

**УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ
«ВИТЕБСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. П.М. МАШЕРОВА»**

кафедра экологии и охраны природы

Хохлова О.И.

**ЭЛЕКТРОННЫЙ
УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС
РЕДУЦЕНТЫ
В ПРИРОДНЫХ И ИСКУССТВЕННЫХ
ЭКОСИСТЕМАХ**

**для специальности
1-33-01 01 Биоэкология**

Витебск 2012

Автор - составитель:

Хохлова О.И.- преподаватель кафедры экологии и охраны природы УО «ВГУ им. П.М. Машерова»

Рецензент:

Сушко Г.Г. - кандидат биологических наук, доцент кафедры анатомии и физиологии человека УО «ВГУ им. П.М. Машерова»

Электронный учебно-методический комплекс по дисциплине «Редуценты в природных и искусственных экосистемах» входит в учебные планы подготовки специалистов с высшим образованием в Республике Беларусь для специальности 1-33-01 01 Биоэкология. Он базируется на требованиях Положения об электронном учебно-методическом комплексе по дисциплине для высших учебных заведений Республики Беларусь, и Положения об электронных образовательных ресурсах УО «ВГУ им.П.М.Машерова»

В учебно-методическом комплексе представлены базовая и учебная программы, содержание, разделы, виды занятий, требования к знаниям студентов на зачете с перечнем вопросов, рекомендуемая литература, фондовые лекции, и информация о материально-технической обеспеченности по дисциплине «Редуценты в природных и искусственных экосистемах».

Рекомендуется студентам высших учебных заведений биологического факультета заочной формы обучения

Карта электронного учебно-методического комплекса

«РЕДУЦЕНТЫ В ПРИРОДНЫХ И ИСКУССТВЕННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ»

| Содержание учебно-методического комплекса | Стр. |
|--|------|
| 1. Организационно-методический раздел..... | 4 |
| 1.1. Цели и задачи дисциплины..... | 4 |
| 1.2. Требования к уровню освоения содержания курса..... | 4 |
| 1.3. Перечень дисциплин с указанием разделов, усвоение которых необходимо для изучения курса..... | 4 |
| 2. Содержание разделов и тем учебной дисциплины..... | 5 |
| 2.1. Базовая учебная программа курса..... | 5 |
| 2.2. Учебная программа курса | 7 |
| 2.2.1. Объем дисциплины и виды учебной работы, ЗО..... | 7 |
| 3. Теоретический раздел электронного учебно-методического комплекса..... | 9 |
| 4. Практический раздел электронного учебно-методического комплекса..... | 47 |
| 4.1. Лабораторный практикум..... | 47 |
| 5. Блок контроля знаний электронного учебно-методического комплекса..... | 54 |
| 5.1. Вопросы к зачету для студентов ЗО..... | 54 |
| 5.2. Темы контрольных работ | 55 |
| 6. Материально-техническое обеспечение дисциплины..... | 56 |
| 7. Учебно-методическое обеспечение дисциплины..... | 56 |

1. Организационно-методический раздел

1.1. Цели и задачи дисциплины:

Основная цель дисциплины – рассмотрение относительной роли микрофлоры, грибов и детритофагов в разложении органических веществ, а также анализ зависимости процессов разложения органических веществ от абиотических факторов.

Задачей дисциплины является: сформировать у студентов представления о редуцентном звене экосистемы как основной части ее структуры.

1.2. Требования к уровню освоения содержания курса

Студенты должны иметь представление: о роли редуцентов и их месте в органическом мире;

Студенты должны овладеть знаниями: о редуцентном блоке, основных группах редуцентов;

Студенты должны уметь: применять знания о редуцентном звене в вопросах экологической биотехнологии и охраны окружающей среды

1.3. Перечень дисциплин с указанием разделов, усвоение которых студентами необходимо для изучения дисциплины

| № п/п | Наименование дисциплины |
|-------|---------------------------------|
| 1 | Общая экология |
| 2 | Общая гидроэкология |
| 3 | Ландшафтная экология |
| 4 | Экологическое право |
| 5 | Экологические проблемы Беларуси |

2. Содержание разделов и тем учебной дисциплины

2.1 Базовая учебная программа курса «Редуценты в природных и искусственных экосистемах»

Утверждена УО «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова» №УД-24-007/баз от 25.06.2009

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Задача курса состоит в формировании у студентов представления о редуцентном звене экосистемы как основной части ее структуры. Целью курса является рассмотрение относительной роли микрофлоры, грибов и детритофагов в разложении органических веществ, а также анализ зависимости процессов разложения органических веществ от абиотических факторов. Предполагается рассмотрение методов изучения редуцентов в экосистеме, вопросов экологической биотехнологии и охраны окружающей среды.

В курсе уделяется внимание роли отдельных групп микроорганизмов в круговороте основных биогенных элементов и взаимосвязи этих процессов.

Программа курса базируется, прежде всего, на таких фундаментальных разделах экологии, как «Общая экология», «Общая гидроэкология», «Ландшафтная экология». Курс также тесно связан с дисциплинами «Химическая экология», «Экологическое право», «Радиоэкология», «Экологические проблемы Беларуси», «Основы ксенобиологии».

Программа курса составлена из расчета времени, выделенного учебным планом в рамках дисциплин специализации для студентов четвертого курса специальности «Биоэкология».

ВВЕДЕНИЕ

Понятие о редуцентном звене экосистем. Общая характеристика (качественная и количественная) редуцентного звена. Аэробные и анаэробные стадии разложения органического вещества в экосистемах, возвращение веществ в новые циклы поглощения.

СОДЕРЖАНИЕ КУРСА

Раздел 1. Микроорганизмы как основное звено редуцентов и их функции в биосфере. Понятие качества окружающей среды.

Методы изучения микрофлоры в природных и искусственных экосистемах. Метод моделирования экосистем, принципы создания искусственных экосистем и возможности их использования в научных и прикладных целях.

Раздел 2. Редуценты и вопросы экологической биотехнологии.

Очистка почвы, воздушной и водной среды, создание генетически модифицированных микроорганизмов и консорциумов микроорганизмов для этих целей. Разработка методов контроля за их поведением в экосистеме.

Раздел 3. Грибы, их место и роль в биогеоценозе.

Разложение растительного опада и древесины. Процессы образования и разложения гумуса и участие в них грибов.

Раздел 4. Детритофаги как звено редуцентов, их функции и классификация.

Сравнительный анализ деструкции органического вещества в наземных и водных экосистемах.

Примерный тематический план изучения спецкурса*

| Разделы | Количество учебных часов | |
|--|--------------------------|--------------------|
| | Лекций | Лабораторных работ |
| Введение | 2 | 2 |
| Микроорганизмы как основное звено редуцентов и их функции в биосфере Понятие качества окружающей среды. | 4 | 2 |
| Редуценты и вопросы экологической биотехнологии. | 4 | 4 |
| Грибы, их место и роль в биогеоценозе. | 2 | 4 |
| Детритофаги как звено редуцентов, их функции и классификация. | 4 | 4 |
| ИТОГО: | 16 | |

* Общая структура курса, соотношение отдельных разделов, количество лекций и семинарских занятий могут варьировать в зависимости от установленного соотношении аудиторной и самостоятельной работы, возможностей кафедры, научных интересов и методических принципов преподавателей

2.2 Учебная программа курса «Редуценты в природных и искусственных экосистемах»

2.2.1 Объем дисциплины и виды учебной работы, 30

1-33-01 01 Биоэкология

| Вид учебной работы | Всего часов | семестр |
|-----------------------------|-------------|------------------|
| Всего часов по дисциплине | 46 | II |
| Количество аудиторных часов | 30 | |
| Лекции | 6 | |
| Практические | нет | |
| Лабораторные | 4 | |
| Самостоятельная работа | 20 | |
| Курсовая работа/рефераты | нет | |
| Вид итогового контроля | | Зачет II семестр |

Наименование тем, их содержание, объём в часах лекционных занятий

| № п/п | Наименование тем | Содержание | Объем в час |
|-------|--|---|----------------|
| 1. | ПОНЯТИЕ О РЕДУЦЕНТНОМ ЗВЕНЕ ЭКОСИСТЕМ | <ol style="list-style-type: none"> 1. Общая характеристика (качественная и количественная) состава редуцентов. 2. Аэробные и анаэробные стадии разложения органического вещества. 3. Разложение органического вещества в наземных и водных экосистемах, особенности возвращения биогенов в новые циклы поглощения. 4. Ресурсы для деструкционной деятельности редуцентов. | 2 |
| 2. | МИКРООРГАНИЗМЫ КАК ОСНОВНОЕ ЗВЕНО РЕДУЦЕНТОВ И ИХ ФУНКЦИИ В БИОСФЕРЕ | <ol style="list-style-type: none"> 1. Методы изучения микрофлоры в природных и искусственных экосистемах. 2. Метод моделирования экосистем, принципы создания искусственных экосистем и возможности их использования в научных и прикладных целях. | 4 |
| 3. | РЕДУЦЕНТЫ И ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ БИОТЕХНОЛОГИИ. | <ol style="list-style-type: none"> 1. Очистка почвы, воздушной и водной среды, создание генетически модифицированных микроорганизмов и консорциумов микроорганизмов для этих целей. 2. Разработка методов контроля за их поведением в экосистеме. | 2 (самост.) |
| 4. | ГРИБЫ, ИХ МЕСТО И РОЛЬ В БИОГЕОЦЕНОЗЕ. | <ol style="list-style-type: none"> 1. Разложение растительного опада и древесины. 2. Процессы образования и разложения гумуса и участие в них грибов. | 4 (самост.) |
| 5. | ДЕТРИТОФАГИ КАК ЗВЕНО РЕДУЦЕНТОВ, ИХ ФУНКЦИИ И КЛАССИФИКАЦИЯ. | <ol style="list-style-type: none"> 1. Роль почвенных беспозвоночных в разложении органического вещества. 2. Классификация беспозвоночных животных участвующих в разложении органического вещества. | 2 (самост.) |

Лабораторные занятия, их наименование и объём в часах

| № п/п | Наименование тем | Содержание | Объем в час |
|-------|---|---|-------------|
| 1 | ОПРЕДЕЛЕНИЕ ДЕСТРУКТОРОВ В ПОЧВЕННОМ ПОКРОВЕ. | Изучение методики взятия проб для исследования. Приготовление почвенных вытяжек, питательных сред и посуды. Приготовление посевов. Оценка полученных результатов. | 2 |
| 2 | СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА РАЗЛОЖЕНИЯ ОСТАТКОВ РАСТИТЕЛЬНОГО И ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ. | Постановка опыта по разложению органического материала. Запись и оформление полученных результатов. | 2 |

Репозиторий ВГУ

3. Теоретический раздел электронного учебно-методического комплекса «Редуценты в природных и искусственных экосистемах»

ПОНЯТИЕ О РЕДУЦЕНТНОМ ЗВЕНЕ ЭКОСИСТЕМ

1. *Общая характеристика (качественная и количественная) состава редуцентов.*
2. *Аэробные и анаэробные стадии разложения органического вещества.*
3. *Разложение органического вещества в наземных и водных экосистемах, особенности возвращения биогенов в новые циклы поглощения.*
4. *Ресурсы для деструкционной деятельности редуцентов.*

Экосистема - исторически сложившаяся на той или иной территории устойчивая система живых (продуценты, консументы, редуценты) и неживых компонентов, в которой имеется односторонний поток энергии, внешние и внутренние круговороты веществ и регуляция этих процессов. Глобальной экосистемой является биосфера.

Важнейшей составляющей экосистемы являются редуценты (деструкторы, биоредуценты) - организмы, разлагающие мертвое органическое вещество.

Разложение включает высвобождение энергии и минерализацию химических веществ, т. е. превращение веществ из органической в неорганическую форму. Разложение осуществляется с участием физических и химических факторов и биологических агентов, а в качестве конечных продуктов выступают углекислый газ, вода и другие неорганические соединения.

Основную массу редуцентов составляют бактерии, грибы, а также детритофаги, поедающие мертвое органическое вещество (ОВ). Отличительной особенностью их является то, что они не контролируют скорость, с которой ресурсы для их деятельности становятся доступными или возобновляются; они полностью зависят от скорости, с которой любой другой фактор (старение, болезнь и т. д.) высвобождает ресурс, обеспечивающий их жизнедеятельность. Большая часть синтезированного продуцентами материала не подвергается немедленному потреблению и постепенно переходит в подстилку и почву (или соответственно в слой осадков в водных экосистемах), в сумме составляющих обособленную гетеротрофную систему. Прежде чем будет использовано все это накопленное ОВ, могут пройти многие недели, месяцы, годы или даже тысячелетия. Термином «детрит» (продукт распада), заимствованным из геологии, экологи обозначают органическое вещество, вовлеченное в процесс разложения. Экологи-химики используют сокращенные обозначения для двух различных по физическому состоянию продуктов разложения: ВОВ - взвешенное ОВ, РОВ - растворенное ОВ.

Разложение органического вещества (ОВ) контролирует ряд важных функций экосистемы (Ю.Одум):

- 1) Возвращение в круговорот элементов питания, находящихся в мертвом ОВ.
- 2) Возвращение элементов питания и энергии в экосистему.
- 3) Образование хелатных комплексов с элементами питания.
- 4) Получение пищи для последовательного ряда организмов в детритной пище-

вой цепи.

- 5) Образование вторичных метаболитов ингибирующего, стимулирующего и регуляторного действия.
- 6) Преобразование инертного вещества земной поверхности, приводящее к образованию почвы.
- 7) Поддержание состава газов атмосферы.

Фактически же основная роль редуцентов - обеспечение круговорота веществ и энергии. Отмечая роль редуцентов и их роль в круговороте энергии и вещества, следует обратить внимание, что энергия не передается по замкнутым циклам, хотя между мертвым ОВ и редуцентами она и мигрирует в обоих направлениях, но это отражает лишь способность редуцентов перерабатывать ОВ многократно. Потоки же биогенных элементов изменяют молекулы вещества, в состав которого они входят. Они могут использоваться неоднократно, а активность гетеротрофных организмов - решающий фактор сохранения их круговорота и продукции. Нельзя не учитывать, что круговорот не бывает «без потерь»; часть вещества попадает из дополнительных источников (выветривание и выщелачивание породы, осадки, пыль и т. д.).

Биотическая деструкция - многоэтапный процесс, начинающийся с дыхания и заканчивающийся сложными преобразованиями ОВ в детритном блоке. Не учитывая абиотическую деструкцию, биотическую можно разделить на три основные формы: физиологическую (дыхание), пастбищную (поедание) и детритную (разложение).

Физиологическая деструкция проявляется на уровне жизнедеятельности каждого организма, пастбищная и детритная - на экосистемном уровне.

Возвращение питательных веществ в новые циклы поглощения может быть достигнуто несколькими способами; пищевая цепь пастбищного типа, детритная пищевая цепь и прямая передача питательных веществ к растениям симбиотическими микроорганизмами (рис.1). Детритная пищевая цепь начинается с отмерших растительных остатков, трупов и экскрементов животных. Она наиболее выражена в лесах, где до 90-98 % прироста биомассы растений поступает через опад, и только незначительная часть используется консументами (около 2%). Пищевая цепь пастбищного типа (цепь выедания) начинается с фотосинтезирующих организмов, ОВ поступает к консументам, и только небольшая часть его попадает в цепь разложения. Наиболее выражена в водоемах.

Важность редуцентного звена определяется тем, что оно обеспечивает функционирование живых систем. Известно, что до 90% энергетических запасов животных и растений потребляется после их отмирания. Если бы биосфера лишилась микроорганизмов-деструкторов, то уже через 10 лет на планете скопилось такое количество отбросов, что жизнь прекратилась бы.

Исследование структурно-функциональной организации блока редуцентов (сапротрофного блока) в экосистеме исключительно важно, т.к. может открыть возможности управления работой экосистемы, повышения продуктивности и т.д.

Деструкция ОВ происходила уже на первых этапах существования гетеротрофной биоты, ибо без этого невозможен круговорот веществ и, следовательно, жизнь. Питание гетеротрофных организмов первичной биосферы само по себе представляло деструкцию ОВ добиотического (химического) синтеза. Жизнь,

которая была представлена тремя основными уровнями организации — организменным, популяционным, экосистемным — привела к появлению размножения и наследственной изменчивости, естественного отбора и биотического круговорота.

Деструкционный блок экосистемы является более древним, чем блок автотрофного синтеза. С появлением автотрофов, блок детрито-потребителей стал более мощным, а объем деструкции все время приближался к объему синтеза ОВ. Ю.Одум указывает, что отставание гетеротрофной утилизации продуктов автотрофного синтеза - одно из важнейших свойств экосистем. Объем синтеза и деструкции ОВ - факторы, определяющие уровень организации биосферы, а их соотношение в эволюционном аспекте - степень энтропийности живых систем и активность фиксации свободной энергии в виде химических соединений.

