

УДК 576.486 : 631.46

Галина ФИШТЕЙН

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ МИКРООРГАНИЗМОВ В БИОТЕ ПОЧВЫ

В настоящее время накоплен большой фактический материал о жизни микроорганизмов в почве, их функции в жизни растений. Отмечая в целом их положительную роль в плодородии почв, исследователи затрудняются дать оценку роли отдельных групп микроорганизмов. Это обусловлено тем, что основные микробиологические измерения дают представление об интегральных параметрах всего микробного населения почвы, в лучших случаях разграничивая его на аллохтонное и автохтонное. Чаще всего микрофлору почвы рассматривают по принципу «черного ящика» с известными параметрами на входе и выходе.

При рассмотрении организации сообществ свободноживущих микроорганизмов в природе (Фиштейн, 1983) было предложено дифференцировать их на компоненты экосистемы высших растений (ЭВР) и компоненты экосистемы микроскопических организмов (ЭМО).

В настоящей работе попытаемся дифференцировать микробные компоненты ЭВР и ЭМО на основе экологических принципов и описать трофическую роль этих групп в биоте почвы.

Характеризовать роль популяции в сообществе можно через описание ее экологической ниши. Однако это понятие требует некоторого уточнения. Нередко путают понятие «экологическая ниша» с понятием «ниша», что означает микроместообитание. Экологическая ниша характеризует функцию вида в экосистеме. Ее параметры дают представление о свойствах вида, реализуемых в данных условиях. Для определения экологической ниши каждого вида необходимы следующие показатели (Казенс, 1982): 1) источник используемой энергии, 2) пространственное расположение, 3) временное выражение функции, 4) способ захвата пищи.

Экологам хорошо известно, что два вида, обладающие схожей экологической нишей, не могут долговременно сосуществовать. Приспособление популяции к обитанию в конкретной экосистеме происходит через формирование ее экологической ниши, отличающейся от других по всем вышеназванным признакам. Потенциальная возможность адаптации таится в генофонде популяции. Высшие растения, не имея разнообразия в источниках энергии, проявляют наибольшую изменчивость признаков, обеспечивающих приспособление к потреблению энергии. Разнообразие экологических ниш растений обусловлено множеством вариантов пространственного расположения и сезонной активности. Наибольшим разнообразием экологических ниш отличаются животные — их экологические ниши могут отличаться по всем четырем характеристикам.

Микроорганизмы имеют значительно меньше возможностей в выборе способа питания и временного выражения своей функции. Их пространственное расположение обычно предопределено источником потребляемой энергии, которым для гетеротрофных микроорганизмов являются молекулы органического вещества. Исключение составляют простейшие. Они могут захватывать как крупные частицы пищи, так и молекулы из раствора. Абсолютное большинство видов бактерий и грибов выделяют экзоферменты, разрушающие органическое вещество до молекул, кото-

рые транспортируются через клеточную мембрану в клетку. Таким образом, экологические ниши бактерий и грибов в основном должны отличаться источником потребляемой энергии и пространственным расположением. Если говорить о популяциях из одной экосистемы, то в основе множества их экологических ниш лежит используемый источник энергии. Видимо этим и объясняется относительно небольшое разнообразие бактерий. Так, количество видов бактерий составляет около 1,5 тыс., а цветковых растений — около 300 тыс. (Грант, 1980).

В большинстве местообитаний сосуществует обычно целый ряд видов бактерий. Исходя из теории экологических ниш, сосуществование бактерий возможно благодаря их специализации к источнику энергии. В лабораторных условиях в чистых культурах бактерии в качестве источника энергии способны использовать широкий круг органических соединений. Это возможно только в случае отсутствия конкурентов. Популяция в пробирке имеет условия для реализации индуцированного синтеза фермента. Естественно, что органическое вещество в природных условиях используется тем микробом, который уже содержит необходимые ферменты.

Исходя из сказанного полагаем, что популяции гетеротрофных бактерий и грибов в конкретном сообществе обладают определенной специфичностью к потребляемому субстрату, наличие и пространственное расположение которого обуславливает временную и пространственную неоднородность популяции. Исключение составляют случаи, когда источник энергии находится в избытке, а другой фактор (минеральные вещества, влага и др.) — лимитирован. Таким образом, для описания экологической ниши гетеротрофных микроорганизмов в конкретной экосистеме необходимо определить круг потребляемых той или иной популяцией органических веществ и установить их происхождение.

