

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

ДВНЗ «Прикарпатський національний університет ім. Василя Стефаника»

Кафедра агрохімії і ґрунтознавства

НАУКОВО-МЕТОДИЧНІ МАТЕРІАЛИ

з навчальної дисципліни «Біологія ґрунту»

(для студентів спеціальності 201 – «Агрономія» денної та заочної форми навчання)



Івано Франківськ-2018

Методичні вказівки підготували:

Григорів Я. Я. - кандидат сільськогосподарських наук, викладач кафедри агрохімії і ґрунтознавства факультету природничих наук.

Рецензент: Мельничук Т. В. - кандидат сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник Прикарпатської державної сільськогосподарської станції ІСГ КР НААН

Затверджено на засіданні кафедри агрохімії і ґрунтознавства факультету природничих наук ДВНЗ «Прикарпатський національний університет ім. Василя Стефаника».

Протокол №4 від “ 9 ” жовтня 2018 року.

Рекомендовано до друку вченою радою факультету природничих наук ДВНЗ «Прикарпатський національний університет ім. Василя Стефаника».

Протокол №2 від “ 18 ” жовтня 2018 року.

Конспект лекцій з навчальної дисципліни «Біологія ґрунту» (для студентів денної та заочної форми навчання). Спеціальність 201 – «Агрономія» / Григорів Я. Я.– Івано-Франківськ, 2018. – 108 с.

ЗМІСТ

Вступ.....	5
Основні розділи біології ґрунтів.....	7
Ґрунтова біота. Еукаріоти тканинні і одноклітинні.....	11
Ґрунтові водорості.....	16
Ґрунтові тварини.....	19
Ґрунтові гриби.....	23
Прокаріоти.....	29
Характеристика мікробного метаболізму.....	38
Цикл вуглецю.....	43
Перетворення кисню.....	51
Перетворення фосфору.....	55
Біологічні процеси в ґрунтоутворенні.....	59
Біологічні аспекти в ґрунтоутворенні.....	61
Ґрунт як середовище існування мікроорганізмів.....	66
Закономірності функціонування мікробних популяцій в ґрунті.....	70
Основні принципи біологічної індикації та діагностики ґрунтів.....	75
Лабораторні роботи	81
1. Знайомство з мікробіологічною лабораторією, правила роботи та основними групами ґрунтових мікроорганізмів.....	81
2. Живлення мікроорганізмів.....	84

3. Методи стерилізації.....	87
4. Культивування мікроорганізмів.....	90
5. Будова бактерій, забарвлення.....	92
6. Грунтові водорості.....	95
7. Кругообіг речовин, перетворення мікроорганізмами азотвмісних сполук..	99
8. Біологічна активність ґрунтів.....	103
Рекомендована література.....	106

ВСТУП

В даний час в умовах все зростаючої індустріалізації ландшафту біологія та екологія ґрунтів набувають все більшого значення у зв'язку з проблемою охорони навколишнього середовища. Виникла така галузь, як технічна біологія ґрунтів, можливості розвитку якої ще недавно багатьма оскаржувалися. При вирощуванні культурних рослин в ґрунтах завжди відчувається брак в тих чи інших речовинах. Усунути його можна не тільки в результаті загальних агротехнічних заходів, а й шляхом проведення спеціальних ґрунтово-біологічних робіт. Широке поле діяльності відкривається і для ґрунтової біології в країнах, що розвиваються, особливо там, де відзначаються високі темпи зростання населення. Ми ще не вивчили можливі наслідки все зростаючих площ занедбаних земель. Такі пустирі досить часто можна зустріти на околицях густонаселених індустріальних районів. До цих пір не отримав пояснення факт поповнення складу ґрунтових організмів в результаті обгородження полів, характерного для Фінляндії. В останні десятиліття завдання охорони навколишнього середовища вирішуються і на полях, де проводяться дослідження з захисту рослин та використання відходів. Тут за відомих обставин розумне втручання в єдину біологічну систему «біологія ґрунту-родючість ґрунту» може принести певний успіх. Так як дрібні тварини-індикатори хімічних процесів, що відбуваються в ґрунті, то з їх допомогою можна класифікувати ґрунти. Взагалі ж, щоб створити науково обґрунтовану класифікацію ґрунтів, необхідні спільні зусилля різних фахівців-сільськогосподарських ентомологів і мікробіологів, ґрунтознавців-хіміків.

Мета дисципліни «Біологія ґрунту» – є ознайомлення студентів з розмаїттям живого світу ґрунту та усвідомлення ними функцій окремих груп біоти в ґрунтових процесах, мікробіологічних циклах основних хімічних елементів, важливих для живлення рослин; а також набуття практичних навичок по дослідженню ґрунтових організмів.

Завдання навчальної дисципліни: освоєння навичок проведення досліджень та вивчення складу ґрунтової біоти і процесів, що протікають у ґрунтах на біологічному рівні.

У результаті вивчення навчальної дисципліни студент повинен

знати:

- детальну характеристику основних груп ґрунтової біоти та основні закономірності функціонування біологічної системи ґрунтів у цілому;
- роль кожної групи у ґрунтових процесах, трансформації органічної речовини та перетворенні біофільних елементів;
- мікробіологічні цикли карбону, нітрогену, фосфору, феруму, сульфуру, алюмінію та мангану;
- особливості функціонування біологічних асоціацій ґрунтів різних типів.

вміти:

- визначати показники біологічної активності ґрунтів;

- описувати і визначати представників різних груп ґрунтової біоти;
- виділяти, описувати і кількісно враховувати ґрунтові мікроорганізми;
- визначати активність процесів розкладання рослинних залишків;

Тема 1. Основні розділи біології ґрунтів.

1. Вступ. Об'єкти і методи біології ґрунтів.
2. Положення біології ґрунтів в системі розділів ґрунтової науки і зв'язок з ними.
3. Основні етапи розвитку біології ґрунтів.

1. Вступ. Об'єкти і методи біології ґрунтів.

Сучасне ґрунтознавство немислимо без знання світу яке населяють ґрунт організмами, законів їх існування і процесів взаємодії між живою речовиною ґрунту і всіма її складовими частинами - твердої, рідкої і газоподібної. Біологічні аспекти ґрунтознавства розглядає наука, що виникла в першій половині XX століття на стику загального ґрунтознавства, мікробіології і класичних розділів біології - ботаніки (альгології), зоології, мікології - і отримала назву біології ґрунтів.

Без величезного і складного світу живих організмів в ґрунті немає істот і не може бути самого ґрунту, а без ґрунтового покриву не могла б розвиватися біосфера Землі як єдина цілісна планетарна оболонка.

Ґрунтовий покрив нашої планети забезпечує життя рослин і служить величезною фабрикою з переробки їх мертвих залишків. З іншого боку, «жива речовина», за образним висловом В. І. Вернадського, саме створює ґрунт. Склад цієї «живої речовини» ґрунтів, його «неподільної частини» - організмів, їх популяцій і співтовариств, роботу і результати їх діяльності, вивчає наука біологія ґрунтів.

Біологія ґрунтів - комплексна наука, яка народилася на стику різних розділів біології та ґрунтознавства. Вона включає ґрунтову зоологію і протистологію, альгологів і мікології, мікробіологію і біохімію. Вона вивчає процеси і явища, які становлять область досліджень генетичного ґрунтознавства (походження і розвиток ґрунтів, утворення гумусу, формування ґрунтового профілю та ін.), фізики та хімії ґрунтів (роль, мікроорганізмів в утворенні водостійких агрегатів ґрунтів, в руйнуванні структури; перетворення окремих елементів, їх акумуляція та ін.), географії ґрунтів (розробка принципів і методів біологічної діагностики і класифікації ґрунтів), агрохімії і землеробства (ґрунтову родючість і живлення рослин).

Методологічні особливості біології ґрунтів є наслідком того, що вона не тільки описує явища, але і розшифровує механізми процесів які протікають в ґрунті, їх біохімічну сутність. Будучи тісно пов'язаної з іншими розділами ґрунтознавства, біологія ґрунту має свої об'єкти дослідження, специфічні проблеми і арсенал необхідних для їх рішення методів, що ставить її в ряд самостійних наук в загальній системі біологічних знань.

2. Положення біології ґрунтів в системі розділів ґрунтової науки і зв'язок з ними

Витоки зародження біології ґрунтів простежуються в кінці минулого і початку нашого століття, коли було закладено фундамент двох наук – ґрунтознавства і мікробіології.

Становлення і розвиток нової науки, що народжується на стику інших раніше сформованих наук, завжди пов'язане з виникненням нових ідей. Історія будь-якої науки - це історія ідей, історія їх народження, затвердження і розвитку.

Близько 100 років тому В. В. Докучаєв розробив основи вчення про ґрунт як природне тіло, яке є функцією ряду факторів - ґрунтоутворюючої породи, часу, клімату і рельєфу, а також тварин і рослин. Він був першим, хто пов'язав процеси ґрунтоутворення з діяльністю ґрунтових мікроорганізмів. У 1895 р він писав про те, що пора відкривати в університетах кафедри ґрунтознавства і бактеріології. У роботах В. В. Докучаєва була викладена нова методологія - генетичний підхід до вивчення ґрунту з урахуванням не окремих тіл і чинників, а всього комплексу в цілому. Цей комплексний метод в даний час набув широкого розвитку на новому рівні і носить назву системного підходу. Починаючи з робіт В. В. Докучаєва і його талановитого учня - В. І. Вернадського, ґрунт завжди вважалася компонентом ще складнішої природної системи - біогеоценозу і біосфери в цілому. Підсумком робіт В. В. Докучаєва було створення вчення про зони природи. Воно було далі розвинене в працях Б. Б. Полинова, який створив нову науку - геохімії ландшафту і вчення про корі вивітрювання, в якому він відводив велику роль діяльності мікроорганізмів. Він писав, що саме в ґрунтах зосереджена геологічна робота живої речовини. Ґрунт відрізняється від кори вивітрювання біогенною акумуляцією хімічних елементів.

В.І. Вернадський назвав цей феномен органогенний парагенезис. Розглядаючи вплив організмів на ґрунт з позиції загальних геохімічних законів, він ще в 1919 р відзначав, що жива речовина, яка увійшла до складу ґрунту, обумовлює в ній найрізноманітніші зміни властивостей: створює мілкозернистість і рихлість, впливає на фізичні властивості і структуру, на хімічні процеси, призводить до змішання хімічних елементів силами життя.

Саме завдяки діяльності живої речовини була створена на Землі азотно-киснева атмосфера, відбулася зміна складу гідросфери та літосфери. В. І. Вернадський вперше відніс ґрунт в розряд біокосних систем, в основі функціонування яких лежать біохімічні механізми.

Постановка В. В. Докучаєвим питання про включення бактеріології в загальну науку про ґрунти стала можливою в кінці минулого століття завдяки тому, що до цього часу виникло вчення про мікроорганізми, фундамент якого був закладений працями великого французького вченого Луї Пастера (1822 - 1895).

3. Основні етапи розвитку біології ґрунтів.

Перші відтворювані методичні прийоми роботи з мікроорганізмами, розроблені Пастером, уможливили розвиток мікробіології як науки. Хімік за освітою Пастер не випадково зайнявся вивченням шумувань. До Пастера під бродінням розуміли всякі перетворення речовин, а викликають бродіння «тіла» які називали ферментами, але не пов'язували їх з життям. За Лібіхом, це було «рух атомів». З 1857 м Пастер вивчав процеси молочнокислого, спиртового, оцетокислого та відкритого ним маслянокислого бродіння і довів, що всі вони викликаються діяльністю різних видів мікроорганізмів.

При цьому він відкрив явище анаеробіозу - життя без кисню – і описав анаеробні бактерії. Це відкриття мало велике принципове значення не тільки для мікробіології, а й для біології в цілому, так як показувало можливість заповнення життям тих екологічних сфер, де відсутній вільний кисень. Пастер кількісними балансовими розрахунками довів, що бродіння служить джерелом енергії які викликають цей процес мікроорганізмами. Цей цикл робіт Пастера мав велике значення і для розвитку мікробіологічних досліджень в ґрунтознавстві. Саме під впливом ідей про бродіння стали вивчати анаеробні перетворення органічних речовин в ґрунті - розкладання клітковини, пектину і т. д. Це був початок ґрунтової мікробіології.

Р. Кох розробив поживні середовища та запропонував метод культивування мікроорганізмів на щільних субстратах, що дало можливість легко отримувати чисті культури. Цей метод, що став класичним, до сих пір широко застосовується у всіх областях мікробіології, в тому числі і в ґрунтової, де він добре відомий як «Чашковий метод» кількісного обліку ґрунтових мікроорганізмів.

В Пастерівському інституті, створеному в 1888 р на кошти, зібрані по міжнародній підписці в фонд Пастера, була організована і лабораторія ґрунтової мікробіології. Її очолив російський вчений С. Виноградський (1856-1953). Це був один з видатних експериментаторів, який створив експериментальне напрямку в мікробіології. Для всіх робіт Виноградського характерна екологічна спрямованість. У 1894 р на IX з'їзді російських природознавців і лікарів С. Н. Виноградський зробив доповідь «Про кругообіг азоту в природі». Перші роботи в області ґрунтової мікробіології були пов'язані з проблемою азоту, яка до сих пір займає центральне положення. Тоді вважали, що рослини для харчування використовують з ґрунту тільки нітрати. А звідки нітрати з'являються в ґрунті? Виноградському вдалося показати, завдяки створеному ним методу елективних культур, що нітрати в ґрунті утворюються в результаті аеробного окислення амонію мікроорганізмами без участі в процесі органічних сполук. Це було відкриття хемосинтезу - автотрофної життя за рахунок енергії окислення неорганічних сполук. У 1987 р було відзначено 100-річчя цього відкриття. З інших найбільш значних робіт С.Н. Виноградського слід назвати вивчення анаеробної фіксації азоту, дослідження процесів аеробного розкладання целюлози, з'ясування ролі мікроорганізмів ґрунту в перетворенні гумусових речовин. Ці роботи викладені в книзі «Мікробіологія ґрунту» (1953).

Сучасник С.Н. Виноградського - голландський вчений М.В. Бейерінк (1851-1931) - провів класичні дослідження азотфіксуючих бактерій - вільноживучих і симбіотичних бульбочкових, виділив збудників пектинового бродіння. Ці роботи послужили початком розвитку так званої «голландської мікробіологічної школи», яку часто зіставляють з російської. Дослідження голландських вчених характеризуються хімічним ухилом, коли організм, розглядається як збудник процесу, але не є об'єкта спеціального вивчення з загально біологічних і екологічних позицій. Для російської школи мікробіологів, основоположником якої можна вважати Г.А. Надсона (1867-1942), характерною рисою завжди була екологічна спрямованість, вивчення функцій мікроорганізмів в природі, в природному середовищі існування. В поле зору інтересів російських мікробіологів були організми циклів сірки і заліза, азотфіксатори, руйнівники целюлози. Ці інтереси були спрямовані на розширення знань в області ґрунтознавства, геології та геохімії.

У ґрунтовій мікробіології з учнів Г. А. Надсона став працювати Н. А. Красильников (1896-1973). У 1953 р він очолив першу в світі кафедру біології ґрунтів, організовану в Московському університеті.

Н. А. Красильников один з перших розглядав життя ґрунтових мікроорганізмів в єдиній системі з вищими рослинами. Його монографія «Мікроорганізми ґрунту і вищі рослини» (1958) стала класичною працею і до сих пір є єдиним навчальним посібником з цього курсу. Н. А. Красильников відомий також як найбільший фахівець з систематики мікроорганізмів. Він створив визначники бактерій і актиноміцетів, описав багато нових видів мікроорганізмів, розробив еволюційний принцип в систематики актиноміцетів. У портретній галереї Пастерівського інституту в Парижі серед видатних вчених-мікробіологів світу є і портрет Миколи Олександровича Красильникова.

Такі розділи біології ґрунтів, як ґрунтова мікологія, альгологія і зоологія, стали формуватися дещо пізніше ґрунтової бактеріології – до кінця першої чверті ХХ століття, хоча коріння їх простежуються в минулому столітті.

Мікологія - наука про гриби - розвивалася паралельно з мікробіологією. Основоположником її по праву вважають А. де Барі (1831 -1888) в Німеччині і М. С. Вороніна (1838-1903) і А. А. Ячевским (1863-1932) в Росії. А. А. Ячевский склав «Визначник грибів», в який увійшли і 1000 видів, вперше описані автором. У Московському університеті Л. І. Курсанова (1877-1955) була організована кафедра нижчих рослин, де широко проводилися і проводяться роботи по ґрунтових грибах. Л.І. Курсанова був створений перший в нашій країні підручник «Мікологія» (1933, 1940), присвячений пам'яті А. де Барі. Курс «Ґрунтова мікологія» був сформований ученицею Л. І. Курсанова Т. Г. Мірчінк на кафедрі біології ґрунтів МДУ.

Перші широкі дослідження по ґрунтовим водоростям були виконані в Англії, на Ротамстедської дослідної станції. У Радянському Союзі роботи по ґрунтовій альгології були розпочаті в 20-і рр. майже одночасно в Московському університеті К. І. Мейером, в Саратовському - А. А. Ріхтером і

в Ленінграді в Ботанічному інституті - М. М. Голлербахом, який став засновником школи фахівців-альгологів ґрунтів. Широку популярність у нас в країні і за кордоном отримали ґрунтово-альгологічні дослідження, виконані в Кіровському СХІ під керівництвом Е.А. Штин.

Ґрунтова зоологія в значній мірі сформувалася завдяки роботам М. С. Гілярова (1912-1985). У 1939 р вийшла його перша зведення «Ґрунтова фауна і життя ґрунту». З цього часу ґрунтова зоологія стала розвиватися як розділ ґрунтознавства в Московському університеті.

Сучасний період розвитку біології ґрунтів характеризується перш всього широкою інтеграцією досліджень, що проводяться в суміжних областях наук, і ще глибшої «екологізації» ґрунтової біології. Екологічна спрямованість, завжди становила стрижень біології ґрунтів, придбала в справжній період солідне підкріплення завдяки впровадженню математичних методів в екологію і широкого застосування статистики. Використання нових методів біохімії, біофізики, електронної мікроскопії в ґрунтово-біологічних дослідженнях значно підвищило їх рівень і розширило можливості проникнення в найбільш тонкі процеси і механізми функціонування спільнот ґрунтових організмів. Все це дозволило перейти на новий рівень - до моделювання природних систем і їх частин та розробці основ управління природними процесами.

Питання для самоперевірки:

1. Що вивчає біологія ґрунту.
2. З якими дисциплінами пов'язана біологія ґрунту.
3. Назвіть основні етапи розвитку біології ґрунту як дисципліни.
4. Назвіть основних вітчизняних вчених, які зробили вклад у розвиток біології ґрунту як окремої дисципліни.
5. Назвіть основних зарубіжних вчених, які зробили вклад у розвиток біології ґрунту як окремої дисципліни.
6. Хто з вітчизняних ґрунтознавців основоположником біології ґрунту як окремої дисципліни.
7. Які розділи біології ґрунту.

Тема 2. Ґрунтова біота. Еукаріоти тканинні і одноклітинні.

1. Царства природи.
2. Екологічні групи живих організмів. Автотрофи і гетеротрофи.
3. Вищі рослини.
4. Біологічний кругообіг в різних природних зонах.

1. Царства природи.

Живу частина ґрунту можна розглядати як «жива речовина», по В. І. Вернадському, якщо оцінювати вплив організмів на ґрунт з позиції загальних геохімічних законів. Однак інтегральні моделі завжди вимагають попереднього аналізу окремих частин - складають системи. Такими складаючими живої речовини ґрунту виступають численні популяції і групи популяцій різноманітних організмів, які розрізняються по екологічним функцій і таксономічному положенню. Вони об'єднуються загальним поняттям «ґрунтова біота».

Знайомство з найактивнішою частиною ґрунту - біотою - ми почнемо з розгляду принципів поділу всього живого нашої планети на самі великі таксономічні групи - царства природи.

Поняття про різноманіття живого світу довгий час обмежувалося розподілом його на два царства: рослинних і тваринних організмів, відповідно флору і фауну Землі. Цей поділ йшов від Аристотеля і було «узаконено» в «Системі природи» К. Ліннеєм. Основні розмежувальні ознаки цих царств полягали в типі харчування - гетеротрофну у тварин і автотрофне у рослин; наявності ригідної клітинної стінки у рослин або її відсутності у тварин, рухомому або нерухомому способі життя. І хоча ці ознаки не завжди простежувалися у організмів, що відносяться до цих двох царств, все ж основна маса їх представників відповідала такій характеристиці. Мікроскопічні організми ділили між цими царствами наступним чином: водорості, гриби і бактерії відносили до рослин, найпростіші - до тварин. При більш детальному вивченні одноклітинних мікроскопічних організмів виникли труднощі при поділі їх на тварин і рослини: у деяких виявлялися комбінації ознак, властиві представникам як того, так і іншого царства. Наприклад, деякі одноклітинні джгутикові містять хлорофіл і здатні до фотосинтезу як рослини, в той же час по характером організації клітини вони повинні бути віднесені до найпростіших; слизовики (міксоміцетів) в стадії амеб - фаготрофи як найпростіші, а в стадії утворення спорангіїв зі спорами вони схожі з грибами.

Щоб уникнути труднощів, що виникли при класифікації таких об'єктів, Е. Геккель запропонував виділити царство третє живої природи - царство протистів, в яке були включені водорості, найпростіші, гриби і бактерії. Вийшло змішане царство, основною характеристикою якого була відносна простота біологічної організації. З еволюційних позицій ясно, що члени цього царства - нащадки тих організмів, які існували до поділу тварин і рослин на дві великі гілки.

Поворотом в уявленнях про різноманіття і еволюції живого світу стало усталене до 70-их рр. уявлення про існування двох форм життя, відображених в клітинній організації прокаріотичного і еукаріотичного типу. Виявлені спочатку за допомогою електронного мікроскопа цитологічні відмінності, головним чином в ядерному апараті, були підкріплені потім біохімічними даними про складі клітинних стінок і механізмах роботи компонентів клітини, забезпечують синтез інформаційних макромолекул. Розрив між Procarvotae

(доядерні організмами) і Eucaryotae (істинними ядерними) виявився значно більшим, ніж відмінності між рослинами і тваринами. При цьому царство протистів Е. Геккеля виявилось розділеним між тими і іншими: бактерії і синьо-зелені водорості відійшли до прокаріотам, а найпростіші, гриби і все водорості без синьо-зелених - до еукаріотів.

У сучасній біології немає твердо усталеного єдиної думки про підрозділі живого світу на рівні царств.

Широку популярність здобула пятицарственна система Віттекера. Поряд з виділенням Procaryotae в якості самостійного царства він диференціює еукаріоти за двома рівнями організації: одноклітинному (Protista) і багатоклітинні (Plantae, Animalia і Fungi). У царство Protista він включає найпростіших і деякі водорості, виділяючи гриби в самостійне царство Fungi.

2. Екологічні групи живих організмів. Автотрофи і гетеротрофи.

Якщо виходити з двох головних характеристик живих істот – способу харчування і типу будови (організації клітини і надклітинних організації), то чітко виділяються три типу того і іншого. Їх поєднання при перехрещенні дають дев'ять варіантів, два з яких не знайшли своє вираження, т. е. відносяться до «забороненим». Тоді ми отримуємо сітку з сімома заповненими клітинами, що відповідає різним групам живих істот. організми з фототрофним типом харчування, складові екологічну угруповання первинних продуцентів органічної речовини на Землі, розділяються по всім трьома рівнями організації. Вищі багатоклітинні організми з тканинним будовою і еукаріотичним типом клітин складають царство рослин (Plantae). Одноклітинні і багатоклітинні (але не тканинні) фотосинтезуючі організми з еукаріотичної клітиною - водорості - також включаються в царство Plantae. Синьо-зелених, раніше об'єднуються з водоростями, а в даний час визнані як бактерії, мають прокаріотичний рівень організації і потрапляють в царство Procaryotae.

Серед гетеротрофів - споживачів органічної речовини - відомо два типи харчування: абсорбційний (осмотрофне) і голозойним (Переварювання твердих частинок). Організми з першим типом харчування складають екологічну групу редуцентів-розкладачів, з другим - консументів-споживачів. До осмотрофів відносяться одноклітинні і міцеліальні організми, а саме бактерії і гриби. Це основні розкладачі всіх органічних • залишків, заключна ланка в біологічному кругообігу речовин. Вони мають мікроскопічні розміри і зосереджені в основному в ґрунтах. Консументна ланка представлена тваринами двох рівнів організації - багатоклітинними з тканинним типом будови і одноклітинними найпростішими. З виділених семи труп формуються чотири царства живої природи:

1. Рослини (Plantae) - фотосинтезуючі організми-еукаріоти (від одноклітинних водоростей до судинних рослин з тканинним будовою тіла); первинні продуценти органічних речовин.

2. Тварини (Animalia) - еукаріотичні організми з голозойним типом харчування: від одноклітинних найпростіших до складних організмів з тканинним будовою тіла і наявністю спеціалізованих органів; споживачі органічних речовин на різних трофічних рівнях.

3. Гриби (Mycota) - еукаріотичні організми з абсорбційним типом харчування, одноклітинні і міцеліальні, іноді утворюють помилкові тканини; головні розкладачі органічних речовин.

4. Прокаріоти (Procaryotae) - доядерні, переважно, одноклітинні і нитчасті мікроскопічні організми. За типом харчування діляться на автотрофи і гетеротрофи. Відповідно в екологічних ланцюгах виступають в ролі або продуцентів, або редуцентів.

Кардинальний перегляд класифікації вищих таксонів. Живого світу стався останнім часом у зв'язку з виявленням групи організмів з специфічної макромолекулярною організацією клітин і унікальними біохімічними процесами. Вони були названі архей, так як їх вважають однією з найдавніших груп, живих істот на нашій планеті. З появою нового царства археобактерій прокаріоти і еукаріоти стали розділяти на рівні над царств.

Різну будову, розміри і типи харчування обумовлюють відмінності в екологічних функціях і місцепроживання представників тих чи інших царств живого світу в ґрунтах і забезпечують формування з них складних систем з різноманітними типами зв'язків і взаємин.

3. Вищі рослини.

Вищі рослини розвивають в ґрунті свої кореневі системи, нижчі рослини - водорості - живуть на поверхні ґрунту та в верхніх шарах ґрунтової товщі. Тварини різних розмірних груп використовують ґрунт. Як місцеперебування по-різному: одні живуть в ній постійно, заселяючи її пори, міжагрегатний простір і водні плівки; інші проробляють в ґрунті ходи, нори і печери, сильно змінюючи її складання; треті тільки тимчасово йдуть в ґрунт, використовуючи її як притулок або місце, де проходить стадія зимового спокою. Найпростіші, живучи в ґрунті, залишаються гідробіонтами, проявляючи свою активність головним чином у вологому середовищі. Мікроскопічні організми - гриби, бактерії, актиноміцети - прикріплюються до поверхні ґрунтових частинок і утворюють на них більш-менш складні розростання - колонії. Деякі бактерії ведуть рухливий спосіб життя, активно пересуваючись у водних розчинах, що заповнюють капіляри.

Вся сукупність живих мешканців ґрунту постійно зазнає зміни в часі і просторі, проте основний склад біоти кожної ґрунту несе особливі властиві даному типу ґрунтоутворення характерні риси та особливості функціонування.

Нижче ми розглянемо ґрунтову біоту по ідентифікації і в порядку їх екологічного значення в біологічному «круговороті речовин: від продуцентів до розкладачів.

Рослини - основні первинні продуценти, що становлять ядро наземних біогеоценозів. З продукції органічної речовини починається біологічний кругообіг на нашій планеті. Він включає надходження елементів з ґрунту і атмосфери в рослини, біосинтез ними полімерних речовин і подальше розкладання мертвих залишків мікроорганізмами з поверненням елементів в ґрунт і атмосферу. В результаті біологічного кругообігу відбувається збагачення ґрунту органічною речовиною, азотом, елементами мінерального живлення, які знову поступають в рослини.

4. Біологічний кругообіг в різних природних зонах.

Біологічний кругообіг різниться в різних природних зонах і класифікується за комплексом показників: біомасі рослин, опаду, підстилці, кількості закріплених в біомасі елементів і т. д.

Загальна біомаса найбільш висока в лісовій зоні, а частка підйомних органів в лісах найменша. У цій зоні значна частина органічних речовин накопичується в формі підстилки, особливо в хвойних лісах. Однак Підстилковий-осадочний коефіцієнт не досягає високих величин через великої частки спаду і активної його переробки в результаті діяльності мікроорганізмів, особливо грибів. У порівнянні з лісовою зоною в тундрі і пустелях, тобто в крайніх для життя умовах, створюється щодо невелика біомаса з високою пропорцією підземних органів, що досягає 90% в пустельній зоні. Різкі відмінності між тундрою і пустелею полягають в накопиченні мертвих рослинних залишків, кількість яких досягає максимальних величин в тундрі і які майже повністю відсутні в пустелі. Ставлення підстилки до опаду в підзоні кустарнічкових тундри найбільше, що свідчить про слабо йдуть процесах розкладання відмираючих частин рослин і опади.

Ці дані відображають особливості біологічного кругообігу в різних природних зонах, де кліматичні умови допускають різко різні процеси утворення і розкладання органічних речовин - головної частини цього кругообігу. З особливостями формування надземної і підземної маси рослин пов'язані і процеси ґрунтоутворення. У лісах основні процеси розкладання органічних залишків і утворення гумусу зосереджені в підстилці, в наземному шарі. У степовій зоні з добре розвиненою системою коренів трав'янистих рослин розкладання відбувається в самій ґрунтовій товщі, що призводить до формування потужного гумусового горизонту.

Кореневі системи рослин впливають на фізичні і хімічні властивості ґрунтів, її біологічну активність. Вони змінюють структуру, створюють пористість, впливають на аерацію, викликають зрушення в рівновазі ґрунтових розчинів, беруть участь в розкладанні мінералів, постачають ґрунтові мікроорганізми: джерелами органічного харчування. Завдяки кореневим системам відбувається біогенна акумуляція і диференціація речовин в ґрунтовому профілі.

Дуже важливим для ґрунтової мікробіології і біохімії є питання про кількість і хімічний склад корневих виділень рослин, так як саме процес прижиттєвої екскреції органічних речовин через коріння визначає інтенсивність розвитку мікроорганізмів в кореневій зоні рослин і активність важливих біохімічних процесів. Зокрема, на поверхні і поблизу коріння зосереджені мікроорганізми, які здійснюють головні ланки кругообігу азоту - процеси азотфіксації і денітрифікації, що відбивається безпосередньо на азотному харчуванні рослин і загальному балансі азоту в ґрунті. Як особливо енергоємний процес азотфіксація залежить від наявності в середовищі легкодоступних джерел енергії, які надходять до ґрунтових мікроорганізмів через кореневі системи рослин у вигляді простих вуглеводів, органічних кислот, спиртів. Кількість цих надходжень змінюється за фазами розвитку рослин і залежить від інтенсивності фотосинтетичних процесів. Їх частка від загальної кількості синтезованих рослиною органічних речовин за весь період вегетації становить від 30 до 50%.

Корінням рослин харчуються деякі ґрунтові безхребетні (Кліщі, нематоди), на коренях розвиваються гриби, що утворюють мікоризу, з клітинами кореня вступають в симбіоз бактерії, що призводить до формування бульбочок.

Питання для самоперевірки:

1. Які розрізняють царства по екологічним функціям і таксономічному положенню.
2. Хто такі еукаріоти?
3. Хто такі прокаріоти?
4. Яка різниця між еукаріотичною і прокаріотичною клітиною?
5. Що таке біологічний кругообіг.
6. Роль вищих рослин у ґрунті.
7. Екологічні групи живих організмів.

Тема 3. Ґрунтові водорості

1. Загальна характеристика ґрунтових водоростей.
2. Групи ґрунтових водоростей.

1. *Загальна характеристика ґрунтових водоростей.*

Ґрунтовими водоростями називають екологічну угруповання тих видів водоростей, життя яких постійно пов'язана з ґрунтом. Серед них розрізняють наземні форми, які при сприятливих умовах розростаються на поверхні ґрунту у вигляді кірочок або плівок; у одне- наземні, що живуть у водному середовищі постійно вологих ґрунтів; власне ґрунтові, що мешкають в товщі ґрунтового шару.

Більшість ґрунтових водоростей - мікроскопічні організми, але на відміну від інших мікроорганізмів скупчення водоростей легко помітити неозброєним оком при їх рясному розвитку на ґрунті. Особливо інтенсивно розвиваються водорості на польових ґрунтах, до посіву і після збирання врожаю сільськогосподарських рослин. При цьому відбувається позеленіння ґрунту, яке отримало назву «цвітіння». Найчастіше цвітіння ґрунту буває навесні і восени при поєднанні сприятливих умов вологості, температури, освітленості і елементів живлення. Цвітіння ґрунту вважається в народі прикметою гарного врожаю. У цей період на 1 см² поверхні ґрунту може розвиватися до 40 млн клітин, а біомаса їх досягає 1,5 т / га. Після відмирання ця біомаса надходить в біологічний кругообіг і використовується іншими мікроорганізмами і через них - вищими рослинами. Влітку можна бачити нальоти водоростей на відкритих вологих місцях по краях гряд, в міжряддях, особливо на зрошуваних полях і т.п. Водорості активно заселяють поверхні скель, стовбури дерев і різні споруди, якщо є умови конденсації вологи на цих поверхнях і достатнє освітлення. Водорості першими заселяють вулканічні попелу і лаву, починаючи таким чином процес їх перетворення в ґрунті. Піонерська роль водоростей як першопоселенців проявляється і при їх розростанні на чисто мінеральних субстратах антропогенного походження - на будівельних викидах, промислових відвалах.

Водорості виявляються у всіх ґрунтах, включаючи ґрунти пустель і напівпустель. Чисельність і біомаса водоростей варіює в одному і тож ґрунті в залежності від вологості, сольового режиму і умов освітлення. Кількість клітин в 1 г ґрунту становить від 5 тис. До 1,5 млн, досягаючи максимальних значень на ґрунтах, не зайнятих суцільним покривом вищих рослин, наприклад на паруючій полі, по стерні, в кірковій солончаку, на Такири. Біомаса їх в шарі 0-10 см досягає іноді сотень кг / га.

Річна продукція ґрунтових водоростей в різних ґрунтах коливається від 50 до 1500 кг / га.

