

Н.А. Красильников

МИКРООРГАНИЗМЫ
ПОЧВЫ
И ВЫСШИЕ
РАСТЕНИЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО
УЧЕБНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

Институт микробиологии

Н. А. КРАСИЛЬНИКОВ

МИКРООРГАНИЗМЫ
ПОЧВЫ
И ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва 1958

Книга посвящена вопросу взаимодействия почвенных микроорганизмов с высшими растениями. Даны основные сведения о строении, развитии, изменчивости и систематике бактерий, актиномицетов и грибов в свете новейших достижений науки, сведения о значении микроорганизмов в питании растений: роль микробов-активаторов в дополнительном питании растений, влияние микробов на витаминность растений, биологическое значение их в развитии растений, влияние на плодородие почв. Кроме того, приведен материал о значении антибиотиков в практике сельского хозяйства как средства для лечения и предупреждения болезней.

Книга рассчитана на микробиологов, физиологов растений, почвоведов, фитопатологов, микологов, агробиологов, агрономов, а также может служить учебным пособием для студентов биологических факультетов университетов, сельскохозяйственных и лесных институтов.

ВВЕДЕНИЕ

Научные основы почвоведения как естественной науки были заложены классическими трудами Докучаева. Ранее почва рассматривалась как продукт физико-химических превращений горных пород, как мертвый субстрат, из которого растения черпают минеральные элементы питания. Почва и материнская порода фактически отождествлялись.

Докучаев рассматривает почву как естественное тело, имеющее свой генезис, свою историю развития, как тело с протекающими в нем сложными и многообразными процессами. Почва противопоставляется материнской породе. Последняя становится почвой после воздействия ряда почвообразовательных факторов — климата, растительности, рельефа страны и возраста. Почвой следует называть, пишет он, «дневные» или наружные горизонты горных пород (все равно каких), естественно измененные совместным влиянием воды, воздуха и различного рода организмов, живых и мертвых.

Крупнейший почвовед П. А. Костычев (1892), развивая учение о почве, придает особое значение биологическим факторам. Почву он рассматривает с точки зрения ботаника, а не геолога. В вопросе о происхождении чернозема Костычев наиболее существенную роль придает растениям и микробам. Чернозем, пишет он, является вопросом географии и физиологии высших растений и вопросом физиологии растений низших, производящих разложение органических веществ. От интенсивности и полноты разложения растительных остатков — корней и надземных частей — зависит накопление гумуса почв. В этих процессах Костычев основную роль отдает микроскопическим существам — грибам и бактериям. Будучи прекрасным микробиологом, он произвел интересные опыты по разложению органических веществ и образованию перегноя. Опыты показали, что в разных случаях гниение растительных остатков начинается неодинаково. Иногда на гниющем материале поселяются прежде всего бактерии, иногда же появляются раньше грибы. Различные части одного и того же гниющего материала разлагаются различно; в одной части их размножается один организм, рядом совсем другой. Далее отмечается, что разные виды разложения последовательно сменяются соответственно изменению в свойствах разлагающегося вещества.

Костычев (1889) впервые установил факт образования перегной почвенными грибами. Более того, ему следует приписать открытие закономерностей отношения углерода к азоту ($C : N$) в почве и значения этого отношения в развитии растений и микробов. Костычевым была вскрыта сущность обогащения азотом почвенного гумуса. В процессе разложения растительных остатков, содержащих, как известно, не более 1,5—2% азота, получается перегной с 4—5% азота. Это преобразование органического вещества, как следует из данных Костычева, протекает при посредстве микробных организмов (см. Костычев, 1951).

Своими трудами Костычев заложил основы почвенной микробиологии. Кроме того, он наметил обширную программу исследований, многие вопросы которой разрешаются советскими микробиологами и в настоящее время.

Вернадский (1927), создавший учение о биокосных естественных телах, писал, что вся почва есть характерное биокосное тело. Все физико-химические свойства почвы требуют больших поправок, если только не будет учтено находящееся в ней живое вещество. Вернадский, таким образом, четко сформулировал зависимость основного свойства почвы от населяющих ее организмов.

Вильямс, развивая учение Докучаева и Костычева, внес много принципиально нового в науку о почве.

Он рассматривает почву как природное тело и средство сельскохозяйственного производства, придает ей качественно новое свойство — плодородие, т. е. способность производить урожай растений. Понятие о почве и ее плодородии, пишет он, неразделимы. Плодородие — существенное свойство, качественный признак почвы, независимо от степени его количественного проявления. Понятие о плодородной почве мы противопоставляем понятию о бесплодном камне, или другими словами, понятию о массивной горной породе (Вильямс, 1949).

Следует заметить, что горные породы тоже обладают в какой-то степени плодородием. Исследования показывают, что даже самые твердые скальные массивы населены различными организмами. На их поверхности развиваются лишайники, покрывая нередко огромные пространства горных вершин. Верхний слой скальных массивов, так называемая кора выветривания, насыщен бактериями и водорослями, там же встречаются грибы, актиномицеты, протозойные организмы и др. В верхнем слое базальтовых пород, по нашим данным, насчитывается от нескольких десятков тысяч до нескольких миллионов бактерий на грамм субстрата. Такие же данные приводят и другие исследователи (Новогрудский, 1950; Глазовская, 1950; Парфенова, 1955; Красильников 1949б и др.).

Скальные породы различаются по своему плодородию. Одни из них обильно зарастают лишайниками и микроорганизмами, другие слабо, а некоторые породы или вернее участки одной и той же породы не обрастают лишайниками и содержат только определенные виды микробов — бактерии, актиномицеты, грибы (Красильников, 1949 б).

Даже в условиях Арктики, на островах Сев. Ледовитого океана (Земля Франца-Иосифа, Новая Земля, Северная Земля и др.), скальные породы

и рухляк содержат значительное число микроорганизмов. Мы насчитывали от нескольких десятков тысяч до ста миллионов в одном грамме. Причем эти организмы активно живут и производят ряд биохимических и химических превращений (Красильников и Артамонова, 1958).

Чтобы изучить свойства, определяющие производительную способность почвы, и увеличить теми или иными воздействиями плодородие ее, «нужно прежде всего знать, какие это свойства — уметь их перечислить, уметь из большого числа свойств и качеств почвы выбрать для изучения те именно, которые определяют способность почвы производить урожай необходимых человечеству продуктов» (Вильямс, 1949, стр. 138). Следовательно, учение о почве Вильямс неразрывно связывал с учением о ее плодородии, ее производительной способности.

Основное свойство почвы — плодородие — определяется биологическими факторами, главным образом микроорганизмами. Развитие жизни в почве придает ей качество плодородия. «Понятие о почве неотделимо от понятия развития в ней живых организмов». Почва создается микроорганизмами. «Замрет, прекратится эта жизнь, и бывшая почва становится объектом геологии» (Вильямс, 1950, стр. 204). Костычев и Вильямс перенесли науку о почве из раздела геологии в раздел биологии.

Новое понимание биологической сущности почвообразовательных процессов, установленное Костычевым и Вильямсом, дало большинству советских микробиологов основные руководящие вехи в их исследованиях. Немалый вклад внесла и микробиология в развитие этого нового направления в науке о почве, с успехом разрешая многие существенные вопросы плодородия почв.

На протяжении последних двух десятков лет микробиология показала, что жизненные процессы, протекающие в почве, значительно шире и глубже, чем предполагалось ранее. Если раньше насчитывалось в одном грамме почвы сотни тысяч и миллионы микробных клеток, то теперь, при более совершенных методах исследования, количество их определяется сотнями миллионов и миллиардами. Общая бактериальная масса на одном гектаре поверхностного слоя плодородных почв достигает пяти — семи тонн. Эта масса состоит из отдельных клеток, которые живут, развиваются и размножаются.

Кроме бактерий, в почве обитает огромное количество грибов, актиномицетов, водорослей, ультрамикробов, фагов, простейших, насекомых, червей и других живых существ. Грибы и актиномицеты насчитываются сотнями тысяч и миллионами в одном грамме, водоросли — тысячами и десятками тысяч, а нередко их число достигает и 100 тысяч в грамме почвы. Общая масса этих организмов может составлять в поверхностном слое почвы две-три тонны на гектар.

Анализы показывают, что в почве находится большое количество фагов — актинофагов и бактериофагов, деятельность которых весьма интенсивна.

Не менее значима и почвенная фауна. По данным отдельных авторов, амёбы, жгутиковые и другие простейшие насчитываются десятками и сотнями тысяч в грамме (Бродский, 1935; Никольюк, 1949; Догель, 1951). На

одня квадратный метр поверхностного слоя почвы приходится от нескольких десятков до нескольких сотен более крупных беспозвоночных животных — дождевых червей, многоножек (кивсяки, геофилы), личинок разнообразных жуков и пр. Население мелких немикроскопических членистоногих (клещи, ногохвостки и др.) определяется десятками и сотнями тысяч на 1 м² пахотного слоя почвы, а в лесных почвах число их достигает нередко миллиона экземпляров.

Число нематод насчитывается иногда миллионами на 1 м². По подсчетам Гилярова (1949, 1953), общая масса этой фауны определяется в несколько тонн (3—4) на гектар почвы.

Как видно из приведенных данных, каждый комочек почвы насыщен живыми существами. Огромная масса этих существ находится в постоянной деятельности в течение всего вегетационного периода. Отдельные индивиды или клетки простейших существ размножаются с большой скоростью, и число их достигает астрономических цифр. В процессе жизнедеятельности все население почвы производит биохимическую работу космического значения. Оно перерабатывает огромные массы органических и минеральных соединений, непрерывно синтезирует новые органические и неорганические вещества.

В почве обнаруживаются различные активные биокатализаторы — метаболиты микробов и других живых существ. В ней находятся ферменты, витамины, ауксины, антибиотики, токсины и многие другие соединения. Все эти вещества вместе с живыми организмами придают почве особые свойства, отличающие ее от геологического тела или минеральной породы.

Биогенность почвы является наиболее существенным показателем ее плодородия. Как только в геологической породе начинается деятельность микробного населения, в ней проявляются первые признаки плодородия. Степень плодородия почвы определяется здесь, интенсивностью жизненных процессов микробного населения.

Количественные проявления биологических процессов различны и зависят от климатических и географических, или пространственных, условий, а также от времени года и других внешних факторов.

Познание жизни в почве, изучение протекающих в ней биологических и биохимических процессов неразрывно связаны с познанием живых организмов, населяющих почву. Следовательно, изучение микробного мира почвы является одной из основных задач микробиологии и агробиологии. Познание же биологических процессов, вызываемых живым населением почвы, должно быть одной из важнейших задач почвоведения и земледелия.

В настоящем труде изложены современные сведения о микроорганизмах, преимущественно о бактериях, актиномицетах и частично о грибах, населяющих почву, о их взаимодействии с высшими растениями, о значении отдельных групп и видов микробов в жизни высших растений, о влиянии продуктов метаболизма на рост и урожайность сельскохозяйственных культур.

Следует отметить, что в последние годы при изучении вопроса плодородия почв все больше и больше уделяется внимания биологическим фак-

торам. К микробному населению проявляется все больший интерес как со стороны растениеводов, так и со стороны почвоведов. Это и не удивительно, так как решать вопросы почвоведения и тем более земледелия и растениеводства без учета микрофлоры почвы стало невозможным.

Значение микроорганизмов в жизни растений, как показывают современные данные, огромно, но еще мало изучено. Не меньшее влияние оказывают и растения на развитие и жизнедеятельность микробов в почве.

Взаимодействия почвенных микроорганизмов с высшими растениями очень сложны и многообразны. Влияние одних на другие может носить как положительный, так и отрицательный характер. В зависимости от растительного покрова в одной и той же почве при равных внешних климатических условиях состав микрофлоры резко меняется. Растения являются мощным экологическим фактором, селекционирующим определенные виды бактерий, грибов, актиномицетов и других обитателей почвы. При неправильной агротехнике и нарушениях севооборота почва засоряется вредными формами микробов. Соответствующим подбором растений в севообороте можно изменять микрофлору почвы в желательном направлении, устранять вредные организмы, иначе говоря, — оздоравливать почву.

Весьма разнообразно влияние микроорганизмов почвы на рост и развитие высших растений. Роль микробов далеко не ограничивается минерализацией органических веществ в природе. В настоящее время нельзя рассматривать микроорганизмы только как звено в круговороте веществ, как агентов, доставляющих растениям источники минерального питания. Микроорганизмы почв оказывают на растения непосредственное, весьма существенное влияние, положительное или отрицательное в зависимости от вида и внешних условий.

Хорошо известна, хотя и мало изучена, положительная роль микробов-симбионтов, таких, как клубеньковые бактерии, микоризные грибы и др. Большое внимание уделяется азотфиксаторам свободноживущим — азотобактеру, клостридиуму и др. Широко применяются землеудобрительные препараты (азотоген, нитрагин, силикоген, фосфоробактерин и др.), в состав которых входят бактерии и грибы.

Целый раздел науки посвящен биологии фитопатогенных бактерий и грибов.

Мало изучена и слабо освещена роль обычных видов свободно живущей микрофлоры, особенно той, которая обитает в зоне корней. Изучение прикорневой микрофлоры началось сравнительно недавно. Полученные данные показывают, что влияние ее на растения весьма значительно. Среди прикорневой микрофлоры обитает большое количество видов, которые оказывают на рост растений то или иное действие продуктами своего метаболизма. Одни виды микробов являются активными продуцентами различных биотических веществ — витаминов, ауксинов, аминокислот и прочих, необходимых для роста растений веществ. Другие виды являются антагонистами к фитопатогенным бактериям, грибам и простейшим. Защищая растения от инфекций, микроорганизмы этих видов усиливают иммунные свойства тканей.

Среди почвенной микрофлоры имеется немало организмов, которые

образуют токсические вещества и действуют на растения угнетающе, подавляют рост и развитие их. Надо полагать, что в почве имеются пока неизвестные нам, другие формы микробов с положительным или отрицательным воздействием на растения.

В ризосфере обитают представители полезной и вредной микрофлоры. Количественное соотношение их в разных почвах и при разных условиях обработки различно. Следовательно, и суммарный эффект от деятельности прикорневой микрофлоры будет неодинаков. Он может быть положительным или отрицательным в зависимости от того, какие виды микроорганизмов имеют преимущественное развитие.

В данном труде приводятся современные сведения о значении именно этой микрофлоры для растений.

Совершенно очевидно, что при изучении деятельности почвенной микрофлоры необходимы точные познания ее видового состава, а равно и точные представления о почвенно-климатических и экологических условиях ее развития и накопления. В настоящее время при изучении биологии почв вообще и вопросов взаимодействия микроорганизмов с высшими растениями в особенности нельзя удовлетворяться только количественным учетом общего состава микробов. Необходимо устанавливать степень распространения отдельных видов, изучать их биологию и специфику взаимодействия с растением, а также их взаимодействие с другими видами почвенной микрофлоры. Последнее должно быть насущной задачей почвенной микробиологии. Микробы-антагонисты являются мощным экологическим фактором развития и формирования микробных ценозов вообще и распространения отдельных видов, в частности.

Нельзя не отметить, что познание вида у микроорганизмов и особенно у бактерий весьма затруднительно. Однотипность строения, отсутствие внешних опознавательных признаков не позволяют устанавливать быстро и точно, с какими формами и видами исследователь имеет дело при анализе почвы или другого природного субстрата.

Мы не сможем выявить специфику прикорневой микрофлоры, пока не научимся распознавать и дифференцировать виды бактерий. Без этого невозможно определять и специфику биохимических превращений в почве, а следовательно, и состояние ее плодородия.

Часть I

ОСНОВНЫЕ СВЕДЕНИЯ О СТРОЕНИИ И РАЗВИТИИ МИКРООРГАНИЗМОВ И ИХ КЛАССИФИКАЦИИ

В почве обитают различные представители микроорганизмов — бактерии, актиномицеты, грибы, водоросли, простейшие и более высоко организованные животные. В ней также имеются различные ультрамикробы — фаги и др. Сведения о строении и развитии почвенных микроорганизмов мы получаем на основании наблюдений за их ростом на искусственных питательных средах. О том, в каком виде они обитают в самой почве, каковы их размеры, строение, рост и размножение, нам известно очень немногое. Отражают ли наши сведения, полученные при изучении роста микроорганизмов на искусственных питательных средах, то состояние, в котором они находятся в почве? О многих микробах известно только то, что они существуют в почве. Из общих наблюдений за ростом бактерий на питательных средах мы знаем, что строение и форма их клеток относительно просты и однообразны. Различают три типа строения клеток — кокковидную, палочковидную и спиралевидную. В соответствии с этим бактерии разделяются на группы: кокки, палочки и спиралилы. В каждой группе имеются еще и свои подразделения.

Строение клеток этих организмов однотипно. Как и у высших организмов, клетки бактерий имеют оболочку и протопласт. Внутреннее же строение протопласта и оболочки отличается от строения высших форм.

СТРОЕНИЕ КЛЕТОК БАКТЕРИЙ

ОБОЛОЧКА

Клетки микроорганизмов — бактерий, грибов, актиномицетов, дрожжей, подобно всем другим организмам растительного происхождения, снабжены оболочкой. Лишь немногие бактерии (миксобактерии) не имеют ее. Оболочка для бактерий, актиномицетов и грибов является наружным скелетом и определяет форму клеток этих организмов. Клетки, имеющие оболочку, не меняют своей формы при движении; они, как говорят, ригидны. Оболочка клеток обладает известной эластичностью, обусловленной ее механическим и химическим строением.

Имеющиеся данные показывают, что оболочка у бактерий имеет сложное строение, различное у разных представителей. У некоторых грамотрицательных бактерий (дизентерийной и др.) оболочка состоит из полисахаридов, белков и остаточных фосфолипидов. Иммунологические свойства цельных клеток, выделение из них «О» антигена и его компонентов показывают, что основным веществом поверхности бактериальной клетки является полисахарид. Белковый компонент «О» антигена, по-видимому, расположен глубже, равно как и фосфолипидная часть оболочки.

У грамположительных бактерий внутренний слой оболочки, непосредственно прилегающий к клеточной мембране (поверхностный слой плазмы, или шитолемма), состоит из белковых молекул, в состав которых входит

значительное количество основных аминокислот и сульфгидрильных групп. В этом же слое содержатся соединения, обуславливающие грамположительную окраску. Данный слой покрывается снаружи следующим вторым слоем, который состоит из рибонуклеата магния, входящего тоже в грамположительный комплекс.

Снаружи указанного второго слоя располагаются дезоксирибонуклеиновые протеиды, при участии которых гладкие формы (*S*) бактерий продуцируют на своей поверхности специфические полисахариды. Этот трехкомпонентный слой нуклеопротеидов представляет собой наружную систему различных энзимов и коферментов. В нем осуществляются первые этапы обмена веществ, синтез и ресинтез молекул из элементов, поступающих из внешней среды, с одной стороны, и разложение сложных молекул, поступающих из организма наружу, — с другой. Наружный слой дезоксирибонуклеиновых протеидов у гладких форм бактерий (*S*-формы) продуцирует на поверхности специфические полисахариды, входящие в состав капсул. Этот синтез осуществляется энзимом, в состав которого входит магний. Если магния нет в среде, то вследствие магниального голодания вырастают клетки, не содержащие грамположительной субстанции и не синтезирующие капсульный полисахарид. В таких случаях клетки не окрашиваются по Граму, имеют свойства бугристой формы и растут как *R*-формы (Stacey, 1949; Пешков, 1955).

При помощи электронной микроскопии выявлено, что поверхность клеточной оболочки бактерий часто имеет волокнистое строение. Отдельные субмикроскопические волокна поверхностного слизистого вещества — мукомуцина — выделяются за пределы оболочки в виде тончайших волосков, иногда имитируя жгутики.

Таким образом, мы представляем себе строение оболочки в виде сложного многослойного образования, покрывающего живое вещество клетки и имеющего достаточно рыхлое строение, для того чтобы пропускать через себя различные соединения и обеспечивать обмен веществ протоплазмы клетки с внешней средой.

Механическая прочность оболочки бактерий достаточно велика, о чем свидетельствует тот факт, что при разрыве клеток оболочки часто сохраняются почти полностью. Можно добиться полного разрушения клетки при полном сохранении оболочки. Например, при встряхивании клеток бактерий с микроскопически малыми стеклянными шариками клетки раздробляются, а оболочки остаются целыми. Оболочка разрывается в одном месте, через отверстие плазма вытекает наружу. При разрыве оболочек видны рваные края. Такая же картина разрушения с разрывами оболочек наблюдается при воздействии ультразвука и других механических воздействий.

Клеточная оболочка бактерий, так же как и клеточные оболочки у высших растений, образуется мембраной перипласта, или цитолеммой.

Как уже отмечалось выше, поверхность клетки выделяет слизистое вещество, которое составляет слизистую капсулу. Когда этого вещества образуется много, капсула становится толстой, хорошо заметной под микроскопом, а культура в целом принимает слизистый характер. В случаях малого выделения слизистого вещества капсула на поверхности оболочки очень мала и часто незаметна при обычном микроскопировании.

Слизистые капсулы различных бактерий неодинаковы по своему химическому составу. Так, например, у уксуснокислых бактерий *Acetobacter xylinum* капсула состоит из чистой целлюлозы, мицеллы которой удалось выявить при помощи электронного микроскопа и заснять на фотобумагу (Val Herson, 1949). У маслянокислых бактерий *Clostridium pasteurianum* слизистая капсула состоит из гемиллюлозы и окрашивается йодом в синий цвет (по Пешкову, 1955).

Слизистое вещество капсулы можно отделить от клетки механически или химически. Его можно растворить в водных щелочных или буферных растворах. Оно осаждается спиртом из подкисленных растворов. При гидролизе кислотой и последующей химической обработке удается установить в слизистом веществе капсул две группы соединений. Одна из них не содержит азотистых веществ или содержит их в ничтожно малых количествах. Вещества другой группы в основном состоят из азотистых соединений (Klausa et al., 1950).

Капсульное вещество первой группы у некоторых клубеньковых бактерий распадается при гидролизе с образованием глюкозы, а у пневмонийных бактерий — с образованием галактозы. Кроме этих двух сахаров, в слизистом веществе капсул были обнаружены фруктоза, арабиноза или смесь этих веществ. Капсульное вещество другой группы соединений, обнаруживаемое у спороносных бактерий — сибиреязвенного бацилла и др., содержит 7,4—8,0% азота и рассматривается как гликопротеид из группы псевдомуцинов (Kraus, 1921). Большое количество азота в слизистой капсуле было обнаружено у *Rhizobium leguminosarum* и у некоторых молочнокислых бактерий. В капсулах бактерий обнаруживаются аминокислоты, рибонуклеиновая и дезоксирибонуклеиновая кислоты (Cattlin, 1956; Smith et al., 1957).

Изучение капсулы многих бактерий и в первую очередь пневмококков заслуживает особого внимания в связи с наличием в ней веществ, обуславливающих вирулентность и грамположительную окраску. Химический состав капсулы определяет специфическую серологическую и антигенную реакцию. Капсульный антиген связан с явлением окраски по Граму. Автоклизированная культура пневмококка, потерявшая способность окрашиваться по Граму, при введении кролику под кожу становится неспособной вызывать образование специфических преципитинов, связывающих капсульный полисахарид. При автолизе из клеток выходит 4—10% сухого вещества по весу, и это вещество состоит преимущественно из рибонуклеопротеидов и рибонуклеиновой кислоты (Дюбо, 1948).

Способность бактериальных клеток вызывать в теле животного образование преципитинов к капсульным полисахаридам неразрывно связана с целостностью грамположительного комплекса. Это свойство присуще гладким расам (S). Бугристые расы (R), утратившие целиком способность образовывать капсулы, не окрашиваются по Граму.

Некоторые исследователи (Bisset, 1950) рассматривают клеточную оболочку как мертвый скелет, как продукт выделения протопласта клетки. Приведенные данные свидетельствуют об обратном. Оболочка бактерий является органом живого организма, способным не только нести функцию скелета, но и осуществлять ряд чисто биохимических процессов, имеющих важное значение в обмене веществ клетки, а также в обмене веществ между внутренней и внешней средой, между организмом и субстратом. Клеточная оболочка вместе с протопластом составляет одно целое — бактериальную клетку.

Клеточная мембрана играет большую роль при делении клетки. Она формирует два поперечных протоплазматических, параллельно расположенных тяжа, между которыми образуется настоящая перегородка. Эта перегородка возникает за счет выделений поперечных мембран и по сути состоит из двух тонких перегородок, которые расходятся и осуществляют деление.

При размножении клеток перетяжкой клеточная мембрана на месте разделения втягивается внутрь протопласта до полного смыкания или же с образованием небольшого пространства в виде канала. В том и другом случае мембрана формирует оболочку одновременно с втягиванием внутрь протопласта.

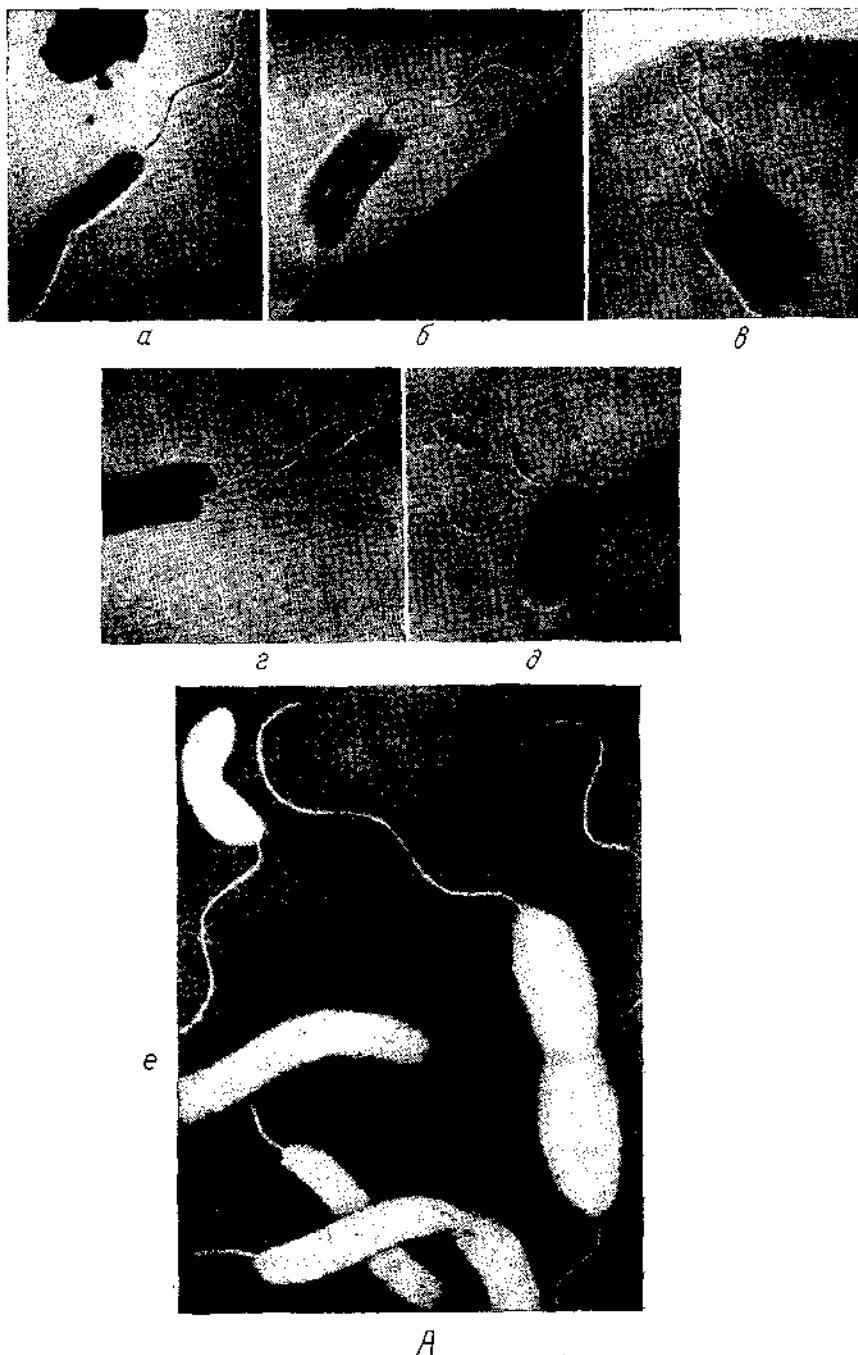
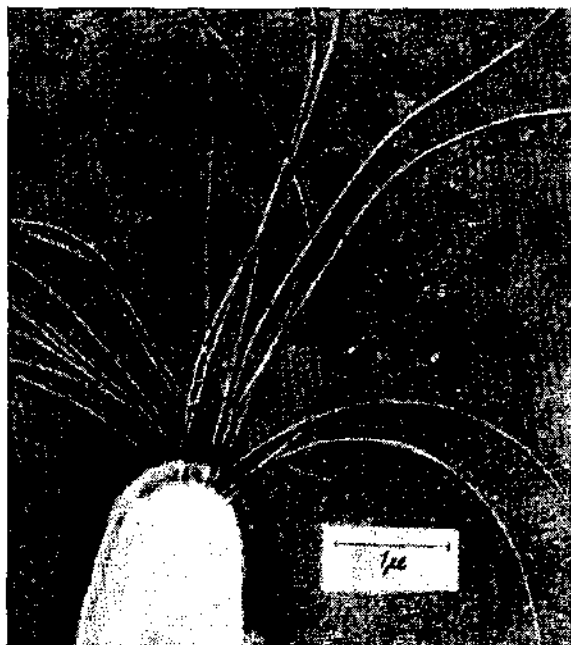


Рис. 1. Жгутики у бактерий, полярно расположенные:

А. Моногрики;

а) *Pseudomonas fluorescens* (1:3000); б) *Pseudomonas maltacearum* (штамм азербайджанский, 1:9000); в) *Pseudomonas maltacearum* (штамм ферганский, 1:9000) г) *Rhizobium trifolii* (1:3000); д) *Rhizobium meliloti* (1:3000); е) *Vibrio metchnikovii* (1:18 000, по Iterson, 1949)



Б

Рис. 1. (продолжение)

Б. Лофотрихи:

Spirillum serpens (по Herson, 1949. 1 : 18000)

Поперечная мембрана на концах клетки у некоторых бактерий бывает часто сильно утолщенной. А так как она благодаря базофилии густо окрашивается основными красками, то в таких случаях приобретает вид колпачков или даже полярных телец, принимаемых некоторыми исследователями за ядерные элементы (см. Имшенецкий, 1950; Пешков, 1955).

ЖГУТИКИ

Впервые жгутики у бактерий обнаружил Эренберг (Ehrenberg, 1838), затем они были изучены многими исследователями у разных представителей бактерий — спороносных и неспороносных, у спирилл, у некоторых кокков и др.

По характеру расположения жгутиков бактерии делятся на монотрихи — со жгутиком на одном конце клетки, амфитрихи, имеющие по одному жгутику на обоих концах; лофотрихи — с пучками жгутиков на концах клетки (рис. 1 А, Б); перитрихи — со жгутиками, расположенными по всей поверхности клетки (рис. 2). Нередко можно наблюдать у бактерий-монотрихов расположение жгутиков не на конце клетки, а несколько сбоку и иногда посередине клетки. Такая аномалия встречается у клубеньковых бактерий, вибрионов и др. Причина ее не выяснена: является ли аномалия результатом патологического развития или чисто случайным явлением в развитии и формировании жгутика вследствие внутренних нарушений в протоплазме или клеточной мембране, неизвестно.

По нашим наблюдениям, боковые жгутики образуются путем смещения полярных жгутиков при росте клетки. Последние растут в длину концевыми в точке роста частями. Иногда место прикрепления жгутика по тем или иным причинам смещается в сторону от точки роста и по мере

удлинения клетки все более удаляется от конца (Красильников, 1932, 1935).

Жгутики порождаются протопластом, они органически связаны с мембраной и получают от нее импульсы к движению. Современными методами исследования выяснено, что у основания жгутиков имеются зернышки, расположенные непосредственно под мембраной. Эти зернышки похожи на базальные тельца ресничек у простейших.

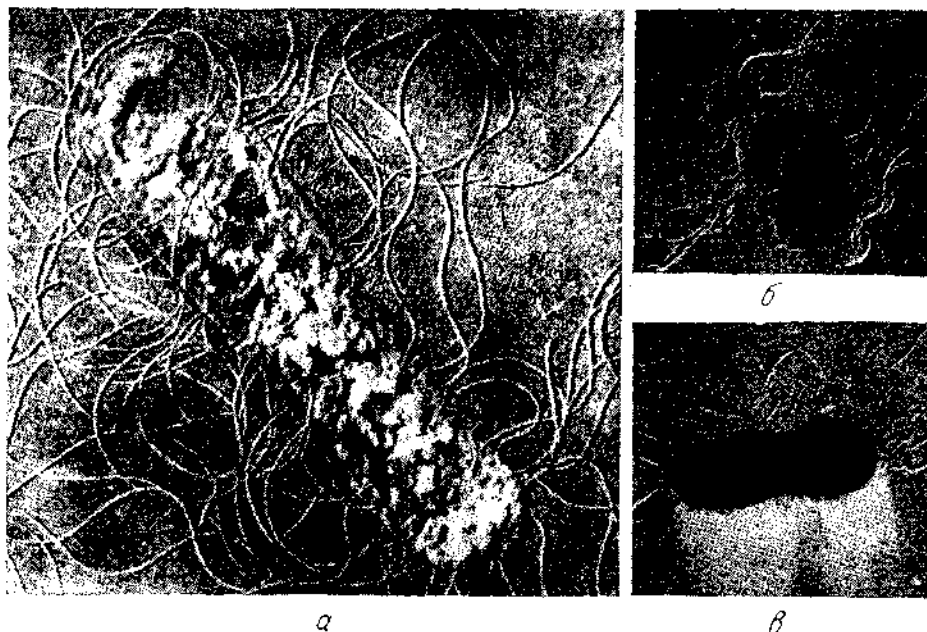


Рис. 2. Бактерии с перитрихально расположенными жгутиками:

а) *Bact. proteus* (1 : 17 900, по Iterson, 1949); б) *Azotobacter chroococcum* (штамм московский);
в) *Azotobacter chroococcum* (штамм Ср. Азии, Вахщской долины, 1 : 8 000).

Еще Лёфлер (Loeffler, 1889) установил, что жгутики имеют спиральную форму. Они часто слипаются в пучки и космы, видимые при обычном микроскопировании без специальной окраски. Отдельные жгутики, как показывают современные исследования, устроены сложнее, чем предполагалось ранее. У спироил жгутик состоит из многих очень тонких элементов, видимых только при электронной микроскопии. Число их достигает 17—20 в одном жгутике. Аналогичное строение жгутиков описано у простейших.

У спороносных бактерий строение жгутиков иное. По наблюдению Робертса и Франчини (Robertis a. Franchini, 1950), палочки *Bac. cereus* имеют жгутики, состоящие из спирально закрученной осевой нити и наружного чехлика. Длина завитка спирали равна 80 Å. Спираль состоит из двух взаимно переплетающихся тончайших нитей. Эти спиральные фибриллы, по-видимому, и являются двигательным аппаратом жгутика.

Длина жгутиков у разных бактерий различна. У одних видов жгутики длинные, иногда превышающие длину клетки в сотни раз. У других видов они короткие, расположенные на поверхности клетки в виде щетинок. Ширина жгутиков имеет несколько Å или миллимикронов, а длина достигает нескольких десятков микронов.

Развитие жгутиков идет последовательно. Сначала у молодых развивающихся клеток они очень тонкие и короткие. Затем, по мере роста клетки, они становятся более длинными и более толстыми. Прорастание жгу-

тика начинается от перипласта, непосредственно от базального или кинетического тельца (Erikson, 1949).

При помощи жгутиков бактериальные клетки активно передвигаются в жидком субстрате. Движение у бактерий поступательное. Клетки быстро или медленно перемещаются вперед, назад, в стороны. Чаще движение неравномерное, то быстрое, то замедленное, с внезапными остановками. Клетки движутся скачкообразно, как бы прыжками.

В литературе имеются указания на то, что у отдельных видов бактерий хорошо выявляются жгутики, но сами клетки неподвижны. Некоторые авторы полагают, что у таких бактерий жгутики парализованы.

Остановку движения можно вызвать искусственно, помещая клетки в крепкие растворы солей или сахаров, а также путем понижения pH среды, посредством яркого освещения, повышения или понижения температуры и другими факторами. Нередко движение жгутиков прекращается вследствие обильного слизиобразования. Бактерии могут не проявлять движения при развитии на неподходящих средах. Нередко движение имеет место только в раннем возрасте культуры, как это наблюдается, например, у сенной палочки *Bac. subtilis*. Когда клетки формируются в длинные нити, они становятся неподвижными. Это наблюдается у *Bac. mycoides*, *Bac. megatherium*, *Bac. mesentericus*, *Bac. cereus* и др. Мигула (Migula, 1892) наблюдал образование генераций у *Bac. subtilis*, которые, имея жгутики, оставались неподвижными. То же отмечалось у *Micrococcus agilis*, *Sarcina mobilis* и пр.

Некоторые исследователи на основании изложенного склонны считать, что в природе вообще нет бактерий, не имеющих жгутиков (Meyer, 1912). Отдельные исследователи это предположение пытались доказать экспериментально. Так, например, Кобльмюллер (Kobblmüller, 1934, 1937) обнаружил подвижность у заведомо неподвижных бактерий — молочнокислых стрептококков; Кларк и Карр (Clark a. Carr, 1951) нашли подвижность у микобактерий и коринебактерий — *Mycob. phlei*, *Mycob. fini*. Они якобы наблюдали жгутики у этих организмов при помощи электронного микроскопа. Эти данные пока никем не подтверждены и едва ли соответствуют действительности. Микобактерии по своей природе относятся не к бактериям, а к группе лучистых грибов. Надо полагать, что указанные исследователи имели дело либо с клубеньковыми бактериями, либо с *Mycoplasma* или же они наблюдали смешанные (нечистые) культуры. Возможно, что за жгутики были приняты искусственные образования, возникшие при обработке реактивами наружного слоя оболочки, как это наблюдал Пэйпер (Pijper, 1931, 1949).

Пэйпер в многочисленных работах пытался доказать, что у бактерий вообще нет жгутиков, а то, что принимают за таковые, является якобы артефактами в виде тонких нитей, получаемых при обработке за счет слизи капсулы клеток.

Теория Пэйпера не нашла своего подтверждения в работах других исследователей. Большес (Bolsches, 1948, 1949) экспериментально опроверг утверждения Пэйпера. Данные Уэйбола (Weibull, 1948, 1949) о белковой природе жгутиков, затем работы Флеминга с сотрудниками (Fleming et al., 1950), Ван Итерсона (Van Iterson, 1949) и многих других противоречат наблюдениям Пэйпера. Против его теории говорит и строение жгутиков, их последовательное развитие, связь с мембраной и базальным тельцем, о чем упоминалось выше.

В литературе имеются данные, с помощью которых исследователи пытаются доказать, что вообще движение бактерий обусловлено не жгутиками, а другим механизмом. В частности, только что упомянутый Пэйпер объясняет движение клеток истечением слизи, как это имеет место у миксобактерий и сине-зеленых водорослей. Движение клеток микробов, не

имеющих жгутиков, привлекало давно внимание исследователей. Полного и ясного представления о механизме движения у этих представителей микроорганизмов пока не имеется. Полагают, что он в сущности своей таков же, как у диатомовых, сине-зеленых водорослей, т. е. реактивного типа. Кроме того, миксобактерии, по-видимому, передвигаются путем сокращения всего перипласта клетки. Волнообразные сокращения, сопровождающиеся продольным сжатием и растяжением протопласта, приводят клетку к скользящему движению (Пешков, 1955). При движении выделяются струйки слизи. Клетка передвигается по принципу обратной отдачи, т. е. в сторону, противоположную направлению выбрасывания слизи.

Химический состав жгутиков отличается от состава оболочки. В основе химического строения жгутиков лежат белки; полисахариды отсутствуют.

На основании данных физико-химического анализа и изучения рентгеновского спектра отдельный жгутик рассматривается как гигантская мышечная макромолекула, способная к ритмическим движениям. Однако цистин, характерный для мышечного белка — миозина, у жгутиков не обнаружен. На белковый характер строения жгутиков указывают также иммунологические реакции. Эти реакции выявляют также и отличия белка жгутиков от белка протоплазмы клеток.

Белок жгутиков является основой Н-антигена, вызывающего образование специфических антител в теле животного. Наличие этих антител в сыворотке ведет к склеиванию жгутиков бактериальных клеток, в отличие от *O* агглютинации, при которой происходит склеивание самих клеток.

ПРОТОПЛАСТ

Содержание клетки — плазма со всеми включениями — носит название протопласта. Как уже отмечалось выше, протопласт бактериальной клетки непосредственно под оболочкой покрыт уплотненным слоем плазмы, носящей название мембраны. Плазма, как и у всех других клеток состоит из живого вещества очень сложного строения — белков, углеводов, жиров и других соединений.

Структура плазмы бактерий также очень сложна и довольно разнообразна в зависимости от вида бактерий, возраста и условий развития.

В раннем возрасте плазма клеток оптически однородна, в ней не отмечается никаких включений, ни жира, ни волютина; нет и вакуоли. По мере старения культуры в плазме появляются мелкие зернышки разной природы и вакуоли. В старых культурах плазма клеток становится мелкозернистой, сильно вакуолистой, с большим или меньшим содержанием различных зерен и телец — волютина, хроматина; в ней появляются жировые капельки и другие включения, красящиеся различными красками.

Более тонкое строение протоплазмы бактерий не изучено. Известно, что протоплазма обладает большой вязкостью. Последняя сильно варьирует у разных видов. Наименьшая вязкость протоплазмы, по данным Гостева (1951), примерно в 3—4 раза превышает вязкость воды; в большинстве же случаев она превышает вязкость воды в 800—8000 раз. Вязкость плазмы находится в прямой зависимости от состояния культуры, ее возраста, условий питания и пр. Так же, как и у других организмов, вязкость плазмы бактерий резко меняется от внешних воздействий (от температуры, механических повреждений), при воздействии лучистой энергией, химическими реактивами и другими агентами.

Внутреннее осмотическое давление бактериальных клеток в среднем равно 3—6 атмосферам. У некоторых видов бактерий оно достигает значительных размеров — 300 атмосфер и более (Мишустин, 1947). Изoelekтрическая точка протоплазмы бактерий у большинства видов находится

в пределах $pH = 3,0-4,0$. В тех же границах pH лежит и точка кислотной агглютинации бактерий. У гладких вариантов точка кислотной агглютинации несколько ниже (pH от 3,0 до 4,0), чем у бугристых форм (pH от 4,0 до 4,5). Удельный вес плазмы бактерий — 1,055.

О химическом составе бактериальной протоплазмы почти ничего неизвестно. Только в последние годы начались более глубокие исследования химического состава. Известны общие данные о суммарном химическом составе плазмы бактерий. Так же, как и плазма высших организмов, она состоит в основной своей массе из белковых веществ, рибозонуклеотидов, липоидов, углеводов, жиров и воды. Последняя составляет примерно 90—95%.

Данные химического анализа бактериальной клетки, полученные Пешковым (1955), Белозерским (1941) и др., показывают, что количественный состав упомянутых веществ в плазме меняется в зависимости от возраста клетки. Например, у кишечной палочки в молодом, пятичасовом возрасте культуры в плазме клеток содержится нуклеиновых кислот больше, чем у клеток сорокачасовой культуры (соответственно 22, 30% и 9,66%); общее количество белков, наоборот, увеличивается с возрастом культуры: у пятичасовой — 57,0%, а у сорокачасовой — 70,4% к сухому весу. Те же самые соотношения найдены и у дизентерийной палочки. Одновременно с изменением содержания этих веществ меняется базофилия, а с ней и окрашиваемость плазмы. У молодых, пятичасовых культур плазма сильнее поглощает анилиновые краски, чем у старых, сорокачасовых культур. У юных, только что начинающих развиваться клеток нуклеиновые кислоты рибозного типа прочно связаны с белками. С возрастом культуры эта связь становится все менее прочной (Белозерский, 1941).

Подробные сведения о химическом составе бактериальной плазмы приведены в книгах Губарева (1952), Гостева (1951), Кузина (1946), Модела (1952) и др.

ЯДРО И НУКЛЕОИДЫ

Различные микроорганизмы имеют разное строение ядра. У простейших (*Protozoa*), а также у грибов и дрожжей имеется вполне сформированное обособленное ядро с характерным внутренним строением и развитием, которое присуще ядрам высших организмов. У сине-зеленых водорослей оно представлено в виде примитивного образования в центральной части клетки и носит название — «центрального тела».

«Центральное тело» занимает большую часть клетки. Оно состоит из тонкой сети, в узлах которой расположены отдельные зернышки хроматина. Эта часть хорошо окрашивается основными красками. По периферии, непосредственно под оболочкой, расположен тонкий слой протоплазмы. В нем часто находятся зерна цианофизина. Перед делением клетки «центральное» тело раздваивается при помощи поперечной перегородки (рис. 3).

У грибов и дрожжей ядерный аппарат хорошо изучен. В основе своей он не отличается от ядер высших растений. Как и у последних, ядро дрожжей и грибов имеет ячеистое строение и содержит ядрышко. При делении в ядре формируются хромосомы, которые образуют характерные структурные фигуры по фазам развития. Деление ядра протекает митотически. Подробные исследования ядра у дрожжей и грибов произведены Гвиллиермоном (Guilliermond, 1920). До его исследований дрожжевые организмы считались безъядерными; находимые же внутри клеток отдельные тельца причислялись к ядерноподобным образованиям, а не к настоящим ядрам (Курсанов, 1940; Надсон, 1935; Guilliermond, 1941). О ядре бактерий и актиномицетов имеются менее определенные представления.

Долгое время бактерии считались безъядерными организмами. В конце XIX столетия Бючли (Büchli, 1880) высказал предположение, что бактерии, как и всякие другие организмы, имеют ядро. Десять лет спустя, после тщательного изучения протопласта, он пришел к выводу, что у бактерий действительно имеется ядро, но несхожее с ядром высших организмов. По его данным, ядро у бактерий составляет центральную часть протопласта и построено по типу ядра сине-зеленых водорослей. Так же, как и у последних, центральное тело, или прототип ядра, окружено тонким слоем протоплазмы, примыкающим непосредственно к оболочке.

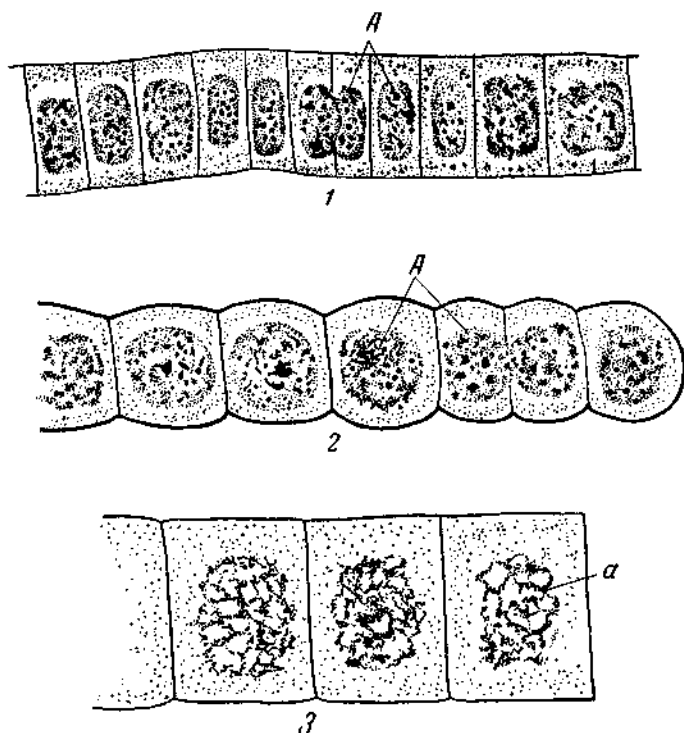


Рис. 3. Центральное тело у сине-зеленых водорослей:
1 — *Oscillatoria*; 2 — *Nostoc*; 3 — *Oscillatoria*; A — центральное тело;
a — хроматиновая сеть

Такую точку зрения разделяли многие другие исследователи того времени — Вейгерт (Weigert, 1887), Цетнов (1891), Френцель (Frenzel, 1892), Ружичка (1909), Митрофанов (1893), Шевяков (1893) и др. (см. Пешков, 1955).

Фишер (1902) развивал другую точку зрения на вопрос о существовании ядра у бактерий. По его данным, у бактерий нет ядра, или, точнее, весь протопласт бактериальной клетки представляет собой ядро. Подвергая клетки микроскопическому анализу, автор не находил в плазме каких-либо включений, которые напоминали бы ядро. Отмечаемые отдельные тельца и зернышки, по его мнению, не имели с ним ничего общего. Только некоторые зернышки окрашивались анилиновыми красками подобно хроматину.

Этой же точки зрения придерживался Мигула (Migula, 1892). Он так же, как и Фишер, находил внутри клеток бактерий только мелкие зернышки, похожие по окраске на ядерное вещество. Ядро, или ядерное ве-

щество, у бактерий, по мнению этих авторов, находится в диффузном или раздробленном состоянии.

Гертвиг (Hertwig, 1902), развивая теорию диффузного ядра, исходил из аналогии с образованием так называемых хромидий при распаде ядра у некоторых простейших (*Heliozoa*). По его мнению, у бактерий нет обособленного ядра, но имеется ядерное вещество, которое в виде мельчайших зерен или нитей распределено сеткой (хромидиальная сеть) по всему протопласту клетки. Хромидиальная сеть может заполнять целиком всю клетку или большую часть ее. В последнем случае плазма расположена по периферии. Шаудин (Schaudin, 1902) провел обширные исследования ядерного аппарата найденной им гигантской спороносной палочки — *Vac. bütschlii*; они подтвердили только что сказанное. Этот микроб, имеющий до 80 μ длины и 3,5 μ в поперечнике, очень подвижен, перитрих. Протопласт клеток состоит из двух частей: периферической в виде светлого ободка и центральной. Первая, по наблюдению автора, представляет тонкий слой плазмы, вторая — центральное тело, или примитивное ядро. Оно имеет ячеистое строение, хорошо красится основными красками и пронизано мелкими зернышками — хромидиями. Перед спорообразованием зернышки центрального тела устремляются к центру клетки и распределяются в нить по длинной оси клетки. Эта хроматиновая нить зигзагообразна, тянется от одного конца клетки к другому, густо окрашивается красками и резко преломляет свет. Спустя некоторое время зерна нити начинают перемещаться к полюсам, где они собираются вместе и формируются в одно большое тело округлой или овальной формы. Из этого тела затем образуется спора. Центральное тело Шаудин отмечал у спороносной бактерии *Vac. sporonema*.

Теория диффузного ядра разрабатывалась Гвиллиермоном, Свелленгребелем (Swellengrebel, 1909) и другими исследователями. В настоящее время эта теория принимается многими физиологами (см. Имшенецкий, 1940). Свелленгребель описал хроматиновую нить, образующуюся из хромидий, у спороносной палочки *Vac. maximus buccalis*. У других бактерий он находил ядерные тяжи, которые формировались либо из круглых ядерных телец, либо из хромидий.

Гвиллиермон, будучи большим специалистом в области цитологии, много потрудился над изучением протопласта простейших организмов — водорослей, грибов, дрожжей и бактерий. У бактерий он не обнаружил ядро, но находил у них хроматиновое вещество, которое содержалось в растворенном или раздробленном состоянии в протоплазме. При спорообразовании Гвиллиермон наблюдал выпадение хроматина в виде отдельных зерен.

В противоположность только что приведенным взглядам о диффузном строении ядра в литературе имеются не менее обоснованные высказывания о наличии у бактерий обособленного, вполне оформившегося ядра.

Впервые эту точку зрения высказал Майер (Meuer, 1897). По его мнению, бактерии содержат настоящее ядро, как и высшие организмы. Он обосновывал свои заключения данными анализом грибных организмов, у которых ядра действительно хорошо обособлены и выявляются четко. Автор полагал, что грибы и бактерии филогенетически близкие организмы. Если имеются ядра у грибов, то они должны быть и у бактерий. Объектом своих исследований Майер избрал крупную спороносную палочку *Vac. asterosporus*. Он установил наличие внутри этого бацилла обособленных телец, которые были приняты им за ядра. Таких телец диаметром 0,3 μ эа насчитывал 3—4 в клетке.

Последователи этих взглядов развивали довольно широко теорию обособленного ядра у бактерий. В настоящее время эта теория становится наиболее популярной.

Интересны данные, полученные в последнее время при помощи электронной микроскопии. При введении некоторых усовершенствований стало возможным выявлять и дифференцировать отдельные мельчайшие клеточные структуры.

Известно, что наиболее характерным составным веществом ядра являются нуклеиновые кислоты, а именно тимонуклеиновая или дезоксирибонуклеиновая кислота, в то время как для протоплазмы характерны рибонуклеиновая или плазменная кислота.

Проницаемость, т. е. прозрачность, ядерного или хроматинового вещества, в основе которого находится тимонуклеиновая кислота, для потока электронов иная, несхожая с проницаемостью плазменных нуклеиновых веществ (рибонуклеиновой кислоты). Благодаря этому можно дифференцировать и распознавать ядерные элементы, отличая их от неядерных.

В познании ядра и ядерного вещества в клетках бактерий большое значение придается химическим методам. При помощи химических реакций удастся выявить отдельные компоненты ядра и установить их химическую природу. Из химических реакций привлекает внимание реакция Фельгена. Она основана на гидролизе соляной кислотой тимонуклеиновой кислоты. При этом освобождаются находящиеся в ней гуанин и аденин, а также углеводная часть. Последняя при обработке серноокислым фуксин-ом приобретает яркую окраску розовато-фиолетового цвета. Эта окраска характерна для альдегидов и показывает, следовательно, что углеводная часть тимонуклеиновой кислоты состоит из альдегидов.

Фельген (Feulgen, 1926) применил эту реакцию для выявления тимонуклеиновой кислоты у простейших и получил положительный результат. У бактерий и дрожжей он не обнаружил это вещество, на основании чего сделал неправильное заключение об отсутствии у бактерий основного ядерного вещества. Однако последующие исследования многочисленных других авторов показали ошибочность такого заключения.

Тимонуклеиновая кислота была найдена этим методом у бактерий разных групп и видов, у актиномицетов, у дрожжей, грибов и других представителей микроорганизмов (Имшенецкий, 1940; Дюбо, 1948; Guilliermond, 1941 и др.).

Исследования показывают, что распределение тимонуклеиновой кислоты в клетках бактерий, устанавливаемое методом Фельгена, вполне соответствует локализации структурных образований, выявляемых микроскопическими методами. В зависимости от вида бактерий, их возраста и условий роста тимонуклеиновая кислота либо распределяется диффузно, либо сосредоточивается в виде телец, глыбок разной величины и конфигурации.

Ценной микрохимической методикой для установления состава ядерного вещества является ферментативная обработка. Пепсин с соляной кислотой (желудочный сок) растворяет бактериальные клетки, белки различного состава, но не растворяет хроматиновое вещество. Не растворяет он также и нуклеиновые кислоты. Пешков (1955) применил ферменты нуклеазы для распознавания ядерного вещества в базофильных тельцах бактерий.

При изучении ядерного вещества применяется и макрохимический метод. Белозерский (1944, 1945) извлекал щелочью из бактериальной массы нуклеопротеиды и затем разделял их на две фракции — ядерную и протоплазматическую. Первая содержит типичную тимонуклеиновую или дезоксирибонуклеиновую кислоту, вторая — только плазменную или рибонуклеиновую кислоту.

В последние годы предложен еще один, очень тонкий метод распознавания ядерного вещества — метод спектроскопии. Он основан на спо-

способности хроматинового вещества, или нуклеонидов и других ядерных структур, поглощать в ультрафиолетовом свете определенные части спектра. При помощи этого метода удалось показать, что нуклеониды и вообще ядерное вещество бактерий обладают точно таким же спектром поглощения (в области 2600 Å), какой характерен для хроматина высших организмов (Пешков, 1955).

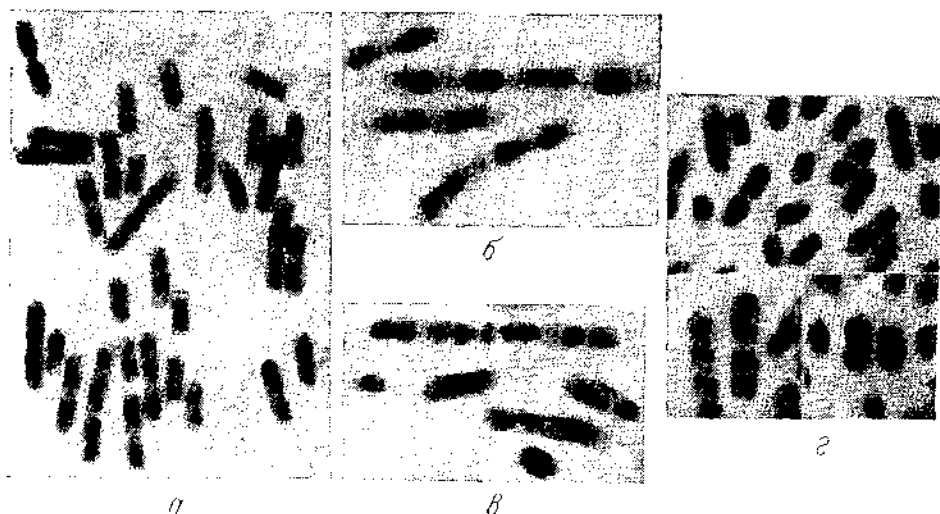


Рис. 4. Деление нуклеонидов у бактерий (по Robinow, 1942):

а) *Bac. cereus*; б) *Bac. mycoides*; в) *Bac. mesentericus*; г) *Bact. proteus*

В результате применения всех этих методов цитологического анализа микробной клетки удастся получить достаточно убедительные данные о наличии ядра у бактерий. В настоящее время можно определенно говорить, что бактерии имеют ядерное вещество, которое по своему составу не отличается от ядерного вещества высших растений. Однако в отличие от последних ядерное вещество, или хроматин, у бактерий распределяется не всегда в виде обособленных телец или органоидов. Оно находится в различных состояниях в зависимости от вида, возраста клеток и условий роста культуры. Хроматин может быть в клетках бактерий в диффузном состоянии либо в виде мельчайших телец и зерен, распределенных по всему протопласту клетки. На известных стадиях развития ядерное вещество находится в клетках бактерий в виде обособленных структурных образований, имеющих определенные размеры, форму и очертания, которые свойственны настоящим ядрам у других организмов — грибов, дрожжей и пр.

Такие оформленные структурные образования хроматина в отличие от настоящих ядер называются бактериальными ядрами, или нуклеоидами. Наиболее характерным и убедительным доказательством того, что эти образования являются органоидами клетки, а не другими какими-либо включениями, является способность их репродуцироваться в процессе размножения клеток. Это свойство, как известно, является непременной принадлежностью всякого органоида клетки и в первую очередь ядра, что отличает его от внешне похожих мертвых включений, как например, зерен запасных питательных веществ, различных метаболитов и пр.

Нуклеоиды, как показывают многочисленные современные исследования, размножаются простым делением, или перешнуровыванием, иначе амитозом. Округлое тельце вытягивается, становится палочкообразным,

посредине появляется перетяжка, при помощи которой происходит раздвоение тельца (рис. 4). Иногда можно наблюдать дробление нуклеондов, т. е. разделение хроматиновой массы на несколько комочков одновременно (рис. 5). Ядерное вещество нуклеондов может репродуцироваться путем почкования. На поверхности тельца появляется бугорок, который постепенно увеличивается и, достигнув определенных размеров, отрывается от материнского тела. От одного тельца могут отпочковываться несколько дочерних нуклеондов.

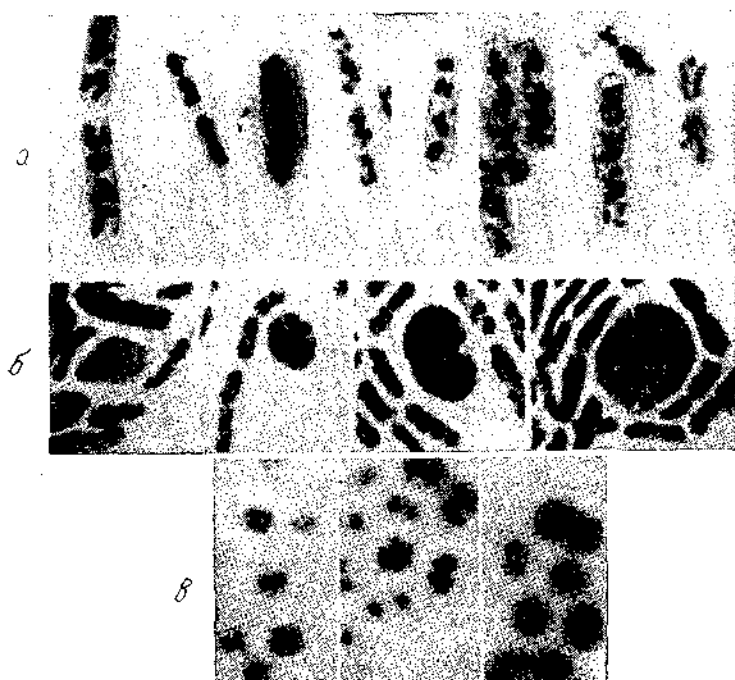


Рис. 5. Дробление нуклеондов у бактерий:

а) *Bac. megatherium* (De Lamater, 1951); б) *Bact. proteus* (по Stempen a. Hutchinson, 1951); в) *Microc. cryophilus* (De Lamater, 1951).

Почкование и дробление хроматиновой массы нуклеондов наблюдается обычно у раздутых, так называемых инволюционных клеток. При этом такие формы репродукции нуклеондов часто сопровождаются образованием особых зародышей или репродуктивных, иначе регенеративных, телец внутри клетки. Эти формирования нами наблюдались у азотобактера, клубеньковых бактерий и актиномицетов (Красильников, 1932 г, 1954 д.).

После разделения нуклеондов происходит деление клетки. У бактерий нередко наблюдается множественная репродукция клеток, или размножение путем дробления, когда клетка одновременно разделяется на несколько дочерних. Такое деление наблюдается у микрококков, микобактерий, спорозных бактерий — *Bac. megatherium*, *Bac. mesentericus* и др., у азотобактера, у некоторых нитчатых бактерий. В этих случаях в каждой дочерней клетке можно заметить по одному мелкому тельцу хроматина, или нуклеониду (Пешков, 1955; Robinow, 1942; Knaysi, 1950; Bisset, 1950; Pickarski, 1937 и др.).

Нуклеониды закономерно формируются при спорообразовании. Раздробленный хроматин в виде мелких зернышек концентрируется в небольшие комочки в какой-либо части клетки, чаще там, где будет форми-

роваться спора. Эти комочки округляются, покрываются ободком плазмы, а затем формируется оболочка. Получается готовая спора. В зрелой споре нуклеониды постоянно имеются у всех видов спороносных бактерий, у микобактерий, актиномицетов и, надо полагать, у всех других микроорганизмов, формирующих внутри те или другие репродуктивные образования.

Внутренняя структура «бактериальных ядер» не выявляется; все тело представляет собой однородную массу, сильно окрашивающуюся основными красками. Внутри таких телец не обнаруживается ни хромосом, ни ядрышек. Некоторые исследователи, впрочем, пытаются доказать наличие определенных структур внутри «бактериальных ядер», описывают хромосомы и различные образования, считая их подобными хромидиальной сети у настоящих ядер. По аналогии с ядрами высших организмов у бактерий описывается кариокинез с различными его фазами. Например, Де Ламатер (De Lamater, 1951—1952) отмечает у *Bac. megatherium* профазу, метафазу, анафазу, телофазу, затем образование типичного веретена с центриолями. Такую же картину деления ядра он наблюдал у микрококков *Micr. cryophilus*, у кишечной палочки. Автор отмечает, что разные виды бактерий содержат в ядре различное количество хромосом. Аналогичные данные о структуре и развитии ядра у бактерий приводят Линдгрен (Lindgren, 1950) и некоторые другие исследователи.

Приводимый этими исследователями материал неубедителен. Описываемые ими структурные изменения хроматиновых скоплений телец весьма разнообразны. Хроматин, или хроматиноподобное вещество, в клетках бактерий довольно часто принимает различные и довольно неопределенные конфигурации и размеры. Изменения эти не имеют никакой закономерности и не связаны с процессом деления клеток. Среди разнообразных формирований в скоплениях хроматина всегда можно найти случайные фигуры, несколько напоминающие формы той или другой фазы деления ядра.

Биссет (Bisset, 1953) не мог подтвердить данных Де Ляматера. Он считает неправильной его классификацию наблюдаемых структур внутри клеток в процессе деления. То, что Де Ляматер принимал за центриоли, в действительности оказалось зачатками поперечных перегородок. Биссет также не смог обнаружить найденные Де Ляматером в клетках микобактерий митохондрии.

Ядерное вещество в виде нуклеонидов пребывает в клетках сравнительно недолгое время, обычно только в период их раннего развития. По мере старения культуры в клетках заметно увеличивается хроматиновая субстанция. Нередко она занимает значительную часть клетки, почти загромождает ее целиком. В таких случаях хроматиновое вещество, как правило, имеет неопределенные очертания и конфигурацию. Огромные глыбы хроматиновой массы густо окрашиваются ядерными красками, дают реакцию Фельгена, приобретают более рыхлую и ячеистую структуру, нередко вся масса разбивается на отдельные участки и глыбки или отделяет небольшие комочки. Эти огромные скопления некоторые авторы рассматривают как одно большое ядро, а раздробление ее — как деление ядра (Пешков, 1955; Bisset, 1950; Robinow, 1951; Pickarski, 1937 и др.). Однако с этим едва ли можно согласиться. Как правило, огромные скопления хроматина наблюдаются при ненормальном развитии культур, когда клетки находятся в состоянии инволюции. Они отмечаются всегда при неблагоприятных условиях роста, при воздействии повышенной температуры, при облучении ультрафиолетовыми лучами или радием, рентгеновскими лучами и др. Активное и быстрое образование хроматинового вещества происходит при воздействии на бактерии или актиномицеты фагами. По наблюдению Герчика (1945), достаточно проникнуть хвостовой части фага в те-

ло клетки, чтобы вызвать у нее указанные изменения. Через несколько минут после контакта протопласта клетки бактерии или актиномицета с фагом образуются большие глыбы хроматина или хроматиноподобного вещества. Клетки при этом разбухают и принимают необычные формы и размеры.

Как правило, скопление хроматинового вещества в клетках сопровождается понижением их жизнеспособности.

Едва ли образование столь большого количества ядерного вещества можно рассматривать как нормальную функцию развития и размножения клеток. Надо полагать, что этот процесс отражает ненормальное развитие с нарушением определенных биохимических реакций в обмене веществ. Хроматиновые же скопления в виде разнообразных глыбок представляют результат извращенного метаболизма и, во всяком случае, не являются фазами развития ядра. В этих глыбках могут формироваться отдельные зачатки зародышей, так называемые регенеративные тельца.

Нуклеониды описаны у бактерий кишечной группы — *Bact. coli*, *Bact. typhi*, *Bact. dysenteriae*, *Bact. proteus* и других видов.

У актиномицетов мы наблюдали нуклеониды, как правило, только у молодых особей. Особенно они хорошо заметны при культивировании в жидкой синтетической среде. В нитях мицелия выявляются отдельные тельца, расположенные на отдаленном расстоянии друг от друга. Нередко можно видеть два рядом расположенных или даже вместе слившихся нуклеоида. Такое явление мы рассматриваем как процесс деления этих образований. В старых культурах нити не имеют оформленных нуклеонидов, вместо них обнаруживаются зерна или бесформенные глыбки и большие скопления хроматина, разбросанные в беспорядке по всему мицелию или только по отдельным нитям его. Эти хроматиновые скопления не являются уже органом нормального развития клетки, а представляют собой скопления дегенеративного перерождения протопласта в целом или только составной его части, именно той, которая связана с нуклеопротенами.

Опыт показывает, что с беспорядочным накоплением хроматиновых глыбок в клетках заметно меняются биохимические процессы, меняется характер обмена и образование продуктов метаболизма. Это хорошо заметно особенно у актиномицетов в процессе образования ими антибиотических веществ. Указанные изменения в хроматиновых структурах мицелия актиномицетов достаточно постоянны и закономерны при развитии культур и используются нередко в антибиотической практике как признак текущего состояния процесса. Надо полагать, что хроматин, быть может, является одним из мощных рычагов регуляции метаболизма. К сожалению, мы очень мало знаем о связи биохимических процессов с образованием и накоплением хроматиновой субстанции в клетке.

Имеются бактерии, у которых ядерное вещество распределяется в клетках так же, как у сине-зеленых водорослей, в виде центрального тела. Такие ядра описаны нами у *Pontothrix longissima*, у *Oscillospira guilliermondii*, у *Anabaenolium*. Эти бактерии состоят из нитевидных особей большей или меньшей длины. Каждая особь или нить разделена поперечными перегородками на ряд коротких клеток, длина которых обычно не превышает поперечник, а чаще бывает меньше. Внутреннее строение таких клеток напоминает строение протопласта сине-зеленых водорослей. Большую часть клетки занимает центральное тело. По периферии тонким слоем распределяется плазма. Центральное тело хорошо окрашивается анилиновыми красками и легко обнаруживается благодаря своему размеру при обычном увеличении микроскопа (рис. 6).

Такое же распределение хроматина описано у *Caryophanon* Заллом и Мэддом (Sall a. Mudd, 1955).

У многих бактерий отмечаются на концах клеток так называемые полярные тельца, или зернышки, которые густо окрашиваются красками подобно хроматину. Значение этих телец точно не известно. Некоторые авторы принимают их за ядерные структуры, а некоторые считают волкютинном. Имеются указания на то, что полярные тельца представляют собой своеобразное утолщение оболочки. Эти утолщения в последнее время многие склонны рассматривать как точку роста клеток, ведающую функцией удлинения особей.

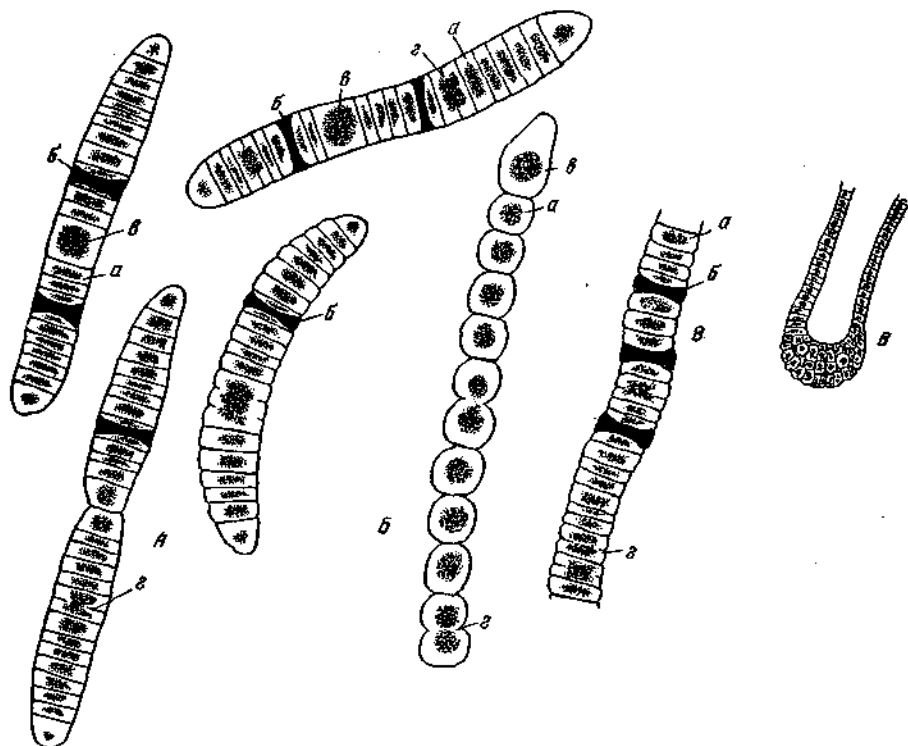


Рис. 6. Центральное тело у А — *Oscillospira guilliermondii*, Б — *Anabaeniolum langleoni* и В — *Pontothrix longissima*:

а — центральное тело; б — нуклеиды; з — проспоры; з — деление центральных тел

Таким образом, можно заключить, что ядерный аппарат у бактерий и актиномицетов своеобразен. Он резко отличается от ядерного аппарата грибов, дрожжей, простейших и тем более высших растений или животных.

Ядро у бактерий и актиномицетов примитивное. Оно не имеет постоянных, установившихся структурных формирований, проявляется то в диффузно растворенном состоянии, то в виде мелких зернышек и телец, разбросанных по всему протопласту клетки, то в виде организованного внутриклеточного органоида — нуклеоида. В последнем случае такое тело по внешнему виду, форме, величине и очертаниям напоминает настоящее ядро у грибов или дрожжей. Однако в отличие от последних нуклеонды бактерий структурно не дифференцированы, в них не обнаруживаются характерные для настоящего ядра формирования, как например, ядрышко, хромосомы или другие структуры. Наиболее убедительным доказательством ядерной природы нуклеоидов является способность их репродуцироваться в процессе деления клеток.

Характерной особенностью нуклеоидов является то, что они формируются часто заново из диффузно растворенного или раздробленного хроматина при спорообразовании у спороносных бактерий, микобактерий и актиномицетов; организуются они также и внутри вегетативных клеток, на определенных стадиях их роста.

Следует отметить, что некоторые формы проявления бактериального ядра свойственны и ядерному аппарату высших организмов.

В цитологии растительной клетки давно были отмечены необычные способы размножения клеток и деления ядра. Ядра клеток некоторых тканей при определенных условиях начинают размножаться не так, как это свойственно обычным клеткам высших организмов, не путем сложного развития и образования различных фаз, не митозом, а посредством простого деления или перетягивания ядерной массы, иначе амитозом. При амитозе ядра размножаются делением, перешнуровыванием, дроблением и почкованием. Амитоз, как показывают современные исследования, широко распространен среди растительного мира, встречается он и в клетках животных организмов (Поляков, 1949; Усов, 1924; Элленгорн, 1951; Глушенко и др., 1953 и др.).

Амитотическое деление ядра обнаруживается в клетках каллюса, при рубцевании, при регенерации и во вновь образуемых тканях. В этих случаях клетки претерпевают ряд цитохимических и морфологических изменений. В ядре происходят процессы прямого деления или дробления, образуется последовательно несколько дочерних ядер; иногда ядро распадается одновременно на несколько дочерних. Последние разъединяются между собой, распределяются в разных участках плазмы, где они становятся центрами формирования дочерних клеток. По наблюдениям Глушенко и др. (1953), в клетках рубцующейся ткани клубня картофеля было установлено почкование ядер. Такие ядра деформируются, разбухают, приобретают различные очертания, на их поверхности появляются лопасти или почкообразные выпячивания. Последние постепенно округляются, отпочковываются от материнского ядра и превращаются в обособленные дочерние ядра.

Элленгорн и Жиронки (1953) показали, что в определенных случаях при развитии зачатка корня клетки его не имеют вообще ядра. Эти безъядерные клетки размножаются дроблением. В последующем развитии корешка безъядерные клетки образуют примитивно организованные ядра, или «протокарионы». «Протокарион» размножается путем простого деления, или перешнуровывания. Митозы отсутствуют. Только позже, когда корешок достаточно разовьется, эти примитивные ядра в его клетках начинают размножаться митотически.

Безъядерные клетки находил Глушенко в тканях чечевич черной смородины при образовании из них корешков, затем в клетках рубцирующей ткани Недера. Эти клетки размножаются в начальной стадии образования корешка путем дробления без малейших признаков в них ядра. Так же, как и в опытах Элленгорна, через некоторое время в клетках заново формируются примитивные ядра, которые размножаются простым делением, перешнуровыванием. В таких ядрах — «протокарионах» нет ни ядрышка, ни хромосом.

В этих примерах (а их имеется в литературе немало) показано некоторое сходство формирования и строения ядер у растений и бактерий или актиномицетов. Как и у последних, ядра таких растительных клеток могут формироваться заново из хроматинового вещества, распределенного в протопласте диффузно. Такой способ образования и развития примитивных ядер у растений, по-видимому, отражает картину начальной стадии эволюции и формирования клеток.

Разрабатывая методы дифференциации бактериальных клеток в тканях животного организма, Христиан Грам (Gram, 1884) со своими сотрудниками предложил специальный метод окрашивания. Этим методом было положено начало распределению всех бактерий на две группы: на окрашивающиеся по Граму и неокрашивающиеся.

Впоследствии этот метод окраски видоизменялся и совершенствовался, но в основе остался тем же. Техника окраски сводится к следующему: клетки бактерий окрашиваются основной, слегка подщелоченной краской, например кристалл-виолетом, затем протравливаются йодом в йодистом калии или пикриновой кислотой. Окрашенные препараты промываются водой и нейтральным спиртом или ацетоном. Этим промыванием удаляется краска у одних видов бактерий и сохраняется у других. Первые носят название грамотрицательных, вторые — грамположительных бактерий.

Тот факт, что разные бактерии по-разному удерживают краску, важен не только с точки зрения проблемы окраски, но сам по себе имеет более широкое значение, так как указывает на химическое различие клеток у этих представителей микроорганизмов. Грамокрашка является показателем свойств и состояния биологической или наследственной особенности, иначе природы организма. Эти свойства должны быть использованы не только как диагностический, но и как систематический признак в классификации бактерий.

В практике клинических лабораторий данный признак широко и результативно используется. В классификации, однако, он не учитывается или учитывается в малой степени, что безусловно является его недооценкой.

Способность воспринимать и удерживать краску по Граму присуща многим организмам из класса бактерий, почти всем актиномицетам и микобактериям, грибам, дрожжам. Большинство клеток высших растений и животных не окрашивается по Граму. Но отдельные включения в клетках этих организмов, в частности ядро, ядерный гиалин, ядерное вещество и др., грамположительны. По Граму окрашиваются вирусные белки, бактериофаги и актинофаги.

С окрашиваемостью по Граму связаны многие другие свойства бактерий. Так, например, грамположительные бактерии более устойчивы к растворяющему действию щелочей, протеолитическому действию энзимов — трипсина, пепсина, панкреатического сока; они более чувствительны ко многим ингибиторам — к антибиотикам, к анилину, фенолу, этиловому спирту, толуолу, бензолу, ксилолу, хлороформу, эфиру, йоду, к основным краскам и другим веществам. В клетках этих бактерий концентрируются такие аминокислоты, как аргинин, глютаминовая кислота, гистидин, лизин и тирозин. При окраске метиленовой краской, эозином они становятся более чувствительными к свету и т. д. (см. Bartholomew a. Mittwer, 1952).

Свойство окрашиваться по Граму может в значительной степени меняться даже у одного и того же вида в зависимости от возраста культуры, питательной среды и других внешних условий. Например, на малоблагоприятных средах часто бактерии теряют способность окрашиваться по Граму или окрашиваются в слабой степени. Сенная палочка — *Bac. subtilis* становится грамотрицательной, если ее выращивать на среде с кровяной иммунной сывороткой (Simonini, 1914). Некоторые авторы наблюдали окрашиваемость по Граму у кишечной палочки, выросшей на жидкой белковой среде с большим содержанием глюкозы и солей $MgSO_4$, $NaCl$. Спорозная палочка — *Bac. cereus* после пребывания в водопроводной или дистиллированной воде слабее окрашивается по Граму, а мно-

гие клетки совсем не окрашиваются, становятся грамотрицательными. Механизм действия воды остается неизвестным. Не выяснено также, имеет ли здесь место потребление грамположительной субстанции как питательного вещества при голодании или это вещество растворяется в результате автолитических процессов, которые протекают в этих условиях довольно интенсивно.

Кнейзи с сотрудниками (Knaysi et al., 1950) установил, что малые дозы бензимидазола, прибавленные к среде Дюбо, превращают туберкулезную палочку — *Mycob. tuberculosis* типа *avium* из грамположительной и кислотоустойчивой в грамотрицательную и некислотоустойчивую форму. Автор полагает, что бензимидазол подавляет синтез рибонуклеиновой кислоты — существенной составной части грамположительной субстанции.

Как видно из приведенного, значение среды в окрашиваемости клеток по Граму очень велико. Недостаточно хорошо подобранная среда может ввести в заблуждение исследователя при диагностике вида бактерий. Поэтому во всех сомнительных случаях, когда нечетко выражена окраска, рекомендуется применять несколько питательных сред. На окрашиваемость клеток по Граму большое влияние оказывает также и возраст культуры. Как правило, молодые клетки сильнее окрашиваются, чем старые. Односуточная культура более грамположительна, чем двух-трехсуточная и, тем более, пяти-шестисуточная. В некоторых случаях старые культуры более грамположительны, чем молодые. У спороносных бактерий — *Bac. mesentericus*, *Bac. subtilis* и других видов грамположительное вещество обнаруживается в клетках в стадии споруляции и даже после того, как спора уже оформилась, т. е. в остаточной плазме (эпиплазме). Это вещество не обесцвечивается при десятиминутной обработке 95%-ным спиртом.

Более сильная окрашиваемость по Граму молодых клеток, по-видимому, обусловлена базофильностью протопласта, его способностью сильно поглощать краски вообще.

Окрашиваемость клеток в значительной степени зависит от их индивидуальных особенностей. Две рядом расположенные клетки одного возраста часто окрашиваются с различной интенсивностью. Степень окрашенности клеток меняется от длительности обесцвечивания, от метода фиксации и вообще от способа приготовления препарата и реактивов. Толстые мазки длительней обесцвечиваются, чем тонкие.

Окрашиваемость по Граму связана и с видовыми особенностями организма. Одни виды, например гонококки, некоторые микобактерии, легко меняют окрашиваемость при выращивании в разных условиях, другие сохраняют ее более или менее стойко. Следовательно, грамокрашка обусловлена не только техникой окрашивания, но и видовыми качествами культуры, свойствами вещества клеток. Само собой разумеется, что при определении степени окрашиваемости по Граму необходимо придерживаться определенных стандартов как в способах приготовления препаратов, так и в последующих манипуляциях — фиксации, окраске, обесцвечивании и пр.

Сущность окраски по Граму, несмотря на многочисленные исследования, остается неустановленной. Высказывались и теперь высказываются различные взгляды и теории. Все они сводятся к трем основным — химической, изoeлектрической и клеточной проницаемости.

Химическая теория грамположительной окраски бактерий берет за основу особенности состава плазмы клеток. Согласно этой теории в клетках грамположительных бактерий находятся особые вещества, воспринимающие краски и не отдающие их обратно или отдающие с трудом при промывании. Одни авторы связывают грамокрашку с наличием в плазме жирных кислот лецитина или липопроtenов. Эти вещества плотно

соединяются с краской и йодом и не обесцвечиваются при обработке спиртом. Шумахер (Schumacher, 1926) изолировал из клеток дрожжей жирные кислоты, после чего клетки теряли способность окрашиваться по Граму. Эти потерявшие грамокраску клетки снова приобретали ее после обработки жирными кислотами. Работами Петерсон с сотрудниками (1955) и других авторов была отвергнута роль ненасыщенных жирных кислот в грамокраске в связи с тем, что у грамотрицательных бактерий этих же кислот оказалось не меньше, чем у грамположительных.

В последнее время приписывают грамокраску особой нуклеопротеидной грамположительной субстанции, рибонуклеиновой кислоте, точнее — рибонуклеату магния. Установлено, что путем гидролиза или посредством обработки желчными солями можно лишить клетки грамположительной субстанции и превратить их в грамотрицательные (Denssen, 1948; Stacey et al., 1946; Stacey, 1949). Бартоломеу и Умбрайт (Bartholomew a. Umbrat, 1944), удаляя рибонуклеат магния кристаллической рибонуклеазой, делали клетки грамотрицательными. Искусственно удаленный рибонуклеат магния может быть снова наложен на те же клетки.

Эта как будто убедительная теория оказалась несостоятельной. Было выявлено, что грамположительная субстанция, выделенная из клеток, не накладывается на грамотрицательные натуральные бактерии. У последних также обнаруживается не меньше рибонуклеиновой кислоты и рибонуклеатов магния. Изолированные из бактерий кишечной группы, эти вещества в свою очередь не накладываются на грамположительные клетки (предварительно освобожденные от грамположительной субстанции), например на клетки клостридиума — *Clostridium velchii* (Jones, Muggleston and Stacey, 1950).

Генри, Стаси и др. приходят к заключению, что грамокраска зависит от соотношения нуклеопротеидов с рибонуклеиновой и дезоксирибонуклеиновой кислотами. У стрептококков и у клостридиума — *Cl. velchii* это соотношение равно 8 : 1, а у грамотрицательных бактерий — 1 : 3 (Stacey, 1949; Henry, Stacey, 1943). Другие авторы не подтвердили закономерности этих соотношений.

Митчелл и Мойле (Mitchell a. Moyle, 1950) придают наибольшее значение особому, неизвестной природы, веществу «ХР», которое содержит фосфор, соединенный с рибонуклеатом грамположительной субстанции. По их данным, вещество «ХР» всегда обнаруживается в клетках грамположительных бактерий. Однако последующие исследования показали, что это вещество находится в большом количестве и у грамотрицательных бактерий, а у некоторых из них — *Bact. coli*, *Bact. aerogenes*, *Neisseria catarrhalis* — его содержится даже больше, чем у грамположительного бацилла — *Bac. subtilis*, а также у пивных дрожжей. Шугар и Барановская (Shugar and Baranowska, 1954) пришли к заключению, что решающая роль в грамокраске принадлежит не рибонуклеиновой кислоте, а белку клеток.

Теория изoeлектрической точки, выдвинутая Стирн и Стирн (Stearn a. Stearn, 1926—1931), состоит в том, что у грамположительных бактерий изoeлектрическое состояние плазмы отличается от состояния плазмы у грамотрицательных. Авторы определяют это состояние плазмы способностью окрашиваться или воспринимать кислые и основные краски при разном значении рН. Если устанавливать рН протопласта клетки в таком состоянии, когда в равной степени в нем удерживаются основные и кислые краски, то можно заметить, что у грамположительных бактерий это состояние будет при рН = 2, а у грамотрицательных при рН = 5. Промежуточное положение занимают бактерии, у которых грамокраска выражается неопределенно, то выявляясь, то не выявляясь (цит. по Дюбо, 1948).

Следует отметить, что установление изoeлектрической точки, в сущности, производится в зафиксированной йодом клетке и, если она опреде-

ляет исход окрашивания по Граму, то только мертвых клеток. Применяемый метод фиксирования йодом вызывает окисление плазмы. Окислителями могут быть и такие вещества, как бром, пикриновая кислота, двуххромовокислый калий, тринитробензол и др. Эти вещества окисляют какие-то компоненты протопласта, придают ему более кислый характер и сдвигают изоэлектрическую зону. Сдвиг происходит у всех бактерий, как это показали Стирн и Стирн (1931), но у грамположительных бактерий он более сильно выражен, чем у грамотрицательных, благодаря чему различие в степени кислотности у данных групп микробов значительно усиливается от йода и других протравителей. Этот факт, если он справедлив, показывает лишь то, что биохимическое состояние плазмы грамположительных бактерий отличается от состояния плазмы у грамотрицательных бактерий. Иными словами, живое вещество тех и других организмов различно.

Данная теория грамоокраски бактерий тоже не имеет достаточных подтверждений в ряде экспериментов. Во-первых, некоторые исследователи не подтвердили, что йод как окислитель можно заменить другими реактивами при протравливании клеток. Во-вторых, если теория, справедливая, то йод должен и до окраски вызвать тот же эффект, но этого не происходит (Bartholomew a. Mittwer, 1952). Далее, если теория правильна, то при данной окраске разрушенные клетки, или, вернее, содержимое разрушенных клеток, должно было бы окрашиваться так же хорошо, как и плазма целых клеток, чего в действительности не наблюдается: протопласт разрушенной клетки не окрашивается по Граму.

В основе теории проницаемости лежит различная способность оболочки и клеточной мембраны пропускать краски и протравители. Высказывалось предположение, что в клетке образуются нерастворимые осадки краски с йодом, не вымываемые спиртом. Известно, что йод с некоторыми красками, например с метилвиолетом, действительно образует коллоидный комплекс, не растворимый в воде. В пользу этой теории говорят некоторые другие факты, например то, что разрушенные клетки — грамотрицательные. Стоят тем или другим способом нарушить целостность оболочки (растиранием с песком, автолизом, лизисом и др.), как способность окрашиваться по Граму утрачивается. Бенианс (Benians, 1920) делит бактерии по их способности окрашиваться на три группы.

Первую группу составляют бактерии, у которых оболочка пропускает краски и йод, но образовавшиеся внутри клетки молекулы йода с краской не пропускает. В результате протопласт весь остается окрашенным после промывания спиртом. Вторая группа бактерий имеет оболочки, которые не пропускают внутрь краски и поэтому легко обесцвечиваются при окраске по Граму. У третьей группы бактерий оболочка пропускает краску и йод; она же свободно пропускает и образовавшиеся комплексы внутри клетки при обесцвечивании.

Стирн и Стирн отрицают точку зрения Бенианса на том основании, что йод и краска не дают таких крупных частиц, которые не проникали бы в клетку. Кроме того, соединение йода с краской диссоциирует в спирте; следовательно, при промывании препарата получаемый комплекс должен тоже раствориться и выйти через оболочку.

Высказывалось предположение, что для самого йода проницаемость оболочек у грамположительных и грамотрицательных бактерий различна. Например, для предотвращения выхода краски из клетки грамотрицательных бактерий требуется очень большая концентрация йода, в то время как для предупреждения выхода краски из клеток грамположительных бактерий достаточно 0,01% и менее йода в метиловом спирте (Mitchell, Bartholomew, Kallman, 1950).

Подводя итог, можно сказать, что вопрос о сущности окраски по Граму остается до сих пор неразрешенным. Ни одна гипотеза и ни одна теория не

объясняют всего разнообразия в окрашиваемости клеток у разных видов и групп бактерий.

Надо полагать, что способность окрашиваться по Граму определяется свойством всего протопласта и оболочки, вместе взятых, а не одной какой-либо частью клетки. Степень окрашиваемости, или прочности соединений плазмы с краской, зависит от внешних условий роста культуры, от ее возраста и других причин.

РОСТ И РАЗМНОЖЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ

Микроорганизмы, как и всякие другие живые существа, растут, развиваются, размножаются, изменяются, стареют и умирают. Они имеют свой цикл развития. Следует отличать рост и развитие отдельных особей или клеток микробов от роста и развития их культур. Последние состоят из огромного количества отдельных особей, представляют собой большие популяции или сообщества различных индивидуумов.

Совершенно естественно, что характер и закономерности роста отдельных клеток и целых сообществ одного и того же вида микробов резко различны.

Рост клеток и развитие культур

Рост и развитие отдельных особей у бактерий во внешнем проявлении очень просты. Если наблюдать за ними в условиях лабораторного культивирования на питательных средах, то можно отметить следующее. Клетки удлиняются, достигают определенных размеров и приступают к делению. Дочерние клетки повторяют тот же цикл, и так продолжается до тех пор, пока не иссякнут питательные вещества, не изменится среда и внешние условия.

У спороносных бактерий на определенном этапе развития происходит спорообразование. Споры при высеве на свежий питательный субстрат прорастают в палочковидную особь, которая начинает цикл сначала.

Процесс роста микробной клетки характеризуется увеличением ее объема. Отдельные особи увеличиваются в длину. Прирост клетки происходит на конце ее. Установлено, что у бактерий на концах клетки имеются скопления (полярные тельца) особого вещества, окрашивающегося в темный цвет анилиновыми красками. Это вещество часто принимают за хроматин или метакроматин. Исследованиями Билига (Bielig et. al., 1949), Бергерсена (Bergersen, 1953) и Биссета (Bisset, 1953) доказано, что эти тельца имеют отношение к росту клетки. В этом месте, по их наблюдениям, происходят усиленные биохимические процессы, здесь клетка наращивает свое тело. По своим свойствам эта часть клетки является как бы ее точкой роста. Такое же дистальное наращивание клеток происходит у актиномицетов, проактиномицетов и микобактерий. Удлинение отдельных гиф в точке роста хорошо заметно при наблюдении в висячей капле. С ростом мицелия увеличивается длина именно в дистальной части, от самой молодой верхушечной ветки до кончика гифы; расстояние же между последующими ветками той же ветки остается почти неизменным (рис. 7).

Концевой рост клеток мы наблюдали у азотобактера, у серных пурпурных бактерий (Красильников, 1932, 1935) и некоторых других бактерий. Стрешинский (1955, 1956) наблюдал концевой рост клеток у спороносных бактерий — *Bac. subtilis* и *Bac. megatherium*.

У шаровидных бактерий (сем. Соссасеае) точка роста может быть в разных участках периферии клетки. Соответственно этому и деление их происходит в разных плоскостях; у сарцин рост ориентирован в трех вза-

имно перпендикулярных направлениях, у стрептококков — в одном, а у микрококков — в любом направлении.

Разностороннее увеличение объема клеток при росте культуры происходит у дрожжевых организмов, размножающихся почкованием. Как известно, многие дрожжи размножаются почкованием. На поверхности клетки образуется мелкий бугорок — почка. Эта почка увеличивается в размерах, рост ее идет равномерно во всех направлениях или неравномерно. В первом случае получаются шаровидные клетки, во втором овальные или продолговатые.

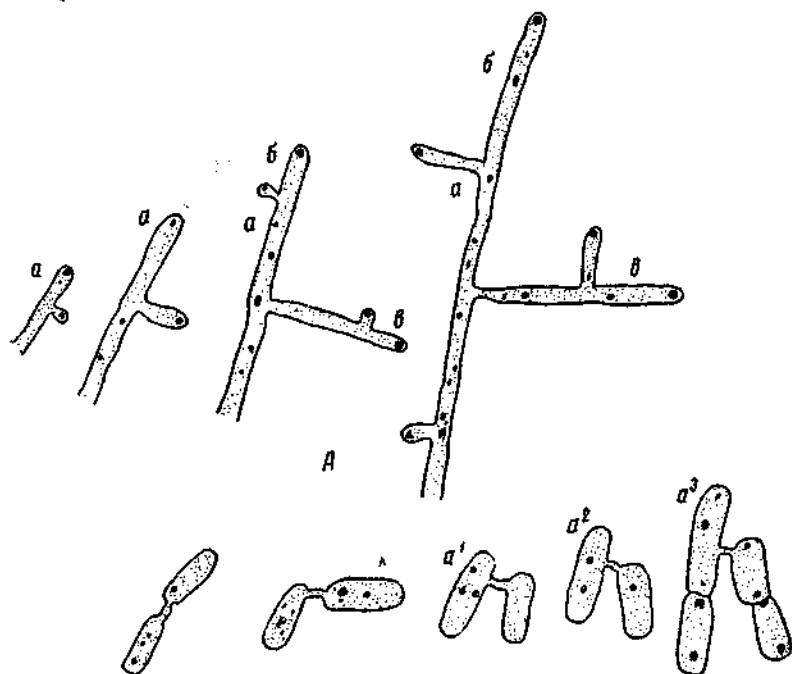


Рис. 7. Рост клеток у микробов. Прирост тела в концевой части клетки, в «точке роста»:

А. *Actinomyces streptomycini*: а, б, в — прирост клетки от места образования веток; Б. *Azotobacter chroococcum* рост концевой части клетки: а¹, а² и а³ — прирост клетки в «точке роста» от места прикрепления мостика — перетяжки

В условиях нормального роста клетки микроорганизмов, достигнув определенных размеров, приступают к размножению. К этому периоду жизни внутри клетки совершаются весьма разнообразные цитохимические превращения, ведущие к созреванию особи. В ней изменяется состояние ядерного аппарата, происходит распределение хроматина и других структурных образований. Эти процессы пока мало изучены у бактерий, но надо полагать, что они не менее сложны, чем у высших организмов.

Клетки в условиях нормального роста имеют свою определенную величину. При этом для многих видов или групп микробов эта величина довольно постоянна. Например, у представителей рода *Pseudomonas* клетки имеют размеры в среднем $3-5 \times 0,7 \mu$, тогда как представители спороносных бактерий группы *Bac. subtilis* и *Bac. mesentericus* имеют клетки более крупные — $5-7 \times 1,0 \mu$, у представителей рода *Clostridium* клетки еще больших размеров — $5-10 \times 1,5 \mu$. Достаточно крупные клетки у представителей рода *Azotobacter* и т. д.

Размеры клеток в общей своей массе постоянны и характерны для отдельных групп микроорганизмов или даже отдельных их видов. При неблагоприятных условиях роста или при воздействии специальных агентов, а равно и при старении культуры клетки имеют иные и непостоянные размеры. Как правило, они сильно увеличиваются в объеме, принимают весьма разнообразные формы и очертания.

В этих случаях отмечается несоответствие роста клеток с размножением. Клетки продолжают расти, а размножение замедляется или совершенно прекращается. Получаются сильно увеличенные особи со своеобразным внутренним строением протопласта и ядерного вещества. Некоторые исследователи обнаруживают в таких клетках образование многих ядер или их аналогов — нуклеоидов — и считают их полиядерными клетками (Пешков, 1955; De Lamater и др., 1955). При неблагоприятных условиях роста клетки могут расти только в длину, не изменяясь заметно в поперечнике. Получаются сильно вытянутые, нитевидные клетки. Во всех случаях такого ненормального роста нарушается внутренняя регуляция репродукции, изменяется система, которая ведает размножением клетки. Нарушение этой системы можно вызвать искусственно, воздействуя внешними факторами.

При развитии культур на искусственных питательных средах отмечаются определенные и хорошо выраженные, закономерно протекающие фазы, последовательно сменяющие одна другую во времени.

Выявляются четыре фазы: лаг-фаза, фаза логарифмического роста, фаза стационарного роста и фаза обратного развития. В первой фазе — фазе покоя (лаг-фаза) клетки не размножаются. Если посеять культуру бактерий, дрожжей или других микробов на свежий питательный субстрат, то некоторое время клетки остаются как бы в покое, число их не увеличивается. Однако считать этот период состоянием покоя нельзя. Исследования показывают, что в этой фазе происходит большая подготовительная деятельность клеток. Клетки увеличиваются в объеме, удлиняются и утолщаются, плазма обладает более резко выраженной базофилией, оптически однородна, без зернистых включений. В этой фазе клетки пребывают от 2 до 10 часов и более в зависимости от вида микроба, состава среды и внешних условий. За этот период клетки перестраиваются, приспосабливаясь к новым условиям существования. Для старой культуры свежий питательный субстрат является новой средой. При каждом новом пересеве процесс приспособления клеток к свежей среде протекает болезненно и тем медленней, чем старше пересеваемая культура. Если пересевать клетки молодые, например пяти-шестичасового возраста, то их период покоя значительно короче, чем при пересеве старых пяти-семисуточных культур. Число приживающихся клеток в первом случае больше, чем во втором.

При пересевах на свежий питательный субстрат бактерий, актиномицетов, дрожжей или других микроорганизмов далеко не все клетки приживаются. Некоторая часть их остается в состоянии покоя, без видимого развития и в конце концов погибает. Отдельные клетки прорастают с большим опозданием, когда соседние особи дали уже несколько поколений. Запоздалое развитие наблюдается у ослабленных клеток. Им, по-видимому, недостает дополнительных веществ, образование которых утрачивается. Когда же эти вещества будут продуцированы в достаточном количестве другими соседними полноценными клетками, начнут развиваться и ослабленные, неполноценные.

У микробов клетки очень полиморфны. Клетки различаются одна от другой многими признаками, в том числе и жизнеспособностью. Одни из них проявляют высокую степень приживаемости, роста и размножения, у других жизненные функции ослаблены. По мере старения культуры

число ослабленных клеток увеличивается. У азотобактера при пересеве старой, семи-десятисуточной культуры на свежую среду Эшби прорастают примерно 10—30%, при пересеве молодой односуточной культуры прорастают 70—90% (наблюдения производились в височей капле).

Число прорастающих клеток старой культуры можно повысить путем подбора соответствующих условий или путем изменения состава среды. Если к среде прибавить немного фильтрата старой культуры азотобактера или дрожжей, а нередко и других микробов, процент прорастания клеток повышается.

Фаза логарифмического роста характеризуется быстрым ростом и размножением клеток. Клетки увеличиваются в размерах, принимают обычную, свойственную каждому виду величину. Достигнув предельного размера, клетки размножаются.

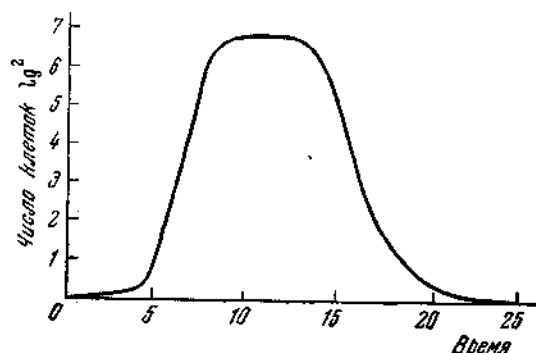


Рис. 8. Типичная кривая роста культуры бактерий; $\log^2$ роста как функция времени (по Стефенсон, 1961)

Образующиеся дочерние клетки в свою очередь растут до своих предельных размеров и также приступают к размножению и т. д. Плазма клеток в этом периоде роста менее базофильна и менее однородна, в ней появляются мелкие зернышки и различные другие структурные образования, но в очень малом количестве, без изменения однородности протопласта.

В фазе логарифмического роста число клеток нарастает примерно по прямой, если нанести логарифм числа

нарастания клеток по оси ординат, а время на ось абсцисс (рис. 8). Такое нарастание числа клеток в культуре длится до определенных величин, затем интенсивность роста их уменьшается, деление замедляется, культура переходит в третью фазу — стационарного покоя. В этой фазе роста число живых клеток не увеличивается, образование новых клеток равняется числу отмирающих. Культура достигает своего предельного возраста. Плазма клеток теряет базофилию, становится явно зернистой внутри и имеет различные включения: хроматик, метакроматин, капельки жира и другие вещества. Кривая роста культуры в этом периоде параллельна оси абсцисс.

Четвертая фаза — обратное развитие культуры, или фаза ускоренной ее гибели. Она характеризуется тем, что погибающих клеток оказывается больше, чем нарождающихся. Размножение клеток в этом периоде замедляется. Культура приходит в состояние старости, одряхления и отмирания.

В фазе старения и дегенерации клетки подвергаются большим цитоморфологическим изменениям. Если во второй фазе клетки приобретали свои обычные для данного вида формы и размеры, а плазма имела несколько ослабленную по сравнению с первой фазой базофилию, то в третьей фазе они становятся более полиморфными. Клетки в этом периоде развития культуры достигают максимального разнообразия как по величине и форме, так и по строению и внутренней структуре протопласта; отличаются они и биохимически.

Наряду с нормальными клетками обнаруживаются в большем или меньшем количестве различные отклоняющиеся формы. Как правило, в старых культурах имеется много сильно измельченных зародышевых обра-

зований, едва видимых в оптические микроскопы и выходящих за пределы видимости. В этих же культурах можно обнаружить много увеличенных особей, достигающих нередко гигантских размеров, в десятки раз превышающих нормальные клетки.

Такие раздутые особи разнятся от нормальных необычайно разнообразными формами. Деформированные клетки отличаются и внутренней структурой, строением протопласта, количеством и формированием хроматина и других зернистых образований.

Физиология и ферментативные свойства клеток в лаг-фазе отличаются от свойств их в фазе логарифмического роста, клетки более позднего периода роста проявляют себя иначе чем клетки предыдущих двух фаз (Иерусалимский, 1949).

Клетки в лаг-фазе с несколько увеличенными размерами и с более базофильной плазмой сильно воспринимают краски. У них отмечается сдвиг изоэлектрической точки протоплазмы в кислую сторону. У юных клеток, переходящих или уже перешедших во вторую фазу, обмен веществ значительно сильнее выражен, чем в предыдущей и последующих фазах. Увеличивается поглощение кислорода и выделение углекислоты; усиливается образование тепла; при разложении белков повышается выделение аммиака и других продуктов распада. Усиление интенсивности процесса обусловлено не увеличением клеточной массы или общего объема индивидуальных клеток, а состоянием и особенностями живого вещества отдельных клеток. Это можно видеть из цифровых данных табл. 1.

Таблица 1

Интенсивность метаболизма клеток в зависимости от фазы развития культуры *Bact. coli*. Наблюдения в среде пептон + глюкоза (по Hungington a. Winslow, 1937)

Время, час.	Выделение CO ₂	Объем клеток μ^3	Скорость размножения (число клеток, образующихся в течение одного предшествующего часа)
0	—	0,41	—
1	78	0,77	0,43
2	86	1,03	1,04
3	79	0,93	1,41
4	59	0,91	0,64
5	31	0,81	0,42
6	24	0,84	0,04
7	19	0,89	0,18
23	—	0,76	—
25	7	0,75	0,05

Примечание. Подсчет CO₂ в $\text{мг} \times 10^{-11}$ на $1\mu^3$ живых клеток в течение одного предшествующего часа.

Интенсивность метаболизма (по CO₂) на единицу живого вещества в лаг-фазе значительно выше.

Клетки в стадии лаг-фазы, по утверждению некоторых авторов, более ранимы при внешнем воздействии. Они менее устойчивы к повышенной температуре и концентрации солей, к различным химикатам, краскам, антибиотикам и др. (Пешков, 1955).

Размножение бактерий

Клетки бактерий размножаются различными способами — делением, перешнуровыванием, а иногда почкованием и дроблением.

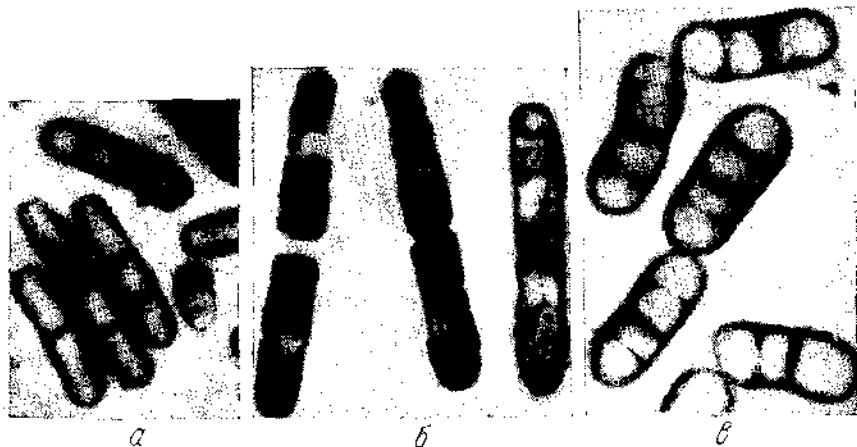


Рис. 9. Деление клеток при помощи поперечных перегородок:

а) *Bac. anthracis*; б и в) *Bac. megatherium* (по Robinow из Дюбо, 1948)

Чаще всего бактерии размножаются делением. Процесс этот протекает следующим образом. По новейшим данным, делению клетки предшествует дифференцировка протопласта. В нем увеличивается количество хромати-

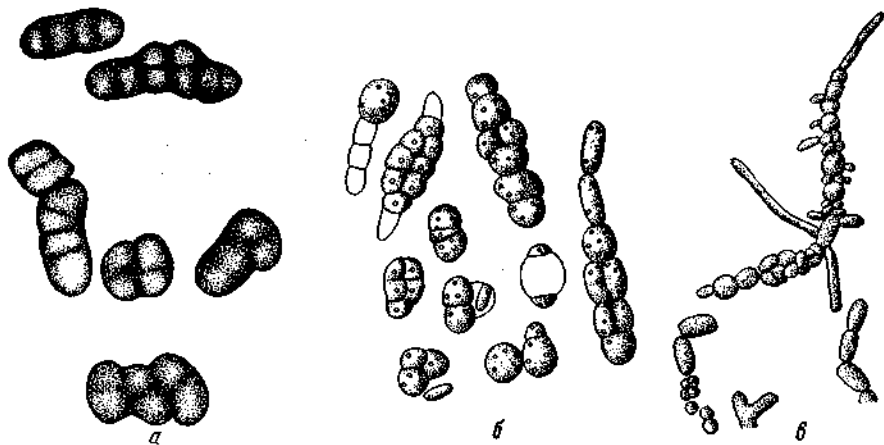


Рис. 10. Дробление клеток бактерий:

а) *Bac. megatherium* (по Robinow из Дюбо, 1948); б) *Bac. megatherium* (по Кудрявцеву, 1932); в) *Act. globisporus* (по Красильникову, 1938)

на или нуклеопротеидов, образуются различные включения запасных питательных веществ и пр. Вслед за этим происходит внутриклеточное обособление протопласта на два дочерних. Каждый из них выделяет собственную мембрану, при помощи которой они отделяются друг от друга. Мембрана каждого дочернего протопласта образует снаружи клеточную поперечную перегородку. После этого наступает разделение клетки на две дочерние (рис. 9).

В отдельных случаях в условиях неблагоприятных для роста у бактерий наблюдается деление клетки на несколько дочерних одновременно. Клетка распадается или дробится на три, четыре, пять и более мелких особей (рис. 10). Такое дробление наблюдается у спороносных бактерий — *Bac. megatherium* (Кудрявцев, 1932), у *Bac. mesentericus*, *Bac. mycoides*, у молочнокислых бактерий (Красильников, 1954в), у нитчатых бактерий — *Pontothrix longissima* (Красильников, 1932-а) и у многих других (см. Дюбо, 1948; Bisset, 1950; Robinow, 1942, 1951; Малек, 1955 и др.). При процессе дробления перегородки образуются в разных направлениях — поперечном, продольном и в любом косом подобно тому, как это имеет место у микрококков.

Перешнуровывание наблюдается реже, чем деление, но все же достаточно часто его можно видеть у разных представителей бактерий и микобактерий. Процесс этот протекает следующим образом. Посредине клетки образуется едва заметная перетяжка, которая постепенно углубляется, разделяя клетку пополам. Иногда перетяжка не доходит до середины клетки, между образующимися дочерними половинами образуется мостик в виде конуляционного канала. В конце концов этот мостик разрывается и дочерние клетки расходятся (рис. 11).

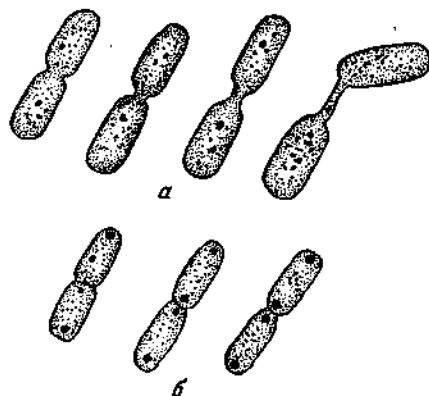


Рис. 11. Размножение клеток бактерий перешнуровыванием:

а — *Azotobacter chroococcum* (собственные наблюдения); б — *Rhizobium trifolii* (собственные наблюдения)

Такое размножение наблюдается у азотобактера при росте на суслонном агаре, у микобактерий, у серных пурпурных бактерий, хромаций и др.

Часто у бактерий отмечается смешанный тип размножения, т. е. деление сочетается с перешнуровыванием. Сначала появляется небольшое кольцевое углубление — перетяжка, затем образуется поперечная перегородка и клетка делится. Процесс начинается перешнуровыванием, а кончается делением (рис. 12). Подобный тип размножения наблюдается у азотобактера, у разных представителей спороносных бактерий и др.

Иногда от клетки при неблагоприятных условиях отделяются на конце ее маленькие частицы в виде кокков. Они отрываются от материнской клетки и при благоприятных условиях прорастают в новую особь. Такие кокковидные зародыши, образуемые путем отчленения, обнаруживаются у многих видов бактерий и микобактерий: у *Bac. mycoides*, *Bac. megatherium*, *Bac. cereus* и др. (Кудрявцев, 1932; Красильников, 1932 г. и др.). Нередко их можно наблюдать у нитчатых бактерий — *Pontothrix* и др. (Красильников, 1932а, 1954в).

Один и тот же организм может размножаться делением, перешнуровыванием, а изредка и дроблением в зависимости от условий роста культуры.

Почкование у бактерий в нормальных условиях роста не отмечается. Оно обнаруживается в старых культурах или в культурах, подвергшихся воздействию неблагоприятных факторов, и внешне выражается в следующем. На поверхности клетки, в любой ее части, появляется мельчайшее тельце, которое постепенно увеличивается, достигает определенных размеров и приобретает контурность в виде более или менее выраженной мембраны или оболочки. Такое тельце имеет вид почковидной клетки (рис. 13).

Почки, как правило, в условиях висячей капли, где происходит их образование, не развиваются. Только в редких случаях удается проследить их

дальнейшее развитие, причем большая часть таких почек раздувается и через некоторое время лопается. В единичных случаях можно наблюдать прорастание почек в нормальные палочковидные клетки, когда они еще прикреплены к материнской клетке. Такое образование репродуктив-



Рис. 12. Размножение клеток бактерий перешнуровыванием:

Bac. cereus (по Jonson, 1944)

ных форм мы наблюдали у азотобактера, у клубеньковых бактерий, у некоторых спороносных и неспороносных бактерий, уксуснокислых и др. (Красильников, 1954в).

У микобактерий, микокков, актиномицетов и других представителей лучистых грибов почкование как форма размножения наблюдается часто, причем процесс почкования протекает точно так же, как у дрожжевых грибов. Сначала появляется на поверхности оболочки мелкий бугорок, который увеличивается, достигает определенных размеров и либо отваливается от материнской клетки, продолжая нормально расти и развиваться, либо растет без отделения от исходной клетки (рис. 14). У лучистых грибов процесс почкования следует рассматривать как нормальный способ размножения. Образующиеся у них почки имеют вполне нормальную протоплазму, густую, резко преломляющую свет и интенсивно окрашиваю-

щуюся красками. Внутри можно различить мелкое зернышко хроматина (Красильников, 19386).

Репродукция клеток бактерий может происходить при помощи образования особых зародышей, так называемых регенеративных телец, внутри клеток. Эти тельца формируются обычно при дегенеративном перерождении клеток, в старых культурах или при неблагоприятных условиях роста культур. Клетки деформируются, плазма заметно изменяется, в ней появляются зерна хроматина и других структурных образований. В такой перерожденной протоплазме отдельные частицы или зернышки хроматина



Рис. 13. Образование почковидных телец у бактерий.

- а) *Azotobacter chroococcum* (Красильников, 1931); б) *Bac. megatherium* (по Кудрявцеву, 1932);
в) *Bact. vulgaris* (по Пешкову, 1955); г) *Bac. mesentericus* (по Robinow из Дюбо, 1948);
д) *Bact. proteus* (по Stempen a. Hutchinson, 1951)

становятся центрами формирования мельчайших зародышей. Вокруг зернышка хроматина образуется зона концентрации плазмы, и на поверхности этой зоны — тонкая, едва видимая мембрана. Получается мельчайшая клетка-зародыш, как правило, мало заметная в протоплазме. Светопреломление этого зародыша почти не отличается от преломления плазмы клетки. Размеры всего зародыша не превышают 0,5 μ , чаще 0,1 — 0,2 μ в диаметре (рис. 15). Когда клетки автолизуются, оболочка их разрушается, зародыши освобождаются и при благоприятных условиях могут прорасти и дать нормальное поколение (Красильников, 1954в).

Такие регенеративные тельца не имеют ничего общего с эндогенными спорами у спороносных бактерий. Они ближе стоят к регенеративным формам, образуемым при описанном выше почковании. Характерной их особенностью является низкая жизнеспособность. В лабораторных условиях, как правило, они не прорастают или прорастают крайне редко и притом дают всего несколько поколений.

Образование почек, регенеративных телец внутри клеток, затем дробление клеток на мельчайшие зародышевые элементы, отчленение на конце клеточных мелких частиц — все эти способы репродукции происходят при особых патологических состояниях организмов в условиях неблагоприятного роста. По-видимому, эти формы репродукции являются биологическим приспособлением вида. Не исключается вероятность, что у многих



Рис. 14. Почкование у лучистых грибов.

А — *Asci. candida*: а — нити мицелия с короткими палочковидными ветками, в — прорастание палочковидных выростов.
 Б — *Proact. ruber*: а — цепочки палочковидных клеток, в₁ — клетки с почками, с — процесс образования почки. В — *Mucos. nigrit*, Г — *Mucos. ruber*:
 а — образование на поверхности почки и ее дальнейшее развитие б, в, д и е, а₁ — е₁, то же самое. Стрелки показывают последовательность развития.

видов бактерий они наиболее обычны в естественных условиях обитания.

В почве клетки бактерий и актиномицетов находятся в иных клеточных формах и состояниях, а следовательно, и способы репродукции могут быть резко отличными от тех, что наблюдаются нами на искусственных лабораторных средах.

В условиях нормального роста и развития микробов отмечается определенная и довольно постоянная зависимость между ростом клеток и их делением. Размножение клеток наступает, когда они достигают известных размеров. Рост и размножение клеток происходит в определенном темпе, различном у разных видов.

Если по тем или другим причинам подавляется рост или деление, то наблюдаются различного рода нарушения формообразования. Под влиянием внешних воздействий у микробов может подавляться или прекращаться процесс деления, в то время как функция роста сохраняется или подавляется слабее. Может быть и наоборот — рост приостанавливается, а процесс размножения протекает нормально или лишь замедленно.

В первом случае, когда подавлена функция размножения, клетки увеличиваются, достигают гигантских размеров, деформируются и превращаются в так называемые инволюционные формы (см. далее). Такие формы образуются в старых культурах под влиянием продуктов собственного метаболизма. Их можно получить путем воздействия пенициллина, хлористого лития и других веществ.

В тех случаях, когда функция роста замедлена или подавлена, а процесс размножения продолжается, получаются измельченные клетки. С каждым новым делением получаются клетки все меньшей и меньшей величины, вплоть до ультрамикроскопических (рис. 16). Такое измельчание клеток наблюдается у многих бактерий, микобактерий и актиномицетов.

Как при сильном увеличении, так и при сильном измельчании на определенном этапе этого процесса жизнеспособность образующихся форм сильно падает или вовсе прекращается. На питательных лабораторных средах сильно уменьшившиеся клетки перестают прорастать. Особенно понижена жизнеспособность ультрамикроскопических элементов, проходящих через мелкопористые фильтры.

При изучении процесса деления бактерий возникает биологически важный вопрос: равноценны ли образующиеся дочерние клетки? Обычно принято считать, что бактериальные клетки при размножении делятся на две совершенно равные части; исходная особь превращается в итоге деления в две одинаковые клетки «сестры». Это дает основание некоторым исследователям отрицать вообще развитие бактериальных клеток. Послед-

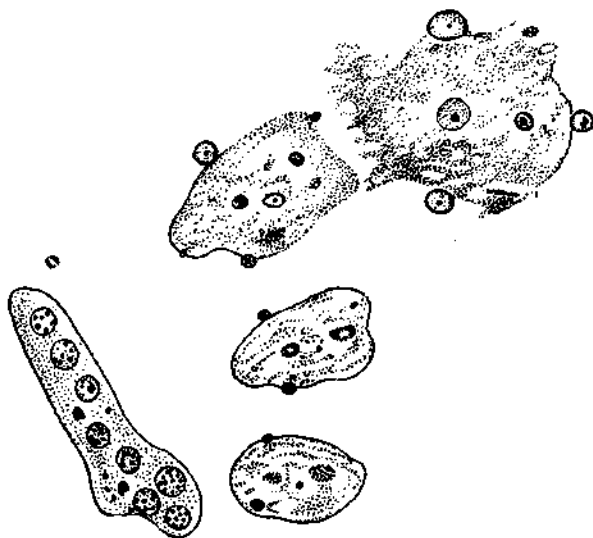


Рис. 15. Образование регенеративных телец внутри раздутых отмирающих клеток азотобактера

ние только растут, увеличиваются в длину, но не развиваются, качественно не изменяются. Только что образовавшиеся дочерние особи по своим свойствам, согласно этим представлениям, не отличаются от исходной материнской клетки. Они только короче ее. Следовательно, у бактерий нет онтогенетического развития особей.

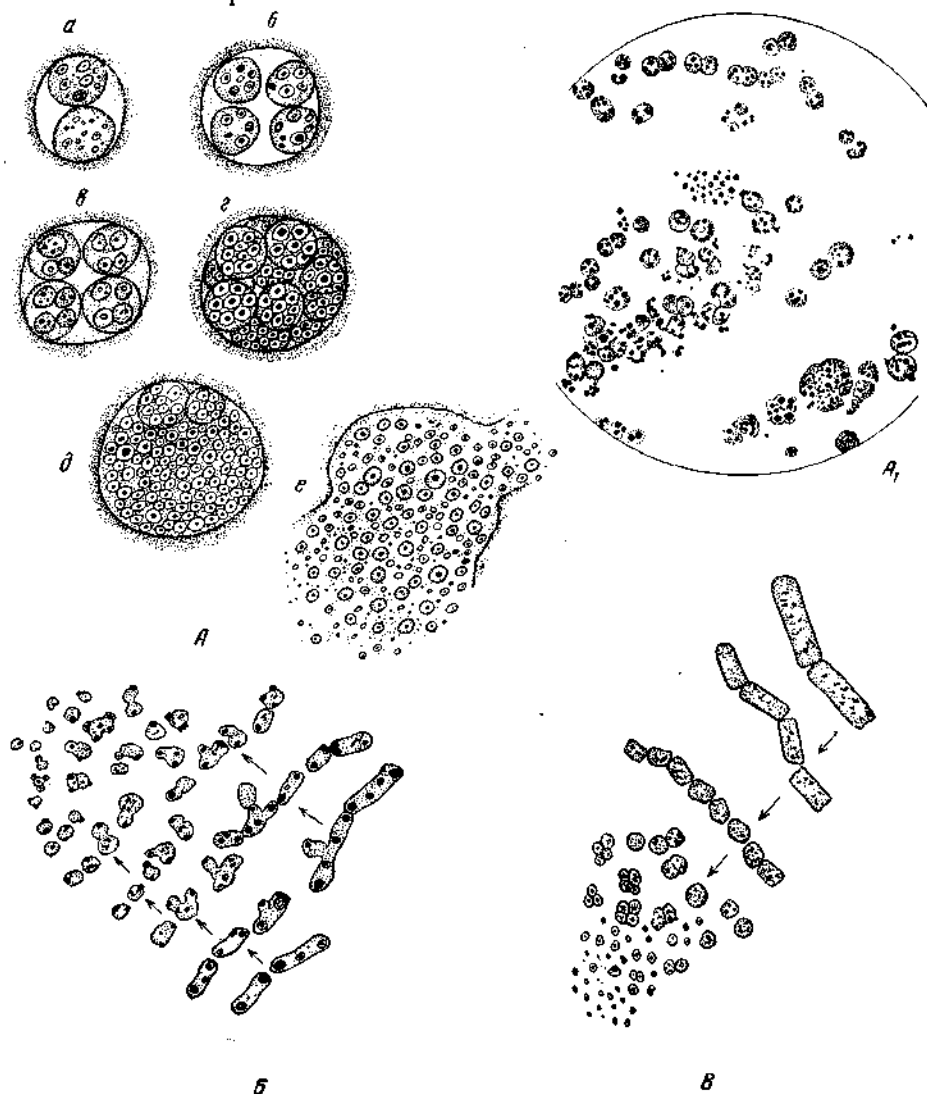


Рис. 16. Измельчание клеток бактерий в процессе последовательного деления при ослабленном росте:

А) *Azotobacter chroococcum*; внутри капсулы последовательное деление клеток ведет к образованию мелких элементов, похожих на канноциты у водорослей (а — е); А₁) то же самое — микрофотография; Б) *Bac. mycoides*; В) *Mycob. rubrum*; стрелкой показаны последовательные превращения клеток

Если это так, то после каждого деления клетки образовавшиеся дочерние особи остаются в своей сущности теми же, что и исходная клетка до своего деления. Иными словами, бактериальные клетки неизменны.

Такое представление ошибочно. Оно создается под влиянием наблюдений, которые получают способами преимущественно морфологического порядка. Современные, более совершенные методы исследования показывают, что в клетках совершаются процессы новообразования и что прото-

пласт клетки не равномерен в своих частях. Образующиеся дочерние клетки не одинаковы по своим физиологическим и биохимическим свойствам.

Ранее предполагалось, что жизнеспособность клеток-«сестер» одинакова, теперь точно установлено, что это наблюдается далеко не всегда. Развивающиеся культуры бактерий даже в наиболее активной фазе роста (фаза логарифмического роста), при самых благоприятных условиях питания и дыхания всегда имеют значительное количество мертвых клеток. Эти клетки отмирают естественной смертью в результате истощения после

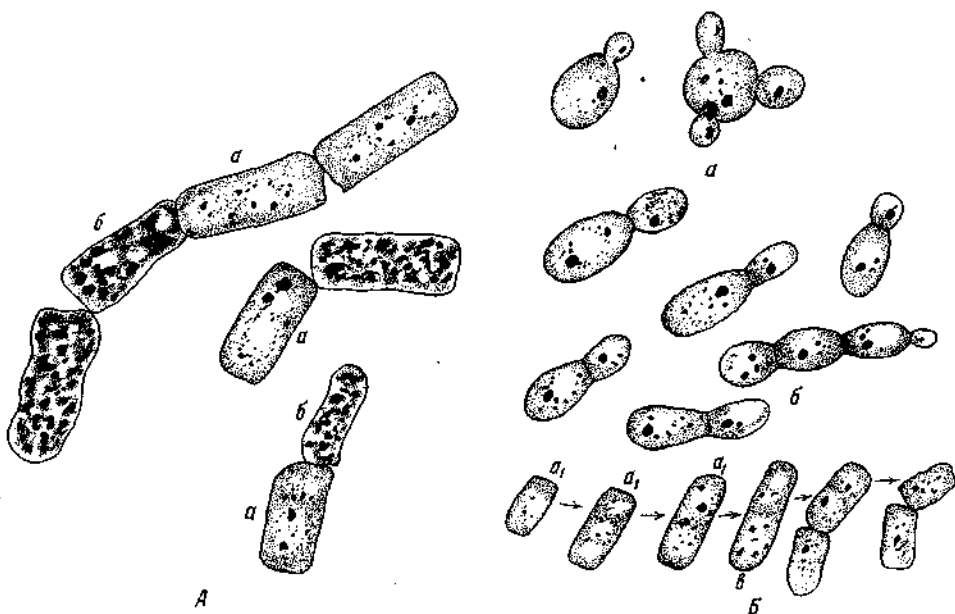


Рис. 17.

А. Старение и отмирание клеток у дрожжей *Schizosaccharomyces octosporus*:

а — молодые жизнеспособные клетки; б) — отмирающие и отмершие материнские старые клетки.

Б. Увеличение клеток у дрожжей:

а — *Saccharomyces cerevisiae*; разрастание и размножение клеток по всем направлениям; б — *Saccharomyces ludwigii*; разрастание клеток в одном направлении по длине оси; клетки размножаются почкующимся делением; образовавшиеся почки отщепляются поперечной перегородкой; в — *Schizosaccharomyces octosporus*; рост клеток полярный с одного конца (а); размножение делением

последовательного ряда размножений (Малек, 1954; 1955; Стрешинский, 1955, 1956).

Старение и отмирание клеток мы наблюдали у дрожжевых организмов, почкующихся — *Saccharomyces cerevisiae* и делящихся *Schizosaccharomyces octosporus*. У материнской особи при старении замедляется процесс образования почек, плазма становится более зернистой, в ней появляются жировые включения. Вскоре такая клетка вовсе перестает почковаться и погибает. Если вначале материнская клетка была подобна дочерним, то теперь она становится резко отличной не только физиологически, но и цитохимически. Впрочем, последнее не всегда хорошо выявляется. Иногда отмирающая материнская клетка внешне не отличима от молодых дочерних особей. Только прекращение роста и размножения указывает на ее гибель.

Подобное старение клеток отмечается у делящихся дрожжей *Schizosaccharomyces octosporus*. Этот организм размножается так же, как и бактерии. Клетки его, достигнув определенной длины, образуют поперечную

перегородку и расчлениаются пополам. Дочерние особи оказываются внешне одинаковыми; так же, как и у бактерий, нельзя уловить какой-либо разницы между клетками-«сестрами», когда культура еще молода. Однако после длительного ряда делений одна из клеток-«сестер» становится слабее, отстаёт в росте, деление ее замедляется или совсем прекращается. Вскоре и протопласт ее заметно изменяется, плазма становится грубозернистой с жировым перерождением, проницаемость оболочки для красок сильно увеличивается. Часто можно видеть, как после очередного деления

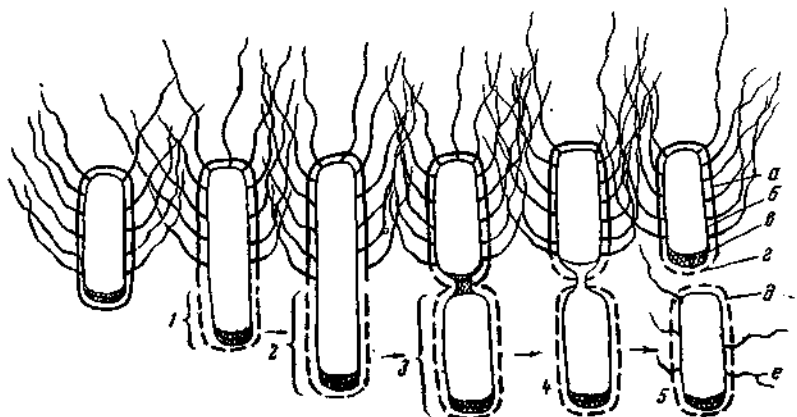


Рис. 18. Увеличение клеток у бактерий (схема по Bisset, 1950):

1—5 нарастание клетки полярное «в точке роста»: а — наружная оболочка материнской клетки; б — цитолемма; в — «точка роста»; г — наружная оболочка в «точке роста»; д — оболочка дочерней клетки; е — зарождающиеся жгутики

одна из клеток тут же отмирает, а другая продолжает развиваться и нормально размножаться. Из двух клеток-«сестер», еще не разъединившихся, нередко одна мертвая, другая живая. Это хорошо видно при цитохимическом анализе (рис. 17 А).