Для того, чтобы понять функцию микроорганизмов в почве, несколько упростим объект. Рассмотрим сообщество организмов в долговременно парующей почве. Исследованиями П. Рахно и сотр. (1971) показано, что в парующей в течение нескольких лет почве обитают водоросли, бактерии и грибы и что их численность, испытывая сезонные колебания, в среднем из года в год остается постоянной. Считается, что при отсутствии притока органического вещества часть бактерий питается гумусом, а часть находится в состоянии покоя. Надежных же данных о значительном снижении гумуса в долговременно парующей почве нет. Однако в работе А. П. Клопотовского и А. Г. Бондарева (1982) приводятся данные о высоком содержании гумуса в почве, хранившейся в течение 13—14 лет. В гумусовом слое, погребенном несколько сотен лет назад, обнаружено до 10% гумуса.

Есть основания считать, что гетеротрофные микроорганизмы в отсутствие притока органического вещества извне получают его в основном от водорослей. В цитированной работе (Рахно и др., 1971) приведены данные, позволяющие оценить биомассы популяций микроорганизмов в почве. Оказалось, что биомасса водорослей достаточно высока (примерно в 10 раз выше биомассы бактерий) и может поддерживать жизнедеятельность бактерий. Нами (Фиштейн, 1983) была высказана гипотеза о том, что в долговременно парующей почве формируется самоподдерживающаяся экосистема микроорганизмов (ЭМО). В основу этой гипотезы положено представление об экологических нишах гетеротрофных микроорганизмов, как функциях, определяемых источником энергии, которыми в ЭМО являются прижизненные выделения водорослей и их биомасса. Разнообразие ферментов, необходимых для использования синтезируемого водорослями вещества определяет количество экологических ниш и соответственно богатство видового состава гетеротрофного звена биоценоза.

Обязательными структурными единицами самоподдерживающейся экосистемы считаются продуценты и редуценты. Продуцентами в ЭМО являются фотосинтезирующие водоросли, редуцентами — бактерии и, в зависимости от типа почв и климатических условий, микроскопические грибы и простейшие. Расположено сообщество в верхнем 5—10 см слое почвы.

Для понимания функционирования ЭМО распространим на них закономерности, выявленные при изучении замкнутых лабораторных микроэкосистем микроорганизмов (Фиштейн и др., 1983; Фиштейн, 1984). Рассмотрим ЭМО, состоящее из водорослей и бактерий. Водоросли, фиксируя углекислый газ, образуют органическое вещество. Прижизненные выделения водорослей сразу же потребляются бактериями, а биомасса становится доступной только после отмирания клеток. Отмирающие клетки сначала теряют флорофилл. В таком состоянии они могут находиться длительное время (несколько месяцев). Часть обесцвеченных клеток, частично израсходовавшая внутриклеточный запас энергетического материала, при благоприятных условиях может восстановить свою фотосинтетическую активность. Клетки, полностью использовавшие запасы энергетического материала, теряют способность сопротивления бактериальным ферментам и подвергаются разложению. Основными факторами, регулирующими переход органического вещества с автотрофного на гетеротрофный уровень в ЭМО, являются продолжительность жизни отдельных водорослевых клеток и интенсивность их дыхания.

Теперь рассмотрим ЭМО, состоящую из водорослей, бактерий и простейших. К описанным связям добавляется потребление простейшими бактерий и водорослей. Как показали исследования питания простейших в микроэкосистемах (Фиштейн и др., 1983), большую часть своих пищевых потребностей они удовлетворяют поеданием бактерий, а также водорослей, снижая их среднюю продолжительность жизни и ускоряя перенос вещества с автотрофного на гетеротрофный уровень. Это в свою очередь ведет к интенсификации круговорота веществ в ЭМО.