Функції водоростей в ґрунтах визначаються насамперед їх приналежністю до фотоавтотрофної групи організмів – первинних продуцентів органічної речовини. Продуктивність водоростей в наземних біогеоценозах, природно, незрівнянно менша, ніж вищих рослин, проте їх біомаса мінлива, вона швидко накопичується при сприятливих умовах і легко мінералізується, а також служить їжею для безхребетних тварин.

Водорості впливають на кисневий режим ґрунтів, накопичення в них азоту і структуру ґрунтів. Ґрунтові водорості можуть бути біоіндикаторами на процеси що протікають в ґрунті, газовий і сольовий режими, забрудненість ґрунтів продуктами промислової діяльності людини.

Загальна характеристика ґрунтових водоростей:

Вегетативне тіло водоростей - талій, чи слань, може бути одноклітинним або багатоклітинним. Виділяють кілька типів структур водорослевого таллома: амебоїдна, монадна, кокоїдні, ниткова (Тріхомна), пальмеллоїдна.

Слоєвища бувають корковидні, шнуровидні, пластинчасті або кущисті з помилковими «листям». Водорості позбавлені коренів і поглинають розчинені речовини з середовища всією поверхнею, осмोटрофне. У наземних сіфональних форм іноді розвиваються коренеподібні освіти - Ризоїди, службовці для прикріплення до субстрату.

Розмножуються водорості вегетативно, а також утворюють безстатеві суперечки. У деяких форм є статевий процес, що полягає в утворенні гамет, які можуть бути рухливими за рахунок наявності у них джгутиків. Органи розмноження одноклітинні.

Тип харчування водоростей інший, ніж у інших ґрунтових мікроорганізмів: водорості - фотосинтезуючі організми і в здебільшого не потребують готових органічних речовин. Однак в глибоких горизонтах ґрунту, куди не проникає сонячне світло, деякі водорості здатні перемикатися на гетеротрофних обмін і поглинають з середовища розчинені органічні речовини. Відомі також водорості, які зовсім не мають хлорофілу і завжди живуть як гетеротрофи.

Водорості, як і всі еукаріоти, не здатні зв'язувати молекулярний азот. Тільки синьо-зелених, або ціанобактерії, умовно розглядаються серед водоростей, відносяться до азотфіксуючих мікроорганізмів - прокаріоти. Джерелами азоту при зростанні водоростей, як і для вищих рослин, в ґрунті є амонійні і нітратні сполуки. В цьому відношенні водорості виступають конкурентами рослин за доступні форми азоту. Однак розвиток водоростей в ґрунті ранньою весною чи пізньою осінню після збирання врожаю може сприяти тимчасовому закріпленню (іммобілізації) розчинних сполук азоту та запобігання їх вимивання з ґрунту. Водорості потребують і в доступних формах фосфору; їх недолік в ґрунті може лімітувати розвиток цієї групи мікроорганізмів.

2. Групи ґрунтових водоростей.

Залежно від біохімічних особливостей (набору пігментів, складу клітинної стінки, типу запасних речовин) і Субмікроскопічної будови клітин водорості поділяють на кілька великих самостійних таксонів - відділів. У ґрунті виявляються представники далеко не всіх відомих груп водоростей. Загальна кількість видів водоростей, знайдених в ґрунтах, наближається до 2000, із них майже 1500 видів мешкають в ґрунтах СРСР.

Флористична особливість угруповання ґрунтових водоростей - досить високу видову різноманітність жовто-зелені. Вони складають приблизно 10 % від загального числа видів, тоді як у водних середовищах їх частка не перевищує 2%. Серед ґрунтових водоростей приблизно порівну і найбільшою кількістю видів представлені зелені і синьо-зелених (близько 500 видів кожного відділу), далі йдуть діатомові (близько 300 видів) і жовто-зелені (більше 150) і дуже мало євгленові і пірофітових. З червоних водоростей як мешканців ґрунтів відомий всього один вид. Ми обмежимося коротким

розглядом найбільш великих відділів - зелених, жовто-зелені і діатомових, а також синьо-зелених в плані їх екологічного подібності з водоростями, хоча вони і будуть далі включені в систему прокаріотів як ціано- бактерії. Таке дуалістичне положення цієї групи мікроорганізмів пояснюється тим, що класифікація синьо-зелених підпорядковується відразу двом кодексам - ботанічному і бактеріологічному згідно з рішеннями відповідних міжнародних конгресів вчених:

- зелені водорості
- жовто-зелені водорості
- діатомові водорості
- Синьо-зелених водоростей (ціанобактерії)
- червоні водорості
- харові водорості

Питання для самоперевірки:

1. Яка загальна характеристика водоростей в ґрунті.
2. Назвіть функції водоростей в ґрунтах.
3. Класифікація водоростей в ґрунтах.
4. Які найпоширеніші водорості в ґрунті.
5. Якої групи водоростей найменше у ґрунті.

Тема 4. Ґрунтові тварини

1. Загальна характеристика ґрунтових тварин.
2. Різні групи ґрунтових тварин по їх зв'язку з ґрунтом.
3. Розмірні і трофічні групи ґрунтових тварин.

1. Загальна характеристика ґрунтових тварин

Маса органічної речовини, створювана рослинами і водоростями первинними продуцентами, надходить далі в біологічний кругообіг до наступної ланки - споживачам рослинної продукції. Частина цієї маси відчужується безпосередньо «на корню» тваринами-фітофагами, інша частина надходить в так званий сапротрофний ярус, в якому відбувається споживання і розкладання мертвих рослинних залишків. У цій частині циклу тварини - мешканці ґрунтів - виступають як активні перетворювачі органічної маси, хоча їх роль як розкладаючі менш значна, ніж роль грибів і бактерій.

Уявлення про роль ґрунтових тварин в кругообігу речовин і ґрунтоутворювальних процесах неодноразово змінювалися. Давно помічено, що тварини надають механічний вплив на ґрунт. Ч. Дарвін писав про тому, що черв'яки задовго до плуга пухкої землі. Цим далеко не вичерпується вплив тварин на середовище проживання. Ґрунтові тварини надають «Істотний вплив

на хімізм ґрунтів, утворення гумусу, структурні властивості, біологічну активність і в цілому на ґрунтову родючість.

Зв'язок тварин з ґрунтом і участь їх в ґрунтоутворенні різноманітні. Всі тварини, які виявляються в ґрунтах, можуть бути розділені на три групи: геобіонти - постійні мешканці ґрунтів (наприклад, дощові черв'яки, багатоніжки, ногохвостики), геофіли, що живуть в ґрунті протягом частини життєвого циклу (личинки хрущів, коваликів), і ГЕОКС, які лише тимчасово ховаються в ґрунті (наприклад, шкідлива черепашка, деякі комахи). У тварин - мешканців ґрунтів розвиваються різні пристосування до ґрунтової середовища. Адаптації виражаються в особливому ритмі життєвих циклів, терміни розмноження, міграції та таксисом. Спостерігаються також адаптації морфологічного порядку: зміна форми кінцівок, редукція органів зору, зменшення розмірів тіла. Анатомічні адаптації проявляються в будові кутикулярних покривів, органів дихання і виділення. Фізіологічні пристосування виражаються в особливостях обміну речовин, водному обміні і температурних адаптаціях.

Використання ґрунту як середовища існування у тварин різних розмірів відбувається по-різному. Ґрунт - складне середовище, в ній є і повітряні порожнини, і тонкі капіляри, заповнені розчинами з різною концентрацією органічних і мінеральних речовин, і величезна площа твердих поверхонь; ґрунт може бути пухкої і щільною. Тому і заселення ґрунту як в цілому, так і окремих її шарів і мікролокусів проводиться тваринами по-різному в залежності від величини їх тіла, типів дихання і живлення.

2. Різні групи ґрунтових тварин по їх зв'язку з ґрунтом.

З огляду на особливості способу життя і вплив на ґрунт тварин різних розмірів, їх ділять на три групи, що виправдовується також необхідністю застосування для кожної з них специфічних методів кількісної оцінки вмісту в ґрунті.

Найчастіше виділяють три групи: мікро-, мезо- і макрофауни. Іноді з першій виокремлює нанофауну, а з останньої - мегафауну.

Нанофауна

Мікрофауна

Мезофауна

Макрофауна

Мегафауна

3. Розмірні і трофічні групи ґрунтових тварин.

Екологічні групи ґрунтових тварин виділяються не тільки по розмірами, що відбивається безпосередньо на їх впливі на ґрунт, але також і за типами харчування, що визначає положення організмів в трофічних ланцюгах біотичного співтовариства. Серед ґрунтових тварин є наступні трофічні групи.

Фітофаги харчуються тканинами коренів живих рослин, завдаючи шкоди сільському господарству. Наприклад, личинка травневого хруща підгризає коріння молодих сіянців сосни. Бурякова нематода впроваджується в корені цукрового буряка до утворення коренеплоду і викликає значні втрати врожаю. Різновид фітофагів - альгофаги, що харчуються водоростями.

Зоофаги поїдають інших тварин, виступаючи в ролі хижаків або паразитів. Прикладами можуть служити всі комахоїдні тварини, нематоди, харчуються найпростішими і коловертками, хижі кліщі, які нападають на нематод, коллембол, енхітреїд.

Некрофаги використовують в їжу трупи тварин, виступаючи в ролі санітарів в природних екосистемах. Наприклад, мурахи-бігунки в пустелях Середній Азії поїдають останки комах, очищаючи від них поверхню ґрунту.

Сапрофаги - найбільш численна і важлива за значенням група ґрунтових тварин. Вони переробляють мертві залишки рослин, опад як на поверхні ґрунту - в підстилці, так і в зоні кореневих систем. До них відносяться черв'яки, багатоніжки, стонogi, деякі кліщі і личинки комах. Ця екологічна угруповання становить найбільший інтерес для вивчення ролі тварин в перетворенні органічних речовин в ґрунті. До сапрофагів відносять капрофагів, що харчуються екскрементами інших тварин, головним чином ссавців (наприклад, жуки-гнойовик), а також детритофагів, що використовують в їжу детрит - дрібні органічні частинки разом з живими мікроорганізмами, їх населяють і розкладають. Всі вони складають складну систему, що отримала назву сапрофільного комплексу тварин.

Таксономічні групи ґрунтової фауни і їх екологічні функції
найпростіші

Черви Коловертки Нематоди

енхітреїд

дошові черв'яки

Вплив діяльності дошових черв'яків на ґрунт різноманітний. Прокладаючи глибокі ходи (іноді на глибину 2 м і більше), вони збільшують її шпаруватість, полегшують проникнення води, повітря і коренів рослин. Під 1 м² поверхні ґрунту загальна довжина ходів черв'яків перевищує 1 км, а іноді досягає 8 км. Внутрішні поверхні ходів черв'яків покриті спеціальними виділеннями, що додають їм міцність. Зростання коренів за цими ходам особливо полегшується в щільних глинистих горизонтах. При наявності ходів черв'яків коріння рослин проникають значно глибше, ніж в разі їх відсутності. Черви переміщують ґрунт, виносячи частину її на поверхню з нижніх горизонтів і зтягаючи всередину рослинний матеріал з підстилки. Під впливом черв'яків змінюється і хімічний склад ґрунту. Що виробляється спеціальними залозами вуглекислий кальцій нейтралізує кислоти, тому капроліти дошових черв'яків завжди мають більш високу значення рН, ніж ґрунт. У них рясно розвиваються бактерії, так що капроліти - це центри формування специфічних мікробних спільнот.

Свою знамениту книгу про роль дощових черв'яків в утворенні родючого шару землі Ч. Дарвін уклав словами: «Плуг належить до найдавніших і мають найбільше значення винаходів людини; але ще задовго до його винаходу ґрунт правильно оброблялася хробаками і завжди буде оброблятися ними. Вельми сумнівно, щоб знайшлися ще інші тварини, які в історії земної кори зайняли б настільки чільне місце ».

Моллюски-тихоходки

Членистоногі

Орибатидні кліщі

Коллемболи

Павуки, Мокриці Багатоніжки

Комахи надають різноманітний вплив на ґрунт. Найбільше значення мають личинки жуків і двокрилих: дротяники (личинки щелкунів), безногі личинки довгоносиків, довговусих і мух. У ґрунті живуть також личинки деяких метеликів і пильщиків. Одні з них хижаки, інші - сапробіонти. Дротяники і личинки хрущів виключно стійкі до високих концентрацій CO_2 , за рахунок чого вони добре переносять затоплення. У личинок хрущів проявляється хемотаксис по відношенню до CO_2 , виділяється корінням рослин, які вони вражають.

Велика риюча дія мурах. Ще в 1903 р Н.А. Димо писав, що мурахи можуть перевернути ґрунтовий шар до 15 см протягом 8-10 років. В Бразилії в деяких скотарських районах долини Амазонки ґрунт виглядає так, як ніби її всю перерили. Це результат життєдіяльності численних в тих місцях мурах. Багата ними фауна пустель Малої Азії, Північної Африки, Середньої Азії.

Поїдаючи опад і свої ж екскременти, терміти беруть участь в процесах гуміфікації. У їх травному тракті відбувається розкладання клітковини і частково - лігніну за рахунок мікроорганізмів-симбіонтів, серед яких є бактерії і джгутикові найпростіші *Hypermastigina*. Зміст 'гумусу в термітниках в 1,5-4 рази вище, ніж в гумусових горизонтах оточуючих ґрунтів, а реакція середовища ближче до нейтральної на 0,5-1,0 одиниці. Н.А. Димо відзначав, що на освічених термітами горбках в напівпустелях Середньої Азії в сухі роки раніше за все гине весняна рослинність, а в засоленних районах Голодного степу ці горбки весною виділяються густими куртинами зелених сходів. Деякі оси і джмелі влаштовують нори в ґрунтах і впливають на їх порізно.

Комахи-некрофаги, що харчуються трупами інших тварин, відіграють роль санітарів. Відомо твердження К. Ліннея: «Три мухи з їх потомством швидше знищать труп коня в пустелі, ніж лев ». Жуки-гнойовик виконують також санітарні функції, знищуючи послід тварин і закопуючи його в ґрунт. В Австралії до переселення туди європейців не було копитних ссавців, місцева фауна була пристосована до живлення гноєм. Накопичуючись у величезних кількостях на поверхні ґрунту, екскременти травоядних утрудняли зростання трави і знижували продуктивність пасовищ. Після інтродукції гнойовиків (*Phorpagus gazella*) з Африки, жуки швидко розселилися на північному сході Австралії і стали важливим фактором біологічної меліорації. Це один з

яскравих прикладів спрямованого використання досягнень екології для підвищення біологічної активності ґрунтів і продуктивності біогеоценозів.

ссавці

гризуни

комахоїдні.

Питання для самоперевірки:

1. Ґрунтові тварини та їх зв'язок з ґрунтом.
2. Функції ґрунтових тварин в ґрунті.
3. Назвіть основні групи ґрунтових тварин.
4. Хто такі капрофаги?
5. Хто такі сапрофаги?
6. Яка роль некрофагів у ґрунті?

Тема 5. Ґрунтові гриби.

1. Загальна характеристика.
2. Екологічні групи ґрунтових грибів.
3. Систематичні групи ґрунтових грибів.
4. Дріжджі.
5. Лишайники

1. *Загальна характеристика.*

Гриби становлять царство *Mycota* (від грец. Микос - печериця), в яке входять еукаріотичні організми відносно простої організації - від одноклітинних до нитчастих, міцелярних, що розмножуються спорами. Розростаючись на поверхні або в глибині субстрату, гриби стикаються з ним клітинною оболонкою, через яку вони виділяють у зовнішнє середовище ферменти і поглинають поживні речовини абсорбційним шляхом. Такий тип взаємодії з субстратом визначає положення грибів як розкладачів органічних речовин в екосистемах. Ґрунтові гриби представляють найбільшу екологічну групу, що бере участь в мінералізації органічних залишків рослин і тварин і в утворенні ґрунтового гумусу.

Гриби - давніші організми, ніж рослини і тварини, що виражається в наявності у них властивостей, характерних для членів того чи іншого царства. Ознаки грибів, які надають їм риси подібності з рослинами, наступні: полярність клітини, наявність ригідної клітинної стінки, вакуолей, поперечних перегородок, здатність до синтезу вітамінів. Спільні з тваринами ознаки: відсутність хлорофілу, гетеротрофних тип харчування; наявність в клітинній стінці хітину, а не целюлози; утворення сечовини в процесі азотного обміну; синтез запасних вуглеводів в формі глікогену; формування лізосом в цитоплазмі; подібна первинна структура дихальних ферментів-цитохромів і транспортних РНК. Своєрідність грибів виражається не тільки в поєднанні

ознак, притаманних рослинам і тваринам, але і в наявності специфічних рис і властивостей, характерних тільки для членів царства *Mycota*, а саме: міцелярної структури вегетативного тіла; складних ядерних циклів і плеоморфізм; багатоядерності і гетерокаріоза (різноманітність ядер в одній клітці); дікаріоза (тривале існування в одній клітці двох ядер, одночасно діляться і імітують диплоїдне ядро).

Загальна характеристика грибів

Основна вегетативна структура грибів - гіфа; сукупність гіф утворює міцелій, або грибницю. Гіфи мають ниткоподібна будова і, переплітаючись, утворюють помилкову тканину - плектенхіму, з якої будується основа плодових тіл. Гіфи бувають без перегородок або можуть мати поперечні перегородки-септи з простими або складними отворами - порами. Гриби з несептированими гіфами називають нижчими, з септированого - вищими. Серед останніх є й одноклітинні форми - дріжджі. Близько перегородок на гіфах деяких грибів закладаються гачкокоподібні клітини-вирости, що з'єднують на час дві сусідні клітини. Вони мають різну форму і носять язви́ння пружок.

Гриби розмножуються безстатевим (конідіями, спорами) і статевим шляхом (Утворення різних статевих структур - зігоспор, сумок або базидій). Гриби - плейоморфні організми; один вид може мати декілька стадій розвитку, які розрізняються морфологічно, функціонально і проходять в різних місцях проживання або зі зміною рослин-господарів. деякі фітопатогенні гриби, наприклад, мають сапротрофного ґрунтового стадію.

Гриби поширені повсюдно в природі і в оточенні людини там, де є хоча б сліди органічних речовин. Практично їх суперечки можна виявити на будь-яких природних субстратах, штучних матеріалах і продуктах. Всі гриби - аеробні організми, за винятком мешканців рубця жуйних тварин. Серед грибів є паразити і симбіотрофи, хижаки і сапротрофи, що розвиваються на мертвих залишках рослин і тварин. Гриби можуть бути причиною псування багатьох харчових продуктів, зерна, картоплі, а також дерев'яних і інших споруд, аж до скла. Серед грибів є збудники небезпечних хвороб людини, тварин і рослин. Вони можуть бути причиною токсикозу ґрунтів і харчових отруєнь людини і тварин. У наземних біогеоценозах основна маса грибів зосереджена в ґрунті, де їх міцелій досягає загальної довжини 700- 1000 м в 1 г ґрунту. Особливо багато грибів в лісовій підстилці.

Гриби синтезують і виділяють у зовнішнє середовище різноманітні гідролітичні ферменти, що розщеплюють будь-які органічні субстрати аж до лігніну. Завдяки цим здібностям вони виконують функцію розкладачів в аеробній зоні. За добу гриби розкладають в 2-7 разів більше органічної речовини, ніж споживають. Цим вони відрізняються від консументів.

2. Екологічні групи ґрунтових грибів.

Є екологічні групи грибів, що спеціалізуються по субстратах: розкладачів кератину, що входить до складу вовни, пір'я, рогів, копит; розкладачів гною - копрофіли; ксиліт-фаги, що руйнують деревину; гербофіли, що розвиваються на травах; мікофіли, що ростуть на інших грибах; і ін.

Серед ґрунтових грибів виділяють п'ять екологічних груп на підставі головним чином їх взаємовідносин з вищими рослинами:

- 1) паразити
- 2) факультативні паразити
- 3) сапротрофи
- 4) мікоризоутворювачі
- 5) хижі гриби.
- 6) гриби-симбіонти.

Багато ґрунтові гриби утворюють темний міцелій за рахунок синтезу і акумуляції в гіфах меланіноподібних (чорних) пігментів. Після відмирання і лізису міцелію ці речовини накопичуються в ґрунті в складі ґрунтового гумусу. Міцелярних зростання грибів призводить до агрегації ґрунтових частинок, що свідчить про участь грибів в структуроутворенні ґрунтів.

Гриби в процесі метаболізму утворюють і виділяють в середу багато органічні кислоти, що сприяє розчиненню важкодоступних фосфатів і впливає на харчування рослин фосфатом і іншими елементами, які витягуються з мінералів. Ґрунтові гриби здатні здійснювати процес гетеротрофною нітрифікації, що має значення в кислих лісових ґрунтах, де автотрофна нітрифікація відсутня.

Гриби-хижаки знищують шкідливих нематод і амеб та представляють перспективу для розробки біологічних методів боротьби з шкідниками корневих систем рослин.

У більшості ґрунтових грибів міцелій живе недовго, але є і багаторічний міцелій у грибів, асоційованих з корінням деревних порід. Є також багаторічні плодові тіла грибів-трутовиків, що розвиваються на живої та мертвої деревини.

3. Систематичні групи ґрунтових грибів.

Плодові тіла багатьох грибів вживаються в їжу як людиною, так і багатьма тваринами. Відомо понад 100 видів їстівних грибів. Таксономічний огляд ґрунтових грибів Царство *Mycota* об'єднує власне гриби *Eumycota* і слизовики *Mucormycota*. Справжні гриби (*Eumycota*), що налічують понад 100 тисяч видів, ділять на чотири основні класи: зигоспорові, аскоспорові, базидіоспорові і недосконалі.

Слизовики, міксоміцетів, *Zygomycetes*
Ascomycetes *Basidiomycetes* *Agaricus bisporus*
Boletus edulis *Leccinum aurantiacum* *Scabrum*
Russula *Lactarius* *Amanita phalloides* *Amanita muscaria* *Deuteromycetes*
Penicillium *Aspergillus* *Alternaria* *Cladosporium* *Ulocladium*

Stemphylium Verticil Hum Dahliae

Відомо близько 500 видів серед яких більшість – аскоспорові або їх недосконалі стадії (Анаморф). До аскоміцетів відносяться всі так звані «культурні», здатні до спиртового бродіння і здавна використовувані людиною для виробництва хліба, пива, вина і деяких інших харчових продуктів. Найбільш відомі серед культурних *Scerevisiae*,

Scrombe - африканські цукри при температурі вище 130 ° C, *Candida utilis* - продуцент кормового білка з гідролізату деревини.

4. Дріжджі

У природі дріжджі в основному знаходяться в асоціації з рослинами. Вони рясно розвиваються на листових пластинках, в нектарі квіток, в ексудатах дерев, в ранових ушкодженнях кактусів, на поверхні ягід, плодів і фруктів. Разом з цими субстратами вони потрапляють в підстилку і ґрунт. Заносять їх в ґрунт і комахи, які служать головними агентами поширення дріжджів в природних екосистемах. Порівняно з іншими грибами дріжджів в ґрунті відносно небагато.

З типових мешканців ґрунтів (педобіонтів) найбільш добре вивчені дріжджі роду *Lipomyces*, всі види якого живуть тільки в ґрунтах і не зустрічаються в інших місцях проживання. Ці дріжджі характеризуються багатьма особливостями, що свідчать про пристосованості ліпоміцетів до життя в ґрунтовому середовищі. Вони не здатні до бродіння і використовують вуглецеві субстрати тільки шляхом прямого окислення. При цьому велика частина споживаного вуглецю перекладається в запасні внутрішньоклітинні ліпіди і в капсульні полісахариди. Ліпоміцети можуть нормально існувати в середовищах зі певними кількостями азоту, де співвідношення C: N досягає 1000 і більше. Вони виділяють в середовище гідролітичні ферменти, особливо амілази, що розщеплюють різні зв'язки в крохмалі; можуть розкладати інші складні сполуки гетероциклічної будови.

Різні види ліпоміцетів розрізняються за структурою їх аскоспор. Роль цих дріжджів в ґрунті багатогранна. Вони беруть участь в трансформації органічних речовин, їх позаклітинні полісахариди впливають на структурні властивості ґрунту, збільшуючи водостійкість агрегатів, а також, вони включаються в молекули гумусових речовин. Кислі гетерополісахариди дріжджів виступають як комплексоутворювачі при витягу елементів з мінералів. Вони можуть використовуватися бактеріями. Як вуглецевого субстрату. При цьому створюються бактеріально-дріжджові азотфіксуючі асоціації з більш високим рівнем активності, ніж чисті культури бактерій.

5. Лишайники

Лишайники представляють собою особливу групу симбіотичних організмів, тіло яких складається з двох компонентів – грибного (Мікобіонта)

і водорослевого (фікобіонт). У ролі фікобіонта можуть виступати також ціанобактерії.

Довгий час природа лишайників залишалася загадковою, і навіть після розтину подвійного характеру цих істот в другій половині XIX століття німецьким ботаніком С. Швенденером вони продовжували залишатися, по образному визначенню К.А. Тімірязєва, рослинами-сфінксами. Справа в тому, що природа взаємин двох симбіонтів в лишайниковому тандемі трактується неоднозначно і досі. Її визначають як істинний паразитизм гриба на водорості, як збалансований паразитизм, як мутуалізм - облігатне взаємовигідне співжиття. Разом з тим лишайники являють собою біологічно цілісні організми, які мають свій еволюційний шлях розвитку і характерні тільки для них риси будови і метаболізму.

Багато лишайникових грибів глибоко спеціалізовані і в вільноживучому стані не зустрічаються. Деякі фікобіонти, наприклад зелена водорість *Trebouxia*, що входить до складу майже половини відомих видів лишайників, також не живуть у вільному стані і виявляються тільки в симбіозі з грибами.

До теперішнього часу описано до 26 тис. видів лишайників, які групуються в 400 пологів. Передбачається, що їх на Землі майже в два рази більше, ніж відомо зараз науці. Назви лишайникам даються по їх грибному компоненту. Мікобіонти лишайників майже всі виключно аскоміцети і тільки у кількох десятків лишайників - базидіоміцети. З водоростей в якості фікобіонтів найчастіше виступають зелені і жовто-зелені, у деяких - ціанобактерії.

За анатомічною будовою розрізняють лишайники з гомеомерного і гетеромерного таллomu. У перших таллом на зрізі має симетричну будову: між верхньою і нижньою «корою», утвореної грибними гіфами, розташований пухкий шар міцеліальних тяжів, серед яких рівномірно розподілені клітини водоростей. У других верхній і нижній шари розрізняються по щільності і товщині, а водоростеві клітини зосереджені під зовнішнім «Кірковим» шаром.

За морфологією лишайники поділяють на сміття, сореції і Ізиди. Багато мають форму бульб або грудочок і пересуваються вітром по поверхні ґрунту. Розмножуються лишайники шляхом відділення шматочків слані з подальшої їх регенерацією. На поверхні таллома вірним кірковий шар розривається там, де утворюються скупчення грудочок з гіф гриба, обплітають клітини водорості. На відміну від них - це закриті вирости таллома, що несуть всередині кілька клітин водоростей. лишайники можуть розмножуватися і статевим шляхом за рахунок утворення грибом сумок (найчастіше в апотеціях) або (рідко) базидій. Грибні компоненти лишайників утворюють і конідіальні спороношення. Конідії, або суперечки, проростають міцелієм, який захоплює клітини водорості і утворює новий таллом.

Лишайники, особливо кіркові, ростуть повільно: приріст становить від 1 до 8 мм на рік, найбільше у рунистих. Середній вік лишайників від 30 до 80 років. Зазвичай вони прикріплюються до нерухомого субстрату - скелях, камінню, деревах чи розростаються безпосередньо на поверхні ґрунту,

утворюючи скоринки, грудочки, кущики. Лишайники стійкі до впливу сонячного світла та висушування, вони здатні поглинати воду з атмосфери при низькій відносній вологості повітря. Автотрофний компонент забезпечує гриб синтезуються органічною речовиною.

гаусторії

Апрессорії

Імпрессорії

Гонідії

Таким чином, відносини між грибом і водорістю засновані, скоріше за все, на паразитизмі, що проявляється в різному ступені - від помірного до різкого - залежно від умов зовнішнього середовища, які можуть бути більш сприятливими або для одного, або для іншого компонента.

Лишайники утворюють складні органічні кислоти, головним чином поліфенольної ряду, що володіють антибіотичними властивостями. Ці кислоти впливають на субстрат, так як мають хелатуючі властивості, пов'язуючи катіони і руйнує породи.

Лишайники мають також і фізичний вплив на субстрат. Про участь лишайників у первинному ґрунтоутворенні в гірських районах писали Б.Б. Полинов, М.А. Глазовская, Н.А. Красильников. Слоевища лишайників служать місцем існуванням для багатьох мікроорганізмів. На лишайники налічують до декількох мільйонів зародків бактерій, грибів, дріжджів. Більшість із них - азотфіксатори. В слоевищах лишайників і в ґрунті під ними знаходимо утворення багатьох безконтрольних тварин.

Лишайники мають і народногосподарське значення. Із них виділяють барвники орсеїн і лакмус. З дубового моху отримують фіксатор запахів при виготовленні духів. Кущисті лишайники в тундрі служать головною їжею для північних оленів. Всього олені поїдають до 50 видів лишайників. Їх використовують в їжу також лосі, косулі, маралі, обїдаючи епіфітні лишайники зі стовбурів дерев. Деякі ісландські лишайники використовують і як корм для домашніх тварин.

В природі лишайники розпоширені дуже широко. Завдяки своїй високій стійкості до несприятливих умов і незалежності від готових органічних речовин в середовищі, вони розселяються в тих областях, де проходить границя рослинності. Лишайники живуть на всіх континентах Землі, включаючи Антарктиду. Особливо поширені в тундрі та високогір'ях, мало їх в пустинях. Закономірності їх географічного розповсюдження не зовсім зрозумілі. Ареали багатьох видів пов'язані з вибірковою ставленням до субстрата. Є види-космополіти, розпоширені всюди, але їх мало.

Для ґрунтової біології представляють інтерес дві екологічні групи лишайників: епігейні і епілітні. Епігейні лишайники не витримують конкуренцію з боку швидкозростаючих вищих рослин. На відкритих місцях зустрічаються. Кочуючі лишайники поширені в сухих степах, напівпустелях і гірських районах. Це їстівна, або лишайникова манна степова. У лісі

лишайники особливо рясно розвиваються в сухих бур'янах, утворюючи суцільний покрив.

Епілітні лишайники представлені в основному видами кальцієфілами. Живуть на вапняних породах, і кальцієфобні, що живуть на кремнеземних породах. Деякі види мають виражену вибірковість і поселяються або на порфіри, або на латуні.

Найбільш важлива піонерная роль лишайників в заселенні голих субстратів. Руйнуючи їх, вони беруть участь в первинному ґрунтоутворюючому процесі, прокладаючи шлях вищим рослинам.

Питання для самоперевірки:

1. Загальна характеристика грибів.
2. Як розмножуються гриби?
3. Назвіть основні групи ґрунтових грибів.
4. Функції ґрунтових грибів у ґрунті.
5. Навіть екологічні групи грибів.
6. Лишайники і їх функції.
7. Дріжджі в ґрунті.

Тема 6. Прокаріоти

1. Загальна характеристика прокаріотів.
2. Основні групи прокаріотів.
3. Грампозитивні і грамнегативні бактерії.
4. Віруси і фаги.

1. *Загальна характеристика прокаріот.*

Procarvotae (доядерні) - мікроорганізми з примітивною організацією ядерних структур. Цю назву запропонував в 1968 р канадський вчений Р. Мюррей. Воно може вважатися синонімом терміна «бактерії», якщо останній застосовувати в широкому сенсі, включаючи в це поняття і актиноміцети, і мікоплазми. Прокаріотична природа бактерій була встановлена до середини ХХ в. Це був важливий етап у розвитку уявлень про різноманіття живого світу природи, так як він знаменував собою визнання особливої еволюційної гілки розвитку, відмінність якої від всіх інших форм життя значно глибша, ніж відмінності між тваринами і рослинами.

Основна ознака прокаріотної організації клітини - відсутність ядра, відокремленого від цитоплазми подвійною мембраною. Весь спадковий матеріал зосереджений у прокаріотів в одній бактеріальній хромосомі, представленій у вигляді кільцевої молекули двохланцюговій ДНК. Ця ниткоподібна молекула виконує функцію ядра і розташовується в центральній зоні клітини, що носить назву нуклеотида. В електронному мікроскопі на зрізі

бактеріальної клітини ця зона виглядає більш світлою, ніж решта цитоплазма. Особлива структура ядерного апарату єдина відмінність прокаріотної клітини від еукаріотичної. Встановлено багато специфічних особливостей в будові і метаболізмі прокаріотів.

У клітині бактерій відсутня мембранна між – ендоплазматичним ретикулом, який ділить цитоплазму еукаріотів на окремі ділянки - відсіки, де можуть відбуватися одночасно різноспрямовані процеси. У багатьох клітинах прокаріотів цитоплазматична мембрана, лежить під клітинною стінкою і обмежує зовні протопласт, - це єдина мембрана. Іноді вона утворює різного роду вдавлення - інвагінації, що виконують різні функції. Це можуть бути бульбашки - везикули, що містять ферменти, або мезосома, які беруть участь в розподілі клітини. Будь-які травні, скоротливі або інші вакуолі у прокаріот відсутні. Цитоплазматична мембрана прокаріотичної клітини є місцем локалізації ферментів енергетичного метаболізму і, отже, виконує функцію мітохондрій, відсутніх в клітинах прокаріот. Тому у бактерій з високим рівнем дихального метаболізму мембрана особливо розвинена, тобто багато вдавлень, що збільшує її поверхню. Вона бере участь також в розподілі нуклеотида, так як кільцева ДНК закріплюється на мембрані (на нуклеоїдосоме) і після реплікації (подвоєння) розходить по двом новим клітинам завдяки зростанню мембрани. З цитоплазматичної мембрани формуються покриви ендоспор. Вона є також головний бар'єр для проникнення речовин всередину клітини, причому цей бар'єр значно більш виборчий, ніж у еукаріот. Цитоплазматична мембрана не пропускає великі молекули, вона не здатна до піноцитозу і екзоцитозу.