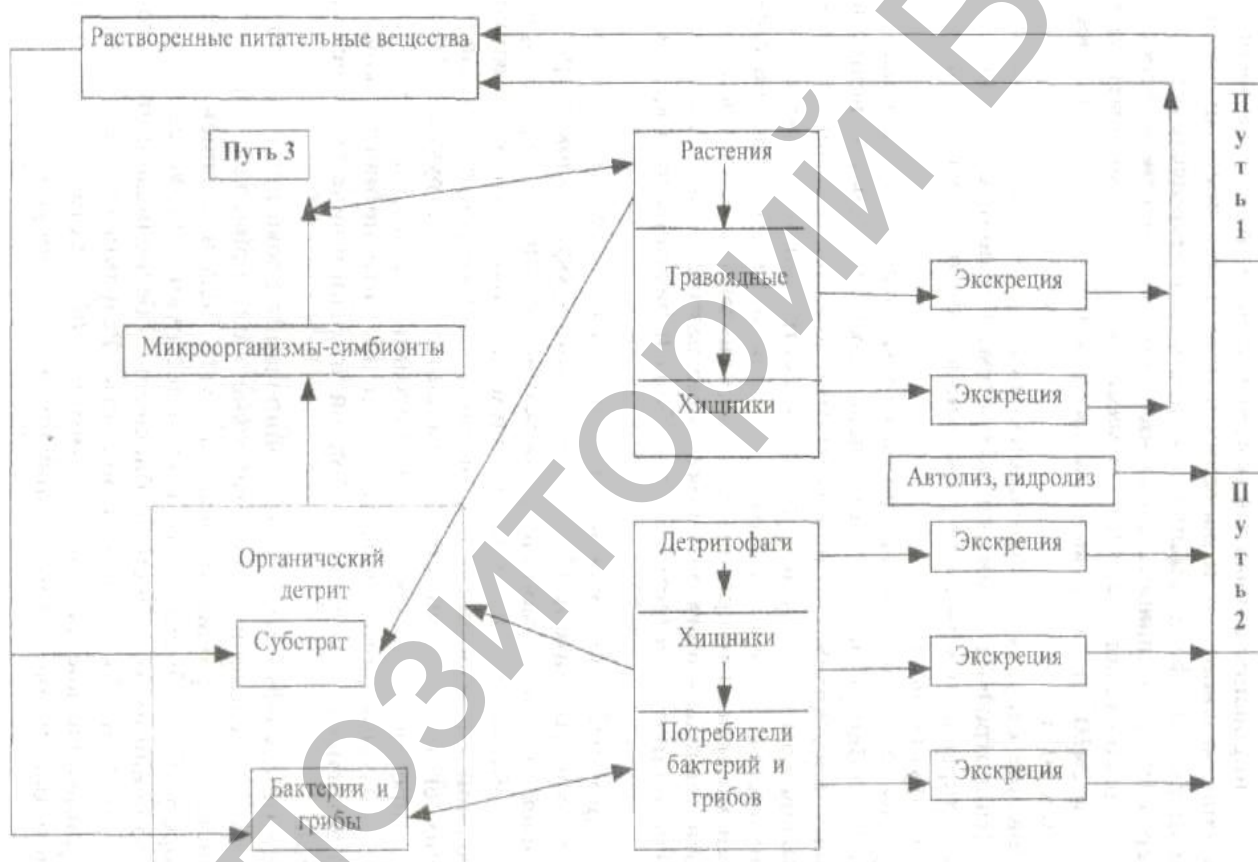


Рис.1. Три пути возвращения питательных веществ в новые циклы поглощения

Разница между скоростью функционирования блока продуцентов и редуцентов в определенные геологические эпохи привела к формированию биогенных горючих ископаемых (угля, нефти, сланцев, сапропелей, торфа). Своеобразным продуктом деструкции является гумус - один из важнейших компонентов биосферы, обеспечивающий ее гомеостаз, устойчивость и продуктивность. Результатом деструкции явилось динамическое равновесие химического состава водного и воздушного бассейнов, формирование почвенного покрова.

В настоящее время детритный блок рассматривают как состоящий из животных, микроорганизмов и растений-сапрофагов. Ресурсы для их деятельности - вся не использованная фитофагами продукция фитомассы; например, от 88% до

99% первичной продукции в наземной ЭС, минуя пастбищную цепь, поступает в детритную. Это можно считать главной специфической особенностью биологического круговорота в ней.

В табл. 1 представлены основные группы редуцентов и выполняемые ими функции.

Таблица 1 Характеристика основных групп редуцентов

| Группа организмов | Выполняемые функции |
|-------------------|---|
| Бактерии | Разложение ОВ. Образование гумуса. Трансформация ОВ. Образование почвенных веществ |
| Актиномицеты | Разложение ОВ. Образование гумуса. Трансформация ОВ, Образование почвенных веществ. Образование антибиотиков |
| Грибы | Разложение ОВ. Образование гумуса. Трансформация ОВ. Образование почвенных веществ. Образование антибиотиков. Разложение гумуса, углеводов, лигнина |
| Дрожжи | Секреция слизи и образование частиц. Разложение ОВ минимально |
| Водоросли | Фиксация азота |
| Простейшие | Поддержание постоянства состава микроорганизмов |
| Микрофауна | Разложение ОВ. Аэрация почвы |

Ресурсами для деятельности редуцентов и детритофагов являются не только тела погибших растений и животных. На протяжении жизни растения и животные образуют мертвое ОВ, которое также служит основным ресурсом для деятельности редуцентов. Например, членистоногие сбрасывают личиночные покровы, змеи - старый роговой покров, другие позвоночные - кожу, волосы, перья и рога. Соответственно, с утилизацией такого органического материала связаны определенные группы редуцентов: например, некоторые грибы поселяются на перьях и рогах, членистоногие - на коже и т.д. Старые листья растений, сбрасываемые ежегодно, являются на суше важным источником питания для грибов, бактерий и беспозвоночных. В зоне ризосферы к аналогичному источнику можно отнести слущивающиеся клетки корневого чехлика, коры корня при продвижении вглубь. Ресурсом для редуцентов и детритофагов являются и экскременты любых животных. Состоят они из мертвого органического вещества, по составу сходного с потребляемой пищей. В общем виде основные компоненты мертвого ОВ в порядке возрастания устойчивости к разложению можно расположить следующим образом:

Сахара > крахмал > гсмицеллюлоаы > пектины и белки >
целлюлёза > лигнин > кутин и суберин

Органическое вещество в водоемах имеет двойное происхождение: часть попадает извне и носит название аллохтонного, другая часть образуется в результате фотосинтетической деятельности растений -автохтонное. Для озерных экосистем, например, характерно, что деструкции и минерализации подвергается

не все органическое вещество. Часть его удаляется из водоема в виде стока, в виде тел животных и растений, в виде выносимых в атмосферу газообразных продуктов анаэробного распада ила: CO_2 и CH_4 . Часть ОВ откладывается на дне; далее оно может либо разлагаться, либо минерализоваться, либо в результате геохимических процессов образовывать ископаемые породы. Образование ОВ за счет фотосинтеза происходит в верхних слоях, а его деструкция - в нижних и иловых.

Важным показателем интенсивности биологического круговорота является скорость обращения химических элементов. Она оценивается по скорости накопления и разложения мертвого ОВ, образующегося в результате опада растений и отмирания животных, и описывается индексом: отношением накопившегося ОВ к разложившемуся за определенный период времени. Чем выше этот индекс, тем меньше интенсивность процесса деструкции (или биологического круговорота) в данной экосистеме. Он наивысший в заболоченных лесах (более 50) и тундрах (20-40), т.е. во столько раз масса не успевающих разложиться остатков больше массы опада. В степях индекс составляет 1,5 - 1,0; субтропиках - 0,7; саваннах - 0,2; и разложение ОВ, следовательно, происходит активно, а биологический круговорот оценивается как интенсивный. Распад идет настолько активно, что все доступные питательные вещества содержатся в биомассе живых растений.

МИКРООРГАНИЗМЫ - ОСНОВНОЕ ЗВЕНО РЕДУЦЕНТОВ И ИХ ФУНКЦИИ В БИОСФЕРЕ

- 1. Методы изучения микрофлоры в природных и искусственных экосистемах.*
- 2. Метод моделирования экосистем, принципы создания искусственных экосистем и возможности их использования в научных и прикладных целях.*

В глобальной экологической системе Земли большая роль принадлежит микроорганизмам, являющимся одним из наиболее активных звеньев биогеохимических пищевых цепей и выполняющим важные биохимические функции в биосфере. Впервые вопрос о громадных масштабах биогеохимической деятельности микроорганизмов был поставлен В.И.Вернадским. Он сформулировал основные понятия биогенной миграции химических элементов в биосфере и учел роль микроорганизмов в этом процессе.

По современным представлениям биогеохимические процессы, протекающие в экосистемах с участием микроорганизмов, можно разделить на несколько типов:

- 1) Минерализация - превращение органических соединений в неорганические, ведущая к упрощению биохимического состава экосистем.
- 2) Превращение неорганических элементов питания в органические протоплазматические комплексы микробных клеток.
- 3) Окисление, являющееся одним из источников энергии в экосистеме. Хемоавтотрофы (*Nitrosomonas*, *Nitrobacter*, *Thiobacillus*, *Hydrogenomonas*) получают энергию при окислении аммония, нитрита, серы, сероводорода, закиси железа, водорода. Гетеротрофы получают энергию при окислении органических

веществ. Наблюдается также окисление неорганических соединений экосистемы продуктами метаболизма микроорганизмов.

- 4) Восстановление, которое может быть связано с энергетическим метаболизмом клетки, т.к. при этом акцептируется электрон от окисляемого субстрата. При снижении окислительно-восстановительного потенциала среды из-за микробиального потребления кислорода в экосистеме также создаются восстановительные условия, при которых может осуществляться редукция многих элементов (железа трехвалентного в двухвалентное, марганца четырехвалентного в двухвалентный и т.д.). Органические и неорганические кислоты, которые образуются гетеротрофными и фотосинтезирующими бактериями и микроорганизмами в целом, могут вызывать огромные биохимические превращения: растворять фосфаты, силикаты, разрушать глинистые минералы и горные породы, участвуя, таким образом, в почвообразовании. В почвах под действием кислот изменяется доступность элементов для микроорганизмов и растений.
- 5) Фиксация или превращение газовой формы элемента в негазовую. К этой категории в экосистеме относятся превращения углекислого газа в фотосинтезе, биологическая фиксация азота, окисление сероводорода.
- 6) Формирование геологических отложений. с биогеохимической деятельностью микроорганизмов связано образование серных, сульфидных, марганцевых, железных руд, известняков, угля, нефти, торфа и др. каустобиолитов.
- 7) Выделение органических хелатообразующих соединений, которые растворяют относительно нерастворимые неорганические вещества или удерживают различные компоненты в растворимой форме.
- 8) Таким путем растворяются и предохраняются от осаждения многие металлы (Fe, Ca, Mn, Zn, Mg, Co, Si и др.), что создает условия для их вертикальной или горизонтальной миграции.
- 9) Отложение на поверхности клеток микроорганизмов неорганических веществ (Fe, Mn), широко распространенное в природе и причиняющее человеку значительный ущерб (засорение труб).
- 10) Фракционирование изотопов. Микроорганизмы обладают способностью использовать более легкий изотоп из смеси природных. Это является доказательством биогенной природы некоторых химических процессов, протекающих в биосфере, например бактериальных (происхождение серных месторождений, обогащенных изотопом ^{32}S ; при бактериальном окислении метана и пропана бактерии предпочитают использовать легкоизотопные молекулы углерода). Обогащение ОВ легкими изотопами объясняется суммарным кинетическим эффектом биохимических и транспортных реакций, протекающих в организме.
- 11) Обеспечение животных азотсодержащими веществами, фосфором, калием, что влияет на трофическую структуру сообществ животных, их видовое разнообразие, численность и биомассу. Поток элементов через популяцию животных в этом случае делится на два: протекающий в наземной части экосистемы и в почвенном ярусе.

Таким образом, все химические элементы и природные соединения биосферы подвергаются микробиологическим превращениям. Почти столетие назад

С.Н.Виноградский сформулировал роль микробов в почве как среде обитания: «Микробы являются главными агентами вызванного жизнью и необходимого для правильной смены жизней круговорота веществ; они являются живыми носителями бесчисленно разнообразных реактивов, можно сказать, воплощенными реактивами, без которых немислимы были бы многие из необходимых процессов, составляющих этот круговорот».

Поскольку роль каждого микроорганизма строго определена своей экологической нишей, то в применении к введенному Сергеем Николаевичем Виноградским термину «экология микроорганизмов» следует добавить, что их изучение должно быть проведено в естественных условиях. В этом различие между классическим микробиологом и микробиологом-экологом: последний интересуется реальными, действительными свойствами организма, а не теми, которые они приобретают в лабораторных условиях, далеко от естественной среды, в отсутствие борьбы за субстрат. Это подтверждает необходимость изучения микробных сообществ в целом. Из этих воззрений вытекают основные принципы экологической микробиологии, сформулированные С.Н.Виноградским:

- ознакомление с явлением в природе - определение физико-химических условий, в которых оно протекает и выявление группы микроорганизмов, участвующих в нем;
- выделение основных групп микроорганизмов, играющих роль в биологических процессах;
- изучение основных сторон их деятельности (физиологии) и взаимоотношений с другими организмами;
- количественная оценка интенсивности процесса в природных условиях;
- составление заключения о деятельности отдельных микроорганизмов или их сообществ в природе.

Изучая микрофлору почвы, С.В. Виноградский (1925) разделил ее на 2 группы (впоследствии такая характеристика была распространена и на водные экосистемы), различающиеся функционально и являющиеся основой для сукцессии видов:

- бактерии, которые поступают в почву вместе с растительными и животными остатками; они вызывают сравнительно быстрый процесс распада такого ОВ, который быстро прекращается. Эта группа микроорганизмов была названа «зимогенной»;
- микрофлора, способная разрушать более устойчивые вещества самой почвы (гумус), постоянно присутствующая и действующая в ней часть микроорганизмов. Такая микрофлора получила название «автотонной».

Дальнейшее развитие эти понятия получили в работах Г.А.Заварзина, который считает, что все органические вещества, поступающие в почву (экосистему), подвергаются последовательному разложению при смене одних физиологических групп микроорганизмов другими. При этом часть продуктов метаболизма в низких концентрациях (углерода - до 0,1 мг/л в сутки) выходит из прямой цепи распада, но может быть использована «микрофлорой рассеяния». Эта экологическая группа характеризуется не химическим своеобразием, а кинетикой роста и

использованием источников энергии в низких концентрациях, среди которых существенную роль играют продукты, образовавшиеся в анаэробной зоне и диффундировавшие в рассеянном состоянии в аэробную зону.

Микроорганизмы, которые развиваются на богатых, содержащих органические вещества средах, называются сапрофитной микрофлорой и, по сути, относятся к зимогенным. Бактерии же, которые развиваются в присутствии минимальных количеств органических веществ, относятся к олиготрофным или микрофлоре рассеяния и соответствуют автохтонным.

Название «олиготрофные» микроорганизмам было дано Бейеринком в 1903 г., который имел в виду представителей, растущих при низких концентрациях ОВ. Группа олиготрофных микроорганизмов, которая завершает его минерализацию, в свою очередь, подразделяется на две подгруппы:

олигокарбофильные и олигонитрофильные бактерии. С.И.Кузнецов разделил все олиготрофные микроорганизмы на 4 группы:

1. растущие только при первом посеве на среде, но не культивирующиеся повторно (бактерии необычной морфологии: бобовидные, тороидальные, звездчатые и т.д.);
2. растущие на бедной, но не на богатой среде в первом посеве, но затем растущие и на богатой {*Pseudomonas*, *Alcaligenes*, *Flavobacterium*, *Staphylococcus*, *Mycobacterium* и др.);
3. выделяемые и культивируемые только на специальных обедненных средах {*Nyphomicrobium*, *Caulobacter*, *Metallogenium*);
4. выявляемые только микроскопически, не растущие на лабораторных средах (простекобактерии, некоторые бактерии с газовыми вакуолями).

Следует обратить внимание на частое обнаружение среди олиготрофных бактерий представителей с необычной морфологией клетки и циклом развития. Например, почкующиеся бактерии - группа мелких палочковидных форм, обычно образующих протоплазматические гифы, на концах которых образуются почки. При созревании они отделяются и из них возникает новый организм (*Nyphomicrobium*, *Pedomicrobium*, *Nyphomonas*). Простекобактерии имеют на клетке широкие выросты (простеки), которые образованы клеточной стенкой и цитоплазматической мембраной. Размножаются делением (*Prostecobacterium*, *Stella*). Стебельковые бактерии - вибриоидные или палочковидные, имеющие стебелек, окруженный вместе с клеткой общей оболочкой. Стебелек служит для прикрепления к субстрату (*Caulobacter*). Также выделяются тороидальные или кольчатые формы (*Renobacter*, *Spirosoma*, *Mycrocyclus*).

С.И. Кузнецов же и предложил считать достаточной для роста олиготрофов концентрацию 1-15 мг/л углеводов. Олиготрофы обладают системами транспорта веществ, которые способны функционировать в условиях, ничтожно низких (по сравнению с внутриклеточными) концентрациями питательных веществ в окружающей клетку среде. Особенность этих систем состоит в том, что они проявляют низкую специфичность к субстратам.

