часть литосферы — кору и зону выветривания, толщи осадочных пород до границ распространения жизни (рис. 2).

Живое вещество распределено в биосфере неравномерно; места наибольшей концентрации живых организмов и разнообразия форм — почвы, донные отложения озер, приливно-отливные зоны морских побережий и мелководного шельфа, верхний эвфотический слой вод морей и океанов. По мере удаления от поверхности Земли плотность жизни и разнообразие

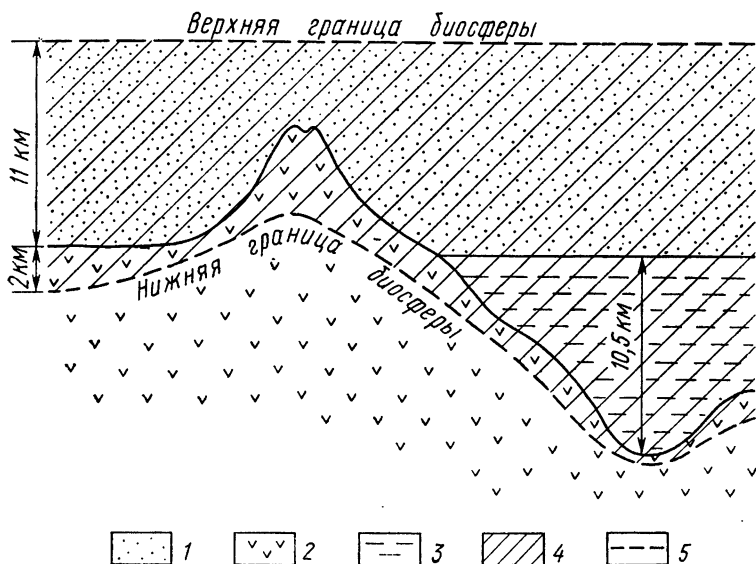


Рис. 2. Схема строения биосферы: 1 — атмосфера; 2 — литосфера; 3 — гидросфера; 4 — биосфера; 5 — верхняя и нижняя границы биосферы

видов уменьшаются. Наиболее глубоко от поверхности Земли проникает жизнь в Мировом океане: обитаемы вся толща воды и доступная для наблюдений часть донных осадков; на дне глубочайших океанических впадин, таких как Марианский (11 022 м) и Филиппинский желоба (свыше 10 000 м) и других, существует своеобразная абиссальная фауна, разнообразная микрофлора.

На суше живые клетки микроорганизмов обнаружены в толще литосферы на меньшей глубине: при бурении скважин в подземных водах на 1500—2000 м, в нефтеносных водах — на 4500 м. Проникновению организмов в глубь литосферы препятствуют температуры, превышающие 100° С.

Верхние пределы биосферы, по-видимому, совпадают с границей тропосферы (11 000 м над ур. моря); не исключено попадание микроорганизмов в стратосферу. Однако активная

жизнедеятельность на больших абсолютных высотах ограничивается не столько низкими температурами, сколько недостатком жидкой воды и углекислоты: парциальное давление  $\text{CO}_2$  на высоте 5600—5700 м в 2 раза меньше, чем на уровне моря. Живые, активно развивающиеся водоросли, грибы, бактерии обнаружены в горах на высотах 6200—6500 м, где они распространены не только на скалах, но и на поверхности и в толще фирна и льда.

Следовательно, микроорганизмы расселены в пределах всей биосферы и являются индикаторами ее нижней и верхней границы: они развиваются в широком диапазоне экологических условий, образуют колоссальные сгущения в местах общей концентрации жизни и заполняют экологические ниши в экстремальных условиях, где жизнь высших организмов невозможна.

Столь широкому их распространению способствуют, во-первых, малая масса и размеры бактерий — 1—2 мкм, клеток дрожжей, спор грибов — около 10 мкм. С водой они проникают в тончайшие волосные трещины пород, достигая глубоких водоносных горизонтов, поднимаются к верхним границам тропосферы, увлекаемые воздушными потоками, залетают в стратосферу, совершают глобальные перемещения и заселяют ледники Гренландии и Антарктиды.

Микроорганизмы очень выносливы, переносят сильное иссушение и не теряют при этом жизнеспособности, в живых клетках содержится 80—85% воды. Высохшие споры плесневых грибов, некоторых бацилл, содержащие лишь 40% воды, сохраняют способность к прорастанию 10—20 лет. Неспороносные микроорганизмы выдерживают высушивание в течение нескольких месяцев.

В высохшем состоянии микроорганизмы устойчивы к воздействию прямых солнечных лучей и высоких температур, поэтому обильная микрофлора обитает на поверхности почв, скал и обломков пород в пустынях.

Подавляющее большинство микроорганизмов хорошо переносит низкие температуры. Эксперименты, проведенные в лабораториях (Беккерель, 1925), показали, что споры бактерий и грибов, находившиеся в течение полугода и более при температуре жидкого воздуха ( $-190^\circ$ ), не погибали и сохраняли способность к прорастанию. При откачке воздуха, в разреженной атмосфере они выдерживали и более низкие температуры. Свидетельство выносливости микроорганизмов к низким температурам — их широкая распространенность в нивальном поясе гор, полярных областях, вечномерзлых горизонтах почв и грунтов. Многие микроорганизмы способны переходить при неблагоприятных условиях в состояние анабиоза. При малейшем улучшении внешней среды они возвращаются к жизни: начинается усвоение воды, углекислоты, быстрое размножение, например, деление микрококков происходит каждые полчаса. В местах концентрации жизни миллионы и миллиарды клеток

различных микроорганизмов населяют каждый кубический сантиметр природных вод, почв и донных осадков.

Повсеместное распространение микроорганизмов, большая скорость жизненных циклов наряду с разнообразием выполняемых функций обуславливают их исключительную роль в геохимических процессах биосферы. Изучение геохимических функций живого вещества в биосфере — это основная задача биогеохимии, основал которую В. И. Вернадский; ее интенсивное развитие началось с середины XX в., когда в связи с всевозрастающей техногенной деятельностью человечества встали проблемы охраны окружающей среды.

Все геохимические функции микроорганизмов в биосфере можно с определенной долей условности разделить на следующие виды:

- 1) ассимиляционные — по отношению к газам атмосферы и созданию органического вещества;
- 2) деструкционные — по отношению к органическому веществу;
- 3) газовые — регулирование газового режима почв, водоемов, приземной атмосферы;
- 4) окислительно-восстановительные — по отношению к макро- и микроэлементам с переменной валентностью;
- 5) деструкционные — по отношению к горным породам и минералам;
- 6) аккумулятивные функции и создание биогенных минералов и горных пород.

## ГЛАВА 2

### ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ГРУПП МИКРООРГАНИЗМОВ, ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Понятие «микроорганизм» не имеет точного таксономического смысла, так как любой организм микроскопических размеров есть микроорганизм. Они относятся к различным таксономическим группам низших растений и простейших животных. Низшие растения — это бактерии, миксомицеты, грибы, микроскопические водоросли, простейшие животные — корненожки (амебы, фораминиферы, радиолярии, солнечники), жгутиковые, споровики, инфузории.

Каждый тип низших растений и животных представлен многочисленными видами (Воронов, 1963):

| Тип                               | Число видов   |
|-----------------------------------|---------------|
| Зеленые водоросли . . . . .       | 5700          |
| Диатомовые водоросли . . . . .    | 5000—15 000   |
| Синезеленые водоросли . . . . .   | 1400          |
| Бактерии . . . . .                | 3000—6000     |
| Миксомицеты (слизевики) . . . . . | 300           |
| Грибы . . . . .                   | 70 000—80 000 |
| Простейшие . . . . .              | около 30 000  |

### Водоросли (рис. 3)

Микроскопические зеленые водоросли представлены одноклеточными и колониальными формами. Колонии имеют шаровидную или нитчатую форму. В колонии все клетки одинаковы. Зеленый цвет обусловлен наличием хлорофилла, незамаскированного другими пигментами; в процессе фотосинтеза почти все зеленые водоросли образуют крахмал. Бесполое размножение водорослей происходит путем деления

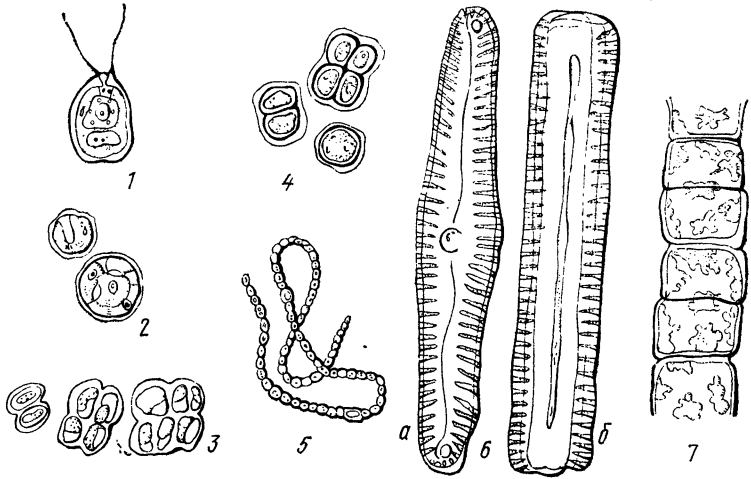


Рис. 3. Одноклеточные водоросли: зеленые (1 — *Chlorella*, 2 — *Chlamidomonas*, 3 — *Pleurococcus*); синезеленые (4 — *Chlorococcum*, 5 — *Nostoc*); диатомовые (6 — *Pinnularia*, а — вид со стороны створки, б — вид со стороны пояска; 7 — *Melosira*, цепочка-колония, вид со стороны поясков)

клеток или с помощью спор подвижных — зооспор и неподвижных — апланоспор. Однако возможен и половой процесс — слияние двух клеток. Различают две группы зеленых водорослей: равножгутиковые, конъюгаты. Зеленые водоросли населяют пресные и морские водоемы, влажные почвы.

Диатомовые водоросли — одноклеточные или колониальные организмы желтого цвета, содержат хлорофилл и желто-бурый пигмент диатомин. Клеточные оболочки представляют собой пектиновую тонкую пленку, одетую кремневым панцирем, состоящим из двух створок, входящих одна в другую. Формы диатомей разнообразны: удлиненные (как *Pinnularia*), округлые (*Cyclotella*). Размножаются делением, при котором створки панциря раскрываются и дочерние клетки, получая лишь одну створку, затем наращивают другую, периодически образуются ауксоспоры, или споры роста; содержимое клетки выходит из панциря, быстро растет и одевается новым панцирем. Иногда при образовании спор роста у двух клеток

наблюдается половой процесс — их слияние дает общую ауксо-спору. Диатомеи широко распространены в пресных и морских водоемах, в верхних горизонтах периодически или постоянно влажных почв, в углублениях и трещинах скальных пород. Окремневшие панцири диатомовых не поддаются гниению и долго сохраняются в почвах и донных отложениях, образуя скопления аморфного кремнезема.

Синезеленые водоросли относят к прокариотам: внутренность их клетки не дифференцирована на протоплазму, ядро и хроматофор. Они содержат пигменты, кроме хлорофилла, фикоциан, фикоэритрин, каротин, сочетание которых дает сине-зеленую, оливково-зеленую окраску. Представлены одноклеточными, многоклеточными, колониальными и нитчатыми формами; последние заключены в слизистые футляры. Размножаются только вегетативным путем: делением клеток или колоний; образуют споры внутри клеток (эндоспоры) или снаружи (экзоспоры). Обитают в широком диапазоне экологических условий: повсеместно в почвах, в пресноводных водоемах и морях. С синезелеными водорослями связано «цветение воды», уменьшение содержания в ней кислорода, что приводит к массовой гибели населяющих водоем животных. Развиваются в интервале температур от 70—80° (термальных источников) до 0° (снежников и ледников). Выносят длительное иссушение, жизнеспособны в условиях полупустынь и пустынь. Синезеленые и зеленые водоросли весной покрывают поверхность залитых водой почв, такыров. Они способны существовать в водоемах, сильно загрязненных органическими веществами, и относятся к группам  $\alpha$ -мезосапробов и полисапробов — организмов, населяющих воды, загрязненные аминокислотами, аминами и содержащими белковый азот. Таким образом, абсолютное преобладание их в составе водорослевой флоры — показатель сильного загрязнения водоема.

### **Бактерии (Bacteria)**

Бактерии составляют обширную группу микроорганизмов, прокариотов («доядерных» организмов), не имеющих настоящего сложного сформированного ядра. Все они клеточного строения, у большинства из них организм представлен одной клеткой, хотя встречаются и многоклеточные, сходные некоторыми чертами строения с синезелеными водорослями. Размеры бактерий сильно варьируют, но преобладают клетки, поперечник которых равен 0,5—1 мкм, а длина колеблется от 0,5—5 мкм, встречаются гигантские — в десятки и даже сотни микрометров. Строение бактериальной клетки было рассмотрено выше при сопоставлении эукариотического и прокариотического типа клеток.

В настоящее время в классификации прокариот существует два направления: 1) филогенетическое, или естественное, и 2) фенотипическое — искусственное. Основа филогенетического

направления — объединение родственных форм бактерий, связанных общностью происхождения, и создание филогенетического «древа» бактерий. Построение такой единой системы невозможно на основании одних только морфологических и физиологических признаков; необходимо более глубокое изучение химических и физиолого-биохимических свойств.

С развитием молекулярной биологии появилась еще одна возможность установить степень родства бактерий благодаря сравнительному изучению и сопоставлению первичной структуры макромолекул (ДНК), участвующих в осуществлении важнейших клеточных функций. Попытка разработать филогенетическую классификацию была сделана Н. А. Красильниковым и отражена в его определителе бактерий.

Традиционная фенотипическая классификация бактерий основана на их объединении в таксоны по общности признаков. «Определитель бактерий» Берги (1980) построен на этом принципе. Согласно этой классификации царство Prokarya подразделяется на два отдела: Cyanobacteria и Bacteria, к ним относят все обнаруженные формы бактерий — 19 групп (при разделении которых учитывались не эволюционные связи между представителями различных групп, а морфологические формы бактериальных клеток).

Один из важных таксономических признаков бактерии — окраска по Граму, по которой все бактерии делятся на две группы: грамположительные, приобретающие после обработки раствором иода и одной из трифенилметановых красок прочную темно-фиолетовую окраску, и грамотрицательные, легко обесцвечивающиеся от этой окраски действием крепкого спирта. Это различие прочности окраски объясняется разным строением и химическим составом клеточных стенок бактерий. В соответствии с морфологией и культуральными особенностями выделяются следующие группы бактерий: 1 — фототрофные; 2 — скользящие; 3 — образующие слизистую оболочку; 4 — почкующиеся, или стебельковые; 5 — спирохеты; 6 — спиралевидные и изогнутые; 7 — грамотрицательные аэробные палочки и кокки; 8 — грамотрицательные факультативно-аэробные палочки; 9 — грамотрицательные анаэробные бактерии; 10 — грамотрицательные кокки и коккобациллы; 11 — грамотрицательные анаэробные кокки; 12 — грамотрицательные хемолитотрофные; 13 — метанообразующие; 14 — грамположительные кокки; 15 — палочки и кокки, образующие эндоспоры; 16 — грамположительные аспорогенные палочковидные; 17 — актиномицеты и родственные организмы; 18 — риккетсии; 19 — микоплазмы.

Все многообразие форм бактериальных клеток раньше сводили к трем: кокки, палочки, спириллы. Исследованиями последнего десятилетия выявлены кроме названных и многие другие формы (рис. 4).

Кокки имеют шаровидное строение, резко очерчена обо-

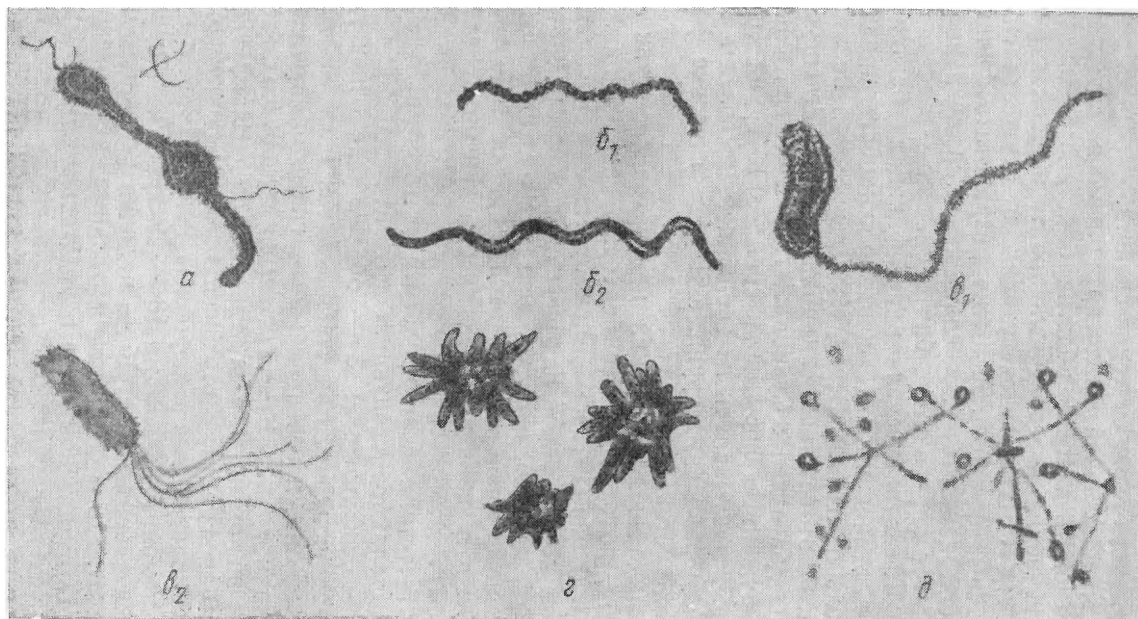


Рис. 4. Некоторые формы бактерий (Берги, 1980): а — *Hyphomicrobium* sp., б<sub>1</sub> — *Spirochaeta plicatilis*; б<sub>2</sub> — *Christispira* sp., ×20500; в<sub>1</sub> — *Vdellovibrio bacteriovorus* с толстым очехленным жгутиком; в<sub>2</sub> — негативно окрашенный жгутик, ×34000; г — *Prosthecomicrobium pneumaticum*; д — *Seliberia*, ×2000

лочка, диаметр — от 0,2 до 1, чаще 0,6—0,7 мкм; клетки неподвижны. Начальное разделение семейства кокков на роды до сих пор основывалось на морфологическом признаке — расположении клеток после деления. В большинстве учебников по микробиологии показаны кокки, отнесенные к тому или иному роду по этому традиционному признаку: цепочки кокков — *Streptococcus*, кубические пакеты — *Sarcina*, гроздья клеток — *Staphylococcus*, одиночные клетки или скопления неопределенной конфигурации — *Micrococcus*. Такая классификация кокков устарела. В последнем издании определителя Берги (1980) сообщается, что в культурах микрококков могут присутствовать все варианты сочетаний клеток, перечисленные выше в качестве характерных для других родов. Уже давно ведутся поиски различных признаков, которые можно использовать в качестве таксономических при разделении кокков на роды по физиолого-биохимическим особенностям культур.

Широко распространены палочковидные бактерии, подразделяемые на спороносные и неспороносные. К первым отнесены роды *Bacillus*, *Clostridium*, ко вторым — многочисленный род *Pseudomonas* и др. Величина клеток 1,5—10×0,5—1 мкм. Многие виды образуют из клеток длинные цепочки.

Бактерии с извитой формой клеток подразделяются на две группы: вибрионы — дугообразно изогнутые в форме запятой (род *Vibrio*) и спириллы — с двумя-четырьмя крупными завитками (род *Spirillum*); спирохеты — длинные нити с большим количеством завитков (4—12).

Благодаря электронно-микроскопическому методу Д. И. Никитина (1966), а также с помощью капиллярных педоскопов Б. В. Перфильева и Д. Р. Габе (1961) наряду с банальными формами бактерий в последние годы установлено множество иных. Во многих почвах обнаружены стебельковые бактерии (род *Caulobacter*), которых долгое время считали обитателями только водоемов. Их палочковидные, извитые, удлинённой или округлой формы клетки прикрепляются к субстрату с помощью длинного или короткого стебелька длиной 4—6 и шириной 0,1—0,2 мкм, отходящего от одного из полюсов клетки. Субстратом может быть конец стебелька другой клетки, мертвая или живая клетка другого организма, а также минеральные и органические частицы.

Среди спирохет и спирилл, обитающих в почве, выявлены ультрамикроскопические формы, поперечные размеры которых вдвое тоньше обычных и недоступны для наблюдения под световым микроскопом (Никитин и др., 1966). Выявлены нитчатые формы бактерий (род *Beggiatoa* серобактерий), длина их нитей может достигать нескольких миллиметров; нитчатые формы свойственны и представителям рода *Sphaerotilus* (железоокисляющие микроорганизмы); нити с заключенными в единую оболочку клетками достигают длины 400 мкм.

Своеобразна морфология группы бактерий рода *Seliberia*

(Аристовская, 1965), участвующих в превращениях Fe и Mn. Они имеют форму спиралевидно закрученных палочек, соединенных в звездчатые комплексы. Представители рода *Pedotribium* с круглыми, овальными или палочковидными клетками соединены тонкими ветвящимися нитями и размножаются почкованием.

Перечисленные новые формы бактериальных клеток не отражают всех возможных вариантов, существующих в природе.

**Движение бактерий** осуществляется с помощью локомоторных органов — жгутиков или в результате особого типа движения — скольжения, механизм которого до сих пор неясен. По современным гипотезам скольжение происходит либо благодаря волнообразным сокращениям клетки, либо выделению слизи (как у миксобактерий).

**Тип жгутикования.** Расположение жгутиков у разных бактерий различно. Если они находятся у полюсов клетки, то их расположение — полярное. В зависимости от числа жгутиков различают: монотрихи (один жгутик на одном из полюсов); монополярные лототрихи (пучок жгутиков на одном из полюсов); биполярные монотрихи (по одному жгутику на каждом полюсе); биполярные амфитрихи (на каждом полюсе по пучку жгутиков); перетрихи (жгутики расположены по всей поверхности клетки или по боковым сторонам). Количество жгутиков у разных бактерий неодинаково и может составить от 5 до 30, а толщина их колеблется от 0,01 до 0,03 мкм. Некоторые бактерии могут передвигаться на расстояние, превышающее размеры клетки в 50 раз, большинство же проходит за секунду расстояние, равное размерам клетки.

**Спорообразование и размножение бактерий.** Формирование спор происходит в различных участках клетки бактерий. У одних спора появляется на конце клетки в виде барабанной палочки (плектридиальный тип), у других — в центре клетки, приобретая форму веретена (кlostридиальный тип), иногда в этом случае спора не меняет формы клетки (бациллярный тип).

Бактерии родов *Bacillus*, *Clostridium*, *Sporosarcina* и некоторых других в определенных условиях окружающей среды (недостаток питательных веществ, изменение pH, температура, накопление продуктов метаболизма) образуют эндоспоры. Однако это не обязательная стадия цикла их развития. В каждой клетке формируется обычно одна спора.

Споры содержат дипиколиновую кислоту (около 15% суммы всех сухих веществ), которой нет в вегетативных клетках, она влияет на термоустойчивость; часть веществ, формирующих споры, поступает из материнской клетки в готовом виде. Споры могут сохранять жизнеспособность тысячами (они обнаружены в трупах мамонтов, в египетских мумиях) и даже после кипячения в концентрированной HCl в течение 20 мин некоторые из них не теряют ее (Гусев, Минаева, 1978).

Устойчивые к воздействию неблагоприятных условий, при улучшении последних споры могут прорасти, давая начало новой вегетативной клетке. Размножаются бактерии вегетативным способом — делением или почкованием. Вопрос о половом способе размножения бактерий до сих пор остается дискуссионным.

### Актиномицеты (Actinomycetes)

Многие исследователи (Красильников, 1950; Erikson, 1953; Prévot, 1953; и др.) отмечали их сходство с грибами и рассматривали как промежуточную форму между грибами и бактериями. Изучение ультраструктурной организации клеток ак-

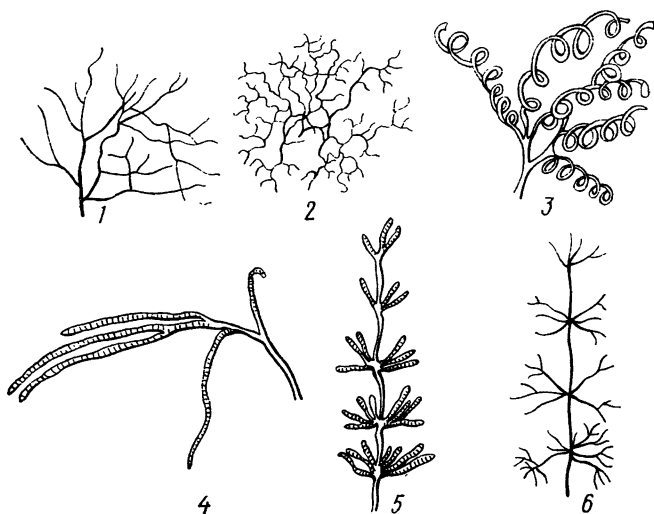


Рис. 5. Актиномицеты (Новгородский, 1956): 1 — *Actinomycetes albus*; 2 — *Actinomycetes aurantiacus*; 3 — спиральные спороносцы *Act. albus*; 4 — прямые спороносцы *Act. farinosus*; 5 — мутовчатое расположение спороносцев *Act. verticillatus*; 6 — спороносцы с вторичными мутовками *Act. multifidum*

тиномицетов, а также анализ химических компонентов позволили отнести их к царству прокариот и считать одной из групп бактерий «в широком смысле» (Murray, 1960; Stanier, 1962). При таком понимании в группу бактерий оказываются включенными практически все прокариоты (риккетсии и микоплазмы, синезеленые водоросли, цианобактерии и микобактерии).

Актиномицеты (рис. 5) — своеобразная прокариотная группа микроорганизмов, их клетки образуют ветвящиеся выросты, а некоторые имеют мицелий толщиной 0,5—2 мкм, обычно появляющийся в экстремальных условиях. Клеточная оболочка аналогична оболочке грамположительных бактерий. В клетке находится нуклеоид, вакуоли, волютин. в питоплазматическом\*

мембране — мезосомы. Развиваясь в поверхностных культурах, они образуют двухфазный мицелий — в субстрате и на поверхности (последний дифференцирован). Размножаются актиномицеты обрывками мицелия или спорами. Споры образуются бесполом путем на воздушном или субстратном мицелии и располагаются одиночно, парами, цепочками или сосредоточены в спорангиях. Некоторые из них подвижны. По типу спорогенеза и морфологическим признакам класс *Actinomycetes* делят на порядки, семейства и роды. Все актиномицеты — гетеротрофы и обычно не требовательны к питанию. По отношению к кислороду они в основном аэробы, хотя среди патогенных встречаются и анаэробы. Развиваются обычно при нейтральной реакции среды, но есть и ацидофильные формы (кислотоустойчивые) и щелочеустойчивые, многие из них выдерживают высушивание и засоление.

Актиномицеты широко распространены в воздухе, водоемах, растительных и животных остатках, почвах, особенно в малоплодородных — сухих, пустынных, засоленных, каменистых, находящихся на первых стадиях почвообразовательного процесса. Участвуют в превращении органических и минеральных веществ и являются продуцентами многих физиологически активных веществ, ферментов (хитиназы и др.) — аминокислот, витаминов, антибиотиков, обогащают почву азотом.

Коринеподобные бактерии родственны актиномицетам. В эту группу включены *Corynebacterium*, *Arthrobacter* и другие роды, встречающиеся в различных типах почв и в горных породах. Род *Corynebacterium* представлен бактериальными формами, склонными к изменчивости (в виде палочек, кокков, ветвящихся форм); дочерние клетки часто расположены под углом или примыкают друг к другу. Все они хемоорганотрофы, облигатные аэробы, но есть и факультативные аэробы. Бактерии рода *Arthrobacter* — основные представители микрофлоры почвы активно участвующие в разложении органического вещества характеризуются палочковидной или кокковидной формой клеток и имеют тенденцию к ветвлению; являются облигатными аэробными хемоорганогетеротрофами.

По определителю Берги в отдел *Bacteria* относятся также микоплазмы, играющие большую роль в круговороте Fe и Mn. Эти микроорганизмы не имеют клеточной стенки, для них характерен полиморфизм, они размножаются делением и фрагментацией крупных тел. Размеры самых крупных клеток микоплазм достигают 10 мкм, у большинства — 0,1—0,2 мкм. Внутри клетки обнаружены нуклеотид с ДНК, в цитоплазме — рибосомы; мезосом нет. Среди них есть аэробы и анаэробы ацидофилы и термофилы, но все они нечувствительны к антибиотикам из-за отсутствия клеточной оболочки. Встречаются микоплазмы в почвах, водоемах, горячих источниках и на растениях. Многие из них — возбудители заболеваний человека, животных и растений.

## Грибы (Fungi)

Грибы — обширная группа организмов, включающая более 80 000 видов, из них многие — микроскопических размеров. Обитают в почвах, поселяются на органических остатках и паразитируют на живых организмах. Вегетативное тело гриба состоит из мицелия, или грибницы, — системы ветвящихся гиф, которые растут своей верхней частью и образуют споры. Мицелий может быть септированный (у высших грибов разделен на перегородки) и несептированный (у низших грибов). Диаметр гиф колеблется от 5 до 50 мкм и более и значительно превышает диаметр бактерий и актиномицетов (рис. 6). Клетка гриба окружена клеточной ригидной стенкой, обладающей избирательной проницаемостью (у большинства грибов она содержит хитин). К клеточной стенке примыкает цитоплазматическая мембрана. В клетке содержится несколько ядер, пластиды полностью отсутствуют. Ядерное вещество окружено ядерной мембраной, в ядре находится ядрышко и хромосомы. Размножаются грибы вегетативным, бесполом, половым способами. При вегетативном — из обрывков и участков мицелия, артрспорами (бесполое споры, появляющиеся при расчленении гиф поперечными перегородками) или хламидоспорами (клетки, окруженные толстой оболочкой, сформированные из отдельных участков мицелия). Органы бесполого размножения — спорангии с эндогенными спорами (спорангиспоры) и конидиеносцы с конидиями и экзоспорами (кондиейспоры). Половое размножение происходит в результате слияния двух клеток — гамет; образуется клетка зигота, которая, прорастая, у аскомицетов превращается в сумки, у базидиомицетов — в базидии.

До недавнего времени грибы относили к царству растений, теперь на основании ряда признаков, отличающих их от последних (гетеротрофы, в клеточных стенках преобладает хитин, многоядерны, нет пластид и хлорофилла и т. д.), они выделены в особое царство — *Mycota*, подразделяемое на два отдела: *Eumycota* (собственно грибы) и *Muchomycota* (слизевики).

*Эумикота* подразделяется на классы по строению мицелия, органов полового размножения, спороношения и по форме спор (при бесполом способе).

Класс *Zygomycetes*. Общие черты зигомицетов — несептированный мицелий; споры при бесполом размножении образуются в спорангиях; зигоспора появляется половым путем, прорастая, дает спорангий со спорами. К этому классу относятся мукоровые грибы (род *Mucor*), развивающиеся на навозе, ищевых отходах, в подстилке.

Класс *Ascomycetes* (сумчатые грибы), мицелий септирован; войствен половой процесс; зигота прорастает в сумку-аск, о спорами, у некоторых сумки заключены в плодовые тела сплетения мицелия — апотеции, перитеции. клейстотеции)

Органы бесполого размножения — конидии со спорами; они бывают одноклеточными, двухклеточными, собранными в цепочки и пучки. У представителей рода *Sordaria*, входящего в этот класс, при половом процессе образуется плодовое тело грушевидной формы (перитеций), при разрыве которого выходят сумки с восемью чечевицеобразными спорами. Сюда же

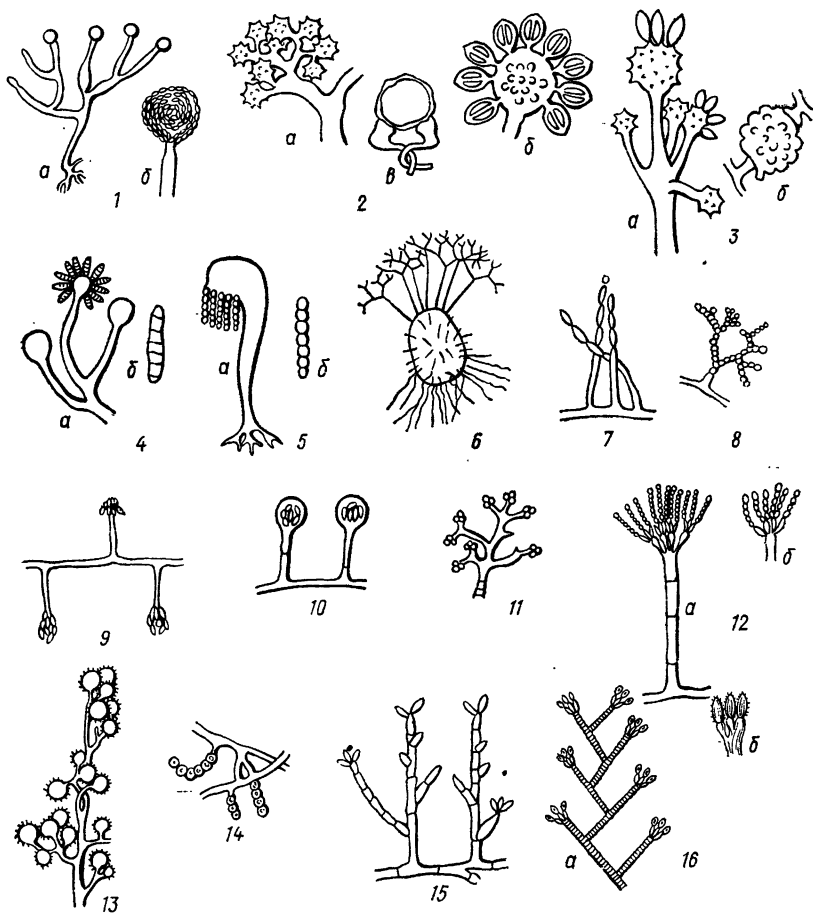


Рис. 6. Грибы. Почвенные низшие грибы (Новоградский, 1956): 1 — Mer-tierella: а — общий вид, б — спорангии; 2 — Blakeslea: а — спорангиефор; б — спорангиоли; в — спорангиоспоры; 3 — Canninghamella: а — спорангиефор; б — зигоспора; 4 — Syncephalastrum: а — спорангиефор; б — спорангиоли; 5 — Syncephalis спорангиефор со спорами. Почвенные несовершенные грибы: 6 — Chaetomella, пикнидия; 7 — Fusidium, конидиеносцы; 8 — Monilia, конидиеносец с конидиями; 9 — Cephalosporium, конидиеносец; 10 — Nyalorus, конидиеносец; 11 — Trichoderma, конидиеносец; 12 — Penicillium: а — конидиеносец; б — конидиальная кисть; 13 — Serpedonium; 14 — Torula; 15 — Trichosporium; 16 — Stachylohyes: а — конидиеносец; б — конидии в головке

причисляются широко распространенные грибы родов *Penicillium* и *Aspergillus*.

Класс *Basidiomycetes* (базидиальных грибов) отличается тем, что мицелий имеет «пряжки» — образования, через которые ядра переходят из одной грибной клетки в другую; размножение половое, базидиями. К базидиомицетам относят шляпочные грибы (подстилочные сапрофиты — трутовики) и многие патогенные, вызывающие заболевание растений.

Класс *Deuteromycetes* (раньше называли *Fungi imperfecti* — несовершенные). Это, по существу, «временная» таксономическая группа, в нее включены грибы, у которых не установлена половая стадия, но по мере того как ее обнаруживают, организмы переводят в группу аскомицетов или базидиомицетов. Им свойственны разнокачественный мицелий и наличие органов бесполого размножения; в клеточных стенках много пигментов-меланинов, участвующих в образовании темноокрашенных гуминовых веществ. Широко распространены в почвах (*Alternaria*, *Fusarium*, *Trichoderma*). В среднем 1 г почвы в верхних горизонтах содержит от нескольких сотен до сотен тысяч грибных зародышей, а общая длина гиф может достигать 700—800 м. В 1 г субстрата лесных подстилок — до тысячи метров мицелия. Несмотря на то что численность бактерий в почвах обычно значительно выше, чем грибов, общая масса грибов примерно в 40 раз больше биомассы бактерий.

Грибы активно участвуют в почвенных процессах: обладая экзоферментами, разлагают органические остатки — лигнин, целлюлозу, хитин, пектин, полифенолы, гумус. В клетках ряда грибов накапливаются различные пигменты: хиноны, меланины, каротиноиды, некоторые из них входят в состав гумуса. Они способствуют оструктуриванию почв, выделяя слизь и обвивая мицелием почвенные комочки, агрегированию и соответственно лучшей их аэрации. Достаточно существенна их роль в разложении пород, минералов, в преобразовании соединений тарганца.

В трех классах высших грибов есть несколько групп, утрачивших мицелиальный характер роста и ставших одноклеточными. Такие организмы известны под общим названием дрожжей.

Дрожжевые клетки имеют разную форму — овальную, круглую, серповидную, лимоновидную, треугольную, их длина — от 2—3 до 20—50 мкм, а ширина — примерно 10 мкм; есть ядро, окруженное ядерной мембраной, и митохондрии. Клетки обычно содержат большое количество полисахаридов, сравнительно мало белка и хитина, вакуоли, внутри которых находятся гранулы с волютином. Размножаются дрожжи почкованием, делением или почкующимся делением; многие образуют споры в материнской клетке (половой процесс), которая превращается в сумку — аск, или в базидию.

Дрожжи — эпифиты, чаще всего встречаются на поверх-

ности растений, листьев, плодов, но есть и типичные почвенные формы *Lipomyces*, *Cryptococcus*, *Sporobolomyces* и другие, последние участвуют в превращении компонентов растительных тканей. Многие способны синтезировать в больших количествах внеклеточные и сложные полисахариды, оказывающие влияние на агрегирование почвенных частичек; продуцируя физиологически активные вещества — витамины, каротиноиды, ферменты, способствуют росту растений.

Сходны по некоторым признакам с истинными грибами слизистые грибы. Наиболее известные представители слизистых грибов — *миксомицеты* — встречаются на гниющих стволах и пнях в сырых местах. Vegetативное тело их (плазмодий — многоядерная цитоплазма) не имеет жесткой стенки и передвигается подобно амебе. В процессе размножения проходят подвижную стадию (зооспоры), что и объединяет их с простейшими. Миксомицеты могут вызывать заболевание растений, принимают участие в разложении растительных остатков.

**Питание микроорганизмов и источники используемой энергии.** Рассмотренным организмам свойствен голофитный тип питания — питательные вещества поступают в клетку путем всасывания из водного раствора. Многие сложные по составу вещества (полисахариды, белки) не могут быть использованы непосредственно и проникают через клеточную мембрану лишь после воздействия образуемых микроорганизмами экзоферментов. Обмен веществ происходит через клеточную стенку при активном участии в этом процессе цитоплазматической мембраны.

По отношению к источнику углерода микроорганизмы делятся на две группы: автотрофы из углекислоты как единственного источника углерода синтезируют необходимые углеродсодержащие соединения; гетеротрофы используют углерод сложных органических соединений. Среди гетеротрофов выделяются сапрофиты, развивающиеся на органических соединениях мертвых тканей, и паразиты — в тканях живых организмов (табл. 1).

По способу получения энергии микроорганизмы разделяют на две группы: фототрофы, источник энергии — солнечный свет; хемотрофы, источник энергии — неорганические и органические соединения. Каждая из этих групп делится на две подгруппы:

1а) фотолитотрофы осуществляют фотосинтез; используют энергию света, синтезируют вещества клетки из  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  и неорганических соединений  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{S}$  и др. (серные пурпурные бактерии, зеленые серобактерии, синезеленые водоросли);

1б) фотоорганотрофы получают энергию не только путем фотосинтеза, но и из некоторых органических соединений (серные пурпурные бактерии);

2а) хемолитотрофы осуществляют процесс хемосинтеза, используя энергию химических реакций, выделяющуюся при окис-

## Характеристика прокариотных микроорганизмов (по Заварзину, 1974; Кондратьевой, 1975)

| Источник энергии                       | Доноры электронов   | Конечные акцепторы электронов     | Источник углерода для построения вещества тела | Способ существования        | Представители бактерий   |
|--|---|-----------------------------------|--|-----------------------------|--|
| Окислительно-восстановительные реакции | неорганические соединения   | молекулярный кислород             | CO <sub>2</sub>                                | хемотритоаэроавтотрофия     | нитрифицирующие, тионовые, водородные  |
|  |   |                                   | органические соединения                        | хемотритоаэрогетеротрофия   | некоторые водородные и железобактерии  |
|  |   | CO <sub>2</sub> , SO <sub>4</sub> | CO <sub>2</sub>                                | хемотритоанаэроавтотрофия   | метанообразующие   |
|  |   |                                   | органические соединения                        | хемотритоанаэрогетеротрофия | сульфатовосстанавливающие  |
|  | органические соединения   | молекулярный кислород             | CO <sub>2</sub>                                | хемотритоанаэрогетеротрофия | окисляющие муравьиную кислоту  |
|  |   |                                   | органические соединения                        | хемотритоанаэрогетеротрофия | большинство бактерий   |
|  |   | органические соединения           | CO <sub>2</sub>                                | хемотритоанаэроавтотрофия   | метанообразующие   |
|  |   |                                   | органические соединения                        | хемотритоанаэрогетеротрофия | молочнокислые, маслянокислые и другие, осуществляющие брожение                                     |
| СВЕТ                                   | неорганические соединения (H <sub>2</sub> O, H <sub>2</sub> S, S и др.) |                                   | CO <sub>2</sub>                                | фотолитоавтотрофия          | цианобактерии, большинство пурпурных и зеленых серобактерий, некоторые несерные пурпурные бактерии |
|  |   |                                   | органические соединения                        | фотолитогетеротрофия        | некоторые цианобактерии, большинство пурпурных и зеленых серобактерий                              |
|  | органические соединения   |                                   | CO <sub>2</sub>                                | фотоорганавтотрофия         | некоторые пурпурные бактерии   |
|  |   |                                   | органические соединения                        | фотоорганогетеротрофия      | все несерные пурпурные, некоторые пурпурные и зеленые серобактерии, галобактерии                   |

лении неорганических соединений  $Mn^{2+}$ ,  $Fe^{2+}$ ,  $NH_3$ ,  $NO_2$  (нитрифицирующие бактерии, железобактерии и др.);

2б) хемоорганотрофы, источник энергии — окисление или брожение органических соединений; к ним относится подавляющее большинство почвенных микроорганизмов и обитателей других субстратов, содержащих органическое вещество. В каждой из четырех групп можно провести более узкую дифференциацию, отражающую всевозможные способы существования прокариотных микроорганизмов. Организмы, способные переходить от одного способа питания к другому, называют миксотрофами или мезотрофами.

**Рост микроорганизмов** обеспечивают не только питательные вещества, но и ряд таких факторов, как температура, осмотическое давление, концентрация водородных ионов, наличие кислорода и др.

Для каждого вида микроорганизмов существует минимальная температура роста. Интервал температур, в котором он возможен, сильно варьирует. На основании этого температурного диапазона микроорганизмы условно делят на три группы: термофилы, растут при высокой температуре (выше  $55^\circ C$ , оптимум  $55-57^\circ C$ ), встречаются в горячих источниках и принимают участие в процессах самонагревания различных органических масс (навоза, сена и др.). Эти формы обнаружены среди бактерий, актиномицетов и синезеленых водорослей (цианобактерий); мезофилы, растут в среднем диапазоне температур (от  $20$  до  $45^\circ C$ ). К ним относится большое количество почвенных микроорганизмов, а также патогенных для животных и человека; психрофилы, хорошо растут при температуре ниже  $+10^\circ C$  и даже ниже  $0^\circ C$ . В эту группу входят некоторые почвенные и морские бактерии, углеводородоокисляющие бактерии, ряд болезнетворных микроорганизмов, вызывающих заболевание рыб и водных растений.

Влияние кислотности среды и концентрации солей весьма значительно на рост и развитие микроорганизмов. Для большинства оптимально значение pH в пределах  $6,5-7,5$ , но для некоторых щелочная среда (pH 9) более благоприятна, их называют алкалофилами. Встречаются также бактерии, способные развиваться в очень кислой среде, даже при pH (Thiobacillus ferrooxidans), их называют ацидофилами.

Микроорганизмы различаются и по осмотическим потребностям: одни растут в очень разбавленных растворах, другие — в насыщенных; способных существовать в растворах с высокой осмолярностью называют осмофилами, а растущих в средах с высокими концентрациями солей — галофилами. По устойчивости к концентрации солей микроорганизмы разделяют на четыре категории: негалофилы (концентрация NaCl  $0,0-4\%$ ); морские организмы ( $0,2-5\%$  NaCl); умеренные галофилы ( $2,3-20,5\%$  NaCl); крайние галофилы ( $12-36\%$  NaCl).

По реакции на кислород микроорганизмы делят на несколько групп: нуждающиеся в кислороде — облигатные аэробы (большая часть грибов и бактерий); удовлетворяющиеся для роста очень низкими концентрациями кислорода — микроаэрофилы; не растущие в присутствии кислорода или угнетаемые им — облигатные анаэробы (например, род *Clostridium*, некоторые актиномицеты); не погибающие в присутствии кислорода (род *Baccillus*, *Vibrio*, многие дрожжи) — аэротолерантные анаэробы.

Разнообразие физиологических особенностей микроорганизмов и их требования к среде местообитания обусловили многофункциональное участие в геохимических процессах биосферы.

### Микроорганизмы в почвах

Почва представляет собой одно из главных биокосных тел биосферы, в котором плотность жизни весьма велика, а геохимическая деятельность микроорганизмов определяет многие геохимические процессы не только в самой почве, но в геохимически связанных с нею в единую систему компонентах.

Численность микроорганизмов в почвах и в почвообразующих породах, несмотря на значительные ее колебания (основываясь на средних цифрах из большого количества наблюдений), имеет некоторые закономерности. Если при исследовании разных типов почв пользоваться одной методикой (прямой подсчет, электронно-микроскопический метод и другие), то можно получить сопоставимые результаты.

Подсчет общего количества микроорганизмов в различных типах почв при посеве на питательные среды дает самые низкие показатели численности микроорганизмов.

Применение прямого микроскопического метода С. Н. Виноградского для установления численности микроорганизмов в почвах позволяет учесть почти на три порядка больше бактериальных клеток, чем при посевах на питательные среды (табл. 2, 3). Цифры, полученные электронно-микроскопическим методом оказываются еще более высокими:

| Почва                                 | млн./1 г почвы |
|---------------------------------------|----------------|
| тундровая-карликовый подзол . . . . . | 400            |
| сильно оподзоленная . . . . .         | 4 000          |
| черноземы . . . . .                   | 10 000         |
| красноземы . . . . .                  | 200 000        |

В последние годы для увеличения количества учитываемых клеток микроорганизмов стали широко использовать обработку почвенных образцов ультразвуком, что дает возможность учитывать и адсорбированные клетки; в черноземе, обработанном ультразвуком, в 1 г почвы содержалось микроорганизмов в 8,5 раз больше, чем в дерново-подзолистой почве, а при обычной обработке посевом . . . . .

Таблица 2

## Количество микроорганизмов в почвах по данным метода С. Н. Виноградского

| Почвы                         | Состояние почв | Общее число микроорганизмов, млн./1 г почвы |
|-------------------------------|----------------|---|
| Подзол<br>Дерново-подзолистые | целинные       | 300—600                                     |
|                               | целинные       | 600—1000                                    |
| Черноземы                     | окультуренные  | 1000—2000                                   |
|                               | целинные       | 2000—2500                                   |
| Сероземы                      | окультуренные  | 2500—3000                                   |
|                               | целинные       | 1200—1600                                   |
|                               | окультуренные  | 1800—3000                                   |

Таблица 3

## Соотношение основных групп микроорганизмов в почвах разных типов при учете на питательных средах, тыс./г

| Почва (целина)                | Общее число микроорганизмов | Бактерии (МПА) |                 | Активомицеты (КАА) | Грибы (среды Чапека) |
|-------------------------------|-----------------------------|----------------|-----------------|--------------------|----------------------|
|                               |                             | общее число    | из них споровых |                    |                      |
| Подзол . . . . .              | 2140                        | 2040           | 13              | 30                 | 70                   |
| Дерново-подзолистая . . . . . | 1086                        | 970            | 130             | 90                 | 26                   |
| Чернозем . . . . .            | 3630                        | 2300           | 750             | 1300               | 30                   |
| Каштановые . . . . .          | 3482                        | 2260           | 690             | 1200               | 22                   |
| Сероземы . . . . .            | 4490                        | 2920           | 770             | 1550               | 20                   |

Определение численности микроорганизмов в 1 г почвы не дает возможности вскрыть специфику количественного распределения микроорганизмов по почвенным типам (Звягинцев 1969). Целесообразнее учитывать их количество на единицу площади. В разных типах почв при обработке ультразвуком (прямой метод) получены следующие результаты:

| Почва                         | млрд./1 см <sup>2</sup> почвы |
|-------------------------------|-------------------------------|
| Дерново-подзолистая . . . . . | 16                            |
| Чернозем . . . . .            | 420                           |
| Каштановая . . . . .          | 160                           |
| Краснозем . . . . .           | 55                            |

Распределение микроорганизмов по горизонтам почв и в ризосфере обусловлено содержанием гумуса, живых корней органических остатков, механическим составом, ОВ-потенциалом. В подзолистой почве наблюдается скачкообразное распределение бактерий, что связано с резким убыванием гумуса при переходе от одного горизонта к другому. В черноземах, где содержание гумуса снижается постепенно, численность микроорганизмов по профилю уменьшается относительно равномерно (табл. 4). Даже в одном горизонте на одной и той же

глубине количество микроорганизмов существенно различно непосредственно вблизи корней и в остальной почвенной массе (табл. 5). Выделения корней, а также их отмершие остатки являются источником энергетического вещества для бактериальной микрофлоры. При подсчете микроорганизмов различными методами во всех случаях отмечается явное возрастание их

Таблица 4

**Численность и распределение бактерий в подзолистых почвах  
(по Разумову и Ремезову, 1929)**

| Генетический горизонт           | Целина      |                | Лес         |                |
|---------------------------------|-------------|----------------|-------------|----------------|
|                                 | глубина, см | млн./1 г почвы | глубина, см | млн./1 г почвы |
| A <sub>1</sub>                  | 1—4,5       | 955,3          | 0—0,5       | 2693,0         |
|                                 | 4,5—7,5     | 852,9          | 2,5—5       | 2246,6         |
|                                 | 7,5—11      | 565,9          | 5—8         | 1781,5         |
| A <sub>1</sub> — A <sub>2</sub> | 11—15       | 402,6          | 9—12        | 782,6          |
|                                 | 15—19       | 87,1           | 12—15       | 517,0          |
| A <sub>2</sub>                  | 19—23       | 71,0           | 16—20       | 355,9          |
|                                 | 23—28       | 50,8           | 21—25       | 265,6          |
| A <sub>2</sub> B <sub>1</sub>   |             |                |             |                |

обилия от тундровых почв к подзолистым и черноземам, в каштановых почвах и сероземах оно несколько снижается.