Цитоплазма клітини прокаріотів не схильна до циклічного руху, як у рослин, або скорочувальним явищ, що призводить до виникнення струмів, як, наприклад, у амеб. Тому бактеріальні клітини здійснюють рух за рахунок інших механізмів: або за допомогою просто влаштованих джгутиків, що відрізняються від складних джгутиків еукаріотів, вони активно «плавають» в рідкому середовищі, або ковзають, виділяючи слиз і переміщаючись по поверхні щільного субстрату. Розрізняють монотрихи, амфітріхи, лофотрихи і перитрихи.

Прокаріотична клітина у справжніх прокаріотів (не рахуючи мікоплазм і архей, про які мова йтиме нижче) має міцну, що зберігає постійну форму (ригідну), клітинну стінку, яка складається з декількох шарів. Основний каркасний шар, відповідальний за міцність, формується з особливої речовини - пептидоглікана, який синтезується тільки прокаріотичною кліткою і не зустрічається у організмів інших царств природи. Це ще одна відмінна ознака прокаріотів. У групі справжніх прокаріот розрізняють два основних типи будови клітинних стінок. У одних це досить товстий шар тейхоевої кислоти і полісахариди. В інших тейхоевий шар тонкий і зверху перекритий додатковими шарами ліпопротеїдів, липополісахаридів і білків. Ці два типи відповідають забарвленню. Метод забарвлення знайшов широке застосування в мікробіологічній практиці для диференціації бактерій. Справа в тому, що

емпірично знайдені відмінності між двома групами бактерій виявилися корелятивно пов'язаними з багатьма іншими вельми важливими ознаками. наприклад, бактерії розмножуються бінарним поділом за рахунок формування поперечної перегородки в клітці або шляхом утворення перетяжки, і не утворюють ендоспор. Бактеріальні спори мають унікальну стійкістю до різних несприятливих впливів. Особливо вражаюча стійкість бактеріальних спор до нагрівання: деякі організми переносять кип'ятіння протягом години і більше і при цьому не втрачають життєздатності. Дуже стійкі організми і до висушування. Стійкість прокаріотів пов'язана з наявністю у них особливого шару в клітинній стінці - кортекса.

Клітини бактерій при спороутворенні набувають іноді незвичайну для них форму веретена, лимона або барабанної палички, як правило, одна на клітину, але зустрічаються бактерії з порами більше чотирьох. У деяких анаеробних бактерій на суперечках формуються яйчасті ковпачки, складені з газових вакуолей, або різного роду вирости.

Спори бактерій - це не єдині форми спокою у прокаріот. Бактерії не здатні до утворення цист, наприклад, *Aztobacter chroococcum*.

Клітини деяких бактерій в певних умовах зростання синтезують органічні полімери, які утворюють на зовнішній поверхні слизовий шар, званий капсулою. У нитчастих бактерій він має форму піхви. Капсули мають різну товщину і легко виявляються під мікроскопом при негативному контрастуванні препарату чорною тушшю. Вони складаються з речовин різної природи - поліпептидів або полісахаридів. Капсули несуть деякі бульбочкові бактерії, наприклад, вони мають прикріплення до кореневих волосків.

Слизові шари створюють навколо клітин певний водний режим, взаємодіють з катіонами ґрунтових розчинів; вони можуть руйнувати ґрунтові мінерали, брати участь в процесах агрегації і утворення водостійкої ґрунтової структури. Можливо також включення мікробного позаклітинного слизу в процес утворення гумусових речовин.

2. Основні групи прокаріот.

Особливості організації клітини прокаріотів свідчать про унікальності будови цих організмів і про великий їх різноманітності. Клітини прокаріотів становлять ряд від найбільш простих за формою сферичних або паличко-видних до гіллястих або спірально закручених.

Є бактерії з клітинами квадратної або зірчастої форми або з клітинами, що мають різного роду вирости - простекі.

Існують і багатоклітинні бактерії червоподібної або ниткоподібної форми. У природних екосистемах прокаріоти виконують разом з грибами функцію редуцентів: розкладаючи всі залишки і органічні відходи життя, вони повертають елементи в кругообіг.

Прокаріоти, які мають фотосинтетичні пігменти (наприклад, ціанобактерії), входять в групу первинних продуцентів. Є серед прокаріотів

хижаки, що утворюють з багатьох клітин ловчі пристосування, в які потрапляють бактерії (жертви), є і паразити, впроваджуються в клітини інших бактерій.

Всі прокаріоти належать до групи мікроскопічних організмів.

Розміри ґрунтових бактерій виражаються в мікрометрах, а їх деталі вимірюються. Майже 40% бактерій в ґрунтах мають розміри, що лежать за межами роздільної здатності світлооптичного мікроскопа, вони видні тільки в електронному мікроскопі. При таких малих розмірах відношення поверхні до об'єму дуже велике, наслідком чого є висока потенційна інтенсивність метаболізму.

Всі прокаріоти ділять на чотири групи за ознакою будови зовнішніх покривів клітини: грацілікути, фірмакути, моллікути і мендозікути. Перші три об'єднуються як еубактерії, четверта становить особливий таксон архей.

Грацілікути - бактерії, у яких клітинна стінка крім основного каркасного шару має зовнішню мембрану і перекриває її зверху шар білка-глікопротеїда. Між цитоплазматичною мембраною і шаром муреїна є периплазма.

Фірмакути (*Firmacutes*) - бактерії з ригідною клітинною стінкою, що складається з товстого шару, яка у деяких бактерій відсутня.

Моллікути (*Mollicutes*) - бактерії, що не мають клітинної стінки, функцію якої виконує особливо міцна зовнішня мембрана.

Мендозікути (*Mendosicutes*), або археобактерії, об'єднують прокаріоти з різною структурою зовнішніх покривів. У одних представників археобактерії в клітинній стінці є псевдогліцин, у інших вона складається з шару глобулярних білків, або глікопротеїдів.

Грацілікути - найбільш велика і різноманітна за кількістю видів та фізіологічних функцій група прокаріот, що об'єднує фототрофних і хемотрофних бактерій. Серед грацілікут є звичайні сапротрофи, оліготрофи, внутрішньоклітинні паразити інших бактерій, патогенні для людини, тварин і рослин форми зі складними потребами в джерелах живлення. За морфології грацілікути об'єднують бактерії від простих паличковидних псевдомонад до міксобактерій зі складним циклом розвитку.

Photobacteria, *Oxyphotobacteria*, *Anoxyphotobacteria* зрілі гетероцисти мають три додаткових шари зовні від клітинної стінки. З вегетативними клітинами гетероцисти контактують через численні пори. Фотосинтетичні мембрани в гетероцистах сильно скорочені. Вегетативні клітини виявляють нітрогеназну активність тільки в анаеробних або мікроаеробних умовах.

Scotobacteria мають в ґрунті численних представників, які населяють головним чином ті мікрозони, де є легкодоступна органічна речовина, так як більшість з них не здатні до гідролізу полімерів. Особливо велику частку вони складають в зоні корневих систем рослин і на самих коренях.

Pseudomonas, *Xantho*, що утворюють жовті внутрішньоклітинні пігменти.

Є багато фізіологічно високоспеціалізованих бактерій. До них крім денітрифікаторів і фітопатогенів відносяться деякі водневі бактерії, нітритні,

сірчані. У сучасній систематиці бактерій вони належать різним таксонам, хоча морфологічна схожість між ними існує.

Bdellovibrio, п'явки які пожирають бактерій, морфологічно вони схожі на поодинокі палички, злегка зігнуті, з одним товстим полярним джгутиком. У циклі розвитку є стадія, подібна до спіралі. будучи облігатним паразитом впроваджується в периплазму інших клітин і там скачала зростає, набуває форму довгої спіралі, а потім ділиться відразу на кілька клітин. Ці клітини набувають вигляд джгутиків і виходять з клітини-хазяїна, активно нападаючи на нові клітини.

Azotobacter перитрихіально типи джгутикування. Найбільш поширений і добре вивчений вид. Рухливі короткі палички його здатні перетворюватися в нерухомі коки, зазвичай з'єднані в пари - диплококки. Вони покриваються слизовими капсулами. При старінні клітини утворюють додаткові покриви і перетворюються в форми - цисти, які стійкі до висушування, але не до нагрівання. У вигляді цист переживає в ґрунті періоди засушення. Це типовий мешканець нейтральних і лужних ґрунтів. У кислих ґрунтах поширені *Beijerinckia*.

Bradirhizobium теж рухливі. Вони живуть у вільному стані в ґрунті, але здатні впроваджуватися через кореневі волоски в корені бобових рослин і, розмножуючись в клітинах рослини-господаря, перетворюються в нерухомі викривлені палички - бактероїди. На цій стадії вони фіксують азот. Під впливом цих бактерій тканина кореня розростається і утворює бульби. У відповідних умовах, штучно створюваних в лабораторії, можна отримати фіксацію азоту бульбочковими бактеріями і в чистих культурах, без рослини.

До фірмакутів відносяться всі прокаріоти з ендогенними спорами і актиноміцети з пов'язаними з ним групами мікроорганізмів. Загальна їх різноманітність менша, ніж грацілікутів. Характерні такі ознаки:

- 1) рух стінки, якщо воно є, завжди здійснюється за рахунок джгутиків, які, як правило, численні і розташовуються по всій поверхні клітини;
- 2) спори і цисти утворюються періодично.

Ці бактерії становлять величезну масу ґрунтових мікроорганізмів. Серед них мало патогенних форм, немає внутрішньоклітинних паразитів, на відміну від грацілікутів. Чи не виявлено серед них і автотрофних фото- або хемосинтетиків.

Sporosarcina - звичайні мешканці ґрунтів. Майже всі хемогетеротрофи, використовують органічні субстрати в процесах аеробного або анаеробного дихання, або бродіння. Загальна ознака для всіх представників цієї групи - здатність утворювати клітини, ендоспори, які мають унікальну стійкість до нагрівання, токсичних речовин, ультрафіолетового світла і іонізуючої радіації. вегетативні клітини зазвичай рухливі; розмножуються вони поперечним поділом. Тільки один рід в цій групі представлений коками, всі інші - палички. Утворюють ендоспори бактерій є *Bacillus*, *Sporosarcina* і *Clostridium*, *Desulfotomaculum*.

Bacillus - аеробні вільно живучі або (рідко) облігатно- патогенні організми паличковидної форми. Палички поодинокі або з'єднані в ланцюжки різної довжини. За винятком одного виду (*B. anthracis*) всі вони нерухомі. Деякі види утворюють на поверхні щільних середовищ рухливі колонії. При спороутворюванні клітини іноді роздуваються, набуваючи форму веретена або барабанної палички. Всі види - гетеротрофи, в основному мезофіли, але є невелика група екстремальних термофіли. До останнім близький вид *vulgaris*, що раніше вважався актиноміцетом, широко поширений в природі, в тому числі в різних ґрунтах. При вивченні були виявлені закономірності еколого-географічного поширення різних видів по зонах природи. У ґрунті беруть участь у багатьох процесах, пов'язаних з розкладанням різних органічних субстратів (білків, крохмалю та ін.), складаючи групу гідролітиків. Вони викликають амоніфікацію сечової кислоти. Є *B. anthracis*. *B. thuringiensis* утворює в спорангіях кристали токсину, які знаходять широке застосування в промисловості для отримання деяких ферментів, наприклад протеаз. *Clostridium* був вперше описаний Л. Пастером в 1861 р як збудник маслянокислого бродіння. Це було велике відкриття в біології - виявлення життя без участі вільного кисню. Пізніше анаероби були знайдені серед інших бактерій.

Desulfotomaculum і *Anaerobacter*. Це досить великі палички з тупими, заокругленими або загостреними кінцями. Середні розміри від 3 до 8 мкм, але є серед них гіганти довжиною 15-30 мкм і товщиною до 2,5 мкм. так як їх форми стійкі не тільки до нагрівання, але і до кисню, то вони можуть довго зберігатися в аеробних умовах, де вегетативні клітини гинуть. Серед спороутворюючих можна виділити кілька груп за фізіологічними функціями.

1. зброжує прості вуглеводи, крохмаль, пектин, целюлозу. Багато бактерій цієї групи здатні активно фіксувати молекулярний азот. До цієї групи належать, наприклад багатоспорова термофільна бактерія *C. thermocellum*.

2. Збудники ранових інфекцій (правця, гангрени) *Cl. botulinum*.

3. Пурінолітичні, зброджують азотовмісні сполуки (*Cl. Acidurici*).

Серед спороутворюючих анаеробів виявлено два види бактерій, віднесених до нового роду *Sporomusa*. Це єдиний виняток із загального правила, яке говорить, що суперечки утворюють тільки бактерії.

Всі бактерії, включаючи збудників хвороб, живуть в ґрунтах. По-видимому їх в природі надзвичайно багато і вони дуже різноманітні, але через труднощі виділення і культивування анаеробів вони відносно слабо вивчені. Роль їх у кругообігу речовин на Землі дуже велика. Вони беруть участь в перетвореннях вуглецю, азоту, сірки.

Міцелій актиноміцетів дуже тонкий - менше 1,5 мкм в діаметрі. При зростанні на щільних поживних середовищах частина міцелію проникає в субстрат (Субстратної міцелій), а частина розвивається над субстратом (повітряний міцелій). Розмножуються актиноміцети фрагментами міцелію і суперечками, які утворюються як на повітряному, так і на субстратному міцелії, але частіше на першому. Спори можуть бути поодинокими або

зібраними в ланцюжки різної довжини і форми. Спороносними бувають прямі, хвилясті, спіральні; вони розташовуються на міцелії по черзі, кистями, мутовками. Число спор в одному спороносці досягає іноді десятків і навіть сотень. Ланцюжки організмів утворюються або вільно, або в спеціальних структурах, що носять назву спорангіїв. Спори частіше нерухомі, але у деяких актиноміцетів вони мають джгутики і активно пересуваються. У одних джгутики перитрихіальні (*Planomonospora*, *Planobispora*), у інших - полярні (*Spirillospora*). Спори бувають гладкі та з різними виростами - від дрібних шпиків до довгих ворсинок.

3. Грампозитивні і грамнегативні бактерії.

Виділено кілька груп актиноміцетів: нокардіоподібні; актиноміцети; стрептоміцети; актинопласти; мадуromіцети; групи термофільних актиноміцетів і види невизначеного таксономічного положення.

Від справжніх бактерій клас Mollicutes відрізняється за багатьма ознаками. Мікоплазми не мають ригідної клітинної стінки, так як вони не здатні до синтезу попередників пептидоглікана - мурамоїнової і діамінопімеїнової кислоти, і в зв'язку з цим мають високий ступінь плеоморфізму.

Прикордонний шар їх клітинної мембрани, до складу якої входять стерини, зокрема ергостерину. Більшість мікоплазм ці стерини не синтезують і потребують їх надходженні із зовнішнього середовища - від інших живих клітин, з якими вони знаходяться в контакті. Деякі мікоплазми синтезують каротиноїди, які концентруються в мембрані і замінюють холестерин. Через відсутність клітинної стінки мікоплазми нечутливі.

Розмножуються мікоплазми неправильним розподілом, в зв'язку з чим в культурі спостерігаються клітини різної форми і розмірів. Мікоплазми здатні утворювати також дрібні клітини, які можна побачити в світловий мікроскоп, тому що їх розміри лежать поза межами роздільної здатності ($<0,2$ мкм). Вони фільтруються через бактеріальні фільтри. Клітини дрібніше 0,1 мкм не здатні до відтворення. Таким чином, мікоплазми можна вважати найдрібнішими з усіх відомих організмів, мають клітинну структуру; вони дрібніше навіть деяких великих вірусів. Їх геномам типово прокаріотична клітина, яка складається з кільцевої двониткової молекули ДНК, але має значно меншу масу і несе в 4 рази менше інформації.

Клітини мікоплазм можуть мати форму коків, паличок, дисків, спіральних закручених ниток, крапель, зірок. На поверхні щільних поживних середовищ мікоплазми утворюють дуже характерні колонії, за формою нагадують яєчно: центральна частина, частково занурена в субстрат, щільна і непрозора, а периферична плоска і просвічує.

Систематика мікоплазм ґрунтується на хімічному складі їх компонентів і поки ще слабо розроблена (*Gallionella*, *Metallogenium* і *Siderococcus*).

Незвичайні для прокаріотів властивості мікоплазми визначають їх особливе становище в природних екосистемах, роль у взаємодії з іншими організмами і в процесах на Землі. Поширені мікоплазми на рослинах і тваринах, в стічних і чистих водах. Вони можуть бути комменсалами, паразитами - збудниками мікоплазмозів. В людини мікоплазми можуть викликати пневмонію. Відомі хвороби рослин, причиною яких є мікоплазми, наприклад стовбур томатів, блідо зелена карликовість пшениці. Спостерігали мікоплазми в тілах нематод, в міцелії грибів. Мікоплазма *Metallogenium symbioticum* живе в асоціації з грибами.

Таксономічний статус *Mendosicutes* викликає постійні дискусії, проте все вчені сходяться на думці про те, що їх слід розглядати як самостійну групу в категорії найвищого рангу. підставою для такого судження послужили результати порівняльного аналізу первинної структури рибосомних РНК, за якими архебактерії відрізняються від всіх інших прокаріотів.

Це відкриття було зроблено на бактеріях в 1978 р групою вчених з США на чолі з К. Вузом. За наступні роки було описано близько двох десятків нових пологів.

Серед бактерії немає патогенних і паразитичних видів; вони, як правило, не утворюють позаклітинні гідролітичні ферменти і здатні використовувати лише низькомолекулярні органічні сполуки. Архебактерії не володіють складною організацією клітин і не мають складних життєвих циклів. До архебактерій належать метаногени і галофільні бактерії.

Метаноутворюючі бактерії відносяться до екологічної групи вторинних анаеробів. Вони займають одне з основних місць в процесі анаеробного розкладання органічних субстратів, завершуючи його утворення кінцевого продукту - метану. Морфологічно метаноутворюючі бактерії різноманітні: серед них є короткі і довгі палички, спірили, коки і сарцини. Вони нерухомі або мають джгутики. Різноманітність проявляється і в фізіологічних властивостях: вони представлені автотрофами і гетеротрофами, мезофіли і термофіли, є і галофільні види. Номенклатурні назви пологів будуються з приставкою *Methano-*: *Methanobacterium* (*M. formicum*), *Methanococcus* (*M. vanniellii*), *Methanosarcina* (*M. barkeri*), *Methanospirillum* (*M. hungatei*), *Methanoplasma* (*M. elizabethii*) і ін.

Галобактерії в природних мікробних екосистемах беруть участь в циклах вуглецю і азоту в умовах сильного засолення, наприклад в морських відкладеннях, тому назви багатьох пологів цих бактерій мають приставку *Halo* - *Halococcus*, *Halobacterium*, *Haloarcula*. Морфологічно це палички, коки, квадратні і коробочковідні бактерії. Галобактерії - екстремальні галофіли з оптимумом концентрації NaCl в середовищі 40-45%. Вони аероби або факультативні анаероби. фізіологічною особливістю галобактерій є їх здатність до фотофосфорилування за участю пурпурової мембрани, в якій є пігмент бактеріородопсин, і використанням іонів Na^+ в біоенергетичних процесах. Деякі види- алкалофіли живуть в умовах засолення, наприклад *Natronococcus occultus* і *Natronobacterium magadii*.

4. Віруси і фаги

Особлива група надзвичайно дрібних паразитів, здатних розвиватися тільки всередині клітин інших організмів - рослин, тварин, водоростей, грибів, бактерій і актиноміцетів, викликаючи хворобу макроорганізму або повну загибель мікробних клітин. До них відносять паразитів тварин і рослин, до фагів - паразитів мікроорганізмів (альго-, міко-, бактерії-і актинофаги).

Віруси і фаги не мають клітинної будови, вони існують у вигляді особливо небезпечних інфекційних частинок - віріонів. Віруси були відкриті в кінці минулого століття Д.І. Івановським при дослідженні хвороби тютюну – тютюнової мозаїки. Він назвав збудника цієї хвороби вірусом, що фільтрується, так як інфекційні частки-віріони проходили через бактеріальні фільтри.

Вірус тютюнової мозаїки (ВТМ) в 1935 р був отриманий у кристалічній формі У. Стенлі. Його віріони мають форму багатогранника. Віріони інших вірусів розрізняються формою і розмірами. Вони бувають паличкоподібні, ниткоподібні, сферичні, циліндричні. Кожен віріон складається з нуклеїнової кислоти (ДНК або РНК) і білкової оболонки - капсида, який складний з окремих одиниць - капсомерів.

Фаги були описані пізніше, ніж віруси, Ф. Туорт і Ф. Еррелом незалежно один від одного. Бактеріофаги складаються з головки і хвостового відростка, яким вони прикріплюються до клітини-господаря. Через цей відросток в клітину вводиться («впорскується») фаги ДНК за типом шприца. Кількість знову синтезованих в одній клітині вірусних частинок («вихід фага») може досягати декількох сотень. На газоні чутливої до фага бактерії утворюються «негативні колонії». За їх кількістю можна дізнатися зміст фагових частинок в ґрунті або іншому субстраті, тобто визначити титр фага. В ґрунті віруси не розмножуються, але зберігаються в ньому тривалий термін. При проникненні в бактеріальні клітини вони не обов'язково викликають їх негайну загибель, але передаються при розподілі.

В цьому випадку фаг називають помірним, а бактерії - його носії - Лізогенія. Прихований фаг при ослабленні клітин господаря може викликати їх лізис. Фаги специфічні, вони вражають тільки певні види клітин або групи близько споріднених організмів.

Питання для самоперевірки:

1. Охарактеризуйте прокаріотів в ґрунтах.
2. Назвіть особливості прокаріотичної клітини.
3. Які функції прокаріотів в ґрунті.
4. Назвіть основні групи прокаріот.
5. Які ви знаєте грампозитивні бактерії в ґрунті?
6. Назвіть грамнегативні бактерії в ґрунтах.

7. Яка особливість грампозитивних бактерій?
8. Віруси і фаги в ґрунті.

Тема 7. Характеристика мікробного метаболізму

1. Загальне уявлення про мікробний метаболізм
2. Поняття про кругообіг вуглецю
3. Види мікроорганізмів в кругообігу речовин
4. Роль ферментів в процесах анаболізму і катаболізму
5. Поняття про угруповання та групи мікроорганізмів

1. Загальне уявлення про мікробний метаболізм

«... Чим більше ми вивчаємо хімічні явища біосфери, тим більше ми переконуємося, що в ній немає випадків, де вони не були б залежні від життя ... », як писав В.І. Вернадський. Історія утворення верхніх оболонок нашої планети - атмосфери, гідросфери, осадових порід і особливо педосфери - тісно пов'язана з діяльністю мікроорганізмів. Без розуміння законів їх функціонування в природі не може бути науки про ґрунт.

Всі процеси на Землі на вихідному етапі забезпечуються енергією Сонця. Щомиті наша планета отримує від Сонця $4-5 \cdot 10$ ккал. ця енергія викликає рух двох кругообігів - великого геологічного і малого біологічного. Тільки 0,1-0,2% сонячної енергії поглинається рослинами, проте ця енергія робить величезну роботу: вона «запускає» процеси біосинтезу і трансформується в енергію хімічних зв'язків синтезованих органічних речовин. Якщо в середньому ККД рослин становить 0,1%, то у окремих фотосинтезуючих організмів він може бути значно вище (наприклад, у водорості хлорели він досягає 10%).

Головний запас потенційної біогенної енергії зосереджений в ґрунтовому покриві у вигляді коренів рослин, біомаси мікроорганізмів і гумусу.

У біосинтетичні процеси втягуються різноманітні елементи, які піддаються постійним перетворенням, в результаті яких в ґрунтовому шарі відбувається взаємодія малого біологічного кругообігу з великим геологічним кругообігом за рахунок включення процесів обміну між ґрунтом, літосферою, гідросферою і атмосферою. Деякі з цих процесів визначають формування головної властивості ґрунту - родючості. Три джерела родючості пов'язані з діяльністю ґрунтових мікроорганізмів:

- 1) мінералізація органічних залишків;
- 2) залучення хімічних елементів в кругообіг з мінералів літосфери;
- 3) біологічна фіксація азоту.

Фотосинтетичне зв'язування вуглецю і перетворення його в органічні з'єднання виробляється головним чином рослинами і водоростями шляхом залучення в біосинтетичні процеси CO_2 з атмосфери. Накопичена органічна

речовина потім переробляється на різних рівнях життя консументами і деструкторами. До перших належать переважно тваринні, до других - гриби і бактерії. Послідовність цих подій виражається в трофічних ланцюгах, або ланцюгах харчування. Кінцева, деструктивна, ланка цього ланцюга - мінералізація органічних речовин з поверненням CO_2 в атмосферу - здійснюється в ґрунтовому покриві землі за рахунок діяльності гетеротрофних мікроорганізмів. Близько 90 % утворюється з органічних речовин вуглекислоти - «мікробного походження» і тільки 10% припадає на частку дихання вищих організмів і діяльності людини. При цьому в аеробних умовах гриби дають 2/3, а бактерії 1/3 CO_2 . Частина органічної речовини закріплюється в ґрунті у формі гумусу.

2. Поняття про кругообіг вуглецю

Крім глобального процесу кругообігу вуглецю, що складається з синтезу і мінералізації органічних речовин, ґрунт бере участь в обміні з багатьма газами атмосфери. В ході фотосинтетичної діяльності відбувається не тільки зв'язування рослинами, але і збагачення атмосфери киснем. Весь кисень в газовій оболонці Землі - продукт фотосинтезу. При мінералізації органічних речовин в атмосферу повертаються крім CO_2 ще CH_4 , H_2 , CO , H_2 , N_2O , N_2 . У ґрунті утворюються і фізіологічно активні леткі сполуки, такі як етилен, етиламін, нітрозамін, метилртуть. Гази, що утворюються в анаеробній зоні, частково перехоплюються аеробами, які складають «бактеріальний фільтр», і частково потрапляють в атмосферу, звідки чому знову втягуються в кругообіг. Таким чином, гази є переносниками енергії з анаеробної зони в аеробну.

Перетворення органічних речовин і обмін газоподібних продуктів мікробного метаболізму супроводжуються взаємодією ґрунтових мікроорганізмів з первинними і вторинними мінералами ґрунту. По своєму значенні для біосфери цей процес можна порівняти з фотосинтезом і фіксацією молекулярного азоту, так як мінеральні елементи, першоджерело яких знаходиться в літосфері, необхідні для життя всіх організмів на Землі.

В процесі ґрунтоутворення відбувається руйнування мінералів породи і витяг елементів, які надходять в обмінні реакції біосинтезу. Без постачання рослин з ґрунту такими елементами, як фосфор і калій, які надходять з мінералів, було б неможливе створення первинної рослинної продукції. Руйнування мінералів відбувається частково під впливом кореневих систем рослин, але найбільшою мірою воно здійснюється в результаті життєдіяльності ґрунтових мікроорганізмів, утворюючи органічні і мінеральні кислоти, луки, що виділяють у зовнішнє середовище синтезовані ними ферменти, полісахариди, фенольні з'єднання. Ці речовини прямо або побічно взаємодіють з мінералами, руйнуючи кристалічні решітки, утворюючи комплексні сполуки, переводячи елементи з однієї форми в іншу зі зміною їх валентності і рухливості.

Таким чином, роль ґрунтових організмів проявляється не тільки в деструкції органічної маси рослин і тварин, але також в контролі газового складу атмосфери і перетворенні літосфери, що межує з ґрунтом.

Висока активність і величезні масштаби скоєних мікроорганізмами планетарних перетворень речовин обумовлені їх величезною чисельністю, повсюдним поширенням, надзвичайною швидкістю росту і різноманітністю метаболічних процесів.

Обмін речовин, або метаболізм, являє собою сукупність процесів розпаду і синтезу, які забезпечують підтримку, зростання і розмноження організму. Обмін речовин складається з енергодаючих процесів - катаболізму і з енергозалежних процесів синтезу макромолекул - анаболізму.

Існує принцип біохімічного єдності життя на нашій планеті, який полягає в універсальності певних процесів і явищ. Так, універсальні «будівельні блоки» (наприклад, білки складаються з амінокислот), кванти біологічної енергії (АТФ), генетичний код, шляхи розщеплення цукрів, дихальна ланцюг. На тлі цієї єдності у мікроорганізмів простежується багато специфічного в процесах катаболізму і анаболізму, що виражається відмінностями джерел енергії, джерел вуглецю і відновника (водню або електронів). Джерелом останнього або служать реакції катаболізму, або він надходить ззовні.

3. Види мікроорганізмів в кругообігу речовин

По виду енергії, використовуваної мікроорганізмами, їх ділять на фототрофні (світлова енергія) і хемотрофні (хімічна). За субстратами анаболізму (джерелами вуглецю) вони диференціюються на дві головні групи - автотрофи, здатні фіксувати CO_2 для конструктивного метаболізму, і гетеротрофи, які потребують готових органічних речовин різного ступеня складності. За донором електрона розрізняють літотрофи (неорганічний джерело) і органотрофи (джерело водню - органічні речовини). Різні поєднання зазначених властивостей у мікроорганізмів створюють величезну різноманітність фізіологічних типів бактерій. Наведемо деякі приклади.

Хемолітоавтотрофи - унікальна група бактерій, що володіють властивостями, які не зустрічаються серед інших груп організмів; в аеробних умовах це нітріфікатори, в анаеробних – метаногенні бактерії.

Фотолітоавтотрофи - фотосинтезуючі ціанобактерії та більшість пурпурних і зелених бактерій.

Хемоорганогетеротрофи - більшість звичайних сапротрофних бактерій ґрунтів.

Є мікроорганізми, здатні переходити від одного типу харчування до іншому, наприклад від фотоавтотрофи до хемоетеротрофії. Такі організми - називають **міксотрофи**.

Найбільш примітивним способом отримання енергії є процеси субстратного фосфорилування, за рахунок яких існує кілька груп прокаріот,

широко представлених в ґрунті. Це окислювально - відновні процеси перетворення органічних сполук, які супроводжуються виходом енергії. Електрон від окислюваної органічної речовини переноситься на іншу частину органічних молекул, які виступають в ролі його акцептора. Вивільняється на окислювальному етапі процесу енергія. У середовищі накопичуються низькомолекулярні окислені і відновлені продукти - результат розщеплення вихідних молекул субстрату - вуглеводи, спирти, органічні кислоти, амінокислоти, пуринів і піримідинів. серед продуктів знаходять органічні кислоти, спирти, ацетон, а також CO_2 і H_2 .

Наступним типом отримання енергії було *фотофосфорилування*. В справжній період існування життя на нашій планеті є кілька типів прокаріотичних організмів представлених пурпуровими і зеленими бактеріями, а також великою групою широко поширених в ґрунтах ціанобактерій. Особливий тип фотофосфорилування на мембрані виявлений у галобактерій. У ціанобактерій фотофосфорилування супроводжується виділенням кисню, у інших прокаріот фотосинтез безкисневий. Поява в оболонці Землі кисню в результаті фотосинтезу призвело до виникнення нового типу енергетичного метаболізму, заснованого на акцептування електрона киснем. Це так зване окисне фосфорилування, в якому розрізняють анаеробне дихання.

Анаболічні процеси, або конструктивний (будівельний) метаболізм, пов'язані головним чином з джерелами вуглецю і азоту, які можуть бути в органічній та неорганічній формі, тоді як всі інші елементи мікроорганізми отримують у вигляді мінеральних солей. Співвідношення C: N в біомасі бактерій становить 5: 1, а в середовищі оптимальне співвідношення повинно бути 25: 1, так як 1/5 частина вуглецю включається в речовини клітин, а 4/5 витрачається на енергетичні потреби. Джерелами вуглецю служать CO_2 . Як джерела азоту виступають білки, пептиди, амінокислоти, нітрати, амонійні сполуки і молекулярний азот. Кисень і водень надходять з води.

Крім джерел основних елементів-органогенів, зольних елементів і мікроелементів багато мікроорганізми потребують специфічних речовин, які лімітують ріст і тому зводяться чинників зростання. Такими факторами у мікроорганізмів можуть бути вітаміни, амінокислоти, пуринові основи. Незалежні від факторів росту мікроорганізми прийнято називати прототрофами, а потреби у будь-яких ростових факторах - ауксотрофами. Ауксотрофності мутанти широко використовуються в генетичних дослідженнях, де потреба в факторі зростання служить маркером для вивчення схрещування і розщеплення в потомстві.

Специфічні потреби мікроорганізмів в джерелах живлення, факторах росту або мікроелементах роблять їх зручними об'єктами для використання в якості біологічних індикаторів, наприклад при визначенні потреби ґрунту в добривах, кількісному аналізі вмісту вітамінів або мікроелементів в ґрунті. Вперше на властивості мікроорганізмів як хімічних реактивів звернув увагу В. Л. Омелянский. У 1906 р він написав статтю «Про застосування

бактеріологічного методу при хімічному дослідженні», в якому зазначив дві особливості мікроорганізмів як біологічних індикаторів: їх високу специфічність і виняткову чутливість.

Деякі продукти обміну («напівфабрикати» конструктивного метаболізму, або вторинні метаболіти) є цінними фізіологічно активними речовинами. Це амінокислоти, ферменти, вітаміни, токсини, антибіотики. Мікроорганізми здатні до «сверхсинтезу» деяких речовин, які синтезуються в надлишку, виділяються в середу або акумулюються в клітині. На цій властивості засновано промислове використання так званих мікробних ферментації для отримання різних цільових продуктів. Ґрунт в цьому випадку виступає як невичерпне джерело мікроорганізмів з найрізноманітнішими властивостями.

4. Роль ферментів в процесах анаболізму і катаболізму

Всі процеси катаболізму і анаболізму протікають не мимовільно, а каталізуються особливими ферментами. Клітина має здатність керувати швидкостями окремих реакцій і гальмувати або прискорювати весь метаболічний шлях за рахунок наявності регуляторних механізмів.

Процеси анаболізму регулюються в клітині механізмом, який носить назву репресії кінцевим продуктом. Сигнал проявляється в тому, що в ланцюзі одного з метаболічних шляхів є фермент, який має регуляторний центр, який може зв'язуватись з продуктом і змінювати активність ферменту (Алlostерічний ефект).

Процеси катаболізму регулюються за допомогою механізму діаксії. В цьому випадку синтез ферментів для використання субстрату репресує катаболітів.