Последнее создает значительные преимущества для олиготрофов: каждый транспортный сайт участвует в поглощении различных субстратов, однако низкая специфичность может привести к поглощению не утилизируемых данным ор-

ганизмом веществ, что иногда имеет для клетки неблагоприятные последствия. Транспортные системы олиготрофов бывают двух типов. Во-первых, это системы с высоким аффинитетом к молекулам субстрата, при высоких концентрациях субстрата они находятся в репрессированном состоянии. Второй тип транспортных систем - индуцибельные системы с низким аффинитетом к субстратам. Пороговый уровень концентрации субстрата для этих систем транспорта относительно низкий: поглощающая способность клетки увеличивается незамедлительно в ответ на появление субстрата. Ограниченные ресурсы клетки и среды олиготрофы тратят, прежде всего, на обеспечение энергетического метаболизма и лишь во вторую очередь на биосинтетические нужды.

У олиготрофов очень выражена способность к накоплению резервных веществ даже при их развитии в бедных средах. В качестве таких веществ они накапливают поли-гидрооксимасляную кислоту, полиглюкозу или полифосфаты. Следует отметить, что синтез и мобилизация резервных полимеров регулируются не промежуточными метаболитами, а транспортными системами, которые запускают синтез резервных полимеров, когда осуществляется поглощение веществ, и мобилизацию резервов, когда поступление пищи прекращается. Отличительной чертой олиготрофов является то, что интенсивность биосинтетических процессов зависит от скорости поглощения субстратов системами транспорта, а не от концентрации конечных метаболитов. Полагают, что ключевым метаболитом является кофактор, или интермедиа, пула образования резервного полимера. В отличие от копидотрофов олиготрофы обычно не синтезируют изоферменты.

Почва является наиболее благоприятной средой для обитания микроорганизмов в целом. Суммарная масса их в поверхностных слоях в несколько раз превышает массу наземных животных и растений и достигает 2-3 т / га. Основной группой в почве являются бактерии. Их количество колеблется от $0,5 \times 10^6$ до $2,5 \times 10^6$ кл / г в зависимости от типа почвы (табл.2).

Таблица 2 Соотношение масс живых организмов в природных субстрата

| Организмы | Суммарная биомасса (сухой остаток) $\times 10^5$, т |
|----------------------------------|--|
| Животные | 0,55 |
| Растительные | 55,00 |
| Простейшие и почвенные водоросли | 1,50 |
| Микроорганизмы: | 74,46 |
| Тундровые и пустынные почвы | 3,06 |
| Другие почвы | 71,40 |

В деструкционной деятельности основная роль принадлежит бактериям-гетеротрофам. Актиномицеты и грибы разлагают наиболее устойчивые компоненты растительных клеток - клетчатку и лигнин. Конечный продукт их деятельности - CO_2 .

На начальном этапе минерализации одновременно начинают активную деятельность микроорганизмы, минерализующие легкодоступные компоненты цитоплазмы (типичные возбудители подобных процессов - неспорообразующие

бактерии, среди которых наиболее заметны псевдомонады), а также развитие получает микрофлора, разлагающая труднодоступные структурные компоненты клеток, например оболочки микроорганизмов и биополимеры растительных тканей (целлюлоза, лигнин и др.). Чаще всего типичными представителями этой группы являются грамположительные бактерии (аэробные и анаэробные), грибы и актиномицеты.

Кинетика деструкции нерастворимых компонентов биомассы зависит от ряда причин, и поэтому они не всегда протекают интенсивно. Медленно растущие олиготрофы проявляются в экосистемах уже в конце процессов деструкции вещества организменного происхождения, хотя их численность достаточно значительна и на других этапах трансформации ОВ. Эта группа микроорганизмов наиболее обширна в природных субстратах, но ее роль в биосферном круговороте веществ наименее изучена. В табл.3 суммированы сведения о деструкционных процессах в почве.

Таблица 3 Деградация ОВ в почве и функции зимогенной и автохтонной микрофлоры

| Этап деградации | Продолжительность и скорость | Влияние внешних условий | Тип материала |
|------------------------|------------------------------------|---|--|
| Зимогенная микрофлора | 1 год, быстро | Сильно влияет тип почвы, рН, содержание воды, неорганических элементов и т.д. | Легкоразлагаемое ОВ (углеводы, белки) |
| Автохтонная микрофлора | Несколько лет, промежуточная | Сильно влияет тип почвы, рН, содержание воды, неорганических элементов и т.д. | Лигнин, стабилизированные метаболиты, трудноразлагаемое ОВ, физически стабильное |
| | Несколько десятков лет, медленно | Сильно влияет тип почвы, рН, содержание воды, неорганических элементов и т.д. | Физически стабильные метаболиты в агрегатах |
| | Сотни - тысячи лет, очень медленно | Тип почвы | Вещества гумуса (ядро), химически стабильное ОВ |

Функционирование редуцентной части микроорганизмов по ряду признаков, критериев и особенностей различается в наземной и водной экосистеме (рис.2). Деструкцию ОВ в водных экосистемах чаще всего ставят в зависимость от стратификации водоема. Стратификации подвергаются водоемы, в которых можно выделить холодные или соленые слои, которые покрыты теплыми или менее солеными. В умеренных широтах стратификация осуществляется в пре-

сноводных водоемах на глубине менее 10 м. Например, в озерах после общего перемешивания зимой, летом более теплые слои располагаются сверху (эпилимнион), придонный слой (гиполимнион), промежуточный (металимнион), также характерно наличие термоклина, а после процессов анаэробного разложения ОВ и хемоклина.

В эпилимнионе самая верхняя часть - зона первичной продукции оксигенных фототрофных организмов (высшие водные растения, диатомовые водоросли, зеленые водоросли и цианобактерии с газовыми вакуолями). Аллохтонное ОВ привносится в эту зону извне. После отмирания часть ОВ перемещается в гиполимнион, где и разлагается. На разложение ОВ в этом слое используется часть кислорода, что снижает его концентрацию впоследствии и в гиполимнионе.

Хемоклин и гиполимнион - место для анаэробных прокариот. В основном его занимают пурпурные и зеленые серные и несерные бактерии и они образуют слой вторичных продуцентов. Образование биомассы происходит преимущественно за счет углекислого газа и сероводорода как источника энергии. Бактерии подвижны за счет жгутиков и газовых вакуолей. При разложении ОВ в этих условиях образуются такие продукты, как водород, метан, угольная кислота, сероводород. Некоторые продукты, например метан, выделяются в виде пузырьков газа, которые растворяются в воде и окисляются метанолутилизирующими бактериями. Водород используется для сульфатредукции, нитрат восстанавливается до нитрита, а затем и до газообразного азота.

Особые условия создаются для развития бактерий в иловых отложениях. Зона ила характеризуется резким падением окислительно-восстановительного потенциала, высокой численностью бактерий и наличием экологических ниш. При отсутствии в придонном слое кислорода в иле происходят последовательные стадии анаэробного разложения оседающего ОВ. Процесс завершают метанобразующие и сульфатвосстанавливающие бактерии. Если в придонном слое есть кислород, в поверхностных зонах ила создается градиент микроаэрофильных условий, образуются узкие микрозоны, характеризующиеся различными значениями окислительно-восстановительного потенциала и разной микрофлорой. Микрозональность развития микроорганизмов была обнаружена и исследована Б.В.Перфильевым. При помощи методов капиллярной микроскопии он обнаружил 8 микрозон с разным составом на протяжении 2 мм по вертикали. В первой, верхней, зоне преобладали диатомовые водоросли, во второй шло окисление железа благодаря развитию *Galionella ferruginea* и *Ochrobium tectum*. В третьей микрозоне находились колонии хищной бактерии *Dictiobacter rapax*, представляющие собой образованные клеткой округлые сетчатые мешочки. Подвижные колонии *D.rapax* захватывали клетки микроорганизмов, убивали их и переваривали. В четвертой, очень узкой микрозоне, шло развитие бактерий, морфологически сходных с азотобактером, в пятой - преобладали бесцветные нитчатые бактерии. Шестую микрозону занимали нитчатые сложно перекрученные колонии бактерий, описанных как *Cyclobacter* и, видимо, также хищных, седьмую - переплетающиеся цепочки клеток нитчатой бактерии *Lieskeella bifida*. Восьмая микрозона находилась на границе с восстановительной зоной, содержащей сульфиды, и была заселена подвижными серобактериями *Thiospira*.

Характеризуя состав микрофлоры в разных экосистемах, пользуются некоторыми индексами. Первый из них (индекс учитываемоеTM или инертности микрофлоры) определяют из соотношения числа микроорганизмов, учтенных в электронном микроскопе и растущих на агаризованной почвенной вытяжке. Второй - индекс олиготрофности - рассчитывается по соотношению числа микроорганизмов, развивающихся на почвенной и богатой лабораторных средах.

Общепринято мнение, что бактерии являются компонентами любых биоценозов. Сообщество, включающее только микроорганизмы, обозначают термином ценоз или микроценоз. Такие микроценозы могут быть в разной степени стабильными, самостоятельными или являться элементами биоценоза. Самостоятельными являются, например, ценозы пищеварительного тракта или ценозы, формирующиеся при разложении определенных веществ.

В соответствии с адаптивными свойствами и способностью использовать большее или меньшее количество субстратов, микроорганизмы в экосистеме могут разделяться на генералистов -использующих для роста много соединений, и специалистов - нуждающихся в одном или нескольких соединениях. Утилизируемые ими субстраты, в зависимости от значимости, могут быть:

А) Источником роста и представлять собой элемент питания;

Б) Используются, если они присутствуют в окружающей среде, но и при их отсутствии рост происходит;

В) Не используются организмом.

С другой стороны, источники для роста микроорганизмов могут быть классифицированы следующим образом:

А) вещества, которые накапливаются в клеточном материале (S, P,N,C);

Б) вещества, служащие источником энергии (органические и неорганические доноры и акцепторы электронов), частным случаем использования таких веществ является кометаболизм или соокисление.

С экологической точки зрения выделяют коэффициент утилизации субстрата и коэффициент ассимиляции субстрата; соответственно они вычисляются по формулам:

$$\text{Эффективность утилизации, \%} = \frac{\text{углерод, включенный в клеточный материал}}{\text{общее содержание углерода в субстрате}}$$

$$\text{Эффективность ассимиляции, \%} = \frac{\text{углерод, включенный в клеточный материал}}{\text{углерод, потребленный из субстрата}}$$

Первый из показателей зависит от химического состава субстрата и соответствует закону минимума Либиха: если рост микроорганизмов зависит от нескольких питательных веществ, скорость роста ограничивается тем из них, который находится в минимальной концентрации. Такой элемент называется лимитирующим. Разложение растительного материала, например, лимитируется содержанием в нем азота. В отношении второго показателя можно сказать, что он

определяется составом микробной клетки и биохимической активностью микроорганизмов. Данное положение можно проиллюстрировать следующим примером. Содержание углерода в клетках грибов выше, чем в клетках бактерий. Вследствие этого, грибы способны ассимилировать и эффективно накапливать углерод из субстрата в большем количестве: 30-40%, 5-10% - аэробные бактерии, 2-5% - анаэробные.

Существует несколько методов для учета деятельности редуцентов: по выделению углекислоты или поглощению кислорода; по снижению веса органического материала, по использованию таких специфических веществ, как целлюлоза или лигнин. Так, установлено, что скорость разложения ОВ в почве составляет 1,3-13 кг CO₂/га/день.

Микроорганизмы как часть экосистемы характеризуются и определенной стратегией жизни. Тип стратегии отражает определенную «триаду выживаемости», т.е. способность популяции переживать стрессы; противостоять конкуренции и захватывать пространство; восстанавливаться после нарушения. По осуществляемой ими в конкурентной борьбе и экологической тактике все микроорганизмы разделяются на три типа:

R-тактика быстрого размножения. При обилии пищи данные организмы быстро размножаются и имеют преимущества. Однако в неблагоприятных условиях быстро погибают. R-стратеги преобладают в молодых экосистемах. В результате их жизнедеятельности среда становится неоднородной - возрастает количество факторов, воздействующих на экосистему. Биологический смысл данной стратегии — максимизация скорости роста, создание за короткий период времени высокой численности популяции и захват ресурсов. К R-стратегам относится зимогенная микрофлора. Такие представители легко культивируются на искусственных питательных средах (*Enterobacteriaceae*, *Pseudomonas*, неспорообразующие бактерии в целом, дрожжи, сахаролитические грибы).

K - тактика поддержания стабильной численности в заполненной экологической нише за счет высокой конкурентоспособности и эффективного использования пищевых ресурсов. В зрелой системе представлена большим числом видов. К k-стратегам относятся автохтонная микрофлора и микрофлора рассеяния. Медленно-растущие, плохо культивируются на искусственных средах (коринформные, нокардии, простекобактерии, дрожжи, мицелиальные грибы: олиготрофные виды, грибы-микоризообразователи, лишенизирующие виды).

L - тактика медленного развития в олиготрофных условиях и поддержания стабильной численности на низком уровне за счет высокой выживаемости (образование покоящихся форм или способность существовать в экстремальных условиях).

Для определения роли микроорганизмов в экосистеме, их количественного учета используются соответствующие методы, т.е. методы экологической микробиологии.

Прежде всего, это группа методов прямого учета и изучения микроорганизмов в естественной среде обитания.

Сущность этих методов, по определению С.Н.Виноградского, в микроскопировании препарата почвенной суспензии, окрашенной эритразином. Исполь-

зование кислых красителей позволяет окрашивать клетки микроорганизмов, но не почвенные частицы.

Принципиально новым подходом является метод "микробных пейзажей" (Н.Г. Холодный) с помощью "стекол обрастания". Обезжиренные предметные стекла закладываются в почву или воду на определенный срок, извлекаются, окрашиваются и микроскопируются.

Метод счетных капилляров Б.В. Перфильева и Д.Р. Габе основан на том, что природные субстраты микроорганизмов - илы, почвы, грунты - являются проточными капиллярными экосистемами. Поэтому предложено использование капилляров, через которые медленно протекают естественные субстраты. Капиллярные приборы - педоскопы - имеют каналы прямоугольной формы, их выдерживают в почве и затем микрообрастания микроскопируют прижизненно или после фиксации и окраски.

Как одну из форм микроскопического изучения редуцентов можно рассматривать использование окрашенных флуоресцирующими красителями препаратов и изучение их в люминисцентном микроскопе, что позволяет определить количество и изучать распределение микроорганизмов в естественной среде обитания.

Электронно-микроскопический метод позволяет проводить качественный и количественный учет микрофлоры, изучать микроструктуру элементарных микробных экосистем и открывать новые редкие виды микроорганизмов.

Метод элективных сред, также предложенный С.Н. Виноградским, позволяет выделить и изучить определенные физиологические группы микроорганизмов в лабораторных условиях, обеспечивающих их оптимальное развитие. Изучению чистых культур микроорганизмов отдают предпочтение многие исследователи, указывая при этом, что "прямо относить их результаты к окружающей среде следует очень осторожно" (Ю.Одум). Данный метод позволяет сравнить соотношение отдельных групп микроорганизмов, их видовой состав, наличие конкретных видов в различных экологических условиях. С помощью этого метода были изучены приспособления бактерий к определенным факторам естественной среды обитания, наличие у одного и того же вида экологических типов, особенности ассоциаций микроорганизмов в разных экологических условиях. Данный метод может быть дополнен методом вспомогательных культур. В этом случае твердая среда - кремнекислый гель, - приближающаяся по свойствам к почве, засеивается комочками почвы или почвенной суспензии. Сравнительный анализ использования разных методов учета микроорганизмов в дерново-подзолистой почве (Никитин, 1971) приведен в табл.4.

Для изучения интенсивности микробиологических процессов применяют методы, основанные на использовании меченых атомов. С их помощью исследуется биогенная миграция элементов.

Наконец, важное место занимают методы моделирования экосистем. Модельной системой является сосуд с питательной средой, засеянной почвой, илом или другими природными субстратами. Модельные экосистемы имеют разные названия (микрэкосистема, микрокосм, МЭС). Впервые термин "микрокосм" ввел Форбс в 1887 г.

Таблица 4 Частота обнаружения микроорганизмов в почве разными методами

| Метод учета | Количество клеток (на г почвы) | Отношение к учтенным в электронном микроскопе, % |
|--------------------------------------|-----------------------------------|--|
| Высев на полноценную среду | 1,4x10 ⁸ | 0,007 |
| Высев на агаризованную почву | 7,6x10 ⁸ | 0,038 |
| Прямой учет в световом микроскопе | 21,1 x 10 ⁸ | 10,55 |
| Прямой учет в электронном микроскопе | 20,0x10 ⁸ | 100 |

Имея в виду "Озеро как микрокосм" С.Н.Виноградский использовал как микрокосм пластинку кремнекислого геля, Н.Г.Холодный - пылевую камеру, Б.В.Перфильев - граненый стакан, в который были помещены педоскопы. В общем виде МЭС представляет собой аквариум, перколяционную колонну, хемостат или аналогичную установку, которая находится под полным экспериментальным контролем и к которой можно применить инструментальные методы любой сложности. Микрокосм сохраняет химические и биохимические взаимодействия, отражающиеся на видовом составе и сукцессии. Преимущества использования МЭС определяются их малыми размерами, возможностью контроля различных параметров и воспроизводимостью. МЭС могут быть использованы:

- для изучения эффекта различных воздействий на экосистему (температура, излучение, гравитация);
- для экспериментального изучения микроэволюции. Иногда это единственный метод, позволяющий моделировать условия, сильно отличающиеся от современных, например, по содержанию газов в атмосфере);
- для изучения биогеохимических циклов при использовании радиоактивной метки. В этом случае исключается возможность загрязнения внешней среды, возможно изучение вопросов, связанных с биологической очисткой стоков и утилизацией промышленных отходов;
- для изучения функционирования пищевых цепей. В этом случае используется микроэкосистема, состоящая из сочетания чистых культур нескольких видов микроорганизмов и позволяющая оценить роль каждого в биогеоценозе. При изолировании их от атмосферы в них наблюдается замкнутый круговорот веществ; они способны к саморазвитию и неограниченно долгому существованию. В качестве компонентов МЭС выбирают одноклеточные организмы (авто- и гетеротрофные). При этом обеспечивается высокая численность популяции и малый объем, что позволяет одновременно исследовать десятки вариантов в большой повторяемости. Состав видов для МЭС подбирают различными путями.