Микроорганизмы пронизывают не только всю почвенную толщу, но и проникают в материнскую породу (Звягинцев, 1973; Хлебникова, 1980; и др.). На основании изучения биологической активности почв и подпочвенных горизонтов, рыхлых отложений до глубины 7—13 м установлено, что микроорганизмы постоянно присутствуют в подстилающих почву породах в количестве  $10^{11}$ — $10^{12}$  кл. на 1 см<sup>2</sup>, или 40—100 млн. кл/г (по результатам люминесцентного микроскопического метода) и  $10^6$ — $10^8$  кл. на 1 см<sup>2</sup>, или 10 тыс. — 1 млн. кл/г (по данным посева), что всего лишь на порядок меньше, чем в почвенном профиле. Численность микроорганизмов снижается до определенной глубины почвенного профиля, а за ее пределами этого не наблюдается.

При сравнении численности бактерий подпочвенных горизонтов, природных вод и почв было отмечено, что в породах их в 100—5000 раз меньше, чем в почве, но значительно больше, чем в природных водах и морях (Хлебникова, 1980). Илстая фракция рыхлых почвообразующих пород обладает, как оказалось, такой же ферментативной активностью, как и почва.

Активная деятельность микроорганизмов проявляется в определенных экологических микронизмах: ризосфера, остатки растений и животных (в том числе и микронаселения почвы), некоторые минералы. Они в различной степени

дельными группами микроорганизмов в зависимости от пластичности, биохимических и физиологических особенностей последних.

Размеры экологических микрониш обусловлены структурой и измельченностью субстрата, непостоянны, так как постепенное истощение запасов пищи в них и накопление продуктов распада приводит либо к гибели, либо к переселению микро-

Таблица 5

Количество микроорганизмов в ризосфере и вне ее  
в разных горизонтах почв  
(по Красильникову, 1958), тыс./1 г почвы

| Почва                         | Культура | Глубина, см | Ризосфера (Р) | Контроль (К) | Соотношение Р:К |
|-------------------------------|----------|-------------|---------------|--------------|-----------------|
| Подзолистая (Московская обл.) | рожь     | 0—25        | 350 000       | 1 200        | 300             |
|                               |          | 40—60       | 250 000       | 300          | 800             |
|                               |          | 80—100      | 5 000         | 3            | 1700            |
|                               | клевер   | 0—25        | 950 000       | 1 500        | 630             |
|                               |          | 50—70       | 300 000       | 300          | 1000            |
|                               |          | 90—110      | 10 000        | 5            | 2000            |
| Чернозем (Молдавия)           | люцерна  | 0—25        | 5 000 000     | 100 000      | 50              |
|                               |          | 40—60       | 700 000       | 3 500        | 200             |
|                               |          | 80—100      | 80 000        | 300          | 270             |
|                               |          | 120—150     | 10 000        | 20           | 500             |
|                               | пшеница  | 0—25        | 1 500 000     | 75 000       | 20              |
|                               |          | 40—60       | 300 000       | 2 000        | 150             |
|                               |          | 80—100      | 30 000        | 100          | 300             |

организмов в другие места, часто вместе со своими нишам (благодаря почвенной фауне, движению воздуха, воды и подвижности самих микроорганизмов).

На специфику распределения микроорганизмов в почве, и микроочаговость заметно влияет адсорбция, благодаря которой они удерживаются в конкретном почвенном горизонте. Большинство микроорганизмов, обитающих в почве, на поверхности скальных пород и минералов, в грунтах и ряде других естественных субстратов, находятся в адсорбированном состоянии. Приводим данные Д. М. Новогрудского (1956):

| Почва                      | Механические фракции, % |      |     | Адсорбция, %     |                |
|----------------------------|-------------------------|------|-----|------------------|----------------|
|                            | песок                   | пыль | ил  | Vac. prodigiosum | Vac. m. coides |
| Чернозем . . . . .         | 11,9                    | 79,2 | 8,8 | 87,2             | 89,0           |
| Глинистый подзол . . . . . | 22,2                    | 74,2 | 3,2 | 23,6             | 54,2           |
| Песчаный подзол . . . . .  | 86,9                    | 11,5 | 1,1 | 7,2              | 17,5           |

К настоящему времени выполнено много работ по изучению адсорбции микроорганизмов и их активности в адсорбированном состоянии. Для изучения адсорбции и активности микро-

организмов на веществах, не обладающих оптической прозрачностью, применен метод люминесцентной микроскопии (Звягинцев, 1977). Адсорбция установлена для самых различных групп микроорганизмов; споровых и неспоровых, грамотрицательных и грамположительных бактерий, проактиномицетов, актиномицетов, дрожжей, водорослей, грибов, микоплазм и др. Она зависит от подверженности микроорганизмов адсорбции, свойств адсорбента, химических и физических свойств среды, в которой происходит адсорбция, а также от условий, определяющих возможности контакта между бактериальными клетками и частицами.

Наличие в среде катионов способствует адсорбции микроорганизмов; она увеличивается от меньшей валентности катионов к большей. Влияет на нее и наличие органического вещества. Наибольшее количество клеток адсорбируют черноземы, перегнойно-глеевые почвы (до 90%), меньшее — дерново-подзолистые, серые и бурые лесные почвы (до 50—60%), среднее — каштановые почвы, красноземы и сероземы. Она происходит в широком диапазоне рН и обычно меньше в щелочной среде. Адсорбированные клетки могут сохранять свою подвижность и часто даже передвигают почвенные частицы малого диаметра. С уменьшением размеров частиц адсорбция микроорганизмов возрастает, последнее связано с увеличением удельной поверхности адсорбента на единицу массы и способностью мелких частиц образовывать агрегаты с клетками микроорганизмов, так как во фракции <0,01 мм растет относительное содержание вторичных минералов, полуторных окислов, а также органических коллоидов.

Группы микроорганизмов распределены по почвенным частицам разных размеров неравномерно: бактерии есть почти на всех частицах, а актиномицеты и грибы приурочены к более крупным. Прикрепление клеток к твердым частицам происходит с помощью различных органоидов (выростов, фимбрий, капсул, но не жгутиков) и может быть довольно прочным.

Изучение адсорбции подтвердило положение об очаговости распространения микроорганизмов в почве (Красильников, 1958), а также о наличии среди почвенных микроорганизмов обитателей почвенного раствора (некоторые грамотрицательные бактерии) (Takietal, 1970) и обитателей только твердой фазы; грибы и актиномицеты сосредоточены на твердых частицах. В дерново-подзолистых почвах Подмоскovie они распределены следующим образом (Новогрудский, 1956):

|  | Бактерии  | Грибы  | Актиномицеты |
|--|-----------|--------|--------------|
| В 1 г твердой части почвы . . . . .    | 1 000 000 | 24 000 | 400 000      |
| В 1 см <sup>3</sup> раствора . . . . . | 1 000     | 0      | 0            |

Развитие микроорганизмов в почвах, илах, грунтах обычно происходит в капиллярах, заполненных почвенным раствором

или в тонких водных пленках. В тонких капиллярах и тонких пленках размножение клеток различных микроорганизмов идет гораздо медленнее и размеры клеток меньше, чем в толстых (Звягинцева, 1973). По-видимому, на микроорганизмы, расположенные в капиллярах и пленках, кроме большой адсорбционной поверхности оказывают влияние распределение веществ и их диффузия, специфика форм и строение воды и др.

Состав микрофлоры изменяется по профилю почвы: наиболее быстро исчезают с глубиной водоросли, затем грибы и актиномицеты; в нижних горизонтах они встречаются обычно в виде стерильных форм. Вниз по профилю исчезают спороносные бактерии и псевдомонады; наблюдается увеличение количества психрофильных или психротолерантных микроорганизмов, уменьшаются размеры клеток. Численность аэробов и анаэробов в нижних горизонтах примерно одинакова.

В некоторых почвах отмечаются два максимума микроорганизмов (целинные сероземы около Ташкента, некоторые поливные и песчаные почвы Казахстана), оглеенные лесные почвы.

Микрофлора различных почв изучалась многими микробиологами. Е. Н. Мишустин (1978) исследовал эколого-географическое распространение бактерий на отдельных видах и установил доминирование определенных видов спорообразующих бактерий в разных типах почв. Для Крайнего Севера, например, характерна группировка *Bacillus agglomeratus* и *Bac. cereus*, в почвах средней полосы СССР и подзолах преобладают *Bac. mycoides* и *Bac. cereus*; *Bac. virgulus* приурочен в основном к лесным почвам, а в черноземах в больших количествах присутствуют *Bac. idosus* и *Bac. megaterium*; каштановые и сероземные почвы отличаются обилием *Bac. mesentericus* и *Bac. subtilis*. В почвах горных поясов была обнаружена аналогичная смена спорообразующих бациллярных форм, как и в ряду зональных равнинных почв.

Отмечено также преобладание грибов определенных видов в разных типах почв, например в северной зоне, где слабы минерализационные процессы, — грибы родов *Penicillium* и *Mucor*, размножающиеся на субстратах с большим количеством свежих растительных остатков. По мере продвижения к югу их вытесняют представители рода *Aspergillus*, в южных почвах уменьшается не только общая численность грибов рода *Penicillium*, но и разнообразие их видового состава (Мирчинк, 1976). В черноземах, каштановых почвах и сероземах обильно развиваются грибы рода *Fusarium*, широко распространенные и в почвах тропических лесов. Некоторые грибы живут в широком диапазоне щелочно-кислотных условий и встречаются в кислых, нейтральных и щелочных почвах (*Mesentericus alpinus*, *M. dichotoma*).

Численность актиномицетов и их видовое разнообразие возрастает с севера на юг.

Дрожжи обитают преимущественно в почвах с грубым гумусом, обилием слаборазложившихся растительных остатков, так как им необходимы простые сахара и органические кислоты; это почвы северных областей с высокой влажностью и кислой реакцией. Для разных почв характерна определенная дрожжевая микрофлора: в кислых дерново-подзолистых почвах преобладает род *Candida*, в тундрово-глеевых и болотных — род *Cryptosoccus*. Таким образом, накопленный к настоящему времени материал свидетельствует об определенных эколого-географических различиях численности и состава микроорганизмов.

В течение вегетационного периода в почвах неоднократно возобновляется микробная биомасса, старые клетки отмирают, появляются новые. Скорость размножения бактерий измеряется временем, в течение которого удваивается число клеток (время одного деления или одной генерации), и зависит от вида бактерий, типа почв, гидротермических условий и др. В лабораторных условиях представители семейства *Enterobacteriaceae* при температуре 37° С делятся примерно через каждые 15—30 мин. У большинства бактерий время генерации значительно больше, у почвенных бактерий оно составляет 60—150 мин, у *Nitrosomonas* и *Nitrobacter* — 5—10 ч (Шлегель, 1972). Для актиномицетов рода *Streptomyces* (в лабораторных условиях) спорообразование наблюдалось на 3—5 сут, у представителей рода *Nocardia* жизненный цикл проходит за 24 ч.

Подсчет приблизительной скорости размножения бактерий в почве можно произвести по формуле Иванова (1955):

$$g = \frac{t \cdot 1g^2}{1gB - 1gb},$$

где  $g$  — скорость размножения,  $B$  — конечное наибольшее число клеток,  $b$  — начальное наименьшее число клеток,  $t$  — время подъема численности микроорганизмов. В этом расчете не учитывается поедание клеток микрофауной.

Суммируя скорости размножения, для каждого периода подъема численности можно рассчитать среднюю скорость размножения за весь вегетационный срок. По данным Н. А. Красильникова (1958), в течение месяца бактерии делятся приблизительно 2 раза; за вегетационный период на юге бактериальная масса регенерирует 14—18 раз, а в средней полосе — 6—8. В некоторых почвах за месяц образуется более двух генераций; за один июль сменяется до 10 новых поколений бактерий (Никитина, Шарабарин, 1972). Число генераций — величина непостоянная, она колеблется по горизонтам одного типа почв и по сезонам. В верхних горизонтах почв время генерации (для учитываемой на МПА) быстро растущей части почвенной микрофлоры составляет 25—50 сут. При внесении в почву чистых культур за год число генераций достигает 30 (Звягинцев, Кожевин 1979).

Многие советские и зарубежные ученые на основании данных о численности бактерий, грибов, дрожжей, водорослей рассчитали микробную биомассу с учетом массы и объема микробных тел. Приведем некоторые из них. По данным С. Руссела (1955), живая бактериальная масса в пахотном слое почвы на 1 га (Ротамстед) равна 1,68—3,9 т, или в пересчете на сухую массу, 338—780 кг/га. Е. Н. Мишустин подсчитал, что в почвах различных почвенных зон СССР бактериальная масса составляет от 0,1 до 1,3 т сухого вещества микробной массы, или 0,6—5 т/га живой массы микроорганизмов. Н. А. Красильников (1958) для некоторых почв Средней Азии определил размеры живой биомассы в 7—9 т/га, а для почв Подмосковья — 4 т/га. В перегнойно-глеевых почвах (Звягинцев, 1969) вес сырой микробной массы — около 0,1% массы почвы. Степные почвы юго-восточного Забайкалья содержат 3—9 т/га бактериальной массы в слое 0—10 см (Михайлова, Никитина, 1972).

По подсчетам Т. Г. Мирчинк (1976), грибная биомасса в почвах составляет в гумусовом горизонте, кг/га: дерново-подзолистая под березняком — 500; под ельником зеленомошником — 2400; сильноподзолистая супесчаная под ельником зеленомошником — 3200, под березняком — 1600.

Дрожжевой биомассы в 1 га пахотного слоя содержится 1,4 кг (Бабьева, Решетова, 1972).

Ежегодная продукция микробной биомассы составляет десятки и сотни центнеров на 1 га в год. С бактериальными телами ежегодно поступает в почву 15—48 ц/га сухого органического вещества (Тюрин, 1946). Продукция бактерий черноземных почв Онон-Аргунской степи — 150 ц/га; в хорошо удобренных окультуренных почвах ежегодная продукция микробной массы — 200—500 ц/га (Ковда, Якушевская, 1973).

### Микроорганизмы в океанах и морях

Многие микроорганизмы, характерные для океанов и морей, обитают и в пресных водах. Группа автотрофных фотосинтезирующих микроорганизмов весьма многочисленна и высоко продуктивна, представлена разнообразными водорослями, хитиновыми и фотосинтезирующими бактериями. Они распространены в эвфотических зонах, мощность которых в открытом океане достигает 150 м, в прибрежных водах с повышенной мутностью уменьшается до метров и даже нескольких десятков сантиметров. В донных осадках на мелководье фотосинтезирующие организмы могут жить в песке до глубины 10 мм одиночно или плотными «циновками». Морские хемосинтезирующие автотрофы обитают локально, в анаэробной среде, например, в Черном море на границе зоны сероводородного заражения или в районах действующих подводных вулканов.

Многолетние исследования А. Е. Крисса (1945—1976), проведенные в Мировом океане, позволили вскрыть основные закономерности экологического и географического распределения гетеротрофов (в основном сапрофитных бактерий) в толще воды во всех поясах от Северного полюса до Антарктиды. В водах океана живут микобактерии (*Mycobacterium filiforme*, *Mycob. lacticolum*, *Mycob. luteum*); неспороносные палочки, основную массу которых образуют *Bacterium agile* (особенно

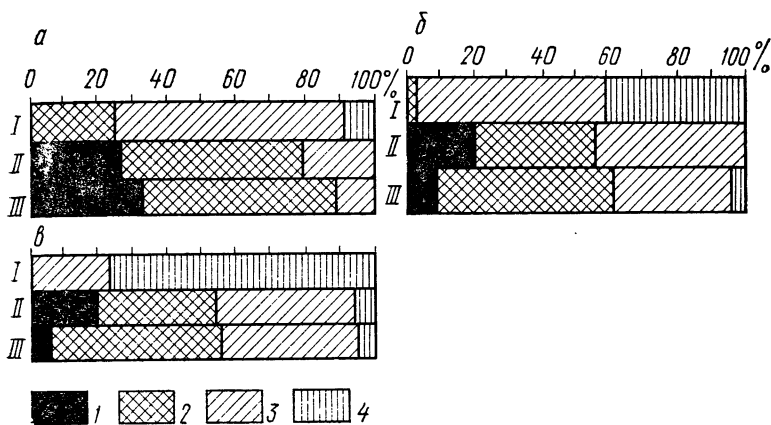


Рис. 7. Распределение бактерий в географических зонах Мирового океана (соотношение проб, %): I — антарктическая; II — субтропическая; III — экваториально-тропическая (Крисс, 1967); а — численность, тыс./мл: 1 — >100; 2 — 10—100; 3 — 1—10; 4 — <1; б — биомасса, мкг/м<sup>3</sup>: 1 — >100; 2 — 10—100; 3 — 1—100; 4 — <1; в — продукция мкг/м<sup>3</sup> сут: 1 — >100; 2 — 10—100; 3 — 1—10; 4 — <1

обильные в экваториально-тропических водах), *Bact. candidans*, *Pseudobacterium bifforme*, *Ps. liquida*, *Ps. sinuosa*. Из спорообразующих бактерий наиболее распространены *Bacillus catenula*, *Bac. idosus*, *Bac. filaris*, а также кокки (*Micrococcus albicans*, *M. radiatus*, *Sarcina subflava*, *S. luteola*). Широки ареалы некоторых видов дрожжей, из спорообразующих — *Debaryomyces globosus*, *D. guilliermondii*, из неспороносных — *Torulopsis aerea*, *Rhodotorula mucilaginosus*, *Rh. glutinis*.

Метод капиллярной микроскопии Б. В. Перфильева и Д. Р. Габе (1961) в модификации Мицкевича позволил подсчитать численность микробного населения не только в поверхностных горизонтах, но и на больших глубинах (до 5000—7000 м), где она очень мала.

Общая численность бактерий в воде различных географических поясов и областей Мирового океана варьирует в широких пределах (рис. 7, а). Наиболее богата бактериальным населением экваториально-тропическая область, где в 55% проб насчитывались десятки тысяч клеток в 1 мл воды, затем — суб-

тропическая; самые бедные — субантарктическая и арктическая области, здесь более 75% проб содержали лишь сотни и тысячи клеток в 1 мл. Такие же различия отмечены для бактериальной биомассы и продукции (см. рис. 7, б, в).

Плотность географического распределения микробного населения в Мировом океане такая же, как и на суше: концентрация жизни увеличивается от полярных областей к экватору. Обилие сапрофитов в экваториально-тропических водах обусловлено богатством в них аллохтонного органического вещества, поступающего с речным стоком с континентальной и островной суши. Для вертикального их распределения характерна перемежаемость слоев, обедненных бактериальным населением или обогащенных, что может быть индикатором стратификации вод, в различной степени обогащенных аллохтонным органическим веществом. Микробиологические исследования показали, что экваториально-тропические воды проникают в полярные области, и, наоборот, воды высокоширотные обнаруживаются в тропической зоне и пересекают экватор.

Микроорганизмы населяют всю толщу воды, включая и донные отложения, даже на больших глубинах (6000—8000 м), где 1 г грунта содержит сотни и тысячи клеток; азобов здесь больше, чем анаэробов. В шельфовой зоне численность микроорганизмов в донных осадках увеличивается до  $n \cdot 10^8$  —  $n \cdot 10^4$  на 1 г. Коралловые рифы — биотоп, в котором сосредоточена обильная бактериальная и грибная микрофлора (до  $n \cdot 10^6$  —  $n \cdot 10^9$  клеток в 1 г).

Современная океанология еще не оценила количественное и качественное значение взвешенных частиц для водных толщ Мирового океана, они создают огромные поверхности раздела твердой и жидкой фаз, имеющие в суммарном выражении не меньше, а может быть большее значение, чем поверхность раздела «природная и иловая вода — донные отложения» (Крисс, 1976).

На поверхности твердых взвешенных частиц протекают абсорбционные процессы, способствующие концентрации и каталитическим превращениям различных органических и минеральных соединений, находящихся в воде океана. Бактерии широко используют границы фаз как экологическую нишу, осуществляя на поверхности раздела в результате своей жизнедеятельности сложные биокаталитические реакции.

Значительную долю в биомассе гетеротрофов составляют микроскопические простейшие животные из класса корненожек: радиолярии, имеющие подобно диатомовым водорослям, кремневый скелет, и фораминиферы, скелет которых состоит из углекислого кальция, иногда из сернокислого стронция или из подобных хитину органических веществ. По отмиранию эти организмы опускаются на дно и образуют радиоляриевые илы, обогащенные кремнеземом, и глобигериновые — известковые илы. Первые распространены в более широком

диапазоне глубин, чем вторые, так как при прохождении через большие толщи насыщенной углекислотой морской воды маленькие известковые раковины целиком растворяются, поэтому глобигериновые илы, дающие начало известковым породам, залегают на глубине 3500—4000 м, а радиоляриевые — глубже.

### Микронаселение рек

Численность микроорганизмов в реках изменяется на целые порядки в зависимости от гидрологического режима и доли участия антропогенных стоков. В реках, не загрязняемых стоками, их количество в воде увеличивается в периоды половодий и паводков, когда в реки поступают с водосборных площадей терригенные частицы, органический детрит с обильной микрофлорой. Например, годовой сток бактериальной массы р. Волги у Куйбышева — 484 тыс. т/год, а на долю паводков приходится более 90% стока (Варламова, 1957). Количество микроорганизмов в воде растет с повышением температуры, что особенно четко проявляется в водах и донных отложениях горных рек, пересекающих несколько высотных ландшафтных зон, например в Средней Азии от нивальной до лесостепной (табл. 6).

Для большинства рек имеется два пика увеличения численности микрофлоры — весенне-летний и осенний; в ледостав она уменьшается. Неодинаково распределены бактерии в поверхностном и придонном слоях воды: на фарватере их боль-

Таблица 6

Количество микроорганизмов в воде и донных скальных породах р. Карабау (Добровольская, 1977)

| Ландшафтный пояс, абс. высота, м | Дата отбора проб | Численность микроорганизмов, тыс./л г |       |        |       |           |       |
|----------------------------------|------------------|---------------------------------------|-------|--------|-------|-----------|-------|
|                                  |                  | вода                                  |       | гранит |       | известняк |       |
|                                  |                  | Эшби                                  | Сусло | Эшби   | Сусло | Эшби      | Сусло |
| Нивальный,<br>>3200              | 15 июня          | 134,2                                 | 0,125 | 155    | 0,025 | —         | —     |
|                                  | 15 июля          | 33                                    | 0,075 | 74     | 0,040 | —         | —     |
|                                  | 15 августа       | 48,4                                  | 0,025 | 75     | 0,050 | —         | —     |
| Альпийский,<br>2500—3200         | 15 июня          | 146                                   | 0,12  | 290    | 0,075 | —         | —     |
|                                  | 15 июля          | 450                                   | 0,08  | 320    | 0,06  | —         | —     |
|                                  | 15 августа       | 55,2                                  | 0,06  | 108    | 0,1   | —         | —     |
| Лесной,<br>1700—2500             | 15 июня          | 975                                   | 0,26  | 510    | 0,075 | 422       | нет   |
|                                  | 15 июля          | 92,5                                  | 0,075 | 420    | 0,025 | 685       | »     |
|                                  | 15 августа       | 125                                   | 0,11  | 414    | 0,040 | 462,5     | 0,02  |
| Лесостепной,<br>1700 и ниже      | 15 июня          | 975                                   | 0,16  | 510    | 0,075 | 406       | нет   |
|                                  | 15 июля          | 925                                   | 0,075 | 420    | 0,025 | 845       | »     |
|                                  | 15 августа       | 125                                   | 0,11  | 414    | 0,040 | 642,5     | »     |

ше в поверхностном горизонте, а на менее глубоких участках — в придонном. При небольших глубинах их количество от поверхности до дна изменяется слабо, но в самой поверхностной пленке воды толщиной 20 мкм — в 50—100 раз больше, чем в водной толще (Романенко, 1971). Наличие населенных пунктов резко увеличивает численность микроорганизмов — в 50—100 раз. Так, по данным Коульмэна (1974), на р. Северный Саскачеван влияние крупных населенных пунктов сказывается на расстоянии до 300 миль.

Таблица 7

**Микрофлора песчаных грунтов и карбонатных пород, выстилающих ложе р. Лены в среднем течении (Добровольская, 1977)**

| Объект исследования                     | Гумус,<br>% | Количество микроорганизмов,<br>тыс./1 г абс. сухого вещества |            |                  |               | Разложе-<br>ние клет-<br>чатки | Обраста-<br>ние комоч-<br>ков грунта<br>азотобак-<br>тером |
|---|-------------|--|------------|------------------|---------------|--------------------------------|--|
|   |             | МПА  | Эшби       | Голодный<br>агар | Сусло<br>агар |                                |  |
| Кварцевый пе-<br>сок, пережат           | 0,5<br>0,2  | 69<br>51   | 283<br>210 | 2450<br>2600     | 1<br>1        | сл*<br>ум**                    | 100<br>100   |
| Кварцевый пе-<br>сок, плес              | 0,7         | 275  | 450        | 5100             | 1             | ум                             | 100  |
| Кварцевый заи-<br>ленный песок,<br>плес | 3,8         | 16 720   | 5 400      | 680              | 2             | ум                             | 100  |
|   | 4,0         | 980  | 21 500     | 3425             | 4             | ум                             | 100  |
| Карбонатная по-<br>рода                 | не опр.     | 470  | 2 120      | 697              | не опр.       | не обн.                        | 12   |
|   | то же       | 620  | 2 670      | 842              | то же         | то же                          | 20   |

\* Слабое.

\*\* Умеренное.

Численность микроорганизмов в донных грунтах в руслах рек зависит от гранулометрического состава рыхлых отложений и петрографии скальных пород. Наиболее богаты ими заиленные участки дна, где повышенное содержание органического вещества, наименее — пережаты, песчаные отложения (табл. 7). Интенсивны микробиальные процессы в песчаных, хорошо аэрируемых грунтах, где быстро происходит минерализация органического вещества (Мессинёва, 1961).

Карбонатные скальные породы, слагающие ложе реки, менее заселены микроорганизмами, чем изверженные кристаллические породы — граниты (Добровольская, 1977). В целом содержание микроорганизмов в грунтах рек на 1—2 порядка выше, чем в воде. Разнообразные и неспецифические группы микроорганизмов, широко распространенные в почвах окружающих ландшафтов, населяют реки. В среднем течении р. Лены основную массу бактериального населения образуют кокковые формы рода *Mycosoccus*, колонии которых имеют ярко-красную, розовую, желтую окраску (Добровольская, 1977).

В равнинных реках европейской части СССР постоянно присутствует азотобактер (*A. agile*, *A. chroococcum*), встречается анаэробный фиксатор азота — *Clostridium Past.* (Роднина, 1940; 1960), обнаружены *Pseudomonas* и кокки, имеются палочки, спириллы, вибрионы. Грибная флора в донных отложениях рек не обнаружена.

### ГЛАВА 3

## МИКРООРГАНИЗМЫ В ЦИКЛАХ УГЛЕРОДА (рис. 8)

**Автотрофный цикл углерода.** Источник углерода живого вещества планеты — углекислота, находящаяся в атмосфере и растворенная в гидросфере.

В составе газов атмосферы содержится 0,03%  $\text{CO}_2$ , что составляет общую массу углекислоты  $2,1 \cdot 10^{12}$  т, а в гидросфере —  $1,3 \cdot 10^{14}$  т, т. е. почти в 100 раз больше. Первый этап углеродного биохимического цикла — ассимиляция углекислоты из атмосферы и гидросферы — осуществляется путем фотосинтеза, в котором участвуют высшие и низшие организмы. По Перельману (1972), ежегодно при фотосинтезе поглощается из атмосферы  $2 \cdot 10^{10}$  и из гидросферы —  $1,55 \cdot 10^{11}$  т, а всего ассимилируется  $1,7 \cdot 10^{11}$  т углерода; несколько меньше последняя цифра у П. Дювиньо и М. Танга (1968) —  $5 \cdot 10^{10}$  т, близкую величину —  $6,5 \cdot 10^{10}$  т — приводит В. А. Успенский (1970).

Доля участия в фотосинтезе микроскопических организмов — преимущественно разнообразных одноклеточных водорослей, несмотря на их общую малую биомассу, весьма значительна. Так, по многочисленным данным, общая масса фитопланктона в океане 0,17 млрд. т, масса наземных растений суши — 1770 млрд. т, т. е. в 525 раз больше. Однако вследствие почти ежесуточной регенерации фитопланктона его ежегодная продуктивность превышает биомассу в 328 раз и составляет 55 млрд. т/год сухого вещества; растительность суши, представленная преимущественно высшими растениями, продуцирует ежегодно лишь 121,6 млрд. т, что в 14,5 раза меньше их общей биомассы (Богоров, 1969). Исключение составляют одноклеточные водоросли пресноводных водоемов и почв; продукция почвенных водорослей колеблется от 50 до 1500 кг/га в год и превышает их биомассу в 5—330 раз (Голлербах, Штина, 1979).

Автотрофные организмы фитопланктона морей и пресных водоемов представлены преимущественно одноклеточными водорослями: диатомовыми (Bacillariophyta), перидиниевыми и синезелеными (Cyanophyta). Диатомовые преобладают в холодных пресных и морских водах, а синезеленые особенно обильны в пресных водах, в опресненных заливах; с массовым

развитием одного из видов синезеленых — *Thichodesmium erythreum*, придающих воде красноватый оттенок, связывают название Красного моря. Обилие зеленых и синезеленых водорослей в пресноводных водоемах в периоды массового размножения также определяет цвет воды.

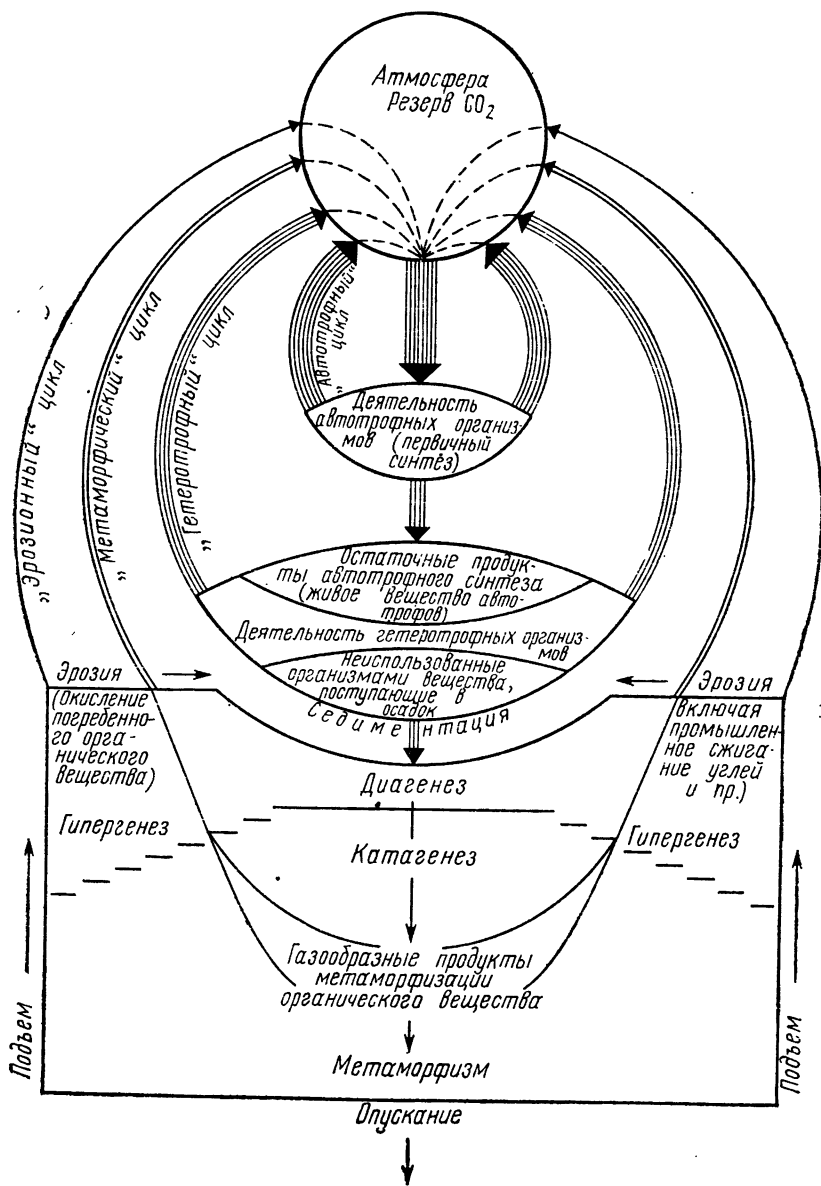


Рис. 8. Циклы углерода (Успенский, 1970)

Суммарная продукция фитопланктона получается в результате ассимиляции углерода фитопланктоном морских и пресноводных водоемов, а также наземными почвенными водорослями (зелеными, желто-зелеными, диатомовыми, синезелеными), ежегодная продукция последних составляет от 1 до 15 ц/га (Штина, 1960; Маркина, 1976; и др.).

В настоящее время не учитывается эффект фотосинтезирующей деятельности альгофлоры областей современного оледенения. Поверхность снега и льда в Гренландии, на Шпицбергене, в Антарктиде и в областях горного оледенения, на Тянь-Шане, Памире, Кавказе, Альпах и других горных системах населена разнообразной водорослевой микрофлорой (Коль, 1968; Маркин, 1981; и др.); в водорослевых нивальных ценозах имеются представители зеленых — *Scotiella granulosa* (Шпицберген), снежная хламидомонада (*Chlamydomonas nivalis*); синезеленых водорослей — *Anabaena*, *Calothrix*, *Gloeocapsa* (Кавказ) и др.; с увеличением абсолютной высоты сохраняются лишь синезеленые из родов *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Calothrix*, найденные на ледниках и фирновых полях Памира на высотах более 6500 м над ур. моря (Маркин, 1981). От «цветения» нивальных водорослей снег становится красным или желтым. При определении величины фотосинтеза на высоте 2700—2900 м над уровнем моря (Памир, июль 1969 г.) было установлено, что органического вещества в красном снегу образуется в среднем 3,5 мг/м<sup>2</sup> сут. (Романенко, 1971). Эта величина мала, но поскольку площадь современного оледенения составляет 16,2 млн. км<sup>2</sup> — более 10% всей суши Земли, то суммарный эффект может быть весьма заметным, так как ассимилированный нивальными водорослями углерод при таянии снега и льда обогащает органическим веществом мелкоземистые фракции ледниковых и флювиогляциальных отложений.

В процессе жизнедеятельности автотрофы расходуют на нужды дыхания существенную часть синтезированного органического вещества, преобразуя органический углерод в углекислоту и возвращая ее в атмосферу.

Суммарное количество углекислоты, занятой ежегодно в автотрофном «жизненном» (по В. И. Вернадскому) цикле CO<sub>2</sub> — живое вещество, равно 6,57·10<sup>11</sup> т; количество углекислоты, отвечающее годовой продукции автотрофов, — 2,4·10<sup>11</sup> т, или 37,6% суммарной массы участвующего в этом цикле углерода, следовательно, большая часть его снова уходит в атмосферу и гидросферу (Успенский, 1970).

**Гетеротрофный цикл углерода.** Органическое вещество, созданное высшими и низшими автотрофными организмами, после их отмирания служит пищей и энергетическим материалом для различных групп гетеротрофов и прямо или опосредствованно (через животных и человека с потерей части углерода) становится достоянием разнообразных бактерий, грибов, актиномицетов.

В «гетеротрофном» цикле часть углерода органического вещества минерализуется и при дыхании гетеротрофов возвращается в виде  $\text{CO}_2$  в атмосферу или гидросферу. Другая часть, большая или меньшая в зависимости от условий, в которых идет разложение органических остатков и их химического состава, претерпевает ряд сложных превращений: накапливается торф, гумусовые вещества в почвах, сапропель в донных отложениях пресноводных водоемов и др. Здесь углерод задерживается на срок — от сотен лет до тысячелетий, в течение которых даже очень сложные полициклические соединения типа гумусовых веществ или битумов в условиях поверхности Земли подвергаются окислению и минерализации.

Минерализация органического вещества осуществляется путем биохимического окисления. Как исходное (растительных остатков), так и уже преобразованное гетеротрофами, оно претерпевает окисление и в окислительных и в восстановительных обстановках, но с неодинаковой скоростью, давая различные промежуточные продукты распада. Преобладающая масса органического вещества, созданного автотрофными низшими и высшими организмами, используется гетеротрофами в качестве энергетического материала в процессе их дыхания, аэробного, анаэробного и анаэробного конституционного. Реакция аэробного дыхания энергетически самая благоприятная, идет с наименьшим расходом органического вещества и наиболее быстро:  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + 674 \text{ кал.}$

В анаэробной среде энергетика процессов дыхания существенно иная. Отсутствие свободного кислорода вынуждает организмы использовать связанный кислород из тех минеральных соединений (сульфатов, нитратов окислов железа и марганца), восстановление которых может быть источником энергии:  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 3\text{Na}_2\text{SO}_4 \rightarrow 3\text{Na}_2\text{CO}_3 + 3\text{CO}_2 + 3\text{H}_2\text{O} + 3\text{H}_2\text{S} + 70 \text{ кал.}$

В природной обстановке местами создаются анаэробные условия, в которых практически отсутствуют сульфаты или нитраты, например в верховых торфяниках, донных отложениях дистрофных озер. В этой обстановке анаэробные организмы приобретают конституционное дыхание, используя некоторые энергетически выгодные окислительно-восстановительные реакции преобразования органического вещества. Однако полного окисления органики до воды и углекислоты (как в первых двух случаях) не происходит. Наиболее распространен процесс конституционного дыхания — брожение углеводов:  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 \rightarrow 2\text{C}_2\text{H}_5\text{OH} + 2\text{CO}_2 + 33 \text{ кал.}$  Процессы конституционного дыхания энергетически менее эффективны, чем аэробного и анаэробного, протекающего с использованием минеральных источников кислорода. Для достижения энергетического эффекта, равноценного с аэробным дыханием, для анаэробного компенсированного минеральными окислителями требуется почти в 10 раз, а при конституционном — в 20 раз больше органического вещества, причем в последнем случае оно не

претерпевает полного разложения, а лишь трансформируется в другие органические соединения, минерализация идет медленно. Например, в верховых торфяниках с ультрапресными водами, малой зольностью растений, восстановительной обстановкой возраст нижних, полуразложившихся горизонтов торфа измеряется, как показывают датировки по  $^{14}\text{C}$ , — 8—10 тыс. лет.

**Гетеротрофный «гумусовый» цикл углерода.** Общее количество гумуса в почвенном покрове Земли —  $2,4 \cdot 10^{12}$ ; наибольшее количество гумуса накапливается в почвах луговых степей и прерий умеренных поясов — 500—700 т/га, наименьшее — тундр и пустынь — 0,6—0,7 т/га.

Основной источник образования гумуса — остатки высших и низших растений, в состав которых входят целлюлоза и углеводы, белки, лигнин, танины, липиды и дубильные вещества. В органических остатках высших растений преобладают углеводы (гемицеллюлоза, пектиновые вещества, целлюлоза), составляющие до 70—80% общей массы, и лигнин, при невысоком содержании белков — 0,5—1,5% и липидов — 2—10%. Иное соотношение компонентов в телах бактерий: основная масса — белки (40—70%) и липиды (до 40%), лигнина и целлюлозы в них нет. Соответственно различен и элементный состав этих групп организмов: плазма бактерий значительно богаче азотом (до 10—12%), чем органические остатки высших растений.

Поступающие в почву органические остатки подвергаются многообразным изменениям, часть их может происходить и без участия микроорганизмов и животных (Кононова, 1951): 1) деструкция органических остатков механическим путем; 2) изменение химической природы органических остатков при непосредственном воздействии воды, света, воздуха, реакции среды (окисление жиров и смол на свету, гидролиз некоторых соединений, окисление ароматических соединений в щелочной среде и др.); 3) изменения под влиянием ферментов растительных тканей, преимущественно окисление, например, дубильных веществ, растворимых полифенолов, ароматических аминокислот с образованием сложных темноокрашенных продуктов конденсации. Однако ни один из этих факторов в отдельности, а также все они в совокупности не могут обеспечить процесс гумификации без участия микроорганизмов и почвенной мезофауны.

Согласно представлениям ряда микробиологов (Ж. Пошон, Г. де Баржак, 1960; Г. Шлегель, 1972), процессы разложения органических остатков имеют биокаталитический характер и протекают при непосредственном участии ферментов микроорганизмов как вне, так и внутри их клеток. Вне живых клеток под воздействием экзоферментов происходит гидролитическое расщепление высокомолекулярных органических соединений растительных тканей, образуется сложная система высокомо-

лекулярных продуктов гидролитического расщепления (пептиды, нуклеотиды, нуклеиновые кислоты, полиуроновые кислоты, олигосахара, продукты разложения лигнина, полифенолы, окси-поликарбоновые кислоты и др.). Продукты расщепления с малой молекулярной массой проникают через клеточные мембраны внутрь микроорганизмов и подвергаются дальнейшим превращениям при участии различных оксиредуктаз. В результате низкомолекулярные продукты разложения — алифатические и ароматические аминокислоты, моносахариды, уроновые кислоты, глицерин, смоляные и жирные кислоты, спирты — в свою очередь подвергаются окислению, восстановлению, дезаминированию, декарбоксилированию и затем полной минерализации.

При минерализации в аэробных условиях образуются кислородные минеральные соединения:  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{NO}$ ,  $\text{NO}_3^-$ ; в анаэробных —  $\text{CH}_4$ ,  $\text{H}_2$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{N}_2$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{PH}_3$ .

Уже на самых начальных этапах разложения растительных тканей начинается их гумификация. На основании сопряженного изучения химического состава, анатомического строения растительных остатков, распределения микроорганизмов в растительных тканях, определения их состава и количества, природы и свойств новообразованных гумусовых веществ была выявлена последовательность развития отдельных групп микроорганизмов на разных стадиях разложения и гумификации растительных остатков (корней люцерны, листьев клевера и др.) и порядок заселения ими различных тканей (Кононова и др., 1951). На первых стадиях разложения появляются грибы и сапрофитные неспороносные бактерии, они используют наиболее доступные органические вещества — углеводы, аминокислоты, простые белки, легкоусваиваемую часть целлюлозы. Затем сапрофитную флору сменяют целлюлозные миксобактерии, потребляющие разнообразные углеводы, но нуждающиеся в минеральных формах азота. И наконец, обильно развиваются актиномицеты, использующие трудноразлагаемые компоненты растительных тканей, а также новообразованные гумусовые вещества.

Установлены следующие стадии гумификации:

1) потемнение листьев, наступающее полностью через 3—4 дня после начала опыта, оно вызывается, по-видимому, деятельностью окислительных ферментов тканей и плесневых грибов, мицелий которых тонкой сеткой покрывает листья;

2) в последующие 7—8 дней в тканях листьев развивается огромное количество бактерий и простейших; некоторые участки тканей из растительных превращаются в «бактериальные». Наблюдается растворение стенок клеток эпидермиса и проникновение в глубь целлюлозных миксобактерий;

3) эти бесцветные вначале бактерии группируются в слизистые массы, затем они заполняют клетку и буреют. Через некоторое время бактериальная масса в клетках лизируется

и превращается в бурю жидкость, которая вытекает из клетки.

Через 12—15 дней под воздействием различных микроорганизмов в растительных остатках нарушается связь между тканями, уменьшаются их объем и масса, что свидетельствует о частичной минерализации, они буреют, затем темнеют, теряют первоначальную форму и превращаются в аморфную темную массу, погруженную в бурый раствор гумусовых веществ. Наиболее интенсивно протекают эти процессы при достаточном увлажнении (30—40% воды), высоких температурах (26—28° С), нейтральной реакции; скорость гумификации увеличивается при измельчении растительных остатков обитающими в почве мелкими беспозвоночными — ногохвостками, клещами, личинками мушки *Sciagia*, дождевыми червями. Кроме того, при прохождении через пищеварительный тракт они заражаются его микрофлорой, что ускоряет разложение наиболее устойчивых, обогащенных лигнином тканей.

Вновь образовавшиеся гумусовые вещества сходны по элементному составу с гумусом подзолистых почв и черноземов (табл. 8).

У новообразованных гумусовых веществ несколько более низкий процент углерода и более высокий процент водорода и кислорода, чем у почвенных гуминовых кислот. Судя по близкому содержанию карбоксильных (COOH), спиртовых (OH) и фенольных (OH) групп, они так же, как и почвенный гумус, имеют кислотную природу.

Промежуточные продукты распада растительных тканей и продукты микробного метаболизма — фенольные соединения, аминокислоты и пептиды — это структурные единицы, из которых формируются гумусовые вещества в результате поликонденсации ароматических соединений фенольного типа с аминокислотами и протеинами — реакции, протекающей химическим путем (Кононова, 1951).

Многочисленные экспериментальные исследования стали основой для построения иной схемы гумификации органических веществ (Александрова, 1980), в которой гумификация представлена сложным биофизикохимическим процессом трансформации промежуточных высокомолекулярных продуктов разложения органических остатков. Его первый этап — биохимическое окислительное кислотообразование (карбоксилирование) и формирование азотистой части молекулы; затем следуют процессы фракционирования и дальнейшей трансформации новообразованных гумусовых кислот, продолжающейся в течение всего периода их существования.

Гумус почвы — динамическая система; он все время обновляется за счет поступления и гумификации новых органических остатков, трансформации и минерализации ранее образовавшегося гумуса.

Прямой зависимости между количеством гумуса и поступаю-

Таблица 8

Элементный состав новообразованных гумусовых веществ и почвенных гуминовых кислот, % на абсолютно сухое беззольное вещество (по Кононовой, 1951)

| Объект исследования                             | С     | Н    | О     | N    | C:N  | C:H  | O:H | Метоксил<br>(OCH <sub>3</sub> ) | OCH <sub>3</sub> , связанный с группами |                      |                      |
|---|-------|------|-------|------|------|------|-----|---------------------------------|---|----------------------|----------------------|
|   |       |      |       |      |      |      |     |                                 | карбо-<br>кислыми<br>(COOH)             | спиртовы-<br>ми (OH) | феноль-<br>ными (OH) |
| Гумусовые вещества:                             |       |      |       |      |      |      |     |                                 |   |                      |                      |
| из листьев клевера . . . . .                    | 56,04 | 5,65 | 32,35 | 4,95 | 11,5 | 10,1 | 5,7 | 2,65                            | 8,70                                    | 7,56                 | 6,23                 |
| корней люцерны . . . . .                        | 53,94 | 6,46 | 34,55 | 5,05 | 10,7 | 8,4  | 5,4 | 5,80                            | —                                       | —                    | —                    |
| корней клевера . . . . .                        | 55,88 | 5,56 | 34,63 | 3,93 | 14,2 | 10,0 | 6,2 | 4,25                            | —                                       | —                    | —                    |
| Гуминовые кислоты:                              |       |      |       |      |      |      |     |                                 |   |                      |                      |
| подзолистой почвы (Драгунов,<br>1948) . . . . . | 57,94 | 5,79 | 31,41 | 4,86 | 11,9 | 10,0 | 5,4 | 1,54                            | 8,46                                    | 3,37                 | 3,35                 |
| подзолистой почвы (Наткина,<br>1940) . . . . .  | 56,67 | 4,79 | 83,40 | 5,14 | 11,0 | 11,8 | 7,0 | 2,26                            | —                                       | —                    | —                    |
| чернозема (Драгунов, 1948) . .                  | 57,12 | 4,25 | 34,39 | 4,04 | 14,2 | 13,5 | 8,1 | 1,17                            | 9,01                                    | 2,11                 | 4,77                 |

щих в почвы органических остатков нет. Обнаруживается связь по химическому составу: чем больше углеводов и белков и меньше лигнина, тем гумификация идет быстрее. Скорость гумификации и минерализации зависит от численности и активности микробного населения почв. При малом их количестве и слабом разложении растительных остатков гумус в почвах накапливается слабо (например, в почвах тундровой зоны); при большей численности и активности микрофлоры, например в сероземах, гумуса также мало, так как наряду с быстрой гумификацией идут и процессы его минерализации. Наибольшее количество гумуса аккумулируется в почвах, в которых периоды активной деятельности микроорганизмов во влажные и теплые сезоны года сменяются периодами покоя, обусловленными сухостью летнего периода, низкими температурами зимнего периода, способствующими поликонденсации гумусовых веществ (например, в черноземах).