У почкующихся дрожжей — *Saccharomyces* образование дочерних клеток происходит в разных местах, по всей периферии клетки. Нарастание протопласта у них, по-видимому, равномерное. Почки в ранней стадии роста резко выделяются формой и размерами, а равно и состоянием плазмы. Когда они достигают зрелости, то становятся мало отличимыми от материнской клетки, еще не состарившейся.

У некоторых дрожжей (*Saccharomycodes*) нарастание протопласта происходит в одном направлении, по длинной оси клетки. Клетки этих организмов размножаются почкующимся делением следующим образом. На конце клетки выпячивается почка, которая растет, достигает определенной величины, после чего на месте перетяжки образуется поперечная перегородка и наступает отчленение ее от материнской клетки (рис. 17 Б).

Такой тип размножения является промежуточным между почкованием и типичным делением. При делении дрожжевых организмов (*Schizosaccharomyces*) нарастание протопласта идет на одном конце, в точке роста. Перетяжки в этом случае не образуются. Клетки делятся при помощи поперечной перегородки на две равные части.

У бактерий нарастание протопласта происходит так же, как у шизосахаромицетов, с одного конца клетки. Содержимое их дифференцируется по мере роста, а вместе с этим образуются при делении разные клетки. Одна из них имеет более старый тип строения и менее жизнеспособна, чем другая. Часто одна клетка прекращает рост и размножение, а другая ин-

тенсивно делится. Две клетки, образовавшиеся после деления, являются по сути не «сестрами»: одна из них материнская, другая дочерняя. Биссет (Bisset, 1950, 1951) показал, что молодая, нарастающая часть клетки бактерии не имеет жгутиков. Последние образуются позже, когда появляется поперечная перегородка и обособляется дочерняя клетка (рис. 18).

Как видно из сказанного, протоплазма клетки бактерий в процессе своего роста разнокачественна, в клетке имеется более старая и более молодая часть. Последняя уходит в основном на образование дочерних

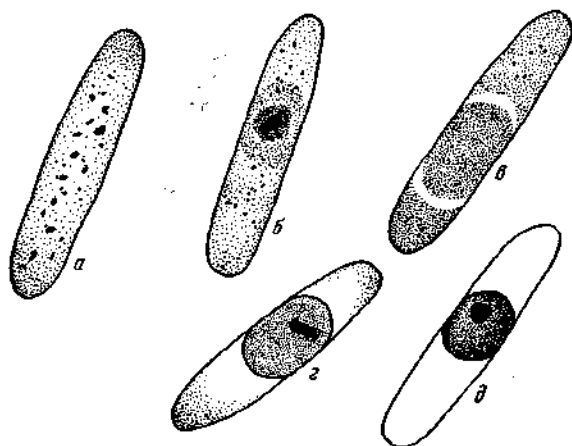


Рис. 19. Образование спор у бактерий *Bacillus* sp.:

а — вегетативная зрелая клетка с хроматиновыми и метакро-
матинными зернами внутри; б — хроматин собран в отдельное
тельце — нуклеоид, вокруг него концентрируется плазма; в —
образование проспоры, нуклеоид не обнаруживается; г — созре-
вание проспоры, плазма уплотняется, появляется хроматин в ви-
де нуклеоида; д — зрелая спора, хроматин в виде нуклеоида, обо-
лочка хорошо видна

клеток. Малек (1955) показал, что образование дочерней клетки происхо-
дит в материнской. Перед тем как приступить к делению, клетка не только
наращивает массу живого вещества и увеличивается в длину, но и претер-
певает качественные изменения. В ней протекает определенный цикл раз-
вития, происходит образование качественно иной части протоплазмы, не-
обходимой для рождения дочерней клетки. Следовательно, бактериальные
клетки имеют свое онтогенетическое развитие.

Спорообразование

Многие микроорганизмы на определенном этапе развития приступают
к образованию спор. Процесс этот у разных групп микробов протекает
различно. Споры могут формироваться экзогенно, как например, у актино-
мицетов, и эндогенно — у бактерий (спороносных). Способ формирования
и свойства спор у разных представителей различны.

У спороносных бактерий эндогенные споры образуются следующим
способом. Внутри зрелых клеток, как отмечалось выше, сначала выделяет-
ся в виде обособленного тела хроматиновое вещество. Это тело рассмат-
ривается как зачаток споры. Вокруг него протоплазма концентрируется
в крупное округлое образование — проспору. Проспора вскоре уплот-
няется, уменьшается в объеме, становится более контурированной, на по-

верхности ее появляется тонкая мембрана — интима, а поверх последней наружная, более толстая оболочка — энзима. Проспора, таким образом, созревает и превращается в спору.

Хроматиновое тельце при формировании споры исчезает, в проспоре не обнаруживается, а в зрелой споре снова появляется в виде вполне оформленного ядерноподобного образования (рис. 19).

При спорообразовании плазма меняет свои тинкториальные свойства. Концентрированная вокруг хроматинового тельца плазма окрашивается более интенсивно, чем нормальная протоплазма, наиболее густо окрашивается проспора. Последняя хорошо выделяется и без окраски вследствие большой светопреломляемости: под микроскопом содержимое проспоры кажется блестящим. Зрелые споры теряют способность воспринимать краски. Только после обработки слабым раствором соляной кислоты, нагретой до 60°, плазма спор начинает воспринимать краски. Окрашенные споры обесцвечиваются кислотой медленней, чем вегетативные клетки. На этом основан метод дифференциации и распознавания спор. Неспособность зрелой споры окрашиваться обычными методами приписывается относительной непроницаемости оболочки. Однако анализы показывают, что изолированные оболочки окрашиваются хорошо, но протоплазма споры сама не воспринимает краски. Следовательно, плазма клетки претерпевает коренные изменения в процессе формирования спор. Плазма зрелых спор имеет иные физико-химические свойства по сравнению с плазмой вегетативных клеток, хотя зольный состав их одинаков.

В зрелых спорах не обнаруживаются свободные энзимы. Предполагают, что они находятся в связанном состоянии, причем в таком, при котором активные группы их не разрушаются при нагревании.

Споры, как известно, обладают большой устойчивостью к нагреванию. Механизм и причины, обуславливающие термостабильность спор, не выяснены. Некоторые авторы приписывают это пониженному содержанию воды в плазме, что однако опровергается исследованиями: найдено, что количество воды в плазме спор и вегетативных клеток одно и то же.

В последнее время устойчивость спор связывают с повышенной концентрацией кальция. Пытались объяснить теплоустойчивость спор содержанием в них липондов и другими факторами. Но ни одна гипотеза не подтверждается экспериментами.

Образование спор у бактерий происходит при весьма разнообразных условиях. Оно наблюдается как на голодных, так и на обогащенных питательных средах. Причем на первых споры образуются раньше.

Причины, обуславливающие спорообразование, неясны. Объяснять спорообразование недостатком пищи нет основания. На обильной пище общее количество спор в культуре всегда больше, чем на голодных средах. Ни аэрация, ни температура, ни другие факторы сами по себе не являются непосредственной причиной образования спор, а лишь создают условия, влияющие на данный процесс.

Процесс спорообразования у бактерий подчинен тем же закономерностям, которые отмечаются и для спорообразования или плодоношения у других групп микроорганизмов — актиномицетов, грибов, дрожжей и др. Условия образования спор у бактерий, актиномицетов или дрожжей одни и те же. В том и другом случаях процесс образования спор ускоряется при недостатке питания.

Устойчивость спор к неблагоприятным условиям существования рассматривается как биологическое приспособление бактерий, как способ сохранения вида.

Мы полагаем, что биологическая сущность спорообразования состоит не только в сохранении вида или, быть может, вовсе не в этом, а в другом каком-либо биологически существенном назначении. Спорообразова-

ние далеко не всегда отвечает требованию сохранения вида. Оно у большинства почвенных бактерий, как правило, не наступает при многих неблагоприятных условиях. По нашим наблюдениям, у бактерий умеренной зоны его не бывает при повышенной температуре (36—38°), а равно и при низкой температуре (3—5°). Мы не могли получить спор на питательных средах в присутствии многих антибиотиков и некоторых химикатов.

Спорообразование не наступает и во многих природных условиях. При микроскопическом анализе почв очень редко встречаются клетки со спорами. Если внести в почву культуры спороносных бактерий в молодом возрасте, когда клетки еще не сформировали спор, то последние не образуются. Мы не могли получить споры в почве (подзолистой) у *Bac. typhoides*, *Bac. mesentericus* и *Bac. megatherium*.

В условиях Крайнего Севера, на островах Северного Ледовитого океана (о-ва Франца Иосифа, Северная Земля и др.) спороносные бактерии даже утрачивают способность спорообразования. В наших исследованиях и исследованиях Сушкиной и Рыжковой (1955) большинство этих бактерий спор не образует ни в питательных искусственных средах, ни в самой почве. Мы перепробовали много сред, выращивали культуры при разных условиях; большинство их не образовывало споры. Только немногие из них при особых условиях роста, при повышенной температуре (36—38°) приступали к спорообразованию, притом неохотно. У некоторых организмов процесс не доходит до конца, формируются только протопоры, т. е. не дозревшие споры, без оболочек.

Споры, как показывают повседневные наблюдения, не особенно устойчивы и к внешним неблагоприятным факторам. Они погибают часто с такой же скоростью, как и вегетативные клетки. Например, при воздействии антибиотиками мы наблюдали их гибель одновременно с вегетативными клетками, так же быстро они погибают под воздействием некоторых химических антисептиков. Да и к высокой температуре они далеко не все стабильны. Имеются виды, у которых споры погибают наравне с вегетативными клетками при температуре 80—100°. Нередко встречаются неспороносные бактерии, которые не менее и даже более устойчивы к неблагоприятным факторам, чем спороносные виды бактерий.

Мы допускаем, что спорообразование у бактерий является биологической формой обновления организма, способом повышения жизнеспособности клеток, а следовательно, и всего вида. Споры можно рассматривать как зиготную клетку, образовавшуюся после слияния различных частей протопласта, как это имеет место при автогамной копуляции.

Клетки бактерий, достигшие определенного возраста, после ряда последовательных делений приступают к спороношению, которое сопровождается сложной картиной микроскопических превращений в протопласте, ведущих к слиянию отдельных хроматиновых и других частей в одно компактное тело — центр формирования споры (см. половой процесс).

Некоторые авторы (Сорокин, 1890; Gibson, 1935; Starkey, 1938; Рубенчик, 1953) отмечают, что описанное образование эндогенных спор свойственно не только спороносным бактериям, но также спирохам и вибрионам. По их наблюдениям, внутри клеток спирохллы образуется крупное овальное тело, по внешнему виду напоминающее споры у спороносных бактерий. На их формирование уходит весь протопласт или значительная часть его. Иногда в клетке формируются одновременно два-три таких спорообразных тела. Мы (Красильников, 1949в) наблюдали образование подобных тел у *Spirillum volutans* и других бактерий, помещая их в искусственную синтетическую среду или в каплю той воды, откуда они были получены. То же самое можно наблюдать и в висячей капле тех же сред. Движение спирохллы по прошествии некоторого времени замедляется, протопласт начинает фрагментироваться на отдельные участки, которые округ-

ляются и приобретают размеры и формы крупных спор. Число таких спорообразных тел различно — от одного до четырех и более (рис. 20).

По нашим наблюдениям, эти образования не похожи на истинные споры у спороносных бактерий. Они представляют собой фрагменты протопласта, разделенного на участки вследствие тех или иных причин. Образование их скорее напоминает фрагментацию нитей мицелия у актиномицетов, микобактерий, у некоторых нитчатых и других бактерий.

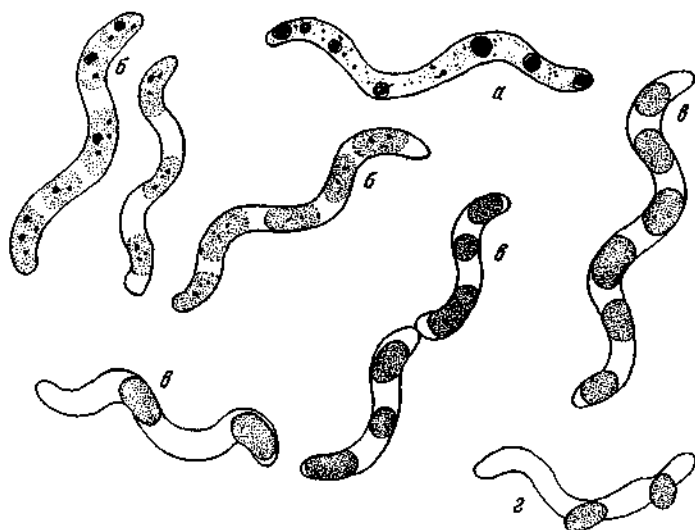


Рис. 20. Образование спорообразных тел (фрагментационные споры) у *Spirillum volutans*

(по Красильникову, 1949)

а, б, в, г — последовательные стадии образования спор

У актиномицетов, как будет показано далее, образование спор происходит двояким способом — эндогенно и экзогенно. Споры или репродуктивные элементы образуются на специальных ветках воздушного мицелия и внутри вегетативных нитей субстратного мицелия. Формируются они сегментацией или фрагментацией.

Фрагментационный способ образования спор наблюдается у некоторых видов микобактерий и молочнокислых бактерий (Красильников, 1938а, 1952 г.). Так же, как и у актиномицетов, протопласт клетки разбивается на отдельные части, которые оформляются в округлые тельца — споры. Число таких спор в клетке различно и неопределенно, от 2 до 6 и более. Здесь нет количественной закономерности, которая так характерна для дрожжей и грибов.

Во всех случаях множественного образования спор у актиномицетов, микобактерий или молочнокислых бактерий отмечается концентрация хроматинного вещества как зачатка или центра формирования их.

О половом процессе у бактерий

Важнейшим проявлением жизни организмов является половой процесс. У высших организмов этот процесс хорошо морфологически выражен и изучен довольно подробно. Хорошо он выражен и изучен также у многих низших представителей — у водорослей, грибов и простейших.

Неопределенным остается вопрос о половом процессе у бактерий и актиномицетов. Имеется ли он у этих организмов? Этот вопрос оживлен

обсуждается в литературе последних лет. Прежние воззрения на бактерии как на примитивные организмы постепенно изменялись под давлением накапливающегося фактического материала. Начались поиски сложных циклов развития у бактерий, в том числе и копуляции. В период увлечения теориями усложненного цикла описывались различные формы полового процесса у разных представителей бактерий. Многие авторы считали, что все бактерии имеют копуляцию, свойственную вообще всем другим высшим и низшим организмам. Причем процесс этот протекает у разных представителей бактерий хотя и примитивно, но в различных внешних проявлениях. Он может протекать, по мнению авторов, в виде автогамии, гологамии или оогамии (см. Красильников, 1932 б, в).

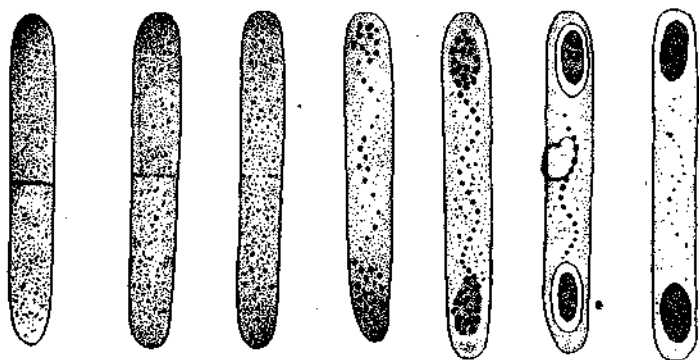


Рис. 21. Явление автогамии у *Bac. bütschlii*

Примитивный тип копуляции у бактерий, заслуживающий к тому же наибольшего доверия, был описан Шаудином (Schaudin, 1902). Этот исследователь наблюдал слияние разделившейся клетки у найденного им довольно крупного бацилла — *Bac. bütschlii*. Микроб этот обитает в кишечнике черного таракана, но, по-видимому, не всегда, так как многие другие исследователи его там не обнаруживали.

По данным Шаудина, копуляция у *Bac. bütschlii* происходит не между отдельными особями, а между частями одной и той же клетки. Весь процесс автор описывает так: если грубозернистую палочку изолировать в капле кишечного сока таракана, то уже после 30 мин., в центре клетки заметно появление более блестящих зернышек, окруженных светлым двориком. Точно так же, как и при делении, зернышки располагаются в ряд и в 20—40 мин. образуют поперечную перегородку, которая как в живых, так и в фиксированных и окрашенных клетках ничем не отличается от перегородки при обычном делении клетки. В этой стадии бацилл пребывает примерно 1—2 часа, потом поперечная перегородка становится бледнее и тоньше, зернышки, расположенные в ряд по линии перегородки, исчезают и клетка бацилла выглядит такой же, как и перед образованием перегородки (рис. 21). Перед растворением перегородки в плазме появляются многочисленные зернышки хроматина, которые вскоре распределяются в одну продольную линию, образуя своеобразную хроматиновую нить. Эта нить при спорообразовании распадается на зерна, большинство которых устремляется к полюсам клетки и там формируется в крупные тельца. Вокруг этих телец концентрируется плазма и формируется проспора, а затем зрелая спора. Здесь разделившаяся было клетка снова соединяется, хроматин двух частей клетки сливается в одно тело, затем делится пополам, после чего наступает разделение протопласта на две части, из которых формируются споры.

Описанный способ автогамной копуляции близко напоминает такой же процесс у некоторых водорослей — у отдельных видов спирогир (*Spyrogyra condensata*, *Sp. spreliana*) и др.

Аналогичная картина наблюдалась нами (1928) у бактерий *Oscillospira*, обитающих в кишечнике морской свинки. Этот организм по своей внутренней структуре и строению особей похож на питчатые сине-зеленые водоросли из рода *Oscillaria*, но в отличие от них не имеет пигмента. Каждая особь представляет собой нить большей или меньшей длины, разделенную поперечными перегородками на отдельные короткие клетки.

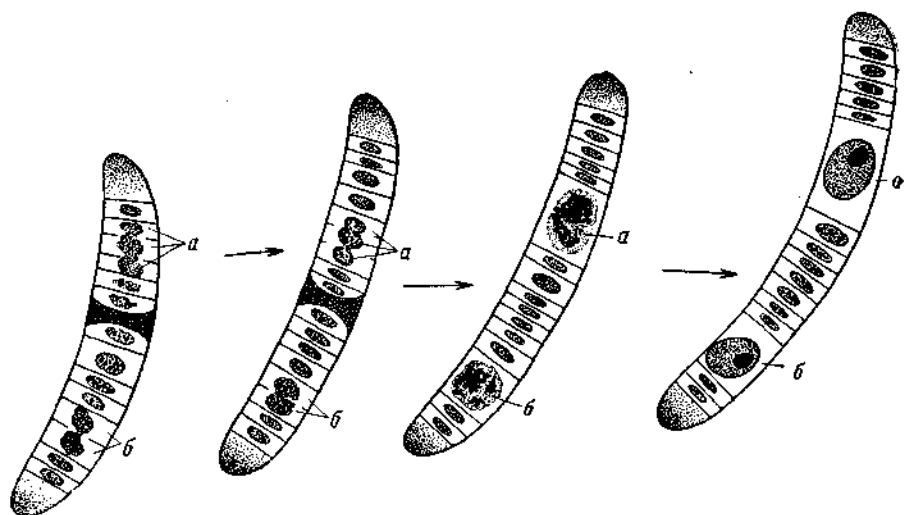


Рис. 22. Копуляция клеток у бактерий *Oscillospira guilliermondii* перед спорообразованием: а — сливаются три соседние клетки; б — слияние двух клеток. Стрелкой показаны последовательные стадии слияния

В ходе своего развития осцилоспира образует споры. Перед споруляцией две, а иногда три соседние клетки одной нити сливаются между собой; перегородки, разделяющие эти клетки, растворяются и исчезают, протопласты клеток сливаются в одно тело, которое при соответствующей перестройке формируется в спору. При слиянии протопластов происходит соединение центральных тел и расположенных в них хроматиновых зерен в одно крупное тельце (рис. 22).

Слияние частей разделившегося протопласта мы наблюдали у дрожжей — *Saccharomyces paradoxus*. Как известно, у этого организма перед спорообразованием протопласт клетки делится на 3—4 части. Происходит деление сначала ядра, затем плазмы. Из каждой образовавшейся части протопласта формируется спора. Созревшие споры, освобождаясь из материнской клетки, прорастают в вегетативную клетку (Бачинская, 1914).

Нередко споры до прорастания в вегетативные особи соединяются в пары и копулируют между собой. Копуляция спор может происходить внутри сумки. Копулируют при этом часто 2—4 споры. Такого рода копуляция наблюдается у многих дрожжей (см. Красильников, 1935) и рассматривается как обычная форма. Однако у названного дрожжевого организма, кроме этой формы, отмечается копуляция abortивная, не доходящая до конца.

После расчленения протопласта на отдельные участки начинается формирование споры, комочки протоплазмы округляются, уплотняются,

намечаются оболочки. После этого созревание спор прекращается и процесс идет в обратном направлении. Исчезают контуры наметившейся было оболочки, протоплазма становится менее плотной, вакуолизируется. Получаются отдельные неоформленные участки, между которыми часто можно видеть остатки оболочки (рис. 23). Затем наступает слияние участков и ядер. В итоге клетка-сумка приобретает свой первоначальный вид вегетативной клетки, в ней вскоре начинают протекать процессы роста и размножения.

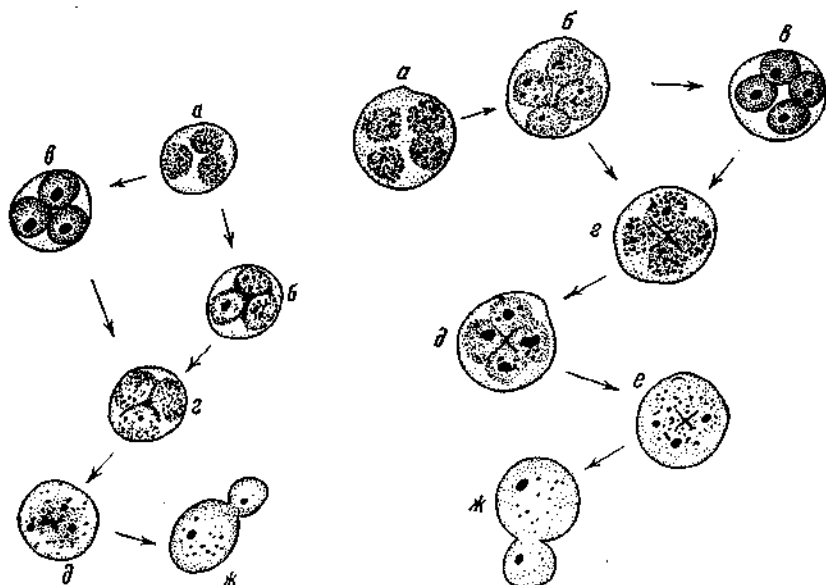


Рис. 23. Автогамная копуляция у дрожжей *Saccharomyces paradoxus* Batschin. Последовательные этапы образования спор:

а — б — протопласт делится на 3—4 части; в — начало образования оболочки вокруг проспор; г — оболочка исчезает; д — содержимое проспор смешивается; е — клетка-сумка превращается снова в вегетативную клетку; ж — приступает к почкованию

Такой процесс в свое время рассматривался нами как обратное развитие организма (Надсон и Красильников, 1926). Позже мы пришли к другому заключению, относя это явление к автогамной копуляции, несколько сходной с той, какая протекает у *Vac. bütschlii* или у протозойных организмов.

Процесс автогамии, по-видимому, может происходить между различными частями клетки, которая не подвергалась предварительному делению. Такое проявление крайней автогамии отмечается многими авторами. Выше уже приводились данные наблюдений о соединении хроматиновых зерен в одно тельце перед спорообразованием, иногда и перед делением. Такое слияние частей клетки мы наблюдали у некоторых крупных бактерий, выделенных из кишечника морской свинки. Хроматиновые зерна, разбросанные по всему протопласту, соединяются в одно крупное тельце. Через некоторое время тельце либо делится пополам, после чего делится клетка, либо оно становится центром формирования споры. У некоторых микробов слияние хроматина сопровождается образованием длинных нитевидных тяжей, прямых или спирально изогнутых, идущих от одного полюса клетки к другому. Такие образования мы (1928) наблюдали у одного своеобразного микроба — *Metabacterium octosporus*. Этот микроб обитает в кишечнике морской свинки; он очень крупных размеров,

10—20 × 3—5 μ, неподвижен, образует от одной до восьми спор. Размножаются клетки делением. Протоплазма у молодых клеток однородная, густая, окрашивается в темный цвет основными красками. По мере роста в плазме появляются зерна хроматина и метакроматина.

Перед спорообразованием хроматин собирается в спирально изогнутую нить, которая распределяется продольно в центральной части клетки. Эта нить затем разделяется на части, чаще на четыре — восемь, иногда на две-три. Каждая часть становится центром организации и формирования спор.

Копуляцию по типу гологамии описывали многие авторы у разных представителей бактерий. Сущность этого способа копуляции состоит в

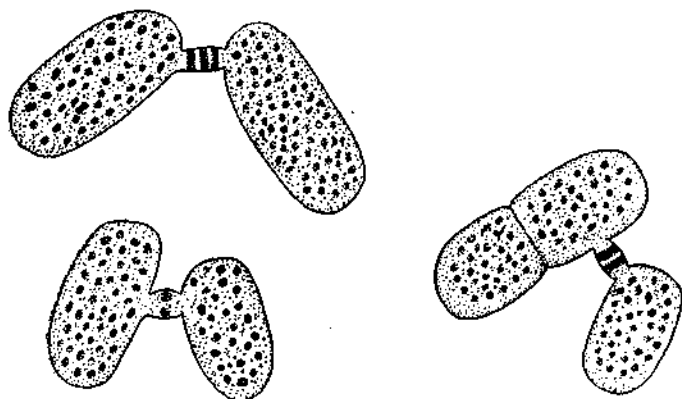


Рис. 24. Соединение клеток при помощи «канальцев» у *Chromatium okenii*
(по Potthoff, 1924)

том, что две изолированные клетки после последовательного ряда делений соединяются тем или иным способом и обмениваются содержимым или сливаются в одну особь. Слияние протопластов происходит при помощи копуляционных каналов и мостиков. Образование мостиков между двумя клетками отмечали многие исследователи. Риндфлейш (Rindfleisch, 1872) описал подобное соединение у бактерий и считал это процессом копуляции. Клебс (Klebs, 1896) и Альбрехт (Albrecht, 1881) наблюдали слияние клеток при помощи каналов у спирохет, Фурман (Fuhrman, 1906) — у шаровидных бактерий. Форстер (Forster, 1892) — у пурпурных бактерий и т. д.

Наиболее популярными являются наблюдения Поттгоффа (Potthoff, 1924). Он описал образование мостиков у пурпурных серных бактерий — *Chromatium okenii*, *Ch. weissii*, *Ch. violaceus* и у спирилл — *Spirill. photometricum*. По его наблюдениям, две, а иногда три и более клеток последовательно связаны между собой канальцами, которые в его представлении являются копуляционными. Поттгофф наблюдал даже и слияние хроматиновых зерен (рис. 24).

Лёнис (Löhnis, 1921) описал такой же процесс соединения клеток у азотобактера и некоторых других бактерий. По его наблюдениям, клетки соединяются мостиками, через которые происходит слияние протопластов. Подобного типа копуляция описана Лиске (Lieske, 1926) у бактерий кишечной группы, выделенных им из табачного экстракта. Кеннингем (Cunningham, 1931) обнаружил соединение клеток при помощи канала у 20 штаммов *Bac. saccharobutiricus*.

Меллон (Mellon, 1925) описал шаровидные элементы в культуре *Bact. coli*, которые по его мнению представляют собой зигоспоры, образовавшиеся из двух палочковидных клеток при слиянии. Стоугтон (Stoughton,

1932) отмечает подобные образования у *Bact. malvacearum*. Часть шаровидных телец он рассматривает как зиготы, а часть как отпочкованные зародыши.

Смит (Smith, 1944) описал слияние клеток у *Pseudobacter funduliformis*. Линдегрен и Меллон (Lindegren, Mellon, 1932) — у туберкулезной палочки (*Mycob. tuberculosis*, тип *avium*). Клинебергер-Нобель (Klieneberger-Nobel, 1949) наблюдала слияние ядерных телец у бактерий перед образованием *L*-форм. По ее наблюдениям, палочковидные клетки расчлениаются на мелкие участки, несущие каждый по одному тельцу хроматина. Эти мелкие членики затем соединяются. В результате образуются необычные, так называемые *L*-формы.

Стемпен и Хютчинсон (Stempen a. Hutchinson, 1951) наблюдали развитие клеток у *Bact. proteus* (OX-19) при помощи микрофото съемки. Они отмечают образование шаровидных, сильно раздутых клеток. Эти шары соединены с одной — тремя палочковидными клетками. По мере роста шаровидной клетки палочки укорачиваются, бледнеют и совсем исчезают, содержимое их как бы уходит в шаровидные элементы. На основании этого авторы приходят к заключению, что эти шары представляют собой зиготные клетки, которые затем либо разрушаются с образованием мелкозернистых элементов, либо путем последовательных делений превращаются в палочковидные элементы. Зернышки при благоприятных условиях могут превращаться в регенеративные элементы и развиваться в вегетативные клетки (Hutchinson a. Stempen, 1954).

Аналогичные формирования Динес (Dienes, 1939, 1943) наблюдал у *Bact. proteus*, *Bact. moniliformans* и у *Pseudobacterium* (*Bacteriides*) (по Дюбо, 1948).

Просматривая микрофотографии, полученные Стемпеном и Хютчинсоном, мы не можем согласиться с их интерпретацией. По нашему мнению, наблюдаемые ими шаровидные клетки являются не зиготами, а инволюционными клетками. Описанные ими формы наблюдались нами у азотобактера, у микобактерий и других микроорганизмов. Нередко они соединены с палочковидными элементами.

Не убедительны и другие приведенные данные о слиянии клеток. Большинство из них представляют собой результат умозаключений, основанных на изучении фиксированных и окрашенных препаратов. Прямых наблюдений под микроскопом за развитием и слиянием клеток никто из них не производил.

При изучении большого числа бактерий мы не могли установить каких-либо внешних признаков слияния клеток, которое напоминало бы половой процесс. У некоторых видов наблюдаются своеобразные мостики между клетками. Однако подробное изучение таких образований показало, что они представляют собой результат незаконченного перешнуровывания клеток. Выше отмечалось, что при размножении клеток азотобактера путем перешнуровывания, часто образуются длинные перетяжки, напоминающие собой копуляционные каналы (рис. 25). Перетяжки эти иногда перемещаются на боковую поверхность клеток, а посередине имеют даже небольшое вздутие с мелким зернышком внутри, что еще более напоминает половой процесс. Мы не могли заметить каких-либо признаков слияния элементов неразделившихся клеток.

То же самое можно сказать и относительно соединений клеток у хроматий, описанных Поттгоффом (Potthoff, 1924). Мы имели возможность подробно проследить образование мостиков у *Chromatium okenii* и *Chrom. warmingii*, в висячей капле жидкого субстрата. Так же, как у азотобактера, клетки данных бактерий при определенных условиях размножаются перешнуровыванием с образованием длинных канальцев (рис. 25 Б). Нередко канальцы также смещены на боковую поверхность. Это смеще-

ние, как указано ранее, происходит вследствие того, что нарастание клетки происходит на конце, в точке роста, которая и оттесняет место прикрепления канальца в сторону (Красильников, 1932б. в).

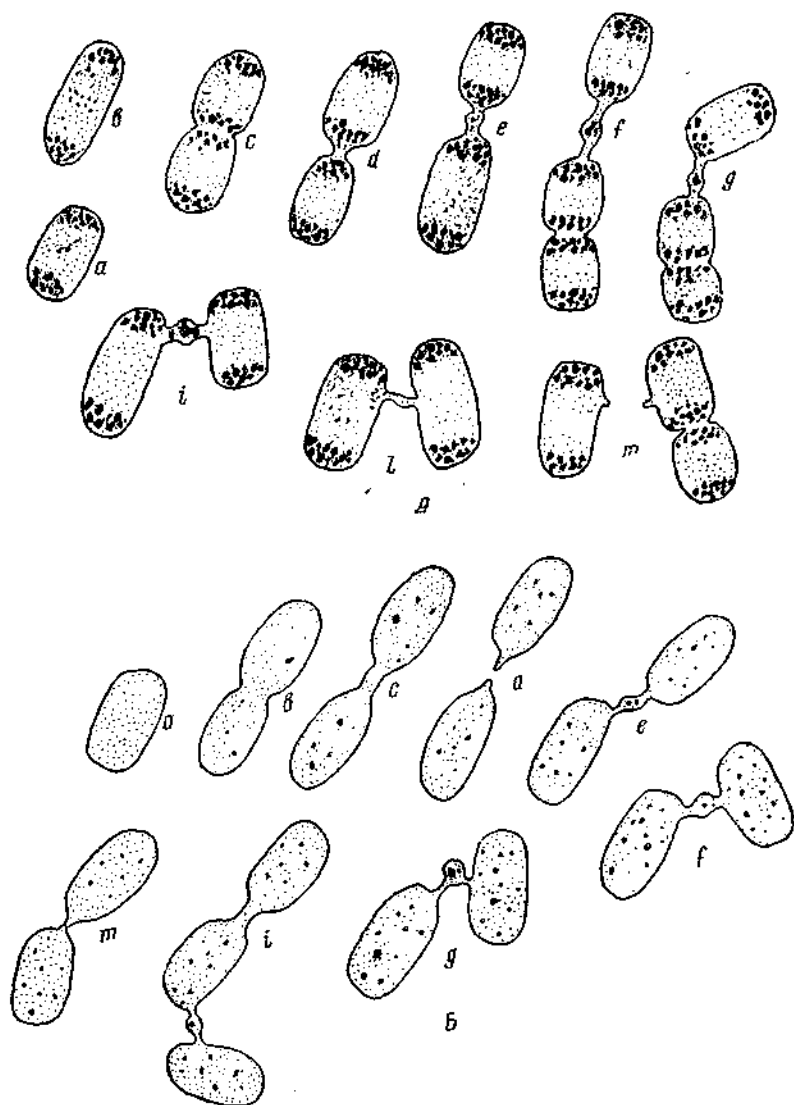


Рис. 25. Соединение клеток перетяжками (незаконченное деление):

А) *Chromatium warmingii* } a, b, c, d, e, f, g, i, l, m —
 Б) *Azotobacter chroococcum* } — последовательные стадии деления клеток

Лёнис и некоторые другие исследователи принимают за половой процесс внеклеточное слияние протопластов двух и более клеток, после того как оболочки их разрушатся. Такое слияние содержимого разрушенных клеток Лёнис назвал «симплазмой». Оно наблюдается при старении клеток и при неблагоприятных условиях их роста. Клетки, чаще всего сильно раздутые, разрушаются, оболочка их разрывается или лизируется, содержимое вытекает наружу и сливается с содержимым других клеток. Получается протоплазматическая внеклеточная масса или «симплазма». В ней,

по мнению Лёйбиса, происходят процессы, характерные для копуляции. В симплазме спустя некоторое время формируются новые особи зиготного характера.

По нашим наблюдениям, описанная «симплазма» действительно иногда содержит в себе зародыши, или регенеративные тельца. Однако образуются они обычно в клетке до ее разрушения и не являются продуктом слияния двух и более протопластов. «Симплазма» представляет собой посмертное образование клеток, смесь протоплазмы уже мертвых или отмирающих клеток. Возможно, что в отдельных случаях в такой смеси еще не погибших протопластов формируются регенеративные единицы (Красильников, 1932 г., 1954 б).



Рис. 26. Соединение клеток в звездообразные комплексы

(по Stapp, 1956):

a — *Ps. radiobacter*; б — *Ps. tumefaciens*; в — *Bac. stellatus*

Некоторые исследователи описывают у бактерий соединение клеток, которое внешне напоминает конъюгацию у протозойных организмов. Палочковидные клетки соединяются концами в группки, по несколько в каждой, образуя своеобразные комплексы. Внутри клеток происходит перемещение ядерных включений. Подобное слияние клеток наблюдается у *Pseudomonas radiobacter*, *Ps. tumefaciens*, *Bac. stellatus* и др.

В культурах этих бактерий нередко можно видеть звездообразные комплексы соединенных концами клеток. Причина образования и значение их остаются неясными. Штапп с сотрудниками (Stapp et al., 1931, 1949, 1955) подверг тщательному изучению эти клетки и пришел к заключению, что объединение клеток в звездчатые группки представляет собой половой процесс, при котором происходит соединение и слияние наследственного вещества. Они проследили шаг за шагом под контролем глаза образование этих групп, слияние клеток и их дальнейшую судьбу. Было установлено, что клетки действительно соединяются концами в прочные комплексы. Ядерное вещество, зерна хроматина и нуклеонды направляются к месту соединения, оболочка клеток растворяется, и эти зерна и нуклеонды соединенных клеток сливаются в одно крупное тельце. Последнее остается в одной из клеток, которая начинает развиваться и давать новое поколение. Тельце постепенно разрыхляется, уменьшается в размерах и затем приступает к делению. Вслед за делением нуклеондов начинает делиться и клетка. В описанном процессе соединения могут участвовать две, три, четыре, пять и более клеток (рис. 26).

Подобную картину слияния клеток мы наблюдали у некоторых штаммов клубеньковых бактерий гороха, фасоли, вики и др. При культивиро-

вании этих бактерий на синтетических средах (CPI, Чапека) или на бобовом отваре нередко можно видеть звездчатые группки клеток. Тщательный цитохимический анализ и наблюдения за их развитием в висючей капле установили, что клетки соединяются концами довольно прочно и при надавливании не разрываются. Связь эта не механическая, а органическая, хотя растворения оболочек в местах соединения клеток мы не обнаружили. На конце каждой клетки хорошо видно по одному хроматиновому зерну — нуклеоиду. Эти нуклеониды через некоторое время растворяются или становятся невидимыми для глаза, вслед за этим клетки приступают к росту и размножению. Плазма таких обновленных клеток оптически гомогенна, зернистые включения и нуклеониды появляются позже.

Как правило, клетки в звездчатых комплексах при переносе их в свежий питательный субстрат не развиваются сразу. Проходит длительный период времени пока они начнут расти и размножаться. До этого момента они находятся в состоянии перестройки протопластов. Мы полагаем, что описанная картина соединения клеток в звездчатые комплексы у клубеньковых бактерий связана с каким-то процессом обмена веществ. Клетки взаимно обмениваются продуктами своего метаболизма; одна клетка усваивает какие-то вещества, выделяемые другой клеткой.

В последние годы появились работы, в которых половой процесс у бактерий рассматривается как передача вещества от одной клетки другой при непосредственном контакте их без каких-либо специальных копуляционных образований и без нарушения оболочек. Предполагается, что определенные клеточные вещества — носители наследственных свойств — проникают через оболочки соприкасающихся клеток и таким способом осуществляется процесс оплодотворения. По мнению авторов, в каждой культуре бактерий имеются клетки однополюе и двуполые. У последних оплодотворение происходит путем описанной выше автогамии. Однополюе клетки составляют небольшой процент и образуются при особых случаях нарушения обмена веществ, при воздействии каких-либо внешних факторов — ультрафиолетовых лучей, химических агентов, а также в старых культурах. У них выпадают определенные функции, которые восстанавливаются при контакте с другими клетками, несущими в себе противоположные свойства (Braun, 1953; Lederberg a. Tatum, 1954 и др.).

Такой способ взаимного оплодотворения был описан у отдельных штаммов кишечной палочки, варианта K=12 Татумом и Ледербергом (Tatum, Lederberg, 1947, 1954); Хайесом (Hayes, 1953), Кетчсайдом (Catcheside, 1951) и др. Они отмечают, что если смешать клетки разных штаммов *Bact. coli*, то при последующем рассеивании на агаризованную среду получаются новые штаммы со свойствами родительских клеток (см. раздел изменчивости).

Некоторые исследователи допускают у бактерий половой процесс по типу оогамии. По наблюдениям Феррана (Ferran, 1885), клетки холерного вибриона образуют мужские гаметы — антеридии и женские — архегонии. Архегоний, по его мнению, оплодотворяется антеридием и превращается в зигоспору. Из последней при благоприятных условиях развивается вегетативная клетка.

Эндерлейн (Enderlein, 1925) усложнил до чрезвычайности представление о цикле развития бактерий вообще, в том числе и о половом процессе. Согласно его воззрению клетки на определенной стадии развития образуют особые тельца — гониты или гонидии, подвергающиеся редукционному делению. Гониты развиваются либо в спермиты, либо в оиты. Первые — мелких размеров, палочковидные, прямые или слегка искривленные, весьма подвижные, со жгутиком на одном конце; вторые — более крупные, шаровидной формы, неподвижные. Оит, оплодотворенный спермитом, превра-

щается в михит, дающий начало нормальным вегетативным клеткам. Половые клетки — оит и спермит представляют собой гаплоидные формы, в результате оплодотворения образуется диплоидная форма — михит.

Эндерлейн не имел фактического материала для подтверждения своей гипотезы. Не будучи микробиологом, он механически перенес данные зоологии на мир микробов.

Несмотря на отсутствие объективных доказательств, эта гипотеза имела успех у многих микробиологов. Имелись, да и теперь имеются сторонники, пытающиеся ее обосновать. Ими приводится материал из жизни бактерий, который якобы подтверждает взгляды Эндерлейна (Broadhurst Mariyama Pease, 1931; Almquist, 1925; Mellon, 1925; De Lamater, 1951 и др.).

Альмквист (Almquist, 1925), описывая половой процесс между дифференцированными половыми клетками у бактерий, допускает, что этот процесс может происходить не только между клетками одного вида, но и между клетками разных видов, образуя в потомстве гибриды. Последние получались им при смешивании культур тифозной палочки с дизентерийной. Гибридные культуры отличались от исходных и в то же время имели нечто общее с теми и другими.

Альмквист и другие сторонники взглядов Эндерлейна приводят в доказательство мало убедительный материал. Наблюдаемые ими так называемые антеридии и оогонии или спорогонии ничего общего не имеют с дифференцированными половыми клетками бактерий. В культурах последних, особенно в старых, как известно микробиологам, всегда имеются сильно увеличенные особи и очень измельченные формы, которые при желании можно рассматривать как женские и мужские половые клетки. Однако ни один из авторов не показал истинного значения их в процессе слияния при непосредственном наблюдении в висячей капле, под контролем глаза. Все высказывания основаны на аналогиях с известными фактами полового процесса у других организмов.

У лучистых грибов вопрос о половом процессе остается неосвещенным. Имеются лишь единичные, вскользь высказанные соображения. Например, Кобер (Kober, 1929) высказывал мысль, что у актиномицетов происходит слияние клеток при непосредственном контакте.

По нашим наблюдениям, у актиномицетов происходит слияние клеток двумя способами: а) соединением проростков спор, б) соединением нитей мицелия при помощи анастомозов. Оба способа обнаруживаются при обычных условиях выращивания культур (Красильников, 1938 а).

Слияние спор можно наблюдать непосредственно под контролем глаза в висячей капле у многих видов актиномицетов. Процесс протекает так: при прорастании споры образуются небольшие выросты в виде трубок (проростки), эти трубки соприкасаются концами между собой, в месте соприкосновения растворяются оболочки и между ними возникает отверстие, или канал. Через этот канал содержимое двух проросших спор соединяется и сливается в один протопласт. Соединившиеся проростки дают один общий росток, который вытягивается в длинную нить и затем разрастается в мицелий (рис. 27).

Такое соединение спор мы (1938а) наблюдали у отдельных видов актиномицетов. Позже (1950) этот процесс слияния прорастающих спор отмечался у многих видов лучистых грибов. По своему внешнему проявлению описанное слияние спор совершенно не отличается от подобного слияния у многих дрожжей (Красильников, 1935; Кудрявцев, 1954; Guilliermond, 1920, 1941; Gäumann, 1949).

Так же, как и у дрожжей, при слиянии ростовых трубок происходит слияние хроматина, нуклеоидов или хроматиновых зерен. Если у дрожжей подобный акт рассматривается как половой процесс, то нет основания

отрицать его и у актиномицетов, хотя мы еще недостаточно изучили цитохимические изменения в протопласте конъюгирующих клеток.

Соединение клеток при помощи анастомозов наблюдается у актиномицетов значительно чаще, чем слияние спор. Его можно видеть в любой культуре, на различных питательных средах, жидких и агаризованных. По внешней картине анастомозы у актиномицетов не отличаются от анастомозов у грибов. Так же, как и у последних, между нитями мицелия актиномицетов образуется гифа — мостик в виде канала, соединяющего

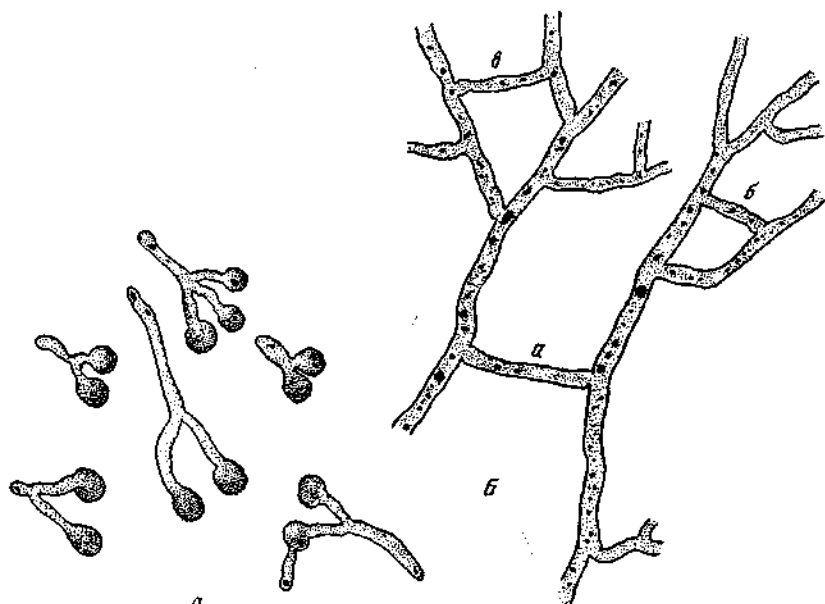


Рис. 27. Слияние клеток у актиномицетов:

А — соединение прорастающих спор у *Act. chromogenes*. Б — соединение нитей мицелия при помощи анастомозов: а — соединение нитей генетически отдаленных друг от друга; б) — соединение генетически близких веток дочерней и материнской гиф; в — соединение генетически близких веток-сестер

две более или менее отдаленные нити. Этот канал может быть довольно длинным, когда он соединяет две далеко отстоящие нити. Канал может быть между рядом расположенными ветками, родственно близкими, сидящими на одной гифе, и между отдаленными ветками, расположенными на разных гифах одного и того же мицелия (рис. 27 Б).

Анастомозы не имеют перегородок и поэтому действительно представляют каналы, через которые нити соединяются своими протопластами. Это можно видеть непосредственно под микроскопом в препарате живой культуры. Отдельные зернышки, находясь в непрерывном броуновском движении, переходят из нити в канал, а из канала такие же зернистые включения переходят в другую анастомозирующую нить. Между гифами происходит обмен протоплазматическим веществом, происходит и слияние веществ, в том числе и хроматина.

Следовательно, между гифами актиномицета происходит процесс, который можно квалифицировать как автогамную копуляцию.

Образование анастомозов происходит не только между нитями одной и той же культуры, но и между нитями разных штаммов одного и того же вида. Мы наблюдали анастомозы между разными штаммами *A. streptomycini*, продуцентами стрептомицина, выделенными из разных почв разных районов Советского Союза.

Эта форма соединения нитей мицелия не наблюдается между культурами, принадлежащими к разным видам и даже разным разновидностям. Мы производили наблюдения в капле полужидкой питательной среды под микроскопом. Высейнные в разных концах капли споры двух актиномицетов прорастали, давали гифы, которые разрастались и через некоторое время смыкались. В том месте, где происходило смыкание нитей можно было наблюдать образование анастомозов.

Процесс образования анастомозов протекает так: боковая ветка нити мицелия растет в сторону соседней нити, соприкасается с ней и закрепляется кончиком. Через некоторое время на месте соприкосновения оболочки нитей растворяются и образуется канал, через который происходит слияние протопластов.

По-видимому, не все ветки могут образовывать анастомозы. Многие из них тоже соприкасаются с соседними гифами, но не закрепляются и не анастомозируют. Возможно, что анастомозы образуются ветками, несущими в себе половые тенденции, отличные от тенденций обычных гиф мицелия. Если это так, то весь мицелий культуры следует рассматривать как гетерогенную систему, где отдельные нити и ветки разноразнокачественны в половом отношении.

Вообще следует отметить, что, решая вопрос о половом процессе у бактерий и актиномицетов, необходимо выяснить, что надо понимать под этим термином и как он рассматривается в биологии вообще и у низших организмов, в частности.

Существуют различные теории, касающиеся биологии полового процесса. Их можно свести к двум основным: теории смещения плазмы и теории омоложения.

Теорию смещения плазмы высказал впервые Вейсман в 80-х годах прошлого столетия. Слияние двух клеток и смещение зародышевой плазмы, иначе амфимиксис, Вейсман рассматривал прежде всего в связи с наследственностью и видообразованием. Такое воззрение и теперь еще широко распространено среди биологов. Развивая свои взгляды, Вейсман утверждал, что зародышевая плазма бессмертна и передается из поколения в поколение в неизменяемом состоянии. Эту точку зрения «потенциального бессмертия» зародышевой плазмы он проводил широко в своем учении о простейших. Он утверждал, что одноклеточные организмы способны неопределенно долгое время делиться. При каждом делении две вновь образовавшиеся клетки равноценны. Эта точка зрения в настоящее время отрицается.

Гипотеза омоложения ставит вопрос: стареют ли клетки при длительном размножении бесполом путем. Бючли (Bütschli, 1880, 1887), а затем Мопс (Maupas, 1888, 1889) старались разрешить этот вопрос экспериментально на инфузориях. Большие и длительные наблюдения в этом направлении проводили Метальников, Гертвиг (Hertwig, 1902) и другие. Исследования привели авторов к отрицанию указанной гипотезы. Многочисленные наблюдения современных исследователей над бактериями, дрожжами также показывают несостоятельность этой точки зрения.

Объяснение сущности процесса оплодотворения, даваемое хромосомной теорией наследственности, построено целиком на предположении, что гаметы содержат в себе частицы особого вещества наследственности. Соответственно этому учению факторы, ответственные за наследственную передачу признаков, сосредоточены в хромосомах клеток. Их связывают с хроматиновым веществом последних, а по современным представлениям — с дезоксирибонуклеиновой кислотой, которая является основным компонентом ядерного вещества.

При слиянии копулирующих клеток происходит соединение плазмы и ядер клеток чисто механически. Вещества хромосом не растворяются в

протопласте, не теряются, они сохраняют свои особенности и все присущие им свойства наследственности. Хромосомы женской и мужской клеток сохраняют свою индивидуальность как в химическом, так и в биологическом смысле.

Эта неизменная часть ядерного вещества обеспечивает непрерывность наследования. Сосредоточенные в ней материальные носители наследственности — гены осуществляют передачу свойств и признаков от родителей к потомству.

Такие представления о сущности полового процесса в современной биологии и особенно среди советских специалистов, сторонников мичуринского учения, отрицаются, как несостоятельные.

Совершенно по-новому освещает вопрос оплодотворения академик Лысенко. Он считает, что сущность полового процесса состоит не в объединении хромосомных наборов гамет, а в обмене веществ между этими гаметами. По мнению автора, оплодотворение представляет собой своеобразный процесс взаимной ассимиляции веществ копулирующих между собой клеток. Протопласт одной клетки ассимилируется протопластом другой клетки.

Принципиальное отличие оплодотворения от всех других биологических процессов ассимиляции, по мнению Лысенко, состоит в следующем: «В любом физиологическом процессе одна сторона является ассимилирующей, другая, ассимилируемой... Ассимилируемые вещества идут как строительный материал для ассимилирующего компонента. При половом же процессе, когда объединяются две как бы равноправные клетки, обе они обоюдно друг друга ассимилируют. Каждая из них строит себя на свой лад из вещества другой. В конечном итоге ни одна из этих клеток не остается, получается третья, новая, одна вместо двух» (Лысенко, 1948, стр. 383).

Особенность этого обмена, или ассимиляции, состоит в том, что здесь не одна, а две клетки являются ассимилирующими. В процессе оплодотворения обе объединяющиеся клетки — материнская и отцовская равны; при слиянии ни одна из них не сохраняет своей прежней индивидуальности. Получается новая клетка, не похожая ни на материнскую, ни на отцовскую. Эта новая клетка — зигота дает начало новому организму, сочетающему в себе отцовские и материнские признаки. Живое вещество зиготы разнокачественно, оно содержит элементы отцовской и материнской особей, находящиеся не в виде особых корпускул или генов, сконцентрированных в хромосомах, а во всем живом веществе.

Такая разнокачественность вновь образуемых зиготных клеток обеспечивает образование организма с новыми свойствами, унаследованными от родительской пары. Этим обеспечивается непрерывность наследуемых признаков и эволюция видов.

Биологическое значение процесса оплодотворения, по заключению Лысенко, состоит в повышении жизнеспособности организмов. В результате оплодотворения получают организмы с двойственной наследственностью, материнской и отцовской. «Двойственная наследственность обуславливает большую жизнеспособность (в прямом смысле слова) организмов и большую их приспособленность к варьирующим условиям жизни» (Лысенко, 1948, стр. 381).

Длительное самооплодотворение и самоопыление у растений, а равно и спаривание близкородственных животных в большинстве случаев ведет к затуханию жизни. Нормальные жизнеспособные организмы в поколениях создаются, как правило, только в тех случаях, когда скрещиваются растения или животные, различающиеся хотя бы слегка друг от друга. Нормальные жизненные внутренние противоречия, а следовательно, и жизненный импульс создаются в огромном большинстве путем скрещивания, оплодотворения.

Приведенные только что положения о биологическом значении процесса оплодотворения, разработанные академиком Лысенко на основе учения Дарвина и Мичурина, отражают один из законов приспособления и эволюции живого населения.

Полезность полового процесса отмечалась Дарвином и затем многими другими исследователями. Мопс (Maupas, 1888—89), подводя итоги многочисленным наблюдениям и экспериментам, пришел к выводу, что конъюгация у инфузорий является процессом, необходимым для восстановления жизнеспособности. Для каждого вида протистов, по его мнению, существует лишь определенное число бесполовых поколений, клетки вегетативно размножаются до известного предела, вслед за этим наступает старение и дегенерация, ведущие к неизбежной смерти. Половой процесс приводит к восстановлению жизненной активности клеток, он омолаживает инфузорию и кладет начало новому ряду бесполовых поколений.

К таким же выводам пришел Калкинс после десятилетнего изучения конъюгации у инфузории *Uroleptus mobilis*. Причиной старения и дегенеративной дряхлости клеток он считает «изнашивание» плазмы и многих органоидов. Для восстановления жизнеспособности необходима конъюгация. При этом процессе происходит перестройка всего живого вещества (по Догелю, 1951).

В последние годы идея о биологической полезности полового процесса получила прекрасное подтверждение в работах Кливленда. Этот автор подробно изучил явление слияния гамет у жгутиконосцев — *Polymastigida* и *Hypermastigida*. У одного из них — *Trichonympha* гаметы морфологически одинаковы, при копуляции мужская клетка проникает внутрь женской и растворяется в ней или, вернее, протопласты обеих гамет перемешиваются полностью с образованием одной особи. У *Oxymonas* слившиеся гаметы пребывают несколько дней в виде двойного организма, затем наступает слияние важнейших органоидов. Сливаются не только ядра и хромосомы, но и опорные образования, аксостили, не имеющие никакого отношения к протопласту. У зиготы образуется двойной более крупный аксостиль (по Догелю, 1951).

Ведущее значение в половом процессе обмена веществ подтверждается в многочисленных работах Гартмана, Мевуса и других исследователей, занимавшихся изучением водорослей и простейших. Как будет показано далее, для успешного слияния гамет и образования полноценного потомства необходимо хотя бы небольшое различие в химическом составе их живого вещества.

Процесс оплодотворения у низших организмов — протозойных, водорослей и грибов — совершается часто так же, как и у высших форм, т. е. путем слияния разнополюх клеток, причем в этом процессе непременно принимают участие ядра, ядрышки и другие важные включения клеточного протопласта.

Внешне половой процесс проявляется различно у разных представителей микроорганизмов. Наряду с настоящей оогамией, т. е. оплодотворением, протекающим между высоко дифференцированными половыми клетками, как это имеет место у некоторых дрожжей и грибов, копуляция часто протекает между особями, внешне подобными друг другу. Гаметы часто не отличаются от вегетативных клеток. Имеются формы микробов, у которых половой процесс происходит не между клетками, а между частями одной и той же клетки, т. е. автогамно.

У некоторых дрожжевых организмов при соединении клеток происходит слияние только плазмы, ядра не сливаются, а у некоторых дрожжей отмечается соединение копуляционных отростков, но слияния клеток не происходит (Guilliermond, 1920; Красильников, 1935).

Как указано ранее, в литературе имеется фактический материал, который дает основание полагать, что у бактерий и актиномицетов происходят

такие процессы между клетками или частями клеток, которые соответствуют понятию оплодотворения.

Исходя из того, что бактерии (если не все, то некоторые) представляют собой не примитивную родоначальную клетку, а довольно сложный организм с эволюционно закрепленными функциями роста, развития и жизнедеятельности, а многие, по-видимому, являются деградированными формами более высоко организованных существ, надо думать, что клетки бактерий также несут в потенциальном виде половые зачатки, которые в более совершенном виде свойственны высшим организмам.

Согласно современным представлениям всякий дифференцированный в половом отношении индивидуум (♂ или ♀) так же, как всякая дифференцированная в половом отношении гамета, содержит одновременно все зачатки, необходимые для развития противоположного пола. Вследствие усиления развития одного из зачатков и подавления развития другого проявляется мужская или женская тенденция клетки. Половая тенденция проявляется под влиянием разного рода внешних и внутренних факторов.

Даже у высших организмов проявление половой тенденции нередко обусловлено внешними воздействиями. Например, у кукурузы изменяется половая тенденция при изменении питания. Если в раннем периоде роста растение не получает достаточно азота, то у него развиваются преимущественно женские цветы, если же растению не хватает калия, то у него образуется больше мужских цветов.

У огурцов и дынь при недостатке азота в эмбриональном периоде развития, когда закладываются репродуктивные органы, наблюдается также формирование преимущественно женских цветов. Клинические огородники издавна применяют «копчение» огуречной рассады для получения женских цветов.

Миллиард (1898) и Шафнер (1927) получали у конопля 100% образования женских цветов путем регулирования длины светового дня (по Сабину, 1940). Имеется много других примеров подобного изменения половой тенденции у высших растений.

Кун (1941), Жуковский и Медведев (1948) и другие считают, что образование специфических веществ — «детерминантов» пола определяется световыми раздражителями, коротковолновыми лучами солнечного спектра. Предполагают, что половые тенденции связаны с фотохимическими реакциями специфических веществ. В проявлении половой тенденции, по мнению некоторых авторов, большую роль играют пигменты, особенно каротиноиды (Лебедев, 1953).

Сабинин, по нашему мнению, правильно отмечает, что половая тенденция определяется не специфическими отдельными соединениями, а всем живым веществом клетки.

У низших растений — водорослей половая тенденция, по-видимому, подвержена большей изменчивости, чем у высших растений.

В настоящее время в литературе имеется уже много сведений о гермафродитности видов и разновидностей, а равно и экспериментально полученных вариантов у простейших организмов. Изменение половой тенденции изучено у многих представителей протозоя и особенно у жгутиковых водорослей — *Chlamydomonas*, *Polytoma*, *Stephanosphaera*, затем у некоторых видов *Ectocarpus*, *Dasycladus*, *Tetraspora* и др.

Среди видов *Chlamydomonas*, как известно, имеются раздельнополые, гермафродиты и организмы, у которых пол неясно выражен. Среди последних особый интерес вызывает так называемая «гиссенская» раса (из города Гиссен) *Chlamydomonas pseudoparadoxa*. У этой расы не происходит копуляции между клетками, но если их обработать филтратом, полученным от культуры другой раздельнополой формы *Chlamydomonas*, половой процесс между гаметами протекает нормально. При этом одни из «гис-

сенских» клонов активируются только фильтратами одного типа гамет, другие клоны — только фильтратами другого типа гамет указанной раздельнополой расы (Moevus, 1933, 1935, 1950; Lewin, 1954; Smith, 1951; Hartmann, 1923, 1943, 1955). Мевус производил скрещивания между раздельнополоыми расами, а также между однозначными в половом отношении клонами *Chlamydomonas paradoxa* и *Chlamydomonas pseudoparadoxa*. Им было установлено, что копулируют между собой женские клоны с женскими, а мужские с мужскими. Гаметы одного вида водорослей копулируют с гаметами другого вида. Эти данные подтверждают ранее описанные наблюдения Гартмана (1923, 1943), которые привели его к выводу об относительности половой тенденции и послужили обоснованием его общей теории сексуальности. Гартман еще в 1925 году показал, что существующие однополые мужские и однополые женские расы водоросли *Chlamydomonas raurega* имеют различную потенцию, или валентность, вследствие чего клетки одной и той же половой тенденции могут копулировать как разнополые гаметы. Гартман, а впоследствии и другие исследователи наблюдали относительность половой тенденции у двудомной зеленой водоросли *Spirogyra quinina*. У этой водоросли отдельные нити состоят либо только из женских, либо только из мужских клеток.

При определенных условиях клетки одной и той же нити реагируют то как женские, то как мужские. Это хорошо выявляется, когда в половой процесс включаются три и более нитей, рядом расположенных. Клетки средней нити копулируют с одной рядом расположенной нитью как гаметы женской тенденции, а с другой нитью как гаметы мужской значимости (рис. 28).

Основательные исследования были проведены Мевусом над водорослью — *Chlamydomonas eugametos*. В опытах с этой водорослью были установлены факты не только относительной половой тенденции у гамет одной и той же сексуальности, но и их физиологического и биохимического различия. Было показано, что пол у водорослей меняется в зависимости от условий роста, от состава питательной среды, от источников освещения и других агентов.

Ранее было известно, что двудомные гаметы резко различаются между собой физиологическими свойствами вследствие того, что они выделяют в среду два различных в половом отношении вещества. Наличие этих веществ побуждает гаметы к копуляции. Образование и наличие этих двух дифференцированных веществ в субстрате были исследованы подробно Куном, Мевусом с сотрудниками, затем сотрудниками Гартмана — Форстером и Визе (Forster u. Wiese, 1954) и др.

Оказалось, что в процессе образования и формирования гамет и определения пола, а равно и в самом процессе оплодотворения принимает участие комплекс веществ, получивших разное наименование. Действие их на гаметы различно и осуществляется на разных этапах полового процесса. У трех наиболее хорошо изученных видов водорослей *Chlamydomonas eugametos*, *Chl. dresdensis* и *Chl. braunii* были обнаружены следующие вещества:

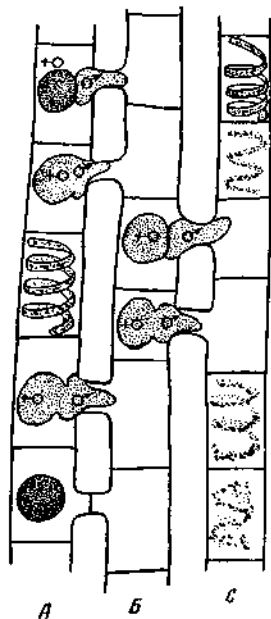


Рис. 28. Схематическое изображение тройной копуляции двудомной водоросли *Spirogyra quinina*. Средняя нить Б — функционирует по отношению к нити А как мужская, а по отношению к нити В как женская (по Hartmann, 1943)

1. Вещество движения, стимулирующее и побуждающее гаметы к движению. Оно образуется под влиянием света и затем выделяется в среду. Если фильтрат от хламидомонад прибавить к культуре с неподвижными гаметами, то последние приобретают жгутики и начинают двигаться. В темноте клетки водоросли неподвижны и не копулируют в отсутствии фильтрата. Вещество движения действует на клетки своего вида сильнее, чем на клетки чужих видов. Следовательно, оно в какой-то степени специфично.

Химическая природа вещества движения была изучена на густых концентратах фильтратов культур хламидомонад. Из 300 л было получено при выпаривании 16 мл концентрата, имевшего ярко-желтый цвет. В нем было установлено наличие коротиноида, очень близкого к кроцину. Кроцин ($C_{44}H_{64}O_{24}$), полученный из шафрана, при испытании оказывает такое же действие на клетки водорослей *Chlamydomonas*, как и фильтраты или полученное из них вещество. Чувствительность клеток водорослей к последнему очень велика. Даже при разведении 1 на 250 миллиардов кроцин, а равно и вещество фильтратов активизирует клетки *Chlamydomonas eugametos*, находящиеся в темноте. Через 4—5 минут гаметы становятся подвижными и готовыми к половому процессу.

2. Вещество оплодотворения, или гамоны. Исследования показали, что одного «вещества движения» недостаточно, чтобы вызвать копуляцию клеток водорослей *Chl. eugametos*. Требуется еще другие элементы, так называемые гамоны. Копуляция наступает, если в субстрат внести фильтрат культуры *Chlamydomonas*, содержащейся на свету. Было показано, что в фильтрате находятся два разных в сексуальном отношении вещества — гамона: одно из них действует на женские гаметы, другое — на мужские. Гамоны, действующие на женские гаметы, образуются женскими же гаметами, а гамоны, действующие на гаметы другого пола, образуются мужскими гаметами под влиянием синей и фиолетовой части спектра солнечного света. Причем мужские клетки нуждаются в более длительном освещении, чем женские. Если подвергать воздействию света одни и те же клетки, то в фильтрате сначала появляется (через 24—26 мин.) женский гамон, а затем (через 74—76 мин.) мужской гамон. Женский гамон получил название гиногамон, а мужской — андрогамон.

Гиногамоны и андрогамоны состоят из смеси двух химически установленных веществ — транскроцетиндиметила и цискроцетиндиметила. Сначала образуется в условиях культуры последний, а под влиянием синего и фиолетового света он превращается в транскроцетиндиметил.

Количественное соотношение транс- и цискроцетиндиметила определяет половую тенденцию в гаметах водорослей. Гиногамон *Chlamydomonas eugametos* forma simplex отвечает по составу комбинации: три части цис- и одна часть транскроцетиндиметилового эфира. Андрогамон по составу отвечает обратному соотношению смеси: одна часть цис- и три части транскроцетиндиметилового эфира. У других рас и разновидностей соотношение этих двух гамонов иное и может меняться в пределах 10%.

Изучая разные расы и варианты *Chlamydomonas eugametos*, Мевус установил, что они обладают разной половой валентностью, т. е. способностью вступать в копуляционный процесс. Выражая эту валентность цифрами по четырехкратной системе, можно сказать, что самая слабая валентность (σ^1 и φ^1) наблюдается у *Chl. eugametos* forma synoica; несколько сильнее она выражена у *Chl. eugametos* forma simplex (σ^2 и φ^2) еще выше валентность у *Chl. eugametos* forma typica (σ^3 и φ^3). Наконец, наиболее сильно она проявляется у анизогамного вида *Chl. braunii* (σ^4 и φ^4). В опытах при скрещивании этих вариантов были получены различные комбинации: в первой группе гаметы с валентностью равной 1, не копулировали или копулировали в единичных случаях; клетки второй группы с валентностью

2 дали в опытах до 20 копулирующих пар; в третьей группе получено копулянтов 100 и более пар из общего числа испытанных особей.

Биологическое действие гамонов заключается в том, что в присутствии этих веществ гаметы привлекаются друг к другу, слипаются в группы и копулируют. Они же вызывают и агглютинацию гамет. Мевус полагал, что наблюдаемое им склеивание клеток водорослей обусловлено примесью бактерий. Форстер и Визе (Forster и. Wiese, 1954) обнаруживали агглютинацию клеток при полном отсутствии бактерий в стерильных культурах водорослей. Эти же авторы установили, что процесс определения пола у

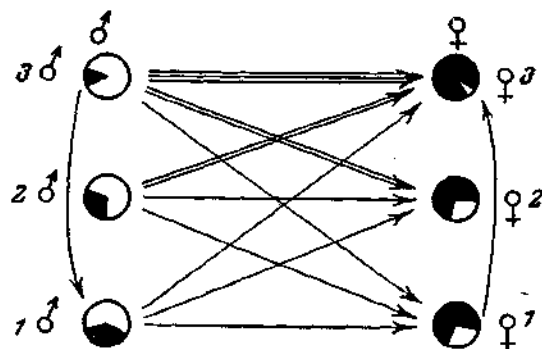


Рис. 29. Схема, поясняющая опыты по относительной сексуальности (по Hartmann, 1931):

белый цвет — мужское, черный — женское вещество в гаметах; слева (1, 2, 3) изображены разные сорта мужских, справа (1, 2, 3) — женских гамет. Линии со стрелками показывают положительные реакции, а именно: тройные линии на сильную, двойные — на среднюю, одинарные — на слабую. Гаметы, в сторону которых линии обращены острием стрелы, ведут себя как женские по отношению к тем, от которых стрела исходит.

водорослей обусловлен не каротиноидом, не кроцином, а другими специфическими веществами белковой природы — гликопротеидами. К этому же склоняется и Гартман (Hartmann, 1955).

Выше отмечалось, что при соответствующей степени развития только женской или только мужской тенденции клетки-гаметы могут реагировать друг с другом как разнополюсные организмы. Чем резче выражена степень, или валентность, половой потенции и чем значительнее различие в потенции у реагирующих клеток, тем копуляция протекает интенсивнее. Мевус приводит шесть комбинаций копуляции гамет одного и того же пола. Комбинации $\sigma^4 \times \sigma^1$ дают наибольший процент копулирующих пар, а комбинации $\sigma^4 \times \sigma^3$ — наименьший. Гаметы σ^4 и σ^4 вовсе не копулируют между собой. Было показано, что, чем больше различия в содержании цис- и трансвещества у копулирующих гамет, тем реакция их слияния протекает энергичней. Если различие в содержании этих веществ небольшое, не превышает 20%, копуляция вообще не происходит.

Гартман еще в 1923 году подчеркивал количественный характер изменения гамонов при обосновании своей теории относительности половой тенденции. Мужские и женские клетки он рассматривал не как абсолютно мужские или абсолютно женские, а как проявление количественных отношений гамонов. Он приводит схему этой относительности, изображенную на рис. 29.

3. Термоны, или вещества, определяющие пол у водорослей, были найдены Иолосом (Iollos) в 1926 г. Позже существование этих веществ

обнаружил и Мевус. При добавлении фильтратов двудомных видов водорослей (*Dasycladus*) или жгутиковых (*Chlamydomonas*) к гаметам однодомных водорослей *Chl. eugametos* forma synoica вся популяция приобретает однополюый характер, а именно: от фильтратов мужских гамет — мужскую тенденцию, а от фильтратов женских гамет — женскую. При этом должна сохраняться определенная реакция среды: для первых щелочная, для вторых кислая.

Указанное влияние фильтратов по данным Мевуса (Moevus, 1950) обусловлено не гамонами, а особыми веществами — термонами (женский — гинотермон и мужской — анротермон). Эти вещества не выделены и не изучены. Полагают, что они близки к горькому веществу шафрана; пикрокроцину — гинотермон и сафраналу — анротермон.

Действие термонов распространяется только на гермафродитные формы организмов, раздельнополюые гаметы не реагируют на них.

Характер взаимоотношений различных химических веществ, принимающих участие в копуляционных процессах водорослей, по Мевусу (1950) сводится в итоге к следующему: все они химически близки к горькому, пахучему веществу шафрана, широко распространенному в растительном царстве и происходят от протокроцина. Протокроцин имеется во всех клетках, растущих в условиях затемнения. От него образуются два вещества — цис-кроцин и транс-кроцин и затем кроцин. Последний образуется путем расщепления протокроцина под влиянием особого фермента. При этом появляется и пикрокроцин. Кроцин в клетках, ориентированных в половом отношении, превращается в цис- и транс-кроцетиндиметилэфир, т. е. у одних гамет — в андрогамон, у других — в гиногамон. Последние и приводят клетки к копуляции. Пикрокроцин под влиянием фермента клеток превращается в сафранал, т. е. в термон, а термон превращает двуполоые клетки в раздельнополюые — либо мужские, либо женские.

Относительность половой тенденции отмечается у некоторых протозойных организмов. У инфузорий — *Paramecium aurelia* выявлены разные группы и типы, клетки которых копулируют при определенных сочетаниях. Описаны линии инфузорий, обитающих в разных географических местах, у которых отмечается несколько типов спаривания клеток, что послужило основанием для подразделения этих организмов на самостоятельные виды (Nanney, 1954).

У инфузорий тоже обнаружены вещества, которые активируют половой процесс. Кимбал (Kimball, 1939) установил, что фильтраты от культур *Euplotes patella* одного типа спаривания вызывают конъюгацию у организмов другого типа спаривания. При этом типы одной линии индуцируют копуляцию клеток у всех прочих типов, кроме своего собственного. Типы другой категории вызывают конъюгацию лишь у определенных типов, наименее им родственных. Этот тип индуцирования напоминает действие андро- и гиногамонов упомянутых выше водорослей.

На процессы конъюгации у инфузорий оказывают влияние особые вещества типа антибиотиков, образуемые отдельными типами или линиями инфузорий. В ряде исследований было показано, что некоторые линии инфузорий образуют так называемые парамедины, которые подавляют жизненные процессы у других линий. Одни парамедины вызывают сильное раздувание, вакуолизацию клеток, другие поражают органы движения, третьи действуют на обмен веществ и все они, так или иначе, оказывают большое влияние на процессы копуляции.

Особый интерес вызывают вещества, которые образуются клетками парамедий и откладываются в протопласте в виде мелких частиц, или телец, носящих название «каппа». Эти частицы невидимы для глаза и определяются косвенными методами. При делении клеток они тоже размножа-

ются и переходят от родительской особи к дочерним в многочисленном ряде поколений. Число их в клетке может достигать значительных величин (250—450) и держаться на этом уровне, если темпы деления клеток не очень велики. При ускоренном размножении клеток размеры частиц «каппа» уменьшаются, их становится меньше и они могут совсем исчезнуть. Таким способом можно получить линию, лишенную вовсе этих частиц. Но если в клетке остается хотя бы одна единственная частица «каппа», происходит нарастание их числа до указанных пределов, как только размножение особей становится замедленным.

С образованием частиц «каппа» тесно связан процесс образования парамецина и отсутствие чувствительности к нему клеток. С уменьшением числа частиц «каппа» в клетке замедляется процесс образования антибиотика. Нечувствительность к чужому парамецину сохраняется до тех пор, пока остается хотя бы одна частица «каппа». С исчезновением этих частиц клетки становятся чувствительными к парамецину. Частицы «каппа» инактивируются при 36°. Максимум их образования наблюдается при 27°; при 10° этот процесс замедляется, а при 30° вовсе прекращается. Были предприняты многие попытки к выяснению природы этого загадочного вещества. Некоторые исследователи (Altenburg, 1946) рассматривают частицы «каппа» как симбионты, другие как вирусы (Lindgren, 1945). Однако большинство авторов отрицает и то и другое и не находит объяснений этому явлению (по Догелю, 1951).

Процесс конъюгации и автогамии у инфузорий можно вызвать путем прибавления убитых клеток к живым. Метц (Metz, 1947) и другие прибавляли к культуре *Paramecium aurelia* убитые формалином клетки того же вида; на 800—1200 живых клеток приходилось около 1500—3000 мертвых. В этой смеси происходило склеивание (агглютинация) живых клеток с мертвыми. Через 60—90 минут живые клетки освобождаются от мертвых и начинают спариваться и конъюгировать. Это спаривание, как предполагают авторы, происходит во время агглютинации, когда клетки находятся в кучах (Metz, 1954; Tyler, 1948).

В описанном процессе конъюгации парамеций, по-видимому, имеет место влияние каких-то химических веществ, образующихся в мертвых клетках. По своему действию они напоминают гамоны водорослей.

Относительность половой тенденции у простейших хорошо выражена в опытах с разными клонами. Путем соответствующего воспитания можно получить по желанию мужские или женские гаметы. Лерхе выращивал большое количество клонов на среде нормального состава и на средах, обедненных азотом и фосфором. Клетки после пребывания на бедной среде вели себя как женские гаметы, они были крупней и приобретали красный пигмент. Клетки, росшие на богатой питательной среде, имели мужскую тенденцию, были мельче и имели зеленый пигмент.

Красные с красными, а зеленые с зелеными гаметы не копулируют. Но если их смешать, они довольно быстро начинают соединяться в пары, зеленые гаметы окружают красные и конъюгируют с ними, как особи с резко выраженным половым отличием (по Догелю, 1951).

Половая потенция при относительной сексуальности отмечается некоторыми исследователями и у бактерий. По мнению Ледерберга, Хайеса, Кларка и др., клетки кишечной палочки *Bact. coli* K-12 аутокотрофных вариантов обладают разной степенью половой тенденции. Как отмечалось раньше, эти бактерии при непосредственном контакте клеток способны обмениваться некоторыми жизненно необходимыми веществами. Этот взаимный обмен, или взаимное ассимилирование клеточных продуктов метаболизма, происходит только при определенных сочетаниях особей и рассматривается как половой процесс. Так же, как у водорослей, варианты кишечной палочки, по данным авторов, имеют мужскую и женскую

половую тенденцию, выраженные в разной степени. Иными словами, клетки бактерий обладают различной половой валентностью. В зависимости от этого и процесс соединения клеток выражен различно. Наибольшая продуктивность получается при смешении культуры, имеющей максимальную мужскую потенцию, с культурой наибольшей женской потенцией. Определяя степень потенции по четырехбалльной системе, Ледерберг показал, что продуктивность при смешении $F+4$ с $F-$ больше продуктивности, получаемой от смешения культур $F+3$ с $F-$ и еще ниже продуктивность смешанных культур $F+2$ с $F-$. Продуктивность последовательно снижается при сочетании комбинаций культур $F+4 \times F+1 > F+4 \times F+2 > F+4 \times F+3 > F+4 \times F+4$.

Как видно из изложенного, можно допустить, что половая функция у разных представителей низших организмов протекает весьма разнообразно. У одних форм половой процесс протекает между резко дифференцированными мужскими и женскими гаметам, у других этот процесс происходит между особями, однородными в половом отношении, копулируют между собой гаметы, принадлежащие к одному и тому же полу — мужскому или женскому, но с различной половой потенцией. Имеются организмы, у которых процесс копуляции совершается внутри одной и той же клетки между отдельными частями протопласта, имеющими различную половую тенденцию или разную потенцию при одной и той же сексуальности.

Половая тенденция и половая потенция не являются строго постоянными свойствами организма. То и другое меняется в зависимости от условий питания, а также от внешних воздействий. Одна и та же клетка в своем развитии может стать мужской или женской в зависимости от тех или иных условий роста.

Следовательно, половая тенденция имеет относительный характер. Всякая клетка имеет два начала — мужское и женское. Наличие и проявление этих начал в процессе физиологического и морфологического развития организма определяет сексуальность.

На современном этапе наших знаний, хотя и удастся экспериментально воздействовать на направленность половой тенденции организма, все же целый ряд основных вопросов в области сексуальности остается неразрешенным. Следует отметить, что развиваемой теории Гартмана общей биоплярной двуполости как основы всего явления сексуальности предшествовали высказывания Бючли, а позднее Шаудина. Бючли рассматривал половой процесс как акт, ведущий к омоложению организма. Шаудин считал, что каждая клетка до известной степени гермафродитна, или двупола, обладает зачатками мужского и женского пола. Вследствие преобладания того или другого зачатка клетка становится либо мужской, либо женской. Этим автор объяснял случаи автогамной копуляции у протозойных, водорослей и бактерий.

Гартман и его сотрудники, развивая теорию относительной сексуальности, отмечают, что с самого начала своего возникновения организмы имели свойства двуполости, содержали элементы мужского и женского. Эти элементы создают половое напряжение в клетках, побуждая их к соединению и к выравниванию или прекращению этого напряжения. Половое напряжение является решающим во всей цепи процессов оплодотворения. Оно создается вследствие неравномерного развития того или другого элемента пола. Половое напряжение может быть не только между отдельными клетками, но и между частями одной и той же клетки. У бактерий и других представителей микроорганизмов, стоящих на более низкой ступени эволюции, половое напряжение между частями протопласта, по-видимому, имеет существенное значение в омолаживании организмов. Создающееся в клетках половое напряжение определяет

у микробов и характер автогамии. У неспороносных бактерий автогамия, надо полагать, протекает не так, как у спороносных, а у актиномицетов отлично от грибов.

У разных видов спороносных бактерий этот процесс морфологически выражен различно. Описанный Шаудиным (Schaudin, 1902) случай полового процесса у *Bac. bûthlii* не обнаруживается у других спороносных бактерий. У них слияние различных клеточных элементов протекает без образования продольной линии включений. Однако продукт слияния — спора в том и другом случае представляет образование одного порядка и может рассматриваться как зигота. Образование подобных зиготных клеток, или спор, у представителей нитчатых бактерий *Oscillospira guilliermondii* происходит после слияния двух, а иногда трех и более рядом расположенных клеток. У этих организмов половое дифференцирование находится на более высоком уровне, так как им охвачены не части протопласта, а целые клетки. Более сложный процесс копуляции происходит у организмов, стоящих выше в эволюционном развитии.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИКРООРГАНИЗМОВ

Микроорганизмы подвержены значительной изменчивости. Они более вариабильны, реагируют на внешние воздействия сильнее и быстрее, чем высшие растения. Однако рассматривать их как крайне полиморфные существа нет оснований. Бактерии, актиномицеты, грибы и другие представители микробов изменяются соответственно их видовым свойствам.

Так же, как и высшие растения и животные, они имеют свою эволюцию, свою филогению, которые определяют развитие культур в онтогенезе и образование новых форм и вообще характер изменчивости видов.

Наряду с этим микроорганизмы резко отличаются от высших растений. Особенности их строения, развития и многих биохимических процессов выделяют эти существа в самостоятельные группы или классы организмов. Биологическая специфика микроорганизмов безусловно отражается и на явлении изменчивости их видов. Наблюдаемые закономерности процессов изменчивости у бактерий, актиномицетов и других микробов не укладываются в схемы и теории изменчивости высших организмов.

Не так давно сторонники формальной генетики вообще отрицали какую-либо закономерность наследственной изменчивости у микроорганизмов только потому, что характер изменений не соответствует «законам» Менделя и другим установившимся взглядам. Микробы же рассматривались как неполноценные организмы, вследствие чего весь фактический материал по их изменчивости игнорировался.

В последнее время под давлением огромного материала, накопившегося в литературе, генетики вынуждены были обратить внимание и на микроорганизмы. Многие виды бактерий, дрожжей и грибов стали излюбленным объектом для решения ряда основных генетических вопросов. Генетике микробов посвящены многие труды, монографии и обзоры.

Излагая этот материал, многие зарубежные авторы (Дюбо, 1948, Lederberg, 1954; Braun, 1953; Catcheside, 1951; Hayes, 1953 и др.) трактуют его с позиций чисто генетических концепций. Все изменения наследственного порядка у микробов обусловлены, по их мнению, генами. Генетические концепции, применяемые к высшим растениям и животным, целиком переносятся на мир микроорганизмов. Авторы не принимают в расчет ни своеобразия строения и развития микробных клеток, ни проявления их жизнедеятельности. Даже фактический материал, нередко говорящий против этих концепций, они пытаются использовать в доказательство своих взглядов.

Следует отметить, что наблюдаемые изменения у микробов давно воспринимались, как явления, противоречащие общепризнанным законам формальной генетики. Однако теоретического обобщения микробиология тогда не имела и не могла противопоставить свои взгляды существующим генетическим. Высказывались взгляды примиряющего характера. Особенности явления изменчивости у микробов рассматривались как отклонение от общего генетического закона, предлагались другие термины для обозначения отдельных проявлений изменчивости, вместо мутаций употреблялось слово сальтация и т. д.

С развитием мичурийского учения у нас и в других странах микробиология совершенно по-иному обобщает этот материал и делает выводы в соответствии с основными законами Дарвина об изменчивости организмов.

Богатый опыт микробиологии показывает, что наследственность не является проявлением каких-то неизменяемых частиц живого вещества, передаваемого из поколения в поколение на протяжении бесконечного ряда генераций, что наследственность нельзя рассматривать, как проявление идиоплазмы или генов — носителей наследственных свойств, не подверженных внешним влияниям.

Наследственность — это свойство всего организма, всего протопласта или живого вещества, а не отдельных частиц, расположенных в хромосомах или в хроматиновых корпскулах ядра, хотя последнее имеет существенное значение. Передача признаков от одного поколения к другому, способность формировать новые свойства обусловлена биологической потенцией живого вещества, которая складывается у организма на протяжении всего исторического пути развития и в зависимости от тех условий, в которых находится и развивается данный микроб. Свойство наследования признаков формируется на протяжении многочисленного ряда поколений того или другого вида. Формирование новых видов происходит под влиянием внешних воздействий и в строгом соответствии с наследственной основой. Путем воздействия теми или иными агентами на наследственную основу получают новые формы. Зная природные свойства организма, его адаптивные качества, можно получать и практика получает полезные варианты путем подбора соответствующих условий роста и развития.

Создавать новое, направлять развитие организма в ту или другую сторону путем воспитания, под влиянием условий существования возможно, только исходя из истории его эволюционного развития. Это дарвиновское учение Мичурин и его последователи блестяще подтвердили многочисленными опытами как в лабораториях, так и на полях.

Огромный микробиологический материал по адаптивной изменчивости заставляет в настоящее время многих сторонников теории корпускулярной наследственности пересмотреть и изменить свои взгляды на изменчивость и наследственность микроорганизмов. Исследования зарубежных ученых (Ephrussi et al., 1949, 1956; Hinshelwood et al., 1946, 1952; Monod et al., 1942, 1952; Слонимский, 1956 и др.) показывают особое значение условий внешней среды в образовании и формировании новых видов. Ими было показано на многочисленных примерах, как внешняя среда, субстрат индуцирует образование новых свойств в организме, закрепляет их и переводит в конструктивное состояние живой плазмы.

Своеобразие развития микроорганизмов, их необычайно быстрое размножение дают возможность в сравнительно короткий срок проследить ряд жизненных отклонений на большом числе поколений организмов и установить закономерности или особенности видообразовательных процессов. Если для установления явления наследственности у высших организмов требуются многие годы, то у микроорганизмов это можно выяснить

в течение одного-двух дней. Благодаря биологическому своеобразию микробов у них удается проследить ряд биохимических процессов, связанных с механизмом изменчивости и наследственности.

Совершенно естественно, что многие вопросы генетики решаются на микробиологических объектах.

Изменчивость у микроорганизмов проявляется различным образом. Отмечают изменчивость индивидуальную, возрастную, видовую, адаптивную, индуцированную и др.

Индивидуальная изменчивость или полиморфизм клеток

Если рассматривать под микроскопом какую-либо культуру микроорганизмов, будь то бактерии, дрожжи или другие представители, то всегда можно заметить большее или меньшее разнообразие клеток. Клетки различаются между собой по величине, форме и прочим внешним признакам, а также и по внутренней структуре. Одни клетки имеют совершенно однородную, бесструктурную на вид плазму, другие — зернистую, вакуолистую или без вакуолей. У одних клеток содержится много запасных питательных веществ — метакроматина, липоидов или других веществ, у других — мало или нет вовсе (Красильников, 1943).

Индивидуальные различия клеток одной и той же культуры выражены в разной степени в зависимости от возраста, вида и условий роста. Наиболее резко различаются клетки между собой в старых культурах, когда начинается инволюция их. В этих случаях, как отмечалось выше, клетки могут принимать весьма разнообразную форму и величину.

Большое внимание привлекают сильно увеличенные клетки и клетки ультрамикроскопических размеров, или фильтрующиеся формы.

Образование сильно увеличенных деформированных клеток как проявление полиморфизма отмечается в культурах разных бактерий и актиномицетов. Увеличенные клетки имеют различные размеры и очертания. Они могут быть шаровидными, колбовидными, веретеновидными, нитевидными, амебовидными и пр. Нередко длинные клетки образуют боковые выросты, напоминающие ветки, а у раздутых клеток часто появляются на поверхности почковидные образования (рис. 30).

Размеры таких клеток превышают размеры нормальных в десятки и даже сотни раз, достигая нередко гигантской величины. Протопласт таких сильно увеличенных клеток заметно отличается от протопласта нормальных клеток. Плазма в них — вакуолистая с многочисленными включениями метакроматина, липоидов, гликогеноподобных веществ и пр. Характерным для них всех является большое накопление хроматиновых включений (см. выше).

Как правило, эти клетки маложизненны, не развиваются и не размножаются; они обычно погибают, разрушаются и автолизуются. Такие клетки называют инволюционными. Если процесс дегенерации не слишком далеко зашел, то они при определенных благоприятных условиях могут регенерировать и давать нормальное поколение.

У некоторых бактерий можно длительное время поддерживать культуры в дегенеративном состоянии с характерными, сильно увеличенными деформированными клетками. Последние при этом размножаются и порождают особи тоже дегенеративного порядка.

Мы сохраняли в дегенеративном виде культуру азотобактера, выращивая ее на сусло-агаре или на среде с мясо-пептонным бульоном, а культуру клубеньковых бактерий гороха, клевера, вики и др. — на мясо-пептонном агаре. Указанные среды для роста поименованных бак-

терий мало пригодны или совсем не пригодны. Клетки развиваются крайне слабо и, как правило, имеют ненормальные размеры и формы. В то же время они не теряют способности размножаться, причем часто необычным путем — почкованием и дроблением. Следовательно, не всякое перерождение или не всякое деформирование клеток ведет к дегенерации и гибели их.

Сильно раздутые клетки образуются под влиянием различных факторов — физических, химических и биологических.

Гигантские деформированные клетки можно получить при воздействии химических веществ. Гамалея получал их в среде с хлористым литием. Они образуются при воздействии повышенных концентраций обычных солей, в присутствии некоторых красок, под влиянием ультрафиолетовых лучей, супраоптимальной температуры, антибиотиков, фагов и др. Как правило, все неблагоприятно действующие на рост микробов агенты, могут вызвать указанные формы перерождения клеток (Имшенецкий, 1940; Красильников, 1954б; Jensen, 1954; Пешков, 1955).

Степень морфологической дегенерации у разных видов бактерий и актиномицетов различна. У одних она сильно выражена, у других слабо, почти незаметно.

Очень сильно выражен морфологический полиморфизм у азотобактера. Разнообразие клеток у него достигает нескольких десятков форм. Лёнис и Смит (Lönis a. Smit, 1916) насчитывали 13 различных типов, нами (1954б) и Бачинским (1935) было найдено до 200 форм. Изучение большой коллекции азотобактера показало, что такой полиморфизм выражен не у всех штаммов.

Большое разнообразие клеточных форм дегенеративного характера отмечают у некоторых микобактерий — *Mycob. cyaneum* и др. У актиномицетов наиболее сильно выражено это явление у *Act. violaceus* (Красильников, 1938а, 1954в).

У спороносных бактерий *Bac. megatherium* деформированные клетки были хорошо изучены Кудрявцевым (1932). Разнообразие описанных им форм отмечалось при выращивании на обычных питательных средах, но более характерные и более резко выраженные встречались на сахаристых средах (сусло-агар и др.).

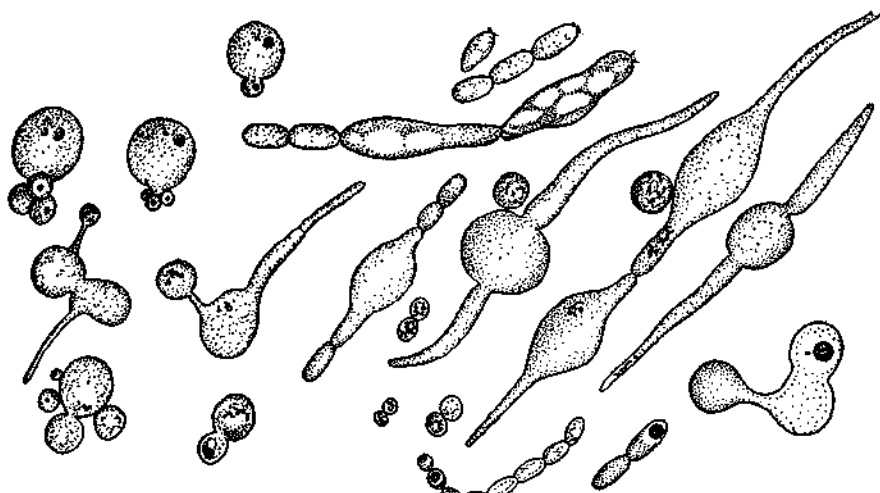
Пешков (1955), изучив образование реактивных форм у выделенного им микроба *Bact. epsteinii*, рассматривает данный вид бактерий как пример необычайного полиморфизма.

Образование раздутых форм наблюдается у разных видов бактерий — патогенных и сапрофитов (см. Калина, 1953; Муромцев, 1953; Елин, 1954 и др.). Многочисленные исследования показывают, что бактерии реагируют на воздействие различных антибиотиков — пенициллина, стрептомицина, ауреомицина и многих других — резким изменением формы и величины. Получаются деформации, подобные образовавшимся при воздействии других агентов (Красильников, 1950, Троицкий и др., 1950).

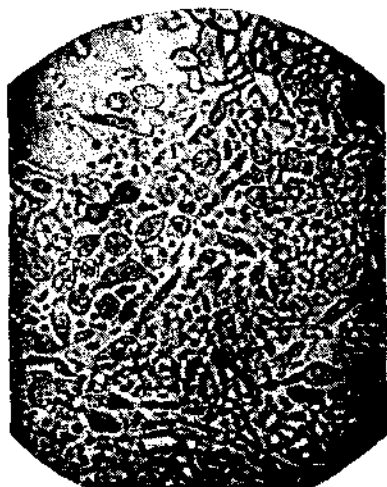
Наряду с образованием гигантских клеток в культурах бактерий и актиномицетов не менее часто наблюдается формирование мельчайших зародышевых элементов. Почти в каждой культуре, особенно в старой, можно видеть под микроскопом среди обычных клеток мельчайшие тельца в виде зернышек, слабо преломляющих свет. Эти тельца нередко накапливаются в большом количестве, образуя мелкозернистый осадок.

Размеры измельченных клеток очень малы и колеблются от 0,5 μ до едва видимых в лучшие оптические микроскопы и еще более мелких (за пределами видимости).

Образование измельченных форм может происходить различными способами. Оно может наблюдаться в процессе дробления клеток, когда де-



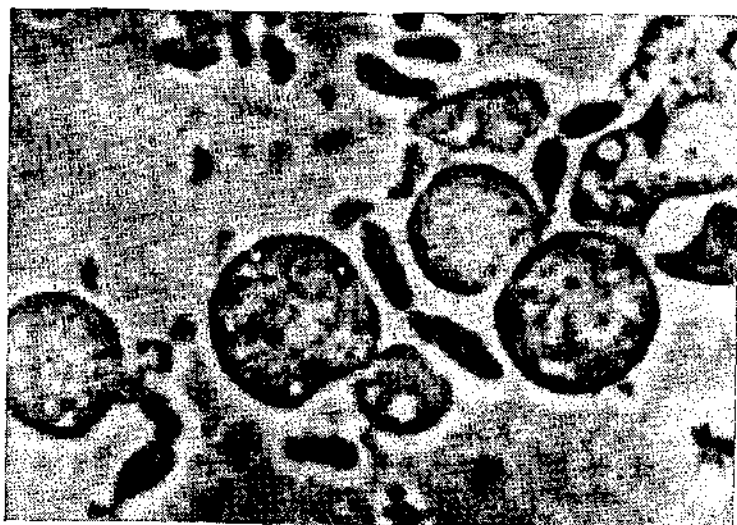
А



Б

Рис. 30. Инволюционные, сильно раздутые и деформированные клетки бактерий: !

А) *Azotobacter unicapsa* штамм А — 5 сут. культура на сусло-агаре (рН = 6,5) 1 : 1000;
 Б) *Azotobacter chromococcum* 1 — 2 сут. культура на сусло-агаре; В) *Achromobacter epsteinii* (Пешков, 1955). Рост культуры при 16° С 1 : 2160



В

ление не сопровождается ростом или последний ослаблен. С каждым новым делением получаются клетки все меньших размеров. У некоторых бактерий (азотобактер) такие измельченные клетки иногда находятся в слизистой капсуле. Получается в итоге как бы одна большая клетка, наполненная зародышевыми элементами, напоминающими собой нанноциты у водорослей. Размеры таких «нанноцитов» варьируют в пределах 0,1—0,5 μ в диаметре и менее (рис. 16).

Дробление клеток наблюдается у спороносных и неспороносных бактерий, у актиномицетов и микобактерий, причем этот процесс часто сопровождается автолизом материнских клеток.

Измельченные клетки также образуются путем почкования, как это было описано выше.

В отдельных случаях внутри клеток чаще всего деформированных, раздутых, образуются мельчайшие зародыши. Это так называемые регенеративные формы. Образование их происходит из протоплазмы при обязательном участии хроматиновых зерен, о чем сообщалось выше.

Благодаря своим мелким размерам все эти формы проникают через бактериальные фильтры и могут рассматриваться как фильтрующиеся формы. По-видимому, с последними они составляют одну группу репродуктивных элементов. Эти формы близки между собой и по своим свойствам. Те и другие мало жизнены, не развиваются на обычных питательных средах или развиваются крайне слабо.

В последние годы большое внимание привлекает явление полиморфизма у некоторых бактерий, связанное с образованием сильно измененных, так называемых *L*-форм. Наиболее подробно оно изучено у *Streptobacillus moniliformis*. Клинебергер-Нобель (Klieneberger-Nobel, 1949), Эрсков (Oerskov, 1942) и другие показали, что у данного организма при росте на искусственных питательных средах выявляются резко различные формы. Наряду с крупными, сильно раздутыми формами имеются чрезвычайно мелкие элементы, внешне напоминающие возбудителя плевропневмонии. Последние же настолько своеобразны, что многими исследователями относятся в особый ряд микробов, якобы не имеющих ничего общего с бактериями. Мелкие формы типа плевропневмонии описаны у многих бактерий.

Клетки одной и той же культуры различаются между собой не только морфологически, но также физиологически и биохимически, причем эти различия могут быть количественными и качественными. Хотя у нас нет методов для выявления физиологии отдельных клеток, но наблюдения в висячей капле показывают, что различие это существует. Оно выявляется в реакции клеток на внешние раздражители. В зависимости от индивидуальных физиологических свойств у одних клеток метакроматин накапливается быстро и в больших количествах, у других его мало и появляется он поздно, у третьих он совсем отсутствует. Накопление жира, гликогена, гликогенподобных веществ и других включений в одних клетках происходит, в других нет. Одни клетки размножаются быстро, другие медленно. Быстро растущие клетки дают два — пять поколений и более, в то время как медленно растущие особи за это же время дают одно-два поколения или вовсе не приступают к размножению. Если клетки, наполненные запасным питательным веществом, поместить в голодную среду, то исчезновение этих запасов протекает весьма различно: у одних клеток быстро, у других медленно.

Клетки бактерий также по-разному реагируют на воздействия антибиотиков — пенициллина, стрептомицина, ауреомицина или других препаратов. Одни из них быстро погибают, другие находятся в субвитальном состоянии, при пересеве на свежий нормальный субстрат не прорастают или прорастают только при особых условиях дополнительного питания,

третьи растут, но не размножаются или размножаются медленно, в результате чего получаются раздутые, дегенеративные формы. Есть резистентные клетки, которые растут и размножаются более или менее нормально без изменения внешних форм и величины.

Хьюгс (Hughes, 1953—1955) отмечает, что две дочерние клетки бактерий (*Bact. coli*, *Bact. proteus*), образовавшиеся после деления материнской клетки, различаются между собой своим отношением к антибиотикам, к отсутствию кислорода и некоторым другим факторам.

Полиморфность клеток проявляется и в биологических реакциях. Клетки одной и той же культуры отличаются друг от друга устойчивостью к различным агентам. При воздействии повышенной температурой одни клетки погибают, другие сохраняются, а третьи развиваются и размножаются. То же самое наблюдается и при воздействии лучистой энергией, химических реактивов и пр.

У одних клеток проявляется половой процесс (у дрожжей), у других нет, одни клетки образуют споры, другие не образуют.

Следовательно, культуры микроорганизмов состоят из большого разнообразия клеточных форм, из особой качественно неоднородных.

Эти различия — морфологические, физиологические и биохимические — обусловлены биологическими особенностями клеток микроорганизмов. Они не случайны, а биологически закономерны для всех видов микробов. Разнокачественность имеет большое биологическое значение. Благодаря разнообразию клеток культура микробов или вид в целом обладает большей возможностью приспосабливаться к различным условиям. Не будь этой разнокачественности вся культура погибала бы при первом же неблагоприятном воздействии.

Разнокачественность культуры, или полиморфизм клеток, следует отличать от разнокачественности, или полиморфизма, вида. Полиморфизм клеток включается в понятие полиморфизма вида, но не отождествляется с ним.

Разнокачественность культур микроорганизмов определяет в той или иной мере и полиморфизм вида. Вид у микроорганизмов характеризуется не только полиморфизмом клеток, но и полиморфизмом культуры. Один и тот же вид, даже одна и та же культура на питательных средах часто дает разнообразные колонии. Известно, что азотобактер — *Az. chroococcum* на одной и той же среде Эшби (агаризованной) растет то в виде слизистой, растекающейся по поверхности колонии, то в виде компактной клейстерообразной; то окрашенной в черный цвет, то бесцветной или буроватой; в одних случаях морщинистой или складчатой, в других — в виде гладких, пастообразных или слизистых колоний.

У спороносных бактерий *Bac. mesentericus*, *Bac. subtilis*, *Bac. mycoides*, *Bac. brevis*, *Bac. cereus* и др. насчитывается от пяти до десяти типов колоний на агаризованных средах. Одна и та же культура *Bac. mesentericus* при расसेве на МПА часто образует смесь: формы типичные и атипичные, складчатые или брыжейкоподобные; мелкоскладчатые, сухие, стелющиеся по поверхности агара; плоские; гладкие; пленчатые, глянцевитые с единичными радиальными складками и др. (рис. 31).

У *Bac. mycoides* описаны атипичные зернистые антракноидные, складчатые, гладкие и другие колонии (рис. 32) (Lewis, 1932; Раутенштейн, 1946; Мишустин, 1947; Африкян, 1954а и др.). Значительный полиморфизм культур наблюдается у неспороносных бактерий — клубеньковых, представителей рода *Pseudomonas*, рода *Bacterium*, у молочнокислых, микобактерий и др. Но особенно большое разнообразие во внешнем строении колоний отмечается у актиномицетов. У этих организмов полиморфность настолько велика, что вызывает у исследователей сомнения в возможности их видового подразделения. Лиске (Lieske, 1921), например, отказался

разделить актиномицеты на виды, считая, что все наблюдаемое разнообразие форм является следствием полиморфизма, а не видовых отличий.

Спороносные бактерии *Bac. subtilis* и *Bac. mesentericus* согласно этой точке зрения являются крайними вариантами одного и того же вида.

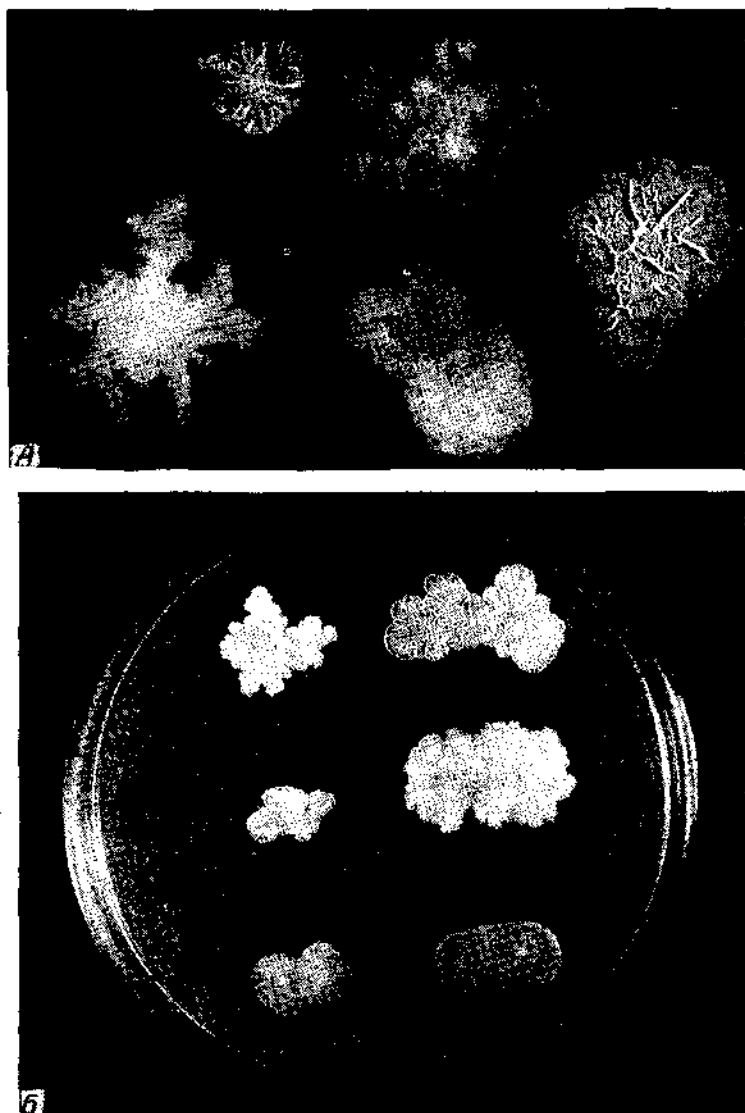


Рис. 31. Полиморфизм культуры спороносных бактерий *Bac. mesentericus*:

А) штамм № 12, выделенный из сероземов Ср. Азии; Б) штамм № 110, выделенный из дерново-подзолистой почвы Московской обл.; варианты, или типы, колоний, получаемые при рассеивании на питательной среде (МПА)

По нашим наблюдениям, *Bac. subtilis*, *Bac. mesentericus*, *Bac. cereus*, *Bac. brevis* отличаются в основном друг от друга только внешним видом колоний и характером роста на искусственных питательных средах. Обычные физиологические показатели — разжижение желатины, свертывание

молока, разложение крахмала в основном одни и те же для всех организмов. Более тонкие биохимические свойства у них не выявлены.

Однородность упомянутых бактерий подтверждается и методом экспериментальной изменчивости. Путем обычного выращивания и последующего посева на разные питательные среды от типичной культуры *Bac. mesentericus* сравнительно быстро можно получить культуры типа *Bac. subtilis*, *Bac. cereus* или *Bac. brevis*, *Bac. pumilis* и некоторые другие формы.

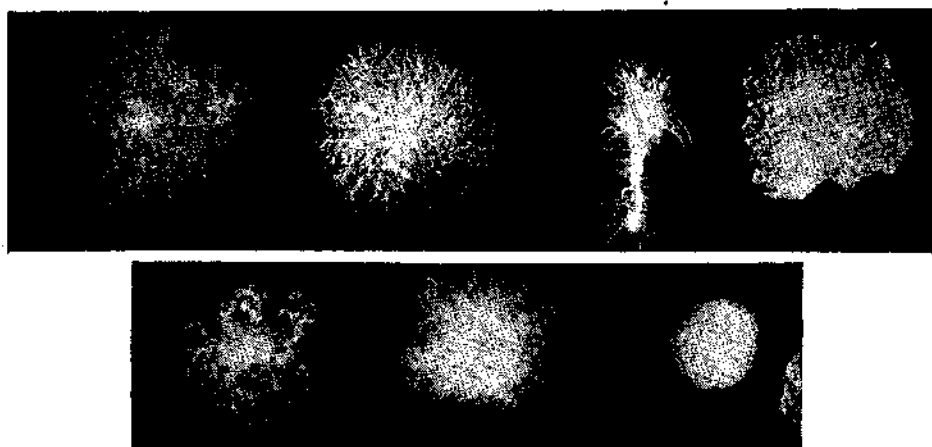


Рис. 32. Полиморфизм культуры *Bac. mycoides*. Типы колоний, получаемые при посеве на МПА. Штамм выделен из дерново-подзолистого почв Московской обл.

Так называемые типичные штаммы *Bac. cereus* дают формы, не отличающиеся от *Bac. subtilis* или *Bac. brevis* и *Bac. licheniformis*.

От пяти видов спороносных бактерий нами были получены однотипные варианты: а) морщинистые или брыжейкоподобные с блестящей или жирно блестящей поверхностью, колонии маслянистые; б) тонкопленчатые, мелкоскладчатые, сухие, матовые; в) толстопленчатые с приподнятыми краями, блюдцеобразные, с иногда имеющимися радиальными отдельными мелкими складками; г) колонии сухие, мелкоскладчатые, мучнисто-белые, нередко срастающиеся с агаром; д) колонии зернисто-складчатые, сочные, влажно-блестящие, толстые с неровными слегка диффузными краями (табл. 2).

Образование однотипных вариантов нами наблюдалось у некоторых видов неспороносных бактерий рода *Bacterium* и *Pseudomonas*, у актиномицетов, микобактерий и др. Такое проявление однотипности вариантов в процессе изменчивости культур определяется однородностью живого вещества и происходит у близких между собой организмов. По этим вариантам можно судить о филогенетической близости исходных культур или о принадлежности изучаемых организмов к одному и тому же виду. На этом основан метод экспериментальной изменчивости для установления вида в классификации бактерий и других микробов (см. далее).

Разнообразие форм и вариантов в культурах отражает степень полиморфизма вида. Как клеточный, так и культуральный полиморфизм имеют определенную органическую связь с видовой изменчивостью. Среди множества нестабильных клеточных элементов или среди нестабильных вариантов культуры появляются отдельные особи или отдельные колонии с наследственно закрепленными признаками того же свойства. У дрожже-

вых организмов *Saccharomyces cerevisiae* мы (1934а) получали стойкие варианты с признаками, которые выявлялись у клеточных особей, как проявление индивидуальной изменчивости или полиморфизма. Индивидуальная изменчивость предрешает в определенном смысле изменчивость видовую. При видовой изменчивости стабильные варианты повторяют или воспроизводят те признаки, которые выявляются при полиморфизме.

Таблица 2

Образование однотипных вариантов разными видами споровых бактерий

Виды бактерий	Исходного штамма	Тип строения колоний				
		Полученных вариантов				
		„а“	„б“	„в“	„г“	„д“
<i>Bac. mesentericus</i> . . .	Морщинистый, „а“	+	—	+	—	+
„ <i>licheniformis</i> . . .	Тонкопленчатый, „б“	+	+	—	+	+
„ <i>cereus</i>	Толстые, блюдцеобразные, „в“	+	+	+	—	+
„ <i>subtilis</i>	Сухие, мелко складчатые, „г“	+	—	+	+	+
„ <i>brevis</i>	Гладкие с ворсинчатыми краями, „д“	+	—	+	—	+

Примечание. Плюс — варианты с данным признаком получены, минус — варианты с данным признаком не получены.

Видовая изменчивость микроорганизмов

Рост и развитие организма, его реакция на воздействия окружающей среды протекают в пределах определенной нормы, свойственной каждому виду в отдельности и обусловленной наследственностью. Происходящие в пределах этой нормы изменения не затрагивают породных или видовых свойств до тех пор, пока внешняя среда соответствует потребностям организма. Когда же меняется среда, когда она перестает быть привычной для нормального роста организма, последний либо перестает развиваться и рано или поздно погибает, либо приспосабливается к новым условиям, меняя свои видовые свойства. Получаются новые варианты с новыми наследственными признаками, новыми требованиями.

В лабораторной практике нередко приходится наблюдать образование вариантов под влиянием изменившейся среды или при воздействии внешних факторов. В литературе накопился огромный материал по видовой изменчивости микроорганизмов. Наследственно закрепленные варианты получены у разных представителей бактерий, актиномицетов, грибов, водорослей, простейших, вирусов растительных и животных, бактериофагов, актинофагов и др. Они имеют различное наименование — мутации, длительные модификации, сальтации, приспособительные адаптации, скачкообразные и прерывистые вариации и т. д.

Все эти формы изменчивости имеют наследственный характер. При этой изменчивости меняются видовые свойства микроба, причем затрагиваются как внешние морфологические и культуральные признаки, так и

биохимические и биологические. Вновь приобретенные свойства и признаки передаются клеткам всей популяции.

Новые наследственные варианты образуются через изменения отдельной какой-либо клетки в культуре. Среди индивидуальных различий в популяции появляются такие, которые захватывают видовые качества и закрепляются в потомстве.

Образование наследственных вариантов происходит под влиянием внешних воздействий и, как правило, носит адаптивный характер. Часто варианты получаются в старых культурах без специальных воздействий извне. В данном случае действующим фактором является изменившаяся среда. Последняя с возрастом культуры в корне меняет свой состав и свойства, в ней исчезают исходные элементы питания, синтезируются новые, накапливаются различные продукты обмена, меняются физические и химические свойства ее и т. д. Словом, среда становится совершенно иной, иногда явно неблагоприятной. В такой среде клетки погибают в массовом количестве. В ней содержится много полуживых или субвитальных клеток, а также и таких, у которых наследственность сильно расшатана. При расसेве на свежий питательный субстрат в таких случаях вырастают колонии с новыми признаками. Получаются варианты с различными показателями морфологического и физиологического свойства.

Уже при первом расसेве культуры на агаризованную среду, как отмечалось раньше, можно обнаружить варианты с различными культуральными признаками. Наряду с исходными появляются бугристые, складчатые, слизистые, хорошо растущие и едва видимые колонии. При микроскопировании отмечается не меньшее разнообразие клеток. Полученные варианты часто отличаются друг от друга биохимическими показателями. Одни из них разжижают желатину быстро, другие медленно, а третьи вовсе не разжижают. То же самое отмечается в отношении брожения молока, сахаров и других ферментативных процессов.

У кишечной палочки наблюдается образование стабильных вариантов, которые теряют способность образовывать газ из сахаров. Одни варианты клубеньковых бактерий утрачивают способность образовывать клубеньки на корнях бобовых растений, другие варианты — сбраживать сахара. У азотобактера образуются варианты неспособные фиксировать азот и развиваться на безазотистых средах. У патогенных и фитопатогенных бактерий получаются авирулентные культуры. У актиномицетов удается получать новые варианты с весьма большой антибактериальной активностью, но наблюдается также и образование вовсе неактивных вариантов.

Наследственные изменения у микробов возникают под влиянием различных специальных воздействий — физических, химических и биологических. Устойчивые варианты получаются при воздействии температурой, ультразвуком, лучистой энергией и др. Большое внимание уделяется лучам Рентгена, излучениям радия, а в последнее время ядерным излучениям урана, тория, а также влиянию искусственных изотопов. Мощным агентом являются и ультрафиолетовые лучи. Под влиянием лучистой энергии получено много практически важных вариантов, имеющих большое производственное значение. Например, получены сверхактивные варианты гриба *Penicillium chrysogenum* — продуцента антибиотика пенициллина, культуры актиномицета — *Act. streptomycini*, по своим антибиотическим свойствам во много десятков раз превосходящие исходные штаммы. Под влиянием рентгеновских лучей получены многочисленные варианты у грибов и дрожжей, которые отличались от исходных комплексом признаков (Филиппов, 1932; Рохлина, 1930, 1954). У стафилококков под действием этих лучей утрачивается способность образовывать токсический фактор — дермонекротин и гемолизин. Под влиянием бета- и гамма-лучей были по-

лучены варианты с нитчатым строением клеток от бактерий, которые никогда не образуют нитевидных форм.

Наследственно стойкие изменения под влиянием ультрафиолетовых лучей были получены у разных представителей бактерий и грибов. Описаны варианты с измененными культуральными, морфологическими и биохимическими признаками. Большое внимание уделяется так называемым зависимым, или дефективным, вариантам, утратившим способность синтезировать отдельные вещества роста или витамины. У кишечной палочки получено более 30 вариантов, нуждающихся в дополнительных веществах роста — пиримидине, пурине, треонине, пролине, фенилаланине, метионине, триптофанае, аргинине, цистине и др. (табл. 3).

Таблица 3

Образование вариантов кишечной палочки, нуждающихся в дополнительных питательных веществах и других форм

Дополнительное вещество	Условия образования варианта				Дополнительное вещество	Условия образования варианта			
	спонтан-ные	рентгенов-ские лучи	ультра-фиол. лучи	горчи-чный газ		спонтан-ные	рентгенов-ские лучи	ультра-фиол. лучи	горчи-чный газ
Пиримидин		1	—	2	Гомоцистин . . .		1		
Пурин . . .		1		2	Тиамин	1	4		
Треонин . .	1	1		2	Никотинамид . . .		2		
Пролин . .	2	2	1	2	Биотин		2		
Фенилаланин		2		2	Р-аминобензойная к-та		1		
Метионин . .	2	5		2	Пантотеновая . .		1		
Триптофан . .	2			2	к-та		1		
Аргинин . .	1	1	1		Пиридоксин . . .		1		
Цистин . .		4	1		Сульфит устойчив.	1			
Лейцин . .		2			Сульфид »	1			
Лизин . .		1			Резистентные к хло-руксунокислороду натрия		2		
Глютамино-вая к-та . .					Резистентные к хло-ристу литию . . .		2		
Глютамин . .		1			Лактозу ферменти-рующие	3			
Гистидин . .		1			Резистентные к гор-чичному газу, рентгеновским лучам и УФ . .	2			
Изолейцин . .		2							
Тирозин . .		3		2					

Примечание. Цифры означают число повторных выделений варианта, полученных разными исследователями (Из книги «Генетика микробов». Catcheside, 1951).

Значительное число зависимых вариантов получено у гриба нейроспора — *Neurospora* (Kaplan, 1952).

Аналогичные результаты достигаются при воздействии химическими агентами. Большое внимание уделяется колхицину и горчиному газу. Этим веществам приписывают особое свойство вызывать изменчивость у высших и низших организмов. Однако исследования показывают, что такое свойство присуще многим другим химическим соединениям. Какой-либо специфики ни у колхицина, ни у других химических веществ нет. Демерец с сотрудниками различает три типа химических веществ по силе

действия на изменчивость микроорганизмов. Сильно действующие — формалин, фенол, перекись водорода, α -динитрофенол, марганец, железо; слабо действующие — борная, уксусная, муравьиная кислоты, тринитрофенол, акрифлавин, кофеин, некрозин и др.; очень слабо действующие или совсем неэффективные соединения — аммиак, медный купорос, трехвалентное железо, двухвалентный кобальт, двухвалентный стронций и др.; к недействующим химикатам относятся едкий натрий, едкий калий, сулема, молочная, серная, фосфорная, азотная, соляная кислоты, азотнокислое серебро и многие другие (цит. по Kaplan, 1952).

Следует отметить, что образование вариантов, наследственно стойких и нестойких, происходит в культурах и без специальных воздействий какими-либо агентами, причем получают в основном такие же типы вариантов, которые отмечаются и при воздействии указанных агентов. В своих исследованиях мы (1933, 1934а) сопоставляли варианты, полученные спонтанно, без специальных воздействий, у дрожжевых организмов — *Sporobolomyces* и *Saccharomyces*, с вариантами, которые были получены одновременно Надсоном и Филипповым (1932) под влиянием радона и лучей Рентгена. В том и другом случае получались однотипные расы дрожжей (см. также Надсон и Рохлина, 1932; Рохлина, 1954).

Курылович с сотрудниками воздействовал ультрафиолетовыми лучами на культуры актиномицетов и грибов, образующих антибиотики. Одновременно производились анализы изменчивости культур без всякого воздействия. В обоих случаях получались варианты, одинаковые по активности (Красильников, 1955в).

Однотипность образования вариантов часто отмечается в микробиологической лабораторной практике, что говорит о большой значимости наследственности организма.

Из биологических факторов, способствующих образованию вариантов, привлекают внимание в последнее время фаги и антибиотики. Эти агенты оказывают огромное влияние на изменчивость микробов. Под их воздействием образуются разнообразны варианты, характерной особенностью которых является устойчивость к данным раздражителям.

Изменения, получаемые тем или иным путем у микроорганизмов, часто имеют коррелятивный характер. Если изменяется один признак, как правило, изменяются и некоторые другие признаки или свойства. Эта корреляция может быть между культуральными, морфологическими и биохимическими или физиологическими признаками, а также только между биохимическими показателями. Например, у некоторых молочнокислых бактерий способность сбраживать сорбит и маннит связана с утратой способности синтезировать полисахарид, от которого зависит специфическая агглютинация. Отдельные штаммы золотистого стафилококка, обладающие способностью усваивать только естественный пролин, приобретают способность ассимилировать оба изомера, когда теряют пигмент и превращаются в бесцветные варианты. Коррелятивная связь химических и серологических свойств отмечалась у разных вариантов холерного вибриона, полученных при различных условиях культивирования и на разных средах. С переходом гладких вариантов в бугристые утрачиваются биохимические свойства у многих бактерий, меняются серологические свойства и т. д. Утеря слизистой капсулы у бактерий резко изменяет антигенные свойства их. То же самое наблюдается и при утере жгутикового аппарата. У микроорганизмов многие другие внешние признаки так или иначе коррелируются с внутренними биохимическими процессами. Изменения биохимической функции сопровождаются изменением внешних микроскопических показателей и прежде всего состояния протоплазмы (Мейсель, 1950; Иерусалимский, 1949; Стефенсон, 1951; Дюбо, 1948; Сахаров, 1952 и др.).

В практике изучения микробов далеко не всегда удается отметить кор-

релятивную связь функции и формы. Нередко получают варианты, которые отличаются только биохимическими или физиологическими свойствами; каких-либо внешних изменений современными методами не удается уловить. У капсульных бактерий получают варианты с признаками, которые не зависят ни от капсулы, ни от других цитоморфологических признаков. При одних и тех же внешних показателях нередко образуются варианты с весьма различными физиологическими отправлениями. От одной и той же культуры дрожжей, актиномицетов и бактерий получают варианты, пигментированные в красный, розовый, желтый цвет и вовсе бесцветные, варианты, сбраживающие сахара и не сбраживающие, разлагающие крахмал и не разлагающие и т. д.

Коррелятивная связь проявляется заметно только в тех случаях, когда та или иная функция организма связана с определенными частицами протопласта, микрозомы, хондриозомы или другими, видимыми в микроскоп корпускулами живого вещества. Например, капсульный антиген связан с полисахаридом слизистой оболочки. Наличие последней будет определять антигенные свойства клетки. Известно, что некоторые ферменты адсорбированы на поверхности хондриозом. Изменение последних вызывает на изменение определенного биохимического процесса. Ряд признаков связан с хроматиновыми структурами. Изменение этих структур так или иначе будет отражаться на изменении определенных физиологических функций и вообще на биологических проявлениях организма.

Корреляция может проявляться только между физиологическими и биохимическими признаками. Например, у некоторых молочнокислых бактерий способность сбраживать сорбит и маннит связана с утратой способности синтезировать полисахариды, от чего зависит специфическая агглютинация. Отдельные штаммы золотистого стафилококка, обладающие способностью усваивать только естественный пролин, приобретают способность ассимилировать оба изомера, когда теряют пигмент и превращаются в бесцветные варианты.

Коррелятивная связь химических и серологических свойств проявляется у разных вариантов холерного вибриона, полученных при различных условиях культивирования. Имеются и другие проявления коррелятивной связи физиологических и биохимических процессов при изменчивости микроорганизмов. Надо полагать, что изменчивость всегда затрагивает ряд признаков, коррелятивно связанных между собой, но не всегда эта связь выявляется современными методами анализа.

Адаптивная и направленная изменчивость

Лабораторный опыт показывает, что микробы после длительного пребывания в непривычной для них среде с неусваиваемыми источниками питания начинают усваивать эти последние, а среда становится привычной и даже обязательной. Например, если в среде с мальтозой как единственным источником углеродистого питания выращивать дрожжи, которые не сбраживают данный сахар, то спустя некоторое время (иногда длительное, через большое число пересевов) они приобретают способность сбраживать этот сахар. У дрожжей образуется новый фермент — мальтаза, клетки изменяются физиологически, становятся новым вариантом (Косиков, 1950; Кудрявцев, 1954).

Такую физиологическую перестройку можно вызвать у бактерий, актиномицетов, грибов и других микробов по отношению к многим источникам питания — углеродистым, азотистым, органическим и минеральным.

Первый случай такой приспособительной изменчивости у бактерий был описан Вортманом, затем подобное же явление наблюдал Мечников. Косяков показал, что бактерии могут быть «приучены» к антисептикам — бор-

ной кислоте, сулеме, буре и др. Он наблюдал привыкание сибиреязвенного бацилла, оспенной палочки и других бактерий к высоким концентрациям указанных ядов. Привыкание это происходило постепенно, начиная с малых доз. Нейссер и Массини наблюдали приспособление кишечной палочки к молочному сахару. Путем длительного воспитания на среде с этим сахаром бактерии начинают сбрасывать его и ассимилировать. Паратифозная палочка — *Bact. paratyphi* — «в» адаптируется к раффинозе, а тифозная — *Bact. typhi* — к лактозе, сахарозе, рамнозе, дульциту и изодульциту. Такое же приспособление к сахарам отмечается у дизентерийной палочки и других бактерий кишечной группы (см. Калина, 1953; Кудлай, 1954; Елин, 1954; Муромцев, 1953).

Описан ряд бактерий среди спороносных и неспороносных, молочнокислых, которые сравнительно легко адаптируются к рамнозе.

Адаптивные изменения наблюдаются и по отношению к источникам азотного питания. Штаммы *Clostridium* можно заставить разлагать казеин и желатину, применяя тот же метод воспитания. Тифозные и паратифозные палочки сравнительно легко приспосабливаются к источникам минерального питания, к аммонийным солям.

Способность разжижать желатину можно привить дрожжевым организмам из рода *Saccharomyces*. Некоторые штаммы азотобактера — *Az. chroococcum* не растут на белковых средах (МПА), но путем постепенного «приучивания» они начинают ассимилировать их. Получаются новые формы или варианты, хорошо развивающиеся на средах с органическим азотом. Если азотобактер выращивать длительное время на среде, содержащей азот, то у него утрачивается способность фиксировать молекулярный азот.

Многие сапрофитные бактерии из рода *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Bacillus* и др., не развивающиеся на средах с минеральным азотом, в процессе приспособления приобретают способность ассимилировать его.

В литературе описаны многочисленные случаи количественного и качественного изменения ферментативных свойств у бактерий. Под влиянием питательных веществ среды клетки микроорганизмов вырабатывают соответствующие ферменты. Образование таких адаптированных ферментов отмечается у многих бактерий, грибов, дрожжей, актиномицетов и простейших. Например, у некоторых экспериментально полученных вариантов дрожжей, лишенных фермента цитохромоксидазы, последняя начинает синтезироваться под влиянием кислорода. Эфрусси и Слонимский показали, что данный фермент индуцируется молекулами кислорода непосредственно в протоплазме. В этом процессе новообразования прямое участие принимают специфические частицы плазмы, не связанные с ядерными элементами (Слонимский, 1956).

Адаптивные ферменты — галактозидаза, мальтаза и другие обнаруживались у дрожжевых организмов разными исследователями. Синтез новых ферментов под влиянием специфических субстратов наблюдается у представителей различных видов бактерий — *Bact. coli*, *Bact. typhi*, *Bact. typhi-murium*, *Bact. lactis aerogenes*, у спороносных бактерий, микобактерий, актиномицетов и прочих форм микроорганизмов.

Широко известны микробы, которые вырабатывают для защиты от пенициллина фермент пенициллиназу. У экспериментально полученных пенициллинустойчивых вариантов этот фермент образуется в строго приспособительном порядке. Выявлены некоторые условия, которые ускоряют или замедляют процесс образования пенициллиназы. Установлено, что для появления последней достаточные дозы пенициллина 0,004 ед/мл или 8×10^{-9} М. Клетки, обработанные пенициллином при 0° и затем смытые от него, при последующей инкубации в среде без пенициллина, образуют пенициллиназу в 30 раз быстрее, чем необработанные клетки.

В отдельных случаях адаптации авторы пытаются вскрыть механизм образования ферментов. Определенный интерес представляют в этом отношении работы Моно с сотрудниками, Эфрусси и др., Хиншельвуда с сотрудниками и др. Установлены некоторые моменты последовательного синтеза и промежуточные продукты образования фермента — β -галактозидазы у кишечной палочки, у *Bact. lactis aerogenes*, у *Saccharomyces cerevisiae*. Выявлены отдельные факторы, влияющие на процесс синтеза энзимов. Кальций, магний, железо и некоторые другие микроэлементы оказывают существенное влияние на образование протеазы (разжижающей желатину) у протей, фосфатазы — у пропионовокислых бактерий. Доказано, что для синтеза энзиматических систем требуются особые дополнительные вещества — коэнзимы, витамины, отдельные аминокислоты и другие соединения. Эти вещества входят в состав ферментов либо как функциональная часть молекулы, либо как связующий компонент.