В питательную среду засевают пробы из естественных источников, содержащие представителей естественных биоценозов. Зачастую такие МЭС могут существовать в изолированном виде не более 100 суток. Вероятно, в этом случае пробы являются непредставительными (в них отсутствует, например, донная микрофлора), либо они могли существовать при участии только высших орга-

низмов. Если пробирки были не герметизированы, то даже через 240 суток такие биоценозы сохранялись живыми и содержали все компоненты.

Синтез МЭС из чистых культур микроорганизмов, подобранных по каким-либо критериям. При первом подборе видов используются трофические критерии. Такая трофическая согласованность видов является необходимым условием функционирования МЭС. Вторым условием стабильности состава следует признать экологическую совместимость видов. Например, в состав МЭС нельзя включать виды, продуцирующие антибиотические вещества. Причем, их антагонистическая активность проявляется тем больше, чем выше концентрация биогенных элементов. Следует учитывать также и такие специфические особенности МЭС, как продукция летучих биологически активных метаболитов, которые трудно учитываются в лабораторных экспериментах на чистых культурах, но в условиях МЭС они могут оказать решающее воздействие на биоценоз МЭС.

В одном из экспериментов объем МЭС составлял 40-50 мл, в том числе 5-10 мл жидкой фазы, засеянной микроорганизмами. Микроорганизмы содержались в запаянных стеклянных пробирках, в ходе эксперимента в пробирках определялось содержание углекислоты, хлорофилла и нерастворенного ОВ. В качестве продуцента использовали одноклеточную водоросль и набор редуцентов, способных окислять основные группы ОВ - белки, углеводы и липиды. В стабильных МЭС содержание биомассы и хлорофилла при постоянстве внешних условий сохраняется до 7 лет. Показано, что стационарное состояние МЭС представляет собой не анабиоз организмов, а динамическое равновесие процессов синтеза и деструкции. В темноте, в атмосфере МЭС происходит накопление CO_2 , при переносе на свет - содержание CO_2 снижается до нуля.

Была создана математическая модель объекта с целью выявить наиболее стабильные области ее существования. Оказалось, что продуцент лимитирован биогенным элементом (углеродом или азотом) или световой энергией, а редуцент - пищей. Были составлены пирамиды масс в различных МЭС (входят массы детрита, мертвые клетки водорослей, живые клетки продуцента и редуцента гетеротрофные микроорганизмы). В качестве продуцента во всех вариантах опыта использовалась водоросль *Chlorella vulgaris* 219.

Если биомасса гетеротрофа составляла 30% от массы биоценоза, то наблюдалось отложение мертвых клеток водорослей и детрита.

Редуцент - *Pseudomonas* sp.

При добавлении в состав редуцентов *Mycobacterium tuberculosis*, доля гетеротрофов в биоценозе уменьшалась до 1,5%. Одновременно резко снижалась количество детрита и увеличивалось содержание хлореллы. Снижение массы детрита свидетельствует об ускорении его минерализации под влиянием *Mycobacterium tuberculosis* Углерод, освобождаемый из детрита, вовлекается в процесс фотосинтеза, входит в состав клеток хлореллы и отмирает вместе с ними.

При добавлении *Myrothecium* sp. доля гетеротрофов составляет всего 0,8%, мертвые клетки хлореллы вообще исчезают, а масса детрита резко увеличивается. Такое соотношение компонентов складывается, вероятно, вследствие лизиса клеток хлореллы под воздействием внесенного гриба.

Содержится значительное количество клеток мертвой хлореллы, но отсутствует детрит. Такой биоценоз редуцентов способен к быстрой минерализации ОВ, но малоактивен в отношении лизиса.

Наблюдается выпадение компонентов МЭС при введении в состав гетеротрофов *Pseudomonas denitrificans*. Из системы исчезают и детрит, и мертвые клетки. Клетки хлореллы быстро лизируются, детрит минерализуется. Мертвое вещество окисляется, как только клетки отмирают. Круговорот включает продуцентов, редуцентов и потоки между ними.

Следовательно, активность гетеротрофов, их специфическая способность к лизису клеток и к минерализации детрита при постоянном функционировании продуцента определяет различные структуры биологического круговорота углерода. Система может включать 4, 3 и даже 2 компонента (продуцент + редуцент).

РЕДУЦЕНТЫ И ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ БИОТЕХНОЛОГИИ

1. *Очистка почвы, воздушной и водной среды, создание генетически модифицированных микроорганизмов и консорциумов микроорганизмов для этих целей.*
2. *Разработка методов контроля за их поведением в экосистеме.*

Европейская биотехнологическая федерация определяет биотехнологию как совместное использование биохимии, микробиологии и химической технологии для промышленного применения полезных качеств микроорганизмов и культур тканей. Экологическая биотехнология - это специфическое применение биотехнологии для решения проблем окружающей среды, включая такие, как переработка отходов, борьба с загрязнениями и соединение биотехнологических методов с небиологическими технологиями.

В области экологической биотехнологии и охраны окружающей среды один из наиболее ярких примеров использования микроорганизмов-редуцентов, представляет собой технология биоремедиации.

Биоремедиация (БР) - это технология очистки от загрязнений, в которой используются биологические системы, катализирующие разложение или трансформацию различных химических веществ в менее опасные формы. Это направление появилось в экологической биотехнологии в середине 70-х годов. Основная причина использования БР - экономическая эффективность по сравнению с физическими или химическими методами, особенно в отношении загрязняющих веществ в низких концентрациях. Например, почвы, загрязненные углеводородами нефти, а также подземные воды, загрязненные газолитом емкостей хранения, требуют очистки стоимостью 2-3 млн долл, а времени - 12 лет. Использование БР позволяет решить данную проблему с затратами в 10 раз меньшими по обоим показателям. Другим преимуществом является то, что в случае БР не переходят в раствор и не попадают в нижние горизонты растворенные загрязняющие вещества. К преимуществам БР можно отнести и то, что некоторые соединения (например хлорароматические) могут быть разрушены только биологическим путем. Если рынок БР в США в 1989 году составлял около 34 млн долл., то к 1995 он возрос до 153 млн долл.

В основе БР лежит природный процесс биодegradации, в результате которого может снизиться концентрация поллютанта, а некоторые соединения могут окислиться до CO₂, H₂O и других неорганических соединений и в таком виде накапливаются в окружающей среде без вреда для человека и животных. Однако следует отметить, что БР не является решением всех проблем загрязнения, как и другие технологии: она ограничена типом материалов, местоположением или условиями обработки, временем обработки и др. Более того, существуют ОБ, которые называются рекальцитрантами (recalcitrant) и относятся к типу недеградельных. БР в настоящее время используется для очистки любых сред: твердых (почва, отложения, ил), жидких (подземные воды, промышленные стоки), газов (эмиссии, почвенное дыхание). При этом БР возможна как на месте, так и в специальных устройствах - биореакторах. При проведении БР обычно учитывается биодоступность поллютантов. Известно, что наиболее активно их деградация происходит сразу же после внесения в почву. Впоследствии скорость процесса зависит от уровня содержания, условий внешней среды, особенностей связывания вещества в среде и с клетками микроорганизмов. В случае «старых сбросов» многие вещества переходят в недоступную форму и делают БР неуспешной или (в лучшем случае) неполной.

Наиболее общими направлениями БР в настоящее время являются следующие:

- 1) мониторинг природного процесса БР (собственно БР);
- 2) проведение модификации окружающей среды (аэрация, внесение дополнительных источников питательных веществ и т.д.) - биостимуляция;
- 3) добавление (внесение) микроорганизмов - биоусиление.

Собственно биоремедиация - это процесс, в результате которого природная (естественная) микрофлора обеспечивает снижение концентрации поллютантов до безопасного уровня в течение определенного подходящего промежутка времени. Такой метод в случае БР выбирают в первую очередь, т.к. существует необходимость только в мониторинге процесса биодegradации и нет необходимости в привнесении микроорганизмов. Она составляет около 60% случаев использования БР в полевых и полномасштабных условиях.

Биостимуляция используется в том случае, если скорость биоремедиации слишком мала. Первоначально проводят химическую и биологическую характеристику участка для очистки и убеждаются, что природная популяция биодеструкторов существует внутри зоны загрязнения, но условия окружающей среды не поддерживают ее микробиологическую активность. К таким природным лимитирующим факторам относятся высокая концентрация загрязнителя, низкое содержание кислорода, кислое или щелочное значение pH, ограничения в минеральном питании, условия влажности или температуры. Микробиологический контроль включает определение общего количества бактерий, и количества бактерий, осуществляющих деградацию конкретного вещества.

Содержание кислорода является одним из важных условий деградации различных веществ. В случае его недостатка, например, при затоплении, может быть использовано дренирование и вспахивание почв. В некоторых случаях используют обработку перекисью водорода, при разложении которой выделяется

кислород, поддерживающий жизнедеятельность аэробов. В некоторых случаях (дехлорирование монохлорсодержащих углеводов), наоборот, требуется создание анаэробных условий либо должна происходить смена ана- и аэробных условий (высокохлорированные соединения). Необходимость дополнительного внесения питательных веществ диктуется в некоторых случаях тем, что концентрация азота и фосфора, а также соотношение этих элементов в окружающей среде являются критическими для обеспечения роста микроорганизмов. Для решения этой проблемы впервые во Франции в 1978 г. были разработаны липофильные добавки азота и фосфора (продукт назывался Inipol EAP22), которые в почве смешиваются с нефтью и длительное время там сохраняются. Данная добавка представляет собой эмульсию, содержащую мочевины как источник азота (7,4 %), лаурил фосфат как источник фосфора (0,7 %) и олеиновую кислоту как источник углерода для стимуляции роста углеводороддеградирующих микроорганизмов. Inipol EAP22 использовался для удаления нефтяного пятна Amoco Cadiz в 1978 г. (220 тыс. т нефти), а также пятна Exxon Valdez в 1989 г. (41 млн л сырой нефти) у берегов Аляски. В результате за 6 недель на обработанной территории разложилось в 6-8 раз больше нефти, чем на необработанной. Чистку проводили в 1989-1990 гг.

Биоусиление (биоаугментация) - внесение деградирующих микроорганизмов приводит к усилению деструкционной способности природных популяций. Процесс включает интродукцию в естественные условия микроорганизмов, которые увеличивают скорость или степень разложения того или иного вещества. Используется в тех случаях, когда невозможна биоремедиация или биостимуляция. Селектированный штамм вносят непосредственно в зону загрязнения, при необходимости совместно с питательными элементами. Отсутствие путей катаболизма какого-либо соединения данным микроорганизмом не является препятствием для его использования. Такие катаболические пути могут быть «созданы» либо под влиянием постоянного эволюционного селективного давления, либо как опосредованный плазмидами обмен генетической информацией - РАМВ (plasmid assisted molecular breeding). В типичном случае, в хемостат помещают культуру обогащения. При этом концентрация ксенобиотика мала, а других субстратов, которые могут быть утилизированы и имеют сходную с ксенобиотиком химическую структуру, велика. Во время роста и обогащения ситуация изменяется: концентрация ксенобиотика повышается, других субстратов - снижается. Такая селекция продолжается недели-месяцы. Частота возникновения спонтанных мутаций может быть повышена в результате обработки части или всей культуры в хемостате определенными мутагенами. Такого же эффекта можно достигнуть, добавляя в хемостат культуры микроорганизмов, несущие плазмиды, которые кодируют часть пути деградации. Генетический обмен, рекомбинация и амплификация генетической информации сильно увеличивают скорость эволюционного процесса. Совмещая данные методы, был сконструирован штамм *Pseudomonas*, способный разлагать широкий спектр хлорбензоатов и хлорфенолов. РАМВ был использован для получения штамма *Burkholderia serapea*, способного к росту на 2,4,5 - Т, хотя из природных источников такой штамм выделить не удалось.

Рассматривая функционирование и использование МЭС и экосистем, соз-

данных искусственным путем, нельзя не коснуться и вопросов очистки промышленных отходов, особенно сточных вод. Процесс очистки сточных вод активным илом был разработан между 1914-1921 годами для очистки от органических примесей коммунальных стоков. Из бытовых сточных вод удаляется в этом случае около 60% взвешенных частиц и с ними 30% ОВ или 150-200 мг/ ОВ и 20-40% мг/л аминного азота. Только в 80-ых годах общая производительность очистных сооружений в стране составляла около 70 млн м³/сут.. В результате из воды извлекалось около 7 млн т ОВ в год. Можно уверенно говорить, что деструкционные способности микроорганизмов используются в этом случае в полной мере. Следует отметить, что очистка сточных вод (по количеству перерабатываемого продукта) является наиболее важной отраслью биотехнологии, а очищаемая вода относится к крупнотоннажным продуктам биотехнологии.

Современные очистные сооружения - открытые экологические системы, основу биоценоза которых составляет активный ил, состоящий из бактерий, грибов, простейших и водорослей (табл.5).

Таблица 5 Организмы, участвующие в биологической очистке воды

| Организмы | Активный ил | Биофильтр | Биопруд | Анаэробное окисление |
|-------------------------------|---------------|-----------------|---------|----------------------|
| Бактерии | +++ | +++ | ++ | +++ |
| Грибы | + | ++ | + | - |
| Водоросли | + | + | +++ | - |
| Ciliata Flagellata Sarcodina | +++ + + | +++ ++ ++ | + + | |
| Rotifera Nematoda Oligochaeta | ++ | ++ + + | + ++ | - |

Поскольку биологическая очистка предполагает вовлечение в процесс биологических объектов, то в каждом конкретном случае необходимо их описание и изучение либо подбор искусственным путем, контроль за их поведением в формирующейся экосистеме, контроль качества очищаемой воды и т.д. При этом состав активного ила может формироваться естественным путем и зависеть от типа загрязнения, либо возможно использование чистых культур микроорганизмов или их ассоциаций, которые либо выделяются искусственно, либо создаются генно-инженерным путем. Наконец, следует отметить, что, как и любая проблема, созданная человеком и решаемая им же, проблема очистки воды нуждается в определении перспектив и направлений для развития.

Частицы активного ила образованы преимущественно синтезируемыми микроорганизмами полисахаридами, в том числе и клетчаткой. Полисахарид окружает бактериальные клетки, частично активные, частично отмирающие. Активный ил обладает высокой адсорбционной способностью, на поверхности его частиц концентрируются поступающие со сточной водой мелкие частицы, клетки микроорганизмов и молекулы растворенных веществ. Уже через несколько минут контакта сточной жидкости с активным илом содержание в ней РОВ снижается более чем наполовину. Состав бактериального населения активного ила

разнообразен, но преобладают в нем палочковидные грамтрицательные бактерии, клетки которых либо заключены в полисахаридные гранулы, либо находятся на их поверхности; сравнительно немногочисленные клетки находятся во взвешенном состоянии. Основное значение в образовании гранул отводят *Zoogloea ramigera*. В бедных средах, а также в сточной воде она образует аморфные массы полисахарида, внутри которого находятся делящиеся клетки. В процессе роста колонии формируют характерные пальцевидные выросты полисахарида с содержащимися в нем бактериями. *Zoogloea ramigera* способна к окислению разнообразных ОВ, однако успешная работа активного ила зависит от активности всех членов сообщества. *Zoogloea ramigera* может быть обнаружена не только в аэротенках, но и в различных пресноводных водоемах, особенно загрязненных, где она образует взвешенные в воде хлопья или слизистые обрастания на погруженных в воду предметах.

Иногда в массе активного ила начинает активно размножаться нитчатая бактерия *Sphaerothilus natam*. Нити заключены в слизистые чехлы и не включаются в частицы активного ила. Это приводит к «вспуханию» активного ила, он плохо оседает в отстойниках, что нарушает ход очистки. Хотя такой ил и обладает высокой окислительной активностью, развитие нитчатых бактерий рассматривается как нежелательное.

Если в сточной воде присутствуют какие-либо специфические вещества, необходима предварительная адаптация ила или искусственное внесение в него культур клеток с известными свойствами. Один из путей селекции культур - метод непрерывного культивирования в режиме возрастающих концентраций загрязняющих веществ и увеличения скорости разбавления. Этот метод дает возможность отобрать сложное сообщество микроорганизмов, разрушающее смесь ОВ. Так, например, при повышении концентрации поллютантов с 2 до 12 г Ог/л по ХПК и скорости разбавления в три раза (с 0,08 до 0,25 ч) из состава исходной микрофлоры элиминировалась большая часть сопутствующих видов, но степень окисления субстратов селективными видами увеличивалась до 94-97 %.

Используются и возможности химического мутагенеза, в результате которого исходные культуры приобретают и устойчивость к повышенным концентрациям, и увеличивают эффективность утилизации загрязняющих веществ. Из таких штаммов создаются композиции. Если при очистке сточных вод используются только микроорганизмы, то такой способ очистки часто называют микробиологическим. В настоящее время проводятся работы по созданию искусственного ила на основе полимерных материалов, содержащих иммобилизованные клетки специальных штаммов.