Ферменти ділять на конститутивні і індукібельні. В цьому одна з особливостей ферментних систем мікроорганізмів. Інша особливість - утворення екзоцеллюлярних ферментів, які розщеплюють складні молекули субстрату (целюлозу, білки, лігнін, хітин, ліпіди, пектин) у зовнішньому середовищі. При цьому клітина може синтезувати багато ферменту і підтримувати високу активність процесу перетворення екзогенного субстрату. Результатом є переробка великих кількостей різноманітних речовин мікроорганізмами при малій їх біомасі.

Ферменти характеризуються специфічністю дії і специфічністю субстрату. Остання властивість використовується при побудові назв ферментів: до назви специфічного для субстрату ферменту додається закінчення.

5. Поняття про угруповання та групи мікроорганізмів

Одним з найважливіших факторів діяльності мікроорганізмів у ґрунті, який має суттєвий вплив на хід і інтенсивність всіх процесів, є формування

природних угруповань, в яких всі члени працюють злагоджено і взаємозалежно. Це асоціації і ланцюги. При рості асоціація швидше і повніше засвоює субстрат, ніж окремо кожна популяція, що входить до її складу. У ланцюгах кожний наступний організм засвоює субстрат, який є кінцевим продуктом діяльності. В результаті мікроорганізми виявляються здатними утилізувати безліч різних з'єднань - природних і створюваних людиною (ксеробіотиків). Найбільш стійкі природні з'єднання - лігнін і гумус - теж піддаються мікробної деградації, хоча і більш повільно, ніж інші речовини рослинного походження.

Сукупність мікроорганізмів, здатних здійснювати одну і ту ж загальну фізіологічну функцію в ланцюзі перетворення речовин в природі, в мікробіології прийнято називати групою. Прикладами можуть служити мікроорганізми, що беруть участь в перетвореннях азоту (нітріфікатори, амоніфікаторів, денітріфікатори, азотріфіксатори) або сірки (сірчані, тіонові, сульфатредуруючі). Такий поділ мікроорганізмів на групи закріпилося в ґрунтової мікробіології завдяки широкому впровадженню принципу елективних Виноградського: в специфічних виборчих умовах може працювати тільки певний мікроорганізм або група організмів з чітко відокремленої функцією. В останнє десятиліття було отримано багато доказів зміни функцій у одного і того ж виду мікроорганізму в залежності від умов. Наприклад, типовий азотфіксуючий мікроорганізм при надлишку нітратів і в анаеробних умовах здійснює денітрифікацію і не фіксує, а виділяє N_2 . Отже, поняття групи не можна вважати строго обмеженим певним набором видів. Це рухлива угруповання мікроорганізмів, виявляють в даний момент певну активність при заданих умовах середовища.

Питання для самоперевірки:

1. Що таке мікробний метаболізм?
2. З чого складається кругообіг вуглецю?
3. Хто такі хемолітоавтотрофи?
4. Хто такі фотолітоавтотрофи?
5. Хто такі хемоорганогетеротрофи?
6. Що таке природні угруповання?
7. Що таке групи?
8. Що таке ферменти?
9. Які каталізатори в ґрунті?

Тема 8. Цикл вуглецю

1. Процеси зв'язування (фіксації) CO_2 .
2. Інші шляхи перетворення одновуглецевих з'єднань.
3. Розкладання складних безазотистих речовин.
4. Похований вуглець і його мобілізація.

1. Процеси зв'язування (фіксації) CO₂.

Цикл вуглецю в ґрунті - основний геохімічний цикл на планеті, який забезпечує стабільність вуглець-кисневої системи Землі. З кругообігом вуглецю пов'язані найважливіші процеси - фотосинтез і доля ґрунтової органічної речовини. Від динаміки цих процесів залежить стан наземного покриву і атмосфери.

В кругообігу вуглецю і кисню знаходить найбільш явний вираз взаємна залежність і зв'язок всіх живих істот на Землі. Завдяки участі в цьому циклі мікроорганізмів ґрунту як деструктивної ланки відбувається замикання кругообігу і відбувається циклічне перетворення речовин і енергії в біосфері. У цьому найголовніша функція ґрунтових мікроорганізмів.

У циклі вуглецю можна виділити дві найважливіші ланки, що мають планетарні масштаби і пов'язаних з виділенням і поглинанням кисню:

- 1) фіксація CO₂ в процесі фотосинтезу і генерація кисню;
- 2) мінералізація органічних речовин з виділенням CO₂ і витратою кисню.

Перший процес відбувається в основному рослинами, другий - мікроорганізмами.

2. Інші шляхи перетворення одновуглецевих з'єднань.

Вуглець у складі біосфери представлений в різноманітних формах – від найпростіших одновуглецевих з'єднань до найскладніших молекул лігніну. Ми розглянемо різні механізми синтезу вуглецевих сполук за участю мікроорганізмів ґрунту і розкладання органічних речовин в ряду від найбільш простих до складних і стабільним формам вуглецевих сполук.

З вуглекислоти створюється вся первинна органічна продукція. Вміст її в атмосфері близько 0,03%, в ґрунтовому повітрі - на порядок більше. Біологічне зв'язування CO₂ відбувається в процесах фотосинтезу, хемосинтезу і гетеротрофної фіксації. Фотосинтез йде в основному в наземному шарі біосфери, два останніх процесу - переважно в ґрунті.

Фіксація CO₂ в фотосинтезі відбувається за рахунок світлової енергії. На цей процес в біосфері витрачається 10,1% енергії Сонця, що потрапляє на Землю. Запасена в продуктах фотосинтезу енергія служить основним енергетичним джерелом для людства. В результаті фотосинтезу на Землі щорічно створюється 150 млрд т органічної речовини і виділяється 200 млрд т вільного O₂. Фотосинтез здійснюється клітинами вищих рослин, водоростей і деякими бактеріями.

У фотосинтезі беруть участь пігменти, що містяться в хлоропластах (у рослин), в хроматофорах (у водоростей) або в мембранних структурах бактерій - хлоросомах, тилакоїди, фікобілісоми, в цитоплазматичній мембрані.

В основі фотосинтезу лежить окисно-відновний процес, в якому електрони переносяться від донора-відновника до акцептора. Відновлювачем

в рослинному фотосинтезі виступає молекула води, акцептором - CO_2 . При цьому утворюється органічна речовина і виділяється кисень. У бактерій донорами електрона можуть бути водень, сірка, сірководень, органічні сполуки, і кисень в цьому процесі не виділяється.

Фіксація CO_2 у автотрофних організмів відбувається за рахунок універсального механізму, відомого як цикл Калвіна, або рибібулозофосфатний цикл. У зелених бактерій роду *Chlorobium* є циклічний механізм фіксації CO_2 , відмінний від циклу Калвіна. В його основі - реакції відновного карбоксилування органічних кислот, що отримали назву циклу Арнона.

Фототрофні прокаріоти складають групу мікроорганізмів з різними ставленням до кисню - від строгих анаеробів до організмів, у яких кисень утворюється внутрішньоклітинно. Є факультативні анаероби, аеротолерантні форми і мікроаерофіли. Молекулярний кисень у фотосинтезуючих прокаріотів репресує синтез фотосинтетичних пігментів і зупиняє тим самим фототрофний спосіб існування.

З фототрофних прокаріотів в ґрунтах є ціанобактерії, галобактерії і пурпурні бактерії роду *Rhodospseudomonas*. Деякі фототрофні прокаріоти розвиваються на мохах, папороті, на вищих рослинах, вони вступають також в більш тісні асоціації з іншими організмами, наприклад ціанобактерії з грибами утворюють лишайникові симбіози.

Фіксація CO_2 в хемосинтезом відбувається за рахунок енергії окислення зовнішнього неорганічного донора електрона. Цей процес був описаний вперше С.Н. Виноградским в кінці минулого століття і названий аноергоксидацій. Хемоавтотрофи відомі тільки серед бактерій. До хемосинтезуючих організмів відносяться нітріфікатори, карбоксидобактерії, сіркобактерії, тіонові залізобактерії, водневі бактерії. Вони називаються так по субстратах окислення, якими можуть бути NH_3 , NO_2^- , CO , HS^- , S , Fe , H_2 . Деякі види - облігатні хемолітоавтотрофи інші - факультативні. До останніх відносяться карбоксидобактерії і водневі бактерія. За відсутності органічних речовин вони використовують енергію окислення водню або окису вуглецю для фіксації CO_2 , а при наявності органічних сполук переходять на гетеротрофний тип харчування, т. е. ведуть себе як міксотрофи.

До гетеротрофного зв'язування вуглекислоти здатні такі фотоавтотрофи, як вищі рослини. У мікроорганізмів цю здатність вперше виявив А.Ф. Лебедев (1921) при роботі з грибами, а в 1936 р підтвердили експериментально на бактеріях Х. Вуд і К. Веркман. Акцепторами CO можуть бути різні органічні кислоти, найчастіше піровиноградна (реакція Вуда - Веркман):

Більше 10% вуглецю біомаси гетеротрофних мікроорганізмів може бути з CO_2 , як це було показано в дослідях з дріжджами при використанні міченої $^{14}\text{C}_2$.

3. Розкладання складних безазотистих речовин.

Утворення метану біологічним шляхом з CO_2 та інших одновуглецевих джерел - метанове бродіння - відбувається в болотах, торфовищах, в мулових відкладеннях озер, в метантанк, в рубці жуйних тварин. У ґрунті цей процес протікає там, де складаються анаеробні умови і утворюється водень в первинних процесах анаеробного перетворення органічних речовин.

Метаноутворюючі бактерії (меганогени) - вторинні анаероби, так як вони переробляють продукти, що надходять від інших анаеробів. Метан утворюється за рахунок відновлення CO , мурашиної кислоти або метанолу воднем.

Приблизно 1/3 природного метану утворюється з CO . У газовій атмосфері торфовищ метан складає в середньому більше 30 %. Один з найбільш відомих збудників метанового бродіння - *Methanosarcina barkeri*. Цей мікроорганізм утворює конгломерати клітин з газовими вакуолями, що надає йому властивість спливати на поверхню при заповненні вакуолей. Після «підбурювання» метану клітини збільшують щільність і опускаються на дно в анаеробну зону, де знову здійснюють процес утворення метану. Група метаноутворюючих бактерій гетерогенна. Серед них є кокковидна, паличкоподібні, сарциноподібні організми і спірили. Всі метаногенні бактерії відносяться до архебактерій.

Метан, крім біологічного шляху, утворюється і в результаті геохімічних процесів. Він становить основну частину природних вуглеводневих газів.

Окислення метану - біологічний процес, активно протікає в районах метаногенеза - в місцях газових і нафтових родовищ, в перезволожених ґрунтах, в поверхневій пливці боліт. Метанокислі бактерії перехоплюють метан, який утворюється в анаеробній зоні, і окислюють його до CO_2 через метанол, формальдегід і мурашину кислоту.

Цей шлях дисиміляції (катаболізму) здійснюється за участю ферментів ланцюга перенесення електрона. Асиміляція вуглецю метану відбувається на рівні формальдегіду декількома шляхами, відмінними від автотрофної фіксації CO_2 в циклі Калвіна. Мікроорганізми, що окислюють метан, отримали назву метілотрофів. Серед них є облігатні форми, які використовують в якості вуглецевого джерела живлення метан або його похідні - метанол і метиламін, і факультативні метілотрофі, асиміляційні як одинвуглецевого з'єднання (метанол, формальдегід, метиламін, але не метан), так і інші органічні речовини. Облігатні метілотрофов - група метанокислих бактерій родини *Methylomonadaceae*, які відносять до пологів *Methylomonas*, *Methylobacillus*, *Methylococcus*, *Methylosinus* і ін. Хоча формально їх слід вважати гетеротрофами (метан - органічна речовина), але за багатьма морфологічним і фізіологічним ознаками вони близькі до таких літоавтотрофів, як нітрифікуючі бактерії сімейства *Nitrobacteriaceae*. Процес окислення метану супроводжується у них окисленням аміаку до нітритів, вони мають добре розвинену систему внутрішньоклітинних цитоплазматичних мембран, шляхи метаболізму метанокислих бактерій схожі з такими автотрофних нітратних бактерій.

Серед факультативних метилотрофів відомі не тільки прокаріоти, але і представники одноклітинних грибів. Метилотрофні дріжджі відносяться до двох близьким родам *Pichia* і *Hansenula* (сумчасті з *Ascomycetes*) або ж до недосконалих з роду *Candida*. Найбільш добре вивчений вид - *C. boidinii*. Він активно зростає на метанолі і використовується в промисловості для отримання мікробного білка.

Мікроорганізми-метилотрофи, особливо метанокислі бактерії, залучаючи в біотичний кругообіг одновуглецевого з'єднання групи метану, вносять значний вклад в глобальний цикл вуглецю, замикаючи трофічні ланцюги в специфічних нішах біосфери. Вони представляють інтерес і в практичному відношенні як продуценти білка з дешевої сировини, а також як засіб боротьби з метаном у вугільних шахтах.

Окислення окису вуглецю мікроорганізмами - процес, який підтримує природну рівновагу цього газу в біосфері. CO утворюється техногенним шляхом в результаті згорання різних видів палива. Існують і природні джерела чадного газу - виверження вулканів і біохімічні реакції фотосинтезу, що призводять до розпаду порфіринового кільця хлорофілу. Видалення окису вуглецю з атмосфери відбувається в результаті її поглинання ґрунтом і окислення мікроорганізмами. Щорічно ґрунт поглинає $4 \cdot 10^9$ г CO, що лише трохи менше, ніж утворюється при згорянні палива. Таким чином, саме ґрунт підтримує рівноважний стан окису вуглецю в атмосфері.

У окисленні окису вуглецю беруть участь мікроорганізми групи карбоксидобактерій, які не володіють морфофізіологічною єдністю і відносяться до різних таксономічних підрозділів. Серед них багато нових недавно відкритих бактерій; *Seliberia carboxydohydrogena*, *Pseudomonas gazotropha*, *Comamonas compransoris*, *Achromobacter carboxydus*. Карбоксидобактерії - автотрофи. Утворена внаслідок окислення CO вуглекислота фіксується в процесах анаболізму автотрофно через цикл Калвіна, а не метилотрофних. Але автотрофом карбоксидобактерій не облігатна. Вони здатні і до органотрофного росту, в тому числі на метанолі. Однак високі концентрації органічних речовин пригнічують їх розвиток, на підставі чого їх відносять до оліготрофних угруповань ґрунтів. Г.А. Заварзін (1978) відносить їх до мікрофлори розсіювання. Крім карбоксидобактерій CO окислюють неспецифічні мікроорганізми в процесах кометаболізму. Можливо, за масштабами цей процес значно перевищує окислення CO карбоксидобактеріями.

Складні безазотисті сполуки, що потрапляють в ґрунт в складі рослинних залишків, - це в основному полімери. До них належать різні геміцелюлози, пектини, крохмаль, клітковина (целюлоза) і лігнін. Меншу частку складають жири, воски, вуглеводи.

Першими деструкторами полімерів можуть виступати лише ті мікроорганізми, які мають гідролітичні ферменти, за що вони і отримали назву гідролітиків. В аеробній зоні такими мікробами-гідролітиками є гриби, деякі головним чином бактерії, в тому числі актиноміцети. У анаеробній зоні

гідролітиків представлені тільки бактеріями в основному з групи клостридій. Гідролітичні ферменти, виділяються цими мікроорганізмами в зовнішнє середовище, накопичуються в ґрунті і утворюють ферментний пул - той запас або резерв, який може продовжувати свою роботу, коли мікробна діяльність пригнічена в силу будь-яких причин. Перетворення полімерів при доступі кисню відбуваються глибоко, до звільнення CO₂, і лише невелика частина продуктів розпаду потрапляє «в зону розсіювання», де оліготрофні мікроорганізми аеробної зони закінчують переробку цих продуктів, збираючи їх з середовища, де вони розсіяні в низькій концентрації. Такі оліготрофні мікроорганізми представлені простекобактеріями і гіфомікробами.

В анаеробних умовах в процесі первинного розкладання органічних речовин в якості продуктів розпаду утворюються жирні кислоти і молекулярний водень, який мігрує в аеробну зону, де піддається окисленню водневими бактеріями, а також включається в метаболічні шляхи інших бактерій. Частина водню в анаеробній зоні використовується вторинними анаеробами, наприклад метаногенні бактерій, які відновлюють CO₂ до метану, який теж мігрує в окислювальну зону і там вловлюється метанокислими бактеріями. Жирні кислоти надходять до вторинних анаеробів, наприклад сульфатредуючих і денітрифікуючих бактерій, які використовують їх як джерела вуглецю і енергії при відновленні неорганічних акцепторів електрона, таких як сульфати або нітрати.

Частина продуктів розкладання органічних речовин анаеробної зони потрапляє до мікрофлори розсіювання, або оліготрофів-анаеробів. Таксономічний склад цих бактерій вивчений слабо. Нещодавно були відкриті нові мікроаерофільні бактерії (Дуда, 1985), що мають незвичайні структури - позаклітинні газові балони, що представляють собою наповнені газом бульбочковидні утворення, які обмежені тонкою мембраною і прикріплені до клітинної стінки бактерії. До великих газових балонів іноді прикріплюється одночасно до десятка і більш бактеріальних клітин. Передбачається, що ці структури відіграють важливу роль в газовому обміні у бактерій.

Розглянемо шляхи і способи переробки мікроорганізмами окремих груп полімерних речовин рослинного походження в ґрунті.

Крохмаль - запасний полісахарид рослин, який накопичується головним чином в насінні, кореневищах, цибулинах і бульбах, де його вміст може досягати 70-80%. Крохмаль, як і целюлоза, відноситься до групи гомополісахаридів, або гомогліканів, так як він складається тільки з молекул глюкози.

Пектини в рослинах утворюють міжклітинний речовина, з якого складаються так звані серединні пластинки, що з'єднують між собою окремі клітини. Вони надають рослинним тканинам міцність. Особливо багато пектину в ягодах і плодах. У Антонівських яблуках, наприклад, вміст пектину сягає 30%. Свою назву пектини (від грец. Pektos - холодець) отримали завдяки желеючій здібності.

У хімічному відношенні пектини - це кислі полісахариди, нерозгалужені полімери галактуринової кислоти, карбоксильні групи якої повністю або частково етерифіковані метанолом. Часто вони мають також бічні ланцюги з моносахаридів. Пектинові речовини – це суміш нерозчинного у воді протопектину, розчинного пектину, слабо або повністю неетерифіцированих пектиною і пектиною кислотою і їх солей. В складі серединних платінок пектинові речовини представлені головним чином нерозчинним протопектином.

Целюлоза - найбільш поширене вуглецеве з'єднання в природі, синтез її за масштабами займає перше місце. Целюлозу в основному створюють вищі рослини, які на 40-70 % складаються з клітковини. У бавовні і льоні вміст целюлози досягає 80-95 %. Синтез целюлози пов'язаний з її розкладанням мікроорганізмами. Розкладання целюлози – ледь чи не найбільший за своїми масштабами природний деструкційний процес. Саме в цій ланці кругообігу вуглецю ґрунтові мікроорганізми виступають як геохімічні агенти, що забезпечують повернення вуглецю в атмосферу у вигляді CO_2 , необхідної для фотосинтезу. В цьому полягає основне, але не єдине значення мікробного розкладання целюлози. З цим процесом пов'язано утворення в ґрунті гумусових речовин і формування ґрунтової структури. Особливо важливо підкреслити участь в цьому процесі мікроорганізмів, оскільки ні тварини, ні рослини, як правило, целюлозу не здатні розкладати. Навіть жуйні тварини, що харчуються рослинною їжею з високим вмістом целюлози, не можуть її засвоювати без допомоги тих мікроорганізмів, які живуть в рубці.

Дуже рідко здатність розкладати целюлозу виявляється у безхребетних тварин: у деяких молюсків (наприклад, у виноградної равлики), у корабельного хробака, у найпростіших з кишечника термітів, личинок жуків і т. п.

Целюлоза є лінійний гомополісахаридом, що складається з глюкозних одиниць. Молекулярна маса до 500 000. В одній молекулі целюлози до 14 тис. молекул α -D-глюкози. Целюлозні волокна включають мікрофібрили і міцели (кристалітів) - щільно упаковані ланцюга макромолекул, що чергуються з аморфними, або паракристалічними, ділянками. Наявність цих ділянок в структурі целюлози пояснюється її набухаємист'ю і деякі інші властивості, що відрізняють целюлозу від істинно кристалічних структур. Ці ділянки в першу чергу піддаються ферментативному гідролізу. Розкладання целюлози до глюкози мікробними ферментними препаратами протікає в кілька стадій.

Геміцелюлоза - це опорна речовина в рослинах. Вона входить в склад деревини. Ксилан - полімер ксилози - займає за кількістю друге місце після целюлози. В соломі злакових його міститься 20 %, в деревині хвойних - 12, листяних - до 25 %. Геміцелюлоза крім рослин є у грибів і дріжджів, та в складі їх позаклітинних полісахаридів. Це полімери цукрів і уронових кислот. З цукрів до складу мікробних геміцеллюлоз входять гексози і часто - пентози. наприклад, полісахариди, з яких складається капсула ґрунтових дріжджів роду *Piroumyces*, мають в основному ланцюзі повторювані ланки з глюкуроною

кислотою і манози, а в бічних ланцюгах - галактозу; позаклітинні полісахариди інших дріжджів - роду *Cryptococcus* містять глюкуронову кислоту, манозу і ксилозу. Розкладання геміцелюлоз може здійснюватися різними ґрунтовими мікроорганізмами.

Жири входять до складу всіх рослинних і тваринних тканин. Деякі органи рослин, наприклад насіння, бувають дуже багаті жирами. У ґрунті, збагаченої гумусом і рослинними залишками, фракція, яка виділяється органічними розчинниками, може становити 3% і більше.

4. Похований вуглець і його мобілізація.

Вуглеводні в ґрунті представлені газоподібними (метан, етан, етилен і ін.), рідкими і твердими речовинами; вони можуть бути аліфатичними та циклічними сполуками. Газоподібні вуглеводні, такі як пропан, з'являються в ґрунті з нижчих шарів. Їх підвищена концентрація в ґрунті відповідає газових родовищ. У таких ґрунтах спостерігається висока чисельність вуглеводноокислих мікроорганізмів - біологічних агентів видалення вуглеводнів. На визначенні цих бактерій в ґрунті засновані методи біологічної розвідки газових і нафтових родовищ.

Аліфатичні вуглеводні з довгим ланцюгом [C₂-C₁₆]. Утилізація вуглеводнів відбувається в окислювальних умовах, так як перший етап впливу на вуглеводневий ланцюг - окислення кінцевого вуглецю ферментами оксигенази. Подальше окислення протікає по шляху, який відомий як р-окислення жирних кислот. При низькому парціальному тиску кисню відбувається накопичення проміжних продуктів окислення вуглеводнів - жирних кислот, починаючи з C₃ - пропіонової кислоти. Розкладання мікроорганізмами ароматичних вуглеводнів в ґрунті має дуже велике значення в кругообігу вуглецю, так як ці сполуки входять як складові частини в молекули лігніну.

Отже, більшість вуглеводнів частково або повністю окислюються мікроорганізмами. Цей процес важливий в аспекті самоочищення ґрунту від забруднень нафтою і продуктами її переробки.

Лігнін (від лат. *Lignum* - дерево, деревина) синтезується тільки вищими рослинами і в кількісному відношенні поступається тільки целюлозі і геміцелюлози. У деревині листяних порід дерев лігніну міститься 18-25 %, хвойних - до 30 %. У рослинному організмі це кінцевий продукт обміну, виконує тільки механічні функції: він відноситься до інкрустуючих речовин клітинної стінки. Лігнін викликає одеревеніння клітин і надає їм більшу міцність. Якщо целюлозні мікрофібрили порівняти з арматурою залізобетонних конструкцій, то лігніну слід відвести роль бетону. Хімічна будова лігніну остаточно не встановлено. Відомо, що в різних рослинах він неоднорідний. Складність структури визначається великим числом полімеризованих мономерних блоків, які представляють собою похідні фенілпропана.

Основний мономер лігніну - спирт; він становить головний скелет лігніну хвойних. У лігніну листяних порід є ще спирт.

Лігнін не розчиняється ні у воді, ні в органічних розчинниках, але розчиняється в лугах, дає кольорові реакції, характерні для фенолів. Похований вуглець і його мобілізація.

Питання для самоперевірки:

1. Які процеси пов'язані з кругообігом вуглецю?
2. Які дві ланки виділяють в циклі вуглецю?
3. Що таке цикл Калвіна?
4. Які ви знаєте метаноутворюючі бактерії?
5. Похований вуглець.
6. Що таке лігнін?

Тема 9. Перетворення кисню.

1. Утворення і окислення молекулярного водню.
2. Кругообіг азоту
3. Амоніфікація азоту в ґрунті.
4. Нітрифікація азоту.
5. Процес денітрифікації в ґрунті.
6. Кругообіг сірки.

1. Утворення і окислення молекулярного водню.

Кисень - найпоширеніший хімічний елемент на Землі: він становить за масою більшу частину гідросфери в складі води (~ 6 %), майже половину мінералів літосфери (7 %) і в вільному стані знаходиться в атмосфері (~ 29 %). Його наявність в повітрі визначає всі основні хімічні реакції на поверхні нашої планети. У біомасі живих організмів близько 70 % кисню в складі всіх найважливіших макромолекул клітини - білків, жирів, вуглеводів, нуклеїнових і аденозин-фосфорних кислот.

Інтенсивність процесів утворення і споживання CO_2 і CO залежить від сезону, так як вона є наслідком активності живих систем. Відомо, наприклад, що концентрація CO_2 в атмосфері максимальна взимку, коли знижується або припиняється фотосинтез, а процеси деструкції органічних речовин тривають. Відповідно влітку CO_2 в повітрі міститься в мінімумі.

З фотосинтезом пов'язано походження молекулярного кисню в атмосфері нашої планети. Першим джерелом кисню були, мабуть, предки ціанобактерій - фотосинтезуючі прокаріоти, які виділяють O_2 . Кисневий фотосинтез закріпився в процесі еволюції у водоростей і вищих рослин. Таким чином, весь вільний кисень в атмосфері Землі має біогенне походження.

Молекулярний кисень, як кінцевий акцептор електронів при окисленні субстратів дихання, абсолютно необхідний для аеробного життя. Для строго

анаеробних організмів кисень токсичний. Відомі токсичні ефекти молекулярного кисню і його похідних і для аеробів: відбувається окислення клітинних метаболітів, які активно функціонують у відновленій формі. При фотосинтезі відомо явище фотодинамічного ефекту, в результаті якого виникає синглетний кисень, токсична дія якого проявляється в пошкодженні важливих клітинних компонентів. Дуже токсичні для прокаріотів продукти неповного відновлення O_2 – супероксидні і гідроксидні радикали, захист від яких пов'язана з утворенням ферментів - супероксиддисмутази, каталази, пероксидази, що розкладають перекис водню H_2O_2 .

За поширенням в біосфері водень займає третє місце після вуглецю і кисню (від лат. *hydrogene* - народжує воду). Він входить в склад найпоширенішої в біосфері речовини - води. Водень міститься у всіх органічних сполуках, в природних газах, в покладах нафти, торфу і вугілля. У ґрунті водень входить до складу гумусу. В атмосфері його дуже мало. З мікрогазів атмосфери водень займає за значенням і масштабами кругообігу перше місце.

У звичайних умовах водень вступає в реакції лише з небагатьма елементами, але при нагріванні дає радикал H^+ і взаємодіє з багатьма елементами. З'єднуючись з киснем, він утворює воду і при цьому виділяється енергія. Реакція отримала назву «гримучого газу», так як вона протікає при температурі понад $550^\circ C$ з вибухом. Цей процес лежить в основі отримання азотних добрив за методом Габера - Боша. У біохімічних процесах трансгідрування водень включається в реакції перенесення електронів і протонів.

На основі міжвидового перенесення водню за рахунок його утворення і споживання в природних екосистемах створюються міцні мікробні асоціації, членів яких іноді важко отримати у вигляді чистих культур. Такими є багато асоціації за участю метаногенних бактерій, целлюлозобродних анаеробів, азотфіксаторів. Діяльність такого роду асоціацій забезпечує активний перебіг складних багатоступеневих процесів перетворення полімерних субстратів в ґрунті, таких як розкладання целюлози, пектину, ароматичних сполук. Водень в цих процесах виступає як ключовий метаболіт, що зв'язує в одну систему роботу багатьох мікроорганізмів аеробного і анаеробної зон.

2. Кругообіг азоту

Азот - один з головних біофільний елементів. Він входить до складу основних полімерів будь-якої живої клітини - структурних білків і білків ферментів, нуклеїнових і аденозинфосфорних кислот. Його перетворення в біосфері визначають роботу головної ланки біологічного циклу - утворення первинної рослинної продукції.

Великі запаси азоту на нашій планеті представлені його відновленими і окисленими газоподібними формами (N_2 , NH_3 , N_2O , NO , NO_2), які входять до складу атмосфери Землі і містяться в ґрунтовому повітрі. Найбільшу частину

атмосферних газів становить молекулярний азот - 78,09 % за обсягом або 75,6 % по масі.

У ґрунті іммобілізовано азоту в гумусі і біомасі мікроорганізмів в три рази більше, ніж в рослинах і тваринах, разом узятих. При цьому азот в ґрунті часто буває в першому мінімумі з точки зору забезпечення харчування рослин, так як основна маса ґрунтового азоту укладена в недоступних рослинам складних органічних сполуках, які мінералізуються дуже повільно. Ця обставина призводить до необхідності підживлювати рослини азотними добривами.

З ґрунту з урожаєм відбувається постійний виніс азоту, що перевищує 1000 млн т / рік. Виробництво мінеральних азотних добрив, що обчислюються 600-700 млн т / рік (по азоту), вимагає великих енерговитрат, які складають в ряді розвинених країн 40 % і більше від загального обсягу енергоспоживання в сільському господарстві. У той же час коефіцієнт їх використання рослинами не перевищує 50 %. Отже, при широкому застосуванні мінеральних азотних добрив дуже багато азоту не включається в урожай і надлишки його викликають забруднення окремих екосистем і біосфери в цілому, що призводить до негативних наслідків. Таким чином, проблема азоту перетворилася на глобальну соціальну проблему. У зв'язку з циклом азоту в природі повинні вирішуватися найважливіші завдання життєзабезпечення людства: зниження витрат енерговитрат на мінеральні добрива, охорону природного середовища, розробку оптимізованих режимів для ґрунту з метою отримання високих врожаїв без порушення потенційної родючості через втрати гумусу, створення нових способів контролю і управління біологічним азотом.

Бульбочкові бактерії забезпечують від 30 до 70 % потреби рослин в азоті. Багаторічна практика застосування ризоторфіном показує, що він підвищує урожай зерна сої на 2 - 5 ц / га, гороху на 1-2 ц / га, сіна люцерни і конюшини на 5-8 ц / га. При цьому вміст білка в урожаї підвищується на 2-3 %. Найбільш високий господарський ефект ризоторфін дає лише при дотриманні прогресивної технології обробітку бобових культур. Висів оброблених ризоторфіном насіння необхідно проводити під вологий ґрунт, удобрений фосфором, калієм і мікроелементами, особливо молібденом. На ґрунтах слабо окультурених, бідних азотом, застосування ризоторфіном слід поєднувати з внесенням невеликих доз мінерального азоту - не більше 45 кг / га. На добре окультурених ґрунтах використання ризоторфіном виключає необхідність внесення мінерального азоту під всі види бобових.

Інокуляція бобових бульбочкових бактерій особливо ефективна на площах, де раніше не вирощувалась дана бобова культура і відповідні специфічні бактерії в ґрунті відсутні.

Іммобілізований азот - найбільш лабільна частина органічного азоту ґрунту. Цей азот мінералізується в ґрунті в першу чергу і є найближчим резервом в харчуванні рослин. Частина іммобілізованого азоту добрив включається у фракції ґрунтового гумусу, стійкі до розкладання. Мікробні

клітини виїдають найпростішими і відбувається реутилізацію азоту. Через мікробні клітини в ґрунті проходить потік азоту, в 2-3 рази перевищує щорічний винос азоту з урожаєм; 10 - 30% азоту мікробної біомаси надходить в рослини. У ґрунтах Нечорноземної зони СРСР максимально можливі величини потоку азоту через мікробну біомасу визначаються в 250- 1400 кг N / га за сезон. Нижня межа потоку азоту дорівнює 85 - 160 кг N / га.

3. Амоніфікація азоту в ґрунті.

Амоніфікація — процес розкладу органічних азотистих речовин з виділенням аміаку. Амоніфікація, незалежно від джерел їх надходження у водойми, відбувається за участю мікроорганізмів і закінчується утворенням вільного аміаку (NH_3). В процесі життєдіяльності та загибелі гідробіонтів у водойми потрапляє багато азотмістких органічних речовин. Вони мінералізуються за допомогою гнилісних бактерій, уробактерій, актиноміцетів, грибів. Це один із найважливіших етапів кругообігу азоту в природі, який приводить до збагачення ґрунту, донних відкладів і води легко засвоюваними формами азоту.

Важливою ланкою процесу амоніфікації є ферментативний гідроліз органічних речовин до більш простих сполук, які можуть засвоюватись гідробіонтами в метаболічних процесах. Розщеплення органічних речовин у водному середовищі під дією мікроорганізмів характеризується як процес розкладу. Внаслідок гниття з відмерлих рослин і тварин та різних білокмістких залишків утворюються мінеральні сполуки. В процесі розкладу органічних речовин приймають участь різні групи бактерій, зокрема, анаеробні, факультативно анаеробні (*Bacillus cereus*, *B. subtilis*, *Proteus vulgaris*) та облігатно анаеробні (*Clostridium putrificum*) і інші бактерії, деякі види мікроскопічних грибів.

За допомогою протеолітичних ферментів мікроорганізми розщеплюють білки до амінокислот (процеси дезамінування, декарбоксилювання) і приводять до утворення NH_3 , H_2S , CO_2 , органічних кислот, амінів та інших сполук, у тому числі речовин, які видають неприємний гнилісний запах (індол, скатол, меркаптани). Саме цим пояснюється неприємний гнилісний запах донних відкладів малопротічних водойм та застійних зон озер і водосховищ.

4. Нітрифікація азоту.

Нітрифікація — це мікробіологічний процес окиснення аміаку до азотистої кислоти або її самої далі до азотної кислоти. Відбувається в аеробних умовах в ґрунті та природних водах. Часто може викликати появу в них нітратів в токсичній кількості, а оскільки нітрати — найбільш активно мігруюча в розчині сполука азоту — їх винесення з ґрунту в розташовані нижче по схилу водоймища, що спричиняє за собою евтрофікацію цих водоймищ.