На процессы новообразования ферментов оказывают большое влияние внешние условия — температура, pH среды, различные химические и физические агенты. Воздействие это может быть прямым и косвенным. Организмы реагируют на внешние воздействия различно, в зависимости от характера и природы действующего агента (Шпигельман и Халворсон, 1956; Поллак, 1956; Нокс, 1956; Стефенсон, 1951 и др.).

Не все энзимы одинаково быстро образуются в процессе приспособления организма. Одни из них синтезируются под влиянием специфического индуктора быстро, другие медленно, а третьи в условиях лабораторного эксперимента вообще не удается получить. На основании этого Карстрем подразделяет ферменты на адаптивные и конститутивные. Первые, по мнению автора, образуются клетками как специфический ответ на соответствующий субстрат; вторые всегда имеются в клетках как составная часть живого вещества. Они не зависят от субстрата, их специфический синтез не поддается экспериментальному изучению.

Такое подразделение следует понимать весьма условно. Исследования показывают, что нет достаточных оснований к тому, чтобы предполагать наличие каких-либо принципиальных различий между адаптивными и конститутивными ферментами. По-видимому, все ферменты можно получать путем индуцирования специфическими субстратами. Если некоторые ферменты еще не удается получать, то лишь потому, что не найдены условия для их синтеза в эксперименте.

Опыты показывают, что один и тот же энзим может быть адаптивным и конститутивным. У некоторых микроорганизмов отдельные индуцированные ферменты становятся конститутивными и наоборот. Такие превращения наблюдались у вариантов кишечной палочки: для арабинозы — Коеном, для β -галактозидазы — Ледербергом, для амиломальтазы и β -галактозидазы — Коен-Базиром и Жоли и др. (Кон и Моно, 1956).

Ферменты, принимающие участие в биосинтезе основных метаболитов (аминокислот, белков и прочих жизненно необходимых соединений), должны принадлежать к разряду конститутивных систем. Без них организм не может развиваться. Одним из таких ферментов у кишечной палочки является *n*-ацетилорниттаза, вызывающая гидролиз *n*-ацетилорнитина с образованием аминокислоты орнитина. Последний является необходимым элементом для роста указанной бактерии.

Некоторые экспериментально полученные варианты кишечной палочки лишены указанного фермента и не развиваются на среде без орнитина. В присутствии *n*-ацетилорнитина такие варианты синтезируют *n*-ацетилорниттазу. Следовательно, последняя у исходного штамма *Bact. coli* является конститутивным ферментом, а у варианта ее — адаптивным. Аналогичные явления наблюдались и в опытах с другими микробами. Эти данные сви-

детельствуют об относительности подразделения ферментов на адаптивные и конститутивные.

Сравнительное изучение адаптивной β -галактозидазы и конститутивной β -галактозидазы у кишечной палочки или адаптивной пенициллиназы и конститутивной пенициллиназы у спороносной палочки — *Bac. subtilis* показывает, что существенного различия между ними нет. Сродство с субстратом, степень активации ионами, коэффициент тепловой инактивации, иммунохимическая специфичность как у адаптивных, так и у конститутивных ферментов совершенно одинаковы.

Установлено, что во многих случаях клетка реагирует образованием фермента моментально или почти моментально на раздражение, вызываемое веществом субстрата. Образование некоторых ферментов происходит не в процессе длительного приспособления культуры, не в последующих поколениях размножающихся индивидов, а в той же самой клетке, которая вошла в соприкосновение с веществом. В такой клетке под влиянием специфического субстрата происходит перестройка протопласта или части его. В результате перестройки клетки приобретают новые свойства. Так возникают новые варианты.

Вызвать образование ферментов в клетке могут только те вещества, которые в состоянии возбудить соответствующую реакцию у метаболизирующей особи. Энзимы образуются в строгом соответствии со спецификой субстрата. Галактозидаза синтезируется под влиянием галактозы, мальтоzymaза под влиянием мальтозы, арабиноза индуцирует фермент арабиразу и т. д.

Индукторами могут быть не только субстраты, находящиеся в питательной среде, но и вещества, синтезированные в клетке. Соединения, образующиеся в результате одной ферментативной реакции, служат субстратом для других ферментативных процессов или индуктором для синтеза новых ферментов.

Вновь образовавшиеся ферменты могут сохраняться в культурах микробов и после того, как вещества, вызвавшие их появление, исчезнут в среде. Длительность передачи по наследству последующим поколениям способности вырабатывать ферменты различна в зависимости от организма, фермента и внешней среды. Образование бактериями адаптивной нитразы, цитохромоксидазы (под влиянием кислорода) и β -галактозидазы прекращается немедленно после того, как будут удалены из среды индукторы. У дрожжей, адаптированных к галактозе, фермент галактоzymaза продолжает вырабатываться длительное время в ряде многочисленных поколений, развивающихся в отсутствие галактозы. Пенициллиназа синтезируется клетками некоторых адаптированных штаммов *Bac. subtilis* при развитии на средах без пенициллина.

Чем длительней культура находится под воздействием специфического субстрата, тем сильнее закрепляется в наследстве способность вырабатывать определенный фермент. Если вариант, утративший адаптивный энзим, снова выращивать на среде с тем же индуктором, то способность к вторичному образованию фермента наступает быстрее и закрепляется прочнее.

Адаптивные ферменты весьма специфичны в отношении субстрата, вызвавшего их синтез. Некоторые из них более специфичны, чем антитела, получаемые при иммунизации животных. При помощи адаптивных ферментов удается иногда подразделить штаммы бактерий, которые не различаются между собой по антигенным показателям. Благодаря высокой специфичности адаптивные ферменты используются в качестве реактивов при анализе многих органических соединений для дифференцирования и распознавания отдельных веществ.

Адаптивные энзимы являются первым проявлением изменчивости орга-

низма; через них питательный субстрат становится внутренним составным элементом живого вещества. Эти энзимы являются как бы воротами, через которые внешнее входит во внутреннее, неживое становится живым. Они определяют механизм приспособительной изменчивости организма. Изучение образования адаптивных энзимов у микроорганизмов, возможно, вскроет и некоторые вопросы видовой изменчивости вообще.

Путем соответствующего воспитания можно изменять природу микроба в отношении таких свойств, которые как будто не связаны с ферментативной деятельностью его. Например, можно приучить культуру бактерий или актиномицета к повышенным концентрациям солей или к повышенной температуре и, наоборот, термофилов и галофилов можно превратить в мезофилы.

Касаясь этого типа адаптации, некоторые исследователи отмечают, что и здесь не исключается первостепенное значение ферментов. Последние косвенно изменяют свои свойства или заново синтезируются под влиянием внутренних индукторов, образовавшихся в клетке при изменившихся условиях роста. Наличие в клетках таких индукторов доказано экспериментально Станнером (1956). Типичная индуцируемая пирокатехаза образуется клетками *Pseudomonas* при наличии в среде триптофана, но не пирокатехина. Триптофан является отдаленным предшественником пирокатехина. Образование таких внутренних индукторов может происходить в клетке под влиянием различных агентов — физических, химических и биологических.

Многие организмы нуждаются для своего развития в дополнительных питательных веществах и не растут без них на специальных синтетических средах. Путем постепенного «приучивания» к среде с понижающимися концентрациями этих веществ можно заставить микроорганизмы синтезировать последние и расти на средах без них. Тифозную палочку удается выращивать на среде без триптофана, дизентерийную палочку — без никотин-амида, т. е. без веществ, которые являются необходимыми для нормального роста данных бактерий. Пропионовокислые бактерии *Bact. pen-tosaceum* уже через несколько пересевов на среде с недостаточным содержанием тиаминна приобретают способность синтезировать данный витамин и таким образом становятся независимыми в своем росте от наличия данного витамина в среде.

Адаптация микробов к фагам — явление весьма распространенное, часто наблюдающееся в лабораторной практике. Как уже сообщалось ранее, многие бактерии и актиномицеты подвергаются литическому действию фагов. Последние проникают в клетки бактерий или актиномицетов и при соответствующих условиях растворяют и разрушают их.

При взаимодействии клеток микробов с фагами образуются фагоустойчивые варианты, не поддающиеся литическому действию фагов. Устойчивые к фагам варианты получают у различных представителей бактерий (спороносных и неспороносных), актиномицетов, микобактерий и микрококков. Фаги, как отмечалось выше, специфичны, действуя на микробов определенных видов. Фаги, лизирующие клетки бактерий, называются бактериофагами, а лизирующие актиномицеты — актинофагами.

Фагоустойчивые варианты обладают хорошо выраженной специфичностью и противостоят только тем фагам, под влиянием которых образовались. Отмечается групповая, видовая и штаммовая специфичность. Фаг кишечной палочки индуцирует формирование устойчивых вариантов только у культур данной бактерии. Фаг тифозной палочки вызывает образование резистентных к нему штаммов у *Bact. typhi*; у дифтерийной палочки получают фагоустойчивые варианты под влиянием фага дифтерии — *Mycob. diphtheriae*, у туберкулезной палочки — под воздействием фага *Mycob. tuberculosis* и т. д.

Такая специфика проявляется не всегда. Известны фаги, которые одинаково активно лизируют культуры *Bact. coli* и *Bact. dysenteriae*. Описаны фаги стафилококков, которые поражают дифтерийную палочку. У актиномицетов часто обнаруживаются фаги, действие которых весьма поливалентно; они лизируют не только культуры одного и того же вида, но и штаммы разных видов и даже разных групп. Некоторые фаги *Act. streptomycini* лизируют также активно и штаммы *Act. violaceus* и *Act. griseus*.

Экспериментально полученные фагоустойчивые варианты актиномицетов или бактерий нередко приобретают резистентность к другим видам фагов. Однако устойчивость к неспецифическим фагам менее выражена.

Фагоустойчивые варианты обладают различной стабильностью в зависимости от вида микроба, особенностей фага и внешних условий. В одних случаях штаммы длительно сохраняют резистентность к фагу, в других — устойчивость быстро утрачивается.

Устойчивые к фагу варианты отличаются от исходных культур некоторыми другими свойствами: изменяются антигенные показатели, вирулентность и отдельные биохимические функции. Нередко с образованием резистентности штаммы актиномицетов-антагонистов становятся менее активными или вовсе не активными в отношении бактерий. Высокоактивные штаммы *Act. streptomycini* часто под влиянием фагов утрачивают способность синтезировать стрептомицин.

Адаптация фагов. В процессе взаимодействия фагов с клетками актиномицетов или бактерий происходит их взаимное приспособление. Неактивный фаг, не растворяющий и не поражающий культуру актиномицетов, после длительного совместного роста приобретает способность лизировать его клетки.

Фаги, вызвавшие образование адаптированных культур актиномицетов, могут в процессе приспособления изменяться и адаптироваться сами к резистентным вариантам. Последние лизируются под влиянием адаптированных фагов; при определенных условиях они в свою очередь образуют новые штаммы, устойчивые к адаптированным фагам и т. д. Таким способом можно получать непрерывный ряд адаптированных вариантов — культур микробов, с одной стороны, и фагов, — с другой.

Адаптивный характер изменчивости фагов может резко меняться в зависимости от культуры хозяина микроба, на котором прививается данный фаг. При содержании актиофага на одной культуре актиномицета получают весьма активные штаммы его с широким спектром действия, а при выращивании с другой культурой актиномицета образуются адаптированные варианты фага с малой активностью и небольшим спектром действия.

Адаптация микробов к антибиотикам. Наиболее ярко выражено приспособление микроорганизмов к лекарственным и особенно антибиотическим веществам. Широко известна приспособляемость бактерий к пенициллину, стрептомицину, ауреомицину, тетрациклину и многим другим антибиотикам. К антибиотикам адаптируются различные виды спороносных и неспороносных бактерий, кокков, микобактерий, актиномицетов, грибов, дрожжей, простейших и даже насекомых. Описаны многочисленные случаи привыкания к антибиотикам различных патогенных микробов: возбудителей кишечных заболеваний, сибирской язвы, туберкулеза, дифтерии, чумы, кожных заболеваний и прочих.

Наблюдения показывают, что к антибиотикам приспособляется не вся культура, а единичные ее клетки. Чем выше концентрация антибиотика в среде, тем меньшее число клеток выживает и адаптируется к нему. Культуры, адаптированные к малым дозам антибиотика, как правило, переносят небольшие концентрации их в среде. Культуры, адаптированные к высоким дозам, развиваются на средах с большими концентрациями антибиотика.

Адаптация микробов к антибиотикам, как и в других случаях приспособительной изменчивости, протекает направленно и специфично. Устойчивость вариантов проявляется только по отношению к тому антибиотику, под влиянием которого они образовались. Если бактерии подвергаются воздействию стрептомицина, то получают резистентные варианты к стрептомицину. Под влиянием пенициллина образуются пенициллину-устойчивые варианты, а под влиянием ауреомицина — ауреомицину-устойчивые штаммы и т. д. Такая специфика постоянна и закономерна. Ею можно пользоваться в некоторой мере для дифференцирования и распознавания антибиотических веществ и их продуцентов.

Во многих случаях специфичность резистентности у экспериментально полученных вариантов является не абсолютной. Приобретая устойчивость к одному антибиотику, бактерии нередко становятся менее чувствительными и к некоторым другим антибиотикам. Однако устойчивость к другим препаратам бывает выражена значительно слабее, чем к антибиотику, под влиянием которого варианты образовались.

Микробы могут адаптироваться одновременно к двум-трем и более антибиотикам, если их выдерживать в смесях соответствующих препаратов. Например, при воздействии на стафилококк смесью стрептомицина и пенициллина получают варианты, устойчивые к этим двум антибиотикам. Получены формы бактерий, устойчивые одновременно к пенициллину, стрептомицину, эритромицину, затем к эритромицину, карбомицину, стрептомицину, ауреомицину и к антибиотикам в других сочетаниях.

Приобретенная резистентность к антибиотикам закрепляется и передается по наследству длительному ряду поколений микробов. Адаптированные варианты сохраняются в течение многих пересевов на среды, не содержащие антибиотика. Чем длительнее воздействие антибиотика на клетки микробов, тем прочнее закрепляются приобретенные свойства резистентности. Наследственно закрепленная устойчивость к антибиотику может быстро утрачиваться, если воздействовать на культуру некоторыми другими специально подобранными антибиотическими веществами или химическими реактивами. Например, хлорамфеникол снимает резистентность к пенициллину у стафилококка. Отмечается и обратное явление: усиление резистентности к антибиотикам под влиянием отдельных веществ.

С приобретением устойчивости к антибиотикам варианты микробов изменяют некоторые другие свои признаки. Часто утрачивается вирулентность и патогенность, исчезает способность ферментировать те или другие органические соединения, сбраживать сахара, грамположительные бактерии перестают окрашиваться по Граму, клубеньковые бактерии теряют способность формировать клубеньки на корнях бобовых растений и т. д. Изменяются не только биохимические, но и морфологические признаки. Культуры с гладкими колониями приобретают складчатое, бугристое или зернистое строение или становятся слизистыми.

Образование зависимых вариантов. Как результат длительной адаптации к антибиотикам у микробов могут образовываться варианты, которые нуждаются для роста в данном антибиотике. Получаются зависимые культуры, не развивающиеся в среде без антибиотика, подобно тому, как это имеет место при образовании витамин-зависимых вариантов.

Значительное число антибиотико-зависимых вариантов описано в литературе. Такие варианты нередко получают в лабораторной практике. Они весьма специфичны, требуют для своего роста только тех антибиотиков, под влиянием которых образовались. Антибиотико-зависимые варианты более специфичны, чем резистентные варианты. Это свойство данных вариантов можно использовать для дифференцирования антибиотиков, а равно и их продуцентов.

„Индукционная“ изменчивость микроорганизмов

Направленные изменения у микроорганизмов можно получать также методом индуцирования или «наведения» свойств. Суть этого метода состоит в том, что при совместном пребывании двух определенных видов некоторые их признаки и свойства передаются от одного вида к другому. Эти признаки передаются и при выращивании культуры в среде, содержащей продукты метаболизма или фильтраты другой культуры. Одному организму прививаются свойства другого.

Такие изменения впервые были отмечены у неспороносной палочки — *Bact. proteus* Зильбером (1928), получившим параагглютинирующий вариант протеуса под влиянием тифозной палочки. Грачева (1945) получила у кишечной палочки — *Bact. coli* штамм со свойствами другого вида той же группы *Bact. breslau*. Прохоров (1950) этим же способом превратил кишечную палочку в культуру со свойствами возбудителя мышинного тифа. Тимаков (1952) со своими сотрудниками на протяжении ряда лет изучал индуцированную изменчивость у разных бактерий кишечной группы. Культуре *Bact. coli* он прививал свойства паратифозных (типа Бреслау и Шоттмюллера), брюшнотифозных и дизентерийных бактерий, выращивая ее в среде с убитыми нагреванием культурами этих видов. Он предложил называть культуру, которой прививаются свойства, — «воспринимающей», а ту, свойства которой передаются, — «направляющей». О передаче антигенных свойств от одной культуры к другой накопилось много данных (см. Калина, 1953; Дюбо, 1948; Catcheside, 1951; Graun, 1953 и др.). Методом индукции получены варианты у разных представителей бактерий. Кроме бактерий кишечной группы индуцированию подвергаются стафилококки, многие неспороносные и спороносные бактерии, микобактерии и др. Легру и Женевре (Legroux et Genevray, 1933) превратили непигментированный, авирулентный штамм *Ps. pyocyanea* в пигментированную, вирулентную культуру. Превращение бесцветных, нефлюоресцирующих штаммов в пигментированные, флюоресцирующие культуры мы наблюдали у *Ps. fluorescens*, выделенного из ризосферы некоторых растений. Бесцветные штаммы выращивались или только сохранялись в среде с фильтратами флюоресцирующих бактерий. Спустя некоторое время при рассевах получались единичные колонии с хорошо выраженными свойствами наводящей культуры.

Александр и Лейди (Alexander a. Leidy, 1951) отмечают изменение этим методом гладких S- и бугристых R- форм у патогенной палочки — *Bact. influenzae*.

Аналогичные превращения отмечаются у спороносных бактерий. Мэннингер и Ногрэди (Manninger a. Nagradi, 1948) выдерживали вирулентную, капсулированную, неподвижную культуру сибиреязвенного бацилла — *Bac. anthracis* в фильтрате сапрофитного, некапсулированного, подвижного почвенного бацилла — *Bac. mesentericus* и получили варианты, которые отличались от исходной культуры признаками, свойственными *Bac. mesentericus*. Эти новые варианты оказались некапсулированными, со жгутиками, подвижными и авирулентными. Томчик (Tomcsik, 1949) не подтвердил полностью эти данные, но в то же время отмечал, что бескапсульные варианты *Bac. anthracis* обладали антигеном, одинаковым с антигеном направляющей культуры — *Bac. mesentericus*.

Наведение свойств этим способом наблюдалось у менингококков (Alexander a. Redman, 1953), тифозных и паратифозных бактерий, у дизентерийных палочек, у возбудителей дифтерии, микрококков и других представителей бактерий.

Мы сообщали данные своих исследований о прививке клубеньковым бактериям новых свойств вирулентности, т. е. способности образовывать

клубеньки на корнях чуждых им бобовых растений (Красильников, 1945б).

Как известно, клубеньковые бактерии образуют клубеньки на корнях определенных растений. Например, клубеньковые бактерии сои способны образовывать клубеньки только на корнях сои, бактерии фасоли — на корнях фасоли, бактерии люпина — на корнях люпина и т. д. Соответственно этой специфике данные бактерии подразделяются на виды — *Rhizobium japonicum* (sojae), *Rh. phaseoli*, *Rh. lupini* и т. д.

Не все клубеньковые бактерии имеют столь строгую специфичность. Некоторые из них могут образовать клубеньки на корнях растений, принадлежащих к разным видам и даже разным близким родам. Например, *Rh. leguminosarum* образуют клубеньки на корнях гороха, вики, чечевицы, чины; *Rh. meliloti* — на корнях люцерны, медунки и пажитника. Следовательно, среди клубеньковых бактерий имеются виды, строго специализированные к одному только виду растений, и бактерии с групповой специфичностью.

Путем воспитания бактерий той и другой группы на средах с фильтра-тами бактерий направляющих культур нам удалось изменить специфичность их и привить свойства вирулентности направляющей культуры. Клубеньковые бактерии гороха, вики и донника приобрели способность образовывать клубеньки на корнях чуждых им растений — клевера, люцерны; бактерии акации начали образовывать клубеньки на корнях гороха и люпина, а бактерии конских бобов — на корнях фасоли и люцерны (табл. 4).

Таблица 4

Изменение специфики вирулентности у клубеньковых бактерий методом индукции

Направляющие культуры	Воспринимающие культуры							
	гороха	вики	люцер-ны	кон-ских бобов	фасоли	акации	клевера	донни-ка
<i>Rhizobium trifolii</i>	+	+	+	—	—	—	+	+
„ <i>meliloti</i>	+	+	+	+	—	+	+	+
„ <i>phaseoli</i>	—	—	—	+	+	—	—	—
„ <i>leguminosarum</i>	+	+	—	—	—	+	+	—

Примечание. Плюс означает, что прививка удалась, воспринимающие культуры приобрели свойства направляющих бактерий; минус — что свойства не привились.

Не все клубеньковые бактерии удастся изменить в указанном направлении и не все направляющие культуры способны передавать свою специфику другим видам бактерий.

Из девяти испытанных видов четыре не восприняли специфики наводящих культур. Не воспринимают новые свойства многие культуры, принадлежащие к одному и тому же виду. Например, из двенадцати культур клубеньковых бактерий фасоли, выделенных из разных мест, семь не изменили своей специфики. Больше того, не все варианты, полученные экспериментально от одной и той же культуры, поддаются указанной изменчивости. Из двадцати вариантов клубеньковых бактерий клевера — *Rh. trifolii* более половины не восприняли вирулентности наводящей культуры, которой служил исходный штамм *Rh. trifolii* (Красильников, 1945 б, 1955б).

В последующих своих исследованиях нам удалось привить свойства вирулентности некоторым не клубеньковым бактериям из рода *Pseudomonas*. При длительном выращивании этих бактерий на средах с фильтра-

тами клубеньковых бактерий клевера и люцерны были получены штаммы, которые обладали способностью формировать клубеньки на корнях клевера или на корнях люцерны. Следует отметить, что таким изменениям подвергаются немногие культуры. Из 91 штамма разных видов и родов бактерий только два приобрели свойства направляющих культур, т. е. способность образовывать клубеньки на корнях бобовых растений.

Приобретенную вирулентность можно поддерживать неопределенно долгое время, путем пассажей с растения на растение. Вновь приобретенные признаки вирулентности часто не устраняют прежнюю специфику. Клубеньковые бактерии гороха, получив способность образовывать клубеньки на корнях клевера, не утратили способности образовывать их и на корнях гороха. То же отмечается и в отношении других вариантов бактерий, развивающихся на вике, акации, доннике, конских бобах.

Изменение свойств вирулентности у клубеньковых бактерий наблюдали Рубенчик (1953) и Петерсон (1955). Под влиянием продуктов жизнедеятельности клубеньковых бактерий клевера были получены варианты у других видов *Rhizobium* со спецификой направляющей культуры.

Баласса (Balassa, 1956) изменял специфику вирулентности у клубеньковых бактерий путем воздействия на них дезоксирибонуклеиновой кислотой соответствующих культур *Rhizobium*. В качестве направляющей культуры он брал *Rh. meliloti*. Полученной от этой культуры дезоксирибонуклеиновой кислотой обрабатывались клубеньковые бактерии сои (*Rh. japonicum*) и люпина (*Rh. lupini*). После этого культуры испытывались на вирулентность к люцерне. Клубеньковые бактерии сои после воздействия указанным метаболитом *Rh. meliloti* приобретали способность образовывать клубеньки на корнях люцерны.

Как видно из изложенного, некоторые продукты метаболизма оказывают на воспринимающие их виды бактерий определенное действие, ведущее к изменению их признаков и свойств.

Особый интерес вызывают изменения, получаемые посредством «трансформации», описанной впервые Гриффитом (Griffith, 1928). Этот автор установил, что у пневмококков типа III имеются вещества, которые могут передаваться при определенных условиях пневмококку типа II, сообщая ему свойства пневмококка типа III. Позже было показано, что эти превращения весьма специфичны и могут происходить не только в теле животных, но и в пробирках на соответствующих средах и при определенных условиях.

Вещество, вызывающее данные превращения, было выделено в химически чистом виде и хорошо изучено. Оказалось, что оно имеется только у пневмококка типа III (капсулированный, вирулентный тип) и воспринимается пневмококком типа II (непатогенный, бескапсульный). Химически очищенное вещество обладает большой трансформирующей силой. Достаточно добавить 0,003 мкг этого вещества к 2 мл соответствующей среды, чтобы превратить авирулентную некапсулированную культуру пневмококка типа II в вирулентный капсулированный вариант пневмококка типа III. Химический, энзиматический, серологический анализ, а также данные, полученные путем электрофореза, ультрафиолетовой спектроскопии и др., показывают, что активная часть вещества не содержит ни белка, ни свободных липоидов или серологически активных полисахаридов (Дьюбо, 1948; Braun, 1953; Catcheside, 1951 и др.). В основном эта часть состоит из дезоксирибонуклеиновой кислоты. Данная кислота вызывает синтез капсульного вещества. Исследования показывают, что дезоксирибонуклеат пневмококка S-варианта сходен с дезоксирибонуклеатами, полученными из других источников, например из культур бугристого R-варианта.

Но действие их различно. Первый обладает трансформирующим свой-

ством, переводит *R*-формы пневмококка в *S*-формы, а второй этим свойством не обладает. Следовательно, трансформирующее действие дезоксирибонуклеиновой кислоты, по-видимому, связано с присутствием ничтожных количеств других веществ, действие которых проявляется в присутствии указанного нуклеата.

Не все пневмококки в состоянии воспринимать трансформирующее вещество. Из большого количества экспериментально полученных бескапсульных, авирулентных вариантов готовность восприятия вещества обнаруживается только у некоторых. Следовательно, активная часть капсульного вещества пневмококка типа III может быть эффективной только тогда, когда у воспринимающей культуры имеются специальные функционально активные акцепторы, определяющие биохимическую деятельность и специфический характер клеток пневмококков.

Аустриан и Мак-Леод (Austrian a. Mac Leod, 1952) обнаружили у пневмококков, кроме полисахаридной изменчивости, еще и белковую. По их наблюдениям, у пневмококков при их превращении меняется особый соматический белок. Вместе с указанным выше веществом этот белок в разных сочетаниях может давать в процессе изменчивости культуры разные варианты.

Хьюитт (1956) превращал некапсулированный авирулентный штамм палочки инфлюэнцы в капсулированный вирулентный. Хочкисс (Hotchkiss, 1951) получил пенициллинустойчивые штаммы пневмококка из чувствительного путем выращивания последнего в среде с дезоксирибонуклеиновой кислотой, выделенной из клеток адаптированного к пенициллину штамма.

Стрептомицинчувствительные пневмококки, устойчивые к пенициллину, можно превратить в устойчивые к стрептомицину при помощи трансформирующего вещества, которое освобождается при лизисе стрептомицинустойчивых штаммов пневмококков под воздействием пенициллина. Это вещество, способное придавать культуре устойчивость к стрептомицину и передавать другие наследственные свойства от одного штамма к другому, относится не к дезоксирибонуклеиновой кислоте, а имеет иной химический состав. Оно не расщепляется ферментом дезоксирибонуклеазой. Такого же типа трансформирующее вещество превращает стрептомицинчувствительные штаммы мышиного тифа в стрептомицинустойчивые (Zinder a. Lederberg, 1952).

Явления трансформации описаны у некоторых неспорозных бактерий, имеющих слизистые капсулы. При воздействии соответствующих трансформирующих веществ они утрачивают капсулы, а вместе с этим и некоторые другие свойства или приобретают новые признаки.

По наблюдениям Циндера и Ледерберга, свойства клеток могут передаваться от одной культуры к другой при помощи особых мельчайших корпускул или частиц протопласта. Они вызывали специальным фактом лизис направляющей культуры. Продукты лизиса в виде указанных корпускул проходили через мелкопористый стеклянный ультрафильтр и поступали в клетки воспринимающей культуры. Последняя приобретала свойства первой. Зернышки — переносчики трансформирующего вещества очень малы, не более 0,1 μ в поперечнике и видимы только в электронный микроскоп. Такой способ изменения культур авторы наблюдали у бактерий мышиного тифа — *Bact. typhi murium*. В опыте брались две культуры, различающиеся между собой потребностью в дополнительных веществах роста. Одна нуждалась в гистидине, а другая — в триптофане. Помещались они в один сосуд, разделенный стеклянным ультрафильтром, каждая в отдельную половину. В результате получались полноценные культуры. Подобный способ изменения культур был назван авторами трансдукцией.

Аналогичную картину изменения культур наблюдали Броун с сотрудниками (Brown, Cherry, Moody a. Gordon, 1955) у сибиреязвенного бацилла — *Bac. anthracis*.

В своих опытах они выбрали особый фаг (лямбда-фаг), который в отличие от многих других (всего было испытано 32 фага) обладал широким диапазоном действия. Он лизировал бактерии разных видов и родов: 9 шт. из рода *Bac. anthracis*, 3 шт. из рода *Bac. cereus*, 4 шт. *Bac. cereus* var. *mysooides* и др.

Этим фагом заражалась подвижная культура *Bac. cereus*, через сутки после инкубации она фильтровалась через ультрабактериальный фильтр, фильтратом или очищенным фагом этого фильтрата заражался неподвижный вирулентный штамм *Bac. anthracis*. По прошествии суток в культуре последнего появлялись подвижные палочки. От них была получена подвижная авирулентная культура с некоторыми свойствами *Bac. cereus*.

Авторы полагают, что фаговые элементы переносят определенные частицы живого вещества *Bac. cereus* в клетки сибиреязвенного бацилла и вместе с этим передают те или иные свойства. Такой характер изменчивости у названного бацилла, по данным авторов, закономерно проявляется во всех повторных опытах. Они считают, что наблюдаемый ими способ передачи свойств от одного организма к другому отличается от способа, описанного Циндером и Ледербергом. Последние утверждали, что переносчиком служили не фаговые частицы, а особые корпускулярные элементы.

Шпигельман (Spiegelman, 1946) при изучении индуцированной изменчивости у дрожжей получил вещество, которое вызывает способность сбраживать галактозу у видов, ранее не сбраживавших этот сахар. Вещество было им названо адаптином. Природа его остается невыясненной. Методом трансдукции удастся прививать бактериям ферментативные антигенные, вирулентные и другие свойства, присущие направляющей культуре, а также получать подвижные штаммы от неподвижных, которым передается способность формировать жгутики через фаговые частицы (Baily, 1956).

К явлениям индуцированной изменчивости причисляются изменения, носящие название «рекомбинаций». Внешняя сторона этой изменчивости состоит в том, что при смешивании двух клеток различных культур образуются поколения со смешанными или комбинированными признаками исходных родительских организмов. Клетки передают свои свойства и признаки при непосредственном контакте друг с другом. Получаются новые варианты, которые называются перекомбинантами. Образование таких перекомбинантов описали Татум и Ледерберг (1947) у одного штамма кишечной палочки *K-12*. От него были получены дефектные варианты, утратившие способность синтезировать отдельные, необходимые для роста аминокислоты и витамины. С этими вариантами производились опыты «вегетативного скрещивания» (Lederberg a. Tatum, 1954).

Кишечная палочка (штамм *K-12*) после облучения ультрафиолетовыми лучами образует штаммы, которые отличаются от исходной культуры неспособностью расти на простых синтетических средах без дополнительных веществ. Эти дефектные варианты называются ауксотрофами или минус-вариантами. Одни из них нуждаются в каком-либо одном дополнительном веществе: это моноауксотрофы, другие — в двух, трех и более веществах: это полиауксотрофы.

Если ауксотрофные штаммы выращивать каждый в отдельности на полноценной питательной среде и затем 10—15-часовые культуры после тщательной промывки в солевом растворе посеять на неполноценный питательный субстрат, то роста культур не наблюдается, посев будет стерильным. Только в редких случаях вырастают единичные колонии, новые

варианты — протрофы, способные развиваться на средах без дополнительных ростовых веществ. Частота появления этих вариантов по подсчетам Ледерберга и других исследователей не превышает одной клетки на каждые 1 000 000 — 10 000 000 исходных ауксотрофов.

Наблюдения показывают, что и ауксотрофные варианты, будучи смешаны перед посевом, дают более интенсивный рост на неполноценной среде, чем это бывает в контрольных посевах.

Татум и Ледерберг, а также некоторые другие исследователи производили опыты в основном с двумя вариантами. Один из вариантов (58—161) требовал для своего роста биотин (Б-) и метионин (М-), другой — W-1177 — нуждался в треонине (Т-), лейцине (Л-) и витамине В₁ (В₁-). Оба варианта не развивались без указанных веществ на специальных минимальных средах. При смешении этих вариантов были получены штаммы, которые отличались от исходных тем, что развивались на неполноценных средах, в отсутствие биотина и метионина, а также такие варианты, которые не нуждались в треонине, лейцине и витамине В₁. Они сами синтезировали эти вещества роста. Схематически можно изобразить это так: штамм 58—161 (Б-М-) и штамм W-1177 (Т-Л-В₁-) дают вариант Б + М + Т + Л + В₁ +.

Передача свойств при смешанных культурах может осуществляться разными штаммами. Тот или другой признак или свойство передается от клетки одного штамма клеткам другого штамма. Этот признак или свойство для простоты обозначается буквой *F*. Если признак имеется, клетки или вся культура обозначается своим названием с припиской *F*⁺. Если этот признак отсутствует, то культура имеет обозначение *F*⁻. Тот или иной признак может передаваться от одного штамма с *F*⁺ ко многим другим штаммам с *F*⁻. Например, по Хайесу (Hayes, 1953), штамм или, как он называет, мутант W-677 (—CA) (стрептомицин и азид резистентный) при совместном пребывании с культурой 58-161/*F*⁺ приобретает свойства последнего и превращается в штамм W-677 CA /*F*⁺. Число таких превращений в посевах на чашки с агаризованной средой достигает 75% отсеянных и испытанных колоний. Полноценный штамм, или культура 58—161 *F*⁺ передает фактор *F*⁺ неполноценным штаммам W-677/CA /*F*⁻, 58—161/*F*⁻, W-677/*F*⁻, 58—161/CA /*F*⁻. При этом получаются новые штаммы, полноценные и довольно стойко сохраняющие приобретенные свойства в течение нескольких месяцев пребывания на питательном яичном агаре Дорсета при 4°.

Фактор *F*, определяющий тот или иной признак, не передается через фильтраты. Молодая бульонная культура 58—161/*F*⁺ фильтровалась через коллоидный фильтр с порами 0,74 м А. Р. Д. Неполноценный штамм W-677/*F*⁻ выдерживался в фильтрате, после чего при расसेве на агаризованную среду отсеивались колонии. Из 115 отсеянных колоний ни в одном случае не наблюдалось приобретения свойств направляющей культуры с *F*⁺.

Как уже отмечалось ранее, при смешении культур с отрицательным значением *F*⁻ получается стерильность посева; при смешении культуры *F*⁺ с культурой *F*⁻ посевы обладают большей продуктивностью. Например, в посевах вариантов 58—161 *F*⁺ и W-677 *F*⁻ было получено 97 колоний протрофов из общего числа 945 млн. клеток ауксотрофов; при посеве штаммов 58—161 *F*⁺ и W-677 *F*⁺ протрофов насчитывалось всего лишь 4 колонии из общего числа в 477 млн., а в посеве штаммов 58—161 *F*⁻ и W-677 *F*⁺ протрофов было 49 из 450 млн.

Как видно из приведенных данных, наибольшее число протрофов получается при посевах вариантов *F*⁺ с вариантами *F*⁻.

Неполноценные варианты кишечной палочки в опытах Хайеса были таковы: 58—161 нуждался в метионине и биотине (М-В-), ферментиро-

вал лактозу, мальтозу, маннит, галактозу, ксилозу и арабинозу, был чувствителен к колифагу T_1 и резистентен к фагу T_3 . Варианты W-677 требовали для роста треонин, лейцин и тиамин (Т-Л-В₁-), не сбраживали лактозу, мальтозу, маннит, галактозу, ксилозу и арабинозу, к фагу T_1 были резистентны, а к фагу T_3 — чувствительны.

Кроме того, эти варианты по данным Маккакаро (Massacaro, 1955) отличаются друг от друга некоторыми другими свойствами: отношением к кислотности среды, способностью поглощать краски и др.

В опытах других исследователей с кишечной палочкой K-12 получены аналогичные результаты. Дефектные штаммы, утратившие способность синтезировать ту или иную аминокислоту или витамин, приобретают ее снова при контакте с клетками, обладающими данными свойствами. Штамм У-24 в опыте Кларка (Clark, 1953), нуждающийся в биотине, фенилаланине и цистине (Б-Ф-Ц-), не растет на синтетической среде без этих веществ; штамм У-10 образует биотин, фенилаланин и цистин, но не образует треонина, лейцина и тиамина (Т-Л-В₁-) и не развивается на синтетической среде без этих соединений. После смешения таких двух организмов получают штаммы, которые хорошо растут на указанных средах и синтезируют недостающие у исходных культур вещества роста (Catcheside, 1951; Hayes, 1953; Braun, 1953; Clark, 1953; Lwoff, 1955 и др.).

Сермонти и Спада-Сермонти (Sermoniti a. Spada-Sermoniti, 1955—1956) описали образование рекомбинантов при скрещивании штаммов синих актиномицетов — *A. coelicolor*, полученных после облучения ультрафиолетовыми лучами. Один штамм (5 *me-hist*-) нуждается в метионине и гистидине и образует синий пигмент; другой неполноценный штамм (14 *pr.-glu-pigm.*-) нуждается в пролине и глютаминовой кислоте, пигмента не образует. При смешанных посевах на агаризованные полноценные среды получают колонии трех типов — исходные: а) 5 *me-hist*-, б) 14 *pr.-glu-pigm.*- и в) рекомбинанты — полноценные культуры, не нуждающиеся ни в метионине, ни в гистидине, ни в пролине, ни в глютаминовой кислоте.

Ризки (Rizki, 1954) отмечает передачу этим же способом свойства продуцировать пигменты у *Bact. prodigiosum*. Воздействуя на лейкорасу данного вида бактерий пигментированной культурой, автор обнаружил, что первая культура приобрела способность образовывать пигмент продигозин.

Некоторые исследователи находили подобную передачу наследственных свойств у пневмококков, у бактерий мышинного тифа и др. (Ephrussi, Taylor, 1951; Hotchkiss, 1954; Cavali a. Lederberg, 1953).

Кларк при изучении процесса образования рекомбинантов, установил, что он связан с плеоморфизмом культуры. Как правило, внешние воздействия, вызывающие дегенеративное развитие ауксотрофной культуры с образованием деформированных гигантских и прочих клеток, снижают число образования протрофов. Гаас и др. отмечают наличие корреляции между образованием сильно увеличенных, нитевидных и прочих полиморфных клеток и увеличением числа протрофных вариантов у ауксотрофов. По их наблюдениям, ультрафиолетовые лучи усиливают процесс рекомбинации у кишечной палочки с одновременным увеличением полиморфизма культуры. Некоторые химические вещества — перекись водорода и др. стимулируют образование протрофов (Наас, Clark, Wyss a. Stone, 1952). Григ придает большое значение зависимости появления рекомбинантов у ауксотрофов от количественного соотношения родительских исходных клеток в смеси (Grigg, 1952).

Если в смеси скрещиваемых штаммов преобладают клетки со значением F^+ , то все клетки F^- приобретают свойства F^+ . В тех случаях,

когда в смеси тех и других клеток имеется поровну, перекомбинантов будет меньше. В случаях обратного соотношения, т. е. когда клеток F^+ меньше, чем клеток F^- , число превращенных F^- в F^+ будет наименьшим (табл. 5).

Таблица 5

Влияние количественных соотношений компонентов в смеси на образование вариантов с переносом свойств клеток F^+ на клетки F^-

Число клеток в мл		Отношение $F^-:F^+$	Отношение числа F^- клеток, превращенных в клетки F^+ , после совместного пребывания (в часах)		
F^-	F^+		0,5	1	2
$4 \cdot 10^6$	$1 \cdot 10^8$	1:25	2 0/20	10/20	19/20
$4 \cdot 10^6$	$4 \cdot 10^6$	1:1	10/20	13/20	6/20
$4 \cdot 10^6$	$1 \cdot 10^6$	4:1	2 /20	0/20	3/20

Как видно из этих данных, при соотношении $F^-:F^+$, равном 1:25, из 20 испытанных клеток (колоний) все оказались вариантами, перерожденными из F^- в F^+ ; при соотношении тех же штаммов 1:1 число перерожденных вариантов оказалось равным 10 на 20 исследованных, а при соотношении 4:1 — равным 2 из 20 исследованных. Эти количества вариантов получаются через полчаса после смешения; через один час число их значительно меньше и еще меньшим оно оказывается через два часа. Ультрафиолетовые лучи усиливают плодовитость клеток F^+ , но не F^- и ускоряют созревание профага в фаг, вследствие чего увеличивается число переносчиков генов.

При образовании вариантов перекомбинантов наблюдается такая закономерность: варианты $B + M +$ (не нуждающиеся в биотине и метионине) образуются чаще, чем варианты $B - M +$ (нуждающиеся в биотине). В посеве смеси количество их достигает 14%. Варианты с признаками $B_1 + J +$ (образующие витамин B_1 и лецитин) обнаруживаются чаще, чем варианты $B_1 - J +$ или $B_1 + J -$. Варианты с признаками $T - B + M + B_1 + J +$ (нуждающиеся в трионине) получаются чаще, чем варианты с признаками $T + B + M + B_1 + J +$. Все эти данные показывают, что в живом веществе организма между признаками существует тесная связь.

Следует отметить, что подобные варианты при смешанных перекрестных посевах удается получить не у всех культур. Даже у одного и того же вида кишечной палочки только штамм К-12 дает варианты, способные к комбинированной изменчивости. Другой такой же штамм кишечной палочки (штамм В) не дает подобных вариантов. Многократные попытки получить от него варианты, которые давали бы перекомбинанты, были безуспешны.

Высказывается предположение, что штамм К-12 — гомоталлическая культура, а штамм В — гетероталлическая. Первый содержит в себе обе тенденции, мужскую и женскую, тогда как второй — только одну из них. Поэтому последняя по данному признаку не может расщепляться и давать при смешивании комбинированные варианты, как это имеет место у штаммов К-12. Штамм В однополый или асексуальный подобен некоторым несовершенным грибам, например, из группы аспорогенных дрожжей — *Torulopsis*, *Mycotorula* и др. При контакте минус вариантов гомоталлической культуры, по мнению авторов, происходит процесс слияния или обмена веществ между ними, напоминающий половой процесс у высших организмов. С этими веществами передаются и носители наследственных свойств, гены (Lederberg a. Tatum, 1954; Andersen et al., 1957).

О механизме изменчивости. Как видно из изложенного, явление изменчивости у микроорганизмов весьма разнообразно как по своему проявлению, так и по характеру реакции на внешние воздействия. Механизм изменчивости и наследования признаков остается невыясненным. Высказываются разные точки зрения и предположения, которые можно свести к двум основным — теории мутации и теории физиологического приспособления. Эти теории высказывались давно, еще со времен первых открытий изменчивости у микробов вообще. Однако не было достаточных фактических данных, подтверждающих какую-либо из теорий.

Большой интерес представляют исследования последних лет в области изменчивости. Татум с сотрудниками (1942) показал, что некоторые приобретенные ферментативные свойства у отдельных вариантов гриба *Neurospora* передаются закономерно по наследству при половом воспроизведении подобно тому, как это имеет место у высших растений. После этих наблюдений были получены аналогичные данные у дрожжей рода *Saccharomyces*, *Saccharomyces* и др. Клетки гамет двух скрещиваемых культур соединяются между собой и образуют одну зиготу со свойствами родительских организмов. При последующем размножении зиготы признаки исходных культур расщепляются в поколениях, комбинируясь в различных сочетаниях. Образуются в результате новые варианты с комбинированными признаками. Эти варианты носят название комбинантов или рекомбинантов.

Такого типа изменчивость имеет место в эволюции микроорганизмов. Однако она возможна только у видов, размножающихся половым путем, у бактерий, актиномицетов, а равно у большого числа грибов (несовершенных) и дрожжей половой процесс в полном его проявлении отсутствует. Естественно, что у таких организмов изменчивость по типу полового смещения признаков не может наблюдаться и проводить здесь какой-либо генетический анализ нельзя.

Выше приведены данные, которые показывают, что у бактерий и других микробов могут происходить наследственные изменения, имеющие определенное сходство с генетическими изменениями типа комбинаций и рекомбинаций, свойственных дрожжам. Сторонники генной мутации допускают наличие у бактерий настоящих ядер с определенным набором хромосом и геноподобных структур, определяющих закономерности процесса изменчивости. В доказательство своих предположений исследователи приводят наблюдения Татума и его сотрудников над изменениями у вариантов кишечной палочки K-12 при перекрестном контакте клеток с различными свойствами. Полученные рекомбинации идентифицируются с комбинациями, получаемыми у грибов и дрожжей при половом скрещивании.

Само явление действительно напоминает комбинации, образуемые при половом воспроизведении, однако механизм здесь, по-видимому, иной. У названных бактерий нет полового процесса в той форме, какая наблюдается у грибов и дрожжей. Прямое слияние и перемешивание живого вещества двух клеток здесь невозможно. Надо полагать, что при контакте клеток в описанных выше случаях трансдукции трансформирующее вещество переходит из одной клетки в другую через ненарушенные оболочки, а если имеются нарушения последних, то они внешне не выявляются.

Наличие трансформирующих веществ в настоящее время можно считать установленным. Оно обнаруживается у разных микроорганизмов — бактерий, актиномицетов, дрожжей, грибов. Как отмечалось выше, оно найдено у пневмококков, неспороносных бактерий, у спороносных и др. В отдельных случаях установлено химическое строение этих веществ или выявлен их химический состав.

При трансдукции трансформирующее вещество может переноситься из клетки в клетку при помощи фагов. Последние строят свое тело из жи-

вого вещества клеток бактерий (в основном из дезоксирибонуклеиновой кислоты). Когда клетки лизируются, фаги освобождаются и, если переходят на клетки другой культуры, по-видимому, переносят к ним частицы живого вещества первых клеток. Происходит смешение частиц протопластов двух разных культур, а вместе с ними перемешиваются наследственные признаки, которые затем в потомстве расщепляются с образованием новых вариантов — рекомбинантов.

Возможность поглощения микробными клетками сложных органических соединений — метаболитов микроорганизмов установлена многими исследователями у различных представителей низших существ. Было показано, что такие соединения, как витамины, ауксины, аминокислоты, ферменты, антибиотики и другие жизненно важные вещества, поглощаются клетками микробов через ненарушенную оболочку.

Доказано, что разные метаболиты микробного происхождения могут быть индукторами синтеза специфических биокатализаторов — витаминов, ферментов и прочих соединений. Пенициллин, адсорбированный клетками чувствительных бактерий, индуцирует биосинтез фермента пенициллиназы, сульфамидные препараты — парааминобензойную кислоту (ПАБК) и т. д.

Опарин и Юркевич (1949) показали, что пивные дрожжи обладают способностью поглощать из среды энзимы и пользоваться ими. Было также установлено, что поглощенные ферменты побуждают клетки к образованию собственного фермента. Косиков (1950) наблюдал образование индуцированного фермента инвертазы у дрожжевых организмов. Клетки, поглотившие инвертазу из питательного субстрата, вскоре начали синтезировать свою собственную инвертазу и пользовались ею при расщеплении сахарозы. Полученные указанным способом варианты сохраняли способность синтезировать этот фермент неопределенно долгое время и передавали такую способность по наследству длительному ряду поколений.

Антибиотические вещества или другие микробные яды, поглощаясь клетками, приводят к образованию у них противоядий, благодаря которым создаются новые, устойчивые варианты. В качестве противоядий или антитоксинов могут служить различные метаболиты, образуемые микроорганизмами. Например, ПАБК синтезируется для нейтрализации яда сульфамидных препаратов; пенициллиназа и стрептомициназа — для противодействия соответствующим антибиотикам и т. д. Резистентность штаммов к сульфамидам определяется степенью образования ПАБК. Чем выше концентрация сульфамида в среде, тем больше требуется и противоядия к нему — ПАБК. Для нейтрализации 50 мкг сульфаниламида в среде гемолитический стрептококк вырабатывает парааминобензойной кислоты 0,007 мкг; когда доза сульфаниламида увеличивается в три раза, стрептококк усиливает синтез ПАБК тоже в три раза. При увеличении концентрации в среде ПАБК в 10 раз, требуется соответственно больше и сульфаниламида, чтобы оказать антибактериальное действие (Woods, 1940).

Найдено, что парааминобензойная кислота является специфическим метаболитом, противодействующим сульфамидным препаратам. Она входит в состав витаминно-фолиевой кислоты и является жизненно важным веществом микробных клеток.

Многие метаболиты, как известно, имеют существенное значение в жизни клеток микробов, а некоторые из них совершенно необходимы: их функция определяет тот или иной жизненный процесс в клетках. Если по тем или другим причинам блокируется какой-либо из таких метаболитов, клетки становятся иными, биохимические процессы у них протекают не так, как у исходной нормальной клетки. Если данное изменение стабилизируется и передается последующим поколениям, в процессе размножения получают новые варианты.

Блокирование или изменение свойств метаболитов может происходить под влиянием антиметаболитов или метаболитов, образуемых другими видами микроорганизмов. Взаимодействие метаболитов с антиметаболитами может проявляться в различной форме и в разной степени. Антиметаболит, адсорбируясь клетками из среды, может закрепляться и входить в соединение с метаболитами, нарушая их функции. В результате такой блокировки возможно создание новых вариантов микроорганизмов.

В литературе описаны многие метаболиты, которые имеют соответствующие антиметаболиты, инактивирующие их действие. Витамин В₁, или тиамин, имеет аналога-антиметаболита — пиритиамин и неопиритиамин. Пиритиамин парализует действие тиамина. Аналогичные антиметаболиты найдены к биотину, холину, фолиевой кислоте, аскорбиновой, никотиновой кислотам, затем к аминокислотам — триптофану, метионину, глутаминовой кислоте и другим соединениям (см. Вуллз, 1954; Shive, 1952).

Во всех случаях индуцированной изменчивости — при «наведении» свойств, трансформации, трансдукции и пр. действующее вещество или индуктор перерабатывается живой протоплазмой, участвует в ряде различных биохимических превращений тех или иных метаболитов, вызывая соответствующие изменения их. Процесс передачи свойств от одного организма к другому, по-видимому, возможен только в том случае, когда между ними существует близкое филогенетическое родство. Кроме того, клетки воспринимающей культуры должны обладать соответствующим акцептором, способным связывать индуцирующее вещество наводящей культуры. Утрата этих акцепторов лишает клетку способности изменяться подобным способом.

Явление адаптации к субстрату и внешним агентам может обуславливаться другими причинами, а следовательно, иметь иной механизм. Некоторые исследователи связывают резистентность бактерий к антибиотикам или к фагам с утратой клетками особых веществ «рецепторов», которые захватывают молекулы антибиотика и удерживают их внутри или инактивируют, не нарушая целостности клетки.

В ряде случаев механизм образования устойчивости к антибиотикам обусловлен изменением проницаемости оболочек клеток или защитного барьера их. Эрлих в 1909 году показал, что нормальные трипанозомы поглощают акрифлавин, а адаптированные к нему акрифлавин-устойчивые варианты не адсорбируют его. Имеются данные аналогичного порядка и в отношении пенициллина. Некоторые пенициллин-устойчивые варианты бактерий поглощают меньше пенициллина, чем чувствительные исходные культуры. Химически очищенный мицетин, по нашим данным, поглощается дифтерийными бактериями *Mycobacterium* sp. (исходная культура) в количестве 32,5 ед., а резистентный к нему экспериментально полученный вариант — 16,0 ед. на одно и то же число клеток. По наблюдениям отдельных авторов, стрептомицин адсорбируется оболочкой некоторых бактерий и связывается в толще ее нуклеиновыми кислотами. Вследствие этого нарушается обмен веществ и жизнедеятельность клеток протекает отлично от жизнедеятельности нормальных организмов.

Сторонники теории мутаций считают, что в каждой культуре имеются мутации в очень малом количестве, не выявляемом обычными методами микробиологического анализа. По подсчетам разных исследователей на 10^7 — 10^9 обычных вегетативных клеток, развивающихся на питательных средах при обычных лабораторных условиях, приходится одна мутация. По данным других авторов, число мутаций может достигать $5 \cdot 10^2$, а также и 10^{10} (см. Braun, 1953; Catcheside, 1951).

Следует отметить, что авторы определяют число мутаций только по одному признаку. Если же учитывать вариации по различным признакам,

а их весьма много, то число мутаций неизмеримо увеличивается. В культуре выявляются варианты, устойчивые к различным агентам — антибиотикам, фагам, химическим реактивам, физическим воздействиям — температуре, лучистой энергии, УФ, рентгеновским лучам и пр. Каждый тип этих воздействий также весьма разнообразен. Антибиотиков, фагов и химических реактивов существует очень много. Каждый из них действует на клетки по-своему и к каждому должны быть заранее подготовлены мутации у микробов. Кроме того, в культуре должны существовать мутации, приспособленные к различным концентрациям и дозам каждого воздействующего агента, которых тоже достаточно много. Для каждого агента количество образуемых мутантов примерно одинаково. Следовательно, если стать на точку зрения теории мутации, то следует допустить, что в каждой культуре предсуществуют мутации, приспособленные ко всем возможным источникам воздействий и к различным дозировкам их. Другими словами, должно быть бесконечное число мутантов; почти каждая клетка культуры в той или иной степени является мутантной, что, конечно, неверно.

Предполагается, что мутации возникают спонтанно, без всякого воздействия внешних агентов и независимо от среды. Среда только отбирает уже имеющиеся в культуре мутации. При воздействии того или другого агента, будь то антибиотики, фаги, химикаты или источники физических воздействий, устойчивые к ним клетки — мутанты сохраняются, а все чувствительные формы устраняются.

Мутационная теория не в состоянии объяснить многие явления приспособительной изменчивости. Известно, что микробные клетки могут адаптироваться к антибиотикам (так же, как и к другим агентам), находясь в состоянии покоя, в лаг-фазе развития культуры. При соответствующих условиях в культуре образуется одновременно много адаптированных форм. Процент их можно повысить в значительной степени, до 1—10 и более, тогда как согласно теории мутаций число их обычно не больше 1 на 100—1000 млн. нормальных клеток.

Непонятно также явление ступенчатой адаптации бактерий ко все повышающимся концентрациям антибиотика, а равно и к другим веществам. При высеве на среды с возрастающими дозами действующих агентов частота образования устойчивых вариантов резко возрастает и процесс этот протекает заметно быстрее.

Неясен и факт образования резистентных форм одновременно к двум и более веществам. Еще менее понятно явление устранения приобретенной резистентности у вариантов при воздействии на них других антибиотиков (или других веществ). Мутационная теория также не может объяснить многих других сторон изменчивости.

Выше отмечалось, что между мутациями и адаптациями нет принципиального различия. Так называемые мутанты, возникающие в результате изменения гена, могут становиться адаптивными формами. Наследственное закрепление признаков наблюдается у совершенно очевидных адаптированных вариантов, причем эти признаки передаются через многие тысячи и миллионы поколений. С другой стороны, мутации могут быть нестойкими и сравнительно быстро переходить в исходные формы микробов.

Многочисленные наблюдения и эксперименты последних лет все больше убеждают исследователей в том, что у микроорганизмов изменчивость происходит путем физиологического приспособления к окружающей среде. Живое вещество организмов специфически реагирует на воздействие внешних агентов, меняет свои свойства соответственно качеству действующего вещества. Под влиянием субстрата-индуктора клетки прежде всего реагируют изменением ферментных систем. Многие исследователи считают, что

когда вещество индуцирует образование адаптивного фермента, то оно совместно со специфическим компонентом клетки участвует в организации синтеза данного фермента. Адаптивный фермент при длительном воздействии индуктора превращается в конститутивный фермент. Приобретенная способность может передаваться длительному ряду поколений в отсутствие вызвавшего его субстрата.

Благодаря сильно действующим агентам (так называемым мутагенным) происходит расшатывание наследственных свойств организма. Это бывает и в старых культурах микробов. Клетки с расшатанной наследственностью значительно быстрее поддаются воздействию среды. Они легче реагируют на специфические вещества и выявляют те свойства изменчивости, которые были индуцированы отдельными субстратами. Специфика последних накладывает свой отпечаток на формирование новых вариантов, иначе мутантов. Мутанты создаются средой, так же, как и адаптивные варианты. Те и другие представляют собой явление одного порядка.

Об изменчивости микроорганизмов в почве

Вопрос изменчивости почвенных микробов в условиях их естественного обитания освещен очень слабо. Имеются лишь единичные работы, касающиеся данного вопроса, да и те носят скорее умозрительный характер.

В лабораторной практике, как отмечалось выше, приходится часто иметь дело с явлением вариабельности, полиморфизма и видовой изменчивости у микроорганизмов. У спороносных бактерий — *Bac. mycoides*, *Bac. subtilis*, *Bac. mesentericus* и др. типичные культуры с характерным строением колоний становятся атипичными, образуют варианты, отличающиеся от обычной формы.

Образуются ли подобные варианты непосредственно в почве или это наблюдается только в лабораторных условиях?

Известно, что в отдельных местах типичные варианты *Bac. mycoides* не встречаются, но вместо них обнаруживаются атипичные формы с мелкозернистой колонией и ровными краями.

Такие формы мы обнаруживали в каштановых почвах Заволжья при полном отсутствии в них типичных вариантов с микоидным строением колоний (Красильников и др., 1934б, 1936). В некоторых почвах обнаруживаются атипичные и типичные формы.

Чтобы установить генетическую связь атипичных вариантов с типичными культурами, мы провели ряд экспериментов.

При культивировании атипичных штаммов на искусственных средах при разных условиях роста — низких и высоких температурах, разном значении pH, в аэробных и анаэробных условиях — нам не удалось получить из них типичные культуры. Было изучено девятнадцать штаммов, выделенных из разных пунктов и разных полей каштановых почв Заволжья. Ни один из них не дал типичных микоидных вариантов. Только у одного наблюдалось некоторое подобие микоидного очертания колоний. После длительного пребывания в подзолистой почве, взятой с полей Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева, шесть из девятнадцати испытанных атипичных штаммов дали типичные варианты с микоидным строением. Остальные либо совсем не изменялись, либо давали варианты иного строения и иного типа.

Вторая серия опытов была проведена с типичными культурами *Bac. mycoides*, выделенными из подзолистых почв (4 штамма) и черноземов (2 штамма). Культуры помещались в почвы, в которых они не обнаруживаются, именно в каштановые почвы, и инкубировались при комнат-

ной температуре в течение 3—6 месяцев. Влажность почвы поддерживалась на уровне около 60% от полной влагоемкости.

Систематические высевы из почвы показали, что миконидные формы вскоре начали исчезать, с каждым новым посевом число их становилось меньше и через 1—3 месяца почти все испытуемые штаммы уже не обнаруживались. Вместо них в почве высевались различные атипичные штаммы, характерные для данной почвы, и другие, обычно не встречающиеся в ней.

Такое превращение *Bac. mycoides* мы наблюдали как в стерильных, так и в нестерильных каштановых почвах; в последних процесс изменчивости протекает быстрее.

Приведенные данные показывают, что одни формы бактерий превращаются в другие. Особенности почв накладывают свой отпечаток на характер изменчивости.

Специфическое воздействие почв на видовую изменчивость бактерий подтверждают также наблюдения, проведенные с другими культурами почвенных бактерий.

Нас давно привлекала группа спороносных бактерий, которые определяются в систематике, как *Bac. subtilis*, *Bac. mesentericus*, *Bac. cereus*, *Bac. brevis* и некоторые другие.

Представляют ли они различные, вполне обособленные виды или это разные варианты и формы одного и того же вида? Вопрос этот решался экспериментально.

Культуры *Bac. mesentericus* вносились в разные почвы: в подзолистые — лесные, полевые, огородные, в черноземы, в каштановые и красноземы. В красноземах и в лесных подзолистых почвах клетки *Bac. mesentericus* сравнительно быстро исчезали и не приживались. В полевых слабо окультуренных кислых дерново-подзолистых почвах, а также в каштановых и черноземах вносимая культура бактерий не погибала полностью. Часть клеток сохранялась. Через некоторое время оставшиеся клетки начинали размножаться. Однако эти клетки при высевае на питательные среды давали колонии, отличающиеся от колоний исходной культуры.

Новые варианты в процессе приспособительной изменчивости были получены в каштановых почвах и черноземах.

В подзолах мы получали экспериментальные варианты типа *Bac. cereus* и *Bac. subtilis*, в почвах каштановых образовывались варианты типа *Bac. subtilis* и *Bac. licheniformis*, а в черноземах получались формы всех указанных в таблице типов, т. е. культуры, похожие по виду колоний на *Bac. cereus*, *Bac. subtilis*, *Bac. licheniformis*, *Bac. brevis* и *Bac. mesentericus*.

Как видно из приведенного, одна и та же культура бактерий — *Bac. mesentericus* проявляется морфологически по-разному, как разные виды, в зависимости от свойств почв. В некоторых почвах черноземов (Молдавской ССР) мы находили только два типа этой группы бактерий — тип *Bac. subtilis* и тип *Bac. cereus*. Отдельные штаммы того и другого типа нами были превращены в типичные культуры *Bac. mesentericus*.

Если принимать во внимание только внешние культуральные признаки, то различие между указанными видами следует считать проявлением полиморфизма. По-видимому, при дифференцировании данной группы микробов следует придерживаться не этих внешних признаков, а биохимических и биологических проявлений. Среди последних антагонизм и спектр антибиотических веществ являются, по нашему мнению, наиболее показательными.

Африкян (1954а), применяя в работе принцип специфики антагонистических взаимоотношений, показал, что группа спороносных бактерий, обозначаемая как *Bac. subtilis* — *mesentericus*, весьма разнородна по сво-

им биологическим признакам и не может рассматриваться как однородная таксономическая единица.

Принцип специфики антагонистических взаимоотношений дает возможность выявлять действительно существующие экологические штаммы и типы и дифференцировать их.

Некоторые экологические особенности культур спороносных бактерий, обитающих в почвах Крайнего Севера, на островах Северного Ледовитого океана — Новая Земля, Земля Франца Иосифа, Северная Земля и др., выражаются в отсутствии у них спор. Культуры хорошо растут на питательных средах при обычных лабораторных условиях, образуют мощные колонии, но спор не имеют. Споры не образуются клетками при росте на многих обычных средах.

Отсутствие спор у таких культур вводит в заблуждение исследователей. Подобные культуры часто причисляются к группе неспороносных бактерий. Однако структура колоний, размеры клеток и характер строения протопласта свидетельствуют о том, что эти организмы относятся к спороносным. Спорообразование у таких бактерий можно вызвать. Они образуют обычные эндогенные споры, как правило, очень поздно, спустя 2—3 недели и позже, многие из них образуют споры при повышенной температуре, при 33—37°. Некоторые культуры начинают образовывать споры после длительного пребывания на богатых белками средах, а некоторые после выдерживания в почвах более южных зон — в подзолах Московской области, в каштановых почвах Заволжья или других. Такое своеобразие данных бактерий обусловлено, по-видимому, длительным пребыванием в необычных почвенно-климатических условиях. Эти условия изменяют характер роста и всю биологию вида. Бактерии утрачивают способность формировать споры. У некоторых организмов сохраняется только попытка к спорообразованию. Клетки некоторых штаммов образуют на концах или в средней своей части уплотненные участки в виде проспоров.

В условиях арктического климата с вечно мерзлой почвой или почвой, оттаивающей на очень короткое время, спорообразование не является защитной реакцией сохранения вида и постепенно утрачивается. Биологическая же сущность таких бактерий как спороносных видов сохраняется.

Способность спорообразования утрачивается не только у бактерий арктических почв, но и у бактерий более южных мест обитания. Образование аспорогенных форм вообще — явление нередкое у представителей рода *Bacillus*, и происходит оно как в лабораторных условиях, так и в природе непосредственно в почве. Выявить аспорогенные формы в почве не всегда удается, так как они трудно отличимы от некоторых неспороносных видов бактерий.

Большое внимание уделяется в почвенной микробиологии азотобактеру. Этот микроб весьма широко распространен в почвах.

Азотобактер развивается в различных климатических условиях, от Крайнего Севера до тропиков. Он обнаруживается в разных почвах — целинных и окультуренных; его находят в подзолах, сероземах, черноземах, в каштановых и бурых почвах и даже в красноземах. Несмотря на столь различные условия существования азотобактера, в литературе отмечается распространение в сущности одного вида — *Azotobacter chroococcum*. Некоторые авторы считают возможным выделить несколько видов (два — четыре). В нашем определителе приведено семь видов, из них два совершенно иной группы.

Лабораторный опыт показывает, что, действительно, культуры азотобактера, откуда бы они ни были выделены, на первый взгляд очень однообразны по культуральным признакам. Все они хорошо развиваются на безазотистой среде Эшби и образуют разросшуюся слизистую колонию.

Последняя через некоторое время буреет и чернеет. Все культуры фиксируют азот в большей или меньшей степени и определяются в основном большинстве как *Azotobacter chroococcum*. Однако подробное изучение показывает, что культуры этого вида далеко не однотипны.

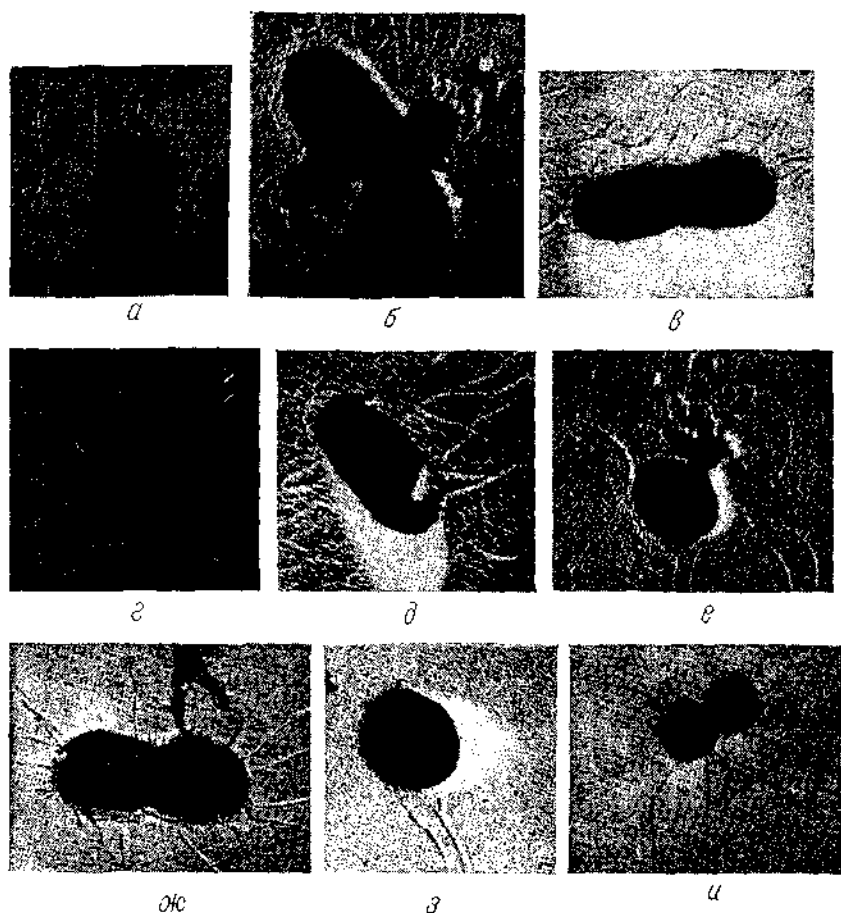


Рис. 33. *Azotobacter chroococcum* Разнообразие культур и штаммов по типу образования жгутиков и форме клеток:

а) штамм 54, музейный; б) штамм 11 выделен из серозема Ср. Азии; в) штамм 13 — из серозема Тадж. ССР; г) штамм 14 — из каштановой почвы Заволжья; д) штамм 16 — из чернозема Харьковской обл.; е) штамм 19 — из чернозема Крыма; ж) штамм 20 — из краснозема Кавказа; з) штамм 22 — из подзолистой почвы Московской обл.; и) штамм 25 — из торфяного компоста

При исследовании большой коллекции штаммов азотобактера, собранных из разных почв Советского Союза, найдено, что они различаются морфологически и биологически. Величина клеток, их форма и строение далеко не так однотипны, как это освещается многими авторами. Ранее нами (Красильников, 1949 а) отмечались характерные отличительные признаки у отдельных штаммов азотобактера, которые послужили основой для выделения в особые виды *Az. beijerinckii* v. *jakutii*, *Az. galophilum* и др. Клетки этих и других организмов отличаются размерами и формой, а также внутренней структурой протопласта. Различаются культуры также окраской, характером строения колоний и другими признаками.

Резко разнятся друг от друга культуры азотобактера формой, величиной и расположением жгутиков. У одних организмов они длинные и мно-

гочисленные, расположены по всей периферии равномерно, у других — они короткие, немногочисленные, расположены равномерно или неравномерно по периферии клетки. Имеются формы, у которых жгутики имеют вид очень коротких и прямых щетинок (рис. 33). Эти образования весьма стойки и безусловно могут служить опознавательным признаком для дифференцирования видов (Красильников, Худякова и Бирюзова, 1952).

Существенным дифференцирующим принципом здесь является, как и у других организмов, специфика антагонистических проявлений. Худякова (1950), а затем Бабак (1956) показали, что по способности подавлять своих конкурентов, а равно реагировать на воздействие антагонистов эти культуры довольно четко разбиваются на отдельные группы и подгруппы, которые следует рассматривать как самостоятельные таксономические единицы — виды и разновидности.

Культуры азотобактера, как отмечалось выше, отличаются широким полиморфизмом клеток. Они могут образовывать и очень мелкие, едва видимые клетки или зародыши и очень крупные, гигантские клеточные элементы. Последние часто рассматриваются как образования нежизненные, инволюционные, но способные в своем протопласте формировать регенеративные тельца.

Азотобактер в условиях его естественного обитания отличается большой изменчивостью и полиморфизмом. Этот микроб изменяется под влиянием различных почвенных факторов — физических, химических и биологических.

Типичная культура *Az. chroococcum*, выделенная из огородной почвы Московской области, после двух-шести месяцев пребывания в красноземе (Кавказском) и каштановой почве Заволжья стала полиморфной. Было выделено несколько стабильных вариантов, отличающихся от исходной культуры. Среди них были мелкоклеточные варианты, потерявшие способность продуцировать мощные слизистые капсулы и накапливать в клетках жироподобное вещество. Такой вариант мог сохраняться и даже развиваться в каштановой почве при полной гибели исходного штамма. В условиях красноземной почвы были получены варианты с явными дегенеративными признаками. Клетки этих вариантов оказались сильно измельченными и полиморфными, плазма светлой, едва заметной под микроскопом, почти оптически пустой, без зернистых включений. Колонии были мелкие, плоские, пастообразные, без слизи и на пятом-седьмом пересеве прекращали свое развитие и погибали.

Измельченные и даже фильтрующиеся формы азотобактера находили в почве Новогрудский (1935) и Рыбалкина (1938 б). В литературе описаны неактивные формы данного микроба, утратившие способность фиксировать молекулярный азот (Рубенчик и Ройзин, 1936; Stumbo a. Gainey, 1938; Wyss, O a. Wyss, M., 1950).

Касаясь изменчивости микробов в почве, нельзя не упомянуть клубеньковых бактерий.

Клубеньковые бактерии более широко распространены в почвах и более многообразны, чем азотобактер. Они встречаются часто там, где азотобактер не может развиваться. Каждому виду этих бактерий присуща способность образовывать клубеньки у определенных видов растений.

Кроме этой симбиотической специфики, у многих видов клубеньковых бактерий разные штаммы заметно различаются друг от друга комплексом других признаков.

Нами были исследованы многочисленные штаммы клубеньковых бактерий клевера, люцерны, эспарцета, фасоли, вики и гороха. Штаммы одного и того же вида бактерий отличались друг от друга культуральными, физиологическими и биохимическими свойствами, а также степенью вирулентности и активности. Если бы у таких штаммов отсутствовала способ-

ность образовывать клубеньки на корнях растения, то их можно было бы относить к разным видам

Под влиянием почвенно-климатических факторов изменяются и все другие представители бактерий, а также и актиномицеты, грибы, дрожжи и прочие микроорганизмы. Одни изменяют свои видовые свойства быстро и в сильной степени, другие слабо варьируют и оказываются более стойкими.

Во всех этих изменениях решающим фактором является не географическая зональность, как утверждают некоторые авторы, а экологические условия.

Изменение бактерий под влиянием растений

Большое влияние на изменчивость микробов почвы оказывает растительный покров. Растения своими корневыми выделениями меняют природные свойства отдельных видов микроорганизмов.

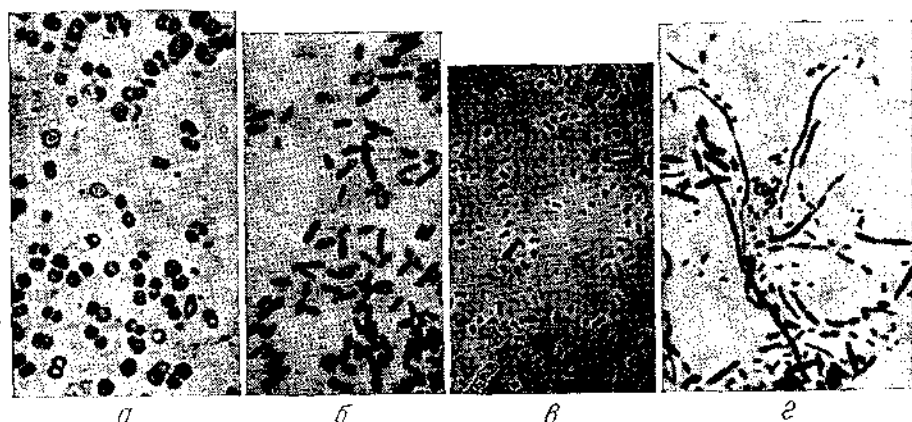


Рис. 34. Изменчивость *Azotobacter chroococcum* под влиянием корневых выделений пшеницы. Образование стойких вариантов в ризосфере в условиях лабораторного эксперимента:

а) исходная культура; б) вариант А на среде Эшби, односуточная культура; в) вариант Б на среде Эшби, трехсуточная культура; г) вариант В, односуточная культура

В литературе неоднократно отмечалась различная реакция разных штаммов азотобактера на воздействие одного и того же растения. Высказывалось мнение о существовании так называемых местных рас азотобактера и даже о специфичности их в отношении к корневым выделениям растений.

Наши наблюдения показали, что данный микроб меняет свои свойства под влиянием корневых выделений пшеницы. Клетки его становятся все мельче и мельче, до едва видимых под микроскопом. С измельчением клеток у них меняется жизнеспособность, а также утрачивается способность прорастать на обычных питательных средах (Красильников, 1934б).

При длительных воздействиях корневых выделений пшеницы происходит образование новых форм, заметно отличающихся от исходной культуры. Нами были получены три таких варианта.

Один из них, вариант А, имел клетки мелких размеров палочковидной формы, с однородной плазмой, без жироподобных включений. Отмечалось только наличие одного-двух мелких зернышек хромфильной субстанции. Сарциноподобных пакетов они не образовывали, капсулированных покоя-

щихся форм не имели (рис. 34). В старых культурах клетки были укороченными, часто овальные и шаровидные, но без слизи. Слизиобразование у такого варианта отсутствовало или было слабо выражено. Колонии были слабо выпуклые, пастообразной консистенции или, реже, полуслизистые (рис. 35 А). Данный вариант несколько напоминает культуру *Az. vinelandii*, но не образует характерного для последней флюоресцирующего пигмента.

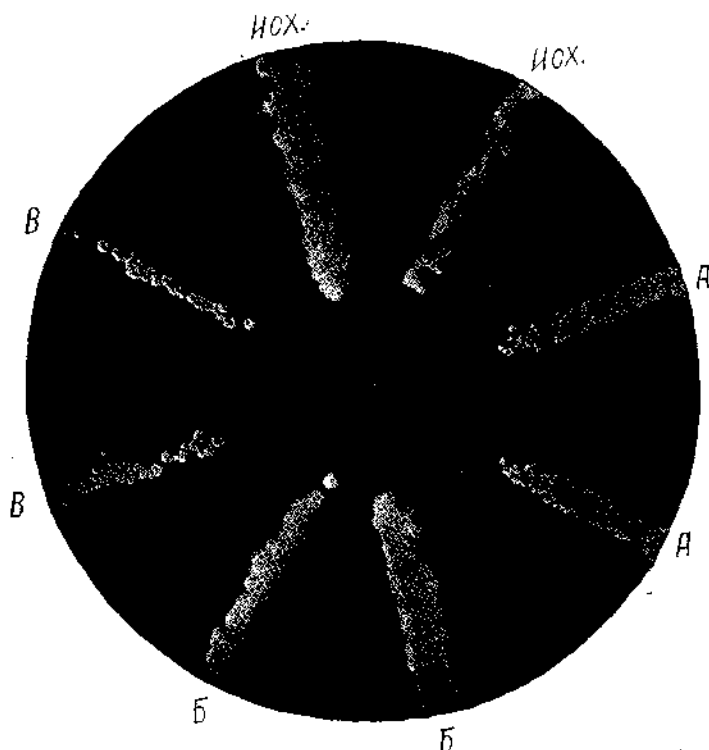


Рис. 35. Колонии вариантов *Azotobacter chroococcum*, полученные под влиянием корневых выделений пшеницы: *исх* — исходная культура;

А — вариант А; Б — вариант Б; В — вариант В, трехсуточные культуры на Эшби-агаре

Второй вариант (Б) отличался от исходного несколько уменьшенными размерами клеток, слабым образованием слизи, клетки имел округлые, овальные, внутри содержащие жироподобное вещество (рис. 34 в). Колонии на среде Эшби слизистые, растекающиеся, прозрачные (рис. 35 Б).

Третий вариант (В) отличался от первых двух полиморфизмом клеток. В молодой культуре (2—3-суточной) на Эшби-агаре развивающиеся клетки имели разнообразную форму: круглую, овальную, палочковидную, иногда нитевидную длиной до 15 μ и более (рис. 34 г). Поперечник всех этих клеток не превышал 1,5 μ , а чаще 1—1,2 μ ; редко встречались клетки более крупных размеров, 2—3 μ в диаметре.

Такие культуры мы обнаруживали в ризосфере пшеницы на полях опытной станции в Ершове (рис. 36). Одна из них была передана доктору Бачинской, которая подвергла ее тщательному изучению. Эта культура описана как новый вид азотобактера — *Az. unicipsa* (Бачинская и Кон-

дратьева, 1941). По своим морфологическим, культуральным и физиологическим признакам данный штамм не отличается от полученного нами варианта А.

Вторая культура соответствует экспериментальному варианту Б и может рассматриваться как новый вид или разновидность. Третий штамм напоминает экспериментальный вариант В тем, что образует длинные нитевидные клетки, достигающие 50 μ длины при поперечнике в 1,5—2 μ . Он по своим свойствам резко отличается от типичного азотобактера — *Az. chroococcum* и согласно правилам таксономии может рассматриваться как отдельная разновидность, если не вид того же рода.



Рис. 36. Культура азотобактера *Azotobacter uniparva* Batschin, выделенная из ризосферы пшеницы в Заволжье:

а) односуточная культура, б) двух - трехсуточная культура на среде Эшби-агар.

Букач и Хейтцер (Bukatsch u. Heitzer, 1952) провели подробные исследования многочисленных культур азотобактера, выделенных из прикорневой зоны и с корней 31 вида растений — бобовых и злаковых трав, зерновых, технических и овощных культур. Были изучены культуральные, морфологические и физиологические свойства выделенных штаммов. Авторы показали, что изученные ими штаммы отличались в большей или меньшей степени по внешним признакам и биохимически. Они различались интенсивностью дыхания, ферментативной активностью (по каталазе), отношением к pH среды, к повышенным концентрациям солей. Заметно отличались они также и азотфиксирующей способностью, и реакцией на корневые выделения разных растений; наконец, они оказывали различное влияние на рост и урожай растений. Авторы отмечали, что некоторые штаммы способствовали увеличению урожайности гороха и крапивы (*Lamium album* L.), но не какого-либо другого растения. Причем эти активные штаммы были выделены из прикорневой почвы тех же растений, что послужило для авторов поводом говорить о специфичности штаммов. Другие штаммы не обнаруживали такого специфического действия на растения.

Петренко (1949, 1953) приходит к заключению, что у азотобактера образуются варианты строго специализированные к определенным видам растений. Каждому виду растений, по его мнению, присущ свой штамм азотобактера подобно тому, как это наблюдается у клубеньковых бактерий. Отсюда и эффективность от применения данного микроба проявляется только в тех случаях, когда употребляется его специфический штамм. Аналогичные данные приводит Зиновьева (1950).

К сожалению, авторы не подтверждают своих высказываний точными лабораторными экспериментами. Специфичность штаммов устанавливается только на основании данных по их эффективности в полевых условиях без соответствующего микробиологического анализа. Эффективность же азотобактера, как хорошо известно, бывает весьма различной в разных опытах. Даже в опытах на одной и той же культуре растений и на одном

поле данные урожайности растений в зависимости от азотобактера весьма различны и противоречивы.

Следует иметь в виду, что азотобактер в силу полиморфизма в разных условиях, в разных точках одного и того же поля может проявляться по-разному, не меняя своей видовой сущности.

Резким изменениям подвергаются спороносные бактерии — *Bac. mycoides*, *Bac. megatherium*, *Bac. mesentericus* и др., когда они попадают в ризосферу растений. Клетки их утрачивают способность образовывать споры, становятся более короткими, цепочек-нитей не образуют, измельчаются, уменьшаясь не только в длину, но и в поперечнике; в результате получают культуры с очень мелкими, деформированными элементами, с бледной, плохо окрашивающейся плазмой. Образование аспорогенных деформированных вариантов у указанных бактерий отмечается в литературе (Новогрудский, Кононенко и Рыбалкина, 1936; Clark F., 1940, 1949 и др.).

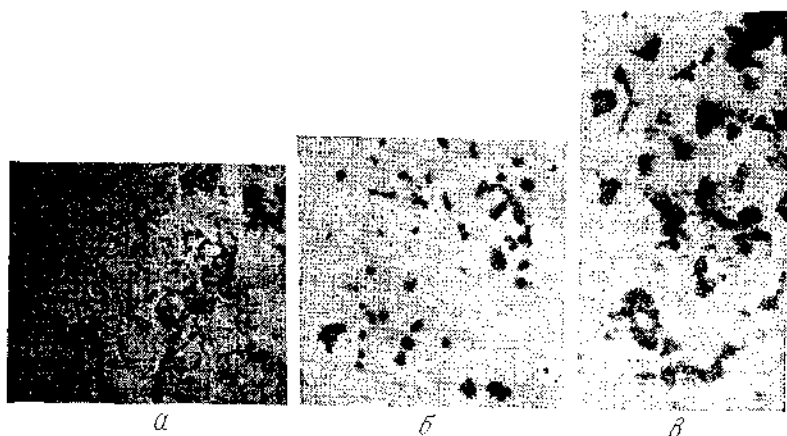


Рис. 37. *Rhizobium trifolii*. Изменение культуры под влиянием корневых выделений кукурузы:

а) исходная односуточная культура на бобовом агаре; б) вариант А; в) вариант Б.

Архипов (1954) показал, что возбудитель сибирской язвы — *Bac. anthracis* заметно реагирует на воздействие некоторых растений. Клетки его теряют способность образовывать споры, становятся аспорогенными и одновременно непатогенными. Под воздействием растений получены дегенеративные формы, характерные необычным строением и развитием клеток.

В литературе имеются данные об изменчивости клубеньковых бактерий под влиянием растений. В наших опытах клубеньковые бактерии клевера и люцерны изменялись при воздействии на них корневых выделений гороха, пшеницы, льна, кукурузы и хлопчатника. Наиболее сильное влияние оказывала кукуруза. После полутора месяцев пребывания в ризосферном растворе данного растения бактерии клевера — *Rh. trifolii* резко деформировались. При высеве в чашки Петри на разные среды было получено от них несколько вариантов, которые отличались от исходной культуры и друг от друга морфологически, культурально и физиологически. Клетки некоторых вариантов имели сильно раздутую, шаровидную или веретеновидную, нитевидную форму и вакуолистую плазму с различными включениями (рис. 37). Такие клетки плохо развиваются на обычном для них бобовом агаре, колонии их очень мелкие, пастообразны, плоски, без слизи. Долго они в лаборатории не сохраняются и прекращают развиваться на

средах через несколько пересевов (пять — восемь) (Красильников, 1949 а, 1954 б; Коренько, 1942).

Некоторые штаммы приобрели способность развиваться на белковой мясопептонной среде (МПА), тогда как исходная культура не развивается на ней. Полученные варианты отличались между собой и некоторыми биохимическими показателями. Они подкисляли молоко (исходная подщелачивает), сбраживали сахара, которые не сбраживаются исходным штаммом, разжижали желатину и т. д. (табл. 6).

Таблица 6

Сравнительная характеристика вариантов *Rh. trifolii*, полученных под влиянием корневых выделений кукурузы

Варианты (номера)	Внешние признаки	Сбраживание сахаров				
		глюкозы	сахарозы	мальто- зы	лакто- зы	манни- та
3	Пастообразная, гладкая, клетки мелкие, палочковидные	+	—	—	—	—
10	Слизистая, клетки нормальные . .	++	+++	—	+	—
12	Пастообразная, бугристая, клетки очень мелкие, деформированные .	++++	+	—	++	+
13	Карликовая, клетки мелкие, деформированные	—	—	—	—	—
	Исходная культура	—	—	—	—	—

Примечание. Плюс — сахара сбраживаются; минус — сахара не сбраживаются.

Влияние растений на изменчивость микроорганизмов наглядно было показано в исследованиях с прививкой клубеньковых бактерий на корни вегетативно сросшихся бобовых культур. Если к одному виду бобовых растений привить ветку другого вида, например к сое фасоль или наоборот, а затем сросшиеся экземпляры заразить клубеньковыми бактериями подвоя или привоя, то в образовавшихся клубеньках можно обнаружить клетки бактерий, которые способны образовывать клубеньки на корнях привоя. Этим способом (метод ментора) нам удалось изменить свойства вирулентности у клубеньковых бактерий клевера, гороха, фасоли, сои, привить им способность формировать клубеньки на корнях чуждых для них растений. Клубеньковые бактерии, выделенные нами из клубеньков желтой акации, вегетативно сросшейся с чингиллом, обладали способностью образовывать клубеньки на корнях отдельно растущего чингила. Исходные культуры, образующие клубеньки на корнях акаций, не образуют клубеньков на корнях чингила (Красильников, 1954б).

Подобные результаты были также получены Петерсон (1953). Она инокулировала вегетативно сросшиеся бобовые растения культурами клубеньковых бактерий подвоя и получала варианты со спецификой вирулентности, свойственной бактериям привоя.

Вилсон и Вагнер (Wilson a. Wagner, 1936) показали, что клубеньковые бактерии клевера изменяются в сторону приспособления к растению-хозяину. Если растение изменяется, то и клубеньковые бактерии соответственно изменяют свои свойства.

В литературе имеются сведения о приспособительной изменчивости фитопатогенных бактерий и грибов. Узко специализированные формы этих микробов, по мнению специалистов, образовались в процессе адаптивной изменчивости (Наумов, 1940; Горленко, 1950).

Горленко с сотрудниками показал, что некоторые штаммы спороносной бактерии — *Bac. mesentericus* и неспороносной формы — *Pseudomonas*

fluorescens путем соответствующего воспитания на искусственных питательных средах и на растительных субстратах превращаются в фитопатогенные формы (Горленко, Воронкевич и Чумаевская, 1953).

Приведенные данные дают основание полагать, что растения воздействуют определенным образом на изменчивость микроорганизмов. Мы, к сожалению, не имеем возможности выявить тонкие изменения, которые происходят у многих других отдельных видов при воздействии на них корневых выделений или вернее всей ризосферы того или другого растения. Мы не можем в точности сказать, каким остается тот или другой организм, когда его вносят под растения, происходят ли в нем какие-либо изменения или он остается таким же, каким был в исходной культуре.

Существенным фактором изменчивости микробов в почве является микрофлора. В почве обитает большое количество антагонистов, резко подавляющих рост отдельных видов. На азотобактера, например, вредно действуют многие спороносные бактерии, актиномицеты, грибы, простейшие и др. Под влиянием этих ингибиторов данный микроб либо погибает, либо, приспосабливаясь, меняет свои свойства. Устойчивые к ингибиторам формы у азотобактера наблюдаются нередко. Они отличаются от исходных рядом морфологических, культуральных и физиологических признаков. Некоторые из них интенсивней фиксируют молекулярный азот, другие, наоборот, становятся менее активными или вовсе теряют эту способность. Конокотина (1936) получила варианты азотобактера под влиянием почвенных амёб, для которых они были несъедобны — амёбы их не заглатывали. Эти варианты отличались от исходного штамма пигментацией, характером роста на среде Эшби, строением клеток, способностью образовывать слизистые капсулы и пр.

Африкян (1954) наблюдал образование резистентных форм азотобактера по отношению к микробам-антагонистам, бактериям и актиномицетам.

Получаемые таким образом варианты во многих случаях оказываются наследственно закрепленными формами. Они длительное время, годами, сохраняются в условиях лабораторного роста. Здесь мы имеем дело не с полиморфизмом бактерий, а с видовой изменчивостью, совершающейся в естественных условиях их обитания.

Клубеньковые бактерии меняют свои видовые свойства под влиянием почвенной микрофлоры. Конокотина (1936) приводит данные наблюдений за изменением клубеньковых бактерий сои под влиянием чистых культур спороносных бактерий — *Bac. subtilis*. Автором получены варианты, среди которых три резко отличались своими свойствами от исходной формы. Активность их была, примерно, в два раза выше активности исходной культуры.

О ПРИНЦИПАХ КЛАССИФИКАЦИИ МИКРООРГАНИЗМОВ

Классификация микроорганизмов весьма несовершенна. В микробиологии нет даже единого принципа группировки и систематики организмов. Особенно слабо разработана систематика бактерий и актиномицетов. Объясняется это своеобразием этих организмов, простотой их строения и развития, недостатком опознавательных внешних признаков. Огромное количество видов описано недостаточно полно и не систематизировано надлежащим образом. Кроме того, в классификацию часто вносятся много субъективизма, насаиваются разные направления, не согласующиеся между собой и нередко противоречащие одно другому.

Основная причина несовершенства систематики бактерий и актиномицетов да и других микроорганизмов кроется в отсутствии фактического

материала о филогении отдельных видов, групп или подгрупп. Естественная классификация организмов должна отражать этапность, ступени или звенья их эволюционного развития. Принцип филогенетического построения систематики требует всестороннего познания организмов и их видовых отношений.

К сожалению, этот принцип в современных классификациях микробов отсутствует. Группировка бактерий часто производится по отдельным, чисто случайным признакам. Одна и та же довольно монолитная группа разбивается нередко без достаточных оснований на отдельные таксономические единицы.

Большим недостатком всякой классификации является то обстоятельство, что ее приходится строить в одной плоскости — по нисходящей или восходящей линии, тогда как в действительности каждая таксономическая единица представляет собой центр формирования и образования новых форм — видов, разновидностей и др.

Классификация усложняется еще тем, что вокруг этих центров сосредоточиваются филогенетически чуждые организмы, морфология которых близка к морфологии основных представителей разбираемой группы. В каждой группе бактерий, актиномицетов или грибов имеются основные формы и формы конвергентные. Те и другие по внешнему виду, да и по физиологическим показателям могут быть однородными, тогда как филогенетически одни составляют монолитную группу, другие являются случайными чуждыми организмами. Для естественной систематики могут быть приняты организмы только первого порядка, определяющие действительное родство, тогда как конвергентные формы должны быть исключены.

В микробиологической литературе имеется немало данных о морфологическом сходстве совершенно различных организмов. Например, большая группа неспороносных дрожжей, объединяемых под общим названием *Torulaceae*, представляет смесь различных видов, и не только видов, но и родов и вообще отдаленных групп. Бактерии рода *Micrococcus* характеризуются шаровидной формой клеток. В эту группу включают организмы, действительно принадлежащие к кокковидным бактериям, а нередко и представителей лучистых грибов из рода *Mycosoccus*. К палочковидным бактериям рода *Bacterium* относят весьма разнообразные формы микробов; к микобактериям присоединяют нередко бактерии из рода *Bacterium* только потому, что они имеют иногда боковые ветки, характеризующие род *Mycobacterium*. При этом не учитывается специфика данного признака. То, что является естественным и постоянным состоянием в развитии одного вида, часто у других видов представляет патологию или отклонение от нормы.

Недостатки бактериологической систематики кроются в скудости наших познаний о жизни организмов. Если говорить о родственных взаимоотношениях организмов между собой, нельзя довольствоваться наблюдениями только одного какого-либо момента жизни микроба, необходимы самые разносторонние сведения о нем — о его росте и развитии, строении и размножении, отдельных стадиях развития, его полиморфизме и изменчивости и пр. Для познания организма необходимы сведения о его развитии не только в искусственных лабораторных условиях, но и в природных субстратах, в естественной обстановке.

Незнание цикла развития того или другого микроба часто вводит в заблуждение исследователя. Например, микобактерии по этой причине некоторыми авторами рассматриваются то как бактерии палочковидные, то как микрококки.

Каждый признак — морфологический, физиологический или биологический — может быть использован для диагностики организма, но не каждый диагностический признак является систематическим. Следует разли-

чать вопросы диагностики и вопросы систематики, хотя в отдельных случаях они могут переплетаться и перекрываться в распознавании и дифференцировании организмов. Для целей систематики учитываются признаки, наследственно закрепленные, постоянные, характеризующие природу вида, закономерно проявляющиеся при определенных условиях роста.

О виде у микроорганизмов

Важнейшим и наиболее трудным вопросом в классификации организмов является понятие о виде. В микробиологии эта основная таксономическая единица изучена более слабо, чем в любой другой биологической области.

Трактовка вида в микробиологии весьма разнообразна в зависимости от того, какой специальности автор — миколог, бактериолог, фитопатолог, специалист технической, медицинской или другой какой-либо области. В каждом разделе микробиологии имеются свои отличительные черты в определении вида, обусловленные особенностями биологии данной группы организмов. У дрожжей, например, в основу определения вида берутся одни показатели (сбраживание сахаров у *Saccharomyces*, *Zygosaccharomyces* и др.), у бактерий — другие и притом разные у разных групп; у актиномицетов имеются свои основные признаки и т. д.

Нередко авторы привносят в трактовку вида свои личные взгляды и вкусы, не сообразуясь с фактическим материалом.

Понятие о виде все более уточняется в зависимости от познания организмов, оно эволюционирует с развитием самой науки об организмах. От линнеевского понимания вида как стабильной, неменяющейся единицы до учения Дарвина и современных представлений о развивающемся виде историй естествознания пройден большой путь. Линней в определении вида отмечает два существенных признака — константность признаков и резкое разграничение их у разных видов. В дальнейшем Коржинский (1892) внес в понятие вида географический принцип, позднее более подробно разработанный Ветштейном (1898). По этому принципу морфологические признаки вида сочетаются с его местообитанием. Примерно в то же время в понятие вида включается исторический момент, наиболее ярко выраженный в работах Семенова-Тянь-Шанского (1910), который указывал, что сумма архитектурных признаков является результатом воздействия комплекса физико-географических факторов в геологическое уже минувшее время (по Красильникову, 1938а).

Установление филогенетических отношений в пределах вида привело к выделению главных и подчиненных ему таксономических единиц — разновидностей, форм и пр. Вид расчленился на главные и второстепенные формы; биномиальная номенклатура сделалась три-, квадримультинименальной.

С развитием генетической науки понятие вида расширяется соответственно с представлениями об изменчивости и наследственности организмов. Были внесены новые термины для определения подразделений вида, такие как «биотип», «чистая линия», «жарданон», «линнеон» и др.

Новым этапом развития в определении вида является экспериментальная проверка. Наиболее важны из первых работ в этом направлении исследования Турессона (Touresson, 1922—1925), показавшего зависимость внешней формы растений от экологических условий обитания и установившего термин «экотип». Наконец, вид начинают рассматривать как определенную систему. Наиболее ярко это выражено у Вавилова (1932), показавшего, что линнеевские виды являются определенными системами форм, а не случайным набором рас. Комаров в своей работе «Флора полуострова Камчатки» (1920) определяет понятие вида словами: вид — это морфоло-

гическая система, помноженная на географическую определенность (Комаров, 1940).

Лысенко (1952) рассматривает вид как отдельные звенья единой цепи органического живого мира. Вид,— пишет он,— особенное качественное состояние живых форм материи. Существенной характерной чертой видов растений, животных и микроорганизмов являются определенные внутри-видовые взаимоотношения между индивидуумами. Эти внутривидовые взаимоотношения качественно отличны от взаимоотношений между индивидуумами разных видов.

В этом определении основой являются биологические особенности организмов, их особые качества, познание которых должно явиться предметом специального изучения.

Как видно из изложенного, понятие вида трактуется по-разному. У каждого специалиста создаются свои представления о виде, иногда узкие и не всегда учитывающие фактический материал, полученный другими. Все же, несмотря на разнообразие представлений и коренные биологические различия, принципы классификации различных групп организмов должны быть одинаковыми. Признавая за каждой специальностью право углубления вопроса и разработки его в соответствующем направлении, систематики должны придерживаться основных положений и правил таксономии, установленных международными съездами и конференциями специалистов. Кроме того, имеются общebiологические качества, которые в равной степени характеризуют вид высших и низших организмов.

Касаясь понятия вида у микроорганизмов, следует отметить некоторые специфические стороны, которые исключают возможность применить здесь полностью принципы, применяемые в классификации высших организмов.

Отличительной чертой микроорганизмов является отсутствие у них многообразия морфологических признаков. Поэтому определение вида на основании только внешних показателей в огромном большинстве случаев бывает невозможным. Морфологические признаки здесь приемлемы только для установления более высоких таксономических единиц — рода, семейства и выше.

Принцип географический, или, вернее, эколого-пространственный, а тем более исторический в установлении вида у микробов неприемлем. В микробиологии нет данных, которые показывали бы наличие определенных закономерностей распространения отдельных видов в природе. Еще меньше сведений имеется относительно ископаемых форм микробов. Отдельные указания на наличие микробных клеток в шифах каменного угля, сланцев и других отложениях не дают пока оснований для установления даже крупных таксономических единиц. Непригодны здесь и методы цитологии и генетики. У бактерий и актиномицетов нет настоящего, хорошо дифференцированного, обособленного ядра (имеются только нуклеоиды), нет у них пластид и каких-либо других органоидов, характерных для клеток высших организмов. Половой процесс у данных микроорганизмов отсутствует или он протекает, как отмечено выше, своеобразно и не может пока служить целям установления генетического родства организмов.

Биохимический метод определения вида, к сожалению, систематически не разрабатывается. Имеющиеся единичные попытки подразделять виды по биохимическим показателям пока не имеют серьезного значения.

Биохимические показатели могут быть использованы только в отдельных случаях для определения некоторых видов. Причем за основу могут быть взяты продукты, используемые организмами в субстратах, переработка определенных соединений органических или неорганических. В других случаях определяют организмы по продуктам метаболизма специфического характера, например по способности образовывать антибиотики, токсины, слизи и др.

Большой интерес для систематики представляют механизм и последовательность разложения органических соединений, например углеводов, с образованием промежуточных веществ.

К сожалению, это направление слишком мало разработано, чтобы можно было его использовать в целях классификации организмов (Шапошников, 1944; Knight, 1955). Следует отметить, что видовые особенности наиболее хорошо изучены у тех организмов, которые имеют практически важное значение. В таких случаях вид определяется по ведущему биохимическому или биологическому показателю. Среди антагонистов актиномицетов, а равно и других групп микробов начинают устанавливать виды по образуемому ими антибиотику. Среди высших растений нередко виды устанавливаются по признаку хозяйственной значимости, по тому или другому свойству, используемому человеком в быту или в промышленности.

Хозяйственно полезные организмы изучаются более интенсивно, и естественно, что они наиболее хорошо известны. У таких организмов выявляются многие биохимические, физиологические и биологические признаки, разработаны методы их распознавания.

Такое глубокое и всестороннее изучение организмов дает возможность лучше выявить объем вида и его отношение к другим видам. Нередко благодаря такому изучению выявляется разнокачественность таких организмов, которые до этого считались монолитным видом. Организмы, считавшиеся одним видом, оказываются сложной группой, состоящей из нескольких или многих видов.

Практически полезных видов, используемых человеком в быту или промышленности, сравнительно немного. Огромное же большинство организмов остается изученным лишь настолько, насколько это необходимо для общего учета. Совершенно очевидно, что устанавливаемые обычными методами виды микробов являются далеко не монолитными. В природе существует значительно больше видов, чем мы можем установить имеющимися в нашем распоряжении относительно примитивными методами. Неоднородность известных видов бактерий и актиномицетов все более и более выявляется по мере того, как они подвергаются более глубокому и разностороннему исследованию.

Какие же методы приемлемы для определения вида у бактерий и актиномицетов и вообще у микроорганизмов?

Большим преимуществом в микробиологии является возможность выращивать организмы на искусственных питательных средах в чистых изолированных культурах и наблюдать за их развитием непосредственно под микроскопом при разных условиях роста. Микробы быстро размножаются и благодаря этому многие вопросы, связанные с их полиморфизмом и изменчивостью в цикле развития, разрешаются в более короткие сроки, чем в работе с высшими организмами. Это особенно важно, когда требуется установить изменчивость или стабильность систематических признаков в большом числе поколений.

Сравнительное изучение чистых культур микробов дает возможность познать вид не только в развитии индивидов или отдельных клеток, но и всей популяции в различных ее вариациях и отклонениях, происходящих в процессе изменчивости.

Хотя выше и было сказано, что морфологический принцип во многих случаях непригоден для установления видов у бактерий и актиномицетов, тем не менее им не следует пренебрегать. В отдельных случаях он является надежным средством распознавания видов. Такие организмы, как азотобактер — *Az. chroococcum*, *Vac. megatherium*, нитчатые бактерии, многие серобактерии, железобактерии и другие виды хорошо определяются и распознаются по внешним, культуральным и морфологическим показателям.

При определении видов у микроорганизмов широко применяются физиологические показатели. Этот метод во многих случаях дает надежные результаты. Однако он также ограничен и приводит к путанице, если применяется без учета других показателей. Данный метод нуждается в разработке. Такие показатели, как отношение к кислороду, температуре, к реакции среды, затем ферментативная деятельность организма, потребность его в определенных питательных веществах минерального и органического состава, могут быть видовыми признаками только в определенном значении.

В микробиологии может с успехом применяться для определения видов филогенетический принцип. Указанные выше биологические особенности микробов дают возможность экспериментально устанавливать их генетическое родство. Метод экспериментальной изменчивости выявляет не только разнообразие клеток в культуре, их полиморфизм в циклогении, но и устанавливает степень видовой изменчивости и образования вариантов, а по последним — их родство с естественно существующими формами и видами микроорганизмов.

Этим методом нам удалось установить родственную связь между представителями лучистых грибов. Было экспериментально показано превращение микококков в микобактерии, микобактерий в проактиномицеты, а последних в актиномицеты. Были получены данные о родстве молочно-кислых бактерий, проиновокислых бактерий, некоторых микрококков и псевдобактерий с группой организмов, примыкающих к лучистым грибкам (Красильников, 1938а; 1947б; 1949в, 1955б).

В микробиологической литературе имеются данные о филогенетическом родстве отдельных представителей миксобактерий (Имшенецкий, 1940). Остерле и Шталь (Osterle и Stahl, 1929), а затем Раутенштейн (1946) получили у *Bac. mycoides* варианты, которые не отличались от *Bac. effusus*, *Bac. olfactorius*, *Bac. nanus*, *Bac. vulgatus*, *Bac. cereus*, *Bac. brevis*, *Bac. panis* и даже *Bac. mesentericus*. Большое разнообразие вариантов (рис. 38) у *Bac. mycoides* было получено и нами (1947б). Медвинська (1946) экспериментально установила, что описанные в литературе спороносные бактерии — *Bac. mesentericus fuscus*, *Bac. mesentericus niger*, *Bac. mesentericus vulgatus* и *Bac. mesentericus panis* представляют собой один вид с двумя разновидностями. Гибсон (Gibson, 1949) приводит большой экспериментальный материал, касающийся объема вида *Bac. subtilis*. Он отождествляет данный вид с описанными в литературе бактериями *Bac. atterimus*, *Bac. globigii*, *Bac. leptosporus*, *Bac. levaniiformans*, *Bac. panis*, *Bac. niger*, *Bac. viscogenes*, *Bac. vulgatus* и некоторыми другими.

Нахимовская (1948) получила варианты от культуры *Ps. aurantiaca*, которые не отличались от *Ps. fluorescens*. От типичного штамма азотобактера — *Az. chroococcum* были получены варианты бесцветные, бескапсульные с мелкими атипичными клетками, растущие на белковых средах, не усваивающие молекулярный азот воздуха. Такие же варианты были найдены и в почве.

Широко известны варианты *R*, *S*, *M*, *G* и др. у разных представителей бактерий. Все они заметно отличаются от исходных культур и часто оказываются сходными с существующими в природе самостоятельными видами.

Еще больше образуется вариантов, которые отличаются физиологическими и биохимическими показателями. В большинстве случаев такие варианты не распознаются в лабораторных исследованиях и остаются вне поля зрения исследователей.

Методом экспериментальной изменчивости нами были показаны родство между отдельными видами клубеньковых бактерий, а также филогенетическая близость последних с некоторыми не клубеньковыми бактериями

из рода *Pseudomonas*. Было установлено, что отдельные виды неспороносных бактерий рода *Pseudomonas* могут при соответствующих условиях превращаться в клубеньковые бактерии (Красильников, 1945б; 1955б).

Пользуясь этим методом, нам (Красильников, 1947б) удалось установить родство между отдельными видами неспороносных бактерий рода *Bacterium* и *Pseudomonas*, затем среди спороносных бактерий и других групп. В процессе изменчивости от двух разных культур рода *Pseudomonas* были получены одинаковые варианты (рис. 39), не отличающиеся между собой ни морфологически, ни физиологически, ни биохимически.

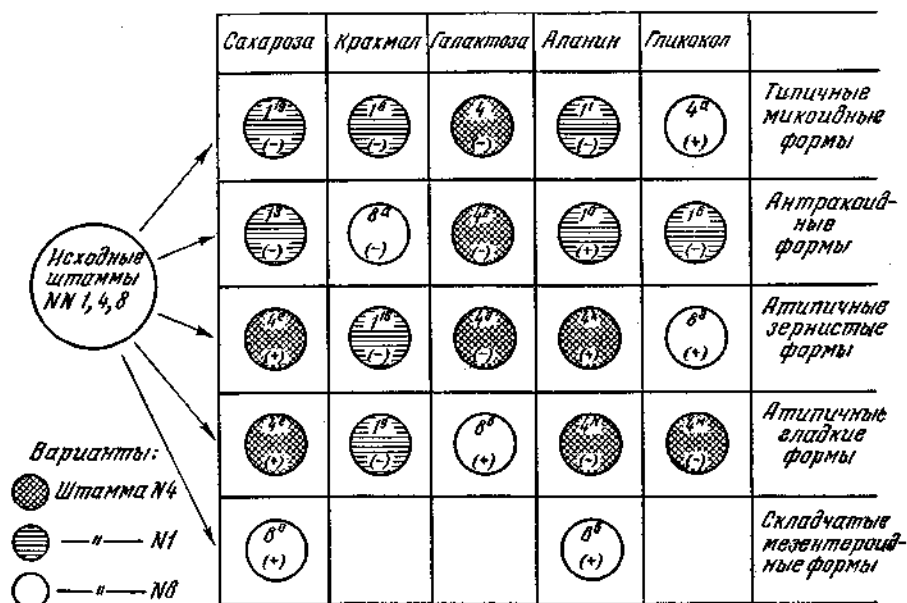


Рис. 38. Варианты культуры *Bac. mycoides*, полученные экспериментально:

(+) и (-) варианты: по усвоению источников питания — вертикальные ряды; по строению колоний — горизонтальные ряды.

Точно так же виды спороносных бактерий *Bac. mesentericus*, *Bac. subtilis*, *Bac. cereus*, *Bac. licheniformis* дают, как отмечалось выше, совершенно одинаковые варианты. Все это говорит о сходстве наследственных или видовых свойств организмов.

Метод экспериментальной изменчивости хорошо вскрывает родственные связи среди дрожжевых организмов. Филиппов (1932) установил этим способом родство между разными представителями неспороносных дрожжей. От культуры рода *Torulopsis* при воздействии рентгеновских лучей был получен ряд стойких вариантов, которые по своим морфолого-физиологическим свойствам, если бы применить к ним правила современной систематики, должны быть отнесены одни к роду *Torulopsis*, а другие — к *Mycotorula*.

Путем расщатывания наследственности и последующего воспитания нами были получены многочисленные варианты (более двадцати) от другого дрожжевого грибка — *Sporobolomyces*, из которых одни были совершенно идентичны культурам из рода *Torula* и *Torulopsis* или *Mycotorula*, другие имели хорошо развитый мицелий, не отличающийся от мицелия некоторых мицелиальных грибов. Приведенные данные показывают, что экспериментальная изменчивость может быть ценным методом для позна-

ния вида, его родства с другими видами и как таковая может и должна шире применяться при классификации микроорганизмов вообще и бактерий, а также актиномицетов, в частности.

В медицинской бактериологической практике широко применяется серологический метод диагностирования патогенных бактерий. Этот метод очень чувствителен, при помощи его выявляются малейшие различия среди штаммов, образующихся в условиях изменчивости тех или иных культур. Чувствительность определяется химической природой антигенов и способностью метода выявлять различия между многообразными молекулами, преимущественно белковыми, которые не могут быть дифферен-

цированы обычными химическими методами. При помощи антигенов вскрываются мельчайшие изменения в составе белков, а следовательно диагностируются тончайшие вариации в культурах. Тем не менее этот метод не используется в систематике микробов в той мере, как это следовало бы ожидать. Будучи прекрасным и весьма чувствительным методом для диагностирования близких штаммов, он в большинстве случаев совершенно непригоден для целей классификации и распознавания видов. Попытки подразделить клубеньковые бактерии серологическим методом дают противоречивые результаты, явно не согласующиеся с данными классификации обычными способами. В одну таксономическую группу попадают совершенно различные виды, и наоборот (Zipfel, 1911; Simon, 1914; Stevens, 1923; Fred et al., 1932; Израильский и др., 1933). Такие же примерно результаты были получены и при попытке разделить штаммы азотобактера, радиобактера, бактерии рода *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Clostridium*, стрептококков и др. (Mayr a. Harting, 1948; Fred et al., 1932; Frances — Shattock, 1955).

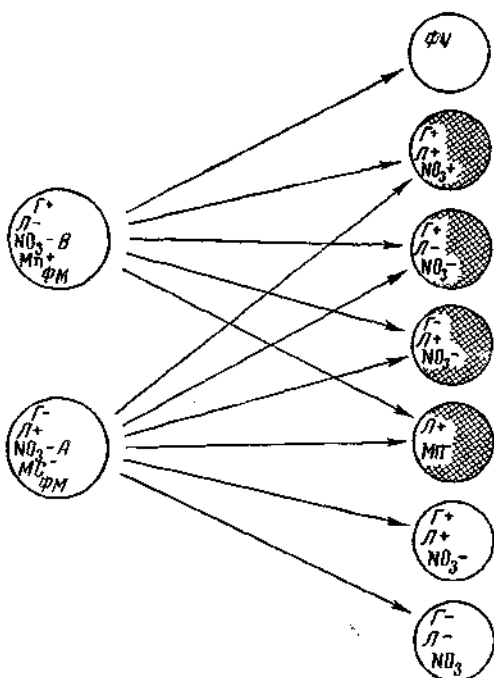


Рис. 39. Схема образования однотипных вариантов разными культурами *Pseudomonas fluorescens*

(штаммы А и В): сбраживание: г — глюкозы; л — лактозы; мс — молоко свертывает; мл — молоко пептонизирует; NO₃ — нитраты, восстановление; ф — флюоресценция; фм — флюоресценция на МПА и МПБ; фч — флюоресценция на среде Чапека; + реакция положительная, — реакция отрицательная (по Красильникову, 1947).

По-видимому, еще недостаточно разработаны отдельные стороны этого метода. Опыт показывает, что не всегда удается выявить соответствующие антигены у многих представителей микробов, а равно и у высших организмов. Об этом говорят многолетние исследования Ламана (Lamana, 1940) и Дэвиса (Davis, 1951), пытавшихся группировать виды спороносных бактерий рода *Bacillus*. У вегетативных клеток они не могли обнаружить специфических антигенов — ни соматических (О), ни жгутиковых (Н). Более обнадеживающие результаты получаются с антигенами спор.

В отношении молочнокислых бактерий рода *Lactobacterium* до последнего времени не удавалась серологическая группировка. Только недавно Шарпе удалось получить преципитин, при помощи которого эти бактерии

как-будто дифференцируются соответственно видам, определяемым морфо-физиологическими методами (Sharpe, 1955; Briggs, 1953).

Не увенчались надлежащим успехом продолжавшиеся 14 лет известные исследования Меца и его сотрудников (Mez, 1922, 1926, 1936), пытавшихся группировать растения серологическими методами.

Метод серодиагностики наиболее хорошо разработан для группы кишечных бактерий — *Bact. coli*, *Bact. typhi*, *Bact. paratyphi*, *Bact. dysenteriae* и др. С успехом он применяется для дифференцирования стрептококков, пневмококков, стафилококков и особенно в вирусологии (Bawden, 1955; Holmes, 1955; Andrewes, 1955; Рыжков, 1952). Следует отметить, что группировки, установленные этим методом, имеют свой специфический характер и далеко не всегда соответствуют группировкам, выявляемым другими приемами. Опыт показывает, что метод серологии для установления вида требует большой осторожности и тщательного анализа получаемых результатов. Он может иметь лишь подсобное значение, сочетаясь с другими возможными способами микробиологического анализа.

Делаются также попытки для идентификации видов бактерий применить метод фагии, основанный на способности фагов лизировать определенные виды бактерий. Среди фагов имеются штаммы со строго специфическими видовыми свойствами, поражающие только один вид микробов. Имеются фаги групповой специфичности, они поражают организмы, принадлежащие к различным видам или даже родам. Предполагается, что первые фаги пригодны для видовой дифференцировки, а вторые для подразделения групп.

В литературе приводятся данные видового подразделения при помощи фагов у бактерий кишечной группы, стафилококков, неспороносных и спороносных бактерий, обитающих в почвах и др. Катцнельсон и Сатон (Katznelson a. Sutton, 1951) отмечают, что методом фагии можно обнаруживать фитопатогенные бактерии в различных субстратах. Они выявили наличие бактерий — *Ps. phaseolicola* на семенах фасоли, не выделяя их в чистые культуры. Семена промывали водой, в промывную воду вносился специфический видовой фаг *Ps. phaseolicola* и через некоторое время после инкубации устанавливался его титр. По титру определялась степень размножения. Фаг, как полагают авторы, может размножаться только в клетках указанного вида бактерий.

Смит, Гордон и Кларк (Smith, Gordon a. Clark, 1952) сообщают, что методом фагии можно дифференцировать спороносные бактерии. Имеются сведения о видовом и групповом дифференцировании бактерий кишечной группы — *Bact. coli*, *Bact. typhi*, *Bact. paratyphi*, *Bact. dysenteriae*. Стоккор (Stocker, 1955) и другие авторы полагают, что все эти организмы составляют одну близко родственную группу бактерий. К ней же, по мнению указанного автора, относятся чумная и псевдотуберкулезная палочки (*Bact. pestis* и *Bact. pseudotuberculosis*). Как видно из изложенного, бактериофаги и актинофаги очень чувствительны, но далеко не так специфичны, как это требуется для целей систематики. Метод фагии так же, как и метод серологии, может быть использован только в отдельных случаях и притом только как вспомогательный прием.

В фитопатологии применяется паразитологический и токсикологический принцип классификации видов. Некоторые паразитирующие организмы строго специализированы по отношению к определенным видам растений, что дает возможность установить по растению вид паразита.

Известно также, что отдельные виды паразитов образуют определенные токсины, например дифтерийная палочка, возбудитель газовой гангрены, ботулиновая палочка и др. (Oakley, 1955).

Эти показатели имеют узко специальный характер и могут быть применены только к ограниченной группе микробов. Возможно, что когда

будут исследованы различные представители микроорганизмов с точки зрения образования ими специфических метаболитов — токсических и нетоксических, данный принцип найдет себе применение в распознавании микроорганизмов.

Существенным видовым показателем, по нашим данным, является специфика антагонизма. Нами было показано, что микробы при совместном пребывании часто проявляют антагонизм. Одна культура подавляет рост другой. Этот процесс может осуществляться специфическими и неспецифическими веществами.

В определении видов имеют значение специфические вещества, или антибиотики. Каждый вид антагониста синтезирует свой особый антибиотик, а иногда одновременно два и три антибиотика. Характерной особенностью антибиотиков является то, что они, как правило, не подавляют роста своего продуцента и всех организмов, принадлежащих к данному виду. Действие антибиотиков, а следовательно и их продуцентов, направлено против определенных организмов-конкурентов. Эта специфика строго постоянна для антагонистов и может служить целям диагностики видов. Нами на этом принципе разработан метод определения и дифференцирования видов актиномицетов и спороносных бактерий-антагонистов (Красильников, 1951в; Красильников, Кореняко, Никитина, Скрябин, 1951; Африкян, 1951а). Пользуясь этим методом, мы смогли установить видовое разнообразие среди отдельных групп организмов, которые ранее относились к одному виду. Аналогичные данные были получены Тейлоном (Teillon, 1953) и некоторыми другими исследователями (см. далее).

На основании всего изложенного можно заключить, что вид — это реально существующая таксономическая единица, состоящая из различных индивидов, штаммов, или культур (в лаборатории), форм и разновидностей. Всем им свойственно одно качество, которое может проявляться в различных формах. Это качество характеризует вид в целом, и пока оно сохраняется, вид остается неизменным. Индивиды, разновидности есть лишь форма существования вида. Особи и разновидности могут различаться между собой, но общие для них видовые признаки остаются неизменными.

Следовательно, вид как звено в эволюционной цепи развития представляет собой в известном смысле замкнутую единицу живых существ. Замкнутость состоит в том, что все особи вида находятся в определенных взаимоотношениях. Взаимоотношения эти внутри вида отличные от взаимоотношений между организмами, принадлежащими к разным видам. Это особенно наглядно показано в случаях с микробами-антагонистами.

Замкнутость вида заключается в потребности определенных условий существования — питании, свете, температуре и прочих факторах. Все особи одного и того же вида, как бы они ни различались между собой, требуют одних и тех же основных средств существования, именно таких, какие не обязательны для других видов. В каких бы различных географических зонах ни развивались отдельные особи или культуры одного и того же вида, они всегда ассимилируют одну и ту же среду.

Например, актиномицеты, образующие стрептомицин и составляющие один вид — *Act. streptomycini*, очень широко распространены в природе; отдельные штаммы вида обитают в различных географических зонах, в разных почвах, на севере и на юге, на востоке и на западе, в валах рек и озер, на разных растительных остатках. Экологические условия обитания их очень различны. Тем не менее штаммы этого вида обладают одной и той же природой, одной и той же наследственностью и одними и теми же основными свойствами.

Вид — это обособленное звено в эволюции организмов, состоящее из качественно однородных форм, которые требуют одних и тех же основных

условий существования, имеют одинаковые корни происхождения и характеризуются определенными морфологическими и физиологическими признаками, а также степенью наследуемой изменчивости.

Объем вида определяется степенью изменчивости организма, его, так сказать, морфо-генетической способностью. Проявляется вид в разновидностях, формах и индивидах (клетках), представляющих собой видовые вариации и полиморфизм при определенных условиях существования.

Вид — это изменяющаяся и развивающаяся система родственных организмов. Зачатки ее можно видеть уже в индивидуальных изменениях клеток. Эти изменения в процессе приспособления к среде и доминирующего роста расширяются и закрепляются естественным отбором.

Опыт показывает, что микробы не бывают мономорфными ни в условиях роста на искусственных питательных средах, ни в природе. В природных условиях клетки микробов подвергаются более сильным и разнообразным воздействиям; естественно ожидать, что и образование вариантов должно быть более многочисленным и разнообразным. Это подтверждается микробиологическими анализами природных субстратов. В почве, как будет показано далее, вид существует в весьма разнообразных проявлениях — морфологических и функциональных. Разнообразие штаммов, форм, разновидностей каждого вида в природных условиях определяется особенностями последних и наследственными свойствами организма.

Виды в систематике группируются в более крупные таксономические единицы — роды, а роды в семейства и т. д.

ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ НА ОСНОВНЫЕ ГРУППЫ

В своем определителе все микроорганизмы, кроме протозоя, мы относим в один ряд простейших растительного царства — *Protophyta*.

Этот ряд подразделяется на две группы:

1) *Schizophyceae* — низшие организмы, имеющие хлорофилл, фикоциан или фикоэритрин;

2) *Schizomyceteae* — бесхлорофильные организмы. Сюда включаются все описанные в литературе бактерии, грибы и актиномицеты. По своему строению и развитию, а равно биологической сущности и филогении организмы этой группы весьма разнообразны. Они подразделяются на классы; каждый из них имеет свою родословную и, надо полагать, свои совершенно различные корни происхождения. Иначе говоря, организмы этой группы полифитического происхождения.

Мы разделяем их на 4 класса:

Класс I	— Actinomycetes,
• II	— Bacteriae,
• III	— Myxobacteriae,
• IV	— Spirochaetae.

Лучистые грибы

Класс актиномицетов или лучистых грибов — *Actinomycetes* — монолитная, хорошо изученная группа микробов. По нашим данным, группа лучистых грибов включает в себя различные подгруппы: актиномицеты, микромоноспора Ваксмания, проактиномицеты, микобактерии и микокки, родственная связь которых была установлена экспериментально. Кроме перечисленных организмов, к лучистым грибам относятся в большей или меньшей степени представители так называемых псевдобактерий, молочнокислых и пропионовокислых бактерий и некоторых других (Красильников, 1938а).

По своему строению и развитию актиномицеты стоят выше бактерий. Как известно, они образуют хорошо развитый мицелий. Нити мицелия очень тонкие, 0,5—1,0 μ в поперечнике, перегородок нет. Ветвление такое же, как у грибов, от главных нитей отходят боковые 1-го, 2-го, 3-го порядка и т. д. Нити мицелия значительно тоньше, чем у грибов, более хрупкие, легко ломаются и разрушаются, образуя обрывки и осколки.

На плотных питательных средах актиномицеты растут в виде компактных, весьма плотных хрящевидных или кожистых колоний. Последние имеют поверхность бугристую, складчатую, зернистую или гладкую. Колонии вырастают в субстрат своими нитями и имеют плоскую или выпуклую форму. Плотность их такова, что для захватывания кусочка колонии обычная платиновая петля непригодна и приходится применять специальные иглы.

У актиномицетов различают субстратный и воздушный мицелий. Субстратный мицелий представляет собой в сущности всю колонию. Воздушный мицелий состоит из гиф, которые отходят от нитей субстратного мицелия. Он может быть весьма обильным, покрывая всю колонию пушистым, бархатистым или мучнистым налетом, или же слабо развитым, имея вид отдельных пучков нитей, сидящих на поверхности колонии.

На нитях воздушного мицелия образуются спороносцы со спорами. Строение спороносцев у разных видов различное. Одни актиномицеты имеют спиральные или, вернее, штопорообразные спороносцы, другие прямые или волнистые. Число завитков у спиральных спороносцев может колебаться от 0,5—1 до 5—7 и более. Завитки в одних случаях плотно сжаты, часто имеют вид клубочков, в других — они растянуты (рис. 40А).

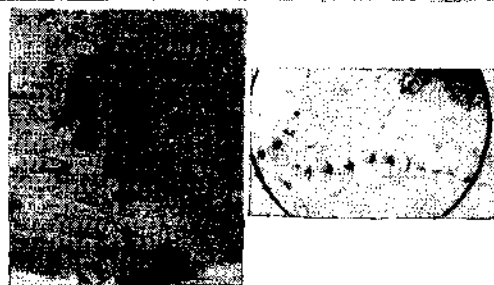
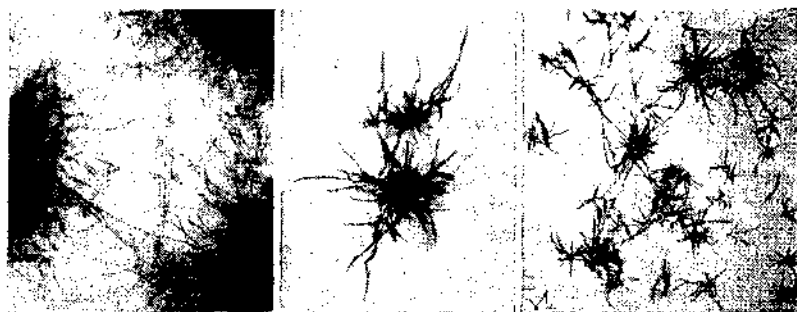
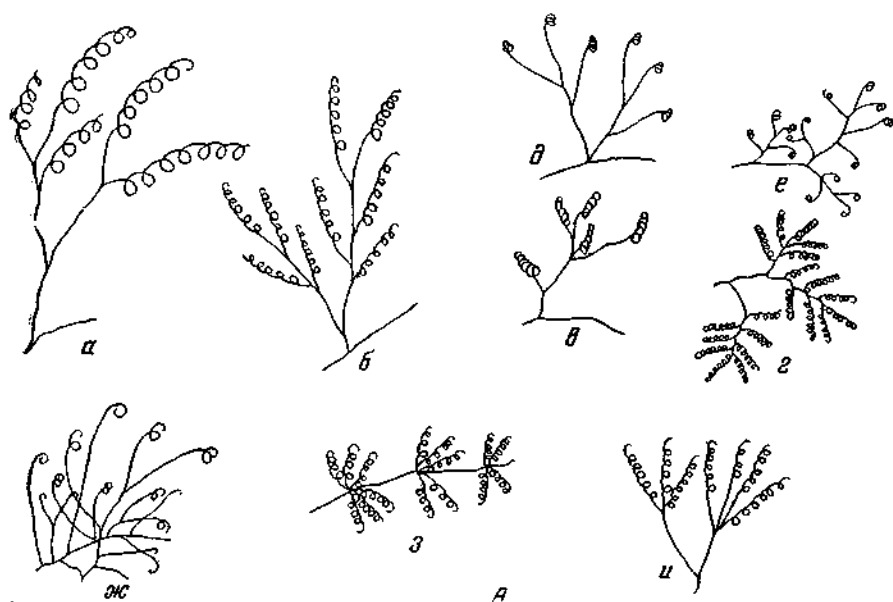
Неспиральные спороносцы также различаются между собой. У одних видов они очень короткие, прямые, в виде щетинок, у других — длинные, прямые или волнистые, но не спиральные (рис. 40Б).

Споры чаще имеют овальную, шаровидную форму, реже палочковидную и цилиндрическую с резко обрезанными концами (рис. 41). У многих актиномицетов споры смешанные — шаровидные, овальные и палочковидные. В молодом спороносце часто споры палочковидные, а в зрелом — шаровидные и овальные. Палочковидные споры постепенно округляются и превращаются в шаровидные.

Формируются споры либо сегментацией, либо фрагментацией. В первом случае спороносная ветка расчленяется поперечными перегородками на отдельные клеточки, которые разъединяются и превращаются в зрелые споры (рис. 42Б). При фрагментационном образовании спор протоплазма спороносца расчленяется внутри на отдельные участки, или глыбки, без образования перегородок. Глыбки округляются на концах, приобретают палочковидную или овальную и шаровидную форму, покрываются собственной оболочкой и превращаются в зрелые споры. После этого оболочка нити разрушается и споры освобождаются (рис. 42А).

При глубинном выращивании в жидких средах многие актиномицеты при непрерывном встряхивании (в качалках) имеют расчлененный мицелий, напоминающий собой мицелий проактиномицетов. Нити образуют перегородки и распадаются на палочки и кокки. Часто расчленение мицелия происходит по типу фрагментации (рис. 43). Образовавшиеся в этих случаях клетки похожи на споры, описанные выше. Обычно их и принимают за таковые, что, конечно, неверно.

Формирование спор завершает цикл развития культуры. Клетки, которые образуются при расчленении вегетативного мицелия в условиях глубинного роста, являются обычными вегетативными формами, подобными таким же у мукоровых грибов.



Б

Рис. 40. Строение спорангиев у актиномицетов:
 А) спиральные спорангии с различным характером завитков;
 Б) Несpirальные спорангии у актиномицетов.

Как известно, у муковых грибов нити мицелия также не имеют перегородок и при выращивании в глубине жидкой среды превращаются путем расчленения в дрожжевые клетки, называемые муковыми дрожжами. Эти клетки отличаются от спор, формирующихся в спорангиях гриба.

Многие актиномицеты на питательных средах образуют различные пигменты — синего, фиолетового, красного, оранжевого, желтого, голубого, зеленого и других цветов. Пигменты окрашивают либо только колонии, либо среду и колонии. Иногда встречаются культуры, у которых пигмент окрашивает только среду, колонии же остаются бесцветными.