Тем не менее, большинством исследователей отмечается тот факт, что для безотходной и полной очистки пространственная сукцессия видов, которая наблюдается в объеме биореактора, должна переходить в разделенную трофическую цепь водных организмов, где избыток бактерий потребляется простейшими, простейшие - коловратками и т.д.

Созданные путем генетических манипуляций либо генно-инженерным путем микроорганизмы (иногда они называются генетически модифицированными микроорганизмами - ГММ) имеют ряд преимуществ при внесении в природную среду по сравнению с природными микроорганизмами. Считается, что охрана

окружающей среды является одной из наиболее перспективных отраслей использования ГММ (наряду с сельским хозяйством, пищевой промышленностью, здравоохранением).

Один из очевидных аспектов использования ГММ - непосредственное внесение в природную среду, после чего проявляется полезный эффект от их использования. В некоторых случаях снижение концентрации таких поллютантов, как полихлорароматические углеводороды, после внесения ГММ могла достигать 25-40 %. При этом принципиально то, что количество жизнеспособных клеток ГМ-штамма уменьшалось параллельно со снижением концентрации загрязнителя, т.е. они элиминируются из-за полного использования субстрата.

Полагают, что ГММ могут играть роль не только при непосредственной интродукции в экосистему, но и как доноры соответствующих плазмид биodeградации для аборигенной микрофлоры, т.к. в естественных условиях возможна их передача с частотой от 10^{-3} - 10^{-2} до 10^{-8} . В качестве примера можно привести следующий: активный ил является весьма благоприятной средой для переноса плазмид. В данном микрокосме, условия которого были максимально приближены к естественным, исследовалось влияние штамма *Pseudomonas putida* с плазмидой pDIO (утилизация 3-хлорбензоата) на биологическую очистку. Интродукция данного штамма не привела к непосредственному увеличению интенсивности биodeградации, но природные штаммы стали реципиентами плазмиды и за счет этого деградировали ксенобиотик лучше, чем интродуцированный штамм.

Генетическое конструирование было проведено и для штамма, утилизирующего 2,4-Д (исходный - *Alcaligenes eutrophus* JMP 134) и 2,4,5 - Т (*Pseudomonas seracia* AC 1100). Наличие в среде одновременно двух этих соединений ингибировало их собственную деградацию. Новый штамм был получен в результате переноса плазмиды pJP4 в штамм AC1100 (обозначенный RHJ), который после этого эффективно деградировал смесь данных соединений. Деградация привела к расширению набора субстратов - промежуточных продуктов метаболизма в почве и увеличению разнообразия почвенных микроорганизмов. Штамм *Pseudomonas* sp. В13 fpFRC20P) сконструирован из трех различных штаммов и обладает возможностью одновременной деградации хлоро- и метилароматических соединений. Штамм хорошо сохраняется в микрокосме, содержащем различные осадки. Он не оказывает влияния на такие параметры экосистемы, как фотосинтез, структура сообщества гетеротрофных бактерий или их дыхательную активность.

Однако есть примеры, когда ГММ после их введения в экосистему не оказывали положительного эффекта. Штамм *Pseudomonas putida* PP301 при внесении в засушливые почвы накапливал 2,4-хлорфенол из 2,4-дихлорфенола, что приводило к снижению почвенного дыхания, уменьшению структур размножения грибов. В сельскохозяйственных же почвах этого не наблюдалось. В данном случае необходима оценка ГММ в отношении специфических условий, в которых они будут существовать, поскольку факторы окружающей среды могут влиять на регуляцию генов биodeградации. В целом же, с экологической точки зрения, можно сказать, что бесконтрольное размножение ГММ в среде и вытеснение ими природной микрофлоры, бесконтрольная передача генов и нарушение равновесия в экосистеме могут привести к уменьшению биоразнообразия, акти-

вазии ранее неизвестных патогенов и образованию новых. Эти факты ставят вопрос о разработке методов мониторинга ГММ.

Целью экологического мониторинга ГММ является обнаружение и идентификация как метаболически активных, культивируемых клеток, так и идентификация клеток некультивируемых, но жизнеспособных. Образование последних может наблюдаться в условиях голодания и стресса в экосистеме. В этом случае клетки не вырастают при высеве на чашки, но обнаруживаются методами, не связанными с метаболической активностью: микроскопическими, ИФА, гибридизацией и т.д. В естественных условиях достаточно большая доля природных микроорганизмов находится в некультивируемом состоянии (от 90% в наземной экосистеме до 99%—в водной).

Изучение специфических микроорганизмов в окружающей среде затруднено по причине сложности сформировавшейся экосистемы.

Например, в грамме почвы содержится $10^9 - 10^{10}$ клеток с более чем 10^3 генотипами. Для исследования их поведения были разработаны методы молекулярной экологии, использующие для изучения поведения ГММ маркеры их обнаружения (биомаркеры или биорепортеры). Биомаркер - введенный в клетку ген, который позволяет учитывать ее фенотип. В данном случае возможен учет ГММ за счет наличия уникальных последовательностей ДНК. Биорепортер - введенный в клетку ген с легко определяемым фенотипом, который контролируется специфическим промотором. Работа промотора индуцируется в строго определенных условиях окружающей среды. Клетки с такими генами могут быть использованы в промышленности как биосенсоры для определения присутствия отдельных химических веществ, в экологии микроорганизмов для мониторинга, изучения влияния условий внешней среды на активность определенных генов, поиска промоторов, которые индуцируются при определенных физиологических условиях. Различия между биомаркерными и биорепортерными генами сводятся к тому, что биомаркеры позволяют обнаружить определенный фенотип, а биорепортеры - активность гена.

Типичные примеры биомаркеров и биорепортеров — гены антибиотикорезистентности, устойчивости к ионам тяжелых металлов, белка gfp (зеленый флуоресцирующий белок рыб), люцифераза. Для поиска интересующих клеток возможно также использование гибридизации ДНК из предварительно лизированной колонии с ДНК-зондами, специфическими для данного вида микроорганизмов или гена.

Для обнаружения некультивируемых клеток применяют полимe-разную цепную реакцию (ПЦР) или методы иммунологической детекции с использованием поли- или моноклональных антител, флуоресцентно меченых антител и т.д. Принципиально, что нежизнеспособные клетки с помощью ПЦР не обнаруживаются, а обнаруживаются культивируемые и жизнеспособные некультивируемые. Для проведения ПЦР высев на питательные среды может и не производиться, а ДНК (или РНК) выделяют прямо с фильтра после фильтрования образца и лизиса клеток. Выделять ДНК (или РНК) возможно также и непосредственно из образцов почвы.

В табл. 6 суммированы некоторые преимущества использования сконструированных генно-инженерным путем штаммов микроорганизмов, возможные на-

правления их создания при возникновении различных проблем в биодegradации химических соединений.

ГРИБЫ, ИХ МЕСТО И РОЛЬ В БИОГЕОЦЕНОЗЕ

1. *Разложение растительного опада и древесины.*
2. *Процессы образования и разложения гумуса и участие в них грибов.*

Грибы являются в высшей степени гетерогенной группой, насчитывающей более 100 тыс. видов, характеризующихся различными физиологическими особенностями. Занимают они практически все экологические ниши и входят как компоненты во все жизненные среды: почву, пресные и соленые водоемы, предметы промышленного производства и т.д. Наиболее важными особенностями грибов, которые обеспечивают их широкое распространение в биосфере, являются следующие:

Наличие мицелиальной структуры таллома, обеспечивающей большую величину отношения поверхности гиф к объему, позволяет полнее заселять субстрат, пронизывая его гифами по всему объему, дает высокую степень контакта со средой и повышает эффективность метаболических процессов.

Значительные скорости роста и размножения, позволяющие грибам в короткие сроки заселять обширные массы субстрата и накапливать большое число пропадативных структур.

Высокая активность метаболизма, в том числе и удельная, проявляющаяся в широком интервале действия различных экологических факторов: температуры, влажности, света, кислотности среды, аэрации и т.п.

Большая генетическая и биохимическая изменчивость, позволяющая грибам быстро адаптироваться к меняющимся условиям среды обитания и к новым питательным субстратам.

Способность быстро реагировать на действие неблагоприятных факторов среды переходом к анабиозу, сохранять это состояние в течение длительного времени и быстро восстанавливать активность в благоприятных условиях.

В природе грибы относятся к гетеротрофам, зависящим от наличия в среде готовых органических факторов питания. По этой причине они, наряду с большинством микроорганизмов, входят в блок гетеротрофного компонента биогеоценоза, занимая уровень редуцентов или деструкторов органического материала. В рамках этого они выполняют в биогеоценозе ряд функций, вызывая 1) минерализацию или 2) гумификацию мертвого ОВ, в том числе и такого, которое недоступно другим организмам (лигнин, кератин), 3) выветривание пород, 4) выщелачивание металлов, 5) формирование почв, и 6) служат источником питания для других групп организмов: бактерий, актиноми

цетов, беспозвоночных и позвоночных животных. Экологические группы грибов не связаны с их систематическим положением, а определяются их физиологическими особенностями, и можно выделить:

грибы, обитающие в почве;
грибы, обитающие в водоемах;
грибы, паразиты растений и животных;
грибы-кератинофилы;
грибы-копрофилы.

По взаимоотношениям со средой и другими организмами грибы могут быть разделены и на другие группы: облигатные паразиты, грибы-хищники и грибы-микоризообразователи, не имеющие значения с точки зрения деструкции ОВ; важными в этом смысле являются са-профиты и факультативные патогены.

При заселении какого-либо субстрата и его последующем разложении наблюдается определенная сукцессия или смена видов. Сукцессия, которая происходит при разложении мертвого ОВ, называется де-градационной; если в последовательных сменах видов участвуют ге-теротрофы - гетеротрофной. В конце концов она заканчивается полной минерализацией ОВ или его потреблением. Например, на корнях растений ее можно представить следующим образом: а) слабые паразиты, внедряющиеся в корни; б) сапрофитные грибы, усваивающие легкодоступные субстраты (сахара, пентозаны, гемицеллюлозу), иначе «сахарные грибы»; в) грибы-целлюлозоразрушители; г) грибы-лигнинразлагатели.

Слабые паразиты некоторое время продолжают существовать поверхностно, и после отмирания корня мицелий растет, не внедряясь внутрь хозяина. Это *Fusarium*, *Phythium*, *Cladosporium*. Они открывают дорогу «сахарным грибам», не выдерживая конкуренции с ними и переходя в состояние покоя.

В группу сапрофитных «сахарных грибов» входят грибы, быстро утилизирующие углеводы (кроме целлюлозы). Особенности этих грибов: способность быстро захватывать пространство, активный рост мицелия, быстрое прорастание спор и покоящихся клеток. Многие из них характеризуются продукцией антибиотиков, что дает еще больше преимуществ в захвате экологической ниши. Сюда относятся главным образом *Zygomycetes* (*Mucor*), *Aspergillus*, некоторые виды *Penicillium*.

Целлюлозоразрушающие грибы — менее определенная группа, растущие очень медленно. В нее входят сумчатые и несовершенные грибы, лигнинразрушающие грибы - главным образом базидиомицеты

Они начинают развиваться, когда легкодоступные источники углерода уже исчерпаны и использованы первичными колонизаторами. Характеризуются они развитым мицелием, способствующим переброске питательных веществ на большие расстояния по бесплодному субстрату и лучшему освоению и закреплению на нем. По мере разложения растительных остатков начинают развиваться грибы, довольствующиеся малым количеством питательных веществ и способные разлагать специфические вещества гумуса.

На лесной подстилке смену видов можно представить следующим образом:

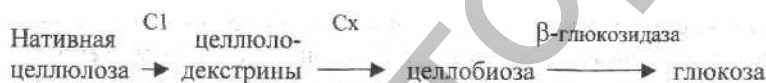
- колонизация листьев начинается еще до их опада грибами филлопланы, которые утилизируют листовые экссудаты. Наиболее активны дрожжи, утилизирующие сахара и белки, и сахарные грибы;

- сразу после опадения листьев и до шести месяцев (т.е. в слое L) преобладающими формами являются следующие; *Cladosporium*, *Aureobasidium*, из макромицетов — Мусепа;
- через шесть месяцев (т.е. в слое F), где наиболее активно идут процессы разложения, появляются грибы родов *Penicillium*, *Mucor*, *Trichoderma*;
- постоянные компоненты слоя H макромицеты *Inocybe*, *Agaricus*, *Melanoleuca*.

Можно отметить и специализацию видов грибов к типу опада: хвоя, листья и т.д.

Разложение грибами древесного опада характеризуется особенностями, вытекающими из химического состава древесины: целлюлозы содержится 34-39 %, лигнина 18-28 % - у хвойных пород, 28-34 % - у лиственных. Грибы, разлагающие древесину, можно подразделить на 2 основные категории специализированных редуцентов: бурая гниль, которая разрушает целлюлозу, но оставляет бурое, содержащее лигнин вещество, и белая гниль, которая разрушает в основном лигнин и оставляет белую целлюлозу.

Разложение целлюлозы — сложный многостадийный процесс, происходящий с участием целлюлаз. Линейная молекула целлюлозы состоит из глюкозных остатков (от 1400 до 10000); такие линейные молекулы собраны в пучки или микрофибриллы. Ферментный комплекс, необходимый для их разложения, представлен тремя ферментами: С1, Сх и р-глюкозидазы, и схематично его работа может быть представлена в виде:



Они начинают развиваться, когда легкодоступные источники углерода уже исчерпаны и использованы первичными колонизаторами. Характеризуются они развитым мицелием, способствующим переброске питательных веществ на большие расстояния по бесплодному субстрату и лучшему освоению и закреплению на нем. По мере разложения растительных остатков начинают развиваться грибы, довольствующиеся малым количеством питательных веществ и способные разлагать специфические вещества гумуса.

С1 обеспечивает подготовительный процесс, нативная целлюлоза гидролизуется, раздвигаются плотно упакованные молекулы. Сх осуществляет гидролиз цепей до коротких фрагментов, способных поступать в клетку, и после действия Р-глюкозидазы образуются восстановленные сахара. Активность всех ферментов проявляется в комплексе; особенно характерно его наличие для высших базидиальных грибов; у различных видов соотношение активностей может варьировать. Кроме того, данные ферменты могут быть как индуцибельными, так и конститутивными. Отмечают, что до 10% целлюлозы разрушается в аэробных условиях грибами и бактериями; однако следует помнить, что не менее 10% ее превращается в метан анаэробными микроорганизмами.

Для грибов показано, что разложение целлюлозы обеспечивается сочетанным действием экзо- и эндоферментов, свободно выделяемых в среду. У некоторых бактерий (*Clostridium thermocellum*) такой эффект достигается за счет обра-

зования на поверхности клетки многокомпонентного белкового комплекса - целлюлосомы, определяющей первоначально прикрепление к фибриллам целлюлозы (особое значение имеет в водной среде, экосистеме желудка жвачных животных и т.д.), а затем и гидролиз молекул.

Грибы являются практически единственными разрушителями лигнина - широко распространенного в природе циклического соединения. Основным компонентом лигнина являются три спирта: кумари-новый, конифериловый и синаповый. Соотношение этих спиртов в молекулах лигнина различных пород варьирует, также варьирует и характер связей между ними. Наиболее активная группа микроорганизмов, разрушающих лигнин, принадлежит к древоразрушающим базидиомицетам, вызывающим белую гниль. Одновременно они разрушают и целлюлозу: *Coreolus*, *Fomes* и небольшое число других. Первоначально экзоферменты образуют основную структурную единицу лигнина, а затем разрушаются связи между молекулами спиртов. Конечный продукт - ванилин и ванилиновая кислота.

Важнейшей частью растительных остатков является пектин и пектиновые вещества. Они представляют собой производные галактуро-новой кислоты, а в растениях (плодах, семенах, листьях, стеблях) об-

наруживаются в виде нерастворимого протопектина в соединении с другими полисахаридами клеточной стенки: целлюлозой, гемицеллюлозой, арабином, ксиланом. Их разложение происходит под действием пектиназ, сложного комплекса ферментов, осуществляющего размягчение тканей, их распад на отдельные клетки. Способность образовывать такие ферменты - характерная особенность множества видов фитопатогенных грибов и бактерий.

На субстратах животного происхождения прослеживается своя смена видов. Специфическими субстратами для них являются кератин в виде остатков волос, рогов, копыт, перьев и хитин, содержащийся в тканях животных и клетках грибов. Такие типы грибов-деструкторов встречаются преимущественно в богатых органикой почвах, активно посещаемых животными, садовых почвах и на фермах. Относятся в основном к роду *Keratinomyces*.

Интересной является группа грибов пирогенных мест обитания или карбофилов. Условия их существования весьма своеобразны и специфичны:

- растительность и органический материал отсутствуют, почва сильно обогащена зольными элементами;
- сильно изменяется почва и в отношении воздушного и водного режима, рН смещен в кислую сторону, органо-минеральные коллоиды сильно разрушаются;
- огонь вызывает гибель большинства организмов, что снижает антагонистический потенциал и уменьшает конкуренцию со стороны сапрофитов.