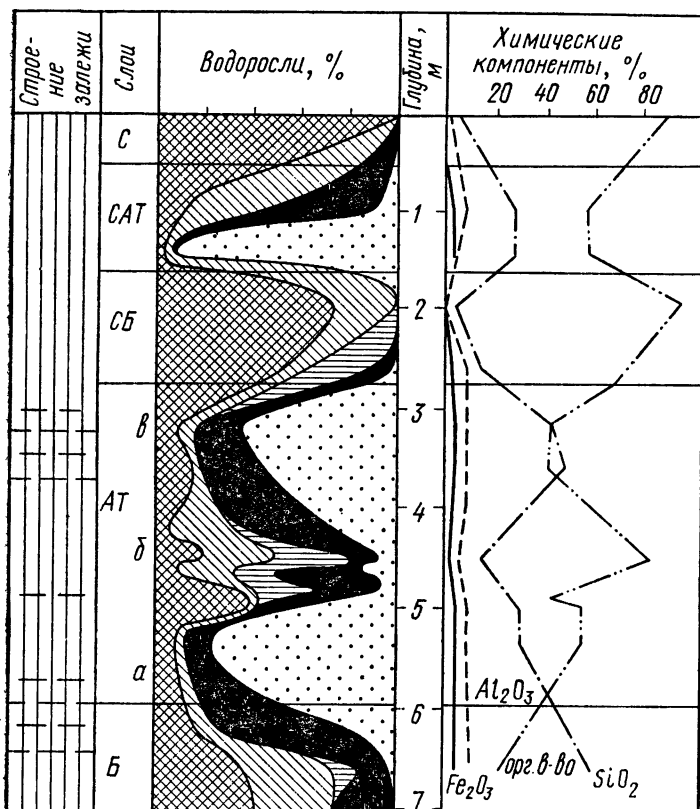
Разложение гумусовых веществ осуществляется различными группами микроорганизмов, в нем участвуют грибы, бактерии, актиномицеты. Как источник азота гуминовая кислота используется дрожжами, микрококками, бациллами, коринебактериями рода *Nocardia*, *Micromonospora*, псевдомонадами. Доказана способность микроорганизмов из рода *Pedomicrobium*, *Seliberia*, *Metallogenium* и амёб разлагать фульваты и ульматы Fe и Al почвенного гумуса (Аристовская, 1980). Различные фракции гумуса: фульвокислоты, ульминовые или бурые гуминовые кислоты, серые гуминовые кислоты образуют ряд с возрастающей устойчивостью к разлагающему действию микроорганизмов.

Определение абсолютного возраста по  $^{14}\text{C}$  разных фракций гумусовых веществ показало, что черноземы наряду с молодыми содержат фракции гуминовых кислот, возраст которых 5—7 тыс. лет; они выделены из нижних частей гумусового горизонта, где наименее проявляется деятельность микрофлоры и лучше условия для консервации. Возраст гумуса погребенных почв в четвертичных отложениях, при его малом количестве (0,5—1,0%), исчисляется десятками тысячелетий. Это свидетельствует о наличии очень устойчивых компонентов в составе гумусовых веществ. Предполагается, что в состав гумуса входят два типа соединений: лабильные, относительно быстро поддающиеся окислению и расщеплению, с разрывом ароматического кольца, и нативные, устойчивые, которые по мере старения подвергаются дальнейшей ароматизации, и поэтому разрушаются очень медленно; содержащийся в них углерод надолго выключается из цикла. По-видимому, часть подобных стойких гумусовых веществ при захоронении почв или при их размыве и вовлечении почвенного материала в континентальный или морской осадочный цикл стала тем рассеянным органическим веществом, которое в десятых и сотых долях процентов присутствует во всех осадочных породах. Среднее

содержание углерода в осадочных породах (глинах и сланцах) составляет 1% (Виноградов, 1962).

**Гетеротрофный и метаморфический цикл углерода в водоемах.** В отличие от наземных биоценозов основная масса органических остатков в пресноводных и солоноводных водоемах — продукт отмирания низших организмов — одноклеточных водорослей. Их остатки становятся пищей для гетеротрофов, населяющих водную толщу, среди которых значительную долю составляют гетеротрофные бактерии и простейшие животные. Если водная толща велика, как, например, в открытых частях океана, то продукция автотрофной части фитопланктона при погружении многократно утилизируется низшими и высшими гетеротрофными организмами различных групп; в каждом цикле пищевой цепи часть органического вещества окисляется и углерод в форме углекислоты выделяется в водную среду, где вновь потребляется автотрофами или, соединяясь с растворенным в воде кальцием, извлекается в виде углекислого кальция для построения известковых скелетов различными представителями водной флоры и фауны. По отмирании последних их известковые скелеты фоссилизуются, образуют толщи осадочных карбонатных органических пород; заключенный в них углерод на долгое время уходит из биогенного цикла. При погружении известковых осадочных пород за пределы биосферы — в зону метаморфизма, где в условиях высоких температур и давления идет распад карбонатов, освобождающаяся углекислота насыщает газы литосферы, в которой ее содержится около 70% от общей массы газообразной углекислоты. Частично углекислый газ выделяется на поверхность Земли при вулканических и поствулканических процессах, при разгрузке глубоких углекислых вод и таким образом вновь вступает в биогенный цикл. Продолжительность этого большого метаморфического цикла углерода — примерно 350 тыс. лет (Успенский, 1970). Но все же часть органического вещества, создаваемого в самом океане и приносимого с суши в виде растворенных гумусовых веществ, суспензии и органического детрита, достигает дна и частично фоссилизуется. По В. А. Успенскому, средний коэффициент фоссилизации органического вещества в глубоководных областях океана 0,06%, в области шельфа — около 1%.

Значительно выше коэффициент фоссилизации для континентальных образований: болот — 8,6%, озер — 3,5%. Органические остатки, накапливающиеся на дне озер, частично разлагаются и превращаются в сапропели. По определению Н. В. Кордэ (1960), сапропели — это тонкоструктурные коллоидальные отложения континентальных водоемов, содержащие значительное количество органического вещества (50% и более) и оформленных остатков микроскопических водных микроорганизмов, немного неорганических элементов биогенного происхождения и минеральных примесей аллохтонного проис-



Для остатков водорослей расстояний по горизонталям отвечает 20%

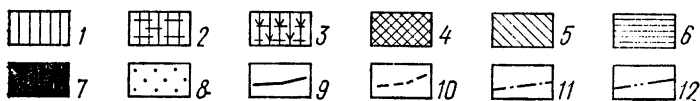


Рис. 9. Строение толщи донных отложений оз. Пявочного Калининской обл., альгологическая диаграмма (Жордэ, 1959): 1 — сапропели; 2 — глинистые сапропели; 3 — глинисто-известковистые отложения; 4 — синезеленые водоросли, остатки; 5 — протокөкковые; 6 — оболочки нитчатых зеленых; 7 — споры хризомонад; 8 — диатомы; химические компоненты; 9 — окислы Fe; 10 — окислы Al; 11 — аморфный кремнезем; 12 — органическое вещество (ОВ). Возраст слоев: C — современный; CB — суббореальный; AT — атлантический; Б — бореальный

хождения. Имеются переходные образования между торфами и сапропелями и сапропелями и глинистыми илами (при содержании органического вещества менее 15%). Основная масса органического вещества сапропелей — это полуразложившиеся, но сохранившие структуру клетки диатомовых, синезеленых, протококковых и в меньшей степени десмидиевых водорослей и остатки животных, среди которых преобладают кладоцеры и простейшие. Соотношение между представителями различных групп водорослей зависит от типа озер и изменяется как по горизонтали, так и по вертикали сапропелевой толщи, индицируя изменения режима озера (рис. 9).

Поскольку диатомовым для развития необходимы биогенные элементы (нитраты, фосфаты, кремнезем, железо), вспышки их развития обычно совпадают с притоком этих элементов в водоем; диатомеи предпочитают насыщенные кислородом холодные воды. Синезеленые водоросли в противоположность диатомовым любят теплые, часто непроточные и мелкие водоемы, менее требовательны к кислороду, минеральной пище и азоту, так как склонны к гетеротрофному питанию, а некоторые из них могут усваивать молекулярный азот.

Протококковые особенно характерны для мелких эвтрофных водоемов, предпочитают теплые воды средней минерализации.

Химический состав органического вещества водорослей существенно отличается от состава наземных и водных высших растений (табл. 9).

Таблица 9

Средний элементный и групповой состав органического вещества для широких групп организмов

| Группа организмов                            | C  | H   | N   | S + O | Липиды | Белки | Целлюлоза, хитин | Прочие углеводы | Лигнин, кутин и др. |
|--|----|-----|-----|-------|--------|-------|------------------|-----------------|---------------------|
| Деревья                                      | 50 | 6,1 | 0,2 | 43,7  | 2,2    | 1,2   | 46,4             | 24,9            | 25,3                |
| Луговые и степные травы                      | 50 | 6,1 | 1,4 | 42,5  | 4,3    | 9,7   | 28,9             | 25,5            | 31,6                |
| Водные цветковые растения и донные водоросли | 47 | 6   | 3   | 44    | 3      | 20    | 18               | 53              | 6                   |
| Водоросли планктонные                        | 48 | 8   | 7   | 37    | 8      | 45    | 7                | 40              | 0                   |

**Разложение нефти.** Обогащенные органическим веществом осадочные породы в результате сложных абиогенных процессов в определенных структурно-тектонических условиях становятся источником накопления нефти и газа. Формирование газонефтяных залежей — это результат длительно протекающих процессов диагенеза органических осадков и катагенеза в глубоких частях биосферы и за ее пределами. Если вслед-

ствие тектонических поднятий нефтяные залежи вновь попадают в зону, где возможно существование жизни (1200—1300 м), то они заселяются комплексами специфических анаэробных организмов, способных ассимилировать тяжелые углеводороды: 1) способом анаэробного компенсационного дыхания (с неполным разложением органики и выделением метана), 2) анаэробного дыхания за счет восстановления серы сульфатов пластовых нефтяных вод (см. гл. 5) и выделением углекислоты.

Наблюдения над изменениями нефтей в природе и лабораторные эксперименты показали, что микроорганизмы наиболее активно потребляют метановые углеводороды, поэтому в нефтях, испытавших анаэробное окисление, уменьшается содержание парафина и относительно возрастает — ароматических полициклических углеводородов нафтенового ряда, смол. В результате малосмолистая парафинистая, преимущественно метановая, нефть преобразуется в тяжелую высокосмолистую вязкую, в которой преобладают полициклические углеводороды. Можно выделить четыре группы веществ, представляющие различные формы использования нефти организмами: 1) неиспользуемые; 2) расходуемые нацело в процессе дыхания и выделяемые в виде углекислоты и воды; 3) используемые частично; в результате неполного окисления образуются кислые и асфальто-смолистые компоненты (нафтеновые кислоты и др.); 4) вещества, которые синтезируются в телах организмов — продукты вторичного бактериального синтеза — и присутствуют в виде живых и отмирающих клеток; это углеводно-белковый материал, гидрофильный; часть бактериальных тел растворяется в нефтяных углеводородах (стеарины, жиры, воск). Таким образом, в нефтяных телах осуществляется биологический круговорот, в процессе которого часть углерода удаляется из сферы взаимодействия организмов и нефтяных углеводородов в виде углекислого газа.

В процессах окисления тяжелых углеводородов участвуют различные группы микроорганизмов. Для одних единственный источник углеродного питания — природные газообразные углеводороды и жидкие метановые. Это представители родов *Mycobacterium*, *Nocardia*, *Pseudomonas* (Могилевский, 1968; Оборин и др., 1979).

Изучение физиологических свойств бактериальных культур (выделенных в атмосфере индивидуальных углеводородов) позволяет подразделить их на четыре группы: первая способна окислять только метан (*Pseudomonas methanica*), вторая — метан и жидкие углеводороды (*Ps. methanica* var. *scissa*, *Bact. methanicum*), третья — этан, пропан, бутан и все жидкие гомологи парафинового ряда до  $C_{10}$  и проч. (*Mycobacterium* var. *propanicum*, *M. equi*, *M. luteum* var. *termophilum*, *M. flavum*, *M. lacticolum*, *Ps. fluorescens*, *Micrococcus nitrificans*); четвертая — наряду со всеми тяжелыми гомологами парафинового

ряда также и метан (*Micobacterium methanica*, *Ps. liquefaciens Proactinomorpha*).

На долю метана и его гомологов — углеводородов парафинового ряда — приходится в среднем 70—80% вещества газонефтяных залежей, на нафты — ароматические углеводороды, с большим трудом поддающиеся бактериальному окислению, — остальные 20—30%.

Первым установил возможность полного бактериального окисления парафина, нафталина и нефти, т. е. и ароматических полициклических углеводородов бактериями, В. О. Таусон (1929, 1948). Он провел ряд простых и наглядных опытов. На поверхность жидкой питательной среды, содержащей только минеральные соли (сернокислый аммоний, сернокислый магний, кислый фосфорнокислый калий, углекислый кальций) наливалась тонким слоем нефть; для заражения использовался комочек любой почвы, но лучше взятой близ нефтяных промыслов (Баку). В начале прозрачная жидкость под пленкой нефти уже через несколько дней становилась мутной, приобретала желтую окраску; постепенно муть усиливалась, по нефтью появлялась серая матовая пленка, которая утолщалась нефтяная пленка мутнела и наконец разрывалась: «окна» за полнились серой мутью, которая при исследовании под микроскопом оказалась целиком состоящей из мелких бактерий. Через 25—30 дней нефть исчезала совершенно, на дно выпадал хлопьевидный осадок, состоящий из микробных тел. Повторные эксперименты показали, что за два месяца с площади 1 дц<sup>2</sup> с нефтяной пленкой полностью уничтожается 1,6 г нефти. Так, в Закавказье бактерии могут развиваться восемь месяцев в году, следовательно на поверхности водоема, загрязненного нефтью, может разложиться бактериальным путем 640 г нефти с каждого 1 м<sup>2</sup>, т. е. процесс идет достаточно быстро. В. О. Таусон писал, что нефтяные бактерии, осуществляющие свою работу на протяжении многих тысяч и миллионов лет «съели» уже не одну нефтяную залежь. Однако он упоминает и о полезной деятельности нефтяных бактерий, которые выступают в качестве «санитаров», очищающих водоемы и почвы от загрязнения нефтью.

Исследования бактерий, использующих ароматические углеводороды, развивались. Выделены основные их виды в подземных водах и изучены бактерии, использующие ароматические углеводороды: нафталин, бензол, толуол. Характерными видами, окисляющими ароматические углеводороды, оказались *Bacterium benzoli*, *Bac. aliphaticum*; бактерии, окисляющие нафталин, принадлежали пяти видам рода *Pseudomonas*, *Mycobacterium citreochromogenum* и *Chromobacterium parhthalan*. Большинство бактерий, окисляющих нафталин, хорошо развивается и на углеводородах парафинового ряда.

Итак, бактерии, разлагающие нефть и газообразные углеводороды нефтегазоносных залежей, завершают гипергени-

«нефтяной» цикл углерода и освобождают его из этих устойчивых соединений, возвращая снова в атмосферу в форме углекислоты. Подобному же подземному разложению подвергаются залежи каменного угля, органическое вещество битуминозных горючих сланцев и другие рассеянные в осадочных толщах органические соединения.

«Нефтяная микробиология» выросла в особое научное направление, имеющее большое практическое значение: это быстро развивающаяся отрасль науки, решающая важнейшие вопросы, связанные с синтезом белковых продуктов, охраной окружающей среды, поисками и разведкой нефтяных месторождений (Оборин и др., 1979). Улучшение использования природных ресурсов нефти и повышение коэффициента нефтеотдачи пластов — одна из главных задач нефтяников на ближайшие годы. В настоящее время выяснена принципиальная возможность ее решения с помощью бактериальной обработки скважин, что подтвердилось успешным применением этого метода на промыслах Польши. Увеличение нефтеотдачи из пласта достигается: 1) образованием бактериями кислот, растворяющих известковые породы, что увеличивает их пористость; 2) образованием газообразных продуктов — углекислого газа, метана, водорода, сероводорода, которые, растворяясь в нефти, повышают ее подвижность; 3) разрушением высокомолекулярных углеводородов до более подвижных низкомолекулярных соединений; 4) выделением бактериями поверхностно активных веществ, вызывающих уменьшение величины поверхностного натяжения; 5) механическим вытеснением микроорганизмами пленок нефти, обволакивающих зерна породы.

В ряде стран, в том числе и в СССР, проводились полевые опыты закачки накопительной культуры бактерий в нефтяные пласты. Пока они оказались неэффективными из-за недостаточной изученности видового состава микрофлоры нефтяных пластов и процессов изменения микробных ценозов при нарушении природного равновесия, связанного с добычей нефти и закачкой пластовых вод. Слабо исследованы: влияние химического состава нефтей и вод на микробные биоценозы; взаимоотношения «коренных», свойственных нефтяным пластам, микробных комплексов с вновь вводимыми в пласт бактериальными культурами. Необходимо более глубокое знание сущности протекающих в пластах биохимических процессов, состава продуктов метаболизма с учетом конкретных гидрохимических, литолого-фациальных, структурно-геохимических условий нефтяных месторождений.

### **Углеводородокисляющие бактерии — индикаторы залежей нефти и газа**

Газобактериальный комплекс методов поисков нефти и газа начал разрабатывать в 30-е годы в СССР Г. А. Могилевский

(1939), который установил возможность использования ряда углеводородокисляющих бактерий в качестве индикаторов при поисках нефти и газа. Примененный в ряде нефтегазоносных районов СССР, он оказался весьма перспективным на этапе рекогносцировочных нефтепоисковых работ. Объектами газобактериальной съемки были керны коренных отложений, подпочвенные рыхлые отложения; в них определяли углеводородные газы и бактерии, окисляющие метан, бутан и пропан. Изучались растворенные газы и бактериальное население подземных вод из скважин, глубоких колодцев и родников. В конце 60-х годов газобактериальные методы поисков (анализ придонных вод и донных грунтов) стали применять в шельфовой зоне морей (Могилевский, 1963). Тогда же возникла газобактериальная съемка по снежному покрову и мерзлым грунтам, предложенная группой сотрудников ВНИИЯГГа. Газобактериальное изучение снежного покрова сочетается с определением газовых компонентов и микрофлоры приземного воздуха (Могилевский и др., 1979).

При устойчивом снежном покрове, обладающем значительными сорбционными свойствами, значительная часть газов задерживается в толще снега. В снежной толще обнаружены бактерии с высокой интенсивностью развития, окисляющие углеводороды — жидкие гомологи метана: пентан и гексан. Выделенные углеводородокисляющие бактерии изучались на выживаемость при отрицательных температурах ( $-7^{\circ}$ ,  $-10$  —  $-17^{\circ}$ ). Наименее стойкими к низким температурам оказались метаноокисляющие, а наиболее стойкими — гексаноокисляющие.

Оптимальный температурный интервал для развития бактерий, ассимилирующих углеводороды,  $+20$  —  $+40^{\circ}$  C; повышение и понижение температур ведет к уменьшению интенсивности их развития. Гексаноокисляющие бактерии устойчивы к высоким температурам; максимальная глубина, на которой они были обнаружены (Крым) — 1200 м, максимальная глубина распространения метаноокисляющих — 921 м и пропаноокисляющих — 937 м (Ставропольский край) (Могилевский, 1968). Основные группы организмов, ассимилирующих углеводороды, — *Pseudomonas radiobacter*, *Proactinomyces albus lactic*, *Pseudobacterium*, *Mycobacterium flavum*. Естественная среда, в которой развиваются метан- и пропаноокисляющие бактерии имеет нейтральную или слабощелочную реакцию (рН 7,0—7,4).

Существование газовых потоков тяжелых углеводородов поднимающихся до поверхности Земли, от газонефтяных залежей, свидетельствует о том, что нефтегазоносные бассейны занимающие только в пределах СССР (исключая шельф) около 10 млн. км<sup>2</sup> (т. е. почти 50% территории страны), — это мощные генераторы летучих бескислородных соединений углевода, возвращающегося в этой форме в водоемы, почвы и атмосферу, где и подвергаются окислению.

Залежи каменного угля, горючие сланцы, массы рассея-

ных в осадочных породах органических гумусовых и битуминозных органических веществ также подвергаются «подземному» анаэробному микробиологическому разложению и увеличивают газовую составляющую в общем гетеротрофном гипергенном цикле углерода, длительность которого измеряется сотнями миллионов лет и более.

Техногенез, существенная часть которого — сжигание горючих ископаемых, нарушает природный гипергенный цикл углерода. При современной технологии в атмосферу в виде окислов ( $\text{CO}$ ,  $\text{CO}_2$ ) ежегодно возвращается около  $9-10 \cdot 10^9$  т углерода (Болин, 1972), а фоссилизуется за год лишь  $5,8 \cdot 10^8$  т (Успенский, 1970), т. е. на порядок меньше. Сжигание нефти и газов, добытых с больших глубин (2—3 тыс. м), увеличивает в атмосфере содержание изотопа  $\text{C}^{13}$ . В биогенном углероде отношение  $\text{C}^{12}/\text{C}^{13}$  — выше 90%, в абиогенном — варьирует от 88,0 до 90,2% (Rutten, 1970). Последствия этих изменений для живых организмов пока не известны.

### **Микробиологические методы борьбы с загрязнением окружающей среды**

Защита окружающей среды от загрязнения — важная международная проблема. В СССР состоянию среды в связи с охраной здоровья населения придается большое значение. Охрана природы, улучшение использования природных ресурсов обеспечены постановлениями ЦК КПСС и СМ СССР, Конституцией СССР.

Главные загрязнители природных вод, почв и приземной атмосферы — органические вещества: нефть и нефтепродукты, хозяйственно-бытовые сточные воды, сточные воды и твердые отходы животноводческих комплексов, промышленные сточные воды целлюлозно-бумажной, пищевой отраслей, органического синтеза и многие другие. Особую группу органических загрязняющих веществ представляют устойчивые пестициды и их метаболиты.

Промышленные стоки нефтеперерабатывающих предприятий, нефтепромыслов и судовые сточные воды — один из главных источников загрязнения водоемов. В современной практике охраны водоемов от загрязнения сточными водами, содержащими органические вещества как природного происхождения (например, нефть), так и искусственные техногенные, биологические методы очистки занимают одно из ведущих мест. Известно более 200 форм микроорганизмов, разлагающих фенолы и их производные: ацетон, бензин, асфальт, дизельные топлива, смазки и другие нефтепродукты.

Изучение микрофлоры водной толщи и донных отложений Каспийского моря показало приуроченность углеводородокисляющих бактерий к районам максимального загрязнения водо-

ема нефтепродуктами (Новожилова, Попова, 1979). Здесь выявлено 36 видов гетеротрофных микроорганизмов, активно окисляющих нефть и нефтепродукты, среди них бактерии, микроскопические мицелиальные грибы и дрожжи (Гусев, Коронелли, 1979). Подтвердилось участие микобактерий и артробактера в окислении парафиновых углеводов в загрязненных морских экосистемах (Ильинский, Линькова, 1979). Среди микроорганизмов, окисляющих дизельное топливо, самыми активными оказались *Mycobacterium mucosum*, *Mycob. brevis* и *Mycob. cal.* В Восточно-Сибирском и Чукотском морях обнаружены углеводородокисляющие грибы. Было выделено 150 штаммов несовершенных грибов, относящихся в основном к *Penicillium* и *Cladosporium*, их скорость роста резко замедляется с понижением температуры (Кузнецов, 1979). Подобное же явление отмечено для микрофлоры Баренцева моря (Трупова, 1979). Кроме названных родов к биодegradации нефти способны грибы *Aspergillus*, *Cunninghamella* и дрожжи *Candida*, *Rhodotulula*, *Torulopsis*.

На ряде экспериментальных биологических очистных установок (Киевский, Астраханский речные порты, промышленные и бытовые сточные воды городов Ферганы и Маргелана) были получены удовлетворительные результаты по очистке вод от нефтепродуктов.

Расширяются работы по отысканию и селекции активных штаммов, окисляющих сырую нефть и тяжелые углеводороды ароматического и нафтенового ряда, которые можно было бы использовать для очистки сточных и поверхностных вод.

Исследования в этом направлении ведутся в ряде микробиологических лабораторий союзных и республиканских институтов.

Промышленные сточные воды содержат токсичные органические, металлоорганические и минеральные соединения, губительно действующие на многие микроорганизмы, поэтому для их биологической очистки нужна предварительная селекция микроорганизмов, приспособленных к жизнедеятельности в столь неблагоприятной среде. В ряде институтов ведутся работы по выделению мутагенных штаммов известных микроорганизмов (род *Pseudomonas* и др.) с помощью сильнодействующих химических мутагенов: нитрозометилмочевины, диметилсульфата и других, а также ультрафиолетового облучения. Разработан и внедрен в практику метод микробиологической очистки фенольных сточных вод, образующихся при термической переработке твердого топлива, с помощью специально селекционированных культур. Изучены процессы микробиологической очистки от токсичных соединений неорганической природы — роданистых, цианистых и аммонийных солей; разработаны условия микробиологической очистки от азот- и серосодержащих неорганических соединений с помощью селекционированных культур автотрофных бактерий.

Из сточных вод обогатительных фабрик выделены гетеротрофные микроорганизмы (*Bacterium liquefaciens*, *B. album*, *Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus brevis*), разлагающие в чистой культуре и в смеси цианиды (Илялетдинов и др., 1979). Наличие в среде источника органического углерода (бедные азотом растительные остатки) и хорошая аэрация способствуют быстрому разложению цианидов и ассимиляции азота развивающейся микрофлорой. Присутствующие в среде обитания смеси цианидов различных металлов разрушаются в определенной последовательности: сначала комплексы цианидов со свинцом, затем с цинком и в последнюю очередь с медью. Выделена чистая культура бактерий *Bacterium dechromaticans* Романенко, использующих хроматы и бихроматы для окисления органических веществ среды и противостоящих токсическому действию шестивалентного хрома (Романенко, Кореньков, Воробьева, 1975).

По микробиологической очистке от органических загрязнителей почв (нефти, пестицидов, твердых и жидких стоков) сделано значительно меньше.

Выявлено значение почвенных водорослей в биологической рекультивации загрязненных нефтью почв (Штина, Шилова, 1979). Изучается микробное разложение пестицидов (прометрина, пропанида); выделены штаммы родов *Pseudomonas*, *Nocardia*, *Arthrobacter*, *Achromobacter*, а также грибов родов *Penicillium*, *Fusarium*, *Stachybotrys*, произрастающих при высокой концентрации пестицидов в среде обитания; установлены явления «связывания» пропанида глинистыми минералами и перехода его в недоступную для использования псевдомонадами форму.

Много внимания уделяется микробиологической очистке сточных вод и твердых отходов свиноккомплексов и влияния их на микрофлору исходных почв. Выявлена возможность очистки сточных вод животноводческих комплексов альгобактериальным активным илом. Экспериментально установлены условия максимальной активности микробных ценозов очистных сооружений, которая зависит от аэрации, определенной плотности микробных популяций, количества органического вещества в сточных водах. Полученные результаты по микробиологической оптимизации очистки стоков животноводческих комплексов прошли производственные испытания и уже применяются.

Приведенные немногие примеры работ в области санитарной микробиологии показывают перспективность применения биологических методов охраны среды от промышленного и сельскохозяйственного загрязнения. В природных ландшафтах гетеротрофные организмы утилизируют и перерабатывают мертвое органическое вещество; они действуют в качестве «ассенизаторов» и в условиях среды, измененной техногенезом.

БИОГЕОХИМИЯ АЗОТА

Круговорот азота — важнейший биохимический цикл, охватывающий все составные части биосферы, от которого зависит биологическая продуктивность на земном шаре (рис. 10). Его кларк в литосфере —  $1,9 \cdot 10^{-3}$ , в живом веществе —  $3 \cdot 10^{-1}$ ;

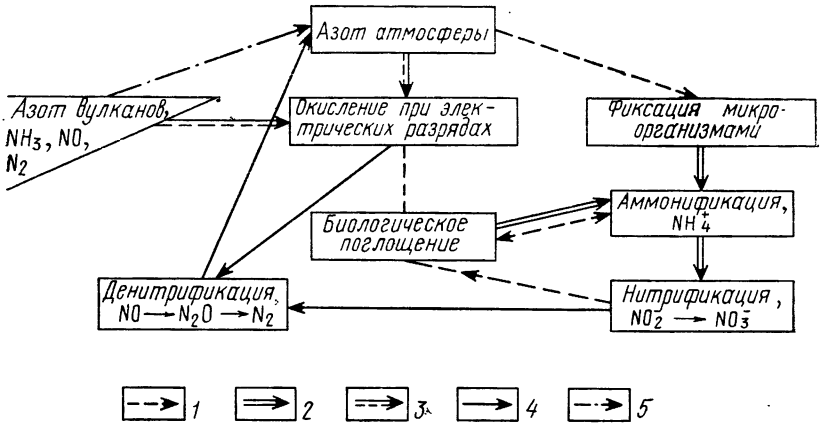


Рис. 10. Круговорот азота: 1 — биологическое поглощение; 2 — окислительные микробиологические процессы; 3 — окислительные процессы; 4 — восстановительные микробиологические; 5 — восстановительные абиогенные

очень высока биофильность азота (160), и уступает он в этом отношении лишь углероду (780). Азот преобладает в атмосфере по весу — 75,3% и объему — 78,7%. Все производные биосферы обогащены азотом (табл. 10).

Столб воздуха над 1 га земной поверхности содержит 80 000 т азота, но ни человек, ни животные, ни растения не

Таблица 10

Кларки концентрации (Кк) азота (по Перельману, 1972)

| Геохимические системы литосферы | Кк  | Геохимические системы биосферы | Кк     |
|---------------------------------|-----|--------------------------------|--------|
| Литосфера в целом . . . . .     | 1   | глины и сланцы . . . . .       | 3      |
| Изверженные породы:             |     | почва . . . . .                | 50     |
| основные . . . . .              | 0,9 | живое вещество . . . . .       | 160    |
| средние . . . . .               | 1,1 | нефть . . . . .                | 500    |
| кислые . . . . .                | 1,1 | уголь и торф . . . . .         | 1 000  |
|                                 |     | гидросфера . . . . .           | 0,005  |
|                                 |     | атмосфера . . . . .            | 40 000 |

могут потреблять молекулярный азот. Растения используют главным образом минеральные соединения азота, животные — азот органических соединений и лишь немногие живые организмы на Земле, а среди них микроорганизмы, способны поглощать азот атмосферы.

Роль биологических факторов в балансе азота огромна: биологическая фиксация атмосферного азота составляет 54 млн. т в год при общем поступлении его, включая индустриальную фиксацию, 91,8 млн. т/год. Удаление азота из почв и водоемов, обусловленное процессами денитрификации, это полностью микробиологический процесс, в который ежегодно вовлекается около 83 млн. т азота (табл. 11).

Таблица 11

Годичный баланс азота в природе (Delwiche, 1970, 1972; эксперты ФАО, 1971) (по Ковде 1976)

| Источник поступления                          | Количество, млн. т/год |
|---|------------------------|
| <b>Приход</b>                                 |                        |
| Биологическая фиксация:                       |                        |
| микроорганизмы в почвах . . . . .             | 30                     |
| микроорганизмы на бобовых растениях . . . . . | 14                     |
| морская микробиологическая фиксация . . . . . | 10                     |
| индустриальная фиксация . . . . .             | 30                     |
| атмосферная фиксация . . . . .                | 7,6                    |
| ювенильные поступления . . . . .              | 0,2                    |
| <b>Полный приход . . . . .</b>                | <b>91,8</b>            |
| <b>Расход:</b>                                |                        |
| денитрификация                                |                        |
| микроорганизмы в почвах . . . . .             | 43                     |
| морская . . . . .                             | 40                     |
| отложение в остатках . . . . .                | 0,2                    |
| <b>Потери . . . . .</b>                       | <b>83,2</b>            |
| <b>Остаток . . . . .</b>                      | <b>8,6</b>             |
| <b>Итого . . . . .</b>                        | <b>91,8</b>            |

Доля индустриальной фиксации азота, хотя и весьма высока, но, по расчетам экспертов, при существующих урожаях к 2000 г. сельскохозяйственной продукцией будет выноситься из почвы за год (в мировом масштабе) около 212 млн. т азота; применение минеральных азотных удобрений будет составлять 120 млн. т, а органических 45 млн. т в год. Таким образом, ежегодный дефицит возврата азота на земном шаре к 2000 г. составит не менее 47 млн. т. В настоящее время лишь в государствах с малой земельной площадью и большой плотностью населения (Голландия, Япония) вносят такие дозы

минеральных и органических удобрений, которые практически полностью покрывают вынос азота с урожаем из почвы. В странах же с большой земельной площадью вносится минерального азота обычно значительно меньше, чем выносится с урожаем.

Пополнение почвы азотом происходит благодаря деятельности азотфиксирующих микроорганизмов. Известно, что в ряде районов черноземной зоны более 300 лет получали хорошие урожаи без внесения азотных удобрений. Казалось бы, его запасы в почве за этот период должны полностью истощиться, однако этого не произошло вследствие обогащения ее азотом, фиксируемым из атмосферы микроорганизмами. Таким образом, благодаря концентрационным функциям микроорганизмов: атомарный азот атмосферы связывается и вступает в биологические циклы. В круговороте участвует  $10^8$ — $10^9$  т азота в год. Так как это элемент с переменной валентностью (от минус 3 до плюс 5), то его биогенная миграция связана с окислительными и восстановительными микробиологическими процессами. Круговорот азота — один из наиболее хорошо изученных, достаточно легко разделяемых на этапы. В нем принимают участие разнообразные микроорганизмы: одни способны связывать атмосферный азот и пополнять им наземные и водные экосистемы, другие осуществляют процесс аммонификации азота органических остатков; при окислительных процессах, связанных с жизнедеятельностью специфических групп микроорганизмов, аммиак окисляется до азотистой и азотной кислоты. Соли этих кислот нитриты и нитраты могут вновь поглощаться наземными и водными растениями или, при определенных условиях, восстанавливаться до атомарного азота или аммиака.

### Фиксация молекулярного азота

Биологическую фиксацию молекулярного азота атмосферы осуществляют две группы микроорганизмов: 1 — симбиотические азотфиксаторы (клубеньковые бактерии; образуют клубеньки на корнях и листьях высших растений); 2 — свободн-живущие азотфиксаторы.

**Симбиотическая азотфиксация.** С древнейших времен известно благотворное влияние бобовых растений на плодородие почвы. В XIX в. русские естествоиспытатели, а также ряд зарубежных установили причину накопления азота в почве при выращивании бобовых растений: на корнях этих растений поселяются особые накапливающие азот клубеньковые бактерии. Впервые они были описаны в 1866 г. известным русским ученым-микологом М. С. Ворониным; чистая культура была выделена в 1888 г. М. Бейеринком и названа *Bacillus radicola*. Впоследствии Б. Франк отнес их к роду *Rhizobium* (от греческого *rhizo* — корень). Это название и используется в современной литературе. Видовое название дается в соответствии

с латинским названием того вида растения, на котором они образуют клубеньки. Например, *Rhizobium lupini* — клубеньковые бактерии люпина, *Rh. phaseoli* — клубеньковые бактерии фасоли. Если клубеньковые бактерии образуют клубеньки на разных видах бобовых растений, то видовое название дается по названию семейства — *Rh. leguminosarum*.

Важные свойства клубеньковых бактерий: вирулентность — способность проникать в ткань корня, размножаться, вызывать образование клубеньков; активность — способность в симбиозе с бобовыми ассимилировать молекулярный азот. Клетки таких бактерий обладают полиморфизмом, размножаются делением, с возрастом палочковидные клетки могут переходить к почкованию; по Граму окрашиваются отрицательно. Молодые культуры подвижны, при старении утрачивают это свойство, клетки утолщаются, приобретают разветвленные, грушевидные или колбовидные формы, становятся крупнее обычных, их называют бактероидами.

Все клубеньковые бактерии — микроаэрофилы, хотя предпочитают аэробные условия; оптимальная температура их роста 24—26° С, развиваются обычно при близкой к нейтральной реакции среды (рН 6,5—7,5), синтезируют витамины группы В, гетероауксины и слизи полисахаридного типа. С помощью фермента фосфатазы получают Р из минеральных и органических соединений, а К и Са из минеральных. Питательным субстратом для клубеньковых бактерий в ризосферной зоне служат продукты разрушения корневых чехликов и волосков, а также ряд веществ, выделяемых корнями растений. Слизистое вещество (матрица), образующееся на поверхности корней, как бы притягивает к себе клубеньковые бактерии; здесь они концентрируются и становятся чрезвычайно подвижными. Большинство исследователей считает, что клубеньковые бактерии попадают в ткань корня через корневые волоски.

Корни растений выделяют триптофан — вещество, которое под влиянием многих бактерий, в том числе клубеньковых, может переходить в β-индолуксусную кислоту (гетероауксин), под ее воздействием корневые волоски искривляются.

Клубеньковые бактерии, выделяя слизи полисахаридной природы, обуславливают синтез фермента полигалактуроназы растениями; он разрушает пектиновые вещества и способствует увеличению пластичности и проницаемости оболочки корневого волоска. Там, где оболочка наиболее тонка и проницаема, клубеньковые бактерии внедряются внутрь корневого волоска, перемещаются в тканях корня растения, активно размножаются и образуют так называемую инфекционную нить (слизистый тяж). Нить передвигается к основанию волоска со скоростью 5—8 мкм/ч. Обычно в искривленном волоске образуется одна нить. Достигая тетраплоидных клеток, находящихся в коре, клубеньковые бактерии переходят в цитоплазму этих клеток, активно размножаются и вызывают их деление, а так-

же соседних, незараженных, клеток. Начинает формироваться ткань клубенька. Бактерии, попав в цитоплазму растительных клеток, сначала превращаются в бактериоды, форма которых у разных видов бобовых культур различна (шаровидная, вильчатая, двухветвистая, грушеобразная), размеры клеток обычно в 3—5 раз больше обычных клеток бактерий; в результате усиленного размножения клеток образуется вздутие — клубенек. Клубеньки, образованные активными культурами бактерий, имеют беловатую окраску, по мере нарастания активности приобретают розовый цвет, а при заражении неактивными бактериями — зеленоватый.

Связь между бактериями и растением-хозяином обеспечивает сосудистая система клубенька, по которой транспортируются питательные вещества и продукты обмена. По мере накопления бактериодами связанного азота происходит его перенос в виде аминокислот из клубеньков в растение. Часть усвоенного растением азота выделяется через корни в почву. Таким образом бобовое растение получает доступные соединения азота, а бактерии — соединения азота и продукты ассимиляции  $\text{CO}_2$ , образуемые в растении. Клубеньки однолетних бобовых растений функционируют недолго, обычно до стадии цветения растений; затем начинается некроз клубенька, нарушается обмен между растением и клубеньком. В клетках появляются вакуоли, бактериоды лизируются или мигрируют в окружающую среду. У многолетних растений происходит частичная деградация бактериодной ткани к концу сезона, но полностью клубенек не отмирает и вновь начинает функционировать на следующий год.

Клубеньковые бактерии относятся к симбиотическим организмам, но, попадая в почву в результате разрушения клубеньков или по каким-либо другим причинам, могут развиваться там как сапрофиты, используя в качестве питания органические вещества, и даже фиксируют атмосферный азот.

В настоящее время известно 13 000 видов бобовых растений, из них только у 1300 видов обнаружены на корнях клубеньки. Бобовые растения, имеющие на корнях клубеньки, могут также усваивать из почвы нитраты, аммонийные соли и другие соединения. В природе существует только одно растение — копееник (*Hedysarum coronarium*), которое может усваивать только молекулярный азот с помощью клубеньковых бактерий. Выявлено около 200 видов небобовых растений, связывающих азот в симбиозе с микроорганизмами в клубеньках, образованных на их корнях или листьях. Чаще всего клубеньки встречаются у голосеменных растений — хвойных и саговниковых. Обнаружены они также и у представителей семейства крестоцветных — капусты и редьки, среди злаковых — мятлика лугового, волоснеца сибирского, лисохвоста лугового. Наибольшие прибавки азота у небобовых растений обнаружены под ольхой.

Некоторые виды тропических растений из семейств *Diosco-*

giasea, Rubiaceae и другие образуют клубеньки-бородавки на нижней стороне листьев, в которых развиваются бактерий, фиксирующие азот. В клубеньках небобовых растений могут развиваться не только бактерии, но и актиномицеты, как, например, у ольхи; грибы, живущие в корнях некоторых вересковых растений, также способны усваивать молекулярный азот. Некоторые исследователи предполагают существование множественного симбиоза (азотобактер, клубеньковые бактерии, водоросли).

В почву за счет симбиотической азотфиксации поступает от 90 до 180 кг на 1 га/год (Мишустин, 1979). Подсчитано, что суммарно сельское хозяйство земного шара получает от бобовых растений примерно 35 млн. т азота. К сожалению, до сих пор нет данных о прибавках азота за счет бобовых дикой флоры и растений, не принадлежащих к семейству бобовых.

**Свободноживущие азотфиксаторы.** До недавнего времени предполагалось, что вклад азота в почву симбиотическими клубеньковыми бактериями значительно выше, чем несимбиотическими азотфиксаторами, последние связывали лишь около 3—5 кг азота на 1 га в год. Сейчас установлено, что для почв умеренного климата свободноживущие азотфиксаторы связывают 25—94 кг/га азота в год (Мишустин, 1979; Рыжова, Умаров, 1979), а для почв тропических районов — 90—600 кг/га (Дарт, Дэй, 1979).

Активность азотфиксации коррелирует с фазой развития растений: усиление ее начинается с момента появления проростков растений, достигает максимума к периоду цветения и резко снижается после уборки урожая (Калининская и др., 1977; Мешкова, 1979). Активность несимбиотической азотфиксации связана и с суточной периодичностью. Она максимальна в дневные часы, когда происходит активная транспортировка энергии фотосинтеза в прикорневую зону в виде корневых выделений (полисахаридов, в состав которых входят глюкоза, галактоза, галактуроновая кислота, манноза и др.). С помощью высокочувствительного ацетиленового метода определения азотфиксирующей активности была выявлена способность к несимбиотической азотфиксации почти у всех почвенных бактерий (сульфатредуцирующих, метанобразующих, метанокисляющих, фотосинтезирующих и др.), среди которых есть как гетеротрофы, так и автотрофы, аэробы и анаэробы, грамотрицательные и грамположительные. В последние годы к хорошо известным свободноживущим азотфиксаторам таким, как азотобактер, клостридий, *Beijerinckia*, отнесены еще гетеротрофные: *Bacillus*, *Desulfovibrio*, *Corynebacterium*, *Arthrobacter*, *Hydrogenomonas*, *Mycobacterium*, *Pseudomonas*, *Spirillum*, *Derxia* и др. (Умаров, 1979).

Способность эукариотных организмов, например грибов, фиксировать атмосферный азот окончательно не установлена. В настоящее время много внимания уделяется изучению состава

ва и свойств сообществ азотфиксирующих микроорганизмов, поскольку микроорганизмы в почве развиваются не в чистой культуре, а тесно ассоциируют с другими организмами; установлено, что присутствие других микроорганизмов стимулирует азотфиксацию.

Микроорганизмы-азотфиксаторы выделяют разнообразные метаболиты, в первую очередь аминокислоты, которые могут поступать в ризосферную зону; после отмирания клеток микроорганизмов, в результате аммонификации белков и других азотсодержащих соединений весь фиксированный азот поступает в почву. Азотфиксирующие микроорганизмы могут быть одновременно и денитрификаторами, если в почве имеется избыточное количество легкодоступных соединений азота, но, как только их концентрация снижается, они снова фиксируют атмосферный азот.

Бактерию, фиксирующую молекулярный азот, впервые удалось выделить С. Н. Виноградскому в 1893 г. Это *Clostridium Pasteurianum* — спорообразующая анаэробная палочка, подвижная (имеет перетрихальное жгутикование). Бактерии рода *Clostridium* обычно развиваются в верхних слоях почвы, богатых органическим веществом в широком диапазоне pH — 4,5—9. Такая способность выявлена у многих других представителей этого рода: *Cl. butyricum*, *Cl. pectinovorum*, *Cl. beijerinckia* и др. Самый активный среди них — *Cl. Pasteurianum*, фиксирующий 5—10 мг азота на 1 г источника углерода. В качестве последнего они используют моносахариды, полисахариды, органические кислоты. Хорошо переносят высокую влажность, так как по природе своей анаэробны, усваивают не только молекулярный азот, но и другие минеральные и органические азотсодержащие соединения. По отношению к температуре среди них есть мезофилы и термофилы. Споры клостридиев могут выдерживать нагревание до 80°С. Накопление азота в почве благодаря деятельности этих организмов незначительно — несколько килограммов на 1 га за период вегетации.

В почве широко распространены свободноживущие азотфиксаторы семейства *Azotobacteriaceae*. К ним относится выделенная в 1901 г. голландским микробиологом М. Бейеринком аэробная гетеротрофная *Azotobacter chroococcum*. Клетки азотобактера крупные — 1—10 мкм, изменчивой формы — от шарообразной до палочковидной, обычно окружены слизистыми капсулами, на разных стадиях развития подвижность их изменяется, иногда превращаются в цисты. Существует еще несколько видов азотобактера, из которых наиболее изучены: *Az. vinelandii*, *Az. beijerinckii*, *Az. agllophillum*. Это мезофилы с оптимумом развития 25—30°С, продуценты биологически активных веществ: витаминов группы В, биотина, гетероауксина, гиббереллина, ауксинов, а также антибиотических противогрибковых веществ. В качестве источников углерода лучше

всего усваивают легкодоступные формы углеродсодержащих органических соединений. Поскольку запас подвижного органического вещества в почве невелик, развитие азотобактеров часто ограничено. Кроме азота атмосферы они могут получать его из различных минеральных и органических азотсодержащих соединений. При отсутствии связанных форм азота азотобактер фиксирует молекулярный азот в количестве 15—20 мг азота на 1 г органического вещества. Все виды очень чувствительны к содержанию в почве фосфора, кальция и некоторых микроэлементов (особенно молибдена). Обладая высокой гидрофильностью, они широко распространены в пресных водоемах, илах, сточных водах, затопляемых рисовниках, увлажненных почвах, на растениях прудов и водоемов. Предполагается, что предки морских и почвенных видов азотобактера были общими.

Близкими к азотобактеру по многим физиологическим свойствам оказались бактерии рода *Beijerinckia*, выделенные из кислых почв рисовых полей Индии; в отличие от азотобактера они обладают высокой кислотоустойчивостью (развиваются при pH 3), кальциефобы, хорошо переносят повышенные концентрации железа, алюминия. Фиксируют от 16—20 мг азота/г ассимилированного углерода. Бактерии этого рода встречаются в основном в почвах южной и тропической зоны, обнаружены на поверхности листьев тропических растений в Индонезии. Основную роль в балансе азота они играют в кислых почвах (красноземах, латеритах).

Фиксацию атмосферного азота осуществляют и лишайники, представляющие собой сложный симбиотический организм, состоящий из гриба, водорослей и бактерии (Генкель, Плотникова, 1973). Последние представлены родами *Azotobacter* и *Beijerinckia*. Они могут усваивать азот воздуха в количестве от 4,6 до 6,7 мл/г маннита.

Такой способностью наделены также многие синезеленые водоросли из отдела *Cyanoophyta*. Лабораторные опыты показали, что водоросли, имеющие толстые слизистые влагиалища (носток, ридулярия, глеокопса и др.), хорошо растут в растворах, не содержащих даже следов связанного азота. Прямыми определениями азотистых соединений в органическом веществе таких культур был обнаружен N (который мог ассимилироваться лишь из атмосферы). Клетки синезеленых водорослей окружены слизистой капсулой; разделившись, они покрываются общей слизистой оболочкой (рис. 11), получается скопление клеток, погруженных в бесцветную слизь, иногда оно достигает таких размеров, что обнаруживается простым глазом в форме окрашенных в зеленый или сине-зеленый цвет комочков. Внутри слизистых капсул на органическом субстрате живут разнообразные микроорганизмы, преимущественно бактерии, среди них азотобактер, много клостридий, связывающих атмосферный азот. В данном случае наблюдается симбиоз фото-

трофа — водоросли с литогетеротрофами-азотфиксаторами. В чистых культурах способность к азотфиксации была установлена у 40 видов этих водорослей — обитателей водоемов и скальных пород. Они фиксируют от 12 до 26 кг/га, на рисовых полях — 20—25 кг/га азота за вегетационный период.