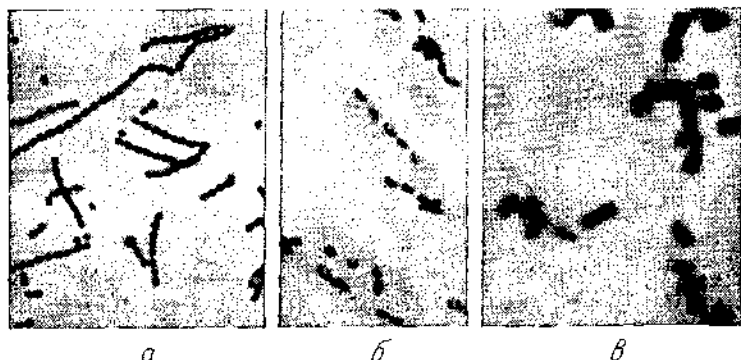


Рис. 41. Форма спор у актиномицетов:

а) шаровидные; б) продолговатые; в) цилиндрические с обрезанными концами.

Физиологической особенностью актиномицетов является их всеядность. Они развиваются на весьма разнообразных органических субстратах и даже на таких, на которых не развиваются бактерии и грибы. В природных условиях на разлагающихся растительных остатках актиномицеты начинают развиваться после того, как в растительных тканях все легко усваиваемые вещества уже разрушились и асоимилировались, а грибы и бактерии прекратили свой рост. Актиномицеты обильно развиваются на полусгнивших остатках. Если комочек торфа или перегноя заразить актиномицетом, то он вскоре весь будет пронизан нитями последнего, а поверхность его покроется белым налетом воздушного мицелия.

Благодаря своей неприхотливости и всеядности актиномицеты весьма распространены в природе, их можно обнаружить всюду — на Крайнем Севере и в тропиках, на голых скалах и в тучных черноземах, на горных вершинах и в долинах. Они обитают в воде, илах, в почве, на разных растительных и животных остатках.

При развитии на искусственных питательных средах актиномицеты образуют ряд своеобразных веществ. Они выделяют характерный запах, несколько напоминающий запах земли. Некоторые виды издают запах камфары, фруктов и др. Химическая природа этих запахов точно не установлена.

Среди продуктов метаболизма актиномицетов находят различные биотические, антибиотические и токсические вещества. Из биотических веществ описаны витамины В₁, В₂, В₈, В₁₂, биотин, фолевые кислоты, ауксины, пантотеновая, никотиновая кислота и др., затем некоторые аминокислоты, играющие роль дополнительных питательных веществ.

Образование антибиотических веществ актиномицетами явление весьма распространенное. Примерно 50—70% выделяемых актиномицетов образуют антибиотические вещества. Имеются виды, которые образуют токсические для растений вещества, а равно виды, активизирующие рост растений.

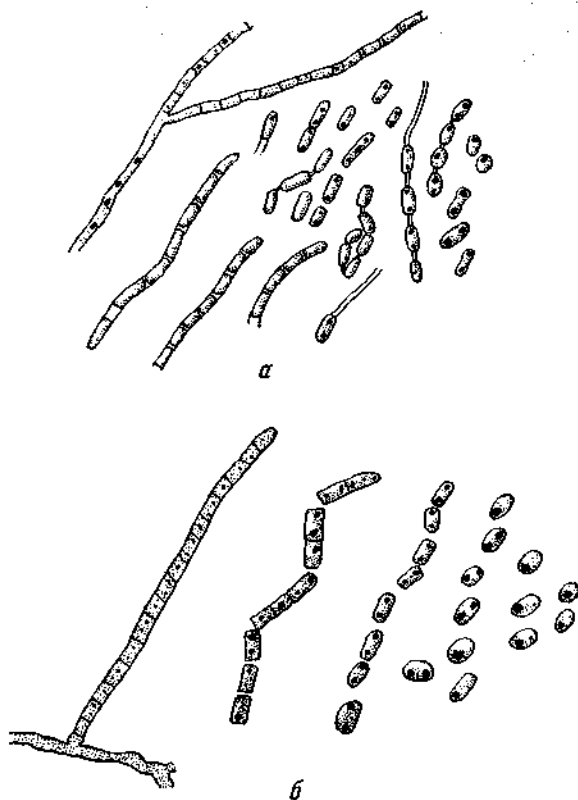


Рис. 42. Способы образования спор у актиномицетов:
а) фрагментационный; б) сегментационный.

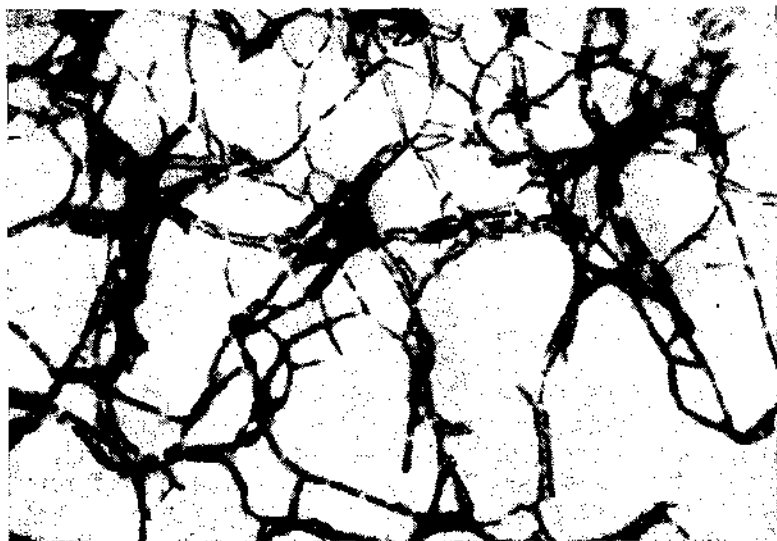


Рис. 43. Фрагментация нитей мицелия актиномицетов при глубинном выращивании в качалках. Нити *Act. streptomycini* распадаются на палочковидные элементы

Актиномицеты нередко образуют в субстратах темно-бурые вещества, которые по химическому составу напоминают гуминовые кислоты почвы (Flaig, 1952, Küster, 1952 и др.).

Род *Proactinomyces*

Проактиномицеты по своему строению похожи на актиномицеты. В начальной стадии развития на обычных питательных средах они образуют хорошо развитый мицелий такого же типа строения, как у актиномицетов, затем быстро расчленяющийся на палочки и кокки. Расчленение нитей совершается при помощи поперечных перегородок (рис. 44).

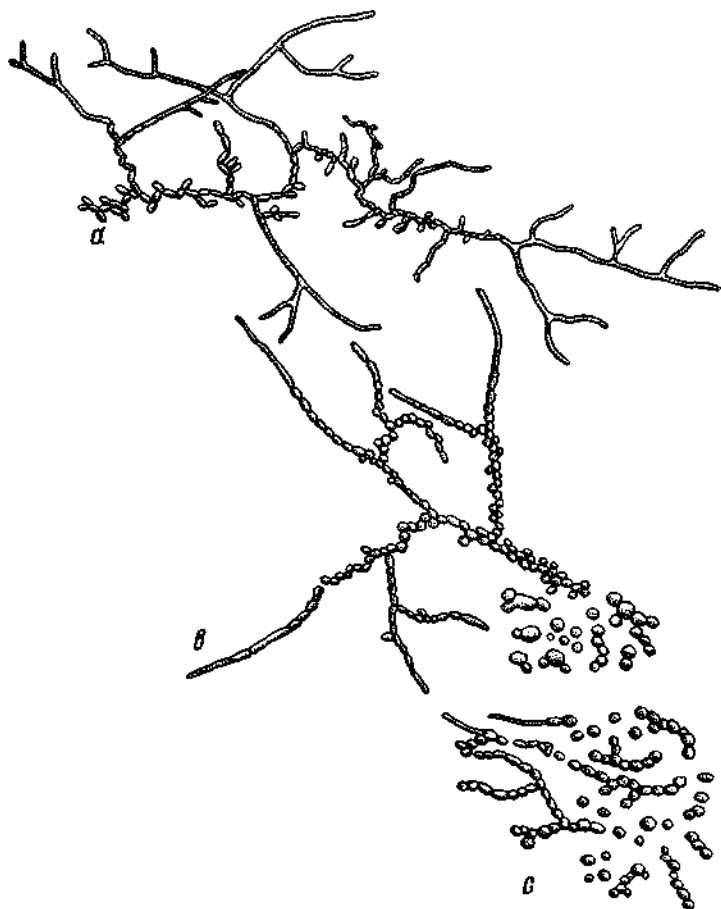


Рис. 44. *Proactinomyces ruber*. Двухсуточная культура на сусло-агаре.

а, в, с — распад мицелия на палочки и кокки.

Колонии у типичных представителей обычно голые, без воздушного мицелия, бугристые, складчатые, редко гладкие, менее плотные, чем колонии актиномицетов, иногда тестообразной консистенции. У основания колоний гифы часто врастают в агар. У отдельных видов, ближе примыкающих к актиномицетам, колонии покрываются слабым налетом воздушного мицелия с прямыми спороносцами. Споры в таких случаях, как правило, палочковидные. Отличительным признаком проактиномицетов является распад их мицелия при обычном росте на отдельные членики — палочки разной длины и кокки.

Среди проактиномицетов имеются пигментированные и бесцветные виды. Пигментация чаще красного, оранжевого цвета, редко желтого и бурого, причем окрашиваются только колонии, среда же обычно бесцветна. Проактиномицеты физиологически не отличаются заметно от актиномицетов. Потребности в питании, ферментативная деятельность одинаковы у обоих родов. Антагонистов среди них мало. В почве проактиномицеты встречаются вообще редко.

Род *Mycobacterium*

В этот род включаются палочковидные организмы, похожие на бактерии. Клетки их обычно имеют неправильную форму (рис. 45), неподвижны, грамположительны, настоящих спор не образуют, но у некоторых

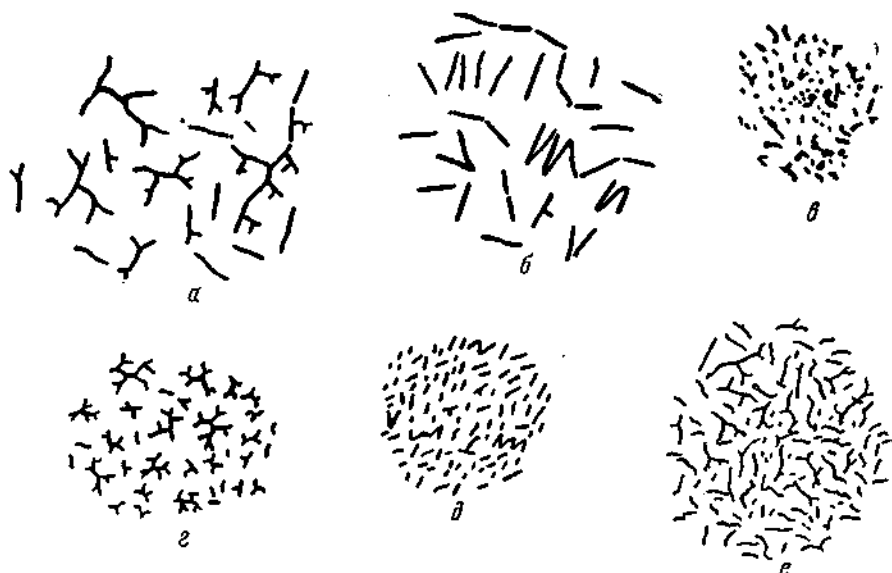


Рис. 45. Микобактерии. Разные типы строения:

а — *Mycob. hyalinum*; б — *Mycob. rubrum*; в — *Mycob. cyanum*; г — *Mycob. bifidum*; д — *Mycob. citreum*; е — *Mycob. filiforme*. Увеличение около 600.

видов плазма клеток фрагментируется на три — пять комочков, как это имеет место у актиномицетов. Характерной особенностью микобактерий является ветвление. У многих видов оно резко выражено. Клетки имеют по одной-две ветки в виде боковых выростов. У некоторых видов ветвление встречается редко. Палочковидные клетки микобактерий сравнительно быстро через одни-двое суток роста, а иногда уже через десять—пятнадцать часов после посева распадаются на кокки. В этой стадии развития микобактерии можно принять за микрококки. Грей и Торнтон (Gray a. Thornton, 1928) описали бактерии, очень похожие на микобактерии, такие же искривленные, грамположительные, ветвящиеся, но подвижные и имеющие жгутики. Эти бактерии были названы ими *Mycoplana*. Такие же формы бактерий описал Келер (Köhler, 1955), считая их микобактериями, что, конечно, неправильно.

По культуральным признакам микобактерии не отличаются от бактерий. Колонии их на обычных питательных средах имеют пастообразную или слизистую консистенцию, выпуклую, реже плоскую, иногда клейстерообразно-каплевидную форму. Окраска колоний может быть красной, оранжевой, розовой, желтой, синей, бурой. Много также и бесцветных форм.

В процессе изменчивости микобактерии могут образовать варианты проактиномицетного строения. По физиологическим и биохимическим признакам микобактерии существенно не выделяются. Как и среди бактерий, в этой группе имеются представители с различными физиологическими и биохимическими проявлениями. Одни виды разлагают белки, углеводы, сахара, органические кислоты, спирты. Другие — разлагают углеводороды, продукты нефти, парафин, смолы и прочие соединения, не используемые обычными бактериями. Среди микобактерий обнаруживаются олигонитрофильные формы, развивающиеся хорошо на безазотистой среде и усваивающие, по-видимому, азот воздуха.

Микобактерии не обладают антагонистическими свойствами. Антибиотики у них не обнаруживаются.

Среди микобактерий описаны единичные фитопатогенные формы *Mycob. michiganense* и др. (см. Красильников, 1949 в). Известные всем возбудители туберкулеза и дифтерии относятся к микобактериям.

Микобактерии обитают в почвах разных географических зон и населяют их весьма обильно. Количество их зависит от состояния почв и внешних условий. Микобактерии, как и актиномицеты, хорошо развиваются при пониженной влажности почв. Благодаря этому они часто доминируют в почвах засушливых районов.

Род *Mycococcus*

По внешнему виду микоккокки очень похожи на микрококки или, вернее, на клетки последней фазы развития микобактерий. Клетки их кокковидные, имеющие 0,5—1,0 μ в диаметре. Отличаются они от микрококков неправильной формой клеток. Последние бывают угловатыми, грушевидными, неправильно шаровидными, часто образуют выросты — почки (рис. 46). Размножаются микоккокки делением, перешнуровыванием и почкованием. Перед делением клетки у некоторых видов слегка удлиняются, принимая очертания коротких палочек. Микоккокки неподвижны, грамположительны, спор не образуют. В процессе изменчивости микоккокков получаются варианты

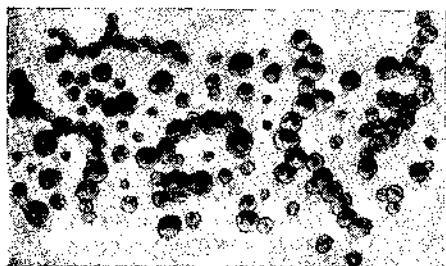


Рис. 46. Микоккокки. *Mycoc. ruber*.

микобактериального типа, что дает основание считать их генетически родственными с последними.

Физиологически и биохимически они не отличаются от микобактерий. В почвах встречаются редко.

Род *Micromonospora*

Организмы, принадлежащие к этому роду, по внешнему виду очень похожи на актиномицеты. Они образуют хорошо развитый мицелий, в виде тонких, ветвящихся нитей. Спороношение их резко отличается от спороношения у актиномицетов. Споры (конидии) образуются на коротких ножках или непосредственно на нитях мицелия всегда по одной (рис. 47), имеют шаровидную или овальную, редко продолговатую форму. Величина их такая же, как у спор актиномицетов, — около 1 μ .

Колонии микромоноспоры плотны, сростаются с агаром, воздушный мицелий отсутствует, при спорообразовании появляется слабый налет из

коротких воздушных веток — спороносцев. Колонии обычно окрашены в красно-бурый, желтовато-бурый и другие цвета. Пигмент не проникает в среду.

Организмы растут на обычных средах вообще медленно и слабо, большинство видов предпочтительнее развивается при температуре 40—45° и выше. В почве они встречаются редко.

По физиологическим и биохимическим свойствам ничем существенным не отличаются от актиномицетов. Некоторые виды образуют антибиотические вещества.

Бактерии

Микроорганизмы, именуемые бактериями, по своей природе, строению, развитию и биологическим проявлениям очень разнообразны.

По внешней форме клеток бактерии подразделяются на три резко различных типа: кокковидные, палочковидные и спиралевидные. Соответственно этому они и группируются: на кокки или *Coccaceae*, палочки — *Bacteriaceae* и спирали — *Spirillaceae*. В каждой группе имеются свои подразделения.

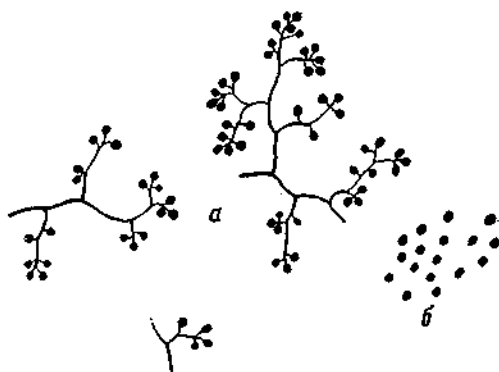


Рис. 47. *Micromonospora globosa*:
а — ветки со спороносцами; б — споры

Кокки — семейство *Coccaceae*

Характерной особенностью этой группы бактерий является шаровидное строение клеток. Последние правильно контурированы, имеют резко очерченную оболочку. Диаметр клеток 0,2—1 м, чаще 0,6—0,7 м. Размножаются они делением, причем процесс этот совершается в разных плоскостях. Клетки неподвижны. Жгутиков и спор не образуют, за исключением одного вида (*Sarcina ureae*). Основное большинство кокков грамположительно, лишь единичные формы (гонококки) не окрашиваются по Граму.

Клетки находятся либо в изолированном состоянии, либо соединены в комплексы — пары, по 4 в таблички, в пакетобразные комплексы. По этому признаку кокки подразделяются на группы: 1) микрококки — род *Micrococcus*, 2) диплококки — род *Diplococcus*, 3) стрептококки — род *Streptococcus* и 4) сарцины — род *Sarcina*.

У микрококков (род *Micrococcus*) клетки расположены одиночно и не образуют комплексов. Только во время деления клетки некоторое время связаны попарно. Иногда клетки механически слипаются в небольшие бесформенные кучи, легко распадающиеся на отдельные клетки.

У диплококков (род *Diplococcus*) клетки соединены попарно. Иногда они имеют вид парных бобов и сплюснуты по длинной оси.

Стрептококки (род *Streptococcus*) характеризуются соединением клеток в цепочки. Деление клеток происходит в одной плоскости, перпендикулярно длинной оси. Длина цепочек различна.

У сарцин (род *Sarcina*) клетки соединены в пакетобразные, правильной кубической формы комплексы. Число клеток в пакетах различно — от 8 до 64 и более в каждом. Деление клеток происходит в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. У некоторых видов клетки делятся в двух плоскостях; тогда образуются таблички из клеток, расположенных в одной плоскости. Такое расположение клеток обусловлено условиями роста

сарцин. Некоторые исследователи склонны без достаточных оснований рассматривать их как отдельный род — *Pediosoccus*.

Участие в почвообразовательных процессах представителей *Coccaceae*, по-видимому, очень ограничено, если оно вообще существует. В почве эти организмы встречаются редко и в очень небольшом количестве.

В лабораторной практике при анализе почв часто за микрококки принимают кокковидные формы микобактерий, проактиномицетов и микрококки. На стеклах обростания по Холодному часто кокковидные клетки принадлежат актиномицетам, а иногда и палочковидным бактериям.

Палочковидные бактерии — семейство *Bacteriaceae*

Группа палочковидных бактерий — наиболее разнообразная и наиболее распространенная в почвах. По строению и развитию клеток палочковидные бактерии подразделяются на две большие подгруппы — спороносные и неспороносные.

Спороносные бактерии

Спороносные бактерии имеют палочковидную форму, грамположительны. Величина клеток — $2-10 \times 0,5-1,2$ м. В цикле своего развития клетки образуют споры. По характеру спорообразования, по форме клеток и цитохимическому составу спороносные бактерии подразделяются на род *Bacillus* и род *Clostridium*.

Род *Bacillus*

Бактерии, относящиеся к этому роду, имеют подвижные и неподвижные палочковидные клетки размером $2-10 \times 0,7-1$ м. Жгутики у них обычно перитрихальные. Плазма клеток однородна, иногда содержит крупные зерна запасного питательного вещества. Гранулы нет. Размножаются делением. Многие виды образуют длинные цепочки — нити. При спорообразовании клетки не раздуваются или раздуваются слабо. Споры терминальные, центральные или расположенные в любой части клетки. Чаще всего — аэробы, но встречаются и анаэробы. По физиологическим и биохимическим свойствам эта группа бактерий весьма разнообразна. Среди них имеется много видов с резко выраженной протеолитической способностью разлагать белки с образованием аммиака, сероводорода и других пахучих продуктов гнилостного процесса.

Имеются бактерии, которые энергично разлагают крахмал, сахара, спирты, органические кислоты и многие другие органические соединения. Среди спороносных бактерий рода *Bacillus* описаны виды — автотрофы, хемотрофы, организмы, окисляющие водород, аммиак, метан и другие вещества, затем описаны организмы, обладающие способностью фиксировать молекулярный азот. В этой же группе бактерий имеются формы, которые синтезируют различные активные органические вещества — биотические, антибиотические, токсические и другие.

Среди спороносных бактерий — *Bacillus* очень часто встречаются антагонисты. Последние, по распространенности в природе, составляют вторую группу после актиномицетов.

Спороносные бактерии весьма широко распространены в почвах, где количество их насчитывается десятками, сотнями тысяч и нередко миллионными.

Род *Clostridium*

Клетки этого рода спороносных бактерий отличаются от клеток рода *Bacillus* своим строением и физиологическими особенностями.

Перед спорообразованием они раздуваются, приобретают лимонovidную или булавовидную форму и имеют довольно крупные размеры ($7-15 \times 1,5-2 \mu$). Клетки молодой культуры несколько меньше ($5-10 \times 0,8-1 \mu$). Внутри клеток содержится гранулеза, окрашивающаяся от J + KJ в темно-синий, почти черный цвет. Споры существенно не отличаются от спор у рода *Bacillus*, у некоторых видов они несколько крупнее.

Бактерии этого рода — анаэробы. Энергично разлагают крахмал, пектиновые вещества, сбраживают сахара и другие углеводы с образованием масляной, пропионовой и других кислот. Некоторые из них являются возбудителями ацетоно-бутилового брожения.

Многие виды этого рода фиксируют молекулярный азот. Из них наиболее известен *Clostridium pasteurianum*, описанный Виноградским.

Культуры рода *Clostridium* широко распространены в почвах, преимущественно перегнойных, богатых органическими веществами.

Неспороносные бактерии

Неспороносные бактерии — самая распространенная и разнообразная группа почвенных микроорганизмов. Разнообразие их проявляется в размерах, форме, развитии, культуральных особенностях, но особенно в физиологических и биохимических свойствах.

Огромное большинство неспороносных бактерий по внешним признакам — строению, величине, виду колоний — не отличается друг от друга. Невозможно также дифференцировать бактерии по физиологическим признакам, выявляемым нами в лабораториях обычными методами. Тем не менее группу неспороносных бактерий составляют биологически различные виды, что удастся установить только при глубоком изучении очень немногих из них.

Неспороносные бактерии, как правило, грамотрицательны, подвижны, хотя подвижность ими не всегда проявляется. Движение осуществляется при помощи жгутиков. По расположению последних они различаются на перитрихи — род *Bacterium* и лофотрихи — род *Pseudomonas*. Среди почвенных обитателей — перитрихов имеется большое число разнообразных групп. Нами здесь приводится описание только наиболее значимых и распространенных, например рода *Bacterium* и рода *Azotobacter*.

Род *Bacterium*

Клетки бактерий этого рода палочковидные, размером, $1,5-10 \times 0,5-1 \mu$, чаще $3-7 \mu$ длиной и $0,5-7 \mu$ в поперечнике, грамотрицательные, подвижные. Жгутики расположены по всей периферии клетки — перитрихально. Число жгутиков различно, иногда их очень много. Спор не образуют. Подвижность и наличие жгутиков не всегда выявляются. У некоторых видов подвижность проявляется только в строго определенных условиях. Клетки неригидные, внешнюю форму не изменяют. У многих организмов форма и величина клеток резко меняются с возрастом.

Культуральные, физиологические и биохимические признаки у разных представителей этого рода весьма различны. Имеются виды, разлагающие органические и неорганические соединения, вызывающие процессы распада и синтеза, окисления и восстановления.

Среди них имеются пигментированные и непигментированные формы,

разлагающие различные растительные и животные остатки, вызывающие гниение белков с образованием аммиака, сероводорода и других веществ.

Среди почвенных бактерий эта группа наиболее многочисленна и разнообразна. Число ее представителей насчитывается миллионами и миллиардами в 1 грамме почвы.

Видовое разнообразие рода *Bacterium* безусловно очень велико, но видов этого рода описано сравнительно немного. Объясняется это тем, что внешние признаки этих, так же как и других, групп бактерий очень слабо выражены.

Род *Azotobacter*

Группа неспороносных бактерий с перитрихальными жгутиками, характеризуется способностью фиксировать азот воздуха. Эта группа будет подробно описана в главе об азотфиксации. Здесь только отметим, что клетки азотобактера отличаются от клеток обычных почвенных бактерий заметно большими размерами. Палочковидную форму многие культуры имеют только в начальной стадии развития (рис. 2 б, в), затем они становятся шаровидными. При этом клетки часто бывают соединены в пакетобразные комплексы, покрытые слизистой уплотненной капсулой.

Культуры хорошо развиваются на синтетических безазотистых средах (среда Эшби, Бейеринка и др.). На белковых и вообще на органических средах (МПА, сусло-агар, бобовый агар и др.) большинство видов и культур не развивается.

Азотобактер обнаруживается не во всех почвах; степень распространения его очень неравномерна.

Данной группе бактерий приписывается особо важное значение в плодородии почв.

В настоящее время род *Azotobacter* представлен немногими видами — *Az. chroococcum*, *Az. agile* *Az. vinelandii* и др. Есть основания полагать, что в природе имеется значительно большее число видов и разновидностей.

Бактерии с полярными жгутиками

Неспороносные бактерии, имеющие полярно расположенные жгутики — моно- и лофотрихи, подразделяются по физиологическим и биологическим особенностям на роды — *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Acetomonas*, *Azotomonas* и др.

Род *Pseudomonas*

После бактерий рода *Bacterium* эта группа организмов в почве наиболее широко распространена. Количество их насчитывается миллионами, десятками и сотнями миллионов, а нередко и миллиардами в одном грамме почвы в зависимости от ее свойств и климатических условий.

Клетки этой группы бактерий имеют вид палочек размером $2-5 \times 0,6-0,7$ м. Более крупные и более мелкие формы встречаются реже. На конце клеток имеется один или несколько жгутиков (рис. 1, а-д). Споры внутри клеток не образуются. Размножаются клетки, как и все бактерии, делением.

Культурально бактерии этой группы не отличаются от представителей других групп неспороносных бактерий. На питательных средах вырастают гладкие, блестящие, бесцветные, редко пигментированные колонии. Многие виды образуют флюоресцирующий зеленовато-желтый пигмент, диффундирующий в субстрат.

По физиологическим и биохимическим признакам бактерии данного рода весьма разнообразны. Так же, как и среди других групп бактерий, имеются представители, разлагающие различные органические и неорганические, белковые и небелковые соединения. Многие виды разлагают органические соединения с конечными и промежуточными продуктами распада. Имеются виды, фиксирующие молекулярный азот, так называемые олигонитрофилы. В этой же группе описаны автотрофы и гетеротрофы, патогенные и сапрофитные формы и т. д.

Обильное развитие *Pseudomonas* обнаруживается в зоне корней вегетирующих растений, а также на гниющих растительных и животных остатках.

Среди рода *Pseudomonas*, равно как и рода *Bacterium*, встречаются представители с антагонистическими свойствами. Одни виды образуют антибиотические вещества, другие — токсические. Но особенно большое количество видов рода *Pseudomonas* образуют биотические вещества — витамины (В₁, В₂ и др.), ауксины, различные аминокислоты и т. п.

Роль рода *Pseudomonas* в почвообразовательных процессах специально не исследовалась, но, судя по его активности, она надо полагать, весьма значительна.

Род *Rhizobium*

В этот род входят неспороносные бактерии с полярными жгутиками, образующие клубеньки на корнях бобовых растений, благодаря чему они называются клубеньковыми бактериями. По своему строению не отличаются от бактерий рода *Pseudomonas*. Клетки палочковидные, иногда искривленные, как у микобактерий ($3-5 \times 0,7 \mu$), подвижные. В клубеньках и на некоторых искусственных средах они деформированы, имеют бактероидные формы — раздутые, неправильно округлые, колбовидные, амeboидные и пр., часто имеют боковые выросты. Последние, однако, возникают не в результате ветвления, как это имеет место у микобактерий, а являются результатом патологического процесса. Клетки с выростами и вообще бактероидные клетки, как правило, нежизнеспособны.

По культуральным признакам клубеньковые бактерии не отличаются от обычных неспороносных бактерий. Колонии их бесцветны, гладкие, слизистые, выпуклые или плоские. Культуры хорошо растут на многих синтетических средах и на средах с растительными органическими веществами (отвар бобов и тканей бобовых растений). Некоторые виды не растут на средах с животным белком (МПА, МПЖ и др.).

Физиологически и биохимически микроорганизмы этой группы не отличаются от других бактерий. Единственным специфическим признаком является их способность образовывать клубеньки на корнях бобовых растений. Клетки проникают в клетки тканей корня и развиваются в них как симбионты, обеспечивая азотфиксацию.

Клубеньковые бактерии специфичны, каждая культура образует клубеньки на корнях строго определенных видов или группы близких видов растений. Подразделение на виды производится по растению-хозяину.

Клубеньковые бактерии широко распространены в почвах. Они находятся повсюду, где имеются соответствующие бобовые растения, а часто и там, где последних нет. Количество этих бактерий в почвах различно в зависимости от условий и свойств самой почвы.

Род *Azotomonas*

В род *Azotomonas* включены неспороносные бактерии величиной $3-7 \times 0,8 \mu$ с полярно расположенными жгутиками, подвижные, размножающиеся делением. Морфологически, культурально и биохимически не

отличаются от других неспороносных бактерий. Они хорошо растут на многих обычных питательных средах, белковых и небелковых, органических и синтетических с минеральными источниками азотного питания.

Характерной отличительной чертой этих бактерий является способность их фиксировать молекулярный азот воздуха. Некоторые виды образуют желтовато-зеленоватый флюоресцирующий пигмент, диффундирующий в субстрат. Похожи они на *Az. vinelandii*. Встречаются в почве редко.

Среди неспороносных бактерий, помимо упомянутых, имеется много организмов, группируемых в отдельные роды, которые обладают особыми физиологическими функциями, как, например, серобактерии, железобактерии, нитрификаторы, денитрификаторы и пр. Сюда же относятся различные нитчатые бактерии и др. (см. Красильников, 1949а; Bergey, 1948).

Спиралевидные бактерии — семейство *Spirillaceae*

Бактерии этого семейства имеют спирально или штопорообразно изогнутые клетки, заметно различающиеся по внешнему виду. Одни из них длинные с большим числом завитков, толстые или тонкие, другие короткие с одним-двумя завитками. Имеются также очень мелкие формы, только с полуоборотом.

Бактерии подвижны, имеют полярно расположенные жгутики, много, и лофотрихи (рис. 1 а—е). Клетки их размножаются делением и перешнуровыванием. Обитают они преимущественно в воде, но часто встречаются в почвах. Многие из них участвуют в превращениях серы.

Эта группа бактерий подразделяется на 5 родов.

Род *Vibrio*, или вибрионы

Клетки мелкие 1,5—3 μ длиной и 0,5—0,7 μ в поперечнике, изогнутые в виде запятой, весьма подвижные, с полярными жгутиками. Широко распространены в водоемах и в почвах. Среди них имеются патогенные виды. Из сапрофитных форм многие восстанавливают сульфаты. Роль их в почве, по-видимому, велика.

Род *Spirillum* (спириллы)

Клетки крупные, весьма различной длины, от 3 μ до 70 μ и более, с поперечником 1—2 μ . Имеют полярные жгутики и обладают активным движением. Размножаются делением и перешнуровыванием. Пигмента не образуют. Обитают в воде, в почве встречаются редко.

Род *Thiospira*

Организмы этого рода автотрофны, бесцветны. Окисляют сероводород. Внутри их клеток откладываются капельки серы. Последняя также окисляется и используется как источник энергии. Обитают в воде, редко в почве.

Род *Thiospirillum* и род *Rhodospirillum*

Эти роды отличаются от предыдущего тем, что образуют красно-пурпурный пигмент. Автотрофы, синтезируют органическое вещество. Одни — за счет световой энергии (род *Rhodospirillum*), другие — за счет световой и химической (род *Thiospirillum*). Обитают в водоемах.

Фаги

Особую группу существ составляют фаги. Величина их измеряется миллимикронами (м μ), обычно 50—100 м μ , встречаются также и более мелкие формы фагов.

Частицы фагов имеют овальную или шаровидную форму с коротким отростком или без него. Размножаются фаги только внутри микроба-хозяина и притом только в живой вегетирующей молодой клетке. В мертвых и старых клетках они не репродуцируются.

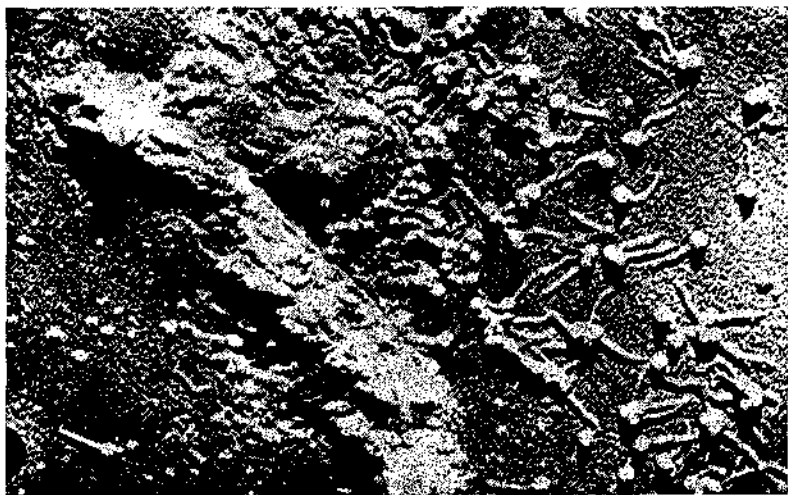


Рис. 48. Фаговые частицы, освобожденные после разрушения клетки.

Фаг микобактерий *Mycobacterium* sp. (по Battaglini 1953).

Процесс репродукции фаговых частиц происходит следующим образом: фаги закрепляются хвостовой частью на поверхности клетки и проникают через ее оболочку; после этого внутри клетки происходят резкие структурные и химические изменения протопласта. Образуется в большом количестве дезоксирибонуклеиновая кислота, и вся масса ее разбивается на отдельные зернышки или тельца-профаги. Вслед за этим разрушается оболочка клетки и профаги освобождаются в виде зрелых фагов (рис. 48). Весь процесс протекает в течение 15—40 мин., а у некоторых бактерий длится 5 часов и более.

Количество фаговых частиц, образуемое в одной клетке, очень различно — от 50 до 1000, чаще 100—200 и меняется в зависимости от условий роста, состояния и вида бактерий.

Характерной особенностью фагов является их способность вызывать лизис клеток. Фаги обладают определенной специфичностью, поражая микробов одного или нескольких видов. Некоторые фаги поражают только немногие штаммы одного вида. Существуют фаги, поражающие только бактерии, так называемые бактериофаги, и фаги, поражающие актиномицеты, иначе актинофаги. Фаги, поражающие другие группы микроорганизмов — грибы, дрожжи, водоросли и пр., в литературе неизвестны. Описанные единичные случаи нахождения фаговых частиц у дрожжей и грибов пока не получили подтверждения.

По химическому составу фаги ближе примыкают к вирусам животных. Они содержат белки, липоиды и углеводы. В большом количестве в них находится дезоксирибонуклеиновая кислота. Все фаги обладают антиген-

ными свойствами, т. е. способны при введении в тело животных вызывать образование антител со специфическими свойствами. Благодаря этому можно получать антифаговые сыворотки.

Разные фаги обладают различной устойчивостью к внешним воздействиям — солевым растворам, температуре. Одни фаги инактивируются при сравнительно низкой концентрации солей или при низкой температуре, другие, наоборот, выдерживают температуру до 75° в течение 1 часа. Фаги более устойчивы к лучистой энергии, чем бактерии. В сухом состоянии они могут сохраняться длительное время. Легко инактивируются некоторыми соединениями — лимонной кислотой, фенантроном и др.

По лизогенной активности фаги сильно различаются. Одни — сильно и довольно полно растворяют клетки своей культуры; другие — слабо и неполно лизируют клетки. Различаются фаги и по характеру процесса растворения колоний. Одни дают зоны лизиса с резко очерченными краями, другие с диффузными.

Фаги сравнительно легко подвергаются изменчивости. Они меняют свою специфику, характер образования «негативных колоний», иначе пятен лизиса. Меняется также их устойчивость к тем или иным внешним факторам (Раутенштейн, 1955).

Фаги, как показывают исследования, широко распространены в природе. Они находятся в водах, в растительных и животных остатках. Много их и в почве. Работы Раутенштейна и Хавиной (1954) и др. показали, что в почве обитают в значительных количествах актинофаги. По некоторым данным можно предполагать, что роль их в почве весьма значительна. Демолон и Дюнец (Demolon a. Dunez, 1933, 1939), например, полагают, что фаги клубеньковых бактерий инактивируют деятельность последних. Клевероутомление почв, по их мнению, обусловлено именно этим явлением. Фаги оказывают большое влияние на изменчивость бактерий и актиномицетов, способствуют образованию новых форм и вариантов. Иными словами, фаги являются одним из мощных факторов видообразования.

По вопросу о природе фагов имеются различные точки зрения, которые сводятся к двум основным. Согласно одной — фаги представляют собой ультрамикроскопические существа, или вирусы микробов, бактерий и актиномицетов (Зильбер, 1953; Рыжков, 1952; Сухов, 1951, 1955). Согласно другому взгляду фаги — это биокатализаторы, т. е. активные вещества, обладающие биокаталитическими или энзиматическими свойствами, способные при определенных условиях самовоспроизводиться (Крисс, 1944). Обе точки зрения имеют свои обоснования, не считаться с которыми нельзя.

Часть II

ПОЧВА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Под почвой разумеется, пишет Вильямс (1931), рыхлый поверхностный горизонт суши земного шара, способный производить урожай растений. В физическом понимании почва представляет собой сложную дисперсную систему, состоящую из трех фаз — твердой, жидкой и газообразной.

Твердая фаза почвы состоит из отдельных частиц, весьма разнообразных, как по своему химическому составу, так и по размерам. Величина почвенных частиц колеблется в весьма широких пределах.

Различные свойства почвы, ее плодородие в значительной степени зависят от состава и величины частиц. По размерам последних почвы подразделяются на:

	размер частиц в диаметре, мм
каменистые	свыше 3
песок крупный	3—1
„ средний	1—0,25
„ мелкий	0,25—0,05
пыль крупная	0,05—0,01
„ средняя	0,01—0,005
„ мелкая	0,005—0,001
ил	менее 0,001

Каждая почва содержит частицы всех указанных размеров, но в разных количественных соотношениях. По механическому составу почвы подразделяются таким образом (по Качинскому 1956):

тяжелые глины,	содержащие более	80%	частиц мельче	0,001 мм
глины средние и легкие	„	80—50%	„	„
суглинок тяжелый	„	50—40%	„	„
„ средний	„	40—30%	„	„
„ легкий	„	30—20%	„	„
супесь	„	20—10%	„	„
песок связной	„	10—5%	„	„
„ рыхлый	„	менее 5%	„	„

Качество почвы, как среды для обитания микроорганизмов определяется не только размерами частиц, но и характером их распределения, одним словом, ее структурой.

СТРУКТУРА ПОЧВЫ

Почва может находиться в двух состояниях: либо в пылевидном раздельночастичном, либо в виде комочков, или агрегатов. В пылевидной почве все свойства распределяются во всех направлениях. При любом внеш-

нем воздействию такая почва будет реагировать однотипно. Например, при увлажнении она разбухает равномерно во всех направлениях, становится недоступной для воздуха и воды. Такие почвы называются бесструктурными. Вследствие своих чисто физических и механических свойств, они не могут длительно сохранять воду, быстро высыхают, слабо аэрируются. Они мало благоприятны для роста растений и развития в них микрофлоры.

Структурная почва состоит из отдельностей, иначе агрегатов, или комочков различной величины, от 1 до 20 мм и более в диаметре. Залегают агрегаты в толще почвы более или менее рыхло, между ними имеются промежутки различных размеров и очертаний. Эти промежутки или поры обеспечивают проницаемость для воды и воздуха, а вместе с этим и доступность различных элементов питания для растений и микроорганизмов. В структурной почве уменьшается испарение влаги.

Структура почв имеет огромное значение. С увеличением структуры улучшаются физические свойства почвы — скважность, аэрация, водопроницаемость и пр. Сопоставляя эти свойства в оструктуренной и неоструктуренной почве на Долгопрудной опытной станции, Ремезов (1952) приводит следующие показатели:

	в бесструктурной почве, %	в оструктуренной почве, %
скважность	50	55—60
из нее — общая скважность	45—48	20—25
капиллярная	2—5	30—35
некапиллярная	5	30—40
содержание воздуха	3—5	20—25
водопроницаемость (мм/час)	1,6	0,7

Как видно из приведенных цифр, в оструктуренной почве резко увеличивается капиллярная скважность, а вместе с этим повышаются и многие положительные свойства, обеспечивающие высокие урожаи растений и обильное развитие микроорганизмов.

Наибольшее значение придается той структуре, отдельности которой имеют от 1 до 10 мм в диаметре и длительно не размываются водой, т. е. являются водопрочными.

В каждом агрегированном комочке частицы почвы находятся в тесном взаимодействии, между ними действуют связи, совершенно отличные от существующих между агрегатами. Распределение воды, воздуха и различных элементов почвы внутри агрегата имеет другой характер, непохожий на распределение их между самими комочками.

Благодаря водопоглопительной и водоудерживающей способности, а также и другим свойствам оструктуренные почвы лучше обеспечивают растения необходимыми условиями для их роста и развития.

Основным условием образования структуры почв является наличие в них достаточного количества иловатых коллоидных частиц, а также органического вещества и других факторов, обеспечивающих развитие и жизнедеятельность микроорганизмов. Почвенные частицы склеиваются в комочки клеящим веществом, коллоидами — продуктами метаболизма микробного населения. Без клеящего вещества почвенные частицы не агрегируются, остаются в изолированном состоянии.

По данным Гедройца, образованию агрегатов предшествует соединение мельчайших элементарных частиц в микроагрегаты, которые могут быть разрушены только химическим путем.

При наличии коллоидов мелкие частицы почвы и микроагрегаты связываются между собой в простые, а простые в сложные комочки, или агрегаты. Эти комочки имеют разные размеры и форму. Между простыми комочками остаются промежутки, или поры, которые, как видно будет

далее, имеют огромное значение в жизни микроорганизмов. Склеивание почвенных частиц может быть прочным и непрочным. Прочно склеенные комочки собственно и определяют в значительной степени плодородие почв.

Условия образования структуры и факторы, ее определяющие, различны. Наибольшее значение придается органическому веществу и перегною. Влияние навоза, компостов и других органических удобрений на структурообразование почв общеизвестно. П. А. Костычев в эксперименте показал влияние органических веществ на процессы оструктурирования почв, отмечая при этом первостепенное значение микроорганизмов.

Структурообразование почвы тесно связано с растительным покровом. До недавнего времени считалось, что только травы значительно улучшают структуру почвы, тогда как древесные породы ее разрушают. Исследования последних лет показали, что лес тоже способствует образованию структуры почвы.

Так, Зонн (1954) приводит следующие данные по процентному содержанию водопрочных комочков в почвах с различным растительным покровом. На солонцах, степной поляне, водопрочных комочков содержалось 17%, а под лесом, дубняком, — 58%; на черноземах, распахиваемых 50 лет, — 17%, а под лесной полосой — 47%.

Образование структуры почв давно было предметом исследований многих ученых. Первые попытки объяснить причины комковатости были предприняты биологами.

Научное объяснение данного процесса принадлежит русскому ученому П. А. Костычеву. В совершенстве владея методами микробиологического и физико-химического анализа почв, Костычев экспериментально доказал теснейшую связь микробиологических процессов разрушения органического вещества почвы с образованием структур. Он показал, что для склеивания в комочки почвенных частиц требуются вещества, играющие роль цемента. Таковыми являются продукты жизнедеятельности микробов, продукты распада растительных и животных остатков. Процесс оструктурирования почвы, по данным его экспериментов, происходит лишь при оптимальных для развития микробов условиях, когда возможны биологические превращения органической перегнойной массы с образованием цементирующих веществ.

Наблюдая за разложением растительных остатков, Костычев (1889) установил, что на них обильно развиваются грибы и бактерии, что вся масса разлагающегося вещества заросла этими низшими растениями. Он также показал, что в разных случаях разложения растительных остатков процесс протекает различно и вызывается разными микробами. Иногда на гниющем материале, пишет он, поселяются прежде всего бактерии, и растительные остатки покрываются сверху слизью; иногда же появляются раньше грибы, тогда гниющее вещество с поверхности никогда не становится слизистым.

Наблюдая за развитием микроорганизмов в процессе разложения органического вещества, Костычев заметил, что когда развиваются только бактерии, побурения субстрата никогда не наблюдается. Окрашивание субстрата, по его данным, происходит только при развитии грибов. На основании этого автор приходит к заключению, что главное участие в образовании темноокрашенных веществ субстрата принимают грибы, а не бактерии. В то же время Костычев не отрицал и роли бактерий в этом процессе. Он указывал, что при прекращении доступа кислорода к субстрату, грибы прекращают свою деятельность, развитие их приостанавливается, но процесс разложения, хотя и замедленно, продолжается. (Костычев — Образование чернозема. Почвы черноземной полосы России, их происхождение, состав и свойства, 1889).

Следует отметить, что Костычев (1892) не только определил значение микробов в разложении органических веществ, но и первый отметил синтетическую роль их в почве. Он писал, что перегной представляет собой не мертвую массу, он в каждой точке дышит жизнью в разнообразных ее проявлениях, в нем происходят не только процессы разложения сложных органических соединений, но вместе с тем и процессы образования сложных соединений из простейших.

При определенных условиях перегной почвы разрушается с освобождением минеральных соединений, потребляемых растениями для питания. Структура почвы при этом разрушается. Если поддерживать почву в таком состоянии, когда протекает односторонний процесс разрушения перегноя, то наряду с некоторым накоплением питательных элементов для растений, будет происходить разрушение структуры почвы, а вместе с этим и падение ее плодородия. Поэтому Костычев рекомендует непрерывно восстанавливать строение почвы путем посева многолетних трав, указывая, что этот процесс восстановления протекает в залежи (Костычев, 1892).

Идеи Костычева получили дальнейшее развитие и углубление в учении Вильямса. Вильямс придавал существенное значение перегнойным веществам в оструктурировании почв, причем указывал, что не всякий перегной способен создавать прочную структуру почв; только перегной свежееосаженный, определенного качества может придавать почве прочную комковатость (Вильямс — Лекции по почвоведению, читанные в Моск. с-х. ин-те в 1895—1896 гг., 1897). Касаясь причин разрушения структуры почв, Вильямс (1897) придавал большое значение физико-химическим агентам, а также влиянию дождевой воды. Он отмечал, что дождевая вода, содержащая аммиак, разрушает почвенные агрегаты, освобождая кальций в перегное, отчего последний теряет свои цементирующие свойства. В восстановлении структуры он отводил главную роль посевам трав. Позже Вильямс наибольшее значение в образовании структуры придавал биологическим процессам, обусловленным деятельностью микроорганизмов. В зависимости от условий аэрации процесс распада органических остатков протекает различно и вызывается разными видами микроорганизмов. Вильямс различает два резко отличных процесса разложения растительных остатков, имеющих принципиальное значение в структурообразовании почв, а именно: аэробный (грибной и бактериальный) и анаэробный.

Аэробный процесс протекает в поверхностных слоях почв, где растительные остатки разлагаются микробами — бактериями и грибами. Бактерии разлагают растительные остатки с образованием гуминовой кислоты, которая в условиях хорошей аэрации полностью минерализуется. Гуминовой кислоте поэтому Вильямс не придает существенного значения в склеивании почвенных частиц. Только в том случае, когда эта кислота попадает в нижние слои почвы в анаэробные условия, она денатурируется и превращается в более прочные соединения, способные склеивать почвенные частицы в водопрочные комочки.

Там, где разложение растительных остатков производится грибами, образуются креновая и апокреновая кислоты. Эти кислоты хорошо растворяются в воде и уносятся ею из почвы. Поэтому они также не имеют большого значения в формировании структуры.

Наибольшее значение в оструктурировании почв Вильямс придавал анаэробам. Эти микробы, по его мнению, разлагая корневые остатки, преимущественно травянистой растительности, синтезируют ульминовую кислоту, которая при денатурации переходит в коллоидное состояние, приобретая клеящие или цементирующие свойства. При высыхании она переходит в нерастворимое в воде состояние, а следовательно, сцементированные ею почвенные частицы остаются водопрочными.

Иден Костычева и Вильямса о роли микроорганизмов в образовании и разрушении структур получили развитие в работах советских и некоторых зарубежных исследователей (Мишустин с сотрудниками, 1945а, 1951, 1956; Гельцер, 1940; Mc Calla, 1943, 1945; Mc Henry a. Russel, 1943, 1944 и др.).

Отмечая роль микробов в процессе образования структуры, разные исследователи по-разному трактуют механизм их действия. Одни полагают, что микроорганизмы, разлагая растительные остатки, образуют продукты промежуточного распада тканей, которые в сущности и склеивают частицы почв. Другие считают, что почвенные частицы склеиваются продуктами метаболизма микробов, растения же служат только источником их питания (Горшков, 1940; Гусев, 1940; Рубашов, 1949 и др.).

Отдельные ученые (Канивец, 1951 и др.) в процессе образования структуры придают наибольшее значение деятельности таких грибов, как *Trichoderma lignorum*, *Mucor intermedius*, *Martierella isabellina*. Зарубежные исследователи испытывали с положительным результатом грибы *Trichoderma kōningii*, *Aspergillus niger* и др. (Martin a. Andersen, 1924; Martin a. Waksman, 1940; Martin, 1945, 1946; Peele, 1940; Peele a. Beale, 1944). Гельцер (1940) считает, что цементирующим веществом являются лизаты грибов культур, образуемые при воздействии бактерий, а также коллоидные соединения белков, синтезируемые бактериями.

Кононова (1951) полагает, что клеящее вещество представляет собой смесь продуктов распада клетчатки и протоплазмы распадающихся целлюлезных бактерий.

Все эти исследования с очевидностью показывают значительную, если не исключительную, роль микроорганизмов в оструктурировании почв. Однако сущность этого воздействия остается неясной. Приводимые данные мало убедительны или требуют тщательной проверки.

Значительные исследования были проведены Мишустинным с сотрудниками. Он изучал действие грибов, актиномицетов и бактерий на разложение вносимых в почву органических веществ (пептона, альбумина, сахарозы, крахмала, яблочной кислоты) и на образование структуры. Автор приходит к выводу, что агрегирование почвенных частиц наиболее энергично осуществляется грибами и актиномицетами, имеющими мицелиальное строение. Процент комочков величиной 0,25 мм и выше достигает в опытах с грибами 32—51, а в опытах с актиномицетами 25—30. В контрольной почве эта же величина была не более 2,8%. Разные виды грибов обладают разной агрегирующей способностью. Из бактерий были испытаны разные виды спороносных и неспороносных форм: представители рода *Azotobacter*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Bacterium*, затем *Bacillus* и др. Клеящая способность их была очень слабой. Число агрегированных в комочки частиц не превышало 2—3%, чаще 1—1,5% и только в единичных случаях оно было более 10%. При совместном развитии грибов и бактерий цементирование почвенных частиц происходит значительно слабее, чем в опытах с чистыми культурами одних грибов. По мнению автора, бактерии в смешанных культурах снижают агрегирующее действие грибов и актиномицетов. Это, по-видимому, вызывается либо тем, что бактерии подавляют развитие грибов, либо тем, что они разрушают цементирующее вещество, образуемое грибами. Мишустин различает два типа оструктурирования: тип биологический, вызываемый непосредственно микроорганизмами, и так называемый тип «гумусовой структуры», образуемой гуминовыми веществами. Первый тип дает непрочную структуру и рассматривается как начальный и неизбежный в природной обстановке этап оструктурирования почвы (Мишустин и Пушкинская, 1942; Мишустин, 1945а). Рудаков (1951) высказал предположение, что цементирование почвенных частиц в агрегаты осуществляется активным гумусом, представляющим собой комплекс соединений

из уроновых кислот и бактериального протеина или продуктов его лизиса. Уроновые кислоты образуются, по его мнению, пектиноразрушающими, или протопектиназными, бактериями, которые обнаруживаются в почве и на разлагающихся растительных остатках в большем или меньшем количестве. Протопектиназные бактерии развиваются на корнях растений, проникают в межклеточные пространства, разрушают межклеточное вещество — протопектин с образованием сахаров и уроновых кислот. Последнее, соединяясь с белками бактерий, образует уротеиновые комплексы, обладающие способностью цементировать почвенные частицы. Галактуроновая и другие уроновые кислоты образуются как за счет живых корней вегетирующего растения, так и за счет отмерших корневых остатков.

Не все бактерии, по данным автора, обладают протопектиназой. Наиболее интенсивно продуцируют протопектиназу спороносные палочки — *Bac. polymyxa*, *Bac. macerans* (*Clostridium*), *Ps. radiobacter*. Слабо образуют ее — *Bac. mycoides*, *Bac. asterosporus* и др. и совсем не образуют — *Bact. coli*.

Применяя эти бактерии вместе с растительными остатками клевера в качестве удобрения, Рудаков получил следующие результаты: число водопропрочных комочков величиной в 0,5—3 мм достигало:

	%
в контроле	11,48
с <i>Bac. polymyxa</i>	20,51
с <i>Bac. mycoides</i>	10,11
с <i>Bact. coli</i>	4,98

Оструктурирование почвенных частиц, по мнению Лазарева (1941—1945 гг.), производится главным образом бета-гуматной, частично альфа-гуматной, частично сложным комплексом гумуса, образующегося из продуктов автолиза бактерий.

Тюлин (1954) отмечает два типа образования структурных агрегатов в лесных почвах подзолистой зоны: гумат-кальцевые агрегаты — непрочные, и ферро-гуматы — прочные агрегаты. Эти формы агрегатов и их различие выявляются предлагаемыми автором, особыми методами.

Природа и свойства почвенных агрегатов определяются качеством гумусовых веществ и характером их взаимодействия с минеральными частицами. В зависимости от того, какие элементы преобладают в гумусе, клеящая способность его будет различна. Наличие в гумусе достаточного количества кальция придает ему одни свойства; присутствие железа или алюминия — другие (Антипов-Каратаев, Келлерман и Хан, 1948; Пономарева, 1951 и др.).

Клеящие свойства гумуса резко различны в зависимости от того, преобладают ли в нем гуминовые и ульминовые кислоты или креновые и апокреновые кислоты, иначе фульвокислоты. Как известно, гумус по своему составу резко различается в разных почвах. Гуминовые кислоты подзолистых почв отличаются от гуминовых кислот черноземов или сероземов. Фульвокислоты красноземов и подзолов по своему составу также неодинаковы (Тюрин, 1949; Кононова, 1953, 1956; Пономарева, 1956 и др.).

Все эти различия гумуса, или перегноя, в разных почвах определенным образом сказываются на характере оструктурирования почвенных частиц.

Пономарева (1951) изучала структурообразование в среднеподзолистых почвах в зависимости от развития и жизнедеятельности червей. По ее наблюдениям, выбросы червей в верхнем пахотном слое составляют в среднем около 52 т на 1 га при численности их в 1 700 000 экземпляров. У корней растений почва перерабатывается червями в большей степени, чем в почве вне зоны корней (примерно на 50%).

Выбросы червей более прочно склеены в комочки, чем агрегаты обычной почвы. Водопропрочность этих выбросов обусловлена клеящим органи-

ческим веществом кишечника червей. Автор показал, что степень оструктурирования почвы червями меняется в зависимости от растительного покрова. Под дубовым лесом количество червей больше, чем в поле под овсом, под травами или в еловом лесу.

Под травами двухлетнего пользования найдено червей на 1 га — 1 790 000, на полях под овсом — 560 000, в дубраве — 2 940 000, а в еловом лесу — 610 000 особей.

Приведенные данные показывают, насколько тесна связь механизма оструктурирования почвы с биологическими и биохимическими процессами, протекающими в ее толще. Растения, их видовой состав, — с одной стороны, и микробные ценозы почв, — с другой, при определенных почвенно-климатических условиях определяют направление и степень выраженности процесса оструктурирования почвенных частиц.

Порозность почв

Благодаря структурным образованиям — комочкам, или агрегатам, в почве создаются промежуточные пространства, или поры различных размеров и конфигураций (рис. 49 А и Б). В этих порах сосредоточивается биологическая деятельность всего населения почвы.

Суммарный объем всех пор, имеющихся в 1 см³ почвы, взятой в ее естественном сложении, носит название порозности, или скважности, почв. Порозность почв является одним из главнейших условий, определяющих их плодородие. Объем скважности в почвах различен в зависимости от типа почвы, ее состояния, или окультуренности, от внешних сезонных и климатических влияний и от растительности. В основном же скважность меняется в зависимости от степени оструктуренности почвы, от размеров почвенных агрегатов. Чем мельче агрегаты, или комочки, тем меньше промежутки между ними, а общая скважность больше. Размеры промежутков между почвенными комочками и частицами колеблются от нескольких микрон до 2—3 мм и более (Качинский, Вадюнина и Корчагина, 1950).

Общая скважность почвы определяется по ее объемному и удельному весу. Выражается она следующей формулой

$$P = \left(1 - \frac{\text{об}}{\text{уд}}\right) \cdot 100,$$

где P — скважность, уд — удельный вес твердой фазы, об — объемный вес. Удельный вес твердой фазы (отношение веса твердой фазы к весу воды) для разных почв колеблется от 2,4 (чернозем) до 2,7 (краснозем).

Общая порозность в разных почвах различна (табл. 7). Черноземы имеют наибольшую порозность — 63—58% и более высокую суммарную агрегацию — свыше 50% в верхнем горизонте A и несколько меньшую — 46% в горизонте B . Солонец имеет меньшую порозность: общую — 50%, агрегатную — 29,55% в горизонте A_1 . В дерново-подзолистой почве порозность более низкая, чем у предыдущих почв: общая 47—49%, агрегатная — 32%, а межагрегатная — 15—16%.

Порозность почв подразделяют на агрегатную и межагрегатную. Первая определяет свободное пространство между почвенными частицами внутри агрегата. Общая величина (объем) этой порозности весьма значительна. Отдельные поры и щели внутри агрегата, как правило, более мелкие, чем поры межагрегатные.

Межагрегатная порозность состоит из промежутков между отдельными агрегированными комочками. Как видно из приведенных в таблице данных, она занимает значительно меньший объем, чем общая внутриагрегатная.

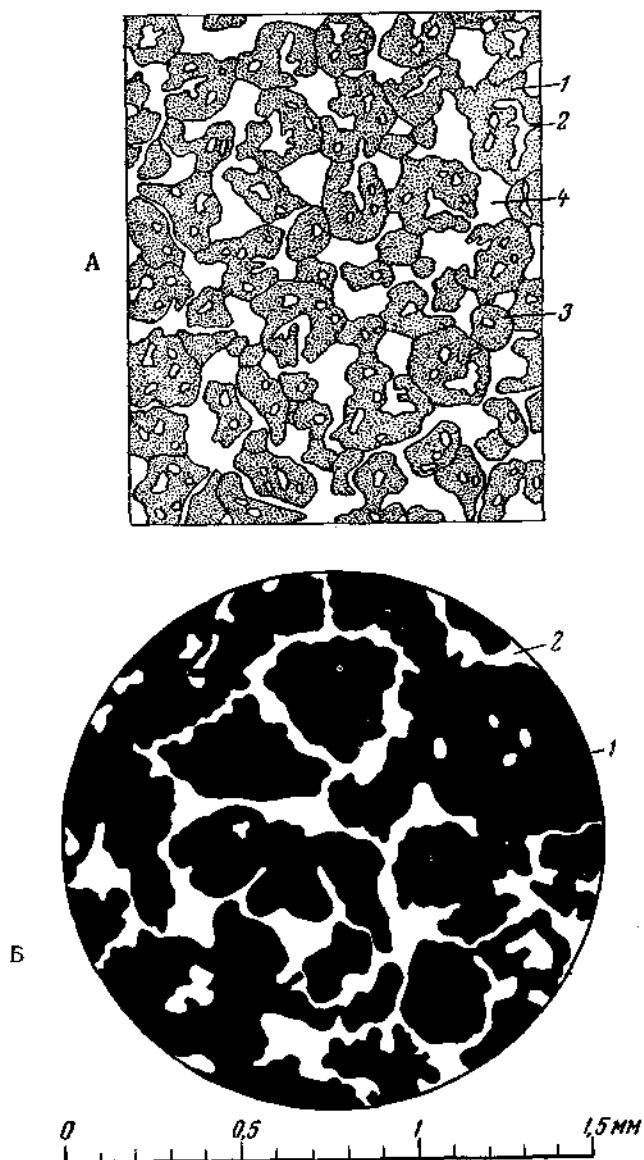


Рис. 49. Порозность почв:

А) Порозность культурной структурной почвы (схема): 1 — тонкие, преимущественно капиллярные поры в комочках — при смачивании почвы заполняются водой; 2 — средние поры (ячейки, каналы) — при смачивании на короткий период заполняются водой, а при рассасывании ее — воздухом; 3 — капиллярные поры; 4 — крупные поры между комками — почти всегда заполнены воздухом (по Качинскому, 1956); Б) Видимая порозность почвенного агрегата (зарисовка со шлифа). Чернозем [малоомощный (южный): 1 — микроагрегаты; 2 — видимые поры (по Качинскому и др., 1950).

Порозность почв
(по Качинскому и др., 1950)

П о ч в ы	Глубина горизонта, см	Порозность, %		
		общая	агрегат- ная, общая	межагре- гатная
Выщелоченный легко глинистый чернозем, Курская обл., степь	A — 0—4	63,86	40,54	23,32
	A ₁ —10—14	61,17	39,30	21,87
	A ₂ —40—44	58,75	—	—
	B ₁ —55—59	58,93	36,43	22,50
	B ₂ —80—84	57,85	36,03	21,82
Ореховато-глибистый легко глинистый солонец, Свердловская обл., целина	A ₁ —10—14	50,00	29,55	20,45
	B ₁ —15—19	50,18	20,27	29,91
	C 60—64	44,40	—	—
Среднеподзолистая суглинистая, Московская обл.	A ₁ — 0—12	49,05	32,61	16,43
	A ₂ —20—32	47,55	32,27	15,28
	B ₁ —32—35	41,70	—	—
	B ₂ —55—85	36,76	—	—
	B ₂ —85—110	34,10	23,78	10,32

Кроме этой порозности, отмечается капиллярная и ультракапиллярная порозность. Размеры пор в этих случаях очень мелкие. Они обладают особыми физическими и механическими свойствами удерживать воду и воздух.

Жидкая фаза почв

Вода в почве как физическое тело может пребывать в трех состояниях — твердом, жидком и парообразном. По своей связанности с почвенными частицами вода подразделяется еще на категории или виды, формы и типы (Родэ, 1952; Долгов, 1946). Имеется несколько классификаций форм почвенной воды. Наиболее распространенная из них — классификация Лебедева (1936). Различают следующие формы воды (рис. 50).

Парообразная вода. Вода в виде пара насыщает почвенные воздушные пространства. Водяные пары в почве передвигаются из мест с их наибольшей насыщенностью в места с меньшим содержанием паров. При неравномерном охлаждении или нагревании почвы меняется соответственно и упругость паров. Ночью, например, верхние слои почвы охлаждаются быстрее, чем нижние. Вследствие образующейся при этом разности упругости паров происходит перемещение последних из нижних слоев в верхние, где они конденсируются на поверхности охлажденных комочков почвы. Днем при нагревании верхних слоев почвы наблюдается обратный процесс.

Почва может обогащаться водой за счет водяных паров воздуха в силу тех же законов. При охлаждении верхних слоев почвы на них конденсируются водяные пары воздуха. Так совершается суточное распределение водяных паров в почве.

При сезонных изменениях температуры происходят более глубокие перемещения паров воды.

Парообразная вода, следовательно, имеет большое значение в обогащении почв влагой. Особенно большую роль она играет, надо полагать, в южных засушливых районах с резко континентальным климатом, где

резкие различия дневных и ночных температур обуславливают значительную конденсацию паров в почве.

Гигроскопическая вода физически плотно связана с почвенными частицами. Она покрывает частицы почвы и удерживается силами молекулярного сцепления. Плотность ее более 1, теплоемкость около 0,9, не замерзает. Силы молекулярного сцепления ее выше силы земного притяжения, поэтому гидростатическое давление в ней не проявляется. Увлажнение почвы до такого состояния, когда частицы ее покрыты сплошным

слоем молекул воды, называют максимальной гигроскопичностью. Подобное состояние наступает при условии почти полного насыщения пространства парами воды.

Гигроскопическая вода настолько прочно связана с почвенными частицами, что может перемещаться только путем превращения ее в пар. Удалить эту воду из почвы можно только нагреванием до 105° .

Способность почвы адсорбировать или прочно связывать воду называется гигроскопичностью. Последняя зависит от многих факторов, — от механического состава почвы, содержания в ней органического вещества или перегноя, различных органико-минеральных соединений и метаболитов. Она повышается с увеличением содержания в почве перегноя и вообще продуктов жизнедеятельности микроорганизмов.

Чем мельче почвенные частицы, тем адсорбционная сила их выше. Процесс поглощения воды почвенными частицами сопровождается выделением теплоты смачивания. Величина ее в разных почвах различная, от 3 до 10 кал. Для селовой лесной почвы, солонца и чернозема она соответственно равна 5,38; 5,92; 6,86 кал., а для торфяной почвы — 14,80 кал.

Пленочная вода также физически связана с почвой. Однако связь ее молекул с почвенными частицами менее прочна, чем связь гигроскопической воды. Она тоже не подчиняется закону тяготения при передвижении и гидро-

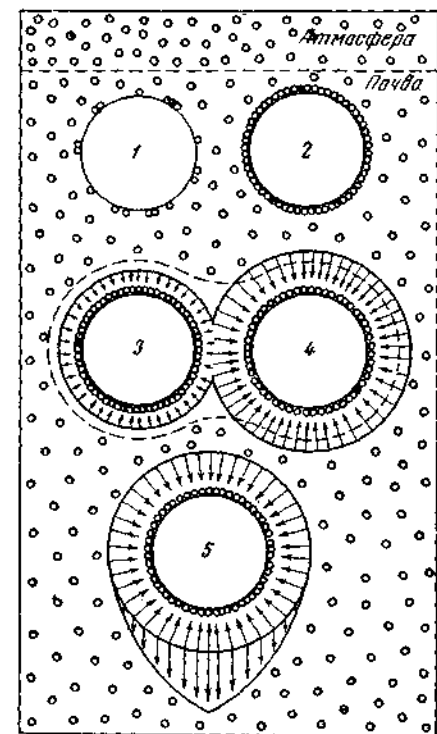


Рис. 50. Схема различных состояний воды в песке (мелкие кружочки обозначают молекулы воды в виде пара):

1 — песчинка с нулевой гигроскопичностью; 2 — песчинка с максимальной гигроскопичностью; 3 — 4 — песчинки с пленочной водой; вода движется от песчинки с толстой пленкой (4) к песчинке с тонкой пленкой (3) до тех пор, пока толщина пленок не станет одинаковой (пунктир); 5 — песчинка с капиллярной водой (по Лебедеву, 1936)

статическое давление в ней не проявляется.

Молекулы пленочной воды по схеме Лебедева покрывают почвенные частицы сплошным тонким слоем, или пленкой. Сила сцепления ее почвенными частицами слабее, чем у гигроскопической воды. Пленочная вода связана с почвой рыхло, она передвигается в почве как жидкость, но отличается от жидкой воды некоторыми физическими свойствами; имеет повышенную вязкость и пониженную точку замерзания. По некоторым данным, часть этой воды не замерзает при -78° и полное замерзание отмечается при -150° (по Виленскому, 1954).

Количество гигроскопической и пленочной воды в почве меняется в за-

висимости от различных факторов — от осмотического давления почвенного раствора, от состава почвы и др. В почвах, бедных растворимыми веществами (некоторых дерново-подзолистых), пленочная вода может превышать максимальную гигроскопичность их, а в почвах, богатых растворимыми веществами, содержание ее равно или даже ниже максимальной гигроскопичности. В почвах засоленных рыхло связанная вода может вообще отсутствовать (Долгов, 1946).

Физически связанная вода считается недоступной для растений. Сущая сила корней не в состоянии преодолеть силы сцепления ее молекул с почвой. Доступна ли она для микробных клеток, неизвестно. Эта вода составляет в песчаных, бедных перегноем почвах около 1%, в суглинках — 3—5%, в перегнойных почвах — 10%, а в торфянистых — свыше 10% от сухого веса почвы.

Кроме указанных двух форм, в почве отмечают еще наличие химически связанной воды. Она входит в состав минералов и является конституционной частью веществ — кристаллизационной и гидратной. Эту воду можно удалить только прокаливанием или длительным нагреванием. При этом происходят существенные изменения свойств нагреваемых веществ. Эта вода недоступна для организмов.

Гравитационная или фильтрационная вода — свободная вода. Она передвигается в почве как жидкость под влиянием силы тяжести и капиллярных или менисковых сил. Фильтруется или просачивается через толщу почвы вниз, подчиняясь действию силы земного тяготения.

Просачиваясь вниз, свободная вода достигает грунтовых вод или, рассасываясь выше, переходит в подвижную капиллярную воду. Наибольшее количество ее, удерживаемое адсорбционными и капиллярными силами, соответствует полной влагоемкости почвы. Свойство почвы пропускать эту воду называется водопроницаемостью почв. Гравитационная вода доступна для растений и других обитателей почвы. Она может переходить в капиллярную воду и вследствие этого, как полагают, становиться малодоступной.

Капиллярная вода, иначе волосная вода, — свободная часть воды, которая заполняет поры — капиллярные промежутки между почвенными частицами и передвигается в них менисковыми силами, или силами капиллярности, обусловленными поверхностным натяжением и смачиваемостью поверхности почвенных частиц.

Вода по капиллярам поднимается тем выше, чем меньше их диаметр. При диаметре пор в 1 м высота подъема воды достигает 15 м. В природных условиях, в почве и грунтах вода обычно так высоко не поднимается.

Почвенные поры, как показывают анализы, представляют собой сложную систему. Они расположены в разнообразных направлениях, капилляры сочетаются с порами крупных и мелких размеров, имеющих различные очертания.

Скорость поднятия воды по капиллярам называется водоподъемной способностью. Обусловлена она различными условиями, а также свойствами почвы. Большое значение имеет оструктуренность почвенных частиц. Чем крупнее агрегированные комочки, тем легче будет проникать через такую почву вода. В неагрегированной почве поры мелкие, вода через них просачивается медленно, но может подниматься довольно высоко. Восходя к поверхности почвы, вода испаряется. Высыхание поверхностного слоя происходит тем быстрее, чем менее оструктурена почва. Чем выше температура воздуха, тем процесс поднятия воды по капиллярам и высыхание почвы протекает быстрее.

Большое влияние на передвижение и поднятие воды оказывает процесс набухания почвы. По мере того как механический состав почвы становит-

ся более тяжелым, подъем воды замедляется и может совсем приостановиться, как это имеет место в солонцах или иллювиальном горизонте дерново-подзолистых почв (Качинский, 1956). Капиллярная вода может передвигаться в любом направлении.

Различают три состояния капиллярной воды:

1. Капиллярно разобшенное или капиллярно неподвижное, когда вода состоит из разобшенных между собой мелких капелек. В этих случаях происходит застой воды и создаются совершенно иные условия для развития микроорганизмов, отличные от случаев непрерывного передвижения ее. Разобшенные капельки воды в капиллярах почвы уподобляются в некоторой степени питательному раствору в стеклянных капиллярах, искусственно получаемых в лаборатории.

2. Капиллярно подвижная вода характеризуется прерывистым расположением в капиллярах. Она доступна растениям.

3. Капиллярно легко подвижная вода заполняет поры почвы и грунта над грунтовыми водами. Для растений она легко доступна. Капиллярная вода является наиболее важной частью почвенной влаги, снабжающей живое население почвы.

Приведенная здесь классификация почвенной воды имеет относительный характер. Количественное содержание свободной и связанной воды меняется в зависимости от особенностей твердой и газовой фазы. Переход одной формы воды в другую обуславливается также изменением внешних факторов — температуры, давления, различными примесями органических и неорганических веществ и др.

Физически связанная вода при определенных условиях переходит частично в свободную воду и наоборот.

Вода в почве находится в непрерывном движении, что имеет особо важное значение для организмов, так как с водой непрерывно поступают новые порции питания и кислород для дыхания. Вследствие разницы в упругости паров разных участков почвы вода движется в различных направлениях — вертикальном и горизонтальном, если для этого создаются соответствующие условия. Только в отдельных случаях, когда в тонких порах и капиллярах образуются воздушные пробки, происходит разобшение тока воды и ее застой. Причем застой этот временный или относительный, так как вода в таких случаях перемещается, переходя в парообразное состояние.

Из всего изложенного видно, что почвенные поры заполнены влагой в виде паров и жидкой воды, связанной и свободной. Вода находится в промежутках между почвенными частицами, как бы они ни были малы, между агрегатами и внутри агрегатов. Все формы свободной и рыхло связанной воды доступны для микроорганизмов.

Отдельные промежутки между почвенными агрегатами и частицами являются, как это представлено в схематическом рисунке (рис. 51), местом концентрации отдельных видов и групп микробов. Последние образуют своего рода более или менее изолированные колонии в каждом отдельном промежутке почвенного пространства. В этих макро- и микроочагах микробы живут, размножаются и вызывают различные биохимические процессы. Продукты их метаболизма поступают в окружающую среду.

Система пор определяет очаговость развития и характер распространения микроорганизмов. Так как отдельные крупные поры обычно соединены между собой более мелкими, как бы канальцами, часто капиллярного строения, то и между колониями микробов, развивающихся в крупных порах или очагах, нет разобшенности. Между колониями отдельных видов и групп происходит обмен метаболитами, создаются различные взаимоотношения антагонистического и неантагонистического характера. Иссле-

дования показывают, что микроорганизмы, особенно бактерии, обитают не только в порах и в промежутках между почвенными комочками, но и на поверхности последних. Как будет показано далее, бактерии адсорбируются почвенными частицами и могут жить и развиваться в таком состоянии. На поверхности почвенных частиц адсорбируются различные вещества, органические и неорганические, которые могут быть использованы микробными клетками, находящимися там же.

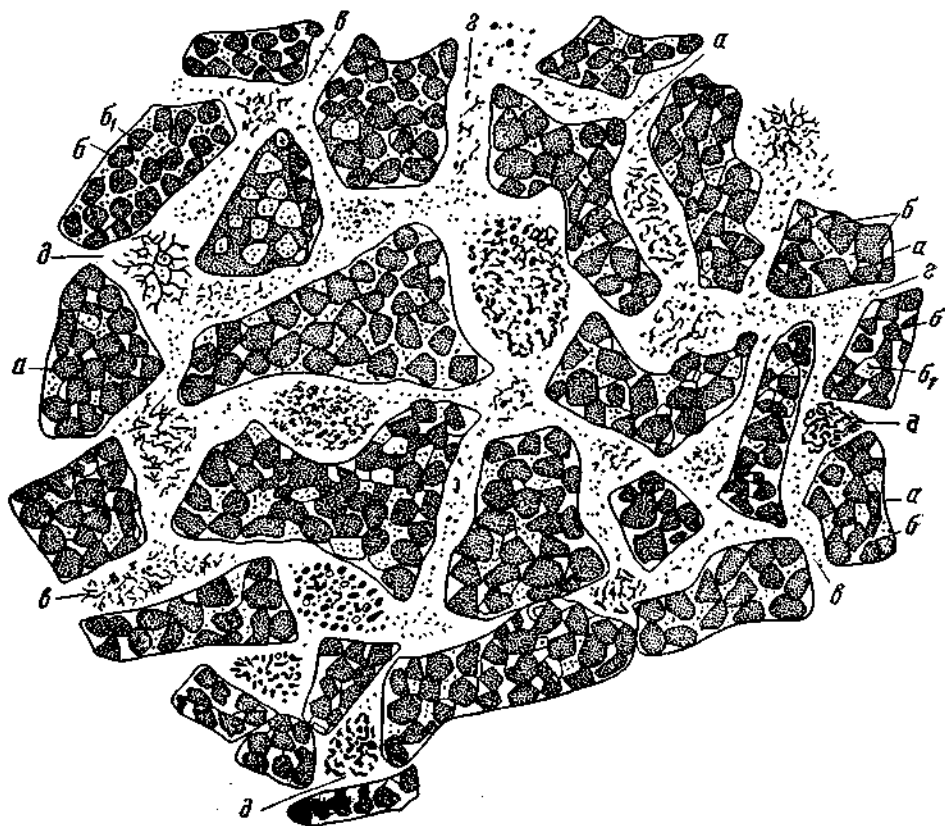


Рис. 51. Схематическое изображение строения агрегированного комочка почвы и распределения в нем микроорганизмов:

а) — агрегаты, состоящие из многих микроагрегатов (б); между микроагрегатами имеются поры, заполненные клетками бактерий (б₁); в — поры и скважины между агрегатами, в них развиваются отдельные клетки (г) и колонии (д) бактерий, грибов и актиномицетов.

Адсорбированные бактерии реагируют на поглощенные витамины, антибиотики, токсины и прочие соединения соответственно своей природе. В зависимости от условий, которые создаются на поверхности почвенных частиц, клетки микробов будут развиваться хорошо или плохо.

Построение системы пор, или скважности в целом, в известной степени определяет характер распределения микроорганизмов в почве. С изменением системы скважности меняется и характер распределения микробных клеток.

В свою очередь разнообразие жизненных проявлений микроорганизмов в почве не может не отразиться и на характере построения почвенных отдельностей, а вместе с этим и на системе скважности в целом.

Почвенный раствор

Почвенный раствор представляет собой очень динамическую и наиболее активную часть почвы. В нем происходят различные химические и биологические процессы. Состав почвенного раствора является важным фактором в питании, росте и размножении организмов. Он же определяет в значительной мере общую продуктивность почвы. Г. Н. Высоцкий (1902) сравнивал почвенный раствор с кровью животных организмов.

В почвенном растворе находятся молекулярно- и коллоидно-растворимые вещества минерального, органического и органо-минерального состава. Из минеральных соединений в почвенном растворе обнаруживаются аммиачные соли, нитриты, нитраты, бикарбонаты, карбонаты, хлориды, сульфаты, фосфаты в виде солей кальция, магния, натрия, калия; соединения железа, марганца, алюминия, кремния, микроэлементы: цинк, медь, кобальт, ванадий, бор, молибден, радий и др.

Количество этих соединений в почвенном растворе колеблется в зависимости от особенностей почвы и климатических условий, а также от степени растворимости вещества (Виленский, 1954). Данные растворимости отдельных минеральных солей, находящихся в почве, приведены в табл. 8. Из нее видно, что растворимость солей колеблется в широких пределах. Она повышается с поднятием температуры, причем кривая повышения растворимости у разных солей различная.

Таблица 8

Растворимость минеральных солей почвы (в г на 1 л) в воде
(по Виленскому, 1954)

Соли	При температуре, °C					
	0	10	20	30	40	50
K_2CO_3	10,53	10,83	11,05	11,37	11,89	12,13
KCl	276	310	340	370	400	426
KNO_3	133	209	316	458	639	426
K_2SO_4	74	92	111	130	148	166
Na_2CO_3	7	125	215	388	485	—
$NaHCO_3$	69	82	96	111	138	—
NaCl	357	358	360	363	366	370
$NaNO_3$	721	779	845	916	984	1041
Na_2SO_4	50	90	194	408	—	—
$CaCO_3$	—	—	0,0145	—	—	0,0152
$Ca(HCO_3)_2$	161,5	—	166	—	—	—
$CaCl_2$	595	650	745	1020	—	—
$Ca(NO_3)_2$	1021	1153	1293	1526	—	—
$Ca(H_2PO_4)_2$	—	—	153	—	170,5	—
$CaSO_4$	1,759	1,928	—	2,090	2,097	—
$MgCl_2$	528	535	545	—	575	—
$MgSO_4$	408	423	445	454	—	504

На растворимость солей большое влияние оказывает также наличие в растворе газов. Например, углекислота повышает растворимость карбоната кальция, превращая его в бикарбонат, а растворимость последнего во много раз выше растворимости карбоната. Хлористый натрий в растворе повышает растворимость гипса, а сернокислый натрий, наоборот, понижает.

Концентрация солей в почвенном растворе меняется при изменении влажности. При высыхании почвы концентрация солей в растворе повы-

шается, происходит их кристаллизация и выпадение в осадок. В первую очередь выпадают карбонаты щелочноземельных металлов, затем гипса и далее легко растворимые соединения.

С увлажнением почвы концентрация раствора понижается, большинство солей снова растворяется и переходит из осадка в раствор.

Находятся также в почвенном растворе и газы, поглощенные из атмосферы и образующиеся в почве. Особенно велико количество углекислого газа и кислорода. Растворимость их меняется в зависимости от барометрического давления, температуры и некоторых других факторов. Чем выше температура, тем меньше растворимость газов. Растворимость газов прямо пропорциональна парциальному давлению газа. Так как в почве газов больше и давление их выше, то и концентрация их в почвенном растворе выше, чем в воде на открытом воздухе. Наличие электролитов в почвенном растворе понижает растворимость газов.

Коллоидных веществ в почвенных растворах содержится, по данным Гедройца, от 5 до 20% от сухого веса остатка раствора. Большая часть их относится к органическим соединениям. В коллоидном состоянии могут быть в почвенном растворе кремнекислота, гидроокиси железа и алюминия.

Из органических веществ в почвенный раствор попадают все растворимые соединения, которые образуются и выделяются растениями, животными и микроорганизмами, а также многие вещества, синтезируемые непосредственно в почве, вне организмов свободными неклеточными ферментами. В почвенном растворе находятся перегнойные вещества, гуминовые кислоты и их соли, различные кислоты, спирты, эфиры, аминокислоты, антибиотические вещества и токсины.

Почвенный раствор является питательной средой для всего населения почвы и особенно для микроорганизмов. Во всех случаях, где среда благоприятна по своему составу и где нет тормозящих факторов, количество этих существ всегда обильно. Чем больше питательных веществ в растворе, тем интенсивнее развитие и жизнедеятельность микроорганизмов в почве. Почвы плодородные, хорошо удобренные, с большим количеством перегноя имеют почвенный раствор более питательный для микроорганизмов. Почвы мало плодородные, не гумусированные, содержат раствор слабой питательности, микробы в нем развиваются слабо.

Мы сопоставляли питательность почвенных растворов четырех образцов почв. Один был взят с огородного, хорошо удобряемого участка, другой с неудобренных полей дерново-подзолистой зоны (Моск. обл., Чашниково); последние два — из чернозема Молдавской ССР и серозема Узбекской ССР. Почвенные растворы получались из увлажненной почвы (60% от полной влагоемкости) под большим давлением (около 100 атм.) при помощи пресса. Полученный раствор в одной серии опытов стерилизовался в автоклаве при 110° 40 мин.; во второй — фильтровался через бактериальные фильтры (Зейца), третья порция оставалась нестерильной. Все три порции почвенного раствора заражались заранее отобранными шестью видами бактерий, предварительно проверенных как тесты.

Результаты приведены в табл. 9.

Как видно из этих данных, почвы огородные и особенно черноземные более питательны для бактерий, чем почвы полевые малогумусированные. Сероземы значительно выше по питательности, чем дерново-подзолистые, полевые почвы.

Автоклавирование улучшает питательные качества почвы. По-видимому, это происходит за счет гидролиза некоторых органических веществ, при котором образуются доступные для усвоения соединения. При фильтровании почвенного раствора часть веществ адсорбируется фильтром, что ведет к некоторому уменьшению количества элементов питания.

Таблица 9

Рост бактерий на почвенных растворах разных типов
(число бактерий в млн. на 1 мл)

Почвенный раствор	Микроорганизмы					
	<i>Pseudomonas</i>		<i>Bacterium</i>		<i>Az. chroococcum</i>	<i>Rhizob. meliloti</i>
	№ 11	№ 23	№ 1	№ 5		
Раствор подзола, огородная почва:						
автоклавированный	350	41	640	86	105	60
фильтрованный	113	20	280	50	88	40
натуральный	52	20	100	20	5,0	0,1
Раствор подзола, полевая малокультур. почва:						
автоклавированный	1,5	0,1	3,2	0	0	0,1
фильтрованный	0,6	0	1,5	0	0	0
натуральный	0,2	0	0,6	0	0	0
Раствор чернозема:						
автоклавированный	120	900	170	1200	450	600
фильтрованный	50	600	100	800	200	500
натуральный	20,2	200	40	400	50	400
Раствор серозема:						
автоклавированный	100	450	50	20	100	250
фильтрованный	80	300	40	5	60	200
натуральный	20	50	5	0	20	200

Не все виды бактерий реагируют одинаково на питательные вещества почвенного раствора. Например, бактерия № 1 наиболее обильно развивается в почвенном растворе огородной почвы подзолистого слоя, а бактерия № 5 — в растворе чернозема. Культура бактерий № 23 предпочтительнее развивается на растворе сероземной почвы. Клубеньковые бактерии люцерны хорошо развиваются в растворе чернозема и серозема и почти не развиваются в растворе полевой почвы подзола.

Реакция почвенного раствора имеет большое значение для жизни в почве, а равно и для многих физико-химических и биохимических процессов. Слишком кислый или слишком щелочной раствор мало пригоден или вовсе не пригоден для роста и развития организмов.

Реакция почвенного раствора обусловлена растворимыми в нем солями. Кислотность почвы вызывается в одних случаях водородными ионами, находящимися в почвенном растворе, в других — поглощенными ионами. Первая носит название активной, вторая — потенциальной кислотности. Кроме того, выделяют еще общую или титровальную кислотность или щелочность, которая устанавливается обычным титрованием.

По активной кислотности различают почвы:	Значение pH
сильно кислые	3—4
кислые	4—5
слабо кислые	5—6
нейтральные	6—7
щелочные	7—8
сильно щелочные	8—9

Кислую реакцию имеют подзолистые почвы, болотные, серо-лесные; щелочную или нейтральную — сероземы; сильно щелочную — солонцы (Виленский, 1954).

На реакцию почвенного сока оказывает влияние присутствие углекислоты, органических кислот, карбонатов и других веществ. Наличие карбонатных и особенно бикарбонатных солей натрия, кальция придает раствору щелочную реакцию.

Окислительно-восстановительный потенциал почвенного раствора. Большое значение в биологических процессах приписывается концентрации водородных ионов почвенного раствора. Окислительно-восстановительное напряжение раствора определяет направление и характер химических и биохимических реакций, растворимость биологически важных компонентов среды, а равно и продуктов метаболизма микробов. Состояние диссоциированных ионов воды (H и OH) оказывает большое влияние на растворимость различных минеральных солей — кремнекислоты, полуторных окислов железа, алюминия и др. Закисное железо (Fe^{++}) растворяется в слабо кислом растворе при $pH=4-6$ и осаждается при $pH=7$. Окисное железо (Fe^{+++}) растворяется в сильно кислом растворе при pH ниже 3, а при $pH=3$ выпадает в осадок. То же происходит с марганцем и некоторыми другими элементами.

В поверхностном слое почвы, куда проникает кислород в достаточном количестве, окислительные процессы протекают энергично. Здесь активно протекает и жизнедеятельность микробов-аэробов. По мере углубления содержание кислорода в почвенном растворе уменьшается. Раствор теряет свои окислительные свойства на так называемой окислительно-восстановительной границе. Ниже этой границы протекают восстановительные процессы. Глубина залегания окислительно-восстановительной границы в разных почвах различна. Она меняется в одной и той же почве в зависимости от влажности, температуры и других внешних факторов. Границу эту следует понимать условно. Опыты показывают, что в самых верхних горизонтах могут протекать окислительные и восстановительные процессы, могут развиваться аэробы и анаэробы. С другой стороны, и в глубоких слоях наряду с восстановительными процессами протекают и окислительные. Однако последние будут значительно слабее, чем первые.

В. Р. Вильямс полагает, что аэробы верхних горизонтов развиваются в порах между агрегатами: здесь протекают окислительные процессы. Внутри агрегатов преимущественно развиваются анаэробы с восстановительной функцией. Анаэробные процессы могут быть обусловлены обильным развитием аэробов. Последние поглощают кислород и создают в замкнутой системе условия анаэробноз.

Буферность почвенного раствора. Буферность, или способность раствора сопротивляться изменению активной реакции при подкислении или подщелачивании, является одним из его характерных свойств. Она обусловлена составом почвенных коллоидов, емкостью их поглощения. Чем выше емкость поглощения коллоидных частиц, тем выше буферность раствора. Буферность почвы зависит также и от твердых частиц самой почвы, их поглотительной способности. Почва обладает очень большой буферностью. В ней нейтрализуются и инактивируются весьма различные химически активные вещества — кислоты, токсины, антибиотики, витамины и прочие соединения микробного и другого происхождения.

Газообразная фаза почвы

Существенным фактором жизненных процессов в почве является ее воздушная или газовая фаза. Свободное пространство между почвенными комочками пронизано воздухом, если только оно не заполнено почвенным раствором.

Воздух в почве находится в трех состояниях: а) свободный, заполняющий свободные промежутки между почвенными частицами и агрегатами; б) растворенный в почвенном растворе; в) поглощенный или сорбированный твердой фазой почвы.

Все эти состояния воздуха имеют значение в жизни почвы. Воздух поглощается минеральными и органическими коллоидными частицами, причем наибольшее поглощение его производится органической частью и тогда, когда последняя находится в сухом состоянии. По мере увлажнения почвы поглощение воздуха уменьшается. При влажности несколько выше максимальной гигроскопической оно вовсе прекращается. Молекулы воды адсорбируются почвенными частицами сильнее, чем молекулы газов.

Различные газы адсорбируются частицами почвы с различной силой. По способности поглощаться почвой они распределяются в следующем порядке: $\text{NH}_3 > \text{CO}_2 > \text{O}_2 > \text{N}_2 > \text{H}_2\text{S} > \text{CH}_4$. Способность почв адсорбировать газы и удерживать их различна в зависимости от состава коллоидной части. Наибольшее поглощение производится перегноем, а также гидроокисью железа.

При повышении температуры способность почвы удерживать газы понижается. Наибольшее значение для биологии почвы имеет свободный воздух и воздух, растворенный в почвенной воде. Общее содержание свободного воздуха в почве зависит от ее порозности и влажности. Так как воздух и вода занимают одно и то же пространство в почве, то увеличение объема одного из этих компонентов ведет к соответствующему уменьшению другого.

Порозность почв, как отмечалось выше, величина непостоянная, она меняется от разных причин в пределах 25—50% и в редких случаях поднимается до 60%.

Почвенное пространство бывает заполнено почти целиком воздухом только в сухой почве. При поливе или в дождливое время скважины заполняются водой, вытесняя воздух.

По исследованиям А. А. Шмука (1924) верхний горизонт почвы (0—10 см) чернозема Предкавказья содержит следующие количества воздуха на 1000 см³ почвы под разными культурами:

целина	80 см ³
озимая пшеница . . .	240 „
овес	200 „
подсолнечник	260 „
табак	260 „
под паром	320 „

Из этих данных видно, что количество воздуха в одной и той же почве меняется в зависимости от ее состояния и степени окультуренности, от растительного покрова и других факторов. В целине его меньше (8%), чем в окультуренной почве, под злаками меньше, чем под пропашными культурами. Наибольшее количество (32%) воздуха находится в парующей почве. Такие же примерно данные получены и при исследовании дерново-подзолистых почв (опытные поля Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева). Содержание воздуха в них колебалось от 15 до 36%, более всего воздуха было в почве под черным паром (по Вилескому, 1954).

Содержание воздуха в почве в течение вегетационного периода меняется мало, если ее влажность сохраняется на одном уровне. Количество воздуха уменьшается в строгом соответствии с увлажнением почвы.

Состав почвенного воздуха. Почвенный воздух никогда не бывает такого же состава, как воздух атмосферы. Он более разнообразен по качественному и объемному содержанию составляющих его газов.

Как известно, воздух атмосферы состоит из азота — 79,01%, кислорода — 20,96% и углекислоты — 0,03%. Кроме этого, в воздухе атмосферы обнаруживаются и другие газы в незначительных количествах (неон, криптон, аргон, ксенон, гелий и др.).

Воздух почвы отличается от атмосферного более высоким количеством CO_2 . Содержание в нем кислорода меняется в меньших пределах, а азота — остается почти без изменения. Кроме атмосферных, в почвенном воздухе содержатся многие другие газы, образуемые в результате жизнедеятельности организмов или дыхания почвы. В нем обнаруживаются различные органические и неорганические летучие соединения: аммиак, сероводород, метан, органические кислоты, спирты, эфиры, смолы и многие другие соединения — продукты метаболизма микробов, растений и животных.

Состав почвенного воздуха изучен слабо. Наиболее важным компонентом почвенной атмосферы является углекислый газ, конечный продукт разложения органического вещества. По выделению углекислого газа судят об интенсивности биохимических процессов, совершающихся в почве.

Количество углекислоты в почве заметно меняется в зависимости от состава и типа почв, от жизнедеятельности почвенного населения, от климатических и других условий. Особенно велика зависимость образования углекислоты от микроорганизмов. Все то, что способствует развитию и жизнедеятельности микроорганизмов, увеличивает продукцию данного газа. Люндергард (Lundergardh, 1924) считает, что две трети всей углекислоты, находящейся в почвенном воздухе, образуется в результате деятельности бактерий, а одна треть — корней растений.

В почвах, богатых органическими веществами, или перегноем, как правило, CO_2 больше, чем в почвах, где гумусовых веществ мало.

Виленский (1954) приводит следующие показатели образования углекислоты в разных почвах (CO_2 в кг на гектар за один час):

глинистая почва неудобрённая	1,25
песчаная	2,0
песчаная почва, богатая перегноем	4,0
супесчаная почва неудобрённая	4,6

Под пологом леса, по данным Зонна (1954), воздух более насыщен CO_2 , чем в поле; осенью (16—17 сентября) выделялось CO_2 :

	кг/га в час
на стерне овса между лесными полосами	2,68
в лесной полосе шириной 60 м в возрасте 50 лет	17,35
в лесном массиве из дуба, ясеня и акации (18 лет)	10,50
то же, но из дуба с жимолостью	5,86

Количество углекислоты в почве резко меняется в зависимости от состава растительных остатков. По данным Стокласа (Stoklasa, 1906) один грамм сухого вещества корней при разложении выделяет в течение 24 часов CO_2 в мг:

ячмень	70,5	картофель	82,3
пшеница	74,6	свекла	130,6
рожь	110,8	клевер	146,8
овес	118,9	люцерна	160,5

Выделение этого газа почвой, по данным Макарова (1952, 1953), колеблется в пределах от 400 до 600 кг на гектар в течение суток. На полях севооборота за вегетационный сезон выделяется углекислоты (в тоннах

на гектар): на пару — 35, под озимой рожью — 65, под овсом — 79, под травой первого года пользования — 98.

Под разной растительностью образование и выделение углекислоты почвой сильно различается. Например, под клевером выделяется CO_2 в единицу времени — 0,558 г, под сераделлой — 0,305 г, под горчицей 0,218 г, под рисом — 0,285 г с каждого квадратного метра почвы (Reinan, 1927).

Наибольшее количество углекислоты выделяется из-под бобовых трав — клевера, люцерны и др. Объясняется это активной жизнедеятельностью клубеньковых бактерий. По данным Бонда (Bond, 1941), дыхание клубеньков на корнях сои было в 3 раза выше, чем дыхание корней на единицу сухой массы. Общая масса клубеньков выделила CO_2 значительно больше, чем масса корней всего растения.

В приземном слое воздуха может содержаться 10% и более CO_2 вследствие поступления ее из почвы. В глубоких слоях почвы воздух более насыщен углекислым газом, чем в верхних.

Динамика выделения углекислого газа меняется в зависимости от фазы вегетации растений. Под зерновыми культурами выделение газа наибольшее в период цветения, под травами — в период бутонизации, перед укосом. Макаров связывает максимум выделения CO_2 с наибольшим развитием корневой системы в данной фазе развития растений. По нашим наблюдениям, период наиболее интенсивного выделения CO_2 совпадает с максимальным развитием прикорневой микрофлоры (Красильников, Рыбалкина и др.

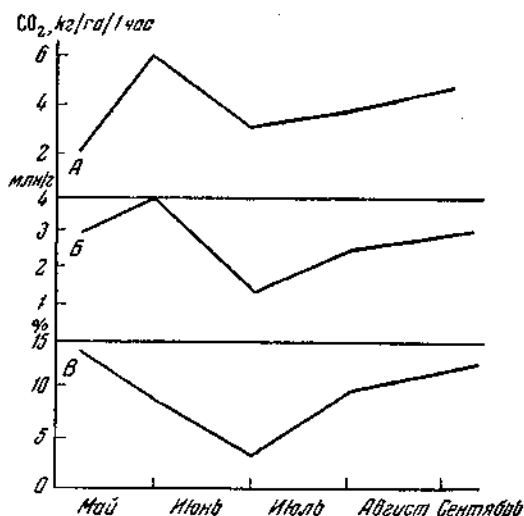


Рис. 52. Зависимость дыхания почвы от ее влажности и развития в ней микроорганизмов (по Макарову, 1953).

Кривая А — дыхание почвы (по выделению CO_2); кривая Б — общее число микроорганизмов; кривая В — влажность почвы в % от сухого веса

1934; Красильников, Крисс, Литвинов, 1936 а).

Отмечается большое влияние температуры на микробиологическую деятельность, а следовательно, на образование CO_2 . Опыты показывают, что повышение температуры с 15 до 28° увеличивает образование углекислого газа в почве в 2 раза (Bunt a. Rovina, 1955).

Зависимость дыхания почвы от некоторых из этих факторов можно изобразить в виде кривых (рис. 52).

Картина количественных колебаний кислорода в почвах обратна той, которая описана для CO_2 . В верхнем слое, до 30 см глубины, количество кислорода равно 15—20%. По мере углубления содержание его резко убывает. На глубине 60—90 см весной кислорода очень мало, содержание его выражается долями процента (0,3—0,8). В летние месяцы количество его в глубоких слоях почвы повышается, достигая в июле на той же глубине 15—19%, а в августе даже на глубине 180 см 11—13%. В октябре содержание кислорода снова уменьшается. Эти колебания обусловлены температурой и влажностью.

Совершенно очевидно, что с изменением содержания кислорода все

биологические процессы будут меняться не только в количественном, но и в качественном отношении. При наличии достаточного притока кислорода будут протекать преимущественно окислительные процессы, а при недостатке его — восстановительные.

Газы почвенного воздуха могут находиться в растворенном состоянии. Как уже сообщалось выше, почвенный раствор содержит всегда большее или меньшее количество воздуха и газов, находящихся в почве и атмосфере.

Растворимость газов в почвенном растворе зависит от их природы, парциального давления, от температуры и от концентрации солей в растворе. Согласно закону Генри растворимость газа в жидкости прямо пропорциональна его давлению. Если жидкость соприкасается со смесью газов, то каждый из них будет растворяться не под влиянием общего давления, а соответственно своему парциальному давлению.

Наибольшей растворимостью из почвенных газов обладают CO_2 , аммиак, сероводород и некоторые другие. Слабее растворяется кислород и очень слабо азот. Зависимость растворимости газов от температуры показана в табл. 10.

Таблица 10

Растворимость газов в зависимости
от температуры (1 см³ в 1 л)

Температура, °C	CO ₂	O ₂	N ₂
0	17,1	0,49	0,24
10	8,8	0,31	0,15
30	6,6	0,26	—

В почвенном растворе всегда имеется много электролитов, поэтому растворимость газов в нем ниже, чем в чистой воде. Почвенный раствор засоленных почв содержит меньше газов, чем раствор незасоленных почв. Поглощение газов в гумусированных почвах выше, чем в негумусированных.

В результате микробиологической деятельности в почве обнаруживаются аммиак, сероводород, водород, метан и другие метаболиты, аэробной и анаэробной микрофлоры, а также и такие органические летучие соединения, как уксусная и масляная кислоты, спирты, эфиры, соединения ароматического ряда и др. Специфический запах земли обусловлен летучими метаболитами микробов, преимущественно актиномицетов. Их природа не выяснена. В почвенном воздухе находятся и многие другие соединения, являющиеся источниками прямого и дополнительного питания, а также и некоторые летучие соединения, подавляющие рост и развитие отдельных микробов.

Н. Г. Холодный (1944 а, б, в, 1951 а, б) прямыми опытами установил наличие питательных веществ в воздухе атмосферы и почвы. Он показал, что некоторые бактерии и грибы, а также отрезанные кончики корней растения вполне удовлетворительно растут в капле среды, где единственным источником питания были испарения почвы.

Присутствие в почвенном воздухе питательных веществ было установлено и в наших опытах следующим способом. Культура неспороносной палочки — *Bact. album*, выделенная из почвы, не способна развиваться на синтетической среде Чапека. Но эта же бактерия, помещенная в капле той же среды в почвенную камеру, начинает хорошо развиваться и давать

многочисленные поколения. Следовательно, из почвы выделялись и поступали в каплю среды летучие вещества, которые обеспечивали нормальный рост клеток данной культуры.

Мейсель с сотрудниками (1946, 1950) показал, что отдельные компоненты витаминов — тиамин, никотиновой кислоты, парааминобензойной кислоты, находящиеся в воздухе, используются микроорганизмами. Биотические вещества поступают в атмосферный и почвенный воздух из почвы и от растений. По мнению Холодного (1944в), витамины, выделяемые в воздух растениями, используются микроорганизмами почвы и самими растениями. Наиболее богат летучими витаминами воздух лесов и лугов (Grumme, 1955).

Шавловский (1954) обнаружил тиамин и никотиновую кислоту в почвенном воздухе серой лесной почвы и в оподзоленном черноземе.

В воздухе почвы могут находиться летучие соединения, токсические для отдельных видов микробов. Наши опыты показали, что клетки стафилококка — *Staph. aureus*, помещенные в висячей капле в почвенную камеру, приготовленную из лесной дерново-подзолистой почвы, не развиваются или развиваются слабо, тогда как в контроле или в камере с другими почвами (черноземом, огородной почвой) развитие их протекает нормально. Было отмечено угнетающее действие испарений почвы из-под льна и отсутствие подобного действия на развитие бактерий испарений почвы из-под клевера.

В почвенном воздухе обнаруживаются и радиоактивные вещества, обычно в виде продуктов распада радия и других веществ.

ДЫХАНИЕ ПОЧВЫ

Состав почвенного воздуха постоянно меняется. Между воздухом атмосферы и воздухом почвы происходит непрерывный обмен, являющийся важнейшим фактором в жизни почвы. Не будь этого обмена, образующиеся CO_2 , сероводород, метан и другие газы быстро заполнили бы все поры и скважины почвы, кислород весь был бы израсходован, а многие биохимические процессы приостановились. Произошло бы отравление многих, если не всех, обитателей почвы — растений, животных и микроорганизмов. Без притока свежего воздуха из атмосферы, без пополнения почвы кислородом будет создаваться условия анаэробноз.

Обновление состава почвенного воздуха осуществляется под влиянием различных факторов. Основные из них:

- а) колебания температуры — суточные и сезонные,
- б) изменения барометрического давления,
- в) диффузия газов,
- г) динамика жизненных процессов — потребление и образование отдельных газов живым населением почвы.

Первый способ обмена воздуха осуществляется благодаря свойствам газов расширяться при нагревании и сжиматься при охлаждении. Когда температура почвы повышается, воздух в ней, увеличиваясь в объеме, не помещается в занимаемом им пространстве — скважинах и порах и часть его выходит наружу, в атмосферу. При понижении температуры происходит обратный процесс, почвенный воздух сжимается, объем его уменьшается, создается в скважинах разреженное пространство и наружный воздух устремляется туда. Такие колебания совершаются ритмично днем и ночью (суточные колебания). Отмечаются колебания и сезонные, они менее резко выражены и, по-видимому, имеют меньшее значение в дыхании почвы. Эти периодические колебания температуры почвы и производят регулярный обмен газами между почвой и атмосферой. Почва как бы

дышит, происходит процесс вдыхания и выдыхания. Как и для всякого дыхания, здесь характерно выделение углекислоты и других газов с одной стороны и поглощение кислорода — с другой.

Процесс дыхания почвы может усиливаться или ослабляться разными факторами — влажностью, ветром и др. Вода и воздух антагонистичны. Увлажнение почвы ведет к уменьшению воздуха в почвенных скважинах. В периоды дождей почва смачивается настолько, что воздух почти полностью вытесняется. С высыханием почвы наступает обратное явление.

Содержание CO_2 и кислорода в почвенном воздухе меняется по сезонам года. В верхнем слое почвы наибольшее количество углекислоты отмечается в весенне-летний период. С апреля до сентября в средней полосе количество ее доходит до 2—4% на глубине 30—60 см. Осенью и зимой количество углекислоты заметно падает. Наряду с этим имеются наблюдения, которые показывают, что в зимние месяцы деятельность микроорганизмов в почве не прекращается. По нашим данным в зимнее время при температуре почвы около 3—5° выше нуля обильно развиваются некоторые виды актиномицетов и бактерий. В одном грамме почвы летом и весной актиномицетов — *Act. globisporus* насчитывалось 10—15 тыс., а зимой их число достигало 100—500 и более тысяч. Зауерланд и Грэтнер (Sauerland u. Groetner, 1953) установили, что выделение углекислоты в почве увеличивается в зимние месяцы.

На процессы дыхания почвы большое влияние оказывает барометрическое давление. Наблюдения показывают, что с изменением последнего меняется и содержание газов в глубоких, до двух метров и более слоях почвы. При понижении давления объем газов увеличивается и они выделяются в атмосферу; при повышении давления воздух поступает в почву.

Большую роль в газообмене почвы играет также диффузия газов.

По мнению некоторых исследователей, одна диффузия может обеспечить газообмен почвы и поддерживать состав почвенного воздуха на определенном уровне, обеспечивающем жизненные процессы ее населения.

В почве, если только она не замерзшая, непрерывно протекают биологические процессы синтеза и распада, потребления и выделения различных веществ — органических и минеральных. В этом процессе одни виды организмов образует CO_2 , O_2 , эфиры, кислоты, спирты, аммиак, сероводород, метан и другие соединения. Для других организмов, преимущественно микробов, эти соединения служат источниками питания. В зависимости от преобладания тех или иных микроорганизмов в данной почве и направленности биохимических процессов содержание газов в почве будет меняться.

Имеются указания на то, что корни растений не только выделяют, но и активно поглощают углекислый газ. Количество углекислоты, поглощаемой из почвы, может быть равным количеству, поступающему из атмосферы, а в некоторых случаях даже большим. Интенсивность поглощения CO_2 из почвы зависит от ее концентрации. Чем больше находится углекислоты в почве, тем интенсивней она поступает в растения через корни (Курсанов, 1954; Самохвалов, 1952).

Углекислота почвы поглощается многими микроорганизмами. Известно, что в почве обитает большое количество видов-автотрофов, которые используют CO_2 как источник углерода для синтеза органических веществ. Кроме них, в почве имеется немало организмов-гетеротрофов, также потребляющих углекислый газ.

Выше мы приводили мнения отдельных авторов, утверждавших, что выделяемая углекислота в большей своей части является продуктом метаболизма микрофлоры почвы. С этим нельзя не согласиться. Опыт показывает, что стоит только затормозить тем или иным способом жизнедея-

тельность микроорганизмов, как тут же уменьшается выделение углекислоты. Обратная картина наблюдается при внесении в почву веществ, усиливающих жизненные процессы микробов. Винсент и Найссен (Vincent a. Nissen, 1954) вносили в почву антибиотические вещества в малых дозах и получали заметное повышение выделения CO_2 . Если в контрольной серии CO_2 выделялось в количестве 51,2—56,9 мг, то при прибавлении пенициллина этого газа выделилось 112,6 мг, при внесении хлоромидина — 85,2 мг, а тетрациклина — 148, 7 мг на 40 г почвы.

Многие исследователи рассматривают выделение газов из почвы в прямой связи с жизнедеятельностью микроорганизмов. По дыханию почвы можно судить и о биологических процессах, совершающихся в ней под влиянием микрофлоры. Нет сомнения в том, что в этом процессе участвуют и другие организмы. Однако роль их значительно меньшая, чем роль микробов.

Дыхание почвы, являясь показателем биохимических и биологических процессов, в ней протекающих, может быть также и показателем плодородия почвы в целом, как это утверждал Стоклаза (Stoklasa, 1905) и затем многие другие исследователи (Lundergardh, 1924; Макаров, 1953; Lees, 1949; Jensen, 1934; Bunt a. Rovina, 1955 и др.).

ТЕПЛОВОЙ РЕЖИМ ПОЧВЫ

Тепловой режим играет исключительно большую роль в жизни почвы.

Основным источником тепла являются солнечные лучи. Другие источники — внутреннее тепло планеты, тепло, получаемое при химических и биохимических реакциях, весьма незначительны и в расчет не принимаются. Тепловой эффект радиоактивных реакций пока не исследован.

Как известно, поверхность земли поглощает тепло, излучаемое солнцем в воздушное пространство. Окружающие слои воздуха предохраняют землю от охлаждения и вообще оказывают большое влияние на ее тепловой режим. Чем прозрачней воздух, чем меньше содержит он водяных паров, тем меньше задерживается тепла, излучаемого землей.

Поверхность земли нагревается солнцем неравномерно. Наибольший нагрев ее в экваториальной части и наименьший на полюсах. Поглощение тепла обусловлено не только географической зональностью, но и качественным составом, окраской почвы. Темноокрашенные почвы поглощают больше тепла, чем почвы светлые, серые и белесые. Черноземы, например, поглощают 86%, серая почва — 80%, а белесая — всего 20% лучистой энергии солнца.

Теплоемкость почв тоже различна. Она зависит от разных причин. Наибольшее значение имеет влажность, так как вода обладает большей теплоемкостью, чем твердые частицы почвы. Сухие почвы нагреваются быстрее, чем влажные. От влажности зависит и теплопроводность. Сухие почвы медленней проводят тепло, чем влажные.

Поверхность почвы нагревается днем и охлаждается ночью. Это создает суточную смену колебаний нагрева почвы. Наибольший размах этих колебаний бывает в летние месяцы и особенно в местах с резко континентальным климатом.

От чередования нагрева и охлаждения создаются в почве тепловые волны. Последние наиболее резко выражены в поверхностных горизонтах, с глубиной они постепенно сглаживаются и исчезают на расстоянии около одного метра от поверхности. Глубже температура почвы остается относительно постоянной.

Кроме суточных колебаний, существуют и годовые термические колебания. Глубина промерзания почвы зависит от зональности и климатических особенностей местности. Существуют зоны, где почва не оттаивает

летом или оттаивает только с поверхности на небольшую глубину. Это зоны вечной мерзлоты. На температурный режим почвы оказывает большое влияние снежный покров. Он предохраняет почву от зимнего промерзания. В лесу почва промерзает меньше, чем на полях. Растительный покров уменьшает скорость нагревания в летнее время и степень охлаждения зимой. Точно так же он смягчает резкость суточных колебаний температуры в летнее время.

Замерзание почвы в зимние месяцы оказывает определенное влияние на биологические процессы. Известно, что микроорганизмы легко переносят низкую температуру. Зимние морозы в $20-30^{\circ}$ и более не отражаются на их жизнедеятельности. Многие виды переносят температуру жидкого воздуха. В наших опытах азотобактер и клубеньковые бактерии сохраняли жизнедеятельность после месячного содержания их при температуре 180° ниже нуля.

Имеются данные о повышении активности микроорганизмов под влиянием зимних морозов. Азотобактер, например, после 3-недельного пребывания в замороженном состоянии ($-15 - -20^{\circ}$) развивается и размножается быстрее, клубеньковые бактерии становятся более активными и вирулентными, дрожжи сильнее сбраживают сахара и т. д. По-видимому, этим и объясняется бурный подъем биологических процессов в почве в весенние месяцы.

Весенние подъемы активности микробов иногда отмечаются даже и в тех случаях, когда они находятся в лабораторных условиях, в чистых культурах. Очевидно, периодичность смены зимних и летних температур сказывается на наследственных свойствах, закрепляется более или менее прочно и передается некоторое время последующим поколениям. Такой подъем жизнедеятельности мы наблюдали у некоторых культур азотобактера, выделенных в подмосковных почвах. Влияние сезонности и метеорологических условий на активность бактерий отмечали и некоторые другие исследователи (Bortels, 1942).

Под влиянием зимних морозов в почве происходят заметные изменения химических и физико-химических свойств. Меняется концентрация почвенного раствора, ряд соединений выпадает в осадок, например ульминовая кислота — в ульмин. По нашим наблюдениям, токсические вещества почвы разрушаются и инактивируются. Клевероутомленные почвы после сильного промерзания становятся менее токсичными. Отмечается инактивация антибиотических веществ, образуемых микробами в почве, после длительного промораживания ее. Надо полагать, что многие другие органические и неорганические соединения в почве подвергаются резким изменениям под влиянием зимних морозов, а почва в целом становится более плодородной.

СВЕТОВОЙ РЕЖИМ ПОЧВЫ

Световой режим почвы пока еще мало изучен. Почва облучается солнечными лучами только с поверхности. Чем мощнее полог растительного покрова, тем меньше лучей достигает поверхности почвы.

В глубину почвы большинство лучей спектра не проникает. Имеются данные о проникновении инфракрасных лучей в глубину до одного метра. Альгологи полагают, что обнаруживаемые на этой глубине водоросли развиваются там только благодаря наличию указанных лучей.

Каково значение солнечных лучей в жизни почвы, остается неясным. Несомненно, что влияние солнечных лучей на развитие микроорганизмов в почве, особенно в поверхностном слое, очень велико. Изучение жизни микроорганизмов на высокогорных вершинах показало, что биологические процессы там протекают интенсивней. По нашим наблюдениям, азотфиксирующая деятельность микробов на горных вершинах происходит

более энергично, чем в долинах. Некоторые бактерии-азотфиксаторы являются мощными собирателями молекулярного азота на высоких субнивальных пространствах (Красильников, 1956б). Сопоставляя биохимическую активность почвенных бактерий горных вершин и бактерий, обитающих в долинных почвах, мы могли установить между ними существенную разницу. Первые, как правило, активней вызывают протеолитические, амилитические и липолитические процессы.

Такие же данные получил Мишустин (1947). Высокогорный климат, особенно солнечная инсоляция, накладывает отпечаток и на природные свойства микроорганизмов. Свойства высокогорности они не утрачивают некоторое время и в условиях роста в долинах. Эти единичные пока наблюдения дают основание полагать, что солнечная инсоляция имеет большое влияние на жизнь микробов в почве.

Подводя итог, можно сказать, что местом обитания микроорганизмов в почве являются все те промежутки, которые имеются между почвенными частицами и агрегатами. Микробы обитают в крупных и мелких скважинах, они заселяют микроскопически малые поры и капилляры. Средой для микроорганизмов почвы является почвенный раствор. Питательность его различна. Зависит она от концентрации питательных веществ, от наличия или отсутствия токсических и биотических соединений, от газовой фазы, интенсивности обмена воздуха в скважинах, от притока кислорода из атмосферы и устранения CO_2 из почвы.

Почвенный раствор с его питательными свойствами является в известной степени показателем продуктивности почвы, возможности развития в ней микроорганизмов. Он определяет не только общий состав микробного населения, но и качественное распределение отдельных видов и групп.

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО ПОЧВЫ

Органическое вещество является одним из основных компонентов почвы и ее плодородия. По своему составу органика почвы весьма своеобразна и сложна. Она образуется из растительных и животных остатков как продукт микробиологической переработки.

Все организмы как наземные, так и обитающие в почве, растительные и животные, а равно и микроорганизмы при отмирании попадают в почву целиком или частично, где они подвергаются биохимической переработке живыми клетками микробов с образованием различных веществ. Эти вещества в свою очередь подвергаются сложным биохимическим превращениям, в результате которых синтезируются специфические, относительно стойкие и сложные комплексы соединений, которые носят названия перегноя или гумуса.

Высшие растения снабжают почву органическими веществами и во время вегетации, выделяя через корни различные азотистые и безазотистые соединения, а также непрерывно сбрасывая отмершие частицы корней и надземной массы.

Общая масса растительных остатков, попадающих в почву, может достигать значительных размеров. Например, в лесу годовой опад листьев и сучьев составляет от 1,5 до 7 т на гектар в зависимости от типа леса, его возраста и почвенно-климатических условий. Разные лесные породы сбрасывают различные количества растительных остатков. Ежегодный опад по данным Зонна (1954) в среднем составляет:

	т/га
в лиственном лесу	2,7
в дубовом	3,9
в сосновом	4,1
в еловом	6,0

Таким образом, еловые леса стоят на первом месте по количеству опада, за ними идут сосновые, дубовые и другие лиственные леса.

Количество образующейся лесной подстилки тоже различно. Больше всего ее (50 т/га и более) оказывается в еловых лесах.

Соответственно приведенным данным различно и количество органических веществ в почвах лесов разных типов. Например, в опаде ельников количество органических веществ достигает 5,85 т/га, в опаде соснового леса — до 3,96 т/га, в опаде дубравы — до 3,5 т/га (Зонн, 1954).

Как и следовало ожидать, опад разных лесов различается и качественно. По данным Зонна, опад ельника более кислый, чем опад сосняка или дубравы. По нашим наблюдениям, листья березы и липы июньского сбора разлагаются в почве быстрее, чем листья дуба, осины или хвоя сосны.

Луговая растительность дает сухой наземной массы от 2 до 6 т/га, а корней 7—11 т/га. В луговой степи на черноземах было найдено около 7 т/га надземной сухой массы и 25 тонн корней; в степи на солонцеватых каштановых почвах обнаружено 5 т/га надземной сухой массы и 13 тонн корневой (Саввинов и Панкова, 1942); в пустынной степи на сероземах — около 1 т/га надземной и 15 тонн корневой массы (Культиасов, 1925). По данным Кононовой (1951) травянистая растительность дает около 21 т/га корневой массы, а по данным Беляковой (1953) вес корней люцерны достигает 40 т/га. Однолетние травы дают меньшую корневую массу, чем многолетние (Виленский, 1954).

В состав растительных тканей входят разнообразные углеводистые и азотистые соединения. В них содержатся сахара, декстрины, крахмал, пектиновые вещества, органические кислоты, жиры, воск, смолы, дубильные вещества и много других соединений.

Главной составной частью тканей растений является клетчатка — $(C_6H_{10}O_5)_n$. Она входит в состав оболочек клеток. В волокнах семян хлопчатника клетчатка составляет 85—90% всего веса, в древесине ее содержится около 50%.

Разрушается клетчатка специальными клетчаточными микробами — бактериями, миксобактериями, актиномицетами и грибами. В процессе разложения образуются различные промежуточные вещества — органические кислоты, спирты, сахара и др.

Вместе с клетчаткой в растительных клетках находится гемицеллюлоза. Она легко гидролизуеться кислотами и щелочами с образованием сахаров, урсонных кислот и других соединений.

В древесине клетчатка пропитана лигнином, содержание которого достигает 34%. Лигнин отличается от клетчатки более высоким содержанием углерода (62—69%, а в целлюлозе — 49,4%) и более низким — кислорода; при окислении дает вещества ароматического ряда. Химическое строение его точно не установлено. В почве лигнин подвергается разрушению микробами с образованием конечных продуктов распада CO_2 и воды или промежуточных веществ.

Из азотистых соединений в животных и растительных тканях, а также в клетках микробов преобладают белковые соединения. Они входят в состав протоплазмы, ядра и различных белковых запасных веществ (метахроматин, кристаллы белков, алейроновые зерна и др.). Известны белки сложные — протеиды и собственно белки или протеины. К последним относятся глобулины, нерастворимые в воде, но растворимые в слабых растворах солей, альбумины — растворимые в воде, проламины — белки клейковины пшеничных зерен (глиадин), растворяющиеся в 80% спирте, глютелины — растительные белки, растворимые в разбавленных растворах щелочей, склеропотеины — нерастворимые белки покровов животных (кератин, коллаген) и др.

Среди сложных белков известны многие соединения: фосфоропротеиды, содержащие фосфор, нуклеопротеиды — белки клеточных ядер и ядерных включений. При гидролизе они разлагаются на простые белки и нуклеиновые кислоты, содержащие фосфор. Хромопротеиды — белки, содержащие в своем составе пигменты (гемоглобин крови, некоторые антибиотики, образуемые микробами), глюкопротеиды — белки, содержащие углеводы.

В состав растительных, животных и микробных клеток входят альбумозы и пептоны — белковые вещества, образующие коллоидные растворы и дающие биуретовую реакцию; аминокислоты — бесцветные, растворимые в воде соединения, в состав которых входят аминогруппа ($-\text{NH}_2$)

и карбоксильная группа ($-\text{C} \begin{array}{l} \text{O} \\ \diagup \\ \text{OH} \end{array}$).

Растительные остатки, а также все отмершие клетки микробов и животных организмов, так или иначе попадая в почву, подвергаются физическим, химическим и биологическим воздействиям.

Основные превращения растительных остатков происходят под влиянием биологических факторов. Попадающие в почву только что отмершие части растений тут же начинают разлагаться, сначала под воздействием собственных ферментов, а затем довольно скоро (быть может, одновременно) — под влиянием ферментов микробов.

В первую очередь разлагаются легко усваиваемые органические соединения — сахара, органические кислоты, спирты, затем белки, аминокислоты, жиры, пектины, гумми, гемицеллюлоза и, наконец, клетчатка и лигнин. Разлагаются в почве микробами также и воск, смолы и многие другие стабильные вещества. Можно сказать, что нет таких органических соединений, которые не разлагались бы микроорганизмами. Только одни разлагаются быстрее (углеводы, белки и пр.), а другие медленнее (смолы, воск и др.).

Разложение органических веществ может происходить до конечных продуктов — CO_2 и воды или с образованием промежуточных соединений. В качестве последних могут образовываться весьма разнообразные вещества — органические кислоты, спирты, аминокислоты и другие.

Одновременно с разложением органических веществ в почве протекают и синтетические процессы. Известно, что многие обитатели почв, так называемые автотрофы, могут синтезировать органическое вещество, ассимилируя углекислоту. К ним относятся прежде всего водоросли (фотоавтотрофы), число которых может достигать значительных размеров. Этой же способностью обладают многие бесцветные хемотробы и пигментированные бактерии. Они ассимилируют углекислоту и синтезируют органическое вещество за счет химической или световой энергии. К ним относятся нитратные бактерии, серобактерии, железобактерии, водородокисляющие, метанокисляющие бактерии и др. Единственным источником углерода для них является углекислота, а источником энергии — простые химические соединения — аммиак, нитраты, закисные соединения серы и железа, водород, метан и пр. Многие гетеротрофные микроорганизмы способны ассимилировать углекислоту и синтезировать органические вещества. Эта способность обнаружена у представителей рода *Pseudomonas*, у азотобактера, у спороносных и неспороносных бактерий, у дрожжей, грибов и актиномицетов. Синтез органического вещества может достигать заметных размеров — 5% и более от доставляемой в опыт CO_2 (Liener a. Buchanan, 1951). Клетки, делящиеся в фазе логарифмического роста, ассимилируют CO_2 в 10 раз больше, чем в других стадиях развития культуры (Mc Lean et al. 1951; Шапошников, 1952; Работнова, 1950; Linsh a. Calvin, 1952; Citterman a. Knight, 1952 и др.).

По мнению Веркмана и Вильсона (1954), способность ассимилировать углекислоту присуща всем микроорганизмам — автотрофам и гетеротрофам, но проявляется она в различной степени в зависимости от вида и условий роста культуры.

Синтезируемые вещества и продукты распада растительных остатков, а равно все другие органические соединения попадают в почвенный раствор в большем или меньшем количестве и используются там как элементы питания микробами и растениями.

Шмук (1930) указывает на наличие следующих веществ в почве: азотистых (метиламина, холина, гистидина, аргинина, лизина, цитозина, ксантина), жиров, органических кислот (щавелевой, янтарной, кротоновой, акриловой, бензойной и др.), эфиров (глицеридов каприловой и олеиновой кислот), углеводов (пентозы, пентозаны, гексозы, целлюлозы и продуктов ее распада), спиртов, альдегидов, смол, парафина и других соединений.

Давидсон и др. (Davidson, Sowden, Atkinson, 1951), применяя метод бумажной хроматографии, обнаружили в органической фракции почвы около 30 соединений, таких как аргинин, гистидин, лизин, аланин, лейцин, пролин, изолейцин, валин, аминокислота валериановая, аспарагиновая кислота, тирозин, треонин, глютаминовая кислота и др.

По данным Кейима (Kejima, 1947), в почве обнаруживается 6—7% аспарагиновой кислоты, 5% глютаминовой кислоты, 18% других аминокислот, а всех соединений — 31,9% от общего азота. По мнению автора, 66—75% азота почвы находится не в гумусе, а в белках микробов.

Обнаруживаются в почве и такие соединения, как полиурониды, представляющие собой либо компоненты растительной ткани (гемичеселлюлозы), либо продукты микробного синтеза — слизистые вещества, входящие в состав капсул.

Шрейнер и Рид (Schreiner a. Reed, 1907) выделили из плодородных почв различные органические вещества — азотистые и углеродистые. Среди первых были обнаружены креатин, ксантин, гипоксантин, аденин и цистеин.

Рудаков и Биркель (1949) нашли в корневых метаболитах растений уроновые кислоты, выделение которых происходит при участии бактерий, образующих протеопектиназы.

Шори выделил из почвы аллантаин, а Эндерс получил метилглиоксаль — вещество, которое, по данным Нейберга, является промежуточным продуктом сбраживания углеводов, а по данным Гиберта — первичным структурным элементом протолигнинов. Предполагают, что метилглиоксаль является промежуточным веществом — «мостиком», который связывает лигнинную и целлюлозную теории происхождения гуминовых кислот (по Кононовой, 1951). В почвах находят различные биологически активные вещества: витамины (В₁, В₂, В₆, В₁₂), ауксины, пантотеновую, никотиновую, фолевую, парааминобензойную кислоты, биотин и другие соединения, активизирующие рост растений и деятельность микробов; затем вещества-ингибиторы, угнетающие рост растений (токсины) и микробов (антибиотики), а также свободные ферменты — каталаза, пероксидаза, инвертаза, амилаза, тирозиназа и др.

Ферменты, как показывают исследования, находятся в почве в активном состоянии. Количество их различно в зависимости от состава почвы, сезона и климатических условий. В почвах плодородных, хорошо окультуренных ферментов больше, чем в почвах бедных, неплодородных. Чем больше органического вещества в почве, чем интенсивней развиваются в ней микробы, тем выше ферментативная активность (Hoffmann, 1952). В поверхностном горизонте ферментов больше, чем в глубоких слоях.

Отмечается зависимость между выделением углекислоты и ферментативной деятельностью почв (Seegerer, 1953; Ухтомская, 1952). По данным

Ухтомской, количество ферментов в почве увеличивается пропорционально количеству внесенных органических веществ (табл. 11). Ферментативная активность почвы сильнее выражена в мае, чем в октябре, когда микробиологические процессы затухают.

Таблица 11

Содержание ферментов в почвах

Количество в 100 г почвы по расщепленному субстрату: каталаза и пероксидаза в мл 0,1 норм. раствора KMnO_4 ; протеаза — в мг азота; амилаза — в мг мальтозы; инвертаза по инверсии — в мг глюкозы (по Ухтомской, 1952)

Ферменты	Май				Октябрь			
	Контроль	500 т* на га	1000 т на га	2000 т на га	Контроль	500 т на га	1000 т на га	2000 т на га
Амилаза	29	1132	3568	4320	71,0	596	1606	1870
Инвертаза	29,69	428,2	2012	2173	87,5	333,7	712	1182
Протеаза	48,0	62,68	61,25	84,0	42,5	53,2	54,2	68,48
Каталаза	279	601	671	723	280	741	470	980

* Органические вещества вносились со сточными водами.

Купревич (1949), установив наличие в почвах каталазы, тирозиназы, фенолазы, аспарагиназы, уреазы, инвертазы, амилазы и протеазы, отмечает зависимость их накопления от степени окультуренности почвы. Количественные показатели каталазы, инвертазы и уреазы в почвах по его данным указаны в табл. 12.

Таблица 12

Активность внеклеточных ферментов в почвах

Каталаза — в см^3 потребленного O_2 при 18°C через 3 мин.; инвертаза — в мг расщепленной сахарозы; уреазы — в мг переработанной мочевины (по Купревичу, 1949)

Почвы	Каталаза	Инвертаза	Уреазы
Почва парка Бот. ин-та АН СССР в Ленинграде	6,0	167	34
» соснового леса (супесь)	6,4	202	41
» садовая	7,9	220	70
Промытый речной песок под культурой ячменя	0,4	0,0	15(?)