Среди пирогенных грибов выявлена своя сукцессия видов: через 2-3 недели появляются термофильные виды *Sordaria*, *Rugopeta*; затем они вытесняются медленно растущими, но обладающими антагонистической активностью видами, затем поселяются макромицеты *Aleuria*, *Pholiota*. Экологическая роль таких грибов состоит в том, что они подготавливают места выгорания для последующего заселения другими группами микроорганизмов и растений.

Водные грибы, обнаруженные в составе гидробионтов еще в XIX веке, занимают практически всю толщу водной среды до сотен—тысяч метров. В водных экосистемах они выполняют несколько функций:

- разложение органических остатков;
- участие в симбиотрофных ассоциациях;
- присутствие в биогенных обрастаниях;
- паразитизм на водорослях, высших растениях и животных.

Сапротрофные водные грибы, вероятно, являются первичными поселенцами на гниющих в воде листьях и древесине. Растительный опад, попадающий в ручьи, часто заселяют водные грибы (*Hyphomycetes*), имеющие споры с клейкими кончиками и необычную форму. Они могут распространяться, разрастаясь внутри тканей, от одной клетки к другой. Разрушая и перерабатывая растительные ткани, они облегчают их использование водными беспозвоночными. При этом они сами часто становятся источником питания для микроскопических животных, поедающих споры и мицелий.

Разлагая ОВ, грибы, вместе с другими гидробионтами, принимают участие в процессах биогенного очищения водоемов. При этом некоторые виды грибов могут разрушать вещества и материалы антропогенного происхождения, ядохимикаты, удобрения, очищать промышленные стоки.

У грибов-редуцентов выделяют пять типов стратегии жизни:

R - (рудералы) соответствуют r-отбору, имеют слабую конкурентоспособность. Возможно, это дрожжи, ржавчинные грибы, Мисог;

S-(конкуренты) сочетают в себе особенности r - и K - отбора. Хорошо растут на богатых средах, обильное спороношение, но могут существовать и в условиях дефицита пищи. От K - стратегов используют также и способность к образованию антибиотиков, токсинов, пигментов. Самая многочисленная группа грибов в лесных почвах и подстилке;

S — (стресс-топеранты) соответствуют K-стратегам. Рост медленный, высокая конкурентоспособность, хорошо развиты защитные механизмы (массивные плодовые тела, склероции, ризоморфы) и регуляция анабиоза. Среди них много олиготрофов, составляют последние звенья сукцессии грибов;

P - (пациенты) существуют в неблагоприятных условиях, но могут существовать и в оптимальных. Хорошо развиты механизмы защиты и выживания;

D - (переживающие виды) - адаптированы к обитанию в экстремальных условиях.

У грибов проявление R- и K-стратегии в чистом виде выражено редко.

Роль грибов в биоценозе как деструкторов ОВ может быть оценена по их биомассе. Максимальным это значение является в тундровых почвах, велика биомасса грибов в подзолистых, дерново-подзолистых, значительно меньше в черноземах. Таким образом, в почвах северной зоны основная масса грибов находится в виде мицелия, который, однако, медленно растет, в то время как в южных зонах мицелий грибов менее развит, но он более активен.

Рассматривая роль грибов в биогеоценозе, уместно упомянуть об их значении в процессах разложения и образования гумусовых веществ. Процесс переработки растительных остатков происходит при самом тесном взаимодействии разнообразных микроорганизмов и почвенных животных. При этом определенную роль играют и ферменты собственно растительной ткани, которые обуславливают ее авто-литический распад. Огромная масса ОВ, преимущественно растительного происхождения, ежегодно поступает в почву. В зависимости от биоклиматических условий эта величина колеблется от 1,0 до 25,0 т/км² в год. Разное количество поступающих растительных остатков, неодинаковая направленность и интенсивность микробиологической деятельности, разнообразные гидро-термические условия способствуют образованию весьма сложного комплекса органических соединений - гумуса почв.

Гумус - вещество переменного состава. Это значит, что замена его отдельных структурных компонентов, концевых фрагментов или функциональных групп не влияет на химические и физические свойства молекулы в целом. Состав почвенного гумуса динамичен: он непрерывно обновляется в результате разложения и синтеза его компонентов. В ОВ почвы различают следующие три главные группы форм.

Почти не разложившиеся или слабо разложившиеся остатки преимущественно растительного происхождения. Они образуют лесные подстилки, степной войлок. Это — грубый гумус, сохраняющий детали строения растительной ткани. Состоит из трех слоев: Н, L, F; отношение C:N выше 20 (30-40), образуется без участия беспозвоночных животных.

Остатки, образующие рыхлое черное вещество, отчасти сохранившее клеточное строение, обильно пропитанное новообразованными органическими соединениями. Это - модер. В образовании его существенную роль играют беспозвоночные животные, измельчающие опад.

Специальные почвенные органические образования, не обнаруживающие следов строения растительной ткани и составляющие собственно гумус, в котором отношение C:N ниже 10-15.

Образование гумусовых веществ протекает при участии процессов двух типов. В первую очередь происходит частичное разложение ОВ до более простых форм с участием бактерий. Далее, за счет процессов второго типа (т.е. образования ферментов микроорганизмами), накапливаются труднорастворимые вещества (например лигнифицированные фрагменты молекулы целлюлозы), может происходить конденсация ароматических соединений фенольного типа (продуктов распада лигнина и целлюлозы) с аминокислотами либо полисахаридами и образование основных компонентов гумуса. Роль микроорганизмов в этом процессе можно проиллюстрировать также и следующим примером: многие грибы и бактерии продуцируют пигменты - меланины черного или коричневого цвета, локализованные в клеточной стенке или мицелии. Они образуются при окислении фенолов и сходных азотсодержащих веществ, синтезируемых микроорганизмами. По ряду физико-химических свойств они весьма сходны с гуминовыми веществами. В состав гумуса входят гуминовые, фульвокислоты, а также в небольших количествах сера, фосфор, ионы металлов (рис.3).

Одна из основных функций гуминовых веществ в биосфере - аккумулятивная. Сущность ее заключается в том, что в форме гуминовых веществ происходит накопление важнейших элементов питания живых организмов, органических веществ, необходимых для растений и микроорганизмов. Такое накопление происходит не только в почвах (33,4 т в год на км²), но и в водах, донных отложениях (до 90% органического вещества океана составляют гумусовые). Именно в форме гумусовых веществ накапливаются до 90-99 % запасов азота, более половины серы, фосфор. В этой же форме накапливаются калий, кальций, магний, железо и практически все необходимые микроэлементы. Аккумулятивная функция проявляется и в том, что гуминовые вещества имеют возраст сотен—тысяч лет. Это позволяет рассматривать их как источник органического вещества, которое может быть востребовано на протяжении длительного времени.

Последняя модель гумификации предполагает протекание трех последовательных стадий:

1. процесс кислотообразования из растительных остатков ароматических соединений за счет биохимической активности микроорганизмов и фракционирование образующихся кислот на фракцию гумусовых и фульвокислот. Эти соединения в зависимости от реакции среды в почве сохраняются либо в виде свободных, либо в виде органо-минеральных комплексов и могут находиться на поверхности почвенных частиц в виде пленок или в порах между ними. Азотистая часть образуется за счет сорбции аммиака;

2. постепенно за счет действия ферментных систем микроорганизмов возрастает степень ароматизации. Фульвокислоты претерпевают дальнейшее гидролитическое расщепление и окисление при непосредственном участии микроорганизмов;

3. постепенная минерализация. Осуществляется за счет деятельности экзоферментов микроорганизмов.

Факторами гумификации являются следующие:

1) Количество и характер поступающих растительных остатков и их химический состав. Например, белковые продукты дают гумус с максимальным содержанием гуминовых кислот; продукты с содержанием лигно-целлюлозных комплексов образуют медленно гумифицируемый продукт, менее богатый гуминовыми веществами.

2) Режим влажности и аэрации. Наиболее оптимальным является чередование условий увлажнения и недостатков влаги. Аэриобиоз при постоянном увлажнении усиливает минерализацию. При длительном водонасыщении деятельность мезофауны и аэробных микроорганизмов подавляется и в таких условиях из остатков гидрофильных растений (мхов) образуется торф.

3) Интенсивность деятельности микроорганизмов: высокая или низкая биогенность почвы не способствует накоплению гумуса.

4) Гранулометрический состав почвы, т.е. величина общей и удельной поверхности почвы.

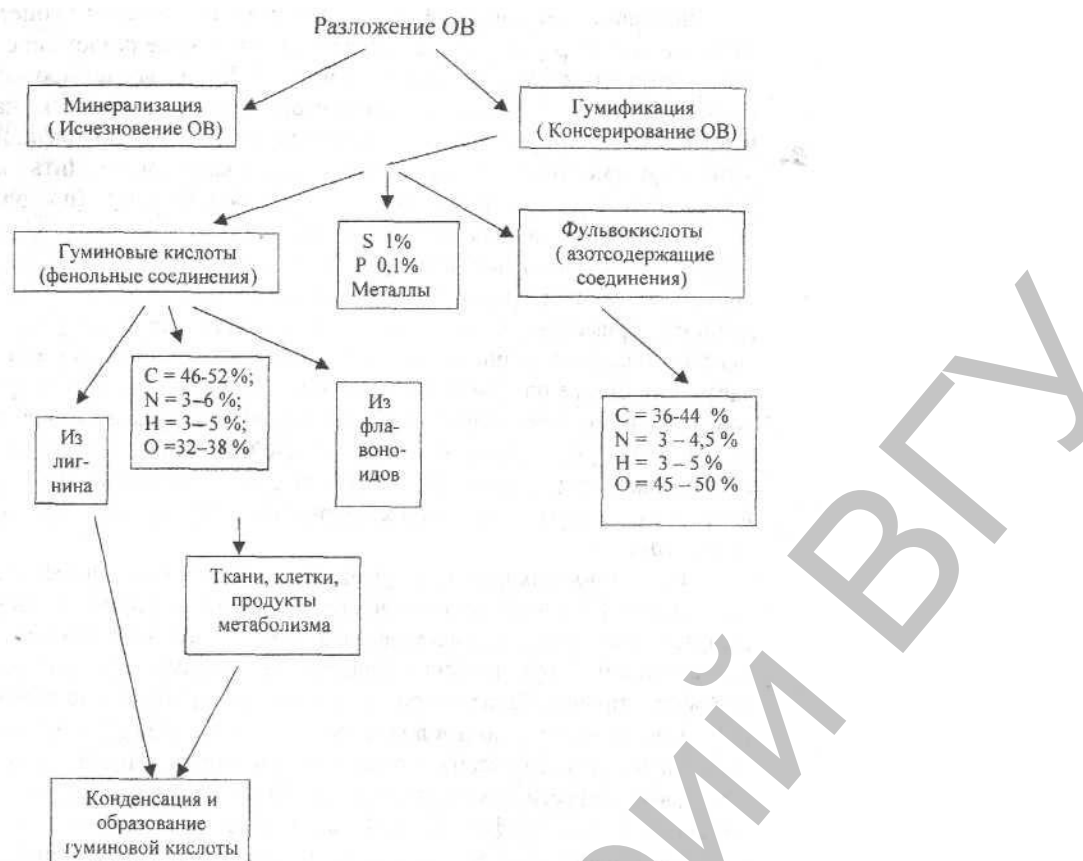


Рис.3. Минерализация и гумификация ОВ

5) Реакция среды и окислительно-восстановительные условия. Кислая реакция среды за счет подавления деятельности микрофлоры тормозит гумификацию, состав гумуса изменяется в пользу увеличения содержания фульвокислот; при возрастании E_h усиливается минерализация.

Разложение гумусовых веществ - часть круговорота многих биогенных элементов, играющая важную роль в обеспечении высших растений азотом и элементами минерального питания. Например, такие микроорганизмы как *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Pseudomonas*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Aspergillus* способны использовать углерод и азот гумуса. Соотношение этих элементов в гумусе 10:1, микроорганизмы же потребляют их в соотношении 25:1, т.е. при использовании гумусовых веществ освобождается до 60% азота, который может быть потреблен растениями, но ранее не был для них доступен.

Способность к разложению в разной степени свойственна широкому кругу организмов: грибам, микроорганизмам, актиномицетам и происходит в три стадии:

1. размельчение детрита в результате физического и (или) биологического действия, сопровождающееся высвобождением растворенного органического вещества;
2. сравнительно быстрое образование гумуса и высвобождение ОВ;
3. более медленная минерализация гумуса.

Процессы образования и разложения гумуса относятся к одному из трех процессов (или источников) плодородия почвы. Первым принято считать трансформацию исходной почвообразующей породы, производимую автотрофными и гетеротрофными микроорганизмами с помощью продукции внеклеточных ферментов, полисахаридов, продуктов обмена в виде минеральных и органических кислот, фенолов, биогенных щелочей. Разложение почвообразующей породы является процессом, поставляющим зольные элементы для компонентов биогеоценоза. Параллельно происходящее явление минералообразования обуславливает закрепление части неиспользованной биотой продуктов деструкции в почве, противодействует выносу растворимых веществ из экосистемы.

Второй фактор - переработка поступающих в почву ОВ с участием гетеротрофных микроорганизмов и беспозвоночных животных. Наконец третий - азотфиксирующая деятельность микроорганизмов.

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ (ДЕТРИТОФАГИ) И ПРОЦЕССЫ РАЗЛОЖЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

- 1. Роль почвенных беспозвоночных в разложении органического вещества.*
- 2. Классификация беспозвоночных животных участвующих в разложении органического вещества.*

Животные, использующие мертвое ОВ, называются детритофагами. По своей роли в экосистеме они тесно связаны с редуцентами. Можно сказать, что они оказывают «помощь» редуцентам в разложении ОВ, особенно растительного происхождения. Они осуществляют:

Миграцию химических элементов в результате трофической деятельности: накопление их в биомассе животных, потребление их животными и возврат в почву, миграция элементов по трофическим цепям.

Пропуская через кишечник массу растительных тканей, животные размельчают их и многократно увеличивают поверхность, доступную микроорганизмам, а также для воздействия атмосферных осадков и почвенного раствора (через кишечники детритофагов проходит до 20-40 % растительного опада).

С помощью собственных ферментов и симбиотических микроорганизмов, беспозвоночные расщепляют некоторые клеточные включения и целлюлозные компоненты клеточных стенок, высвобождают лигнин, который находится в сложном соединении с клетчаткой.

Одним из продуктов белкового обмена у беспозвоночных является аммиак; в кишечнике происходит его соединение с лигнином, что имеет значение для развития процессов гумификации органических остатков.

Совершая вертикальные миграции в почве, животные заносят растительные остатки в глубокие горизонты и перемешивают органические и минеральные частицы. Передвижение животных способ

ствует улучшению условий аэрации почвы, что, в свою очередь, стимулирует аэробные процессы разложения органических остатков.

Осуществляют перемешивание растительных остатков, обогащенных микрофлорой, с почвой, стимулируют или ингибируют деятельность сапрофитной микрофлоры.

Вовлекают в биогеохимический круговорот зольные элементы, особенно магний и натрий. В организмах некоторых животных происходит накопление кальция (мокрицы и диплоподы), магния — дождевые черви, калия - гусеницы чешуекрылых.

Участвуют в процессах формирования тонкозернистого гумуса.

В принципе в разложении ОВ могут принимать участие и позвоночные животные, например, питающиеся падалью гиены, грифы, некоторые рептилии. Однако относительная роль их невелика, т.к. на заключительных стадиях разложения обязательно наличие редуцентов и детритофагов.

Беспозвоночные организмы, принимающие участие в разложении мертвого животного и растительного материала, принадлежат к разным таксономическим группам. В наземных биоценозах их классифицируют по размерным группам.

Микрофауна (включая виды, питающиеся микроорганизмами) - простейшие, нематоды, коловратки. Последние могут различаться между собой в зависимости от того, какой микроорганизм служит им пищей. Например, амёбы поедают бактериальные и дрожжевые клетки с поверхности мертвых органических частиц; нематоды, питающиеся гифами грибов, имеют ротовой аппарат колюще-сосущего типа и прокалывают их. По классификации М.С.Гилярова простейших можно отнести к группе нанафауны.

Мезофауна — размеры животных от 0,1 до 2 мм, к ним относятся почвенные клещи (Acari), игохвостки (Coeloceta), энхитреиды (Enchytraeidae).

Макрофауна - размеры животных от 2 до 20 мм, мегафауна - от 20 и более мм, включают мокриц (Isopoda), многоножек (Diplopoda), дождевых червей (Megadrilli), улиток и слизней (Mollusca), личинок некоторых мух и жуков (Diptera, Coleoptera).

В водной экологии при классификации детритофагов использовали не размеры, а их функциональную роль. В соответствии с этим среди беспозвоночных, обитающих в ручьях, выделяют 4 основные категории:

размельчители-детритофаги, питающиеся крупными частицами ОВ (более 2 мм) - это личинки ручейников, бокоплавы, равноногие раки (*Stenophylax* spp, *Gammarus* spp., *Asellus* spp.);

собиратели — подбирают частицы ОВ, оседающего на дно;

собиратели-фильтраторы - отсеживают мелкую взвесь из потока воды;

соскребатели (включая хищников) — приспособлены к поеданию при соскабливании с камней слоя органического обрастания, состоящего из водорослей и адсорбированного ОВ.

Детритофаги обитают в наземных экосистемах всех типов, представлены значительным числом видов и достигают большой численности.