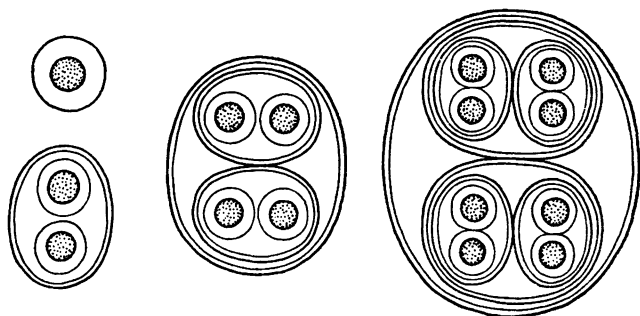


Рис. 11. Последовательные стадии образования студенистых капсул у синезеленых водорослей—местообитания азотфиксаторов

Накопление азота водорослями во всех экосистемах на территории СССР составляет около 0,5 млн. т в год (Мишустин, Понкротова, 1974).

### Аммонификация

Во всех почвах значительны общие запасы азота: в пахотном слое в подзолистых почвах — от 5580—6150 кг/га, в черноземах — 13 200—15 720 кг/га, в каштановых почвах — 3510 кг/га и наибольшее количество в торфяниках — 69 600 кг/га (Мишустин, 1978). Воспользоваться этим запасом растения не могут до тех пор пока азот белковых веществ, поступающих в почву с остатками животных и растений, азот почвенного гумуса и другие его органические формы не будут минерализованы и преобразованы в доступные для растений минеральные азотсодержащие вещества. При минерализации азотсодержащих органических веществ образуется аммиак, этот процесс называется аммонификацией. Происходит он под влиянием многих микроорганизмов и дает различные конечные продукты.

**Разложение мочевины.** В природе широко распространены такие азотсодержащие соединения, как мочевина, мочевая и гиппуровая кислоты. Все животные земного шара и человек производят в год более 50 млн. т мочевины, или около 20 млн. т мочевинового азота. Под влиянием гидролитических ферментов, выделяемых микроорганизмами, эти соединения распадаются. Представители различных групп микроорганизмов (бактерии, актиномицеты, грибы) обладают уреазой — ферментом, ката-

лизирующим гидролиз мочевины с образованием аммиака и углекислого газа:  $\text{CO}(\text{NH}_2)_2 + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow (\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$ ; углекислый аммоний — соль малоустойчивая. Она разрушается с выделением аммиака:  $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3 \rightarrow 2\text{NH}_3 + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$ . Этот процесс играет важную роль в круговороте азота, поскольку запасы мочевины в почве значительны. Бактерии, вызывающие аммонификацию мочевины, открыл Л. Пастер в 1862 г. и назвал их уробактериями. В основном это аэробные организмы, хорошо развивающиеся в сильнощелочной среде (pH—9—10). Использовать мочевины как источник углерода они не могут. Специфичны уробактерии следующих родов: *Micrococcus urea*, *Sarcina urea*, *Bacillus pasteurii*.

Мочевина содержит 47% азота, поэтому ее широко применяют как азотное удобрение; при воздействии уробактерий она аммонифицируется и затем используется растениями.

Один из видов азотного удобрения — цианамид кальция. В почве он разлагается и чисто химическим путем, и уробактериями с образованием конечного продукта — аммиака, после чего становится доступным растениям.

**Разложение (аммонификация) белковых веществ** растительного и животного происхождения. Белки — основная масса протоплазмы любой клетки. Попадая в почву или водоемы с отмершими остатками растений и животных, они подвергаются воздействию бактерий (аэробных и анаэробных), актиномицетов и грибов. Среди бактерий наиболее активно разлагают белки представители родов: *Bacillus* (*B. mycoides*, *B. cereus*, *B. subtilis*), *Pseudomonas*, *Clostridium*, *Proteus* и др.

В состав белков входит 22 аминокислоты, которые связаны между собой пептидной связью в полипептидные цепи. Все белки подразделяют на две большие группы: 1) протеины (простые белки), в состав которых входят лишь остатки аминокислот; 2) протеиды (сложные белки) — соединение простого белка (протеина) с каким-либо веществом небелковой природы, так называемой простетической группой.

Существует большое количество микроорганизмов, образующих протеолитические экзоферменты, которые производят гидролиз пептидных связей в белковой молекуле. Гидролизованная часть белка поглощается микроорганизмами и подвергается внутри клеток воздействию ферментов-пептидаз с образованием аминокислот; затем аминокислоты расщепляются или идут на синтез клеточного белка. Распад аминокислот происходит как внутри клеток, так и вне их и приводит к дезаминированию (образованию аммиака).

Нуклеиновые кислоты РНК, ДНК (входящие в состав нуклеопротеидов сложных белков) расщепляются под влиянием ферментов дезоксирибонуклеазы и рибонуклеазы, синтезируемых некоторыми грибами, актиномицетами и бактериями, в результате образуются конечные продукты: аммиак и органические кислоты.

При распаде белка в аэробных условиях конечные продукты —  $\text{CO}_2$ , аммиак, сульфаты и вода; окисление приводит к полной минерализации белковых соединений.

В анаэробных условиях помимо названных веществ образуются амины, органические кислоты, меркаптаны (индол, скатол — дурно пахнущие продукты), сероводород и некоторые другие токсические соединения, такие как кадаверин (входит в состав трупного яда).

Освободившийся аммиак подвергается различным процессам: растворяется в воде, превращается в соли аммония, нитрифицируется. Лишь небольшое его количество остается в газобразном состоянии.

Накопление аммиака в почве при прочих равных условиях зависит от соотношения C/N в разлагающемся органическом веществе. Экспериментальным путем установлено, что потребление углерода и азота микроорганизмами равно 25:1; чем меньше отношение C:N в разлагаемом веществе, тем больше накапливается минерального азота.

**Аммонификация гумусовых веществ.** Значительная часть связанного азота содержится в гумусовом веществе почв. Под воздействием микроорганизмов отдельные компоненты гумусовых веществ разлагаются с неодинаковой скоростью. Процесс аммонификации протекает очень медленно, например в умеренном климате за год разлагается всего 1—3% общего запаса почвенного гумуса. Интенсивнее, чем где-либо, этот процесс протекает в сероземах Средней Азии весной, где высокие температуры сочетаются с большим количеством влаги. В дерново-подзолистых почвах его скорость невысокая, очень замедлен он в каштановых почвах и черноземах.

**Аммонификация хитина.** Один из очень стойких органических соединений, относящихся к сложным азотсодержащим полисахаридам, — хитин. Он входит в состав клеточных оболочек микроорганизмов, панцирных покровов насекомых, ракообразных. Попадая после отмирания организмов в почвы или водоемы, хитин может разлагаться рядом микроорганизмов: *Bact. chitinophilum*, *Bact. chitinovorum*, актиномицетами. Они выделяют фермент хитиназу, при участии которого происходит гидролиз хитина с образованием аммиака и растворимых сахаров;  $\text{C}_{32}\text{H}_{54}\text{O}_{21}\text{N}_4 + 7\text{H}_2\text{O} = 4\text{C}_6\text{H}_{11}\text{O}_5\text{NH}_2 + 4\text{CH}_3\text{COOH}$ ;  $4\text{C}_6\text{H}_{11}\text{O}_5\text{NH}_2 + 4\text{H}_2\text{O} = 4\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 4\text{NH}_3$ . Так как хитин содержит большее количество азота, то разложение его имеет важное значение.

### Нитрификация

Аммиак, образующийся при аэробном и анаэробном разложении азотсодержащих органических веществ, окисляется двумя высокоспециализированными группами микроорганизмов в азотистую и затем азотную кислоты. Этот процесс называется нитрификацией. Первыми исследователями, доказавшими

его биологическую природу, были Т. Шлезинг и А. Мюнц (1879). На специфичность организмов, вызывающих нитрификацию, указывал Луи Пастер (1880). Однако длительное время их не удавалось выделить в чистую культуру. Лишь в 1890—1892 гг. С. Н. Виноградскому, применившему элективные среды, не содержащие органические вещества, удалось изолировать чистые культуры нитрификаторов. Им было установлено и существование двух групп нитрификаторов, одна из

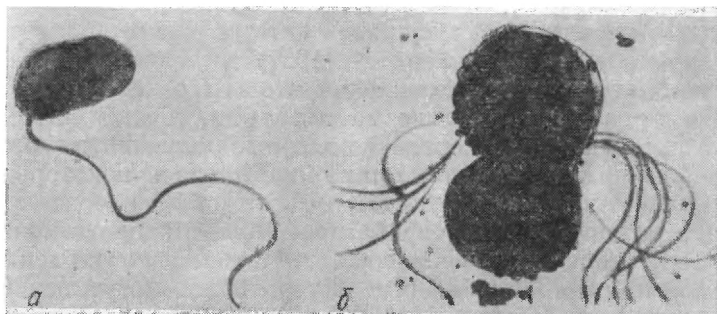


Рис. 12. Нитрификаторы (Берги, 1980): *a* — *Nitrosomonas europaea*,  $\times 13\,600$ ; *b* — *Nitrosococcus oceanus*,  $\times 10\,000$

которых окисляет аммиак до азотистой кислоты, а другая — азотистую кислоту в азотную. Последовательность в работе двух или нескольких организмов называется метабиозом.

Нитрифицирующие бактерии входят в семейство Nitrobacteriaceae, имеют ряд общих свойств: все — облигатные аэробы, грамотрицательны, не образуют спор, развиваются при pH 7,5—8,0, оптимальная температура для их роста 25—30° С. Однако различные их роды существенно морфологически отличаются (рис. 12).

Первый этап нитрификации осуществляют бактерии пяти родов: *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*, *Nitrospira*, *Nitrosovibrio*, *Nitrosolobus*; наиболее изучен род *Nitrosomonas*. В целях получения энергии для ассимиляции 1,5 г CO<sub>2</sub> и построения 1 г микробной плазмы нитрозные бактерии окисляют около 20 г аммиака и образуют 56 г азотистой кислоты; реакция:  $2\text{NH}_3 + 3\text{O}_2 = 2\text{HNO}_2 + 2\text{H}_2\text{O} + 158 \text{ кал.}$  Окисление аммиака совершается в несколько стадий: на поверхности клетки — до гидроксилamina, далее уже внутри клетки — до гипонитрита и окиси азота.

Микроорганизмы, способные окислять нитриты в нитраты (осуществляющие вторую фазу нитрификации), относятся к родам *Nitrobacter*, *Nitrosococcus*, *Nitrospira*. Детально исследован род *Nitrobacter*. Все его представители имеют клетки грушевидной формы, размножаются почкованием, у дочерней клетки есть жгутик, оптимум развития при pH 7,7. Окисление азоти-

стой кислоты в азотную идет также с выделением энергии:  $2\text{HNO}_2 + \text{O}_2 \rightarrow 2\text{HNO}_3 + 48 \text{ кал.}$  При построении 1 г вновь синтезированного органического вещества микробных тел окисляется 72 г  $\text{HNO}_2$  и образуется 96 г  $\text{HNO}_3$ . Роль нитрификаторов в образовании нитратов грандиозна.

Воздействие органического вещества на нитрификаторы двояко: в лабораторных условиях даже ничтожные дозы органического вещества полностью подавляют рост и развитие организма, а в естественных условиях — нет. Причины этого различия не вполне ясны.

Наряду с нитрифицирующими автотрофными бактериями Д. У. Катлер и Б. К. Муерджи (1931) выделили ряд гетеротрофных бактерий, способных окислять  $\text{NH}_4^+$  до  $\text{NO}_2$ , но значительно медленнее и только на первом этапе. В настоящее время установлены микроорганизмы, доводящие нитрификацию до конца, в частности гриб *Aspergillus flavus* и некоторые виды *Atrobacter*, нитрифицирующие аммиак.

К гетеротрофным нитрификаторам относят представителей родов: *Alcaligenes*, *Corynebacterium*, *Achromobacter*, *Pseudomonas*, *Nocardia*, *Bacillus*. Многие гетеротрофы могут осуществлять нитрификацию органических азотсодержащих соединений: амидов, аминов, оксидов, гидроксаматов и других, а также образовывать продукты, обладающие канцерогенными, токсичными, мутагенными свойствами. В условиях неблагоприятных для развития автотрофных нитрифицирующих бактерий нитрификаторы-гетеротрофы, по-видимому, главенствуют в нитрификационном процессе.

**Результаты нитрифицирующей деятельности микроорганизмов.** Нитрифицирующие бактерии широко распространены в природе. В. О. Таусон (1948) первым обнаружил в высокогорьях Памира на высотах 4000—5500 м над уровнем моря их живые активные клетки. Они обитают в каменистых сухих почвах морен и склонов хребтов, покрытых скудной растительностью, на голых осыпях, обнаженных скалах, под ледниками и покровом вечных снегов. Их деятельность способствует накоплению в пустынных высокогорных почвах долин Восточного Памира наряду с другими легкорастворимыми солями — селитры ( $\text{NaNO}_3$ ,  $\text{KNO}_3$ ), образующейся при воздействии продуцируемой микроорганизмами азотной кислоты на минералы горных пород. Сухой климат Восточного Памира (50—60 мм осадков в год) обуславливает лишь местную миграцию нитратов и сохранение этих легкорастворимых солей в аккумулятивных звеньях геохимических ландшафтов высокогорий. Нитрифицирующая деятельность микроорганизмов проявляется и в жарких пустынях мира, в результате возникают нитратные солончаки и даже небольшие залежи селитры. Например, в Средней Азии (Фергана, древние сухие дельты рек Мургаба, Сырдарьи и др.); в Индии (Бенгалия), на Памире (вблизи озера Каракуль и Ранкуль), в Северной Африке (Ливийская

пустыня). Нередко в пустынях скопления нитратов обнаруживают в местах древних покинутых поселений, развалин городов (например, Мерва в Мургабском оазисе), на стоянках скота, т. е. там, где в прошлом сосредоточивалось большое количество органических остатков — источников азотсодержащих соединений. Вследствие их разложения и нитрификации азота образуется преимущественно калийная селитра. Самые крупные залежи натронной селитры имеются в Южной Америке, в Перу (Пампа Негра) и Чили (пустыня Атакама); здесь они приурочены к областям активного современного вулканизма. Источником азота наряду с органическими остатками (например, в прибрежной пустыне Атакама, где имеются мощные залежи гуано) служат недоокисленные соединения азота (аммиак, нитриты), выделяемые вулканами; они подвергаются нитрификации, мигрируют с поверхностными водами, накапливаются при испарении последних.

Накопление селитры и образование селитренных солончаков наблюдается, таким образом, в аридных областях и связано или с окислением азота органических остатков древних поселений или минеральных соединений азота, поступающих с вулканическими эманациями, а также при электрических разрядах.

В гумидных областях заметных скоплений нитратов в почвах и озерах нет, несмотря на широкое распространение и активную деятельность нитрификаторов. Причина этому — активное биологическое поглощение образующихся в почвах и водоемах нитратов обильной наземной и водной растительностью.

Интенсивность нитрификационных процессов в почвах зависит от условий местообитания. Слабо они протекают в засоленных почвах, так как нитрифицирующие бактерии чувствительны к солям, особенно к сульфатному засолению. В солончаках нитрификация идет лишь до образования нитритов, поскольку возбудители второй фазы в этом типе почв не развиваются. В целинных солонцах наиболее активная деятельность этих бактерий отмечена в верхних горизонтах, хотя при обработке почвы их можно обнаружить и в нижележащих слоях. В болотных почвах в связи с избыточной влажностью и плохой аэрацией эти микроорганизмы почти полностью подавлены. Если болотные почвы осушить и известковать, то при наличии в них больших запасов органических веществ, которые начнут в этом случае разлагаться, процесс нитрификации может быть очень сильным. В нераспаханных подзолистых почвах активность нитрификаторов очень мала, а в окультуренных они активизируются в верхнем пахотном слое. В черноземах этот процесс идет не только в поверхностных горизонтах, но распространяется в глубину до 50—60 см. Очень интенсивно он протекает в среднеазиатских сероземах, особенно весной, в понижениях рельефа вследствие латеральной миграции может ско-

питься большое количество нитратов. В почвах за год может образоваться до 300 кг/га азотной кислоты. ●

Раньше полагали, что деятельность нитрификаторов только способствует плодородию почв, поскольку нитраты хорошо усваиваются растениями и кроме того под влиянием азотной кислоты из минералов высвобождаются питательные элементы. Однако сейчас известен ряд процессов, корректирующих это положение. Во-первых, установлено, что потери нитратов в почве достаточно существенны из-за вымывания их в нижележащие слои с выносом в грунтовые воды, реки и моря; накопление нитратов в водоемах делает воду, непригодной для питья, вызывает замор рыб; во-вторых, в процессе денитрификации некоторое количество нитратов может быть восстановлено до элементарного азота и аммиака (сам процесс нитрификации также связан с потерей 10% азота); в-третьих, соли азотной кислоты, поступившие в растения, до синтеза органических веществ должны восстановиться, на что затрачивается определенная энергия. Наконец, образующаяся азотная кислота может разрушать различные оросительные и осушительные сооружения. В связи с этими обстоятельствами, а также потому, что аммонийный азот усваивается лучше, чем азот нитратов, процесс нитрификации стараются в некоторых случаях ограничить путем внесения ингибиторов, задерживающих рост нитрифицирующих бактерий. Ионы аммония в меньшей степени вымываются, так как адсорбируются на глинистых минералах и более или менее прочно соединяются с органическими коллоидами.

Незагрязненные азотистыми соединениями поверхностные и грунтовые воды содержат  $\text{NO}_3^-$  в пределах 0,3—2,0 мг/л (Кротова, Максимович, 1957). Вблизи населенных пунктов при загрязнении сельскохозяйственными и промышленными стоками содержание нитратов возрастает в сотни раз, что значительно превышает предельно допустимые концентрации (ПДК  $\text{NO}_3^-$  для воды — 10 мг/л).

### Денитрификация

Гетеротрофы для своего развития нуждаются в энергии (АТФ), которая выделяется при окислении органического вещества, когда  $\text{O}_2$  — наиболее обычный акцептор электронов. Существуют, однако, организмы, способные при недостатке  $\text{O}_2$  использовать и другие химические соединения — акцепторы электронов. Окисление органического вещества, происходящее благодаря им, носит название «анаэробного дыхания» (см. гл. 3). Таким акцептором могут служить нитраты  $\text{NO}_3^-$ , переходящие в восстановленные формы азота  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{N}_2\text{O}$  или  $\text{N}_2$ . *Процесс восстановления окисленных форм азота до аммиака или до молекулярного азота в относительно анаэробных условиях называется денитрификацией.*

Наряду с прямой (биологической) денитрификацией существует косвенная (химическая). Реакция восстановления нитратов до свободного азота:  $4\text{KNO}_3 + 5\text{CH}_2\text{O} \rightarrow 2\text{K}_2\text{CO}_3 + 3\text{CO}_2 + 5\text{H}_2\text{O} + 2\text{N}_2\uparrow$ .

Истинные денитрификаторы, относящиеся к родам *Pseudomonas*, *Achromobacter*, *Bacillus*, *Micrococcus*, — все анаэробы и используют нитраты только в отсутствие  $\text{O}_2$  при большом количестве легкодоступного органического вещества, выделяя фермент нитратредуктазу.

Восстанавливают нитраты до газообразного азота и некоторые автотрофные бактерии — *Thiobacillus denitrificans*, а также фототрофные — *Rhodospseudomonas sphaeroides f. denitrificans*. В прямой денитрификации выделяют два типа процессов: диссимиляторный (описанный выше); ассимиляторный, осуществляемый многими растениями и микроорганизмами с восстановлением нитратов до аммиака, который служит источником азота для построения клеточных веществ.

В результате диссимиляторной денитрификации азот переходит в атомарный и улетучивается из почв и водоемов, снова возвращаясь в атмосферу, откуда он был поглощен азотфиксаторами. Условия, при которых протекает денитрификация: щелочная среда pH 8,2—2,7; наличие органического вещества, нитратов; плохая аэрация; достаточное увлажнение в естественных условиях — характерны для заболоченных и болотных почв, водоемов с застойными эвтрофизированными водами. В целом этот процесс для природы имеет большое значение, он способствует возврату азота в атмосферу. По П. Дювиньо и М. Тангу (1968), денитрификаторы разлагают до 20% общего азота; в среднем ежегодно улетучивается до 50—60 кг азота с 1 га.

## ГЛАВА 5

### БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ СЕРЫ

Сера, подобно азоту, — элемент с переменной валентностью. В биосфере распространены многообразные соединения серы с валентностью: (−2), (0), (+4), (+6). В геохимии серы главные процессы — окислительно-восстановительные микробиологические. Высокая геохимическая активность серы, резкое изменение подвижности с переменной валентности, многократные переходы из твердой фазы в раствор, в газовое состояние, высокая биофильность элемента, равная 1 (напомним, что биофильность кислорода — 1,5; фосфора — 0,83), определили неодинаковое содержание серы в геохимических системах земной коры (табл. 12). Кларк серы в литосфере довольно высок —  $5 \cdot 10^{-2}$ .

В бескислородную стадию развития Земли в раннем архее преобладали, по-видимому, соединения двухвалентной серы: сероводород, сульфиды различных металлов, о чем свидетельствует отсутствие в породах этого возраста сульфатов. Однако уже в верхнем архее и нижнем протерозое по мере развития жизни и фотосинтетической деятельности растений содержание кислорода в атмосфере стало достаточным, а специализация

Таблица 12

Кларки концентрации (Кк) серы (Перельман, 1972)

| Геохимические системы литосферы | Кк  | Геохимические системы биосферы    | Кк                         |
|---------------------------------|-----|-----------------------------------|----------------------------|
| Литосфера (в целом) . . . . .   | 1   | глины и сланцы . . . . .          | 6                          |
| Изверженные породы:             |     | почвы . . . . .                   | 1                          |
| основные . . . . .              | 0,6 | гумусовый горизонт почв . . . . . | 6                          |
| средние . . . . .               | 0,4 | живое вещество . . . . .          | 1                          |
| кислые . . . . .                | 0,8 | галофиты . . . . .                | $n \cdot 10 - n \cdot 100$ |
|                                 |     | гидросфера . . . . .              | 1,9                        |
|                                 |     | гипсолиты . . . . .               | 200                        |
|                                 |     | серные руды . . . . .             | 2000                       |
|                                 |     | соленые сульфатные воды . . . . . | $n \cdot 10 - n \cdot 100$ |
|                                 |     | нефть, уголь . . . . .            | $n - n \cdot 100$          |

населявших Землю микроорганизмов довольно разнообразной для окислительных процессов; это отмечается появлением в отложениях этого возраста сульфатов — продуктов окисления эндогенных сульфидов; сульфаты присутствуют и во всех более поздних геологических напластованиях. В фанерозое и кайнозое в биосфере существовали локальные условия с недостатком кислорода. Возникновению восстановительной обстановки способствовало накопление остатков растений и животных в болотах, в замкнутых пресноводных и соленоводных водоемах с затрудненным водообменом, формирование и захоронение обогащенных органическим веществом толщ осадочных пород, накопление жидких и газообразных углеводородов — нефтегазоносных залежей.

Во всех этих обстановках поверхности Земли и в толщах пород, где циркулировали воды, населенные микроорганизмами, шли процессы восстановления серы, возникала сероводородная среда, образовывались сульфиды. На протяжении длительной геологической истории развития биосферы процессы окисления — восстановления, повторяющиеся многократно, фиксировались в вещественном составе осадочных пород, древних кор выветривания, зон окисления первичных (эндогенных) и вторичных (гипергенных) сульфидных и серных месторождений. Процессы окисления — восстановления серы, протекающие с участием различных групп микроорганизмов, определяют и формы соединений и миграционную способность самой

серы и связанных с нею элементов в почвах, водоемах, водоносных горизонтах и в атмосфере.

В почвах сера находится в виде неорганических соединений, окисленная в виде сульфатов ( $\text{CaSO}_4$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{MgSO}_4$  и проч.), а восстановленная — в форме сульфидов ( $\text{FeS}$ ,  $\text{Na}_2\text{S}$ ,  $\text{FeS}_2$  и др.), и органических (сульфидридных и дисульфидных S—S групп), входит в состав некоторых аминокислот (цистеи-

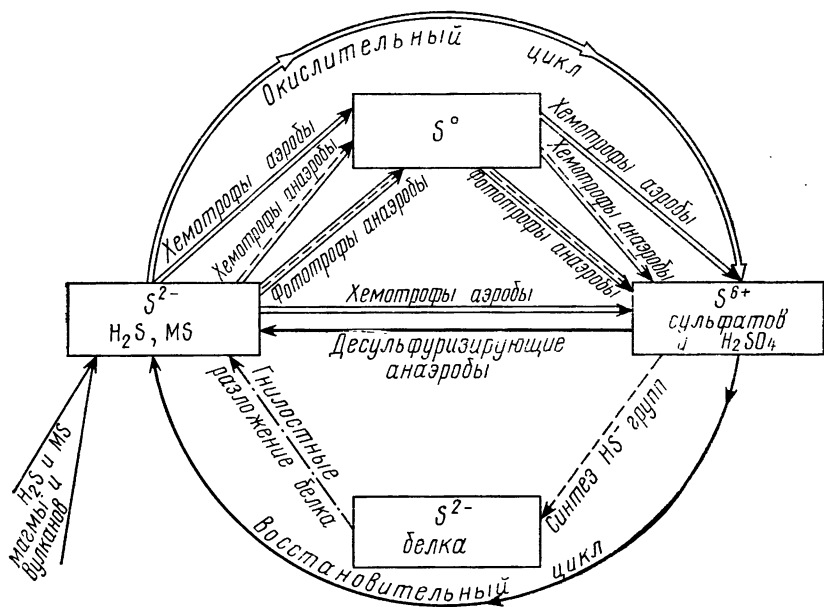


Рис. 13. Круговорот серы

на, метионина, цистина) и соответственно белковых веществ высших и низших растений и животных. Сера содержится в ряде витаминов группы В (тиамин, биотин). Подсчитано, что 50—70% почвенной серы находится в органической фракции почвы. В районах с влажным климатом в поверхностных горизонтах почвы содержится от 200 до 1000 кг серы на 1 га.

Растения усваивают почвенную серу главным образом в форме сульфатов и лишь небольшое количество — путем ассимиляции двуокиси серы из воздуха и поглощения свободных серосодержащих аминокислот, находящихся в почве.

Животные используют серу, входящую в состав органических соединений растений. Органические остатки животных и растений минерализуются, входящая в их состав восстановленная сера при аэробном разложении окисляется ферментативным путем различными группами микроорганизмов. Подобные же процессы осуществляются в водоемах (рис. 13).

## Восстановление соединений серы

Значительные количества органических соединений, содержащих серу (аминокислоты, глюкозиды, тиомочевина, алкалоиды), поступают в почву и водоемы с растительными и животными остатками. Последние разлагаются при участии гетеротрофных микроорганизмов различных систематических групп родов *Microsporium*, *Aspergillus*, *Proteus*, *Bacillus*, *Achromobacter*. Протекает этот процесс и в аэробных, и в анаэробных условиях. В присутствии кислорода образуются меркаптаны, сульфиты, сульфаты и тиосульфаты, без него — сероводород и меркаптаны. При разложении органических остатков часть соединений серы может поглощаться самими микроорганизмами, накапливаясь в их протоплазме, следовательно, одновременно происходит частичная иммобилизация серы.

Образование сероводорода может быть связано не только с разложением серусодержащих органических остатков, но и с микробиологическим восстановлением солей серной, сернистой и серноватистой кислот, присутствующих в почвах, донных отложениях или в водной толще. В восстановлении серы минеральных солей участвует особая группа бактерий, так называемых десульфифицирующих, или сульфатредуцирующих:

В переувлажненных почвах с близким горизонтом минерализованных, содержащих сульфаты, грунтовых вод или периодически затопляемых, например в приморских дельтах и на низменных морских побережьях, восстановление сульфатов сопровождается значительным накоплением сероводорода и образованием сульфидов; в первую очередь сульфидов Fe — гидротроиллита ( $\text{FeS} \cdot n\text{H}_2\text{O}$ ) и пирита ( $\text{FeS}_2$ ). Подобные же процессы идут и в донных отложениях солоноводных водоемов с затрудненной аэрацией. С накоплением гидротроиллита — коллоидного сернистого железа — связан интенсивно-черный цвет иловых донных отложений соленых озер и солончаковых болотных почв. Сероводород, продуцируемый при разложении растительных остатков и восстановлении сульфатов в придонных слоях водоема, мигрирует в водную толщу. Если выделение сероводорода идет интенсивно, а водообмен затруднен, начинается сероводородное отравление, погибает растительность и животное население водоема. Эти отрицательные явления наблюдаются в настоящее время все чаще в связи с техногенным загрязнением водоемов и их эвтрофикацией. Процессы сероводородного заражения отмечены и в естественных условиях в Черном море, Аравийском и Персидском заливах, фиордах Норвегии и др.; до сих пор, однако, в литературе очень редки количественные оценки выделения микроорганизмами сероводорода. Имеются единичные данные о скорости сульфатредукции в природных условиях: сероводорода в осадках Северного моря образуется 8 мг/л сут, а в по-

верхностных слоях илов Черного моря — 0,9 мг/л сут (Медведева, 1980).

Впервые биологическую природу процесса сульфатредукции (иногда его называют сульфатным анаэробным дыханием) доказал М. Бейеринк (1895 г.). Возбудитель этого процесса был выделен в чистую культуру голландским ученым Ван Дельденом (1904 г.) и назван *Microspira desulfuricans*; сейчас в англосаксонской литературе его именуют *Desulfovibrio desulfuricans*.

Сульфатредуцирующие бактерии разделяют на три рода: *Desulfovibrio*, *Desulfotomaculum*, *Desulfomonas*.

Род *Desulfovibrio* — неспороносные грамотрицательные палочки (иногда клетки вибрионоподобны), облигатные анаэробы, имеют жгутик на полюсе, усиленно подвижны. Развиваются обычно в среде с рН 5,6—8,5, при оптимуме температуры 30°С; среди них нередки галофилы. Обитают в морской воде, илах, пресной воде и почвах. Все представители этого рода — хемоорганотрофы и занимают неопределенное таксономическое положение. На лугах, периодически затопляемых водой, нередко ощущается неприятный запах сероводорода, встречаются характерные темные пятна сульфида железа, связанные с активной деятельностью бактерий *Desulfovibrio desulfuricans*.

Род *Desulfotomaculum* представлен несколькими видами бактерий, способных восстанавливать сульфаты. Один из них *Desulfotomaculum nigrificans* развивается при очень высоких температурах — 55—60° и выше (термофил), обитает в термальных источниках и вблизи вулканов, играет большую роль в образовании лечебных грязей, переводя сульфаты в сульфиды (последние все биогенного происхождения).

Род *Desulfomonas* представлен неподвижными палочками; они выделены из кишечника человека и фекалий. Известны восстанавливающие сульфит и политионаты факультативные анаэробные бактерии, которые принадлежат к родам *Pseudomonas* и *Achromobacter*, их ферментативный аппарат и последовательность реакций восстановления соединений серы еще не установлены (Руссель, 1977).

По существующим представлениям сульфатвосстанавливающие бактерии — это хемоорганотрофные организмы (раньше считалось, что среди них есть хемоавтотрофы), которые в энергетической реакции могут использовать неорганические соединения, молекулярный водород и сульфат; они не способны к автотрофной ассимиляции углекислоты, а для своего роста и развития потребляют готовые органические вещества. Энергетический обмен этих организмов (строгих анаэробов по биохимии) — окислительный (а не бродильного типа), в котором единственным акцептором электрона могут быть окисленные соединения серы. Конечные продукты восстановительной реакции — сероводород и вода (Заварзин, 1972). Некоторые представители группы *Desulfovibrio* способны к обоим типам

анаэробных превращений органических веществ: брожению и анаэробному дыханию. Д. Дарнер (1965) установил факт участия сульфатвосстанавливающих бактерий в разложении хитина.

Ряд штаммов сульфатвосстанавливающих бактерий усваивает атмосферный азот, что, возможно, существенно для баланса азота, так как масштабы процесса сульфатредукции достаточно велики.

Сульфатвосстанавливающие бактерии обычно локализируются в нишах с низким окислительно-восстановительным потенциалом, в почвах рисовников, на заливных землях, в торфах при рН 3—4 и в некоторых вулканических озерах. Они бурно развиваются в нефтяных пластах. Среди них встречается большое количество термофильных, галофильных и кислотоустойчивых форм, которые благодаря своему микроразнообразию в порах пород могут сохранять жизнеспособность даже в неблагоприятной общей экологической обстановке. В анаэробных условиях на распространение и активность сульфатвосстанавливающих бактерий оказывает влияние в основном количество органического вещества и сульфатов.

Происхождение содовых озер, содообразование в лугово-болотных и некоторых других почвах с близким залеганием грунтовых вод В. А. Ковда (1947), А. Н. Розанов (1930), В. О. Таусон (1932) связывали с сульфатредукцией. Сульфаты натрия и других металлов в солончаковых почвах и в донных отложениях соленых озер восстанавливаются до сульфидов:  $\text{Na}_2\text{SO}_4 \rightarrow \text{Na}_2\text{S} + 2\text{O}_2$ . Кислород расходуется на окисление углерода органических веществ, в результате появляется углекислота. Последняя реагирует с сульфидом натрия, при этом получают сода и сероводород:  $\text{Na}_2\text{S} + \text{H}_2\text{CO}_3 = \text{H}_2\text{S} + \text{Na}_2\text{CO}_3$ . Эта схема образования содовых солонцов и солончаков Барабинской низменности предложена Н. В. Орловским и В. А. Вернером (1948). К. К. Гедройц связывал появление соды с вытеснением поглощенного Na (1912).

Значительная часть соды поступает на поверхность при разгрузке глубоких подземных вод, формирующихся в толще осадочных пород, обогащенных органическим веществом. Нефти, битумы, тяжелые углеводороды в газообразном состоянии, рассеянное в породах органическое вещество служат пищей для сульфатредуцирующих бактерий; сульфаты подземных вод восстанавливаются до сульфидов. За счет восстановления сульфатов увеличивается относительное содержание в водах хлоридов. Сульфиды металлов при реакциях с углекислотой переходят в карбонаты:  $\text{Na}_2\text{S} + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{Na}_2\text{CO}_3 + \text{H}_2\text{S}$ ;  $\text{Ca}_2\text{S} + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{S}$ ; карбонаты кальция и магния — слабо растворимы и выпадают в осадок, сода остается в растворе. Таким образом формируется особый тип бессульфатных, щелочных, хлоридно-гидрокарбонатно-натриевых вод; подобные пластовые воды сопутствуют нефтегазоносным бас-

сейнам. Выходы вод такого типа на поверхность наряду с наличием газовых ореолов рассеяния тяжелых углеводородов — признак нефтегазоносности территории. На эту особенность впервые обратили внимание, изучая особенности вод и засоленных почв Прикаспийской низменности, В. А. Ковда, П. Е. Славин и др. (1951).

Нефтегазоносным территориям часто сопутствуют соляные купола. К солянокупольным структурам нередко приурочены

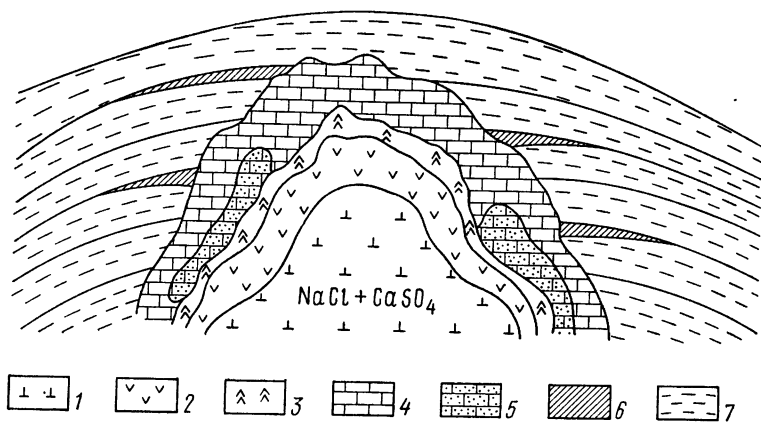


Рис. 14. Разрез соляного штока в нефтеносных породах с гипсовым и кальцитовым кепроками и скоплениями серы (Thode и др.): 1 — соляной шток; 2 — ангидрит; 3 — гипс; 4 — кепроковый кальцит; 5 — кепроковый кальцит+элементарная сера; 6 — нефть; 7 — нефтегазоносный комплекс осадочных пород

скопления самородной серы, заключенные в толще кепрокового кальцита, облекающего соляной купол. Под толщей кальцита располагаются слои гипса и ангидрита, примыкающие к соляному штоку (рис. 14). Формирование подобной геохимически-зональной структуры происходит под воздействием сульфатредуцирующих бактерий следующим образом. Из поверхностных горизонтов соляного штока, сложенного галитом (хлористым натрием) и гипсом, выщелачивается хорошо растворимый хлористый натрий; над соляным телом остается менее растворимый гипс; образуется типичный для солянокупольных образований гипсовый кепрок. При наличии во вмещающих породах органического вещества, нефти или газов на поверхности гипса поселяются десульфурierende бактерии, восстанавливающие серу гипса до элементарной серы с одновременным образованием кальцита:  $3\text{C}_{\text{орг}} + 2\text{CaSO}_4 \rightarrow 2\text{S} + 2\text{CaCO}_3 + \text{CO}_2$ . По мере восстановления серы гипса формируется толща кепрокового кальцита с локальными скоплениями элементарной серы.

Содовые воды встречаются в природе не только при микро-

биологической редукции сульфатов, но и при выветривании изверженных пород, богатых натрийсодержащими силикатами; содовые воды сопутствуют молодым вулканическим областям, например в Армении, Восточной Африке. Однако имеются обширные «содовые» провинции (в СССР — Западно-Сибирская, Якутская), явно тяготеющие к нефтеносным бассейнам; их формирование связано с разгрузкой подземных вод, насыщенность содой которых обусловлена деятельностью десульфуризирующих микроорганизмов в нефтяных пластах. Так, на одном из газовых месторождений Нижнего Поволжья процессы десульфуризации развиваются до глубины 1500—1800 м, что обнаруживается по высокому содержанию в водоносных горизонтах сероводорода.

Продуцирование сероводорода в почвах, водоемах, водоносных горизонтах обуславливает формирование сероводородных геохимических барьеров; здесь накапливаются сульфиды железа, меди, цинка, кадмия, свинца, урана, молибдена и других металлов. На сероводородных барьерах образуются в определенных условиях месторождения вторичных сульфидных руд. Установлено, что медь и другие тяжелые токсичные металлы не препятствуют процессу сульфатредукции, пока их поступление не будет превышать интенсивность образования сероводорода (Медведева, 1980).

Итак, процесс сульфатредукции приводит к восстановлению растворенных сульфатов, осаждению железа и других металлов. Предполагают, что сульфатвосстанавливающие бактерии участвовали и в образовании залежей восстановленных металлических руд, и в создании наиболее древних осадочных месторождений, так как существовали еще в докембрии.

Сульфатредуцирующие бактерии были выделены из многих сульфидных месторождений в количестве до 10 000 кл на 1 г породы. Источником питания для них могли служить битуминозные органические вещества, содержащиеся в породах, вмещающих рудные залежи, например Джекказганское, Урупское и др. В горах Гарца (ГДР) находится Мансфельдское месторождение медных сульфидных руд, осадочный генезис которого признан всеми геологами.

Образование месторождений типа «медистых песчаников» в красноцветных формациях палеозоя связывают с явлениями катагенеза в древних водоносных горизонтах, где двигались щелочные содовые воды, содержащие соли, в которых медь входит в состав комплексного аниона, осаждение меди происходило на сероводородном барьере в местах скопления органических остатков, например в пермских медистых песчаниках, включающих остатки стволов деревьев, полностью литифицированных (Перельман, 1974).

Сульфатвосстанавливающие бактерии могут наносить и ущерб, разрушая материалы, неустойчивые к сероводороду и продуктам его окисления. Они вызывают почернение бумаж-

ной пульпы, загрязняют сероводородом светильный газ, разрушают некоторые нефтяные продукты. Процесс сульфатредукции может привести к замору рыб в водоемах, а сероводород отравляет его; окисление сероводорода тионовыми бактериями до серной кислоты вызывает коррозию металлов и строительных материалов. Почти 50% трубопроводов разрушается от коррозии под землей из-за окисления сероводорода и сульфидов (Костелло, 1965). Так, ежегодный ущерб, наносимый этими бактериями, в Англии оценивается в 10 млн. фунтов стерлингов.

### Окисление неорганических соединений серы

Этот процесс осуществляют в основном три группы микроорганизмов: фотосинтезирующие бактерии (пурпурные и зеленые), собственно серобактерии, тионовые бактерии. Сравнительно недавно обнаружили, что некоторые гетеротрофные бактерии *Bac. mesentericus*, *Bac. subtilis*, актиномицеты, грибы и дрожжи также способны окислять серу в присутствии органического вещества, но этот побочный процесс идет медленно, а выделяющаяся при окислении энергия ими не используется.

**Фотосинтезирующие бактерии** — пурпурные и зеленые прокариотные микроорганизмы, обитают в основном в водоемах и осуществляют «анаэробный фотосинтез» без выделения молекулярного кислорода. Все фототрофные бактерии в определителе Берги объединены в порядок *Rhodospirillales* на основании их способности к анаэробному фотосинтезу; выделяют два подпорядка: *Rhodospirillineae* — пурпурные (родобактерии), *Chlorobiineae* — хлоробактерии (зеленые бактерии). Большинство фотосинтезирующих бактерий — строгие анаэробы и фототрофы, хотя и среди пурпурных и зеленых бактерий встречаются виды, способные расти гетеротрофно в темноте за счет дыхания. В качестве донора водорода при фотосинтезе бактерии используют восстановленные соединения серы:  $H_2S$ ,  $S_2O_3^{2-}$ ,  $SO_3^{2-}$ ,  $SO$ , молекулярный водород, а некоторые виды — органические соединения.

Наиболее хорошо изучено из порядка родобактерий семейство *Chromatiaceae*, род *Chromatium* — серные пурпурные бактерии. Представители последнего имеют овальную или палочковидную форму, обладают подвижностью благодаря полярным жгутикам; они — облигатные анаэробные фотолитотрофные организмы, окисляют сероводород последовательно до  $S^0$  и далее до  $SO_4^{2-}$ . Иногда в их клетках отлагаются глобулы серы, которые постепенно превращаются в сульфаты, выделяемые наружу. Реакцию бактериального фотосинтеза при фотоавтотрофном использовании сероводорода можно изобразить следующим образом:  $H_2S + 2CO_2 + 2H_2O \xrightarrow{\text{свет}} H_2SO_4 + 2CH_2O$ .

Среди зеленых серных бактерий хорошо изучены представители рода *Chlorobium*. В основном это палочковидные и вибрионидные формы, размножающиеся делением, часто окруже-

ны слизистыми капсулами, строгие анаэробы и облигатные фотолитотрофы. Многие из них доводят окисление серы только до стадии свободной серы. Элементарная сера часто откладывается вне клеток, в самих же клетках сера не накапливается.

Фотосинтезирующие бактерии широко распространены в водоемах; обычно обитают в среде, где содержится сероводород (пруды, морские лагуны, озера и т. д.) и выдерживают высо-

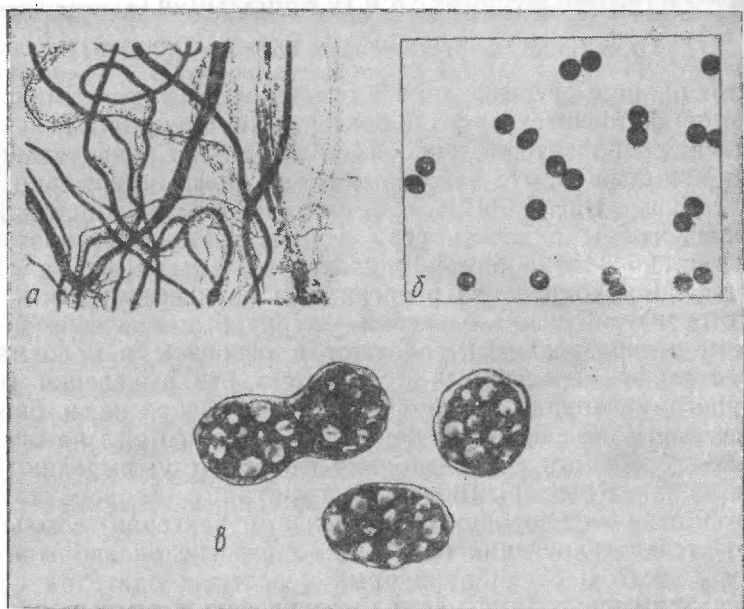


Рис. 15. Серобактерии (Берги, 1980); а — *Thioploca ingrica*; б — *Thiocapsa reseopersiana*,  $\times 2000$ ; в — *Achromatium oaxaliferum* (внутри клеток капли серы)

кую его концентрацию. В почве эти бактерии существенной роли не играют, в то время как в водоемах их деятельность имеет большое значение.

**Серобактерии** — обширная сборная группа бесцветных микроорганизмов, развивающихся в присутствии сероводорода, откладывает капли серы внутри клеток (рис. 15). Первые исследования этой группы бактерий провел С. Н. Виноградский в 1887, 1888 гг. Применяв оригинальный метод микрокультуры, позволяющий менять среду и проводить наблюдения за живым объектом в течение длительного времени, Виноградский установил, что сера, откладываемая в клетках *Veggiatoa* (типичный представитель серобактерий), образуется из сероводорода и может окисляться этим микроорганизмом до серной кислоты. Одновременно им была впервые выдвинута концеп-

ция о существовании хемосинтеза у бактерий (в частности, у нитчатых); они могут расти в отсутствие органических соединений, и процесс окисления неорганической серы служит для них энергетическим источником дыхания. Однако наличие хемоавтотрофии у большинства бесцветных серобактерий до сих пор не обоснованно, так как выделить в чистую культуру эти микроорганизмы хотя и удается, но нет полной уверенности, что выделенные штаммы обладают той же физиологией, что и наблюдающиеся в природе. Характеристика, данная серобактериям С. Н. Виноградским (1888), остается практически неизменной и в настоящее время.

Бесцветные серобактерии представляют гетерогенную группу, обладающую единственным общим признаком — способностью отлагать внутри клеток серу. Систематика этих организмов разработана только до уровня рода; не все из них можно считать твердо установленными. Г. А. Заварзин (1972) по морфологическим признакам среди них выделяет формы: нитчатые, одноклеточные с крупными клетками и одноклеточные с более мелкими.

Нитчатые бактерии принадлежат к пяти родам; наиболее известны из них *Beggiatoa*, *Thiothrix* и *Thioploca* (см. рис. 15).

Род *Beggiatoa* представлен бесцветными нитчатыми организмами, образующими трихомы, напоминающие по строению трихомы водорослей, но в отличие от последних они содержат включения серы. Трихомы никогда не прикрепляются к субстрату, обладают подвижностью за счет образуемой слизи и встречаются в малоподвижных водах с небольшим содержанием сероводорода, относятся к микроаэрофилам. На поверхности ила в водоемах, местах своего скопления, они образуют большие белые пятна или нежную белую сетку. Все виды этого рода окисляют сероводород и сульфиды до элементарной серы, которая откладывается внутри клеток, а в случае недостатка сероводорода или сульфида — во внешней среде. Отложенная внутри клеток сера окисляется в серную кислоту и выделяется. При соединении ее с металлами образуются сульфаты.

Представители рода *Thiothrix* очень близки по строению к серобактериям рода *Beggiatoa*, но отличаются от последних тем, что прикрепляются своим основанием к субстрату с помощью особого слизистого диска, встречаются обычно в быстротекущих сероводородных водах. Нити у них кажутся черными из-за большого скопления отложившейся серы. *Thiothrix* дает в подвижной среде грязно-белые обрастания на подводных предметах. Пучки *Thioploca* обнаружены во многих водоемах, в верхних слоях ила; располагающиеся вертикально, они пересекают окислительный и восстановительный горизонты, непрерывно движутся вверх-вниз при движении воды то в кислородную, то в придонную сероводородную среду. В имеющуюся у них толстую слизистую капсулу, покрытую снаружи кусочками детрита, заключены переплетенные трихомы (их

может быть от 1 до 20). Принадлежащие к *Thioploca* бактерии были выделены из богатых кальцием морских илов и илов пресных водоемов.

Одноклеточные серобактерии с крупными клетками представлены тремя родами: *Achromatium*, *Thiovulum* и *Mastogobas*: размеры клеток у всех видов — 10—40 мкм; размножаются делением или перетяжкой; по форме клетки бывают овальные и цилиндрические. Кроме капелек серы в клетках часто содержится карбонат кальция.

Одноклеточные формы с мелкими клетками объединены в два рода: *Thiospira* и *Thiobacterium*. Представители *Thiospira* изучены мало. Род *Thiobacterium* включает три вида. Эти неподвижные мелкие палочки, окруженные слизистыми капсулами, способны образовывать зоогель; сера в клетках откладывается не у всех видов.

Бесцветные серобактерии — типичные водные микроорганизмы, распространены в водоемах, где хотя бы слабо образуется сероводород. Все они микроаэрофилы, очень чувствительны к концентрации сероводорода: в насыщенной сероводородом среде быстро отмирают, при концентрации его меньше 40 мг/л развиваются наиболее пышно.