Соренсен отмечает большую активность ксиланазы в окультуренных почвах, чем в неокультуренных. При внесении в почву ксилана или соломы, богатой ксиланом, активность фермента повышалась в шесть и более раз (Sorensen, 1955).

Шефер и др. (Scheffer et al., 1953) и Зеерегер (Seegerer, 1953) указывают на усиление активности в почве сахаразы и уреазы от внесения органических удобрений, особенно навоза.

Количество ферментов в почве зависит также от растительного покрова. При внесении зеленой массы сераделлы, каталазы и инвертазы в почве оказывается больше, чем при внесении зеленого люпина (табл. 13).

Т а б л и ц а 13

Содержание каталазы и инвертазы в 2 г почвы
Каталаза — в $\text{см}^3 \text{O}_2$ при обработке 5 мл 3 % H_2O_2 . Инвертаза — в мг расщепленной сахарозы

Почва	Каталаза		Инвертаза	
	август	сентябрь	август	сентябрь
Парующая (контроль)	4,5	4,6	17,43	6,02
При внесении люпина	5,6	6,7	27,63	32,41
» » сераделлы	5,3	7,3	29,34	39,67

Как видно из приведенных данных, ферментативная активность находится в тесной корреляции с деятельностью микроорганизмов. Увеличение числа последних ведет к усилению ферментативных процессов в почве. Гофман (Hoffmann, 1951) считает, что ферментативная деятельность почв является показателем их плодородия.

В литературе имеются указания на то, что корни растений выделяют в почву различные ферменты — каталазу, тирозиназу, амилазу, протеазы, липазы и др.

Все эти органические вещества составляют примерно лишь 10—15% от всей органики почв. Однако благодаря высокой активности роль их весьма значительна. Многие из этих органических соединений (витамины, ауксины, некоторые аминокислоты) являются катализаторами биологических и биохимических процессов в почве.

Роль свободных внеклеточных ферментов еще не изучена, но надо полагать, что она не менее существенна во многих преобразованиях органических веществ и в частности в синтезе веществ почвы, входящих в состав гумуса.

Нельзя не отметить значительной роли антибиотиков и токсинов в жизни почвы. Эти вещества так или иначе действуют на микробный состав в популяциях, вследствие чего оказывают определенное влияние и на многие свойства почвы.

Гуминовые вещества почвы. Основную массу органических веществ почвы составляют гуминовые вещества — гумус, или перегной, придающий почве темную окраску.

Гумус представляет собой смесь разнообразных, весьма сложных природных соединений. Своеобразие этих веществ не позволяет отнести их ни к одному классу соединений, известных в органической химии. Вещества эти синтезируются в почве, по-видимому, вне организмов при участии внеклеточных ферментов. По своему составу они более сложны, чем многие соединения, входящие в растительные и микробные организмы. Гуминовые вещества составляют 85—90% всей органики почвы.

Химический состав и происхождение гумуса до сих пор остаются неустановленными. В основу характеристики и подразделения гуминовых веществ почвы берут случайные внешние признаки — окраску и отношение к растворителям. Наиболее существенной частью перегноя считают перегнойные или гуминовые кислоты. Различают три перегнойные кислоты — ульминовую, гуминовую и креновую.

Ульминовая или бурая, кислота образуется, по мнению Виль-

ямса, в условиях анаэробного разложения органических веществ анаэробными микробами. Она легко растворима в воде, окрашивает ее в темно-бурый цвет, с одновалентными катионами образует соли (калия и натрия), легко растворимые в воде, с двух- и трехвалентными катионами образует нерастворимые соли. Ульминовая кислота под влиянием внешних факторов — низкой температуры (замораживание) или высушивания переходит в ульмин. Последний не растворяется в воде.

Гуминовая кислота образуется в аэробных условиях и рассматривается как продукт жизнедеятельности бактерий и грибов. По своим свойствам она близка к ульминовой кислоте. Она менее растворима в воде, чем ульминовая кислота, окрашивает почву в черный цвет. Она также денатурируется и переходит в нерастворимое соединение — гумин. С одновалентными катионами образует соли, растворимые в воде, с двух- и трехвалентными катионами — соли, нерастворимые в воде.

Гуминовая кислота изучена более подробно. В ней удалось установить ряд органических групп — карбоксильные (COOH), гидроксильные (OH), карбонильную (CO) и метоксильную (CH₂O) (Кононова, 1951).

В гумусе содержится от 10 до 40% гуминовых кислот. Наибольшее количество их находится в черноземах.

Гуминовая кислота содержит азот в количестве 3,5—5%. Около 50—60% его при гидролизе кислотами переходит в раствор в форме амидов, моно- и диаминокислот. Строение молекулы гуминовой кислоты не установлено. По имеющимся данным, единой гуминовой кислоты не существует. Из разных почв фракционируются различные гуминовые кислоты. Драгунов (1948) показал, что порции гуминовой кислоты, полученные — одна из торфа, а другая из чернозема, — отличались друг от друга по химическому составу, по количеству и характеру строения функциональных групп, а также по строению их ядра.

Бреммер (Bremmer, 1955) подверг химическому анализу образцы гуминовых кислот, полученных из 9 разных почв. Каждый образец кислоты анализировался на содержание общего азота, аммиачного азота, аминного азота и α -аминокислотного азота. Полученные после гидролиза растворы подвергались исследованию на состав аминокислот при помощи бумажной хроматографии.

Было установлено, что исследованные образцы гуминовой кислоты отличаются по составу азотистых соединений и по составу аминокислот. Щелочные вытяжки содержат много азота в виде кислотнорастворимых азотистых соединений. Около 20—60% азота не растворяется после кислотного гидролиза. От 3 до 10% азота оказывается в виде аминокислот. Методом бумажной хроматографии было идентифицировано 19 аминокислот — фенилаланин, лейцин, треонин, изолейцин, валин, аланин, серин, аспарагиновая кислота, глютаминовая кислота, лизин, аргинин, гистидин, пролин, гидроксипролин, α -амино-бутиловая кислота и др.

Гумин и гуминовые кислоты разлагаются бактериями, грибами и особенно актиномицетами. На питательных средах, где единственным источником азотистого и углеродистого питания являются гуминовые кислоты, многие актиномицеты хорошо растут, плодоносят и образуют антибиотические вещества. Из бактерий многие виды тоже растут на средах с гуминовыми кислотами.

Креновая, или ключевая, кислота впервые была найдена в ключевой воде. По мнению Вильямса, она образуется грибами в аэробных условиях при разложении лесной растительности и лесной подстилки. По своим свойствам креновая кислота резко отличается от других гуминовых кислот. Она бесцветна, хорошо растворяется в воде и кислотах, не денатурируется, образует соли — кренаты, которые могут выпадать в кристаллы.

Креновая кислота обладает резко выраженными кислотными свойствами. Она может, по мнению Вильямса, создавать такую кислотность в почве, при которой рост и жизнедеятельность многих микроорганизмов приостанавливается.

С этим предположением едва ли можно согласиться. Органические кислоты как таковые являются неплохими источниками питания для многих микроорганизмов. Совершенно естественно, что накопление их в почве будет сопровождаться увеличением числа микробов.

Благодаря хорошей растворимости креновая кислота легко вымывается, проникает в глубокие горизонты и там, соединяясь с основаниями, образует кренаты. Последние безвредны для микроорганизмов и используются ими как питательные вещества. Кренаты хорошо растворяются в воде и легко выносятся из почвы, поступая либо в грунтовые воды, либо в верховодку. Таким образом, накопления больших количеств креновой кислоты и кренатов в почве вследствие их высокой растворимости не происходит.

Креновая кислота может восстанавливаться водородом в момент выделения и образовывать апокренаты. Процесс восстановления происходит при участии анаэробных бактерий. Апокренаты являются солями апокреновой кислоты. Они в чистом виде не получены. Соли одноосновных катионов хорошо растворимы в воде. Апокренат кальция трудно растворим в воде, а апокренаты трехвалентных металлов — железа, марганца, алюминия — вовсе нерастворимы. Эти соединения откладываются в почве в виде крупных аморфных осадков.

Креновые и апокреновые кислоты, или фульвокислоты, широко распространены в почвах. Так же, как и гуминовые кислоты, фульвокислоты различаются по своим свойствам. По данным Кононовой (1953), фульвокислоты подзолов отличаются от фульвокислот красноземов.

Разнообразие природных условий почвообразования как географического, так и экологического характера накладывает свой отпечаток на образование гумуса в целом и на состав отдельных его компонентов — гуминовых, ульминовых кислот, фульвокислот и других органических и органо-минеральных соединений.

На закономерный характер образования и изменения гумуса в почвах в различных почвенно-климатических условиях или зонах впервые указал В. В. Докучаев. В концепциях П. А. Костычева и В. Р. Вильямса, как отмечалось выше, заложена идея закономерного образования гумусовых веществ в почвах в зависимости от растительного покрова и деятельности микрофлоры.

Позднейшие исследования дают доказательства закономерного характера образования и усложнения отдельных компонентов гумуса, начиная от черноземов до подзолистых почв. Тюрин (1949) в развитие тезиса Докучаева на основании литературных данных и материала собственных исследований показал, что географическая закономерность образования гумуса проявляется не только в количественном его содержании, но и в качественном составе. В северной и средней полосе СССР под хвойными лесами и вообще в подзолистых почвах, как правило, гумус светлый; в нем мало стойких гуминовых и ульминовых кислот, но много подвижных веществ, легко растворяющихся в воде и вымывающихся из почвы. К последним относятся креновая кислота и апокренаты. В подзолистых почвах их в 2—3 раза больше, чем гуминовой и ульминовой кислот (Качинский, 1956). В южных районах, в степях с травянистой растительностью, почвы содержат гумус с иным соотношением гуминовых кислот и фульвокислот.

Различен бывает также и состав гумуса разных почв. Почвы черноземного типа по сравнению с почвами подзолистыми содержат гумино-

вые кислоты другого качества. Кононова (1956) показала закономерность характера изменения гуминовых кислот в главнейших типах почв СССР. Было установлено различие в элементарном составе кислот, их оптической плотности и степени дисперсности. Наиболее конденсированными оказываются гуминовые кислоты чернозема, за ними следуют гуминовые кислоты темносерой лесной почвы, каштановой почвы, светло-серого серозема; слабо конденсированы гуминовые кислоты сильноподзолистых почв и краснозема. Применяя методы рентгеноструктурного анализа, автор устанавливает общие черты строения основного скелета гуминовых кислот и фульвокислот, меняющиеся в зависимости от типа почв. В этих исследованиях вскрывается сущность единого почвообразовательного процесса. К аналогичным выводам приходит Пономарева (1956) при изучении генезиса и формирования гумуса и его составных компонентов в разных почвах.

Касаясь механизма образования гуминовых кислот, исследователи высказывают различные точки зрения (см. Кононова, 1951). Большинство из них рассматривало образование этих веществ вне деятельности микроорганизмов, что было подвергнуто критике Костычевым, а затем Вильямсом.

В настоящее время все большая и большая роль в процессе гумусообразования отводится микроорганизмам. Райстрик с сотрудниками (Reistric et al., 1938, 1941) обнаружили образование плесневидными грибами соединений ароматического ряда типа хинонов из сахаров.

Эти исследования послужили толчком к изучению продуктов жизнедеятельности микроорганизмов, которые могли бы послужить материалом для образования гуминовых кислот. В настоящее время многие зарубежные (особенно немецкие) и наши советские исследователи занимаются изучением микроорганизмов, их продуктов обмена и синтеза гумусовых веществ.

Большое внимание уделяется плесневидным грибам, актиномицетам и бактериям гетеротрофам как продуцентам гумусоподобных веществ. Мартин (Martin, J, 1945), изучая продукты жизнедеятельности бактерий, установил, что около 30% гумуса синтезируется за счет бактериальных полисахаридов урюнового типа. Наиболее стойкий из них — леван, образуется споровыми бактериями *Bac. mesentericus* и *Bac. subtilis*.

Флайг (Flaig, 1952) выделил из почвы 42 культуры актиномицетов, которые при определенных условиях образуют темно-бурое или почти черное гумусоподобное вещество. Кюстер (Kuster, 1950, 1952) концентрирует внимание на грибах — продуцентах веществ, которые по окраске и некоторым химическим свойствам близки к гуминовым веществам. Лаач и др. (Laatsch, Hoops a. Bienenck, 1952) установили у гриба *Spicaria* и некоторых актиномицетов способность образовывать на искусственных белковых средах вещество, близкое к гумину. Шефферу и Твадитману (Scheffer u. Twaditmann, 1953), Плото (Plotho, 1950), Лаачу и другим удалось в культуральной среде, где при определенных условиях выращивались грибы или актиномицеты, обнаружить вещества фенольного типа. Как полагают эти исследователи, окислительно-восстановительные системы — хиноны $\rightleftharpoons$ полифенолы — находятся в живой клетке в непрерывном действии, окисляясь полифенолоксидазами и восстанавливаясь дегидразами. По прекращении процесса дыхания хиноны выделяются наружу и необратимо окисляются. Соединяясь с органическими веществами, содержащими азот (продукты распада белков), они образуют гуминовые кислоты. Следовательно, в основе образования гумуса, по мнению упомянутых авторов, лежит реакция между хинонами и азотистыми веществами микробов.

Вилт (Wilt, 1952) отмечает, что гуминовые вещества образуются из различных органических соединений. Строительными единицами для гуму-

совой частицы могут быть как продукты распада лигнина и дубильных веществ — ароматические соединения фекилпропанового ряда, так и легко распадающиеся углеводы (целлюлоза и другие) и белки, которые подвергаются сложным превращениям вследствие активной деятельности микроорганизмов.

Следует отметить работы советских исследователей Мишустина, Гельцер, Рудакова, Кононовой и др. Мишустин (1938) наблюдал образование гумусовых веществ при самонагревании зерна, Гельцер (1940) — при распаде грибов; Рудаков (1949) основную роль в образовании гумуса отводит пектиновым веществам. Троицкий (1943) предполагает, что гуминовые кислоты образуются микробами из продуктов распада растительных остатков. Теппер (1949, 1952) показал, что гуминовые вещества формируются за счет пигментов, образуемых грибами и актиномицетами (см. Рудаков, 1949 и 1951).

Кононова (1951) в своей монографии высказывает предположение, что источником гумусообразования могут быть различные растительные остатки, а также продукты ресинтеза и плазма микробов, участвующих в этом процессе. По ее мнению, первичная молекула гуминовой кислоты возникает в результате конденсации веществ ароматического ряда в соединении с аминокислотой или с полипептидом. Процесс этот протекает при участии микроорганизмов в условиях биокатализа, осуществляемого окислительными ферментами микробов. В результате образуются азотсодержащие вещества циклического строения.

РАДИОАКТИВНЫЕ ВЕЩЕСТВА ПОЧВЫ

Среди минеральных элементов почвы особое место занимают радиоактивные вещества — радий, уран, торий и др. Содержание их (в весовых %) в различных почвах, по данным Баранова и Цейтлина (1941), таково:

	Ra	U	Th
Краснозем, Батуми	$6,71 \cdot 10^{-11}$	$20,13 \cdot 10^{-5}$	$9,19 \cdot 10^{-4}$
Серозем пустынный	$2,96 \cdot 10^{-11}$	$8,8 \cdot 10^{-5}$	$2,61 \cdot 10^{-4}$
Светло-каштановая	$8,22 \cdot 10^{-11}$	$24,66 \cdot 10^{-5}$	$5,63 \cdot 10^{-4}$
Среднеподзолистая, суглинистая, Московская обл.	$8,88 \cdot 10^{-11}$	$26,64 \cdot 10^{-5}$	$4,79 \cdot 10^{-4}$
Темная лесная	$7,45 \cdot 10^{-11}$	$22,35 \cdot 10^{-5}$	$5,99 \cdot 10^{-4}$
Подзолистая, Ленинградская обл.	$9,46 \cdot 10^{-11}$	$28,38 \cdot 10^{-5}$	$4,79 \cdot 10^{-4}$
Суглинистый чернозем	$9,08 \cdot 10^{-11}$	$29,24 \cdot 10^{-5}$	$5,14 \cdot 10^{-4}$
Горная тундра, Хибинны	$7,46 \cdot 10^{-11}$	$22,58 \cdot 10^{-5}$	$4,10 \cdot 10^{-4}$
Болотная тундра. Торфянистая	$1,94 \cdot 10^{-10}$	$58,3 \cdot 10^{-5}$	$9,5 \cdot 10^{-4}$

Биологическое значение естественно-радиоактивных элементов остается невыясненным. Надо полагать, что для растений и животных, а равно и для микробного населения почвы оно весьма велико. Имеющиеся данные показывают, что эти вещества в малых концентрациях активируют биологические процессы, усиливают обмен веществ и оказывают положительное действие на рост растений. Естественно-радиоактивные вещества почвы поступают в растения, могут там концентрироваться и вызывать определенный эффект (Дробков, 1951; Власюк, 1955; Попов, 1956 и др.).

Биологическое действие радиоактивных веществ (радия, урана, эманации радия и других) давно изучалось микробиологами. Надсоном и его сотрудниками (Надсон и др., 1920, 1932; Филиппов, 1932; Рохлина, 1930, 1954) были подробно исследованы некоторые биологические процессы в

клетках дрожжей, грибов и бактерий, вызываемые радием, эманацией радия, лучами Рентгена и т. п. Указанными авторами впервые было установлено мутагенное действие радия и других источников лучистой энергии.

Нами (Красильников, 1938) было показано, что разные виды лучистых грибов по-разному реагируют на воздействие излучений радона. Одни виды оказались более чувствительными, чем другие. Лучи радона производят стимулирующее или угнетающее действие на рост и развитие микобактерий, актиномицетов и проактиномицетов. Пигментированные культуры по нашим наблюдениям более чувствительны к радону, чем непигментированные организмы.

В последние годы нами исследовались почвенные бактерии — азотобактер, клубеньковые и некоторые другие. Изучалось их отношение к естественно-радиоактивным веществам — радю, торю и урану. Было установлено, что бактерии поглощают из почвы эти вещества и могут их аккумулятировать в клетках в значительных количествах, во много раз превосходящих концентрацию этих веществ в почве.

Заслуживает внимания тот факт, что аккумуляция радиоактивных веществ в клетках выражена у разных видов в различной степени. Одни виды бактерий, особенно среди азотобактера, накапливают радий в больших количествах, другие — в малых или совсем бывают лишены этой способности. Даже среди одного и того же вида разные штаммы аккумулятируют естественно-радиоактивные вещества в разной степени.

Поступая в клетки бактерий, радиоактивные вещества оказывают стимулирующее действие на их рост, развитие и биохимические процессы. Азотобактер под влиянием радия и тория усиливает процесс азотфиксации, у клубеньковых бактерий повышается способность проникать в ткани корней бобовых растений и образовывать на них клубеньки (Красильников, Дробков, Широков и Шевякова, 1955).

Как правило, активирующие дозы испытанных нами веществ не улавливаются обычными электронными счетчиками (радиомер Б-2 и др.). Микроорганизмы оказываются чувствительными к таким дозам излучений радиоактивных веществ, которые не могут быть отмечены современными приборами.

Микробное население почв, так же как и растения, приспособлено к малым концентрациям радиоактивных элементов и болезненно реагирует на высокие дозы, искусственно получаемые в эксперименте. Минимальные концентрации радия, урана или тория, которые удается уловить электронным счетчиком, являются губительными даже для наименее чувствительных видов бактерий. При воздействии таких доз клетки дегенерируют, увеличиваются в размерах, деформируются, плазма их становится грубозернистой, вакуолистой, размножение замедляется и вскоре вовсе прекращается (рис. 53). Подобные изменения в свое время наблюдали Филиппов, Штерн, Рохлина и другие сотрудники Надсона у дрожжевых организмов, грибов и у некоторых растительных клеток при воздействии лучей Рентгена, радона и ультрафиолетовых лучей. Такую же картину дегенеративного перерождения отмечал Мейсель (1955) у дрожжей при воздействии больших доз радия и других источников радиоактивных излучений. Своими многолетними исследованиями он показал картину последовательного нарушения строения и функций клеток.

Радиоактивные вещества, как отмечал Вернадский (1926, 1929), обладают свободной энергией и непрерывно производят огромную химическую работу в земной коре. Энергия радиоактивных элементов не может не влиять и на химические и биохимические процессы в клетках микробов и высших организмов. Вернадский подчеркивает, что жизнь в биосфере исходит из двух источников энергии: из солнечных излучений и из атомной радиоактивной энергии. По подсчетам Вернадского, только три ра-

диоактивных элемента — уран, торий и радий — дают земной коре количество тепла, в тысячи раз превышающее энергию, получаемую земной поверхностью.

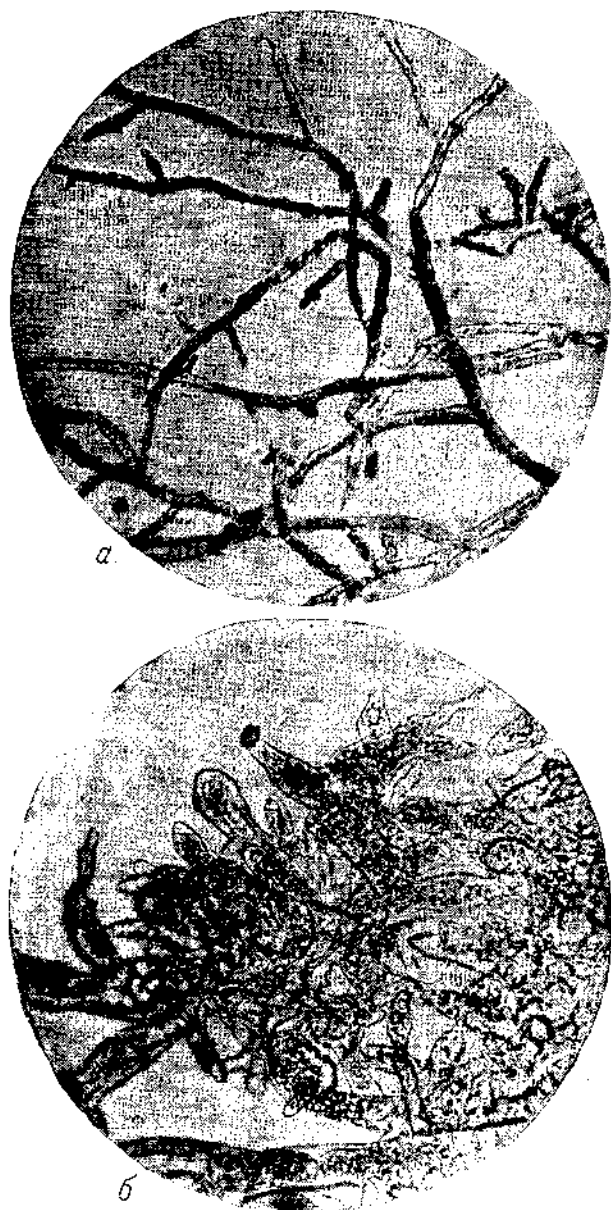


Рис. 53. Влияние радиоактивных веществ (U) в минимальных дозах, уловимых электронным счетчиком (Б-2) на культуру гриба *Aspergillus niger*:

а) контроль; рост на среде без радиоактивных веществ; б) рост на среде с ураном. Сильно раздутые гифы мицелия с дегенеративной, грубозернистой плазмой

Биосфера земли, аккумулируя повсеместно рассеянные радиоактивные элементы, концентрирует их на поверхности и этим существенно изменяет

энергетику всего ее населения. Надо полагать, что растительные, животные и микробные организмы на протяжении длительной эволюции приобрели способность использовать эти столь мощные источники энергии. Анализы показывают, что радиоактивные вещества находятся у всех организмов в большем или меньшем количестве и почти всегда в более высоких концентрациях, чем в среде. Во многих случаях в растениях содержится в десятки и сотни раз больше радиоактивных веществ, чем в окружающем субстрате (Виноградов, 1932; Баранов и Цейтлин, 1941; Дробков, 1951 и др.).

Вопрос о том, нуждаются ли организмы в радиоактивных веществах, остается экспериментально не выясненным. Высказываются взгляды, согласно которым эти вещества в малых дозах не играют никакой роли в жизни организмов и вредны в больших дозах. В последнее время накопился материал, который доказывает обратное: малые дозы радия, урана или тория стимулируют процессы роста и повышают урожай сухой массы.

Однако совершенно недостаточны еще исследования относительно значения естественно-радиоактивных веществ в плодородии почв, в жизни растений и микробов. Имеются отдельные наблюдения, дающие основание к тому, чтобы отвести существенную роль этим веществам в азотфиксирующей деятельности микроорганизмов. Например, невольно возникает вопрос, за счет каких источников энергии может быть фиксировано 100—150 кг и более молекулярного азота в почве одного гектара за сезон. Чтобы фиксировать такие количества, а они именно таковы, азотобактеру, как наиболее мощному фиксатору азота, потребуется 5—10 т чистого сахара — глюкозы. Такое количество энергетического материала едва ли найдется даже в наиболее плодородных почвах.

Не являются ли в этих случаях радиоактивные вещества почвы тем источником энергии, который необходим для азотфиксации, а равно и для многих других процессов, протекающих в природных субстратах?

Естественно-радиоактивные вещества заслуживают самого пристального изучения как биокатализаторы жизненных процессов на земной поверхности. Вступая в химические соединения живых организмов, они, надо полагать, являются там не разрушителями, а созидателями, участвуя во многих превращениях и возбуждая различные ферментативные процессы.

ПОГЛОТИТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ ПОЧВ

Известно, что почва поглощает различные вещества. Различают несколько видов поглотительной способности почв — механическую, физическую, физико-химическую, или обменную, химическую и биологическую.

Механическая поглотительная способность выражается в том, что почва, как и всякое другое пористое тело, задерживает частицы, находящиеся в фильтрующейся жидкости. Иными словами, почва является фильтром. Обычно размеры задерживаемых частиц превышают размеры почвенных пор, но могут задерживаться и более мелкие частицы.

Физическая поглотительная способность почв, или адсорбция, связана с явлением поверхностного натяжения и выражается в том, что на поверхности частиц происходит уменьшение или увеличение концентрации молекул веществ, находящихся в растворе.

Физико-химическая, или обменная, поглотительная способность состоит в обмене катионов, содержащихся в твердой фазе почвы, на эквивалентное количество катионов, находящихся в окружающем растворе почвы.

Химическая поглотительная способность почв выражается в поглощении из почвенного раствора тех ионов, которые обра-

зуют в почве нерастворимые соли. При этом образуется осадок, входящий в твердую фазу. Так, например, выпадает ион фосфорной кислоты при наличии в почве кальциевой соли (углекислой, хлористой или серной). Получается нерастворимая соль трехкальциевого фосфата. Последний выпадает в осадок и переходит в состав твердой фазы почвы.

Биологическая поглотительная способность почв, по Гедройцу, характеризуется поглощением из почвенного раствора веществ клетками микробов и зелеными растениями.

Сюда же мы относим и поглощение почвой клеток микробов.

Наибольшее значение в почвообразовательных процессах Гедройц придавал физико-химической поглотительной способности. Обусловлена она, по его мнению, почвенным поглощающим комплексом, состоящим из химических веществ, которые обладают способностью к обменным реакциям. Таковыми могут быть нерастворимые в почвенном растворе органические и неорганические соединения, или коллоиды. Последние представляют собой мельчайшие частицы размером менее 1 μ , чаще от 1 до 100 $m\mu$, не оседающие в воде, проходящие через мелкопористые фильтры и видимые только в ультрамикроскоп.

В коллоидном состоянии могут находиться органические вещества почвы — гуминовые кислоты и др., органо-минеральные и неорганические соединения — алюмосиликаты, гидроокись железа, глинистые минералы и др. Те и другие представляют собой мелкодиспергированную систему, частицы которой обладают огромной поверхностной реакционной способностью вступать в соединения или адсорбировать вещества, находящиеся в растворе. Коллоиды почвы подразделяются на гидрофильные и гидрофобные. Первые адсорбируют на своей поверхности молекулы воды и гидратированные ионы почвенного раствора. Вторые не адсорбируют молекул жидкой фазы раствора.

Почвенные коллоиды адсорбируют катионы, причем адсорбция носит обменный характер, так как с поглощением одних катионов выделяются другие в эквивалентном количестве.

Сумма всех поглощенных или обменных катионов, которая может быть вытеснена из почвы, по Гедройцу, — величина постоянная для данной почвы. Она меняется только с приобретением почвой новых свойств, с изменением ее природы.

Сумма поглощенных оснований составляет емкость поглощения. Выражается она в миллиэквивалентах на 100 г почвы. Емкость поглощения различна у разных почв. Наименьшая она у дерново-подзолистых, наибольшая у черноземов. У первых она обусловлена в основном минеральным поглощающим комплексом, а у вторых — органо-минеральной частью почвы.

В почвах, насыщенных основаниями (чернозем и пр.), в поглощающем комплексе находятся кальций и магний. Солонцы содержат, кроме этих двух элементов, еще и натрий. Имеются почвы, которые не насыщены основаниями. Это кислые дерново-подзолистые почвы, содержащие водород.

Емкость поглощения обусловлена составом и свойствами почвы, степенью ее дисперсности. Чем больше мелкораздробленных частиц в почве, тем выше ее удельная адсорбционная поверхность. Почвы с большим содержанием высокодисперсных органических веществ перегной обладают более высокой поглотительной способностью, чем почвы, бедные органическими веществами. Емкость поглощения перегной 150—250 миллиэквивалентов, гуминовой кислоты — 300 миллиэквивалентов на 100 г.

Почвы обладают обменной поглотительной способностью не только в отношении катионов, но и в отношении анионов. Поглощение последних происходит при наличии в почве гидратов окиси железа и алюминия.

Существенное значение имеет также поглощение микробных клеток почвенными частицами. Явление это изучено еще недостаточно, многие положения нуждаются в экспериментальном подтверждении, а некоторые сведения противоречивы. Тем не менее имеющиеся немногочисленные данные представляют определенный интерес.

Адсорбция бактерий почвой

В лабораторной практике давно отмечалось, что клетки бактерий адсорбируются различными порошкообразными телами. Крюгер в 1889 г. показал, что кокс, глина, кирпичная мука, окись магния и другие вещества поглощают клетки бактерий из водной взвеси. Позднее Айзенберг (Eisenberg, 1918) установил адсорбцию клеток животным углем. Михаэлис (Michaelis, 1909) отмечал, что разные виды бактерий поглощаются адсорбентами с различной силой.

Поглощение бактерий почвенными частицами показал Худяков (Chudjakov N. N., 1926) со своими сотрудниками Диановой, Ворошиловой (1925), Карпинской (1925) и др. Эти исследователи установили, что почва адсорбирует значительное количество бактериальных клеток. По данным Диановой и Ворошиловой (1925), клетки бактерий поглощаются в значительных количествах, от 252 до 4350 млн. на 1 г, в зависимости от типа почв и видовых особенностей бактерий (табл. 14).

Таблица 14

Поглощение бактерий — *Bact. prodigiosum* разными почвами
(число клеток в млн. на 5 г почвы)

Подзол опытного поля ТСХА			Чернозем Воронежск. обл.		
внесено клеток	поглощено		внесено клеток	поглощено	
	всего	%		всего	%
58 600	4470	58,8	32 800	28 000	87,5
5 860	4988	85,9	16 400	16 200	98,8
58,6	52	90,4	3 280	3 230	98,5
			328	327	99,7

Суглинистая почва опытных полей Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева поглощает *Bac. mycoides* — 95,5%, *Bac. ellenbachensis* — 57,5%, *Bac. mesentericus* — 40,5%, *Ps. fluorescens liquefaciens* — 79,7%, *Staph. pyogenes* — 80%, *Bact. prodigiosum* — 98%, *Bact. coli* — 10 — 20%.

Новогрудский (1936в) исследовал поглотительную способность подзолистого почвы опытного поля Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева, почвы Московского ботанического сада и чернозема Воронежской области. Результаты этих исследований сведены нами в таблицы. В табл. 15 приведены данные поглощения бактерий, а в табл. 16 — поглощения грибов и актиномицетов.

По нашим данным, чернозем Молдавии (среднесуглинистый, карбонатный) поглощает в 2—3 раза больше клеток азотобактера, чем верхний слой дерново-подзолистого почвы, вышедшей из-под леса (Опытная станция МГУ, Чашниково, Московская обл.). В первом случае поглощалось клеток *Az. chroococcum* — 4000 млн. и *Az. vinelandii* — 600 млн., а во втором соответственно — 2400 млн. и 200 млн. в 1 г.

Поглотительная способность почвы меняется по горизонтам. Верхние горизонты почвы обладают более высокой поглотительной способностью. Малокультуренная почва опытной станции Чашниково в свежем состоя-

Таблица 15

Поглощение бактерий разными почвами (в %)

Почвы	Процент поглощения клеток						
	<i>Bac. mycoides</i>	<i>Bac. mesentericus</i>	<i>Bac. megatherium</i>	<i>Az. chroococcum</i>	<i>Ps. fluorescens</i>	<i>Bac. denitrificans</i>	<i>Rhiz. leguminosarum</i>
Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева (подзол)	71	10	61	64	8	36	44
Ботанического сада	82	76	62	44	20	20	45
Воронежской области	99	99	93	95	50	82	88

Таблица 16

Поглощение спор грибов и актиномицетов разными почвами (в %)

Почвы	Процент поглощения							
	<i>Asperg. niger</i>	<i>Penic. glaucum</i>	<i>Mucor mucedo</i>	<i>Fus. sp.</i>	<i>Botrytis cinerea</i>	<i>Act. 154</i>	<i>Act. 105</i>	<i>Act. 110</i>
Подзол	14	43	57	99	93	8	10	13
Ботанического сада	20	43	27	97	97	15	31	28
Воронежский чернозем	97	94	97	99	99	99	75	94

нии адсорбировала клетки азотобактера — *Az. chroococcum* в следующем количестве по горизонтам:

- а) горизонт А — А₁ 80% в мае и 92% в августе;
 б) " А₂ (10—20 см) 50% " и 53% "
 в) " В₁ (30—40 см) 35% " и 25% "
 г) " В₂ (50—70 см) 60% " и 75% "

Почва того же типа, но хорошо окультуренная, поглощала клетки азотобактера при тех же условиях:

- в горизонте 0—10 см 85% в мае и 93% в августе;
 в " 10—20 " 80% " и 83% "
 в " 30—40 " 65% " и 65% "
 в " 50—70 " 78% " и 87% "

Адсорбционная способность почв тесно связана с их механическим составом. Песок с размерами частиц 1,0—0,25 мм в диаметре и песчаная пыль с диаметром частиц 0,25—0,05 мм очень слабо поглощают клетки бактерий. Пыль с частицами 0,05—0,01 мм, 0,01—0,005 мм и 0,005—0,0015 мм в диаметре наиболее активно адсорбирует микробные клетки. Илы речные и озерные с частицами диаметром 0,0015 мм и менее адсорбирующей способностью не обладают, ибо размеры частиц илов (1—1,5 м и менее) не превышают размеров обычных бактериальных клеток. В таком субстрате клетки бактерий сами оказываются адсорбентами. Степень адсорбции бактерий тем полнее, чем меньше клеток находится во взвеси.

Характер и степень адсорбции микробных клеток почвой в значитель-

ной степени обусловлены качественными особенностями самих организмов, их видовыми и возрастными свойствами. Степень поглощения зависит также и от того, в каком состоянии жизнедеятельности находятся клетки или культура в целом, каков их жизненный потенциал. Одни виды адсорбируются более интенсивно и в большем количестве, чем другие. По данным некоторых авторов, многие неспороносные бактерии значительно слабее адсорбируются одним и тем же адсорбентом, чем спороносные бактерии или микрококки.

Например, подзолистая почва поглощает клеток:

	%
<i>Bac. mycoides</i>	71
„ <i>megatherium</i>	61
<i>Az. chroococcum</i>	64
<i>Ps. fluorescens</i>	18
<i>Bact. coli</i>	10
„ <i>denitrificans</i>	36
<i>Rhizob. leguminosarum</i>	44

Грамположительные бактерии поглощаются почвой в большем количестве, чем граммотрицательные. Богопольский (1933) приводит следующие показатели. Среднеразложенный торф поглощает клеток *Bac. mycoides* — 74%, *Urobact. pasteurianum* — 81%, *Bact. coli* и *Ps. fluorescens* — 21—22%. То же отмечал Айзенберг (Eisenberg, 1918) при изучении адсорбции клеток животным углем и другими адсорбентами. По данным этого автора, поглощение грамположительных бактерий — *Micr. pyogenes*, *Micr. candidans*, *Sarcina lutea* и др. оказывается в 500 раз большим, чем грам-отрицательных видов *Bact. coli*, *Bact. typhi*, *Ps. pyocyanea*, *Vibrio cholerae* и др.

Степень поглощения микробных клеток одной и той же почвой зависит от pH суспензии, из которой поглощаются эти клетки. Споры *Bac. mycoides* поглощались почвой в наибольшем количестве при pH = 4,5. По мере увеличения значения pH среды до 5,8—6,7 происходит снижение процента поглощения спор бактерий. Когда pH среды поднимается до нейтральной точки (pH = 7,0) и переходит в щелочную зону (pH = 7,8), степень адсорбции бактерий остается на одном и том же уровне или даже несколько снижается (табл. 17).

Таблица 17

Поглощение подзолистой почвой бактерий при различных значениях pH
(число клеток, выросших в чашке)
(по Eisenberg, 1918)

pH суспензии	<i>Bac. mycoides</i>			<i>Bact. coli</i>			
	суспензия	почва	поглощено, %	p	суспензия	почва	поглощено, %
4,6	82	8	90	4,4	384	311	19
5,8	66	33	50	5,6	361	384	—0
6,7	67	59	12	6,3	384	178	35
7,4	63	46,5	27	6,9	360	199	45
7,8	66	45,5	28	7,5	358	294	20

Адсорбция клеток кишечной палочки (*Bact. coli*) при тех же условиях. Наибольшее поглощение их происходит при pH = 6,3—7,5; в кислой и сильно щелочной среде клетки адсорбируются слабее.

Поглотительная емкость почвы меняется в зависимости от степени ее увлажнения. Почва, сильно увлажненная водой, меньше адсорбирует клеток. При промывании водой значительное количество поглощенных клеток бактерий десорбируется и вымывается. Однократное промывание подзолистой почвы в наших опытах освобождает около 11% клеток *Az. chroococcum*. Чем большим объемом воды и чем длительнее промывается почва, тем больше отмывается клеток. Из 2900 млн. адсорбированных клеток азотобактера было отмыто:

в первой промывке через 1 мин.	330 млн.	(11,4%)
во второй " " 2 " "	54,0 "	(0,18%)
в третьей " " 2 " "	35,2 "	(0,12%)
в четвертой " " 2 " "	0,2 "	(0,007%)
Всего было отмыто 14% бактерий от общего числа внесенных.		

Для каждой промывки использовалось 100 мл воды на 5 г почвы.

Такое вымывание бактерий, как видно, происходит до определенных пределов. Сверх этих пределов клетки не десорбируются даже при очень длительном промывании водой. Количество отмываемых водой клеток в разных почвах различное. Вымываемость бактерий водой наблюдается и в естественных условиях после дождей, при орошении полей. Она же тесно связана с сезонностью.

Поглотительная способность почв меняется в течение вегетационного периода. Весной и осенью по данным Новогрудского (1937) бактерий поглощается меньше, чем в летние месяцы.

В апреле и в сентябре дерново-подзолистой почвой на полях Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева адсорбировалось 40—66%, а в летние месяцы 60—90% бактерий. Сезонные изменения поглотительной способности почв обуславливаются не только влажностью, но и температурой. Чем меньше влаги в почве и чем выше ее температура, тем сильнее выражена способность поглощения микробных клеток.

В образцах почв, доведенных до 25% влажности от сухого веса и выдерживаемых в одном случае при 0°, в другом — при 25°, поглощение бактериальных клеток *Bac. mycoides* исчислялось в первом случае 57%, во втором — 68%.

Адсорбция бактериальных клеток почвой — процесс обратимый. При изменении pH, температуры, влажности или других факторов почва десорбирует поглощенные клетки.

Так же, как и в опытах с минеральными веществами, здесь отмечается обменная адсорбция. Если почву насытить одним видом бактерий, а затем начать насыщать ее клетками другого вида, более поглощаемого, то будет происходить обмен бактериальных клеток. Ранее адсорбированные клетки будут освобождены или вытеснены и появятся в суспензии в большем или меньшем количестве.

При одновременной адсорбции двух и более видов бактерий сильнее поглощаются из смеси наиболее адсорбируемые виды (Новогрудский, 1936).

Поглощенные клетки, по наблюдениям Худякова и сотрудников, сохраняют свою жизнеспособность, но активность их падает или вовсе прекращается.

Дианова и Ворошилова (1925) определяли биологическую активность бактерий в сильно адсорбирующих почвах и в песке. Субстраты смачивались питательной средой — пептоном, глюкозой и др., стерилизовались и заражались бактериями — *Bac. mycoides*, *Bact. prodigiosum* и *Sarcina flava*. Биологическая активность последних определялась по выделяемой углекислоте.

Во всех вариантах опыта авторы отмечали сильное уменьшение выделения CO_2 в почве.

Например, в опытах с *Bac. mycoides* было выделено CO_2 : в песке — 106,0—126,8, в почве — 0—7,8 мг; *Bact. prodigiosum* — в песке — 24—52 мг, в почве — 0; с *Bact. megatherium* — в песке — 66 мг, в почве — 2,6 мг; с *Bact. coli* — в песке — 41—69 мг, в почве — 10—23 мг.

Чем интенсивней поглощаются бактерии, тем они менее активны. У *Bact. coli* активность в песке в 2—4 раза, а у *Bact. mycoides* и *Sarcina flava* в 10—30 раз выше, чем в почве.

Активность адсорбированных бактерий повышается с увеличением влажности почв. При 60% от полной влагоемкости из почвы выделилось 5,2 мг CO_2 , а при полной влагоемкости — 28,6 мг (опыты с *Bac. mesentericus*).

По наблюдению Липмана (Lipman, 1912), процесс аммонификации бактериями в глинистой почве протекает слабее, чем в песчаной. *Bact. proteus* выделяет аммиачного азота в песчаной почве на 40%, *Sarcina lutea* — на 80%, а *Bac. mycoides* — на 87% больше, чем в глинистой.

По нашим наблюдениям, клетки, находясь в адсорбированном состоянии, достаточно активно размножаются. Так, например, азотобактер после тщательного промывания почвы сохранился в адсорбированном состоянии в количестве 55 млн/г из 100 млн/г внесенных. Нами ежедневно в течение месяца промывались образцы почвы. За месяц было отмыто около 300 млн/г клеток, тогда как до промывки имелось 50 млн/г, причем в почве после последней промывки оставалось еще значительное число клеток в адсорбированном состоянии. Таким образом, ежедневно на 1 г почвы нарастало около 10 млн. клеток бактерий.

Очевидно, что процесс адсорбции микробных клеток почвенными частицами имеет биологический, а не только физико-химический характер и его нельзя рассматривать лишь с точки зрения физических или химических сил. Кришнамурти и Соман (Krishnamurti a. Soman, 1951), анализируя литературные данные и данные собственных исследований, пришли к выводу, что явление адсорбции бактерий носит специфический характер. Процент поглощения клеток обусловлен свойствами адсорбента и видовыми качествами микроба. Коэффициент поглощения строго постоянен при определенных условиях. Авторы на этом основании предлагают даже дифференцировать виды бактерий.

Адсорбция почвой продуктов метаболизма микробов

В литературе почти нет сведений о поглощении почвой продуктов метаболизма микробов, хотя вопрос этот представляет значительный познавательный и практический интерес. Микробы, как отмечалось выше, в изобилии развиваются в почвах, они там живут, размножаются, проявляют большую биологическую активность, образуют и выделяют в субстрат разнообразные продукты метаболизма. Среди этих продуктов много биологически активных, например энзимов, витаминов, ауксинов, аминокислот и других биотических веществ, затем антибиотических метаболитов, токсинов и прочих соединений. При попадании из клеток наружу, в почву, одна часть этих веществ инактивируется и разрушается, другая — поглощается почвенными элементами. Степень поглощения таких активных метаболитов неизвестна.

Следует отметить, что в литературе вообще имеется весьма мало сведений о поглощении почвой органических веществ. Поглощительная способность почв, как отмечалось выше, изучалась в основном только в отношении минеральных элементов — катионов и анионов. Органическим

веществам не уделялось должного внимания. Между тем в этих процессах взаимодействия почвы и органических веществ следует искать объяснения образованию органо-минеральных соединений, определяющих сущность плодородия почв или вообще формирования почв.

Имеющиеся исследования поглощения почвой органических веществ касаются в основном вопроса гумусообразования.

Кравков (1937) вносил в почву водные настои трав и соломы и наблюдал их закрепление. По его данным, воднорастворимые растительные вещества поглощаются почвенными частицами в разной степени в зависимости от типа и свойств почв. Для каждой почвы была отмечена своя емкость поглощения. Образующиеся органо-минеральные соединения рассматривались автором как гумус почвы.

Персин (1944) вводил в почву водные вытяжки свежей соломы злаков и свежего сена разных трав, а также вытяжки компостированной соломы и такого же сена, после того как они подверглись разложению микроорганизмами. Было установлено, что воднорастворимые вытяжки свежих соломы и сена не поглощаются почвами, а вытяжки из перепревших соломы и сена поглощаются в большей или меньшей степени в зависимости от степени их разложения. Наибольшее поглощение воднорастворимых веществ компостов наблюдалось после 75-суточного разложения при оптимальной для жизнедеятельности микробов температуре.

Чернозем, по наблюдению автора, адсорбирует органические вещества в больших количествах, чем подзолистые почвы. Поглотительная способность почв в отношении органических веществ обусловлена их механическим составом. Чем больше глинистой фракции в почве, тем выше емкость поглощения ее и с тем большей силой она удерживает поглощенные вещества.

Необходимо отметить, что как Кравков, так и Персин и некоторые другие авторы (Чижевский и Макаров, 1939) проводили свои опыты в нестерильной почве. Естественно, что значительная часть вносимых органических веществ (если не все) разлагалась микроорганизмами и ускользала от учета исследователей. Нельзя точно определить, какова была реальная величина поглощения в приведенных опытах.

Заслуживает внимания в исследованиях Персина тот факт, что почвой поглощались только те воднорастворимые органические вещества, которые получают в перепревших растительных остатках, т. е. вещества, образующиеся в процессе жизнедеятельности микроорганизмов.

Симаков (1938) экспериментировал с таннином и ксиланом. Эти вещества адсорбировались почвой в разной степени — ксилан слабее, чем таннин. В работе 1944 г. автор проводил опыты с поглощением аминокислот и сахаров лигнином как одним из компонентов почвенного комплекса. Опыты показали, что указанные вещества интенсивно поглощались лигнином и плотно закреплялись. Они меняли при этом некоторые свои свойства, становились более устойчивыми.

По данным Симаковой (1944) адсорбированные лигнином аминокислоты — аспарагин и гликокол слабее поддаются разложению микроорганизмами.

Значительно большее число работ посвящено адсорбции почвой гуминовых веществ (см. Зырин, 1945; Хан, 1950, 1951; Александрова, 1944; Тюрин и Гуткина, 1940 и др.). Исследования показали, что гуминовые вещества образуют с минеральными частицами почвы прочные органо-минеральные соединения. Связь между минеральными частицами и органическими веществами гумуса может быть физической и химической.

В своих исследованиях мы (Красильников, 1954в) испытывали антибиотические вещества актиномицетов, бактерий и грибов.

Антибиотики благодаря специфике антибактериального действия легко распознаются и определяются в различных естественных субстратах, в том числе и в почве. Поэтому они являются удобным объектом для выявления адсорбционной способности почвенных частиц. Антибиотики вносились в различные почвы, после чего отмечалось их поглощение. Применяя пенициллин, стрептомицин, глобиспорин, ауреомицин, тетрациклин, субтилины, грамицидин и другие антибиотики, мы могли установить, что они поглощаются в значительных количествах. Например, при внесении в почвы 2000 ед/г стрептомицина через некоторое время он был адсорбирован черноземом в количестве 1120 ед/г, подзолом — 1800 ед/г, сероземом — 1080 ед/г, красноземом — 1540 ед/г. Такие же количества адсорбированного вещества были получены и в опытах с глобиспорином. Пенициллин поглощался черноземом в количестве 380 ед/г, подзолом — 280 ед/г, сероземом — 380 ед/г, красноземом — 200 ед/г. Ауреомицин и тетрациклин, а также антибиотики бактериального происхождения, субтилины и грамицидин, адсорбировались указанными почвами в иных количествах. Антибиотик 1609 поглощался только подзолистой почвой и в очень малых количествах — 20—30 ед/г. В других почвах этот антибиотик не закреплялся.

Таким образом, разные почвы поглощают антибиотики в различных количествах, причем характер поглощения здесь иной по сравнению с опытами с минеральными соединениями. Слабо гумусированные почвы (подзол, краснозем) адсорбировали антибиотические вещества в более заметных количествах, чем почвы, хорошо гумусированные, с большим количеством перегноя.

Одна и та же почва в разных горизонтах обладает различной емкостью поглощения. Нами исследовалась адсорбционная способность подзолистых почв (опытная станция Чашниково Московской обл.) окультуренных и неокультуренных в отношении стрептомицина. Результаты даны в табл. 18.

Таблица 18

Поглощение стрептомицина различными горизонтами дерново-подзолистых почв (число единиц в 1 г)

Почва	Горизонты почв		
	A ₀	A ₂	B ₁ —B ₂
Лес смешанный	1300	700	5400
Пашня	1800	1200	7400
Пойма р. Клязьмы	3000	2400	3100
Вырубка.	1500	300	3000

Наибольшей поглотительной способностью обладает почва горизонта B₁ — B₂, а наименьшей — почва горизонта A₀ — A₂.

Степень адсорбции почвами зависит не только от качества последних, но и от свойств самих антибиотиков. В одной и той же почве, например в черноземе, поглощалось в наших опытах:

	ед/г	мг
стрептомицина	1120	2,2
глобиспорина	1080	1,8
тетрациклина	900	1,0
пенициллина	380	0,1
препарата 1609	0	—

Находясь в адсорбированном состоянии, антибиотики некоторое время сохраняют свою антибактериальную активность. При этом длительность сохранения таких свойств различна в зависимости от типа почв и особенностей антибиотика. В одних почвах пенициллин, например, сохраняется 20—30 час., в других только 2—3 часа, тетрациклин в подзоле сохраняет свою активность 3—5 суток, а в черноземе 1—2 суток. Некоторые антибиотические вещества (препарат № 1609) исчезают в почвах моментально.

Органические вещества, поглощенные почвой, претерпевают различные изменения, разрушаются, инактивируются и исчезают. На их место поступают новые вещества и т. д.

Поглощенная часть антибиотиков сохраняет свои антибактериальные свойства более длительное время, чем свободная часть, находящаяся в почвенном растворе.

Например, свободная часть стрептомицина исчезает в подзолистой почве через 10—12 час., а адсорбированная сохраняется более 30 час. В сероземе непоглощенный стрептомицин инактивируется через 20—25 час., а адсорбированный почвенными частицами обнаруживается еще и по истечении 2 суток. Еще большее различие отмечается в опыте с aureомицином. В подзоле его можно обнаружить в свободном состоянии через 20 час., а в поглощенном — через 5 суток. В сероземе свободная часть антибиотика сохраняется не свыше 2 суток, а адсорбированная более 7 суток.

Антибиотические вещества в почве частично инактивируются почвенным раствором и микроорганизмами.

Поглощаются почвой не только антибиотики, но и другие метаболиты микробов, а также промежуточные продукты распада растительных остатков, различные вещества гумуса и пр.

Биологически активные метаболиты, находясь на поверхности почвенных частиц, оказывают большое влияние на их физико-химическое состояние. Почвенные частицы, несущие на своей поверхности эти вещества, приобретают новые свойства.

Если при этом учесть наличие адсорбированных клеток микробов, которые не утрачивают своей деятельности, то следует представлять почвенные частицы, как сложную систему, или биоорганоминеральный комплекс. Каждая частица почвы несет в себе элементы живого, изучение которого является важнейшей задачей биологов-почвоведов.

Микрофлора почв

Микроорганизмы являются неотъемлемой частью почвы. Если бы почва лишилась этих существ, она утратила бы основное свое свойство — плодородие, превратилась бы в мертвое, неплодородное геологическое тело.

Почвы населены многочисленными представителями микрофлоры — бактериями, актиномицетами, дрожжами, грибами, водорослями, простейшими (протозоа), затем насекомыми, червями и пр. Кроме них, в почве обитают различные ультрамикроскопические существа — фаги, бактериофаги и актинофаги.

Точных сведений о количестве микроорганизмов в почве нет. Микробиология не располагает такими методами, при помощи которых можно было бы выявлять все население почвы. Существующие методы дают только относительное представление о плотности микробного населения.

В лабораторной практике применяются два принципиально различных способа количественного подсчета микробов в почве: а) учет при помощи посева почвы на искусственные питательные среды — плотные и жидкие и б) прямой подсчет клеток.

Эти два приема дают весьма различные показатели количественного населения микроорганизмов в почве.

В практике изучения количественного и качественного состава почвенной микрофлоры чаще пользуются методами посева на питательные среды. Эти методы весьма разнообразны как по составу сред, так и по способу посева.

Количества микроорганизмов, выявляемые в почве, различаются в зависимости от того, производится ли посев на плотные питательные среды или на жидкие, рассеивается ли почва распылением по поверхности агаризованной среды или из водной взвеси путем серийных разведений. Нередко посевы почвы производят путем раскладывания ее мелкими комочками на питательный агар.

Во всех случаях посевы на агаризованные среды выявляют значительно меньшее число бактерий, чем посевы на жидкие среды методом серийного разведения.

Приводимые в литературе сведения о количестве бактерий, актиномицетов и грибов в почвах в большинстве случаев получены при посевах на агаризованные среды. Согласно этим данным число бактерий в 1 г колеблется в пределах от нескольких десятков и сотен тысяч до многих миллионов, в зависимости от состава почвы и питательности среды (Starkey, 1929, 1931, 1955; Gray a. Thornton, 1928; Clark, 1940; Timonin, 1940—1941; Waksman, 1952; Jensen, 1934—1936; Мишустин, 1956 и др.).

Том (Thom, 1938), резюмируя литературные данные и результаты собственных исследований по количественному определению бактериального населения почвы, считает, что общая сумма бактерий в одном грамме почвы достигает 50 млн. Так как наибольшее количество бактерий сосредоточено в зоне корневой системы растений, то многие авторы дают количественные показатели микробного состава, обитающего именно здесь. Старки установил методом подсчета на агаризованных средах наличие от 199 до 3470 млн. бактериальных клеток в грамме в зависимости от вида растений.

Хамфелд и Смит (Humpheld a. Smith, 1932) насчитывали от 5 до 8 млрд. бактерий в одном грамме почвы с зеленым удобрением. Кларк (Clark, 1949) приводит цифру в 5 млрд/г в почвах, хорошо унавоженных, и почвах из-под травосмесей. Риппель (Rippel, 1939), анализируя почвы Германии, и Фегер (Feher, 1933) — почвы Венгрии и Австрии, приводят цифры от 100 тыс. до 5 млрд/г в зависимости от состава почв и климатических условий.

В почвах, не удобренных и мало производительных, авторами приводятся более низкие количественные показатели микробной флоры — сотни тысяч и миллионы, чаще 3—7 млн/г. Бант и Ровина (Bunt a. Rovina, 1955) насчитывали в субарктических почвах Исландии от 400 000 до 15 000 000 бактерий в 1 г.

Такие же данные были получены и в наших исследованиях. В примитивных почвах Кольского полуострова, островов Северного Ледовитого океана, высокогорных вершин Памира, Кавказа и др. мы насчитывали от нескольких сот тысяч до 15 млн. в 1 г. Дерново-подзолистые почвы, не окультуренные или слабо окультуренные, содержат, по нашим исследованиям, от 300 тыс. до 10 млн. в грамме, а черноземные с большим количеством перегноя — до 10—1000 млн. клеток в одном грамме. Такие же показатели приводятся многими другими исследователями при изучении различных почв.

Метод посева на жидкие среды при серийном разведении дает в несколько раз, а нередко в десятки и даже сотни раз более высокие показатели, чем посевы на агаризованные среды. Например, при высевах на мясопептонный агар (МПА) бедные органическим веществом почвы (под-

зола) давали от 1 до 100 млн/г, а почвы гумусированные, плодородные (чернозем) — от 100 до 1000 млн/г бактерий. Методом посева на жидкие среды — мясопептонный бульон (МПБ) в тех же почвах выявляется соответственно 10—500 млн/г и 1000—10 000 млн/г и более бактериальных клеток.

При анализе ризосферной почвы люцерны, произрастающей в Средней Азии (сероземы), мы насчитывали методом серийного разведения 50—100 млрд. бактерий в 1 грамме, а Разницина (1947) и Коренько (1942) и того более. Причем такие высокие цифры получаются постоянно при исследованиях ризосферы растений в данных условиях.

Столь высокие показатели микробного населения вызывали у нас неоднократные сомнения в точности применяемого метода. Поэтому были проведены специальные испытания данного метода. Мы предполагали, что завышенные цифры, полученные этим методом, объясняются адсорбцией клеток бактерий на стенках пипетки, которой производится разведение почвенной болтушки, с последующим их отмыванием (десорбцией). Опыт показал, что адсорбция клеток действительно имеет место. Если производить разведение почвенной болтушки не одной пипеткой, как это обычно делается, а менять их в каждом новом разведении, то число бактерий оказывается, примерно, в 2—5, а иногда и в 10 раз меньшим. Если при сменных пипетках получаются цифры порядка 1—10 млрд/г, то при разведении почвы одной пипеткой они увеличиваются до 5—100 млрд/г.

Достоверность данного метода проверялась нами на чистых культурах бактерий разных видов — *Bact. prodigiosum*, *Ps. fluorescens*, *Mycob. rubrum*, *Az. vinelandii* и *Bac. subtilis*. Водные взвеси этих бактерий разводились параллельно сменными пипетками в одних случаях и одной бессменной в других.

В результате этих опытов выявились следующие числа бактериальных клеток в миллиардах на 1 мл:

	при смене пипеток	без смены
<i>Bact. prodigiosum</i>	35,5	38,1
<i>Ps. fluorescens</i>	22,8	100
<i>Mycob. rubrum</i>	1,0	4,5
<i>Az. vinelandii</i>	2,1	2,5
<i>Bac. subtilis</i>	3,9	7,3

В данном опыте смена пипеток снижала показатели примерно в 1,5—4 раза в зависимости от вида бактерий. Такое же уменьшение числа бактерий отмечается и при анализе почвенных образцов. Различие в показателях тем резче выражено, чем больше бактерий в почве. В ризосфере люцерны, выращиваемой в Бахшской долине, при разведении почвенной взвеси одной пипеткой насчитывалось бактерий до 100 млрд. и более, при смене пипеток — в 5 раз меньше; в контрольной почве, если пипетки не сменялись, выявлялось 100—500 млн. в грамме, при смене их — 50—150, т. е. на 30—50% меньше.

Метод прямого подсчета бактерий в почве по Виноградскому также дает более высокие показатели, чем высева на агаризованные среды, т. е. примерно такие же, какие получаются при серийных разведениях или даже еще большие (табл. 19).

Метод прямого подсчета затруднителен тем, что в препаратах-мазках далеко не всегда удается распознать живые клетки, отличить их от мертвых частиц самой почвы. В почве всегда находится большое количество мельчайших телец, которые воспринимают краски и совсем неотличимы от клеток бактерий. Особенно трудно дифференцировать кокковидные клетки от сходных с ними мельчайших шаровидных телец и зернышек.

В последние годы некоторые исследователи пытаются применить

Таблица 19

Количество бактерий, выявляемое разными методами, в пахотном горизонте почв под многолетними травами (в тыс/г)

Почва	Метод прямого подсчета	Метод посева на среды	
		жидкие	агаризованные
Дерново-подзолистая, полевая.	560 000	500 000	7500
Дерново-подзолистая, огородная, Московская обл. . .	6 800 000	5 600 000	15 600
Чернозем, Молдавия	8 700 000	7 200 000	25 000
Каштановая, Заволжье	3 500 000	1 000 000	9500
Серозем, Ср. Азия	9 300 000	7 500 000	90 000

флюорохромные краски для дифференцирования бактерий от мертвых частиц почв. Буррихтер (Burrichter, 1953) применил акридин-оранж для окраски почвенных мазков и рассматривал их в флюоресцентном микроскопе при ультрафиолетовом свете. Автор насчитывал при этом способе анализа в почвах, богатых гумусом (9,98%), бактерий — 9453 млн/г, а всех микробов 18 331 млн/г; в почве, мало гумусированной (1,80%), было найдено бактерий 1230 млн/г. Число колоний слизистых бактерий в первой почве насчитывало 157 млн/г. В почвах, удобренных компостом, общее число микробных клеток достигало 16 132 млн/г, а в почвах, бедных органическими веществами, — 25 млн/г. Штруггер (Strugger, 1948, 1949) при просмотре почвенных мазков, окрашенных тем же флюорохромом, обнаруживал от 1038 млн. до 8640 млн/г бактериальных клеток.

Следует отметить, что метод флюорохромной окраски также недостаточно надежен. Окраска клеток в зеленый цвет (живые клетки) или в красный (мертвые клетки и другие частицы) зависит часто не от того, жива клетка или нет, а от многих других причин — от концентрации краски, pH среды, температуры и др. (Красильников и Бехтерева, 1956). Трудно иногда определить, что представляют собой окрашенные в зеленый или особенно красный цвет тельца: живые клетки бактерий, или мертвые, или же это организованные частицы почвы.

Также мало пригоден для количественного учета метод прямого микроскопирования почвенных шлифов и срезов (Kubiena, 1932).

Как видно из приведенных данных, существующие методы микроскопического анализа не в состоянии определить все количество микробов в почве и их видовое разнообразие. Поэтому исследователи ограничиваются относительными показателями при сравнительном сопоставлении данных, полученных каким-либо одним из указанных методов.

Количество бактерий заметно различается в разных почвах в зависимости от их питательности или плодородия. Чем плодородней почвы, чем больше в них перегноя, тем они плотней заселены микробами. В подзолистой почве (Московская обл.), на хорошо обработанных полях насчитывается от 3,0 до 10,0 млн/г, а в черноземной почве (Кубань) при том же методе подсчета 15—50 млн/г бактериальных клеток.

Один и тот же тип почвы также неоднороден по содержанию микробов. В дерново-подзолистой зоне почвы, мало окультуренные, слабо гумусированные, содержат бактерий от 500 тыс. до 1,5 млн/г, а в некоторых случаях — всего несколько тысяч в грамме (почвы Кольского п-ова). Почвы, хорошо окультуренные, систематически удобряемые, содержат бактерий от 3 до 25 млн/г. Огородные почвы, как правило, богаче микробами, чем полевые.

Таблица 20

Количество бактерий и актиномицетов в различных почвах
(в тыс/г при учете на МПА, в чашках Петри)

Почвы	Бактерии	Актиномицеты
Подзол железистый, Кольский п-ов	10—30	5—25
» Московской обл., из-под леса	100—300	70—100
» » огородная . . .	1000—10 000	500—1000
Чернозем, Кубань, из-под пшеницы	5000—15 000	400—800
Серозем, Ср. Азия, целина	850—1500	600—1000
» » из-под люцерны	3000—10 000	500—800
Каштановые, Заволжье, целина . .	400—1500	450—860
» » из-под люцерны	5000—15 000	500—1000

В целинных почвах меньше микробов, чем в почвах окультуренных (табл. 20).

Верхний горизонт почвы более богат микробами, чем нижележащие слои. Например, в подзолистой почве опытных полей Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева мы имели бактериальных клеток:

см	млн/г
в слое 0 — 20	5,7
» » 20 — 35	2,4
» » 40 — 60	0,5
» » 80 — 100	0,001

В прикорневой зоне вегетирующих растений, иначе в ризосфере, почва более насыщена бактериями, чем в зоне вне корней. Растительный покров, как будет указано ниже, оказывает большое влияние на накопление микроорганизмов в почве.

Количество микроорганизмов в почве меняется в зависимости от времени года. По литературным данным и нашим собственным наблюдениям, общее число их зимой меньше, чем летом. Особенно резко это различие выражено в почвах Севера.

При анализе почв Северной Земли и других островов Северного Ледовитого океана мы имели: в мае, когда почва еще была в мерзлом состоянии, десятки тысяч, а в августе — многие миллионы бактерий в 1 г (табл. 21).

Таблица 21

Изменение количества микробов в почве
архипелага Северная Земля по временам года
(в тыс. в 1 г, учет на МПА)

Образец почв	Май	Август
Участок I, суглинок . .	23	1340
» II, » . .	40	4380
» III, рухляк . .	91	16600
» IV, суглинок	13	3600
» V, рухляк . .	112	6600

В умеренной зоне наибольшее число микробов в почве отмечается весной; летом их меньше, а осенью их количество несколько увеличивается.

Относительно зимнего периода сведения очень ограничены и противоречивы. Большинство исследователей считает, что в зимние месяцы жизнь в почве приостанавливается. Значительная часть микробов погибает от морозов, общее число их уменьшается.

По нашим наблюдениям, жизнь микробов в почве зимой замирает не всегда. Под глубоким снежным покровом земля часто бывает не промерзшей и в ней протекают микробиологические процессы. Это хорошо выявляется при изучении динамики развития отдельных видов актиномицетов. Коренько установила, что в зимние месяцы 1952—1954 гг. в подмосковных почвах отдельные виды актиномицетов (*A. globisporus*) развивались более обильно, чем в летние и осенние.

В зимние месяцы, кроме того, протекают некоторые процессы биохимического характера, ведущие к устранению токсикоза почвы (Красильников, Коренько и Мирчинк, 1955).

Бурное развитие микробов в весенние месяцы, по нашему мнению, обусловлено не только теплом и влагой, но и другими причинами. Во-первых, в течение зимних месяцев под влиянием низкой температуры в почве разрушаются или инактивируются токсины. Во-вторых, низкая температура, как отмечалось ранее, является фактором стимуляции развития и жизнедеятельности микробов. К этому еще следует добавить, что многие питательные вещества почвы под влиянием низкой температуры изменяются, становясь более доступными для микробов.

Выше отмечалось, что развитие микробов в почве зависит от наличия органических веществ, или перегноя. Однако это наблюдается далеко не всегда. Количество органического вещества в почве может быть очень большим (торфяники, заболоченные почвы), а микроорганизмы в них развиваются плохо. Наблюдается нередко и обратная картина. В некоторых примитивных почвах, в рухляке высокогорных районов органического вещества очень мало, а бактерий много.

Накопление микроорганизмов в почве в значительной степени зависит от наличия определенной части органических веществ, а именно той, которая легко используется как источник питания. Это свежие растительные и животные остатки и продукты их первичного распада, не успевшие перейти в гумус, а также ряд веществ синтеза и ресинтеза и др.

Существенное значение в жизни микробов имеют органические вещества дополнительного питания или биологически активные соединения — витамины, ауксины, различные другие биотические элементы, затем вещества угнетения роста и размножения и пр.

Небольшие дозы этих веществ заметно ускоряют развитие и размножение клеток микробного населения, а равно и растений, усиливают различные биохимические и физиологические процессы.

Этой части органических веществ, или перегноя почвы, по нашему мнению, следует придавать наибольшее значение, учитывать и сопоставлять ее количество с численностью микробного населения. К сожалению, подобный учет этой активной части органических веществ весьма затруднителен и методически мало разработан.

При установлении количества микробов в почве следует учитывать явление адсорбции. Выше приводились данные наблюдений и экспериментов о степени поглощения бактериальных клеток почвенными частицами. Бактерии могут находиться в поглощенном состоянии десятками, сотнями миллионов и миллиардами в одном грамме почвы. Мы чаще всего учитываем своими методами (посевами на среды) только свободную часть микрофлоры и некоторую часть поглощенных клеток. Большая часть адсорбированных почвенными частицами клеток бактерий остается вне учета, причем в разных случаях эта неучитываемая часть клеток различна.

В основном своем большинстве исследователи приводят цифровые дан-

ные, получаемые при анализе сухих образцов почв. Естественно, что эти данные далеко не соответствуют действительности. Известно, что почва при высушивании обедняется микробами. При длительном хранении образцов огромное количество микробных клеток погибает. Иногда общая численность микрофлоры при высушивании уменьшается в 2—3 раза, а нередко в 5—10 раз (табл. 22).

Таблица 22

Обеднение микроорганизмами почв при хранении
их в сухом состоянии в лаборатории
(число клеток в тыс. в 1 г)

Почвы	Состояние образцов	
	свежие	после 10 суток хранения
Чернозем Куйбышевской обл.	500 000	50 000
Серозем Узбекской ССР	150 000	45 000
Подзол Московской обл.	3 500	1 500
Каштановая Заволжья .	60 000	10 000
Северной Земли*	9 300	1 300

* Образцы почв Северной Земли (взятые в августе) в первый раз анализировались в день взятия, а во второй — спустя 1 месяц.

При хранении почвенных образцов в сухом состоянии меняется заметно и видовой состав бактерий. Некоторые виды бактерий почти полностью исчезают, другие остаются в небольшом количестве, третьи — почти совсем не убывают.

Наиболее стойко сохраняются актиномицеты, затем микобактерии. Наибольший процент гибели отмечается среди бактерий (табл. 23).

Таблица 23

Степень выживаемости разных групп микробов при хранении почв в сухом состоянии
(число клеток, тыс/г)

Почвы	Бактерии		Микобактерии	Актиномицеты
	спороносные	неспороносные		
Каштановая заволжская				
Свежая	1 500	56 000	1 000	1 500
Сухая	450	5 000	900	1 000
Подзол Московской обл.				
Свежая	650	5 500	850	1 250
Сухая	325	1 400	600	980
Чернозем Куйбышевской обл.				
Свежая	2 500	400 000	25 000	25 000
Сухая	280	46 000	16 000	26 000

В тех случаях, когда почва высыхает медленно, наблюдается увеличение числа актиномицетов и некоторых видов микобактерий. Эти организмы могут развиваться в почве при минимальной влажности, когда замирает развитие других микроорганизмов (Красильников, 1940 в).

Различная выживаемость отмечается не только у разных групп, но и у разных видов и даже штаммов одного и того же вида микробов. Культуры *Bact. herbicola*, *Az. vinelandii*, клубеньковые бактерии сои, *Ps. aurantia*, по нашим наблюдениям, сравнительно быстро вымирают в сухих почвах подзолов (Московской обл.) и сероземов, взятых на целине. Из сотни миллионов внесенных клеток через 2 недели остаются жизнеспособными единичные (10—100 кл/г). Микобактерии — *Mycob. rubrum* и некоторые другие виды сохраняются в значительных количествах (100 000 кл/г и более).

У азотобактера не все штаммы в сухих образцах почв вымирают одинаково быстро и полно. Из 20 испытанных культур *Az. chroococcum* восемь штаммов азотобактера сохранились в значительном числе — до 10% клеток и выше. Из десяти штаммов клубеньковых бактерий люцерны сохранились в сухих образцах сероземной почвы только четыре штамма в количестве 10% клеток, в подзолистой почве сохранился только один штамм и притом в незначительном количестве (0,5% и менее клеток).

Среди спороносных бактерий отмечается такая же пестрота выносливости клеток к высушиванию субстрата. *Bac. megatherium* выживает в сухих почвах подзолов Московской области на 80—90%, а *Bac. subtilis* и *Bac. mesentericus* — на 30—40%. Из двадцати штаммов последнего вида, выделенных из разных дерново-подзолистых почв, в сухих образцах хорошо сохранились только пять штаммов.

Полного вымирания бактерий в сухих почвах, как правило, не наблюдается. Даже у весьма чувствительных к высушиванию культур имеются единичные клетки, которые стойко и длительно сохраняются в сухом состоянии. Благодаря таким клеткам вид не вымирает в условиях длительной засухи в почвах.

Большие изменения в составе микрофлоры происходят и в тех случаях, когда почвенные образцы находятся во влажном состоянии.

Совершенно очевидно, что в естественных условиях почва в целом и отдельные ее комочки или агрегаты имеют иные физико-химические условия для жизни микробов по сравнению с изолированными почвенными образцами. Одни виды бактерий развиваются быстрее в природных условиях, другие медленнее.

В табл. 24 приведены данные анализа образцов мерзлой почвы, взятых на архипелаге Северная Земля в мае.

Таблица 24

Изменение состава микрофлоры различных почвенных образцов при хранении их во влажном состоянии (число клеток, в тыс. в 1 г; учет на МПА)

Почвы	Бактерии		Микобактерии		Акτιномицеты	
	свежие	через 10 суток	свежие	через 10 суток	свежие	через 10 суток
Участок I, суглинок .	23	40	0,5	8	0	0,5
» II, »	40	56	0,8	22	0	0
» III, рухляк .	91	150	1,5	65	0	1,0
» IV, суглинок	13	62	1,0	37	0	0,8
» V, рухляк .	112	346	2,5	120	0	1,5

Общее число бактерий в образцах через 10 дней увеличивалось в 2—4 раза, а число микобактерий в 16—50 раз. Актиномицеты в свежих образцах почти не обнаруживались, а через 10 суток хранения их насчитывалось 500—1500 в 1 г.

Подобные изменения в составе микрофлоры отмечаются и в других почвах при хранении их во влажном состоянии. В образцах подзолистой почвы через 2—3 суток мы не могли обнаружить азотобактера, так как там обильно развивались его антагонисты — *Bac. subtilis* и *Bac. mesentericus*. В образцах каштановой почвы обильно развивались миколитические бактерии, а грибы из рода *Fusarium* почти полностью исчезали.

При учете микрофлоры в почве существенное значение имеет состав питательной среды, на которой производится посев. Опыт показывает, что на синтетических средах (Чапека, СРІ и пр.) многие почвы дают больше микроорганизмов, чем на белковых (МПА, МПЖ и т. п.). На голодных (водный агар) и полуголодных (Эшби-агар) средах нередко микробов выявляется в 2—5 раз больше, чем на богатых питательных средах (табл. 25).

Заслуживает внимания то, что во многих примитивных почвах или в простом рухляке горной породы (на горных вершинах, на островах Северного Ледовитого океана и др.) бактерии выявляются в больших количествах на голодных, полуголодных или синтетических небелковых средах. При этом на голодных и полуголодных средах колонии бактерий очень мелкие, часто видимы только в сильную лупу или даже только под микроскопом. Такие микроколонины обычно состоят всего из нескольких клеток.

Таблица 25

Число бактерий в почвах при высеве на разные среды
(тыс./г)

Среда	Огородная почва	Примитивные почвы	
		высокогорная, 3800 м	О-ва Северной Земли
МПА	3 500	54	23
Синтетическая Чапека .	3 800	270	154
Синтетическая СРІ . . .	4 400	850	—
Среда Эшби	4 200	680	187
Водный агар	3 800	800	—

Микрофлора, выявляемая в посевах на голодных и полуголодных средах, отличается от микрофлоры, развивающейся на белковых средах.

На синтетических средах — Чапека, СРІ и пр. преимущественно развиваются организмы, относящиеся к ауксотрофам (протрофам), которые не нуждаются в дополнительных веществах роста и в органическом азоте, самостоятельно синтезируя необходимые биотические вещества — витамины, ауксины и др.

На голодных средах (водный агар) и полуголодной среде Эшби развиваются микробы в большинстве случаев за счет своих запасных питательных веществ. Среди них могут быть ауксоавтотрофы и ауксогетеротрофы. Нередко на безазотистой среде Эшби обильно растут так называемые олигонитрофилы. Это своеобразные формы бактерий и микобактерий, которые способны фиксировать в слабой степени молекулярный азот и ограничиваться малыми его дозами для своего развития (Мишустина, 1953).

На белковых средах (МПА, МПЖ и пр.) и вообще на средах, богатых органическими веществами, развиваются преимущественно ауксогетеро-

трофы (метатрофы), на них растут также и аукоавтотрофы. Количественное соотношение протрофов и метатрофов в разных почвах различно. В почвах, богатых перегноем, хорошо удобряемых навозом, количество тех и других примерно одинаково.

Для многих почвенных микроорганизмов органические, белковые среды являются ядами.

Кроме указанных форм микробов, в почве обитают в большом количестве организмы со специфическими функциями. Выявляются эти организмы на особых, так называемых элективных средах. К таким бактериям относятся нитрификаторы, серобактерии, железобактерии, целлюлозные бактерии, азотобактер и многие другие. Для культивирования этих видов требуются особые среды.

Принципы, лежащие в основе применения элективных сред, Виноградский (1952) определяет следующим образом: в элективной культуре создаются благоприятные условия для выявления определенной функции.

Необходимо отметить, что элективные среды имеют относительное значение. Исследования показывают, что многие, если не все, специализированные бактерии-протрофы обладают способностью развиваться и на сложных неэлективных средах. Например, азотобактер, развивается на безазотистых средах, фиксирует азот воздуха, но он может развиваться и на средах, содержащих азот и даже органический азот.

Опыт показывает, что элективные среды не являются строго специализированными. Каков бы ни был состав таких сред и как бы тщательно они ни приготавливались, на них развиваются не только избранные культуры, но и другие формы.

На безазотистой среде Эшби или Бейеринка хорошо растут, кроме азотобактера, многие олигонитрофилы и метатрофы; на среде Виноградского, применяемой для нитрификаторов, развиваются также бактерии-спутники. На клетчатке вместе с целлюлозными бактериями развиваются и другие виды микробов.

Элективные среды не являются оптимальными для роста и развития специализированных форм. Во многих случаях бактерии растут лучше при прибавлении к среде готовых источников питания: для азотобактера — соединений азота, для клетчаточных — сахаров и других органических веществ, белковых и небелковых и т. д. (Ротмистров, 1950).

Железобактерии и нитрификаторы, по данным Калининко (1953а, б), хорошо растут на обычных органических и даже белковых средах.

Как видно, строго элективных сред нет. Точно так же нет и универсальных сред, на которых выявлялись бы все виды микроорганизмов.

Изложенные в данном разделе сведения дают основания считать, что приводимые общие количества микроорганизмов в почвах отнюдь не завышены, а скорее занижены. Зная числовые показатели наличия микробных клеток, можно установить, какова их общая масса, или продуктивность почвы.

Кокковидные клетки имеют диаметр около $0,7 \mu$, объем, равный $0,18 \mu^3$ и вес $7 \cdot 10^{-10}$ мг. В одном кубическом миллиметре таких клеток помещается около 5 млрд. Размеры неспороносных бактерий в среднем равны $3 \mu \times 0,7 \mu$, объем клеток — $1,15 \mu^3$, вес — 10^{-9} мг. В одном кубическом миллиметре помещается в среднем 900—1000 млн. клеток. Клетки более крупных размеров ($5 \mu \times 1 \mu$) имеют объем $3,9 \mu^3$, вес — 10^{-8} мг. В 1 мл^3 таких клеток содержится около 350 млн.

По данным Таусона (1948), в одном кубическом миллиметре помещается: кокков, имеющих 1μ в диаметре, — 1000 млн.; споросных бактерий размером $3 \mu \times 1 \mu$ — 330 млн., а спор грибов величиной 10μ в диаметре — 1 млн. По Ван Нилу (Van Niel, 1936), в одном мм^3 может быть 1400 млн. клеток *Bact. coli*; по Буткевичу (1938), 1 млрд. клеток

весит 0,5 мг; Иенсен (Jensen, 1940) нашел, что 1 млрд. клеток азотобактера весит 5 мг. Примерно такие же данные приводят Кендалл (Kendall, 1928), Штруггер (Strugger, 1948) и некоторые другие авторы.

Подсчитывая общую микрофлору, обитающую в прикорневой зоне вегетирующих растений, мы получили следующие данные: под люцерной в условиях Средней Азии в 120 кг прикорневой почвы (почвы 1 м²) содержится около 2—2,5 кг, а в почве всего гектара — 6000—7000 кг клеток. Вне корневой зоны на гектар пахотного слоя, по нашим подсчетам, приходится около 1500—2000 кг бактериальных клеток. Следовательно, всего на гектар приходится около 7—9 т бактериальной массы (Красильников, 1944а).

В почвах средней урожайности общая масса бактерий значительно меньше. Например, в подмоковных подзолистых почвах, находившихся под 2-летним клевером и нередко удобряемых навозом, мы насчитывали в ризосфере 1000—3000 млн/г и 300—800 млн/г бактерий вне корневой зоны. Общая масса бактерий, обитающих в зоне корней, составляла около 1200—3000 кг, а вне корневой зоны — около 350—1000 кг. Всего на гектар пахотного слоя приходилось 1500—4000 кг бактериальной массы.

В той же почве под пшеницей в ризосфере насчитывалось 800—1200 млн/г, а вне корней — 100—200 млн/г бактерий. Общая бактериальная масса составляла примерно 1100 кг/га.

В бедной слабо окультуренной почве подзолистой зоны мы насчитывали под пшеницей всего около 100—150 кг бактериальной массы на гектар пахотного слоя. 80% бактерий этой массы находилось в прикорневой зоне.

Штруггер (Strugger, 1948) на основании собственных данных, данных Кендалла и других авторов подсчитал, что общая бактериальная масса составляет 0,03—0,28% от веса почвы. Кларк (Clark, 1949) установил, что на миллион весовых частей почвы приходится примерно 300—3000 весовых частей бактериальной массы. Эти данные совпадают с данными и наших подсчетов.

Примерно такие же сведения о количестве бактериальной массы приводят Худяков (1953в), Мишустин (1954), Березова (1953) и др.

Следует отметить, что наши подсчеты касаются только бактерий, тогда как в почве обитают в больших количествах и другие представители микроорганизмов — актиномицеты, грибы, водоросли и простейшие. Все они составляют тоже немалую массу живого вещества.

Общее количество грибов и актиномицетов исчисляется десятками и сотнями тысяч, а нередко миллионами в одном грамме почвы, водорослей — тысячами и сотнями тысяч, а диатомовых водорослей насчитывается до 100 млн/г (Brendemuhl, 1949). Общая масса этих организмов не поддается весовому учету вследствие особенностей их строения и роста. Тем не менее она, по мнению исследователей, немногим уступает общей массе бактерий.

Простейшие и насекомые на гектар пахотного слоя составляют массу, равную двум-трем тоннам (Гиляров, 1949, 1953).

Вся масса живых существ не является статическим запасом органического вещества, а представляет собой активное живое вещество с огромной потенцией. Эта масса находится в непрерывном развитии. Отдельные клетки — особи, ее составляющие, растут, размножаются, стареют и погибают. Происходит непрерывная смена и обновление всей живой массы.

В условиях естественного обитания в почве клетки бактерий, по самым скромным подсчетам, размножаются в среднем не менее двух раз в месяц в течение вегетационного периода, продолжающегося 7—9 мес. на юге и 3—5 мес. в средней полосе. Следовательно, вся бактериальная масса регенерируется за лето 14—18 раз в южной полосе и 6—10 раз в средней.

Общая бактериальная продукция пахотного горизонта почвы за вегетационный период определяется десятками тонн живой массы.

Интенсивность развития и размножения клеток в почве мы определяли по удвоению числа их во времени. Для опытов были взяты три организма — *Az. chroococcum*, *Ps. aurantiaca* и *Bact. prodigiosum*. Навеска огородной почвы помещалась в асбестовый мешочек, заражалась названными бактериями, тщательно перемешивалась и тут же подвергалась микробиологическому анализу. Вся почва в мешочке промывалась водой до тех пор, пока не отмоются все десорбируемые клетки внесенных бактерий, после этого мешочек с почвой зарывался в землю на огороде, откуда брались образцы. Через одни-двое суток мешочки вынимались и с почвой проделывалась та же процедура. Так продолжалось в течение месяца. Опыты велись в мае, июле — августе и сентябре — октябре, всего в трех сериях. В каждой серии опытов в почву вносилось по 100 млн/г бактерий. В первом исходном анализе (тут же после перемешивания) было отмыто азотобактера 26 млн., *Ps. aurantiaca* — 18 млн., *Bact. prodigiosum* — 34 млн/г. Остальные клетки были адсорбированы, но не утратили способности размножаться.

При последовательных анализах отмывалось в майском опыте (в млн/г):

анализ	азотобактер	<i>Ps. aurantiaca</i>	<i>Bact. prodigiosum</i>
2-й	16	22	14
3-й	23	26	10
4-й	20	28	8
5-й	24	34	10

Как видно из этих данных, удвоение клеток вносимых бактерий в этом месяце происходило: у азотобактера через каждые 5 суток, у *Ps. aurantiaca* — через 4 суток, а у *Bact. prodigiosum* — через 10 суток. Иными словами, число генераций у первого равнялось 6, у второго — 7, а у третьего организма — 3. В июле — августе число генераций соответственно равнялось: 4, 4 и 2; в сентябре — октябре: 4, 3, 1.

Результаты этих опытов послужили нам основанием для проведения учета скорости развития микробной массы в почве.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ В ПОЧВЕ

Вопрос о том, как распределяются микробные клетки в почве, в литературе освещен недостаточно. Мы почти ничего не знаем о том, где локализуются эти организмы.

Обычно полагают, что клетки микробов распределяются в почве равномерно, диффузно пронизывая все поры. Поэтому при количественном учете отдельных групп и видов бактерий ограничиваются часто двумя-тремя, а нередко одним анализом почвы.

Такое представление не соответствует действительности и данные единичных анализов приводят к ошибочным выводам относительно закономерности распространения отдельных видов микроорганизмов в почвах.

Наши исследования показывают, что клетки бактерий распределяются в почвах не диффузно, а отдельными, более или менее ограниченными очагами. В каждом очаге — крупном или мелком — разрастаются и концентрируются клетки одного вида или нескольких неантагонистичных видов. Микробы, особенно бактерии и микобактерии, обитают в почвах колониями (Красильников, 1936).

Очаговый характер распределения бактерий в почве подтверждается повседневной практикой микробиологических исследований почв. Известно, что один и тот же вид, например азотобактер, на одном и том же

поле, в одних почвенных образцах обнаруживается, в других нет. Если с одного гектара почвы взять в разных точках 100—200 образцов и подвергнуть их анализу, то азотобактер может быть найден не во всех образцах, что зависит от плотности его населения. Последняя определяется состоянием почвы. В почвах плодородных, богатых перегноем, хорошо окультуренных азотобактер распределен густо и обнаруживается во всех образцах. В почвах бедных, мало плодородных или целинных он встречается редко, в отдельных образцах.

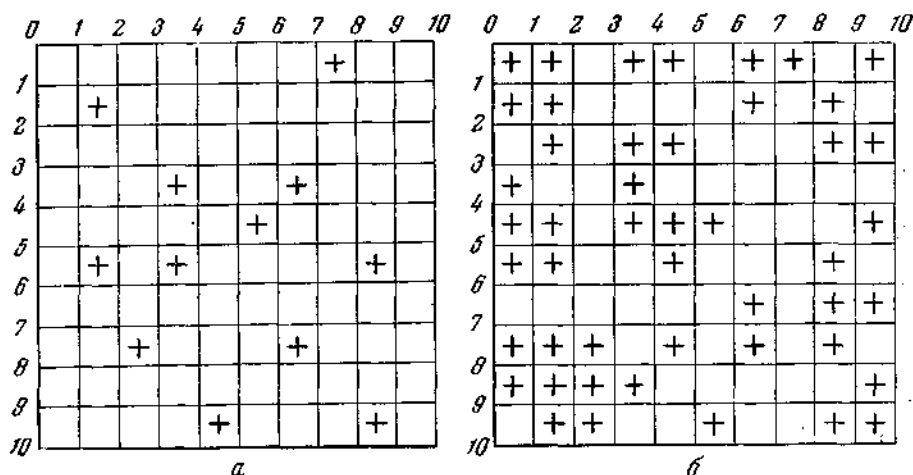


Рис. 54. Схематическое изображение характера распределения азотобактера в почве. Знак «+» показывает наличие азотобактера в квадратах однометрового участка:

а) мало окультуренная почва; б) хорошо окультуренная почва (подзолистая, Московской обл.). 1—10 — нумерация квадратов.

В окультуренной почве серозема Средней Азии под 3-летней люцерной азотобактер обнаруживался нами во всех 200 образцах, взятых с одного гектара. В почвах целинных мы нашли этого микроба только в трех образцах (из двухсот обследованных), а в почве первого и второго года вспашки (слабо окультуренных) — в 45—85 образцах. Такие же результаты отмечались нами при обследовании почв Заволжья (каштановых и др.) и почв дерново-подзолистой зоны. Почвы Московской области, вышедшие из-под леса пять—десять лет назад и находившиеся под разными культурами растений, не содержали азотобактера. Мы не обнаружили его ни в одном образце из 1250 обследованных. В огородных почвах данный микроб был найден почти во всех образцах из 400 обследованных. В полевых, хорошо окультуренных почвах азотобактер обнаруживался в 60% проб из 860 обследованных.

Чтобы точнее установить степень частоты очагового распределения азотобактера в почвах, мы провели на подмосковных опытных станциях следующие исследования: на трех полях с различной степенью насыщенности азотобактером были намечены делянки площадью около одного гектара каждая. На этих делянках по диагонали выделялось по 3 однометровых участка, которые подвергались подробному микробиологическому анализу. Для этого они разбивались на 100 квадратиков и из каждого брались пробы по 15—20 г. Всего с каждой делянки обследовалось триста проб. Результаты анализов сведены в табл. 26, а план распределения азотобактера в однометровых участках по квадратикам изображен на рис. 54.

Таблица 26

Распределение азотобактера в почвах
(число образцов, содержащих азотобактер, %)

Делянки на полях	Участки			
	I	II	III	В среднем
Огородная почва	92	90	96	92,7
Полевая, хорошо окультуренная, под 3-летним клевером	53	60	34	49
Полевая, слабо окультуренная, под 3-летним клевером . . .	16	8	12	12

Эти данные показывают, что даже в огородных почвах, хорошо обрабатываемых, систематически удобряемых навозом, компостом и минеральными элементами питания, азотобактер обнаруживается не во всех образцах. Из 100 проб, взятых с однометровых участков, он был обнаружен в 90—96. В полевых почвах с хорошей и давней окультуренностью, часто удобряемых навозом, число проб с азотобактером равнялось 34—60, а в слабо и недавно окультуренных почвах (вышедших пять — десять лет назад из-под леса) он обнаруживался в 8—16 пробах из 100.

Если проанализировать один и тот же образец более подробно, то в нем выявляются мелкие очаги размещения клеток азотобактера. Из лабораторной практики известно, что когда навеску почвенной пробы раскладывают мелкими комочками на Эшби-агар или гелевые пластинки, то часто далеко не все они зарастают азотобактером. Процент прорастания почвенных комочков различен — от 100 до 0%, в зависимости от почвы (рис. 55). Метод раскладывания комочков для выявления азотобактера и некоторых других видов бактерий (нитрификаторов, разрушителей клетчатки и пр.) широко применяется в микробиологической практике.

Нами были подвергнуты анализу образцы хорошо окультуренной почвы того же поля, которое было объектом предыдущих исследований. Образцы брались на однометровых участках в виде монолитиков.

От каждого образца (хорошо размешанного) отщипывались для анализа по пять проб каждая весом 0,1 г. Навеска почвы разбивалась на 100 мелких комочков, которые раскладывались на Эшби-агар в чашки Петри. С каждого из обследуемых участков исследовалось по пять образцов. Результаты приведены в табл. 27.

Таблица 27

Распределение азотобактера
в почвенных образцах
(прорастание комочков, %)

№ образца	Участок		
	I	II	III
1	23	70	28
2	99	39	15
3	97	55	31
4	88	86	8
5	56	42	21
Среднее	72,6	58,4	20,6

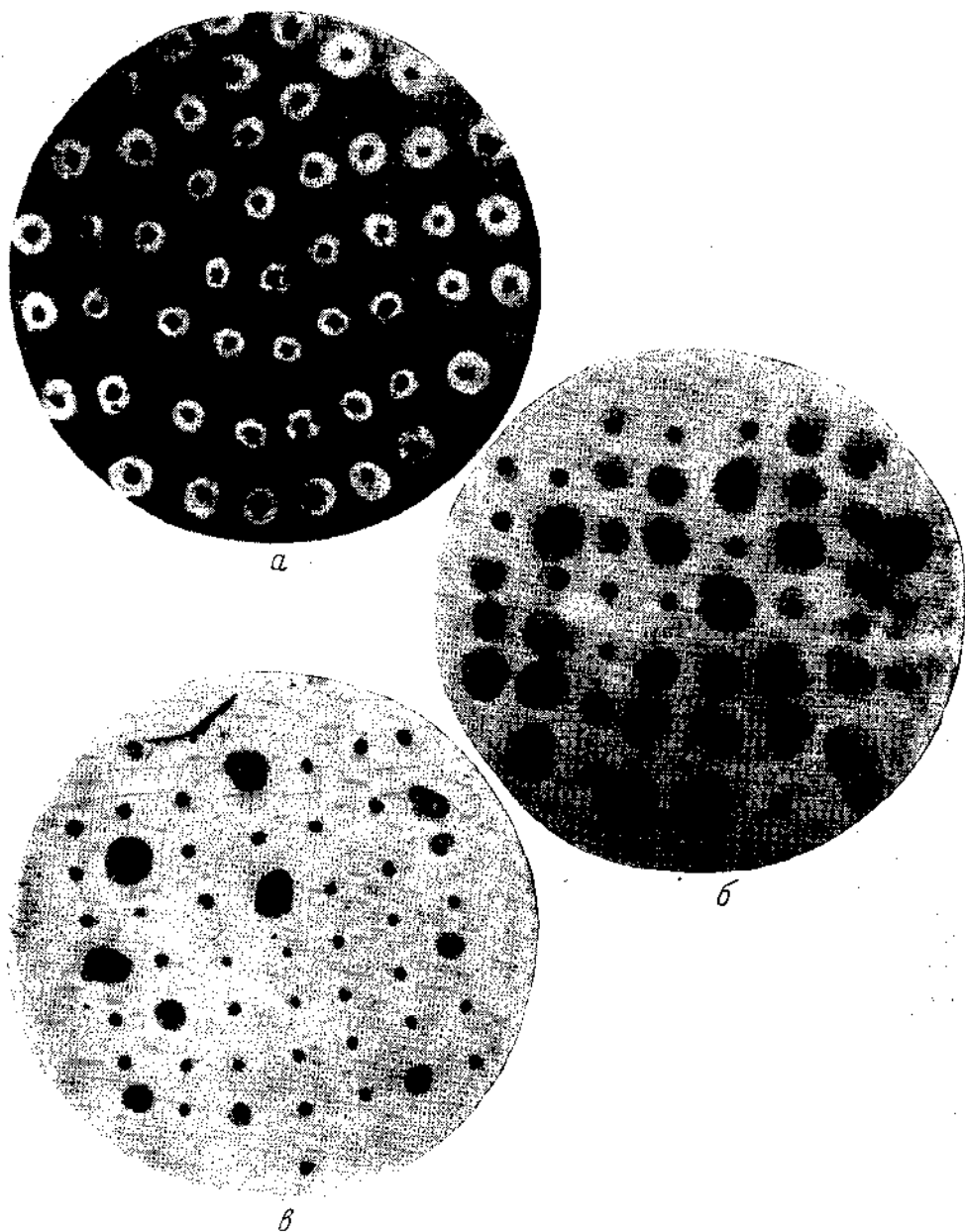


Рис. 55. Микроочаговое распределение азотобактера. Содержание его в комочках почвы весом 1 мг.

а) почвы, богатые азотобактером, — все комочки обросли азотобактером; б) почвы с умеренным развитием азотобактера — число обросших комочков велико (в среднем 40—60%); в) почвы со слабым развитием азотобактера, проросли единичные комочки

Данные, приведенные в табл. 27, показывают, что даже в небольших порциях почвы азотобактер локализован очагами. Количество микроочагов с азотобактером в таком комочке определяется степенью заселенности микробами и другими факторами. В исследованных нами образцах почв комочки весом в 0,1 г имели в одних случаях от 21 до 99, в других — от 0 до 3—5 микроочагов обитания азотобактера (рис. 55).

Следует отметить, что эти очаги настолько малы, что не разрушаются при обычном механическом раздроблении почвенных образцов. В своих опытах мы тщательно перемешивали образцы почв и все же не достигали равномерного распределения клеток азотобактера. Микроочаги его обитания не разрушались или разрушалось небольшое их число. Процент прорастающих комочков был почти равен проценту прорастания комочков почв, не подвергавшихся специальному механическому дроблению. В раздробленных навесках насчитывалось 50—60 микроочагов азотобактера, а в непеременных — 30—50. Только тогда, когда почва растиралась в пылевидное состояние, очаги обитания азотобактера разрушались.

Описанная очаговость распределения и скопления клеток азотобактера характерна и для других бактерий. Она отчетливо выявляется у нитрификаторов, разрушителей клетчатки, клубеньковых бактерий, микобактерий и других. Менее отчетливо она выражена у грибов и актиномицетов вследствие их биологических особенностей. Риппель-Балдес (Rippel-Baldes, 1952) наблюдал очаговое развитие гриба *Aspergillus niger* в почве. В однометровых деланках он находил этот гриб только в 14 квадратах из 100 исследованных.

Очаговые скопления микробных клеток в почвах можно видеть непосредственно под микроскопом, пользуясь методом Росси — Холодного. Для этого стеклянные пластинки (предметные стекла) погружаются в почву и через некоторое время на их поверхности нарастают микробы — бактерии, актиномицеты, грибы, дрожжи и пр.

Мы находили колонии, состоящие из нескольких клеток с размером не более 10 μ . Встречаются скопления, занимающие площадь с поперечником 100 μ и больше. Чаще обнаруживаются колонии средних размеров диаметром 20—70 μ , состоящие из нескольких десятков клеток (рис. 56).

В своих исследованиях мы наблюдали образование колоний азотобактера, спорозонных и неспорозонных бактерий. Часто можно видеть образование колоний микобактерий, проактиномицетов и актиномицетов (рис. 57). У актиномицетов при этом формируются спорозонцы с хорошо развитыми спорами. Нередко актиномицетные гифы в таких колониях расчленяются на палочковидные и кокковидные клетки, точно так же, как это наблюдается у проактиномицетов на искусственных питательных средах.

Частота формирования колоний на стеклах обрастания зависит от свойств почвы. Чем богаче она органическими веществами, тем обильней развиваются колонии. Особенно много колоний образуется в ризосфере растений. На стеклах обрастания вокруг тонких окончаний корней и вокруг корневых волосков бактерии и микобактерии либо сосредоточиваются сплошным слоем, как это отмечалось нами ранее, либо отдельными очагами, бесформенными кучами и оформленными колониями.

Образование колоний в почве отмечают в своих работах Холодный (Cholodny, 1934), Кубиена (Kubiena, 1932), Росси (Rossi, 1936), Виноградский (1952) и др. На приведенных ими микрофотографиях довольно хорошо очерчены скопления бактерий, актиномицетов и грибов.

Само собой разумеется, что наряду с колониями на стеклах обрастания видны изолированные клетки бактерий, которые, по-видимому, появляются в результате нарушения целостности колоний во время обработки препаратов. Картина распределения микробов в почве хорошо видна под микроскопом в ультрафиолетовом свете, особенно после обработки почвенных монолитиков акридин-оранжем. Отдельные клетки и колонии бактерий актиномицетов и грибов четко выделяются, светясь, в основном, зеленым светом. Лишь немногие клетки светятся красным светом. Этим методом нами были обследованы разные почвы и всюду был получен положительный результат.

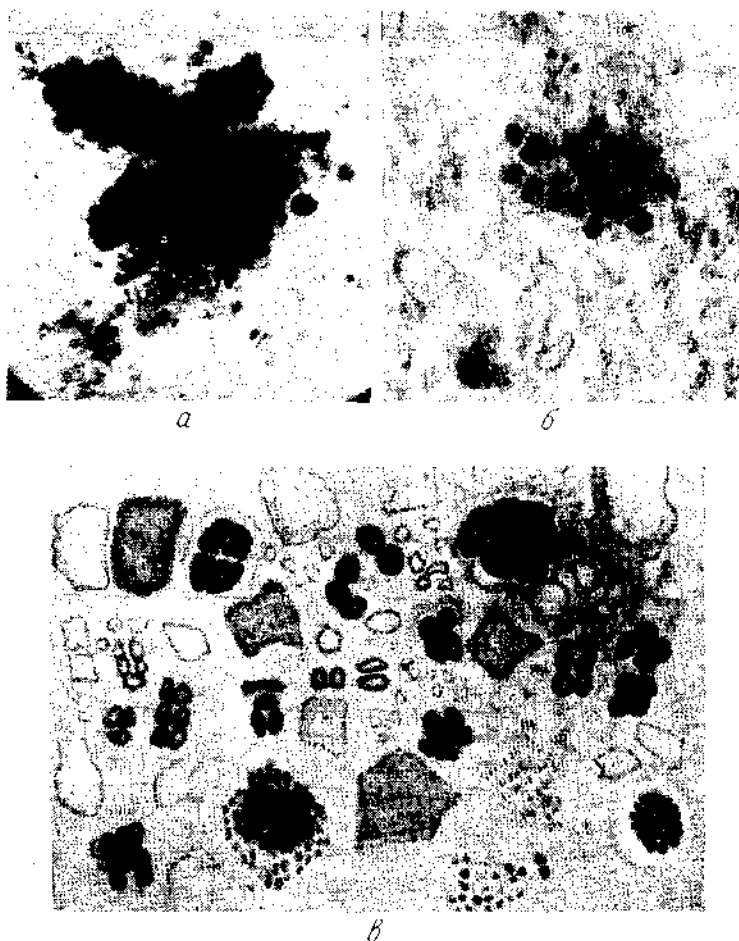


Рис. 56. Распределение микроорганизмов в почве:
а) колонии азотобактера крупные; б) колонии мелкие; в) общий вид
распределения микробов на препарате (по Виноградскому, 1952)

В тех случаях, когда поры содержат воздух, колонии грибов и актиномицетов образуют гифы плодоношения.

В крупных порах при наличии благоприятных условий микробы размножаются и накапливаются в больших количествах, чем в порах мелких. Бактерии, грибы и актиномицеты могут проникать через капилляры в соседние поры.

Некоторые исследователи полагают, что в очень мелкие поры почвы микробы не проникают. Выше указывалось, что среди микробного мира имеются организмы ультрамикроскопических размеров, лежащие на пределе и за пределами видимости в оптические микроскопы ($0,05—0,1 \mu$). К ним относятся фаги (бактериофаги и актинофаги), фильтрующие формы бактерий, затем некоторые клеточные элементы, так называемые L-формы, особые зародышевые тельца (регенеративные и пр.) обычных видов бактерий и актиномицетов и, наконец, мелкие клетки отдельных организмов.

Исследования показывают, что через поры и мельчайшие капилляры могут проникать не только ультрамикроскопические живые существа, но и многие бактерии, а также актиномицеты нормальных размеров, имеющие в поперечнике 0,3—0,7 μ и даже более.



Рис. 57. Колонии актиномицетов в почве.

Видны ветки со спорангиями (спиральные и прямые). Многие нити распадаются на палочки и кокки, как у проактиномицетов (микрофотографии с отпечатка на стекле по методу Холодного)

Как известно, при обычной фильтрации через свечи под давлением бактерии и актиномицеты не проходят сквозь стенки фильтров. На этом основана холодная стерилизация. В лабораторной практике для подобных целей чаще всего пользуются бактериальными фильтрами Беркефельда (L_3 , L_5), Шамберлана (N), Зейца или мембранными фильтрами с порами определенного размера.

Если такие фильтры заполнить жидкой взвесью бактерий и погрузить в питательный раствор (МПБ или др.), то через некоторое время инкубации при 25—37° клетки проникнут через их стенки и будут развиваться снаружи. В наших опытах через указанные фильтры проникали *Bact. coli*, *Bact. prodigiosum*, *Ps. aurantiaca*, более крупные спорансионные виды — *Bac. mycoides*, *Bac. mesentericus*, *Bac. megatherium*, актиномицеты: *A. violaceus*, *A. coelicolor* и *A. globisporus*.

Кроме того, бактерии, актиномицеты и грибы в процессе роста сравнительно легко проникают через мелкопористые глины. Мы испытывали глины естественного залегания подстилающих пород подмосковных полей. Образцы глин помещались в чашки Коха, увлажнялись водой, равномерно перемешивались и распределялись слоем в 1,5—2,0 см. В центре делалось углубление — лунка, в которую вносились бактерии. Через определенные сроки инкубации при 25 или 37° на разном расстоянии от края лунки брались пробы на анализ. Опыты проводились в стерильных и нестерильных условиях. В нестерильных опытах использовались легко распознаваемые виды микробов — *Bact. prodigiosum*, *Ps. aurantiaca*, *Bact. coli*, *Az. chroococcum*, *Bac. mycoides*, *Act. violaceus*. В стерильных опытах, кроме перечисленных видов, применялись *Bac. mesentericus* и *Ps. fluorescens*. Результаты опытов сведены в табл. 28.

Как видно из приведенных данных, скорость прорастания и продвижения бактерий и актиномицетов не одинакова у различных микробов и изменяется в зависимости от свойств глины. С наибольшей скоростью продвигаются нити мицелия актиномицетов. Быстро прорастают некоторые

неспорозоны бактерии. Слабо прорастают клетки кишечной палочки и наиболее медленно — спорозоны бактерии *Bac. mycoides*.

Клетки микробов продвигаются через мелкие поры естественных и искусственных субстратов не механически, не под воздействием силы внешнего давления, как это имеет место при фильтрации, а вследствие прорастания. Клетки мертвые не проникают через фильтры. Не отмечается продвижения клеток или оно очень слабое, когда свечи с живыми бактериями погружены в чистую воду.

Таблица 28

Прорастание глины бактериями и актиномицетами
(в см за 1 сутки при 25°C)

Микроорганизмы	Образцы глины					
	Опытная стан- ция Чашниково		Ленинские горы		Дмитровский район	
	стериль- ные	несте- рильные	стериль- ные	несте- рильные	стериль- ные	несте- рильные
<i>Bact. prodigiosum</i> .	1,0	2,5	1,5	2,0	1,0	2,0
» <i>coli</i>	1,0	1,5	1,5	1,0	1,0	1,5
<i>Ps. aurantiaca</i>	1,5	2,0	1,5	2,5	1,5	2,0
» <i>fluorescens</i>	2,0	—	1,0	—	1,0	—
<i>Az. chroococcum</i> . . .	1,0	1,0	—	—	1,2	1,0
<i>Bac. subtilis</i>	1,0	—	1,5	—	—	—
» <i>mesentericus</i> . . .	2,5	—	2,5	—	2,0	—
» <i>mycoides</i>	0,5	0,5	0	0	0,5	0,5
<i>A. violaceus</i>	1,8	2,0	—	—	2,5	4,0
» <i>coelicolor</i>	1,5	2,5	1,5	2,0	—	—

Чем интенсивней растут микробы, тем быстрее они проникают через мелкие поры и капилляры. Оптимальная для роста и размножения клеток температура является наиболее благоприятной и для прохождения их через мелкие поры. При температуре 5—7° *Bact. coli* и *Bact. prodigiosum* размножаются очень слабо и проникают через свечи Шамберлана в течение 60—80 часов. При температуре 25° этот период сокращается до 20—30 часов.

Продвижение микробов в глине ускоряется, если внести в нее органическое вещество, например, мясопептонный бульон или сахарозу. Для этого в пластинке глины, приготовленной, как и в предыдущем опыте, делалась лунка, а на некотором расстоянии от нее — продолговатое углубление. В лунку вносились бактерии (водная взвесь), а в углубление — питательный раствор указанных веществ. Было обнаружено, что культуры микробов — *Bac. mycoides*, *Bact. prodigiosum*, *Ps. aurantiaca* и *A. coelicolor* продвигались к источникам питания значительно быстрее, чем в контрольных опытах. За одни сутки *Bact. prodigiosum* продвинулся на 1,5—2,0 см в контроле, на 3,0—3,5 см в присутствии МПБ и на 2,5—3,0 см при добавлении сахарозы; *Bac. mycoides* в контроле проник на 0,7 см, а в присутствии МПБ на 1,5 см; *Ps. aurantiaca* — на 2,0 см в контроле и на 3,0—4,0 см в опыте. Продвижение актиномицетов в присутствии органических веществ было на 1,0—1,5 см большим, чем в контроле. Наряду с этим следует отметить, что степень проницаемости мелкопористых субстратов зависит также от целого ряда внешних факторов — таких, как pH среды,

аэрация, состав почвенного раствора. Словом, все то, что способствует росту и размножению клеток, ускоряет и прорастание субстрата.

Таким образом, полученные в опытах данные устанавливают возможность проникновения клеток микроорганизмов в природных условиях через мельчайшие почвенные скважины.

В почве, по-видимому, нет таких промежутков, которые были бы недоступны для микробов.

Формы состояния микробов в почве

В разделах, посвященных строению и развитию бактерий, было показано, что микроорганизмы в условиях лабораторного культивирования могут находиться в полиморфном состоянии. Наряду с нормальными или обычными клетками у бактерий и актиномицетов имеются различные формы, отклоняющиеся как по величине, так и по очертаниям.

В каком состоянии находятся микробы в почве, какие клеточные формирования им присущи, свойственен ли им такой же полиморфизм в естественных субстратах?

Вопросы эти в литературе почти не освещаются. Если мы мало знаем о количественном и качественном составе микроорганизмов, то еще меньше нам известно о формах пребывания их в почве.

Выше сообщалось, что при прямом подсчете почвенных мазков на стекле по Виноградскому, а также на стеклах обростания по Холодному нередко обнаруживаются обычные клеточные элементы бактерий, актиномицетов, грибов, простейших и др.

Следовательно, клетки микроорганизмов в почве имеют те же формы и размеры, как и при культивировании их на искусственных питательных средах.

Однако нередко случаи, когда в мазках, заведомо обогащенных микробами почв, и на стеклах обростания либо вовсе не обнаруживаются микробные клетки обычных размеров, либо число их очень мало.

Мы специально обогащали почву микробами перед анализами. Для этого в одной серии опытов в почву вносились такие питательные вещества, как сахара и мясopептонный бульон. Последующим посевом на агаризованные среды выявлялись многие сотни миллионов бактериальных клеток в анализируемой почве. Методами серийных разведений также обнаруживалось громадное число бактерий (10—30 млн/г). При таком количестве микробов в мазках на стеклах по Виноградскому должны быть обнаружены в поле зрения микроскопа (объектив 90, окуляр 10) сотни и тысячи клеток, тогда как мы насчитывали не более 30—50, а чаще не более 10—20 клеток*.

В первые два-три дня после внесения в почву МПБ можно хорошо видеть в мазках и на стеклах обростания большое количество (до 150—200 в поле зрения) палочковидных клеток. Клетки эти преимущественно очень мелкие и по всем данным относятся к группе неспорозных бактерий рода *Bacterium* и *Pseudomonas*. Нередко встречаются клетки типа микобактерий и очень редко — более крупные клетки спорозных бактерий. Как правило, споры у последних отсутствуют.

Спустя 3—5 суток, по использовании внесенного мясopептонного бульона бактерии как бы исчезают и не обнаруживаются в мазках и на стек-

* Определение количества клеток в мазках производилось следующим образом: на предметном стекле очерчивался квадрат в 4 см². На него наносилась одна капля (0,05 мл) почвенной взвеси равномерным слоем; мазок подсушивался на воздухе, окрашивался простыми и флюорохромными красками; микроскопировался при увеличении — объектив 90, окуляр 10. Число полей зрения высчитывалось путем следующих расчетов: радиус поля зрения = 85 м, площадь его — $3,14 \times 85^2 = 22\,686,5$ м². Так как в 1 см² содержится 100 000 000 м², то на данной площади умещается 4402 поля зрения.

лах обрастания. В то же время при высевах на питательные среды выявляются многие сотни миллионов бактерий. Следовательно, в мазках на стекле их должно было бы быть обнаружено не менее сотни в поле зрения.

В другой серии опытов в почву вносились чистые культуры бактерий *Pseudomonas fluorescens*, *Bact. prodigiosum*, *Az. chroococcum*, выросших на искусственных питательных средах, в количестве 100—1000 млн. на 1 г. Анализы проводились методом прямого подсчета. Уже через одни-двое суток на стеклах в мазках не обнаруживалось клеток двух первых видов. В то же время методом посева выявлялись миллионы этих бактерий. Азотобактер обнаруживался в посевах в течение 3—6 дней; в мазках клеток азотобактера оказывалось значительно больше, но все они были мертвые, не проросли на питательном агаре и долго не деформировались, находясь как бы в зафиксированном состоянии. Наблюдалось только просветление протоплазмы этих клеток и иногда исчезновение запасного питательного вещества.

В ризосфере люцерны, возделываемой в условиях Вахшской долины, как отмечалось выше, число бактерий-денитрификаторов достигает 10^9 — 10^{11} в 1 г, тогда как в мазках мы находили лишь единичные клетки.

Нами были проведены исследования ризосферы гороха и кукурузы, выращиваемых в специальных вегетационных сосудах, заполненных почвой или кварцевым песком. В тех случаях, когда растения росли в песке, в отпечатках на стекле оказывались хорошо видимыми все клеточные элементы бактерий, актиномицетов и грибов, развивающихся вокруг корней растений. Клетки бактерий, находящихся вблизи корней, а также на корнях и корневых волосках, имели примерно такие же формы и размеры, какие были свойственны им в условиях роста на искусственных средах. Отчетливо можно было распознать клетки неспороносных и спороносных бактерий, микобактерий, проактиномицетов и актиномицетов (рис. 58). На отпечатках хорошо выявлялись *Bac. megatherium*, азотобактер и другие бактерии, имеющие характерное строение клеток.

Подвергая анализу отпечатки корней тех же растений (гороха, пшеницы и кукурузы), но выросших в почве, мы почти совершенно не обнаруживали нормальных бактериальных клеток. Изредка выявлялись отдельные кучки или мелкие колонии клеток, имеющих кокковидную форму. Часто встречались нити актиномицетов и грибов. При посевах этой же ризосферной почвы методом серийного разведения обнаруживались сотни миллионов клеток. Параллельный анализ почвы в мазках должен был бы выявить не менее 200—300 клеток в поле зрения, тогда как в действительности этим методом бактериальные клетки почти совсем не обнаруживались.

Исчезновение вносимых в почву клеток наблюдали Дианова и Ворошилова (1925). Худяков (Chudiakov, 1926) объяснял это явление адсорбцией клеток почвенными частицами. Безусловно в почве происходит адсорбция бактерий, но далеко не в таких размерах, да и процесс этот носит совершенно иной характер.

Новогрудский и его сотрудники (1936) много внимания уделили вопросу клеточного состояния бактерий в почве. Внося в почву клетки бактерий в виде мазков на предметном стекле и через определенные промежутки времени микроскопируя эти мазки, они установили, что внесенные в почву клетки бактерий быстро деформируются, дегенерируют, подвергаются автолизу и исчезают.

Виноградский (1952) и многие другие исследователи отмечают наличие в почвенных мазках на стекле большого количества кокковидных клеток и принимают их за микрококки. По нашим наблюдениям, количество микрококков в почве очень невелико, а принимаемые за них клетки являются кокковидными формами других микробов.

Применяя разные методы исследования, в том числе и метод пророщивания, мы могли установить, что эти кокки чаще всего оказываются клетками микобактерий, проактиномицетов, актиномицетов и микоконков; нередко в такой форме пребывают неспороносные и даже спороносные бактерии.

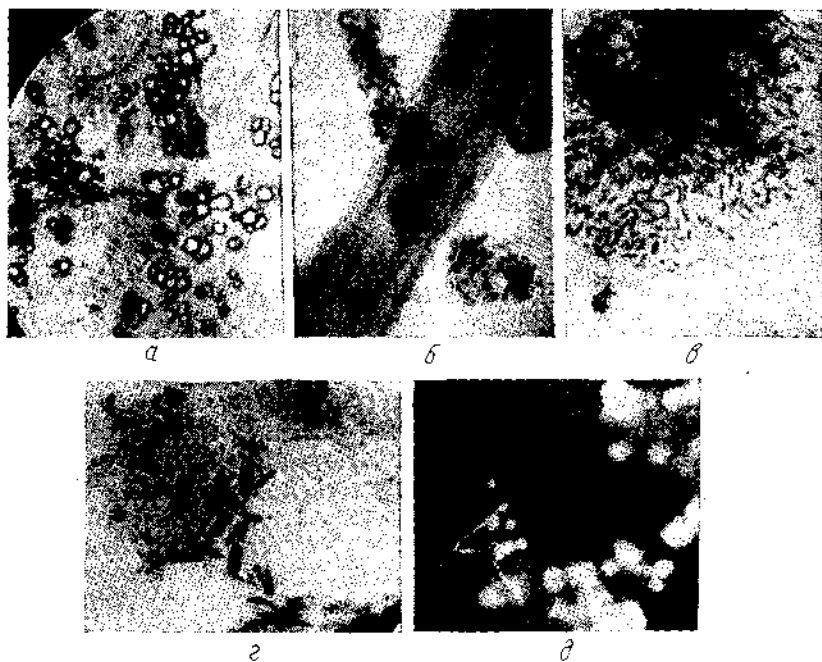


Рис. 58. Рост микроорганизмов в песке в прикорневой зоне кукурузы:

- а) азотобактер, внесенный извне; клетки рассеяны вокруг небольшого участка корней; б) азотобактер, клетки мелкие, растут колониями; в) неспороносные бактерии; г) спороносные бактерии; д) колония грибов с плодоносными ветками

При просмотре почвенных мазков на стекле всегда обнаруживаются в большем или меньшем количестве мельчайшие тельца в виде детрита, сильно поглощающие краски. Мы полагаем, что эта зернистая масса состоит из коллоидов почвы и в какой-то части из продуктов распада микроорганизмов. В ней имеются зародыши клеток, что подтверждается опытами. Так, если почвенный мазок или отпечаток на стекле, а равно и стекла обрастания покрыть очень тонким слоем питательного агара (лучше Чапек-агар или Эшби-агар) и поместить во влажную камеру при 18—20°, то через некоторое время обнаруживаются мельчайшие колонии проросших единичных зародышей.

Образование многочисленных колоний наблюдалось при отсутствии в мазках хорошо выраженных клеточных элементов. В то же время принимаемые нами за клетки образования в основном своем большинстве не прорастали.

Наши исследования, так же как и наблюдения Новогрудского, показывают, что внесенные в почву клетки бактерий подвергаются различным деформациям. Большинство клеток быстро дегенерирует. При этом они слегка разбухают, плазма их становится зернистой, затем светлеет и с растворением оболочки совсем исчезает. Остаются мелкие зернышки и осколки клеток. Другие клетки начинают делиться, не удлиняясь, а до-

черные клетки в свою очередь делятся без соответствующего роста образовавшихся особей. В результате получаются сильно измельченные клеточные элементы в виде мельчайших зернышек или телец.

Такое дробление клеток мы наблюдали у спороносных бактерий — *Bac. megatherium*, *Bac. mesentericus* и *Bac. subtilis*, микобактерии, некоторых штаммов неспороносных бактерий рода *Pseudomonas* и *Bacterium*,

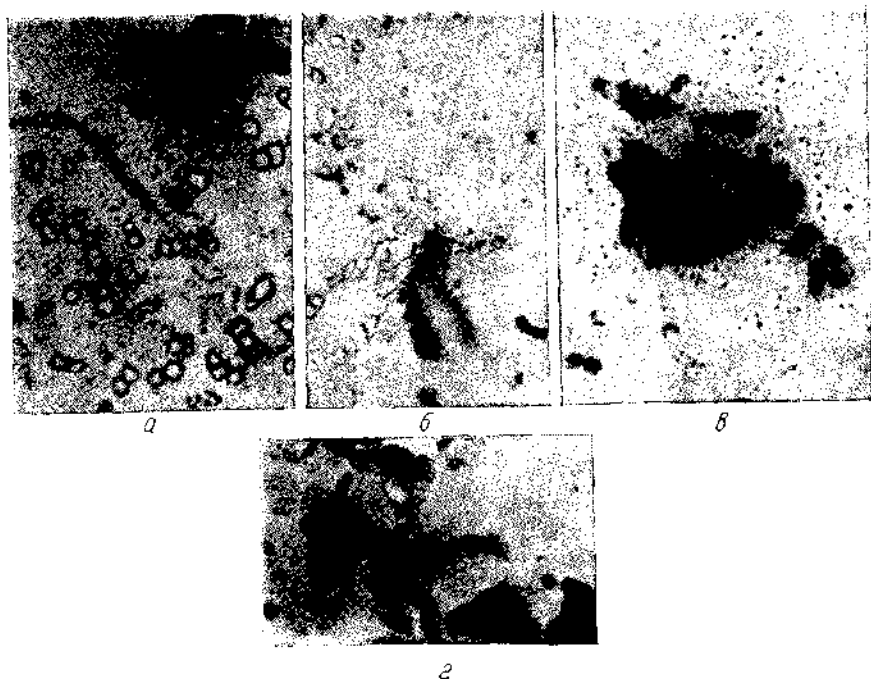


Рис. 59. Развитие и превращение клеток бактерий в почве (подзолистой), в зоне корней. Азотобактер, внесенный извне:

а) немногие клетки сохранились без изменения (мертвые клетки); б) большинство клеток имеет сильно уменьшенные размеры с плазмой, слабо преломляющей свет; в) на некоторых препаратах клетки азотобактера имеют мелкие размеры с густой плазмой; г) колония измененных клеток азотобактера (обозначено x)

клубеньковых бактерий (*Rhizob. trifolii*) и азотобактера. У последнего измельчение клеток путем последовательного деления без роста наблюдается довольно часто (рис. 59). Большие изменения клеточных элементов обнаруживаются у неспороносных бактерий (рис. 60).

Измельченные клетки в известной степени сохраняют жизнеспособность. При благоприятных условиях, на искусственных питательных средах, они прорастают и дают нормальное поколение.

Клеточные превращения бактерий нами наблюдались при разложении растительных остатков (корней или надземных частей). Сначала бактерии разрастаются на субстрате вместе с другими микробами в виде обычных палочковидных форм. Через определенный промежуток времени, когда растительные остатки разложились до известной степени, бактерии дегенерируют и распадаются с образованием мелкозернистой массы, в которой имеется много зародышей и мелких клеточных элементов.

Таким образом, можно утверждать, что бактерии в естественных условиях обитания имеют различные формы существования. Наряду с обычным в нашем представлении клеточным состоянием они могут существовать в иных формах, чаще всего в виде измельченных клеточных элементов, в форме кокковидных образований уменьшенных размеров или в фор-

ме мельчайших зародышевых телец. Эти измельченные формы ведут свое самостоятельное существование неопределенно долгое время. Только при особых условиях (избыточное питание и др.) они приобретают палочковидную форму и величину, свойственные каждому виду.

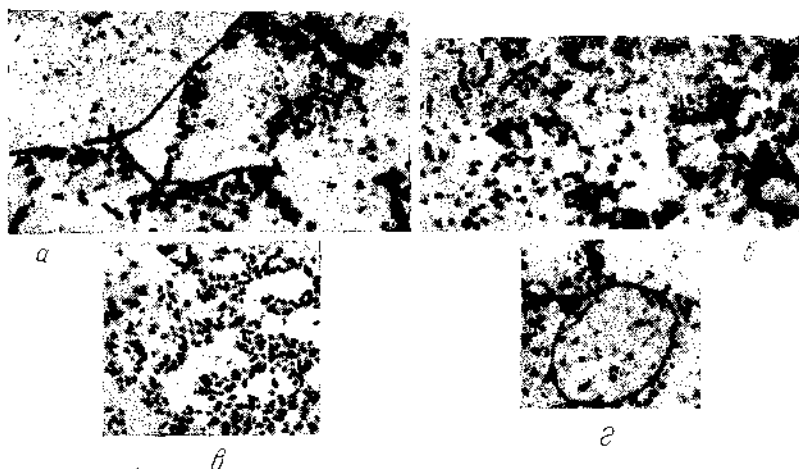


Рис. 60. Перерождение клеток бактерий в почве в мелкие формы. Клетки переходят в состояние мелкозернистых элементов — зародышей и в таком виде размножаются:

а) *Bac. megatherium*; б) *Bac. mesentericus*; в) *Pseudomonas* sp.; нормальные клетки на среде с почвенным экстрактом; г) клетки, внесенные в почву, сильно измельчены и деформированы; кружком отмечены мелкозернистые зародыши *Pseudomonas* sp.; там же среди них — крупные овально-шаровидные клетки других микробов

Если не все, то многие актиномицеты также пребывают в почве в клеточных состояниях, отличных от существующих на искусственных питательных средах. Если на искусственных средах в лаборатории они образуют хорошо развитый, нерасчлененный мицелий, то в почве мицелий часто расчленяется. В его нитях образуются поперечные перегородки, и он распадается на палочковидные элементы (рис. 54).

На стекле обрастания в одной и той же колонии актиномицетов можно иногда наблюдать последовательное образование нитевидных, палочковидных и кокковидных клеток. Процесс этот протекает точно так же, как у проактиномицетов (Красильников, 1938а). Гифы или их ветки часто расчленяются на мелкие фрагменты, которые округляются и превращаются в овальные и шаровидные тельца.

Актиномицеты в почве развиваются то как актиномицеты, то как проактиномицеты и даже как микобактерии. Колонии их подобны колониям микобактерий или проактиномицетов. Однако, когда мы применили описанный выше метод заливки стекол обрастания агаризованной средой, то такая колония проросла и дала типичную культуру актиномицета (*Act. globisporus*).

Процесс расчленения нитей на палочковидные и кокковидные клетки у актиномицетов можно вызвать и на искусственных питательных средах, если выращивать их в условиях непрерывного встряхивания (в качалках) или при глубинном росте (в ферментерах).

У грибов мы не наблюдали аналогичных превращений. По-видимому, они сохраняют свое мицелиальное строение в почвах. Впрочем, не исключается возможность резких изменений и превращений у отдельных видов и этой группы микроорганизмов.

Касаясь вопроса распространения микроорганизмов в почвах, необходимо учитывать климатические или пространственные условия, иначе эколого-географические факторы. Как известно, нет такого места на земной поверхности, где бы ни обитали микроорганизмы. Они встречаются в самых крайних точках Арктики и Антарктики. Там, где почва оттаивает хотя бы на непродолжительное время, она заселяется в большей или меньшей степени микробами. Они существуют в сухих, жарких степях и пустынях, на голых песках и скальных породах, в долинах и на горных вершинах.

Развиваются микроорганизмы и на поверхности вечных снегов, покрывая их нередко мощным слоем, окрашенным в яркие цвета.

Почвенно-климатические условия существования не могут не отражаться на качественном составе микрофлоры. Приспосабливаясь к отдельным конкретным внешним условиям обитания, виды микробов меняют свои природные свойства.

Имеющиеся данные о закономерностях распределения и формирования микробных ценозов в почвах очень скудны и касаются только единичных видов — азотобактера, клубеньковых бактерий, *Vas. mycoides* и некоторых других, хорошо распознаваемых организмов.

Большое число работ посвящено распространению азотобактера в почвах; имеются попытки установить некоторые закономерности экологического порядка в отношении этого рода бактерий (Сушкина, 1949).

Большое внимание данному вопросу уделено в трудах Мишустина (1947). Изучая степень распространения спороносной бактерии — *Vas. mycoides* в почвах Советского Союза, автор приводит многочисленные данные, собранные им на протяжении ряда лет. По этим данным, микроорганизмы распределяются так же, как и высшие растения, в строгом соответствии с географической зональностью. На севере обитают одни виды, на юге — другие. По мнению автора, микробы изменяют свои биологические свойства в соответствии с географическими условиями.

Намеченная Мишустиним схема зонального распределения видов микробов в почвах является лишь первой попыткой установления закономерности распространения микроорганизмов и в этом плане представляет определенный интерес. Однако она нуждается в существенных поправках, а в ряде моментов — в подтверждении фактическим материалом.

Прежде чем говорить о закономерностях распределения микробов, надо иметь точные сведения пространственного сосредоточения отдельных видов, иными словами, нужно иметь карту расселения видов микроорганизмов. Для составления такой карты необходимо произвести многочисленные анализы почв каждого района и каждой зоны. Таковых мы пока не имеем.

Дело усложняется еще и тем, что мы можем вести анализы в отношении только немногих, хорошо распознаваемых видов. Большинство микробов, особенно среди бактерий, не отличается друг от друга по внешним признакам. Невозможность точного распознавания видов сужает объем микробиологических исследований эколого-пространственного характера. Приходится ограничиваться отдельными видами.

Другая трудность в составлении географической карты микроорганизмов состоит в том, что отдельные виды бактерий распределяются в почвах не диффузно, а отдельными очагами и колониями, а также зачастую разбиваются и выявляются только в определенные времена года.

Число и размеры очагов или отдельных скоплений микробов находятся в зависимости от типа и состояния почвы, а также от времени года и

других условий. Иногда приходится производить анализы многих десятков или даже сотен образцов, чтобы установить наличие того или другого микроба и степень его развития. Этим и объясняется разноречивость данных о распространении азотобактера или другого вида бактерий в одной и той же почве.

Следует отметить, что установить ареалы обитания микробов значительно труднее, чем ареалы распространения растений.

Как известно, у растений отмечается более или менее выраженная пространственная локализация видов. Познавание таких мест обитания является основой географии растений (Алехин, 1950).

Среди высших растений отмечаются виды, широко распространенные по поверхности земли. Это — космополиты или эврихорные формы. Другие виды обитают в строго определенных и весьма ограниченных местах. Это — стенохорные виды. Среди них могут быть и такие, которые находятся только в единичных пунктах земного шара. Это — эндемики.