Доминирующей группой детритофагов, за исключением тундр и аридных регионов, являются дождевые черви. В хвойных лесах отмечают значительную долю клещей, в тропических экосистемах - термитов. В тундрах и аридных зонах доминируют мелкие позвоночные животные, микроартроподы. В целом же, за исключением тундр, пустынь и полупустынь, доля детритофагов составляет более 50 % зоомассы. В тундровых экосистемах преобладают животные, использующие микроорганизмы, а в пустынных - фитофаги, питающиеся сочными тканями растений.

В зависимости от географического положения, роль животных в биогенном круговороте элементов изменяется. Она наибольшая в тропических экосистемах, а также широколиственных лесах умеренного пояса и лесостепи, снижается к тундровым и аридным экосистемам. Соответственно, это приводит к относительному повышению роли абиотических факторов (вымыванию, выгоранию) внутри экосистем, увеличению косвенной роли животных (роющей деятельности, вытаптыванию и т.п.).

Микрофауна играет относительно большую роль в богатых органикой почвах северных лесов, тундры и полярной пустыни. Наличие большого количества ОВ связано со стабильными режимами увлажненности почвы, что позволяет обитать в водной пленке. Этим животным мало в сухих прогретых минерализованных почвах тропиков. Микрофауна является примером вторичных разрушителей, представители которой питаются экскрементами первичных разрушителей и заканчивают размельчение кусочков тканей с сохранившейся клеточной структурой. Способны к химической трансформации ОВ.

Мезофауна наиболее полно представлена в богатой ОВ почве умеренной зоны и ее часто рассматривают как первичных (механических) разрушителей растительных остатков. Они способны размельчать и мацерировать растительную биомассу, не изменяя ее химический состав, а также способны к усвоению микробных клеток.

Численность других групп животных по направлению к более засушливым тропикам уменьшается, они замещаются термитами. В количественном отношении можно отметить, что в почве и лесах умеренной зоны на 1 м² содержится более 1000 видов животных; а численность нематод и простейших достигает более 10 млн.; ногохвосток и клещей - 100 тыс.; других беспозвоночных - 50 тыс.

При описании роли беспозвоночных животных в разложении ОВ растительного происхождения определяют несколько стадий разложения

древесины, для которых верно утверждение: стадия разложения и состав фауны находятся в определенной зависимости. Например, при разложении свежесрубленной древесины выделяют 5 стадий:

на древесине дуба первыми появляются два вида сверлильщиков, короеды и косары-болотники. Для видов этого комплекса (лимериксилонидная стадия) характерен эктосимбиоз с грибами - трутовиками, дубовой губкой;

церамбицидная стадия характеризуется поселением в заболони пней личинок усача и дубового тенелюба, они перерабатывают ее в труху;

на муколидной стадии личинки березового рогача перерабатывают ядровую древесину в труху, содержащую экскременты;

четвертая, формицидная, стадия связана с поселением на опаде муравьев;

пятая, лумбрицидная, стадия осуществляется дождевыми червями и двупарноногими многоножками. Они являются также характерными обитателями лесной подстилки и почвы и играют определенную роль в трансформации ОВ.

Рассматривая разложение ОВ, следует помнить о том, что наиболее сложными компонентами являются целлюлоза и лигнин. Детритофаги не имеют специфических целлюлаз, они обнаруживаются в редчайших случаях у растительной улитки (*Helix pomatia*), некоторых видов дождевых червей, личинок мух. Во всех остальных случаях, детритофаги вынуждены использовать целлюлазы, которые образуют связанные с ними организмы. При этом они вступают в облигатный мутуализм со специфической кишечной микрофлорой или микрофауной; либо факультативный мутуализм, заключающийся в использовании целлюлаз, выделяемых заглоченной вместе с детритом микрофлорой при ее продвижении через кишечный тракт; либо используется наружный рубец - животные ассимилируют продукты обмена синтезирующей целлюлазу микрофлоры, которая связана с разлагающимися растительными остатками или экскрементами.

Примеры первого типа можно обнаружить у термитов (*Eutermes*), колониальных сообществ насекомых, способных к перевариванию растительных остатков. Под действием собственных ферментов насекомых предварительные стадии переваривания происходят в передней и средней кишке, основная же масса переваривается в сегментированной слепой кишке, где происходит микробная ферментация. Термиты поедают собственные экскременты, и поэтому пищевой материал дважды проходит через кишечник, а микроорганизмы во второй раз могут быть потреблены. Основная группа организмов в кишечнике (*Trichomonas*) - анаэробные жгутиконосцы. Они осуществляют внутриклеточное переваривание древесины с выделением водорода и углекислого газа, летучих жирных кислот. Бактерии же играют значительно меньшую роль и определяют два своеобразных вида симбиоза:

на простейших обнаружены спирохеты, которые играют роль в передвижении инфузорий за счет жгутиков;

они способны фиксировать молекулярный азот.

Примером симбиоза второго типа является мокрица. В ее кишечнике обнаружена целлюлазная активность, связанная с деятельностью микроорганизмов. Феномен «наружного рубца» проявляется у детритофагов, которые поглощают целлюлозоразлагающую микрофлору и используют ее активность. Немаловажную роль (как источники энергии) играют и сами микроорганизмы. Примером этому может служить феномен «разведения грибов». Жуки-короеды прокладывают в мертвой древесине глубокие ходы, в которых поселяются специфические

для данного вида грибы, постоянно выедаемые личинками насекомых. При этом они переносят в пищевом тракте споры грибов и используют их при заселении новых ходов в древесине.

Симбиоз почвенных беспозвоночных с микроорганизмами имеет отличительные черты и представляет собой одну из примитивных стадий энтокии:

непродолжительность сожительства и постоянное обновление микроорганизмов;

симбиоз осуществляется со многими микроорганизмами и возможна замена одних видов другими функционально родственными. Один и тот же вид беспозвоночных может вступать в симбиотические отношения с различными группами и видами микроорганизмов при условии совпадения направленности физиологических реакций;

симбиотические отношения основаны и на том, что реакция среды в кишечнике близка к нейтральной, влажность более стабильна, чем в почве, микроорганизмы защищены от хищных почвенных простейших.

Существует также и облигатный симбиоз - в этом случае микроорганизмы локализованы в организме животных в специальных образованиях - мицетомах - или клетках других органов. Внутриклеточные бактерии обнаружены у представителей многих отрядов насекомых

клещей. Они располагаются в клетках особых органов или систем. Например, у тараканов обнаружены грамположительные бактерии *Blattabacterium*, лишенные их тараканы слабопигментированы, менее активны, развиваются медленно, не избегают света. У цикад обнаружены около 50 видов симбионтов.

Главным критерием при разделении на группы беспозвоночных животных может быть и степень их участия в разложении растительных остатков определенного типа; в зависимости от этого выделяют 2 группы детритофагов:

1. Нитролиберанты - у беспозвоночных этой группы складываются главным образом отношения с микроорганизмами, участвующими в круговороте азота - азотфиксаторами, аммонификаторами, нитрификаторами. Они высвобождают азот из более сложных соединений, вплоть до образования подвижных форм. Все животные этой группы утилизируют клеточное содержимое растений, но не утилизируют клеточные стенки. В пищеварительном тракте этих животных много протеолитических ферментов. Они участвуют в двух процессах:

гумусообразование (дождевые черви, энхитреиды, коллемболы), в экскрементах которых увеличено содержание гумусовых кислот;

прогумусообразование (личинки двукрылых), увеличения содержания гумусовых кислот в экскрементах не происходит.

2. Карболиберанты - участвуют в разложении безазотистых ОВ, освобождая углерод из более сложных соединений. Основную пищу составляют крахмал, пектин, целлюлоза. Такой характер питания связан с наличием у большинства наружных хитиновых и других скелетных образований. Разложение белков и других азотсодержащих веществ в их кишечнике происходит незначительно. В кишечнике обнаруживаются крахмало-, целлюлозо- и пектинолитические бактерии. К этой группе относятся дишюподы, изоподы, личинки и имаго многих жуков, термиты и некоторые ксилофаги.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, бактерии, грибы и детритофаги представляют собой группы редуцентов, являющихся такими же разнообразными, как и любые другие сообщества организмов. Все они имеют специфические потребности в ресурсах и условиях среды (табл. 7), большинство из них скрыто в толще почвы и глубинах морей. Однако: I. Плотность популяции и уровень активности редуцентов и детритофагов зависит от условий окружающей среды и обычно бывает низким при низкой температуре, плохой аэрации, слабой увлажненности почвы, в кислой среде. Важное значение играют структура и пористость почвы или подстилки. В разных типах почв формируются свои специфические сапрофильные комплексы организмов, различающиеся по видовому составу, разнообразию, соотношению микробальной и зоомассы. Темпы деструкции коррелируют с общим содержанием сапрофагов. Известно, что в ряду лесов от тропических до бореальных, общая зоомасса снижается в 6 раз. В соответствии с этим соотношение массы подстилки и опада в тропических лесах составляет 0,1-1 : 1; в лиственных - 3-4 : 1; в таежных - 10-20 : 1. В высоко-продуктивных лесных и травянистых сообществах, разложение ОВ протекает с двумя выраженными пиками активности: первый пик активности наблюдается при заселении свежего опада бактериальной флорой, часто пигментированной, которая через несколько недель сменяется актиномицетами, спорообразующими бактериями с возрастанием доли базидиальных грибов и типичных почвенных микромицетов. Во время второго пика развития микроорганизмов активизируется деятельность беспозвоночных. После выщелачивания полифенолов растительные остатки перерабатываются первичными разрушителями, которые отличаются высокой избирательностью в отношении видов растений, отдельных частей и тканей растения. Для беспозвоночных характерна микрофитофагия (особенно выедание грибов). Этот процесс имеет большое значение для последующего разложения ОВ. При отсутствии микофагов задержка грибной фазы приводит к накоплению низкомолекулярных органических продуктов разложения. Кроме того, выделения многих грибов обладают антибиотическими свойствами и подавляют развитие простейших и бактерий. Происходит задержка последних стадий разложения и минерализации. Поскольку грибы депонируют большое количество фосфора и калия, при отсутствии микофагов эти элементы выключаются из круговорота.

Активность различных групп редуцентов обычно тесно взаимосвязана и трудно разделима. При этом многие редуценты и детритофаги являются специалистами и разрушение ОВ происходит совместно за счет деятельности разных организмов, сильно отличающихся по строению, форме, характеру питания. Выяснение относительной доли участия каждой из групп затруднительно, так как трудно обнаружить параметр, который отражал бы эту величину. Сравнивая численность, можно отметить, что наблюдается явное преобладание бактерий, поскольку учитываются отдельные клетки. Сравнение биомассы показывает, что эта величина сильно изменяется в зависимости от сезона, абиотических факторов и т.д. В этом случае, чаще всего, биомасса микроорганизмов в 5-10 раз выше, чем беспозвоночных животных.

Отдельные части (компоненты) ОВ могут несколько раз совершать своеобразный круговорот до полной минерализации. Деятельность редуцентов освобождает минеральные биогенные элементы (особенно азот и фосфор), а скорость разложения ОВ определяет скорость их поступления к растениям. Деятельность редуцентов и детритофагов приводит в соответствие и поддерживает соотношение основных химических элементов в клетках различных организмов. Известно, что относительное содержание биогенных элементов в тканях растительных и животных организмов различается. Если в растительных тканях преобладают структурные углеводы, то у детритофагов и редуцентов - липиды, белок, зольные элементы (особенно фосфор и азот). Отсюда следует, что скорость разложения мертвого ОВ прямо зависит от роста бактерий и грибов и определяется наличием доступных источников азота и фосфора. Соотношение углерода к азоту в растительных тканях 40-80 : 1, у грибов и микроорганизмов оно должно быть 10:1. С одной стороны, это определяет скорость разложения ОВ: без дополнительных источников азота не образуется большая биомасса редуцентов и процесс деструкции не может протекать быстро. В деструкционных процессах освобождение азота всегда сопровождается минерализацией ОВ. На первых стадиях разложения наблюдается повышение концентрации азота в субстрате за счет деструкции безазотистых веществ, азотфиксации и потребления азота гифами грибов из почвы. Только после достижения критической концентрации азота в разлагающемся материале начинается освобождение минерального азота. Чем выше эта критическая величина (C/N), тем выше скорость разложения субстрата. С другой стороны, по мере даже медленного разложения ОВ та его часть, которая попадает в организм редуцентов и детритофагов, концентрируется там и в таком виде может поступать в организмы консументов. Следовательно, связь между циклами проявляется не только в сопряжении микробиологических процессов иммобилизации-минерализации, но и в регулировании скорости разложения ОВ концентрацией азота. Уровень доступного фосфора в почве определяет рост микробной популяции, от активности которой зависят минерализация ОВ и освобождение минеральных форм азота. Рост микробной популяции - ключевой фактор, связывающий циклы азота, фосфора, серы, углерода и других элементов питания. Несмотря на количественную связь между элементами в процессах минерализации ОВ, механизмы их освобождения могут быть различными. Например, в настоящее время предложена гипотеза о двух формах минерализации: биологической форме для освобождающейся энергии, связанной с углеродом, азотом и серой, и биохимической форме - для фосфора и серы с эфирной связью. Биохимическая минерализация вызывается фосфогидролазой, которая выделяется корнями растений и микроорганизмами при низких концентрациях фосфора. При высоких концентрациях фосфора фермент не выделяется, следовательно, освобождение минеральных форм фосфора ускоряется при его дефиците в почве. Редуценты и детритофаги иногда не в состоянии полностью использовать свои ресурсы, в результате чего образуются торф, нефть, уголь и т.д.

4. Практический раздел электронного учебно-методического комплекса «Редуценты в природных и искусственных экосистемах»

4.1. ЛАБОРАТОРНЫЙ ПРАКТИКУМ

Лабораторные занятия существенно повышают прочность усвоения и закрепления изучаемых знаний и умений. Они составляют важную часть теоретической и практической подготовки студентов. Их количество и тематика соответствуют рабочей параграмме дисциплины.

Лабораторная №1

Тема: ОПРЕДЕЛЕНИЕ ДЕСТРУКТОРОВ В ПОЧВЕННОМ ПОКРОВЕ

Цель работы: закрепить теоретические знания о деструкторах, овладеть методикой взятия проб и приготовления почвенных вытяжек, выявить и количественно учесть микроорганизмы в педосфере (почве) и гидросфере.

Еще в семидесятые годы XX столетия химик Джеймс Ловлок и микробиолог Линн Маргулис выдвинули теорию сложной регуляции атмосферы Земли биологическими объектами, согласно которой растения и микроорганизмы вместе с физической средой обеспечивают поддержание определенных геохимических условий на Земле, благоприятных для жизни. Это - относительно высокое содержание в атмосфере кислорода и низкое - углекислого газа, определенные влажность и температура воздуха. Особая роль в этой регуляции принадлежит микроорганизмам наземных и водных экосистем, обеспечивающих круговорот биогенных элементов. Общеизвестна регулирующая роль микроорганизмов Мирового океана в поддержании определенного количества углекислого газа в атмосфере Земли и в предотвращении тепличного эффекта.

Одной из наиболее благоприятных сред для развития разнообразных микроорганизмов является составляющая наземных экосистем - почва (педосфера). Число микроорганизмов в 1 г почвы насчитывает сотни миллионов и миллиардов. Особенно многочисленны и разнообразны микроорганизмы вокруг корневых систем (в ризосфере) и на поверхности корней.

С жизнедеятельностью почвенных микроорганизмов связаны многие протекающие в почве процессы - круговороты биогенных элементов, минерализация животных и растительных остатков, обогащение почвы доступными для растений формами азота. С деятельностью микроорганизмов связано плодородие почвы. Следовательно, почвенные микроорганизмы влияют непосредственно на жизнь растений, а через них - на животных и человека, являясь одной из главных частей наземных экосистем.

Данная работа дает возможность студентам и учащимся, не изучающим микробиологию, определить количество микроорганизмов-сапрофитов в двух средах: в педосфере (почве) и гидросфере.

Оборудование, реактивы, материалы

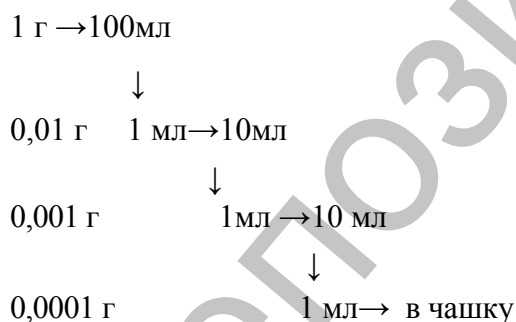
- 1) бактерицидная лампа;
- 2) стерильные чашки Петри;
- 3) стерильные пробирки с пробками из ваты или фольги;
- 4) водяная баня;
- 5) спиртовка;
- 6) весы с разновесом;
- 7) стерильные пипетки на 1 мл;
- 8) термостат;
- 9) термометр;
- 10) спички;
- 11) карандаш по стеклу;
- 12) мясо-пептонный агар или другая подходящая для сапрофитов смесь (например, готовый гидролизат кильки);
- 13) стерильная дистиллированная вода;
- 14) образцы почв (например, черноземная среднегумусная и малогумусная городская);
- 15) образцы воды из естественного водоема или отстоянная водопроводная вода.

Ход работы

А. Подготовка почвы и анализ почвенной вытяжки

Почва характеризуется высоким содержанием микроорганизмов, поэтому для их учета навеску разводят стерильной водой во много раз.