Есть предположение, подтвержденное лабораторными наблюдениями (Некрасова, Александрова, 1982), что водоросли служат пищей для почвенных червей. В природе такое питание маловероятно, во-первых, из-за пространственного расположения — водоросли локализованы в основном в поверхностном слое, а черви, как показали исследования В. Ю. Гельцера (1983), — на глубине 40—160 см. Во-вторых, соотношение биомассы водорослей и червей в почве обычно составляет 1:1 (биомасса и тех и других в почве 5—10 ц/га). При таком соотношении питание водорослями возможно только в случае их быстрого размножения. Подсчет удельной скорости роста популяции водорослей по данным К. А. Некрасовой и И. В. Александровой (1982) составляет  $0,00012 \text{ сут}^{-1}$ . Такая низкая скорость размножения не позволит восполнить биомассу водорослей, если бы она потреблялась червями. Сказанное не исключает эпизодического питания червей водорослями, но исключает наличие стабильной трофической связи водоросли — черви.

При образовании растительного покрова формируется ассоциация микроорганизмов, сопутствующая растениям. Она функционирует в пределах ЭВР. Основными источниками энергии для гетеротрофов в ЭВР являются отмершие части растений и продукты экзосмоса корней. Основная масса вещества вышедших растений потребляется почвенными животными (червями, насекомыми и их личинками и др.) и грибами. Источниками энергии для бактерий являются продукты деструкции фитомассы, продукты экзосмоса корней, лизирующий мицелий, прижизненные выделения почвенных животных и простейших и их трупы. Относительно питания простейших распространено мнение, что пищей им служат преимущественно бактерии как в почве, так и в водной среде. Но

нетрудно пронаблюдать, что простейшие питаются отмершими беспозвоночными и фитомассой. Так, в пробах воды из водоема покрытого ряской можно видеть под микроскопом отдельные листочки ряски, наполненные простейшими, которые находят поврежденное место на поверхности листовой пластинки и выедавая через нее внутреннюю ткань листа постепенно образуют полость. Они способны также использовать растворенное органическое вещество, однако здесь они встречают серьезную конкуренцию со стороны бактерий.

На всех уровнях превращения органического вещества образуется гумус. Процессы в системе «гумус—бактерии» проходят значительно медленнее, чем в ЭВР и ЭМО, и реагируют только на глобальные изменения в экосистеме, причем с большим опозданием.

В почве, покрытой растительностью, ЭМО функционирует как подсистема ЭВР. В почвенной микробиологии наиболее важной является часть ЭВР, расположенная непосредственно в почве. На рисунке показаны основные элементы ЭМО и той части ЭВР, которая локализована в почве, а также группа водорослей, способных к гетеротрофному питанию. Экология их изучена слабо. Мы затрудняемся определить их место в трофической сети экосистемы.

Все почвенные гетеротрофные прокариотные микроорганизмы можно разделить по происхождению потребляемого ими источника энергии на пять основных ассоциаций.

I. Бактерии, участвующие в разложении вещества животного происхождения (почвенных животных и простейших).

II. Бактерии, участвующие в разложении вещества растительного происхождения. (Эти две ассоциации относятся к ЭВР. Их жизнедеятельность зависит в первую очередь от цикла развития растений.)

III. Бактерии, разлагающие прижизненные выделения и биомассу водорослей.

IV. Бактерии, разлагающие органическое вещество простейших ЭМО. (Эта группа функционирует в случае развития ЭМО на местности, лишенной растительности. В противном случае вещество простейших потребляется I группой бактерий. III и IV ассоциации бактерий относятся к ЭМО. Вспышки их роста будут наблюдаться после вспышек роста водорослей.)

V. Бактерии, разлагающие неспецифическое вещество («вещество рассеяния») и, возможно, гумус, образовавшиеся в результате деятельности первых четырех ассоциаций бактерий.