Касаясь микроорганизмов, мы не можем сказать, существуют ли среди них эндемики и стенохоры, приспособленные только к определенным географическим зонам. Нам известны обитатели горячих источников, температура которых бывает выше 60—70°. Встречаются микробы в субстратах, насыщенных сероводородом, метаном и другими веществами. Однако обитатели этих субстратов — эндемики и связаны с экологической зональностью. В микробиологии нет данных о наличии строгой дифференциации микрофлоры тропических, субтропических и арктических почв. Хорошо известные нам виды микробов обнаруживаются во всех географических зонах — тропических и полярных. Например, азотобактер (*Az. chroococcum*) обитает в почвах Крайнего Севера (Игарка, Якутия, Архангельская обл., Кольский п-ов, Северная Земля и др.), в тропиках и субтропиках (Закавказье, Индия, Австралия, Египет и др.). Во всех географических зонах встречаются *Bac. mycoides*, *Bac. megatherium*, *Bac. mesentericus*. Клубеньковые бактерии астрагалов и клевера находятся в почвах Средней Азии, Кавказа, Крыма, средней полосы РСФСР, а также в почвах Кольского полуострова, на островах Северного Ледовитого океана — Северной Земле, Земле Фр. Иосифа и др. (Крисс, Кореняко и Мигулина, 1941; Казанский, 1930). Клубеньковые бактерии южных растений — сои, эспарцета и люцерны обнаруживаются в почвах Ленинградской области, Кольского полуострова, Московской области.

В микологической литературе долгое время считалось, что дрожжи *Schizosaccharomyces octosporus* являются типичными представителями южной микрофлоры. Однако нами они были обнаружены во многих пунктах в окрестностях Ленинграда, в слизетечении дуба.

Среди актиномицетов хорошо дифференцируемые виды *A. globisporus* и *A. streptomycini* обнаруживаются в почвах Кольского полуострова, в Московской области и на Кавказе, в Крыму и Средней Азии. Фиолетовый актиномицет *A. violaceus* и синий — *A. coelicolor* обитают в почвах Вахшской долины, Крыма, Кавказа и Московской области, в районе Игарки, Астрахани и Ленинграда. По литературным сведениям, эти же виды обитают в почвах Южной Америки, Австралии, Японии, Италии и других южных стран.

Все эти данные говорят за то, что известные нам виды микробов относятся к эврихорам или космополитам.

Еще более широкое распространение имеют представители физиологических групп микробов. Термофилы и психрофилы обнаруживаются в значительных количествах всюду: на Крайнем Севере и в тропиках, на горных вершинах и в долинах (Егорова, 1938, Мишустин, 1945б, Космачев, 1955).

В почве имеются гидрофилы, ксерофилы, нитрификаторы, денитрификаторы, разрушители клетчатки, клубеньковые бактерии и прочие. Получается впечатление, что все эти организмы космополиты. Однако более тщательные исследования разрушают это представление. Упомянутые организмы представляют собой не отдельные виды, а весьма неоднородные группы. В каждой группе имеются виды, резко отличающиеся между собой. Одни из них широко распространены, другие локализованы в определенных местах.

В медицинской микробиологии известны отдельные микробы — возбудители заболеваний, распространение которых ограничено определенными странами. Среди сапрофитных микробов также имеются формы, одни из которых приспособлены к более тепловому, другие — к менее тепловому или вообще холодному климату.

Обусловлено ли их распространение географическими или экологическими факторами?

По нашему мнению, географическая зональность сама по себе не является действующим агентом. Каждая конкретная площадь или место обитания микробов характеризуется совокупностью внешних условий: температурой, светом, влажностью, аэрацией, ветрами, составом почвы и т. д. Все эти условия, в известной степени, определяются географической зональностью; только посредством этих условий зональность может сказаться на биологии живых существ. Следовательно, закономерности распределения микроорганизмов определяются экологическими факторами, а не географической зональностью как таковой.

В каждом конкретном месте обитания микроорганизмов будут доминировать различные внешние факторы. Если рассматривать пространства по широте, то доминирующим фактором во многих случаях, по-видимому, будет температура. Этот же фактор будет преобладать и с поднятием вверх на вершины гор.

Придавая температуре существенное значение, многие авторы пытаются устанавливать закономерность приспособления микробов в природе именно к этому фактору. Мишустин приводит материал о соответствии распределения бактерий по зонам с температурными свойствами этих зон. Так, по его данным, культуры *Bac. mycoides* северных почв развиваются при более низкой температуре, чем штаммы того же вида, выделенные из почв южных районов. Кардинальные точки температуры смещаются вниз по мере продвижения на север, причем смещения эти очень значительны. Например, у бактерий крымских почв оптимум роста наблюдается при 36—38°. Максимальная температура, после которой рост бактерий прекращается, лежит на границе —44 —45°. Для бактерий почв Батуми оптимальная температура равна 38°, максимальная 46°; в почвах

		ОПТИМАЛЬ- ная, °С	МАКСИМАЛЬ- ная, °С
Курской	обл.	33—35	43—45
Московской	"	29—31	42
Ленинградской	"	29—31	40
Архангельской	"	27—30	36—39

Температура как экологический фактор сказывается на общем числе психрофилов и термофилов. Исследования показывают, что термофилы встречаются в арктических и субарктических почвах, но общее число их там значительно меньше, чем в южных почвах. Например, на островах Северного Ледовитого океана — Северной Земле, Земле Франца Иосифа термофилов, развивающихся при 55°, мы обнаруживали в единичных случаях, не более одной-двух клеток на 100 000 мезофилов; в почвах Крыма

(Южный берег, под виноградниками) и Кавказа (красноземы под чайными плантациями в Анасеули) число их увеличивалось до 10—50 на то же количество мезофилов.

Следует отметить, что основное большинство микрофлоры северных и южных почв составляют мезофилы, развивающиеся в пределах температуры от 3—5 до 35°. Нами были проведены специальные исследования для сравнительной характеристики микрофлоры почв северных, южных и умеренной зон. Почвы высевались на агаризованные среды МПА, Чапека и Эшби. Инкубация велась при температурах: 3—4, 10, 20, 25, 30, 37 и 42°. Результаты сведены в табл. 29.

Таблица 29

Число микроорганизмов, развивающихся при разной температуре (в тыс. на 1 г)

Место взятия почв	Температура, °C						
	4	10	20	25	30	37	42
Северная Земля	3100	3300	29 800	3000	2200	60	0,5
Земля Франца Иосифа . . .	2900	2500	30 000	2400	2100	30	0,1
Кольский п-ов, окультуренные	1900	1700	1300	1800	1800	50	0,1
Московская обл., окультуренные	2400	2800	3100	2800	3400	100	2,0
Южный берег Крыма, из-под винограда	3800	4600	6700	5400	5800	250	10,0
Анасеули, Кавказ, из-под чайн. кустов	1800	1900	2500	2000	2200	250	15,0

Основная масса бактерий имеет различный минимум своего развития в зависимости от мест их первоначального обитания. Культуры, выделенные из почв Северной Земли и Земли Франца Иосифа, имеют минимум развития при 3°, причем рост начинается на десятые — двенадцатые сутки, микрофлора подмосковных почв — на пятнадцатые — семнадцатые сутки, бактерии Крыма и Кавказа — на восемнадцатые — двадцатые сутки при той же температуре. Более резко выражены различия в развитии микробов при максимальной температуре. Основная масса бактерий почв Северной Земли и Земли Франца Иосифа прекращает рост при 30—32°. При более высокой температуре растут единичные формы, от 100 до 1000 клеток в 1 г. Среди бактерий подмосковных почв число форм, развивающихся при 32° и выше, значительно больше (до 100 000). Имеется много растущих форм и при температуре 42°. В южных почвах Крыма и Кавказа число теплолюбивых форм бактерий еще выше.

Приведенные данные показывают, что во всех географических зонах преобладает мезофильная микрофлора, играющая наиболее важную роль в почвенных процессах.

Отношение почвенной микрофлоры к повышенной температуре более заметно дифференцировано. Чем южнее почва, тем теплолюбивых бактерий и актиномицетов больше. По-видимому, эта часть микрофлоры наиболее показательна при географическом распределении и формировании ценозов. Однако этот вопрос требует тщательных исследований.

Существенным фактором в экологии микроорганизмов является влажность климата и почвы. Характерным и общим признаком заболоченных почв любой географической зоны является перенасыщение влагой. Последняя создает условия анаэробнозиса, что ведет к формированию соответствующих микробных ценозов. В таких почвах для микрофлоры характерно доминирование анаэробных форм.

В засушливых почвах южных пустынь и степей недостаток влаги создает особые условия для развития и образования ксерофитов. Ксерофитные формы часто обнаруживаются среди микобактерий и актиномицетов. В заволжских степях, в пустыне Кара-Кум и других сухих районах, по нашим наблюдениям, в составе общей микрофлоры в периоды малой влажности почв преобладают микобактерии.

В засоленных почвах обитают формы со свойствами галофилов, солелюбивые и солетолерантные организмы из разных групп бактерий, микобактерий и актиномицетов. Сушкина (1949) описала солелюбивую форму азотобактера. Галофилы выявляются среди спороносных и неспороносных бактерий. Они же выделяются и из нормальных незасоленных почв, но число их в таких почвах значительно меньше. Если в незасоленных почвах мы обнаруживаем единичные клетки солелюбивых бактерий, то в засоленных почвах они насчитываются десятками и сотнями в 1 г.

В других климатических и почвенных условиях имеются свои ведущие факторы, накладывающие отпечаток на биологию и состав микрофлоры.

Само собой разумеется, что в каждом случае действует не один какой-либо фактор, а единый сложный комплекс факторов, определяющий общее формирование микробных сообществ. К ведущему фактору присоединяются другие, менее значимые, но существенно важные и характерные для каждого местообитания.

Одной из главных причин слабой изученности эколого-пространственного распределения микроорганизмов является, как отмечалось выше, трудность определения и установления отдельных видов. Это же усугубляется в значительной степени большой изменчивостью и полиморфизмом бактерий. Даже у хорошо распознаваемых видов мы далеко не всегда знаем границы и степень их полиморфизма. Например, *Bac. mycoides*, *Bac. mesentericus* и др. могут давать до 7—10 вариаций, различающихся между собой в большей или меньшей степени.

Как отмечалось выше, одна и та же культура *Bac. subtilis*, *Bac. mesentericus*, *Bac. cereus* и других микроорганизмов может выявляться в почве в разнообразных формах. Колонии этих бактерий имеют то типичную мезентероидную форму, то складчато-пленчатую, то складчато-зернистую с ровными или волнистыми краями и др. Одни из них похожи на *Bac. cereus*, другие — на *Bac. brevis*, третьи — на *Bac. vulgaris* и т. д.

Зернистая форма *Bac. mycoides* встречается нередко во многих почвах вместе с типичной микоидной (в подзолах, сероземах и др.) или антракоидной (в почвах Крыма). В каштановых почвах Заволжья обнаруживается только зернистый вариант (Красильников, Рыбалкина, Габриэлян и Кондратьева, 1934).

Не зная происхождения указанных вариантов, можно принять их за самостоятельные виды, что зачастую и происходит.

У некоторых видов наблюдается обратное явление: разные варианты оказываются внешне одинаковыми, а различия их физиологических и биохимических свойств не всегда легко выявить. Распознать такие варианты бывает очень трудно. Подобные формы имеются у азотобактера — *Az. chroococcum*, у многих видов рода *Bacterium* и *Pseudomonas*.

В разделе об изменчивости микробов было показано, что вид *Az. chroococcum* является большой сборной группой организмов, в состав которой входят достаточно разнообразные культуры, представляющие собой сбросованные таксономические единицы, штаммы, формы, разновидности или даже виды.

Еще большее разнообразие форм существует у бактерий рода *Bacterium*, *Pseudomonas* и др. Несовершенство наших методов распознавания и дифференцирования этих организмов не дает возможности точно

выявлять это разнообразие. Устанавливаются обширные виды, которые фактически представляют собой целые группы, нуждающиеся в дальнейшем подразделении на обособленные таксономические единицы.

Дифференцирование больших сборных видов или групп нам удастся производить у актиномицетов. Пользуясь методом, основанным на специфике антагонизма, мы смогли выявить разнообразие видов у некоторых монолитных таксономических единиц, имевших видовое обозначение. Например, прежний вид *A. globisporus* теперь распадается примерно на 10 видов, а *A. coelicolor* — на 7—8 достаточно четко дифференцированных видов и т. д.

Все это говорит о том, что в природе имеется значительно большее разнообразие видов, разновидностей и форм, чем то, которое мы улавливаем своими методами. Это разнообразие организмов обусловлено их видовой изменчивостью и приспособлением к различным условиям среды.

Как распределяются все эти формы и варианты в почвах, распределяются ли они по географическим зонам или в соответствии с экологическими условиями? Исследования показывают, что различные формы, разновидности и даже виды часто обнаруживаются в одной и той же почве, на одном и том же участке. Например, клубеньковые бактерии клевера в дерново-подзолистых почвах под Москвой представлены очень разнообразными формами и вариантами, отличающимися друг от друга культуральными, физиологическими и биологическими свойствами. Из 150 культур, выделенных из почв опытной станции Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева и опытной станции МГУ в Чашникове, было выявлено более 20 различных вариантов.

Такое же разнообразие отмечалось нами среди клубеньковых бактерий люцерны, выделенных из почв сероземов Вахшской долины (Таджикская ССР). Из клубеньков люцерны, произраставших в двух районах Азербайджана, было выделено и изучено более 200 штаммов клубеньковых бактерий. Среди них оказалось более 50 вариантов, резко отличавшихся друг от друга. Еще более резко различаются штаммы клубеньковых бактерий эспарцета, обитающие на корнях (клубеньках) растений одного и того же участка земли. Различные формы и варианты на одном и том же поле отмечаются и у азотобактера — *Az. chroococcum*. В почвах Молдавии Бабак (1956) выявила более 10 различающихся между собой форм. Не меньшее разнообразие штаммов было отмечено в почвах Латвии (Павлович, 1953), Кольского полуострова (Эзрух, 1956), Средней Азии, Крыма, Кавказа (собственные наблюдения). Петренко (1953) в подзолистых почвах Подмосковья также обнаружил значительное число разных форм азотобактера.

Чем обусловлено такое разнообразие? По нашему мнению, оно вызвано влиянием микрoэкологических факторов или микрoзональностью почвы. Каждая почва по своим свойствам неоднородна. В ней имеются различные очаги или микрочаги, отличающиеся по содержанию питательных веществ, влажности, температуре, составу микрофлоры, растительности и пр. Влияние микроорганизмов, особенно антагонистов, на развитие и образование новых форм у отдельных видов весьма значительно. Большое влияние на формирование микробных ценозов и на видообразование оказывают растительный покров и деятельность человека.

Окультуривание почвы изменяет состав ее микрофлоры. Осушение болот способствует развитию и накоплению в почве аэрофилов и ксерофилов. Орошение безводных пустынь усиливает размножение гигрофилов. Возделывание почвы северных районов или высокогорных вершин преобразует микрофлору этих почв.

Известно, что многие целинные почвы не содержат азотобактера, но стоит их распахать и обработать как этот микроб начинает появляться

и размножаться. В каштановых почвах Заволжья азотобактер не обнаруживается, но после орошения он вскоре заселяет их в значительных количествах. Внесение удобрений, особенно органических (навоз, компост), резко усиливает развитие данного организма в почвах подзолистой зоны.

Как уже указывалось ранее, чем лучше окультурена почва, тем больше в ней микроорганизмов, тем выше и плодородие почвы. С окультуриванием почв увеличивается число микроорганизмов — представителей рода *Pseudomonas*, *Bacterium*, азотобактера, спороносных бактерий, актиномицетов, грибов и прочих. Возрастает количество термофилов и мезофилов, аэробов и анаэробов, антагонистов и активаторов и многих других форм. Трудно сказать, какие из этих представителей являются наиболее показательными для окультуренных почв.

Мишустин (1945а, 1947) предлагает использовать термофильные бактерии в качестве индикаторов степени окультуренности почв, так как они наиболее специфичны. Автор полагает, что данные организмы заносятся в почву с навозом.

По нашим исследованиям, термофильные микроорганизмы — как бактерии, так и актиномицеты являются обитателями почв. Количество их по мере окультуривания почв увеличивается. Одновременно возрастает число и многих других микробов. Причем в одних случаях с окультуренностью почвы заметно увеличивается количество термофилов, а в других — преимущественное развитие получают другие группы бактерий и актиномицетов.

Термофилы могут быть показателями окультуренности почвы в такой же степени, как и многие другие организмы или группы их.

Если говорить об отдельных видах как индикаторах окультуренности почв, то лучшим объектом, по нашему наблюдению, является азотобактер.

Таким образом, для составления карты распространения микроорганизмов в почвах необходимы подробные сведения о развитии отдельных видов каждого района или даже поля, собранные в разные времена года. Таких сведений в микробиологии имеется пока очень мало и получены они только для отдельных ограниченных ареалов обитания. Поэтому предстоит большая и кропотливая работа, которая может быть выполнена только большим коллективом микробиологов, работающих в разных учреждениях, по единому плану и едиными методами.

Часть III

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ПЛОДОРОДИЯ ПОЧВ

В предыдущей главе было показано, что живое население почвы очень богато и разнообразно. Живая масса одних только микробов — бактерий, грибов, актиномицетов и водорослей — составляет свыше десяти тонн в пахотном слое одного гектара плодородных, хорошо окультуренных почв. Кроме них, в почве находится большое количество протозойных существ, насекомых, червей и других представителей животного мира.

Все это население почвы производит огромную работу, перерабатывая значительное количество различных веществ — минеральных и органических, разрушая растительные и животные остатки, участвуя в превращениях продуктов их распада.

Микробы синтезируют и выделяют в субстрат разнообразные продукты метаболизма, которые входят в состав почвы, придавая ей свойства плодородия.

Благодаря микробному населению мертвая разрыхленная геологическая порода оживает, становится продуктивным телом, почвой. В ней создаются необходимые условия для питания и роста высших растений. Микроорганизмы являются важнейшим, совершенно необходимым звеном в питании растений.

Микроорганизмы почвы не только создают условия для роста растений, но и оказывают на них непосредственное влияние продуктами своей жизнедеятельности. В настоящей главе излагается материал о действии микроорганизмов не как агентов минерализации органических веществ растительных и животных остатков, а как биологического фактора, необходимого для нормального питания и роста растений.

О ПИТАНИИ РАСТЕНИЙ

В сельском хозяйстве для получения высоких урожаев с древних времен применяются удобрения. Люди начали удобрять почву задолго до того, как наука установила и разрешила основные вопросы почвоведения, земледелия, агрохимии почвы и физиологии растений. Правила удобрений разрабатывались чисто эмпирическим путем, но, как отмечает Прянишников, многие из этих правил достигали значительной верности и детальности.

Римлянам, например, известно было высокое удобрительное свойство экскрементов животных и некоторых неорганических веществ — золы, гипса, извести, мергеля. Больше того, им было известно, что степень удобрительных свойств извержений разных животных различна. Наиболее высоко ценился птичий помет.

Римлянам были известны и зеленые удобрения. Так, на склонах Везувия они сеяли в целях повышения плодородия почв люпин и запахивали его в зеленом состоянии.

Тогда еще не было обоснованной теории питания растений. Высказывались лишь смутные догадки и предположения о наличии в почве особого вещества, «жира» почвы (*terrae adeps*), который делает почву плодородной. Количество этого «жира» увеличивается в почве при внесении навоза или извержений животных.

В этих высказываниях можно видеть зародыши гумусовой теории, которая впоследствии была широко распространена и которая главное значение в питании растений придавала органическому веществу. «Отзвуки этих представлений сохранились надолго в языке различных народностей; напомним, что наше выражение «тук» (удобрение) в прежнее время употреблялось как синоним слова «жир» и до сих пор «тучный» сохраняло оба значения» (Прянишников Д. Н. Питание растений. Избр. соч., т. I, 1952, стр. 58).

Гумусовая теория питания растений гласила, что растения питаются органическими веществами, находящимися в навозе, экскрементах животных и вообще в перегное. Эта теория, широко распространенная в XVIII веке, имела большой успех у растениеводов и агрономов того времени, так как она хорошо подтверждалась сельскохозяйственной практикой.

Объяснения благотворного действия органического удобрения на рост и урожай растений были различны. Наиболее распространено было мнение, что растения берут из навоза для своего роста нужный им углерод, из которого они строят свое тело (Дэви, 1813).

Другие авторы считали, что в навозе и перегное почвы имеются какие-то специальные вещества. Так, например, проф. Валлериус в 1766 г. утверждал, что только органические вещества или «жирная» субстанция перегнойной почвы являются питательными для растений, другие же составные части почвы играют роль вспомогательных, как растворители «жира» почвы.

Некоторые ученые XVI—XVIII веков и, в частности, Оливье де Серр (*Olivier de Serres*, 1600) полагали, что причина действия навоза кроется в теплоте его.

Бернар Палисси (*Bernard Palissy*) в 1563 г. в своем труде высказал мнение, что навоз оказывает на растение благоприятное действие своими солями.

Первые экспериментальные попытки разрешить вопрос о питании растений предпринял Ван-Гельмонт. В своем сочинении 1629 г. он приводит результаты пятилетних опытов выращивания ветки ивы в почве, которая поливалась одной дождевой водой. За 5 лет ветка выросла и увеличилась по весу в 33 раза. Почва при этом не теряла своего первоначального веса. Так как состав воздуха тогда не был известен, то Гельмонт вынес заключение, что растение потребляло только одну воду и что ее было достаточно для построения тела растений.

К аналогичным выводам пришел и французский исследователь Дюгамель, который выращивал растение в воде, взятой из реки Сены. Он не имел в качестве контроля дистиллированной воды и поэтому полученные им положительные результаты не могут считаться достоверными, так как вода этой реки содержит органические и неорганические вещества.

Глаубер Вудворд опроверг точку зрения Ван-Гельмонта. В своем эксперименте он показал, что мята лучше растет и дает больший прирост, если ее выращивать в речной воде, а не в дождевой, и еще лучше, если в воду прибавлять немного земли. Он приводит следующие данные своего опыта: прирост растений за 77 дней составлял (в гранах): в дождевой воде — 17; в водопроводной воде Гайд-Парка — 139; то же с прибавкой земли — 284.

Вудворд приходит к выводу, что для роста растений необходима не только вода, но и что-то другое, содержащееся в почве.

Практика сельского хозяйства того времени не имела научных основ для разъяснения наблюдаемой связи между ростом растений, его урожаем и почвой.

Начало прочным научным знаниям было положено лишь тогда, когда был установлен М. В. Ломоносовым, а затем Лавуазье закон сохранения вещества.

Лавуазье установил состав воздуха и вскрыл сущность процессов окисления, горения и дыхания. Незадолго до смерти (1794), касаясь сущности питания и роста растений, он писал, что растения черпают материалы, необходимые для своей организации, в воздухе, который их окружает, в воде и вообще в минеральном царстве (по Прянишникову, 1952).

Новые методы химических исследований, разработанные Лавуазье, начали применять для изучения обмена веществ у растений Пристлей, Сенебье и особенно Соссюр. Эти ученые показали, что растения черпают для питания углерод из воздуха, и что для роста растений, кроме углерода, требуются соли.

Отмечая значение углекислоты воздуха как источника углеродистого питания растений, Соссюр придавал большое значение и перегною почвы. В перегное существует что-то, необходимое для растений: ежедневный опыт сельских хозяев указывал на тесную связь между плодородием почвы и наличием в ней органических веществ, или перегноя.

Английский ученый Дэви (1813) придавал большое значение различным сахаристым, клейким, маслянистым, слизистым, экстрактивным веществам, а также углекислоте почвы. В этих веществах, по его мнению, содержатся все элементы, необходимые для жизни растений.

Наиболее популярной гумусовая теория питания растений стала после известных трудов Тэера (1752—1828), основателя первой сельскохозяйственной школы и пропагандиста плодосменного ведения хозяйства вместо трехполья. Тэер писал, что плодородие почвы всецело зависит от перегноя, или гумуса, так как, кроме воды, перегной представляет единственное вещество почвы, могущее служить пищей растениям (по Прянишникову, 1952).

Этот взгляд лег в основу учения об истощении и восстановлении плодородия почвы. Предполагалось, что, чем больше поглощается растением гумусовых веществ, тем лучше рост растений и тем выше урожай. Разные растения поглощают различные количества органических веществ, например, пшеница требует больше гумуса, чем рожь.

Тэер и его сторонники, придавая гумусу исключительно важную роль в питании растений, рассматривали его как продукт тех же растений. Гумус образуется за счет растений, причем одни растения отдают почве больше гумуса, чем поглощают его. Иными словами, одни виды растений обогащают органикой почву, другие истощают ее. К первым относили клевер и другие бобовые растения.

Сторонники гумусовой теории придавали мало значения минеральным веществам. Последние, по их мнению, только ускоряли разложение гумуса и переводили его в усвояемую форму.

Гумусовая теория пользовалась большой популярностью еще в тридцатых годах прошлого столетия в разных странах — Германии, Англии, Франции, России.

Из русских исследователей конца XVIII и начала XIX столетия, обративших внимание на значение органических удобрений в сельском хозяйстве, следует отметить А. Болотова, И. Комова и А. Пошмана. Исследования этих ученых показали, что навозное удобрение оказывает огромное влияние на урожай растений. Комов утверждал, что органические вещества так же необходимы растениям, как и животным и рекомендовал широ-

ко использовать их в практике. По его мнению, навоз нельзя заменить солями.

В начале XIX века роль азотистых веществ в питании растений становится постепенно более ясной.

Так, Либих считал, что растения питаются азотом за счет аммиака атмосферы, что его якобы там вполне достаточно. Опыты, однако, опровергли это. Было установлено, что этого элемента питания как раз больше всего и недостает растениям.

Известные исследования Буссенго вскрыли источники азотистого питания растений. В 1837—1838 гг. он развил свою теорию азотистых удобрений и рекомендовал применять те удобрения, которые богаты азотом. Истощение почвы он связывал с обеднением ее источниками азотистого питания, причем в этом процессе он придавал разным растениям различное значение. Одни растения выносили больше азота из почвы, другие меньше. Некоторым растениям (клеверу) он приписывал активную роль в повышении плодородия почвы. Нужно думать, писал он, что культуры, улучшающие почву, не ограничиваются обогащением ее только углеродом, водородом и кислородом, но обогащают ее также и азотом (по Прянишникову, 1945).

Гельригель (Hellriegel, 1889) вскрыл причину своеобразного действия бобовых растений на плодородие почвы. Своими опытами он установил, что бобовые растения усваивают азот воздуха. Воронин в 1886 г. исследовал клубеньки на корнях бобовых и нашел в них микроорганизмы, которые, по его словам, являются виновниками образования клубеньков. После этого Гельригель, путем тщательных экспериментов, доказал, что эти организмы-симбионты обуславливают азотфиксацию бобовых растений.

Таким образом, выводы старых исследователей (например, Тэера) подтвердились более поздними опытами Буссенго, Гельригеля и других, установивших, что растения не только обедняют, но и обогащают почву питательными органическими веществами.

Итак, гумусовая теория питания растений в XVIII и первой половине XIX века пользовалась широкой популярностью. Удобрение органическими веществами считалось необходимым мероприятием не только в деле повышения урожая, но и в целом для повышения плодородия почв.

Отношение к теории гумусового, или органического, питания растений и вообще к удобрениям резко изменилось, после того как Либих выступил со своей теорией минерального питания растений. Подвергая жестокой критике гумусовую теорию питания, он считал ее в корне порочной и неверной. Все исследования, проводившиеся до него физиологами и агрономами, он признавал несостоятельными и не имеющими какого-либо значения для разрешения вопроса питания растений. Он критиковал гумусовую теорию питания, взяв ее, как писал Прянишников, в крайних проявлениях и доведя до абсурда.

Либих совершенно отверг даже возможность усвоения растениями органических веществ. По его мнению, только неорганические соединения могут служить источниками питания растений. На перегной он смотрел как на источник углекислоты, которая ускоряет процесс выветривания силикатов и подготавливает минеральную пищу растениям.

Либих не признавал почвообогащающей роли растений. Он резко отрицал и критиковал само понятие «обогащение почвы источниками питания». Растения, по его мнению, обедняют последнюю, унося с урожаем элементы минерального питания. Но истощение почвы производится разными растениями с различной скоростью и в разных направлениях. Одни из них выносят из почвы преимущественно известь (например, горох), другие — калий или кремнезем (хлеб). Следовательно, рекомендуемый

прежними исследователями севооборот растений только замедляет скорость истощения почвы.

В соответствии с высказанной теорией Либих рекомендовал вносить в почву минеральные удобрения. Причем количество этих удобрений должно вноситься с учетом потребления их растениями.

Теория минерального питания растений благодаря авторитету ее автора — Либиха была воспринята современниками почти без критики. Авторитет химической школы Либиха подавил все прежние взгляды и теории органического питания растений. Либих, писал Рэссель (1933), окончательно разбил теорию о перегное. Только самые смелые решились бы после этого утверждать, что растения берут нужный им углерод не из углекислоты, а из другого источника. Хотя нужно признаться, у нас нет доказательства того, что растения получают весь нужный им запас углерода именно этим путем.

Теория Либиха развивалась и подвергалась изменению в соответствии с новейшими фактическими данными. У нас в стране учение Либиха подверг существованию пересмотру академик Д. Н. Прянишников и его последователи. Прянишников создал свое направление в агрохимии, им и его учениками разработан ряд ценных положений, легших в основу практических мероприятий в сельском хозяйстве. Ему принадлежит заслуга разработки вопроса о коренном улучшении азотного баланса в земледелии в СССР. В противовес учению Либиха он придавал существенное значение биологическим процессам в почве и особенно биологическому накоплению азота. Прянишников не отрицал и возможности усвоения растениями органических веществ и сам экспериментально доказал это.

Несмотря на все это, учение Либиха еще находит отражение в исследованиях многих специалистов. В учении о питании растений отмечается явная недооценка роли органического вещества почвы, а нередко вовсе отрицается его значение как фактора питания растений. Как правило, значение органики почвы в основном формулируется в виде двух положений.

1. Перегнойные вещества являются запасом питательных элементов для растений и становятся доступными только после их минерализации.

2. Перегной улучшает физико-химические свойства почвы, повышает поглощательную способность, а следовательно, и накопление питательных веществ, усиливает оструктурирование почвенных частиц, а вместе с этим изменяет в лучшую сторону и многие другие качества почв. Органические удобрения — навоз, компост и пр. готовят почву для восприятия минеральных удобрений, повышают буферность ее и т. д.

Все это безусловно справедливо и подтверждается вековой практикой и многочисленными экспериментами. Однако сводить значение этих удобрений только к указанным положениям, нам кажется, будет недостаточно.

Самый факт положительного действия перегноя и органических удобрений на рост растений не может быть объяснен только действием находящихся в них минеральных элементов питания. Рэссель (1933), подводя итоги шестидесятилетним опытам Ротамстедской станции, писал, что хотя растения могут удовлетворительно расти и достигать полного развития и при одних неорганических питательных веществах, однако же в естественных условиях питание их происходит в присутствии органического вещества. Вопрос о том, играют ли последние какую-либо активную роль в этом процессе, дискутировался очень много. Экспериментальные данные не отличаются большой определенностью. В Ротамстедских полевых опытах ни одна из комбинаций искусственных удобрений не является такой же эффективной, как навоз, в поддержании урожая из года в год.

Обширные полевые опыты немецких исследователей Герлаха, Ганзена, Шульца, Вагнера, Шнейдевида и других приводят их к заключению: как

бы ни были высоки дозы минеральных удобрений, тем не менее невозможно достичь одними минеральными удобрениями столь высоких урожаев, как при одновременном с ними внесении навоза (Шнейдевинд, 1933). Подводя итоги многолетним опытам на станции в Лаухштедте, Шнейдевинд приводит в качестве примера следующие данные урожая сахарной свеклы (в центнерах с гектара): при полном минеральном удобрении — корней 487,6; сахара в них 77,66; ботвы — 291,7; при смешанном удобрении — минеральном и органическом (навоз) — корней 533,6; сахара в них 88,11 и ботвы — 366,6.

Аналогичные данные приводятся им и по урожаю картофеля. Одними искусственными удобрениями в Лаухштедте нельзя было получить более 240 ц картофеля с гектара, между тем как при внесении минеральных удобрений и навоза урожай поднялся до 306—312 ц с гектара. Такое действие навоза повторялось из года в год, независимо от того, был ли год средним по количеству осадков, засушливым или влажным.

Рэссель (1933) со своими сотрудниками показал, что органические вещества почвы стимулируют рост растений и повышают урожай. Он заключает, что никакая смесь искусственных удобрений не может быть столь же эффективной, как навоз, в поддержании постоянно высоких урожаев из года в год.

Академик В. И. Палладин (1924), касаясь вопроса о питании растений, писал, что зеленые растения могут питаться также и готовыми органическими соединениями. Такое питание может идти параллельно с усвоением углерода из атмосферы.

По наблюдению автора, зеленые изолированные листья растений при искусственном питании сахаром всегда накапливают в тканях больше органических веществ и имеют более высокий тургор, чем листья, питаемые минеральными элементами. Прибыль углеводов при питании сахаром достигает 5 г на 1 м² листовой поверхности.

Лебединцев (1936) в примечании к переводу книги Либиха — «Химия в приложении к земледелию и физиологии», касаясь работы Соссюра о питании растений, писал: «Соссюр признавал главным источником углеродистого питания углекислоту воздуха, не отрицая, однако, возможности использования углерода органических соединений почвы, так как у него не было фактов, позволяющих отрицать это. Отметим, что их нет и в настоящее время, и вопрос усвоения углерода из органического вещества почвы остается до сих пор в значительной степени открытым, хотя совершенно несомненно, что для зеленых растений главным источником углерода все же является углекислота» (стр. 396).

Как видно из приведенного, вопрос о питании растений, несмотря на многочисленные исследования, остается во многом неразрешенным.

Трудно согласиться с концепцией, по которой растения на протяжении всей истории своей эволюции, соприкасаясь корнями с органическими веществами почвы, не приобрели бы способности усваивать их в той или иной форме.

Нет основания отрицать всем известные факты и экспериментальные данные о том, что растения потребляют для своего питания минеральные соединения. Многочисленные наблюдения говорят за то, что этот способ питания у растений является основным в природных условиях. Однако достаточно ли такого питания, для того чтобы получать высокие урожаи и вполне жизненные семена из года в год? Этот вопрос, нам кажется, еще недостаточно разрешен.

Не так давно отрицалось усвоение корнями углекислоты из субстрата, а в настоящее время можно считать это доказанным. Растения поглощают СО₂ не только из атмосферы, но и из почвы (Самохвалов, 1952; Курзанов, 1953, 1954).

Надо полагать, что растения испытывают недостаток углекислоты в атмосфере и охотно ассимилируют ее из почвы. При различных неблагоприятных условиях фотосинтетическая деятельность растений может значительно понижаться. Так, например, при засухе устьица закрываются и доступ углекислоты прекращается или ослабевает. Дыхание же растений в этих случаях не прекращается и даже может усиливаться. Наступает голодание, выраженное в большей или меньшей степени. Ослабление фотосинтеза может вызываться и другими факторами. Во всех таких случаях растения, по-видимому, могут переходить к гетеротрофному питанию, усваивая органические соединения из почвы и подкармливаясь ими.

О ГЕТЕРОТРОФНОСТИ РАСТЕНИЙ

Способность усваивать готовые органические соединения и питаться ими отмечается у многих представителей растительного мира, начиная от низших — сине-зеленых и зеленых водорослей и кончая высшими цветковыми растениями.

Известно, что многие (если не все) водоросли при известных условиях могут расти и развиваться как на синтетических, с минеральными источниками питания, так и на органических средах, содержащих различные азотистые и углеродистые сложные соединения. Специальными опытами было показано, что эти организмы, особенно зеленые одноклеточные, обычно растущие на чисто минеральных питательных средах, значительно лучше развиваются при добавлении к раствору органических веществ. Они могут усваивать азотистые и углеродистые органические вещества (Голлербах и Полянский, 1951).

Сине-зеленые водоросли из цианофиций — *Oscillaria*, *Nostoc*, *Anabaena*, *Lyngbya* и другие, затем зеленые из группы *Chroococcum*, *Spirogyra* и подобные им можно неопределенно долгое время культивировать на искусственных органических средах без заметного ослабления их жизненности. Мы в своей лаборатории поддерживаем чистую культуру зеленой водоросли *Chlorella* на протяжении вот уже более 25 лет. При этом мы не замечаем какого-либо существенного снижения жизненных функций. Эта водоросль усваивает азот пептона, аминокислот, она неплохо развивается на сусло-агаре и даже на МПА и желатине.

Зеленые водоросли — *Chroococcum*, *Spirogyra*, сине-зеленые — *Phormidium*, *Nostoc*, *Anabaena*, *Gloeocapsa* и др., по наблюдению многих исследователей, хорошо усваивают сахара, органические кислоты, спирты, аминокислоты, мочевины, казеин и другие органические вещества. Исследования с чистыми культурами водорослей, проведенные впервые Прингсгеймом (Pringsheim, 1913), а затем многими другими (Harder a. Humfeld, 1917; Cataldi, 1941; Gerloff, 1950), показали, что эти организмы развиваются на органических средах в темноте и на свету. Хлорелла ассимилирует оксалаты натрия и калия на свету, а яблочную, винную и некоторые другие кислоты — в темноте.

Аллен (Allen, 1952) изучил 26 культур сине-зеленых и некоторых зеленых водорослей, принадлежащих к 11 родам — *Anabaena*, *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Phormidium*, *Gloeocapsa*, *Aphanocapsa*, *Plectonema*, *Cladothrix*, *Chroococcum*, *Synechococcus*. Эти культуры выращивались на минеральных средах с различными источниками органического питания. В среды прибавлялись дрожжевой экстракт, различные сахара (глюкоза, сахароза, лактоза, мальтоза и др.), маннит, глицерин, этиловый спирт, органические кислоты, аминокислоты, казеин, мочевина, гидролизат казеина и др. В присутствии этих веществ многие водоросли развивались лучше, чем в среде с минеральными источниками питания. Усвоение органи-

ческих веществ происходит как в темноте, так и на свету многими видами одинаково интенсивно. При длительном культивировании на органических средах некоторые водоросли утрачивают пигмент и продолжают жить как типичные сапробы (Fogg a. Wolff, 1955).

Авторы, изучающие водоросли, приходят к заключению, что они могут жить и развиваться гетеротрофно, используя органические соединения — азотистые и углеродистые — точно так же, как обычные сапрофитные бактерии. Это и понятно, так как и те и другие организмы в природе обитают чаще в субстратах, богатых органикой, — в почве и в водоемах, где растительные и животные остатки, разлагаясь, служат источниками органического питания.

Зеленые мхи из родов *Splachnum*, *Getrapladon* поселяются и развиваются на фекалиях животных, используя органические вещества в качестве питания.

Среди высших цветковых растений известна группа так называемых «гумусовых растений», у разных представителей которых имеют место различные стадии деградации хлорофиллоносного аппарата. Гумусовые растения получили такое название потому, что они растут на субстратах, богатых перегноем и разлагающимися органическими растительными и животными остатками.

Характер питания и условия существования этих организмов наложил свой определенный отпечаток на строение органов и общий облик их. Одни из них потеряли зеленую окраску, имеют резко редуцированные листочки (и то только в нижней части стебля) и не способны ассимилировать углерод углекислоты атмосферы. К таким растениям относятся, например, виды родов *Monotropa* Dum., *Zymodorum*, *Neottia* Sw., *Corallorhiza* Rale, *Epipogon* S. G. Gmel., *Voyria* Aubl, *Fletia*, *Pogonia* Less, *Voyriella* Miq. и др. (см. ниже).

У других представителей гумусовых растений зеленые листья сохранились, и растения способны питаться автотрофно, ассимилируя углекислоту воздуха, но тем не менее они хорошо используют и готовые органические вещества. К таким растениям относятся виды *Dentaria* L., *Pyrola* L., *Goodyera* R. Br., *Cephalanthera* Rich., *Epipactis* Adans, *Platanthera* Rich., и др. Все эти растения в большей или меньшей степени питаются и живут как гетеротрофы, усваивая органические соединения наряду с минеральными источниками питания.

Группа насекомоядных растений широко известна. В наших широтах встречаются такие цветковые растения этой группы, как росянка — *Drosera rotundifolia* L., пузырчатка — *Utricularia vulgaris* L. Сюда входят также растения южных стран, как *Cephalotus follicularis* Labill, многие виды *Nepenthes* L., *Dionaea muscipula* Ellis, *Drosophillum* Link, *Aldrovanda* Monti, *Sarracenia* L. и др.

В литературе описано около 500 видов таких насекомоядных растений, имеющих сложный приспособительный аппарат для ловли насекомых и специальные железы, переваривающие пойманную добычу.

Мелкие животные, попадающие в своеобразные мухоловки этих растений, разлагаются ферментами до растворимых форм органических соединений, азотистых и неазотистых, которые всасываются и поступают внутрь растений в качестве питательных веществ.

Характерно то, что эти насекомоядные, явно гетеротрофные растения не утрачивают способности ассимилировать углекислоту воздуха.

К гетеротрофным растениям относятся многие виды, которые получают готовую органическую пищу из живого тела других видов растений. Это паразитные растения. Они подразделяются на условные (факультативные) и безусловные (облигатные) формы.

Среди облигатных паразитных растений хорошо известны выющиеся

растения из рода *Cassytha* L. (сем. *Lauraceae* L.) и *Cuscuta* L. (сем. *Convolvulaceae* L.).

Более подробно изучена биология павилик (*Cuscuta* L.), которых насчитывается до 50 видов. Они паразитируют на травянистых растениях, кустарниках и на древесных породах. Своими присосками они пронизывают ткани растения-хозяина и при помощи их высасывают питательные вещества. Листья у павилики слабо развиты и незаметны, стебли лишены хлорофилла.

Заразики (*Orobanche* L.) — тоже этиолированные растения со слабо развитыми (в виде чешуек) листьями, лишенными хлорофилла. Они обитают на корнях различных растений — подсолнечника, конопли, капусты и др. Этих паразитных растений насчитывается до 180 видов. Проростки заразики настолько плотно срастаются с корнями растения-хозяина, что в месте срастания невозможно отличить клетки одного растения от другого.

К группе паразитных растений относится и Петров крест (*Lathraea squamaria* L.). В отличие от предыдущих, это растение не выходящее, оно состоит из толстого стебля, совершенно бесцветного, водянистого. Листья растения сильно редуцированы, и имеют вид бесцветных чешуек. Корневая система Петрова креста примыкает к корням растения-хозяина и при помощи присосок соединяется с ним, питаясь его соками. Растение сначала растет под землей, затем подземные побеги вырастают, пробиваются на поверхность земли и образуют надземные цветоносные побеги, имеющие фиолетово-красную окраску.

Булавоносцы (*Balanophoraceae*) — тропические растения-паразиты, обитающие на корнях различных древесных растений. Известно до 40 видов этих паразитов, относящихся к 14 родам. Так же, как и заразики, они так плотно срастаются корневищем с корнями растения-хозяина, что на месте срастания утрачивается всякая видимая граница между ними.

К булавоносцам близки растения-паразиты из семейства раффлезиевых (*Rafflesiaceae* Dum.), обитающие на древесных породах тропических и субтропических стран. Проростки этих растений проникают под кору питающего растения, охватывают его ствол и корень и высасывают живые соки последнего.

Растения-паразиты из семейства ремнецветных (*Loranthaceae* D. Dow) включают свыше 300 видов. Живут они исключительно на стволах и ветвях древесных растений. Типичным представителем этой группы растений может служить наша обыкновенная омела (*Viscum album* L.), которая поселяется на лиственных и хвойных деревьях. Это растение пронизывает ветки растения-хозяина своими корнями и присосками. Стеблевая часть омелы, имеющая вид дихотомически разветвленного куста, несет удлиненные кожистые листья желтовато-зеленого цвета.

Группа ремнецветных растений характерна тем, что ее представители — древесные растения — еще не вполне утратили способность к фотосинтезу и сохранили нормальный облик в стеблевой части. Ремнецветные являются переходной группой от бесхлорофильных цветковых облигатных паразитов, питающихся готовой органической пищей, к паразитам, которые сохранили нормальное строение во всех своих частях и способность ассимилировать углекислоту, т. е. к паразитам условным.

К условным паразитам относится около 100 видов из семейства санталцевых (*Santalaceae* R. Br.) и более 500 видов семейства норичниковых (*Scrophulariaceae* Linde). В нашей флоре представлены из первого семейства виды рода *Thesium* L., а из второго — виды из родов *Euphrasia* L. (очанка), *Alectorolophus* Boehm. (погремок), *Melampyrum* L. (марьяник), *Pedicularis* Boehm. (мытник), *Odontites* Pers. и др.

Все они являются луговыми или лесными травами с зелеными листьями и хорошо выраженной способностью к фотосинтезу. В начальной ста-

дни они развиваются как типичные автотрофы без малейшего намека на паразитизм. Но когда корни достигают определенной величины (1—2 см), на них образуются присоски, при помощи которых растения прикрепляются к встретившимся на пути роста корням растений хозяев. С этого момента растения-полупаразиты начинают подкармливаться за счет соков растений-хозяев. Но они могут развиваться и самостоятельно, если на пути своем не найдут соответствующих растений. Они могут также паразитировать и друг на друге.

В природе имеется большое количество эпифитных растений, развивающихся на растениях как на субстрате. Полагают, что они питаются самостоятельно, за счет минеральных веществ, находящихся на коре растений. Однако не исключается возможность и усвоения ими органических веществ — продуктов разложения отмершей ткани, которых здесь должно быть немало. Вопрос этот пока остается недостаточно изученным.

Многие растения усваивают органические вещества — продукты обмена веществ микробов, поселяющихся на корнях и в корнях. Наиболее хорошо изучены в этом отношении растения, в тканях которых находятся микробы-симбионты, бактерии, актиномицеты, микобактерии и грибы.

Широко известно сожительство растений с микоризными грибами. По литературным источникам, почти все растения имеют на своих корнях микоризные грибы, с которыми находятся в большей или меньшей симбиотической связи. У некоторых видов растений сожительство с грибами настолько тесное, что без него растения не могут развиваться. Такие растения являются, по-видимому, облигатными паразитами, гетеротрофами, питающимися продуктами жизнедеятельности гриба-сожителя. Наглядным примером такого паразитизма могут быть некоторые орхидеи. Орхидеи, как известно, вообще нуждаются в сожительстве с грибами для нормального роста и развития. Без микоризных грибов они развиваются очень плохо, а некоторые виды, как, например, орхидея-гнездовка (*Neottia nidus-avis* Rich.), обитающая в наших дубовых и еловых лесах, совершенно не может развиваться без микоризных грибов. Эта орхидея растет и развивается под землей и появляется над почвой только для цветения и плодоношения. Она не имеет зеленой окраски, ее бледные бесцветные толстые стебли несут слабо развитые, слегка желтоватые побеги с чешуйчатыми листочками. Орхидея-гнездовка совершенно потеряла способность самостоятельно питаться минеральными соединениями. Она почти лишена хлорофилла. Питается она за счет продуктов распада грибов, которые поселяются и развиваются внутри ее стебля и корневища.

Высказывается предположение, что орхидеи этого вида могут сами усваивать органические вещества непосредственно из почвы, а грибы только перерабатывают эти вещества до состояния более усвояемого. Цитологическая картина развития гриба внутри ткани орхидеи показывает, что мицелий развивается до определенного возраста, затем он свертывается в клубок и подвергается лизису. Продукты лизиса усваиваются растением.

Кроме орхидей-гнездовок, в наших лесах имеются другие виды орхидей, которые потеряли зеленую окраску и целиком питаются за счет грибов, например, надбородник безлистный (*Epipogon aphyllus* Sw.) и ладея коралловый (*Corallorhiza trifida* Chat.), растущие в лесах средней полосы. Такие же орхидеи-паразиты имеются в тропических лесах (Burgeff, 1932). В литературе описаны орхидеи, у которых паразитизм проявляется только в определенной стадии развития. Орхидеи из рода *Myrmecis* (*Myrm. glabra* Bl., *Myrm. gracilis* Bl.) в молодом возрасте растут в виде корневища, питаясь целиком за счет грибов, потом образуют надземные органы — цветочные побеги с зелеными листьями и начинают питаться самостоятельно. Когда побеги завянут, орхидеи опять переходят в состояние паразитизма.

По данным Бернара семена орхидей не могут прорасти без микоризных грибов. Показав, что без грибов орхидеи вообще нельзя выращивать, Бернар разработал приемы искусственного заражения микоризой при разведении этих растений.

Растения-паразиты, потерявшие зеленую окраску, встречаются среди других представителей зеленых растений. Таков, например, подъяльник (*Monotropa hypopithys* L.), из семейства грушанковых (*Pirolaceae* Drude). Он не имеет зеленой окраски, а листья его превратились в буроватые чешуйки. Это и другие растения из рода *Monotropa* L. питаются всецело за счет грибов, развивающихся внутри их тканей. Гордягин (1922) описал папоротник из уховниковых *Ophioglossum simplex*, у которого бесполое спороносное поколение питается за счет грибов, поглощая органические продукты их метаболизма и распада.

По наблюдениям этого автора, в лесах Татарской автономной республики встречаются папоротники и другие зеленые растения, которые усваивают углерод углекислоты атмосферы, но не могут существовать без сожительства с грибами. Такие растения широко распространены в природе. Высшее растение такого типа сохраняет зеленую окраску и способность усваивать углекислоту воздуха, но без гриба не может нормально развиваться и достигать цветения и плодоношения.

Большинство растений имеет на корнях грибницу, что является полезным, но не обязательным сожительством. Грибы в таких случаях улучшают рост и питание растений. Последние, как показывает опыт, лучше растут и приживаются в новых местах обитания и дают более высокий прирост растительной массы (Лобанов, 1953, Райнер и Нельсон-Джонс, 1949).

Келлер (1948) и Любименко (1923), сопоставляя степень сожительства разных растений с грибами и степень паразитизма на грибах, рассматривают эти явления как последовательные этапы эволюции, как этапы перехода от автотрофии к сапрофитизму и паразитизму, т. е. к гетеротрофии. В своей книге «Основы эволюции растений» Келлер пишет: «Отсюда в процессе эволюции отдельные высшие зеленые растения из разных семейств под давлением соответствующих природных условий переходили целиком на питание за счет грибов. При этом листья теряли свое значение как органы ассимиляции и подвергались недоразвитию, сохраняясь лишь в виде небольших чешуй, не имеющих зеленой окраски».

Любименко (1923) отмечает, что резкой разницы между автотрофными и гетеротрофными растениями нет. Сапрофитизм, по его мнению, является естественным следствием синтеза органического вещества: «организмы, способные к синтезу органического вещества из минеральных, охотно пользуются готовыми органическими веществами и могут питаться совершенно так же, как сапрофиты. Сапрофитизм сам по себе не есть, следовательно, особое специфическое свойство определенной группы организмов; напротив, он присущ всем растениям, за исключением, быть может, нитрифицирующих бактерий, и потому понятно, что в природе мы находим различные градации его. С одной стороны, мы находим растения, для которых усвоение готовых органических веществ из окружающей среды является случайным обстоятельством; это будут факультативные сапрофиты, для которых сапрофитное питание совершенно не обязательно». «С другой стороны, мы встречаем категории истинных сапрофитов, совершенно утративших способность синтезировать органическое вещество из минеральных. Между этими двумя категориями существует постепенный переход, сглаживающий границу и фактически уничтожающий ее» (Любименко, 1923, стр. 186).

Как видно из приведенной цитаты, Любименко считает, что всем растениям присуща способность питаться органическими веществами в большей

или меньшей степени. Исключением, по его мнению, являются нитрифицирующие бактерии. Мы можем по этому поводу заметить, что в последнее время накапливается материал, который показывает, что и эти организмы могут питаться органической пищей и развиваться на органических питательных средах, как многие микробы-сапрофиты.

Растения, как известно, могут находиться в тесном симбиозе не только с грибами, но и с бактериями. Всем хорошо известны клубеньковые бактерии, которые пропикают в корни бобовых растений и создают там специальные гнезда, или колонии, образующие своеобразные вздутия, клубеньки, специально разросшейся ткани корней, заполненные клетками бактерий. Эти бактерии обильно растут, размножаются в клетках и производят азотистые вещества, которые усваиваются растениями.

Аналогичные образования — клубеньки на корнях — имеются и у некоторых небобовых растений. Например, описаны клубеньки на корнях *Alnus* Gaertn., *Myrica* L., *Podocarpus* L'Her., представителей семейства *Elaeagnaceae* Lindl.; *E. multiflora* Thunb., *E. angustifolius* L., затем у *Shepherdia canadensis* Nutt., у разных видов *Ceanothus* L., у *Coraria japonica* Gray и др. Клубеньки у этих растений образуются разными представителями микробов — бактериями, микобактериями, а также актиномицетами и, по нашим исследованиям, — проактиномицетами.

Так же, как и клубеньковые бактерии у бобовых растений, эти организмы оказывают определенное положительное действие на рост растений. В условиях, где этих микроорганизмов нет и клубеньки на корнях отсутствуют, растения растут слабо и часто не достигают стадии цветения и плодоношения (Fred, Baldwin a. Mc Coy, 1932; Jongh, 1938).

У многих растений микробы-симбионты поселяются не на корнях, а на листьях, образуя своеобразные вздутия — узелки в тканях. Такие узелки образуются бактериями и микобактериями. В процессе размножения они заполняют собой клетки узелков, подобно тому, как клубеньковые бактерии — клетки в тканях корней. Эти микроорганизмы, по данным исследователей, оказывают положительное действие на рост растений. Без этих бактерий-симбионтов растения слабо развиваются, а некоторые виды не зацветают и не плодоносят, как, например, это наблюдается у ардисии (*Ardisia* Thunb.). Растения остаются карликовыми, но если заразить их соответствующими бактериями, то вскоре на листьях появляются узелки, растения оправляются, принимают нормальный вид, зацветают и плодоносят (Jongh, 1938).

В литературе описано около 400 видов растений, у которых имеются описанные узелки на листьях. Из них у родов: ардисия (*Ardisia* Thunb.) — 30 видов, павета (*Pavetta* L.) — 244 вида, *Psychotria* L. — 42 вида, *Amblyanthopsis* и *Amblyanthus* D. C. — 5 видов, у *Dioscorea* L. — 1 вид и др. Бактерии, образующие узелки, у некоторых растений передаются через семена от поколения к поколению.

Согласно данным многих исследователей, все эти микробы-симбионты, обитающие в тканях корней или листьев зеленых растений, воздействуют на растения продуктами своей жизнедеятельности. Одни из них образуют и выделяют биотические вещества, активизирующие рост и развитие растений, другие, кроме того, фиксируют азот атмосферы и в связанном виде передают его растению.

Придавая столь большое значение упомянутым здесь бактериям и микоризным грибам как сожителям зеленых растений, обеспечивающим последних органической пищей, мы не можем не обратить внимания и на другие виды микроорганизмов, которые также имеют тесную связь с корневой системой растений, хотя эта связь носит иной характер. Мы имеем в виду ризосферную микрофлору.

Вокруг корней растений обитает огромное количество микроорганиз-

мов, особенно бактерий. Имеют ли они какое-либо влияние на процессы питания растений? Какое действие оказывают образуемые ими продукты жизнедеятельности, усваиваются ли эти продукты растениями и какую роль играют в развитии последних?

Если растения так хорошо используют продукты жизнедеятельности микробов-симбионтов, то почему они не могут пользоваться аналогичными веществами, образуемыми свободноживущими микроорганизмами?

По-видимому, различие заключается лишь в том, что в первом случае при симбиотическом взаимодействии растений с микробами, продукты метаболизма последних остаются внутри тканей, а во втором случае эти вещества образуются и накапливаются вне растения, в окружающем его субстрате, и чтобы стать достоянием растений, они должны поступить внутрь их, через корни или иным путем.

Многие считают, что проницаемость корневой системы для минеральных веществ отличается от проницаемости для органических соединений. В том и другом случае сосущая сила корней различна. Сосущая сила гетеротрофного растения-паразита Петров крест равна 22,7 атм, а сосущая сила корня растения-хозяина (*Prunus padus* L.) только 3,7 атм (Костычев, 1933).

Многие типичные автотрофные растения, сосущая сила которых является обычной, прекрасно усваивают органические соединения. Гутчинсон и Миллер (Hutchinson a. Müller, 1912), изучая поглощение азота проростками гороха, установили парадоксальный с точки зрения господствующего воззрения факт более быстрого усвоения органического азота, чем нитратного. Ими были испытаны многие азотистые органические соединения и во всех случаях был получен один и тот же результат.

Эти данные были подтверждены многочисленными исследователями (см. далее).

Как видно из изложенного нами материала, разделение растений по способу питания на автотрофных и гетеротрофных следует понимать условно. Каждому так называемому автотрофному растению присуща способность усваивать органические соединения в большей или меньшей степени.

Да и само понятие «питание», по-видимому, надо отличать от понятия «синтез органических веществ». Питанием «в истинном смысле этого слова следует называть совокупность всех тех процессов, которые объединяют непосредственное усвоение веществ живыми частями организма с того момента, когда органическое вещество приготовлено» (Любименко, 1923, стр. 180). Протекает этот процесс у всех организмов, принадлежащих как к растительному, так и к животному царству, однотипно. Все они питаются органическими соединениями. Чтобы построить живое вещество, все клетки, будь то клетки микробов, растений или животных, должны иметь готовые элементарные органические соединения или частицы их — кирпичики — азотистые и безазотистые, которые включаются в общий конструктивный процесс.

Различие в питании животных и растений состоит лишь в том, что первые получают готовое органическое вещество извне, а растения могут сами его синтезировать.

У растений, следовательно, процесс питания состоит из двух моментов: а) синтеза органического вещества из минеральных элементов: этот процесс Любименко считает подготовительным этапом, вовсе не обязательным для питания в тесном смысле этого слова; б) питания в собственном смысле, т. е. потребления или ассимиляции органических элементарных частиц для построения живого вещества; этот процесс протекает одинаково у растений и животных.

У растений и у микроорганизмов процесс питания может протекать по тому и другому типу, но каждый из них может быть выражен в разной степени в зависимости от видовых различий и условий существования.

Виноградский после своих блестящих исследований по хемотрофии микроорганизмов провел резкую грань между двумя видами питания, подразделив всех микробов на автотрофов и гетеротрофов. Лебедев же (1921), напротив, утверждал, что оба типа микроорганизмов отличаются один от другого не по характеру своего питания, а по способу получения ими энергии. Лебедев считает, что как автотрофы, так и гетеротрофы усваивают углекислоту, но первые черпают энергию за счет окисления неорганических веществ, а вторые — за счет окисления органических соединений. Этот ученый первый показал экспериментально, что гетеротрофы используют углекислоту. Его данные были подтверждены многими другими исследователями.

В настоящее время установлено, что свойство ассимилировать углекислоту присуще многим микроорганизмам-гетеротрофам, а Веркман даже считает, что вообще все организмы ассимилируют CO_2 и что ее усвоение является важной физиологической функцией, обеспечивающей синтез необходимых промежуточных продуктов обмена (Веркман и Вильсон, 1954).

Действие перегноя на рост растений

О положительном действии гумуса на рост и жизнедеятельность растений говорят многочисленные наблюдения и результаты точных лабораторных опытов.

Боттомлей (Bottomley, 1914) с сотрудниками выращивал ряску (*Lemna minor* L.) в питательном растворе Кнопфа с прибавлением малых доз водной вытяжки хорошо перепревшего (компостированного) торфа. Он получил следующие результаты: в чистом растворе без перегноя за 35-е сутки роста из 10 внесенных экземпляров ряски выросло 30, а при добавлении в раствор торфяной вытяжки — 132 экземпляра. Экземпляры растений, выросших в присутствии органических веществ, были значительно более крупными и более зелеными: сухой вес 100 экземпляров равнялся 50,5 мг, тогда как 100 экземпляров контрольных растений весили 29,4 мг. В последующих опытах Боттомлей (1920) показал, что торфяная вытяжка также положительно действует на некоторые другие растения — *Lemna minor* L., *Salvinia natans* All, *Limnobium stolonifer* L. Урожай сухой массы их при выращивании в присутствии торфяного перегноя был выше, чем в контроле.

Бактеризованный торф, хорошо перепревший, т. е. переработанный микроорганизмами, более заметно стимулирует рост растений, чем торф некомпостированный, естественный. На этом основании Боттомлей приготовил специальный землеудобрительный препарат — гумоген. Этот препарат при лабораторных экспериментах и в условиях полевых опытов давал положительный эффект. Препарат был запатентован и рекомендован для применения в сельском хозяйстве под разные культуры растений. Согласно рецепту на патенте к торфу при компостировании прибавлялся пептон для ускорения развития и повышения жизнедеятельности микроорганизмов. Для более быстрого разложения органического вещества торфа, к последнему прибавлялись и бактерии — азотобактер, клубеньковые и др. Зараженный торф выдерживался при температуре 25° в течение трех-четырех недель. После этого препарат был готов к употреблению.

Моккеридж (Mockeridge, 1917, 1924) повторила опыты Боттомлея и полностью подтвердила его данные. Она прибавляла к питательному раствору водные вытяжки бактеризованного и небактеризованного торфа и

выращивала ряску. Через 9 недель из 10 экземпляров у нее выросло: в контроле 249, в присутствии бактеризованного торфа — 3134, а в присутствии небактеризованного торфа — 1080 экз. Сухой вес 100 экз. ряски был: в контроле 6,5 мг, а в опыте с прибавкой гумуса торфа 19,5 мг.

В собственных исследованиях мы применяли хорошо перепревшие компосты, приготовленные из разных растительных остатков — из соломы житняка, пшеницы, овса, сена люцерны и др., а также хорошо перепревший навоз. Концентрированная водная вытяжка этих компостов и навоза прибавлялась к питательному минеральному раствору из расчета 5—10 капель на 100 мл среды, что составляет примерно 0,005—0,01 мг сухого вещества. Этот питательный раствор мы использовали как субстрат для выращивания в нем ряски, а также применяли его для удобрения песчаного субстрата, на котором выращивали растения — злаки и бобовые.

Ряска (*Lemna minor* L.) выращивалась в стерильных условиях в стеклянных сосудах, выставленных на окно рабочей комнаты. В контрольных сосудах среда не содержала вытяжки из компостов. Учет урожая производился на 85-е сутки. Подсчитывалось число выросших экземпляров и вес их сухой массы. Исходное число экземпляров растений в каждом сосуде было 10. Подбирались растения, равноценные по своему внешнему виду. Результаты этих опытов приведены в табл. 30.

Таблица 30
Влияние растительных компостов на рост ряски
(*Lemna minor* L.) (учет на 85-е сутки роста)

Компосты	Всего экз. в сосуде	Сухой вес, мг	
		всех растений	100 экз.
Контроль (без перегноя)	180	29	16
Компост житняка . . .	2500	800	32
„ пшеницы . . .	1200	324	27
„ овса	1800	540	30
„ клевера	2200	726	33
Навозная жижа . . .	1800	540	30

Как видно из этих данных, растения (ряска) в сосудах с органикой развивались значительно лучше. Растения были крупнее, имели более яркую зеленую окраску, корневая система была развита более мощно.

Разные компосты оказывают неодинаковое действие на рост ряски. Наибольший эффект был получен при воздействии компоста житняка и навозной жижи. Экземпляры растений в этом случае были наиболее мощными и развитыми. Вытяжка из компоста соломы овса по числу растений дала такой же эффект, как навозная жижа, но экземпляры в этом варианте опыта были меньших размеров. Наименьший эффект был получен в присутствии компоста соломы пшеницы.

Волькер (Voelcker, 1915) испытывал препарат Боттомлея в вегетационных сосудах и в полевых условиях на культуре гороха, овса и гречихи. Наибольшая прибыль урожая получена им у гречихи — 407%; по овсу эффект был слабее — 131%, а в опытах с горохом прирост наблюдался только по зеленой массе — 231%. Урожай зерна, наоборот, был ниже (87%), чем в контроле (100%). Примерно такие же данные получили Кларк и Роллер (Clark a. Roller, 1924). Ряска в стерильных условиях роста на питательном субстрате росла значительно хуже, чем в присутствии

компостированной массы. Наиболее обильное и мощное развитие ряски было в сосудах, куда добавлялись компостированный торф и навоз. Вытяжка из компоста люцерны дала наименьший эффект. В работе 1931 г. указанные авторы установили, что в присутствии бактерий компосты более эффективны, чем стерильные.

Эшби (Aschby, 1929) отмечает, что органические вещества компостированных растительных остатков хотя и не являются обязательными для роста растений (ряски), тем не менее оказывают большое влияние на развитие последних. Зегер (Saeger, 1925) при выращивании ряски вводил в питательный минеральный раствор щелочную вытяжку гумуса. Урожай получался в 2—3 раза больший, чем в контроле. Сопоставляя действие на рост растений гумуса с действием дрожжевого экстракта, он установил их равноценность.

Гиллитцер (Hillitzer, 1932) на основании собственных исследований и анализа литературных данных приходит к заключению, что перегной почвы и компосты стимулируют рост растений. Вещества гумуса, по его мнению, действуют специфически на корневую систему, ускоряя ее рост.

Ольсен (Olsen, 1930) провел несколько серий опытов по выращиванию ряски и подсолнечника в присутствии компостов и без добавления последних в питательный раствор. Своими опытами он подтвердил данные Боттомлея и Волькера. В присутствии малых доз перегноя (водных вытяжек бактеризованного торфа) как ряска, так и подсолнечник развивались значительно лучше, чем на чистом питательном растворе (раствор Детмера). Вес сухой массы ряски в опытном сосуде был 482 мг, а в контрольных — 189 мг; вес подсолнечника: в опытном сосуде 1,33 г, а в контрольном 0,80 г. В присутствии лимоннокислого железа положительное действие перегноя, по наблюдению автора, снижалось или совсем устранялось. На основании этого он считает действующим фактором в компостах и вообще в перегное и гумусе почвы определенные формы соединений железа.

Наши опыты с применением указанных выше компостов при выращивании сельскохозяйственных культур показали такие же положительные результаты. Мы выращивали пшеницу, рожь, райграс и клевер на чистом кварцевом песке, смоченном питательным минеральным раствором с примесью и без примеси водных вытяжек компостов. Дозировки компостов были такие же, как и в опытах с ряской.

Опыты проводились в стерильных условиях. Растения выращивались в течение 20—40 дней. После этого они вынимались с корнями из субстрата и подвергались анализу. Определялась общая масса по весу, высота стояния растений и общий их облик. Наиболее демонстративные результаты были получены в опытах с пшеницей и райграсом (табл. 31).

Как видно из таблицы, положительное действие компоста житняка и навоза на рост райграса и пшеницы выражено приблизительно в одинаковой степени. Все растения дали прирост в присутствии органики больший, чем в контрольных сосудах. Наибольшую прибавку мы получили у злаков; клевер реагировал на внесение органики слабее.

В другой серии опытов мы испытывали действие хорошо перепревшего навоза и свежей соломы. На 1 кг песчаного субстрата вносилось: навоза — 1,5 г, соломы — 20 г вместе с питательным минеральным раствором (раствор Кноппа). Опыты велись в стерильных условиях. Выращивались пшеница, овес и горох. Результаты с навозом такие же, как и в предыдущем опыте. В присутствии перегноя урожай овса был выше на 35%, пшеницы — на 25%, а гороха (зеленой массы) — на 42%. В присутствии вытяжек из свежей соломы урожай был такой же, как и в контрольных сосудах.

Таблица 31

Влияние перегнойных веществ на рост растений
(сухой вес в г)

Компосты	Пшеница		Райграс	
	высота расте- ния, см	вес, г	высота расте- ния, см	вес, г
Контроль (без органи- ки)	14,9	0,95	10,2	0,64
Житняк	18,5	1,63	12,6	0,98
Навоз	17,1	1,52	12,1	0,71

В одной серии опытов мы сопоставляли действие водной вытяжки свежей соломы житняка и вытяжки из перепревшей (компостированной) соломы этого же растения. Выращивался райграс. Сухой вес растения



Рис. 61. Активирующее действие компоста житняка на рост сеянцев сосны

в контрольных сосудах, куда не добавлялось органическое удобрение, составлял 0,5 г, в присутствии вытяжки свежей соломы — 0,7 г, а при наличии компостированного житняка — 1,1 г.

В опытах с сеянцами сосны нами было установлено, что малые дозы компоста житняка заметно стимулировали рост опытных растений. Последние были выше, чем контрольные, стебель у них был толще, иголки длиннее и более яркой окраски (рис. 61) (Красильников и Разницина, 1946; Разницина, 1942).

Честер и Стрит (Chester a. Street, 1948) выращивали салат в песке на полном питательном растворе с примесью и без примеси органических веществ. Были испытаны экстракты перегнойной почвы, водные растворы

гидролизата казеина и дрожжей. Все растворы содержали по 6,65 мг азота в 10 см³ среды. Урожай растения был таков:

	Вес сухой массы, г
в контроле (без органики)	0,157
с примесью почвенного перегноя	0,199
" гидролизата казеина	0,158
" дрожжевого экстракта	0,172

Швэби (Swaby, 1942) в своих опытах хотя и не получил прибавки урожая бобовых растений от органических веществ, но отмечает стимулирующую роль микробов в условиях нестерильного опыта.

По наблюдению Шаффита и Неймана (Schaffnit u. Neumann, 1953), компостированный торф оказывает стимулирующее действие на рост картофеля и на прорастание семян люцерны. Стимулирующий эффект они приписывают микроорганизмам, которые обильно развиваются в этих компостах.

Андреюк (1954) испытывал влияние специально приготовленных торфокомпостов на рост зерновых культур. Компосты готовились из торфа с примесью навоза — 25—50% и фосфорной муки — 1,5—2% по весу, затем инкубировались в лаборатории или в поле (в гуртах) в течение 4—7 месяцев и более. В отдельных опытах в компосты вносились культуры азотобактера, целлюлозных и других бактерий. Урожай озимой ржи при внесении этих компостов был в 2—2,5 раза выше, а урожай овса на 1,7—3 ц с гектара больше, чем в контроле (в контроле было 5,3 ц овса).

Положительное действие малых доз перегноя отмечают многие другие исследователи (Никишкина, 1948; Логвинова, 1939; Street, 1950 и др.). Обширные исследования Христовой (1948) показали, что растворы гуминовых кислот оказывают непосредственное воздействие на высшие растения. В ничтожно малых концентрациях (тысячные и десятитысячные доли процента) они вызывают ускорение роста и повышение урожая у пшеницы, овса, ячменя, сахарной свеклы, помидор и др. культур. Из испытанных автором растений лучше всех реагируют на перегнойные вещества картофель, помидоры, сахарная свекла. Хорошо отзывается на эти вещества пшеница, ячмень, овес, просо, кукуруза, рис, гречиха, житняк и люцерна. Слабо реагируют на гумус горох, маш, фасоль, чечевица, арахис, хлопчатник и кунжут; почти не реагирует подсолнечник, клеверина, тыква, кенаф и др. Наибольшая прибавка урожая растений под влиянием гуминовых веществ превышает прибавку урожая по эквивалентному набору минеральных удобрений на 10—50%. Действие гуминовых удобрений автор испытывал на разных почвах — подзолах, сероземах, черноземах, каштановых и др. Во всех случаях эффект был положительный.

Гуминовые вещества, по мнению Христовой, поступают в небольших количествах в растения и стимулируют там фенолазную окислительную систему, включаясь в общий обмен веществ растительного организма. Физиологическая функция перегнойных веществ сводится к улучшению кислородного питания. Следствием этого является увеличение поступления из субстрата элементов питания, активизация процессов синтеза живого вещества, усиление роста корней и надземных частей.

Наиболее сильная реакция на гуминовые вещества отмечается в молодом возрасте растений. При этом заметно ускоряется прирост корней и благодаря этому — рост всего растения.

Кок (Kock, 1955), отмечая положительное влияние перегнойных веществ на растения, объясняет это действием железа, которое находится в гумусе, что, однако, не подтверждается исследованиями других авторов.

Товарницкий и Ривкинд (1937), Товарницкий и Статковская (1938), Тиман, Лэн и др. (Thiman, Lane et al., 1938, 1939) применяли для предпосевной обработки семян овса, пшеницы и других растений в качестве стимуляторов роста мочу и дрожжевой экстракт.

В южной Италии моча рогатого скота широко применяется для предпосевной обработки семян зерновых культур (Зединг, 1955). Виртанен и Хаузен (Virtanen a. Hausen, 1933—1934) прибавляли к водным и песчаным культурам растений гороха дрожжевой экстракт. Цветение наступало на 5—10 дней раньше, урожай был на 50% выше, чем у контрольных растений. Авторы отмечали, что такой высокий эффект не наблюдается, если растения выращивались на почве, богатой перегноем. Объясняется это тем, что в перегнойных почвах имеется большое количество биотических веществ.

К приведенным в разделе данным следует присоединить и многочисленный материал по бактериальным удобрениям. Практика применения бактериальных землеудобрильных препаратов показывает во многих случаях определенный положительный эффект. Прибавка урожая от торфяного «азотогена» достигает 10—25%, а в отдельных случаях бывает и выше.

Землеудобрильный бактериальный препарат азотоген довольно широко применяется у нас в стране. Приготавливается он из культуры азотобактера на торфяной крошке. При этом подбирается торф соответствующего качества — не кислый и хорошо перепревший. При изготовлении препарата к торфу прибавляются легко усвояемые источники питания — органические вещества (сахар, спирт, свежесловичный жом и др.). Зараженный культурой азотобактера торф инкубируется при оптимальной температуре и влажности; для лучшей аэрации он часто перемешивается.

Инкубация длится 10—20 дней. За это время торфяная масса успевает хорошо прокомпостироваться. В ней обильно развивается не только азотобактер, но и многие другие бактерии, а также грибы и актиномицеты.

Количество неспорозных бактерий в период их максимального развития в хорошем препарате достигает нескольких миллиардов клеток, а азотобактера — от 100 до 200 млн. в одном грамме (табл. 32).

Таблица 32

Количественный состав микрофлоры в торфяном азотогене
(число клеток в тыс. на 1 г в период их максимального накопления)

Препарат	Бактерии		Микобактерии	Актиномицеты	Грибы
	спорон.	неспорон.			
Торф некомпостированный	100	40 000	1 000	1 500	750
Торф компостированный без азотобактера	1 500	5 500 000	1 000 000	3 500 000	150 000
Торф компостированный с азотобактером	1 700	7 500 000	1 500 000	3 200 000	250 000

Как видно из таблицы, бактеризованный и не содержащий азотобактера торф содержит равные количества микробов. Но общее число их значительно выше, чем в контрольном исходном торфе.

Групповой состав микрофлоры в компостах меняется по мере созревания последних. В первые дни инкубации обильно развиваются неспорозные бактерии рода *Bacterium* и *Pseudomonas* и грибы. При этом грибы

растут только на поверхности. Много микобактерий обнаруживается в компостируемом торфе. К концу компостирования или созревания препарата число бактерий и грибов уменьшается, вместо них начинают развиваться актиномицеты. Последних бывает так много, что они покрывают собой комочки торфа в виде бело-мучнистого налета, видимого простым глазом. По интенсивности развития актиномицетов можно судить о степени созревания компостов.

Анализы показывают, что такая же последовательность развития и смены микрофлоры и примерно в таких же количественных соотношениях отмечается в компостируемом торфе без азотобактера. Внесение последнего, впрочем, может изменить видовой состав неспорозных бактерий, но это отмечается только в отношении отдельных видов. Общий групповой состав не меняется.

Испытание компостированного и некомпостированного бактеризованного и небактеризованного торфа проводилось нами в вегетационных сосудах и на полях в течение ряда лет на разных растениях — зерновых и пропашных. Общий характер эффективности препаратов в полевых опытах иллюстрируется табл. 33.

Таблица 33

Сравнительное действие удобрительных препаратов на урожай растений

Вид бактеризации препарата	Кукуруза		Картофель		Свекла		Пшеница	
	ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%
Контроль	32,0	100,0	230	100	559	100	—	—
Азотобактер шт. 54	33,9	106,0	255	110,8	610	109	—	—
Азотоген торфяной	37,1	116,0	261	113,7	649	116	—	—
Компостируемый торф	36,7	114,7	263	114,3	639	114	—	—
Некомпостируемый торф	34,1	108,7	254	110,4	615	110	—	—

Как видно из таблицы, чистая культура азотобактера (музейный штамм № 54) менее эффективна, чем торфяной азотоген. Компостируемый торф без азотобактера дает примерно те же прибавки урожая, что и азотоген, приготовленный на торфе. Некомпостируемый торф, как отмечено выше, менее эффективен, чем компостируемый.

Такие данные мы получали при постановке опытов в разных условиях — на подзолах подмосковных полей, на сероземах Киргизской ССР и Таджикской ССР (Вахшская долина). В большинстве случаев азотоген, приготовленный на торфе, и хорошо прокомпостируемый торф без азотобактера дают одинаковую высокую прибавку урожая.

В ряде случаев бактеризованные компосты более эффективны, чем небактеризованные (табл. 34).

Многие исследователи полагают, что благоприятное действие перегноя, навоза, компостов обусловлено зольными элементами, находящимися в них. Наибольшее значение при этом придается азоту. Последний, по их мнению, и определяет в основном эффективность компостируемой массы и перегноя почвы. Чем больше в компостах азота, тем выше их эффективность. Азотистые вещества, по мнению сторонников такого взгляда, после минерализации органики превращаются в неорганические соединения и после этого становятся доступными для растений.

По нашим наблюдениям и литературным данным, действующее начало перегноя и компостов находится не в его питательных минеральных эле-

Таблица 34

Рост ряски в водной культуре в присутствии
малых доз бактеризованных компостов торфа

Условия опыта	Всего экзем- пляров	Сухой вес 100 экз., мг
Контроль (без компоста)	106	26
Компост небактеризованный	450	37
" бактеризованный культурами:		
<i>Az. chroococcum</i>	510	39
<i>Ps. fluorescens</i> № 14	580	38
" " № 15	85	27

ментах, а в органических соединениях, в биологически активных метаболитах микроорганизмов. Искусственно внесенные в тех же дозах минеральные удобрения не оказывают того действия, которое наблюдается от компостов.

Зольные элементы, получаемые при сжигании навоза, компостированного торфа или перегной почвы, тоже не дают такого эффекта, который получается от внесения органической массы. Нами проводились опыты с ряской в питательном растворе с прибавлением малых доз вытяжки из навоза, компоста и перегной. В других случаях прибавляли золу, полученную при сжигании таких же доз этих веществ. Результаты приведены в табл. 35.

Таблица 35

Влияние золы перегной на рост ряски
(*Lemna minor* L.)
(на 50-е сутки роста)

Опыт	Число экзем- пляров в со- уде	Сухой вес 100 экз., мг
Контроль	750	27
Навоз	1800	39
Зола навоза	850	33
Компост торфа, бактеризованный . .	1150	40
Зола его	900	31
Перегной почвы	1100	33
Прокаленная почва	700	29

Локхед и Текстон (Lochhead a. Thexton, 1952) отмечают то же самое. По их данным, зола компостов оказывает меньшее влияние на рост микробов, чем сами компосты.

Все это говорит за то, что наблюдаемый эффект стимуляции роста растений при воздействии перегнойной массы обусловлен не минеральной частью ее, а другими веществами.

Влияние перегноя на витаминность растений

Растительные компосты, навоз, гуминовые вещества не только активируют рост растений и повышают их урожай, но, что особенно важно, улучшают питательные качества последних. Растения, произрастающие на удобренных навозом полях, более богаты витаминами и другими ценными питательными веществами. Мак Карисон (Mc Carison, 1926) установил, что семена проса и пшеницы, собранные с унавоженных полей, содержат витаминов больше, чем семена, собранные с полей, получивших только минеральное удобрение. Животные, получавшие корм с унавоженных полей, были более устойчивы к инфекциям и выглядели более здоровыми, чем животные, которые получали корм полей неудобренных.

Роуланд и Вилькенсон (Roulands a. Willkenson, 1930) определяли витамины группы В в сене клевера, выросшего на полях унавоженных и на полях, не получавших навоза. В первом случае клевер содержал больше витаминов, чем во втором. Крысы, получавшие в рационе клевер, собранный с унавоженных полей, прибавляли в весе быстрее, чем крысы, которые получали клевер с неунавоженных полей. За 30 дней опыта первые прибавили в весе 110 г, вторые — 60 г.

Кларк (Clark, 1935) установил наличие более высокого содержания витаминов В и С в культуре ряски, выросшей в растворе с примесью перегноя, чем в ряске, росшей в чистом питательном растворе.

Нат с сотрудниками (Nath et al., 1927, 1932) показали, что органические вещества навоза и компостов, а равно рыбий жир и некоторые другие соединения усиливают рост растений и повышают содержание в них витаминов. Семена злаков, произраставших на унавоженных полях, более жизнеспособны, процент всхожести их выше, чем у семян, собранных с полей, получавших минеральные удобрения.

По данным Грэфа (Graff, 1928), травы — тимофеевка, овсяница, мятлики (*Phleum pratense* L., *Festuca rubra* L., *F. pratensis* Huds. и *Poa pratensis* L.) — содержали больше витаминов группы В при росте на почве, удобренной мочевиной, чем на почве, в которую вносились минеральные удобрения.

Антониани и Мончини (Antoniani и Monzini, 1950) анализировали растения, выросшие на полях, орошаемых сточными водами, и растения, которые росли на полях, орошаемых водой с примесью минеральных питательных солей. Содержание витамина В₁ у растений было в первом случае больше, чем во втором.

Леонг (Leong, 1939) сопоставлял влияние удобрения органического (навоза) и минерального на содержание витамина В₁ в тканях пшеницы и ячменя. У пшеницы содержание витамина было одинаковое в том и другом случае, у ячменя по навозу — в 2 раза выше, чем по полному минеральному удобрению (табл. 36).

Таблица 36
Содержание витамина В₁ в растениях в зависимости от удобрения
(мг на 1 г растительной массы)

Удобрение	Пшеница	Ячмень
Без удобрения (контроль) . . .	1,0	1,1
Навоз	1,2	2,0
Полное минеральное удобрение Р, К, Mg, NO ₃	1,2	1,1

Хэрни (Hugni, 1944, 1945) выращивал растения в песке на полном минеральном питании и установил, что в этих условиях образование тиамина протекает слабее, чем при выращивании в гумусированном субстрате.

В опытах Лебедева (1953) люцерна, выросшая на полях, удобренных навозом или компостами, содержала в период бутонизации 81 мг/кг каротина, а в растениях с неудобренных полей — 27 мг/кг.

Отт (Ott, 1937) отмечает также повышенное содержание витаминов в растениях, росших на полях, удобренных смесью органических и минеральных удобрений.

Гаммер и Майнард (Hammer a. Maynard, 1942), подводя итоги литературным данным, отмечают, что содержание витаминов в растениях меняется в зависимости от почвы и климатических условий — сезонности, возраста растений и др. Наибольшее значение они придают фактору питательности почвы, особенно наличию перегноя и вообще удобрений.

В последнее время большинство исследователей концентрирует внимание на источниках минерального питания растений как факторах, влияющих на содержание витаминов в растениях. Определяются витамины А, С, В₁, В₂ и другие в тканях многих растений (злаков, бобовых), произрастающих на полях, удобренных различными солями калия, фосфора, азота (Scheunert u. Wagner, 1938; Scharer u. Preissner, 1954 и др.).

При внесении в почву полного минерального удобрения урожай ягод черной смородины, по данным Степановой (1950), составлял 5185 кг/га. Общее содержание витамина С было 1827 мг/кг. На участке без внесения удобрений урожай ягод равнялся 3199 кг/га, витаминов оказалось 1599 мг/кг. По наблюдению Дьяковой (1945), внесение одной дозы азота повысило содержание каротина у овса с 10 до 28 мг, а тройной дозы азота — с 10 до 53 мг (в стадии выхода в трубку). При известковании почв также увеличивается накопление каротина в растениях. Недостаток калия в почве уменьшает синтез тиамин растений табака (Овчаров, 1955).

Некоторые авторы изучали изменение содержания витаминов в растениях в связи с внесением в почву микроэлементов. Мак Харгью (Mc Hargue, 1924) отмечает положительное действие марганца на накопление витамина В₁ в семенах пшеницы, ячменя, риса, томатов и в плодах цитрусовых. Гаммер (Hammer, 1945) приводит данные о влиянии микроэлементов на образование и накопление в растениях аскорбиновой кислоты и каротина.

Шарер и Прейзнер (Scharer u. Preissner, 1954) на основании своего опыта приходят к заключению, что чем полнее смесь удобрений, вносимая в почву, тем больше в растениях витаминов. Количество витаминов не всегда соответствует весовому показателю урожайности растений. Нередки случаи, когда большее содержание витаминов наблюдается при сравнительно невысоких урожаях. Например, при общем урожае ячменя в 4,3 г витамина В₁ содержалось 440 мкг, а при урожае 11,93 г — 390 мкг на 100 г зерна.

Значительное увеличение количества витамина В₁ в растениях авторы отмечают в опыте с внесением гранулированного фосфора. В слабо кислой суглинистой почве было получено: в контроле — урожай зерна 7,12 г, витамина — 558,7 мкг/100 г, при внесении NК + суперфосфат зерна — 24,5 г, витамина 796 мкг на 100 г зерна.

У бобовых растений наблюдалось наибольшее накопление витаминов, что объясняется деятельностью клубеньковых бактерий. Последние, развиваясь в ткани корня, образуют витамины, которые поступают из клубеньков в растения.

Шейнерг и Вагнер (Scheunert u. Wagner, 1939—1940) исследовали содержание витаминов В₁ и В₂ в семенах ржи и ячменя, произрастающих на

полях, удобрявшихся в течение многих лет, и на полях, вовсе не удобряемых. Сравнительные анализы не дали заметных различий.

Отсутствие эффекта от внесения минеральных и даже органических удобрений отмечают некоторые другие исследователи (Ноглеманн, 1925; Harris, 1934). Авторы не дают объяснения этому. Надо полагать, что в их опытах не было соответствующих условий для синтеза витаминов.

В литературе имеются указания на изменение состава аминокислот в тканях растений в связи с внесением под них удобрений. По исследованиям Шелдона и других (Sheldon, Blue and Albrecht, 1948), люцерна и некоторые другие растения, выросшие на удобренных полях, имели количественный и качественный аминокислотный состав, отличный от растений, выросших на не удобренных полях. Навоз дал наиболее высокие показатели содержания аминокислот.

Следует отметить, что большинство исследователей, изучая влияние минеральных удобрений на содержание витаминов в растениях, не учитывали роли и значения микрофлоры, особенно той, которая обитает в ризосфере.

Известно, что как органические, так и минеральные удобрения оказывают огромное влияние на жизнь микробов в почве. Последние, развиваясь, образуют различные биологически активные вещества, в том числе и витамины. Например, известно, что фосфорные и азотистые соли во многих почвах значительно усиливают развитие и накопление бактерий, грибов и актиномицетов. Вокруг комочков суперфосфата хорошо развиваются азотобактер, клубеньковые бактерии, некоторые виды из рода *Pseudomonas* и другие формы микробов.

Приведенный нами материал показывает, что растительные и животные остатки и вообще органические вещества оказывают благоприятное действие только после того, как они подвергнутся разложению и тщательной переработке микроорганизмами и превратятся в перепревшую или перегнойную массу. В этой массе действующими веществами являются уже не растительные или животные остатки, а в основном продукты метаболизма микроорганизмов, продукты вторичного синтеза.

Мы полагаем, что действующим началом в компостах, в навозе и вообще в перегное являются не минеральные элементы питания или, вернее, не столько они, сколько особые соединения органической природы. Эти соединения различны по своей природе и составляют особую группу так называемых биотических веществ.

БИОТИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА ПОЧВЫ

Из приведенного материала видно, что для улучшения роста растений требуются очень малые дозы органических веществ из перегной компостов и навоза.

Возникает вопрос, какие же из этих органических веществ являются активаторами роста растений.

Выше сообщалось, что органическая часть почвы состоит из очень сложных и разнообразных соединений, со специфическими и неспецифическими свойствами. Большая часть этих веществ, как указано выше, относится к гуминовым кислотам.

Кроме гуминовых кислот, в органической части почвы обнаружены многие другие соединения, в том числе вещества, обладающие свойствами биокатализаторов. Сюда относятся ферменты, витамины, ауксины, некоторые аминокислоты и другие биотические вещества.

Боттомлей (Bottomley, 1914—1920), Моккеридж (Mockeridge, 1924), Волькер (Voelcker, 1915), Кларк (Clark, 1935), Седжер (Saeger, 1925) и

другие в свое время высказывали предположение, что активирующее действие гумусированных землеудобрительных препаратов навоза и различных компостов — бактеризованных и небактеризованных обусловлено особыми веществами — «ауксимонами».

Ауксимоны действуют подобно биосу дрожжей. Анализ бактеризованного торфа выявлял в нем пуриновые основания. Последние обнаруживались и у азотобактера. Это дало основание Моккеридж заключить, что как в компостах, так и у азотобактера активирующими веществами оказываются одни и те же соединения.

В дальнейших исследованиях было показано, что действие перегноя обусловлено особыми веществами, вырабатываемыми микробами (Nath, 1932; Mc Carrison, 1926 и др.).

Энстид (Anstead, 1935) предложил назвать эти вещества фитаминами. По его мнению, фитамины образуются только микроорганизмами. Поступая в растения, они превращаются в витамины. Последние, попадая с пищей в тело животного и человека, претерпевают некоторые изменения и превращаются в гормоны. Гормоны и витамины удаляются из животного организма с мочой или экскрементами наружу, попадают в почву или в навоз, становятся достоянием микробов и превращаются снова в фитамины.

Таким образом, по мнению Энстида, фитамины, витамины и гормоны представляют собой видоизменения одной и той же субстанции.

Аналогичные взгляды высказывал Дайнеко (1939). Он утверждал, что между гормонами животных и витаминами нет различия, что они связаны между собой.

Связь между растительными и животными биокатализаторами отмечается многими исследователями. Однако говорить о круговороте их в природе нет оснований.

Локхед и Чэз (Lochhead a. Chase, 1943) пытались выявить природу активирующего вещества перегноя. Они получали вытяжки из перегнойной почвы и подвергали их различной обработке — экстракции органическими растворителями, адсорбции углем и другими адсорбентами и последующей элюции. Опыты показали, что зола перегноя и компостов не оказывала никакого действия на рост растений и микроорганизмов. Из 63 культур микробов только одна развивалась в присутствии золы компостов. Экстракты же компостов и почвенного перегноя действовали положительно. Наибольшая эффективность получалась от ацетонового экстракта. В присутствии его 26 культур развивались хорошо, 26 удовлетворительно и только 11 культур не росли. Спиртовая и эфирная вытяжки давали хорошие показатели. Фильтраты и элюаты с угля каждый в отдельности давали слабый эффект, а в смеси — действовали на рост микробов значительно сильнее.

Элисон и Гувер (Allison a. Hoover, 1936) отмечали положительное действие гуминовых кислот на рост и активность клубеньковых бактерий. Они установили в гумине наличие особого вещества, которое назвали фактором «R», или коэнзимом.

Робинсон и Эндингтон (Robinson a. Endington, 1946) обнаружили в почвах биотическое вещество флюорин. Это вещество, по их наблюдению, поглощается растениями в заметных количествах.

Паркер-Родс (Parker-Rodes, 1940) обнаружил в почве ауксины. Количество их бывает различным в зависимости от свойств почв. В удобренных навозом почвах количество ауксинов было 0,200 $\mu\text{g}/\text{kg}$, а в бедных, неудобренных почвах — всего 0,06 $\mu\text{g}/\text{kg}$. В почвах с минеральным удобрением этих веществ меньше (0,09—0,106 $\mu\text{g}/\text{kg}$). В процессе компостирования почва обогащается ауксинами. Простерилизованная почва содержала 0,042 $\mu\text{g}/\text{kg}$ ауксинов, а после 6 суток инкубации в вегетационном домике в

благоприятных условиях влажности и температуры количество их увеличилось до 0,146 мг/кг.

Вильямс, Стюарт, Кейес и Андерсон (Williams, Stewart, Kejes a. Anderson, 1942) находили в почвах ауксины в больших дозах, чем Паркер-Родс. По их данным, в горизонте *A* плодородных почв содержится до 175 мг/кг, а в неплодородных — 40—60 мг/кг. В горизонте *B* ауксины не были обнаружены.

Хаменс (Hamense, 1946) при помощи более совершенных методов анализа обнаруживал в почвах в 100 раз большее количество ауксинов, чем его предшественники. По его данным, в почвах находится от 160 до 450 мг/кг ауксинов (Schmidt, 1951 и Hamense, 1946).

Стюарт и Андерсон (Stewart a. Anderson, 1942) установили, что в плодородных почвах ауксинов вполне достаточно для стимуляции роста растений. Хаменс (Hamense, 1946) нашел в разных почвах 0,16—0,045 мг эквивалентов β-индолилуксусной кислоты в 1 г сухого вещества почвы. Содержание ауксинов увеличивается после внесения органического удобрения, затем через некоторое время оно падает ниже обычного уровня, а несколько позже снова повышается до нормального для данной почвы уровня. По наблюдению автора, химически чистые препараты ауксинов недолго сохраняются в почве.

По Мацкову (1954) химические препараты 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты сохраняются в почве в течение всей зимы (5—6 месяцев). Другой стимулятор роста — гетероауксин (β-индолилуксусная кислота) не сохраняется в течение указанного срока.

Ауксины обнаруживали в почвах также Робертс И. и Робертс Е. (Roberts I. a. Roberts E., 1939) и некоторые другие исследователи.

Кроме ауксинов, почвы содержат также многие другие биотические вещества — витамины, биотин, никотиновую, пантотеновую, фолевую кислоты, аминокислоты, различные факторы роста — *R*, *Z*, *X* и др. Эти вещества находили в почвах в следующих количествах:

тиамин	0,29— 1,93 μg	Roulet et Schopfer, 1950 Schopfer, 1943
рибофлавин	9,0 —980,0 μg	Schmidt a. Starkey, 1951 Carpenter, 1943
биотин	23,0 — 62,0 μg	Roulet et Schopfer, 1950
витамин B ₆	Не указаны	
витамин B ₁₂	0,2 — 1,5 μg	Robbins, Hervey a. Stebbing 1951, 1952
инозит	Не указаны	
никотиновая кислота	"	Roulet, 1948.
парааминобензойная кислота	"	" "
пантотеновая кислота	"	" "
фолевая кислота	"	" "
фактор X	"	Lochhead a. Texton, 1950.
неизвестный фактор	"	" "

Кроме целых молекул витаминов, в природе встречаются отдельные частицы, или осколки их, оказывающие на ряд организмов такое же действие, как и целые молекулы, например пиримидин, тиазол и др. (Lilly a. Leopian, 1939).

Мы находили витамины в разных почвах; как правило, их больше там, где интенсивней протекают микробиологические процессы. Так, в черноземах их больше, чем в подзолах (табл. 37).

Окультуренные почвы содержат витаминов больше, чем почвы целинные.

Таблица 37

Содержание витаминов и бактерий в разных почвах

Почвы	Рибо- флавин	Тиамин	Био- тин	Бактерии, млн/г
	мг на 100 г почвы			
Чернозем (Молдав- ская ССР) . . .	98,0	4,5	45,0	1500
Подзол (Москов- ская обл.) . . .	5,0	1,2	25,0	0,5

Содержание витаминов в почве обусловлено не только степенью окультуренности, но и характером растительного покрова. Растения, способствующие более обильному развитию микроорганизмов, как правило, накапливают в почве больше биотических веществ. В сероземах Средней Азии наибольшее количество биотических веществ мы обнаружили под 2—3-летней люцерной, меньше — под хлопчатником и совсем мало — на целине — богаре (табл. 38).

Таблица 38

Содержание витаминов и микроорганизмов в почвах Средней Азии под разными растениями

Почва	Тиамин	Биотин	Микроор- ганизмов, млн/г
	мг на 100 г почвы		
Целина, долина р. Вахш	1,5	10,0	0,5
Целина	0	+	0,1
Окультуренная (люцерна 2-лет- няя)	6,5	38,0	4500
Окультуренная (хлопчатник, старопашка)	3,0	18,0	1500

По данным Шавловского (1954, 1955) в почве под картофелем содержится 0,5 мкг/кг биотина, а под клевером — 1,3 мкг/кг. Во Львовской обл. в серолесных почвах и оподзоленном черноземе при анализе автором получены следующие данные (табл. 39).

Таблица 39

Содержание витаминов в почвах под разными растениями, в мкг/кг

Почвы	Биотин	Рибофла- вин	Никоти- новая кис- лота
Серолесная под пшеницей . . .	0,3	4,0	100,0
То же, под травами	0,7	7,0	230,0
Оподзоленный чернозем под пшеницей	0,8	10,0	280,0
То же, под травами	1,5	14,0	350,6

В почве, примыкающей к корневой системе, биотических веществ больше, чем вне ризосферы. В 1 кг почвы удобренных полей опытной станции

Долгопрудное (Московской обл.) мы находили в ризосфере пшеницы: тиамин — 10 мкг, рибофлавин — 150 мкг, биотин — 35 мкг; вне ризосферы: тиамин 1,2 мкг, рибофлавин — 25 мкг, биотин — 3 мкг; в ризосфере табака тиамин найдено 10—15 мкг, а вне зоны корней — 1,5—4 мкг на 100 г почвы.

По данным Шавлювского, в ризосфере гречихи содержится в 2 раза больше витаминов, чем вне корневой зоны. На двадцатые сутки роста было обнаружено:

	в ризосфере, мкг/кг	вне зоны корней, мкг/кг
никотиновой кислоты . . .	600	260
биотин	2	0,5
витамина В ₆	8	—

Повышенные концентрации витаминов в ризосфере отмечает Руле (Roulet, 1954). В верхнем горизонте почвы биотические вещества находятся в более высоких концентрациях, чем в нижележащих слоях. Наибольшая концентрация их обнаруживается в верхнем слое (0—20 см) (табл. 40).

Таблица 40

Распределение витаминов в почвах по горизонтам (мкг на кг)

Почва	Горизонт, см	Тиамин	Биотин
Подзол Московской обл. под 2-летним клевером	0—20	2,3	14
	20—30	0	3,0
	50—70	1,9	8,0
	80—100	0	0
Серозем Вахшской долины под 3-летней люцерной	0—20	5,6	42
	30—40	1,8	14
	45—60	2,4	21
	70—90	1,1	4,2

В некоторых почвах на глубине 60—70 см отмечается небольшое повышение содержания биотических веществ.

Пониженные концентрации витаминов в глубоких слоях почвы отмечают некоторые другие исследователи. Руле и Шопфер (Roulet et Schopfer, 1950) приводят следующие данные о распределении витаминов по горизонтам (на 100 г почвы):

горизонт, см	тиамин, мкг	биотин, мкг
10	1,93	62
20	0,86	39
30	0,62	27
50	0,29	23

Названные авторы находили витамины — тиамин и биотин даже на глубине 2,0—8,5 м.

Лилли и Лиониан (Lilly a. Leonian, 1939) нашли в почве значительные количества тиамин и биотин, а также витамин В₁ и его компоненты — тиазол и пиримидин, которые концентрируются в поверхностном слое почвы. На глубине 60 см они не были обнаружены. Уест и Вильсон

(West a. Wilson, 1938, 1939) нашли тиамин и биотин в прикорневой почве табака и льна.

По исследованиям Шмидта и Старки (Schmidt a. Starkey, 1951) в почвах обнаруживается рибофлавин, содержание которого может быть различным в зависимости от плодородия почв, от растительного покрова и т. п. В почвах под лесом авторы обнаружили 500 $\mu\text{г}$ указанного витамина, а в пахотных, мало плодородных почвах около 10 $\mu\text{г}$ на 100 г.

При внесении в почву органических удобрений в виде соломы, травы или сахара количество рибофлавина повышается. Чем больше внесено органических веществ, тем выше концентрации витамина в почве. Например,

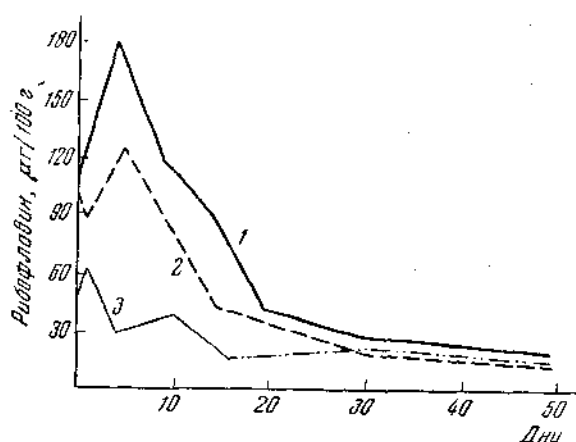


Рис. 62. Образование рибофлавина в почве при разных дозах внесения органики (травы люцерны):

1 — 15%; 2 — 10%; 3 — 5%

при внесении травы в почву в количестве, составляющем 15% от веса последней, найдено около 200 $\mu\text{г}$ рибофлавина, при внесении 10% — около 120 $\mu\text{г}$, а при 5% — не более 60 $\mu\text{г}$ на 100 г почвы (рис. 62).

К концу вегетации, в августе — октябре в почве появляется значительно больше витаминов, чем в весенние месяцы. Если весной рибофлавин обнаруживался в количестве 80—300 $\mu\text{г}$, то осенью его было 600—980 $\mu\text{г}$ на 100 г.

Руле (Roulet, 1954) нашел, что в поверхностном слое почвы ботанического сада количество биотина

увеличивается осенью и уменьшается зимой и весной.

Почвы болотные и лесные, по наблюдению того же автора, содержат больше витаминов, чем даже огородные луговые почвы.

Количество биотических веществ в почвах постоянно меняется, в зависимости от внешних условий: температуры, влажности, времени года и пр.

Витамины сохраняются в почвах различное время, что также зависит от почвенных и климатических условий. По наблюдению Стюарта и Андерсона (Stewart a. Anderson, 1942), ростовые вещества могут пребывать в сухой почве в течение трех-четырех лет. По данным Шмидта и Старки, в свежей почве на третьи сутки сохраняется 50% рибофлавина; пантотеновая кислота полностью разрушается через сутки.

К факторам роста высших и низших растительных организмов могут быть отнесены некоторые аминокислоты. Растения синтезируют эти аминокислоты так же, как они синтезируют витамины, но тем не менее наблюдается положительная реакция на добавление в субстрат малых доз аминокислот.

Нильсен и Гартелиус (Nielsen a. Hartelius, 1938) испытали 34 аминокислоты. 6 из них — β -аланин, аспарагин, аспарагиновая кислота, глутаминовая кислота, лизин, аргинин — заметно ускоряют рост низших организмов. Наиболее сильное влияние оказывает β -аланин. Достаточно 5 $\mu\text{г}$ β -аланина в 50 мл среды, чтобы ускорить развитие и повысить урожай сухой массы на 66%. Максимальная стимуляция обнаружена при концентрациях 1:100 000. Аргинин действует активирующе при разбавлении 1:20 000; а лизин — 1:4 000. Глутамин оказывает положительное действие на рост организмов в дозе 1:1000. Вещества в таких дозах могут

рассматриваться уже как источники питания. Остальные аминокислоты — аспарагин и др. действуют в еще более высоких концентрациях и являются уже не факторами роста, а источниками прямого питания.

Количество аминокислот в почвах различно, оно зависит от свойств последних и климатических условий. Чем плодородней почва, тем больше в ней этих соединений. Концентрация аминокислот определяется интенсивностью их поступления и длительностью сохранения.

Приведенный перечень не включает всех биотических веществ почвы. В ней, как и в других природных субстратах, надо полагать, имеются многие другие, неизвестные нам соединения, которые действуют на организмы как биокатализаторы, повышая их жизнедеятельность.

Локхед и Текстон (Lochhead a. Thexton, 1940, 1950, 1952) обнаружили в почве активирующие вещества неизвестной природы, которые не могут быть заменены обычными веществами роста.

Происхождение биотических веществ почвы

Столь большое разнообразие биотических веществ в почве обязано своим происхождением деятельности растений и микробов.

Образование биотических веществ растениями. Выше сообщалось, что корни многих растений при жизни выделяют вещества, стимулирующие рост организмов. Например, семена заразики прорастают только вблизи корней подсолнечника, льна, кукурузы, сои и некоторых других растений. Корневые выделения этих растений активизируют рост проростков заразики. Активирующий фактор термостабилен, не разрушается при кипячении и длительном высушивании (Барцинский, 1935; Бейлин, 1941).

Ипомея, по наблюдению Голубинского (1950), стимулирует прорастание семян дыни. Пыльцевые зерна покрытосемянных, по данным того же автора (1946), взаимно стимулируют друг друга при прорастании, выделяя активирующие вещества.

Тимонин (Timonin, 1941) установил в корневых выделениях льна наличие тиамин и биотина. По его мнению, эти витамины корневых выделений в значительной степени способствуют развитию и накоплению в ризосфере микроорганизмов.

Уест (West, 1939) нашел в корневых выделениях льна и табака тиамин и вещества биоса.

Мешков (1952) установил наличие биотина и тиамин в корневых выделениях кукурузы и гороха. По его наблюдению, этих веществ выделяется через корни тем больше, чем интенсивней рост растений. Кукуруза выделяет больше биотина, а горох — тиамин. На один грамм сухой массы растений в корневых выделениях содержится: у кукурузы — 0,5402 мкг тиамин и 0,2308 мкг биотина, у гороха — 0,6634 мкг тиамин и 0,2658 мкг биотина.

По нашим наблюдениям, горох, пшеница и кукуруза в раннем периоде роста выделяют биотических веществ больше, чем в период плодоношения (табл. 41).

Если выращивать растения в продуваемом растворе, то этих веществ выделяется больше, чем в растворе, содержащем мало кислорода. Например, у пшеницы в первом случае мы имели 0,21 мкг, а во втором — 0,11 мкг тиамин и соответственно 0,8 мкг и 0,6 мкг биотина в 1 см³ среды.

В литературе имеется ряд указаний на то, что в небольших количествах витамины выделяются в субстрат прорастающими семенами разных растений (Мейсель, 1950; Schöpfer, 1943).

В почву биотические вещества могут попадать также вместе с разлагающимися растительными остатками. Растения, как известно, содержат

Наличие витаминов в корневых выделениях растений
($\mu\text{г}$ на 1 мл питательного раствора)

Растения	На 10-е сутки роста		Через 45 дней роста	
	тиамин	биотин	тиамин	биотин
Пшеница	0,1	0,6	0	0,1
Кукуруза	0,2	0,5	0	0
Горох	0,5	1,5	0,1	0,7

значительные количества разнообразных соединений, стимулирующих рост и развитие организмов. Так, например, по данным Бурхольдера и др. (Burcholder et al., 1944) в тканях растений содержится тиамин: у сои — $47\text{--}61 \times 10^{-7}$, у ячменя — $28\text{--}51,8 \times 10^{-7}$, у кукурузы — $17,6\text{--}31,2 \times 10^{-7}$ моля на 1 кг семян. В надземных частях тиамин больше, чем в корнях: в листьях кукурузы обнаружено $17,6\text{--}30,2 \times 10^{-7}$, а в корнях — $4,06\text{--}9,78 \times 10^{-7}$ моля на 1 кг сухой массы.

В растениях обнаружены ауксины, витамины группы В, биос, витамины Д, К, С, Н, Р, пантотеновая, парааминобензойная и никотиновая кислоты, производные пурина, различные гормоны и пр. (Зединг, 1955; Овчаров, 1955 и др.).

Много биотических веществ выделяется с экскрементами животных и человека. Например, с мочой человек выделяет ежедневно 60 $\mu\text{г}$ тиамин, 600 $\mu\text{г}$ рибофлавина, 626 $\mu\text{г}$ инозита, много пантотеновой кислоты и других соединений (Мейсель, 1950). В кале человека и животных находят витамины группы В, пантотеновую, никотиновую, фолиевую кислоты и другие вещества. Как показывают исследования, эти вещества образуются микрофлорой кишечника (Перетц, Грязнов и Агibalова, 1948; Непомнящая, 1950; Najjar и др., 1943—1950; Перетц, 1955). В почву витамины и другие вещества поступают и вместе с навозом. По данным Боннера и других (Bonner et al., 1938) на 1 кг навоза приходится 130 $\mu\text{г}$ тиамин. В навозе обнаружены также рибофлавин, пантотеновая, никотиновая кислоты и другие вещества, активирующие процессы роста. Зауерланд (Sauerland, 1948) находил значительные количества ростовых веществ типа биоса в навозе, кале и моче рогатого скота. Количества эти колеблются по сезонам года. Больше всего их в летние месяцы, зимой их меньше. Содержание ростовых веществ в навозе и кале животных меняется также в зависимости от качества корма.

Все эти вещества попадают в почву от случая к случаю и в общем балансе биотических веществ почв составляют небольшую часть. Основным же фактором обогащения почв этими веществами являются микроорганизмы.

Микроорганизмы, образующие биотические вещества

Способность микроорганизмов образовывать биотические вещества была известна издавна.

Вильдерс (Wildiers, 1901) установил наличие активирующих веществ в культурах дрожжей. Эти вещества были названы автором биосом. Спустя 15—20 лет они привлекли внимание разных специалистов. Их начали находить в различных органических субстратах, в тканях растений и в культурах многих микробов.

Исследования показывают, что биотические вещества образуются разными микроорганизмами — бактериями, грибами, дрожжами, актиномицетами и др. (Мейсель, 1950; Иерусалимский, 1949; Кудряшов, 1948; Букин, 1940; Стефенсон, 1951; Schorfer, 1943).

По способности образовывать биотические вещества микроорганизмы подразделяются на аукоавтотрофы и аукогетеротрофы. Первые образуют все необходимые для роста вещества сами и благодаря этому могут развиваться на синтетических авитаминозных средах; вторые не образуют или, вернее, образуют не все биотические вещества и не растут на авитаминозных средах.

Среди почвенной микрофлоры способность образовывать различные активирующие рост вещества присуща очень многим, если не всем видам бактерий.

К активным образователям биотических веществ относятся бактерии-хемосинтетики, которые могут развиваться на чистых минеральных, совершенно авитаминозных средах и обладают способностью синтезировать органические вещества за счет углекислоты воздуха. Например, в культуре представителя тионовых бактерий *Thiobact. thiooxidans* обнаружены биотин, тиамин, рибофлавин, пантотеновая кислота, никотиновая кислота, витамин В₆ и некоторые другие соединения (О'Кэп, 1942). Эти бактерии и другие подобные им хемосинтетики — нитрификаторы, водород-окисляющие, метан-окисляющие — полностью обеспечивают себя биотическими веществами. Не будь этой способности, они не смогли бы существовать на минеральных средах.

Энергично образует витамины группа бактерий, не ассимилирующих СО₂, но хорошо развивающихся на синтетических авитаминозных средах с углеродистым источником питания. К таким бактериям относится большая часть почвенной микрофлоры — азотобактер, клубеньковые бактерии, представители рода *Pseudomonas*, рода *Bacterium*, олигонитрофилы, микобактерии и др.

Бойсен-Иенсен (Boysen-Jensen, 1931) обнаружил синтез гетероауксина у 16 видов бактерий, среди которых были *Ps. radiobacter*, *Bact. denitrificans*, *Bac. mycoides*, *Bac. subtilis*, *Bacterium* sp. и др. Разницына (1938) с помощью колеоптильного метода установила образование того же вещества у разных представителей бактерий и микобактерий. По способности продуцировать ауксины микроорганизмы отнесены ею к трем группам: а) бактерии, которые не образуют этих веществ или образуют их очень мало — *Mycob. rubrum*, *Az. vinelandii*, *Bac. mycoides* и др., б) бактерии средней активности — *Az. agile*, *Az. chroococcum*, шт. 31, 35, *Bact. coli*, *Mycob. luteum*, *Ps. fluorescens*, шт. F 24 и др., в) бактерии, образующие большие количества ауксинов — *Bact. proteus*, *Ps. fluorescens*, шт. 21, *Az. chroococcum* шт. 54, *Mycob. album* и др.

Робертс И. и Робертс Е. (Roberts I. a. Roberts E., 1939) изучали способность к образованию гетероауксина у бактерий, грибов и актиномицетов. Из 150 исследованных культур это вещество синтезировали 99, причем наиболее активными продуцентами, по их наблюдению, являются бактерии и актиномицеты. Гетероауксин находили у разных видов неспоросных бактерий азотобактера — *Az. chroococcum*, у *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Vibrio*, микобактерий и многих других бактерий.

В культурах бактерий обнаруживается в больших или меньших количествах, кроме ауксинов, и ряд других биотических соединений: тиамин, рибофлавин, витамин С, витамин К, витамин В₆, витамин В₁₂, инозит, биотин, парааминобензойная, никотиновая, пантотеновая, фолиевая кислоты, провитамин D₂, α- и β-каротин, фактор R, фактор Z и др. (Детинава, 1937; Lee a. Burris, 1943; Jones a. Greaves, 1943; Burton a. Lochhead, 1951; Lochhead, 1952; Lochhead a. Burton, 1955). Так, у клубеньковых бактерий

обнаружена способность синтезировать тиамин, рибофлавин, пантотеновую кислоту, витамин В₁₂ и др. (Burton a. Lochhead, 1951; West a. Wilson, 1938, 1939). Эти витамины, а также некоторые другие находили у азотобактера *Az. chroococcum*, у разных видов и штаммов рода *Pseudomonas*, у микобактерий. В последние годы у многих бактерий и особенно у актиномицетов обнаруживают витамин В₁₂. Некоторые из этих организмов — *Mycob. propionicum*, *A. rimosus*, *A. aureofaciens* и др. используются для промышленного получения данного витамина. По нашим наблюдениям витамин В₁₂ синтезируют примерно 90—95% всех выделяемых из почв актиномицетов (Красильников, 1954в), а по данным Даркена (Darken, 1953) — 64—66%.

Ямагучи и Узамы (Yamagutschi a. Usami, 1939) нашли витамин В₂ у 15 культур бактерий (*Bac. subtilis*, *Bac. mesentericus*, *Bac. mycoides*, *Bact. prodigiosum*, у микрококков и др.).

Лэнди и др. (Landy, Larkum a. Oswald, 1943) обнаружили в культурах 35 видов бактерий парааминобензойную кислоту (у *Bact. proteus*, *Ps. pyocyanea*, *Bact. aerogenes*, *Bac. subtilis*, *Bac. megatherium*, *Mycob. diphteriae*, *Mycob. stercosis* и др.).

Геррик и Алексополус (Herrick a. Alexopoulos, 1943) установили наличие тиамина в культурах 22 видов бактерий и актиномицетов.

По данным Шмидта и Старки (Schmidt a. Starkey, 1951), из 150 исследованных почвенных бактерий и актиномицетов 99 видов образуют гетероауксин. Из 75 культур бактерий 22 продуцируют витамины на синтетических средах.

В наших исследованиях почвенной микрофлоры были изучены 192 культуры бактерий, выделенных из разных почв Советского Союза. У этих

Таблица 42
Биотические вещества у бактерий

Бактерии	Число испытанных культур	Число культур, образующих	
		витамин В ₁	гетероауксин
<i>Bac. subtilis</i>	18	10	10
„ <i>mesentericus</i>	15	12	5
„ <i>sp.</i>	13	3	1
<i>Ps. fluorescens</i>	8	8	8
„ <i>denitrificans</i>	12	10	12
„ <i>mycolytica</i>	3	3	3
<i>Bact. coli</i>	2	0	0
„ <i>proteus</i>	2	0	0
„ <i>liquefaciens</i>	8	5	3
„ <i>sp.</i>	13	6	8
<i>Rhizobium trifolii</i>	15	10	0
„ <i>phaseoli</i>	15	12	0
„ <i>leguminosarum</i>	8	6	0
<i>Az. chroococcum</i>	16	16	10
„ <i>vinelandii</i>	4	4	2
<i>Mycob. album</i>	12	7	6
„ <i>citreum</i>	10	10	8
„ <i>rubrum</i>	3	0	0
<i>Microc. albus</i>	3	0	0
„ <i>flavus</i>	5	1	1
„ <i>aureus</i>	6	0	0

бактерий определялась способность синтезировать витамин В₁ и гетероауксин. Результаты приведены в табл. 42. Из данных таблицы видно, что более половины культур образуют витамин В₁ и почти 40% — гетероауксин.

Шавловский (1954, 1955) исследовал культуры бактерий (*Ps. fluorescens*, *Ps. aurantiaca*, *Bact. herbicola* и *Ps. radiobacter*), обитающих в ризосфере растений. Эти бактерии выращивались на синтетической среде определенного состава, и через 8 суток производился анализ на содержание витаминов в клетках бактерий и в субстрате. Результаты приводятся в табл. 43.

Таблица 43

Количество витаминов, образованных разными бактериями,
мг (на 8-е сутки роста)

Бактерии	Тиамин		Никотин. к-та		Рибофлавин		Биотин	
	в 10 мл среды	в 1 г сух. кл.	в 10 мл среды	в 1 г сух. кл.	в 10 мл среды	в 1 г сух. кл.	в 10 мл среды	в 1 г сух. кл.
<i>Ps. aurantiaca</i>	4,0	203	7,0	355	1,8	91	3,2	162
<i>fluorescens</i>	0,2	23,3	4,4	511	0,14	162	0,18	20,9
<i>radiobacter</i> II	0,4	6,2	5,2	80,2	2,8	43	3,0	46
" III	0,3	13,2	4,0	176	3,6	158	0,6	26
<i>Bact. herbicola</i>	0,05	14,7	1,6	470	0,04	11,7	0,03	8,8

Много продуцентов биотических веществ известно и среди грибов. Так, например, тиамин был обнаружен в культурах *Aspergillus niger*, *A. oryzae*, *Penicillium glaucum*, *Mucor racemosus*, *Mucor mucedo*, некоторых видов *Phytophthora*, *Rhizopus*, *Fusarium* и др., затем в культурах многих дрожжевых организмов: *Torula utilis*, *Sacchar. cerevisiae*, *Sacchar. logos*, *Endomyces vernalis*, *Willia anomala* (Билай, 1955; Гойман, 1954; Букин, 1940 и др.).

В почвах найдены грибы, образующие витамин В₂, причем некоторые виды образуют его так много, что используются даже в производстве, например *Candida* (*Oidium*), *Guilliermondella*, *Eremothecium ashbyi* (Диканская, 1951). У многих грибов найден биотин, пантотеновая, никотиновая, парааминобензойная кислоты, витамин С, витамин К и другие вещества (Мейсель, 1950).

Рогоза (Rogosa, 1943) обследовал 114 культур разных дрожжей *Torula sphaerica* (26 шт.), *T. cremoris* (20 шт.), *Sacch. fragilis*, *Monilia pseudotropicalis*, *Mycotorula lactis*, *Sacch. anamensis*, *Torulopsis kefir*, *Torula lactosa*, *Zygosaccharomyces lactis* и др. У всех перечисленных видов дрожжей обнаружен витамин В₂ в количестве 0,6—0,11 мкг в 1 мл синтетической среды.

Биотические вещества найдены и у микоризных грибов. По наблюдению Шафштейна (Schaffstein, 1938), микоризные грибы орхидей вырабатывают вещества роста, которые необходимы для нормального развития растения-хозяина.

Биотические вещества в почве образуются также и водорослями. Выше сообщалось, что эти организмы довольно широко распространены в почвах. Нередки случаи, когда водоросли обильно развиваются на поверхности почвы, образуя видимый простым глазом синевато-зеленый налет.

Известно, что водоросли в процессе жизнедеятельности выделяют в субстрат различные органические вещества — продукты метаболизма (Горюнова, 1950). Среди этих продуктов имеются и биотические вещества.

Ондрачек (Ondratschek, 1940) обнаружил среди выделений водорослей *Hormidium bortowi*, *H. flaccidum*, *H. nitens* и *H. stoechidium* аскорбиновую кислоту (витамин С). Зеленая водоросль *Chlorella*, по наблюдению Лилли и Леолиана (Lilly a. Leonian, 1941), образует гетероауксин.

Большинство почвенных микроорганизмов обладает частичной ауко-автотрофностью, т. е. нуждается только в некоторых биотических веществах. Например, *Clostridium butyricum* нуждается только в биотине, все остальные вещества он синтезирует сам. Некоторым видам бактерий недостает только тиамина или только пантотеновой кислоты. По данным Бурхольдера и других (Burcholder, Mc Weigh a. Mayer, 1944), из 163 культур дрожжей 87% потребляют биотин, 35% тиамин и пантотеновую кислоту, а 12% нуждаются только в инозите.

Имеется немало микробов, которые синтезируют не полную молекулу витамина, а одну из составных частей ее. Например, некоторые организмы образуют только тиазол или только пиримидин — компоненты витамина В₁. Следовательно, для первых требуется добавка в среду пиримидина, а для вторых — тиазола.

В почве нередко встречаются виды микроорганизмов, которые нуждаются в β-аланине, дестинбиотине, пимелиновой кислоте и некоторых других соединениях — компонентах тех или других молекул биотических веществ (Мейсель, 1950; Иерусалимский, 1949; Стефенсон, 1951 и др.).

Томпсон (Tompson, 1942) показал, что бактерии синтезируют витамины в большем количестве, чем требуется им для жизненных процессов. Избыток витаминов выделяется в среду. Обогащение субстрата витаминами, по его мнению, происходит не столько за счет распадающихся клеток, сколько путем секреции витаминов живыми организмами. Не исключается возможность, что некоторые биотические вещества являются отбросами растущих клеток.

По данным Томпсона, примерно 50% образуемого тиамина остается в клетках бактерий в связанном состоянии. Эта доля витамина поступает в субстрат только после смерти и распада клеток.

О количественной стороне образования биотических веществ микроорганизмами можно получить представление на основании данных, приведенных в табл. 44, составленной по разным литературным источникам.

По данным Уеста и Вильсона (West a. Wilson, 1938, 39), на 1 г сухой массы клубеньковых бактерий клевера, выросших на синтетической среде.

Таблица 44

Синтез витаминов микроорганизмами, растущими на питательных средах
(μг на 1 г сухих клеток)

Микроорганизмы	Витамины							
	В ₁	В ₂	никотинов. к-та	пантотен. к-та	В ₆	биотин	инозит	фолиевая к-та
<i>Bact. aerogenes</i>	19,9	154	630	780	26,8	47,9	1400	105
<i>Ps. fluorescens</i>	74	377	560	311	75,7	68,1	1700	74,8
<i>Bact. proteus</i>	23	95	330	130	16,4	21,4	1000	42
<i>Clostr. butyricum</i>	39,3	235	1930	318	23,2	0	870	18,8
<i>Az. vinelandii</i>	96	351	593	184	—	4,2	—	—
<i>Penicill. chrysogenum</i>	2,6	47	212	212	23,0	1,5	—	14,6
<i>Sacchr. cerevisiae</i>	360	42	1000	100	100	1,2	5000	9,0
<i>Torula utilis</i>	52,8	62	535	180	1,9	35	3500	31,2

приходится 19,6 мкг тиамина и 0,37 мкг рибофлавина. Клостридиум (*Clostr. butyricum*) синтезирует 0,9 мкг/г рибофлавина, *Micr. ochraceus*, *Micr. citreus*, *Ps. pyocyanea* — около 10—15 мкг.

Ямагучи и Усами (Yamaguchi a. Usami, 1939) нашли у *Ps. fluorescens*, *Ps. alba*, *Bact. prodigiosum* около 1,5 мкг тиамина, а у *Bact. proteus* — 9—14 мкг на 1 г сухих клеток.

Значительные количества биотических веществ образуют многие виды микобактерий. Например *Mycob. smegmatis* синтезирует около 135 мкг витамина В₂ в 1 мл синтетической среды и 36 мкг на 1 г сухих клеток (Mayer a. Rodbart, 1946). У *Mycob. phlei* в 1 мл среды находят от 40 до 80 мкг активного вещества микобактина (Francis et al., 1953).

Островский (Ostrowsky et al., 1954) исследовал витамины у разных представителей микробов. Результаты сведены в табл. 45.

Таблица 45

Содержание витаминов в клетках бактерий (мкг в 1 г сухих клеток)

Микроорганизмы	Витамины					
	В ₁	В ₂	никотиновая к-та	биотин	птероил-глутамин. к-та	пантотев. к-та
<i>Thiobact. thioparus</i>	21	31	92	0,77	0,46	0,75
„ <i>thiooxydans</i>	23	60	15	0,64	1,89	57,0
<i>Ps. pyocyanea</i>	15	43	240	2,4	1,0	140,0
<i>Az. chroococcum</i>	96	—	590	—	—	—
<i>Propionibact. pentosaceum</i>	6,4	—	—	—	—	93,0
<i>Clostr. butyricum</i>	9,3	55	250	1,7	0,5	92,0
<i>Bact. proteus</i>	21,0	—	250	3,4	4,2	100,0
<i>Ps. fluorescens</i>	26,0	68	210	7,1	1,8	90,0
<i>Bact. prodigiosum</i>	27,0	35	240	4,1	3,2	120,0

Приведенные количественные показатели синтеза витаминов не являются строго постоянными. Для каждого вида бактерий, грибов или актиномицетов эти показатели меняются в зависимости от возраста и условий культивирования. В некоторых случаях в старых культурах клетки содержат меньше витаминов, чем молодые. Но не всегда так бывает. У некоторых видов, наоборот, более старые клетки содержат больше витаминов. Например, некоторые культуры *Ps. radiobacter* содержат витамина В₁ в клетках больше в восьмисуточной, чем в двухсуточной культуре.

На одних средах микробы образуют много ростовых веществ, а на других — мало или вовсе не образуют.

На интенсивность образования витаминов почвенными организмами большое влияние оказывают микробы-спутники. Одни из них подавляют процесс образования витаминов, другие активизируют его. По данным Смалий (1954), азотобактер (*Az. chroococcum*) синтезирует в чистой культуре 173 мкг гетероауксина на массу клеток, выросших в одной чашке Петри на Эшби-агаре, а в присутствии:

	мкг
<i>Bac. mycoides</i>	220
<i>Bact. denitrificans</i>	196
<i>Ps. radiobacter</i>	243
<i>Torula rosea</i>	234
<i>Act. coelicolor</i>	188
<i>Penicill. nigricans</i>	149

Способность продуцировать витамины или ауксины не является видовым признаком. Разные штаммы одного и того же вида в этом отношении сильно различаются друг от друга. Например, среди имевшихся в нашей коллекции штаммов (более 100) азотобактера — *Az. chroococcum*, выделенных из разных почв и разных мест Советского Союза, одни образуют очень много гетероауксина, а другие мало или совсем не образуют его. На приведенных фотограммах колеоптилей даны показатели образования гетероауксина отдельными представителями этих культур (рис. 63).

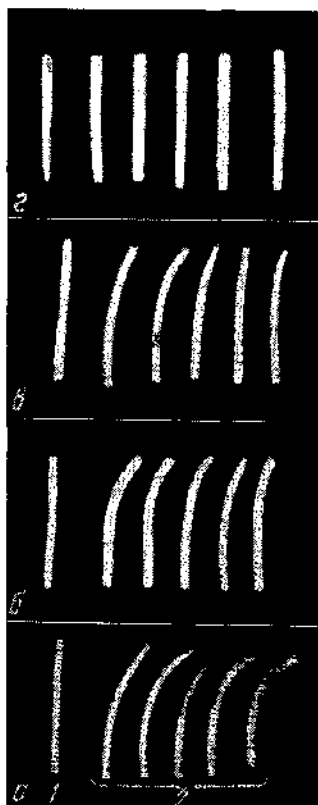


Рис. 63. Образование гетероауксина разными культурами *Azotobacter chroococcum*. Величина изгиба колеоптиля при наложении культуры выражена в градусах:

а) штамм 54, музейный, угол отклонения 32°; б) штамм, выделенный из огородной почвы в окрестностях Москвы, угол отклонения 10°; в) штамм, выделенный из почв Кара-Кума, угол отклонения 8°; г) штамм, выделенный из окультуренной подзолистой почвы (оп. ст. Чашниково Московской обл.), угол отклонения 0°; 1 — контрольный колеоптиль; 2 — опытные с наложением бактерий.

Такие же данные получаются при исследовании других видов бактерий и не только в отношении гетероауксина, но и биотина, тиамина, рибофлавина и других биотических веществ.

Хотя строгой видовой специфики в образовании биотических веществ не отмечается, все же при массовом анализе наблюдается групповое различие. У представителей азотобактера продуценты витаминов и ауксинов встречаются чаще, чем у представителей рода *Bacterium*.

У клубеньковых бактерий способность продуцировать гетероауксин обнаруживается у очень немногих культур, да и те являются слабыми формами. Мы исследовали 12 видов клубеньковых бактерий (клевера, люцерны, фасоли, вики, соевичника, медуницы, гороха, эспарцета, сои, люпина, акации, астрагаллов); все они либо не образуют вовсе гетероауксина, либо образуют его в очень малых количествах (рис. 64).

У клубеньковых бактерий люцерны из 60 штаммов только 9 образовывали данное вещество в количествах, вызывающих едва заметный изгиб колеоптиля. У *Rhizobium trifolii* исследовано 15 штаммов, у *Rhizobium leguminosarum* — 8 штаммов, у *Rh. phaseoli* — 15 штаммов и т. д. Во всех случаях картина одинакова.

Мы не обнаружили заметной продукции гетероауксина у проактиномицетов, образующих клубеньки на корнях ольхи; что касается актиномицетов и многих проактиномицетов, обитающих в почве, то они образуют гетероауксин в большем или меньшем количестве.

По данным Старки (Starkey, 1944), содержание никотиновой кислоты в растительных остатках колеблется от 2,4 до 85 μg на 1 г сухой массы, в большинстве случаев оно ниже 30 $\mu\text{g}/\text{г}$. В клетках же микроорганизмов это вещество определяется в количествах 150—1920 $\mu\text{g}/\text{г}$, т. е. примерно в 25—60 раз больших дозах.