Отвесить 1 г исследуемой почвы из среднего образца и развести стерильной водой по следующей схеме:



Для этого высыпать навеску почвы в колбу на 100 мл, развести стерильной водой, закрыть стерильной пробкой и тщательно взбалтывать в течение 5 мин. Затем взять стерильной пипеткой 1 мл почвенной болтушки из колбы и внести в пробирку с 9 мл стерильной воды; перемешать, перенести 1 мл из второй пробирки в третью, откуда после перемешивания взять 1 мл и внести в стерильную чашку Петри. При большом количестве микроорганизмов в почве следует ввести еще одно разведение до 0,00001 г.

При проведении описанных операций надо соблюдать следующее:

- 1) Для каждой операции применять новую стерильную пипетку.

2) Бумажные пакеты, в которые завернуты пипетки, вскрывать только у верхнего конца пипетки, не дотрагиваясь руками или какими-либо предметами до нижней части пипетки.

3) Пробирки с водой открывать на минимальное время, необходимое для того, чтобы набрать или внести нужное количество жидкости, причем пробирку в этот момент держать не вертикально, а наклонно.

4) Ватные пробки на стол не класть, а держать их за верхнюю часть пальцами правой руки; перед закрыванием пробирки пробку необходимо провести сквозь пламя спиртовки. После внесения 1 мл вытяжки в стерилизованную чашку Петри вылить туда же стерильный мясо-пептонный агар, имеющий температуру не выше 50° С, проводя горлышко пробирки через пламя спиртовки. Осторожным покачиванием чашки равномерно перемешать исследуемую жидкость с питательной средой. На чашку диаметром 9 см используется 21 см³ среды (слой 4-5 мм).

Подписать чашку карандашом по стеклу. После полного застывания агара перевернуть чашку вверх дном, чтобы образующиеся при конденсации водяного пара капельки воды не попадали в среду. Поставить в термостат при температуре +25°С.

Б. Анализ воды

Берется вода из-под крана или из водной экосистемы водохранилища, реки. При этом следует заранее апробировать воду на микробиологическую активность, так как в случае содержания в ней большого количества микроорганизмов воду необходимо разбавлять стерильной водой в 5-7 раз (по схеме для почв), а потом произвести перерасчет на 1 мл воды. В случае использования водопроводной воды 1 мл ее сразу переносят в чашку Петри, заливают мясо-пептонным агаром, перемешивают, охлаждают до застывания и ставят в термостат (перевернув чашку).

Через одну - две недели производится подсчет количества выросших колоний и определяется, сколько микроорганизмов содержалось в 1 г почвы, в 1 мл воды. Если колоний микроорганизмов очень много, рекомендуется разделить чашку Петри на сектора (1/4, 1/8).

Во время подсчета каждую колонию следует пометить восковым карандашом; или авторучкой на стекле чашки Петри, помня, что каждая микробная клетка дала одну колонию.

Схема записи результатов

| Почва | | Вода | | | |
|--|--------------------|-------------|-------------------------------|--------------------|------------|
| Характеристика | Число колоний, шт. | | Характеристика | Число колоний, шт. | |
| | В чашке Петри | В 1 г почвы | | В чашке Петри | В 1 г воды |
| Типичный чернозем загородной зоны | | | Водохранилище | | |
| Малогумусный чернозем обочин городских дорог | | | Отстоянная водопроводная вода | | |

Сделать выводы относительно содержания микроорганизмов: а) в почве и воде, б) в различных типах почв, в) в разных источниках воды.

В случае анализа по полной схеме можно отдельные варианты поручить разным группам студентов, а результаты записать на доске.

Лабораторная №2

Тема: СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА РАЗЛОЖЕНИЯ ОСТАТКОВ РАСТИТЕЛЬНОГО И ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ.

Цель работы: закрепить теоретические знания о разложении органического материала, овладеть методикой определения конечных продуктов разложения материалов растительного и животного происхождения.

Одной из форм распада органического вещества до простейших соединений являются микробиологические процессы в почвах и водах, в результате чего образуется гумус почвы и различные донные отложения полуразложившейся органики (сапропель и др.). Основные из этих процессов - биологическое разложение сапрофитами органических веществ, содержащих азот и углерод, что является составной частью круговоротов этих элементов в природных циклах. Бактерии-аммонификаторы минерализуют белки растительных и животных остатков, а также других микроорганизмов (в том числе и азотфиксаторов), мочевины, хитин, нуклеиновые кислоты, в результате чего образуется аммиак (NH_3). Разлагаются и содержащие серу белки растений и животных, в результате чего образуется сероводород (H_2S). Продуктом жизнедеятельности микроорганизмов являются и индольные соединения, которые выполняют роль стимуляторов роста. Наиболее известна β -индолилуксусная кислота или гетероауксин. Индольные вещества образуются из аминокислоты триптофана.

Процесс разложения органических веществ до простых соединений - ферментативный. Конечным этапом аммонификации являются аммонийные соли, доступные для растений.

Оборудование, реактивы, материалы

- 1) весы теххимические;
- 2) термостат;
- 3) пробирки;
- 4) ватные пробки;
- 5) химические стаканы;
- 6) чашки Петри;
- 7) NaHCO_3 ;
- 8) 5%-ная PbNO_3 или $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$;
- 9) реактив Сальковского;
- 10) реактив Эрлиха;
- 11) нингидриновый реактив;
- 12) реактив Несслера;
- 13) гумусная почва;

- 14) свежие листья люпина или засушенные листья других бобовых;
- 15) рыбная, мясная мука или кусочки мяса, рыбы.

Ход работы

А. Аммонификация животных белков

а) Поместить в пробирку 0,5-1 г свежей рыбы или маленький кусочек мяса. Добавить отстоянной воды до половины объема пробирки и 25-50 мг NaHCO_3 (на кончике скальпеля) для нейтрализации среды, что благоприятствует деятельности аммонификаторов (благоприятна для них нейтральная или слабощелочная среда при $\text{pH}=7$ и выше). Прибавить небольшой комочек гумусной почвы для введения в среду аммо-нификаторов, смешать содержимое пробирки, заткнуть пробирку ватной пробкой, предварительно укрепив между пробкой и пробиркой кусочек свинцовой бумажки (рис. 1) так, чтобы он не касался раствора. Каждую пробирку сверху обернуть фольгой, чтобы исключить выход газа из пробирки. Поставить все в термостат при $25-30^\circ\text{C}$ на 7-14 дней.

Этот опыт имитирует разложение органических остатков в водной среде стоячего водоема (например, пруд), куда могут попадать частички почвы с прилегающих полей путем смыва.

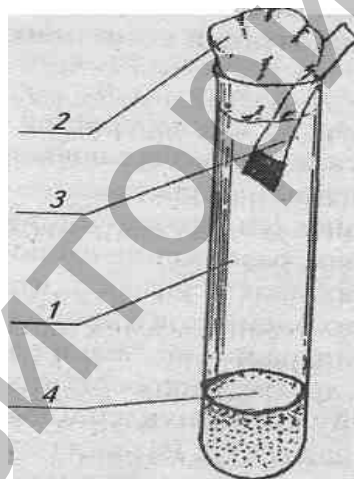


Рис. 1. Смонтированная пробирка для определения аммонификации белков: 1 - пробирка; 2 - ватная пробка; 3 - свинцовая бумажка; 4 – среда.

б) Насыпать гумусную почву в стаканчик, полить отстоянной водой; закопать в почву небольшой кусочек мяса, укрепить свинцовую бумажку между почвой и краем стаканчика, закрыть систему чашкой Петри (бортиком вниз), поставить в термостат при $25-30^\circ\text{C}$ за одну - две недели.

Этот опыт имитирует разложение органических остатков (червей, различных почвенных животных) в почве.

Б. Аммонификация растительных остатков

Проследить разложение в почве зеленого удобрения, для чего наполнить химический стакан на 100 мл гумусовой почвой и закопать в нее несколько кусочков зеленых стеблей и листьев многолетнего люпина, гороха, фасоли, посаженного с осени в горшок. Можно использовать распаренные в воде сухие части бобовых растений летнего сбора. Закрывать стаканы крышкой от чашки Петри, поместить в

термостат при температуре 25-30° С на одну — две недели, поддерживая нормальную влажность почвы в течение опыта (60% от полной влагоемкости), не переувлажняя ее.

Продолжение работы (проводится через 7-14 дней)

а) Отфильтровать часть культурального раствора из пробирок, в которых происходило разложение животных белков. Обратит внимание на образование плохо пахнущих продуктов (сероводород - запах тухлых яиц, индольные соединения и др.).

Обнаружить образование аммиака добавлением к 1 мл культурального раствора 2-3 капель реактива Несслера. Для этого удобно использовать часовое стекло, помещенное на лист белой бумаги, или фарфоровую чашку. Пожелтение раствора свидетельствует о наличии аммиака, образовавшегося при разрушении белков.

Обнаружить наличие сероводорода по почернению свинцовой бумажки над раствором или при опускании ее в раствор.

Накапать культуральный раствор на фильтровальную или хроматографическую бумагу микропипеткой с оттянутым носиком (10-20 капель в одну точку), подсушить над вентилятором, капнуть реактива Сальковского, Эрлиха или нингидринового реактива. Подогреть над плиткой. Индольные соединения с реактивом Сальковского дают синее, красное, малиновое окрашивания в зависимости от состава индольного продукта (ауксин индолилуксусная кислота дает красное окрашивание). Реактив Эрлиха дает с индольными производными пурпурное окрашивание. Нингидриновый реактив - это реакция на аминокислоту триптофан (предшественник индольных ауксинов). При подогреве - синее окрашивание.

б) Извлечь из почвы кусочек мяса или рыбы вместе с почвой, прилегающей к кусочку, поместить в стаканчик, налить немного воды, помять стеклянной палочкой, взболтать, отфильтровать. Определить в фильтрате аммиак, сероводород, индольные вещества вышеуказанными методами. Сходные процессы происходят в почве при перегнивании отмерших животных.

в) Извлечь из почвы полуразложившиеся стебли люпиновой зеленой массы, очистить от почвы и растереть с небольшим количеством воды. Отфильтровать 1-2 мл раствора и сделать пробу на аммонийный азот, освобождающийся при минерализации растительных белков (с реактивом Несслера). Сходные процессы происходят в почве при запахивании зеленого удобрения или органических остатков в виде навоза, торфа, сапропеля и др.

Определить наличие сероводорода, индольных веществ, триптофана.

г) Поместить на предметное стекло каплю культуральной жидкости из пробирки, где происходило разложение животного белка, и изучить ее под микроскопом при увеличении 600. Обнаруживаются многочисленные микроорганизмы, вызывающие разложение органических веществ. Часто они энергично движутся и червеобразно изгибаются.

Приготовление реактивов

Свинцовая бумажка. Фильтрованную бумагу опускают в 5%-ный раствор нитрата свинца ($PbNO_3$). Можно также использовать уксуснокислый свинец - $Pb(CH_3COO)_2$. Выдерживают 10-15 мин, высушивают, разрезают на полоски.

Реактив Сальковского: 50 частей хлорной кислоты ($HClO_4$) и 1 часть 0,5%-ного $FeCl_3$ смешивают. Хранить при комнатной температуре неограниченно долгое время.

Реактив Эрлиха: 0,8 г пара-диметиламинобензальдегида растворяют в 30 мл спирта (этанола), добавляют 30 мл концентрированной HCl . Реактив хранится в холодильнике 1-2 недели.

Реактив на триптофан: 0,1%-ный раствор нингидрина в водонасыщенном бутаноле.

При наличии большого количества индольных веществ можно сделать и более простое определение: смешать в фарфоровой чашке 1 мл культурального раствора вышеописанных опытов с 3-4 каплями 1%-ного $FeCl_3$. Прибавить 3-4 капли 10%-ной HCl . Нагреть смесь. При наличии гетероауксина появляется фиолетовое окрашивание.

5. Блок контроля знаний электронного учебно-методического комплекса ««Редуценты в природных и искусственных экосистемах»»

5.1. Вопросы к зачету для студентов 30

1. Понятие о редуцентном звене экосистем
2. Общая характеристика (качественная и количественная) состава редуцентов.
3. Аэробные и анаэробные стадии разложения органического вещества.
4. Разложение органического вещества в наземных и водных экосистемах, особенности возвращения биогенов в новые циклы поглощения.
5. Ресурсы для деструкционной деятельности редуцентов.
6. Методы изучения микрофлоры в природных и искусственных экосистемах.
7. Редуценты и их роль в экосистеме.
8. Основные функции различных групп редуцентов.
9. Ресурсы для редуцентов и деструкторов.
10. Метод моделирования экосистем, принципы создания искусственных экосистем и возможности их использования в научных и прикладных целях.
11. Типы биогеохимических процессов, протекающих в экосистеме.
12. Принципы экологической микробиологии, сформулированные С.Н. Виноградским.
13. Очистка почвы, воздушной и водной среды, создание генетически модифицированных микроорганизмов и консорциумов микроорганизмов для этих целей.
14. Сравнительный анализ деструкции органического вещества в наземных и водных экосистемах.
15. Деструкционные процессы, протекающие в почвах.
16. Функции зимогенной микрофлоры.
17. Функции автохтонной микрофлоры.
18. Микроорганизмы как основное звено редуцентов и их функции в биосфере
19. Типы стратегии микроорганизмов.
20. Разработка методов контроля за их поведением в экосистеме.
21. Разложение растительного опада и древесины.
22. Биотическая деструкция и ее формы.
23. Процессы образования и разложения гумуса и участие в них грибов.
24. Методы экологической микробиологии.
25. Пути использования МЭС.
26. Методы изучения микрофлоры в природных и искусственных экосистемах.
27. Метод моделирования экосистем, принципы создания искусственных экосистем и возможности их использования в научных и прикладных целях.
28. Редуценты и вопросы экологической биотехнологии.
29. Очистка почвы, воздушной и водной среды, создание генетически модифицированных микроорганизмов и консорциумов микроорганизмов для этих целей.
30. Разработка методов контроля за их поведением в экосистеме.
31. Грибы, их место и роль в биогеоценозе.
32. Детритофаги как звено редуцентов, их функции и классификация.

5.2. Темы контрольных работ

1 вариант

1. Характеристика основных групп редуцентов.
2. Биоремедиация, принципы, общие направления.

2 вариант

1. Типы биохимических процессов, протекающих в экосистемах с участием микроорганизмов.
2. Место и роль грибов в разложении органического вещества.

3 вариант

1. Понятие о редуцентном звене экосистем.
2. Типы стратегии жизни грибов-редуцентов.

4 вариант

1. Аэробные и анаэробные стадии разложения органического вещества.
2. Процессы образования и разложения гумуса и участие в них грибов.

5 вариант

1. Разложение органического вещества в наземных экосистемах.
2. Экологическая биотехнология и охрана окружающей среды.

6 вариант

1. Разложение органического вещества в водных экосистемах.
2. Детритофаги как звено редуцентов, их функции. Классификация

7 вариант

1. Микроорганизмы как основное звено редуцентов и их функции в биосфере.
2. Разложение растительного опада и древесины

8 вариант

1. Методы изучения микрофлоры в природных и искусственных экосистемах.
2. Классификация детритофагов.

9 вариант

1. Общие сведения о редуцентном звене экосистем.
2. Метод моделирования экосистем.

10 вариант

1. Основные формы биотической деструкции, их характеристика.
2. Принцип создания искусственных экосистем и их использование.

6. Материально-техническое обеспечение дисциплины

Для обеспечения данной дисциплины необходимы:

- Оборудованная аудитория;
- Технические средства обучения;
- Видеоаппаратура;
- Наглядные пособия;
- Информационный материал; методические рекомендации к практическим занятиям; справочный материал; таблицы.

7. Учебно-методическое обеспечение дисциплины

ОСНОВНАЯ

1. Александрова Л. Н. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации. М.: Наука, 1985. 159 с.
2. Алиева Р. М., Илялетдинов А. Н. Реализация экологического принципа в микробиологической очистке промышленных сточных вод // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1986. Т. 4. С. 517-527.
3. Андерсон Дж. М. Экология и науки об окружающей среде: биосфера, экосистемы, человек. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 356 с.
4. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2 т. М.: Мир, 1989.
5. Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 326 с.
6. Кузнецов С. И., Саралов А. И., Назина С. А. Микробиологические процессы круговорота углерода и азота в озерах. М.: Наука, 1985. 476 с.
7. Разложение растительных остатков в почве. М.: Наука, 1985. 264 с.
8. Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. М.: Наука, 1985. 365 с.
9. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 256 с.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ

1. Биогеохимический круговорот веществ в биосфере. М.: Наука, 1987. 356 с.
2. Биоценоз в природе и промышленных условиях. Пушкино, 1987. 189 с.
3. Бурова Л. Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 176 с.
4. Бельков В. В. Интродукция генетически модифицированных микроорганизмов в окружающую среду. Перспективы и риск // Генетика. 1994. Т. 30, №5. С. 581-592.
5. Добровольский Г. В., Никитин Е. Д. Функции почв в биосфере и экосистемах (экологическое значение почв). М.: Наука, 1990. 261 с.
6. Гиляров М. С, Стриганова Б. Р. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ // Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных. М.: Мир, 1978. Т. 5. С. 123 — 168.
7. Почвенные организмы как компонент биогеоценоза. М.: Наука, 1984., 234 с