Нітрифікація проходить в дві стадії, які здійснюються різними мікроорганізмами (хоча деякі виконують обидві стадії). Перша стадія — окиснення аміаку до азотистої кислоти (вірніше, її аніону), яке здійснюють нітрифікуючі бактерії (роди *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*, *Nitrospiraceae*, *Nitrosolobus*, *Nitrosovibrio*).

Друга стадія — окиснення аніону азотистої кислоти до аніону азотної, здійснюється нітрифікуючими бактеріями (роди *Nitrobacter*, *Nitrospiraceae*, *Nitrococcus*).

Обидві групи бактерій є obligatними аеробами, оптимальна для їх розвитку температура 25—30 градусів за Цельсієм і pH 7,5—8,0. У кислому середовищі процес не йде. Всі ці бактерії — грам-негативні автотрофи (літотрофи), що використовують енергію окиснення сполук азоту для синтезу органічних речовин з вуглекислого газу. Морфологічно ці групи різноманітні, в більшості своїй дрібні, рухомі, з полярним або перитрихальним джгутикуванням. Окиснення вони проводять на цитоплазматичній мембрані. Звільнені в ході реакцій електрони переходять в дихальний ланцюжок на цитохроми.

Особливо виділяють гетеротрофну нітрифікацію, що відбувається в усіх живих організмах і пов'язана з окисненням аміачної форми азоту без використання отриманої енергії, попутно з окисненням органічного речовини і, імовірно, за допомогою кисню, що утворюється при розпаді пероксида водню. З цим процесом пов'язано походження чилійської селітри а також вся нітрифікація в ґрунтах і водоймищах з низькими значеннями pH.

5. Процес денітрифікації в ґрунті.

Денітрифікація (дісимиляційна денітрифікація) — клас мікробіологічних процесів відновлення нітратів до нітритів і далі до газоподібних оксидів і молекулярного азоту. В результаті цих процесів азот повертається до атмосфери і стає недоступним для більшості організмів.

Денітрифікація (дісимиляційна денітрифікація) — клас мікробіологічних процесів відновлення нітратів до нітритів і далі до газоподібних оксидів і молекулярного азоту. В результаті цих процесів азот повертається до атмосфери і стає недоступним для більшості організмів.

Ферменти, що використовуються для денітрифікації, називаються нітратредуктазами.

Процес протікає постадійно:



Перший етап (перехід нітратів в нітрити) здатні здійснювати як прокаріоти, так і еукаріоти (водорості, гриби, дріжджі). Проводити процес до кінця мають можливість лише прокаріоти, причому всі вони факультативні анаероби, що за наявності кисню переключаються на аеробне дихання. Багато денітрифікаторів разом з тим мають здатність до фіксації

азоту (наприклад, *Azospirillum lipoferum*). Денітрифікація, локалізована в ґрунті, дає до 70—80 % виділення N_2O (закис азоту, парниковий газ) в атмосферу.

6. Кругообіг сірки

Сірка - біогенний елемент, необхідний для життя. У білках сірка міститься в формі деяких амінокислот, входить в молекули вітамінів, коферментів, мається на рослинних ефірних маслах. У рослинах вміст сірки коливається від 0,2 до 18 %, в організмі людини - близько 4 %. Сполуки сірки в живій клітині беруть участь у важливих метаболічних процесах (наприклад, вона входить до складу ферментів нітрогенази і нітратредуктази, відповідальних за перетворення азоту - його фіксацію і відновлення).

З урожаєм з ґрунтів виноситься щорічно від 10 до 80 кг сірки на гектар залежно від біологічних особливостей сільськогосподарських рослин. Так звані безбаластні мінеральні добрива не містять сірки, і дефіцит її в ґрунті з ростом врожаїв постійно збільшується. Тому необхідно вивчення сірчаного режиму ґрунтів, розробка методів діагностики дефіциту сірки та ефективності застосування сірковмісних добрив.

Окислення сірки і її відновлення неорганічних і органічних з'єднань відбувається в аеробних і анаеробних умовах за участю різних груп мікроорганізмів. Безколірні сіркобактерії за будовою подібні з ціанобактеріями. Основна їхня відмінність від останніх - відсутність пігменту. За морфологією серед них розрізняють: одноклітинні великі рухомі (*Thiovulum*, *Macromonas*) і нерухомі (*Achromatium*) бактерії, види з дрібними спірально-видними або іншої форми клітинами (*Thiospira*, *Thiobacterium*), нитчасті багатоклітинні нерухомі (*Thiothrix*) і ковзаючі бактерії (*Beggiatoa*, *Thioploca*). Загальною ознакою всіх організмів цієї групи служить здатність відкладати внутрішньоклітинно та утворювати при окисленні HS молекулярну сірку. Механізм цього процесу і його фізіологічний сенс, можливо, різний у різних представників і до кінця ще не ясний.

С.Н. Виноградський вперше припустив можливість використання мікроорганізмами енергії окислення неорганічних сполук для синтезу органічних речовин з CO - хемосинтезу. Чітких доказів наявності хемосинтезу в чистих культурах безбарвних сіркобактерій досі не отримано. У *Beggiatoa*, наприклад, не були знайдені ферменти автотрофної асиміляції CO , а мічена CO_2 включалася в біомасу лише на 4-6%. У той час відомі факти окислення сірководню в результаті гетеротрофного життя деяких бактерій з групи безбарвних сірчаних (*Macromonas*, *Beggiatoa*) за рахунок утворення ними перекису водню при диханні. Фізіологічний сенс цього процесу полягає в детоксикації середовища шляхом розкладання утворюється токсичного продукту метаболізму - HC_3 з участю сульфідів, які окислюються до молекулярної сірки. Можливо, всі безбарвні сіркобактерії існують тільки хемогетеротрофно.

Сірководень в великих кількостях утворюється при розкладанні білкових речовин. Цей процес, що супроводжується виділенням інших летючих дурнопахнущих продуктів, зазвичай називають гниттям. Гнильні мікроорганізми можуть бути аеробними і строго анаеробними. В основному це звичайні сапротрофи родів *Bacillus*, *Clostridium* і ін. Біогенна сірка, що надходить в атмосферу у вигляді органічних летючих сполук, в основному продукт діяльності гнильних мікроорганізмів.

Сірка у вигляді сірчистого газу утворюється в результаті спалювання нафти, а частково з'являється у формі H_2S і SO_2 при виверженні вулканів. Ці сполуки окислюються в атмосфері, і утворюється сірчана кислота повертається на поверхню землі і в ґрунт. Навколо промислових районів таким шляхом відбувається сильне підкислення ґрунтів аж до повної загибелі рослинності і утворення так званих «техногенних пустель» поблизу хімічних підприємств.

Питання для самоперевірки:

1. Від чого залежить інтенсивність процесів утворення і споживання CO_2 .
2. Які ви знаєте шляхи фіксації азоту в ґрунті?
3. Які бактерії беруть участь у фіксації азоту?
4. Що таке іммобілізований азот?
5. Які бактерії беруть участь у перетворенні сірки?

Тема 10. Перетворення елементів за участі мікроорганізмів

1. Перетворення фосфору
2. Перетворення калію
3. Перетворення заліза
4. Перетворення марганцю
5. Перетворення алюмінію
6. Роль ґрунтових мікроорганізмів у перетворенні елементів

1. Перетворення фосфору

Фосфор - виключно важливий біогенний елемент. Він входить в склад найважливіших макромолекул клітини - деяких білків, нуклеїнових і аденозинфосфорних кислот. Валовий вміст фосфору в 1 га орного шару складає 1-2 т, тобто набагато більше, ніж виноситься з урожаєм. Однак фосфор в ґрунті знаходиться в недоступній для рослин органічній або мінеральній формі сполук. Основним джерелом фосфору в ґрунтах служать нерозчинні і важкорозчинні фосфорвмісні мінерали групи апатиту, головним чином фторапатит.

Коефіцієнт використання рослинами фосфору з мінеральних добрив надзвичайно низький - всього 15-20 % (азоту-50 %, калію-60-70 %). Це

обумовлено високою здатністю окислів кальцію, заліза, алюмінію та інших елементів, а також колоїдальних глин не тільки зв'язувати іони фосфору, а й міцно їх утримувати.

У рослин реакція на забезпеченість ґрунту доступними сполуками фосфору різна. Великий вплив на фосфорне живлення рослин мають мікоризні гриби - симбіонти кореневих систем. Однак значення мікроорганізмів в харчуванні рослин фосфором не зводиться тільки до мікосімбіотрофії.

Органічні фосфоровмісні з'єднання в ґрунті входять до складу гумусу, торфу, гною, рослинних і тваринних залишків. Фосфор міститься в них, на противагу азоту і сірки, в окисленій формі, у вигляді залишку фосфornoї кислоти. Найбільша пропорція фосфорорганічних сполук від загального запасу фосфору в ґрунті міститься в чорноземі (до 80 %). А найменша - в сіроземах (не більше 10 %). Велика їх частина знаходиться у формі фітину і фітатів, нуклеїнових кислот, фосфоліпідів і гексозофосфат. Живі клітини не здатні поглинати більшість фосфорорганічних з'єднань. Останні повинні бути розкладені до вільних фосфатних іонів, з яких потім знову синтезуються внутрішньоклітинно нові фосфорорганічні речовини. Фітин (сіль інозитфосфornoї кислоти) в кислих ґрунтах закріплюється у вигляді солей Fe і Al, а в лужних і нейтральних - солей Ca і Mg. Під дією мікробних ферментів від фітину відщеплюються 6 молекул HPO_4 .

Лецитин та інші фосфоліпіди - складні ефіри гліцерину і фосфornoї кислоти - входять до складу цитоплазми мембран. Фосфорні ефіри цукрів гідролізуються в тій чи іншій мірі всіма ґрунтовими мікроорганізмами. Нуклеїнові кислоти (РНК, ДНК) також містять залишки фосфornoї кислоти, які звільняються під дією що виділяються клітинами ґрунтових мікроорганізмів.

Фосфор в складі неорганічних сполук входить в структуру первинних мінералів або міститься в ґрунті у вигляді нерозчинних солей Ca, Mn, Fe і Al. Як фосфорні добрива застосовують фосфорити $[\text{Ca}(\text{PO}_4)_2]$ і апатити $[\text{Ca}(\text{OH})-\text{Ca}(\text{PO}_4)]$. Органічні кислоти накопичуються в процесі анаеробних шумувань і аеробних неповних окисленні органічних речовин грибами. Специфічні органічні кислоти продукують лишайники. Величезна маса гетеротрофних бактерій, що живуть за рахунок корневих виділень, утворюються в процесі дихання CO_2 , як і самі корені.

Стійкість фосфорних сполук до мікробного розкладання залежить від природи катіонів, з якими пов'язаний фосфат-іон. Частина фосфатних іонів фіксується фізико-хімічними та хімічними шляхами в ґрунті, інша частина зв'язується біологічно за рахунок іммобілізації в мікробних клітинах або поглинанням рослинами в процесі харчування. Втрати фосфору з ґрунту в атмосферу у вигляді летючого з'єднання РН або вимивання незначні. Виніс фосфору в моря і океани - процес односпрямований, так як фосфор переходить в опади і лише в дуже малому ступені повертається в кругообіг по харчових ланцюгах морських тварин і далі на сушу виноситься птахами в вигляді гуано.

Таким чином, загальний потік перетворень фосфору являє собою осадовий біогеохімічний цикл з утворенням в океані «недоступних сховищ».

2. Перетворення калію

Калій входить в число найважливіших елементів, необхідних для рослин. Він бере участь в обмінних процесах при синтезі амінокислот і білків, у реакціях фотосинтезу. Калій в значній мірі регулює використання рослинами азоту. Тим часом він відноситься до елементів, зміст яких у доступній формі в ґрунті нижче потреби в них рослин, і тому необхідним є внесення калію в складі комплексних мінеральних добрив (NPK).

Засвоюваний калій складає всього 1-2 % від його загальної кількості в ґрунті. Основний запас калію знаходиться в слюдах. Калій входить і в каолінит. Звільнення калію з мінералів відбувається в тих районах, де йде первинне ґрунтоутворення: в горах, на вивержених вулканічних породах. З мінералами взаємодіють і продукти розкладання мікроорганізмами рослинних залишків - поліфеноли, таніни, поліуроніди, флавоноїди, а також продукти мікробного біосинтезу, наприклад полісахариди. Деякі з цих речовин діють в розчині, інші *in situ* (деякі ферменти, кислі гетерополісахаріди). Відома роль в цьому процесі складних органічних кислот. У дослідях М. М. Сушкін і Н. П. Цюрупа з мікрокліном (8,7 % K), буттям (8,28 % K) і бентонітом (1,89 % K) в розчин вносили ґрунтові бактерії і через 100 днів виявляли звільнення з мінералів більше 50% валового калію. Рентгеноструктурний аналіз підтвердив зміни під дією бактерій.

3. Перетворення заліза

За змістом в літосфері залізо серед металів займає друге місце після алюмінію і енергійно мігрує в земній корі. Утворює близько 300 мінералів. У біосфері залізо накопичується у вигляді осадових руд, входить до складу живих клітин всіх рослин і тварин в молекулах ферментів, бере участь в кисневому обміні. Дефіцит його в ґрунті викликає функціональні розлади метаболізму - хлороз у рослин через зниження синтезу хлорофілу.

Залізо відноситься до елементів зі змінною валентністю, і це обумовлює його різну рухливість в відновлювальних і окислювальних умовах. При наявності органічних речовин і анаеробних умов Fe^{+} відновлюється до Fe^{-} і легко мігрує. При зустрічі з киснем повітря Fe^{-} окислюється, утворюючи скупчення гідроокисей $\text{Fe}(\text{OH})$ охристого кольору, що надає відповідний відтінок ґрунтів і порід (червоні і бурі суглинки і глини, жовті піски, латеритні ґрунти). У лужних ґрунтах утворюються недоступні для рослин сполуки заліза, в кислих - розчинні і їх в надлишку. І те й інше для рослин погано. У дерново підзолистих ґрунтах ілювіальні горизонти містять 4-7 % заліза, а в червоноземів його запас становить 8-17 %. Швидкість біогенного окислення заліза у багато разів перевищує хімічне окислення цього елемента.

4. Перетворення марганцю

Марганець відноситься до групи необхідних для життя мікроелементів. Його вміст у літосфері 0,1 %, але в ґрунті відносно накопичення марганцю виражено сильніше, ніж заліза, що пов'язано з його концентрацією рослинами. У вивержених породах марганець знаходиться в розсіяному стані в формі Mn^{2+} , на земній поверхні він легко окислюється. Різні форми марганцю мають різні властивості і рухливість. В біосфері марганець енергійно мігрує в окислювальному середовищі. Найбільш рухливий марганець в кислих ґрунтах тундри і лісових ландшафтів, де зміст його подекуди перевищує необхідні для рослин дози і викликає токсичний ефект. У сухих степах і пустелях в умовах нейтральною або слаболужною середовища солі марганцю мають надзвичайну стійкість до окислення і недоступні рослинам.

До складу рослин і тварин марганець входить в дуже малих кількостях (0,0001-0,00001 %). Марганець в живих організмах виконує функцію активатора деяких ферментів, які беруть участь в дихальному циклі, фотосинтезі і біосинтезі нуклеїнових кислот. При його недостатчі у рослин спостерігається пригнічення росту; поява ознак некрозу і хлорозу.

5. Перетворення алюмінію

Алюміній - один з найбільш поширених елементів і по утриманні в земній корі займає третє місце після кисню і кремнію, а з металів-перше. У ґрунті він знаходиться в складі первинних і вторинних мінералів, гідроксиду і солей, в формі різних алюмоорганічних з'єднань. Залежно від фізико-хімічних умов середовища і форми з'єднань алюміній по-різному мігрує і акумулюється в ґрунтах.

Алюміній слабо поглинається рослинами, з'єднання його малорухливі в кислих ґрунтах, наприклад в ґрунтах гумідних областей з низьким значенням рН алюміній утворює розчинні орґано комплекси з фульвокислот і активно мігрує по ґрунтовому профілю.

Один з важливих механізмів мобілізації алюмінію з кристалічних решіток алюмосилікатів - хелатизація. Утворені алюмоорганічні з'єднання широко поширені в ґрунтах. Наприклад, комплекси алюмінію з фульвокислот в значних кількостях закріплюються і накопичуються в ілювіальних горизонтах підзолистих ґрунтів.

Алюмоорганічні з'єднання не тільки утворюються в самому ґрунті, але і надходять в неї з рослинними залишками в вигляді комплексів алюмінію з органічними кислотами, амінокислотами і білками.

6. Роль ґрунтових мікроорганізмів у перетворенні елементів

Ґрунтові мікроорганізми беруть участь у перетвореннях всіх без виключення елементів, які є в земній корі. Практично немає ні одного елемента, який тим чи іншим шляхом піддавався б впливу мікроорганізмів або їх метаболітів. Дуже важливі перетворення, пов'язані з мікроелементами, які необхідні всім організмам в дуже малих дозах, але при цьому роль їх надзвичайно велика, так як вони входять до складу ферментів і визначають їх активність. Відомий ряд мікроелементів, які не входять безпосередньо в молекули ферментів, але опосередковано впливають на їх активність і напрямок обміну речовин. До таких належать миш'як, золото, срібло, платина, іридій та ін. Миш'як входить до складу всіх живих клітин в мікрокількостях. Вміст миш'яку в ґрунтах звичайно невисока – від 0,001 до 0,0001%. Воно найбільш значно в чорноземах і в органогенних горизонтах ґрунтів лісової зони. Кількість миш'яку збільшується дуже сильно за рахунок техногенних процесів.

Для багатьох елементів відомі лише окремі ланки перетворень, пов'язаних з діяльністю ґрунтових мікроорганізмів. Є відомості, наприклад, про зв'язуванні цинку і міді органічними сполуками в метаболізмі грибів, про включення кобальту в молекулу при синтезі вітаміну і ін.

Відома роль мікроорганізмів в процесах фракціонування стабільних ізотопів деяких елементів - вуглецю, азоту, сірки, селену, літію. Прикладом може служити діяльність бактерій, що беруть участь в перетвореннях сірки. За віком біогенних відкладень сірчаних руд роблять спроби визначити час появи кисню на Землі, так як воно приблизно збігається з початком сульфат редукції.

Питання для самоперевірки:

1. До яких речовин водить фосфор?
2. Якими шляхами проходить перетворення фосфору в ґрунті?
3. Де знаходиться основний запас калію?
4. Який вміст марганцю в літосфері?
5. Що таке хелатизація?
6. Яка роль ґрунтових мікроорганізмів у перетворенні елементів?

Тема 11. Біологічні процеси в ґрунтоутворенні

1. Розкладання рослинних залишків і формування підстилки.
2. Роль мікроорганізмів у розкладанні рослинних залишків

1. Розкладання рослинних залишків і формування підстилки.

Ґрунтоутворювальний процес - складна сукупність явищ перетворення і переміщення різних речовин у верхньому шарі земної кори; взаємодії малого біологічного і великого геологічного кругообігу речовин; балансу елементів,

води і тепла. З різного поєднання цих явищ, які в різній мірі виражені в конкретних умовах, складається певний тип ґрунтоутворювального процесу.

Основи вчення про елементарні ґрунтові процеси (ЕПП) були закладені працями С. А. Захарова, С. С. Неуструєва, Б. Б. Полинова. Під такими процесами розуміють ті, які відносяться тільки до ґрунту. Вони є загальними для всіх типів ґрунтів, але їх різне поєднання дає все розмаїття ґрунтового покриву. І. П. Герасимов виділяє 13 таких елементарних ґрунтових процесів, інші дослідники до 40 (1975). «Елементарними» їх назвали тому, що з них, як з цеглинок, складається весь ґрунтоутворювальний процес. Ці процеси можуть бути в свою чергу дуже складними. Деякі з них мають біологічну природу або в основі їх лежать біохімічні механізми.

Крім зазначених процесів, які обов'язково виявляються у всіх ґрунтах, хоча і в різному ступені, є ще цілий ряд інших, специфічних тільки для певних типів ґрунтоутворення. До них Т. В. Арістовская відносить глее-, ортштейно-і солеутворення. Таких ґрунтово-біологічних процесів, характерних для деяких специфічних типів ґрунтоутворення, можна виділити і більше.

Основна маса щорічно надходить в ґрунт органічної речовини укладена в відмираючих залишках і прижиттєвих виділених вищих рослин. Біомаса тварин і мікроорганізмів становить незначну частку від загальної маси рослинного походження. Які ж масштаби цих надходжень? Щорічний синтез всієї фітомаси суші досягає, за даними Н. І. Базилевич та співавторів, $115-117 * 10$ т. Розміри щорічного опаду рослинної маси виражаються величинами від $20 * 10$ до $50 * 10$ т.

Частина первинної рослинної продукції відчужується травоядними тваринами і від 10 до 60 % її повертається в ґрунт у вигляді екскрементів після переробки в кишечнику за участю мікроорганізмів. Частка відчужуваної продукції в деяких біогеоценозах може бути вельми значною – до 70 % надземного приросту. Найчастіше в природних умовах тварини споживають близько 6 % і до 20 % з екстремальної ситуації. Лише в окремі роки спостерігали залучення ховрашками в цикл харчування до 30-50 % біомаси надземного ярусу рослин. Частина врожаю і опади переносяться в товщу ґрунту безхребетними тваринами. У ґрунт безпосередньо потрапляють і прижиттєві виділення коренів рослин, розміри яких обчислюються до 30-40 % загальної продукції органічних речовин рослинами за сезон. Від 20 до 90 % фітомаси рослин в різних зонах доводиться на частку коренів, розкладання яких відбувається в різних горизонтах ґрунту. Причому відмирання частини коренів і особливо кореневих волосків відбувається не тільки періодично, але є постійний процес, що супроводжує росту. У однієї рослини жита чотиримісячного віку коренева система має довжину в 241 км, а число кореневих волосків досягає 118 м. Тривалість їх життя невелика і обчислюється днями. Значить, в ґрунт органічні речовини постійно надходять протягом усього періоду вегетації, а не тільки після відмирання рослини.

Основна маса рослинного опаду накопичується на поверхні ґрунту. З цього матеріалу в лісових екосистемах формується підстилка, під трав'янистими формаціями - ганчір'я і степовий войлок.

2. Роль мікроорганізмів у розкладанні рослинних залишків

Перетворення осаду в підстилку здійснюється складним комплексом організмів, включаючи і представників ґрунтової фауни. Характер розкладання і його швидкість визначаються трьома головними факторами: складом рослинного матеріалу, водно-термічним режимом і комплексом організмів-розкладачів. У процесі розкладання одна частина речовин повністю мінералізується, інша - консервується, третя - включається в гумус. При цьому синтезується жива біомаса мешканців підстилки, живуть сапротрофно за рахунок розкладаемого мертвого органічного субстрату; 85 % виділяється при розкладанні оксиду вуглецю припадає на частку мікроорганізмів, 15 % - на частку тварин.

При переході до мінеральних горизонтів падає загальна чисельність мікроорганізмів і мікроартропод, різко змінюється склад екологічних і таксономічних груп.

Сукцесійні зміни, таким чином, стосуються всіх груп біоти - тварин, грибів і бактерій - і відображаються на інтенсивності і спрямованості процесів розкладання. Ці зміни особливо чітко простежуються на грибних комплексах.

У групі дрібних членистоногих (мікроартропод) у міру сукцесії відбувається зміна домінування поверхневих форм підстилично-ґрунтовими, а потім ґрунтовими. Найбільш помітно це у нематод, менш-у ногохвосток і найменше-у панцирних кліщів.

У різних умовах мінералізація опаду сильно розрізняється. В субтропічному лісі, де цілий рік позитивні температури і висока вологість, щорічний опад майже цілком «згоряє» і ґрунт майже гола, без підстилки. У хвойних лісах півночі з коротким періодом позитивних температур опад розкладається повільно і накопичується в силу кліматичних умов і через хімічного складу хвої.

Питання для самоперевірки:

1. Що таке ґрунтоутворювальний процес?
2. Ким були закладені основи вчення про елементарні ґрунтові процеси?
3. Які ж масштаби надходжень органічних решток у ґрунт?
4. Де накопичується основна маса рослинного опаду?
5. Якими чинниками визначається швидкість розкладання рослинного опаду?

Тема 12. Біологічні аспекти в ґрунтоутворенні

1. Утворення і розкладання гумусу.

2. Участь ґрунтових мікроорганізмів в руйнуванні і новоутворенні мінералів.

1. Утворення і розкладання гумусу.

Накопичення відмерлих рослинних залишків у вигляді особливого шару підстилки або войлоку на поверхні ґрунту створює особливу сховище елементів живлення, які в міру розкладання поступово надходять в ґрунт. Вони або використовуються рослинами і мікроорганізмами, або акумулюються і стабілізуються в формі гумусових речовин, що визначають ґрунтову родючість. Гумус становить до 90 % загального запасу органічних речовин в ґрунтах і представлений групою високомолекулярних з'єднань різної хімічної природи, головним чином високополімерних органічних кислот. Азот в гумусі входить до складу амінокислот білкової фракції і в гетероцикли, які не руйнуються при кислотному гідролізі. Запаси гумусу в ґрунтовому покриві Землі обчислюються розмірами $(2,4 - 2,5) \cdot 10^6$ т. Найбільше гумусу в чорноземах лугових степів - від 40 до 70 т / га, найменшу кількість в ґрунтах тундри і пустель - всього 6-7 т / га.

Гумус сильно розрізняється не тільки за кількістю в ґрунтах різних типів, але і за якістю, внаслідок того, що він утворюється при розкладанні рослинних залишків неоднакового хімічного складу і в різних умовах, а в його накопиченні бере участь комплекс організмів, специфічний для кожної природної зони.

Існують різні підходи і в трактуванні і створенні наукових теорій походження гумусу. Можна виділити екологічне, біохімічне та мікробіологічне напрямки в дослідженні гумусоутворення.

Екологічний напрям розвивається головним чином в ґрунтовій зоології. Датчанин Р. Мюллер, працюючи з лісовими ґрунтами, описав три типи гумусу, які утворюються в результаті взаємодії органічних і мінеральних сполук, з одного боку, і ґрунтових організмів і рослинності - з іншого.

Біохімічна концепція гумусоутворення, в розробку якої великий внесок внесла М. М. Кононова, зводиться до визнання позаклітинного синтезу гумусових речовин з первинних структурних одиниць за участю мікробних ферментів і хімічних реакцій.

Першоджерелами гумусових речовин виступають рослинні субстрати. Вихідні структурні одиниці гумусу утворюються в результаті мікробного розкладання складових хімічних речовин рослинних залишків - целюлози, лігніну, флавоноїдів, танінів (поліфенолів), а також азотовмісних сполук - білків і їх дериватів - з подальшим ресинтезом нових продуктів за участю мікроорганізмів і мікробних ферментів. Весь шлях утворення гумусу, по Кононовій, розбивається на етапи, в яких беруть участь мікроорганізми і їх ферменти, якої реакції протікають хімічним шляхом. Гуміфікація завжди супроводжується великою втратою маси розкладається рослинного матеріалу, вона досягає 15 % від вихідних величин. Мінералізація частини складових

речовин до СО призводить до звуження відносини C: N від 4 в підстилці до 2 - в гумусі.

У процесах перетворення органічних речовин в гумус найважливіше значення має взаємодія мікроорганізмів і продуктів їх життєдіяльності, в тому числі і продуктів розкладання рослинних залишків, з мінеральною частиною ґрунту, особливо з глинистими мінералами. Позитивний вплив глинистих мінералів на утворення гумусоподібних полімерів мікроорганізмами пояснюють концентрацією ферментів і органічного субстрату на поверхні мінералів. З іншого боку, фізико-хімічну взаємодію новоутворених гумусових речовин з мінералами оберігає їх від швидкого залучення в біохімічний кругообіг і сприяє закріпленню гумусу в ґрунті. Тому ґрунти важкого механічного складу більш гумусовані, ніж легкі в межах одного і того ж типу. Як зазначалося вище, найбільш багаті гумусом чорноземи, де багата трав'яниста рослинність і активна діяльність мікроорганізмів сприяють рясному утворенню гумусових речовин, а високий вміст глинистих мінералів забезпечує їх закріплення в ґрунті.

Мікробіологічна концепція утворення ґрунтового гумусу зародилася ще в минулому столітті (С. П. Костичев). Далі її підтримували і розвивали відомі фахівці з ґрунтової мікробіології (С. Н. Виноградський, Д. М. Новогрудский). Однак до останнього часу вона не отримала широкого визнання. Разом з тим успіхи сучасної біохімії дозволяють знову звернутися до цієї концепції і оцінити її з нових позицій.

Відомо, що 90 % гумусу складають специфічні речовини - гумінові кислоти та фульвокислоти. Гумінові кислоти - гетерополімерні сполуки, що включають велике число бензольних і індольних одиниць, вуглеводну частину і амінокислоти. Серед продуктів внутрішньоклітинного мікробного синтезу є з'єднання подібна до гуміновими кислотами природи - темнокольорові хромопротеїди - пігменти меланоїдного типу, особливо меланопротеїд грибів, що містять азот в гетероциклах. Темний меланіновий пігмент грибів супроводжується зеленим пігментом, який ідентичний за складом і будовою Рg-фракції гумінових кислот. Меланопротеїд і гумінові кислоти мають багато спільних властивостей:

- 1) чорно-коричнєве забарвлення;
- 2) не розчиняються у воді, кислотах і звичайних органічних розчинниках; розчиняються в лугах, з розчинів яких осідають кислотами;
- 3) знебарвлюються під дією окислювачів - перекису водню, марганцевокислого калію, бромної води;
- 4) спектри поглинання у видимій області, ІЧ-і ЕПР-спектри їх подібні;
- 5) межі коливань елементного складу пігментів лежать в межах відмінностей елементного складу гумінових кислот різних типів ґрунтів;
- 6) молекулярна маса тих і інших дуже близька;
- 7) однотипний набір амінокислот, хоча кількісне їх співвідношення може відрізнятися за рахунок перевищення в гумінових кислотах одних, а в меланопротеїд - інших (наприклад, в останніх - тирозину і гістидину).

Таким чином, синтез меланопротейдів можна ототожнити з внутрішньоклітинним утворенням в гіфах грибів гумінових кислот. Ці речовини потрапляють в ґрунт після відмирання і лізису грибного міцелію і в силу своєї стійкості до мікробної деградації можуть накопичуватися. Кількість пігменту, утвореного грибами за рік в дерново-підзолистому ґрунті, становить близько 0,1 %, т. ч. за 1000 років весь гумус цього ґрунту міг бути утворений за рахунок грибного синтезу.

Темні пігменти меланоїдного типу утворюють не тільки гриби, а й багато прокаріотів різних таксономічних груп. Вони знайдені у стрептоміцетів, целюлозних бактерій, у спорових аеробних і анаеробних бацил.

Одні автори визнають ідентичність темних пігментів мікроорганізмів з гумусними речовинами, інші ж вважають, що меланіни, що надходять в ґрунт після відмирання клітин, можуть служити лише основою для утворення гумусових речовин. В гумус включаються крім меланінів і інші компоненти мікробної біомаси або мікробні метаболіти. Дослідами було показано, що мічений вуглець з мікробної біомаси, внесеної в ґрунт, через кілька місяців виявляється в складі гумусових кислот. До складу органічної речовини ґрунту входять полісахариди, які можуть мати мікробне походження. Відомо багато ґрунтових мікроорганізмів, які здатні продукувати велику кількість позаклітинних полісахаридів з уроноювою кислотою в основний ланцюг.

Гумусовий фонд ґрунту - це підсумковий результат тривалих і різноманітних процесів продукції, розкладання і консервації речовин рослинного і мікробного походження. Гумус не тільки бере участь в постачанні рослин азотом, фосфором і іншими важливими макро- і мікроелементами харчування, але незаперечно його роль і в інших найважливіших процесах ґрунтоутворення і в забезпеченні родючості ґрунтів - вивітрюванні мінералів, створенні структури, постачанні рослин необхідної для фотосинтезу вуглекислою, біологічно активними ростовими речовинами. Тому збереження запасів гумусу ґрунтів - одна з першочергових завдань землеробства.

2. Участь ґрунтових мікроорганізмів в руйнуванні і новоутворенні мінералів.

Виходячи зі складності будови молекул гумусових речовин, слід вважати, що розкладання гумусу - тривалий процес і вимагає участі багатьох мікроорганізмів. Стійкість гумінових кислот до мікробного розкладання зобов'язана сферичній формі молекул, що складаються з багатьох гетерогенних одиниць, нерегулярно з'єднаних ковалентними зв'язками. Однак і в лабораторних дослідах, і в польових умовах спостерігаються втрати ґрунтом гумусу.

Особливо різке падіння кількості гумусу встановлено в умовах застосування високих доз азотних добрив. Це пов'язано з активацією

діяльності ґрунтових мікроорганізмів, які втягують в процеси переробки органічна речовина ґрунту.

Найбільш активно руйнується гумус в присутності водорозчинних органічних сполук завдяки реакціям соокислення. Ці процеси можуть проводити і неспецифічні мікроорганізми.

Розглянуті вище перетворення калію, заліза, алюмінію, фосфору і сірки, а також рідкісних елементів пов'язані з процесами руйнування і новоутворення мінералів в ґрунтах. Ці процеси, з одного боку, забезпечують потреби рослин і ґрунтових мікроорганізмів в елементах мінерального живлення, а з іншого - впливають на такі властивості ґрунту, як її поглинальна здатність, структура, вологоутримання. Таким чином, в сукупності процеси утворення мінералів і їх деструкції формують той комплекс властивостей, який багато в чому визначає ґрунтову родючість.

Мінеральні елементи акумульовані в літосфері і в ході ґрунтоутворювального процесу залучаються до біологічний кругообіг і потрапляють в біосферу. Саме в цій ланці два кругообігу – великий геологічний і малий біологічний - тісно сплітаються між собою.

Процеси вилучення зольних речовин з ґрунтоутворювальних порід мають значення не тільки на перших стадіях формування ґрунтів, коли це єдине джерело елементів живлення, але і в тих умовах розвинених ґрунтів, де має місце активний винос речовин з ґрунтового профілю.