Следует заметить, что исследование биотических веществ производилось у сравнительно небольшого числа видов почвенных микроорганизмов.

В анализ брались часто случайные организмы, а изучение ограничивалось немногими витаминами, чаще тиамин и рибофлавин.

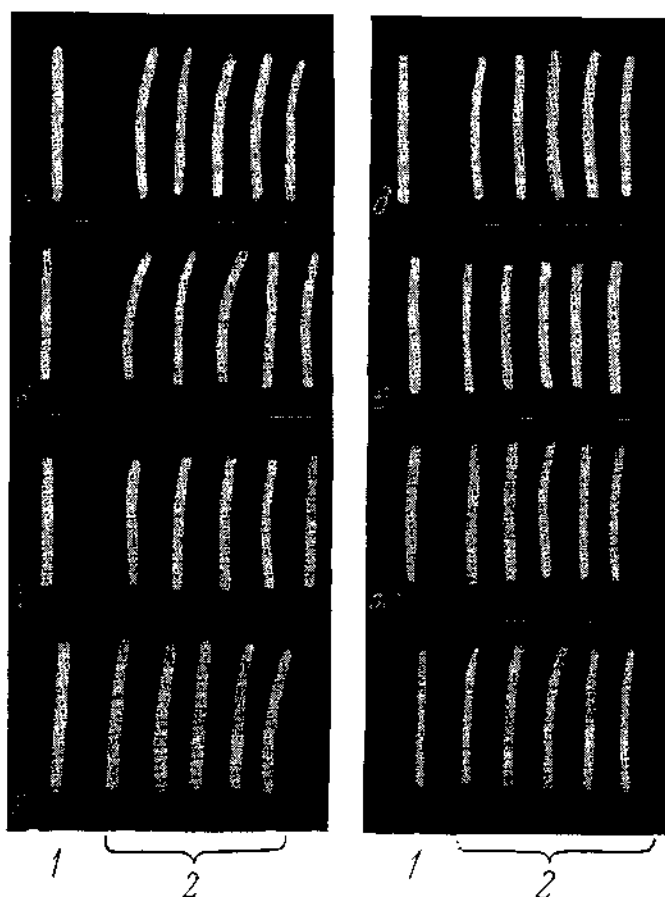


Рис. 64. Образование гетероауксина разными видами клубеньковых бактерий. Величина изгиба coleoptilia при наложении культуры:

а) красного клевера, угол изгиба 6° ; б) сои, угол изгиба 6° ; в) конских бобов, угол изгиба 3° ; г) гороха, угол изгиба 4° ; д) вики, угол 4° ; е) донника, угол 2° ; ж) фасоли, угол 2° ; з) проактиномицетов из клубеньков ольхи, угол 3° ; 1 — контрольный coleoptиль; 2 — опытные с наложением бактерий

Надо полагать, что в действительности многие, а может быть, и все микроорганизмы почвы продуцируют какие-либо биотические вещества, играющие существенную роль в жизнедеятельности низших и высших организмов.

Само собой разумеется, что в условиях естественного обитания непосредственно в почве жизнедеятельность микробов и образование ими биотических веществ будут отличными от лабораторных условий (на искусственных питательных средах).

Шмидт и Старки (Schmidt a. Starkey, 1951) показали, что, если в почву, лишенную витаминов, внести авитаминозные растительные остатки, то при разложении их микробами эти вещества появляются и накапли-

ваются в большем или меньшем количестве. Увеличение содержания рибофлавина в почве происходит одновременно с усилением жизнедеятельности микробов (рис. 65). Чем больше внесено в почву растительных остатков, тем более интенсивно идет развитие микробов и образование рибофлавина (табл. 46).

Таблица 46

Образование рибофлавина в почве при разложении соломы овса (мг на 100 г почвы)

Внесено соломы, г	Накопление рибофлавина по суткам					
	0	1	3	4	7	56
1,25	11	19	26	27	26	13
2,5	20	22	60	55	38	19

Такой же результат получается, если в почву прибавить вместо соломы глюкозу или сахарозу. При этом внесенные в авитаминозную почву микробы начинают развиваться за счет сахаров, и почва накапливает биотические вещества — рибофлавин, биотин, гетероауксин и др.

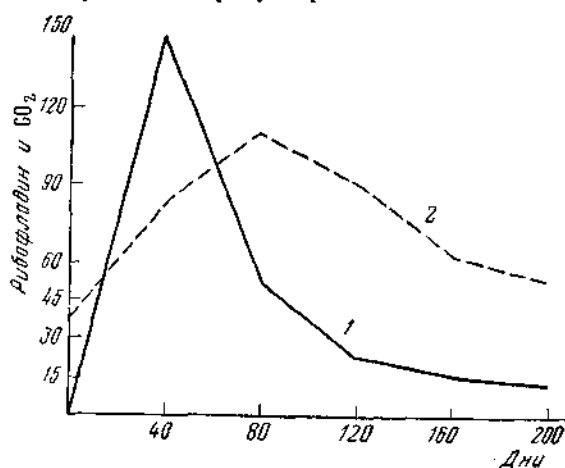


Рис. 65. Образование рибофлавина в почве в зависимости от жизнедеятельности микроорганизмов, активность которых определяется по выделению CO_2 в мг на 100 г почвы:

1 — рибофлавин, в мг/100 г; 2 — CO_2 в мг / 100 г

бы начинают развиваться за счет сахаров, и почва накапливает биотические вещества — рибофлавин, биотин, гетероауксин и др.

По подсчетам Мейселя (1950), в плодородных почвах южных районов за сезон (9 мес.) микробами поверхностного слоя одного гектара почвы может синтезироваться около 400 г витамина B_1 , 300 г витамина B_6 и 1 кг никотиновой кислоты.

Биотические вещества сохраняются в почве более или менее продолжительное время. Чистый препарат витамина, внесенный в почву, обнаруживается в течение нескольких дней. По данным Шмидга и

Старки (Schmidt a. Starky, 1951), рибофлавин и пантотеновая кислота сохраняются в почве от 3 до 20 дней и более (табл. 47).

Рибофлавин сохраняется более длительное время, чем пантотеновая кислота. В стерильной почве оба вещества сохраняются лучше, чем в нестерильной почве, так как биотические вещества, как и все органические соединения, подвергаются разрушительному действию микробов.

Если искусственно задержать деятельность микробов в почве, внесенные витамины сохраняются так же длительно, как и в стерильной почве. Было найдено, что в сухих образцах почв, взятых с окультуренных и унавоженных полей, биотические вещества (витамины и гетероауксин) сохра-

Сохраняемость рибофлавина и пантотеновой кислоты в почве (в $\mu\text{г}$ на 100 г почвы)

Витамины	Внесено в почву	Почва	Витамины по срокам пребывания в почве (в днях)					
			0	1	2	3	6	21
Рибофлавин	40	Стерильная	38	33	—	40	34	34
		Нестерильная	36	36	—	43	16	12
	80	Стерильная	69	68	—	81	67	64
		Нестерильная	65	68	—	81	49	13
Пантотеновая кислота	50	Стерильная	34	34	35	35		
		Нестерильная	32	34	10	10		
	100	Стерильная	72	77	80	73		
		Нестерильная	68	64	18	10		

няются от 3 месяцев до 4 лет в зависимости от типа и свойств почв, внешних условий, а также от свойств витаминов (Stewart a. Anderson, 1942).

Витамины и другие биотические вещества, поступающие в почву тем или иным способом, разрушаются и заново синтезируются микроорганизмами. Одни витамины исчезают, другие появляются. В почве происходит непрерывный обмен этих веществ. На протяжении всего вегетационного периода пока растут, размножаются и проявляют деятельность микробы, в почве будут находиться биотические вещества. Количество последних определяется интенсивностью их синтеза и поступления в почву, а также скоростью разрушения или длительностью сохранения.

Влияние биотических веществ на растения

Выше отмечалось, что зеленые растения сами синтезируют необходимые им биотические вещества или фитогормоны. В условиях благоприятного роста этот синтез вполне достаточен для удовлетворения жизненных потребностей нормального растущего организма. В некоторых случаях, а это, по-видимому, бывает нередко вследствие тех или других неблагоприятных обстоятельств, растение синтезирует недостаточное количество этих веществ. В таких случаях у растения наступают специфические авитаминозы, выражающиеся в большей или меньшей степени в виде некоторых физиологических расстройств и заболеваний.

Разные растения по-разному реагируют на добавление в субстрат ростовых веществ и витаминов. Одни явно отзываются усилением роста или изменением хода биохимических процессов, другие реагируют слабо, а третьи вовсе не реагируют на биотические вещества. Это позволяет предполагать, что у первых растений активные вещества вырабатываются в минимуме и их не хватает для нормального хода жизненных процессов, у вторых образование биологически активных веществ происходит достаточно активно, но не настолько, чтобы потребности удовлетворялись полностью, а третьи образуют их в достаточном количестве.

Исследования показывают, что и у последней группы растений далеко не всегда образуется достаточное количество биотических веществ. В зависимости от внешних условий произрастания содержание витаминов в растениях колеблется в значительных размерах. Оно меняется в зависи-

мости от почвенных и климатических условий (Мурри, 1948; Ракитин, 1953). Большое влияние на количественное содержание витаминов в растениях оказывают удобрения.

Во всех случаях, когда витаминов в растениях образуется недостаточно, они пополняют их путем потребления из субстрата. Да и в нормальных условиях произрастания растения потребляют биотические вещества в готовом виде, если последние имеются в субстрате.

Потребление растениями витаминов, ауксинов и других соединений из почвы установлено многочисленными исследованиями. Изучению подвергались различные растения и разные биотические вещества, в условиях стерильных и нестерильных опытов, в лаборатории и на полях.

Потребность растений в витаминах и ауксинах хорошо изучена в опытах с изолированными органами и тканями и особенно с изолированными корнями.

Как известно, отрезанные корни многих растений не растут на синтетических средах без биотических веществ и без источников углеродистого питания. Если у растения, выросшего в стерильных условиях, отрезать кончик корня длиной в 2—3 мм и поместить его в искусственную синтетическую среду (среду Боннера или другую), то он будет расти в длину, достигая значительных размеров, образовывать боковые корешки и т. д., если только в среде имеются соответствующие биотические вещества. Если таковых нет в среде или их недостаточно, то корни не растут или растут слабо.

Исследования показывают, что корни разных растений нуждаются в различных активаторах роста. Например, корни льна требуют витамин В₁, корни гороха, редиса, люцерны, клевера и хлопчатника нуждаются в витаминах В₁, В₆, корни томатов, дурмана, подсолнечника — в витаминах В₁, В₆, и в пантотеновой кислоте (Bonner et al., 1937; Robbins a. Bartley, 1922—1938; Robbins a. Schmidt, 1939, 1945). Отчлененные корни мно-

Таблица 48

Потребность изолированных корней разных растений в витаминах
(по Bonner T. a. Bonner H., 1948)

Растения	Нуждаемость в витаминах		
	Витамин В ₁	никотин. к-та	витамин В ₆
<i>Linum usitatissimum</i> Boenn.	стимулир.	—	—
<i>Raphanus sativus</i> L.	+	+	—
<i>Medicago sativa</i> L.	+	+	—
<i>Trifolium repens</i> L.	стимулир.	+	—
<i>Gossypium hirsutum</i> L.	+	+	—
<i>Crepis rubra</i> L.	+	+	—
<i>Cosmos sulfureus</i>	+	+	—
<i>Pisum sativum</i> Gov.	+	+	—
<i>Daucus carota</i> L.	+	—	+
<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill	+	—	+
"	+	стимулир.	+
<i>pimpinellifolium</i> Dun	+	"	+
<i>Helianthus annuus</i> L.	+	"	+
<i>Acacia melanoxylon</i> R.Br.	+	"	+
<i>Datura stramonium</i> L.	+	+	+

гих растений на синтетических средах сами синтезируют все необходимые вещества роста. При этом одни из них образуют эти вещества в количествах, вполне достаточных для нормального роста, другие — образуют их слишком мало. Первые хорошо развиваются на искусственных средах, вторые требуют подкормки (Воппег, 1942). Боннер и Боннер (1948) приводят следующие данные о потребности изолированных корней в дополнительных веществах (табл. 48).

О влиянии витаминов на рост изолированных корней говорят следующие показатели. Корни льна, если в среде присутствует витамин B_1 , дают прирост 185 мм, а в отсутствие витамина — 31 мм в неделю. Подсчет показывает, что корни льна синтезируют витамин B_1 в количестве 0,02 мкг в неделю, а потребность в нем для нормального роста составляет 2 мкг, т. е. в 100 раз больше.

Корни белого клевера хорошо растут в среде, содержащей витамины B_1 и РР. Прирост их увеличивается с каждым новым переносом на свежий питательный субстрат. За первые пять недель корни увеличиваются в длину на 84 мм, за вторые пять недель прирост достигает 109 мм, за третьи пять недель — 129 мм, за четвертые пять недель — 136 мм и за пятые пять недель — 151 мм. В дальнейших пересевах прирост остается равномерным — около 22 мм в неделю.

Корни подсолнечника, не получившие комплекса витаминов или получившие только один из витаминов — РР или B_6 , прекращают свой рост после семи последовательных пересевов. Корни, которые получали все три необходимых витамина — РР, B_1 и B_6 , росли хорошо в течение длительного периода при многократных переносах на свежие порции среды. В первые пять недель прирост их составлял 74 мм, во вторые пять недель — 96 мм, в третьи пять недель — 120 мм и в последующие две недели — 150 мм.

Корни растений, принадлежащих к разным сортам одного и того же вида, по-разному реагируют на витамины. Например, один сорт помидор нуждается в витамине B_6 и не отзывается на витамин РР, другой сорт, наоборот, нуждается в витамине РР и не реагирует на витамин B_6 (Воппег а. Воппег, 1948).

Овчаров (1955) вводил в среду, на которой рос хлопчатник с обрезанными листьями, в качестве подкормки витамин РР. Он наблюдал усиление образования на старых корнях новых корешков.

Вент с сотрудниками (Went, Воппег а. Warner, 1938) показали, что тиамин оказывает стимулирующее действие на рост корней гороха, лимона и камелии. Результат был более заметен, когда применялась смесь тиамин с гетероауксином. Положительное действие в таких случаях оказывает витамин B_1 в смеси с индолилуксусной кислотой (Гребенский и Каплан, 1948), а также витамин К, биотин и пантотеновая кислота, с биотином (Scheuermann, 1952).

Псарев и Веселовская (1947) наблюдали активирующее действие тиамин на образование и рост корней у пшеницы.

В некоторых случаях корни определенных растений нуждаются только в одной из частиц витамина, а не в целой молекуле его, например только в тиазоле или пиридине (компоненты витамина B_1).

Для корней многих видов растений не найдены вообще необходимые или дополнительные биотические вещества и вследствие этого их не удается выращивать в изолированном состоянии на искусственных питательных средах.

Робинс (Robbins, 1951) в своем обзоре приводит список видов растений, корни которых удается выращивать на питательных средах изолированно. Таких растений насчитывается 22 вида. У 27 видов растений корни не удалось выращивать в изолированном состоянии, хотя применялись

различные витамины, ауксины, аминокислоты и другие биотические вещества.

Следует отметить, что корни тех растений, которые растут на искусственных средах, все же не могут развиваться нормально, как это свойственно корням, не отчлененным от растений. Они растут в длину, ветвятся, но утолщения их не происходит или оно бывает очень незначительным. Деятельность камбия полностью или почти полностью бывает подавлена. Следовательно, для изолированных корней еще не найдена вполне нормальная среда.

Потребность в биотических веществах хорошо выявляется у проростков. Зародыши семян некоторых растений развиваются лучше и более быстро, если в субстрат прибавлять витамины. Например, развитие проростка гороха, отделенного от семядолей, заметно усиливается под влиянием тиаминна и биотина (Kögl и. Naagen-Smit, 1936). На эмбрион гороха благоприятно действуют также пантотеновая и аскорбиновая кислоты (Bonner T. a. Bonner H., 1948).

Зародыши растений не образуют биотических веществ, они используют запасы, находящиеся в семенах. Даже позеленевшие проростки у многих растений в раннем периоде очень слабо синтезируют или совсем не образуют витаминов (Bonner et al., 1939). Зрелые зародыши дурмана легко культивируются на искусственной среде без витаминов, а незрелые нуждаются в витаминах РР, В₁, В₆, С и других.

Благоприятное действие на ростки люцерны оказывает пантотеновая кислота. Обработка семян гороха витамином С усиливает рост на 213% по сравнению с контролем. Проростки мятлика положительно реагируют на добавление к среде витаминов В₁, РР, Н и пантотеновой кислоты. Семена винограда прорастают быстрее после обработки 0,01% раствором витамина РР, причем образование корней и рост подземных частей в этом случае были значительно более интенсивными (Флеров и Коваленко, 1947).

Предпосевная обработка семян хлопчатника витаминами В₁ и РР значительно ускоряет прорастание семян и рост проростков. У контрольных семян на пятый день проросло 45%, а у обработанных витамином РР — 75%. Длина проростков у первых в среднем была 1,35 см, у вторых — 1,65 см (Захарьянц, Горбачева и Зглинская, 1950).

После обработки семян фасоли витаминами В₁ и РР было получено ускорение роста и повышение урожая. Высота растений была на 18%, прирост вегетативной массы на 39%, урожай семян на 20,8% выше, чем у контрольных растений (Дагис, 1954).

Боннер с сотрудниками пришли к заключению, что, чем, меньше содержится витаминов в листьях растений, тем сильнее они отзываются на обработку этими веществами. Горох и томат, по их данным, содержат 13—18 мкг витамина В₁ в 1 кг сухих листьев и не реагируют на обработку. Капуста, космос, камелия японская и другие содержат мало витаминов в листьях и поэтому хорошо отзываются на прибавку этих веществ в субстрат. Однако эта закономерность не является общей для всех растений. Имеются виды даже сорта одного и того же вида растений, у которых витаминов мало и которые, однако, реагируют на последние слабее, чем растения с большим содержанием витаминов.

Подкормка витаминами дает положительный эффект и на многих взрослых растениях. Тунговое дерево, получившее 0,5 мг витамина В₁, за 70 дней дало прирост почти в два раза больший, чем контрольное. Еженедельные подкормки мака витамином В₁ увеличили вес коробочек и повысили урожай культуры. Внесение витамина В₁ в почву с поливной водой оказало положительное действие на рост шпината. За 63 дня опыта прирост был во много раз большим, чем в контроле (табл. 49).

Таблица 49

Сухой вес (в мг) листьев шпината через 63 дня опыта, после 13 орошений раствором витамина В₁

Вариант опыта	Расположение листьев								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Контроль	32,4	58,1	56,2	35,8	9,6	—	—	—	—
Витамин В ₁	28,5	103,9	255,6	390,0	504,1	534,9	375,9	205,0	45,7

Денисов вводил витамин В₂ в субстрат под баклажаны и получал заметную прибавку урожая. На 77-е сутки роста контрольные растения имели длину стебля 7,1 см, вес ботвы 48,5 г и корней 12,5 г; растения, получавшие витамин В₂, имели соответственные показатели: 12,2 см, 121,0 г и 22,9 г (Овчаров, 1955).

Под влиянием витамина РР ускоряется рост черенков виноградной лозы, сон и других растений. Заметно реагируют на этот витамин сеянцы лимонного дерева (табл. 50).

Таблица 50

Скорость роста сеянцев лимона под влиянием витамина РР (по Кочерженко и Снегиреву, 1946)

Вариант опыта	Средняя высота растений, см			
	в день обработки, 15/VIII	15/IX	15/X	15/XI
Контроль	27,2	29,2	35,5	38,3
Витамин РР	23,8	34,7	44,5	47,7

Аналогичные данные получили Матвеев и Овчаров (1940) в опыте с бухарским миндалем. Растения опрыскивались водным раствором витамина РР и аденина. В результате наблюдалось более раннее раскрытие почек и более быстрое развитие листьев. Число листьев было в 4 раза большим, чем у контрольных растений.

Большую роль играют витамины в развитии орхидей. Эти растения, как указывалось ранее, плохо растут или совсем не растут без микоризных грибов. Установлено, что в семенах орхидей содержится мало витамина РР. Его не хватает для нормального прорастания семян. Этот недостаток пополяется за счет грибов-симбионтов. При обработке семян витамином РР обеспечивается нормальное прорастание и развитие ростков в отсутствие грибов. Прирост сухой массы при этом был почти в 3 раза больше прироста контрольных, необработанных растений. Было показано, что орхидеи группы *Vanda* хорошо растут, если их обработать веществами, полученными из микоризных грибов. По своему действию вещества эти напоминают биос II (по Келли, 1952). По исследованиям Ноггля и Уинда (Noggle a. Wynd, 1943), некоторые орхидеи хорошо развиваются, если в субстрат прибавлять никотиновую кислоту. Генриксон (Henrikson, 1951) отмечает положительное действие тиамина, витамина В₆ и никотиновой кислоты на прорастание и дальнейший рост орхидей *Thunia marschalliana* Rchb. f. (табл. 51).

Влияние витаминов на рост орхидеи *Thunia marschalliana*
Rehb. f.
(по Henrikson, 1951)

Витамины	Высота растений, мм	Число листьев	Длина корней, мм	Сухой вес, мг
Контроль	48,0	5	60,5	30,8
B ₁	83,5	6	92,5	59,1
B ₆	48,0	6	58,5	18,1
C	55,5	6	55,5	30,1
PP	101,0	8	176,5	86,6

Ракитин и Овчаров (1948) применяли витамин PP и аденин в качестве внекорневой подкормки для усиления роста хлопчатника в ранней стадии его роста. При этом усиливается не только рост, но и плодоношение. Увеличивается число коробочек, урожай хлопка-сырца значительно повышается по сравнению с урожаем у контрольных растений. Такие же данные сообщают Захарьянц, Горбачева и Зглинская (1950). Они опрыскивали хлопчатник раствором витамина PP и тиамин. Урожай хлопчатника повышался на 34,1% по сравнению с контролем.

Жирорастворимые витамины А, Е, К, по-видимому, в противоположность витаминам группы В, оказывают угнетающее действие на рост и урожай растений. Каротин подавляет рост шафрана, который богат собственным каротином. Витамин К подавляет рост грибов, некоторых бактерий и корней высших растений. Витамин PP снимает действие витамина К. Витамин Е, по данным Шопфера (1950), задерживает рост некоторых растений. Высота растений в контроле была 35,75 см, а при обработке витамином Е — 6,14 см; число цветков было в первом случае 80,4, во втором — 10.

Овчаров (1955) замачивал семена растений в растворе тиамин и в дрожжевом экстракте. Такая обработка давала заметную стимуляцию роста и повышение урожая, семена были более крупными.

Зединг с сотрудниками (Söding, Bömke u. Funke, 1949) обрабатывал семена моркови витамином В₁, витамином С, никотиновой кислотой и некоторыми другими веществами. В результате был получен урожай на 30% выше, чем у контрольных растений.

Заслуживают внимания опыты с витаминами, которые проводились в стерильных условиях. Мак Борни, Боллен и Вильямс (Mc Borne, Bollen a. Williams, 1935) испытывали действие пантотеновой кислоты на рост люцерны в стерильных песчаных культурах, на среде, не содержащей азота. Пантотеновая кислота прибавлялась в повышенных концентрациях. Растения в этих условиях росли в присутствии пантотеновой кислоты (в повышенных концентрациях) значительно лучше, урожай был выше.

Магру и Мариат (Magrau et Mariatt, 1950) установили положительное действие ряда витаминов — тиамин, никотиновой кислоты, биотин и пантотеновой кислоты — на рост *Poa annua* L. в условиях стерильного роста. Свэби (Swaby, 1942) испытывал действие некоторых органических веществ, в том числе и витамин-содержащих, на злаки и бобовые растения в присутствии и в отсутствие микроорганизмов. Опыты показали, что органические вещества, богатые витаминами, в присутствии микроорганизмов оказывают благоприятное действие на рост растений.

Шавловский (1954) испытывал действие пантотеновой кислоты, витамина В₁, никотиновой кислоты и витамина В₆ на рост люцерны. Последняя выращивалась на агаризованной среде в стерильных условиях в течение 30 суток. Результаты даны в табл. 52.

Таблица 52

Влияние витаминов на рост люцерны (доза витаминов в среде = 0,1 мкг/мл)

Витамины	Вес сухой массы растений (20 экз. в мг)		
	надземной части	корней	всего растения целиком
Контроль (без витаминов)	38,6	8,0	46,6
Пантотеновая кислота	36,4	11,6	48,0
Смесь витаминов	37,2	12,2	49,4

Аналогичные опыты были проведены Шавловским с гречихой. Растения выращивались в песке, смоченном питательным раствором Гельригеля, содержащем 1 мкг/мл витамина. В параллельные сосуды прибавлялись дрожжевой экстракт и авитаминозный гидролизат казеина. В одном варианте опыта в песок вносилась культура бактерий *Ps. aurantiaca* — продуцентов витаминов. Растения выращивались двое суток и затем анализировались. Результаты приведены в табл. 53.

Таблица 53

Влияние биотических веществ на рост гречихи

Биотические вещества	Вес сухой массы 10 растений, мг			
	семядоли	стебли	корни	растение в целом
Контроль (без витамина)	73,0	64,0	32,0	168,0
Бактерии <i>Ps. aurantiaca</i>	76,0	64,0	41,0	181,0
Витамин В ₁	82,0	63,0	39,0	184,0
Витамин В ₁₂	79,0	64,0	32,5	175,5
Смесь витаминов	80,0	65,0	36,0	181,0
0,01% дрожжев. экстр.	80,0	66,0	40,0	186,5
0,1% " "	90,0	65,0	40,0	195,0
0,1% гидролизат казеина	80,0	66,0	43,0	189,0

Из приведенных данных видно, что испытуемые вещества заметно ускоряют прирост корней и надземных частей растений.

Биологическая роль витаминов еще мало изучена, но, судя по имеющимся данным, она весьма значительна. Как известно, многие из них являются активными компонентами многих ферментных систем. Так называемые коферменты, вступающие в химическое взаимодействие с субстратом, включают в себя и витамины. Экспериментально установлено, что витамин В₁ в соединении с фосфорной кислотой образует кофермент карбоксилазы — кокарбоксилазу.

Карбоксилаза — фермент, участвующий в превращениях углеводов. Он широко распространен в растениях, животных и микробах. Без него

не могут протекать многообразные превращения углеводных соединений, в том числе и пировиноградной кислоты. Последняя является узловым звеном обмена веществ в живой клетке, обуславливающим взаимные превращения углеводов, белков и жиров.

При отсутствии или недостатке витамина B_1 приостанавливается или замедляется в организме процесс образования кофермента карбоксилазы, а вместе с этим замедляется и углеводный обмен. Последний часто останавливается на стадии пировиноградной кислоты, что ведет к накоплению ее в клетке и задержке обмена веществ вообще.

Витамин B_1 участвует не только в отщеплении CO_2 от пировиноградной кислоты, но и в обратной реакции, в присоединении углекислоты к пировиноградной кислоте. В фиксации CO_2 , как установлено в последние годы, роль витаминов весьма велика.

Большую роль придают витаминам также в образовании и превращении белков. Установлено, что витамины B_2 , B_6 , B_{12} , РР, Н принимают участие в образовании аминокислот и переаминировании их. При недостатке витамина B_6 снижается синтез аминокислот из пировиноградной кислоты и других кетокислот и аммиака. Витамин B_6 принимает участие в образовании аминокислот из органических кислот и аммиака путем прямого соединения их. Процесс переаминирования, т. е. перенос аминогруппы (NH_2) с одной кислоты на другую, осуществляется при наличии витамина B_6 .

В синтезе жиров из сахаров принимают участие витамины B_1 , B_2 , РР, пантотеновая кислота, а превращение белков в жиры требует еще витамина B_6 .

Огромная роль принадлежит витаминам в процессе дыхания. Установлено, что ферменты, принимающие участие в дыхании, состоят из белка и кофермента. Последний состоит из витамина B_2 и фосфорной кислоты. Витамин B_2 в ферментных системах выполняет окислительно-восстановительную функцию. В дыхании большую роль играет фолиевая кислота. Прорастание семян и дыхание проростков усиливаются под влиянием этой кислоты (Стефенсон, 1951; Schopfer, 1943; Зединг, 1955).

Стимуляторы роста — ауксины и гетероауксин оказывают положительное действие на коллоидно-химические свойства протоплазмы. Они, по мнению некоторых исследователей, включаются в общий обмен веществ клетки как отдельные компоненты. Усиливая процесс обмена веществ, они влияют на рост клеток надземных органов и особенно корней растений. Под влиянием гетероауксина увеличивается приток пластических веществ, благодаря чему в обработанном ростовым веществом месте новые корешки образуются быстрее и в большем количестве. В процессе укоренения черенков в клетках последних усиливается гидролиз крахмала и жиров, повышается активность пероксидазы, увеличивается оводненность тканей (Максимов, 1946; Турецкая, 1955; Зединг, 1955 и др.). Действие этих веществ, следовательно, оказывает влияние не только на растяжение клеток, как это полагали ранее, но и на общие процессы обмена веществ. В этом отношении они похожи на некоторые другие биотические вещества. Имеются данные, которые показывают, что гетероауксин стимулирует образование ауксинов (Зединг, 1955).

Кун (1941) показал, что каротин и каротиноиды оказывают влияние на образование половых клеток и их копуляцию у водоросли хламидомонады. По его данным, существуют каротиноиды со специфическими свойствами мужских и женских гормонов. Им установлен каротиноид сафранол, обладающий свойствами мужского гормона, и каротиноид пикрокроин со свойствами женского гормона.

Витамины благоприятно действуют на процессы оплодотворения растений. Найдено, что органы плодоношения богаты различными витами-

нами; особенно много их в пыльце. Например, в пыльце желтой акации содержится 2300 мг каротина, в пыльце подсолнечника — 1460 мг (в перерасчете на 1 кг). У некоторых растений пыльца содержит мало витаминов. Витамины разрушаются под воздействием света, а пыльца обесцвечивается и теряет жизнеспособность. Обработка такой пыльцы каротином увеличивает ее способность прорасти. Так, по Лебедеву (1952), без прибавления каротина проросло 39% пыльцы конопля, а длина пыльцевых трубок имела в среднем 100 м; в присутствии каротина проросло 53,5% пыльцы, а длина трубок составила 312 м. Чем меньше в пыльце витамина, тем она резче реагирует на добавление его. Пыльца, богатая каротином, усиливает прорастание пыльцы, бедной этим провитамином, если ту и другую проращивать вместе.

На прорастание пыльцы оказывают влияние и другие витамины (C₁, B₆, B₁, B₂, PP). При этом у разных видов и даже у разных сортов одного и того же вида пыльца по-разному реагирует на витамины. Например, для пыльцы одного сорта табака требуется 0,0002 мг витамина B₁, для пыльцы другого сорта — 0,005 мг на 1 л раствора. На среде без витамина PP проросло 31% пыльцы сосны, а в присутствии его 54%. У одного сорта растения в присутствии витамина B₁ прорастает 10—12% пыльцевых зерен, а у другого — 52% (Поляков, 1949).

Усвоение растениями биотических и других веществ

Вопрос о всасывании растениями биотических веществ — витаминов, ауксинов и других органических соединений — давно интересовал исследователей.

Усвоение витаминов

Многие исследователи изучали поступление витаминов и ауксинов через корневую систему или листовую поверхность. Карпентер (Carpenter, 1943) вводил рибофлавин путем опрыскивания им кроны декапитированных растений помидоров, табака, фуксии и моркови, которые затем выдерживались в затемненном помещении. Анализ сока таких растений показал наличие рибофлавина в значительно большем количестве, чем в соке контрольных растений, опрыскиваемых только водой. Растения, которые опрыскивались раствором тиамина, содержали этого витамина в тканях больше, чем контрольные экземпляры (Hugni, 1944; Schopfer, 1943).

Боннер и др. (Bonner et al., 1939) анализировали ткани растений, выращенных в растворе, содержащем витамин B₁. Результаты этих опытов сведены в табл. 54.

Таблица 54

Концентрация тиамина в листьях растений при искусственном его введении, в мг на 1 кг сухого веса

(по Bonner et al., 1939)

Растения	Обработанные растения	Контрольные растения
<i>Brassica alba</i> Schmalh.	15,8	6,0
" <i>nigra</i> Koch.	6,4	3,9
<i>Agrostis tenuis</i> L. . .	8,6	5,8
<i>Poa trivialis</i> L. . . .	7,2	4,4
<i>Cosmos</i> Gay	6,0	5,0
		162

Для доказательства усвояемости органических веществ растениями в последние годы применяются витамины, содержащие в своем составе меченый радиоактивный элемент.

Шавловский (1954) испытывал витамин В₁, содержащий радиоактивную серу S³⁵. Растения выращивались в стерильных условиях на агаризованной среде Кнопа, в которую вносился указанный радиоактивный витамин в концентрации 0,1 у/мл; активность этой среды 4400 имп/мин в 1 мл. Через определенные сроки внесенный витамин определялся в тканях растений по счетчику. Число импульсов показывало количество поглощенного растением витамина. Результаты даны в табл. 55.

Таблица 55

Усвоение растениями радиоактивного витамина В₁ из стерильного агаризованного субстрата
(по Шавловскому, 1954)

Органы растений	Число импульсов в 1 мин. на 1 растение				
	гречиха		горох		кукуруза
	11 суток	38 суток	11 суток	38 суток	11 суток
Листья	3458	4920	1110	1326	6993
Стебли	1655	13288	1486	2912	
Корни	505	1601	455	3660	783

Эти данные показывают, что витамин В₁ с меченой серой S³⁵, поступая из субстрата через корни, сначала концентрируется в больших количествах в листьях, а затем накапливается в стеблях и корнях. По-видимому, увеличение концентрации витамина в корнях и стеблях в поздние сроки роста растений объясняется тем, что в раннем периоде роста, когда синтез витамина проростками еще недостаточен, происходит поглощение его из субстрата. Позднее растения сами начинают синтезировать необходимый витамин, и из листьев он поступает в стебли и в корни, если только условия благоприятствуют этому.

Установлено, что растения могут получать витамины от микроорганизмов. Это явление было установлено в опытах с мечеными элементами. Если бактерии или дрожжи насытить аминокислотой или витамином, содержащим меченый фосфор P³² или серу S³⁵, и затем с избытком внести в субстрат, на котором выращиваются растения, то довольно быстро эти вещества обнаруживаются в тканях растений. Шавловский (1954) выращивал гречиху в песке с культурой *Ps. aurantiaca* в одних случаях и дрожжами (*Torulopsis utilis*, *T. latvica* и *Rhodotorula rubra*) в других. Те и другие культуры предварительно насыщались радиоактивным витамином В₁ (S³⁵). Через 11 суток растения подвергались анализу на содержание в тканях S³⁵. Одновременно устанавливалось выделение радиоактивного витамина В₁ (S³⁵) в субстрат чистыми культурами микробов.

Анализы показали, что гречиха усваивает радиоактивный витамин, выделяемый микробами, в вполне измеримых количествах. Наибольшее количество витамина (8,5% от общей активности клеток), определяемого по радиоактивной сере, было передано растению бактериями *Ps. aurantiaca* (см. табл. 56).

Эта культура бактерий выделяет в среду витамина больше, чем все другие. Дрожжи передавали витамин растению в различных количествах

Передача витамина В₁ гречихе микробами
(по Шавловскому, 1954)

Части растения	Число импульсов в 1 мин. радиоактивной серы S ³⁵ , входящей в состав витамина, на 1 растение			
	<i>Ps. aurantiaca</i> 8100 имп/мин	<i>T. latvica</i> 45000 имп/мин	<i>Rh. rubra</i> 9180 имп/мин	<i>T. utilis</i> 10230 имп/мин
Семядоли	294	252	144	150
Стебли	217	161	96	114
Корни	180	109	77	77
Всего на 1 растение	691	522	317	341
Передано S ³⁵ микробами растению в %	8,5	1,2	4,0	3,3

в зависимости от вида. Приведенные данные надо считать очень приближенными и, возможно, заниженными.

Усвоение аминокислот

Возможность поглощения корнями аминокислот из субстрата была доказана экспериментально. Петров (1912) приводит данные об усвоении растениями (кукурузой) аспарагина; Шулов (1913), Прянишников (1952), Бялосукня (1917) подтвердили эти данные. По их наблюдениям аспарагин является хорошим источником питания для гороха, кукурузы, капусты, горчицы и других растений.

Хютчинсон и Миллер (Hutchinson a. Miller, 1911) показали, что растения гороха могут усваивать лейцин, глицин, аспарагиновую кислоту и тирозин. Клейн и Кизер (Klein a. Kisser, 1925) установили, что овес в условиях стерильного роста усваивает аргинин не хуже, чем нитраты. По данным Виртанена и Лайна (Virtanen a. Laine, 1937, 1946), горох и клевер хорошо усваивают аспарагиновую кислоту, тогда как пшеница и ячмень отрицательно реагируют на это вещество. Штейнберг (Steinberg, 1947) показал вредное действие изолейцина на рост табака. Танака (Tanaka, 1931) установил потребление растением *Sisyrinchium bermudianum* аспарагина, гликоколя и цистина. Миллер (Miller, 1947) проследил усвояемость помидорами и табаком в условиях нестерильного опыта (в песчаных культурах) dl-метионина. В соке корней и наземных частей автор обнаружил эту аминокислоту в концентрации 1,0—2,5 мг на 5 мл сока. Миллер полагает, что растения усваивают аминокислоты.

В опытах Рикер и Гутше (Riker a. Gütsche, 1948) некоторые аминокислоты подавляли рост изолированных тканей подсолнечника. Авторы считают, что отрицательное действие аминокислот обусловлено их избытком, что ведет к нарушению обмена веществ в организме. Сандерс и Буркхольдер (Sanders a. Burkholder, 1948) отмечают, что смесь аминокислот действует на растения более благоприятно, чем каждая из них в отдельности.

Виртанен и Линколь приписывают аминокислотам стимулирующую роль. По их мнению, аланин и фенилэтиламин (продукт декарбоксилирования фенилаланина) сильно влияют на рост растений гороха в малых

концентрациях подобно тому, как это имеет место при воздействии гетеро-ауксина. Заметно изменяются отдельные органы растения, становясь более мощными и более зелеными.

Чтобы показать всасываемость растениями аминокислот, Шавловский (1955) изучал потребление гречихой, кукурузой и горохом метионина, содержащего в своем составе радиоактивный изотоп серы S^{35} . Эта аминокислота прибавлялась в среду Кнопа, в которой выращивались растения. Через 11 суток роста в тканях растений определялась радиоактивная сера. Результаты приведены в табл. 57.

Таблица 57

Потребление меченой серы S^{35} метионина растениями (число импульсов в 1 мин. на 1 растение)
(по Шавловскому, 1955)

Растения	Удельная активность			Активность сухого вещества отдельных органов одного растения		
	лист	стебель	корень	листья	стебли	корни
Гречиха . . .	56	81	625	389	759	1389
Кукуруза . . .	65		124	5814		3452
Горох	46	31	628	828	992	7530

Как видно из таблицы, потребление растениями аминокислот происходит достаточно энергично. Больше всего аминокислот обнаруживается в корнях. Скорость их поступления у разных растений различна. Интенсивность всасывания корнями этих веществ меняется в зависимости от состава среды и внешних условий.

В присутствии в среде витаминов B_1 и B_8 поглощение метионина растениями из субстрата происходит быстрее и в большем количестве.

Ратнер и Доброхотова (1956) показали активизирующее влияние витаминов (тиамин, пиридоксин, пантотеновая кислота) на синтез глютаминовой кислоты и аланина в корнях подсолнечника.

Распределение радиоактивной серы аминокислоты в органах растений иное, чем серы S^{35} , поглощенной в виде сульфатной соли. В первом случае сера концентрируется больше всего в корнях, во втором — в надземных частях (Thomas a. Hendricks, 1950 и др.). Это дает основание полагать, что метионин, а равно и другие аминокислоты усваиваются растениями без изменения молекул и используются ими для построения белка. В опытах Шавловского белки, экстрагированные из корней гороха, выросшего на среде с метионином, содержали значительную часть поглощенной радиоактивной серы метионина, которая обнаруживалась вообще в корнях. Один грамм сырых корней давал 23171 имп/мин, а выделенные из них белки — 13220 имп/мин.

Растения поглощают аминокислоты, образуемые и выделяемые в субстрат микробами. Это было показано в эксперименте Шавловского, применившего меченые молекулы аминокислот с радиоактивной серой S^{35} . Как и в опытах с витаминами, Шавловский выращивал бактерии *Ps. aurantiaca* и дрожжи *Sacchar. cerevisiae* в среде, содержащей радиоактивную серу S^{35} в виде натриевой соли ($Na_2S^{35}O_4$). Выросшие микробы подвергались автолизу, и автолизаты, содержащие аминокислоты с серой S^{35} , прибавлялись в субстрат, в котором выращивались растения. На вторые сутки роста после внесения автолизатов растения анализировались на наличие S^{35} . В тканях растений была обнаружена радиоактивная сера, причем в корнях ее было больше, чем в надземных частях. При наличии

автолизата *Ps. aurantiaca* активность в тканях семядолей была 137 имп/мин, в стеблях — 356 имп/мин, а в корнях — 720 имп/мин; в присутствии автолизата дрожжей соответственные показатели были: 43 имп/мин, 199 и 569 имп/мин.

В последующих своих опытах Шавловский выращивал растения гречихи в среде, куда вносились живые культуры бактерий *Ps. aurantiaca*, предварительно выращенные в среде с радиоактивной серой. Этими бактериями заражались перед посевом семена гречихи. На каждое семя приходилось 700 млн. клеток с общей активностью 125 000 имп/мин.

На вторые сутки роста растений была установлена следующая активность тканей: семядолей — 228, стеблей — 181, корней — 132 имп/мин. Следовательно, на вторые сутки растения заимствовали от бактерий около 0,4% первоначальной их активности. Отмечается прямая зависимость количества поглощенного радиоактивного вещества от числа внесенных бактерий. При внесении с семенами 3,45 млрд клеток на одно семя, через семь суток роста в тканях растений обнаруживается около 1% первоначальной активности внесенной массы бактерий.

Способность микроорганизмов передавать растениям продукты своей жизнедеятельности была показана в работе Ахромейко и Шестаковой (1954). Эти авторы в своих исследованиях пользовались меченым фосфором P^{32} . Они выращивали бактерии *Az. chroococcum*, *Pseudomonas fluorescens* и дрожжи, выделенные из почвы на средах, содержащих P^{32} , служащий источником фосфорного питания. Выросшие культуры микроорганизмов тщательно промывались водой и вносились в песок, на котором выращивались сеянцы дуба и ясеня.

Опыты показали, что радиоактивный фосфор передается растению от микробной клетки в заметных количествах, причем разные виды микробов передают его в разных количествах и с различной скоростью. Наибольший эффект получается в опытах с дрожжами. Около 43% радиоактивного фосфора дрожжи передали растениям в первые дни их роста. Сеянцы дуба поглотили фосфора больше, чем сеянцы ясеня.

Приведенные опыты показывают, что образуемые микробами биотические вещества, аминокислоты и другие метаболиты поступают в субстрат, а из субстрата поглощаются корнями растений.

Усвоение антибиотических веществ

Высшие растения усваивают корнями из субстрата не только витамины, ауксины, аминокислоты, но и многие другие органические соединения, находящиеся в почве и образуемые микроорганизмами.

Из всех микробных метаболитов, служивших тестом усвояемости их растениями, наиболее доказательны, по нашему мнению, антибиотические вещества.

Антибиотики характерны своей спецификой, они отсутствуют в тканях растений и не продуцируются ими, их легко выявить и отличить от других органических веществ, в том числе и от фитонцидов. В своих опытах мы применяли антибиотические вещества в нативном состоянии и химически чистые препараты. Применялись антибиотики, образуемые различными представителями почвенных микроорганизмов: пенициллин (грибного происхождения), стрептомицин, глобиспорин, ауреомицин, тетрациклин и др. (продукты метаболизма актиномицетов), субтилин, грамицидин и др. (бактериального происхождения).

Как нативные, так и химически чистые антибиотики прибавлялись в разных концентрациях в субстрат, на котором выращивались растения. Опыты показали, что антибиотические вещества быстро и в значитель-

ных количествах поступают через корни в растения, распределяясь в органах и тканях более или менее равномерно.

Так же как и в опытах с биотическими веществами и аминокислотами, антибиотики больше всего концентрируются в корневой системе; отсюда они постепенно поступают в надземные органы.

Антибиотические вещества всасываются растениями непосредственно из почвы, где они образуются микроорганизмами. Последние, как будет показано далее, развиваясь в почвах при определенных условиях, могут продуцировать и накапливать заметные количества данных активных метаболитов. Эти естественно образуемые вещества поступают через корни в растительные ткани так же, как и искусственно введенные, химически очищенные препараты.

Антибиотики, как известно, представляют собой довольно сложные органические соединения с большим молекулярным весом. Например, в состав стрептомицина входят три основные группы: N-метильная, S-метильная, а также карбонильная. Суммарная формула его — $C_{21}H_{39}O_{12}N_7$. Молекулярный вес — более 500. Не менее сложны по составу ауреомицин, тетрациклин, пенициллин и другие антибиотические вещества.

Если усваиваются такие сложные органические соединения, как антибиотики, аминокислоты и витамины, то нет основания отрицать эту же возможность и в отношении многих других углеродистых и азотистых соединений, которые находятся в почвах.

В лаборатории известного французского ботаника Боннье была проведена большая работа по определению восприятия растениями органических веществ. Лоран и Лоран (Laurent J. et Laurent J., 1903) исследовали усвоение растениями ряда органических веществ. По их данным, горох, чечевица, маис, рис и пшеница интенсивно потребляют глюкозу, сахарозу, глицерин, декстрин, крахмал и гумат калия. Лефевр (Lefevre, 1905, 1906) отмечает способность у растений усваивать аминокислоты и другие азотистые соединения. Равэн (Ravin, 1913) экспериментировал с редисом и пришел к заключению, что растения могут усваивать органические кислоты — янтарную, лимонную, яблочную, винную и щавелевую.

Маз и Перрье (Maze et Perrier, 1904) выращивали кукурузу в растворе с сахаром и метиловым спиртом. За 30 дней роста растения поглотили 10—14 г сахарозы, сухой вес их был равен 14—21,9 г. Примерно столько же было поглощено кукурузой глюкозы в другой серии опытов.

По наблюдению ряда авторов (Прянишников, 1952; Шулов, 1913; Бялосукня, 1917 и др.) горох, кукуруза, капуста, гречиха и другие растения прекрасно усваивают сахара — глюкозу, сахарозу и лактозу. Особенно хорошим был рост растений в присутствии левулезы.

Клейн и Кизер (Klein u. Kisser, 1925) показали, что культура овса хорошо усваивает органические вещества без предшествующего расщепления их молекулы. Аргинин усваивался не хуже, чем нитратный азот. Такие же данные были получены японским исследователем Танака (Tanaka, 1931). Этот автор изучал поглощение высшими растениями органических соединений азота в условиях стерильных культур и получил положительные результаты.

Селибер (1944) приводит результаты собственных наблюдений и данные других исследователей о развитии картофеля за счет запасов крахмала и других веществ, находящихся в клубнях. Проростки картофеля развиваются значительно хуже, если удалены материнские клубни. Автором приведены случаи образования ростков и клубней внутри материнского клубня. Развитие ростков в этих случаях происходит полностью из запасов материнского клубня. Органическое вещество последнего переходит в зародыш и в дочерний клубень.

Имеется ряд других экспериментальных данных и агробиологических наблюдений, которые также подтверждают возможность гетеротрофного питания растений.

Влияние бактерий на усвоение растениями питательных веществ

Усвоение растениями минеральных и органических питательных веществ протекает с различной интенсивностью, причем зависит это не только от состава и свойств поглощаемых веществ, но также от количественного и видового состава микроорганизмов, окружающих корневую систему.

Исследования показывают, что в условиях стерильного роста растения поглощают вещества не так, как в присутствии микроорганизмов. В своих опытах мы выращивали пшеницу, горох, кукурузу в стерильном питательном растворе и наблюдали поглощение ими пенициллина, стрептомицина, ауреомицина и других антибиотиков в присутствии разных видов бактерий и без них.

Для заражения питательного раствора подбирались культуры бактерий, которые не разлагали и не инактивировали антибиотики и в то же время были нечувствительны к ним. Мы отобрали и испытали более десятка таких культур, принадлежащих к разным видам: 3 культуры клубеньковых бактерий (*Rh. trifolii*, *Rh. meliloti* и *Rh. phaseoli*), 2 штамма азотобактера (*Az. chroococcum*), 4 штамма *Ps. fluorescens*, выделенных из ризосферы разных растений, и 2 вида из рода *Bacterium* (*Bact. denitrificans* и *Bact. sp.*), тоже выделенных из ризосферы пшеницы и гороха. Влияние бактерий определялось по скорости поступления из раствора вносимых антибиотиков в ткани растений и по убыли их из раствора. Наличие антибиотиков в растениях устанавливалось микробиологическим методом, принятым в антибиотической промышленности и в лабораториях. Тест-микробом служили культуры спороносной палочки — *Bac. subtilis* и стафилококка — *Staph. aureus*.

В табл. 58 и 59 даны результаты анализа поступления стрептомицина и пенициллина в ткани пшеницы и гороха в присутствии пяти видов бактерий и их смеси. Опыты с кукурузой и другими растениями дали такие же результаты.

Таблица 58

Влияние бактерий на поступление стрептомицина в ткани пшеницы (число единиц в 1 г ткани; исходный раствор в сосуде содержал 2500 ед. — 100 ед./мл)

Бактерии	Через 1 сутки			Через 3 суток		
	корни	стебли	листья	корни	стебли	листья
<i>Az. chroococcum</i>	100	20	10	150	20	75
<i>Rh. trifolii</i>	150	30	40	200	20	100
<i>Ps. fluorescens</i> N 4	30	0	0	50	20	30
<i>Bacterium</i> sp. 25	20	0	0	50	10	10
Олигонитрофил	100	30	50	150	20	50
Смесь бактерий	200	50	100	200	30	120
Контроль (без бактерий) . .	20	10	0	100	10	60

Как видно из таблиц, бактерии оказывают заметное влияние на поступление антибиотиков в ткани растений, причем различные виды бак-

Влияние бактерий на поступление пенициллина в ткани гороха (число единиц в 1 г ткани; исходный раствор в сосуде имел 5000 ед. — 200 ед./мл)

Бактерии	Через 10 часов			Через 2 суток		
	корни	стебли	листья	корни	стебли	листья
<i>Az. chroococcum</i>	120	30	40	200	120	180
<i>Rh. trifolii</i>	100	20	40	250	100	150
<i>Ps. fluorescens</i> № 4	10	0	0	50	10	20
<i>Bacterium</i> sp. № 25	5	0	0	30	5	10
Смесь бактерий	250	50	100	250	120	210
Контроль (без бактерий)	50	5	0	150	50	100

терий действуют по-разному. Одни (*Az. chroococcum*, *Rh. trifolii*) ускоряют, другие (*Pseudomonas fluorescens* № 4, *Bacterium* sp. № 25) задерживают поступление антибиотиков в растения. Наибольшее количество пе-

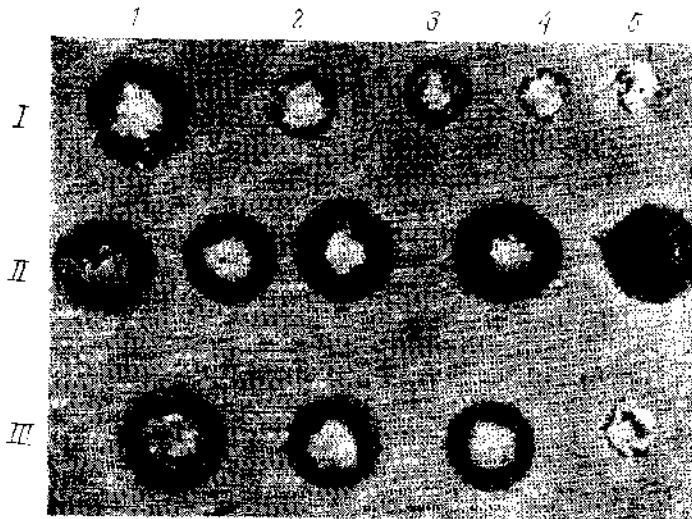


Рис. 66. Влияние бактерий на усвоение растениями (горох) стрептомицина из субстрата (опыт в песке). Анализ через 10 часов после внесения антибиотика в сосуд:

I — бактерии из группы олигонитрофилов (штамм 25 и др.); II — азотобактер (то же и *Rhizobium*); III — контроль без бактерий.
1 — корни, 2 — стебли в нижней части, 3 — стебли в средней части, 4 — стебли в верхней части растений, 5 — листья

нициллина и стрептомицина было поглощено в присутствии смеси бактерий, а наименьшее в сосудах, зараженных культурой *Bacterium* sp. № 25.

Анализы показали, что увеличение содержания антибиотиков в тканях растений сопровождается уменьшением их количества в растворе.

Аналогичные данные были получены и в опытах с выращиванием растений на песке. Поступление антибиотиков в растения было наибольшим при наличии в субстрате азотобактера и клубеньковых бактерий, и наименьшим — в присутствии неспороносной палочки *Bacterium* sp. № 25 (рис. 66).

Усиление поглощения корнями растений питательных веществ под влиянием почвенной микрофлоры отмечает Герретсен (Gerretsen, 1948). Он выращивал овес, подсолнечник, гречиху и другие растения в сосудах со стерильной и нестерильной почвой в присутствии бактерий и без них. В почву вносились фосфаты, растворимые и нерастворимые или трудно-растворимые в воде (ди- и трикальцийфосфат, фосфорная мука и др.).

Опыты показали, что в стерильных условиях, без бактерий, усвоение фосфатов из почвы протекает значительно слабее, чем в присутствии бактерий. Наибольший эффект был получен от специально подобранных бактерий в опытах с гречихой.

Котелев и Гарковенко (1954) изучали поступление минерального меченого фосфора (P^{32}) в ткани растения вики в условиях стерильной культуры и в присутствии азотобактера и фосфорных бактерий. В стерильных условиях меченый фосфор поступал медленнее и в меньшем количестве. В итоге ткани растений давали всего 4% импульсов от общей активности; в присутствии бактерий активность тканей увеличивалась до 13%.

В опытах с меченым по фосфору (P^{32}) лецитином были получены аналогичные результаты. Лецитин прибавлялся в раствор, которым смачивался песок. В этом песке выращивался ячмень. Опыт велся с заражением и без заражения бактериями. В отсутствие бактерий было поглощено растением органического фосфора 1,9%, а в присутствии бактерий 16,6—18,6%, т. е. в 8—9 раз больше.

Бактерии заметно усиливают поступление фосфора из гранул, приготовленных с меченым суперфосфатом. Проростки ячменя, выращенные в стерильных условиях, давали 400—500 имп/мин, а в нестерильных условиях — 1000—1500 имп/мин на 10 мг сухой массы растений (Котелев, 1955).

Пользуясь методом меченых атомов, мы провели несколько серий опытов по усвоению растениями фосфорных соединений из субстрата в присутствии различных видов бактерий и без них. Растения (ячмень) выращивались в питательном субстрате (раствор, песок и почва), предварительно простерилизованном и затем зараженном чистыми культурами бактерий. В субстрат прибавлялся радиоактивный фосфор (P^{32}). После 15—20-суточного роста растения подвергались анализу. Определялось наличие в их тканях органического и неорганического фосфора, затем фосфор воднорастворимый, фосфор липоидов и фосфор белков. Кроме того, в органической части растворимых веществ растений определялось наличие аминокислот методом бумажной хроматографии (Красильников и Котелев, 1956). В опытах были использованы бактерии, выделенные из ризо-

Таблица 60

Влияние почвенных бактерий на усвоение растениями радиоактивного фосфора

Вариант опыта	Импульс (имп. на 100 г. сухих растен.)	Усвоено P^{32} в %	Фракция орган. фосфора в имп. в мин. на 100 г. раст. массы		
			водн. раств.	липоидн.	белков
Контроль (без бактерий) . . .	3000	0,7	375	450	1700
Заражен. <i>Bacterium</i> sp. . . .	3830	1,4	475	575	2300
" "	4300	1,3	578	675	3100
" "	—	1,2	650	700	2900
" "	—	0,6	300	400	2000

сферы кукурузы, выращиваемой в Молдавии. Все они относились к неспороносным бактериям рода *Bacterium* и *Pseudomonas*. Одна культура (10-A) была выделена из почвы подзола Московской обл. В каждый сосуд, наполненный песком, вносилось по 465 мг P_2O_5 (P^{32}). Общее излучение на сосуд равнялось 6 400 000 имп/мин. Учет производился на 17-е сутки роста растений. Результаты первой серии опытов приведены в табл. 60.

Радиоохроматограмма (рис. 67) характеризует процесс накопления органического фосфора в тканях растения (ячмень), выросшего в стерильных условиях и в присутствии бактерий. Из данных этого рисунка и табл. 58 видно, что бактерии оказывают большое влияние на усвоение и накопление фосфорных соединений в тканях растений. Под влиянием бактерий происходит также и образование качественно иных фосфорных веществ.

В отношении определения аминокислот результаты опытов не менее показательны. Мы определяли аминокислоты на хроматографической бумаге в экстракте, получаемом в 70% спирте. Навеска в 500 мг сухой массы растений заливалась спиртом (25 мл) и настаивалась 4 часа при 45°. Затем настой фильтровался, фильтрат выпаривался до 1—2 мл и наносился на бумагу. Результаты приведены в табл. 61.

На радиоохроматограмме (рис. 68) даны результаты распределения аминокислот растений, выросших в присутствии двух культур бактерий (1п и 2п). Из этих данных видно, что наличие в субстрате бактерий обуславливает иной характер образования и накопления аминокислот. В контрольных проростках ячменя, выросших в стерильных условиях (песок), не удается выявить некоторых кислот (серин, гликоколь, аланин, валин, цистин), или обнаруживаются только их следы. У растений, выросших в присутствии бактерий, эти кислоты обнаруживаются в заметных количествах. Разные культуры бактерий оказывают различное влияние на образование и концентрацию аминокислот в тканях растений.

В наших опытах культуры 125 и 151-A способствовали накоплению глутаминовой кислоты, а бактерии 1п и 2п — накоплению аланина, лизина и аспарагина.

В условиях роста растений в почве (тяжелосуглинистый чернозем) эффективность тех же бактерий хотя и проявлялась заметным образом,

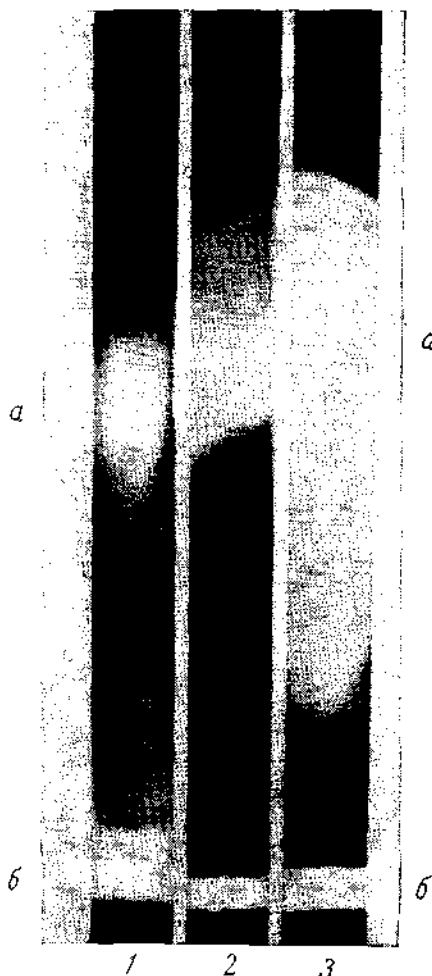


Рис. 67. Радиоохроматограммы органических и неорганических соединений фосфора в почве и в тканях растений, выросших в стерильной и нестерильной почве (в присутствии естественной микрофлоры):

1 — фосфорные соединения в самой почве (стерильной); 2 — фосфорные соединения в растениях (ячмень), выросших в стерильной почве; 3 — фосфорные соединения в растениях, выросших в нестерильной почве; а — органический фосфор; б — неорганический фосфор

Влияние бактерий на аминокислотный состав тканей растений

Вариант опыта	Вес сух. раст. в мг	Усвоено р ³² на 100 г	Аминокислоты							
			лизин	аспарагин	аспараг. К-та	серин	гликоколь	глутам. К-та	аланин	валин
Контроль (без бактерий)	545	465	++	+	±	—	—	—	—	—
Бактериоз {	бактер. 1п	573	700	++++	++++	++++	+++	±	±	++
	" 2п	710	786	++++	++	++	++++	+	±	++++
	" 125	—	—	±	—	—	++++	++++	++++	±
	" 151-A	—	—	+	++	++	++	—	+++	±

Обозначения: 4 плюса — очень интенсивная окраска; 3 плюса — интенсивная окраска; 2 плюса — окраска умеренная; 1 плюс — слабая окраска; плюс-минус — едва заметная окраска, на пределе точности; минус — нет аминокислоты.

но качественное и количественное соотношение аминокислот оказывалось несколько отличным от соотношений, характерных для роста в чистом песке. В проростках ячменя, выросшего в присутствии бактерий 1п и 2п, не было обнаружено ни лизина, ни аланина и в виде следов были найдены аспарагин и гликоколь (рис. 68, Б).

По данным Ахромейко и Шестаковой (1954), микроорганизмы почвы задерживают поступление фосфора (Р³²) в растения древесных пород. Выращивались семена дуба и ясеня в стерильной и нестерильной почве и наблюдалось поглощение изотопного фосфора. Авторами было отмечено, что бактерии ризосферы захватывают первыми фосфор, а спустя некоторое время освобождают его.

Ратнер и Колосов (1954) выращивали кукурузу в стерильных условиях по методу Шулова с прибавлением и без прибавления в раствор бактерий. Они установили, что в пасоке и в корнях обнаруживается больше органических соединений азота и фосфора у тех экземпляров растений, которые росли в присутствии бактерий. В стерильных сосудах растения содержали: амидов и аминов — 1,300 мг, азота органического — 1,191 мг (32,33%); в нестерильных условиях роста было найдено соответственно 1,562 мг и 1,960 мг (44,22%).

Различие в составе аминокислот пасоки хорошо отражено и на хроматограмме. Подкормка растений стерильных культур в молодом возрасте продуктами деятельности микробов или убитой культурой их вызывает значительное увеличение содержания в пасоке фосфора и азота. Продукты жизнедеятельности микроорганизмов, как отмечают авторы, усиливают не только поглотительную, но и синтетическую способность корней. Об этом свидетельствует как усиленное включение в синтетические процессы меченого фосфора Р³² при образовании липоидов и нуклеопротеидов, так и повышенное содержание в пасоке амидного и аминокислотного азота.

Микроорганизмы и их продукты жизнедеятельности, как видно из изложенного, оказывают влияние на ход процессов превращения азота в корнях. В присутствии микроорганизмов усиливаются процессы аминокислотного обмена в клетках корней, ускоряются процессы превращения

минерального азота в органический; в присутствии микробов увеличивается поглощение из субстрата минеральных и готовых органических соединений — продуктов метаболизма микробов.

Кроме того, микроорганизмы ускоряют перемещение питательных веществ в почве. Они являются транспортирующим фактором, доставляя к корневой системе различные элементы питания.

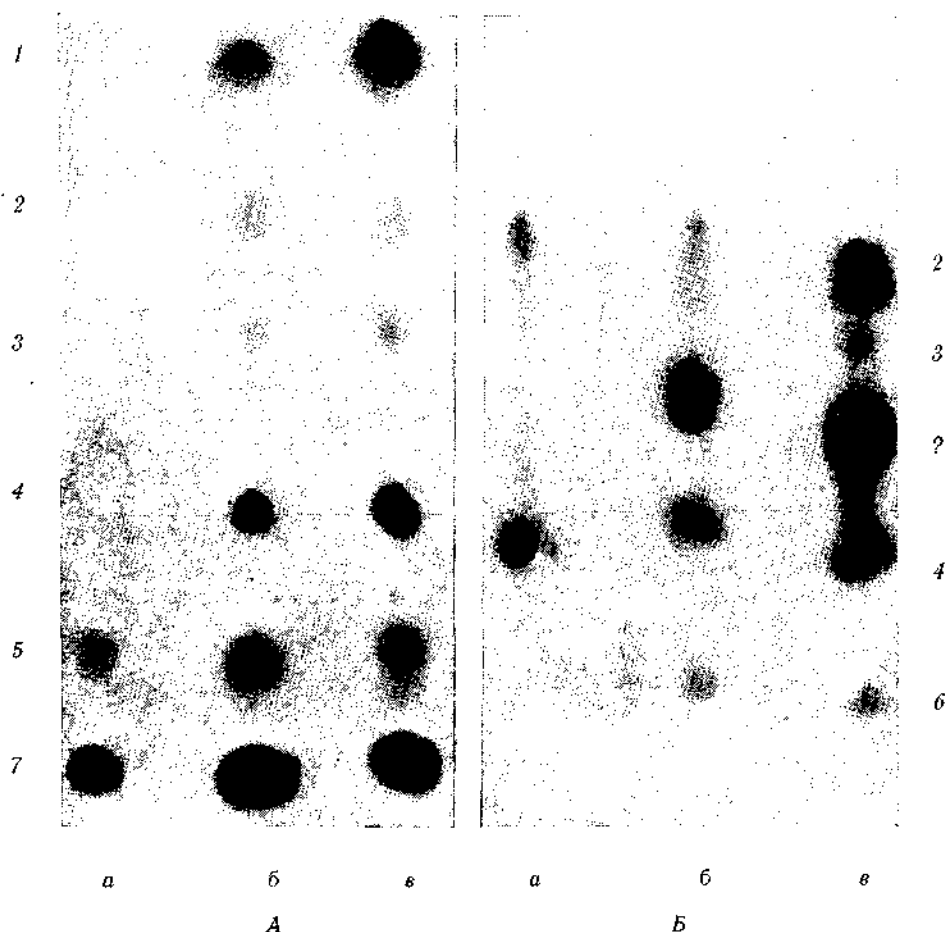


Рис. 68. Радиохроматограммы аминокислотного состава растений, выросших в стерильных условиях при искусственном заражении бактериями:

А) Аминокислоты растений, выросших в песке; Б) аминокислоты растений, выросших в почве (чернозем). а — аминокислоты небактеризованного растения; б — аминокислоты растения, бактеризованного культурой бактерий *Bacterium* sp. 1; в — аминокислоты растения, бактеризованного штаммом *Bacterium* sp. 2: 1 — лизин; 2 и 3 — аспарагин и аспарагиновая к-та; 4 — серин; 5 — гликоколь; 6 — глутаминовая к-та; 7 — аланин; ? — не установленное соединение

В ряде работ отмечается, что одного контакта корней с почвой недостаточно, чтобы обеспечить потребности всего растения в питательных веществах. В почвах существуют какие-то посредники между корнями растений и питательными источниками почвы. Такого рода посредниками являются микробы.

Худяков (1953 б) показал, что плесневидные грибы могут переносить по своим гифам элементы питания на большое расстояние. Известно, что

протоплазма движется по гифам с большой скоростью. У муковых грибов она достигает 50—80 μ и более в минуту. Вместе с протоплазмой переносятся различные минеральные и органические вещества, в том числе и элементы питания от места их концентрации до места интенсивного потребления, в растущую часть мицелия гриба. Многие грибы, как известно, обильно развиваются вокруг корней и на корнях, образуя микоризу.

Не только грибы, но и бактерии способны передвижению элементов питания в почве. Котелев (1955), применяя метод меченых атомов, установил это в отношении передвижения фосфора. Он вносил в почву гранулы суперфосфата с P^{32} и наблюдал степень диффундирования последнего в присутствии и в отсутствие бактерий. В стерильной почве при полном отсутствии микробов диффузия фосфора протекала очень медленно, поступление его в корни либо вовсе не наблюдалось, либо оно было незначительным. При внесении в такую почву бактерий продвижение фосфора значительно ускорялось.

Изложенный материал показывает, что вопрос о питании растений нельзя рассматривать только с точки зрения автотрофности. Растения наряду с усвоением минеральных веществ поглощают также и различные органические соединения — азотистые и углеродистые. Одни из них потребляются как пластический или энергетический материал, другие как биологически активные вещества или биокатализаторы. Последние, поступая в корни и в надземные части растений, повышают интенсивность биохимических и биологических процессов в тканях и клетках. Они усиливают рост, повышают поглотительную способность корней, ассимиляцию поступающих веществ и другие жизненно важные функции.

Биологически активные вещества почвы не только усиливают рост растений и повышают их урожайность, но и придают растениям более высокие питательные качества. Растения, получающие витамины и другие органические соединения из почвы в должном количестве, дают урожай более высокого качества, а семена их более жизнеспособны.

Тот факт, что растения могут расти на чистых минеральных питательных смесях в отсутствие микроорганизмов, еще не является доказательством бесполезности последних в питании растений.

Растение действительно можно вырастить на минеральном питательном растворе и даже получить семена в урожае без участия микробов. Но можно ли обеспечить жизнеспособность таких растений в последовательном ряде поколений?

Мы уже приводили свои наблюдения над развитием зеленой водоросли и над ряской. Стерильно выращиваемые на минеральных средах без добавления компостов или продуктов метаболизма бактерий, эти растения утрачивали жизнеспособность и в конце концов погибали. Растения, которые выращивались на тех же средах, но с добавлением компостов или продуктов жизнедеятельности бактерий, а равно и в присутствии их живых клеток (в нестерильных условиях), сохраняются в нашей лаборатории вот уже более 20 лет без видимого понижения жизнеспособности.

Не убедительны высказывания некоторых авторов о том, что в почве слишком мало органических соединений важнейших элементов — азота, фосфора (в виде витаминов, аминокислот, фитина и др.), чтобы придавать им сколько-нибудь существенное значение в питании растений. Мы еще очень мало знаем о формах органических соединений и динамике их превращений в сложных микробных ценозах. А то, что нам известно, дает основание полагать, что в почве непрерывно протекают процессы синтеза различных органических веществ. При непрерывном (даже очень слабом) образовании общая продукция этих веществ в почве может быть вполне достаточной, чтобы обеспечить необходимые потребности растений.

Совершенно непонятны утверждения некоторых авторов о том, что микроорганизмы, поглощая минеральные соединения, надолго исключают возможность использования их растениями. Это обстоятельство, по их мнению, приводит к настоящему голоданию растений. Сапрофиты почв рассматриваются как вредный фактор, причем вредность их якобы настолько велика, что специалисты призывают к тому, чтобы оградить растения от конкуренции со стороны микроорганизмов за обладание растворимыми солями (Петербургский, 1954).

Известно, что жизнь микробов в почве очень коротка и исчисляется часами. Отмирающие клетки еще при жизни начинают подвергаться автолизу, а когда ферментативные литические процессы заканчиваются, наступают процессы растворения остатков ферментами других микробов. Процессы разрушения бактериальных клеток могут протекать очень быстро. В процессе жизнедеятельности в клетках микробов совершается непрерывный обмен веществ. Отдельные элементы, поглощенные из субстрата микробной клеткой, очень быстро выделяются обратно. Опыты с мечеными атомами показывают, что, например, фосфор P^{32} появляется в субстрате через несколько минут.

Велико значение прикорневой микрофлоры в питании растений. Развиваясь в непосредственной близости от корней и на самих корнях, микроорганизмы во взаимодействии с растениями создают особую зону (ризосферу). В этой зоне почва по своим физическим, химическим и биологическим свойствам резко отличается от почвы вне корневой зоны. В ней создаются иные условия поглощения и выделения корнями веществ.

Взаимодействие между микроорганизмами и растениями, с одной стороны, и между отдельными видами микробов и их метаболитами — с другой, обуславливает различные превращения минеральных и органических веществ. В конечном итоге образуются такие соединения, которые служат источниками питания растений и поглощаются их корнями.

Вещества, находящиеся в почве, прежде чем поступить в корни растений, подвергаются переработке в большей или меньшей степени. В растения поступают не те вещества, которые характерны для почвы как таковой, а те, которые являются как бы продуктами жизнедеятельности микроорганизмов ризосферы. Прикорневая микрофлора подготавливает для растений питательные вещества в виде органических и неорганических соединений.

Роль прикорневой микрофлоры уподобляется в некоторой степени пищеварительному органу у животных. Микроорганизмы в общем итоге выполняют в почвенном питании растений ту же функцию, что и пищеварительная система животных организмов (Красильников, 1940).

Такую же точку зрения высказывает американский специалист, профессор Кларк (Clark, 1949). Он считает, что микроорганизмы, обитающие в зоне корней и на корнях, выполняют работу, присущую кишечнику у животных. Еще более определенно высказывается по этому вопросу академик Лысенко (1955). Он считает, что прикорневая микрофлора является как бы пищеварительным органом растений. С таким сопоставлением вполне можно согласиться, если учесть и деятельность микрофлоры кишечника. В последние годы микрофлоре кишечника уделяется все более внимания как фактору дополнительного питания животных и человека. Известно, что многие бактерии кишечника вырабатывают вещества, которые поступают в организм животного и играют там существенную роль в биологических процессах как биокатализаторы.

У многих животных микроорганизмы пищеварительной системы непосредственно участвуют в переработке пищи. Например, у жвачных целлюлозные бактерии перерабатывают клетчатку в усвояемые организмом вещества.

Часть IV

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ С РАСТЕНИЯМИ

Касаясь биологических факторов плодородия почв, мы уже отмечали значение микроорганизмов в жизни растений. Между теми и другими существуют особые взаимоотношения, в той или иной степени сказывающиеся на общей продуктивности почв.

Исследования показывают, что растительный покров является мощным фактором в жизни микроорганизмов. Видовые особенности растений накладывают свой определенный отпечаток на количественный и качественный состав микрофлоры почв. Растения создают и формируют микробные ценозы и сообщества, оказывают влияние на микробное население всей корневой системой и пожнивными остатками. При жизни растения выделяют через корни различные вещества — органические и минеральные, которые являются приманкой для микроорганизмов. Корни во время вегетации растения непрерывно образуют и сбрасывают корневые волоски, теряют отмирающие клетки эпидермиса и т. д. Все эти элементы оказываются достоянием микробов, источником их питания.

Видовой состав микрофлоры почвы в свою очередь оказывает определенное и значительное влияние на рост и развитие растений, а следовательно, и на их урожайность. Изучение характера взаимодействия микроорганизмов и растений является одной из главных и интереснейших проблем не только микробиологии, но также почвоведения и растениеводства.

ВЛИЯНИЕ РАСТЕНИЙ НА МИКРОФЛОРУ ПОЧВЫ

Исследователями давно отмечалось влияние растительного покрова на микрофлору почвы. Растения оказывают действие на микроорганизмы при жизни (через корневую систему), а также после своей гибели или после уборки урожая (на окультуренных полях). В первом случае действие обусловлено корневыми выделениями и отмирающими частицами самих корней. Во втором — действующим фактором являются остатки корней и надземных частей. В том и другом случае происходят большие изменения в составе почвенной микрофлоры. Кроме того, корни оказывают благоприятное действие на физические и химические свойства почвы, улучшают условия существования микроорганизмов. О значении корней растений в биологии почв можно судить по тому, насколько велика корневая масса и ее протяженность.

Корневая масса растений

Исследования Качинского (1925), Чиждова (1931) и других показывают, что корневая система представляет собой большую по весу массу с огромной поверхностью. Это отмечал еще Тольский (1904—1911) при изучении корневой системы лесных насаждений Бузулукского леса. Автор приводит цифровой материал о развитии корневой системы и ее протя-

женности у древесных пород на разных почвах и при разной плотности насаждения. При плотности в 77 деревьев на 0,2 га длина корней одного экземпляра равна 0,21 км, а при плотности в 260 деревьев на 0,2 га — 0,42 км.

Л. П. и Л. Л. Голодковские (1937) на основании наблюдений за развитием корневой системы люцерны при разных почвенно-климатических условиях ее роста приводят следующие данные (табл. 62).

Таблица 62

Развитие корневой системы 3-летней люцерны при разных почвенных и климатических условиях

Горизонт, см	Вес воздушно-сухой массы корней в 1 м ³ почвы, г				
	поливная		слабо оподзоленная	типичный подзол	чернозем южный
	серозем	луговая			
0—10	343,1	253,7	315,0	348,0	692,0
10—20	149,2	157,0	386,0	386,0	181,3
20—30	95,1	57,0	100,0	95,0	47,3

По определениям Дитмера (Dittmer, 1937, 1938) одно растение озимой ржи имеет общую длину корней (без волосков) 623,4 км. Чем тоньше корни, тем значительнее их протяженность. Главные корни имеют протяженность 0,07 км, вторичные — 5,4 км, корни третьего порядка — 175 км, четвертого порядка — 442,8 км. Наибольшую массу составляет активная часть корневой системы.

Площадь всех корней одного растения равна 237,4 м², корней первого порядка — 0,1 м², корней второго порядка — 4,2 м², корней третьего порядка — 70,5 м², корней четвертого порядка — 162,8 м².

Корневых волосков на корнях одного растения насчитывается 14,3 млрд. Расположены они преимущественно на корнях третьего и четвертого порядков (14,1 млрд). Длина всех волосков одного растения составляет свыше 10 000 км. Общая поверхность их (один волосок имеет длину 700—1000 μ) в два раза больше поверхности корней, т. е. свыше 400 м². Следовательно, корни одного растения ржи на четвертом месяце роста в общей сложности имеют протяженность 11 250 км и площадь 6388 м².

В учебниках Курсанова, Келлера, Голенкина приводятся меньшие цифровые показатели длины корней. Например, по их данным, у дыни общая длина корней без волосков равна 25 км, у пшеницы около 20 км, у яровой ржи 623 км. Поверхность корневой системы одного растения ржи — 237 м². Поверхность корней ржи превышает поверхность надземных органов в 130 раз (Курсанов, 1940).

По данным Павличенко (1938), длина корней овсяга 87,8 км, пшеницы 71,2 км. В одном кубическом дециметре почвы содержится корней общей протяженностью: у овса 65 м, у ржи 90 м, у мятлика 553 м. Протяженность корневых волосков: у овса 11,6 км, у ржи 24,3 км, у мятлика 73 км.

Обстоятельные исследования корневой системы типчаковых растений, проведенные Саввиновым и Панковой (1942) в заводских степях, показали следующее: в двухметровом слое почвы на 1 м² приходится 1,75 кг сухой массы корней, из них живых $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ часть. Вес надземных частей тех же растений составляет 0,48 кг, т. е. примерно одну четвертую часть общего веса корней.

О характере распределения корней в почве дает представление табл. 63.

Распределение корней в почве по горизонтам на 1 м²
(по Саввинову и Панковой, 1942)

Тип растений и почв	Глубина, см	Длина корней, км	Поверхн. корней, м ²	Вес сухой массы корней, г	
				живых	всех
Типчаковая раститель- ность, каштановая почва	0—25	18,5	12,3	278	1112
	0—50	28,0	18,09	344	1419
	0—100	32,0	20,77	418,4	1735
	0—200	34,0	21,59	436,3	1757
	0—300	36,0	22,40		
Злаково-разнотравная растительность, ка- штановая почва	0—25	61,8	10,3	186,8	1547
	0—50	80,4	13,96	251,1	1792,5
	0—100	94,5	16,97	310,9	2022,3
	0—200	100,0	18,10		

Шалыт и Калмыкова (1935) исследовали образование и распределение корней степной растительности в черноземных почвах (государственный заповедник «Аскания-Нова»). По их данным, приходится воздушно-сухой массы корней типчаково-ковыльной растительной ассоциации 3002,5 г (30 т/га), а в столбчатом солонце того же заповедника 1175,8 г на 1 м³ (11,75 т/га). Общая поверхность корней в первом случае составляет 225 м², а во втором — 126,2 м². Саввинов и Панкова считают эти цифры несколько преувеличенными. Надо полагать, что приведенные различия имеют чисто экологическую обусловленность, а не являются результатом методической погрешности. Разумеется, в условиях юга Украины, на черноземах, у растительности будут иные соотношения корней с надземной частью, чем в условиях Заволжья, на каштановых почвах. Да и различия, о которых говорят авторы, не столь разительны и не принципиальны. Как у Саввинова и Панковой, так и у Шалыт и Калмыковой цифровые показатели примерно одного порядка.

Мюнц и Жирар (Muntz et Girard, 1888), измеряя длину и диаметр корней растений, выросших на опытных полях Парижского агрономического института, приводят следующие показатели. В одном кубическом метре почвы содержится корней клевера общей площадью 5,18, луговых трав — 7,58, овса — 10,70, озимой пшеницы — 11,30 и мака — 2,17 м².

По данным Беляковой (1947), корневая масса сухих корней люцерны в почвах Вахшской долины равна: на первом году роста 11,12 т, на втором году роста 22—24 т, а на третьем году — 30 т и выше на гектар.

Надъярный (1939) установил, что многолетние бобово-злаковые смеси трав накапливают корней больше, чем чистые культуры. В верхнем слое почвы (0—20 см) за 2—3 года было найдено до 40—75 ц корней на гектар. Более высокое накопление корневой массы в почве при смешанных посевах трав отмечают Белякова и Паришкура (1953). В других исследованиях также приводятся цифры порядка многих тонн сухой корневой массы, приходящейся на гектар.

Главная масса корней сосредоточена в поверхностном 0—25 м слое или несколько глубже в зависимости от почвенно-климатических условий и типа растительности. Иногда наблюдается в более глубоких слоях почвы второй максимум (менее значительный) скопления корней. Характер количественного распределения корневой массы по горизонтам почвы представлен на рисунке 69.

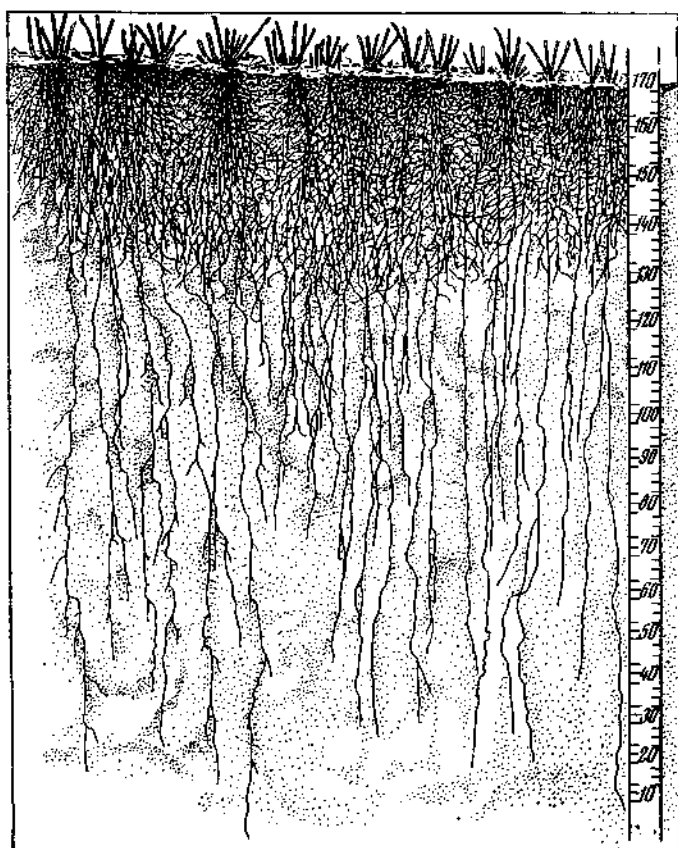


Рис. 69. Распределение корней пшеницы в почве
(по Качинскому, 1950)

Соответственно распределению роль корней будет наибольшей в верхних горизонтах. Биологическое значение корневой системы определяется ее деятельностью, т. е. способностью поглощать извне элементы питания и выделять в среду продукты метаболизма. Исследования показывают, что жизненно активная часть корневой системы наиболее значительна. По некоторым данным она равна 50—75% от общей массы корней.

Вещества, которые выделяются корневой системой, используются микроорганизмами в качестве источников питания. Вокруг корней концентрируется большое количество микробов, растущих, размножающихся и выделяющих свои метаболиты, из которых многие усваиваются корнями растений. Вся корневая масса как при жизни растений, так и после их гибели производит огромное влияние на рост и развитие микроорганизмов.

Влияние корневой системы на состав микрофлоры может быть косвенным и прямым, положительным и отрицательным.

Потребление растениями элементов питания сказывается в какой-то степени на жизнедеятельности микроорганизмов. Более значительное влияние растений на микроорганизмы проявляется в том, что первые обогащают почву органическими веществами.

Корневые выделения

На корни давно перестали смотреть только как на сосущие органы, при помощи которых растения усваивают из почвы различные питательные элементы. Еще в XVIII веке отмечалась способность корней выделять некоторые вещества, оказывающие влияние на свойства почвы и определяющие ее плодородие.

Наличие CO_2 в выделениях корней отмечали многие авторы — Соссюр (1804), Тревизан и Мейс (1839), Поллацци (1858) и др. Сакс в 1860—1865 гг. экспериментально показал выделение CO_2 корневой системой разных растений (см. Прянишников, 1952; Константинов, 1950).

Люндергард (Lundergardh, 1924) определял количество CO_2 , выделяемой корнями пшеницы, выращиваемой в стерильном песке и в песке с бактериями. Он получил следующие результаты: на 1 г сухой массы корней выделяется углекислоты за 1 час в стерильном песке 3,05 мг, а в присутствии бактерий — 5,57 мг.

Значительные выделения CO_2 корнями растений отмечал Зайкович. По его наблюдениям, корни хорошо развитой кукурузы выделяли за сутки 0,24 г, а по наблюдениям Кюпа — 0,25 г. В опытах Коссовича корни горчицы выделяли в среднем 27,3 мг CO_2 за сутки. Бараков наблюдал выделение углекислоты корнями различных растений и пришел к выводу, что максимальное количество ее выделяется в период наиболее напряженной жизнедеятельности растения, во время цветения (цит. по Константинову, 1950).

Чесноков и Базырина (1934) выращивали лен в сосудах с почвой (подзол) или с песком и установили, что дыхание почвы с растущими в ней растениями далеко превышало сумму дыхания самих корней и почвы в отдельности.

Образование углекислоты корнями растений происходит тем интенсивней, чем больше бактерий имеется в ризосфере (табл. 64).

Таблица 64

Влияние растений на образование углекислоты в почве при температуре 20° С
(по Ваксману, 1952)

Растения	Число бактерий, млн./г	pH почвы	CO_2 , мг/кг за сутки
<i>Triticum vulgare</i> L. . .	49	6,75	69,4
<i>Secale cereale</i> L. . . .	42	6,44	68,2
<i>Avena sativa</i> L.	45	6,42	79,0
<i>Beta vulgaris</i> L.	78	6,89	74,3
<i>Medicago sativa</i> L. . . .	120	6,89	86,8
<i>Trifolium pratense</i> L. . .	—	6,66	82,4

Интенсивность образования углекислоты зависит от вида растений, их возраста, от времени года и других факторов.

Примерный объем корневого дыхания зерновых культур при условиях роста в поле составляет 25—30% от объема дыхания почвы в целом (Константинов, 1950).

В процессе жизнедеятельности растения выделяют через корни различные минеральные и органические соединения. В корневых выделениях находили соединения фосфора, калия, кальция, натрия и других элементов.

Сабинин (1940, 1955) и его сотрудники (Минина, 1927) показали, что выделение корнями элементов минерального питания совершается путем экзосмоса и регулируется концентрацией этих веществ в наружном субстрате. Туева (1926) установила, что экзосмос кальция и калия из корней происходит до установления равновесного состояния этих элементов в окружающей среде. Такую же закономерность Осипова и Юферова (1926) нашли в отношении поглощения и выделения элементов серы и фосфора корнями кукурузы и пшеницы.

Авдонин (1932) обнаружил потерю зольных элементов культурой овса в полевых условиях. Эти потери выражаются различными количествами в зависимости от условий роста растения.

Ахромейко (1936) считает, что одни растения выделяют корнями минеральные вещества, а другие не выделяют. Он обнаруживал фосфорную кислоту в корневых выделениях люпина, гороха, гречихи, горчицы и рапса. Количества выделенного фосфора достигали 14—34% от всей фосфорной кислоты, поглощаемой растением.

Имеются отдельные работы, в которых отрицается возможность выделения корнями минеральных соединений. Авторы этих работ полагают, что обнаруживаемые вещества являются продуктами распада корневых остатков.

Из корневых выделений наибольшее значение имеют органические вещества. Впервые наличие этих веществ отмечалось еще в конце прошлого столетия. Дьер (Dyer, 1894) установил наличие соединений кислотного характера в корневых выделениях растений ячменя, пшеницы, овса, лисохвоста и др. Кислоты в корневых выделениях обнаруживали Леммерман (Lemmerman, 1907), Кюнце (Künze, 1906), Шрейнер и Рид (Schreiner a. Reed, 1907), Дояренко (1909) и др.

Стоклаза и Эрнест (Stoklasa и Ernest, 1909) установили, что растения выделяют корнями уксусную, муравьиную и щавелевую кислоты. Мазе (Maze, 1911) и Шулов (1913) нашли в корневых выделениях органические кислоты и сахара. Органические вещества находили Костычев (1926), Трюфо и Бессонов (Truffaut et Bessonoff, 1925, 1927) и др.

Машковцев (1934) установил, что корни прорастающих семян риса выделяют сахара, альдегиды, этиловый спирт и другие соединения, осаждающиеся уксуснокислым свинцом.

Минина (1927) обнаружила органические вещества в корневых выделениях люпина, бобов, кукурузы, ячменя, овса и гречихи при выращивании их в питательном растворе Кюпа. Максимум выделения этих веществ приходится у большинства этих культур на четвертую неделю роста, а у гречихи на несколько более ранний период. По мере созревания и старения растений количество корневых выделений падает и к концу вегетации прекращается.

Лайон и Вильсон (Lyon a. Wilson, 1928) нашли в корневых выделениях кукурузы азотистые и безазотистые органические соединения. Азотистых веществ, по их наблюдению, в корневых выделениях с возрастом растений становится меньше.

Винтер и Рюмкер (Winter и Rümker, 1952) обнаруживали в корневых выделениях растений фосфатиды, аминокислоты, тиамин, биотин, мезоинозитол, парааминобензойную кислоту, затем углеводы, танины и алка-

лоиды. Харли (Harley, 1952) находил в корневых выделениях сахара, аминокислоты, витамины и другие органические соединения.

Виртанен с сотрудниками (Virtanen a. Laine, 1937) обнаружил в корневых выделениях молодых ростков бобовых растений — гороха, клевера и др. аспарагиновую, глютаминовую кислоты, триптофан и β -аланин.

Злаки — овес и ячмень, выращиваемые в одном сосуде с бобовыми растениями при полном отсутствии в субстрате источников азота, нормально росли и развивались за счет азота, который выделялся корнями бобовых растений. Подобные же эксперименты проводились Липманом (Lipman) еще в 1912 г.

Возможность передачи продуктов метаболизма одних видов растений другим была подтверждена опытами Престона с сотрудниками (Preston, Mitchell a. Reeve, 1954). Опрыснутые α -метоксифенилуксусной кислотой растения выращивались в одном сосуде с необработанными растениями. Через некоторое время у последних обнаруживалось данное вещество во всех тканях в большем или меньшем количестве: необработанные растения поглощали α -метоксифенилуксусную кислоту, выделенную корнями обработанных растений.

Многими исследователями было обнаружено в корневых выделениях бобовых значительное количество азотистых органических соединений при выращивании их совместно со злаками (Scholz, 1939; Wyss a. Wilson, 1938; Madhok, 1940; Nicol, 1934; Исакова и Андреева, 1938).

Сабинин (1940) установил, что корни тыквы выделяют от 9 до 11 различных аминокислот. Эти кислоты хорошо определяются и дифференцируются при помощи бумажной хроматографии (Курсанов, 1953).

Другие исследователи отрицают наличие азотистых веществ в корневых выделениях бобовых растений (Bond, 1937 и др.).

Вильсон и Висс (Wilson, Wyss et al., 1937, 1938) допускают возможность выделения корнями азотистых соединений. Но эти соединения, по их мнению, являются продуктами метаболизма в тканях клубеньков, а не самих корней бобовых растений.

Энгель и Роберт (Engel u. Roberg, 1938) в целях проверки данных Виртанена выращивали ольху, зараженную культурами проактиномицетов, образующих клубеньки, и обнаружили в субстрате (песок) заметное количество органических азотистых веществ, выделенных корнями.

Виртанен, отвечая Вильсону, Бонду и др., отмечает, что процесс выделения органических веществ тесно связан с внешними условиями — солнечным светом, аэрацией, питанием и рН среды. Подтверждая прежние данные новыми опытами, автор сообщает, что обнаруживаемые азотистые соединения являются продуктами синтеза свободного азота, не использованными при построении белка и тканях растений, а не продуктами распада белков (Wirtanen a. Torniainen, 1940).

Органические соединения, выделяемые корнями различных растений, не одинаковы. У бобовых обнаруживается больше азотистых соединений — аминокислот, амидосоединений и др. (см. Wirtanen et al., 1937, 1938, 1940). У злаковых корневые выделения более богаты углеродистыми веществами — сахарами, органическими кислотами и др. По нашим наблюдениям, горох, конские бобы, фасоль, люпин и другие бобовые выделяют вещества, имеющие нейтральную или слабо щелочную реакцию, а злаки — кукуруза, пшеница и некоторые другие — вещества, имеющие кислую реакцию. По данным некоторых исследователей, корни гороха выделяют нуклеотиды и флавины (Lundegardh a. Stenlid, 1944).

Уест и Вильсон (West a. Wilson, 1939) обнаружили в корневых выделениях льна биотин и тиамин, а в выделениях некоторых злаков — сахар. Броун с сотрудниками (Brown et al., 1949) выявил в корневых выделениях трав пентозы или близкие к ним соединения (α -кето-кислоту).

Броун и Эдварс (Brown a. Edwards, 1944) находили в корневых выделениях особые вещества, стимулирующие рост других растений.

Гро (Groh, 1926) исследовал корневые выделения люпина, конских бобов, пшеницы, овса, ячменя и ржи. У одних растений были обнаружены вещества, имеющие кислую реакцию, у других — щелочную. На основании этого автор подразделяет растения на две группы: кислотную, куда входят горох, конские бобы, люпин, пшеница, и щелочную, включающую овес, рожь, ячмень, горчицу. По мнению Прянишникова (1905), люпин выделяет вещества кислотного характера. Благодаря этим выделениям данное растение растворяет трудно растворимые фосфаты и переводит их в легко усваиваемую форму. Другие растения — горчица, гречиха — не способны к выделению веществ кислотного характера и не могут растворять минеральные соединения, необходимые для питания.

Исследования Фреда (Fred, 1918, 1919), проведенные в строго стерильных условиях, наглядно показали наличие в корневых выделениях веществ кислотного характера, которые растворяли пластинки мрамора. Автор специально отмечал при этом, что в присутствии бактерий процесс растворения мрамора протекает значительно быстрее.

Корни итальянского риса выделяют вещество, которое флюоресцирует синим светом в ультрафиолетовых лучах. Это вещество настолько характерно, что оно, по утверждению автора, может служить сортовым признаком данного растения (из Audus, 1953).

Различие в химическом составе корневых выделений у разных сортов одного и того же вида растений отмечают и другие исследователи. Тимонин (Timonin, 1941) установил у устойчивого к фузариозу сорта льна (сорт Бизон) наличие веществ, которые активируют рост гриба *Trichoderma viridis* — антагониста возбудителя фузариоза. У сорта, чувствительного к фузариозу (сорт новельти), найдены в корневых выделениях вещества, стимулирующие развитие гриба *Fusarium* — возбудителя фузариоза льна.

Химический анализ показал, что в корневых выделениях устойчивого сорта льна содержится большое количество (25—30 мг на одно растение) гидроциановой кислоты, которая обладает антимикробными свойствами. В выделениях корней чувствительного сорта льна указанной кислоты нет или обнаруживаются только ее следы.

Итон и Риглер (Eaton a. Rigler, 1946) установили аналогичное различие в корневых выделениях хлопчатника. У устойчивого к корневой гнили сорта обнаруживалось больше углеродистых соединений, чем у чувствительного сорта. По мнению авторов, данные вещества привлекают микробов-антагонистов, подавляющих развитие возбудителя корневой гнили.

Следует отметить, что вопрос о корневых выделениях растений начали углубленно изучать сравнительно недавно. Поэтому мы располагаем пока малыми сведениями о качественном составе корневых выделений. Однако еще более скромны наши познания о количествах выделяемых корнями веществ.

Имеющиеся немногочисленные исследования показывают, что корни выделяют заметные количества органических веществ. Дьер (Dyer, 1894), определяя количество кислот, выделяемых корнями растений, установил, что в 100 мл питательного раствора из-под ячменя содержится 0,38 мг кислот, из-под пшеницы — 0,58, овса — 0,65, лисохвоста — 0,86, тимopheевки — 0,80, ежи — 0,81, белого клевера — 1,28, красного клевера — 1,55, из-под конских бобов — 1,11 мг кислот.

По наблюдению Мазе (Maze, 1911), один экземпляр кукурузы в стерильном питательном растворе выделяет за 20 дней роста 57 мг сахара и 84 мг органических кислот. Шулов (1913) обнаружил в корневых выделениях того же растения за двухмесячный период роста в питательном рас-

творе 94 мг нередуцирующих, 34 мг редуцирующих сахаров и 80 мг яблочной кислоты. Корни гороха за это же время выделили 140 мг сахара. При питании растений азотнокислым аммонием корневых выделений, по наблюдению автора, было больше, чем при подкормке азотнокислым кальцием.

Пфейфер (Pfeifer, 1912, 1917) исследовал корневые выделения у пшеницы и гречихи. По его наблюдению, 0,27 г корней пшеницы выделили 0,134 мг, а 0,110 г корней гречихи — 0,155 мг органических кислот, что составило 1,3% от всего веса растений. По данным Шулова (1913) корневые выделения кукурузы составляли 0,6% от веса растений.

Демиденко (1928) выращивал кукурузу и табак в сменяемых и несменяемых питательных растворах. Корни кукурузы одного растения, выращенного на несменяемом растворе, выделили за весь вегетационный период 486 мг, а при семикратной смене раствора — 1136 мг органического вещества. Корни табака за тот же период выделили в бессменном растворе 158 мг, а в сменяемом — 439 мг органических веществ. Суммируя свои наблюдения, автор заключает, что все корневые выделения составили 27% от растительной массы.

Машковцев (1934) нашел, что семена риса при прорастании теряют 20—30% сухого веса, причем около четверти этой потери составляют корневые выделения в виде органических соединений.

Виртанен с сотрудниками (Virtanen et al., 1933) нашел, что корни гороха при выращивании его в сосудах совместно со злаками выделяют за 58 дней 126,4 мг азотных соединений, из которых 77,4% составляет азот аминокислот, 3,3% — амидосоединения, 2,05 — меланин и 2,73% — другие азотные соединения.

Ячмень при совместном выращивании с горохом нормально рос и развивался, хотя азот в сосуд с песком не вносился; в тканях опытных растений ячменя было найдено 32,3 мг азота, а в тканях контрольных растений, выросших изолированно, без гороха, азота оказалось лишь 0,7 мг, и развитие их было очень слабым.

Ячмень в этих опытах потреблял не весь азот, выделенный горохом. Значительная часть его, до 89,0 мг, оставалась в субстрате в виде тех или иных органических азотистых соединений (Virtanen, Synnöve, Karström, 1933; Virtanen, 1937).

Виртанен и Лайне (Virtanen a. Laine, 1936, 1937) установили, что в корневых выделениях клевера и других бобовых растений в период до цветения обнаруживаются преимущественно (75% от общего связанного азота) аспарагиновая, глюконовая кислоты, затем триптофан и β-аланин. В период цветения наибольшая часть азотистых корневых выделений падает на триптофан.

Лайон и Вильсон (Lyon a. Wilson, 1921) подсчитали, что за весь вегетационный период корни растений выделяют до 5% от общего веса растений органических веществ.

Энгель и Роберт (Engel u. Roberg, 1938) определили, что за двухмесячный период роста корни одного растения ольхи, инокулированные проактиномицетами, выделили 27,7 мг, а не инокулированные — 23,6 мг азотистых соединений (табл. 65).

Мешков (1953) при исследовании корневых выделений гороха и кукурузы, выращиваемых в питательном стерильном растворе, получил следующие результаты: за 20 дней роста корни гороха выделили в раствор редуцируемых сахаров: в опыте 1946 г. — 2,87 мг, а в опытах 1947 г. — 4,28 мг. Вес сухой массы урожая растений составлял 1,92 г в 1946 г. и 1,85 г в 1947 г. Корни кукурузы за те же сроки выделили в раствор в 1946 г. — 8,4 мг и в 1947 г. — 8,17 мг. Вес сухой массы был соответственно равным 3,69 г и 2,35 г. По наблюдениям автора, количество корневых вы-

Таблица 65

Выделение азотистых веществ корнями ольхи, мг
(по данным Engel и. Roberg, 1938)

Опыт	Азот в исходном субстрате (песок)	Азот в субстрате после 2 месяцев роста ольхи	Прибавка азота
Инокулированные (клубеньками)	3,3	31,0	27,7
Неинокулированные . . .	2,5	26,1	23,6

делений в большей степени зависит от веса корней, чем от веса зеленых частей — листьев и стеблей. Общий вес последних составлял 2% у гороха и 1,3% у кукурузы от общего веса всей массы растений.

В своих исследованиях мы (1934 б) определяли выделяемые корнями органические вещества по интенсивности развития микроорганизмов в средах с этими веществами. Для этого были отобраны из большого числа испытывавшихся видов культуры: две из дрожжей — *Torula rosea* и *Sporobolomyces philippovi* и две из бактерий — *Pseudomonas fluorescens* и *Ps. denitrificans*.

Эти микроорганизмы развивались в растворе, на котором росли пшеница или кукуруза, и одновременно в чистом питательном растворе с разными дозами глюкозы. Через определенные промежутки времени производился подсчет клеток в камере Тома и параллельно посредством высева на питательные среды, агаризованные и жидкие. Результаты приведены в табл. 66 и 67.

Таблица 66

Развитие микроорганизмов в ризосферном растворе пшеницы
(в тысячах на 10 мл среды)

Организмы	Продолжительность действия раствора, сутки				
	3	8	15	25	40
<i>Torula rosea</i>	75	1500	1000	1500	1100
<i>Sporobol. philippovi</i> . .	150	2200	2000	2000	1500
<i>Ps. fluorescens</i>	1200	100000	150000	7000	1000
„ <i>denitrificans</i> . . .	1800	150000	160000	7500	1500

Сопоставляя максимальные количества клеток микроорганизмов, выросших на ризосферном растворе, с соответствующими цифровыми показателями роста на среде с глюкозой, мы получаем следующие результаты: максимум клеток *Torula rosea* — 1 500 000 в ризосферном растворе равен таковому же количеству при концентрации глюкозы несколько более 20 мг. Примерно столько же требуется и для *Sporobolomyces philippovi*. Для наращивания клеток бактерий на ризосферном растворе в количестве 150 млн, очевидно, потребуется около 50 мг глюкозы или другого эквивалентного ему вещества.

Развитие бактерий и дрожжей в чистом исходном растворе с разными дозами глюкозы

(в тысячах в 10 мл на 8-е сутки роста)

Концентрации глюкозы, мг на 100 мл	<i>Torula rosea</i>	<i>Sporobolom. philippovi</i>	<i>Pseudomon. fluorescens</i>	<i>Pseudomon. denitrificans</i>
5	400	650	20000	1500
10	680	900	35000	2500
20	1000	1500	60000	50000
50	2000	3000	150000	100000
100	3500	5000	250000	200000

Следовательно, по данным этого анализа корнями пшеницы (в сосуде было три растения) за 15 суток роста выделено было около 50 мг органических веществ, усваиваемых бактериями, и около 20 мг веществ, усваиваемых дрожжевыми организмами.

В опытах с кукурузой были получены примерно такие же данные: веществ, усваиваемых бактериями, выделено было больше, чем веществ, пригодных для питания дрожжей.

В последнее время стало известно, что корни вегетирующих растений выделяют в субстрат различные ферменты. Наличие ферментов в корневых выделениях предполагалось и раньше, когда решался вопрос о сапрофитизме высших растений, о росте и питании их на органических субстратах (Каменский, 1883; Любименко, 1923, 1935, Келлер, 1948).

Экерсон (Eckerson, 1932) в своих исследованиях показал, что корни растений способны восстанавливать нитраты в нитриты при помощи выделяемых редуктаз. За 17 часов корни таким образом образовывали при 37° до 2 мг нитритного азота. Клейн и Киссер (Klein u. Kisser, 1925), выращивая растения в стерильном питательном растворе, через некоторое время в этом растворе обнаруживали также фермент, восстанавливающий нитраты до нитритов.

Купревич (1949) исследовал корневые выделения у 23 видов растений, принадлежащих к 16 семействам: овса, пшеницы, ячменя, вики, клевера, льна, кипрея, вереска, ромашки, одуванчика, горца, щавеля, крапивы, чая, дуба, березы, тополя, ивы, сосны, ели, орляка и др. Были обнаружены разные ферменты: каталаза, тирозиназа, фенолаза, аспарагиназа, уреазы, инвертаза, амилаза, целлюлаза, протеаза и липаза.

Количества выделяемых ферментов и их активность у разных видов растений не одинаковы. Например, активность амилазы выражалась показателями от 1 до 4, т. е. от слабо заметного действия до полной переработки субстрата. Липаза обнаруживалась в виде следов и только у 4 видов растений (одуванчика, недотроги, крапивы и сосны).

Мы (1952а) исследовали амилазу в корневых выделениях пшеницы, кукурузы и гороха, выращенных в стерильных условиях. Было обнаружено, что при помещении небольших навесок корней в сосуд с крахмалом последний разлагается сравнительно быстро (табл. 68). Например, 0,2 г корней пшеницы разложили 20 мг крахмала за 60 минут.

Корни растений, выросших в поле, разлагали крахмал более интенсивно. За 1 час было разложено 25 мг навеской корней пшеницы в 0,1 г, а навеской корней кукурузы в 4,5 г.

Разложение крахмала ферментами, выделяемыми корнями растений

Растения	Навеска корней, г	Продолжительность реакции, час					
		0,5	1	2	4	8	24
Пшеница	0,5	—	—	—	—	—	—
	0,2	+	—	—	—	—	—
	0,1	+	+	—	—	—	—
	0,05	+	+	+	—	—	—
Кукуруза	0,5	+	+	+	+	—	—
	0,1	+	+	+	+	+	±
Горох	0,5	+	+	+	+	+	—
	0,1	+	+	+	+	+	+

Плюс означает наличие, минус — отсутствие крахмала, плюс-минус — реакция неопределенная.

Наиболее быстро разлагают крахмал корни, не изолированные от растения. Молодые растения пшеницы, вынутые из почвы и после промывки водой погруженные в раствор крахмала, разлагали его в течение 30 минут в количестве 25 мг, а растения кукурузы — 5 мг.

Фермент амилаза обнаруживался также и в воде, в которую погружались на некоторое время выкопанные из грунта растения пшеницы.

Одно растение пшеницы двухнедельного возраста, выросшее в поле, выделило в раствор такое количество амилазы, которое разложило за один час при комнатной температуре в среднем 20—25 мг крахмала.

Как видно из изложенного, наиболее активно разлагают крахмал корневые выделения пшеницы, слабее — выделения гороха и кукурузы.

Ратнер и Самойлова (1955) обнаружили в корневых выделениях кукурузы и подсолнечника ферменты, разлагающие глицерофосфат и сахарозу. Количество этих ферментов, по их наблюдениям, меняется по фазам развития растения. У кукурузы максимум выделения ферментов отмечается в период, предшествующий цветению, а затем в период образования початка (табл. 69).

Корни этих растений образуют ферменты, расщепляющие, кроме глицерофосфата и сахарозы, также глюкозофосфат и рибонуклеиновую кислоту. Корни подсолнечника разлагают рибонуклеиновую кислоту более энергично, чем корни кукурузы. Так, один грамм корней подсолнечника разлагает за 3 часа 0,338 мг, а грамм корней кукурузы — 0,048 мг рибонуклеиновой кислоты.

Подобная же картина наблюдается и в отношении расщепления глицерофосфата и глюкозофосфата. Корни подсолнечника в течение 3 часов разлагают 0,375 мг глицерофосфата и 0,208 мг глюкозофосфата, а корни кукурузы — соответственно 0,129 мг и 0,095 мг.

Авторы заключают, что корни своей ферментативной активностью могут обеспечить потребность растений в фосфоре за счет органических фосфорных соединений, если таковые имеются в субстрате.

Таблица 69

Выделение ферментов корнями кукурузы в разные фазы роста,
на 1 г корней
(по Ратнеру и Самойловой, 1955)

Фазы развития	Фосфор, освобо- ждающийся из глицерофосфата	Восстанавли- вающие сахара, мг
Начало вегетации	0,06	4,06
Середина вегетации	0,106	4,28
Образование султанов	0,052	3,66
Начало образования початков	0,102	6,06
Образование початков	0,124	4,32
Созревание семян	0,068	0,51

Кроме ферментов, корни растений выделяют в почву ряд других биологических активных соединений — различные биотические вещества (витамины, ауксины), токсины и др. Количество их в почвах может достигать заметных величин.

Все эти вещества являются источниками прямого или дополнительного питания почвенных микроорганизмов и способствуют их развитию и накоплению в почве.

Корневые остатки

Кроме корневых выделений, микроорганизмы используют как источники питания отмершие клетки корней — волоски, эпидермис и др.

Химический состав корней у различных растений не одинаков. Корни одних растений содержат больше воднорастворимых веществ (белки, сахара и пр.); корни других — больше гемицеллюлозы, клетчатки и лигнина.

Таблица 70

Химический состав корней различных растений,
в % от сухого веса
(Белякова и Паришкура, 1953)

Вещества	Люцерна	Полевочка	Ежа сборная	Райграс много- укосный
Зола	5,19	11,67	12,89	13,69
Углерод	43,75	42,42	41,19	43,05
Азот	2,38	0,75	1,22	1,89
Отношение C:N	18,4	56,56	38,8	22,7
Белок	14,87	—	—	11,81
Воднорастворимая часть в % углерода	2,36	3,29	4,62	1,39
Жиры	3,01	9,0	1,3	2,0
Гемицеллюлоза	18,21	11,26	15,82	12,58
Целлюлоза	20,67	20,19	18,21	19,04
Лигнин	20,0	30,0	20,0	31,0

Белякова и Паришка (1953) приводят следующие данные химического состава корней (табл. 70).

Совершенно очевидно, что корни разных растений будут привлекать различную микрофлору и разлагаться разными видами ее.

При разложении микроорганизмами корней разных растений образуются различные продукты промежуточного распада и продукты метаболизма самих микробов. Последние тоже являются источниками питания для других видов микроорганизмов и как таковые вместе с продуктами распада корней привлекают другую смену популяции микробного ценоза. Смена популяций микробов происходит до тех пор, пока органические вещества растительных, животных и микробных остатков не разложатся до своих конечных продуктов. Конечные же продукты могут быть весьма различны в зависимости от состава органических остатков, от микрофлоры, разлагающей их, а равно от почвенных и климатических условий и тех синтетических процессов, которые совершаются в самой почве, вне клеток.

Ризосфера

Роль корней в жизни микроорганизмов не ограничивается только лишь доставкой им питательных веществ. Вокруг корней создаются вообще более благоприятные физико-химические и биологические условия существования как для микробов, так и для самих растений.

В зоне обильного скопления и развития корней улучшаются физические свойства почвы. Почвенные частицы оказываются более оструктуренными в ризосфере растений (см. раздел о структуре почв). С оструктурированием частиц почвы улучшается процесс дыхания корней и микроорганизмов, лучше сохраняется влага, поддерживается более постоянная температура и т. д.

Почва вокруг корней отличается повышенной влажностью. По нашим наблюдениям, в течение вегетационного периода ризосферная почва пшеницы в условиях заволжских степей обладала более высокой (на 1—2%) влажностью, а влагоемкость ее была на 3—5% выше, чем у почвы вне зоны корней (Красильников, 1940б). Это, по-видимому, связано как с изменением структуры и состава почвы в ризосфере, так и со способностью корневых систем растений активно изменять влажность окружающей их почвы.

Брезил и Мак Джордж (Breazeale a. Mc George, 1953) показали, что когда почва высыхает больше известного предела, растения увлажняют ее вокруг корней водой, транспортируемой из надземных частей. Последние используют влагу атмосферы. Авторы выращивали томаты в почве, которая постепенно подсыхала; когда растения начинали увядать, сосуды переносились в помещение с большой влажностью (80—90% от полной влажности). Растения вскоре оправлялись, тургор в листьях восстанавливался, почва вокруг корней становилась более влажной.

Прикорневая почва заметно отличается и по кислотности. Вокруг корней клевера, люпина и некоторых других растений подзолистые сильно кислые почвы становятся менее кислыми. Если контрольная почва имела $pH=4,5$, то в зоне корней люпина pH увеличивается до 5—5,4. В менее кислых почвах нейтрализация в зоне корней происходит более заметно (табл. 71).

Изменение реакции среды в прикорневой зоне растений наблюдали Казерер (Kaserer, 1940) и Эклунд (Eklunde, 1923, 1930). По данным Тома и Хэмфилда (Thom a. Humfield, 1932), в прикорневой зоне происходит нейтрализация как кислых, так и щелочных почв. Например, глинистые кислые почвы имеют $pH=4,5$, а у корней — 6,1. Щелочные почвы Колорадо с pH равным 7,9 у корней злаковых растений имеют $pH=7,5$.

Таблица 71

Изменение кислотности прикорневой почвы разных растений

Почва	Клевер		Люпин		Пшеница	
	кон- троль	ризо- сфера	кон- троль	ризо- сфера	кон- троль	ризо- сфера
Сильно оподзоленная, из-под леса, 1-й год после вспашки	4,5	4,9	4,7	5,4	4,5	4,7
Окультуренная, 15 лет	5,1	5,8	4,9	5,8	4,9	5,1
Сильно окультуренная, огородная .	5,6	6,4	5,6	6,5	5,3	5,9

Геллер (1953) показал, что растения понижают окислительно-восстановительный потенциал почвы вокруг корней. Это понижение, по его данным, обусловлено присутствием корневых выделений и микроорганизмов, привлекаемых ими. Усиленный фотосинтез зелеными частями свеклы понижает значение gH_2 (окислительно-восстановительного потенциала) почвы на расстоянии 1 см от поверхности корня. Приостановка фотосинтеза тотчас же сопровождается повышением gH_2 в прикорневой почве. Внесение бактерий в зону корней и их развитие снижает gH_2 тканей свеклы.

Почва вокруг корней более богата органическими веществами. В ней, как отмечалось выше, находятся в больших количествах различные про-

Таблица 72

Содержание нитратов в ризосфере растений
(в мг на 1 кг почвы)

Дата анализа	Пшеница		Соя		Подсолнечник	
	ризосфера	контроль	ризосфера	контроль	ризосфера	контроль
31 мая	11,4	19,86	0	12,3	4,65	21,4
5 июня	15,9	35,22	0	12,68	4,85	22,1
12 "	22,5	33,9	0	14,2	4,13	21,3
15 "	7,7	37,7	0	11,03	3,1	18,5
19 "	0	24,34	0	9,67	0	15,9
26 "	0	23,96	2,9	14,19	0	6,1
2 июля	0	22,54	0	2,3	0	3,5
5 "	0	16,34	0	4,58	0	13,33
10 "	0	9,11	0	12,65	0	12,45
16 "	0	11,27	3,0	13,54	0	11,4
22 "	0	10,8	0	8,65	0	19,4
27 "	0	10,3	0	9,54	0	12,54
31 "	—	—	0	7,24	0	7,86
6 августа	—	—	3,4	6,9	0	5,7
10 "	—	—	5,4	6,4	0	4,2
15 "	—	—	3,6	4,2	3,4	5,2
19 "	—	—	5,4	4,7	4,6	7,2
25 "	—	—	4,1	4,2	3,6	5,2

дукты метаболизма микроорганизмов, продукты распада корневых волосков и клеток эпидермиса, а также корневые выделения. В этой зоне отмечаются также повышенные концентрации ферментов, витаминов, ауксинов, некоторых аминокислот и других биотических соединений.

Нитратный азот в зоне корней отсутствует или обнаруживается в малых количествах. Мы анализировали прикорневую почву разных растений на протяжении всей их вегетации на полях Заволжья. Нитраты обнаруживались в ризосфере только на ранних стадиях роста растений и в конце вегетации (табл. 72).

Кацнельсон и Ричардсон (Katznelson a. Richardson, 1943) установили, что почва в прикорневой зоне в меньшей степени подвергается стерилизующему действию химических веществ. Обработывая почвы формалином и хлорпикрином, авторы обнаружили более значительное уменьшение числа микроорганизмов вне зоны корневой системы. В прикорневой зоне некоторых растений (помидоров и др.) микробы вовсе не реагировали на указанные химикаты и количество их не уменьшалось. Прикорневая зона оказывается менее доступной химическому воздействию на живые организмы, в том числе и на корневую систему растений.

В наших опытах растения кукурузы и фасоли выращивались в стерильных и нестерильных условиях, в вегетационных сосудах (9 кг), заполненных подмосковной огородной почвой. Когда растения достигали стадии цветения или бутонизации, в почву вносились антисептики: формалин в количестве 0,5 л 30% раствора и хлорпикрин — 2 г на сосуд. В стерильной почве растения погибали, а в нестерильной — продолжали нормально расти и развиваться.

Можно предположить, что в ризосфере растений создается как бы предохраняющая преграда в виде продуктов метаболизма микробов, которых здесь значительно больше, чем вне ризосферы. По-видимому, химические вещества разрушаются в ризосфере непосредственно микробными организмами.

В прикорневой зоне более энергично протекает процесс жизнедеятельности микроорганизмов, многие химические и биохимические процессы, а равно и превращения различных органических и минеральных веществ. В ризосфере быстрее разрушаются различные минералы, горные породы — известняк, мрамор и др. Причем, процесс этот вызывается не только корневыми выделениями (CO_2 и другими кислотами), но и микрофлорой ризосферы. Чем интенсивней развиваются микробы, тем процесс разрушения веществ происходит быстрее. Некоторые соединения, как например, трикальцийфосфат, не растворяются в стерильной ризосфере растений, но стоит прибавить в сосуды почвенных микробов, как это вещество становится достоянием растений (Gerretsen, 1948). Одной из задач сельскохозяйственной микробиологии является обогащение прикорневой зоны микробами, которые переводят нерастворимые формы фосфора в формы, доступные для растений.

Под влиянием микрофлоры в ризосфере отмечается увеличение растворимости соединений железа и марганца. По мнению Старки (Starkey, 1955) это увеличение обусловлено изменением окислительно-восстановительного потенциала, который здесь совершенно иной, чем вне ризосферы. В ризосфере железо, марганец и другие металлы находятся в соединениях с органическими веществами, образуемыми микробами. Аминокислоты, органические кислоты и другие метаболиты микроорганизмов образуют, по мнению автора, прочные комплексы соединений, сохраняющиеся в почве длительное время. Они усваиваются растениями и используются как источники железа, марганца и других элементов. В ризосфере такие органико-металлические соединения находятся в больших количествах, чем вне ее.

Вайнштейн и другие (Weinstein et al., 1954) экспериментально подтвердили эти данные. Они выращивали растения (подсолнечник) в растворе с примесью и без примеси микробных метаболитов и следили за поглощением минеральных солей железа. В присутствии метаболитов или этилендиаминтетрауксусной кислоты происходило быстрее усвоение железа, тогда как в отсутствие этих веществ и микробов данный элемент не усваивался растением. Эти наблюдения показывают, что растения, по-видимому, усваивают железо не в виде минеральных соединений, а в форме органо-минеральных веществ, образующихся под влиянием микроорганизмов.

Все приведенные данные показывают, что вокруг корней вегетирующих растений образуется особая зона, в которой создаются более благоприятные условия существования не только для микроорганизмов, но и для самих растений.

Микрофлора ризосферы

Повышенное скопление микробов в прикорневой почве впервые отметил Гильтнер (Hiltner) в 1904 году. Он и предложил термин «ризосфера». При обследовании корневой системы у разных растений, Гильтнер пришел к заключению, что скопление микробов здесь не случайно и что оно обусловлено биологической активностью самих корней.

Следует отметить, что некоторые исследователи раньше Гильтнера отмечали скопление отдельных видов бактерий в прикорневой зоне, но рассматривали это явление с узко специальной точки зрения.

Эпштейн (1902) наблюдал развитие на корнях свеклы особой бактерии, отличающейся от бактерий почвы. Велих (Welich, 1903), Грюбер (Grüber, 1909) и Маассен (Maassen, 1905) находили в ризосфере сахарной свеклы большое количество клеток *Clostridium gelatinosum*.

После Гильтнера явление скопления микроорганизмов вокруг корней отмечал Лайон (Layon, 1918). Он подчеркивал, что корневые системы растений сильно изменяют естественные микробные сообщества почвы; соотношения видов в ризосферной микрофлоре, по его наблюдению, отличаются от соотношений в микробных ценозах неризосферной почвы. Гофман (Hoffman, 1914), Маассен и Бен (Maassen u. Behn, 1923), Стоклаза (Stoklasa, 1926), Рихтер и Вернер (1931) обнаружили усиленное развитие и повышенное скопление в ризосфере грибных организмов.

Более углубленное и систематическое изучение прикорневой микрофлоры началось в тридцатых годах текущего столетия.

Подробные и обстоятельные исследования Старки (Starkey, 1929, 1934) показали, что корни растений оказывают существенное влияние на накопление микроорганизмов в почве. По его наблюдениям количество микробов в ризосфере во много раз превышает количество их в обычной почве, вдали от корней. Например, в ризосфере свеклы насчитывается 427,0, в контрольной почве — 8,2 млн/г бактерий; в ризосфере клевера — 11320,0, в контрольной почве — 6,6 млн/г, в ризосфере пшеницы — 653,4, в контрольной почве — 22,8 млн/г бактерий. Пошенридер (Pochenrider, 1930) изучал микрофлору прикорневой почвы крестоцветных растений и также обнаруживал усиленное развитие в ней отдельных видов бактерий (азотобактера и др.).

Наиболее многочисленные и подробные исследования были проведены советскими специалистами Исаковой (1934—1940), Красильниковым и др. (1934, 1945), Сидоренко (1940), Образцовой (1936), Березовой (1941, 1945), Кореняко (1942) и многими другими. Березова приводит данные изучения микрофлоры ризосферы льна; Исакова — каучуконосов, мандарина, тунга и чайного куста, Образцова — чайного куста.

Большие скопления микробов в зоне корней лесных пород установил Самцевич с сотрудниками (1949) и Козлова (1953).

Ромейко (1954) наблюдал развитие и скопление микрофлоры в ризосфере хмеля. Отмечая концентрирование микробов в прикорневой зоне, автор подчеркивает связь этого явления с фазой развития растения.

Попова (1954) приводит данные о повышенном скоплении микробов на корневой системе винограда, растущего на сероземах Узбекистана.

Наши исследования (1934—1945) прикорневой почвы показали, что растения во всех почвах и при разных климатических условиях независимо от зональности обладают способностью концентрировать вокруг корней почвенные микроорганизмы. Мы изучали микрофлору злаковых (пшеницы, ржи, овса, ячменя), трав (ежи, райграса и пр.), бобовых (фасоли, гороха, вики, клевера, люцерны и др.), технических культур (хлопчатника, табака, льна, конопли и др.) и древесных пород плодовых и декоративных растений (акация, тополя, липы, дуба, яблонь, слив, груш и др.). Исследования проводились в разных местах Советского Союза: на Юге — в Крыму, на Кавказе — в Армении, Грузии, на Черноморском побережье, в Средней Азии и на полях Таджикской, Узбекской, Киргизской республик, в Казахстане, в низовьях Поволжья, в Астраханских степях; затем на Украине, в Молдавии, в Сибири, на Сахалине, в северных районах — Якутии, Игарке, Кольском полуострове. Изучалась также микрофлора растений средней полосы — Ленинградской, Московской, Ярославской, Куйбышевской и других областей; растений Белоруссии, Латвии, Эстонии и иных мест обитания.

По нашим наблюдениям, общее количество микроорганизмов в прикорневой зоне растений в десятки, сотни и даже в тысячу раз превышает количество микробов в обычной, неризосферной почве. Различия в количественных соотношениях зависят от вида растений и почвенно-климатических условий (табл. 73).

В последние годы микрофлоре ризосферы начали уделять большое внимание многие иностранные специалисты. Кроме упомянутых исследований Старки, имеются по бактериоризе работы Локхеда с сотрудниками, Иенсена, Кацнельсона, Тимонина и др.

Все эти исследователи также приводят данные о значительном скоплении микроорганизмов в прикорневой зоне. Кацнельсон (Katznelson, 1946) нашел в ризосфере свеклы в 100—1000 раз больше микробов, чем вне корневой зоны. Том и Хэмфильд (Thom a. Humfield, 1932) приводят такие цифры: в ризосфере маиса имеется 136 млн. бактерий, а вне ризосферы (контроль) — 5 млн. на один грамм почвы.

По данным Старки (Starkey, 1955), в ризосфере фасоли насчитывается 200 млн/г бактерий, свеклы — 427 млн/г и зерновых культур — 653 млн/г. Контрольные образцы почв имели от 1 до 5 млн. бактерий в одном грамме.

Чем беднее почва органическими веществами, чем она менее плодородна, тем резче проявляется влияние корневой системы на количественный состав микрофлоры ризосферы. Количественное соотношение микрофлоры ризосферы (МР) и контроля (МК) наиболее резко выражено в бедных почвах; оно заметнее в примитивных подзолистых, малоплодородных почвах Кольского полуострова, чем в черноземах Молдавии или Кубани.

В примитивных, неокультуренных или слабо окультуренных почвах Кольского полуострова общее количество бактерий достигает 50 000—300 000 клеток в 1 г. В ризосфере клевера первого года жизни — 150—400 млн/г. Соотношение МР : МК = 1000 : 1. В хорошо окультуренных черноземных почвах Харьковской области число бактерий в ризосфере люцерны равно 2500—5000 млн. в 1 г, а вне ризосферы — 150—300 млн/г; соотношение МР : МК = 17 : 1.

Таблица 73

Общее количество бактерий в почвах (в тыс./г)

Почва и растения	Ризосфера	Контроль	Почва и растения	Ризосфера	Контроль
Кольский п-ов			Ср. Азия. Серозем		
Картофель	12 500	320	Хлопчатник	3 500 000	74 000
Клевер	21 000	400	Люцерна	7 100 000	60 000
Овес	7 800	270	Ежа	3 800 000	35 000
Травосмесь	19 500	350	Райграс	4 200 000	47 000
Северная Земля			Армения. Серозем		
Камнеломка	7 600	120	Пшеница	1 800 000	12 000
Мак	5 200	210	Люцерна	3 600 000	14 000
Злаки	12 000	400	Каштановая		
Московская обл.			Пшеница	2 400 000	10 000
Подзол			Грузия. Краснозем		
Пшеница	750 000	1500	Табак	500 000	500
Лен	500 000	1500	Чайный куст	800 000	600
Клевер	1 000 000	1200	Крым.		
Заволжье.			Южный берег		
Каштановые			Табак	1 200 000	8 000
Пшеница	2 100 000	14 000	Виноград	1 700 000	3 000
Люцерна	3 700 000	13 800			

Примечание. Приведенный в таблице цифровой материал получен при исследовании почв методом разведения посевами на жидкие синтетические среды (Чапек, Гильтая).

В сероземах Средней Азии малокультуренные почвы содержат сравнительно небольшие количества бактерий, в пределах 5—10 млн./г. В зоне корней люцерны первого года жизни мы насчитывали до 1000 млн./г бактерий. Та же самая почва после 5—8 лет возделывания с внесением соответствующих удобрений содержала в ризосфере однолетней люцерны 7000 млн., а вне корней 60—100 млн./г микроорганизмов. Отношение МР:МК в первом случае оказалось равным 100—200, а во втором — 70—100.

Такой сдвиг в соотношении МР:МК мы наблюдали в черноземах, подзолах, сероземах, каштановых и других почвах, независимо от географической зональности. Различны были только количественные выражения.

Количественные соотношения числа микробов в ризосфере и вне ее увеличиваются по мере углубления корневой системы. В нижних горизонтах цифровые показатели выражены резче (табл. 74).

На глубине 90—110 см, в ризосфере клевера, растущего в подзолистом почве, число бактерий оказывается в 2000 раз большим, чем вне ризосферы, а в ризосфере люцерны на черноземе, на той же глубине — в 270 раз большим. Примерно такие же соотношения наблюдаются и для пшеницы.

В глубоких слоях почвы микробы обычно насчитываются единицами, тогда как в ризосфере растений даже на глубине 2—3 м они развиваются в изобилии.

В условиях глубинного роста корневая система растений создает вполне благоприятные условия для развития микроорганизмов не только выделением питательных веществ, но, по-видимому, и такими факторами, как улучшение условий дыхания и обмена веществ.

Количество микробов, развивающихся в прикорневой зоне, меняется с возрастом растения. Как и следует ожидать, максимальное число их обнаруживается в период наиболее бурного роста растения. Чем интенсивней протекают жизненные процессы, тем больше выделяется корнями органических веществ и тем интенсивнее идет размножение микробов в ризосфере. Наблюдения показывают, что обильное развитие микроорганизмов происходит и на ранних стадиях развития растений, однако самый бурный рост микробов наступает в период цветения или непосредственно перед ним (рис. 70). Иногда отмечаются два и даже три подъема кривой роста микробов: первый, небольшой подъем — в ранней стадии, второй, больший — перед цветением и во время цветения, а третий — перед созреванием. Последний обычно бывает чуть заметным.