Оптимальные условия для них создаются в неравновесных системах, где сероводород накапливается медленно и существует щелочная либо близкая к нейтральной проточная среда. Среди бесцветных серобактерий имеются хорошо растущие как при низкой температуре, так и при высокой — до 50°С (в термальных источниках). Они могут выдерживать высокие концентрации солей и развиваться в черных илах соленых озер, в почти насыщенном растворе соли. Наиболее распространены они все же в пресных водах.

Массовые скопления серобактерий можно обнаружить в водоемах на поверхности ила, поэтому выделяющийся в илах сероводород окисляется и не отравляет водную толщу. В случае заражения сероводородом водной толщи бактерии могут образовывать на той или иной глубине так называемую «бактериальную пластинку» или пленку, выше которой отсутствует сероводород, а ниже — кислород. Например, в Черном море такая пленка находится на глубине 200 м и препятствует поступлению сероводорода выше этого уровня. Серобактерии, обитающие в ней на границе аэробной и анаэробной зоны, находятся в хаотичном, беспрестанном движении: спускаясь вниз за сероводородом, поднимаясь вверх за кислородом. Они окисляют сероводород до элементарной серы и получают энергию, необходимую для синтеза органических веществ. Хемосинтетическим путем за счет окисления 25 г  $\text{H}_2\text{S}/\text{м}^2$  может ассимилироваться 8 г  $\text{C}/\text{м}^2$  в год (Сорокин, 1970). По отмирании микробные тела, обогащенные элементарной серой, погружаются в сероводородную зону, частично достигают дна, где при участии десульфуризирующих бактерий разлагаются, сера восста-

навливается вновь до сероводорода (рис. 16). Предполагают, что в толще морской воды в пограничном слое ( $O_2$  и  $H_2S$ ) первая стадия окисления сероводорода осуществляется химическим путем (Скопинцев, 1973).

Серобактерии часто концентрируются в больших количествах в сероводородных источниках.

Участие серобактерий в круговороте серы, вероятно, незначительно, хотя их роль в предотвращении отравления серо-

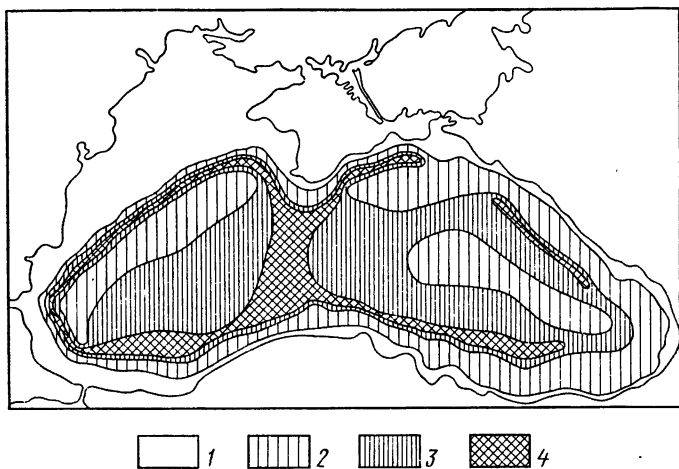


Рис. 16. Распределение свободного  $H_2S$  в верхнем слое осадков Черного моря (Волков, 1960): 1 — 0; 2 — от <3 до 8; 3 — от 8 до 12; 4 — >12

дородом водных толщ и влияние на миграцию и осаждение металлов, по-видимому, существенна.

Основная роль в процессах окисления серы отводится тионовым бактериям.

**Тионовые бактерии** — единая в морфологическом и биохимическом отношении группа микроорганизмов, встречающихся в почвах, пресных и соленых водоемах, серных месторождениях и в горных породах. Тионовые бактерии получают энергию в результате окисления минеральных восстановленных соединений серы таких, как сероводород, сульфиды, сульфит, тиосульфат, тетратионат, тиоционат, дитионит, а также молекулярной серы. Сера, образующаяся как промежуточный продукт, откладывается вне клеток. В качестве акцептора электронов они используют свободный кислород, а отдельные виды — кислород нитратов. По типу питания тионовые бактерии можно разделить на группы: автотрофов, миксотрофов и литогетеротрофов. Большинство тионовых бактерий аэробны, хотя известны и факультативные анаэробы, например *Th. denitrificans*. В зависимости от среды обитания они ведут себя по-раз-

ному: в аэробных условиях осуществляют процесс с участием молекулярного кислорода, в анаэробных — переключаются на денитрификацию и восстанавливают нитраты до молекулярного азота. Известно четыре рода тионовых бактерий: *Thiobacillus* — палочковидные, подвижные; *Thiomicrospira* — спиралевидные, подвижные; *Thiodendron* — микроколонии из овальных или спирально извитых клеток, соединенных стебельками или ветвящимися гифами. *Sulfobolus* — дольчатые, с редуцированной клеточной стенкой. Поскольку в круговороте серы особенно активны бактерии рода *Thiobacillus*, широко распространенного в наземных и водных экосистемах, то в основном его и изучают.

По отношению к кислотности среды тиобациллы подразделяют на две группы: растущие при нейтральной или щелочной среде (рН 6—9) и растущие в кислой среде (ацидофильные). Для тиобацилл 1-й группы оптимальное значение рН приходится на интервал 6—9; ее представляют виды: *T. thioaragus*, *T. denitrificans*, *T. novellus*, *T. thiosulfatophilus*, *T. thiooxydans*, *T. thioautotrophicus*. Все они окисляют сероводород, серу и тиосульфат. Рассмотрим наиболее изученных представителей этой группы.

*T. thioaragus* — автотрофная бактерия, выделенная Бейеринком (1904 г.), развивается при нейтральной реакции среды, подвижная (имеет один полярный жгутик), грамотрицательная, способна окислять сероводород, гидросульфид-ион, а из сульфидов — только сульфид кальция. Продукты окисления — сера, политионаты (прежде всего тетратионаты) и серная кислота. Может развиваться как микроаэрофил и очень неустойчива к кислотности.

Итак, накопление элементарной серы может происходить за счет: а) восстановления сульфатов десульфурierenden бактериями; б) окисления сероводорода тионовыми бактериями. Элементарная сера накапливается на илистом дне соленых озер (рис. 17), обнаружена на дне Каспийского моря, где образуется за счет окисления выделяющегося из илов сероводорода.

С окисляющей деятельностью тионовых бактерий связано образование многих серных месторождений. Осадочные залежи серы совпадают территориально с гипсоносными породами пермского, нижнемелового, палеогенового, неогенового возраста и располагаются вдоль границ геоструктурных элементов, приподнятых или погруженных. Часто приурочены к брахиантиклиналям с нефтяными месторождениями, где породы обычно раздроблены, трещиноваты, своды антиклиналей разрушены, что облегчает поступление сероводорода и насыщенных им вод к поверхности. Здесь в кислородной среде, обильно населенной тионовыми бактериями, идет процесс окисления сероводорода с накоплением элементарной серы. Таковы месторождения в Средней Азии: Гаурдак, Шорсу, Серные бугры в Каракумах.

*T. thiooxydans* по многим признакам схож с *T. thio-  
ragus*, но отличается тем, что окисляет кроме сероводорода и  
родонит. Эти бактерии обнаружены (Хапполд, Кэй, 1934) и  
выделены в чистую культуру (Хапполд, Джонстон, Роджерс,

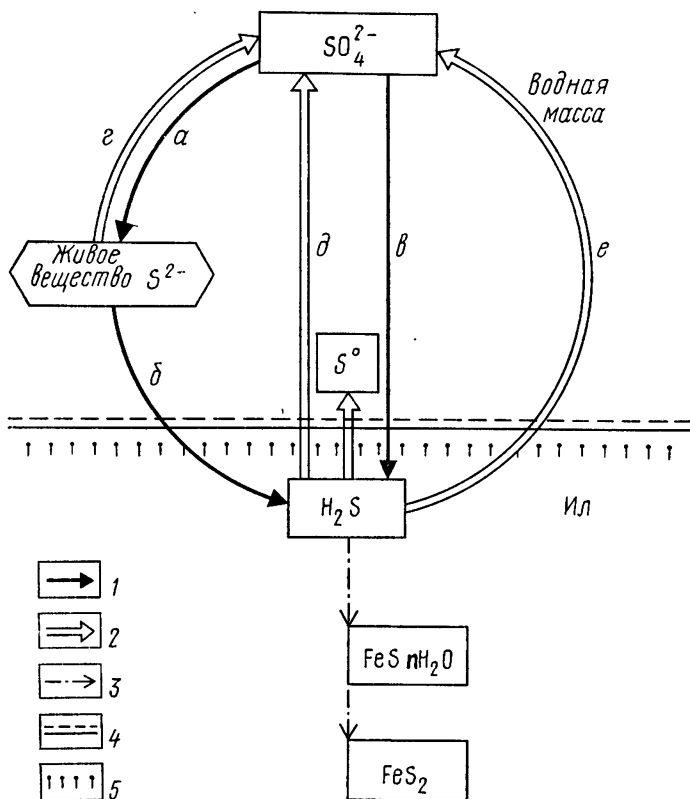


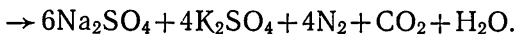
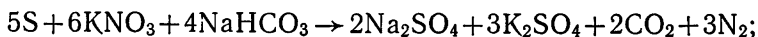
Рис. 17. Круговорот S в солоноватых и соленых озерах (Перельман, 1972): 1 — восстановительные процессы (а — биосинтез, образование белков, б — гниение белков и других органических соединений, в — восстановление сульфатов до  $H_2S$ , деятельность сульфатредуцирующих бактерий); 2 — окислительные процессы (z — в организме животных, д — деятельность тионовых бактерий, e — серобактерий бесцветных, зеленых, пурпурных); 3 — процессы образования сульфидов; 4 — кислородная граница, серный барьер; 5 — сероводородный барьер

1954). Морфологически *T. thiooxydans* — палочки с одним полярным жгутиком, автотрофны, аэробы; для них благоприятна нейтральная реакция среды; присутствие органического вещества при концентрации более 1% тормозит их развитие.

*T. novellus* — миксотрофный организм, открыт и выделен из почв Р. Л. Старки в 1934 г., грамотрицательный, неподвиж-

ный, палочковидный, хорошо растет на органических средах, но при определенных условиях может переходить от гетеротрофного типа питания к автотрофному.

Денитрифицирующая тионовая бактерия — мелкая, беспоровая палочка, подвижная, впервые обнаружена Бейеринком (1904) в анаэробных условиях, окисляет среду и ее неорганические соединения до сульфатов, восстанавливает одновременно нитраты до молекулярного азота. Последовательность процесса можно представить следующим образом:



В аэробных условиях восстановление нитратов не происходит, а в качестве окислителя бактерии используют кислород воздуха.

К группе микроорганизмов, развивающихся в кислой среде, принадлежат: *T. ferrooxidans*, *T. intermedius*, *T. thiooxidans*. Значение pH 2—4 оптимальное для них, но расти они могут при pH от 0,5 до 7. Первые два вида при pH > 5 не растут: *T. thiooxidans* — самый ацидофильный микроорганизм в природе, так как сохраняет жизнеспособность при pH около 0.

*T. thiooxidans* — палочка со жгутиком, подвижна, образует слизь, автотроф, обнаружен при изучении разложения серы в почве (Ваксман, Иоффе, 1922). Способен окислять, как недавно установлено, некоторые органические соединения серы. Основной субстрат, окисляемый этим организмом — молекулярная сера и иногда тиосульфат, в аэробных условиях этот процесс идет до стадии выделения серной кислоты. Энергия окисления используется для усвоения углекислоты. Способность данного вида окислять сероводород и другие соединения окончательно не выяснена, так как в кислой среде эти соединения неустойчивы.

К очень интересным организмам относится тионовая железокисляющая бактерия *T. ferrooxidans*, описана и выделена из кислых дренажных шахтных вод (Colner, Hinkle, 1947), мелкая палочка с полярным жгутиком, подвижная, не образует спор, по Граму не окрашивается, размножается делением, хемолитотроф, pH 1,7—3,5 — оптимально, аэроб. Занимает особое положение среди тиобактерий, так как способность к автотрофному росту обусловлена не только энергией, получаемой за счет окисления соединений серы, но и выделяющейся при окислении закисного железа в окисное. Поскольку ион  $Fe^{2+}$  при pH < 4 в стерильной среде устойчив против окисления кислородом воздуха, то *T. ferrooxidans* можно было бы отнести к железобактериям, среди которых организм занимает определенную экологическую нишу, но по таксономическим признакам он ближе к тионовым бактериям, особенно *T. thiooxi-*

dans. Источник энергии для этого организма — окисление пирита, марказита, пирротина, антимонита и других сульфидов; остальные тиобактерии обладают меньшей способностью окислять нерастворимые в воде сульфиды тяжелых металлов. Окисление  $Fe^{2+}$  этим организмом — сложный, до конца не выясненный процесс. Установлено, что окисление 1 г/ат  $Fe^{2+}$  до трехвалентного при pH 1,5 дает энергию — 11,3 ккал и при этом выделяется теплота — 10 ккал/моль (Медведева, 1980).

Для *T. ferrooxidans* характерна высокая устойчивость к концентрации тяжелых металлов: выдерживает 5%-ный раствор медного купороса, концентрацию Cu — 2 г/л или мышьяка 1 г/л, развивается при малых дозах азота, фосфора и незначительной аэрации, поэтому обитает в зоне окисления сульфидных месторождений. Реакция окисления  $Fe^{2+}$ :  $4FeSO_4 + 2H_2SO_4 + O_2 \rightarrow 2Fe_2(SO_4)_3 + 2H_2O + 11,3$  ккал. Окисленное железо в кислой среде не образует каких-либо оформленных структур, и клетки бактерий почти всегда свободны. Бактерии окисляют элементарную серу, сульфиды, тиосульфат, тетраионит, гидросульфид. В сульфидных месторождениях выполняет двойную функцию: окисляет серу сульфатов до серной кислоты, которая в свою очередь растворяет гидроокислы железа, образуется сульфат окисного железа, последний, реагируя с сульфидами, способствует (за счет восстановления железа) химическому окислению двухвалентной серы, входящей в состав сульфидов, до шестивалентной. Схему этой реакции можно выразить уравнением:  $MeS + Fe_2(SO_4)_3 + H_2O + 1\frac{1}{2}O_2 \rightarrow MeSO_4 + 2FeSO_4 + H_2SO_4$ .

Ряд тионовых бактерий может окислять различные сульфидные минералы (Cu, Zn, Pb, Ni, Co, As), участвовать в изменении валентных состояний урана и ванадия, выдерживать высокие концентрации металлов, развиваться в растворе медного купороса с концентрацией до 6%. Масштаб деятельности этих организмов внушительен. Так, за одни сутки из месторождения Дегтярское выносилось 6115 кг меди и 1706 кг цинка (Коравайко и др., 1967). Многие бактерии обнаружены на рудных минералах и получают за счет их окисления энергию, необходимую для ассимиляции углекислоты (табл. 13). Тионовые бактерии, отнесенные к роду *T. ferrooxidans*, встречаются во всех сурьмяных месторождениях. Они окисляют антимонит ( $Sb_2S_3$ ) в кислых условиях среды (при наличии пирита). В нейтральных и слабощелочных условиях окисление антимонита могут ускорять другие бактерии — *T. denitrificans*. На первом этапе окисление серы антимонита происходит под влиянием *T. ferrooxidans* или других тиобацилл:  $Sb_2S_3 + 6O_2 = Sb_2(SO_4)_3$ ; сульфат сурьмы неустойчив и гидролизует:  $Sb_2(SO_4)_3 + 3H_2O \rightarrow Sb_2O_3 + 3H_2SO_4$ ; образуется перекись сурьмы — минерал сенармонит. Окисление трехвалентной сурьмы до высших окислов  $Sb^{5+}$  идет при воздействии автотрофного микроорганизма *Stibiobacter senarmonitii*, для которого наибо-

лее благоприятна нейтральная среда. Выделен хемосинтезирующий микроорганизм, окисляющий сенармонит — *Stibiobacter* gen. nov.:  $2\text{Sb}_2\text{O}_3 + \text{O}_2 \rightarrow 2\text{Sb}_2\text{O}_4$  минерал группы стибиконита (Ляликова, 1972).

Таблица 13

Характеристика важнейших бактерий рудных минералов  
(по Яхонтовой, Грудеву, 1978)

|                                    | Интервал pH существования | Источник энергии  | Тип месторождения                    |
|------------------------------------|---------------------------|---|--------------------------------------|
| <i>Thiobacillus ferrooxidans</i>   | 1,5—4,8                   | сульфиды, $\text{RSO}_4$ , $\text{S}^0$ , $\text{S}^{-2}$ , $\text{SO}_3^{-2}$ , $\text{S}_2\text{O}_4^{-2}$                | серных и сульфидных руд              |
| <i>Leptospirillum ferrooxidans</i> | 1,5—4,0                   | $\text{Fe}^{+2}$  | преимущественно медноколчеданных     |
| <i>Thiobacillus thiooxidans</i>    | 0,5—5,0                   | $\text{S}^0$ , $\text{S}_2\text{O}_3^{-2}$ , $\text{SO}_3^{-2}$ , $\text{S}_2\text{O}_4^{-2}$ , $\text{S}_2\text{O}_3^{-2}$ | сульфидных и серных                  |
| <i>Thiobacillus thioparvus</i>     | 8,5—9,5                   | $\text{H}_2\text{S}$ , $\text{S}^0$   | серы и сульфидов                     |
| <i>Thiobacillus neapolitanus</i>   | 3—7,2                     | $\text{H}_2\text{S}$ , $\text{S}^0$ , $\text{S}_2\text{O}_3^{-2}$   | сульфидов угольных месторождений     |
| <i>Thiobacillus «у»</i>            | 4,5—8,5                   | $\text{Sb}_2\text{S}_3$ , $\text{Bi}_2\text{S}_3$ , $\text{PbS}$ за счет окисления серы                                     | галенит-антимонитовых и висмутиновых |
| <i>Stibiobacter senarmonitii</i>   | 5—7,5                     | $\text{Sb}_2\text{O}_3$   | сурьмяных руд                        |

Широко распространены гетеротрофные бактерии в рудных месторождениях, геохимическая деятельность которых изучена еще очень слабо. Однако установлено, что некоторые из них (*Pseudomonas denitrificans*, *P. fluorescens*), выделенные из сульфидных руд, окисляют  $\text{Sb}_2\text{O}_3^{-2}$  и  $\text{Sb}_4\text{O}_6^{-2}$ . Могут ли они использовать энергию окисления восстановленных соединений серы, до сих пор не ясно. Очевидно, их деятельность связана с образованием органических кислот, способных разлагать минералы.

Итак, в зоне окисления сульфидных месторождений возникает сернокислая среда, сульфиды замещаются сульфатами, идет сернокислотное выветривание, одновременно разрушаются минералы рудовмещающих пород, их замещают вторичные минералы — ярозит, гетит, англезит, антлерит, дигенит и др. Над окисленным рудным телом при образовании в больших масштабах окислов железа формируется так называемая «железная шляпа». Если вмещающие породы карбонатны, то при воздействии серной кислоты образуется в большом количестве гипс, серная кислота нейтрализуется. Если породы бескарбонатны, то агрессивные сернокислые воды выносят из водоносных горизонтов в виде сульфатов щелочные и щелочноземельные металлы, тяжелые металлы группы железа и другие; обра-

зуются отбеленные зоны, где остаются наиболее устойчивые к серной кислоте минералы — кварц, из вторичных минералов — каолинит.

При выходе на поверхность в виде источников кислые воды, обогащенные сульфатами меди, цинка, кобальта, железа, алюминия, никеля и других элементов, обуславливают формиро-

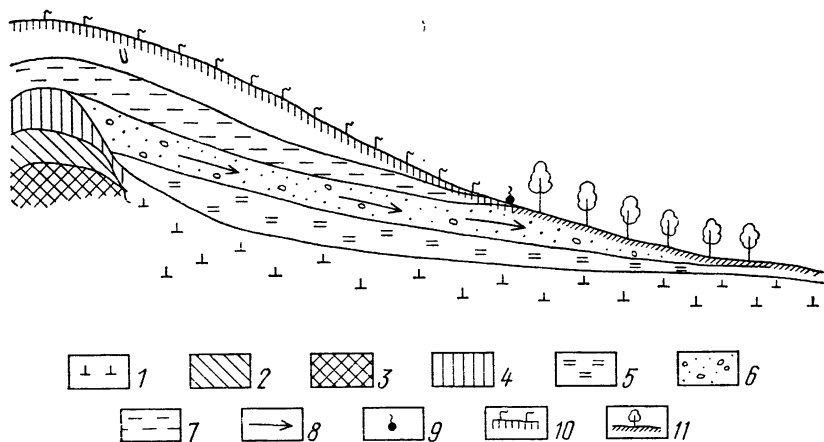


Рис. 18. Геохимический аномальный ландшафт с кислыми тионовыми солончаками в сухой степи вблизи медноколчеданного месторождения (Глазовская и др., 1960): 1 — отбеленная каолинизированная кора выветривания порфириров и туфов; 2 — медный колчедан; 3 — серный колчедан; 4 — зона окисления колчеданных руд, бурый железняк; 5 — водоупорные юрские глины и углистые отложения; 6 — водоносные юрские пески, галечники и конгломераты; 7 — пестроцветные гипсоносные плиоценовые глины; 8 — поток кислых (рН—1,5—2), сульфатных купоросных вод, содержащих сульфаты Fe и Al; 9 — источник кислых вод; 10 — южные карбонатные черноземы под ковыльно-типчаковой степью на четвертичных суглинках; 11 — кислые сульфатные солончаки и солонцово-солончаковые почвы в березовой роще, тянущейся вдоль русла кислого ручья

вание кислых (тионовых) солончаков. На подобных солончаках близ одного из медноколчеданных месторождений Южного Урала среди сухой степи появилась березовая роща (рис. 18).

Кислые квасцовые (тионовые) почвы распространены на заболоченных морских побережьях, в обсыхающих приморских дельтах, что связано с окислением гидротроиллита и пирита, которые образовались в прошлом за счет восстановления сульфатов морских вод при большей обводненности территории и господстве восстановительного режима. Окисление сульфидов тионовыми бактериями сопровождается образованием серной кислоты, замещением карбонатов кальция гипсом, растворением окислов алюминия и железа с образованием квасцов:  $Al_2(SO_4)_3$ ,  $Fe_2(SO_4)_3$ . Кислые заболоченные квасцовые почвы формируются в умеренных широтах на низменных побережьях Швеции и Финляндии (Ботнический залив), на польдерах и

маршах Голландии, они нередки в дельтах рек субтропиков и тропиков, обнаружены в дельте Муррея, на территории Юго-Восточной Азии, Южной Америки, где имеют местные названия, например: «proto-poto», «katclay» и др.

Сернокислотное выветривание характерно для выходящих на поверхность месторождений серы, вокруг которых образует-

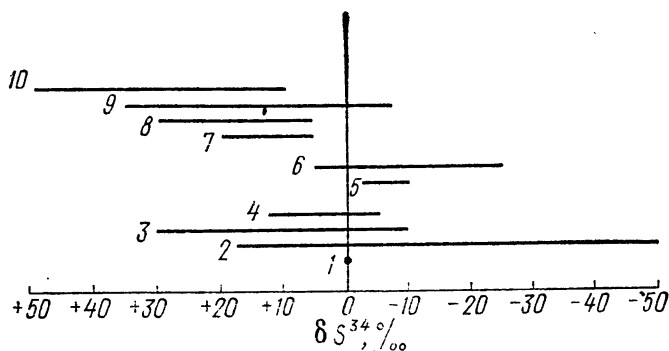


Рис. 19. Распределение стабильных изотопов серы в различных природных соединениях (отклонение от стандарта  $S^{34}$  ‰) (Дубинина, 1977). Сера сульфидов: 1 — метеоритов, стандарт; 2 — гидротермальных жил; 3 — осадочных сульфидов; 4 — изверженных кислых и основных пород. Сероводород: 5 — вулканов; 6 — биогенный; сера сульфатов: 7 — океанической воды; 8 — соляных штоков; 9 — гипса в известняках; 10 — кальцитовых зон кепроков

ся зона ярко-белого цвета выщелоченных пород, формируются кислые «купоросные» воды с высоким содержанием сульфата железа. При смешении этих вод с пресными выпадает ржавый осадок гидрата окиси железа (лимонит), обрамляющий зону сернокислотного выветривания.

При разработке сульфидных руд и сернистых углей извлекаемые на поверхность сульфиды окисляются; образуются кислые рудничные воды, в которых развиваются тионовые бактерии. Эти воды очень агрессивны, корродируют металлическое оборудование. Из-под отвалов пустой породы, угольных терриконов, содержащих рассеянные сульфиды, вытекают кислые воды с pH 1,5—2,0, под их воздействием гибнет растительность, наблюдается резкое подкисление и деградация почв. Для локализации и нейтрализации этих потоков на их пути закладывают специальные известковые барьеры, проводят известкование почв, загрязненных кислыми водами.

**Фракционирование изотопов серы.** В земной коре распространены четыре стабильных изотопа серы:

|          | Число протонов | Число нейтронов | Масса атома | Встречаемость, % |
|----------|----------------|-----------------|-------------|------------------|
| $S^{32}$ | 16             | 16              | 31,97089    | 35,06            |
| $S^{33}$ | 16             | 17              | 32,9800     | 0,74             |
| $S^{34}$ | 16             | 18              | 33,97710    | 4,18             |
| $S^{36}$ | 16             | 20              | 35,975      | 0,016            |

Соотношение изотопов серы в различных природных объектах неодинаково. В качестве стандарта принято отношение  $S^{32}$  к  $S^{34}$  в сульфидных метеоритах, где оно составляет 22,21 (рис. 19).

Величину относительного обогащения, или обеднения, данного объекта ( $x$ ) более тяжелым изотопом  $S^{34}$  рассчитывают по уравнению

$$S^{34}(x) = \frac{S^{32}/S^{34} \text{ стандарта} - S^{32}/S^{34}(x)}{S^{32}/S^{34}(x)} \cdot 1000.$$

$S^{34}(x)$  может иметь положительное и отрицательное значение.

Обнаруживается тенденция обеднения тяжелым изотопом природных соединений серы, образовавшихся с участием микроорганизмов, это сульфиды осадочного происхождения и биогенный сероводород; сульфиды изверженных пород и сульфаты эвапоритов, наоборот, обогащены относительно стандарта легким изотопом серы (см. рис. 19).

## ГЛАВА 6

### СОСТАВ НАДЗЕМНОЙ И ПОДЗЕМНОЙ АТМОСФЕРЫ КАК ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

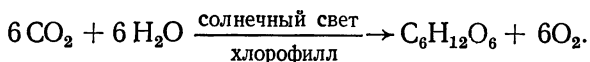
#### Фотосинтез и свободный кислород в приземной атмосфере

В начале геологической истории, когда еще не было фотосинтезирующих организмов, атмосфера не содержала свободного кислорода и в ней, если исключить пары воды, было около 90% углекислоты и 6,4% азота (Robey, 1967). В процессе эволюции атмосферы и океана большое место ученые отводят дегазации мантии, выделившей за время существования Земли в атмосферу и гидросферу следующие водяные пары и газы:  $H_2O$  —  $1,5 \cdot 10^{24}$  г;  $N_2$  —  $3,8 \cdot 10^{21}$  г; C (в виде CO,  $CO_2$ ,  $CH_4$  и др.) —  $5 \cdot 10^{22}$  г; Cl —  $3 \cdot 10^{22}$  г; S —  $3 \cdot 10^{22}$  г (Виноградов, 1964, 1967). Кроме того, при радиоактивном распаде выделилось  $15 \cdot 10^{19}$  аргона и  $3,5 \cdot 10^{15}$  гелия, их содержание в современной атмосфере соответственно 0,93 и 0,00052 объемных процента, гелия — меньше, так как он улетучивается в космос. В составе продуктов дегазации мантии нет свободного кислорода; на земную поверхность этот элемент поступал лишь в связанной форме:  $H_2O$ ,  $CO_2$ , CO,  $SO_2$  и др.

Единственная известная и широко распространенная на Земле реакция продуцирования свободного кислорода — фотосинтез, осуществляемый организмами, содержащими хлорофилл или другие фотосинтезирующие пигменты.

Первые фотосинтезирующие организмы на Земле — сине-зеленые водоросли с помощью пигментов пикобилина и хлорофилла, поглощая солнечную энергию, синтезировали из угле-

кислоты и воды углеводы и другие органические соединения. Обобщенно эту реакцию можно представить в виде



Кислород при фотосинтезе выделяется, как показали эксперименты с мечеными атомами, за счет разложения воды: водород, который используется на восстановление  $\text{CO}_2$ , входит в состав органического вещества, а  $\text{O}_2$  уходит из тела растения в атмосферу. На протяжении около 2 млрд. лет, в архее, нижнем и среднем протерозое этот процесс совершался только одноклеточными синезелеными водорослями, они-то и подготовили необходимые для жизни животных и бесхлорофильных растений запасы кислорода в атмосфере. По мере заселения Земли вышшими зелеными растениями процессы фотосинтеза активизировались, ассимилированный углерод в значительной степени аккумулировался в органогенных породах, в известняках, доломитах, атмосфера «очищалась» от углекислоты и к началу палеозоя стала близка по составу к современной. Освобождению атмосферы от углекислоты способствовало и появление животных с известковым скелетом.

В настоящее время растения продуцируют ежегодно  $3,2 \cdot 10^{11}$  т кислорода, из них почти 11% образуют наземные растения и около 89% — водные. Таким образом, главными продуцентами кислорода в настоящее время остаются микроорганизмы, образующие фитопланктон, основные представители которого — диатомеи и динофлагелляты. Наряду с хлорофиллом для них характерны такие фотосинтезирующие пигменты, как каротиноиды; пигменты фикобилина встречаются в фитопланктоне синезеленых водорослей как пресных, так и соленых вод. Глубина, до которой происходит фотосинтез, зависит от количества падающего на водную поверхность света и прозрачности воды, наибольшая — 100 м (Ентиг, 1974). Световые волны различной длины проникают на разную глубину; организмы, живущие на небольших глубинах, синтезируют углерод при свете от светло-голубого в чистых водах до желто-коричневого в мутных. Интенсивность фотосинтеза с глубиной уменьшается, на что кроме света влияет также и наличие азота, углекислого газа — основных компонентов построения органических соединений.

При разложении органических остатков на суше и в океане свободный кислород расходуется на окисление восстановленных углерода, водорода, азота. Существует определенное равновесие между потреблением и выделением кислорода. Его положительный баланс в атмосфере может создаваться при захоронении и литификации органических остатков; отрицательный — при сжигании горючих ископаемых и расходовании свободного кислорода на окисление углерода до углекислоты.

В процессе биологического круговорота углерода ежегодно создается около  $267 \cdot 10^9$  т двуокиси углерода, включая поступления его от дыхания растений, микроорганизмов, животных, человека (Дювиньо, 1974). К этому количеству прибавляется углекислота, образующаяся при сжигании горючих ископаемых —  $15-25 \cdot 10^9$  т в год, что в 100—150 раз больше, чем поступает ювенильной ( $0,15 \cdot 10^9$  т год). Таким образом, техногенная углекислота в атмосфере составляет от 6 до 10% ежегодного нормального ее притока, происходящего в результате природных процессов. Эта величина имеет тенденцию к повышению.

### Состав почвенной атмосферы

В почве содержится большое количество газов. Одни находятся в свободном состоянии и представляют собой почвенную атмосферу, другие поглощаются почвенным раствором и сорбируются твердой фазой почвы (минеральными и органическими коллоидными частицами). Адсорбция различных газов почвенными частицами неодинакова и по способности поглощаться почвой они образуют ряд:  $\text{NH}_3 > \text{CO}_2 > \text{O}_2 > \text{N}_2 > \text{H}_2\text{S} > \text{CH}_4$ . Наиболее активные поглотители газов почвы — гумус и гидроокислы железа.

Для биологических процессов, протекающих в почве, наибольшее значение имеет свободный воздух и воздух, растворенный в почвенной воде. Общий объем почвенного воздуха —  $120 \cdot 10^{12}$  м<sup>3</sup>.

Количество воздуха в почве — величина непостоянная и зависит от ряда факторов и прежде всего от порозности и влажности почвы (поскольку воздух и вода занимают одно и то же пространство в почве, то увеличение величины одного из этих компонентов ведет к уменьшению другого), типа почв, обработки и т. д. Объем его в разных типах почв в среднем колеблется от 8 до 35%.

Газы, образующиеся в почве, осуществляют важную функцию в почвенных процессах и в общем газовом обмене земной коры. Поглощение почвой кислорода и выделение углекислоты отличается высокой интенсивностью и огромными масштабами: за 1 ч потребляется кислорода 1000—4000 л/га, примерно столько же выделяется углекислого газа. В почве с небольшим содержанием влаги каждый час происходит полное обновление воздуха в слое до глубины 20 см в основном благодаря диффузии и частично конвекции. Несмотря на быстрый обмен между почвенным и атмосферным воздухом выравнивания их газового состава не происходит, поскольку почвенные микроорганизмы и корни растений все время изменяют газовую фазу почвы.

По весу и объему составляющих газов почвенный воздух сильно отличается от атмосферного; последний состоит из азота — 79,1%, кислорода — 20,96, углекислоты — 0,03% и незна-

чительного количества инертных газов (неон, аргон, гелий, криптон и др.). В почве же намного больше, чем в атмосфере, углекислого газа — от 0,2 до 6 и даже 10%, кислорода, наоборот, намного меньше — в среднем 7—8% и с глубиной эта величина заметно снижается, хотя и не до нуля, поэтому даже в глубоких горизонтах хорошо дренированных почв протекают аэробные процессы. В почвенном воздухе содержится значительное количество парообразной воды, оказывающей существенное влияние на развитие микроорганизмов, особенно в засушливых районах. Концентрации же водорода и аммиака незначительно выше, чем в атмосфере.

Кроме газов, аналогичных атмосферным, в почвенном воздухе есть и многие другие, образующиеся в результате деятельности организмов (микроорганизмов, растений, животных). Наибольшее их количество и разнообразие обусловлено жизнедеятельностью микроорганизмов: углекислота, азот, окислы азота, аммиак, сероводород, водород, метан, этан, бутан, пропан, этилен, пропилен, бутен и ряд других газообразных углеводородов. Микроорганизмы могут разрушать органические соединения ртути, поставляя таким образом диметилсульфид  $(\text{CH}_3)_2\text{S}$ , метилмеркаптан  $(\text{CH}_3\text{SH})$ , этилмеркаптан  $(\text{C}_2\text{H}_5\text{SH})$  и др. В почве благодаря им накапливается много и органических летучих веществ. Некоторые из них могут влиять на рост и развитие микроорганизмов (метиламин стимулирует продукцию зигоспор гриба *Rhizopus*) или действуют как ингибиторы (ацетальдегид, хлористый метил и др.). Ряд актиномицетов выделяет летучие антибиотики; имеются данные, указывающие на присутствие в почвенном воздухе витаминов.

Состав почвенного воздуха изучен еще сравнительно слабо. Не определены скорости образования и удаления многих газов. Хотя, например, установлено, что содержание азота не подвергается резким колебаниям и незначительно отличается от атмосферного.

### **Участие микроорганизмов в образовании газообразных соединений азота в атмосфере и почве**

Достаточно хорошо исследована роль бактерий в круговороте азота. Один из этапов этого круговорота азотфиксация — биохимический процесс, свойственный только прокариотам (см. гл. 4).

Свободный молекулярный азот образуется путем денитрификации, осуществляемой также прокариотами, но лишь небольшой группой микроорганизмов, способных использовать нитрат вместо кислорода в анаэробных условиях (неспороносные палочки, бациллы, метилотрофные почкующиеся бактерии). Поскольку в атмосфере содержится большое количество молекулярного азота, а процессы денитрификации и азотфиксации предположительно уравновешены, то существенных изменений в балансе этого элемента не происходит.

Бактериальная денитрификация — единственный источник образования закиси азота ( $N_2O$ ). Это соединение не растворяется и, попадая в атмосферу, не вымывается дождями. Небольшое количество  $N_2O$  обусловлено ограниченностью действия денитрификаторов в анаэробных условиях.

Атмосферный аммиак поступает из почвы, в которой он образуется при разложении биомассы микроорганизмами. Большие прибавки аммиака дает разложение уробактериями мочевины, содержащейся в почве в больших количествах.

Таким образом, деятельность бактерий в образовании газообразных соединений азота весьма значительна; в атмосферу из почвы ежегодно поступает  $NO$  — 501 млн. т,  $N_2O$  — 1 000 000 и  $NH_3$  — 1160 млн. т (Попов, 1973).

Концентрация содержащихся в атмосфере соединений серы (аэрозоль сульфатов,  $SO_2$ ,  $H_2S$ ) сравнительно мала, так как они довольно быстро вымываются осадками и поступают на земную поверхность. Наличие в атмосфере  $SO_2$  — следствие в основном техногенной деятельности (сжигания угля, нефти, плавки сернистых руд), частично из вулканов, но не биологическим путем. Восстановленные газообразные соединения серы, например  $H_2S$ , обязаны своим происхождением главным образом микроорганизмам. Около 90% сероводорода на земной поверхности производится сульфатвосстанавливающими бактериями. Однако не весь сероводород, продуцируемый этой группой микроорганизмов, поступает в атмосферу, поскольку значительная часть его окисляется в сульфаты литотрофными бактериями, фотосинтезирующими и бесцветными. Все они представляют собой бактериальные фильтры. Наиболее интенсивно процесс сульфатредукции протекает в таких экосистемах, как мангры и другие тропические биомы, пограничные между океаном и сушей, а также в донных отложениях морей. В зонах активной сульфатредукции отмечается максимальное поступление  $H_2S$  в атмосферу.

### **Роль микроорганизмов в образовании и связывании окиси углерода**

Окись углерода — один из важнейших микрокомпонентов атмосферы. Долгое время считалось, что происхождение  $CO$  не связано с живыми организмами. Однако со временем ученые пришли к заключению, что это естественный компонент атмосферы и ее круговорот тесно связан не только с абиогенными, но и с биогенными процессами. Несмотря на все увеличивающийся рост антропогенных выбросов, значительных изменений в концентрации  $CO$  в атмосфере не происходит, что свидетельствует о наличии в природе процессов, вызывающих удаление этого газа.

Мощный биологический источник  $CO$  — океан, поверхностные воды которого перенасыщены окисью углерода почти в 30 раз по сравнению с атмосферой. В океане образуется за

год  $2,2 \cdot 10^8$  т СО благодаря беспозвоночным, морским водорослям и вследствие процессов фотохимического разложения последних. Незначительное количество СО продуцируют *Algino-tonas*, *Brevibacterium* и цианобактерии.

В почве при определенных условиях многие высшие растения, микроскопические грибы, некоторые дрожжи, энтеробактерии и псевдомонады способны производить этот газ, хотя как источник атмосферного СО их пока не берут в расчет. Есть сведения и о возникновении СО в почве при анаэробных условиях. К сожалению, данные о биологическом образовании СО малочисленны и разрозненны, тем не менее считается, что биогенный источник по масштабу равен или слегка уступает антропогенному.

Главный регулятор СО в атмосфере — почва: при повышенном содержании СО в воздухе она поглощает его ( $5—6 \cdot 10^8$  т/год в основном благодаря деятельности карбоксидобактерий), при пониженном — отдает в приземную атмосферу.

Связывание окиси углерода частично происходит в тропосфере путем фотохимических реакций. Многими учеными отмечено, что листья некоторых высших растений поглощают СО на свету. Гемопротейды, содержащиеся в животных, растениях и микроорганизмах, способны тоже связывать СО. Некоторые водоросли могут окислять СО до  $\text{CO}_2$ , но роль всех этих факторов в поглощении СО в целом незначительна.

Бактерии, окисляющие СО (карбоксидобактерии), распространены в почве, воде, илах водоемов и принадлежат к близкой к псевдомонадам группе родов, способных к трем типам питания: органо-, авто- и метилотрофии.

Наряду с этими существуют и другие микроорганизмы, способные осуществлять эту функцию в неспецифических побочных реакциях: в анаэробных условиях — метанооксиляющие бактерии, некоторые микроскопические грибы, метансарцины, *Desulfovibrio desulfuricans*, ряд фотосинтезирующих бактерий, *Clostridium welchii*, *Clostridium Pasteurianum*. Однако несмотря на обилие таких микроорганизмов, роль их незначительна по сравнению с карбоксидобактериями, для которых СО — источник энергии.

### Образование и окисление молекулярного водорода

Ежегодно с земной поверхности в атмосферу поступает  $22—33 \cdot 10^{12}$  г  $\text{H}_2$ ,  $10—18\%$  этого количества производят микроорганизмы (особенно обитающие в океанах, морях, озерах, болотах и в почвах рисовых полей), значительная часть антропогенного происхождения и часть — продукт фотохимического окисления метана в тропосфере.

Способность выделять водород распространена не только у прокариотов, но и у эукариотов. Образование  $\text{H}_2$  протекает в основном под влиянием анаэробных и факультативно анаэробных микроорганизмов, реже аэробных, получающих энергию

вследствие окисления различных химических соединений (хемотрофы) или использующих в качестве энергии свет (фототрофы). Среди прокариотов к таким относятся бактерии факультативно анаэробные, переключающиеся в отсутствие кислорода на брожение с образованием водорода (*E. coli*, *Citrobacter freundii*, *Vac. polymyxa* и др.); сульфатвосстанавливающие; некоторые метанообразующие (*Methanobacterium ruminantium*, *Methanococcus vannielii*); азотобактер; клубеньковые; облигатные аэробы — *Corynebacterium autotrophicum*; отдельные виды рода *Clostridium*; многие представители микрофлоры рубца жвачных животных; фотосинтезирующие (пурпурные и зеленые бактерии), цианобактерии. Водород выделяется при разложении микроорганизмами самых различных органических соединений.

**Окисление водорода.** Водородокисляющие бактерии живут в почве, в водной среде, где их роль особенно велика, и представлены наиболее распространенными в природе видами рода *Alcaligenes*, водородными псевдомонадами, обитателями почв и илов, многими микобактериями, актиномицетами, водными микроорганизмами (*Microcyclus*, *Aquaticus* и др.).

Все перечисленные микроорганизмы обладают способностью роста за счет окисления водорода в реакциях катаболизма, обусловленных наличием гидрогеназы и полной цитохромной цепи переноса электрона на кислород. Главенствуют в процессе удаления водорода почвой, по-видимому, водородные бактерии (представители микрофлоры рассеяния). Установлено, что содержание  $H_2$  в почвенном воздухе глеевых, псевдоглеевых и светло-каштановых почв с глубиной увеличивается. Это свидетельствует о потреблении водорода микроорганизмами в верхних хорошо аэрируемых горизонтах.

### **Роль микроорганизмов в образовании и окислении метана**

Метан — широко распространенный компонент газовой фазы почвы входит и в состав атмосферы Земли. Основным источником атмосферного метана считается земная поверхность. Установлено, что 80% атмосферного метана имеет современное биологическое происхождение и только 20% образовалось более 50 тысяч лет назад (Беляев, 1975). Микробиологические процессы, протекающие в самых различных природных экосистемах, обуславливают постоянное поступление метана в атмосферу. Он образуется из углекислого газа и водорода в анаэробных условиях — в пресных водах (озерах), болотах, где нет сульфатов, в морях под слоем сульфатредуцирующих бактерий, значительно меньше — в почвах, а в некоторых озерах — и из ацетата; например в глубоководной части оз. Киву (Африка), обильно населенной метанообразующими бактериями, накапливается до 50 км<sup>3</sup> метана (Deuser et al., 1973). В атмосферу он поступает главным образом из пресноводных

болот, маршей или мелководных озер, так как в глубоководных системах перехватывается метанооксиляющими (метилотрофными) бактериями. Ежегодно метана поступает в атмосферу из всех озер планеты —  $1,25-25 \cdot 10^6$  т.

В морских осадках бактериальное метанобразование (восстановление  $\text{CO}_2$  и метильных групп ацетата) менее интенсивно, по-видимому, из-за более высокого содержания сульфатов. Достаточно крупный источник метана — океан, здесь его выделяется в пересчете на общую площадь океана —  $(4-6,7) \cdot 10^6$  т в год.

Метанобразующие бактерии считаются основным источником метана и в толще осадочных пород, где в определенной гидрогеохимической обстановке могут образовывать газовые скопления, постепенно мигрирующие в атмосферу.

Немногочисленные сведения относительно скорости образования метана в почвах несколько противоречивы. По некоторым данным, она не превышает  $50-100$  г  $\text{CH}_4/\text{м}^2$  в год. Выделяется он также жвачными животными и человеком как конечный продукт кишечной ферментации. Часть метана поступает в атмосферу в результате вулканической деятельности.

Метанооксиляющие бактерии в природе представлены водными и почвенными формами, обычно существующими в естественных ландшафтах в ассоциациях с гетеротрофными. Обитают они в илах водоемов, лечебных грязях, заболоченных почвах, озерных поймах, сточных водах и других естественных субстратах, где метан образуется биохимическим путем, или в местах накопления метана геохимического происхождения (угольные шахты, газовые месторождения). Вовлечение в биологический круговорот углеводородных газов глубинного происхождения следует рассматривать как постоянный дополнительный источник углерода и энергии, которые трансформируются метанооксиляющими бактериями в сложные органические соединения. В настоящее время считается общепризнанным, что метан окисляется бактериями до углекислого газа и воды, через метанол, формальдегид и формиат  $\text{CH}_4 \rightarrow \text{CH}_3\text{OH} \rightarrow \text{HCHO} \rightarrow \text{HCOOH} \rightarrow \text{CO}_2$ . Так как метанооксиляющие бактерии физиологически и таксономически едины, то это позволило выделить их в самостоятельное семейство *Methylomonadaceae*, включающее четыре рода: *Methylomonas*, *Methylococcus*, *Methylosinus*, *Methylocystis*.

Интенсивность микробного окисления метана в природных условиях неодинакова: например, в поверхностных горизонтах озер Марийской АССР —  $0,6-6,4 \cdot 10^{-2}$  см<sup>3</sup>/л/сут; в оз. Черный Кичегер с глубиной наблюдается ее повышение от 0,007 в верхнем горизонте до 0,4 см<sup>3</sup>/л/сут на глубине 4,5 м.

Ассимиляция микроорганизмами метана предотвращает его попадание в атмосферу. Микробное окисление  $\text{CH}_4$  с экологической точки зрения — второй (после хемосинтеза) важнейший процесс в водоемах.

Метанооксиляющие бактерии обнаружены почти во всех почвенных типах, даже если нет контакта последних с природным газом; по-видимому, это следствие наличия покоящихся форм облигатных метилотрофов в почвах, где практически всегда биологическим путем образуется метан и другие углеводородные газы (Adams et al., 1972). Благодаря их деятельности ежегодно в биосферу поступает  $7,9 \cdot 10^8$  т углерода.

Существование в природе метанооксиляющих бактерий, для которых метан — единственный источник углерода, является основным фактором, препятствующим его накоплению в атмосфере.

Микроорганизмы способны формировать различные газообразные соединения, которые даже в незначительных концентрациях могут оказывать сильное воздействие на человека, растения, микронаселение. Одно из таких соединений — этилен, образуемый некоторыми анаэробами и аэробными грибами. Удаление этилена из почвенного и атмосферного воздуха происходит благодаря окислению его многими почвенными организмами, в частности микобактериями. Ряд бактерий вырабатывает нитриты (при неполном восстановлении нитрата и нитрификации) и первичные амины (вследствие разложения азотистых соединений), служащие источником нитрозаминов, обладающих канцерогенным, мутагенным и тератогенным действием.

Цианистый водород и цианистые соединения, диметиларсин и другие метилированные токсичные соединения — тоже результат деятельности микроорганизмов.

## ГЛАВА 7

### МИКРООРГАНИЗМЫ В ГЕОХИМИИ ЖЕЛЕЗА И МАРГАНЦА

Железо и марганец принадлежат к группе сидерофильных элементов, в которую входят также Pb, Zn, Cu, Co, Ni; близость химических свойств атомов в пределах семейства обуславливает совместное их нахождение в природе. Все эти элементы имеют переменную валентность, поэтому в их геохимии большую роль играют окислительные и восстановительные микробиологические процессы. Ниже рассматривается биогеохимия железа и марганца; но многие процессы относятся и к остальным членам этого семейства.

Железо — широко распространенный элемент, его кларк в литосфере — 4,65%; кларк марганца — значительно ниже — 0,1%. В литосфере и биосфере Fe и Mn распределены неравномерно:

| Концентрация в объ-<br>ектах литосферы | Кк Fe | Кк Mn | Концентрация в произ-<br>водных биосферы | Кк Fe | Кк Mn  |
|--|-------|-------|--|-------|--------|
| Литосфера                              | 1     | 1     | осадочные породы (гли-<br>ны, сланцы)    | 0,65  | 0,85   |
| Кислые породы                          | 0,53  | 0,54  | песчаники                                | 0,20  | 0,00   |
| Основные породы                        | 1,68  | 1,50  | карбонатные породы                       | 0,07  | 1,1    |
| Ультраосновные по-<br>роды             | 1,93  | 1,62  | почвы                                    | 0,74  | 0,9    |
|  |       |       | конкреции в почвах                       | 3—10  | 10—150 |
|  |       |       | конкреции морские                        |       | 10—500 |
|  |       |       | латериты                                 | 5—10  | 5—10   |
|  |       |       | осадочные железные<br>руды               | 5—15  | 2—200  |
|  |       |       | бокситы                                  | 2—10  | 1—4    |
|  |       |       | живое вещество                           | 0—04  | 0,08   |

Биофильность у Fe — 0,04, у Mn в 2 раза выше. Железо присутствует в двух- и трехвалентных формах, марганец — в двух-, трех- и четырехвалентных. В первичных минералах в изверженных породах Fe и Mn находятся преимущественно в двухвалентной форме. В биосфере в присутствии свободного кислорода, воды, углекислоты, организмов при выветривании пород эти элементы окисляются.