Мікроорганізмам ґрунту належить найважливіша роль в деструкції мінералів ґрунтоутворювальних порід. У цих процесах беруть участь лишайники, водорості, гриби, бактерії і актиноміцети. Особливе значення мають нітріфікатори, тіонові бактерії, мікроміцети. Безсумнівно, велика роль лишайників.

Стійкість мінералів до мікробного руйнування визначається не тільки міцністю структури кристалічної решітки, а й умовами середовища, в якій протікає процес, а також специфічністю комплексу мікроорганізмів і, отже, біохімічними механізмами їх впливу на мінерал. У природі найбільш інтенсивна деструкція мінералів протікає в сіалітних ґрунтах і там, де йде процес латеритизації. При мінералізації закріпилися в ілювіальному горизонті залізо і алюмоорганічні з'єднання накопичуються вільні полуторні окисли.

Мікроорганізми ґрунту беруть участь не тільки в розсіюванні елементів, містяться в мінералах, а й в мінералоутворенні. Кремній в ґрунтах становить близько 35% маси всіх хімічних елементів, а містять його мінерали - кварц і силікати - 97% всієї маси земної кори. У ґрунті кремній знаходиться у вигляді кремнезему, кисневого сполуки (SiO_2). Роль біологічного фактора в круговороті кремнію незаперечна. Він активно поглинається рослинами, діатомових водоростей, мікроорганізмами.

Основна маса біогенного кремнезему надходить в ґрунт з рослинними залишками в вигляді полікремнієвих кислот. Подальша кристалізація - процес хімічний, а не біологічний. Джерелом вторинного кварцу може бути і розчинений кремнезем, що переходить в нерозчинну форму.

Питання для самоперевірки:

1. Яка частка гумусу становить від загального запасу органічних речовин в ґрунтах?
2. Які напрямки виділяють в дослідженні гумусоутворення?
3. Які ви знаєте концепції гумусоутворення?
4. Що таке гумусовий фонд ґрунту?
5. Від чого найбільш активно руйнується гумус?
6. Кому належить найважливіша роль в деструкції мінералів ґрунтоутворювальних порід?
7. Чим визначається стійкість мінералів до мікробного руйнування?

Тема 13. Ґрунт як середовище існування мікроорганізмів

1. Специфіка ґрунту як середовище існування мікроорганізмів
2. Тверда і рідка частини ґрунту
3. Ґрунтове повітря
4. Розподіл мікроорганізмів по ґрунтовому профілю і їх переміщення

1. Специфіка ґрунту як середовище існування мікроорганізмів

Всі приватні екологічні дослідження сучасного періоду повинні бути підпорядковані головній меті: розробити екологічні основи природокористування та загальної стратегії поведінки людини епохи загальної індустріалізації.

Екологічні аспекти ґрунтової біології включають проблеми взаємодії між живою частиною екосистеми і середовищем і між окремими популяціями в біотичному співтоваристві.

Екологія - наука про структуру та функції екологічних систем, вивчає закономірності прояву життєдіяльності на всіх рівнях організації життя, починаючи з популяційного і закінчуючи біосферним. Вивченням біогеоценозів - складних біокосних систем, що включають комплекси живих і неживих компонентів природи, - займається біогеоценологія. В останні роки інтенсивно розвивається глобальна екологія. В екологічних дослідженнях планетарного рівня значне місце займають проблеми біології ґрунтів, зокрема роль мікроорганізмів ґрунту в створенні і підтримці газової оболонки Землі.

Основний принцип екології - системний підхід до вивчення явищ природи. Система - це єдність впорядкування взаємодіючих і взаємозалежних компонентів, що функціонують як щось ціле. В екологічні системи різного рівня організації можуть входити окремі популяції, групи популяцій або цілі співтовариства. Популяцією в екології називають сукупність близьких особин (часто членів одного виду) з однією екологічною функцією. Популяції займають певну частину просторово однорідного середовища. Групи

популяцій на певній площі становлять співтовариство (біотичне співтовариство).

Поняттям «спільнота» і «екосистема» в деякій мірі відповідають уявлення про біоценоз і біогеоценоз.

Біогеоценоз - це «сукупність на відомому протязі земної поверхні однорідних природних явищ (атмосфери, гірської породи, рослинності, тваринного світу та світу мікроорганізмів, ґрунту і гідрологічних умов), що має свою особливу специфіку взаємодій складають її компонентів і певний тип обміну речовиною і енергією між собою та іншими явищами природи і що представляє собою внутрішньо суперечлива єдність, що знаходиться в постійному русі, розвитку»(Сукачов, 1940). Біогеоценоз складається, таким чином, з живої і неживої частин, відповідно біоценозу і біотопу. Межі наземних біогеоценозів визначаються зазвичай по рослинним компонентам. На відміну від екосистеми біогеоценоз - поняття просторово більш конкретне. Це, наприклад, ліс, луг або болото. Екосистемою може бути крапля води, лист рослини з розташованими на ньому мікроорганізмами і т. п.

Кожна популяція, що входить до складу біотичного співтовариства і що займає певне місце в біогеоценозах, характеризується такими показниками, як місце проживання і екологічна ніша. Поняття місце перебування того середовища або тієї частини середовища, в якій популяція живе і функціонує, слід відрізнити від місцезнаходження, де організм може бути виявлений в результаті випадкового попадання. Особливо важливо розрізняти ці поняття в застосуванні до мікроорганізмів, так як вони легко поширюються у зовнішньому середовищі і можуть бути знайдені в самих різноманітних ґрунтах, які не обов'язково будуть характерним місцеперебуванням виявлених видів.

Екологічна ніша, на відміну від місця проживання, не строго просторове поняття. Вона характеризує ступінь екологічної спеціалізації даної популяції, її положення в біогеоценозах як функціональної одиниці. Екологічна ніша має біотопічну, трофічну і багатовимірну (факторну) проекції. Вона реалізується популяцією в тій мірі, в якій дозволяють ці умови середовища. Ті з цих умов, які надають дію на прояв активності популяції, називаються факторами. Є чинники середовищеутворюючі і фактори адаптації. В результаті адаптаційних змін в популяції виникають і стабілізуються нові властивості, які лежать в основі видоутворення. Таким чином, в популяціях зароджується і розвивається процес еволюції, фактори, що знаходяться в мінімумі або в максимальному прояві, який обмежує розвиток, називають лімітують факторами.

Екологія популяції, або аутоекологія, досліджує взаємини із середовищем і пристосування до середовища окремих видів на популяційному рівні. Екологія спільнот, або сінекологія, вивчає взаємовідносини між членами спільнот, структуру спільнот, закони гомеостазу і сукцесії. Гомеостаз спільноти - здатність зберігати стійкість при стресових впливах біологічних і небіологічних факторів. Гомеостаз можливий завдяки наявності в системі

механізмів регуляції і координації. Зрушення в чисельності однієї популяції супроводжується, наприклад, виникненням протилежних зрушень в інших популяціях, що заміщають першу, що призводить до відновлення біологічної рівноваги. Чим вища видова різноманітність спільноти, тим більшим ступенем гомеостазу вона характеризується. У молодих екосистемах число видів зазвичай невелика і різко проявляється домінування, в зрілих системах є висока різноманітність складових співтовариство видів і слабка вираженість домінантів. Під впливом часу відбувається упорядкований і спрямований процес зміни спільноти в результаті взаємодії його компонентів між собою і з абіотичним середовищем, який носить назву **сукцесії**. Сукцесійні зміни співтовариства в різній мірі пов'язані із зовнішніми і внутрішніми по відношенню до товариства факторами. У будь-якому випадку паралельно відбуваються зміни видових популяцій і зміни умов середовища. Сукцесії зачіпають весь біогеоценоз або відбуваються в окремих його частинах (Наприклад, сукцесії сапротрофного комплексу організмів при розкладанні рослинного спаду в підстилці).

2. Тверда і рідка частини ґрунту

Ґрунт - обов'язковий компонент всіх наземних біогеоценозів і основа, що зв'язує в єдину функціонуючу систему всі інші компоненти БГЦ. Як природньо історичне біокосне тіло ґрунт має цілий ряд властивостей, які можна розділити на дві групи. До першої відносяться ознаки стійкі, які зберігаються після вилучення ґрунту з природного середовища. Ці властивості консервативні, порівняно мало змінюються в часі. Друга група - ознаки динамічні, пов'язані з режимами (температурним, водним, повітряним). Вони визначаються сучасними умовами і тісно пов'язані з екологією ґрунтоживучих організмів.

З позиції екології ґрунтових організмів ґрунт - це їхнє середовище життя, місце проживання. Однак якщо для макроорганізмів ґрунт постає як цілісне середовище різної щільності складення, для мезофауни - як система пор і печер, заповнених водою (розчином) або повітрям, то для мікроорганізмів ґрунт являє собою багатофазну, дуже гетерогенну систему мікросередовищ з різко протилежними умовами навіть в одному мікро- локусі. У будь-якому, навіть самому дрібному агрегаті ґрунту на поверхні можуть бути одні умови аерації, вологості, рН, наявності доступних елементів харчування, а всередині - зовсім інші. Тому усереднені показники таких властивостей ґрунтів, як вміст гумусу, рН, окисно-відновний потенціал, мають різне значення при вивченні умов життя в ґрунті кореневих систем рослин, великих і середніх тварин або мікроорганізмів. На відміну від макрожителів ґрунтів серед мікроскопічних організмів в ґрунті можна знайти їх представників. Різних життєвих форм - мешканців твердої фази, гідробіонтів, аеробіонтів.

Ґрунтовий розчин, що становить рідку частину ґрунту, заповнює капіляри і утворює різної товщини водні плівки навколо ґрунтових частинок.

При насиченні ґрунту вологою до повної вологоємності майже всі пори і простори зайняті розчином, за винятком пор з «затисненим повітрям». Такий стан ґрунту позначається на її аерації і сприяє посилення анаеробних процесів.

Істотний вплив на розвиток мікроорганізмів у ґрунті надає активна кислотність ґрунтового розчину.

3. Ґрунтове повітря

Крім таких середовище утворювальних факторів в ґрунтовому біотопі, як тверда, рідка і газоподібна частини ґрунту, є зовнішні фактори, які не пов'язані прямо з ґрунтом, але які надають сильний вплив на життя ґрунтоживучих організмів. Один з таких факторів - температура.

У ґрунтах різних екосистем відносний потік тепла різко відрізняється щодо добових і сезонних коливань. У пустельних ландшафтах, наприклад в Каракумах, температура поверхні ґрунту може перевищувати 70°C , а добовий розмах коливань температури досягає 10°C . Однак на глибині 20 см він знижується до 1° , а на глибині 2 м добові коливання практично відсутні. Сезонні коливання, на відміну від добових, охоплюють весь профіль ґрунту. У темно-сірих лісових ґрунтах під дубовим лісом сезонні коливання температури в верхньому горизонті становлять 16° , а на глибині 3 м в 3 рази менше. У кріоморфних ґрунтах є мерзлотний горизонт, який сильно впливає на температурний режим цих ґрунтів. Коріння рослин в цей горизонт не проникають, тому в товщі ґрунту рослинних залишків мало. Процеси гуміфікації уповільнені, йде накопичення торф'яної маси. Навіть в літній період в мерзлотному горизонті завжди нульова температура. Добові коливання невеликі, а сезонні набувають досить великого розмаху.

Температура впливає на швидкість біохімічних реакцій і в крайніх значеннях обмежує зростання живих організмів. В температурному діапазоні зростання кожного організму можна виділити три зони - мінімальну, оптимальну і максимальну. Крайні носять назви песимум. Ці зони можуть зрушуватися в залежності від інших факторів, і в першу чергу від вологості. Відоме явище констеляції факторів полягає в тому, що в сукупному вигляді дію чинників проявляється інакше, ніж окремо. Так, в умовах оптимальної вологості організми інакше реагують на зміни температури, ніж при нестачі або надлишку вологи.

Вичленувати вплив температурного чинника на активність мікроорганізмів в ґрунті зі зміни їх чисельності в різні сезони року, включаючи зиму, дуже важко, тому що разом з температурою змінюються і інші параметри, що впливають на їх життєдіяльність. Кореневі системи рослин взимку перестають рости, тварини впадають в сплячку або утворюють сплячу стадії, різко знижується ріст грибів, тільки дріжджі, хоча і повільно, але здатні розмножуватися при температурах близько 0° . Тому роль дріжджових грибів в розкладанні рослинних залишків особливо значна в холодні періоди року.

4. Розподіл мікроорганізмів по ґрунтовому профілю і їх переміщення

На розподіл мікроорганізмів в ґрунтовому профілі надає вплив в першу чергу запас органічної речовини. Як правило, профільне розподіл мікроорганізмів відповідає вмісту гумусу по горизонтах ґрунту: найбільша їх чисельність виявляється в верхніх органогенних шарах, а з глибиною вона зменшується більш-менш різко в залежності від типу ґрунту. При сильному літньому висушуванні ґрунту максимум чисельності може бути виявлений не у верхньому шарі, а на деякій глибині, де зберігається волога. Висока чисельність мікроорганізмів характерна для ілювіальних горизонтів, похованих або над мерзлотних горизонтів в ґрунтах тундри.

Великий вплив на розподіл і переміщення організмів в ґрунтових шарах надають коріння рослин. Вони служать джерелом органічних речовин, і на їх поверхні мешкає набагато більше мікроорганізмів, ніж в навколишньому ґрунті.

Переміщення мікроорганізмів в ґрунті може бути активним і пасивним. Активно пересуваються всі тварини і зростаючі коріння рослин. Мікроскопічні тварини, найпростіші «пересуваються по ґрунті у вологому середовищі, по системі капілярів, заповнених водним розчином. Багато бактерій, що володіють джгутиками, також активно пересуваються в системі водних плівок, пор і капілярів. Хемотаксис - пересування по градієнту концентрації хімічних речовин; аеротаксис - реакція на аерацію, фототаксис - на світло. Ковзаючі бактерії, гіфи грибів та актиноміцетів переміщаються на невеликих просторах по поверхні щільного субстрату. Деякі водорості і міксоміцети мають рухливі стадії клітин з джгутиками, які забезпечують їм розселення по вологим поверхням і каналам ґрунтової системи. Гриби і актиноміцети утворюють спори з гідрофобним покриттям, завдяки чому вони зосереджуються на поверхні водних крапель і плівок, виносяться у верхні шари і при висиханні разносяться повітряними течіями. Велику роль в переміщенні мікроорганізмів по ґрунтовій товщі відіграють тварини, що мешкають в ґрунті, які переносять мікробні клітини на своїх покривах, або захоплюючи їх з їжею, а потім викидаючи в інших місцях з екскрементами. Пасивне переміщення мікроорганізмів відбувається з ґрунтовою вологою і з корінням рослин.

Питання для самоперевірки:

1. Що таке система?
2. Що таке популяція?
3. Що таке біогеоценоз?
4. Які властивості ґрунту визначають активність мікроорганізмів?
5. Які фактори сильний вплив на життя ґрунтоживучих організмів?
6. Що впливає на розподіл мікроорганізмів в ґрунтовому профілі?

Тема 14. Закономірності функціонування мікробних популяцій в ґрунті

1. Флуктуації чисельності мікроорганізмів і мікробні сукцесії в ґрунті.
2. Взаємовідносини мікроорганізмів з рослинами і ґрунтоживучими тваринами.

1. Флуктуації чисельності мікроорганізмів і мікробні сукцесії в ґрунті

Періодичність росту мікроорганізмів в ґрунті відзначалася багатьма дослідниками. Для пояснення причин цього явища пропонувалися різні гіпотези. Динаміка чисельності мікроорганізмів включає короточасні і сезонні зміни як функції часу. Періоди переважного розвитку мікробного населення ґрунтів протягом року припадають на різний час в ґрунтах зонально-географічного ряду, а також в ґрунтах одного типу, але під різними рослинними асоціаціями. Спостерігаються відмінності в активності росту і протікання мікробіологічних процесів за минулими сезонами року в зв'язку з відмінностями гідротермічного режиму і термінів надходження органічних залишків у ґрунт. В умовах середньої смуги з помірним кліматом зазвичай виділяються весняний і осінній максимуми активності ґрунтових мікроорганізмів з деяким зниженням її влітку в період втрати ґрунтом вологи і взимку в зв'язку зі зменшенням тепла. В тундрі спостерігається найвищий підйом активності ближче до кінця короткого вегетаційного періоду, коли максимально прогрівається верхній шар ґрунту. У пустельних ґрунтах найбільш активний розвиток мікроорганізмів відбувається ранньою весною в зв'язку з надходженням вологи і швидким зростанням рослин в цей період.

Короточасні зміни чисельності бактерій мають складний характер, частота і амплітуда таких флуктуацій розрізняються в різних ґрунтах, а також в одному і тому ж ґрунті в різні сезони року. Найбільш ймовірні пояснення природи цих коливань можна сформулювати у вигляді наступних гіпотез:

1) пульсації чисельності мікроорганізмів в ґрунтах відбуваються за рахунок внутрішніх механізмів регуляції мікробного співтовариства по типу хижак - жертва (бактерії - найпростіші), паразит - господар (бактерії - бделловібріони), або за рахунок утворення фізіологічно активних речовин (Періодін - по Худякову, етилен - за Смітом, окис етилену – по Нікітіну), що пригнічують ріст мікроорганізмів; 2) флуктуації викликаються діями факторів зовнішнього середовища, до яких відносяться гідротермічні умови, надходження поживних речовин (ззовні або за рахунок дифузії і інших факторів масопереносу). В тій чи іншій мірі в ґрунті діють всі зазначені фактори.

Спостереження за щоденною динамікою біомаси ґрунтових мікроорганізмів, чисельністю найпростіших, змістом водорозчинних органічних речовин, інтенсивністю дихання ґрунту і фотосинтезу рослин безпосередньо в природних умовах показало, що всі вивчені змінні

закономірно змінюються в дерново-підзолистому ґрунті (Московська область) з періодом 3-5 діб і не залежать від гідротермічних умов і рівня освітленості. Періодичність змін чисельності мікроорганізмів може бути пояснена флуктуаціями активності фотосинтезу рослин і як результат цього - швидкістю надходження в ґрунт органічних речовин у вигляді кореневих виділень. При відсутності поживних речовин амплітуда коливань чисельності мікроорганізмів зменшується, а їх період розтягується. У проміжках між підйомами чисельність мікроорганізмів знаходиться на постійному рівні і характеризує запас (або пул), який ґрунт в змозі підтримувати за рахунок роботи накопичених ферментів, що розщеплюють органічна речовина ґрунту, її гумус.

Кожна мікробна популяція володіє певними фізіологічними характеристиками, які забезпечують їй те чи інше становище в біотичному співтоваристві ґрунтів. В першу чергу це ростові характеристики: максимальна питома швидкість росту популяції; константа насичення, т. е. концентрація основного джерела живлення, при якій швидкість росту дорівнює половині максимальної; енергетичні витрати на підтримка. Ці показники визначають тактику і стратегію поведінки популяції в складному природному середовищі.

До ґрунтових мікроорганізмів застосовна універсальна концепція множинності екологічних стратегій життя природних популяцій живих істот, які відповідають різним типам відбору.

2. Взаємовідносини мікроорганізмів з рослинами і ґрунтоживучими тваринами.

Чіткого поділу мікроорганізмів ґрунту на групи, відповідні трьох типів відбору, провести неможливо. Популяції різних мікроорганізмів займають в природних середовищах і спільнотах певне місце, відповідне їх типу фізіологічної організації та умов відбору.

Практична значимість проблеми виживання і поведінки мікробних популяцій в ґрунті проявляється в необхідності прогнозу долі тих мікроорганізмів, які штучно вносяться в ґрунт з різними цілями: як ґрунтоудобрювальні препарати, як стимулятори росту рослин, як антагоністи фітопатогенних грибів і бактерій, як структуроутворювачі ґрунтів і т. д. Біологічні прийоми рекультивації порушених земель, боротьба з забрудненням ґрунтів відходами сільськогосподарського та інших виробництв вимагають точного знання: як поводитимуться в ґрунті інтродуковані мікроорганізми і чи є доцільність в збагаченні ґрунтів мікроорганізмами ззовні.

Кількісні характеристики структури мікробного співтовариства під час суцесії можуть бути отримані в лабораторному експерименті при використанні деяких інтегральних критеріїв. Прикладом може служити досвід з визначенням загальної чисельності бактерій і довжини гіф міцелію грибів і

актиноміцетів в дерново-підзолистому ґрунті за стадіями розвитку сукцесії після зволоження та внесення в неї легкодоступного джерела вуглецю.

Спільнота - це організаційна, структурна і функціональна одиниця екосистеми. Вона має особливі властивості, які не властиві окремим складаючим її елементів. Регуляція складу і стабільності біотичного співтовариства здійснюється по лінії взаємодії і взаємовідносин між його членами, з одного боку, і між спільнотою і абіотичним середовищем - з іншого. Взаємодії, які проявляються між членами біотичного співтовариства, ґрунтуються або на трофічному, або на метаболічному характері зв'язків. У тій і іншій групі розрізняють багато типів взаємодії. Найбільш чітко виражений зв'язок здійснюється в системі хижак - жертва. Такий зв'язок характеризується активним пошуком і прямою атакою з боку хижака. У ґрунтовому середовищі цей зв'язок виражений між тваринами і мікроорганізмами, якими вони харчуються. При конкурентній взаємодії мають значення кінетичні параметри росту: швидше споживає субстрат той організм, який в даних умовах володіє кращими ростовими показниками. Такі відносини чітко простежуються при розкладанні рослинного опаду на перших стадіях: конкуренція за легкокорозинні органічні речовини в групі цукролітичних грибів визначається швидкістю їх росту при даній температурі, концентрації субстрату і інших умовах середовища.

Спірним залишається питання про значення антибіотиків як екологічного фактора, що впливає на формування і функціонування спільнот безпосередньо в природному середовищі - в ґрунті. Дискусія про те, чи утворюються антибіотики в умовах ґрунту, закінчилася отриманням прямих доказів синтезу цих речовин *in situ*. Методами люмінесцентної мікроскопії було показано, що антибіотики утворюються актиноміцетами в ґрунті при наявності живильного субстрату. Мабуть, вони можуть надавати обмежений вплив на формування локальних угруповань в мікровогнищах або в зонах скупчення органічного субстрату. Фізіологічне значення антибіотичних речовин для організмів, які їх продукують, все ще залишається неясним. Будучи вторинними метаболітами, вони, можливо, грають регуляторну роль у процесах росту і диференціації популяції. Їх токсичну дію на інші організми, і зокрема на мікроорганізми, є наслідком придушення специфічних біохімічних реакцій, необхідних для клітини. Залежно від концентрації антибіотики іноді викликають не токсичний, а стимулюючий ефект. На цій підставі їх застосовують в тваринництві як добавки в корм молодняку (препарати кормогризин, вітаміцин). Зараз відомі вже тисячі антибіотиків, але тільки кілька десятків з них виробляються у великих кількостях і використовуються в медицині, ветеринарії і рослинництві.

В результаті прояви різного типу взаємин між живими членами біогеоценозу створюються особливі функціональні одиниці, які отримали назву консорцій. Вчення про консорції було створено в 50-і рр. ботаніком Л. Г. Раменским і зоологом В. Н. Беклемішева. Під консорції в біогеоценології розуміють сукупність популяцій, життєдіяльність яких визначається

центральним видом - едифікатором. Зазвичай це автотрофний організм - зелена рослина, яке утворює ядро консорцій. З ним пов'язані різні гетеротрофні організми, що утворюють навколо центру кола 1-, 2-, 3-го і т. д. порядку (концентри) в залежності від ступеня їх зв'язку з едифікатором консорцій. Консорт різних кіл послідовно руйнують органічні речовини, створені центральним видом та іншими автотрофами, і використовують закладену в них енергію. Вони залежать від основного виду або енергетично, або теплі, або від того і іншого разом. Серед конsortів розрізняють наступні функціональні групи (по Т. А. Работнову): **біотрофи** - харчуються тканинами живих рослин; **екрісотрофи** - використовують виділення живого рослини через коріння, кору стовбурів, листя; **сапротрофи** - розкладають мертві тканини рослини. Крім того, у віддалених концентр є паразити тварин і паразити паразитів.

Епіфітні мікроорганізми філосфери представлені в основному бактеріями і дріжджами. Вони нерівномірно заселяють поверхню листової пластинки, розташовуючись навколо продихів і вздовж провідних судин листа. Одна з характерних особливостей епіфітних мікроорганізмів - наявність в їх клітинах каротиноїдних пігментів (звідси і забарвлення їх колоній в жовто-червоні кольори) або чорних меланінів, що захищають клітини від летального фотоокислення. Інша особливість - виділення позаклітинних слизових речовин полісахаридної природи, які сприяють закріпленню клітин до твердої поверхні і тим самим оберігають їх від змиву дощовими водами. Епіфіти виконують функції «сміттярів», харчуючись виділеннями листа. Колонізуючи поверхню, вони перешкоджають активному розвитку патогенних мікроорганізмів і захищають рослину від інфекції. Деякі зі звичайних епіфітів є самі потенційними патогенами і при ослабленні рослини можуть на ньому паразитувати. Багато філоксерних бактерії фіксують молекулярний азот. Доведено, що 30 % продуктів азотфіксації епіфітів надходить в тканини рослини.

У деяких епіфітних бактерій (*Pseudomonas syringae*) виявлена здатність до синтезу білка, названого заморожуючим, який прискорює замерзання води при зниженні температури. Завдяки цій властивості бактерії легко проникають в клітини листа в місцях пошкодження оболонки, що призводить до загибелі рослини при низьких температурах. є спроби розробити біологічні способи боротьби з такими бактеріями шляхом їх витіснення з епіфітної мікрофлори іншими бактеріями або штучно отриманими генетичними популяціями.

Мікроорганізми не тільки населяють зовнішні покриви тварин, але входять як обов'язкові живі компоненти в їх внутрішні системи, розвиваючись у величезних кількостях в рубці жуйних, і травному тракті безхребетних. Деякі громадські комахи утворюють з мікроорганізмами мутуалістичні спільноти і в процесі коадаптивної еволюції настільки пристосувалися один до одного, що не здатні до нормального життя без своїх симбіонтів. Можна навести деякі приклади. Добре відомі в Центральній Америці мурахи-листорізи, а також деякі терміти влаштовують в своїх підземних оселях «грибні сади». Вони

виросшують гриби на рослинній масі перероблених листків або на екскрементах, а грибницею харчуються їх личинки. Без грибної їжі ці комахи існувати не можуть. Широко поширені в лісо смугі нашої країни руді лісові мурахи *Formica rufa* L. Постійно мають в гніздах співмешканців - дріжджів роду *Debaryomyces*. Деякі жуки-короїди та стовбурові шкідники переносять дріжджі з дерева на дерево, так як дріжджами, країнами, що розвиваються на буровій муці в галереях, харчуються личинки цих жуків. Присутніх у вихідному матеріалі. Усередині кишечника створюються більшість мікроорганізмів які служать їжею для ґрунтових найпростіших і мікрофауни. За рахунок секреторної активності тварин здійснюється часткове перетравлення полімерних речовин осаду і нейтралізація кислот, високі концентрації субстратів росту гетеротрофних мікроорганізмів, факторів росту типу вітамінів і незамінних амінокислот, мінеральних з'єднань. До сих пір дискусійним залишається питання про те, наскільки забезпечені мікроорганізми в кишечнику безхребетних киснем. Один з підходів для вирішення цього питання - використання окислювально відновлювальних індикаторів, які вводять у внутрішні порожнини тварин. Судячи з результатів цього дослідження, у частині безхребетних (термітів, тарганів) значна частина кишечника (принаймні задня кишка) анаеробна, однак у багатьох інших в кишечнику переважають окислювальні умови. Складні процеси взаємодії різних груп ґрунтової біоти, що утворюють єдиний зоомікробіальний комплекс, призводять до прискорення обміну речовин в ґрунті, сприяючи, тим самим, збільшенню первинної продуктивності біогеоценозів.

Питання для самоперевірки:

1. За якими гіпотезами можна сформулювати флуктації мікроорганізмів у ґрунтах?
2. Якими фізіологічними особливостями характеризуються мікробні популяції?
3. Відповідно до чого популяції різних мікроорганізмів займають в природних середовищах і спільнотах певне місце?
4. Що таке спільнота?
5. Значення антибіотиків як екологічного фактора в ґрунті?
6. Що таке консорція?
7. Які розрізняють функціональні групи серед консортів?

Тема 15. Основні принципи біологічної індикації та діагностики ґрунтів.

1. Біотичні спільноти в зональних типах ґрунтів
2. Біологічна індикація та діагностика ґрунтів

1. Біотичні спільноти в зональних типах ґрунтів

В. В. Докучаєв розробив вчення про ґрунти як географічно залежні тіла природи, розподіл яких на земній поверхні носить зональний характер. У класифікації ґрунтів, створеної Докучаєвим, істотне значення отримали ознаки, в яких відображено вплив рослинного покриву на ґрунт. Зональні типи ґрунтів відповідають розподілу основних рослинних формацій на земній поверхні, а з рослинами тісно пов'язаний і тваринний світ ґрунтів. Щодо мікробних асоціацій в різних ґрунтах і їх специфічності здатся значно складнішим. Вперше він був поставлений з широкою експериментальною перевіркою С. П. Костичевим в 20-і рр. Він припускав, що особливості ґрунтових типів повинні в першу чергу відображатися в специфічності мікробних угруповань, і в їх фізіологічній активності. Цей напрямок багато років розроблялося Е. Н. Мішустініним і його учнями. Особлива увага приділяється не тільки визначенню «валового» складу мікроорганізмів в ґрунтах, скільки виявлення окремих видів їх угруповань, які могли б характеризувати стан органічного речовини в ґрунті, напруженість мінералізаційних процесів, утворення і розкладання гумусу.

Найбільш значні успіхи в цьому напрямку досягнуто при вивченні поширення спорових форм бактерій і мікроскопічних ґрунтових грибів. Закономірності зонального розподілу рослин, тварин і мікроорганізмів, накопичені до цього часу, дозволяють виділити особливості ґрунтової біоти в зв'язку з географічним розподілом ґрунтів на земній поверхні.

Кріоморфні ґрунти (мерзлотні) утворюються в умовах багаторічної мерзлоти. Вони поширені в тундровій і північно тайгових природних зонах. Відтавання їх відбувається на невелику глибину і займає короткий період часу. При цьому спостерігається процес мерзлотного перемішування - кріотурбації. Звідси утворення специфічних структурних мерзлотних елементів мікрорельєфу - бугоркові, плямисті, полігональні. Внаслідок наявності мерзлотного горизонту в цих ґрунтах поганий дренаж, йдуть процеси оглеєння і торфоутворення.

Через стислості періоду вегетації, загальної нестачі тепла, наявності вічної мерзлоти біологічна продуктивність низька, рослинний покрив розріджений. Загальна фітомаса в тундрі становить не більше 500 т / га з щорічним приростом близько 200 ц / га. При цьому надземна фітомаса перевищує підземну. У фітоценозах велика роль мохів та лишайників. Лишайники дуже різноманітні і представлені сотнями видів різних життєвих форм. Піонерами заселення оголеного ґрунту виступають водорості і накипні лишайники. З хребетних тварин для тундри і лісотундри особливо характерні лемінги - гризуни сімейства мишачих. Деякі їх види харчуються мохами, лишайниками і грибами. Екскременти цих тварин заселяються своєрідними асоціаціями мікроорганізмів і макроміцетів.

З шапкових грибів тут розвивається гнойовик *Coprinus martinii*. Деякі види макроміцетів утворюють плодові тіла на мохах. Загальна різноманітність шапкових грибів в тундрі невелика, і біля північного кордону вони

відрізняються дрібноплідністю. Чисельність і різноманітність грибів різко зростають при появі деревних порід.

Кислі сіаллітні ґрунти характеризуються утворенням підстилки і переробкою відмираючих частин рослин на поверхні ґрунту. Утворений гумус мігрує вниз за профілем. Кислі продукти розкладання в підзолистих ґрунтах взаємодіють з мінеральною частиною ґрунту, пересуваються і відкладаються в нижній або середній частині профілю. Утворюється освітлений - ілювіальний горизонт. Одночасно йде процес лессування.

Ці ґрунти формуються під широколистяними лісами в умовах великого осаду, що містить до 18% зольних елементів. Утворені гумусові кислоти нейтралізуються наявними тут підставами. Кислотність цих ґрунтів менша. Найбільш характерний елементарний ґрунтовий процес, загальний для кислих сіаллітних ґрунтів - акумуляція гумусу у верхній частині профілю, - пов'язані з особливостями біологічного кругообігу, інтенсивність якого збільшується. Запаси фітомаси близько 50 т / га; приріст 7-9 ц / га за рік. При наявності густого трав'яного покриву роль мікроскопічних автотрофних компонентів ценозу в створенні органічного речовини невелика. Їх біомаса становить до 200 кг / га при значному видовому розмаїтті: до 1500 видів. Всі вони зосереджені в гумусовому горизонті. Переробка лісового опаду йде з активною участю.

Нейтральні гумусово-сіаллітні ґрунти представлені в зональному плані ґрунтами лісостепових природних ландшафтів. Річний приріст рослинності в луках максимальний і складає близько 1400 ц / га, а загальний запас фітомаси невеликий - менше 500 т / га з явним переважанням надземної маси над підземною. Звідси й особливості біологічного кругообігу при зосередженні 80% всієї біомаси на поверхні розкладання органічних речовин йде по шляху мінералізації. ПОК (підстилковий-опадочний коефіцієнт) дорівнює одиниці. Рослинність залучає в біологічний кругообіг лужноземельні елементи. Створюється насичений гумус, в якому переважає зерниста структура, що забезпечує сприятливі фізичні властивості. У цих умовах мікробіологічна діяльність гальмується.

Характерною рисою флори різнотравно-злакових луків є переважання видів-тростина. Вони розвиваються в товщі ґрунту. Під потужним покривом трав'янистої рослинності розвивається ностоко- сцітонемовий ценоз. Тваринний світ чорноземів характеризується максимальної ярусної диференційованості. На цілих ділянках значна роль великих хребетних тварин - трав'яїдних і гризунів, хоча їх маса від загальної зоомаси не перевищує 10%. Досвід із заповідними ділянками в Хомутовський степ показав, що без участі великих тварин відбувається накопичення мертвої рослинної речовини понад 37 г / м². Отже, трав'яїдні тварини підтримують рівновагу між створенням органічних речовин і їх розкладанням. Загальна зоомаса в типових луках - близько 6 кг / га. З усіх зональних співтовариств тварин в луках максимальна маса мешканців травостою - до 4 кг / га.