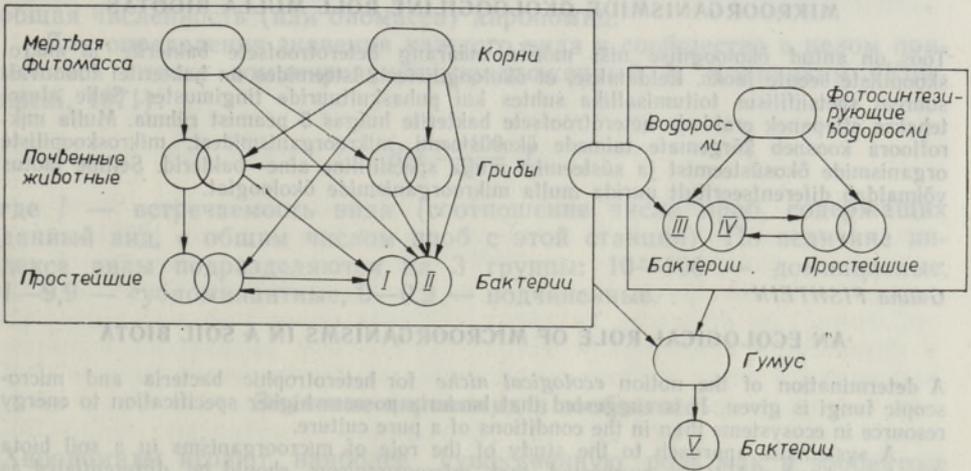


Схема потока органического вещества в почве.

Итак, экологическая ниша гетеротрофных бактерий и микроскопических грибов определяет роль и место их в биоте почвы и описывается параметрами, характеризующими потребляемый источник энергии, который, по всей видимости, определяется с учетом его происхождения на молекулярном уровне. В парующей почве развивается самоподдерживающаяся экосистема из микроскопических организмов. Продукция вещества в ней осуществляется фотосинтезирующими водорослями, редукция — бактериями, грибами и простейшими. При исследовании экологических связей микрофлоры в биоте почвы целесообразно их разделение на компоненты ЭВР, ЭМО и систему «гумус—бактерии». Это дает возможность для дифференциального исследования микрофлоры.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гельцер В. Ю. Влияние агротехнических и мелиоративных мероприятий на мезофауну тяжелых гидроморфных почв. — Почвоведение, 1983, № 1, 68—73.
- Грант В. Эволюция организмов. М., 1980.
- Казенс Д. Введение в лесную экологию. М., 1982.
- Клопотовский А. П., Бондарев А. Г. Хранение и использование плодородного слоя почв на малопродуктивных и рекультивируемых землях. — Почвоведение, 1982, № 10, 122—128.
- Некрасова К. А., Александрова И. В. Участие коллембол и дождевых червей в превращении органического вещества водорослей. — Почвоведение, 1982, № 10, 65—71.
- Рахно П., Аксель М., Сирп Л., Рийс Х. Динамика численности почвенных микроорганизмов. Таллин, 1971.
- Фиштейн Г. Об организации сообществ свободноживущих микроскопических организмов в природе и возможностях ее изучения. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1983, 32, № 3, 200—205.
- Фиштейн Г. Н., Ковров Б. Г., Губанов В. Г., Абросов Н. С. Моделирование экосистем на основе одноклеточных организмов. — В кн.: Человек и биосфера. Вып. 8. М., 1983. 186—223.
- Фиштейн Г. Структура сообщества микроскопических организмов в замкнутых микроэкосистемах. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1984, 33, № 2, 137—143.

Матсалуский государственный заповедник

Поступила в редакцию  
12/II 1985

Galina FISTEIN

#### MIKROORGANISMIDE ÖKOLOOGILINE ROLL MULLA BIOTAS

Töös on antud ökoloogilise niši mõiste määrang heterotroofsete bakterite ja mikrokoopiliste seente jaoks. Eeldatakse, et ökoloogilistes süsteemides on bakteritel tunduvalt suurem spetsiifilisus toitumisallika suhtes kui puhaskultuuride tingimustes. Selle alusel tehakse ettepanek eraldada heterotroofsete bakterite hulgas 5 peamist rühma. Mulla mikrofloora koosneb kõrgemate taimede ökosüsteemi mikroorganismidest, mikrokoopiliste organismide ökosüsteemist ja süsteemist mulla spetsiifiline aine—bakterid. Selline jaotus võimaldab diferentseeritult uurida mulla mikroorganismide ökoloogiat.

Galina FISHTEIN

#### AN ECOLOGICAL ROLE OF MICROORGANISMS IN A SOIL BIOTA

A determination of the notion *ecological niche* for heterotrophic bacteria and microscopic fungi is given. It is suggested that bacteria possess higher specification to energy resource in ecosystems than in the conditions of a pure culture.

A systematic approach to the study of the role of microorganisms in a soil biota has been developed. It is suggested that microorganisms should be differentiated as components of ecosystems of higher plants, of ecosystems of microscopic organisms and of specific organic matter—bacteria systems.