Железо окисляется при более низком окислительном потенциале, чем марганец, в широком интервале pH не только микробиологическим, но чисто химическим путем, но если pH ниже 5, то лишь при содействии специфических микроорганизмов — железобактерий. Даже в очень сильноокислой среде, при pH 2, в окислении Fe<sup>2+</sup> участвует *Thiobacillus ferrooxidans*.

Марганец в отличие от железа при значениях pH, господствующих в почвах и природных водах, практически во всех случаях окисляется микробиологическим путем, чисто химическое его окисление возможно лишь при pH > 9; Mn может окисляться до трех- и четырехвалентной формы, последняя наиболее устойчива.

Выход энергии при окислении двухвалентного железа выше, чем двухвалентного марганца, поэтому окисление Fe осуществляется не только гетеротрофными, но и автотрофными микроорганизмами, а Mn — только гетеротрофными, так как энергия, выделяющаяся при окислении, слишком мала, необходим дополнительный ее источник — органическое вещество.

Оба элемента — слабые основания; в водных растворах их соли гидролитически расщепляются, а гидроокислы выпадают в осадок: гидроокислы железа осаждаются даже в кислой среде при pH—2,48, гидроокислы марганца — в нейтральной и щелочной. Эти различия определили некоторое разделение элементов и изменение их соотношений в различных объектах биосферы. На всех этапах геохимической истории Fe и Mn и в современных процессах их трансформации в биосфере участвуют микроорганизмы. Изменение валентных форм — окисление и восстановление этих металлов происходит при участии разных групп автотрофов и гетеротрофов.

Существенное значение в биогеохимии Fe и Mn имеет способность их вступать в реакцию с органическими кислотами — продуктами жизнедеятельности и разложения высших и низших растений; образуются сложные хелатные металлоорганические комплексы. Последние служат энергетическим материалом для гетеротрофных микроорганизмов; разложение органической составляющей органо-железистых и органо-марганцевых комплексов, освобождение и окисление металлов обуславливают их концентрацию в коре выветривания, почвах, донных отложениях пресноводных водоемов и морей.

### Микробиологические процессы окисления и концентрации железа и марганца

**Железобактерии.** Этот термин был введен С. Н. Виноградским (1888) для микроорганизмов аноксидантов, которые способны использовать для жизненных процессов энергию окисления закисного железа в окисное. К этой группе микроорганизмов исследователи проявляют большой интерес, что объясняется их существенным значением как в природных процессах, так и в практической деятельности людей. Одной из первых обобщающих работ по их изучению была монография Н. Г. Холодного (1922) «Железобактерии», ряд статей В. О. Калиненко (1946) и др. Тем не менее до сих пор нет полной ясности относительно того, какие микроорганизмы следует причислять к железобактериям, нет четкости ни в их систематике, ни в их таксономии.

Микроорганизмы, окисляющие Fe, можно разделить на четыре группы.

1. В первую группу входят облигатно-ацидофильные автотрофные бактерии, окисляющие железо в кислой среде: *Thiobacillus ferrooxidans* (ранее описанный в главе о круговороте серы), строгий хемолитотроф, ассимилирует двуокись углерода из атмосферы за счет энергии, получаемой при окислении  $Fe^{2+}$ :  $4FeSO_4 + 2H_2SO_4 + O_2 = 2Fe_2(SO_4)_3 + 2H_2O$ . Энергетическая эффективность этого процесса очень низка и для связывания 16 г  $CO_2$  требуется окислить 120 г  $FeSO_4$  (или для того, чтобы образовался 1 г сырой биомассы железобактерий, необходимо окислить 500 г сернокислого железа). *Th. ferrooxidans* может окислять также двухвалентное железо карбоната до трехвалентного и получать около 40 ккал энергии:  $4FeCO_3 + O_2 + 6H_2O = 4Fe(OH)_3 + 4CO_2$ . В природе *Th. ferrooxidans* обычно развивается в условиях: наличия закисного железа в виде солей или сульфидных минералов; присутствия углекислоты и кислорода; достаточного количества N, P и минеральных солей; оптимума температуры 30—35°.

Способен окислять Fe в кислой среде и осуществлять хемолитотрофный обмен *Leptospirillum ferrooxidans*, относящийся к небольшим спириллам, обитающим в водоемах.

Термофильный организм Briery, выделенный в 1973 г., растущий в кислой среде, окисляет не только Fe, но и S. Он очень сходен с микоплазмами, развивается в температурных границах 45—70° и при оптимуме рН 2.

2. Вторая группа «собственно железобактерий» (вернее — железомарганцевых бактерий) включает микроорганизмы, окисляющие Fe и Mn при реакции среды, близкой к нейтральной, и поэтому образующие скопления гидроокислов железа (охру)

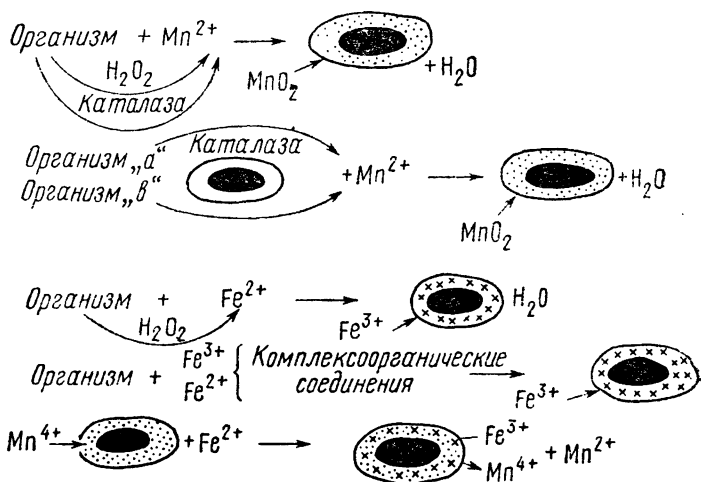


Рис. 20. Аккумуляция гидроокислов на клетках железомарганцевых бактерий, типы реакций

и марганца. На большом экспериментальном материале показано, что этим микроорганизмам присущ гетеротрофный тип обмена; окисление Fe и Mn не имеет для них энергетического значения и не служит источником энергии для ассимиляции углекислоты (Дубинина, 1977). Установлено, что железобактерии, обитающие в почвах или водоемах с нейтральной или слабощелочной реакцией среды (*Metallogenium*, *Leptothrix*, *Siderocapsa* и другие), при окислении органического вещества выделяют в качестве продуктов метаболизма перекись водорода, которая может не только угнетать рост и развитие клеток, но и вызывать их полный лизис. Физиологическая роль  $Fe^{2+}$  и  $Mn^{2+}$  заключается в устранении ингибирующего действия продукта обмена —  $H_2O_2$ . Осуществляется это таким образом. Некоторые микроорганизмы выделяют перекись водорода и одновременно каталазу. Под влиянием этого фермента  $H_2O_2$  разлагается на воду и кислород; последний окисляет присутствующие в среде обитания двухвалентные Fe и Mn. Их гидроокислы откладываются или на поверхности клеточных структур, в капсулах или чехлах (рис. 20).

Если микроорганизмы, вырабатывающие  $H_2O_2$ , не обладают каталазой, то часто наблюдается их симбиоз с организмами, выделяющими этот фермент.

Возможен также вариант отложения  $Fe^{+3}$  в оболочке микроорганизмов либо на поверхности клеток, если организм покрыт капсулой или имеет чехол и в процессе жизнедеятельности выделяет  $H_2O_2$ . В некоторых случаях  $Fe^{+2}$  окисляется до  $Fe^{+3}$  даже в отсутствие каталазы.

Отложение окислов железа в капсулах организмов может происходить и при использовании бактериями комплексорганических соединений закисного и окисного железа, независимо от образования перекиси водорода, хотя ее присутствие заметно ускоряет окисление закисного железа.

Если в среде находится восстановленное железо, а клетки железобактерий покрыты двуокисью марганца, то чисто химическим путем протекает обменная окислительно-восстановительная реакция, сопровождающаяся окислением и осаждением окислов железа с одновременным переходом в раствор двухвалентного марганца:  $Mn^{+4} + Fe^{+2} \rightarrow Mn^{+2} + Fe^{+3}$ . Такого рода процесс можно наблюдать в озерах при погружении покрытых окислами марганца клеток из микроаэрофильной зоны в анаэробную, куда поступает  $Fe^{+2}$  снизу из восстановленного горизонта иловых отложений.

В некоторых случаях при накоплении двуокиси марганца на поверхности клеток железобактерий окисление  $Mn^{+2}$  может происходить вследствие адсорбционных или автокаталитических явлений; вероятно, это имеет значение при формировании орудненных биогенных структур, но с достаточно заметной скоростью этот процесс идет лишь при  $pH > 8,5$ .

К гетеротрофным микроорганизмам, окисляющим преимущественно  $Fe$ , относят нитчатые железобактерии из родов *Leptothrix* и *Sphaerotilus*, образующие цепочки клеток, заключенные в общий чехол, где происходит отложение окислов  $Fe$  и  $Mn$ . Это единственные железобактерии, чистые культуры которых удалось получить, но все же слабо изучены их морфология, физиология и систематика (рис. 21).

Нитчатые железобактерии — аэробы, оптимальные условия для их роста создаются в микроаэрофильных зонах. Оптимум  $pH$  5,8—6,8, а пределы развития лежат в интервале 5—10.

*Sphaerotilus natans* — обычно обитает в загрязненных водоемах; в незагрязненных, где есть закисное железо, он растет с отложением окислов железа в чехлах (окислы марганца никогда в этом организме не накапливаются).

*Leptothrix ochracea* — одна из наиболее распространенных нитчатых железобактерий, свободно плавающая в воде, образует скопления ржавых окислов в ручьях, болотах, на выходе железистых источников. Участвует и в формировании железистых руд. Продуцируемые этим организмом тонкие железистые трубочки одинакового диаметра покрывают дно рек, озер и

болот как бы тонким пушистым осадком от желтого до оранжевого цвета.

Цилиндрический чехол этих бактерий, содержащий цепочки клеток, по мере отложения гидроокиси железа ограничивает доступ к ним закисного железа и кислорода, поэтому клетки оставляют старые чехлы и, выползая наружу, образуют новые. Таким образом появляются охристые осадки в водоемах. Вес

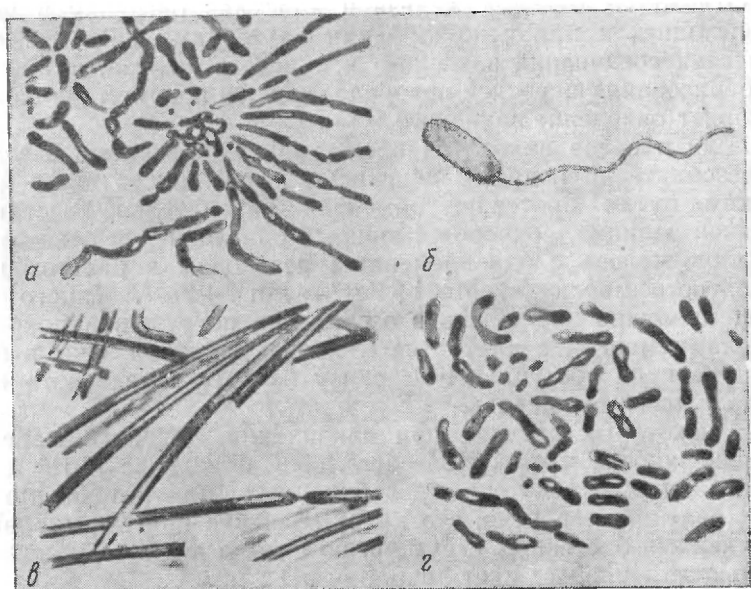


Рис. 21. Гетеротрофные нитчатые железобактерии (Берги, 1980): а — *Leptothrix lopholex*,  $\times 812$ , цепочки клеток, отходящие от прикрепленных дисков; б — *L. discophora*,  $\times 27100$ ; в — *L. ochracea*,  $\times 812$ ; г — *Sphaerotilus natans*,  $\times 812$

накопленного железа превышает вес самих клеток в сотни раз.

К этой же группе железобактерий относятся мелкие, не имеющие клеточной стенки организмы родов *Siderococcus* и *Gallionella*, принадлежащие к микоплазмам.

Значительно участие *Siderococcus* в образовании железистых отложений в озерах. В больших количествах они были обнаружены в илах озер Карелии. Один из представителей этого рода — *Siderococcus limoniticus* — строгий микроаэрофил, чаще обитает в илах на границе окислительно-восстановительной зоны и крайне редко — в водной толще. Зона роста в виде охристой тонкой прослойки обычно располагается в самом нижнем слое окислительного горизонта. Мелкие клетки этого организма обладают нитевидным придатком, объединяются по 8—10 штук в плавающие колонии, хотя жгутиков

не имеют. Нередко клетки *Siderococcus* сосредоточены на поверхности других микроорганизмов и, по-видимому, паразитируют на них. Все представители этого рода могут окислять только  $Fe^{+2}$ , но не  $Mn^{+2}$ .

К необычным по форме организмам относится *Gallionella*, населяющая водоемы и встречающаяся в больших количествах в переувлажненных горизонтах подзолистых почв тяжелого механического состава. Для нее характерны винтообразно закрученные ленты, или нити, состоящие из волокон, накапливающих окисное железо. На концах нитей (стебелька) обычно присутствуют бактериальные клетки.

В стебельке *Gallionella* была обнаружена органическая матрица и таким образом представление о чисто химической ее структуре опровергнуто (В. Итерсон, 1958). Типичный представитель рода *Gallionella* — *G. ferruginea* выделен из снеговых вод в Подмоскowie (Балашова, 1974); имеет вибрионидные клетки со жгутиками. Клетка образует стебелек — белковую строму, на его поверхности откладывается гидрат окиси железа; осаждает только окислы  $Fe$ . Этот вид распространен в воде мезотрофных и автотрофных озер, в олиготрофных встречается главным образом в грунтах. Благодаря низкому оптимуму температуры развития 6—8° она обычна в холодных водах озер зимой — весной. Часто обнаруживается в зоне железистых обрастаний илов, аэрируемых до дна водоемов, железистых источниках, системах водоснабжения.

3. Третью группу образуют гетеротрофы, которые не растут на свойственных сапрофитам средах. Они развиваются лишь в присутствии такого энергетического материала, как органоминеральные комплексы железа и марганца с ульминовыми и фульвокислотами. На основании детальных исследований микрофлоры подзолистых почв они выделены в особый род — *Redomicrobium*, отнесенный к семейству *Nurhomicrobiaceae* (Заварзин, 1961). Все представители этого рода — одноклеточные, крупные, палочковидные или овальные, почкующиеся организмы, развиваются в нейтральной или слабощелочной среде, тип питания — гетеротрофный, микроаэрофилы, откладывают либо бесформенные, либо сконцентрированные на гифах окислы железа или марганца. Обитают в относительно хорошо аэрируемых подзолистых почвах и песчаных подзолах, обнаружены в буроземах, серых лесных почвах и в красноземах Кавказа.

Наиболее распространен *P. ferrugineum* Arist.; его ожелезненные колонии состоят из клеток, соединенных сильно ветвящимися тонкими нитями. Реже встречается *P. podsolicum* Arist., похожий по форме колоний на предыдущий вид, но отличается тем, что аккумулирует не только  $Fe$ , но и  $Mn$ . *P. taupanicum* Arist. — новый вид, выделенный из подзолистых почв, образует мелкие, до 0,5 мм в диаметре, темноокрашенные, покрытые гидроокислами марганца, колонии; клетки диаметром

около 0,4 мкм, обычно круглые, реже овальные; колонии имеют причудливую форму, похожую на колонии *P. ferrugineum*, встречается реже, чем другие виды. В результате деятельности видов *Pedomicrobium* в почвах образуются железистые и железомарганцевые конкреции. Их роли в формировании профиля подзолистых почв посвящена монография Т. В. Аристовской: «Микробиология подзолистых почв» (1963). К микроорганизмам, окисляющим Mn, она относит также *Metallogenium* (рис. 22).

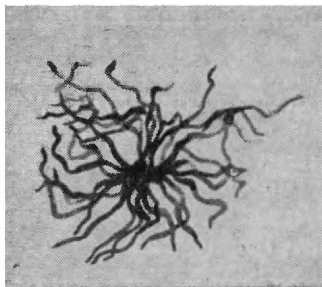


Рис. 22. *Metallogenium personatum*,  $\times 1000$  (Берги, 1980)

*Metallogenium* — микоплазменный организм, не имеет клеточной оболочки, в присутствии Mn в культурах выглядит как «паучок» нитей, расходящихся из центра и покрытых окислами марганца. На некоторой стадии развития *Metallogenium* становится паразитом гриба, вероятно внутриклеточным; выделены безгривные культуры *Metallogenium*.

Окисление марганца для *Metallogenium* — функция специфическая, но не энергетическая. Аналогичное значение Mn и для нитчатых бактерий

*Leptothrix* и др. Обнаруженные в почвах Сахалина микроорганизмы, окисляющие Mn, отнесены к родам *Naumanniella* и *Siderocapsa*. В кислых торфяниках этот процесс связан с грибной микрофлорой: *Cephalosporium*, *Penicillium*, *Alternaria*. Способность к окислению Mn у псевдомонад выявлена лишь при совместном культивировании двух штаммов.

*Metallogenium* — эпифиты, обитают на листьях растений и попадают в почву вместе с опадом, участвуют в его разложении и превращениях марганца растительных остатков. В подзолистых почвах представители этого рода составляют 25—50% от общего числа микроорганизмов, окисляющих Mn, обнаружены они и в полупустынных почвах, где осуществляют только окисление Fe. Они могут воздействовать на ряд почвенных минералов (оливин, роговая обманка, биотит, магнетит, родонит, пиролюзит и др.).

Кроме *Pedomicrobium manganicum* и *Metallogenium* марганец окисляется очень большим числом микроорганизмов, не только бактериями, но и мицелиальными грибами и дрожжами.

Итак, рассмотренная группа гетеротрофных организмов в геохимии железа и марганца осуществляет две функции: 1) освобождают Fe и Mn, используя органо-железистые и органо-марганцевые комплексы как источник органического вещества, при разложении последнего; 2) окисляют двухвалентные формы железа в трехвалентные, а марганца в трех- и четырехвалентные, при реакции перекиси водорода с каталазой (про-

дуктами жизнедеятельности организмов). Окисление сопровождается отложением окислов металлов на поверхности клеточных структур, в капсулах или чехлах (каталаза выполняет в данном случае пероксидазную функцию). Таким образом, Fe и Mn выполняют роль защитного приспособления для детоксикации вредных продуктов обмена. Для самих организмов реакция окисления вряд ли имеет физиологическое значение и не используется ими в энергетических целях.

В настоящее время установлено, что многие виды водорослей также способны осаждать на поверхности клеток окислы железа и марганца. Они входят в разные таксономические

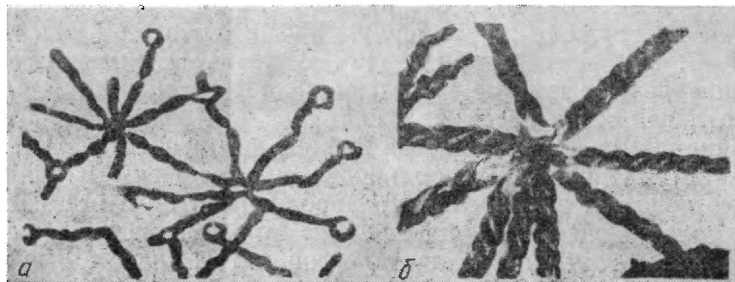


Рис. 23. *Seliberia*: а —  $\times 2000$ , б —  $\times 6000$  (Берги, 1980)

группы, среди которых наиболее известны из Cyanophyceae, *Paracarsa siderophilum*, *Aphanothece ferruglobula*, *Lyngbya ferruginea*; из Chrysophyceae — *Chrisococcus* sp., *Mallomonas* sp., все виды рода *Trachelomonas* и др. Некоторые синезеленые вырабатывают перекись водорода, очевидно, эти организмы имеют перекисный механизм, как и железобактерии. Но по сравнению с последними масштабы их геологической деятельности ничтожны, так как ни один из этих видов не встречается в природе в больших количествах.

4. Четвертую группу железобактерий представляют органо-гетеротрофы, способные разрушать комплексные органические соединения Fe, но без изменения его валентности. Гумусовые вещества подзолистых почв содержат железо как в закисной, так и в окисной формах. Под воздействием микроорганизмов рода *Seliberia* (Arist. et Parink.) (1963) эти органо-минеральные комплексы разрушаются, валентность железа, входящего в их состав, не изменяется. *Seliberia stellata* — звездообразующая бактерия, клетки ее соединены в звездные комплексы, подвижные благодаря жгутикам. Накопление Fe начинается всегда в центре звезды, а затем уже оно откладывается на радиально расположенных клетках (рис. 23). В природе встречаются звездообразующие бактерии и покрытые отложениями гидроокиси железа, и свободные от нее. Аккумуляцию железа

этими микроорганизмами нужно рассматривать как побочный результат использования органо-минерального соединения при гетеротрофном типе обмена. Несмотря на значительно меньшее участие таких бактерий в биологической аккумуляции железа, чем различных видов *Pedomicrobium*, все же их доля в накоплении этого элемента в почве достаточно существенна; в иллювиальных горизонтах гумусово-иллювиальных подзолов звездообразующие бактерии преобладают в микробных пейзажах.

Разлагают органические соединения Fe и Mn также и *Arthrobacter* и *Naumanniella*, откладываящие их окислы в капсуле. Представителей рода *Arthrobacter* — *Siderocapsa* впервые выделил из водных растений Молиш (1910); обнаружены они и в различных водоемах, озерах, почве. Это мелкие палочки и кокки погружены в капсулу, развиваются обычно при pH 6,7—7, при температуре 4—16°. В процессе жизнедеятельности используют гуматы железа, окисляя органический радикал и отлагая остающееся железо.

*Naumanniella* похож на *Arthrobacter*, но отличается тем, что его клетки расположены поодиночке и заключены в тонкую, плотную капсулу, заполненную гидроокислами Fe и Mn.

Накопление железа происходит не только при разложении сложных железогумусовых комплексов, но и низкомолекулярных железоорганических соединений. В опытах с культурами *Pseudomonas fluorescens* и *Acinetobacter* лимоннокислое железо разлагалось с образованием осадка, содержащего 40% железа и 12% углерода.

Железобактерии, накапливающие гидроокислы железа (охру), широко распространены в поверхностных и подземных водах, в донных отложениях и почвах. В озерах, когда в воде появляется ион  $Fe^{2+}$ , содержание *Gallionella* составляет до 35 тыс. кл/мл (иногда достигает 56% общего числа бактерий).

В верхней части донных отложений морей, где протекают восстановительные процессы с образованием  $CO_2$ , приводящие к нейтрализации воды в придонной зоне, часто встречаются *Gallionella*. Обнаружили их в холодноводных источниках, в рудничных водах горных выработок (Чухров и др., 1973). Обитают они в подземных и почвенных водах (нейтральных или слабокислых), выходящих на дневную поверхность и содержащих бикарбонат железа (окисление железа частично возможно и химическим путем).

В подземных водах (50% которых содержит закисное железо), используемых в водопроводных системах, развиваются железобактерии, что приводит к закупориванию труб. Для устранения этого явления сооружают отстойники, где вода аэрируется и освобождается от железа до поступления в водопроводную систему.

Дренажные трубы, собирающие грунтовые железистые воды осушаемых территорий, также обычно становятся местом раз-

вития железобактерий. В трубах откладывается слой охры примерно в 1,3 см за год, что приводит к выходу их из строя.

### Микроорганизмы, восстанавливающие железо и марганец

Восстановление окисных соединений этих элементов в закисные формы — биохимический процесс, не связанный с какой-либо специфической физиологической группой микроорганизмов. Редукционная способность отмечена у разнообразных бактерий, грибов и проявляется у актиномицетов (табл. 14). Этим

Таблица 14

#### Микроорганизмы, восстанавливающие железо и марганец

| Микроорганизмы   | Биохимическое воздействие   | Автор  |
|--|---|--|
| Маслянокислые бактерии<br><i>Clostridium Pasteurianum</i><br><i>Echerechia coli</i><br><i>Bacillus danez</i><br><i>Lactobacillus lactis</i>  | кислотообразование<br>то же<br>» »<br>» »<br>» »                        | Дараган, 1978<br>Рунов, 1926<br>то же<br>» »<br>» »                                |
| <i>Echerechia coli</i><br><i>Clostridium sporogenes</i><br><i>Bacillus polymyxa</i><br><i>Clostridium sp.</i>  | выделение редуктаз и кислотообразование<br>то же<br>» »<br>» »          | Старки, Гальворсон, 1927<br>Робертс, 1927<br>то же<br>» »                          |
| <i>Bac. circulans</i><br><i>Bac. megatherium</i><br><i>Aerobacter aerogens</i><br><i>Pseucomonas sp.</i>   | выделение редуктаз<br>то же<br>» »<br>» »                               | Бромфилд, 1954<br>Калауцкий, Дуда, 1961<br>то же                                   |
| <i>Aerobacter cloraeae</i><br><i>Serratia marcescens</i><br><i>Bac. cereus</i><br><i>Bac. thuringiensis</i><br><i>Fusarium sp.</i><br><i>Aspergillus sp.</i><br><i>Penicillium sp.</i><br><i>Penicillium glaucum</i><br><i>Actinomyces</i> | хелатирование<br>то же<br>» »<br>» »<br>» »<br>» »<br>» »<br>» »<br>» » | Оттоб, 1968<br>то же<br>» »<br>» »<br>Шахобова, 1976<br>то же<br>» »<br>» »<br>» » |
| <i>Thiobacillus thiooxidans</i><br><i>Th. ferrooxidans</i><br><i>Sulfolobus acidocaldarius</i>   | выделение перекиси каталазы<br>то же                                    | Брок, Густавсон, 1976<br>то же<br>» »  |

свойством обладают и гетеротрофы, и автотрофы — тионовые бактерии. В анаэробных условиях, при отсутствии кислорода они, окисляя серу, используют трехвалентное железо и четырехвалентный марганец как окислители и восстанавливают их до двухвалентного состояния. Metallogenium в культурах железомарганцевых бактерий, продуцируя перекись водорода и

каталазу, не только восстанавливает четырехвалентный марганец перекисью водорода, но и окисляет двухвалентный с участием перекиси и каталазы. Этому процессу восстановления — окисления в микронишах среды обитания придается большое значение при объяснении причин роста железомарганцевых конкреций в озерах и морях.

Различают прямое и косвенное воздействие микроорганизмов на соединения трехвалентного железа. Первое проявляется лишь у некоторых организмов — *Vas. circulans* и псевдомонад; при втором микроорганизмами выделяются продукты обмена: редуцирующие соединения — нитроредуктаза, ферриредуктаза (Ottow, 1971; Галтей, 1973), дегидрогеназа (действует только на растворенное железо, находящееся в ионной или комплексной форме); органические кислоты (масляная и др.), растворяющие гидроокислы железа; специфические хелатообразующие соединения, способствующие извлечению железа из устойчивых форм. У микробактерии известны два типа хелатообразователей — водо- и липидорастворимые; первые выделяются из клеток, вторые — микобактины — остаются внутри клетки. Хелатизация — очень важный почвенный процесс; экспериментальными работами (восстановление железа из лимонита маслянокислыми бактериями и псевдомонадами) доказано образование железоорганических комплексов окисного железа и ионного закисного.

Восстановление железа сопровождается изменением окраски его соединений; охристые, оранжевые, красноватые гидроокислы железа исчезают и сменяются сизо-серыми и оливково-зеленоватыми закисными соединениями железа; зелено-серый цвет имеют смешанные гидроокислы железа  $Fe_3(OH)_8$ . Серый цвет имеет углекислое железо — сидерит, сизо-голубой — фосфорно-кислое — вививанит; при восстановлении в сероводородной среде появляется черное коллоидное сернистое железо — гидротроиллит.

Процесс восстановления железа в бессероводородной среде (появление сизо-серых и зеленоватых тонов, бесструктурность и др.) называют оглеением, а горизонты почв или пород, где выражены его признаки — глеевыми, которые химически индицируются повышенным содержанием водно-растворимого закисного железа, а при переменном окислительно-восстановительном режиме — наличием аморфных подвижных форм окисного железа. Оглеение развивается в переувлажненных почвах с плохой аэрацией, максимально — в болотных почвах, в донных отложениях эвтрофных озер с водозастойным режимом, водоносных горизонтах; в толщах осадочных пород, древних корах выветривания часто наблюдаются обесцвеченные сизо-серые или пестроокрашенные в сизые и охристые тона горизонты — свидетели того, что в прошлом они находились под воздействием бедных кислородом, содержащих органическое вещество вод и в них развивались глеевые процессы.

Установить зависимость между численностью железоредуцирующих бактерий и содержанием закисного железа в природных условиях, за редким исключением, не удается, так как в процессе восстановления участвуют неспецифические группы микроорганизмов. Многие из них — аэробы (например, грибы) и могут существовать, не восстанавливая железо, поэтому в глеевых горизонтах почв они часто не образуют максимальных скоплений (табл. 15, 16). Более тонким индикатором ока-

Таблица 15

Количество железомарганцевых бактерий в почвах, тыс. на 1 г почвы  
(по Аристовской, 1965)

| Горизонт                      | Песчаный гумусово-железистый подзол |                    | Подзолистая тяжелосуглинистая почва |                       |
|-------------------------------|-------------------------------------|--------------------|-------------------------------------|-----------------------|
|                               | сухой год, 1960                     | влажный, 1961      | сухой год, 1960                     | влажный, 1961         |
| A <sub>0</sub> A <sub>1</sub> | не обн.                             | $\frac{15-25}{30}$ | не обн.                             | $\frac{170-460}{350}$ |
| A <sub>2</sub>                | $\frac{0,9-2,4}{2}$                 | $\frac{7-30}{38}$  | $\frac{8-29}{18}$                   | $\frac{80-250}{130}$  |
| B                             | $\frac{76-250}{142}$                | $\frac{34-70}{50}$ | $\frac{100-320}{200}$               | $\frac{2-7}{5}$       |

зались микробные пейзажи, сформировавшиеся за лето в педоскопах (тонкие стеклянные капилляры), заложенных в различных горизонтах глеевой почвы: внутренние стенки педоскопов покрылись слоем агаризованной среды, содержащей ульматы и фульваты железа. Во все горизонты параллельно были помещены педоскопы с тонко растертой озерной железомарганцевой рудой, погруженной в агар. Установлено, что для микроценозов глеевой почвы характерно преобладание маслянокислых бактерий; микрофлора в глеевых горизонтах — преимущественно спорообразующие бактерии, малоактивна, в верхних, лучше аэрируемых, горизонтах в педоскопах с железоорганическим гелем активно развивались железобактерии — *Gallionella* и мелкие палочковидные, клетки которых были окружены мощными железистыми капсулами.

Окисление и восстановление Fe и Mn — взаимосвязанные биогеохимические процессы: продукты одного служат источником развития другого. В профиле оглеенных почв восстановление этих элементов периодически сменяется их окислением и сегрегацией вокруг колоний железомарганцевых бактерий; появляются охристые, ржавые пятна, трубочки вокруг корней, рыхлые стяжения и плотные конкреции черного, темно-серого, бурого цвета, различные по форме и размерам (от 1—2 мм до

Распределение микроорганизмов, восстанавливающих железо, в почвах в Ленинградской области (по Аристовской, 1965)

| Почва   | Горизонт       | Количество, тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы |
|---|----------------|--|
| дерново-глеевая тяжелосуглинистая                     | A              | 25   |
|   | C              | 60   |
|   | B              | 1,1  |
| торфянисто-подзолистая тяжелосуглинистая<br>оглеенная | A              | 110 000                                      |
|   | B              | 2 500  |
|   | B              | 2 500  |
| торфянисто-слабоподзолистая с признаками<br>оглеения  | A <sub>0</sub> | 13 000                                       |
|   | A <sub>1</sub> | 60 000                                       |
|   | B              | 25 000                                       |
|   | B              | 600  |

1—1,5 см и более). При длительном анаэробнозисе микроконкреции или разрушаются, или не локализуются. Например, в почвах Сахалина, несмотря на высокую активность железобактерий, железомарганцевые новообразования в основном представлены пятнами разнообразного оттенка, но не конкрециями.

## ГЛАВА 8

### МИКРООРГАНИЗМЫ В ПРОЦЕССАХ ДЕСТРУКЦИИ МИНЕРАЛОВ И ГОРНЫХ ПОРОД

#### Микрофлора скальных обнажений

Длительный период в науке господствовало представление об абиотическом выветривании горных пород и в субаэральных, и в субаквальных условиях, протекающем под влиянием лишь физических и химических факторов. В середине прошлого столетия Эренберг (1854) обнаружил организмы на поверхности скал Восточных Гималаев на высоте 2700 м. Мунч (Muntsh, 1890) также указывал на участие микроорганизмов в процессах выветривания, хотя сама трактовка причин поселения микроорганизмов на скалах была не совсем правильна. Обилие микроорганизмов на скальных поверхностях объясняли присутствием растворимых солей, образуемых в процессе химического воздействия воды и углекислого газа или механического разрушения породы, являющихся источником питания, а не способностью самих организмов извлекать необходимые

им элементы питания из минералов. У нас в стране планомерное изучение этого аспекта микробиологии началось примерно в 40-х годах под руководством Б. Б. Полюнова. В результате было выяснено, что низшим организмам, а особенно литофильным лишайникам, принадлежит крупная роль в выветривании горных пород — они прямые и непреременные агенты денудации. Первыми поселяются на скалах микроорганизмы, это подтверждено многочисленными исследованиями микрофлоры обнаженных скал и микрофлоры, развивающейся под литофильными лишайниками.

В высокогорьях Памира и нивальном поясе Центрального Тянь-Шаня (абс. высота 4200 м и более) скальные поверхности, выступающие из-под снега и льда, покрытые иссиня-черным высокогорным «загаром», представляющем скопления гидроокислов железа и марганца, а также осветленными выветрелыми корочками (толщиной несколько миллиметров), обильно населены бактериями, грибами и зелеными, синезелеными и диатомовыми водорослями, особенно в микротрещинках породы и на нижней поверхности десквамационных отделностей

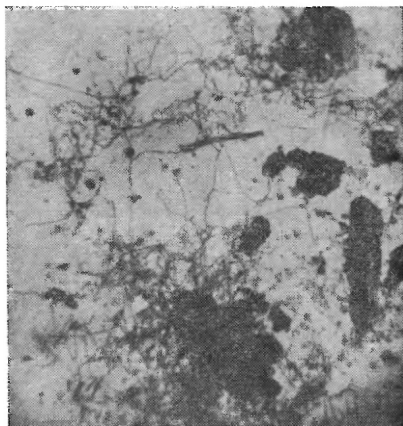


Рис. 24. Гифы грибов на выветрелых зернах биотита из корочек выветривания гранита, нивальная зона Тянь-Шаня (Глазовская, 1950)

Таблица 17

**Микроорганизмы в поверхностном слое выветривающихся пород в нивальном поясе Центрального Тянь-Шаня (Глазовская, 1952)**

| Объект   | Абс. высота, м | Содержится в 1 г породы |                |                  |
|--|----------------|-------------------------|----------------|------------------|
|  |                | бактерий                | грибов         | водорослей       |
| Неизменный гранит*                               | 4500           | $1 \cdot 10^3$          | $8 \cdot 10^2$ | $8 \cdot 10^2$   |
| Выветрелая корочка**                             | 4500           | $8 \cdot 10^5$          | $2 \cdot 10^4$ | $3,5 \cdot 10^5$ |
| Неизменный гранит*                               | 4100           | $4 \cdot 10^2$          | $1 \cdot 10^2$ | нет              |
| Выветрелая корочка**                             | 4100           | $3 \cdot 10^5$          | $3 \cdot 10^4$ | $2 \cdot 10^5$   |
| Выветрелый гранитопорфир (5—7 см от поверхности) | 3900           | $6 \cdot 10^3$          | $2 \cdot 10^3$ | $2,4 \cdot 10^3$ |
| Выветрелая корочка**                             | 3900           | $6 \cdot 10^5$          | $3 \cdot 10^4$ | $1,6 \cdot 10^5$ |

\* 10—15 см от поверхности.

\*\* Поверхностный слой 0—3 см.

(рис. 24; табл. 17). Исследования шлифов выветрелых пород и посевов выделенных из них отдельных минеральных зерен на агаризованную воду показали, что микроорганизмы распределены в породе неравномерно. Наиболее обсеменены зерна полевых шпатов (до 80% обрастания микроорганизмами), а зерна кварца, довольно устойчивого минерала, в основном стерильны (табл. 18). На Памире, Кавказе и в горах Армении многие исследователи находили большое количество азотфиксирующих микроорганизмов, в том числе и азотбактер.

Таблица 18

Рост микроорганизмов из железистомарганцевых корочек высокогорного загара на агаризованной воде и среде Гейгера (Глазовская, 1952)

| Объект                 | Агаризованная вода |          |              | Среда Гейгера |
|------------------------|--------------------|----------|--------------|---------------|
|                        | грибы              | бактерии | актиномицеты | водоросли     |
| Пленки «загара»        |                    |          |              |               |
| на граните . . . . .   | +++                | ++++     | ++           | +++++         |
| гранодиорите . . . . . | +                  | +        | +            | +++           |
| известняке . . . . .   | +++                | ++       | —            | +++           |

+ мало; ++ средне; +++ много; ++++ очень много.

В выветривающихся известняках высокогорий Кавказа число микробных клеток колеблется в слое 0—3 см от 50 до 100 тыс., в гранитах и базальтах — от 60 до 80 тыс. клеток, в образцах туфа их оказалось значительно меньше (Красильников, 1950). Проникновение бактерий в породу везде не превышало 5 мм.

Бактерии скальных пород отличаются от обычных форм биологическими свойствами и отнесены в основном к олигонитрофилам, последние, будучи азотфиксаторами, насыщали азотом продукты выветривания и тем самым способствовали поселению других организмов. Группа олигонитрофильных бактерий сборная и включает различные микроорганизмы. Наиболее многочисленны представители родов *Mycosoccus*, *Bacterium*, *Mycobacterium*, *Pseudomonas* и др. Следует отметить, что микобактерии преобладают не только в лишайниках, но и в примитивных почвах высокогорных районов Арктики и Субарктики, составляя в отдельных случаях до 99% общего числа микроорганизмов. Интересно, что кокковые формы бактерий, довольно редко обнаруживаемые в богатых почвах, встречаются в большом количестве на поверхности скал и в примитивных почвах. На скалах Хибин найдены микроорганизмы — активные кислотообразователи, интенсивно разрушающие минералы. В скальных обнажениях во многих районах присутствуют бактерии рода *Arthrobacter*.

Процессы выветривания горных пород в Антарктиде и в нивальной зоне Центрального Тянь-Шаня имеют много общих черт. В частности, в образовании на поверхности пород железистых и железистомарганцевых пленок «пустынного загара», в относительно слабом передвижении карбонатов и формировании обломочной коры выветривания (Глазовская, 1956). Продукты выветривания, образующиеся в Северной Арктике и в Антарктиде, сильно отличаются, что можно объяснить разной биоклиматической обстановкой (Марков, 1956).

Итак, скальные породы даже в самых экстремальных условиях заселяются разнообразными группами микроорганизмов, принимающих активное участие в их разрушении. Первые исследователи (Таусон, 1948) считали, что сначала на скалах развиваются нитрифицирующие бактерии, которые выделяют кислоты (азотную и азотистую), разъедающие породы, благодаря этому на поверхности ее образуются выцветы солей и идет коррозия. Другие придерживались мнения, что скальные породы заселяются в первую очередь серобактериями, которые при наличии источника серы в горной породе могут оказаться энергичными разрушителями. Была высказана также точка зрения, что выветривание определенных пород и минералов осуществляется лишь специфическими группами микроорганизмов, особыми «силикатными» бактериями. По-видимому, выводы о том, какие микроорганизмы первыми заселяют скальные поверхности, не могут быть однозначными, поскольку неодинаковы физико-географические условия, состав пород и многие другие факторы, обуславливающие их появление.

В деструкции минералов участвуют разнообразные микроорганизмы: бактерии, грибы актиномицеты, дрожжи, водоросли. Среди них следует выделить группы бактерий с наиболее активной породоразрушающей способностью, разных таксономически и физиологически (нитрификаторы, тибациллы, псевдомонады, некоторые спорообразующие). Достаточно обширный материал лабораторных исследований показал, что на питательных средах, в которые прибавляют измельченные взвеси апатита, ортоклаза, роговой обманки и других минералов, активно развиваются зеленые и диатомовые водоросли, бактерии и грибы, способные извлекать недостающие питательные элементы из гранита и первичных минералов, способствуя таким образом их разрушению (табл. 19). Сильное подкисление среды и разрушающее действие оказывает выделенный из выветривающихся пород *Penicillium* (табл. 20).

С помощью электронного микроскопа на поверхности отшлифованных кусочков полевых шпатов, помещенных в питательную среду, содержащую различные бактерии, обнаружены углубления, появившиеся в результате растворяющего действия продуктов их обмена (Oberlis, Pohlman, 1958).

Разрушающее действие ряда бактерий на различные минералы установлено лабораторными опытами по выходу в раст-

Таблица 19

Результаты эксперимента по микробиологическому выветриванию гранита и первичных минералов под воздействием комплекса микроорганизмов, обитающих в корочках выветривания в нивальной зоне Тянь-Шаня\* (Глазовская, 1950)

| Объект                        | Растворилось при последовательной обработке 0,05н. HCl и 0,05н. NaOH, % от валового |                                |                                |                  |
|-------------------------------|---|--------------------------------|--------------------------------|------------------|
|                               | K <sub>2</sub> O  | Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> | Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> | SiO <sub>2</sub> |
| Гранит (контроль) . . . . .   | 2,35  | 2,18                           | 0,04                           | 0,31             |
| заражен . . . . .             | 9,60  | 12,70                          | 0,33                           | 0,76             |
| Ортоклаз (контроль) . . . . . | 0,82  | —                              | не обн.                        | 0,08             |
| заражен . . . . .             | 1,80  | —                              | следы                          | 0,41             |
| Мусковит (контроль) . . . . . | 1,05  | —                              | не обн.                        | 0,12             |
| заражен . . . . .             | 2,35  | —                              | следы                          | 0,85             |
| Биотит (контроль) . . . . .   | 0,98  | —                              | то же                          | 0,24             |
| заражен . . . . .             | 2,65  | —                              | » »                            | 0,97             |

\* В материале, которым заражались минералы и гранит, присутствовали: *Penicillium*, *Alternaria*, *Cephalosporium*, *Pseudomonas*. Эксперимент продолжался шесть месяцев.

Таблица 20

Изменение pH среды за десятидневный срок культуры *Penicillium*, выделенного из корочек выветривания (Глазовская, 1950)

| Объект   | Цвет раствора     | pH раствора |             |
|----------|-------------------|-------------|-------------|
|          |                   | до опыта    | после опыта |
| Контроль | бесцветный        | 7,05        | 6,95        |
| Гранит   | лимонно-желтый    | 7,05        | 3,50        |
| Мусковит | цвет крепкого чая | 7,05        | 4,75        |
| Биотит   | то же             | 7,05        | 4,80        |
| Апатит   | лимонно-желтый    | 7,05        | 5,30        |

вор ионов калия. На четвертые сутки после начала опыта наблюдалось следующее (табл. 21). Бактерии *Vac. mesentericus*, *Vac. danicus*, *Vac. centrosporium* и другие также способны мобилизовывать калий из алюмосиликатов — до 3% содержащегося в них калия за 10 сут (Илялетдинов, 1966).

Изучалось влияние микробной суспензии на гранит, ортоклаз, лабрадорит, биотит и нефелин, размельченных до фракций размером 1,5—2 см, помещенных в перкаляторы с проточной водой. В зависимости от минерального субстрата развивалась та или иная микрофлора из «смеси», которой заражался минерал. Количество элементов, перешедших в раствор в присутствии бактерий, всегда значительно больше, чем в

абиотических условиях (например, металлов щелочных в 6—8 раз, щелочноземельных — в 3—5, железа, алюминия, кремния — в 2—4). Среди 40 изолированных бактериальных штаммов очень высока оказалась доля микроорганизмов, выделяющих щавелевую, молочную и глициновую кислоты (Wagner, Mund, Schwartz, 1967).

Таблица 21

Действие бактерий на калийсодержащие минералы  
(по Сурман, 1962)

| Минерал                 | Культура                      | К, пере-<br>шедшего<br>в р-р,<br>мкг/л | Культура             | К, % от валового<br>содержа-<br>ния | Культура             | К, % от<br>валового<br>содержа-<br>ния |
|-------------------------|-------------------------------|--|----------------------|-------------------------------------|----------------------|--|
| Биотит                  | Bac. mu-<br>ciliginos-<br>sus | 0,15                                   | Bac. me-<br>gaterium | 10,9—22,2                           | Az. Chroo-<br>coccum | 3,7—10,1                               |
| Гидрослюдистая<br>глина | »                             | 2,34                                   | »                    | 2,9—5,1                             | »                    | 0                                      |
| Глауконит               | »                             | 1,3                                    | »                    | 12—14                               | »                    | 0                                      |
| Мусковит                | »                             | 0,02                                   | »                    | 1,1—2,8                             | »                    | 0                                      |
| Ортоклаз                | »                             | 0,00                                   | »                    | 0,0                                 | »                    | 0                                      |

На поверхности пород, выстилающих ложе рек, обнаружено большое количество микроорганизмов, представленных преимущественно микококками и микобактериями. Из слагающих ложе рек Лены и Карабау в Западном Тянь-Шане известняков и песков выделено около 250 штаммов микроорганизмов для проведения экспериментов по микробиологическому субаквальному выветриванию этих пород (Добровольская, 1974). Около 20 наиболее активных штаммов в результате предварительных опытов и было использовано в эксперименте, продолжавшемся 100 дней. Измельченные породы помещали в питательную среду (МПА) и заражали микроорганизмами. Через каждые 20 сут в колбах с известняком определялся кальций, а в колбах с измельченным кварцем — кремнезем. Полученные результаты свидетельствуют об интенсивном растворении известняка и кварца культурами микококков и микобактерий. Содержание кальция в растворе по сравнению с контролем на 40—50-й день повысилось в 2—2,5, а на 100-й день — в 3—3,5 раза, кремнезема уже на 30—40 день — в 10—20 раз. В дальнейшем скорость растворения кварца в непроточной культуре, где застаиваются продукты обмена, снижается; в ложе рек в проточной воде, откуда непрерывно удаляются продукты метаболизма и растворенных кремнезема или кальция, этот лимитирующий выветривание фактор нейтрализуется; можно предполагать, что разрушение пород на дне рек идет быстро и в этом участвуют микроорганизмы. Наблюдения

за изменением в течение опыта рН культуральной жидкости без породы и с кварцем показало смещение рН от 6,7—7 до 5,3—5,0. Это свидетельствует о деструкции минералов и пород под влиянием бактерий, однако биохимия этого сложного процесса еще недостаточно изучена.

Воздействие микроорганизмов на породы и минералы может быть прямым и косвенным. Выделяют два типа прямого воздействия: 1) деструкция с помощью микробных слизей; 2) ферментативное разрушение. Косвенное воздействие — разрушение пород под влиянием соединений, продуцируемых почвенными микроорганизмами в процессе обмена веществ и представляющих собой сильные химические реагенты: 1) минеральные и органические кислоты; 2) биогенные щелочи; 3) хелатообразователи; 4) вещества, обладающие сильными редуцирующими свойствами.

Рассмотрим прямое воздействие микроорганизмов на породу.

1. Слизеобразование, присущее многим почвенным бактериям и водорослям, обычно в период сильного иссушения или максимального переувлажнения субстрата, в котором они обитают, — своего рода защитный механизм от неблагоприятного влияния окружающей среды. Одновременно это и один из способов извлечения питательных элементов из труднорастворимых природных соединений. Слизи представляют собой полисахариды, содержащие уроновые кислоты и маннозу, которые благодаря фенольным и карбоксильным группам образуют с металлами и гуминовыми веществами сложные комплексы, трудно поддающиеся разложению. Взаимодействуя с различными химическими элементами, слизи нарушают их связь с кристаллическими решетками и способствуют переводу в раствор.

Интенсивно разрушаются минералы под влиянием слизей, образуемых водорослями. Так, диатомовые водоросли вызывали помутнение и растрескивание минерала накрита в местах соприкосновения со слизью, а при длительном ее воздействии образуется непрозрачная аморфная масса.

В гор. А<sub>2</sub> дерново-подзолистой почвы под влиянием «слизистой палочки» заметно растворение минералов микроклина и каолина на 10 сут с начала опыта (Новороссова, Ремезов, Сушкина, 1947). При воздействии культуры *Pseudomonas* sp. (слизеобразующая бактерия, отчасти и слабый кислотообразователь) на нефелин в раствор перешло из минерала — 13,5 мг/л K<sub>2</sub>O, 19,2 мг/л Na<sub>2</sub>O, 12,17 мг/л Al<sub>2</sub>O<sub>3</sub> (Аристовская и др., 1969).