У степовій зоні дуже характерний склад макроміцетів. Поширені види з дрібними плодовими тілами. Найбільш часті печериці, гриб-парасолька, луговий опеньок. Останній утворює добре виражені «відьомські кільця». Міцелій печериць добре переносить посуху і плодоносить не щороку. Є трутовики, що паразитують на степових злаках, які розвивають плодові тіла біля основи стебел.

Азональні і інтразональні групи ґрунтів автоморфного і гідроморфного ґрунтоутворення включають алювіальні і болотні ґрунти, примітивні і слабозвинені (примітивно-щербеністі, дернові, вулканічні), а також засолені і солонцюваті.

За своєю біологією всі ці ґрунту різко відрізняються від зональних ґрунтів, серед яких вони зустрічаються. Особливо великі відмінності в зонах з екстремальними умовами. По заплавах річок, наприклад, може відбуватися просування рослин, тварин і ґрунтових мікроорганізмів в ті області, де вони не зустрічаються в зональних ландшафтах.

Ґрунти гірських районів мають вертикально-зональний розподіл, вчення про який було закладено В. В. Докучаєвим. Він зазначив певну аналогію між поширенням ґрунтів з півночі на південь на рівнині і від вершини до підніжжя в гірських областях. Однак в горах існує значно більшу різноманітність змін клімату, рослинності і типів ґрунтів, ніж на рівнинних просторах. Є ґрунти, які не мають відповідних аналогів на рівнинах (наприклад, холодні степи, холодні пустелі). Інші хоча і мають аналоги, але ніколи ним не тотожні.

Висотна зональність в горах добре вивчена на зміні рослинних асоціацій: від нівальних мохово-лишайникових угруповань до альпійських і субальпійських луках з потужним травостоєм, до хвойних і широколистяних лісах на буроземах і далі - до степової рослинності на ґрунтах, аналогічних сіроземах. Цим рослинним асоціаціям відповідає свій комплекс тварин. На прикладі Північного Кавказу, де вертикальна поясність досить добре виражена, було показано, наприклад, зміна складу і чисельності дощових черв'яків.

2. Біологічна індикація та діагностика ґрунтів

Сучасна діагностика ґрунтів використовує досягнення всіх розділів ґрунтознавства, оперуючи даними по морфології, хімії, фізики та мінералогії ґрунтів. Фізичні та хімічні властивості характеризують консервативні накопичені ознаки і властивості ґрунтів, закладені в її «пам'яті». Біологія ґрунтів має показники, які характеризують динамічні властивості, які є індикаторами сучасного режиму життя ґрунтів. Тому використання біологічних методів біодіагностики і індикації необхідно для загальної характеристики стану ґрунту, оцінки її родючості.

В основі принципу біологічної діагностики ґрунтів лежить уявлення про те, що ґрунт як середовище існування становить єдину систему яку населяють популяціями різних організмів. Залежно від поєднання природних факторів,

що визначають ґрунтоутворювальний процес, різні ґрунти різняться за складом своєї біоти, спрямованості біохімічних перетворень і змістом тих хімічних компонентів, які є продуктами цих перетворень або їх агентами.

Цей принцип був покладений в основу вчення про ґрунт і біологічних факторах ґрунтоутворення, створеного представниками класичної російської школи генетичного ґрунтознавства: В. В. Докучаєвим, С. П. Костичева, Н. А. Димо. В. Н. Сукачова, Б. Б. Полинова, Н. П. Ремезова і ін. Розвиток сучасного ґрунтознавства обов'язково передбачає включення найважливіших методів біологічного дослідження.

Ботанічні методи фітоіндикації і діагностики ґрунтів найбільш добре розроблені. Вони входять в особливий розділ геоботаніки - індикаційної геоботаніки, що сформувалася в 30-х рр. нашого століття. При складанні опису ґрунтів використовують, як правило, і характеристику рослинності. Тому до теперішнього часу накопичився вже великий матеріал по взаємозв'язку ґрунтів і рослин. Методи фітоіндикації застосовують при бонітуванні ґрунтів, ґрунтових властивостей і процесів. Серед рослин виявлені індикатори на той чи інший механічний і хімічний склад ґрунтів, ступінь збагаченості поживними елементами, на кислотність або лужність, глибину розтанення мерзлоти ґрунтів або рівень ґрунтових вод.

Ґрунтово-зоологічні дослідження діагностичного профілю стали розвиватися пізніше ботанічних. Тільки в 50-х рр. ґрунтова зоологія оформилася як самостійна галузь науки. Накопичений на той час фактичний матеріал по поширенню в ґрунтах безхребетних, їх фауністичному складу і адаптаційним характеристикам дозволив сформулювати основні принципи зоологічного методу діагностики ґрунтів. Цей метод був успішно використаний при вирішенні деяких спірних питань генетичного ґрунтознавства, наприклад при з'ясуванні походження червоноколірних ґрунтів Криму, буроземів центральних Кодр Молдавії, ґрунтів горіхово-плодових лісів Киргизії, гірських чорноземів Кавказу. Теоретичною передумовою застосування ґрунтово-зоологічного методу для цілей діагностики ґрунтів є уявлення про «екологічний стандарт» виду. Це положення є загальним теоретичним принципом в біологічній діагностиці. Для організмів-калькофілів, використовують ґрунт як єдине середовище проживання, а не як систему мікросередовищ легше можна виявити залежність між загальними властивостями ґрунту і ареалами видів.

Мікробіологічна і біохімічна характеристика ґрунтів – найбільш складні розділи ґрунтової біодіагностики. Уже в перших роботах діагностичного напрямку в ґрунтової мікробіології, організованих С. П. Костичевим в 20-х рр., Була поставлена задача дослідження біодинаміки ґрунтів, т. е. обліку показників не тільки в «просторі, але і в часі. Інша проблема - строкатість значень чисельності мікроорганізмів у зв'язку з їх нерівномірністю розподілу в ґрунтовій товщі і навіть в ґрунтовому шарі одного генетичного горизонту. З цього випливає необхідність не тільки багаторазових аналізів, а й численності оброблюваних зразків ґрунтів. Третя складність полягає в слабкій

розробленості мікробної систематики та ідентифікації видів, без чого екологічні дослідження багато втрачають.

Пестициди - це новий екологічний фактор, що з'явився в природі в зв'язку з широким застосуванням людиною чужорідних сполук для боротьби з бур'янами. Світовий асортимент пестицидів нараховує тисячі препаратів на основі 90 хімічних сполук. І він безперервно зростає. Усе без винятку пестициди належать до отрут широкої дії. Вони потрапляють в ґрунт шляхом безпосереднього внесення або ж з протравленими насінням, що відмирають частинами рослин і трупами комах, а з ґрунту надходять в води, корми та харчові продукти. Пестициди надають різний вплив на ґрунтову біоту і біохімічну активність ґрунтів. Особливу небезпеку становлять стійкі і кумулятивні пестициди, персистентність яких досягає декількох років. До них відносяться, наприклад, препарати на основі триазинів і сімтріазінов, а також хлорорганічні (ДДТ, хлордан, гептахлор), які виявляються в ґрунтах через 8, 10 і навіть 12 років після застосування. В основному пестициди накопичуються в верхньому шарі ґрунту, але далі вони можуть мігрувати вниз за профілем до 1 м і більше. Швидкість і глибина проникнення залежать як від самого пестициду (його хімічних властивостей), так і від особливостей ґрунту, в тому числі від складу біоти. Вступники в ґрунт пестициди адсорбуються глинистими мінералами, вступають в хімічні реакції, розкладаються або трансформуються мікроорганізмами. Один з напрямків у вивченні взаємодії пестицидів з ґрунтовою біотою - дослідження деградації і трансформації пестицидів чистими культурами ґрунтових мікроорганізмів. Відомі чотири шляхи перетворення пестицидів:

- 1) ензиматичний вплив, який веде до повної втрати токсичних властивостей препарату, до його інактивації і детоксикації;
- 2) трансформація в токсичні речовини - активація;
- 3) трансформація в інші речовини з іншим спектром інгібуючої дії;
- 4) трансформація з утворенням сполуки-стимулятора.

У природному середовищі, в ґрунті, істотну роль в розкладанні пестицидів мікроорганізмами відіграють такі явища, як кометаболізм і сінтрофія. Є спроби інтенсифікувати процес деградації, наприклад хлорароматичних кислот, внесенням в ґрунт відповідних косубстратів - специфічних індукторів для підвищення активності ґрунтової мікробіоти.

Біологічне забруднення ґрунтів чужорідними мікроорганізмами відбувається в результаті попадання в ґрунт побутових і сільськогосподарських відходів і покидьків, а також за рахунок аерозолів мікробіологічних виробництв. З побутовими відходами в ґрунт можуть потрапляти потенційно небезпечні мікроорганізми - патогенні і токсикогенні, здатні викликати кишкові інфекції та харчові отруєння у людини, епідемічні захворювання у тварин, токсикози рослин.

У санітарно-епідеміологічних ґрунтових дослідженнях визначають зміст в ґрунтах *Escherichia coli*, *Cl. tetani*, *Bac. anthracis*, *Cl. perfringens* і ін.

Грунт здатна до самоочищення від невласливих їй мікроорганізмів. Механізми, що лежать в основі самоочищення ґрунтів, поки залишаються непізнаними. Вони можуть бути різної природи. В першу чергу це пов'язано з відсутністю в ґрунтовому середовищі умов, необхідних для розвитку потрапляють ззовні мікроорганізмів, а також несприятливої дії фізичних і хімічних факторів (кислотності, низьких значень температур, висушування, сонячної радіації і т. д.). Інший механізм у елімінації мікроорганізмів - взаємодія з членами ґрунтової біоти - виїдання, лізис і ін. В деяких випадках, при забрудненні невеликих територій, рекомендується застосовувати для очищення ґрунтів хімічні дезінфектанти (формалін, окис етилену, тіазол і ін.) або специфічні препарати пестицидів.

При розробці системи моніторингу стану ґрунтового покриву в зв'язку з антропогенними навантаженнями використовуються всі показники, характеризують біологічну активність ґрунтів.

Питання для самоперевірки:

1. Яке В. В. Докучаєв розробив вчення про ґрунти?
2. У яких фітоценозах велика роль мохів та лишайників?
3. У якій зоні дуже характерний склад макроміцетів?
4. Якими організмами визначається висотна зональність в горах?
5. Які методи фітоіндикації і діагностики ґрунтів найбільш добре розроблені?
6. Де застосовують методи фітоіндикації?
7. Які є шляхи перетворення пестицидів?

ЛАБОРАТОРНІ РОБОТИ

1. ЗНАЙОМСТВО З МІКРОБІОЛОГІЧНОЮ ЛАБОРАТОРІЄЮ, ПРАВИЛАМИ РОБОТИ ТА ОСНОВНИМИ ГРУПАМИ ГРУНТОВИХ МІКРООРГАНІЗМІВ

1.1. Правила роботи в мікробіологічній лабораторії

Мікробіологічні дослідження проводять у спеціально обладнаних приміщеннях: лабораторній кімнаті для занять, стерилізаційній і препаратурській. Для проведення робіт, які вимагають абсолютної стерильності, обладнують спеціальний бокс із вмонтованими в ньому бактерицидними лампами (БУФ15, БУФ-30). Лабораторна кімната повинна виходити вікнами на північ і мати природне освітлення не менше 110 лк. Стіни лабораторії фарбують у світлі тони олійною фарбою, щоб їх можна було періодично мити дезінфікуючим розчином. До лабораторних столів підводять електричне освітлення, обладнують газовими пальниками. Якщо це неможливо, то користуються спиртівками. Підлогу покривають лінолеумом, а

столи пластиком, щоб їх можна було легко дезінфікувати. За студентом у лабораторії закріплюється постійне робоче місце.

При вивченні сапротрофних мікроорганізмів із ґрунту чи повітря на поживне середовище випадково може бути внесена і розмножитись патогенна форма. Тому робота в лабораторії вимагає абсолютної стерильності. Відпрацьовані препарати зберігають і дезінфікують у спеціальних розчинах.

У лабораторії не дозволяється ходити у верхньому одязі, класти на столи сумки та інші особисті речі. На робочому місці знаходиться тільки обладнання та матеріали, необхідні для конкретного заняття. Таким обладнанням є мікроскоп, покритий поліетиленовим Чохлом, набір необхідних барвників, бактеріологічні петлі голки, шпателі, градуйовані Пастерівські піпетки, предметні та покривні скельця, ванночка для фарбування препаратів, промивалка з водою, дезінфікуючий розчин, вата, марлева або фланелева ганчірка, олівець по склу, імерсійне масло, фільтрувальний папір, спиртівка, сірники, пісочний годинник.

Працювати в лабораторії дозволяється тільки в халатах і шапочках (або косинках), які захищають одяг і волосся від забруднення, а також запобігають поширенню мікроорганізмів за межі лабораторії. На всіх пробірках і чашках пишеться назва мікроорганізму, дата висіву, прізвище студента. Під час роботи бактеріологічні петлі і голки знезаражують прожарюванням у полум'ї пальника. Використані шпателі, предметні та покривні скельця, піпетки категорично забороняється ставити на стіл. Названі предмети кладуть у банки з дезінфікуючим розчином. Після закінчення досліду (заняття) робоче місце необхідно прибрати, продезінфікувати і помити з милом руки.

У лабораторії забороняється вживати їжу, не допускається и зайве ходіння, різкі рухи, сторонні розмови, особливо під час висіву при мікроорганізмів.

На кожне заняття в групі призначаються чергові. Після закінчення занять вони здають відпрацьований матеріал на стерилізацію, наводять порядок і провітрюють приміщення.

1.2. Правила роботи з мікроскопом

Студенти вивчають механічну і оптичну частини світлового мікроскопа, навчаються встановлювати світло за Келером, . знайомляться з принципами роботи люмінесцентної та електронної мікроскопії.

Встановлення освітлення методом Келера здійснюється за допомогою крапкового джерела світла (ОІ-7, ОІ-9; ОІ-18, ОІ-19).

Для цього необхідно закрити ірисову діафрагму конденсора і розкрити ірисову діафрагму освітлювача. Лампу встановлюють так, щоб зображення нитки розжарювання було сфокусоване на діафрагмі конденсора. Здійснюють це за допомогою плоского дзеркала мікроскопа.

Потім розкривають ірисову діафрагму конденсора і майже до межі закривають діафрагму лампи. Фокусують об'єктив малого збільшення на площину об'єкта і знаходять зображення діафрагми лампи у вигляді яскравого світлого кола. Потім встановлюють конденсор у таке положення, при якому зображення буде найбільш чітким. Після цього, не порушуючи конденсор, розширюють діафрагму світильника доти, поки її обриси не збіжуться з полем зору. Діафрагму конденсора відкривають на $2/3$, а при переході від одного збільшення до другого плавно регулюють.

1.3. Основні групи ґрунтових організмів. Ґрунтова біота

Ґрунт заселений численними і різноманітними живими організмами, які впливають на ґрунтоутворення, родючість, ріст, продуктивність рослин. Всі біохімічні реакції в ґрунті прямо або побічно є наслідком життєдіяльності організмів. Ґрунт населяють організми всіх царств природи: рослини, тварини, гриби, бактерії, віруси. Біота представлена в ґрунті макро- і мікроорганізмами.

Найбільший вплив на процеси ґрунтоутворення мають рослини. Вони є продуцентами органічної речовини ґрунту. Але й значення тварин також надзвичайно велике, особливо на перших стадіях розкладу біомаси ґрунту. Найбільш численні в ґрунті мікроорганізми: водорості, гриби, актиноміцети, бактерії. Біомаса їх у ґрунті становить від 3-5 до 10-15 т/га. Своєю життєдіяльністю мікроорганізми ґрунту надзвичайно впливають на життя рослин, а також на тварин і людину. Загальні уявлення про ці організми можна отримати із перегляду їх розростань на ґрунті або на поверхні спеціальних поживних середовищ, на яких вони утворюють видимі неозброєним оком колонії.

1.4. Знайомство з основними групами ґрунтових організмів

Мета роботи: переглянути й описати колекцію ґрунтових тварин. Відзначити характерні особливості будови окремих органів, що відображають пристосування до умов існування в ґрунті. Переглянути ґрунтові кірочки зі розростанням водоростей. Описати Колонії бактерій, актиноміцетів, грибів, вирощених на поживних середовищах.

Матеріали і обладнання. Культури мікроорганізмів (*Saccharomyces cerevisiae*, *Bacillus subtilis*, *Lactobacillus acidophilus*), чашки Петрі з колоніями мікроорганізмів, кірочки з розростанням водоростей, предметні (з Ямкою і гладкі) і покривні Скельця, бактеріологічні голки і петлі, мікроскопи, спиртівки.

Приготування препаратів живих мікроорганізмів

Для спостереження мікроорганізмів під мікроскопом готують препарат на предметному скельці. Предметне скельце знежирюють милом, натираючи робочу поверхню, а потім старанно витирають сухою серветкою. Їх зберігають у герметичній посудині В 96 % -ному спирті.

Препарат «приплюснута крапля»

На стерильне знежирене предметне скло наносять бактеріологічною петлею (прожареною в полум'ї і охолодженою) досліджувану культуру. Петлю після цього знезаражують, а на край краплі ставлять під кутом 45° покривне скельце і обережно опускають, щоб не утворились бульбашки повітря. Надлишок рідини вилучають смужкою фільтрувального паперу.

Препарат «висяча крапля»

На стерильне покривне скельце наносять у центр маленьку крапельку рідини з мікроорганізмами. Скельце перевертають краплиною вниз і ставлять на спеціальне предметне скло із ямкою, краї якої змазані вазеліном. При цьому слідкують за тим, щоб крапля не торкалась країв ямки і висіла над нею. В утвореній герметичній камері крапля не висихає, що дозволяє спостерігати за мікроорганізмами тривалий час. Переглянуті препарати зарисовують, вказують збільшення мікроскопа і назву мікроорганізму.

Контрольні запитання

1. Назвіть основні правила роботи і техніки безпеки в мікробіологічній лабораторії.
2. Які реактиви використовують для надання невідкладної допомоги в лабораторії?
3. Поясніть будову механічної і оптичної частини мікроскопа. Які правила наведення?
4. Як правильно навести освітлення за Келером?
5. Перелічіть етапи приготування препаратів «приплюснута і висяча» крапля.
6. Охарактеризуйте основні екологічні групи ґрунтової біоти.

2. ЖИВЛЕННЯ МІКРООРГАНІЗМІВ

Мета роботи: ознайомитися з потребами мікроорганізмів у поживних елементах і джерелах живлення, принципами приготування поживних середовищ для їх вирощування.

2.1. Потреби мікроорганізмів у джерелах живлення

Для вивчення властивостей мікроорганізмів їх культивують на спеціальних поживних середовищах, що містять необхідні елементи для життєдіяльності. Існує два типи вуглецевого живлення мікроорганізмів – автотрофний і гетеротрофний. Джерелом вуглецю у автотрофів є вуглекислота, яка не має енергетичної цінності, вуглець в ній знаходиться в найбільш окисненій формі. Для відновлення CO_2 , в органічні сполуки вони використовують енергію світла (фототрофи) або енергію окиснення простих мінеральних речовин (аноргоксидація у хемотрофів).

Гетеротрофи не здатні добувати енергію для асиміляції вуглецю з CO_2 , шляхом окиснення мінеральних речовин або Сонячного світла. Для них джерелом вуглецю і енергії є органічні сполуки.

За ступенем гетеротрофності вони поділяються на ряд підгруп.

а) найбільш вимогливі до поживного субстрату патогенні форми, віруси і фаги. Вони не можуть самостійно синтезувати білки і нуклеїнові кислоти, а користуються ферментними системами господаря. Тому їх культивують на живих клітинах;

б) сапрофіти високої вимогливості до субстрату, що потребують середовищ з усіма 20 амінокислотами і більшістю вітамінів, ферментів, нуклеїнових кислот;

в) сапрофіти, яким необхідні 1-2 амінокислоти та окремі вітаміни;

г) сапрофіти, що мають потребу тільки в органічних джерелах вуглецю, наприклад у вуглеводах, а азот використовують із мінеральних сполук.

2.2. Поживні середовища

Всі поживні середовища поділяються на природні і синтетичні.

Природні поживні середовища складаються з продуктів рослинного або тваринного походження. Наприклад, це молоко, білок, бульйон, овочі, фрукти, солод, дріжджі, органічні рештки ґрунту.

Для культивування ґрунтових бактерій широко використовують м'ясо-пептонні середовища. До відвару м'яса додають певну кількість пептону і кухонної солі. Хорошим середовищем для Вирощування грибів, дріжджів і деяких бактерій є виноградне або солодове сусло.

Синтетичні поживні середовища- це такі, до складу яких входять у точно вказаних концентраціях неорганічні солі. Середовище для автотрофів – це розчини неорганічних солей. При культивуванні гетеротрофів у середовище мінеральних солей ще додають відповідні природні продукти.

Елективні середовища, введені в практику С.Н.Виноградським, забезпечують розвиток вузької групи мікроорганізмів. Вони виконують певну фізіологічну функцію, наприклад фіксують атмосферний азот, розкладають целюлозу і т.п.

За консистенцією розрізняють середовища рідкі, напіврідкі і тверді. Рідкі складаються з води і розчинених у ній речовин,

Тверді середовища готують з рідких, шляхом додавання до них ущільнюючих речовин, наприклад желатини (10-15%) чи агар-агару (1-2%). Напіврідкі — містять такі ж ущільнюючі речовини, але в меншій кількості (0.2-0.3% агар-агару).

Желатину (білкова речовина) отримують шляхом виварювання кісток. Вона розкладається під дією протолітичних ферментів деяких бактерій. Плавиться желатина при температурі вище 25°C. Дві останні властивості обмежують її застосування в лабораторних роботах.

Агар-агар виробляють із морських водоростей *Laminaria* і *Anfelta*, які містять багато слизових речовин і за хімічним складом являють собою поліцукри. Температура плавлення агарових листків біля 100°C, а застигання 40°C. .

Як основу для поживних середовищ Виноградський запропонував силікагелеві пластинки. Селікагель (SiO_2) є мінеральною сполукою, на відміну від желатини і агар-агару він придатний для культивування автотрофів.

2.3.Приготування поживних середовищ

Спосіб приготування сусла. В емальовану посуду наливають 1 л водопровідної води і нагрівають до 50°C, потім сиплять, помішуючи, 250 г висушеного і розмеленого солоду (пророщеного насіння ячменю). Суміш підігрівають до 57°C і підтримують цю температуру протягом 1 години, потім поступово нагрівають до 63°C і підтримують температуру до зникнення реакції на крохмаль (синє забарвлення з йодом). Готове сусло проціджують, потім фільтрують через паперовий фільтр. Таке сусло містить 10-12 % цукру. Його розводять до 6-8 % і стерилізують в автоклаві. Із Пивних заводів можна отримати готове сусло (16-24°Бал), яке розводять до необхідної міцності (2.5-3.0 рази), що визначається в градусах Баллінга (концентрація екстрактивних речовин). Для вирощування мікроорганізмів використовують сусло міцністю

6-7°Бал. Сусло має слабокислу реакцію, зумовлену наявністю молочної кислоти, яку при необхідності нейтралізують крейдою.

Спосіб приготування ґрунтового агару. Повітряно-сухий ґрунт, очищений від рослинних та інших включень, розтирають у ступці і просіюють (сито 1 мм). Потім готують водну (дистильована вода) суспензію ґрунту в співвідношенні 1:5 або 1:9. У суспензію вносять 1,5-2 % агару і стерилізують в автоклаві при 120°C впродовж 1 год. Стерилізацію повторюють через 1-2 доби.

Середовище Чапека. Його використовують для культивування ґрунтових актиноміцетів. Склад середовища (г/л): KCl – 0.5, MgSO₄ - 0.5, (або 1 мл 1% розчину), NaNO₃ - 2.0, глюкоза або сахароза – 20.0, CaCO₃ - 3.0, агар-агар – 20.0, НО дист.; рН - 7.0.

Середовище Чапека застосовується також для культивування грибів. В цьому випадку для підкислення середовища замість КНРО вносять КН РОі не додають СаСО..

Для дослідження ацидотолерантних ґрунтових мікроміцетів (грибів, що легко переносять низькі значення рН), досить часто використовують середовище Чапека-Докса. Склад середовища (г/л): сахароза 30.0; NaNO - 2.0; КНРО - 1.0; MgSO 7Н,0- 0.5; KCl — 0.5; FeSO - 0.01; молочна кислота – 4 мл/л; агар – 20; рН – 4,0.

Колби і пробірки перед стерилізацією закривають щільними ватними тампонами, що запобігає зараженню середовищ після стерилізації. Поживне середовище розливають у стерильні чашки Петрі або пробірки перед посівом мікроорганізмів у боксі.

Контрольні запитання

1. Назвіть типи вуглецевого живлення мікроорганізмів.
2. Які джерела енергії використовують мікроорганізми для процесів анаболізму?
3. Як розділяють середовища в залежності від компонентів, які використовують для приготування?
4. Класифікуйте середовища у залежності від призначень.
5. Чи доцільно використовувати універсальні середовища загального призначення для культивування лише однієї фізіологічної групи ґрунтових мікроорганізмів? Відповідь обґрунтуйте.
6. На яких поживних середовищах культивують бактерії, актиноміцети, гриби?

3. МЕТОДИ СТЕРИЛІЗАЦІЇ

При роботі з мікроорганізмами необхідно, щоб посуд і поживні середовища були стерильними. Стерилізація — це повне знищення мікроорганізмів та їх спор. Перед стерилізацією всі предмети, якими користуються, і посуд повинні бути абсолютно чистими. Забруднений посуд обробляють хромовою сумішшю, яка є сильним окислювачем і добре очищає скло від органічних решток. Спосіб приготування: біхромат калію (6 г) розчиняють у 100 мл дистильованої води і обережно приливають 10 мл концентрованої сірчаної кислоти. Хромово суміш повинна мати темно-рожеве забарвлення. Зміна забарвлення на темно-зелене свідчить про непридатність розчину.

Після 30-40 хвилин витримування в хромовій суміші посуд промивають водою і висушують при кімнатній температурі або в сушильній шафі (100-105°C). Відомо декілька методів стерилізації: термічна, хімічна, опромінення ультрафіолетом, стерилізація розчинів фільтруванням

3.1. Термічна стерилізація

Більшість безспорових мікроорганізмів гине при нагріванні 60-80°C на протязі 15-30 хвилин. Спори більш стійкі. Термічна стерилізація здійснюється різними способами: Мокрим і сухим паром, обпалюванням у полум'ї. Метод підбирають відповідно до того, що стерилізують.

Обпалювання на полум'ї пальника (фламбірування). Обпалювати можна безпосередньо перед застосуванням платинові петлі, голки, шпателі, скляні палички, предметні і покривні Скеля тощо, Стерилізують плавно, проводячи декілька разів через полум'я пальника, Обпалюванням на полум'ї користуються при стерилізації поверхні ватних затичок, горловин посуду.

Стерилізація кип'ятінням. Стерилізацію металічних інструментів і гумових трубок проводять кип'ятінням. Так як спори «багатьох бактерій витримують кип'ятіння на протязі декількох годин, то пропонується стерилізацію кип'ятінням проводити в 2%ому розчині карбонату натрію впродовж 10 хвилин. У цих умовах спори гинуть.

Стерилізація сухим жаром. Цей спосіб використовують для стерилізації скляногоого посуду і других термостійких матеріалів.

При цьому колби і пробірки закривають ватними тампонами. Перед стерилізацією деякі предмети завертають у папір і виймають із нього тільки перед роботою. Температура в сушильній шафі не повинна перевищувати 170°C. При такій температурі впродовж 2 годин гинуть не тільки бактерії, а і

їх спори. Температуру в сушильній шафі вище 175°C допускати не можна, бо при цьому буріють ватяні корки, а паперові обгортки стають ламкими.

Стерилізація гарячим паром. Поживні середовища (молоко, солод, желатина), гумові трубки й інші предмети, що руйнуються від дії сухого жару, стерилізують гарячим паром у кип'ятильнику Коха. Через 30-45 хвилин гинуть вегетативні клітини бактерій, але їхні спори не гинуть. На наступний день нагрівання повторюють. При цьому гинуть вегетативні клітини, що розвинулись із Спор. Щоб забезпечити повну стерилізацію, нагрівання повторюють ще раз. Таку стерилізацію називають дробною, або тіндалізацією.

Стерилізація в автоклаві. Найбільш надійний і універсальний метод це стерилізація поживних середовищ матеріалів насиченим паром під тиском, вищим від атмосферного. Насичений пар Конденсується на поверхні більш холодних об'єктів (чашки Петрі, Поживні середовища) і перетворюється у воду. При конденсації виділяється велика кількість теплоти і температура об'єкта швидко підвищується. Повна стерилізація поживних середовищ при 120°C і тиску в 1 атм, забезпечується 20-хвилинним нагріванням.

Пастеризація. При пастеризації рідини нагрівають до температури меншої за 100°C. Мета її – знищити неспороносні бактерії в продуктах, що втрачають поживні властивості при кип'ятінні (молоко, пиво, вино). Рідину нагрівають до 60°C протягом 30 хвилин, при 75°C – 15 хвилин, або при 80°C - 10 хвилин.

3.2. Хімічна стерилізація

Хімічні дезинфікуючі речовини використовують, головним чином, для стерилізації використаних матеріалів і знищення патогенних мікробів. Використовують нелеткі і леткі дезинфікуючі засоби, такі як лізол й інші фенольні сполуки, гіпохлорит, формальдегід, оксид етилену, хлороформ тощо. Одним із видів хімічної обробки можна вважати часткову стерилізацію антибіотиками. Їх використовують, якщо хочуть позбутися одних мікроорганізмів і зберегти інші. Для цього розчинений антибіотик додають до поживного середовища або вносять у посівний матеріал. Цей метод часто використовують при виділенні із ґрунту певних груп мікробів: дріжджів, грибів, актиноміцетів.

3.3. Стерилізація фільтруванням

Вона базується на здатності фільтрів адсорбувати мікробні клітини. В даний час використовують три типи фільтрів: мембранні фільтри (пористі диски, які виготовляють із ефірів целюлози); фільтри Зейца (диски, що виготовляють із суміші азбесту з целюлозою), дрібнопористі скляні фільтри

(диски, що виготовляють із фрагментів скла шляхом їх сплавлювання). Фільтрування використовують як з метою стерилізації розчинів, так і для одержання суспензій вірусів або фагів. Так, для виділення фагів із суспензії ґрунту часто використовують фільтр Зейца.

3.4. Ультрафіолетова стерилізація

Ультрафіолетові лампи найчастіше використовують для стерилізації лабораторних боксів і столів. При дії на мікроорганізм у певних дозах ультрафіолетові промені вбивають бактерії. Найбільш ефективні промені з довжиною хвилі 260 нм. Як джерело ультрафіолетового випромінювання використовують спеціальні бактерицидні лампи. Випромінювачем у цих лампах служить електрична дуга, що виникає в парах ртуті низького тиску.

Завдання. Засвоїти способи завертання в папір мікробіологічного посуду: чашок Петрі, піпеток, шпательів тощо. Простерилізувати посуду в шафі. Приготувати дезинфікуючі розчини. Простерилізувати ультрафіолетовим випромінюванням бокс.

Контрольні запитання

1. Що називається стерилізацією? Які існують методи стерилізації?
2. Якими методами стерилізують поживні середовища?
3. Поясніть значення методу дробної стерилізації.

4. КУЛЬТИВУВАННЯ МІКРООРГАНІЗМІВ

4.1. Загальне уявлення

Вирощування мікроорганізмів на поживному середовищі називається культивуванням, а вирощені мікроорганізми — культурою. При культивуванні в рідкому середовищі мікроорганізми утворюють суспензії, осад або плівку, а при вирощуванні на щільному середовищі — Колонії. Культури можуть бути чистими, тобто містити потомство клітин тільки одного виду, і накопичувальними, — до складу яких входять переважно клітини одного виду мікроорганізмів.

Внесення клітин мікроорганізмів, наприклад зразка ґрунту або проби води, в стерильне поживне середовище називається посівом або інокуляцією (зараженням). Перенесення вирощених клітин із одного середовища в інше (стерильне) називається пересівом або пасеруванням.

Культивування мікроорганізмів при певній температурі називається інкубацією (incubatio) – вирощування при штучно створеній температурі.

Вирощують мікроорганізми в скляному стерильному посуді: в пробірках, колбах або чашках Петрі. У пробірках мікроорганізми культивують як на рідких, так і на твердих середовищах. Рідким середовищем для аеробних культур заповнюють приблизно 1/3 пробірки, для анаеробних – 2/3. Тверде середовище, яке застигло в пробірці під невеликим кутом, називається скошеним, а те, що застигло при вертикальному розміщенні пробірки, називається стовпчиком. Мікроорганізми в колбах культивують тільки на рідких поживних середовищах. Для аеробних мікроорганізмів середовище наливають тонким шаром (1/3 колби), для анаеробних — Колбу заповнюють на 2/3. У чашках Петрі мікроорганізми культивують тільки на твердих середовищах.

Для роботи з мікроорганізмами використовують спеціальні мікробіологічні голки, петлі і шпателі, зроблені з платинового дроту. Товщина голок і петель не повинна перевищувати 0,5 мм, а шпателя - 1,5 мм. При посівах і пересівах мікроорганізмів із Колоній, що вирости на щільних середовищах, використовують голки і шпателі. Суспензії мікроорганізмів беруть петлею.

4.2. Техніка посіву

На тверді поживні середовища посів культури проводять штрихом або уколом. Посів штрихом проводять на скошене середовище в пробірці або розлите в чашки Петрі. У першому випадку беруть дві пробірки: одну – з культурою, іншу – із стерильним скошеним поживним агаром. Обидві пробірки тримають у лівій руці так, щоб було видно поверхню агару. Пробки виймають за допомогою мізинця правої руки (рис. 1) і тримають так, щоб частина ватної пробки, що входить в пробірку, не торкалась руки. Відкриті пробірки тримають нахилено біля полум'я пальника. Пропечену голку охолоджують, торкнувшись нею внутрішньої стінки пробірки. Беруть трохи досліджуваної культури з першої пробірки і переносять у другу.