Извлечение питательных веществ из пород с помощью слизей происходит лишь при непосредственном их контакте.

2. Ферментативное разрушение — непосредственное воздействие микробных ферментов на минералы, содержащие элементы с переменной валентностью (S, Fe, Mn), — вызывает их

окисление или восстановление, что может стать причиной разрушения. Известен ряд гетеротрофных микроорганизмов, способных разрушать ферментативным путем в аэробных условиях минералы, содержащие закисное железо, а в анаэробных условиях они могут использовать трехвалентное железо как окислитель вместо кислорода в процессах дыхания. Установлено, что переход Fe из высшей валентности в низшую происходит при участии микробных редуктаз, которые оказывают на него прямое воздействие или способствуют его превращениям, переходу в раствор под влиянием продуктов обмена микроорганизмов (Дараган, 1971; Галстян, 1979).

Многие сульфидные минералы (пирит, халькопирит и др.), а также минералы, содержащие двухвалентное железо, окисляются бактериями рода *Thiobacillus*, использующими полученную энергию для синтеза клеточного вещества. Для некоторых тиобацилл, окисляющих сульфиды или коллоидальную серу, необходим тесный контакт клеток с поверхностью минерала, иначе они не смогут осуществить этих процессов. Наблюдениями с помощью педоскопов методом капиллярной микроскопии было установлено, что в глеевых горизонтах кусочки железомарганцевой руды обрастают бактериями и постепенно растворяются вследствие ферментативного восстановления (Аристовская, 1980). Доказано, что в почвах, подверженных затоплению, протекает прямое восстановление нерастворенной окисной формы железа в закисную.

Способность микроорганизмов выделять во внешнюю среду ферменты, не только при жизни, но и после отмирания организма имеет большое значение для геохимических процессов. Длительное влияние ферментов на субстрат продолжается даже после гибели самих бактериальных клеток (Мессинёва, 1961).

Прямое воздействие микроорганизмов на породу очень существенно в процессах деструкции, но все же, по-видимому, наиболее эффективно протекает извлечение необходимых питательных элементов из почвообразующих пород при косвенном воздействии микрофлоры.

3. Наиболее сильные изменения в минералах и породах вызывают микроорганизмы — кислотообразователи и щелочеобразователи.

Долгое время считали, что процессы выветривания связаны главным образом с действием минеральных кислот микробного происхождения. Известно, что ряд бактерий (нитрифицирующих, тионовокислых) способен в процессе обмена продуцировать серную и азотную кислоты, разрушающие минералы и переводящие в подвижное состояние питательные элементы. При изучении действия выделенных из почв бактерий и образующих ими минеральных кислот на различные минералы (Bassalic, 1912; 1913) было установлено, что за 30 дней в присутствии бактерий ортоклаз потерял 0,61—1,22% исходного веса, тогда как в стерильной среде только 0,33—0,42%. Иссле-

дование влияния нитрификаторов на углекислые минералы (кальций, арагонит, магнезит, доломит и сидерит) показало, что уже на вторые сутки на поверхности плотной среды, содержащей взвесь минералов и засеянной микробной культурой, появились заметные зоны растворения (Равич-Щербо, 1928). Интересны работы (Вагнера, Мунда, 1965) по изучению влияния на алюмосиликаты хемолитотрофов, выделяющих сильные минеральные кислоты. В процессе опытов происходил интенсивный распад алюмосиликатов, при котором по истечении времени полностью растворялись все химические элементы. Серией лабораторных опытов по выявлению действия *Thiobacillus thiooxidans* на алюмосиликаты установлено, что образуемая культурой серная кислота вызывала их интенсивный распад (Вагнер, Шварц, 1967).

Окисление рассеянных сульфидов железа в известняках в условиях дренированного рельефа и переменного-влажного климата может привести к образованию красноцветных глинистых продуктов выветривания известняков — *terra rossa*, широко распространенных в Средиземноморье и на Черноморском побережье Крыма и Кавказа. Проведенные исследования состава и микроморфологии исходных серых оолитовых известняков и этих же пород на разных стадиях выветривания и «покраснения» (рис. 25, а, б), а также красноцветной глинистой массы, локализуемой в трещинах и кавернах сильновыветрелой породы, показали, что в нерастворимом остатке невыветрелых известняков, имеющем серый или темно-оливковый цвет, наряду с силикатным материалом присутствуют сульфиды железа в форме пирита и коллоидного рассеянного гидротроиллита. По мере выветривания и окисления сульфидов появляется красный цвет, обусловленный вторичному железистому минералу — ферригидриту, изменяются содержание и формы серы: в свежей и слабовыветрелой породе преобладает сульфидная сера (85—90% от ее общего содержания), в красноцветных продуктах выветривания, при общем уменьшении количества серы, преобладают сульфатная сера и сера, связанная с органическим веществом (95—100%).

Микроморфологические исследования и эксперименты позволили сделать вывод, что в окислении сульфидов железа и образовании вторичных минералов окислов железа участвуют микроорганизмы. Уже при самых начальных (макроморфологически незаметных) стадиях выветривания вокруг известковых оолитов появляются железистые скопления, представляющие собой обезвоженные и уплотненные колонии железобактерий, число которых по мере увеличения выветрелости породы возрастает. Так как одновременно с двухвалентным железом окисляется до шестивалентной сера сульфидов, можно предполагать участие и серобактерий.

Существенно влияние минеральных кислот в деструкции минералов в почвах, бедных органическим веществом, и при

выветривании скальных пород, где первичная продукция биогеоценозов еще сравнительно мала и преобладают бактерии с автотрофным типом питания (нитрификаторы, серобактерии).

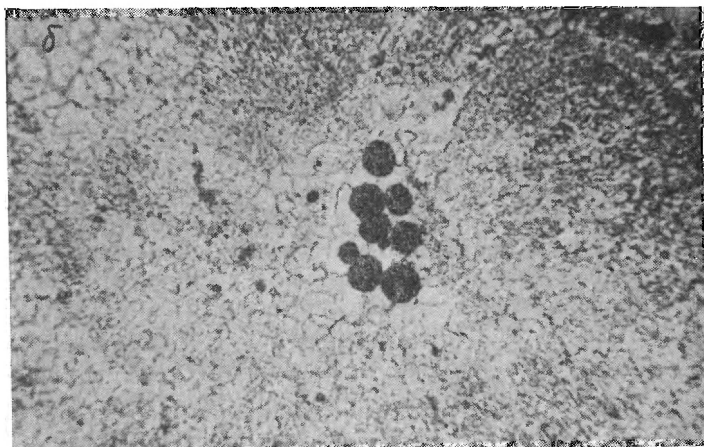
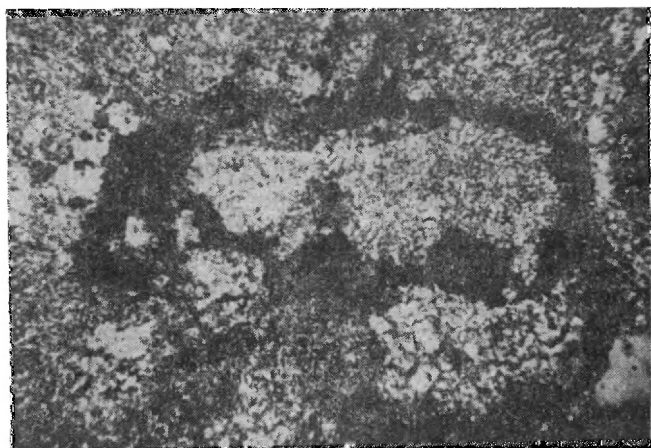


Рис. 25. Железобактерии в выветривающихся оолитовых известняках южного Крыма (Глазовская, Парфенова, 1974): *a* — колонии, концентрирующиеся по периферии оолитов; *b* — старые ожелезненные колонии в перекристаллизованной массе известняка между оолитами

В деструкции известковых пород особенно активны нитрификаторы, тогда как при разрушении кислых пород их роль или очень незначительна, или их вообще нет. Последнее объясняется быстрой нейтрализацией известняками кислот, образуемых

бактериями, в результате создаются условия для поддержания рН на определенном уровне, необходимом для развития нитрифицирующих микроорганизмов. В почвах с промывным водным режимом (например, подзолистых) накопление минеральных кислот мало вероятно из-за неблагоприятных условий для нитрификаторов, а также потому, что почвенные катионы будут связываться в первую очередь с сильными минеральными кислотами (Аристовская, 1965).

В настоящее время пересмотрена точка зрения относительно главенствующей роли минеральных кислот в процессах выветривания, и большинство исследователей признает, что выветривание связано в первую очередь с действием органических веществ микробного происхождения. Продуцентами таких органических соединений являются в основном бактерии и микроскопические грибы. Впервые слизеобразующие бактерии — продуценты муравьиной, уксусной и масляной кислот, способствующие разложению алюмосиликатов, были выделены Новоросовой (1947).

В прикорневой зоне овса была обнаружена бактерия, условно названная D<sub>11</sub>, продуцирующая 2-кетоглюконовую кислоту, которая интенсивно растворяла самые разнообразные минералы и синтетические продукты (Дуфф и Вебли, 1959). За время проведения опыта из волластонита, талька, серпентина в раствор перешло: SiO<sub>2</sub> — 1—17%, Ca — 3—63, Mg — 3—54, Al приблизительно 16 и K — 5% от их валового содержания в минералах. Эти элементы находились в основном в форме комплексных соединений хелатного типа.

Бактерии, выделенные из разрушенного гранита, а также культуры *Pseudomonas fluorescens* давали аналогичную картину. Таким образом, подтвердилась огромная роль хелатизации в миграции и мобилизации химических элементов в почве и одновременно тот факт, что органические кислоты обладают не только кислотными свойствами, но способны и к образованию внутрикомплексных соединений — хелатов. Одни исследователи (Hess et al., 1960) считают, что действие так называемых «силикатных бактерий» на породы обусловлено образованием ими О-дифенолов, дающих комплексные соединения с различными элементами породы, другие (Вагнер, 1966) связывают породоразрушающее действие щавелевой кислоты с ее способностью к хелатообразованию.

Большинство бактерий — активные продуценты щавелевой кислоты и в меньшей степени янтарной, глюкуроновой и винной, которые могут вызывать растворение фосфатов (табл. 22). Под воздействием культуры *Clostridium* и псевдомонад интенсивно выщелачивается железо из железосодержащих минералов (лимонит, марказит) с образованием комплексных соединений. Под влиянием 0,1 М раствора лимонной кислоты на трехкальциевый фосфат перешедший в раствор Ca находился в основном в комплексной форме (99%) и лишь 1% в ионной-

При снижении концентрации лимонной кислоты в 10 раз количество комплексного кальция уменьшилось до 79%. Кислоты янтарная, глюконовая во всех случаях дают меньше комплексных соединений Ca, чем лимонная (Мишустин и др., 1972).

Способность к кислотообразованию широко распространена и у многих микроскопических грибов, особенно у представителей родов *Penicillium*, *Aspergillus* и *Trichoderma* и в мень-

Таблица 22

Влияние организмов и продолжительности инкубации на растворение фосфатов органическими кислотами (Sperber, 1958)

| Организм                    | Инкубация, дни | Растворенные апатита, % | Общая кислотность, м-экв/мл | Основные нелетучие кислоты                |
|-----------------------------|----------------|-------------------------|-----------------------------|---|
| <i>Aspergillus niger</i>    | 3              | 100                     | 55                          | лимонная, гликолевая, янтарная, щавелевая |
| <i>Penicillium</i>          | 4              | 16                      | 3                           | молочная                                  |
|                             | 12             | 74                      | 25                          | гликолевая                                |
| <i>Nocardia</i>             | 6              | 52                      | 5                           | янтарная, гликолевая                      |
| <i>Bacterium S</i>          | 7              | 54                      | 8                           | молочная                                  |
| <i>Escherichia freundii</i> | 3              | 100                     | 25                          | молочная                                  |

шей степени у муконовых грибов. Среди органических кислот, образуемых грибами, чаще всего встречается лимонная, хотя нередко обнаруживают щавелевую и глюконовую.

Исследования разрушающего действия грибов *Spicaria* sp., *Penicillium* sp., *Botrytis* sp., *Cephalosporium* sp., *Mucor* sp., *Fusarium* sp., выделенных с поверхности скальных пород и из почв на биотит, мусковит, натралит, нефелин, оливин и другие силикаты, показали, что грибы, продуцирующие лимонную и щавелевую кислоты, активно воздействуют на некоторые силикаты и породы, вызывая их разрушение (в течение 7 сут из различных минералов извлекается от 18 до 52% валового количества Al и 14—23% SiO<sub>2</sub>). Интенсивному выветриванию подвергались мусковит, ортоклаз и микроклин под воздействием гриба *Aspergillus niger*, степень деструкции которых определяли по количеству перешедшего в раствор калия. Особенно активно происходила мобилизация калия в раствор в первый период роста гриба, а затем заметно уменьшалась.

Несмотря на то что биогенное щелочеобразование — достаточно распространенный в природе процесс, роль биогенных щелочей в деструкции минералов и горных пород еще слабо изучена. Щелочи биогенного происхождения могут образовываться и накапливаться при следующих условиях:

1) в результате процесса аммонификации различных веществ белковой природы;

2) при внесении в почву различных удобрений, содержащих большой процент органического азота (например, навоза);

3) при деструкции пород, насыщенных основаниями;

4) при разложении растительных остатков микроорганизмами, когда образуются соли слабых органических кислот и сильных оснований. Экспериментально установлено разрушение каолина диатомовыми водорослями. Диатомовые водоросли в определенных условиях разрушают кварц благодаря своей способности подщелачивать среду. Под влиянием щелочных продуктов азотного обмена ряда бактерий может происходить разложение труднорастворимых фосфатов (Муромцев, 1957).

Многие устойчивые природные соединения, содержащие  $\text{SiO}_2$ , в щелочной среде могут оказаться нестойкими. Особенно сильно воздействие щелочей на кварц и фитоциты, представляющие аморфный кремнезем растительного происхождения. Возможно, в деструкции минералов значительную роль играет биогенное содообразование, так как образуемые микроорганизмами в процессе обмена карбонаты и бикарбонаты повышают pH почвенного раствора и вызывают распад алюмосиликатов (Кутузова, 1979). Опытами доказано также, что культура микобактерии, развивающаяся на среде с ацетатом натрия или лимонной кислотой с подщелачиванием среды, вызывает распад кристаллической решетки нефелина.

Уробактерии, выращиваемые на МПБ с мочевиной и осуществляющие процесс аммонификации, также вызывали деструкцию минералов, в том числе плагиоклаза и кварца, обладающих высокой прочностью.

Приводимые разными авторами данные об устойчивости минералов к микробному воздействию очень противоречивы, что, по-видимому, следует рассматривать не как случайность или ошибку в опыте, а скорее как естественную закономерность, поскольку результат опыта в каждом конкретном случае зависит от многих факторов: устойчивости кристаллической решетки минерала, условий разложения, свойств и особенностей микробного агента. Например, на основании ряда конкретных экспериментов считают, что биотит устойчив к биогенному выветриванию, а микроклин — легко поддается деструкции. Иные результаты получают при воздействии на эти минералы не слизееобразующих бактерий, а грибов.

Степень влияния одного и того же организма на различные минералы неодинакова. Так, тионовые бактерии быстро разрушают сфалерит, галенит, халькопирит, но не действуют на ковеллин (Тельдман, 1976), 2-кетоглюконовая кислота активно разрушает силикаты и фосфаты магния, марганца, цинка и некоторые другие с образованием комплексных соединений, но не алюмосиликаты и алюмофосфаты.

Многие минералы растворяются лишь в соприкосновении с определенными органическими кислотами: щавелевая кислота извлекает кремнезем, Al, Fe, Mn, Mg, извлечение Ca и K

во многом обусловлено наличием летучих кислот; разрушение слюд идет под воздействием лимонной, яблочной, пропионовой, молочной кислоты, активно извлекающих Fe и K, в то время как щавелевая кислота оказывает на слюды слабое действие.

Все приведенные факты говорят о многообразии и сложности процессов выветривания минералов и пород, в которых участвуют ассоциации микроорганизмов, что подтверждает необходимость их дальнейшего изучения.

## ГЛАВА 9

### **АККУМУЛЯТИВНАЯ ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МИКРООРГАНИЗМОВ НА СУШЕ И В ОКЕАНЕ**

Деятельность микроорганизмов проявляется не только в разложении органического вещества и минералов, но и в создании нового органического вещества микробных тел и новых минеральных соединений или в результате непосредственной аккумуляции химических элементов в телах микроорганизмов (например, накопление кремнезема диатомеями и радиоляриями, извести — фораминиферами, серы — серобактериями), или в среде их местообитания как побочных продуктов жизнедеятельности организмов. Аккумуляция элементов, сопутствующая функциональной, преимущественно окислительно-восстановительной деятельности микроорганизмов, деструкции органического вещества, проявляется в отношении многих макро- и микроэлементов. В гл. 7 были рассмотрены процессы накопления Fe, Mn и Al при освобождении их из органо-металлических комплексов, карбонатов кальция при гнилостных процессах и сульфатредукции, S при окислении сероводорода тионовыми бактериями.

Геохимические эффекты этих процессов проявляются в образовании вторичных биогенных минералов в коре выветривания, почвах, донных отложениях водоемов и вторичных руд, в накоплении толщ биогенных осадочных пород.

Рассмотрим некоторые закономерности в распределении этих биогенных аккумуляций на суше и в океане.

#### **Аккумуляция карбонатов кальция, магния и аморфной кремнекислоты**

Осаждение из растворов извести очень многими гнилостными бактериями, актиноциетами, плесневыми грибами, водорослями осуществляется разными путями.

1. Из кальциевых солей органических кислот за счет разложения органической составляющей. Бактерии, отлагающие известь, живут везде, где есть органическое вещество, но выполнять эту функцию они могут лишь там, где мало раство-

ренной углекислоты и  $\text{CaCO}_3$  не переходит в  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ . В тропических теплых водах растворенной углекислоты меньше, чем в холодных, поэтому процесс бактериального осаждения коллоидального карбоната кальция особенно интенсивно идет в мелководных теплых бассейнах-лагунах, заливах тропических морей, в теплых, богатых органикой, озерах. Осаждение из растворов кремнекислоты сапрофитными бактериями из кремнеорганических соединений часто происходит одновременно с осаждением извести, причем действуют, по-видимому, одни и те же микроорганизмы, но поскольку растворимость  $\text{SiO}_2$  не зависит от содержания  $\text{CO}_2$  в воде, то и диапазон условий бактериального осаждения для аморфного кремнезема более широкий, чем для извести.

2. За счет кальциевых солей неорганических кислот, например сульфата кальция; при обменных реакциях с углекислым аммонием, образующимся при окислении белков гнилостными бактериями:  $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3 + \text{CaSO}_4 = (\text{NH}_4)_2\text{SO}_4 + \text{CaCO}_3$ . Этот процесс широко распространен на дне солоноводных водоемов при гниении поступающих из водной толщи органических остатков, особенно трупов животных; в результате идет обызвесткование донных осадков.

3. За счет сульфатредукции в присутствии органических веществ при восстановлении серы гипса с образованием  $\text{CaS}$ ; сульфид кальция вступает в реакцию с растворенной в воде углекислотой, образуется карбонат:  $\text{CaS} + \text{H}_2\text{CO}_3 = \text{H}_2\text{S} + \text{CaCO}_3$ ; при удалении сероводорода реакция идет в сторону накопления  $\text{CaCO}_3$ ; с этим процессом связано (см. гл. 5) замещение гипсовых кепроков над соляными куполами карбонатом кальция. Подобным же путем благодаря сульфатредукции обогащаются известью донные отложения солоноводных водоемов.

4. При выделении углекислоты в процессе дыхания и брожения и взаимодействия ее с сульфатами и хлоридами  $\text{Ca}$  и  $\text{Mg}$ , находящимися в растворе, может идти осаждение кальцита и доломита.

5. При нарушении карбонатного равновесия в растворе из-за поглощения углекислоты фотосинтезирующими микроорганизмами — зелеными и синезелеными водорослями; их клетки и колонии инкрустируются кальцитом в результате перехода находившегося в растворе бикарбоната кальция в карбонат  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2 \rightarrow \text{CaCO}_3$ .

Так, в колониях зеленых и синезеленых водорослей, поселяющихся на поверхности скальных пород в высокогорьях центрального Тянь-Шаня, появляются обильные и разнообразные новообразования кальцита, инкрустирующего клетки водорослей и образующего чехлики вокруг нитчатых форм.

Новообразования кальцита на поверхности планктонных одноклеточных и многоклеточных водорослей весьма обычны в озерах, а их отмирание дает начало образованию известковых осадков. Ряд исследователей, по данным Н. В. Кордэ

(1960), связывают начало осаждения кальцита в горных ледниковых и подгорных озерах с потеплением климата и развитием фитопланктона (Женевское, Цюрихское озера и др.).

Накопление биогенного кремнезема на поверхности выветривающихся массивно-кристаллических пород, в верхних горизонтах почв и в водоемах суши связано преимущественно с прямым поглощением кремнезема низшими и высшими растениями. Там, где высшие растения отсутствуют, например в областях современного оледенения, роль низших организмов (диатомовых водорослей, пресноводных микроскопических губок) в накоплении аморфного кремнезема в продуктах выветривания становится достаточно заметной. Многочисленные кремневые скелеты диатомей накапливаются в трещинах и углублениях скал, на поверхности снега и льда. •

Значительны накопления аморфного кремнезема во многих пресноводных озерах в виде диатомовых илов (или диатомитов). Массовое развитие диатомовых водорослей происходит при постоянном притоке в водоем вод, содержащих кремнезем и биогенные элементы — нитраты, фосфаты. Наличие в осадках диатомита указывает на проточный характер водоема или усиленный подток вод с суши (Кордэ, 1960). Диатомеи нуждаются в хорошем минеральном питании, относятся отрицательно к наличию в воде органического вещества, в частности гуминовых кислот. Массовое развитие диатомей в озерах отвечает плювиальным периодам, с которыми связана проточность и лучшая аэрация водоемов. Содержание аморфного кремнезема в диатомитовых илах озер лесостепной зоны составляет от 12—15 до 25—28% от сухого вещества (оз. Боровое, Чебацье, Светлое, Кокчетавской области; рис. 26). Кремнеземистый диатомовый ил откладывается в настоящее время в озерах Ильмень, Онежском, Ладожском, Ханка, Байкал, в последнем количество  $\text{SiO}_2$  достигает почти 62%, в осадке преобладают скелеты диатомей. Мощность диатомовых озерных илов часто измеряется метрами.

В океанах биогенные осадки состоят более чем на 50% из карбонатного или кремнистого материала и отличаются от терригенных рядом особенностей (Лисицын, 1978). Их образование целиком обеспечивается растворенными солями, поступающими с суши. Ассимиляция этих солей организмами может происходить не обязательно вблизи мест их поступления, а там, где среда (свет, температура, давление и др.) обеспечивает развитие жизни. В пелагической седиментации участвуют главным образом планктонные организмы, обитающие в слое фотосинтеза, на шельфе — в основном бентос.

Развитие фитопланктона контролируется распределением света и поступлением питательных веществ. На основании определения первичной продукции фитопланктона по  $^{14}\text{C}$  и распределения клеток фитопланктона выделяются главные продуктивные пояса океанов и морей, пространственно совпадающие с климатическими и ландшафтными зонами суши. В полярных

ледовых зонах продукция ничтожна, она лимитирована нехваткой света и ледовым покровом, в аридных областях ее также мало: вследствие сильного испарения воды создается галоклин, препятствующий поступлению в зону фотосинтеза глубинных, богатых биогенами вод. Оптимальные условия для развития планктона в океане приурочены к гумидным умеренно теплым

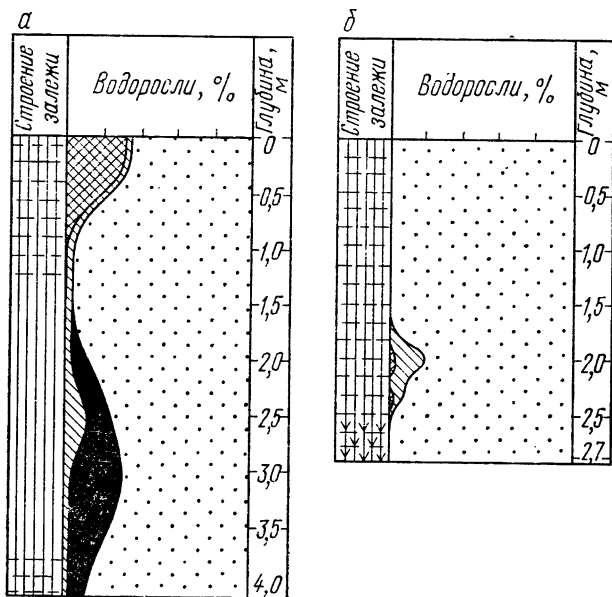


Рис. 26. Схема строения залежей и остатки водорослей в диатомовых илах озер заповедника «Боровое» в Северном Казахстане (Кордэ, 1960): а — Светлое; б — Боровое (усл. знаки см. рис. 9)

областям. Поскольку основная масса первичной продукции Мирового океана обеспечивается диатомовыми водорослями (более 70%), то интенсивное накопление кремневых биогенных осадков происходит именно в зонах развития фитопланктона, здесь обнаружено максимальное количество аморфного кремнезема, находящегося во взвешях, представляющих панцири диатомей (рис. 27, 28).

Большая часть карбонатных планктонных организмов (фораминиферы) относится к зоопланктону, который существует за счет фитопланктона, поэтому распространение тех и других совпадает (рис. 29). Продукция зоопланктона примерно на порядок ниже, чем фитопланктона. Гетеротрофы — кокколитофориды — занимают промежуточное положение между двумя этими основными группами организмов, но все же они ближе к высокопродуктивным. В вертикальном разрезе главная область биогенной ассимиляции  $\text{CaCO}_3$  и  $\text{SiO}_2$  отделена от области се-

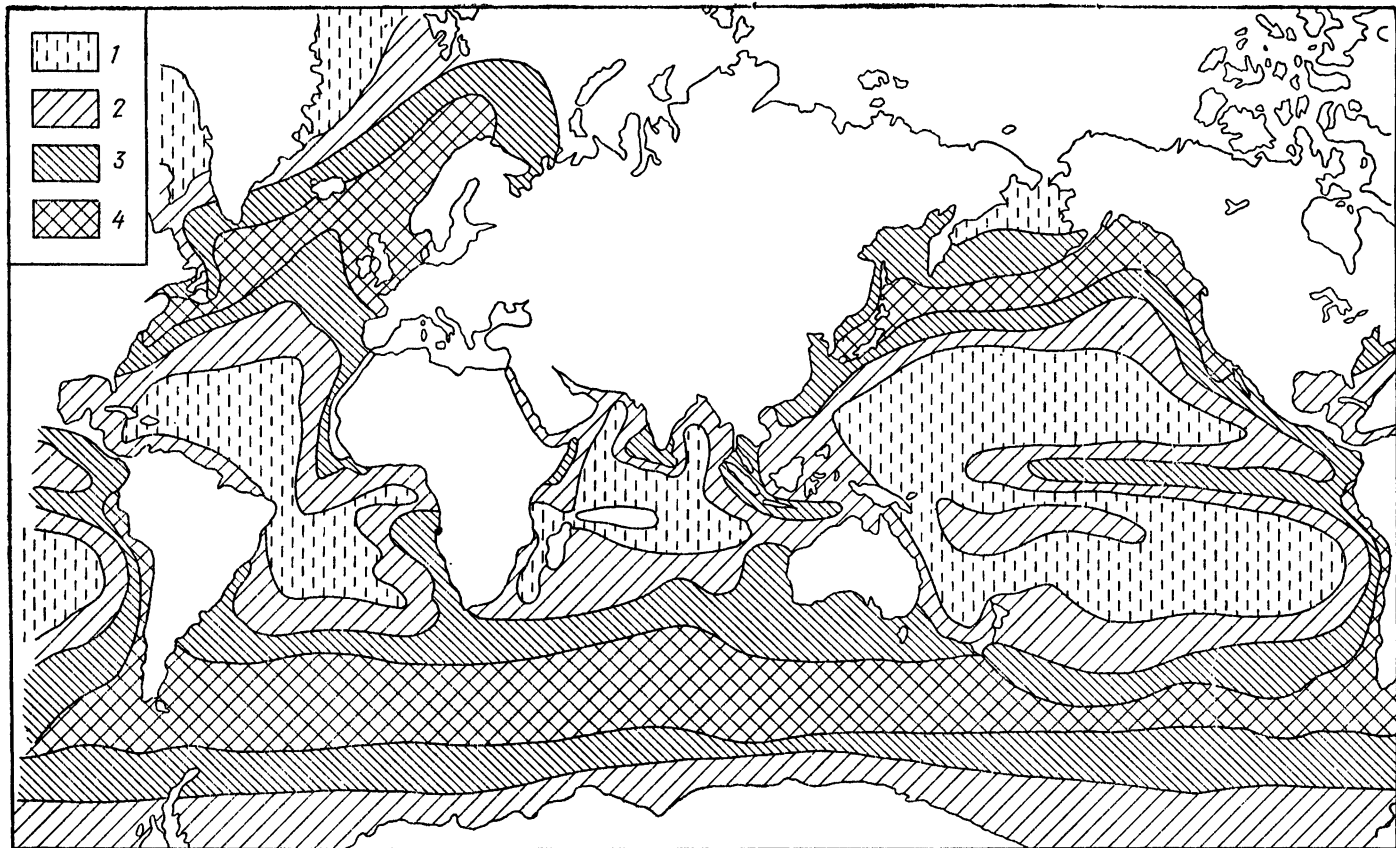


рис. 27. Продукция биогенного кремнезема, г/м<sup>3</sup> год (Лисицын, 1978): 1 — <100; 2 — 100—250; 3 — 250—500; 4 — не более 500

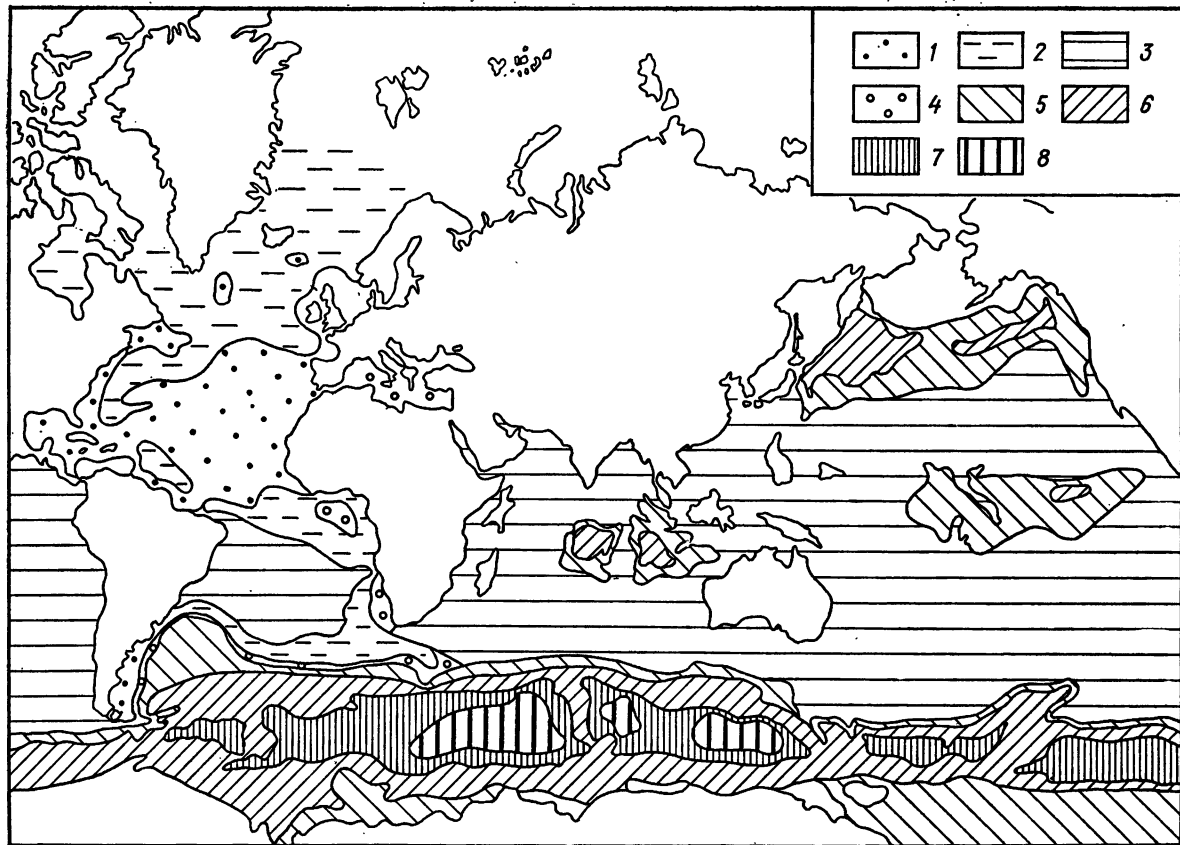


Рис. 28. Распределение аморфного кремнезема в осадках океанов, % на сухой вес (Лисицын, 1978):  
 1 — < 1; 2 — 1—3; 3 — 3—5; 4 — < 5; 5 — 5—10; 6 — 10—50; 7 — 50—70; 8 — более 70

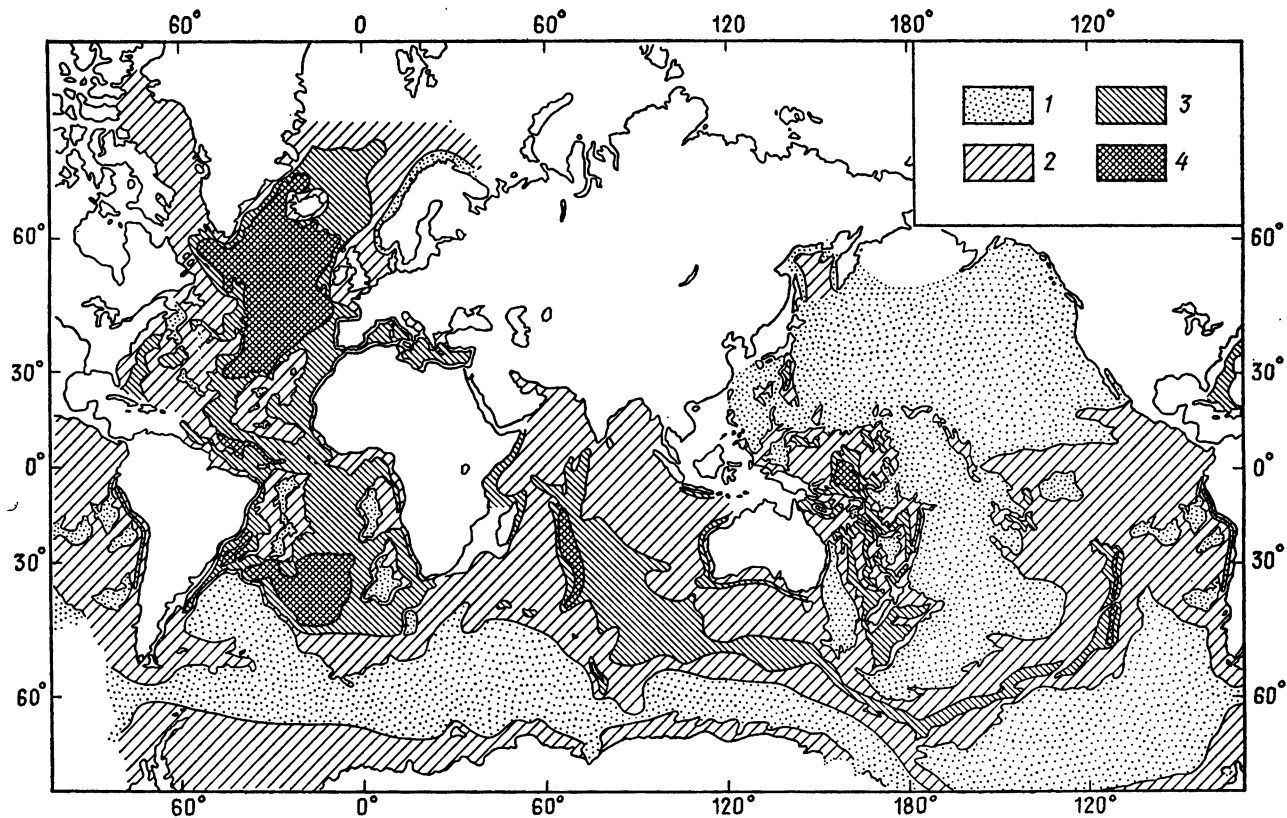


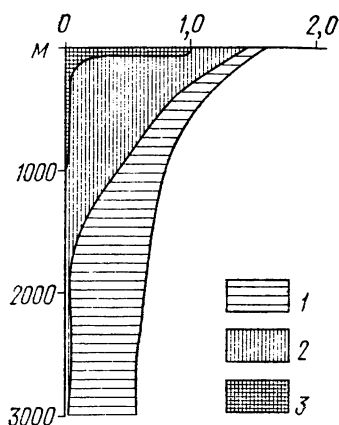
Рис. 29. Количественное распределение планктонных фораминифер в поверхностном слое донных осадков океанов, экз/г сухого осадка (Лисицын, 1978): 1 — фораминиферы не обнаружены; 2 — 1—1000; 3 — 1000—10 000; 4 — более 10 000

диментации водной толщей 4—6 км и более. По мере отмирания и опускания на дно происходит частичное, а иногда и полное растворение скелетов организмов (рис. 30) с возвратом Si и Ca в новый биогенный цикл. Однако часть их достигает дна и участвует в образовании донных осадков.

Так как состав океанской воды длительное время сохраняется неизменным, предполагается, что поступление с континентов  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$  и кремнезема уравнивается их биогенной седиментацией. Общее количество осаждающегося  $\text{CaCO}_3$  составляет 1361 млн. т, а аморфного кремнезема — 452 млн. т, втрое меньше. Средняя скорость карбоната накопления —  $0,37 \text{ г/см}^2/1000 \text{ лет (С)}$ , а кремнезема соответственно меньше —  $0,12 \text{ С}$ . Суммарная биогенная концентрация  $\text{CaCO}_3$  и кремнезема равна  $0,49 \text{ С}$ . Для высокопродуктивных районов Мирового океана эти показатели значительно выше средних, в некоторых районах Атлантического и Тихого океанов накопление  $\text{CaCO}_3$  составляет  $2—4 \text{ С}$ , а кремнезема  $0,5—0,6 \text{ С}$  (рис. 31).

**Роль микроорганизмов в накоплении алюминия.** Геохимия Al — одного из распространенных в биосфере элементов (кларк алюминия 8,1) — изучена далеко не достаточно; в слабощелочной и нейтральной среде его соединения малоподвижны; Al накапливается в остаточных корах выветривания, слабо поглощается растительностью

Рис. 30. Распад кокколитофорид на глубине (Лисицын, Богданов, 1970): 1 — пелитоморфный карбонат; 2 — отдельные шитки; 3 — карбонат целых кокколитофорид



(биофильность —  $0,0n$ ). Этот элемент подвижен в сильноокислой среде, например в зоне окисления сульфидных месторождений, где образуются при избытке серной кислоты алюминиевые квасцы, в кислых почвах гумидных областей, где дает растворимые органо-минеральные комплексы с фульвокислотами. Однако интервал pH и концентрация раствора, в котором фульваты Al подвижны, меньше, чем у фульватов Fe. Осаждению Al из растворов способствуют как повышение pH, так и минерализация органической части органоалюминиевых комплексов, обязанная деятельности обитающих в почвах микроорганизмов. Поскольку разложение органоалюминиевых комплексов может осуществляться организмами, стойкими к токсическому действию Al, предварительно были выделены из подзолистых почв соответствующие культуры (Аристовская, Зыкина, 1977; 1978). На органоалюминиевых комплексах фульвокислот и низкомолекулярных кислот выросли

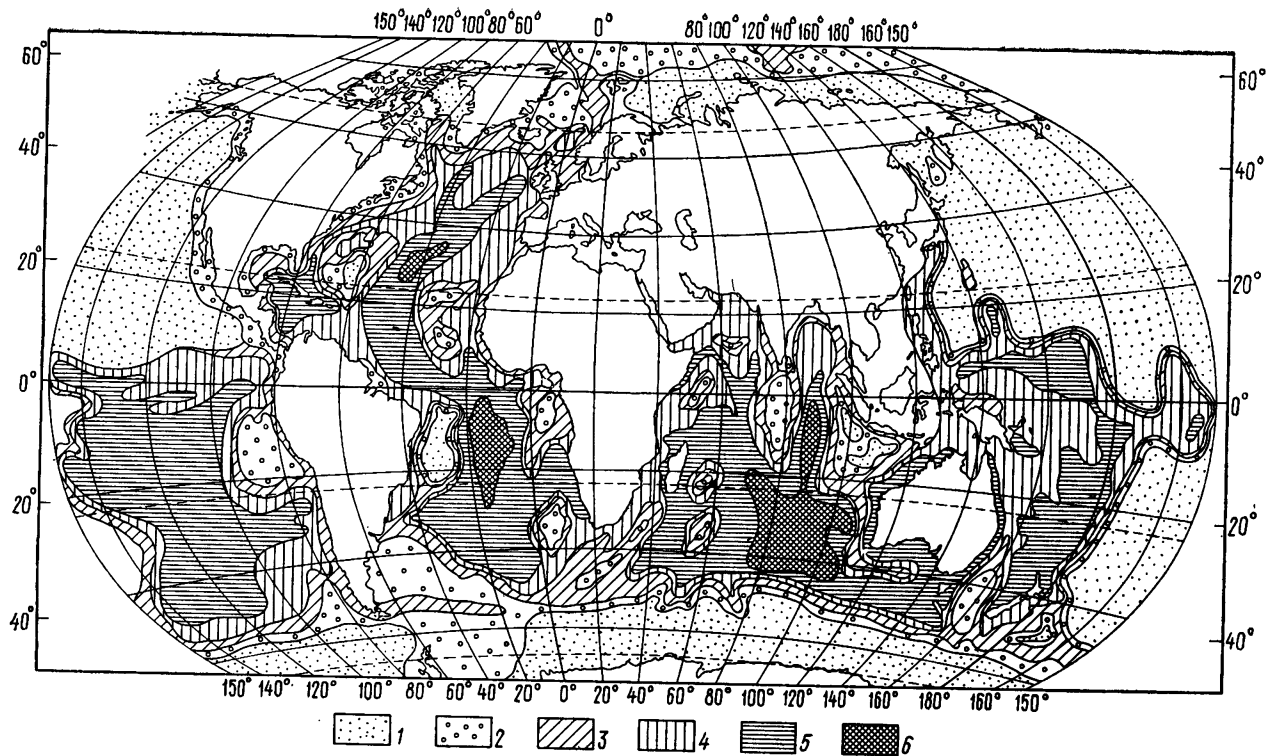


Рис. 31. Распределение карбоната кальция в донных осадках морей и океанов, % на сухой вес (Лисицын, 1978): 1 — <1; 2 — 1—10; 3 — 10—30; 4 — 30—50; 5 — 50—70; 6 — более 70

преимущественно колонии грибов рода *Penicillium*. При посеве культуры гриба на жидкие среды с органоалюминиевыми комплексами были обнаружены на грибных гифах микроорганизмы, схожие с представителями группы микоплазм, аккумулирующих Fe и Mn, и родственные группе *Metallogenium—Siderococcus*. В зонах разрастания микоплазм постепенно аккумулируются студенистые массы, которые, как показали микрохимические реакции, представляют собой скопления гидроокислов Al.

**Аккумуляция железа и марганца.** Для всех биокосных тел биосферы — коры выветривания, почв, донных отложений пресноводных водоемов, морей и океанов — характерны значительные локальные концентрации Fe и Mn в форме вторичных минералов — гидроокисей: лимонита, гидрогетита, пироллузита и др. Эти элементы аккумулируются на окислительных барьерах и часть этих накоплений, по-видимому, имеет физико-химическую природу, а часть — биогенную, связанную с деятельностью микроорганизмов. Процессы эти в биосфере неразделимы, именно в единстве они и протекают в природе.

### **Сегрегация и накопление Fe и Mn в почвах**

Изучению железомарганцевых конкреций в почвах посвящено много работ. Выяснены их состав, закономерности распределения по профилю, а также биогенная природа и прямая связь с деятельностью железомарганцевых бактерий. Фундаментальные исследования Т. А. Аристовской микрофлоры подзолистых почв, проведенные в период 1955—1963 гг. и позже, результаты которых обобщены в монографии «Микробиология подзолистых почв» (1965), раскрыли механизм образования конкреций в подзолистых почвах и доказали непосредственное участие в этом процессе железомарганцевых бактерий. Примененная комплексная методика включала: а) капиллярную микроскопию с заложением в отдельные горизонты почв педоскопов, заполненных органо-минеральными гелями гумусовых веществ, и изучение полученных микробных пейзажей; б) выделение из полученных в педоскопах микробных пейзажей отдельных групп микроорганизмов, в колониях которых наблюдалось скопление гидроокислов железа или марганца; в) воспроизведение в лабораторных условиях процессов выделения гидроокислов железа и марганца в колониях микроорганизмов с последующей изоляцией и изучением отдельных микроорганизмов и их ассоциаций; г) микроскопирование тонких шлифов железомарганцевых микроконкреций из различных горизонтов почвенного профиля с растворением полутвердых окислов и освобождением нерастворимых, в том числе и органических структурных элементов. В результате установлено, что железомарганцевые конкреции формируются в местах развития колоний железомарганцевых гетеротрофных микроорганизмов (их описание дано выше) родов *Pedomicrobium*, *Metallogenium*, а также сопутствующей им микрофлоры и микрофауны (в частности,

амеб) и связано с освобождением Fe и Mn из органо-минеральных комплексов и окислением их. Эти выводы подтверждены исследованием конкреций в подзолистых почвах Карелии (Рожнова, 1969), в дерново-подзолистых и пойменных почвах южной тайги (Добровольский, Терешина, 1976). Было обнаружено наличие биогенных структур, как в железистых, так и в марганцевых микроконкрециях.

В донных отложениях рудоносных озер Карелии найден микроорганизм-рудообразователь семейства Metallogeniaceae—*Metallogenium pergonatum* (Перфильев, 1961). Его морфологические, геохимические свойства и циклы развития изучены с помощью капиллярных пелоскопов, в которых образовывались пышные обрастания, состоящие из монокультуры *Metallogenium pergonatum*, при посевах на питательные среды он давал рост только с культурой мицелиального гриба (Заварзин, 1961; Аристовская, Паринкина, 1961). Наиболее частые спутники металлогениума — грибы класса *Fungi imperfecti*, реже — представители различных других родов — *Fusarium*, *Alternaria*, *Serphalosporium* (Мирчинк, 1970), некоторые водоросли и бактерии.