Посів роблять прямою рисою або зигзагом знизу вверх по поверхні косоного поживного середовища, не розрізаючи голкою агару. Потім вставляють у пробірки ватні пробки, легко обпалюючи їх у полум'ї. Аналогічну техніку використовують при посіві на тверді поживні середовища у чашках Петрі (рис.2.)

Після інокуляції середовища, скляним шпателем, обережно втирають ґрунтову суспензію у агаризовану — пластину від центру до краю чашки

Петрі, постійно обертаючи її. При цьому, використовують лише вагу шпателя (рис. 3.).

На пробірці або чашці відмічають назву культури і дату посіву. Якщо роблять посів уколом в стовпчик, голку вводять у центральну частину поживного середовища майже до дна. Голку виймають і закривають пробірку, обпалюючи ватну пробку в полум'ї. Посів на рідкі поживні середовища роблять за допомогою петлі або піпетки Пастера, дотримуючись всіх вищевказаних правил обережності.

4.3. Культуральні ознаки мікроорганізмів

Ознаки, що виявляються при розвитку культур мікроорганізмів на поживних середовищах, носять назву культуральних. Одні мікроорганізми рівномірно розвиваються на всьому середовищі, наприклад на МПБ, утворюючи помутніння, інші формують наповерхні плівку або осад на дні. У результаті виділення продуктів життєдіяльності мікроорганізмами, середовища можуть забарвлюватись у різні кольори, набувати запаху. Із культуральних ознак мікроорганізмів найбільш суттєвою є будова колоній. Колонії – це видимі простим оком на поверхні субстрату скупчення великої кількості мікроорганізмів одного і того самого виду. Колонії різних мікроорганізмів різняться між собою. Їх роздивляються під мікроскопом тільки при малому збільшенні. Колонії описують, вказуючи такі ознаки:

- 1) розмір – великі колонії мають діаметр >4 мм; середні — 2-4 мм; дрібні — від 1 до 2 мм; карликові — до 1 мм;
- 2) профіль - колонії випуклі, конусоподібні, плоскі та кратероподібні;
- 3) край. — рівний, хвилястий, лопатевий, зубчастий, ворсинчастий;
- 4) за консистенцією колонії бувають - рідкі, пастоподібні, густі, в'язкі, волокнисті, шкірясті. Консистенцію визначають, торкаючись до колонії петлею;
- 5) забарвлення колонії визначається їх пігментованістю. Вони бувають безбарвними або пігментованими (білі, жовті, червоні, зелені тощо),
- 6) форма колоній буває кругла, неправильна, ризоїдна, однорідна, зерниста та інші. У більшості бактерій виявляють дві форми колоній – гладкі і шершаві.

Форму колоній можна точно замалювати за допомогою рисувального апарату, яким обладнують біологічний мікроскоп.

Мета роботи: приготувати суспензію із зразків ґрунту і висіяти на відповідні поживні середовища з метою вивчення форм, рельєфу та властивостей мікроорганізмів.

Практичні завдання

1. Приготовлені поживні середовища (МПА, сусло-агар, середовище Чапека) розтопити.
2. Розлити поживні середовища в чашки Петрі.
3. Засіяти поживні середовища ґрунтом.

Контрольні запитання

1. Поясніть значення терміну культивування. Що таке чисті і накопичувальні культури?
2. Суть методів культивування аеробних і анаеробних мікроорганізмів.
3. Поясніть принципи методів посіву та пересіву мікроорганізмів на тверді і рідкі поживні середовища.
4. Назвіть умови, що забезпечують ріст мікроорганізмів.
5. Схарактеризуйте різноманітність форм та рельєфу колоній.

5. БУДОВА БАКТЕРІЙ. ЗАБАРВЛЕННЯ

5.1. Будова бактеріальної клітини

Бактерія — складна жива система, що характеризується високою організацією складових її структур; кожна структура має визначену життєву функцію, а взаємодія їх між собою забезпечує існування клітини, її цілісність.

Бактерії – це група мікроорганізмів-прокаріотів, що не мають складно сформоване ядро. Оформлене ядро властиве більш високоорганізованим мікроорганізмам – еукаріотам: дріжджам, грибам, міксобактеріям. Бактеріальне "ядро" (нуклеоїд) ототожнюється з хромосоною, котра являє собою довгу нитку ДНК, що перекручена і замкнута в кільце. Але

Бактеріальні клітини мають такі основні структури: клітинну стінку, цитоплазматичну мембрану і протопласт з нуклеоїдом і мезосомами. Такі структури, як капсули, джгутики, аналоги хроматофорів, а також різні ендцитоплазматичні включення запасних речовин і поверхневі придатки, зустрічаються тільки у деяких видів і не є обов'язковими для всіх бактерій.

Будова бактерій вивчається з використанням різноманітних методів досліджень: мікроскопічних, біохімічних, біофізичних та ін. Застосовують різні способи виявлення окремих структур і компонентів клітин:

- 1) мікроскопія живих клітин;
- 2) вітальне забарвлення мікроорганізмів;
- 3) приготування препаратів фіксованих клітин,

4) приготування ультратонких зрізів мікроорганізмів для електронної мікроскопії;

5) комбіновані методи.

Для вивчення внутрішньої будови клітин застосовують спеціальні методи забарвлення — цитохімічні методи дослідження. Більшість із цих методів мають на меті діагностичне значення. За формою клітини мікроорганізмів важко визначити, і в ряді випадків, щоб встановити належність мікроба до того чи іншого роду і виду, потрібно провести спеціальне забарвлення клітин або речовин, що нагромаджуються в ній.

5.2. Забарвлення мікроорганізмів за Грамом

Мета роботи: ознайомитись з будовою клітин прокариот і еукаріот, оволодіти методом забарвлення мікроорганізмів за Грамом.

Відношення бактерій до забарвлення за Грамом використовується як одна із діагностичних ознак при визначенні виду. По відношенню до забарвлення за Грамом Всі бактерії можна розділити на 2 групи: грампозитивні (Г⁺) і грамнегативні (Г⁻). Перші після обробки препарату розчином йоду і однією із трифенілметанових фарб набувають і тривало утримують темнофіолетове забарвлення, тоді як другі (Г⁻) легко знебарвлюються в 95% спирті або ацетоні.

Здатність мікроорганізмів по-різному забарвлюватись за методом Грама зумовлена відмінностями структури та хімічного складу клітинної оболонки й цитоплазматичної мембрани. Грампозитивні бактерії мають тришарову клітинну оболонку з низьким вмістом ліпідів. На поверхні їх цитоплазми розміщується комплекс із білка та рибонуклеату магнію, який при забарвленні за Грамом утворює міцну сполуку з генціанвіолетом і йодом, що не руйнується при обробці спиртом. У грамнегативних бактерій оболонка двошарова, з високим вмістом ліпідів. Генціанвіолет і йод повільно дифундують через ці шари до ригідного мукополінуклеотидного шару і не утворюють з ним міцної сполуки. Такий незв'язаний з мукополісахаридами та поліфосфатнуклеотидами комплекс генціанвіолет-йод легко розчиняється спиртом і виводиться з клітини, а бактерії знебарвлюються. На

Для забарвлення за Грамом необхідно завжди брати молоді 1-добові культури, оскільки мікроорганізми із старих культур не всі однаково інтенсивно забарвлюються. До грампозитивних належать дріжджі, *Bac. subtilis*, *Bac. mesentericus*, *Clostridium pasteurianum*. Представниками грамнегативних є мікроорганізми *Escherichia coli*, *Proteus vulgaris*, *Acetobacter acetis*.

Практичні завдання

1. Розглянути під мікроскопом і зарисувати будову нуклеоїда, клітинної стінки, капсули, включень на готових забарвлених препаратах добових культур.

2. Забарвити за Грамом культури: *Saccharomyces cerevisiae*, *Acetobacter aceti* і *Bacillus subtilis*.

Техніка забарвлення за Грамом (у модифікації Сінева)

З метою контролю правильності забарвлення за Грамом на предметне скло по центру наносять і одночасно обробляють одразу три мазки: із культури бактерій наперед відомих Г+ і Г-, а між ними – мазок досліджуваного мікроорганізма, на

Мазки висушують на повітрі, фіксують на полум'ї пальника і забарвлюють так: на мазки кладуть смужку фільтрувального - паперу, наперед просочену генціанвіолетом і висушену. На папір наносять 2-3 краплі води. Через 1-2 хв папірець забирають пінцетом, а на препарат наливають розчин Люголя (до повного почорніння мазка). Через 1 хв розчин Люголя зливають, наносять кілька крапель 96 %-го спирту й знебарвлюють протягом 15-20 с до зникнення сірувато-фіолетових ниток. Препарат промивають водою. На мазок наливають водний розчин фуксину Пфейфера і витримують 1-2 хв. Фарбу зливають, препарат промивають водою, висушують фільтрувальним папером і мікроскопують імерсійною системою. Грампозитивні бактерії забарвлюються в синьофіолетовий колір, а грамнегативні – в рожево-червоний.

Барвники і розчини для забарвлення за Грамом

1. Феноловий розчин генціану фіолетового: генціан фіолетовий — 1г, спирт 96 % - й 10 мл, фенол кристалічний — 2 г, вода дистильована – 100 мл.

2. Розчин Люголя (йодид калію -2 г, йод кристалічний – 1 г, вода дистильована – 300 мл.) Спочатку готують концентрований розчин йодиту калію в 5 мл води, в ньому розчиняють йод, потім доливають воду до 300 мл.

3. Спирт 96 %-й. - а 4. Фуксин Пфейфера (водний розчин карболового фуксину Ціля): 1 мл карболового фуксину Ціля і 9 мл дистильованої води.

5. Карболовий фуксин Ціля: фуксин основний – 1г розчиняють в 96 %-му спирті (10 мл), а потім доливають розчинений у воді (100 мл) фенол (карболова кислота кристалічна) – 5 г.

Контрольні запитання

1. Які цитологічні методи використовують для вивчення будови клітини?

2. Назвіть етапи приготування фіксованих забарвлених препаратів.
3. Назвіть відмінності у структурі та хімічному складі грампозитивних і грамнегативних бактерій.
4. Назвіть представників Г⁺ і Г⁻ мікроорганізмів.

6. ГРУНТОВІ ВОДОРСТІ

6.1. Розповсюдження і значення ґрунтових водоростей

Ґрунтові водорості (Algae) включають дві екологічні групи: наземні водорості, що утворюють макроскопічно помітний талом на поверхні ґрунту і власне ґрунтові водорості, — мікроскопічні форми, які знаходяться як на поверхні, так і в товщі ґрунту.

Водорості населяють в основному поверхневий шар ґрунту. В кірочці солончаку їх нараховується до 5 млн. клітин, у цілинному дерново-підзолистому ґрунті у шарі 9-10 см їх кількість коливається від 12 до 220 тис. в 1 г. Якщо у верхньому сантиметровому шарі нараховуються мільйони, то на глибині 20 см. є тільки тисячі клітин і менше. Найбільша глибина, на якій в ґрунті були виявлені водорості, — 2.8 м.

Найбільш суттєві фактори, що впливають на кількість водоростей у ґрунті, це вологість, структура ґрунту, вміст азоту і фосфору. Водорості інтенсивно розвиваються весною і восени викликають так зване «цвітіння ґрунту», а в посушливу погоду і взимку їх кількість зменшується.

Розвиваючись на поверхні скельних порід, водорості є одним із важливих біологічних факторів вивітрювання і первинного ґрунтоутворення. У процесі фотосинтезу водорості синтезують органічну речовину і виділяють кисень, сприяючи кращій аерації ґрунту. Біля 80 видів синьо-зелених водоростей, багато з яких існують у ґрунті, можуть фіксувати атмосферний азот, втягуючи його в біологічний кругообіг. Слиз, який виділяють водорості, впливає на формування структури ґрунту і підвищення водостійкості ґрунтових агрегатів. Розвиваючись на поверхні ґрунту водоростеві кірочки зменшують ерозію ґрунту.

6.2. Основні групи ґрунтових водоростей

Ґрунтова альгофлора представлена в основному видами синьо-зелених, зелених і діатомових водоростей, часто в ґрунті можна виявити жовто-зелені і евгленові водорості.

Синьо-зелені водорості — Cyanophyta. Це найдавніші своєрідні і найбільш перспективні для використання водорості. За будовою клітини (ядро-нуклеоїд) ці водорості подібні до бактерій. Серед них є Одноклітинні, нитчасті і колоніальні форми (колонії тимчасові).

- Рід *Gleocapsa* — одноклітинні, частіше по декілька клітин у слизових капсулах у вигляді колоній; розмножуються поділом.

- *Nostoc* - основна особливість — утворення ниток, покритих слизом (подібно до колоній); інколи колонії досягають значних розмірів. Найбільш відомий вид *Nostoc commune*, розповсюджений на поверхні ґрунту. В сухому вигляді — це темні кірочки.

- *Phormidium* — нитчасті форми, нитки яких обволікають тонкі розпливчасті слизові піхви, завдяки чому вони легко з'єднуються у плівки. Темні, чорнильного кольору плівки *Phormidium autumnale* часто зустрічаються на поверхні ґрунту.

Зелені водорості - Chlorophyta. Їх клітина має типову для вищих рослин будову. Структура тіла — одноклітинна, колоніальна, дійсно нитчаста і неклітинна (сифональна, тобто талом може бути розділений на клітини).

Рід *Chlorella* - дуже дрібні (3-8 мк) одноклітинні водорості. Клітини круглі з чашоподібним хроматофором.

- Рід *Normidium* — Нитчасті водорості з малими клітинами (4-7 мк). Хроматофор неловний, поясковий, розмножуються зооспорами або шляхом розпаду ниток.

- Рід *Chlamydomonas* — одноклітинні, рухомі організми, з двома джгутиками на передньому кінці тіла, за допомогою яких вони пересуваються у воді. У ґрунті часто зустрічаються у пальмелеподібній стадії — скупчення нерухомих клітин у слизу.

Розповсюджена в стоячих і повільно проточних прісних водоймах, водорість *Spirogyra* (зелена тина) не є характерною для ґрунту. Нитки спірогіри складаються із великих циліндричних клітин із хроматофорами у вигляді спіральних стрічок.

Діатомові водорості — Diatomeae — мають панцирну двохстулкову оболонку, просочену кремнеземом. Панцирі Водоростей зберігаються в ґрунті дуже довго. Геологи Використовують їх для діатомового аналізу при визначенні віку відкладів.

Navicula — одноклітинні рухомі, за формою подібні на човник.

Pinnularia — клітини Подібні до *Navicula*, але відрізняються більш грубими штрихами, на рисунках стулок.

Nitzschia — сильно витягнуті голкоподібні клітини.

Hantzschia – найбільш розповсюджені в ґрунті із діатомових водоростей, мають вигнуті у вигляді рога клітини.

Жовто-зелені водорості — *Xanthophyta*. Їх довго об'єднували із зеленими. Особливості будови: клітинна оболонка цих організмів у деяких видів складається із двох половинок. Зооспори мають 2 джгутики неоднакової довжини. Звідси друга їх назва – *Heterocontae* (різноджгутикові). Серед цих водоростей є одноклітинні і нитчасті форми. Широко розповсюджена водорість виду — *Botrydium*, яка рясно розвивається весною на поверхні глинистих ґрунтів. Талом цієї водорості неклітинної будови має вигляд зелених кульок із безбарвними ризоїдами на нижній стороні, що проникають у ґрунт.

Практичні завдання

1. Розглянути під мікроскопом і замалювати окремі види основних груп ґрунтових водоростей:

- синьо-зелені — роди *Gleocapsa*, *Noctoc*, *Phormidium* (зверніть увагу на гетероцисти і гормогонії); зелені — *Chlorella*, *Hormidium*, *Chlamydomonas*;

- жовто-зелені — *Botrydium* (мале збільшення); - діатомові — *Navicula*, *Pinnularia*, *Nitzschia*, *Hantzschia*.

2. Роздивитись візуально і в препараті під мікроскопом зелені кірочки на поверхні ґрунтових монолітів, розростання водоростей на ґрунтових пластинках у чашках Петрі і скельцях обростання.

6.3. Методи дослідження ґрунтових водоростей

Дослідження ґрунтових водоростей починають із Спостережень у природі. На вибраній для відбору ґрунтових зразків ділянці, перш за все, проглядають поверхню ґрунту, відзначаючи наявність чи відсутність водоростей, помітних неозброєним оком. Відзначають залежність розростань водоростей від особливостей рельєфу, густоти травостою, близькості дерев, характеру опаду та інших структурних особливостей біогеоценозу: поселення грибів чи тварин на плівках водоростей.

Облік кількості водоростей на поверхні ґрунту ведуть на площу. Наприклад, колонії *Nostoc commune* збирають з 1м² (якщо мало) або з 1дм² (якщо багато) і визначають їх масу.

При наявності поверхневих розростань водоростей застосовують пряме мікроскопування ґрунту в краплі води в препаратах «роздавлена крапля». Таким способом виявляють водорості які дають мікроскопічно помітні талом (*Nostoc Commune*, *Nostoc flageliforme*) чи масові розростання на поверхні ґрунту (*Microcoleus vaginatus*). Даним способом важко визначити вид.

Грунтові культури. Грунт поміщають у чашку Петрі шаром 1 см у непорушеному стані, зволожують стерильною дистильованою водою 80 % від повної вологоємкості і витримують на світлі. Через деякий час на поверхні ґрунту з'являється наліт водоростей, який досліджують під мікроскопом на предметному склі в краплі води.

Грунтові культури зі склом обростання. На поверхню ґрунту (див. попередній метод) у чашку Петрі кладуть стерильні покривні скельця так, щоб між ґрунтом і скельцем залишились окремі повітряні вологі камери. Через деякий час скельця знімають (можна почергово), поміщають на предметне скло в краплю води і мікроскопують. Не всі види ґрунтових водоростей розвиваються одночасно. Звичайно, першими pojawiaються зелені водорості (715 днів), потім синьо-зелені і діатомові. Як правило, для достатньо повного виявлення видового складу потрібно 2-3 місяці. Тому доцільно покривні скельця мікроскопувати послідовно.

Водні і агарові культури. Всі водорості автотрофи і фотосинтетики, тому їх культивують на чисто мінеральних середовищах на світлі. Для цього використовують такі мінеральні середовища:

1. Розчин Брістоль у модифікації Голлербаха (г/л) — NaNO_3 , 0.25, KH_2PO_4 , — 0.25, MgSO_4 - 0.15, CaCl_2 , — 0.05, NaCl — 0.05, Fe_2Cl_6 - сліди. А

2. Розчин Бенеке (г/л) — NH_4NO_3 — 0.2, CaCl_2 , — 0.1, K_2HPO_4 - 0.1, MgSO_4 , — 0.1, Fe_2Cl_6 — сліди.

При помітці сліди прийнято брати на 1 л H_2O краплі 1 %-го розчину. Посів проводять різними способами, прийнятими в ґрунтовій мікробіології (із розведеної ґрунтової суспензії, розсипанням дрібнозему або грудочками). Продивляються такі культури 2-3 рази протягом 2-3 місяців.

Метод Кількісного визначення водоростей (метод Риноградського в модифікації Штіни)

Наважку ґрунту в 1 г збовтують 3 хв з 4 мл дистильованої води, потім відстоюють 30 сі зливають у центрифужну пробірку. Цю операцію повторюють ще 2 рази, доливаючи до осаду по 3 мл води. Всі суміші зливають, збовтують і розливають у 3 центрифужні пробірки, які центрифугують впродовж 1 хв при 500 об/хв. Осади після центрифугування розводять дистильованою водою до певного об'єму. Із добре перемішаного з водою осаду беруть одну краплю рідини і розмішують на лічильній лінійці. Кількість клітин водоростей підраховують при великому збільшенні мікроскопа. Отриману кількість клітин перемножують на коефіцієнт, який являє собою добуток трьох чисел — об'єм всієї суспензії, об'єм перерахованої суспензії і кількість крапель в 1 мл. Наприклад, якщо підраховано кількість клітин водоростей в 1/5 мл, якщо в 1 мл 24 - краплини суміші, об'єм всієї суміші 15

мл, то коефіцієнт дорівнює $5 \times 24 \times 15 = 1800$. Перемноживши кількість водоростей в одній краплі на коефіцієнт, отримують кількість водоростей в 1г ґрунту.

Контрольні запитання

1. Оцініть значення первинних продуцентів наземних біогеоценозів у процесах ґрунтоутворення.
2. Схарактеризуйте видовий склад водоростей різних типів ґрунтів.
3. Назвіть основні групи Ґрунтових водоростей і їх окремі види.
4. Розповсюдження водоростей у ґрунті і їх значення в ґрунтових процесах.

7. КРУГООБІГ РЕЧОВИН. ПЕРЕТВОРЕННЯ МІКРООРГАНІЗМАМИ АЗОТОВМІСНИХ СПОЛУК

В ґрунті виявлені фізіологічні групи мікроорганізмів, що приймають участь в кругообігу азоту, вуглецю, сірки, фосфору, інших елементів. Кругообіг азоту включає чотири основних процеси – азотфіксацію, амоніфікацію, нітрифікацію і денітрифікацію.

Мета завдання. Поставити досліди на виявлення в ґрунті вільноживучих азотфіксаторів.

7.1. Дослідження вільноживучих азотфіксуючих бактерій

Азотфіксація — це процес зв'язування і переведення в органічні сполуки молекулярного азоту повітря. Мікроорганізми азотфіксатори дуже різноманітні. Серед них є бактерії, актиноміцети, водорості і навіть деякі гриби (дріжджі). До мікроорганізмів, що володіють високою азотфіксуючою здатністю відносять як вільноживучі, так і симбіотичні бактерії. Це аеробний азотфіксатор — *Azotobacter chroococcum*, анаеробний *Clostridium pasteurianum* і симбіотичні бульбачкові бактерії бобових рослин з роду *Rhizobium*.

Фіксують азот багато інших бактерій, наприклад, сульфатредуючі бактерії, мікобактерії, анаеробні клостридії, фотосинтезуючі пурпурні і зелені бактерії, а також азотфіксуючі синьо-зелені водорості.

Найбільш активними вільноживучими в ґрунті азотфіксаторами є бактерії роду *Azotobacter* і маслянокисла бактерія *Clostridium pasteurianum*. Найбільш розповсюджені в ґрунті два види азотобактера: *Az. chroococcum* і *Az. vinelandii*. Азотобактер – облигатний аероб — у молодій культурі має

форму паличкоподібного перитриха, рухомий, розмір 3-7 мкм. У старій культурі клітини Кокоподібні, з'єднані в пари і сарциноподібні пакети, як правило, покриті слизовою капсулою. Колонії на щільних поживних середовищах слизисті, розтікаючі або випуклі, безбарвні або забарвлені в темно-коричневий до чорного колір. Колонії *Az. chroococcum* виділяють чорний пігмент, а *Az. vinelandii* — Синьозелений флюоресцуючий пігмент, що проникає в субстрат.

В анаеробних умовах на важких кислих ґрунтах фіксацію молекулярного азоту здійснюють бактерії *Cl. pasteurianum*. Активність їх азотфіксації складає 10-12 мг азоту, (азотобактера 15-20 мг азоту) на 1гспожитої органічної речовини. *Cl. pasteurianum* — рухомі паличкоподібні клітини, розміром 3-7 мкм одинокі або розміщені парами і короткими ланцюжками. Спори овальні, формуються ексцентральні, при цьому клітини – спороноси набирають форми лимона. Колонії білясті, гладкі, блискучі.

Хід роботи. Для кількісного обліку ґрунтову суспензію висівають методом серійних розведень на елективне безазотисте середовище Ешбі з маннітом (джерело вуглецю). Склад середовища Ешбі (г/л дистильованої води): манніт, глюкоза або сахароза – 20, K_2HPO_4 - 0.2, $MgSO_4$ - 0.2, NaCl — 0.2, K_2SO_4 - 0.2, $CaCO_3$ - 5.0, KH_2PO_4 - 0.1. Середовище, не стерилізуючи, розливають у колби об'ємом 100-150 мл, шаром 1-1.5 см і заражують парниковим ґрунтом (1/2 чайної ложки). Для кількісного аналізу роблять розведення.

Колби закривають ватними корками, підписують і ставлять у термостат при температурі 28-30°C. Через 5-7 діб на поверхні середовища утворюється коричнево-бура плівка азотобактера.

Для отримання накопичувальної культури *Cl.pasteurianum* середовище наливають у пробірки високим шаром, засівають грудочкою ґрунту і пастеризують 10 хв при 80°C. Через 2-3 доби

середовище мутніє, рідина в пробірці піниться і виділяє запах масляної кислоти, що свідчить про розвиток у середовищі анаеробної бактерії *Cl. pasteurianum*.

Для вивчення морфології мікроорганізмів готують два препарати, один із плівки на поверхні середовища для виділення азотобактера, його забарвлюють фуксином. Щоб розглянути слизові капсули, живі клітини негативно контрастують чорною тушшю. *Cl.pasteurianum* забарвлюють розчином Люголя. Мазок розглядають під мікроскопом, користуючись об'єктивом М1-90. Прижиттєвий препарат розглядають, використовуючи об'єктив ВІ40. Вивчають морфологічні особливості бактерій і замальовують. Разом з азотобактером на середовищі Ешбі розвиваються численні

мікроорганізми, котрі використовують дуже мало азоту (сліди), або здатні фіксувати азот атмосфери часто в меншій мірі, ніж азотобактер. Ці мікроорганізми об'єднують під загальною назвою - олігонітрофіли.

Коли в ґрунті міститься невелика кількість клітин азотобактера і він не виявляється методом посіву на рідке середовище, використовують метод ґрунтових грудочок. До рідкого середовища Ешбі додають 20 г/л 2 %-го агару, стерилізують, розливають у чашки Петрі і засівають зволоженими грудочками ґрунту. Стерильним шпателем беруть 50 грудочок на кожну чашку Петрі. Через 4-6 діб інкубації грудочки ґрунту обростають колоніями азотобактера.

Матеріали і обладнання. Середовище Ешбі (рідке і агаризоване), колби на 100-150 мл шпателі, чашки Петрі, парниковий (родючий) свіжий ґрунт, спиртівка, мікробіологічні петлі, пробірки, піпетки, предметні і покривні скельця, пінцет, карболовий фуксин, чорна туш, розчин Люголя.

7.2. Азотфіксація бульбачковими бактеріями

Бульбачкові бактерії (*Rhizobium*), що живуть в симбіозі з бобовими рослинами, здатні фіксувати молекулярний азот повітря.

Бульбачки утворюються на коренях більше 1300 видів бобових рослин. У молодій культурі *Rhizobium* є короткими рухливими паличками, з віком рухливість втрачають і переходять у стадію так званих опоясаних паличок. При старінні культури опоясані палички переходять у стадію бактероїдів. Клітини галузяться і набувають форм коралів. Стадія опоясаних паличок і бактероїдів переважно збігається з фазою бутонізації і цвітіння бобових рослин і характеризується максимальною інтенсивністю фіксації азоту.

Форма і розміри бульбачок різних бобових рослин неоднакові: в конюшини вони продовгуваті й дрібні, в гороху – округлі крупні, у квасолі та сої діаметр бульбачок досягає 1 см, ав люпину - величини грецького горіха.

Бульбачкові бактерії потрапляють у рослини через кореневий волосок, утворюючи в ньому інфекційну нитку. Інфекційна нитка, яка містить велику кількість бактерій, пролягає до клітин кореня (ендодерми). Клітини кори кореня інфіковані бульбачковими бактеріями, активно діляться, утворюючи бульбачки.

Бульбачкові бактерії вирощені на поживних середовищах, є дрібними рухомими грамнегативними паличками — перетрихи і монотрихи. Виділити їх з ґрунту важко. У середовище розміщують стерильне насіння, пророщують і заражують досліджуваним ґрунтом. Якщо через 2-3 тижні утворюються бульбачки, це означає, що в ґрунті є бульбачкові бактерії.

Практичні завдання

1. На фіксуючому матеріалі розглядають бульбачки на коренях різних бобових рослин і роблять зарисовки. Для знайомства з формами бульбачкових бактерій готують препарат з бактероїдної тканини бульбачок. Зріз бульбачки багато разів проколюють стерильною голкою, викликаючи механічне руйнування клітин. Потім з неї видавлюють краплю на предметне скло і готують фіксований, забарвлений фуксином або метиленовим синім препарат.

2. Для більш точного вивчення морфології бульбачкових бактерій бульбачку кладуть на предметне скло, розрізають і віджимають крапельку соку в краплю води. Мазок сушать, фіксують, фарбують фуксином. Препарат добре забарвлюється, використовуючи суміш рівних частин фуксину і метиленового синього, розведених в 1 %-й оцтовій кислоті. Фарбують 3-5 хв. Тканини бульбачки забарвлюються в синій колір, а бактерії — в червоний.

3. Виділяють бульбачкові бактерії в чисту культуру так. Бульбочки старанного відмивають від ґрунту, ставлять на 5 хв в 0.1 %-й розчин сулеми, промивають 1 хв у 96 %-му спирті і знову старанного промивають водою. Потім роздавлюють бульбочку в краплі стерильної води. Мікробіологічною петлею переносять краплю Соку на середину чашки Петрі з бобовим агаром. Шпателем Дригальського роблять посів і ставлять чашки в термостат при 25-28°C.

На 4-5-й день розглядають швидкоростучі колонії бактерій (конюшина, горох), а на 9-10-ту добу — повільноростучі колонії (Люпин, соя). Мазки з колоній фіксують, забарвлюють, розглядають під об'єктивом МІ-90 і замальовують.

Матеріали і обладнання. Зафіксовані у формаліні кореневі системи різних бобових рослин з бульбачками, ботанічні бритви, водний розчин фуксину, метиленовий синій, предметні і покривні Скельця, мікробіологічна петля, пінцет, чашки Петрі, 1 %-й розчин сулеми, 96 %-й спирт, бобовий агар.

Контрольні запитання

1. Що таке азотфіксація?
2. Назвіть види вільноживучих і симбіотичних азотфіксаторів, їх — морфологічні особливості.
3. Які мікроорганізми відносять до олігонітрофів?
4. Які методи вивчення вільноживучих і бульбачкових бактерій ви Знаєте?
5. Як змінюється морфологія бульбачкових бактерій в онтогенезі?
6. Як проникають бульбачкові бактерії в корінь?

7. Назвіть морфологічні відмінності бульбачок різних видів бобових рослин.

8. БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ҐРУНТІВ

Одним із важливих показників агрономічного стану і рівня ефективної родючості ґрунту є його біологічна активність. Ґрунти характеризуються не тільки складом і чисельністю різних груп біоти, але і їх сумарною активністю, а також активністю біохімічних

процесів, зумовлених наявністю в ґрунті певного запасу (пула) и ферментів, виділених прижиттєво в результаті діяльності рослин і мікроорганізмів, а також акумульованих ґрунтом після руйнування клітин.

Біологічна активність ґрунтів характеризує масштаби і напрямок процесів перетворення речовини і енергії в екосистемах, інтенсивність трансформації органічних решток, руйнування мінералів. Вона зумовлює біохімічні процеси, що лежать в основі ґрунтоутворення, зумовлює родючість ґрунтів.

Показниками біологічної активності ґрунтів можуть служити кількісні характеристики чисельності і біомаси різних груп ґрунтової біоти, їх загальна продуктивність, деякі енергетичні дані, активність основних процесів, зв'язаних з кругообігом елементів, ферментативна активність ґрунтів, а також кількість і швидкість нагромадження мікробних метаболітів.

Загальноприйняті методи визначення біологічної активності ґрунту досить різноманітні. В цілому їх можна розділити на 2-і групи:

1) методи визначення дійсної, актуальної біологічної активності - це польові методи визначення дихання, азотфіксації, денітрифікації і т.п.;

2) методи визначення потенціальної біологічної активності ґрунтів, тобто тієї активності, яка виявляється в лабораторії при оптимальних умовах для піротікання даного процесу (визначення ферментативної активності ґрунтів, лабораторні методи визначення нітрифікації, азотфіксації, денітрифікації, дихання). До другої групи, також відносяться методи визначення загальної біомаси, чисельності мікроорганізмів прямим мікроскопуванням чи висівом на поживні середовища.

Експрес-метод визначення біологічної активності ґрунту за Аристовською-Чугуновою

Принцип методу. Метод оснований на візуальному виявленні найактивнішого мікробоценозу за інтенсивністю розкладу сечовини, та як наслідок, зміни лужності повітряного середовища в чашках Петрі, що фіксується лакмусовим індикатором.

Хід визначення. Досліджувані зразки повітряно-сухого ґрунту масою 50 г кожний змішують з 1г сечовини і переносять в чашку Петрі. Зразки рівномірно розподіляються по дну чашки і звожуються до 60% від повної вологості. На внутрішню поверхню кришки чашки Петрі кріпиться лакмусовий папірець, так щоб він не торкався ґрунту. Відмічають час Початку досліду і ведуть спостереження за зміною забарвлення лакмусу. По мірі розкладу сечовини повітряне середовище в чашці буде підлужнюватись аміаком, внаслідок чого, лакмусовий папірець синітиме.

Дослід проводять у 3-5 кратній повторності до моменту, коли Колір індикатора залишатиметься незмінним протягом 2 год. Паралельно проводять контрольний дослід в чашках з сечовиною без ґрунту. Результати заносять в таблицю.

Контрольні запитання

1. Дайте визначення поняття «біологічна активність ґрунту», актуальна і потенціальна біологічна активність..
2. Наведіть методи визначення актуальної і потенційної біологічної активності ґрунту.
3. В чому суть експрес-методу визначення біологічної активності ґрунту?

Методичне забезпечення

1. Том'юк Б. П. Біологія ґрунту: Методичні рекомендації до лабораторних робіт. Чернівці: ЧНУ, 2002. 68 с.

Рекомендована література

1. Андреева В. М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли СПб.: Наука, 1998. 349 с.
2. Звягицев Д. Г. Почва и микроорганизмы. М.: Изд-во МГУ, 1987. 256 с.
3. Д. Г. Зенова, А. Л. Степанов, А. А. Лихачева, Н. А. Манучарова Пактикум по биологии почв. М.: Изд-во МГУ, 2002. 132 с.
4. В. Г. Крикунов, Ю. С. Кравченко, В. В. Криворучко, О. В. Крикунова Ґрунтознавство: Лабораторний практикум. Біла Церква, 2004. 216 с.
5. Чернов Н. М., Былова Л. М. Экология. М.: Просвещение, 2004. 208 с.
6. Шлегель Г. Г. История микробиологии. М., 2012. 302 с.