Биогенная природа железомарганцевых конкреций подтверждена экспериментально по воспроизведению процесса образования ортштейнов в культурах микроорганизмов; в отсутствие последних концентрирование Fe и Mn не наблюдалось (Дубинина, 1970). Обширный материал по микроструктуре железисто-марганцевых конкреций, отобранных из почв, морей, океанов и илистых отложений, свидетельствует о присутствии живых или отмерших клеток микроорганизмов во всех новообразованиях. Убедительные доказательства в пользу биогенной теории генезиса марганцевожелезистых конкреций не дают все же права распространять ее на все железистые новообразования в почвах и водоемах, формирование которых может быть обусловлено и рядом физико-химических процессов (что не отрицают и микробиологи). Т. В. Аристовская рассматривает ортштейнообразование «как элементарный почвенно-микробиологический процесс, в котором активная концентрирующая деятельность почвенных микроорганизмов сочетается с физико-химическими явлениями накопления железа и марганца, обусловленными реакциями аутооксидации и адсорбцией этих элементов». Соотношение Fe и Mn в конкрециях сильно варьирует (табл. 23). Для марганцево-железистых новообразований подзолистых и пойменных почв южной тайги отношение Fe и Mn составляет 0,5—5,8, причем часто наблюдается по профилю почвы уменьшение с глубиной относительного содержания Fe с одновременным возрастанием Mn. На количественное отношение этих элементов в ортштейнах влияют и видовой состав микрофлоры, участвующей в данном процессе, и физиологический механизм осаждения Fe и Mn на микробных клетках. Если в почве много трехвалентного железа в форме металлоорганических соединений,

Распределение по фракциям и валовой состав железистомарганцевых конкреций из сильноподзолистой суглинистой почвы (Соколова, Полтева, 1968)

| Горизонт         | Глубина, см | Размер фракций, мм | Содержание конкреций |  | Органическое вещество, % | SiO <sub>2</sub> , % | Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> , % | Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> , % | R <sub>2</sub> O <sub>3</sub> , % | MnO, %    |
|------------------|-------------|--------------------|----------------------|--|--------------------------|----------------------|------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|-----------|
|                  |             |                    | по всей почве, %     | во фракциях, % к общему содержанию в почве |                          |                      |                                    |                                    |                                   |           |
| A <sub>2</sub>   | 6—11        | 3—1                | 4,9                  | 1  | 2,6                      | 58,8                 | 13,7                               | 22,7                               | 36,3                              | 1,6       |
|                  |             | 1—0,5              |                      | 54   | 2,1                      | 61,0                 | 13,9                               | 20,7                               | 34,6                              | 1,3       |
|                  |             | 0,5—0,25           |                      | 12   | 2,3                      | 62,6                 | 14,0                               | 20,0                               | 34,1                              | 1,3       |
|                  |             | <0,25              |                      | 34   | 3,3                      | 65,0                 | 18,8                               | 11,1                               | 29,9                              | 2,9       |
|                  |             | почва в целом      |                      | 100  | 0,9                      | 84,1                 | 9,3                                | 1,7                                | 11,8                              | не опред. |
| A <sub>2</sub> B | 15—25       | 3—1                | 2,9                  | 1  | 1,6                      | 60,8                 | 13,9                               | 20,2                               | 34,1                              | 2,8       |
|                  |             | 1—0,5              |                      | 61   | 1,6                      | 60,6                 | 14,3                               | 21,0                               | 35,3                              | 2,1       |
|                  |             | 0,5—0,15           |                      | 7  | 1,6                      | 60,6                 | 15,7                               | 20,3                               | 35,7                              | 1,8       |
|                  |             | <0,25              |                      | 32   | 1,3                      | 62,6                 | 13,6                               | 16,6                               | 30,3                              | 5,7       |
|                  |             | почва в целом      |                      | 100  | 0,4                      | 80,2                 | 11,4                               | 3,2                                | 15,1                              | не опред. |
| B <sub>1</sub>   | 35—45       | 3—1                | 1,2                  | 0  | не опред.                | 62,3                 | 12,2                               | 18,2                               | 30,5                              | 2,6       |
|                  |             | 1—0,5              |                      | 45   | 0,7                      | 63,8                 | 14,4                               | 15,4                               | 29,7                              | 3,8       |
|                  |             | 0,5—0,25           |                      | 10   | 0,9                      | 63,8                 | 13,6                               | 15,7                               | 29,3                              | 1,1       |
|                  |             | <0,25              |                      | 45   | 0,7                      | 64,6                 | 15,7                               | 12,9                               | 28,6                              | 8,1       |
|                  |             | почва в целом      |                      | 100  | 0,2                      | 75,0                 | 14,9                               | 4,5                                | 20,2                              | не опред. |
| B <sub>2</sub>   | 65—75       | 3—1                | 2,1                  | 0  | не опред.                | 68,1                 | 17,8                               | 8,7                                | 26,4                              | 3,6       |
|                  |             | 1—0,5              |                      | 13   | 0,4                      | 63,7                 | 13,5                               | 15,0                               | 28,5                              | 8,2       |
|                  |             | 0,5—0,15           |                      | 12   | не опред.                | 61,7                 | 15,5                               | 11,8                               | 27,3                              | не опред. |
|                  |             | <0,25              |                      | 75   | 0,4                      | 63,3                 | 13,1                               | 13,7                               | 26,8                              | 13,1      |
|                  |             | почва в целом      |                      | 100  | 0,2                      | 71,9                 | 16,1                               | 5,5                                | 22,5                              | не опред. |

а трехвалентного марганца мало, то первые будут накапливаться. Кроме того микробные клетки могут адсорбировать Fe в виде гидроокисей из золь. При определенных окислительно-восстановительных условиях, низком содержании органического вещества, когда Mn одновременно переходит в подвижное состояние и окисляется, преобладает его накопление, причем чаще в нижних горизонтах почв, где гумуса мало. Когда в растворе присутствуют и двухвалентные железо и марганец, то может происходить одновременная аккумуляция вследствие окисления их микроорганизмами. По некоторым данным, чем выше относительное содержание Mn в конкрециях, тем больше их размеры (Winters, 1938; и др.). Однако более поздние исследования (Соколова, Полотева, Зейдельман, 1974) выявили обратную картину: чем меньше размер конкреции и сильнее оглеена почва, тем ниже в них отношение Fe к Mn (см. табл. 23, 24). Почвенные конкреции наряду с Fe и Mn содержат в значительных количествах SiO<sub>2</sub>, Al, P и некоторые другие элементы, а также фульватный гумус.

На бактериальных клетках с отложенным Mn может происходить дальнейшее абиогенное отложение окислов Fe и Mn; при этом роль физико-химического фактора особенно значительна в пойменных почвах.

В супераквальных, геохимически подчиненных ландшафтах в условиях притока грунтовых вод, обогащенных двухвалентными железом и марганцем, у верхней границы капиллярной каймы в коре выветривания, в почвах или рыхлых наносах на окислительном барьере формируются горизонты, богатые гидроокислами Fe и Mn. В зависимости от мощности, степени цементации и форм новообразований их называют ортзандовыми, ортштейновыми, а в тропических областях — латеритными, или латеритами. При сплошной пропитке гидроокислами Fe и Mn песчаных отложений образуется ортзанд, в породах и почвах более тяжелого механического состава происходит цементация по граням структурных отдельностей или непластованиям пород; при выходе на поверхность и вымывании несцементированного мелкозема появляются пустоты, в результате формируются ячеистые или каркасные латериты.

Цементация может происходить и при слиянии конкреций; создаются массивные горизонты конкреционных или пизолитовых латеритов (болотных руд в умеренных широтах). Подобные горизонты, представляющие по степени концентрации Fe и Mn рудные образования, достигают 1,0—2,0 м и более. Столь мощные скопления гидроокислов Fe и Mn характерны для аккумулятивных супераквальных ландшафтов, гумидных областей всех термических поясов Земли.

Реликтовые латериты, заключенные в древней коре выветривания и выходящие при эрозии на поверхность, широко распространены не только в гумидных, но и в субаридных и аридных регионах.

Таблица 24

Валовое содержание в ортштейнах железа и марганца (%) и растворимых в 1 н.  $H_2SO_4$   
(по Зейдельману, 1979)

| № разреза, почва                        | Горизонт         | Глубина,<br>см | Ортштейн                              | Валовое содержание,<br>% |     | Растворилось<br>в 1 н. $H_2SO_4$ , % |      | Fe/Mn<br>(валовые) |
|---|------------------|----------------|---------------------------------------|--------------------------|-----|--------------------------------------|------|--------------------|
|   |                  |                |                                       |                          |     |                                      |      |                    |
| 1. Дерново-подзолистая                  | A <sub>пах</sub> | 5—15           | темно-серые, железисто-марганцовистые | 6,5                      | 7,4 | 34,4                                 | 12,0 | 0,8                |
|   | A <sub>2</sub>   | 29—34          | то же                                 | 6,8                      | 4,1 | 24,8                                 | 17,6 | 1,5                |
| Дерново-подзолистая<br>глубокооглеенная | A <sub>пах</sub> | 0—10           | »                                     | 8,4                      | 5,5 | 41,8                                 | 13,5 | 1,4                |
|   | A <sub>2</sub>   | 25—30          | бурые марганцовистоже-<br>лезистые    | 8,0                      | 2,3 | 38,0                                 | 13,5 | 3,2                |
| 5. То же, глееватая                     | A <sub>пах</sub> | 5—15           | то же                                 | 14,1                     | 3,1 | 65,1                                 | 15,0 | 4,1                |
|   | A <sub>2</sub>   | 19—24          | »                                     | 13,1                     | 1,2 | 40,5                                 | 19,2 | 10,0               |
| 7. Дерново-подзолистая<br>глеевая       | A <sub>1</sub>   | 0—15           | »                                     | 23,9                     | 1,0 | 44,3                                 | 53,4 | 21,5               |
|   | A <sub>1</sub>   | 0—15           | черные гумусовые                      | 13,9                     | 0,7 | 65,9                                 | 45,7 | 21,5               |

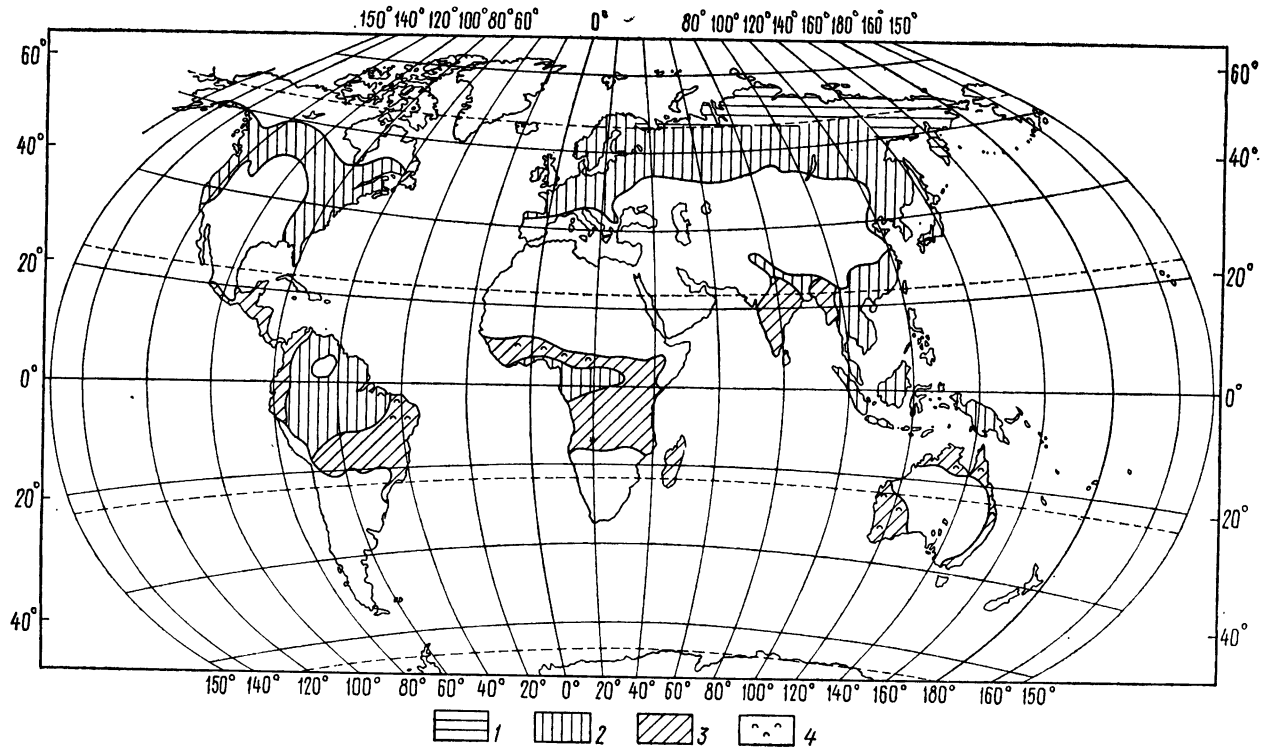


Рис. 32. Геохимические проявления деятельности железомарганцевых бактерий и микроорганизмов, восстанавливающих соединения Fe и Mn: 1 — преобладание закисных форм железа; образование конкреций выражено слабо; 2 — сочетание окисленных и восстановленных форм, интенсивная сегрегация Fe и Mn в конкреции, образование озерных и болотных руд, в тропических областях — латеритов; 3 — преобладание окисленных форм Fe и Mn: интенсивная сегрегация в конкреции, обилие латеритных аккумуляций, панцирей; 4 — широкое распространение отпрепарированных эрозией древних латеритных панцирей

Латеритные панцири (или кирассы), отпрепарированные эрозией, бронируют поверхность рельефа на больших пространствах в современных зонах саванн и тропических пустынь (рис. 32).

### Накопление железных и марганцевых руд как итог деятельности железомарганцевых бактерий

Еще в первой половине XIX в. в связи с открытием Эренбергом (1836) *Gallionella*, окисляющего железа, было высказано предположение об участии этих микроорганизмов в образовании дерновых и болотных руд и железомарганцевых конкреций на дне океанов. Гипотезу о накоплении в болотах и озерах минеральных форм железа в результате утилизации микроорганизма органической части гуматов железа как источника питания выдвинул в 1907 г. О. Ашан. Он подсчитал, что с территории Финляндии реками в море выносятся ежегодно около 1 250 000 органических веществ в комплексе с закисным железом. Часть Fe осаждается на суше. При разрушении органо-железистых комплексов и окислении Fe железобактериями в озера и болота ежегодно поступает в виде оолитовых (бобовых) железных руд около 700 000 т окислов железа. Подобные же процессы локального осаждения железных и железомарганцевых руд в озерах и выноса части органо-металлических комплексов в морские бассейны характерны для Карелии и, по видимому, для бореальных таежных областей Канады. Подвижности этих элементов способствуют сильная заболоченность территории и преимущественно фульватный состав гумуса господствующих здесь почв.

При выходе вод, обогащенных фульватами Fe и Mn, на поверхность или при разгрузке их на дне озер металлы осаждаются на окислительном биогеохимическом барьере: охристые пленки, многочисленные железистые и железомарганцевые конкреции, скопление мощных оолитовых железных руд — следствие этого процесса.

Достаточно подробно изучено образование железистомарганцевых конкреций в озерах Карелии. Считают, что участвуют в этом процессе либо синезеленые водоросли, либо *Leptothrix*, либо организмы группы *Metallogenium* (Калиненко, 1946; Перфильев, Габбе, 1961; Штернберг, 1968).

Круговорот Mn в озерах (по Дубининой, 1967) происходит следующим образом: элемент поступает в озеро в виде взвесей *Metallogenium* или коллоидных растворов из окружающих болот, в придонных слоях восстанавливается бактериями и выносится глубинными водами на аэрируемое мелководье, где в окислительных условиях окислы марганца выпадают в виде конкреций, образованных *Metallogenium*. Рядом исследователей отмечалось образование взвесей марганецоокисляющих бактерий в планктоне озер и водохранилищ, куда Mn поступал из окружающих болот и при выщелачивании из затопленных почв.

Взвеси переносятся течением; окислы Mn откладываются в окислительных условиях, например в зоне фотосинтеза на мелководье. При разложении органического вещества Mn, содержащийся в отложениях, может восстанавливаться, но миграция марганца двухвалентного ограничена, так как при выходе растворов в окисную зону он снова окисляется бактериями. Этот процесс, многократно повторяясь, способствует концентрации Mn. Однако не исключается участие и физико-химического фактора в образовании марганцевых руд, оно может быть тоже существенным.

Значительная часть растворенных и взвешенных органометаллических комплексов, содержащих Fe и Mn, выносятся из гумидных областей суши в морские бассейны, здесь на шельфе и в более глубоких частях акваторий продолжается процесс и деструкции и окисления: на поверхности песчинок, камней образуются чечевицеобразные конкреции, желваки, имеющие слоистое концентрическое строение (рис. 33).

Марганцевые конкреции, в той или иной степени обогащенные железом и многими микроэлементами, широко распространены на дне морей и океанов (рис. 34). Содержание Mn в них варьирует от 8 до 40%, Fe — от 2 до 25%. Кларки концентрации Cu, Ni, Co в конкрециях составляют  $n \cdot 100 - n \times 1000$ . Конкреции часто видны на фотографиях дна океана, их находят в колонках грунта и в драговых пробах взятых со дна.

По содержанию конкреций на 100 станциях, взятых в Тихом океане, вычислена их масса на единицу площади дна океана, в среднем она составляет 11 кг на 1 м<sup>2</sup>; подсчитано, что в пелагических осадках около  $1,6 \cdot 10^{12}$  т марганцевых конкреций; скорость образования конкреций здесь в настоящее время около  $6 \cdot 10^6$  т/г (Дж. Л. Меро, 1974).

Если учесть, что Mn подвижен в значительно большем диапазоне кислотно-щелочных и окислительно-восстановительных условий, чем Fe, то становится понятным факт накопления преимущественно Fe в водоемах суши и на шельфе, а Mn — даже в отдаленных от континентов частях океана. Эти элементы поступают как со стоком с суши, так и при подводных вулканических извержениях, при разгрузке гидротермальных и глубоких подземных вод непосредственно на дне акваторий.

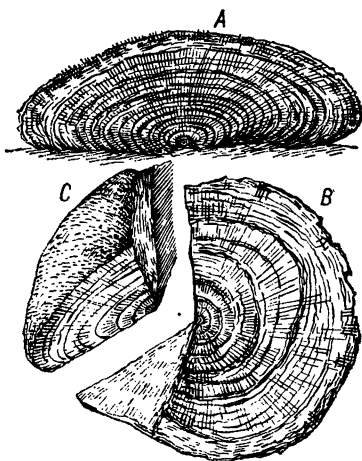


Рис. 33. Чечевицеобразная железистая конкреция (колония железобактерий сферотрикс) со дна маленького озера вблизи оз. Селигер (Таусон, 1948): А — продольный разрез, С — поперечный, В — пространственное изображение

Однако до сих пор не выяснен механизм их осаднения и допускают, что это результат не только бактериального окисления, но и адсорбции, неорганического окисления, электрофоретического переноса. На раковинах моллюсков в морях скорость накопления Мп 20—40 мг/год (Allen, 1960) вследствие обменной реакции растворенного иона марганца с карбонатом кальция и последующим бактериальным окислением его при участии *Mycroplana*.

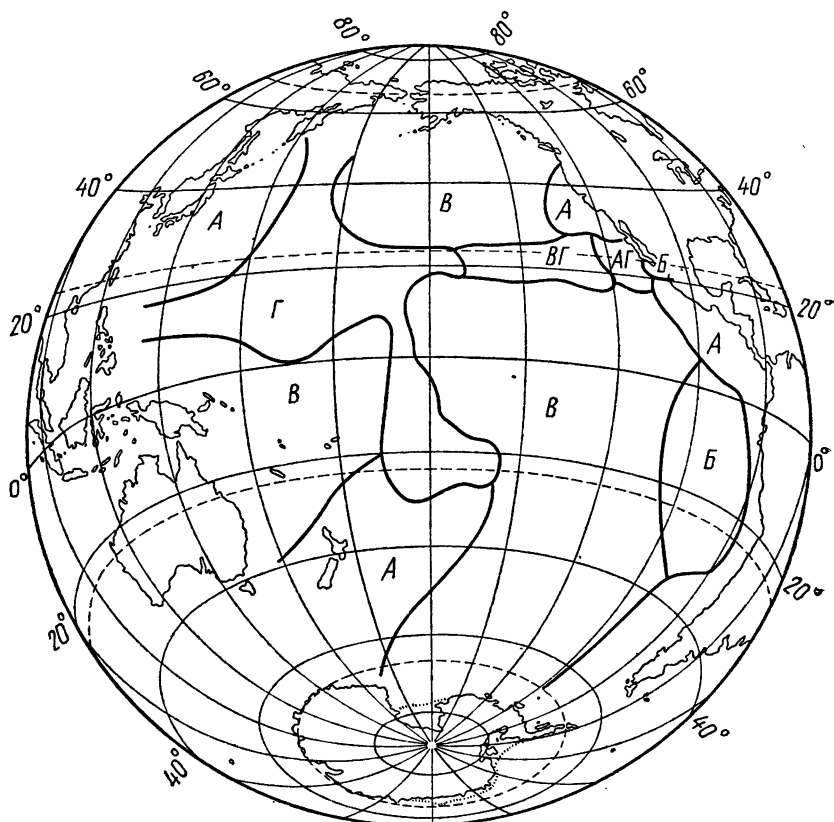


Рис. 34. Распространение марганцевых конкреций в Тихом океане (Дж. Л. Мери, 1974). Районы с конкрециями обогащенными: Fe(A); Мп(Б); Ni и Cu(В); Со(Г)

Биогенное отложение марганца происходит в условиях, где химическое окисление невозможно, и поэтому ион Мп доступен микроорганизмам, а образовавшиеся окислы не подвергаются восстановлению (Заварзин, 1972). Так как область развития марганцеокисляющих микроорганизмов находится в пределах рН 6—8, при котором железо в растворе не мигрирует, то возникает возможность образования осадочных марганцевых руд

без примеси Fe. Рассматривать образование этих руд, следуя хемогенной теории, трудно, поскольку, во-первых, раствор недостаточно концентрирован, чтобы осаждение происходило локально, во-вторых, не ясен механизм появления взвесей окислов Mn, не содержащих практически Fe.

Биохимическую гипотезу происхождения марганцевых и железомарганцевых конкреций на дне морей и океанов поддерживал ряд ученых (Самойлов, Титов, 1922; Буткевич, 1928; Дорф, 1935; Грахэм, 1959 и др.). В соскобах с марганцевых конкреций специфических организмов — осадителей Mn не оказалось, но были обнаружены гетеротрофные бактерии, разлагающие органическое вещество и таким образом содействующие этому процессу (Сорокин, 1971). Они оказывают каталитическое действие на окисление Mn (Erglich, 1972). Возможно и частичное восстановление металлов с последующим перераспределением и концентрацией в конкрециях при участии железомарганцевых бактерий.

Концепцию биогенного рудообразования в современных условиях и в геологическом прошлом поддерживают многие геологи и микробиологи, изучающие железные руды и железобактерии (Вологдин, 1947; Виноградский, 1952; Перфильев, 1926; Кузнецов, 1952; Холодный, 1953; Заварзин, 1972; и др.).

Против этой гипотезы выдвигались возражения, которые сводились к следующему: 1) железобактерий не обнаруживали в рудных месторождениях; 2) минеральный состав руд был нехарактерным для отложений окисленного железа; 3) рудные концентрации возникали в условиях более или менее выраженной восстановительной среды (Страхов, 1947; 1962).

Благодаря созданному Б. В. Перфильевым (1961) капиллярному методу изучения микроорганизмов-рудообразователей было установлено, что *Gallionella* кроме нитевидных имеет иные формы, очевидно, этим объясняются отрицательные результаты поисков микроорганизма в рудах. При изучении состояния окисленного железа на структурах этого организма был обнаружен минерал — ферригидрит состава  $2,5\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot 4,5\text{H}_2\text{O}$  (Чухров и др., 1973).

Кроме того, сульфатвосстанавливающие бактерии, часто сопутствующие *Gallionella*, могут превращать их орудненные колонии в черные комочки FeS. Исследования устойчивости структур железобактерий показали, что даже непродолжительное хранение *Gallionella* (2 года) приводит к опрессовыванию колоний и потере их структуры; орудненные стебельки организма в восстановительных условиях теряли ион  $\text{Fe}^{+3}$  и разрушались (Балашова, 1974).

Железистые осадки, содержащие орудненные структуры *Siderococcus*, *Toxothrix*, *Pedomicrobium*, *Leptothrix*, представляя собой также ферригидрит. Поскольку железобактерии широко распространены на Земле, то их роль в образовании ферригидрита в зоне гипергенеза огромна.

По истечении времени ферригидрит может самопроизвольно превратиться в гематит (красный железняк), а если он находится в растворе, содержащем  $Fe^{+2}$ , — в гетит (бурый железняк), образующий богатые скопления легкоплавкой железной руды (КМА, Урал, Кривой Рог, Липецкое и Тульское месторождения). На основании микробиологических исследований в этих рудах обнаружены структуры, аналогичные бактериальным клеткам (Володин, 1947). В целях подтверждения биогенной природы образующихся в коре выветривания железистых минералов были проведены микроскопические наблюдения группы минералов — лимонит, гетит, шамозит, бокситы, возникновение которых связано с биохимической деятельностью микроорганизмов (Аристовская, 1973). Для сравнения был взят магнетит — минерал явно небиологической природы. Гетит представлял собой орудневшие разрастания организма клеточно-нитчатого строения, характерного для гифомикробияльных форм, напоминающих *Redomicrobium*. В образцах лимонита обнаружены подобные же формы бактерий, а также ожелезненные колонии организма, сходного с *Arthrobacter*. В препаратах бокситов и современных, и более древнего возраста присутствовало большое количество железомарганцевых бактерий. Микроскопирование гипогенного минерала — магнетита — показало полное отсутствие каких-либо клеточных структур, что вполне отвечает его абиогенной природе.

Эти исследования не только доказали биогенное происхождение железистых минералов, но и дали возможность приблизительно определить, какие группы микроорганизмов участвовали в процессах их образования. Даже в породах докембрийского периода обнаружены и идентифицированы железобактерии (Karkhanis, 1976). В настоящее время эта проблема считается решенной.

В железомарганцевых конкрециях и рудах накапливаются значительные количества микроэлементов. Так как железомарганцевые аккумуляции связаны и с окислением Fe и Mn и их освобождением из органоминеральных комплексов, то микроэлементы, подвижность которых уменьшается в окислительной среде, а также элементы, образующие органометаллические комплексы, осаждаются совместно. Свежеосажденные гидроксиды Fe и Mn обладают высокой сорбционной способностью по отношению ко многим микроэлементам. Таким образом, на этом комплексном биогеохимическом окислительном и сорбционном барьере накапливаются кобальт, цинк, кадмий, никель, свинец, уран, медь, ванадий, молибден, барий, серебро; аккумуляруются здесь и аниогенные элементы: фосфор, бром, иод, бор, мышьяк и др. Обнаружено повышенное содержание микроэлементов группы Fe в орштейнах и роренштейнах (железистых трубочках вокруг корней) подзолистых и заболоченных почв лесной зоны СССР (Добровольский, 1976), в донных отложениях озер Карельского перешейка (Тарновский, 1967);

в озерных илах Карелии с кларками концентрации Мп от 8 до 28 молибдена также по сравнению с кларком литосферы в 5—7,5 раз больше (Онегина, Тойкка, 1976). В табл. 25 показано, как широк диапазон содержания элементов и высока концентрация в конкрециях наряду с марганцем кобальта, серебра,

Таблица 25

Содержание и кларки концентрации химических элементов в марганцевых конкрециях Тихого океана (Дж. Л. Мери, 1966)

| Элемент            | Содержание, % |         |         | Кларки       |           |
|--------------------|---------------|---------|---------|--------------|-----------|
|                    | максимум      | минимум | среднее | концентрации | рассеяния |
| Барий . . . . .    | 0,06          | 0,007   | 0,029   | —            | 1,55      |
| Натрий . . . . .   | 4,7           | 1,5     | 2,6     | 1,1          | —         |
| Магний . . . . .   | 2,4           | 1,0     | 1,7     | —            | 1,4       |
| Алюминий . . . . . | 6,9           | 0,8     | 2,9     | 1,2          | —         |
| Кремний . . . . .  | 20,1          | 1,3     | 9,4     | —            | 2,94      |
| Кальций . . . . .  | 4,4           | 0,8     | 1,9     | —            | 2,26      |
| Скандий . . . . .  | 0,003         | 0,001   | 0,001   | —            | 2,40      |
| Титан . . . . .    | 1,7           | 0,11    | 0,67    | 1,11         | —         |
| Ванадий . . . . .  | 0,11          | 0,021   | 0,054   | —            | 2,84      |
| Хром . . . . .     | 0,007         | 0,001   | 0,001   | —            | 12,0      |
| Марганец . . . . . | 41,1          | 8,2     | 24,2    | 268,89       | —         |
| Железо . . . . .   | 26,6          | 2,4     | 14,0    | 2,80         | —         |
| Кобальт . . . . .  | 2,3           | 0,014   | 0,35    | 388,8        | —         |
| Никель . . . . .   | 2,0           | 0,16    | 0,99    | 110,0        | —         |
| Медь . . . . .     | 1,6           | 0,028   | 0,53    | 88,3         | —         |
| Цинк . . . . .     | 0,08          | 0,04    | 0,047   | 5,87         | —         |
| Галлий . . . . .   | 0,03          | 0,0002  | 0,001   | —            | 1,7       |
| Стронций . . . . . | 0,16          | 0,024   | 0,081   | 2,13         | —         |
| Иттрий . . . . .   | 0,45          | 0,016   | 0,033   | 16,5         | —         |
| Цирконий . . . . . | 0,12          | 0,009   | 0,063   | 4,85         | —         |
| Молибден . . . . . | 0,15          | 0,01    | 0,052   | 40,0         | —         |
| Серебро . . . . .  | 0,0006        | —       | 0,0003  | 333,3        | —         |
| Барий . . . . .    | 0,64          | 0,08    | 0,18    | 4,0          | —         |
| Свинец . . . . .   | 0,36          | 0,02    | 0,09    | 100          | —         |

никеля, свинца, кларки которых выше 100; весьма значительно также накопление меди, молибдена, иттрия. Повышено также содержание цинка, железа, циркония, бария. Независимо от источника поступления микроэлементов в океан (подводный вулканизм, поступление по разломам обогащенных микроэлементами, глубоких подземных вод, твердый и жидкий гидрохимический сток с континентов) существенно, что их накопление в количествах, намного превышающих кларки литосферы, наблюдается на биогеохимических окислительных барьерах. В этих аккумуляциях проявляется еще одна форма концентрационной деятельности микроорганизмов в биосфере по отношению к весьма широкому ряду химических элементов.

## ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАССЕЛЕНИЯ И ГЕОХИМИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МИКРООРГАНИЗМОВ

Микроорганизмы обладают большой пластичностью к условиям местообитания, одни и те же или близкие виды встречаются в различных географических поясах и зонах. Однако общая численность микроорганизмов, соотношение различных физиологических групп, возобновляемость и активность изменяются по географическим поясам и биоклиматическим областям как на суше, так и в океане. В равнинной части СССР, где особенно четко выражена широтная зональность ландшафтов и

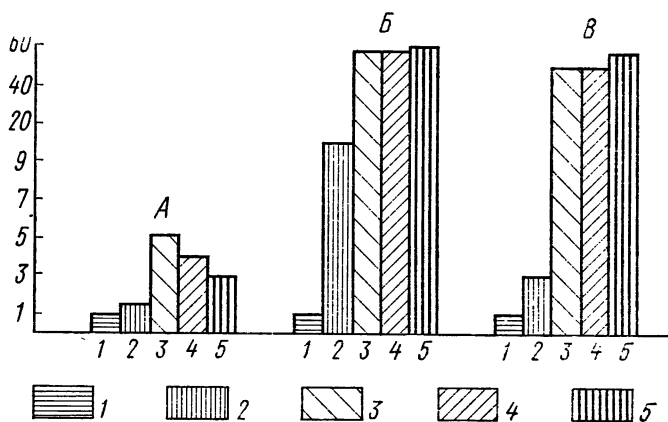


Рис. 35. Относительные изменения: А — общей численности, Б — численности спорных бактерий, В — актиномицетов в почвах равнинных зон СССР; 1 — северная тайга, подзол; 2 — южная тайга, дерново-подзолистая почва; 3 — степь, чернозем; 4 — сухая степь, каштановая почва; 5 — пустынная степь, серозем

почв, по подсчетам микробиологов, произведенным различными методами, выявляется следующая картина. Если принять общее содержание микроорганизмов в подзолах северной тайги за единицу, то в почвах тундры оно составит 0,2—0,3, в дерново-подзолистых почвах южной тайги — 1,5, в черноземах — 5, в каштановых почвах 4, в сероземах 3 (рис. 35,А); наиболее обильно микронаселение почв степной зоны. В соответствии с данными электроноскопии наибольшее количество микроорганизмов (при обычном пересчете числа клеток в 1 г) обнаружено в красноземах — почвах влажных субтропических лесов, оно в 10 раз выше, чем в черноземах (Звягинцев, 1973).

В связи с зональными изменениями гидротермических условий в почвах изменяется соотношение спорных и неспорных форм бактерий (см. рис. 35,Б). Относительное содержание спорных бактерий увеличивается по направлению от более влаж-

ных к более сухим биоклиматическим зонам. Подобная же закономерность обнаруживается и в относительном увеличении (при нарастании сухости) актиномицетов (см. рис. 35, В), более стойких к длительному иссушению, чем другие группы микроорганизмов.

Единовременные определения выявили изменения численности микроорганизмов в горных почвах, в воде горной реки и в породах, слагающих ее дно, в интервале абсолютных высот от 3200 до 1700 м Юго-Западного Тянь-Шаня (рис. 36); менее всего их в выветривающихся породах, почвах и водах нивальной

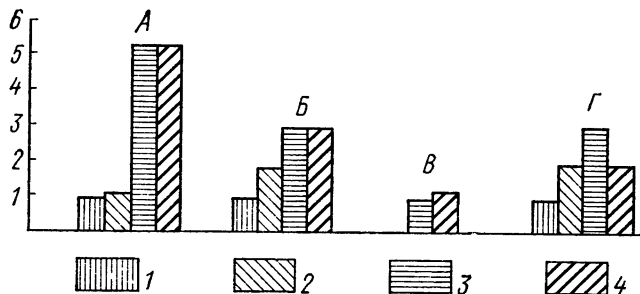


Рис. 36. Относительное изменение численности микроорганизмов в высотных ландшафтах зон юго-западного Тянь-Шаня: 1 — нивальная; 2 — альпийская; 3 — лесная; 4 — лесостепная; А — речные воды; породы, слагающие русло реки; Б — граниты; В — известняки; Г — почвы

и альпийской зон. В лесной и лесостепной зонах населенность микроорганизмами речных вод (в июне) возрастает в 5,6 раза, в донных породах и в почвах — в 2—3 раза. Значительные различия в населенности микроорганизмами речных вод и выходящих в русло пород выявляются летом столь же четко. В почвах летом они выражены меньше за счет увеличения численности микроорганизмов в почвах альпийской зоны, что связано с летним прогреванием, и уменьшения заселенности почв лесной и особенно лесостепной зон в связи с некоторым их иссушением. Таким образом, не только общая численность микроорганизмов, но и характер ее сезонных изменений подчиняется закону высотной зональности.

Распределение и активность микробного населения в мировом океане контролируется распределением тепла, света и поступлением питательных элементов с суши. Численность и продуктивность и автотрофных, и сапрофитных микроорганизмов в океанах совпадает в общих чертах с климатическими и ландшафтными зонами и областями на континентах; они возрастают по направлению от полярных широт к экватору, достигая максимума в областях; где обилие тепла дополняется притоком с континентов пресных вод, несущих взвешенные и растворенные биогенные минеральные и органические вещества (рис. 7

гл. 2, рис. 29 гл. 9). Исключение представляют диатомеи, максимум которых обнаружен в холодных приполярных водах.

Распределение продуктов геохимической деятельности микроорганизмов на суше и в океане также подчинено определенным географическим закономерностям. В океанах четко выражена широтная зональность в распределении биогенных карбонатов в донных отложениях: от полярных областей к тропическим количество карбонатов возрастает. Широтная зональность, особенно в Южном океаническом полушарии, проявляется и в размещении кремнеземистых биогенных осадков, но наибольшее содержание аморфного биогенного кремнезема обнаруживается в донных отложениях субантарктической зоны и уменьшается к низким широтам, что соответствует продуктивности диатомовых водорослей и радиолярий (см. гл. 9, рис. 27).

В распределении железомарганцевых конкреций на дне океанов связи с географическими поясами не обнаруживается, что, по-видимому, можно объяснить их полигенетической природой, а не только биогенным происхождением.

На суше распределение продуктов геохимической деятельности микроорганизмов подчиняется, во-первых, термической поясности, что проявляется в интенсивности развития различных микробиологических процессов и соответственно в накоплении тех или иных минеральных, органоминеральных и органических соединений. Во-вторых, различные ассоциации новообразований, обязанные деятельности микроорганизмов, тесно связаны с почвенно-геохимическими полями, расположенными на земной поверхности в соответствии с основными зонами увлажнения континентов. В-третьих, распределение новообразований микробиального происхождения осложняется наличием геохимических реликтов в коре выветривания, почвах, донных отложениях озер, сформировавшихся в климатических и геоморфологических условиях, часто существенно отличающихся от современных. Наиболее яркий геохимический реликт — латеритные коры в ландшафтах опустыненных саванн и тропических пустынь (см. гл. 9).

Широтные различия термического режима проявляются в степени деструкции органических остатков, их гумификации и минерализации. В пределах одной и той же зоны увлажнения в направлении от полярных областей к экватору с увеличением скорости разложения и гумификации органического вещества изменяются формы органического вещества в почвах; в тундре, северной тайге на поверхности накапливаются слаборазложившиеся органические остатки — типа моор; в таежных областях весьма обычны грубогумусовые горизонты типа модер с умеренным разложением растительных остатков. В лесах суббореального, субтропического и экваториально-тропического поясов Северного и Южного полушарий органические остатки полностью гумифицируются и в почвах формируется горизонт муллы.

С нарастанием тепла в направлении от полярных областей

к экватору ускоряются процессы биогеохимического выветривания, процессы кристаллизации, дегидратации вторичных новообразований благодаря деятельности микроорганизмов. Вследствие дегидратации окислов Fe продукты выветривания и почвы тропических широт в субаридных и аридных областях приобретают красный цвет, скальные поверхности пустынь покрываются иссиня-черными зеркалами пустынного загара.

Столь же существенны различия в проявлениях геохимической деятельности микроорганизмов между областями различного увлажнения континентов. Для гумидных областей всех термических поясов характерны новообразования Fe и Mn, связанные с окислительной, восстановительной и концентрационной деятельностью микроорганизмов. В иллювиальных и глеевых горизонтах почв, наносов, кор выветривания формируются различные по форме, величине и обилию пятна стяжения и плотные конкреции гидроокислов Fe и Mn, болотные и озерные руды, латеритные горизонты — результат процессов окисления и сегрегации, обязанные деятельности железомарганцевых бактерий.

В субаридных и аридных областях всех термических поясов широко распространены в почвах, наносах, коре выветривания вторичные новообразования карбонатов кальция, во многих случаях в скоплениях карбонатов обнаруживаются микробиальные структуры, литифицированные и живые клетки водорослей. Особенно вероятно участие бактерий в образовании метаколлоидальных скоплений кальцита в гидроморфных почвах и донных отложениях водоемов, где его накоплению способствуют процессы десульфуризации в присутствии органического вещества.

В слабосоленоватых водоемах субаридных областей при процессах десульфуризации образуется также сода, в итоге среди степей и сухих саванн появляются содовые озера и солончаки.

В соленых озерах, солончаках, такырах полупустынь и пустынь в результате геохимической восстановительной деятельности микроорганизмов возникают сероводородные геохимические барьеры, где накапливаются сульфиды: гидротроиллит, пирит и др. Таким образом, в образовании и накоплении восстановленных форм серы проявляется связь с супераквальными и аквальными ландшафтами аридных областей. Это не исключает развития процессов восстановления и окисления серы в гумидных областях (например, тионовых солончаков на низменных морских побережьях, где источником серы выступают сульфаты морских вод). Ряд проявлений связан не с биоклиматическими, а с геологическими факторами; например серные месторождения нефтегазоносных структур, кислые сульфатные воды и тионовые солончаки вблизи окисляющихся сульфидных месторождений. Однако все они локальны и не нарушают основных географических закономерностей распределения продуктов геохимической деятельности микроорганизмов, четко прослеживающихся как на суше, так и в океанах.

## ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Т. Силикатные бактерии. М., 1953.
- Александрова Л. Н. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации. Л., 1980, с. 287.
- Аристовская Т. В. Микробиология подзолистых почв. М., 1965.
- Аристовская Т. В. Микробиология процессов почвообразования. Л., 1980.
- Балашова В. В. Микоплазмы и железобактерии. М., 1974.
- Болотина И. Н. Экология почвенных марганцеоксилирующих микроорганизмов рода *Metallogenium*. — Автореф. канд. дис. М., 1975.
- Вернадский В. И. Проблемы биогеохимии. Значение биогеохимии для познания биосферы. — Тр. биогеохим. лаб., вып. 16. М., 1980.
- Виноградов А. П., Бойченко Е. А. Разрушение каолина диатомовыми водорослями. — ДАН СССР, 1942, т. 34, № 4.
- Виноградский С. Н. Микробиология почвы. М., 1952.
- Вологдин А. Г. Геологическая деятельность микроорганизмов. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1947, № 3.
- Галстян А. Ш., Хачикян Л. А., Оганесян Н. А. Ферментативное восстановление окиси железа почвенными микроорганизмами. — Биол. журн. Армении, 1973, т. 26, № 12.
- Генкель П. А. Микробиология с основами вирусологии. М., 1974.
- Герасимов И. П. Новое в подходах и методах определения возраста почв. — Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1968, № 1.
- Глазовская М. А. Влияние микроорганизмов на процессы выветривания первичных минералов. — Изв. АН Каз. ССР. Сер. почв., 1950, вып. 6.
- Глазовская М. А. Выветривание горных пород в нивальном поясе центрального Тянь-Шаня. — Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева, 1950, т. 24.
- Глазовская М. А., Макунина А. А. и др. Геохимия ландшафтов и поиски полезных ископаемых на Южном Урале. М., 1960.
- Горленко В. М., Дубинина Г. А., Кузнецов С. И. Экология водных микроорганизмов. М., 1977.
- Дараган Н. Ю. О микробиологии глеевого процесса. — Почвоведение, 1967, № 2.
- Добровольская Н. Г. Особенности субкавального выветривания. — Автореф. канд. дис. М., 1977.
- Добровольский Г. В., Терешина Т. В. О биологическом генезисе марганцево-железистых новообразований в почвах южной тайги. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. почв., 1976, № 3.
- Дубинина Г. А. Биология железобактерий и их геохимическая деятельность. — Докт. дис. М., 1977.
- Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека. М., 1968.
- Звягинцев Д. Г. Взаимодействие микроорганизмов с твердыми поверхностями. М., 1973.
- Иванов М. В. Роль микробиологических процессов в генезисе месторождений самородной серы. М., 1964.

- Илялетдинов А. Н. Биологическая мобилизация минеральных соединений. Алма-Ата, 1966.
- Калакуцкий Л. В., Агре Н. С. Развитие актиномицетов. М., 1977.
- Ковда В. А. Биогеохимические циклы в природе и их нарушение человеком. — В кн.: Биогеохимические циклы в биосфере. М., 1976.
- Кононова М. М. Проблема почвенного гумуса и современные задачи его изучения. М., 1951.
- Кордэ Н. В. Биостратиграфия и типология русских сапропелей. М., 1960.
- Коронелли Т. В., Голимбет В. Е. Микробиологические методы борьбы с загрязнением окружающей среды. Пушино, 1975.
- Красильников Н. А. Роль микроорганизмов в выветривании горных пород. — Микробиология, 1949, т. 18, вып. 4.
- Краткий определитель бактерий Берги. М., 1980.
- Крисс А. Е. и др. Микробное население мирового океана. М., 1964.
- Кузнецов С. И., Иванов М. В., Ляликова Н. Н. Введение в геологическую микробиологию. М., 1962.
- Кутузова Р. С. Роль микроорганизмов в превращении кремния в почве. — Автореф. канд. дис. Л., 1970.
- Кузнецов С. И. Развитие идей С. Н. Виноградского в области экологической микробиологии. М., 1974.
- Кутузова Р. С. Возможные пути выветривания минералов в щелочных почвах. — Почвоведение, 1973, № 2.
- Летунова С. В., Ковальский В. В. Геохимическая экология микроорганизмов. М., 1978.
- Ляликова Н. Н. Роль микроорганизмов в образовании и разрушении сульфидов рудных месторождений. — Геол. рудн. месторожд., 1970, т. 12, вып. 1.
- Маркин В. А. В экологических нишах ледников. — Природа, 1981, № 4.
- Меро Д. Л. Марганцевые конкреции. Океанографическая энциклопедия. Л., 1974.
- Мессинёва М. А. Геологическая деятельность бактерий и ее влияние на геохимические процессы. — Тр. Ин-та микробиол., 1961, вып. 9.
- Микробиологические методы борьбы с загрязнением окружающей среды. — Тез. докл. АН СССР. Пушино, 1979.
- Мирчинк Т. Почвенная микология. М., 1976.
- Мишустин Е. Н., Шильникова В. К. Биологическая фиксация молекулярного азота. М., 1968.
- Мишустин Е. Н., Геллер И. Т., Синха М. Мобилизация минеральных фосфатов почвы и удобрений в процессе жизнедеятельности микроорганизмов. — Изв. Тимиряз. с.-х. акад., 1972, вып. 4.
- Мишустин Е. Н. Ассоциации почвенных микроорганизмов. М., 1975.
- Мишустин Е. Н., Емцев В. Т. Микробиология. М., 1978.
- Могилевский Г. А. и др. Газобактериальная съемка по снежному покрову. Новый вид поисковых работ на нефть и газ. — В кн.: Геомикробиология поиска и разработки нефтяных месторождений. Свердловск, 1979.
- Новогрудский Д. М. Микрофлора выветривающихся пород и неполных почв Терсей Алатау. — Тр. ИГАН СССР, 1950, т. 48.
- Новороссова Л. Е., Ремезов Н. П., Сушкина Н. Н. Разрушение алюмосиликатов почвенными бактериями. — ДАН СССР, 1947, т. 58, № 4.
- Оборин А. А. и др. Современные задачи нефтяной микробиологии. — В кн.: Геомикробиология поиска и разработки нефтяных месторождений. Свердловск, 1979.
- Оппенгеймер К. Х. Морская микробиология. Океанографическая энциклопедия. Л., 1974.
- Перельман А. И. Геохимия элементов в зоне гипергенеза. М., 1972.
- Перельман А. И. Геохимия. М., 1979.
- Перфильев Б. В. Новые данные о роли микробов в рудообразовании. — Изв. Геол. комитета, 1926.

- Перфильев Б. В., Габе Д. Р. Капиллярные методы изучения микроорганизмов. М.—Л., 1961.
- Полтева Р. Н., Соколова Т. А. Исследование конкреций из сильноподзолистой почвы. — Почвоведение, 1967, № 7.
- Полынов Б. Б. Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах. — Почвоведение, 1945, № 7.
- Пошон Ж., Баржак Г. Почвенная микробиология. М., 1960.
- Розанова Е. П., Талыблы А., Лебедева Е. В. Геохимическая деятельность микроорганизмов в озерах и месторождениях полезных ископаемых. М., 1973.
- Розанова Е. П., Кузнецов С. И. Микрофлора нефтяных месторождений. М., 1974.
- Ройзин М. Б. Микрофлора скал и примитивных почв высокогорной арктической пустыни. — Бот. журн., 1960, т. 45, вып. 7.
- Романенко В. И. О фотосинтезе водорослей в красном снегу на Памире. — В кн.: Биология внутренних вод, № 11. М., 1971.
- Руссель С. Микроорганизмы и жизнь почвы. М., 1977.
- Руттен М. Происхождение жизни. М., 1973.
- Сидоренко А. В., Сидоренко С. А. О распространении предположительно биогенного углерода в докембрии. — ДАН СССР, 1968, т. 183, № 1.
- Скопинцев Е. А. Формирование современного химического состава вод Черного моря. Л., 1975.
- Соколов Б. С. Эволюция — ее первые шаги. — Знание—сила, 1977, ноябрь.
- Соколова А. А., Каравайко Г. И. Физиология и геохимическая деятельность тионовых бактерий. М., 1964.
- Сушкина Н. Н. К вопросу о роли микроорганизмов в первичном почвообразовательном процессе. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. и почвовед. 1965, № 3.
- Таусон В. О. Великие дела маленьких существ. Л., 1948.
- Успенский В. А. Введение в геохимию нефти. Л., 1970.
- Хлебникова Г. М. Сравнительная характеристика биологической активности почв и подпочвенных осадочных пород (грунтов). — Авт. канд. дис. М., 1980.
- Ханова Л. П. Микроорганизмы, разрушающие перегнойные соединения почвы. — Микробиология, 1956, т. 15, вып. 1.
- Хлодный Н. Г. Железобактерии. М., 1953.
- Шлегель Г. Общая микробиология. М., 1972.
- Штина Э. А. Сообщества водорослей основных типов почв СССР и их диагностическое значение. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 8.
- Яхонтова Л. А., Грудев А. П. Зона гипергенеза рудных месторождений. М., 1978.
- Adamse A. D., Hoescks S. de Bont A. M., van Kessel S. F. Microbial activities in soil near natural gas leaks. — Arch. Microbiol., 1972, 83.
- Billy C., Blanc Ph., Roubillois A. Synthèse d'aragonite en milieu marin par voie bactérienne. — In: Ann. Inst. oceanogr., 1977, 52, N 9.
- Boquet E., Boronat A., Ramos-Cormensana A. Production of calcite crystals by soil bacteria is a general phenomenon. — Nature, 1973, vol. 246, N 5434.
- Ehrlich H. L. The formation of ores in sedimentary environment of the deep sea with microbial participation: the case for ferromanganese concretions. — Soil. Sci., 1975, vol. 119, N 1.
- Flaig W., Schmidt J. Über die Einwirkung von Huminsäuren auf das Wachstum einiger Penicillium Arten. — Arch. Microbiol., 1952, Bd 27, N 25.
- Hirsch P. Biology of budding bacteria. IV, Epicellular deposition of iron by aquatic budding bacteria. — Arch. Microbiol., 1968, Bd 60, H. 3.
- Seiler W. Microbial energy conversion. Göttingen, E. Goltze, 1976.
- Timonin M. I. Soil microflora in relation to manganese oxidating bacteria. — Arch. Microbiol., 1973, 56.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

|   |     |
|---|-----|
| Предисловие . . . . .   | 3   |
| Глава 1. Общее понятие о биосфере. Роль микроорганизмов в ее формировании . . . . .                 | 4   |
| Глава 2. Общая характеристика основных групп микроорганизмов, их распространение . . . . .          | 10  |
| Глава 3. Микроорганизмы в циклах углерода . . . . .   | 37  |
| Глава 4. Биогеохимия азота . . . . .  | 56  |
| Глава 5. Биогеохимические циклы серы . . . . .  | 71  |
| Глава 6. Состав надземной и подземной атмосферы как геохимическая функция микроорганизмов . . . . . | 91  |
| Глава 7. Микроорганизмы в геохимии железа и марганца . . . . .                                      | 99  |
| Глава 8. Микроорганизмы в процессах деструкции минералов и горных пород . . . . .                   | 112 |
| Глава 9. Аккумулятивная геохимическая деятельность микроорганизмов на суше и в океане . . . . .     | 125 |
| Географические закономерности расселения и геохимической деятельности микроорганизмов . . . . .     | 146 |
| Литература . . . . .  | 150 |