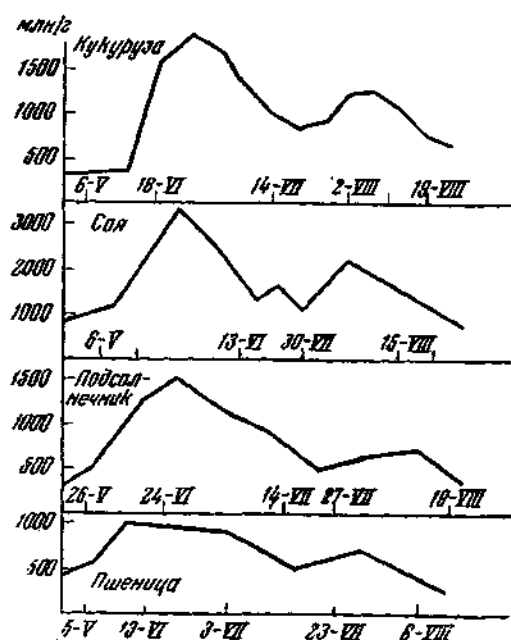


Рис. 70. Количественный состав прикорневой микрофлоры в разные фазы развития растений

В условиях орошаемого хозяйства наблюдаются небольшие подъемы кривой роста микробов после каждого полива (Красильников, Крисс и Литвинов, 1936б). В этих случаях они обуславливаются увеличением влажности почвы. Послужила ли влага непосредственной причиной усиления роста микробов или их рост усилился в результате увеличения количества питательных веществ, выделенных корнями вследствие повышения интенсивности обмена в растениях? По-видимому, имело место и то и другое.

Если производить анализы почвы в ризосфере после уборки урожая, то можно заметить, что жизнедеятельность микроорганизмов не приостанавливается. При наличии в почве влаги и тепла наблюдается резкий подъем количества микробов в прикорневой зоне. В этом случае мертвые корни подвергаются интенсивному разложению. Число микробов в этот период может нередко превышать число бактерий в ризосфере живых растений в период их бурного роста.

В тех случаях, когда в почве мало влаги (в засушливых районах), корневые остатки после уборки урожая разлагаются медленно, нет и заметного увеличения количества микробов. Корни длительно сохраняются в почве без существенных изменений.

Различия в количественном составе микробов прикорневой зоны разных растений невелики. В своих исследованиях мы не могли выявить вполне закономерных, достоверных различий в количестве бактерий ризосферы разных растений семейства злаковых и бобовых. На одном и том же полевом участке, при одних и тех же агротехнических и почвенно-климатических условиях общее число бактерий в ризосфере как пшеницы,

так и овса или ячменя примерно одинаково. При сопоставлении микрофлоры ризосферы злаковых и бобовых растений отмечается небольшое превосходство в численности микробов у бобовых. Впрочем, это различие выявляется не всегда.

Касаясь характера распределения микробов в ризосфере вегетирующих растений, мы отмечали как равномерно-диффузное разрастание микробов, так и существование более или менее изолированных колоний.

В литературе имеются указания на то, что клетки микробов обитают не только на поверхности корней, а проникают и внутрь их, пронизывают ткани эпидермиса, межклетники и даже протоплазму самих клеток (Березова, 1953; Ремпе, 1951; Hennig и. Villforth, 1940). По данным Шандерла (Schanderl, 1939, 1940), клетки и ткани растений вообще не бывают стерильными, а всегда содержат бактерии. В последней работе автор утверждает, что клетки растений развиваются в симбиозе с бактериями. Последние заполняют протоплазму в большем или меньшем количестве.

Наши исследования не подтвердили данных Шандерла: ни внутри тканей, ни, тем более, внутри клеток здоровых растений мы не могли обнаружить бактерий, грибов или актиномицетов. При микробиологическом анализе ткани растений всегда оставались стерильными. Даже корни бобовых не содержали бактерий в своих тканях вне клубеньков. Не обнаруживали бактерий в тканях здоровых растений и другие ученые (Bircsik, 1940; Schaeede, 1940). обстоятельные исследования были проведены недавно Штольпом (Stolp, 1952). Автор задался целью проверить данные Шандерла. Им были обследованы разные растения — бобовые, злаки и другие. Ни в одном случае в тканях растений он не нашел микробных клеток. Бактерии могут проникать только в отмирающие ткани и клетки, когда сопровождаемость последних нарушена. Например, корневые воло-

Таблица 74

Количество микроорганизмов в ризосфере и вне ее в разных горизонтах почвы
(в тыс. на 1 г почвы)

Почва	Растение	Глубина, см	Ризосфера	Контроль	Соотношения МР : МК
Московская обл. Подзол	Рожь	0—25	350 000	1200	300
		40—60	250 000	300	800
		80—100	5 000	3	1700
	Клевер	0—25	950 000	1500	630
		50—70	300 000	300	1000
		90—110	10 000	5	2000
Молдавия. Чернозем	Люцерна	0—25	5 000 000	100 000	50
		40—60	700 000	3500	200
		80—100	80 000	300	270
		120—150	10 000	20	500
	Пшеница	0—25	1 500 000	75 000	20
		40—60	300 000	2000	150
		80—100	30 000	100	300

ски при отмирании заполняются сплошь клетками бактерий. По-видимому, Шандерл и другие наблюдали именно такие, погибающие, клетки и ткани или же принимали за бактерии внутриклеточные структурные образования.

Для выяснения характера распределения микроорганизмов на корнях и возле корней мы применили метод обрастания стекол, заложенных в специальных вегетационных садках, смонтированных таким образом, чтобы корни растущих растений стелились по стеклу и давали отпечатки. Эти садки представляют собой плоские ящики со стеклянными стенками, шириной 5—6, высотой 20—25 и длиной 30 см.

Садки заполнялись почвой или песком и в них выращивались растения. Чтобы корни примыкали к стеклу садка, они устанавливались наклонно (рис. 71) под углом в 40—45°. Корни в силу геоцентричности росли в вертикальном направлении, касались стекла и продолжали разрастаться, плотно прилипая к его поверхности.

Для удобства микроскопирования мы помещали на разной глубине на внутренней стороне стеклянной поверхности вегетационного садка предметные стекла. Через определенные сроки, обросшие корнями стекла вынимались и подвергались микроскопированию с предварительной окраской и без нее.

При обильном развитии микроорганизмов можно видеть простым глазом вокруг корней зону в виде напыления размерами в 3—5 мм по радиусу. Эта зона особенно хорошо бывает заметна на стеклах обрастания, заложенных в песчаные культуры (рис. 72). Песок легко удаляется с поверхности стекла, а клетки микробов остаются. Путем простой микроскопии можно установить, что в зоне корней микроорганизмы развиваются диффузно и изолированными колониями или микроочагами. Колонии располагаются между волосками, на поверхности корня или же вблизи от него (рис. 73). В тех случаях, когда имеется много влаги и она покрывает корни вместе с корневыми волосками, клетки бактерий расплываются, занимая нередко значительные участки по ходу корней (рис. 74).

Как изолированные колонии, так и расплывшиеся участки микрофлоры состоят в основном из неспороносных бактерий и микобактерий; встречаются также колонии актиномицетов и сплетения нитей грибов. Очень редко обнаруживаются мелкие колонии или единичные клетки спороносных бактерий.

Неспороносные бактерии и микобактерии образуют хорошо очерченные, достаточно компактные колонии, расположенные чаще на поверхности корней и между корневыми волосками, а также на некотором расстоянии от них (рис. 75). Колонии актиномицетов нередко состоят из проактиномицетных элементов (рис. 75) или из сплетения нитей. Грибы также развиваются вокруг корней в виде отдельных гиф и их сплетений.

Если приготовить таким же способом отпечатки прикорневой микрофлоры, развивающейся не в песке, а в почве, то подобной картины не наблюдается. При микроскопировании отпечатков можно хорошо видеть только нити мицелия грибов и актиномицетов, иногда даже со спороносцами на ветках. Редко обнаруживаются изолированные колонии актиномицетов. Вокруг корневых веток и волосков встречаются и бактериальные клетки, но в очень ограниченном количестве и, как правило, расположенные одиночно, редко парами и очень редко в колониях. Если такой препарат начать проращивать, покрывая его тонким слоем агаризованной среды, то выявляется несоизмеримо большее число бактерий и микобактерий, чем можно было заметить при простом микроскопировании. Основное большинство клеток не выявляется под микроскопом. Это говорит о том, что клетки бактерий и микобактерий, а быть может, и некоторых актиномицетов находятся в раздробленном состоянии, в виде мель-

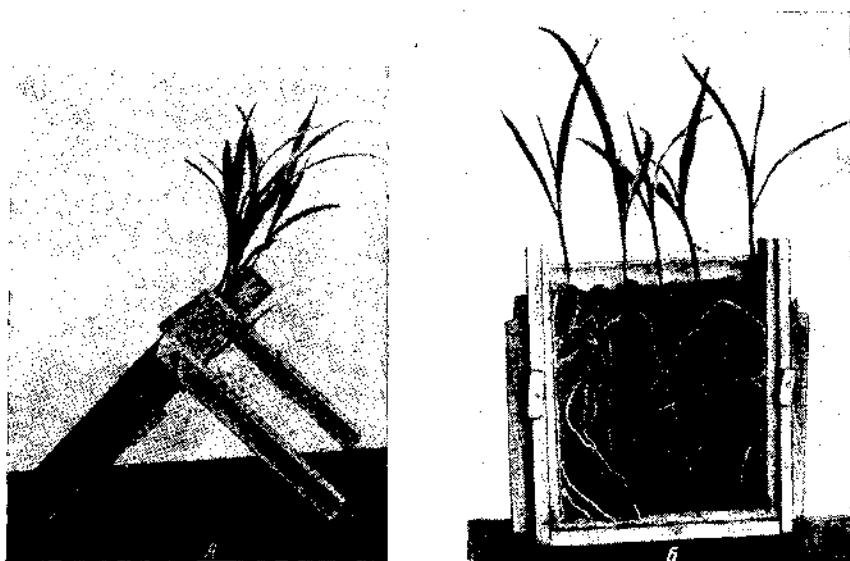


Рис. 71. Садки для выращивания растений:

А) садок в наклонном положении, для получения отпечатков корней и микрофлоры на стекле; Б) характер роста корней по боковой стенке садка (стекло)

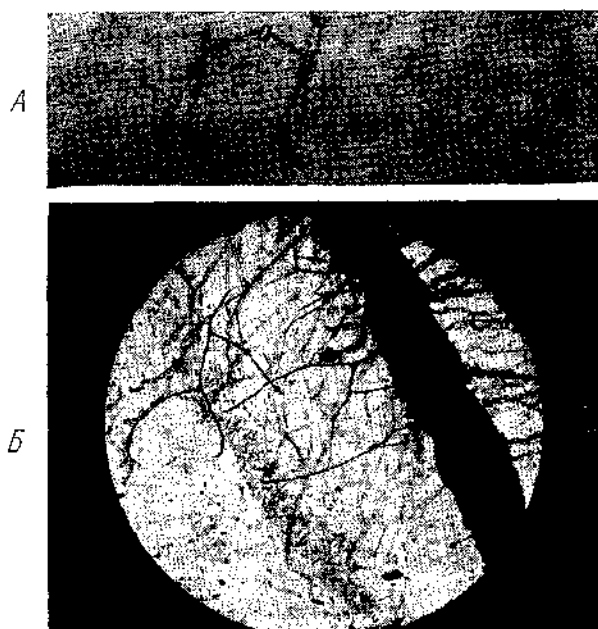


Рис. 72. Отпечатки на стекле корневых веток с микрофлорой вокруг них:

А) натуральная величина предметного стекла: видны отпечатки корней в виде полосок (а); Б) тот же препарат при увеличении 1 : 100; ветка корня, обросшая гифами грибов и актиномицетов

чайших зародышей, трудно отличимых от частичек почвы. Зернистые элементы, окрашивающиеся эритрозином, встречаются в почве прикорневой зоны в большом количестве. Они, по-видимому, и составляют основную массу ризосферной микрофлоры вообще. На питательной среде эти эле-

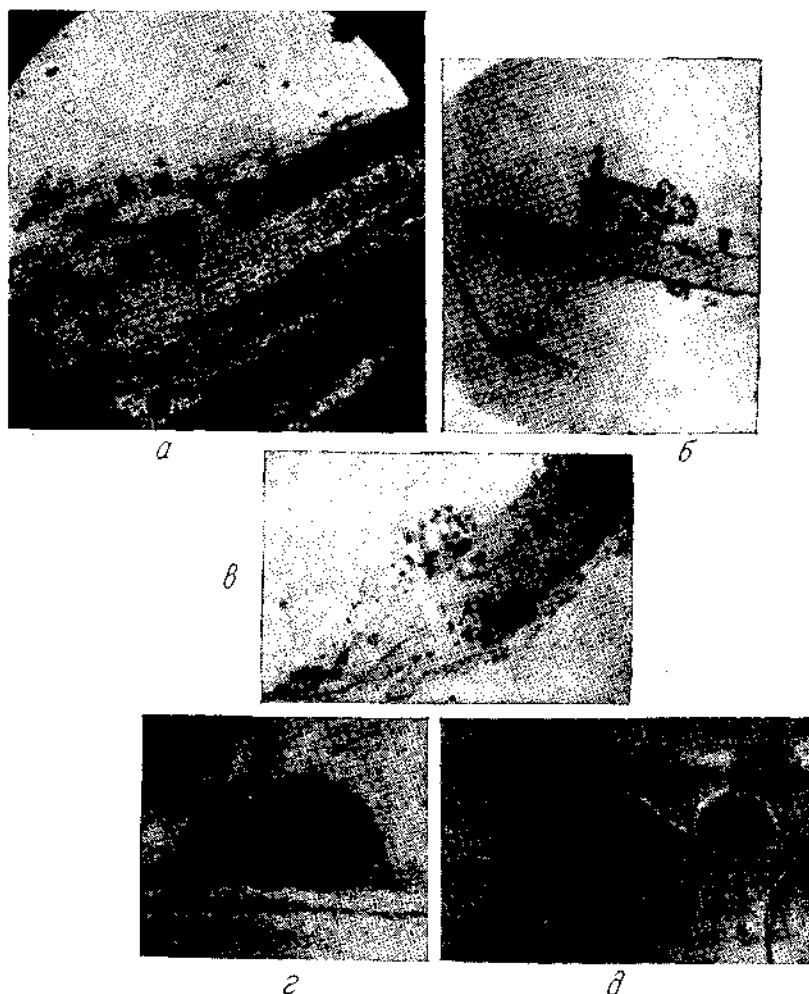


Рис. 73. Колонии бактерий и актиномицетов на поверхности корней
а) колонии актиномицетов (обознач. знаком +), б) колонии бактерий, в) колонии микобактерий (собственные наблюдения); г) и д) колонии бактерий (заимствовано из работы Linfold, 1942)

менты прорастают и дают клетки нормальных размеров, которые выявляются нами в лабораторной практике.

Метод обрастания стекол в прикорневой зоне растений применялся Линфолдом (Linfold, 1942). Он выращивал в специальной камере, в почве семена маиса, салата, ананаса и коровьего гороха. Полученные на стеклянных пластинках отпечатки микроскопировались. Автор наблюдал вокруг корней и корневых волосков обильное развитие бактерий в виде крупных колоний, причем последние часто располагались на кончиках волосков (рис. 76). На некотором расстоянии от корней, по его данным развиваются амёбы, инфузории и нематоды.

Старки (Starkey, 1938) применял метод Росси-Холодного для изучения прикорневой микрофлоры. Он установил, что бактерии на корнях развиваются кучами, а грибы и актиномицеты — в виде нитей. Автор за-рывал предметные стекла в почву под корневую систему. Совершенно естественно, что он не мог видеть основную массу бактерий на стеклах обрастания. Так же, как и в наших опытах, бактерии были, по-видимому, в измельченном состоянии и без проращивания не обнаруживались среди массы почвенных частиц.

Штилле (Stille, 1938), применяя этот же метод обрастания стекол, установил обильное развитие бактерий вокруг корневых волосков.

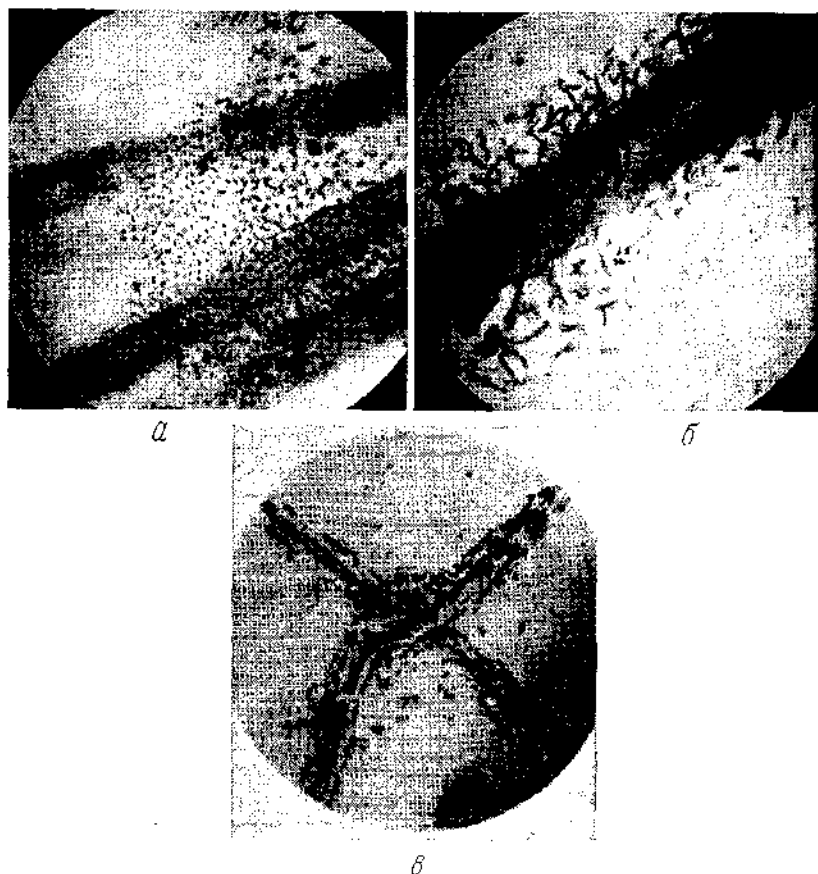


Рис. 74. Диффузное распределение бактерий на поверхности корней.

а) бактерии из группы неспороносных; б) микобактерии; в) неспороносные бактерии и микобактерии

Приведенные данные показывают, что в прикорневой зоне микрофлора, очевидно, развивается так же, как и вообще в почве, колониями или очаговыми скоплениями. Только при условии высокой влажности субстрата клетки бактерий развиваются на обширных участках.

Групповой состав прикорневой микрофлоры. Исследования показывают, что вокруг корней и на корнях вегетирующих растений обнаруживаются различные представители микроорганизмов — бактерии, актиномицеты, грибы, водоросли, дрожжи, простейшие, фаги и другие живые существа.

Однако преобладающей в ризосфере растений независимо от условий их роста и возраста является группа неспороносных бактерий.

Второе место по количественному развитию в ризосфере занимают микобактерии.

В несравненно меньших количествах обнаруживаются остальные формы микробов — актиномицеты, грибы, спороносные бактерии и др. Количественные соотношения этих организмов можно видеть в любом высеве ризосферной почвы на агаризованные среды — белковые и синтетические. В табл. 75 приведены данные о численности отдельных групп микробов, развившихся в ризосфере различных растений непосредственно перед цветением; они получены при посеве из разведения 1 : 1000 одной каплей (0,05 мл).



Рис. 75. Колонии актиномицетов вокруг корней. Хорошо видна зона массового развития бактерий на некотором расстоянии от корня

Примерно такие же соотношения группового состава ризосферной микрофлоры отмечаются и у других растений. Неспороносные бактерии составляют доминирующую группу ризосферной микрофлоры у пшеницы, овса, клевера, люцерны, хлопка и всякого другого растения, растут ли они в южных районах на черноземных, каштановых, сероземных или в северных районах на подзолах и других почвах. В отдельных случаях могут быть отклонения в ту или иную сторону в численности бактерий отдельных групп, может меняться процент той или другой группы микробов, но общий характер соотношения отдельных групп микробного ценоза сохраняется.

Групповые соотношения микрофлоры в прикорневой зоне заметно меняются с возрастом растений.

Выше отмечалось, что при созревании растений общее количество микроорганизмов в ризосфере уменьшается. В этот период меняется количественное соотношение отдельных представителей и групп: увеличивается число спороносных бактерий, актиномицетов, грибов, появляются новые организмы. Одновременно с этим уменьшается общее число неспороносных бактерий, исчезают отдельные виды их и т. д.

На диаграмме рис. 77 представлены данные анализа ризосферной микрофлоры овса в различные периоды его развития, полученные при исследовании растений в Заволжье (Красильников, Рыбалкина, Габриэлян и Кондратьева, 1934).

В последующих работах мы отмечали такие же изменения соотношений представителей микрофлоры в ризосфере многих других растений, произрастающих в различных местах обитания, на разных почвах (Красильников, Крисс, Литвинов, 1936).

Изменение количественного состава ризосферной микрофлоры с воз-

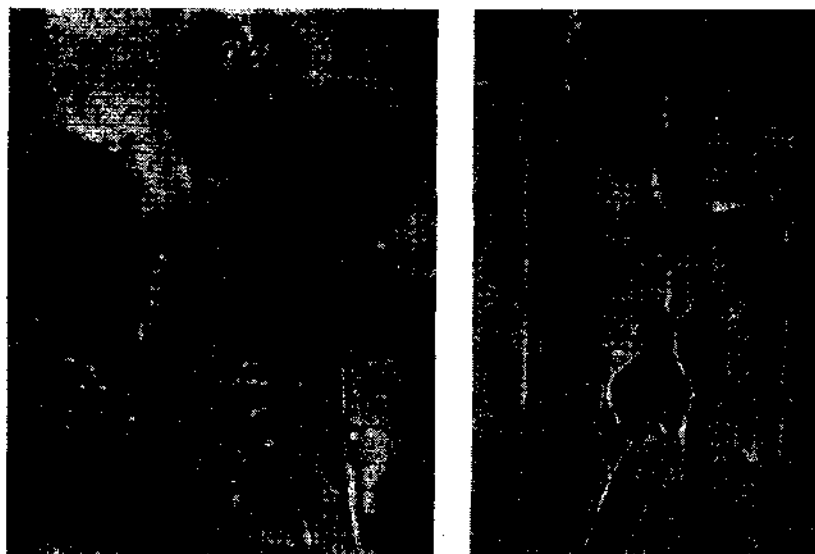


Рис. 76. Колонии бактерий на кончиках корневых волосков (по Linfold, 1942).

растом растения отмечают также Старки (Starkey, 1938), Исакова (1939) и некоторые другие исследователи.

Неспороносные бактерии составляют основную, самую обширную и разнообразную группу почвенной микрофлоры вообще. В состав этой группы входят представители различных семейств, родов и видов — такие организмы, как азотобактер, клубеньковые бактерии, тиаобактерии, фотобактерии, азотомонас, сульфомонас, нитрификаторы, денитрификаторы и пр.

Таблица 75

Количественное соотношение микроорганизмов в ризосфере растений
(число колоний в чашке)

Почва	Растение	Общее число колоний	В том числе				
			бактерий		микобак- терий	актино- мицетов	грибов
			неспоро- носных	споро- носных			
Заволжье	Пшеница	1200	950	10	200	38	2
Каштановая	Овес	1800	1450	5	300	35	10
Московская обл. Подзол	Клевер 1-го года .	2200	1675	8	500	15	2
	Рожь	800	720	6	50	20	4
Средняя Азия	Люцерна	3200	2700	15	450	34	1
Серозем	Хлопок	2500	2150	12	305	30	3

Все эти представители обнаруживаются в ризосфере растений. Чаще всего и в наибольшем количестве развиваются организмы рода *Bacterium* и рода *Pseudomonas*. Они, собственно, и являются основной микрофлорой прикорневой почвы.

Видовой состав этих организмов почти не изучен. Мы не располагаем методами распознавания и дифференцирования их и не можем отличить неспорозные бактерии ризосферы одного вида растений от бактерий ризосферы другого вида. Учету поддаются только немногие виды — азотобактер, клубеньковые бактерии и некоторые другие.

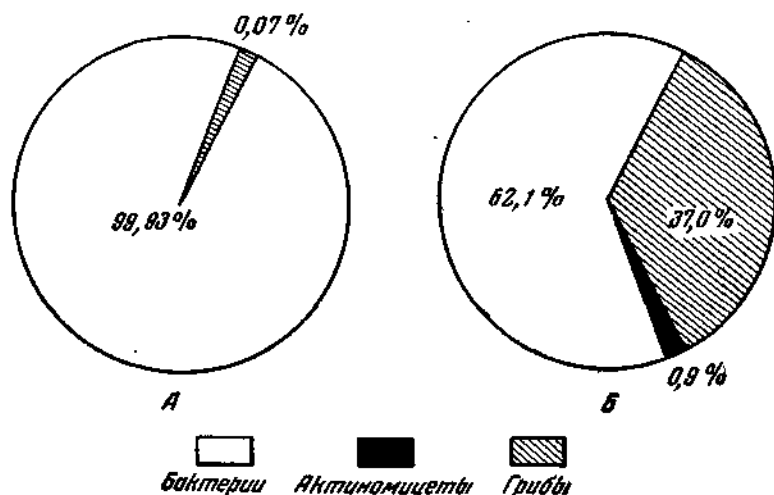


Рис. 77. Количественные соотношения микроорганизмов на разных стадиях развития растений (овса):
А — период цветения; Б — период зрелости

Костычев и другие (1926) считали, что азотобактер приспособлен к существованию в ризосфере некоторых растений: табака, риса и др., и является существенным спутником последних.

Позже азотобактер находили в ризосфере растений многие исследователи. Сидоренко (1940б, в) изучал его развитие в прикорневой зоне пшеницы, овса, ячменя, свеклы, люцерны, суданки, сои и других растений, выращиваемых в черноземных почвах Харьковской области. Попова (1954) обнаружила азотобактер в ризосфере виноградника; Образцова (1936) и Исакова (1935) — в зоне корней субтропических растений — лимонного дерева, тунга, мандарина; Дараселния (1950) — в корневой зоне чайного куста. Разницына (1947) и Танатин (1949, 1953) наблюдали распространение азотобактера в почвах Средней Азии под хлопчатником, люцерной, пшеницей и разными овощными культурами. Павлович (1953) исследовала распределение азотобактера в ризосфере разных растений в Латвийской республике, Бабак (1956) — в Молдавии. Гербарт (1952) — в районах Западной Украины, Петросян с сотрудниками (1949) и Африкян (1953) — в Армении.

По нашим наблюдениям, прикорневое развитие азотобактера происходит под различными растениями и в разных климатических и географических зонах — от северных районов до самых южных точек, на горных вершинах и в долинах. Развитие азотобактера отмечается в ризосфере древесных пород (Самцевич и др., 1952; Красильников, 1945а), плодовых деревьев, кустарников и прочих насаждений (Канивец, 1951; Куликовская, 1955 и др.).

Количество азотобактера в ризосфере растений может достигать значительных размеров. Мы насчитывали от нуля до 200 млн. клеток азотобактера в 1 г прикорневой почвы. Танатин (1953) насчитывал его десятками и сотнями тысяч в грамме ризосферной почвы. Примерно такие же цифры приводят и некоторые другие исследователи (Павлович, 1953; Бабак, 1956; Разницына, 1947).

Не меньшее распространение имеют клубеньковые бактерии. Учет их в ризосфере растений имеет не только познавательное, но и практическое значение. В зависимости от того, насколько обильно развиваются в прикорневой зоне бобовых растений эти организмы, эффективность их при равных условиях активности будет большей или меньшей.

Клубеньковые бактерии, как известно, развиваются обильно под растениями, на корнях которых они способны образовывать клубеньки. Но они могут развиваться и в ризосфере других видов растений, притом не только бобовых. Например, клубеньковые бактерии люцерны обильно развиваются на корнях люцерны и в зоне корней хлопчатника; клубеньковые бактерии клевера хорошо развиваются в ризосфере люцерны, гороха и некоторых других растений. Клубеньковые бактерии гороха развиваются обильно в зоне корней гороха, клевера, пшеницы и др. Общее число клубеньковых бактерий в ризосфере растений может быть весьма значительным. Кореняко (1942) насчитывала их сотнями тысяч и миллионами в 1 грамме почвы. Такие же показатели приводят Разницына (1947), Петросян с сотрудниками (1949), Петросян (1956) и др.

В прикорневой зоне обильно развиваются аммонификаторы, денитрификаторы и некоторые другие группы неспороносных бактерий. Количество аммонификаторов и денитрификаторов насчитывается многими миллионами и миллиардами в одном грамме прикорневой почвы (Красильников, Рыбалкина и др., 1934; Красильников, Крисс и Литвинов, 1936а, б; Разницына, 1947; Starkey, 1928 и др.).

Сравнительно мало развиваются в ризосфере нитрификаторы, целлюлозные бактерии, азотфиксаторы, анаэробы рода *Clostridium* и некоторые другие группы (Ремпе, 1952; Красильников, 1934б, 1936).

На втором месте по количественному развитию в ризосфере растений стоят микобактерии. Число их в зоне корней достигает сотен тысяч и миллионов. Видовой состав их не изучен. Наиболее часто встречаются бесцветные формы типа *Mycob. albut.*, *M. micosum* и пр.

Несравненно реже и в меньших количествах находятся в ризосфере растений спороносные бактерии. Они составляют доли процента от всей микрофлоры. Особенно их мало в период бурной вегетации растений. Обычно эти бактерии начинают развиваться в конце вегетации, особенно обильно на мертвых, разрушающихся корнях.

Актиномицеты также занимают небольшое место в прикорневой микрофлоре на ранних стадиях развития растений. Эта группа организмов очень широко распространена в почвах и весьма разнообразна по видовому составу. В ризосфере встречаются разные представители актиномицетов. К концу вегетации число актиномицетов заметно увеличивается. Особенно интенсивно они размножаются на полусгнивших мертвых корнях. Нередко можно видеть корешки, сплошь покрытые мицелием этих организмов в виде пушистого или мучнистого беловатого налета.

Грибы в ризосферной почве обнаруживаются обычными анализами в небольшом количестве.

Известно, что многие растения имеют на корнях хорошо развитую грибницу, тесно сросшуюся с корневой тканью. Такая грибница носит название микоризы. По своему характеру связи с корнями она подразделяется на эндо- и экзотрофную микоризу. Микоризные грибы широко рас-

пространены в корневых системах многих видов растений как древесных, так и травянистых. Некоторые исследователи полагают, что микоризу имеют все растения. Микоризные грибы по своему систематическому положению относятся к разным классам и порядкам, семействам и родам. Значение этих организмов для растений, как полагают, очень велико, хотя и мало изучено (Лобанов, 1953; Райнер и Нельсон-Джонс, 1949; Келли, 1952).

Без микоризных грибов многие растения растут слабее, а некоторые вовсе не растут. Сравнительно редко приходится встречать корни с обильным развитием этих организмов у травянистых полевых культур.

Следует отметить, что при обычных микробиологических анализах ризосферы и при непосредственной микроскопии корешков обнаруживаются, как правило, единичные нити мицелия. Грибы выявляются при специальных исследованиях, с применением особых методов анализа.

Вопрос о развитии водорослей в зоне корней вегетирующих растений мало исследован. Исследования Кацнельсона (Katznelson, 1946) и Штины (1953, 19546) показали, что различные представители водорослей обитают в ризосфере растений в значительных количествах. Общее число их достигает десятков и сотен тысяч в одном грамме почвы.

Штина изучала развитие водорослей в ризосфере ржи, тимopheевки, клевера, люпина, картофеля, ячменя, овса. У некоторых из них (ржи, тимopheевки, клевера, люпина) число водорослей в зоне корней было в 2—3 раза большим, чем вне зоны корней. Например, в зоне корней клевера было найдено 149 000 клеток, а в контроле (вне ризосферы) — 99 000 клеток в одном грамме. В ризосфере тимopheевки было обнаружено 229 000 клеток в одном грамме.

Качественный состав водорослей примерно одинаков и в ризосфере и вне ее. В основном он представлен диатомовыми, зелеными и сине-зелеными водорослями (Штина, 1954а и б). По-видимому, они тоже имеют определенное значение в жизни прикорневых ценозов.

В ризосфере растений обнаруживаются беспозвоночные животные — протозойные организмы, нематоды, личинки насекомых и пр. Количество этих организмов в прикорневой зоне здоровых растений невелико и не превышает нескольких тысяч на 1 м² под тем или иным растением. Шилова (1950) обследовала почвы из-под трав, ржи, люпина, старой залежи и па-рующие. По ее подсчетам, на 1 м² поверхностного слоя (0—10 см) почвы приходится от 7 до 187 тысяч беспозвоночных, а число некоторых представителей *Apterygota* на той же площади под травами достигает 760 000.

Состав этой фауны весьма разнообразен. В ризосфере обнаруживаются представители *Acarina* (преимущественно под лесными породами), представители *Apterygota*, *Enchytraeidae* и др. (Шилова, 1950; Гиляров, 1949, 1953). Кацнельсон (Katznelson, 1946), Линфольд (Linfold, 1942) и Бродский (1935) описали распределение простейших — амеб, цилиат, флага-лят и др. — в прикорневой зоне разных растений. Эти организмы нередко обнаруживаются при обычных лабораторных исследованиях прикорневой почвы. В некоторых случаях они встречаются в больших количествах.

Николук (1949) установил, что в прикорневой зоне люцерны и хлопчатника простейших в 2—3 раза больше, чем вне корневой системы. Наибольшее количество (до 100 000 в 1 г почвы) их накапливалось в ризосфере хлопчатника первого года культивирования. Автор приписывает такое скопление протозоя обильному развитию в ризосфере бактерий, которые являются питательным материалом для них.

Рэссель (1955), Бродский (1945), Николук (1949) и др. придают этой группе организмов большое значение как фактору, действующему на состав микробных ценозов в почвах.

Нередко встречаются в прикорневой зоне растений черви и нематоды. Некоторые нематоды, как известно, обильно развиваются на корнях, и проникая в их ткани, вызывают заболевания. Архипов (1954) отмечал гибель нематод под некоторыми растениями.

В зоне корней нередко развиваются и накапливаются болезнетворные формы микробов — бактерий, актиномицетов и грибов. При определенных условиях эти организмы проникают в ткани растения. В практике сельского хозяйства нередки случаи массового поражения растений в результате развития патогенных грибов и бактерий в прикорневой зоне. В ризосфере также возможно обильное развитие микробов — антагонистов, подавляющих фитопатогенные организмы.

Вообще в ризосфере растений могут развиваться весьма разнообразные организмы — полезные и вредные, способствующие питанию и развитию растений и, наоборот, угнетающие и отравляющие их. Преимущественное развитие тех или иных организмов зависит от почвенно-климатических условий, от способа ведения хозяйства, от всего агробиологического комплекса.

О специфике прикорневой микрофлоры

Выше указывалось, что химический состав корневых выделений так же, как и отмирающих корневых волосков и клеток эпидермиса корней, различен у разных растений. Следовательно, вся продукция корней будет привлекать различную по своему составу микрофлору почвы. Растения, выделяющие преимущественно углеводистые соединения, привлекают к корням микрофлору, отличную от той, какую привлекают растения, выделяющие в основном азотистые вещества. При наличии в корневых выделениях сахаров будут развиваться одни виды бактерий и грибов, а в присутствии органических кислот — другие. В ризосфере растений преобладающее развитие будут иметь те формы микроорганизмов, которые быстрее и полнее усваивают находящиеся здесь питательные вещества.

Качественный состав корневых выделений и отмирающих корневых остатков определяет особенности количественного и видового состава прикорневой микрофлоры в почве.

На способность растений, воздействовать на микрофлору почв впервые обратил внимание писатель С. Т. Аксаков.

В 1896 году он писал: Гриб — дитя лесов... Всем известно, что если посеять или насадить, одним словом, развести и вырастить лес в чистом поле, то непременно начнут родиться в нем грибы, свойственные породам разведенного леса. Но не в одной тени (как думали многие), бросаемой древесными ветвями, заключается таинственная сила деревьев выращивать около себя грибы: тень служит первым к тому орудием, это правда, она защищает землю от палящих лучей солнца, производит влажность почвы и даже сырость, которая необходима и для леса и для грибов; но главная причина их зарождения происходит, как мне кажется, от древесных корней, которые также в свою очередь, увлажняя соседнюю землю, сообщают ей древесные соки и в тех-то, по моему мнению, заключается тайна грибо-ращения (Замечания и наблюдения охотника, как брать грибы, т. 5, 1896).

Позже на эту же тему были опубликованы данные в научной литературе (Галахов, 1929; Данилов, 1943, 1949; Васильков, 1953 и др.). Подробные указания о взаимосвязи съедобных грибов с высшими растениями в лесных фитоценозах Латвии даны в диссертации Мазелайтиса (1952), о распределении шляпочных грибов в лесах Подмоскovie в книге Ширямова — «Поиски и сбор грибов в подмосковных лесах» (1948).

Анализ полученных наблюдений и исследований показывает, что распределение съедобных грибов тесно связано с фитоценозом. Зная типы ассоциации лесов района, видовой состав растений в сообществе, можно

Таблица 76

Действие растений на качественный состав бактерий
(число клеток в тыс. в 1 мл на 20-е сутки роста)

Растение	Клубеньковые бактерии		Az. <i>chroococcum</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	
	клевера	люцерны		шт. № 1	шт. № 2
Пшеница	10	100	0	200 000	1000
Кукуруза	0,1	200	0,01	15 000	4000
Хлопчатник	10 000	100 000	3,0	100 000	30 000
Свекла сахарная . .	—	1000	1,5	100	100 000
Лен	0,1	10	0,01	300	100
Клевер	100 000	10 000	6000	1000	1 000 000
Люцерна	1 000	100 000	5000	1000	100 000
Горох	10 000	1000	3000	1 000 000	1000

Таблица 77

Накопление азотобактера в почве под разными растениями
(число клеток в 1 г почвы)

Район	Растение	Почва		Район	Растение	Почва	
		окуль- тур.	пар.			окуль- тур.	пар.
Московская обл. Подзол	Пшеница	0—10	0—10	Вахшская долина Серозем	Хлопчатник . .	450	400
	Рожь	0—10	0—10		Люцерна	10000	800
	Ячмень	50	60		Райграс	6000	600
	Овес	70	50		Ежа	300	400
	Картофель . . .	100	50		Рис	12000	1200
	Клевер	1000	80	Киргизская ССР Серозем	Пшеница	380	250
	Лен	0	10		Свекла	500	300
Кольский п-ов Подзол	Клевер	1000	0		Картофель . . .	180	150
	Борщевник . . .	50	0		Хлопчатник . . .	10	50
	Ячмень	10	0	Заволжье Каштановые	Пшеница	0—10	0
Куйбышевская обл. Чернозем	Пшеница	200	200		Просо	0	0
	Ячмень	500	200		Подсолнечник . .	40	50
	Люцерна	5000	250		Кукуруза	0—20	20
Молдавская ССР Серозем	Пшеница	500	800		Люцерна	2000	200
	Люцерна	600	800		Донник	1500	200
	Суданка	1200	500	Крым, Южный берег	Табак	250	200
Средняя Азия Узб. ССР Серозем	Пшеница	20	100		Виноград	150	180
	Кукуруза	50	100				
	Люцерна	3500	250				

заранее установить, какие виды грибов среди них могут развиваться и каково будет распределение интересующего нас гриба. Например, белый гриб встречается в бору-вересчатнике, в бору-брусничнике, в ельнике-кисличнике и дубняке-черничнике. Березовик обыкновенный — в сосновых лесах с березой и вереском; маслята встречаются в сосновом молодом лесу с определенной травянистой растительностью и т. д. (Васильков, 1953).

Избирательное действие растений было нами показано в эксперименте. Разные растения выращивались в стерильных условиях, в песке или на вате, смоченной питательным раствором Кнопа. В субстрат вносились бактерии, по отдельности в каждый сосуд или в виде смеси. Результаты приведены в табл. 76.

Как видно из приведенных данных, под одним и тем же растением одни виды бактерий хорошо развиваются, другие — слабо или умеренно. Азотобактер, например, не развивался или развивался слабо в сосудах с пшеницей, кукурузой и льном, умеренно — под хлопчатником и обильно под клевером, люцерной, горохом.

Реакция двух штаммов — № 1 и 2 одного и того же вида неспороносных бактерий *Ps. fluorescens* на корневые выделения растений различна. Штамм № 1 предпочтительней развивается в ризосфере пшеницы, кукурузы и особенно хлопчатника, а штамм № 2 значительно лучше — в присутствии корневых выделений клевера и люцерны. Клубеньковые бактерии положительно реагировали на воздействие корней хлопчатника, клевера, люцерны и гороха, слабее — на воздействие корневой системы сахарной свеклы.

Мы выращивали также ряд других спороносных и неспороносных бактерий, микобактерий и дрожжи. Спороносные бактерии — *Bac. mesentericus*, *Bac. subtilis*, *Bac. megatherium*, как правило, не развивались в среде с корневыми выделениями подопытных растений, но и не погибали в них. Микобактерии — *Mycob. albus* развивались умеренно в ризосфере кукурузы и пшеницы и несколько лучше росли под клевером и горохом. Под кукурузой, пшеницей и бобовыми пивные дрожжи совсем не развивались, а дикие дрожжи из рода *Torula*, наоборот, прекрасно росли и размножались.

Аналогичные данные были получены Метцом (Metz, 1955) в опытах со стерильными культурами. Автор наблюдал под одними растениями обильное развитие некоторых видов неспороносных бактерий, под другими — прекращение их роста. Развитие азотобактера, по его данным, сильно подавляется в ризосфере чистотела, лютиков (*Ranunculus acer* L., *Ran. repens* L.), пеона (*Paeonia officinalis* L.), дымянки (*Fumaria officinalis* L.) и слабее угнетается в ризосфере *Viola tricolor* Witt., *Allium schoenoprasum* L., *Rumex patientia* L., *Epilobium montanum* L.

Такие растения, как *Crepis virens* K., *Hieracium pilosella* L., *Armoracia rusticana* Gaertn. и др., сильно угнетающие развитие спороносных бактерий, на рост азотобактера не оказывают вредного влияния. Напротив, многие из них стимулируют рост данного микроба.

Подобное же влияние на развитие азотобактера тех или иных видов растений сохраняется и в условиях естественного обитания (табл. 77).

Влияние травянистых растений на развитие и накопление азотобактера в почве особенно хорошо выражено в монокультурах. Чем длительней культивируется растение, тем больше накапливается бактерий и грибов в почве. Такой многолетний отбор микробов мы наблюдали в почвах Средней Азии, в севообороте люцерны — хлопчатник. Обычно после 3-летней люцерны, выращиваемой в чистом виде или в травосмеси, культивируется в течение нескольких (6—9) лет хлопчатник. В таком севообороте микрофлора заметно меняется в отношении как азотобактера, так и других видов (рис. 78). Под люцерной количество азотобактера увеличивается

ся, а под хлопчатником уменьшается. Однако полного исчезновения азотобактера под хлопчатником не наступает.

Такая же закономерность смены форм микробов отмечается в монокультурах других растений, например, под люцерной и пшеницей на каштановых почвах Заволжья или под клевером, льном, овсом на подзолах Московской области (рис. 79).

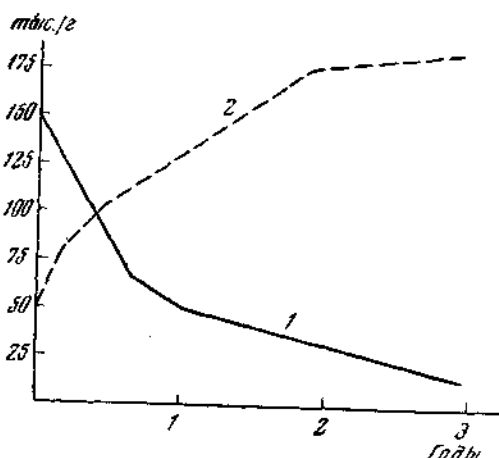


Рис. 78. Развитие азотобактера в почвах в севообороте люцерна-хлопчатник на полях Вахшской долины Таджикской ССР:

1 — хлопчатник; 2 — люцерна

тельностью и имевших значительное количество азотобактера. Количественное развитие азотобактера учитывалось на полосах, засеянных отдельными породами — кленом, ясенем, тополем, акацией, елью, сосной, дубом и др. (табл. 78).

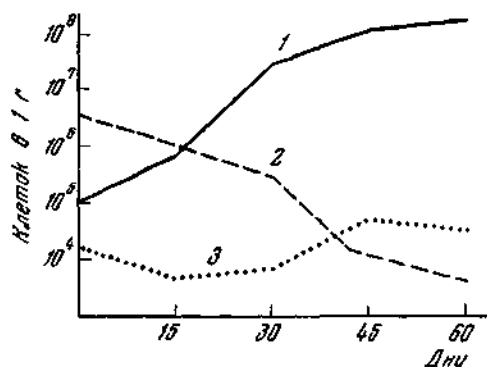


Рис. 79. Развитие клубеньковых бактерий клевера под разными растениями:

1 — клевер; 2 — пшеница; 3 — овес (монокультуры) на опытных полях Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева

В севооборотах обычного хозяйства, на производственных полях наблюдается то же самое, но в менее выраженных цифровых показателях (Красильников, 1940а).

Шелоумова (1938) и Венцл (Wenzl, 1934) наблюдали развитие азотобактера под культурой табака и винограда, Машковцев (1934) и Аппель с сотрудниками (Uppal et al., 1939) — под рисом.

Мы проследили развитие азотобактера в лесных насаждениях на полях Киргизии, Молдавии, Украины и Московской области. Обследовались питомники 7—10-летней посадки на участках, находившихся ранее под люцерной или другой растительностью и имевших значительное количество азотобактера. Количественное развитие азотобактера учитывалось на полосах, засеянных отдельными породами — кленом, ясенем, тополем, акацией, елью, сосной, дубом и др. (табл. 78).

Как видно из приведенных данных, облесение, как правило, устраняет азотобактера из почвы. Лишь под немногими породами он сохраняется в небольшом количестве. Под некоторыми отдельными растениями — акацией, ясенем — азотобактер развивается хотя и удовлетворительно, но далеко не в тех количествах, какие выявляются в распаханной почве.

Искусственно насажденные в подзоле береза, осина, дуб и особенно ель и сосна быстро устраняют азотобактера из почвы. Погибает азотобактер и в южных черноземных почвах, если последние зарастают лесными породами — дубом, сосной, грабом и др.

Древесные породы плодовых насаждений — яблони, груши, сливы, вишни и другие не угнетают роста азотобактера, а многие из них даже способствуют его накоплению в почве. Обследованные нами почвы садов Молдавии (черноземы), средней полосы РСФСР (подзолистые), Крыма и других районов Советского Союза содержат большие количества азотобактера, чем полевые, хорошо окультуренные почвы (табл. 79).

Как видно из изложенного, одни виды растений способствуют развитию азотобактера в почве, другие — угнетают его рост, а в присутствии третьих не наблюдается ни того ни другого.

Таблица 78

Развитие азотобактера в почве под древесными породами
(число клеток в 1 г почвы)

Почва и растение	Азотобактер		Почва и растение	Азотобактер	
	лесная полоса	распаханная полоса		лесная полоса	распаханная полоса
Молдавская ССР Чернозем			Киргизская ССР. Серозем		
Дубовый лес	80	2700	Клен	60	6000
Акация	150	2800	Ясень	500	5000
Липа	0	3000	Тополь	0	4200
Московская обл. Подзол			Акация	1500	4000
Ель	0	100	Карагач	0	6000
Береза	0	250	Береза	0	3500
Дуб	0	100	Травосмесь	—	100000

Такое подразделение растений на группы весьма относительно и применимо, по-видимому, только в условиях стерильных культур, когда микро-

Таблица 79

Развитие азотобактера в почвах под плодовыми деревьями
(число клеток в 1 г почвы)

Район и почва	Азотобактер		Район и почва	Азотобактер	
	сад	поле		сад	поле
Молдавия. Чернозем			Крым		
Кишиневский район	2500	450	Алупка. Шиферная	1500	0
Каларашский „	7500	1200	Ялта. Гумусированная	3700	450
Слободзейский „	7000	1500	Судакская долина		
Резинский „	5000	650	Краснобурые, коричневые	12000	1500
Московская обл. Серозем			Степная зона	4200	540
Чашниково, оп. поле	1200	120	Коктебель. Наносный тяжелый суглинок	2100	250
Снегири, „	2400	60	Старый Крым. Щебенчатый малогумусированный чернозем	1800	80
Красный маяк, „	1400	0	Перекопск. район. Каштановые солончаковые	3600	240

бы подвергаются одностороннему воздействию корневых выделений при исключении других внешних факторов.

В условиях естественного произрастания, в поле, влияние корневых выделений нивелируется в значительной степени многими факторами и прежде всего микроорганизмами. Поэтому суммарный эффект в таких условиях будет выражен слабее, а иногда и совсем не будет проявляться. Сопоставление эффективности растений должно производиться при одних и тех же почвенно-климатических условиях.

Одно и то же растение в разных почвах и в разных климатических и географических зонах может действовать на азотобактер различно. Пшеница, как отмечалось выше, действует отрицательно на его рост в условиях стерильного роста, а также в открытом грунте, в Заволжье на каштановых почвах или в Средней полосе на подзолах, но не подавляет роста азотобактера в условиях Киргизии на сероземах, на черноземах Куйбышевской обл. и в других местах. Даже в одном и том же районе, в одной и той же почве влияние пшеницы может быть различным в зависимости от окультуренности почвы. Почвы подзолистой зоны, хорошо окультуренные, нередко содержат достаточное количество азотобактера под пшеницей и другими растениями. Большое значение для развития азотобактера имеет агротехническая обработка почвы.

Следует также иметь в виду, что одно и то же растение в разные перио-

Таблица 80

Развитие *Rh. trifolii* в ризосфере разных растений
(в тыс. на 1 г почвы)

Сроки анализа	Клевер	Люцерна	Горох	Пшеница	Кукуруза
23 июня . .	100	10	10	1	1
2 июля . .	100	100	10	0,1	0,1
23 " . .	100	1000	10	10	1,0
30 " . .	100	100	100	100	0,1
21 августа .	10000	100	1000	1000	10
20 сентября	1000	100	190	100	10
20 октября	1000	10	100	0,01	0,1

ды своего развития выделяет неоднородные по химическому составу вещества.

Корневые выделения растений в молодом возрасте иные, чем в период созревания, а, следовательно, и микрофлора в эти периоды роста растений будет различной.

Только таким множеством факторов, влияющих на развитие азотобактера можно объяснить разноречивость показателей распространения этого микроорганизма, получаемых различными исследователями.

Приведенные соображения касаются не только азотобактера, но и всех остальных видов микробов ризосферы растений.

Селекционирующее влияние растений хорошо проявляется на клубеньковых бактериях. Кореньяко (1942) испытывала три вида бактерий — *Rh. trifolii*, *Rh. meliloti* и *Rh. leguminosarum*, внося их в сосуды с песком под клевер, люцерну, горох, пшеницу, кукурузу и хлопчатник. Клубеньковые бактерии люцерны одинаково хорошо развивались как под люцерной, так и под хлопчатником; *Rh. trifolii* в изобилии развивался под клевером,

люцерной, горохом, пшеницей, слабо — под льном и почти не развивался под кукурузой. Клубеньковые бактерии гороха в большом количестве обнаруживались под горохом, клевером и пшеницей.

Эти данные были подтверждены опытами, проведенными в открытом грунте (подзол). Клубеньковые бактерии клевера вносились под клевер, люцерну, горох, пшеницу и кукурузу. Учет развития бактерий в ризосфере производился на протяжении всего вегетационного периода. Результаты представлены в табл. 80.

Усиленное развитие клубеньковых бактерий под бобовыми растениями отмечают и другие исследователи (Wilson a. Wagner, 1936 и Lewis, 1938).

Рудин (Rudin, 1956) отмечает активизирующее действие сока кукурузы и особенно гороха на клубеньковые бактерии. По его наблюдению, сок инокулированного гороха, имеющего на корнях клубеньки, более активен, чем сок неинокулированного гороха. Сок корней кукурузы повышает вирулентность у клубеньковых бактерий гороха.

По нашим наблюдениям, клубеньковые бактерии люцерны хорошо развиваются под тимopheевкой, хлопчатником и райграсом. Количество их в сероземах Средней Азии достигает сотен тысяч в 1 г почвы, т. е. оказы-

Таблица 81

Угнетающее действие корней бобовых растений на рост клубеньковых бактерий.
Зоны подавления роста вокруг корней в мм

(по Чайлахяну и Меграбян, 1955)

Корни растений	Клубеньковые бактерии									
	вики	эспарцета	люцерны	клевера	гороха	фасоли	сои	конск. бобов	шамбалы	люпина
Вика	0	4	3	4	6	3	3	7	4	4
Эспарцет	4	0	3	5	7	4	4	8	5	3
Люцерна	2	5	0	4	6	6	4	6	3	3
Клевер	5	6	4	0	6	5	5	5	4	4
Горох	2	2	3	3	0	3	2	3	3	3
Фасоль	6	5	5	6	6	0	3	6	7	5
Соя	5	4	6	5	5	4	0	7	6	5
Конские бобы	3	3	2	2	3	3	2	0	3	3
Шамбала	4	4	3	7	4	3	4	6	0	6
Люпин	4	5	4	4	7	4	3	7	4	0

Примечание. Испытание корней проводилось методом наложения их на МПА в чашках Петри, засеянных бактериями.

вается почти таким же, как и под люцерной. В каштановых почвах Заволжья эти же бактерии в ризосфере тимopheевки развивались в количестве десятков тысяч в 1 г почвы, а под ежой, овсом и просом число их было значительно меньшим.

Количество клубеньковых бактерий в почве после бобовых растений падает, если последующая культура севооборота не благоприятствует их развитию, причем это снижение количества бактерий в почве протекает с различной скоростью в зависимости от почвы и вида растения. Под культурой льна или пшеницы число клубеньковых бактерий клевера в подзолистых почвах Московской области уменьшается сравнительно быстро.

Интересны экспериментальные данные Чайлахяна и Меграбян (1955) о специфическом воздействии корней бобовых растений на клубеньковые бактерии. Авторы установили, что растертые корни или корневой сок бобовых растений не действуют отрицательно на рост клубеньковых бактерий собственного вида, но подавляют рост бактерий других, чуждых видов (табл. 81). Максимальное проявление такого избирательного действия корней бобовых отмечается в фазе бутонизации и цветения, затем оно становится менее заметным.

В своих исследованиях мы не могли установить такую специфику избирательного антибактериального действия ни корней, ни надземных частей бобовых растений.

Торн и Броун (Торне а. Brown, 1937) испытывали бактерицидность сока у большого числа растений, бобовых и небобовых. По их данным, экстракты листьев многих растений подавляют рост клубеньковых бактерий. К таким растениям относятся клевер, капуста, морковь, турнепс и др. Какой-либо специфики угнетающего действия сока авторы не наблюдали. Сок люцерны подавлял одинаково сильно как бактерии собственного вида, так и бактерии клевера, фасоли и других растений. Сок корней был менее бактерициден, чем сок надземных частей, а у многих растений экстракт корней вообще оказывался не токсичным для бактерий.

Из числа других микробов, развивающихся в прикорневой зоне вегетирующих растений, нами были изучены миколитические бактерии. Эти бактерии характерны способностью растворять мицелий грибов (Худяков, 1935; Новогрудский, 1936). По классификации они различны и представляют собой сборную группу бактерий. У них отмечается более или менее выраженная специфичность. Каждый вид этой группы бактерий растворяет определенные формы грибов — сапрофитов и фитопатогенных.

По наблюдениям Кореняко (1939), Разницыной (1942) и Кузиной (1951, 1955) миколитические бактерии обильно развиваются и накапливаются под определенными растениями. В условиях Средней Азии, в сероземах под люцерной, их насчитывается от 100 тыс. до 1 млн. в 1 г. Под хлопчатником, наоборот, число их уменьшается. В старопахке (6—9 лет)

под этой культурой миколитических бактерий минимальное количество, а под трехлетней люцерной — максимальное (рис. 80).

В условиях средней полосы Советского Союза в подзолистых почвах миколитические бактерии хорошо развиваются и накапливаются под клевером и некоторыми другими бобовыми растениями. В одних случаях эти бактерии растворяют грибы из рода *Fusarium*, в других — из рода *Helminthosporium*. Под пшеницей и особенно под льном миколитические бактерии не развиваются и сравнительно быстро устраняются из почвы.

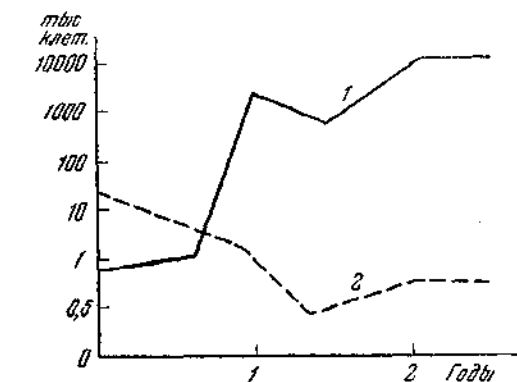


Рис. 80. Накопление миколитических бактерий в почве под люцерной и хлопчатником (Средняя Азия):

1 — под люцерной; 2 — под хлопчатником

Дараселия (1949) установила накопление большого количества миколитических бактерий в ризосфере чайного куста. По мнению автора, малое распространение фитопатогенных грибов из рода *Fusarium* в почвах районов чайных плантаций обусловлено сильным развитием названных бактерий-антагонистов.

В ризосфере растений развиваются также бактерии денитрификаторы, причем под одними видами растений, например под бобовыми и некото-

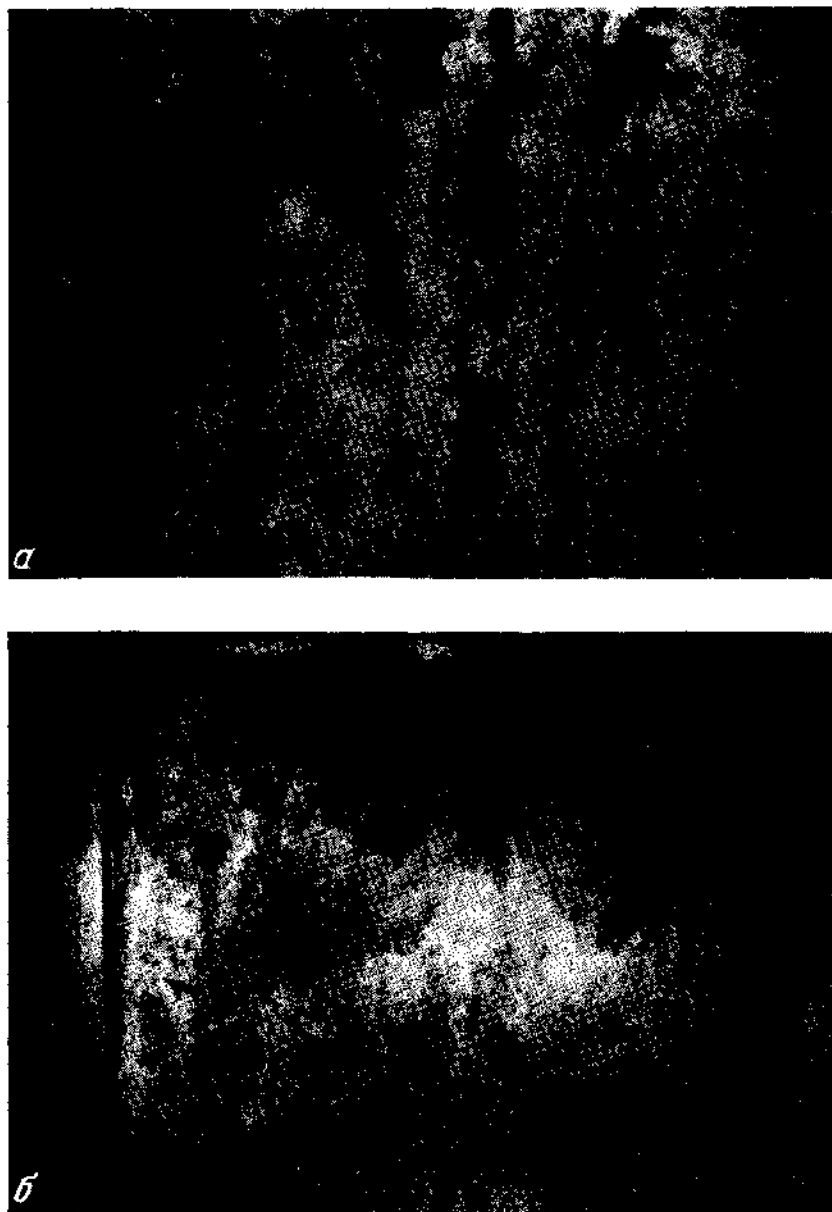


Рис. 81. Разрушение клетчатки в почве под влиянием корневой системы растений:

а) разрушение бумаги вокруг корней гороха; б) разрушение бумаги в контрольной почве, вне корней

рыми небобовыми, количество их значительно больше, чем под злаками и некоторыми овощными культурами. Изучая видовые особенности денитрификаторов, выделенных из ризосферы люцерны, пшеницы и проса на

Ершовском стационаре (Саратовской обл.), нам удалось установить некоторые их особенности. Штаммы, выделенные из корневой зоны пшеницы, в своем большинстве были более активны, чем штаммы, развивающиеся под люцерной и просом. Процесс восстановления нитратов первые заканчивали на третьи — пятые сутки, тогда как вторые при тех же условиях — на пятые — десятые сутки. В первом случае процесс сопровождался бурным выделением газа (азота), во втором — образования газа не наблюдалось или оно было очень невелико.

Такая особенность развития денитрификаторов, по-видимому, не является всеобщей и была отмечена только для почвенно-климатических условий указанного района. В сероземах Средней Азии и в подзолистых почвах Московской области подобной специфики мы не обнаружили. Некоторые отличия свойств денитрификаторов, развивающихся в ризосфере люцерны и пшеницы, наблюдались в черноземных почвах Молдавии.

Среди других видов неспорозных бактерий, развивающихся в ризосфере растений, надо полагать также имеются специфические формы, более приспособленные к условиям жизни под определенными видами растений. К сожалению, наши методы не дают возможности выявлять специализированные формы под теми или другими растениями. Некоторые исследователи отмечают различную концентрацию физиологических групп бактерий под отдельными культурами растений.

Таблица 82

Развитие водорослей в прикорневой зоне растений

(в тыс. в 1 г почвы)

Растение	Ризосфера			Контроль		
	диатомо- вые	зеленые	сине- зеленые	диатомо- вые	зеленые	сине- зеленые
Рожь	42,0	79,8	8,2	18,0	65,0	8,0
Тимофеевка 1-й г.	43,6	63,6	8,6	28,6	78,1	6,6
„ 2-й г.	73,2	147,6	8,2	39,5	58,4	1,1
Клевер 1-й г. .	15,4	90,0	11,0	28,6	40,0	6,0
„ 2-й г. .	37,4	105,0	6,8	39,5	58,4	1,1
Люпин	19,2	93,6	2,4	37,2	69,6	1,0
Картофель . .	27,6	46,8	7,2	15,6	45,6	3,6

По наблюдениям Старки (Starkey, 1929, 1931) в ризосферной почве одних растений процесс образования нитратов из сернистого аммония протекал более интенсивно, чем в ризосфере других.

По нашим наблюдениям, корневая система гороха активизирует процесс разложения клетчатки. В своих опытах мы применяли специальные вегетационные садки, наполненные дерново-подзолистой почвой. Одна стенка садка (стеклянная) выстилалась фильтровальной бумагой. Растения выращивались при наклонном состоянии садка, и корни их в таком положении разрастались по поверхности бумаги. Через стекло можно было наблюдать последовательные стадии процесса ее разрушения. Объектом служили пшеница, кукуруза, горох, вика и фасоль. Опытами было выявлено, что корни злаков не оказывают заметного влияния на процесс разрушения клетчатки. Из бобовых растений — фасоль также оказалась ин-

дифферентной, вика слабо стимулировала, а корни гороха резко ускорили процесс разложения бумаги (рис. 81).

Локхед с сотрудниками (1950, 1955) в своих публикациях показал, что состав микрофлоры ризосферы разных растений различен по потреблению витаминов. В корневой зоне одних видов растений преобладают бактерии, нуждающиеся в витамине В₁ или В₂, в ризосфере других — бактерии, потребляющие биотин, витамин В₁₂ или цистеин, метионин и др.

В литературе имеются указания на то, что в прикорневой зоне растений по-разному развиваются и водоросли. По данным Штины (1954а, 1955), рожь, тимopheевка и картофель способствуют накоплению в ризосфере преимущественно диатомовых водорослей; клевер, люпин — развитию зеленых, а многолетние травы и частично картофель — сине-зеленых водорослей (табл. 82).

Имеются многочисленные указания на то, что при неблагоприятных условиях роста растений в их ризосфере развиваются и накапливаются в более или менее значительных количествах фитопатогенные организмы.

Тимонин (Timonin, 1941) показал, что под культурой льна часто развиваются в заметном количестве грибы — *Fusarium lini*, *Alternaria*, *Cephalosporium* и некоторые другие, вызывающие заболевания растений. Санфорд и Бродфут (Sanford a. Brodfoot, 1931) наблюдали развитие фитопатогенных грибов *Helminthosporium sativum* и *Fusarium culmorum* в почве под монокультурой пшеницы и овса. Гриб *Ophiobolus graminis* в условиях определенных мест Канады подавляется овсом и клевером, а по данным Винтера (Winter, 1940) развивается в ризосфере пшеницы интенсивней, чем в почве вне зоны корней. Мартин (Martin, 1950) установил скопления грибов *Fusarium solani*, *Pyrenochaeta* sp. и других видов в почве под цитрусовыми насаждениями. Автор считает, что слабый рост сеянцев и саженцев цитрусовых растений в почве цитрусовых садов обусловлен вредным действием микрофлоры. Хлопчатник способствует накоплению в почве фитопатогенных грибов *Verticillium dahliae* и *Fusarium vasinfectum*, вызывающих у него увядание. В то же время под люцерной развитие этих грибов подавляется. Накопление фитопатогенных грибов в почве под влиянием растительного покрова отмечают и другие исследователи (Lochhead et al., 1940—1950, Weindling, 1946, Eaton a. Rigler, 1946, Timonin, 1946, Grümmer, 1955 и др.).

При определенных условиях растения могут накапливать в почве микробов-антагонистов, подавляющих развитие таких полезных видов микроорганизмов, как азотобактер, клубеньковые бактерии, микоризные грибы, продуценты различных биотических веществ — витаминов, ауксинов, аминокислот и другие представители микробов.

Растения также могут способствовать развитию и накоплению в почве микробов — антагонистов к фитопатогенным бактериям, грибам, актиномицетам и даже вирусам.

Хильденбранд и Уест (Hildenbrand u. West, 1941) отмечали снижение заболеваемости гнилью корней клубники, если ее высевали после сои, и увеличение заболевания корней при высеве растений после клевера. По данным Купера и Чилтона (Cooper a. Chilton, 1950), в зоне корней и на корнях сахарного тростника обильно развиваются актиномицеты-антагонисты к грибу *Pythium arrhenomonas* — возбудителю корневой гнили того же растения. Число их в ризосфере достигает 77 000 и более, а вне ризосферы, вдали от корней, не превышает 2000 в 1 г почвы.

Аналогичные данные приводят в своих сводках Санфорд (Sanford, 1946, 1948), Вейндлинг (Weindling, 1948), Фэллингс (Fallings, 1954) и др.

Растения оказывают оздоравливающее действие на почву не только в отношении фитопатогенных, но и патогенных для человека и животных микробов.

Богопольский (1948, 1950) исследовал влияние корневой системы различных растений на выживаемость бактерий кишечной группы в почвах городских насаждений, в парках и скверах Киева. По его наблюдению, некоторые травы, применяемые как газон, значительно ускоряют гибель указанных бактерий. Например, под посевом донника через 6 декад в почве было найдено 25 зародышей из 1,5 млн. внесенных, под клевером — 45, а под овсом — 110 зародышей из того же числа внесенных в почву. Под ежой сборная кишечная палочка почти полностью исчезла (10 зародышей на 1 г), а в контрольной почве без растений было обнаружено 180 бактерий на 1 г.

По нашим наблюдениям, кишечная палочка и гноеродный стафилококк погибают в почве под одними растениями быстрее, чем под другими (табл. 83).

На десятый день после внесения стафилококка не обнаруживался под травосмесью люцерны с райграсом или клевера с тимopheевкой. Под клевером он устранился только через 20 дней, а в парующей почве — через 50 дней. Кишечная палочка быстрее погибала под клевером, чем под травосмесью и в парующей почве. Такие же результаты получил Мишустин (1954) в вегетационных опытах с ежой, райграсом, козлом, клевером и овсяницей. В почву вносились две культуры — *Bact. coli* и *Bact. coli aerogenes*. Гибель их наступала раньше под клевером и овсяницей. Под другими растениями эти бактерии вымирали значительно позднее.

Таблица 83

Вымирание *Staph. aureus* и *Bact. coli* под влиянием растений (число клеток в 1 г почвы)

Бактерии	Время пребывания в почве в днях	Пар	Двухлетний клевер	Травосмесь
<i>Staph. aureus</i>	0	2 500 000	2 500 000	2 500 000
	5	100 000	10 000	50 000
	10	10 000	100	10
	20	1 000	0	0
	30	100	0	0
	50	0	0	0
<i>Bact. coli</i>	0	1 500 000	1 500 000	1 500 000
	5	500 000	20 000	30 000
	10	25 000	1 000	5 000
	20	1 500	100	600
	30	200	0	10
	50	10	0	0

Архипов (1951, 1954) исследовал степень развития возбудителя сибирской язвы в почве под разными растениями как в условиях вегетационных опытов, так и в полевых. Испытывались пшеница, рожь, клевер, вика, люцерна, ячмень, житняк, картофель, гречиха, просо, люпин, лен, чеснок, лук и др. Опыты показали, что некоторые растения (чеснок, озимая пшеница, рожь, лук, ревеня и вика) полностью устраняют из почвы возбудителя сибирской язвы. Слабым угнетающим эффектом обладают люцерна, яровая пшеница, конопля и кледевина. Не оказывают никакого влияния — сераделла, морковь, редька, рапс, жеруха и др. Наконец, такие растения, как картофель, житняк, хрен, редис и турнепс стимулируют раз-

витие и накопление в почве данного микроба. На основании результатов собственных исследований и некоторых литературных данных В. В. Архипов рекомендует для более быстрого устранения бацилл сибирской язвы из почвы применять посевы озимой пшеницы, ржи, вики, клевера, ревеня, чеснока и лука.

Избирательное действие растений на микрофлору обусловлено не только спецификой питательных веществ, выделяемых корневой системой, но и особыми антимикробными соединениями. В разделе о токсикозе почв приведен материал, который показывает, что многие растения образуют и выделяют в субстрат различные токсические вещества. Среди них имеется немало таких соединений, которые резко подавляют развитие некоторых видов микробов.

Ранее мы отмечали (1934б, 1939а), что корневые выделения пшеницы, кукурузы, льна и некоторых других растений заметно подавляют развитие отдельных видов бактерий — азотобактера, спороносных бактерий и других групп в условиях стерильного опыта и непосредственно в почве, в природной обстановке. Было показано, что корневые выделения кукурузы действуют иначе, чем корневые выделения пшеницы. Под влиянием этих выделений клетки бактерий подвергаются значительной деформации, дегенерации, инволюции и последующему вымиранию. Иногда такое перерождение культуры сопровождается образованием новых форм и вариантов.

Наличие антимикробных веществ в корневых выделениях растений отмечают Сидоренко (1940б), Мешков (1953) и др. Многолетние исследования почв Урехемского лесничества (Англия), проведенные Райнером и Нельсоном-Джонсом (1949), показывают, что тормозящим фактором в разведении лесов на данных почвах является не отсутствие или недостаток питательных элементов, а наличие особых органических веществ. Эти вещества по их данным подавляют не только молодые насаждения лесных пород, но и многие виды микроорганизмов. Райнер показала, что при внесении в такие отравленные почвы органических удобрений, навоза или компостов токсикоз уменьшается, но не исчезает. Снижение токсикоза, по ее наблюдению, происходит благодаря активизации микрофлоры в присутствии свежего органического вещества.

Значительные исследования по изучению антимикробных свойств токсинов, выделяемых растениями, были проведены Метцом (Metz, 1955). Изучались корневые выделения и корневой сок у 100 видов растений. Оказалось, что 10 видов из 100 (*Armoracia rusticana* Gaertn., *Chelidonium majus* L., *Crepis virens* K., *Hieracium pilosella* L., *Hypericum perforatum* L., *Lamprana communis* L., *Ranunculus acer* L., *Viola silvatica* Schm., *V. tricolor* Wittr., *Pulmonaria officinalis* L.) подавляли рост спороносных палочек или микрококков в сильной степени, 15 видов — *Brassica campestris* L., *B. napus* L., *Campanula rapunculoides* L., *Capsella bursa pastoris* Mad., *Fumaria officinalis* L., *Ranunculus repens* L., *Paeonia officinalis* L., *Sinapis alba* L., *Galium verum* L., *Allium schoenoprasum* L. и др. подавляли их рост умеренно; 31 вид — *Achillea millefolium* L., *Aethusa cynapium* L., *Avena sativa* L., *Chrysanthemum leucanthemum* L., *Cichorium intybus* L., *Datura stramonium* L., *Hordeum sativum* Gessen и др. подавлял развитие этих бактерий в слабой степени. Остальные виды растений не проявляли угнетающего действия.

Стивен (Stiven, 1952) нашел, что в почве под растениями *Tragopogon plumosus* L. и *Pentstemon variabilis* Harw. заметно подавляются процессы нитрификации, развитие *Bac. subtilis*, *Bact. coli* и др. Полученные в очищенном виде вещества из корневых выделений этих растений, вызывали тот же эффект.

Действие корневых токсинов, по данным Меца, не специфично. Корни

подавляют развитие бактерий независимо от того, выделены ли они из ризосферы данного растения или другого вида. Например, корни чистотела (*Chelidonium majus* L.) одинаково сильно подавляют рост бактерий, выделенных из зоны корней чистотела и из корневой зоны одуванчика, сныти, фиалки, ястребинки и др., а также бактерий парящей почвы. Однако автор отмечает, что прикорневая микрофлора менее чувствительна к действию корней, чем внекорневая. Развитие бактерий и микобактерий, выделенных из парящей почвы или из почвы вне зоны корней, в большинстве своем подавляется корнями многих растений, тогда как большая часть бактерий ризосферы не угнетается вовсе.

По нашим наблюдениям, корни люцерны и гороха в условиях роста на стерильном питательном растворе выделяют вещества, задерживающие рост азотобактера — *Az. chroococcum* и *Pseudomonas fluorescens*, некоторых видов клубеньковых бактерий и др. Рост бактерий нами определялся в растворе из-под двухмесячных растений (табл. 84).

Таблица 84

Влияние корневых выделений гороха и люцерны на рост бактерий

Бактерии	Горох	Люцерна	Бактерии	Горох	Люцерна
<i>Az. chroococcum</i>			Клубеньковые		
шт. № 54	++	—	фасоли	+++++	++
„ А	++	—	гороха	+	—
„ галоф.	—	—	вики	+	—
„ огородн.	—	+	люцерны	+	—
„ № 6	—	—	чины	+	+
<i>Az. vinelandii</i>	++++	++++	конск. бобов	+++++	++++
<i>Ps. fluorescens</i> № 8a	+	—	сои	—	+
„ F 24	+++	+	люпина	—	—
„ <i>aurantiaca</i>	+++	+++	донника	+++++	+++
			клевера	+++++	—

Раствор из-под растений тем сильнее действует на бактерии, чем более длительно развивались в нем растения. После трехмесячного роста гороха в растворе совсем не развивался азотобактер шт. № 54 и шт. А, а также клубеньковые бактерии клевера и донника.

Антибактериальные вещества выделяют и изолированные корни, если их выращивать на искусственных питательных средах. Мы культивировали корни гороха, люцерны, люпина и некоторых других растений в питательном растворе Боннера в течение 1—3 месяцев и определяли в нем через определенные промежутки времени наличие антибактериальных веществ. Бактерии вносились в раствор и путем посева устанавливались выживаемость и степень их развития. В раствор высевались культуры азотобактера — шт. № 54 и шт. А, галофильный и огородный штаммы, затем клубеньковые бактерии гороха, вики, люцерны и др.

Результаты опытов показали, что выделения изолированно растущих корней действуют на те же виды бактерий, что и выделения не изолированных корней. Только степень их подавления была выражена слабее. Антибактериальный спектр корневых выделений был одинаков в том и в другом случае. Это говорит о том, что изолированные и не изолированные корни выделяют одни и те же антимикробные вещества.

Таким образом, данным опытом было обнаружено, что некоторые антимикробные вещества, выделяющиеся в субстрат, синтезируются непосредственно в корневой системе вегетирующих растений.

Микрофлора разлагающихся корней

Исследования показывают, что растения селекционируют микрофлору почвы не только в течение вегетации, но и отмершими остатками, особенно корнями. Установлено, что эти остатки в зависимости от вида растения или, точнее, от их химического состава разлагаются различными формами микробов. Качественный состав микрофлоры разлагающихся корней пшеницы и клевера, хлопчатника и люцерны заметно различаются.

Нами были проведены микробиологические исследования корневой и прикорневой флоры разлагающихся в почве корней после уборки урожая. Исследования показали, что вокруг корней пшеницы, кукурузы, подсолнечника, сои и других растений число микроорганизмов значительно больше, чем в почве внекорневой зоны. Если при обычном учете (высев на агаризованные среды) в почве вне корней насчитывается 4—8 млн. бактерий, то вокруг разлагающихся корней их оказывается 20—140 млн. в 1 г. В зависимости от степени разложения корневой ткани количество бактерий меняется.

Групповой состав микрофлоры разлагающихся корней представлен в табл. 85, из данных которой видно, что общее число микроорганизмов увеличивается параллельно размножению целлюлозных бактерий.

Таблица 85

Качественный состав микрофлоры на разных стадиях распада корней кукурузы (число клеток в млн. в 1 г почвы)

Сроки взятия проб после уборки урожая в днях	Бактерии		Кокковидные формы	Микобактерии	Актиномицеты	Грибы	Целлюлозные бактерии
	неспороносные	спороносные					
5	52	6,5	3,5	17,0	9,0	0,3	6,8
12	46	8,5	3,0	12,0	12,0	0,8	5,0
18	120	12,5	2,5	17,5	4,0	0,3	13,0
22	180	15,0	2,8	15,0	5,0	0,6	12,0
27	120	14,0	12,0	27,5	15,0	0,3	8,0
32	100	10,0	20,0	30,0	25,0	1,5	4,0
38	60	5,0	20,0	23,0	22,0	1,6	3,0

Актиномицеты, микобактерии и кокковидные формы развиваются несколько позже, после развития неспороносных бактерий. Кокковидные формы представляют собой в основном микобактерии и актиномицеты и отчасти микрококки, т. е. организмы, принадлежащие к группе лучистых грибов.

Последующие наши исследования были проведены с вносимыми в почву корневыми остатками. Изучалась микрофлора разлагающихся корней люцерны, клевера, пшеницы, кукурузы и житняка, внесенных в подзолистую почву, в стеклянные сосуды.

Одновременно исследовалась микрофлора компостируемой корневой массы в условиях лабораторного опыта. Результаты исследований приведены в табл. 86.

В таблице приведены данные о числе микробов в начальной стадии распада корней. В последующих стадиях разложения количественное соотношение микроорганизмов меняется, значительно увеличивается число актиномицетов и уменьшается число спороносных и неспороносных бактерий и грибов. В полусгнившей массе корней актиномицеты часто покрывают их частицы белым налетом воздушного мицелия.

Неспороносные бактерии преобладают на всех этапах распада корней, но видовой состав их меняется. Количество целлюлозных бактерий при разложении корней разных растений различно. Фильтровальная бумага, наложенная на почвенную пластинку с корнями клевера или люцерны, разлагается быстрее и полнее, чем в почве с корнями пшеницы. В первом

Таблица 86

Количественный и качественный состав микрофлоры разлагающихся корней (число клеток в тыс. в 1 г почвы)

Корни	Клубень- ковые бактерии	Азото- бактер	Неспоро- носные бактерии	Миколо- гические бактерии	Акти- номи- цеты	Грибы	Спорово- ные бак- терии
В компостах							
Люцерна	1 000 000	0	1 000 000	1 000 000	0,05	1	0,01
Клевер	1 500 000	0	1 000 000	10 000	0,1	5	0,001
Пшеница	0	0	100 000	0,05	15	35	35
Кукуруза	0,03	0,3	400 000	0,1	250	15	150
Житняк	0,5	0,01	5 000 000	1 000 000	150	20	0,001
В почве							
Люцерна	500 000	2500	1 200 000	10 000	150	40	0,5
Клевер	150 000	1700	750 000	1 000	300	30	0,8
Пшеница	0	0	15 000	0	1500	360	280
Кукуруза	0	0	13 000	0	4500	120	340
Житняк	10	0	70 000	100 000	2800	400	450

случае на бумаге насчитывалось 500—700 разъеденных пятен, а во втором — 130—270. Компост корней житняка содержит грибы, которых нет в разлагающихся корнях клевера и наоборот. В одних случаях мы имели массовое развитие миколитических бактерий, в других — таких бактерий было мало или они совсем не обнаруживались (Красильников и Никитина, 1945).

Бодайли (Bodily, 1944) вносил в почву остатки клевера и соломы пшеницы и установил, что в присутствии клевера количество микроорганизмов в почве было значительно большим, чем в присутствии соломы пшеницы.

Не только корни, но и другие растительные остатки оказывают в известной мере селекционирующее действие на состав почвенной микрофлоры. Листья березы разлагаются иначе и другой микрофлорой по сравнению с листьями осины или дуба. Состав микрофлоры соломы житняка и соломы пшеницы также различен. Следовательно, все растительные остатки корневой системы, стеблей и листьев при своем разложении способствуют развитию определенных видов микроорганизмов в почве.

Альбицкая (1954) приводит данные своих наблюдений над разложением грибами растительных остатков лесной и степной флоры. По этим данным, корни степной растительности разлагаются в основном грибами родов *Penicillium*, *Cephalosporium*, *Fusarium*, а также в небольшом количестве представителями рода *Mucorales*. Корни дуба подвергаются распаду грибами рода *Trichoderma* — *T. lignorum*, *T. koningii*, реже представителями рода *Penicillium*.

Растительные остатки как степной, так и лесной растительности интенсивней разлагаются при заражении их смесью естественной микрофлоры, причем в этих случаях отмечается и наибольшая потеря воднораствори-

мых органических соединений, что указывает на наиболее полное разложение остатков. При разложении степной растительности отмечается наибольшее выделение CO_2 и уменьшение воднорастворимых веществ и лигнина. При разложении корней и листьев дуба воднорастворимые соединения обедняются углеродом, а при разложении степной растительности — обогащаются.

Таким образом, растения могут при своей жизни не только привлекать почвенные микроорганизмы, но и дифференцировать их, отбирать и накапливать определенные формы. Иными словами, растительный покров в целом является мощным селекционирующим фактором в микробных ценозах почв. В зоне корневой системы развиваются только те организмы, которые более быстро усваивают корневые выделения данного растения, вытесняя другие, менее приспособленные виды.

У разных растений доминирующие формы микробов различны как по своему систематическому положению, так и биологически. Можно сказать, что каждый вид растения или группа близких видов концентрирует более или менее специфическую микрофлору.

К сожалению, мы еще пока не имеем возможности точно устанавливать эту специфику. Наши методы распознавания и подразделения микробов, особенно бактерий, весьма несовершенны. Мы не можем точно сказать, чем отличаются неспоронные бактерии, доминирующие в ризосфере пшеницы, от бактерий ризосферы клевера, овса или картофеля. По внешнему виду, по форме, величине клеток, их подвижности, построению колоний и характеру роста на средах они в большинстве случаев не различаются между собой и не отличаются также по общепринятым физиологическим показателям.

Только более глубокое изучение биохимической деятельности микроорганизмов дает возможность их дифференцировать. Но подобный метод изучения еще не нашел широкого применения в лабораторной практике при исследовании прикорневой микрофлоры.

Селекционирующая деятельность растительного покрова может осуществляться в сторону отбора не только положительной, но и отрицательной микрофлоры. При неблагоприятных условиях, при нарушении агротехнических правил, при неправильном подборе в севообороте растений поля засоряются фитопатогенными бактериями и грибами и другими вредными микробами — сорняками. Особенно часто это наблюдается при длительном, бессменном культивировании растений на одном и том же участке в монокультурах. Накопление нежелательной микрофлоры под монокультурами чаще всего вызывается слабым развитием в их ризосфере микробов-антагонистов, которые свойственны данному растению в условиях нормального роста.

Многие вспышки эпифитотий, как, например, фузариоз у злаков, хлопчатника, сеянцев древесных пород, вилт хлопчатника, по нашему мнению, обусловлены именно этим. Это доказано микробиологическими исследованиями на хлопковых полях, пораженных грибами *Verticillium dahliae* и *Fusarium vasinfectum*. Данные грибы устраняются, как только начинают развиваться в почве миколитические бактерии. Развиваются же эти бактерии, как было показано выше, под люцерной и некоторыми травосмесями.

Практика сельского хозяйства с давних времен использует севооборот как один из факторов повышения урожая. Эмпирически установлено, что при определенных севооборотах не только увеличивается урожай растений, но и снижается их заболеваемость. Известно, что люцерна в хлопководческих хозяйствах оздоравливает почву, подавляя развитие в ней возбудителей заболеваний хлопчатника. На этом принципе можно производить отбор растений для рационального севооборота.

Отмечая большое влияние растительного покрова на формирование микробных ценозов в почве, нельзя забывать о значении самой почвы как субстрата, а также о влиянии внешних условий деятельности человека. Физико-химическое состояние почвы в значительной степени определяет то или иное направление микробиологических процессов, а в равной мере и развитие отдельных видов микробов. Распространение азотобактера в почве зависит не только от растений, от их корневых выделений и продуктов распада, но также и от кислотности почвы и от наличия фосфора, кальция, молибдена и других элементов питания.

Окультуривание почвы, известкование, унавоживание и прочие мероприятия способствуют развитию и накоплению азотобактера. В засушливых районах рост и накопление азотобактера в почвах в значительной мере зависят от орошения.

ВЛИЯНИЕ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ НА РАСТЕНИЯ

В предыдущих разделах было показано, насколько велико микробное население почвы и скопление отдельных видов и групп микроорганизмов в прикорневой зоне. Значение прикорневой микрофлоры в жизни растений мало изучено и сведения о действии отдельных микробов на рост растений весьма скудны. Мы не касаемся здесь деятельности клубеньковых бактерий, азотобактера и микоризных грибов, сведения о которых широко представлены в специальной литературе. В данном разделе приводится материал только о тех организмах, которые оказывают положительное или отрицательное влияние на растения продуктами своей жизнедеятельности; это микробы-антагонисты, активаторы, ингибиторы и другие.

Микробы-активаторы

Выше уже отмечалось, что некоторые почвенные микроорганизмы способны продуцировать различные биотические вещества — витамины, ауксины, аминокислоты и другие биокатализаторы. Такие микроорганизмы активируют биологические процессы и поэтому были нами названы микробами-активаторами.

В литературе имеется много данных о положительном влиянии чистых культур бактерий, грибов и актиномицетов на рост и урожай растений. Микробы-активаторы увеличивают процент всхожести семян, ускоряют рост проростков, а нередко и изменяют характер биохимических процессов.

Еще в конце прошлого века Гейер (1882), а затем Циммерман (Zimmermann, 1902) описали бактерий, живущих в тканях растений и оказывающих определенное активирующее действие на их рост. Такие бактерии могут образовывать в листьях субтропических и тропических растений особые узелки.

По своему систематическому положению эти бактерии различны. У представителей рода *Ardisia* Thunb. узелки в тканях листа образуют неспороносные бактерии рода *Bacterium* и *Pseudomonas*, у *Pavetta* L., *Chomelia* L., *Psychotria* L. и некоторых других родов выделены из узелков микобактерии, у *Dioscorea* L. и других — бактерии типа *Rhizobium* (см. Красильников, 1940а, б).

Мизе (Miehe, 1911, 1918) подробно изучил эти бактерии у представителей *Ardisia* Thunb. и *Pavetta* L. По его данным, они образуют особые вещества, вызывающие возбуждение тканей (Reizwirkung). Азот они не фиксируют.

Йонг (Jongh, 1938) установил, что ардисия не растет без бактерий-симбионтов или растет слабо, не зацветает и не плодоносит. При введении бактерий в ткань растения рост и развитие его резко улучшаются, усили-

вается прирост веток, листья приобретают нормальный вид, появляются цветы и плоды.

Всем известна роль симбионтов из группы клубеньковых бактерий. Образуя клубеньки на корнях бобовых растений и некоторых не клубеньковых, они при определенных условиях значительно улучшают их рост и повышают урожайность.

Биологическая роль клубеньковых бактерий для растений общеизвестна. Однако механизм действия этих организмов остается неустановленным. Предполагают, что клубеньковые бактерии фиксируют молекулярный азот и снабжают им растение-хозяина. Точных экспериментальных доказательств этому нет.

Имеются основания полагать, что клубеньковые бактерии, как и бактерии узелков на листьях указанных выше растений, действуют положительно своими метаболитами. По нашим данным, бобовые растения в симбиозе с бактериями клубеньков сами фиксируют молекулярный азот воздуха. Бактерии своими продуктами обмена действуют как биокатализаторы, активируя азотофиксирующую способность растений (Красильников и Коренько, 1946а).

О положительном действии микоризных грибов сообщалось выше. Эти грибы широко распространены в природе. Было высказано мнение, что все растения имеют микоризу, но различаются по характеру сожительства. У одних растений микориза эндотрофная, у других — эктотрофная. У первых нити грибов развиваются почти исключительно внутри тканей корня и лишь немногие из них выходят наружу в почву. В свою очередь эндотрофная микориза включает в себя два типа микориз — фикомицетную, или везикулярную, более распространенную среди травянистых и древесных растений, и микоризу орхидную, обнаруживаемую у орхидных растений. Эти два типа микориз различаются между собой характером строения и развития нитей мицелия. У фикомицетных микориз нити не септированы и нередко образуют в тканях корней характерные вздутия — пузырьки или везикулы. У орхидной микоризы мицелий септирован; нити образуют своеобразные клубки только внутри клеток корня. Везикул у них, как правило, не бывает.

У эндотрофной микоризы того и другого типа гифы развиваются только в коре корней в межклетниках или проникают внутрь клеток. В центральную часть корня мицелий гриба не проникает.

Эктотрофная микориза характерна тем, что нити мицелия развиваются на поверхности кончика корней, оплетая их толстым и довольно плотным чехлом. От чехла нити отходят в почву. Корневые волоски в этой части корня отсутствуют. Небольшая часть гиф проникает внутрь корня, но не очень глубоко, ограничиваясь обычно межклетниками эпидермиса, где гифы, переплетаясь между собой, образуют густую сеть Гартига. Редко нити мицелия проникают и в верхние 2—3 слоя корковых клеток. В клетки коры гифы не проникают, а если в единичных случаях это происходит, то они быстро там отмирают. Эктотрофная микориза наиболее широко распространена среди древесной растительности, хвойной и лиственной.

Между эндо- и эктотрофной микоризой имеются формирования промежуточного характера — эндо-эктотрофная микориза.

Некоторые авторы (Лобанов, 1953) считают, что вообще нет абсолютно эктотрофной микоризы. По их представлению, микориза у древесных пород, особенно в начальной стадии ее развития, всегда эндотрофная. Лишь позднее развивается наружный чехол на кончике корня.

Систематическое положение грибов микориз различно. Грибы, образующие везикулярные микоризы, относятся, по-видимому, к фикомицетам сем. *Endogonaceae*. Эндотрофные микоризы у орхидей образуют несовершенные грибы из рода *Rhizoctonia*, у некоторых видов орхидей микоризу

образуют высшие грибы, базидиомицеты с хорошо развитыми плодовыми телами — *Armillaria mellea*, *Xerotus javanicus*, *Marasmius coniatatus*.

Экто- и эндотрофные микоризы у древесных пород образуются преимущественно шляпочными грибами из гименомицетов. У вересковых микоризу образуют чаще всего несовершенные грибы из рода *Phoma*. Микоризообразователи имеются среди аскомицетов и других групп грибов. У одного и того же вида растений микоризу могут образовать различные формы грибов. Например, у бука в качестве микоризных грибов описано до 12 разных видов, у сосны их насчитывают до 17, а у ели до 9 видов и т. д. (Курсанов, 1940; Ячевский, 1933; Келли, 1952; Магру, 1949; Лилли и Барнет, 1953; Гойман, 1954; Лобанов, 1953 и др.).

Эти данные с очевидностью показывают, что у микоризных грибов нет строгой специфичности, как это наблюдается у клубеньковых бактерий. Явление положительного действия микоризных грибов на развитие растений впервые обнаружил Каменский (1886), затем Воронин (1886), Биссоцкий (1902) и др. Все они рассматривали микоризные грибы как симбионты, оказывающие большое влияние на рост растений. Бараней (Baraney, 1940), в подтверждение этого приводит большой экспериментальный материал. Одна из его таблиц приводится нами (табл. 87).

Сущность действия грибов состоит в снабжении растений в одних случаях азотистыми и углеродистыми элементами питания, в других — элементами дополнительного питания или биотическими веществами, а вернее, — и тем и другим. В литературе имеется много данных о значении микоризных грибов в питании растений, о чем упоминалось в предыдущих разделах данной работы. В последние годы прямыми опытами с приме-

Таблица 87

Влияние микоризы на развитие сеянцев сосны

Показатели роста	С микоризой	Без микоризы
Длина надземной части сеянцев, см	35,5	17,5
Прирост за 2 года, см	18,0	3,0
Длина побегов 2-го порядка, см . . .	10,0	0,3
Вес надземной части, г	17,0	3,1
Вес корней, г	11,0	4,5
Число листьев	42	12
Общая поверхность листьев, см ² . .	591,0	98,0

нением метода меченых атомов показано, что микоризные грибы являются поглотителями и передатчиками различных элементов питания.

Крамер и Вильбур (Kramer a. Wilbur, 1949), Мелли и Нильсон (Mellin a. Nilson, 1950, 1952) доказали передачу грибами меченого фосфора P^{32} и азота N^{15} из наружного раствора в ткани корня и стебля сосны (*Pinus taeda* L., *P. resinosa*, *P. silvestris* L.). Моррисон (Morrisson, 1954) установил, что при наличии микоризы у *Pinus radiata* усиливается перенос меченого фосфора P^{32} не только в корни и стебли, но и в листья. Харли и Мак Креди (Herley a. McCready, 1950, 1952) показали, что микоризные грибы поглощают меченый фосфор, накапливая до 90% его в своем мицелии.

Данные исследования с мечеными атомами не вскрывают характера соединений, в которых микоризные грибы передают меченый фосфор и азот. Надо полагать, что эти элементы, поступая в клетки гриба, включаются в общий конструктивный процесс в виде тех или иных органических соединений и продуктов метаболизма. В качестве метаболитов мече-

ные элементы освобождаются из клетки, поступают в субстрат, а оттуда в корни и зеленые части растения-хозяина. Такой процесс был показан в эксперименте Шавловского с ризосферными бактериями (см. выше).

Не менее существенное влияние на растения оказывают свободно-живущие почвенные микроорганизмы. Кларк и Роллер (Clark a. Roller, 1931) испытывали действие на рост ряски чистых культур бактерий *Bact. coli*, *Clostridium sporogenes*, *Clostrid. welchii*, *Ps. fluorescens liquefaciens*, *Bact. aerogenes*, *Staph. aureus*, *Bac. subtilis*, *Bact. prodigiosum* и др. Один из этих бактерий стимулировали рост ряски, другие не оказывали никакого видимого влияния.

Козловский (Kozlowski, 1935) наблюдал действие чистых культур бактерий на рост ячменя и яблони. Им были испытаны культуры спороносных бактерий — *Bac. cereus*, *Bac. mycoides*, *Bac. subtilis* и неспороносных — *Bact. denitrificans*, *Bact. putidum*, *Ps. pyocyanea*, а также культуры грибов. Спороносные бактерии в его опытах не оказали влияния на рост растений. Из неспороносных бактерий *Ps. pyocyanea* и *Bact. putidum* подавляли, а *Bact. denitrificans* стимулировали рост ячменя, но не яблони.

Нами были испытаны 130 различных представителей бактерий, микобактерий и актиномицетов, выделенных из разных почв. Из них азотобактера — 32 штамма, клубеньковых бактерий — 33, *Pseudomonas* — 40, *Bacterium* — 10, микобактерий — 4, актиномицетов — 6, *Bac. mycoides* — 3 и *Bac. subtilis* — 2 штамма. Культуры этих микробов и продукты их метаболизма прибавлялись к субстрату, в котором выращивались проростки пшеницы в одной серии опытов и изолированные корни гороха и пшеницы в другой.

Изолированные корни являются удобным объектом для изучения потребности в биотических веществах, так как сами они не способны к самостоятельному синтезу их в полном наборе.

Мы выращивали изолированные корни гороха, пшеницы, ржи и других растений на синтетической среде Боннера следующего состава:

Дистиллированная вода . . .	1000 мл
Ca (NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	0,23 г
MgSO ₄ ·7H ₂ O	0,36 „
KNO ₃	0,81 „
KCl	0,65 „
KH ₂ PO ₄	0,12 „
Железо	Следы
Сахароза	20 г

В качестве дополнительных веществ прибавлялись в разных дозах экстракты и фильтраты бактериальных культур. Культуры бактерий выращивались на жидкой питательной среде, затем фильтровались через бактериальные фильтры. Результаты приведены в табл. 88.

Как видно из таблицы, большой прирост корней наблюдался в присутствии фильтратов азотобактера, клубеньковых бактерий и бактерий из рода *Pseudomonas* и рода *Bacterium* (рис. 82). Весьма активными оказались продукты метаболизма некоторых актиномицетов. Спороносные бактерии оказывали чаще отрицательное действие, подавляя рост корней.

В одной и той же группе микробов или даже у одного и того же вида разные штаммы проявляли различное отношение к корням. Например, среди культур вида *Ps. fluorescens* шт. № 4 сильно активизирует рост корней, а шт. № 15 слабо или совсем не активизирует роста корней пшеницы; шт. № 15 *Ps. nonfluorescens* не активен, а шт. № 5 и 10 активны; клубеньковые бактерии люцерны не действовали на рост корней или даже подавляли их, в то время как клубеньковые бактерии гороха и особенно

Действие продуктов жизнедеятельности почвенных микроорганизмов на рост изолированных корней (прирост в см на 30—40-е сутки роста)

Микроорганизмы	Прирост кор-ней		Микроорганизмы	Прирост кор-ней	
	гороха	пшеницы		гороха	пшеницы
Контроль (без метаболитов микробов)	0,3	0,1	<i>Bact. denitrificans</i>	25,0	12,0
<i>Az. chroococcum</i>			„ <i>album</i>	37,0	37,0
шт. 54	15,0	17,0	„ <i>mycolyticum</i>	6,0	25,0
„ 37	5,0	0,8	„ <i>vulgaris</i>	0,0	0,0
„ А	27,0	15,0	<i>Bac. mycoides</i>	0,0	5,0
<i>Rh. trifolii</i>	25,0	35,0	„ <i>mesentericus</i>		
„ <i>leguminosarum</i>	31,0	30,0	шт. 3	0,0	3,0
„ <i>phaseoli</i>	50,0	45,0	„ 11	0,0	0
„ <i>lupini</i>	7,0	15,0	„ 27	5,0	0
„ <i>meliloti</i>	0,0	5,0	„ 29	3,0	0
„ <i>sojae</i>	3,0	10,0	<i>Bac. subtilis</i> шт. 7	0,0	0
<i>Ps. aurantiaca</i>	65,0	55,0	шт. 17	2,0	0
„ <i>fluorescens</i> шт. 4	40,0	35,0	„ 21	3,0	0
шт. 15	10,0	0,5	<i>A. violaceus</i>	0,0	0
„ 30	25,0	12,0	„ <i>aurantiacus</i>	3,0	0
„ 69	38,0	55,0	„ <i>globisporus</i>		
<i>Ps. denitrificans</i>	6,0	38,0	шт. 160	65,0	25,0
„ <i>mycolytica</i>	10,0	27,0	„ 187	37,0	30,0
„ <i>nonfluorescens</i>			„ 375	10,0	45,0
шт. 3	4,0	30,0	„ <i>griseus</i>		
„ 10	10,0	31,0	шт. 17	0,0	0,0
„ 12	23,0	11,0	„ 57	0,0	0,0
„ 15	0,1	0,2	„ 1067	0,0	25,0
			„ <i>albus</i>	37,0	56,0
			„ <i>alboflavus</i>	71,0	45,0

фасоли резко ускоряли рост корней. То же самое отмечается во всех других группах организмов.

Корни разных растений по-разному реагировали на действие фильтратов одной и той же культуры. На метаболиты шт. 10 *Ps. nonfluorescens* корни пшеницы реагировали сильнее, чем корни гороха, а на фильтрат шт. № 12, наоборот.

Фильтраты микробных культур оказывают положительное действие только в малых дозах. Если дозы велики, действие их на рост изолированных корней отрицательно. Корни не растут или растут очень слабо и с отклонениями от нормы — утолщаются, разбухают, не ветвятся, быстро буреют и отмирают.

Метаболиты многих организмов в малых концентрациях резко подавляют рост корней. Такие организмы, вырабатывающие токсические вещества, встречаются среди разных групп микроорганизмов, но особенно много их среди спороносных бактерий. Эта группа бактерий вообще наиболее токсигенна в отношении растений и многих микробов (см. далее).

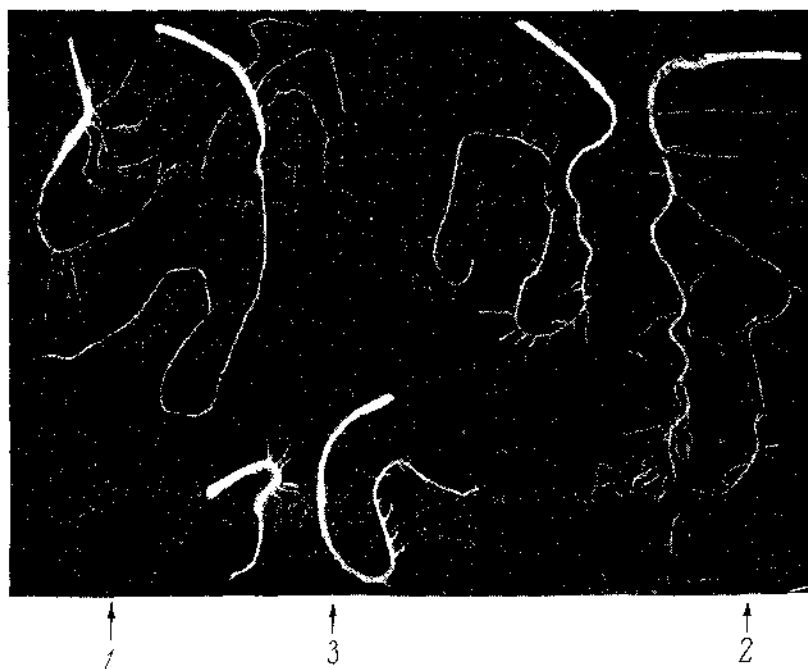


Рис. 82. Влияние продуктов жизнедеятельности бактерий на рост изолированных корней гороха:

1 — метаболиты *Ps. fluorescens*; 2 — метаболиты *Ps. aurantiaca*; 3 — контроль (без воздействия метаболитов)

Аналогичные данные были получены и в опытах с проростками растений. Фильтраты одних микроорганизмов заметно активировали прорастание семян, фильтраты других не оказывали никакого влияния или производили угнетающее действие.

Таблица 89

Влияние бактерий-активаторов на урожай растений

Бактерии	Пшеница			Овес			Клевер		
	число опытов	из них положительных	прибыль урожая в %	число опытов	из них положительных	прибыль урожая в %	число опытов	из них положительных	прибыль урожая в %
<i>Ps. fluorescens</i>									
шт. 14	16	12	12—27	10	7	14—28	6	5	18—23
„ 30	9	7	15—25	—	—	—	4	2	12—25
„ 25	12	6	10—14	5	5	10—16	4	3	10—30
<i>Bact. sp.</i>									
шт. 106	10	8	15—29	12	8	12—30	6	4	18—26
Олигонитрофилы	10	7	12—18	2	2	14—22	—	—	—
<i>Az. chroococcum</i>									
шт. 103	20	12	10—23	25	15	13—19	12	8	14—27

Так же, как и в опытах с изолированными корнями, наиболее активно ускоряли рост проростков фильтраты азотобактера, неспороносных бактерий из рода *Pseudomonas*, *Rhizobium* и *Bacterium*, а также многих видов актиномицетов. У азотобактера активны были штаммы *Az. vinelandii* и *Az. agile var. jakutiae*. Штаммы *Az. chroococcum* по активности заметно различались друг от друга. Одни из них обладали резко выраженными активизирующими свойствами в отношении роста пшеницы, другие — слабо выраженными, а третьи штаммы вовсе не оказывали действия на рост растений. Под влиянием некоторых штаммов наблюдалось даже подавление роста пшеницы.

Активирующее действие бактерий испытывалось нами (1945а) на разных растениях в полевых условиях в течение трех лет. Семена обрабатывались культурой бактерий-активаторов и высевались на колхозных полях в разных районах. В общей сложности было проведено свыше 100 опытов, не считая экспериментов с азотобактером. Общий итог исследований подведен в табл. 89.

Данные табл. 89 свидетельствуют о том, что бактерии-активаторы оказывают примерно такое же действие на урожай растений, как и азотоген, нитрагин и другие бактериальные препараты. В наших опытах азотобактер применялся в виде торфяного азотогена. В таблице 9 приведены только случаи, по которым положительный эффект наблюдался в отсутствие в почве азотобактера, погибавшего в первые же дни после внесения. Следовательно, эффект определялся не азотобактером, а присутствием других микробов.

Ахромейко и Шестакова (1954) испытывали с положительным результатом на сеянцах дуба и ясеня бактерии, выделенные из ризосферы. У дуба отмечалось увеличение прироста сухого вещества на 24—34%, у ясеня — до 40%. Самцевич и др. (1952) применяли культуру азотобактера для бактеризации сеянцев дуба в степной зоне. По их наблюдениям, данный микроб увеличивает процент прорастания желудей и усиливает рост проростков дуба. Аналогичные данные приводят в своих работах Рунов и Еникеева (1955), Мишустин (1950б), Смалый (1951) и др.

Штерн (1940а, б) испытывала радиорасы азотобактера на проростках овса, выращиваемого в вегетационных сосудах. Некоторые радиорасы оказались более активными, чем исходная культура.

Африкян (1954а) исследовал большую коллекцию (свыше 200 шт.) спороносных бактерий, выделенных им из почв Армении. Он бактеризовал культурами этих бактерий семена пшеницы и проращивал их либо на вате в чашках Коха, либо в песке в вегетационных сосудах. Опыты показали, что активаторов среди спороносных бактерий группы *Bac. subtilis* и *Bac. mesentericus* имеется очень мало. Значительно чаще обнаруживаются в этой группе бактерии-ингибиторы, подавляющие прорастание семян и рост растений. Эти данные согласуются и с нашими наблюдениями (см. дальше).

Попова (1954) применяла культуры бактерий, выделенных из ризосферы винограда для ускорения прорастания семян винограда и укоренения чубуков. Некоторые виды бактерий *Ps. sinuosa* доводили процент прорастания семян до 80, тогда как в контроле на 45-е сутки проросло всего лишь 10—12% семян. Эти же бактерии усиливали рост проростков и корней. У контрольных чубуков почки набухали на 16-е сутки, а у обработанных бактериями — на четвертые. Наибольшую активность в этих опытах показали азотобактер — *Az. chroococcum* и неспороносные бактерии *Bact. album*, шт. № 2 и 3.

Пантош (1955) установила, что неспороносные бактерии из группы *Pseudomonas* и *Bacterium* оказывают активирующее действие на рост того же растения, из ризосферы которого они выделены. В опытах, проведен-

ных в вегетационных сосудах на кварцевом песке, бактеризация семян перед посевом дала прибавку урожая пшеницы на 20—65% большую, чем в контроле, а именно:

	Вес сухих растений, г	Содержание общего азота, мг
В контроле (без инокуляции)	9,9	376
Бактеризация <i>Bacterium</i> sp.	11,1	430,7
„ <i>Ps. radiobact.</i>	16,5	466,5
„ <i>Flavobacterium solore</i>	11,2	408,9
„ <i>Bact. parvulum</i>	14,3	430,3

Петросян (1956) испытывала влияние бактерий-активаторов на рост и урожай бобовых растений, на образование у них клубеньков и на азотонакопление. Опыты проводились в вегетационных сосудах и на делянках в полевых условиях. В первом случае были получены следующие результаты:

В опытах с вики	Вес растений, г	Число клубеньков	Общий азот, %
Контроль (без бактеризации)	34 (100%)	110	4,86
Инокуляция клуб. бактериями	45 (132%)	121	5,11
„ клуб. бактериями + активаторы	65 (190%)	161	5,29
„ чистой культурой активатора	56 (163%)	129	5,88
В опытах с люцерной			
Контроль (без бактеризации)	34 (100%)	87	4,39
Инокуляция клуб. бактериями	38 (109%)	129	4,96
„ клуб. бактериями + активаторы	53 (153%)	177	5,24
„ чистой культурой активатора	48 (139%)	155	5,07

Аналогичные данные были получены в полевых опытах.

Прирост урожая от бактерий-активаторов был: по вики — 172,6% при урожае в контроле 11,6 кг, по люцерне — 141,3% при урожае в контроле 10,2 кг, по эспарцету — 150% при урожае в контроле 8,4 кг с делянки.

В своих опытах мы получали подобные же результаты. В вегетационных сосудах некоторые бактерии-активаторы (*Ps. aurantiaca* № 1, *Pseudomonas* № 145, *Bacterium* sp. № 160) давали прирост бобовых растений — клевера, фасоли, люцерны и люпина на 30—80% больший, чем в контроле. В полевых опытах прибавка урожая тех же растений при бактеризации активаторами была на 24—30% выше, чем в контроле. Число клубеньков при применении активаторов значительно повышалось.

На корнях одного растения было клубеньков: в контроле, без бактеризации — 8, при бактеризации клубеньковыми бактериями люцерны — 9—12, а при бактеризации бактериями-активаторами (*Ps. aurantiaca*) — 28. На корнях фасоли было клубеньков соответственно 6; 8 и 16, на корнях люпина 0,2; 0,5 и 1,2 (Красильников и Кореняко, 1945 в).

Бактерии-активаторы стимулируют деятельность клубеньковых бактерий, усиливают образование клубеньков, а через посредство последних и рост растений. Активаторы также положительно действуют на бобовые растения и без клубеньковых бактерий, непосредственно стимулируя их рост продуктами своей жизнедеятельности.

Мы применяли в одной из серий наших опытов авирулентные расы клубеньковых бактерий клевера и вики, полученные экспериментальным путем. Семена бактеризовались культурами этих бактерий и высевались

в стерильный песок, в стеклянные сосуды. Через 2 месяца был получен урожай:

Бактеризация семян			Получено кле- вера сухой массы, г
Без бактеризации			26
Активная исходная культура			28
Авирулентная раса			
	I		35
"	II		21
"	A		40
"	Д		42
"	Б		26
"	A ₁		36
"	A ₂		26
"	Е		18

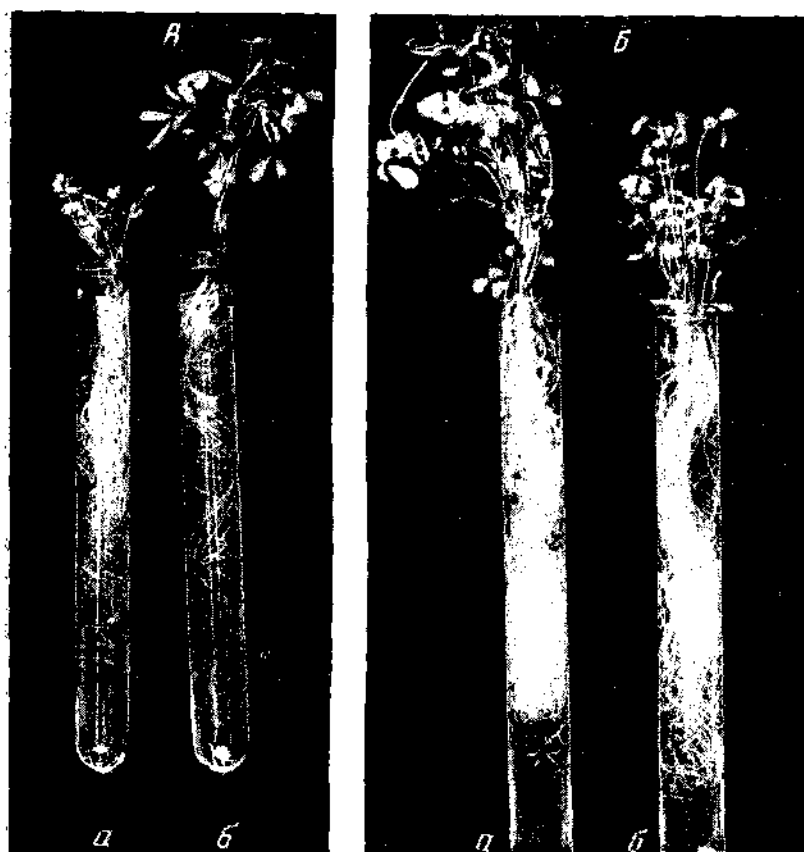


Рис. 83. Органотропное действие бактерий на люцерну:

Опыт А: а — стимуляция роста корней с угнетением роста надземных частей; б — контрольные растения; опыт Б: а — стимуляция роста надземных частей; б — контрольные растения

Примерно такие же данные были получены и в опытах с викой. Урожай при использовании авирулентных экспериментальных рас клубень-

ковых бактерий № 1, А, Д, А₁ был значительно выше (123—161%), чем при бактеризации исходной вирулентной культурой (107—115%). В опытах с авирулентными бактериями на корнях растений клубеньков не

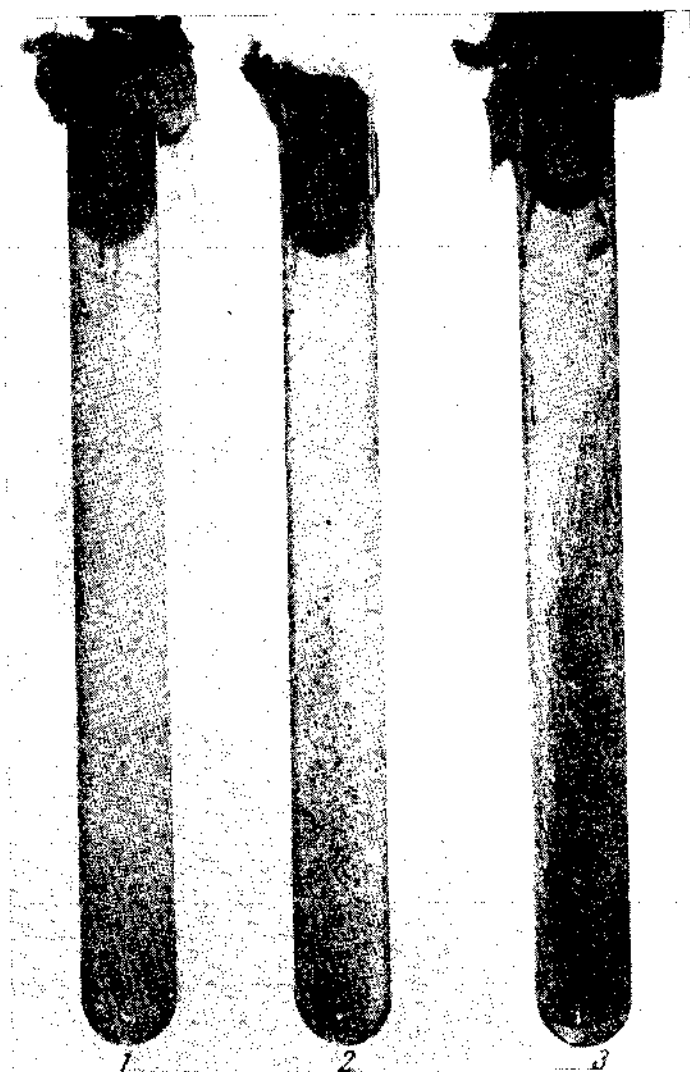


Рис. 84. Влияние продуктов жизнедеятельности бактерий на рост *Phycomyces blakesleena*:

1 — контрольный рост гриба в отсутствие метаболитов; 2 — массовое образование зигот (темные точки) в присутствии метаболитов бактерий-стимуляторов (*Bacter. sp.* № 2); 3 — обильное развитие воздушного мицелия с конидиями в присутствии метаболитов микробов-активаторов (*Azotobacter chroococcum*)

обнаруживалось, тогда как при инокуляции исходной культурой их насчитывалось от 9 до 58 на каждом растении.

Некоторые химически очищенные вещества, полученные как гиббереллины и гиббереллиноподобные вещества из культур актиномицетов и других микробов, активизируют рост растений (фиг. 85).

Доросинский и Лазарев (1949), Доросинский (1953), Лазарев и Доросинский (1953) выращивали овес на простерилизованном, хорошо промытом суглинке в присутствии бактерий и без них. Урожай растений в

Таблица 90

Активность веществ, стимулирующих половой процесс у грибов и дрожжей (число единиц в 1 г сухого вещества)

Субстрат	<i>Phycomyces blakesleeana</i>	<i>Zygo- sacchar. sp.</i>
Бактеризованный ком- пост	150	80
Перегноя почвы	60	60
<i>Az. chroococcum</i> шт. А	180	120
<i>Ps. fluorescens</i> „ 30	150	30
Вытяжка из соцветий осины.	260	80

отсутствие бактерий при полном минеральном удобрении составлял в среднем 2,6 г; в сосудах с бактериями — 7,1 г, в сосудах без минерального удобрения, но с бактериями — 6,5 г.

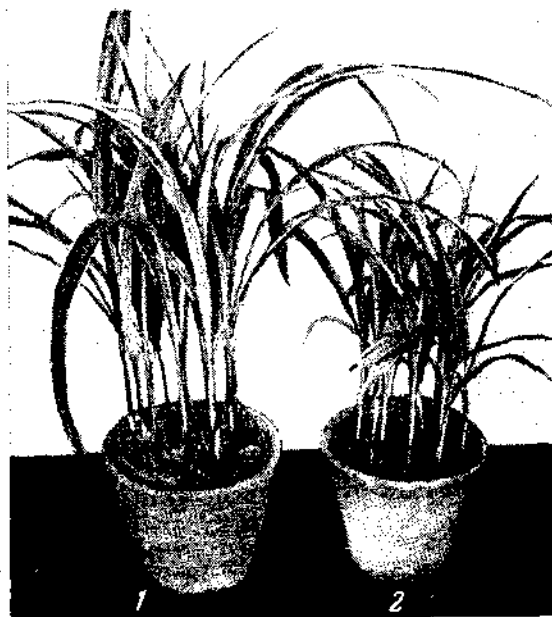


Рис. 85. Влияние антибиотиков на рост кукурузы:

1 — семена перед посевом обработаны раствором антибиотика; 2 — контроль; семена обработаны водой

Фомин (1951) выращивал некоторые бахчевые культуры, плодовые и лесные породы, обрабатывая их бактериальными препаратами азотобак-

тера, псевдомонасы и «силикатных» бактерий. После такой обработки урожайность всех растений повышалась.

Некоторые микроорганизмы оказывают органотропное действие на растения: активизируют рост отдельных органов или тканей. Например, *Ps. tumefaciens* стимулирует размножение клеток корневой ткани или тканей стеблей у томатов, моркови и других растений, вследствие чего образуются опухолевидные наросты. Имеются микробы, которые своими продуктами обмена заметно активизируют рост только корней или только надземных частей.

Мы в своих исследованиях наблюдали культуры бактерий, которые в условиях вегетационного опыта (в песке) стимулировали рост корней, не оказывая влияния на надземные части. В других вариантах опыта мы имели бактерии, которые вызывали ускорение роста надземных частей, не влияя на корневую систему (рис. 83 и 85). Велись наблюдения и за культурами бактерий, активизирующих процесс оплодотворения у грибов (рис. 84) и дрожжей. В табл. 90 представлены данные об активности веществ, стимулирующих этот процесс.

Мольяр (Molliard, 1903) наблюдал стимуляцию образования апотециев у гриба *Ascobolus* под влиянием сожительства с ним бактерий. Сартори (Sartory, 1916) получал перитеции у аспергиллов только в тех случаях, когда грибы развивались совместно со спороносной палочкой *Bac. mesentericus*.

Стимуляцию копуляционного процесса у гриба *Phycomyces blakesleeanus* при выращивании его вместе с бактериями или продуктами их обмена (фактор z), экстрагированных из агар-агара, отмечали Роббинс и Шмидт (Robbins a. Schmidt, 1939, 1945). Этот «фактор», по их данным, находится в тканях многих растений, а также образуется и микробами.

Никерсон и Тиман (Nickerson a. Thimann, 1941, 1943) установили, что какое-то вещество из продуктов метаболизма гриба *Aspergillus niger* ускоряет копуляцию у дрожжей *Zygosaccharomyces*. Активное начало этого стимулятора растворяется в воде и 90% этиловом спирте и состоит из двух веществ — кислоты, близкой к глютаминовой, и рибофлавина. Барнетт (Burnett, 1956) вызывал усиленную копуляцию и образование зигот у муконовых грибов прибавлением к среде β-каротина.

В нашей коллекции имеются актиномицеты — антагонисты, продукты метаболизма которых оказывают стимулирующее действие на процессы плодоношения у высших растений. Одна такая культура усиливала цветение и плодоношение у хлопчатника. В условиях эксперимента в вегетационных сосудах растения, обработанные нативной жидкостью данного актиномицета, имели 10—12 коробочек, а контрольные 5—6 на каждом кусте. Соответственно этому повышался урожай хлопка, примерно в 2 раза. Мы обрабатывали растения не очищенными веществами. Надо полагать, что химически очищенные препараты будут оказывать более сильное активирующее действие на растения.

В последние годы большой интерес вызывают гиббереллины и особенно гиббереллиновая кислота как стимуляторы роста и развития растений. Эти вещества получены от культуры гриба — *Gibberella fujikoroi* (конидиальная стадия — *Fusarium moniliforme*). Впервые данный гриб был изолирован в Японии Курозавой в 1926 году из тканей больного риса. Болезнь риса, вызываемая этим грибом, в Японии весьма распространена, выражается в сильном удлинении стеблей, в пожелтении листьев и отмирании. Ябута выделил активное вещество из культуры гриба и установил, что оно стимулирует рост многих растений. Позже это вещество было выделено в кристаллическом виде и изучено более подробно. В Англии и в Америке из культуральной жидкости были получены три вещества — гиббереллин A₁, гиббереллин A₂ и гиббереллиновая кислота (гиббереллин

А₃). Последняя наиболее активна и представляет наибольший интерес. Она поэтому лучше изучена и освещена в литературе. В химическом отношении она является дигидроксилактоновой кислотой, тетрациклическим соединением, общая формула молекулы ее $C_{19}H_{22}O_6$.

Активизирующее действие гиббереллиновой кислоты проявляется в ничтожно малых концентрациях. Достаточно 0,01 мкг/мл ее, чтобы вызвать стимуляцию роста гороха; при более высоких концентрациях стимуляция роста увеличивается. Наибольший эффект наблюдается при дозе 10 мкг/мл. По данным Бриана (Brian, 1957), прирост гороха усиливается в 10 раз больше, чем в контроле. Высота его была при обработке гиббереллиновой кислотой 42 см, тогда как у контрольных, необработанных растений — 7 см. Стимулирующее действие Бриан отмечал и в опытах с пшеницей, но выражено оно слабее, чем в опытах с горохом. Гиббереллиновая кислота не оказывает активирующего действия на рост корней растений ни у гороха, ни у пшеницы.

Особый интерес вызывает действие гиббереллиновой кислоты на растения двулетники — капусту, рапс, морковь, сахарную свеклу и др. Известно, что эти растения дают цветочные побеги и плодоносят на второй год жизни; в первом году роста получается только розетка из листьев и корнеплоды. Цветение и образование семян можно получить и в первый год их роста, но только после яровизации.

Опыты показали, что эти растения образуют цветочные побеги, зацветают и дают семена в первый год роста, после обработки их гиббереллиновой кислотой, без предварительной яровизации. Данная кислота оказывает такой же эффект, какой получается после яровизации. Ускорение цветения и плодоношения наблюдается у растений длинного дня. Ланг (Lang, 1956) получал цветы и плоды у белены (*Hyoscyamus niger*) на первом году ее роста. От концентрации 300 мкг/мл, введенной в ткани, растение вскоре образует цветочные или главные побеги, на которых формируются цветы.

За 2—3 года накопился большой материал, который показывает высокое активирующее действие гиббереллиновой кислоты на рост и цветение разных растений. Наиболее сильное действие ее проявляется на растениях длинного дня.

Следует отметить, что стимулирующее действие гиббереллиновой кислоты получается пока только в эксперименте в условиях оранжерей. В полевых условиях в открытом грунте результаты от нее либо вовсе не проявляются, либо наблюдается стимуляция роста в слабой степени и только у некоторых растений. Небольшое повышение урожая, в пределах 11—25%, отмечается на луговых травах.

У растений, реагирующих на гиббереллиновую кислоту, часто отмечается уменьшение количества хлорофилла, листья имеют желтоватую окраску, у них понижается содержание общего азота, в листьях табака понижается процент никотина, у риса — сахаров. Полагают, что вызвано это недостатком питания растений. При хорошем удобрении этого не наблюдается.

Механизм действия гиббереллиновой кислоты не выяснен, но все исследователи отмечают, что он иной, чем у ауксинов. Последние вызывают процессы роста иначе и воздействуют на другие ткани и клетки. Различаются эти вещества и по химическому составу.

Приведенные в данном разделе сведения показывают, что среди микроорганизмов имеются виды, которые образуют весьма активные вещества, стимулирующие рост и отдельные процессы и функции у растений. Гиббереллиновая кислота является первым продуктом метаболизма микробов, полученным в химически чистом виде. Надо полагать, что в скором будущем будут получены многие другие соединения, обладающие способностью

активировать рост и развитие растений. Подобно тому, как это имеет место среди микробов антагонистов, у активаторов стимулирующие вещества принадлежат к различным классам соединений. Здесь предстоит большая исследовательская работа по изоляции этих веществ и изучению их природы.

Нельзя не отметить, что между антибиотическими веществами и активирующими соединениями часто отмечается много общего при воздействии на организмы. Многие антибиотики оказывают стимулирующее влияние на рост растений и животных, ускоряют прирост живого веса последних, иногда ускоряют процесс плодоношения у растений, высших и низших. С другой стороны, активирующие вещества нередко обладают явно выраженными антимикробными свойствами.

Распределение микробов-активаторов в почве

О распространении и развитии микробов-активаторов в почвах известно очень немногое. Вместе с тем в повседневной лабораторной практике с этими бактериями приходится иметь дело довольно часто. Мы имеем в виду ауксоавтотрофы, о которых упоминалось выше. Эти организмы синтезируют все необходимые для роста и развития вещества и поэтому могут хорошо расти на простых синтетических средах. Для их учета и изучения мы применяли среду следующего состава:

Дважды дистиллированная вода . . .	1000 мм
KNO ₃	1,0 г
KH ₂ PO ₄	1,0 „
MgSO ₄ ·7H ₂ O	0,2 „
CaCl ₂	0,1 „
NaCl	0,1 „
FeCl ₃	Следы
Глюкоза	20,0 г

Таблица 91

Количественное соотношение ауксоавтотрофов и ауксогетеротрофов в почвах
(в тыс. на 1 г почвы)

Почва и район	На авита- минной среде	На МПА	Почва и район	На авита- минной среде	На МПА
Подзол. Заполярье. Це- лина	5	3,5	Чернозем. Молдавия. Целина	1 200	800
Подзол. Заполярье. Окультуренная	300	360	Чернозем. Молдавия. Окультуренная	30 000	50 000
Подзол. Московская обл. Целина	200	180	Чернозем. Крым. Цели- на	20 000	35 000
Подзол. Московская обл. Окультуренная	2 500	2 000	Чернозем. Крым. Окуль- туренная	160 000	200 000
Подзол. Московская обл. Огородная	45 000	60 000	Чернозем. Кубань. Це- лина	30 000	30 000
Краснозем. Кавказ. Окультуренная	3 500	1 500	Чернозем. Кубань. Окультуренная	220 000	280 000
Подзол. Латвия. Целина	150	100	Чернозем. Кубань. Окультуренная	450 000	600 000
Подзол. Латвия. Окуль- туренная	1 800	1 500			

Витамины и ауксины в среде отсутствовали.

Общее количество ауксоавтотрофов, развивающихся на указанной среде, было достаточно велико. Мы насчитывали от нескольких десятков тысяч до многих сотен миллионов бактерий в 1 г почвы.

Число бактерий ауксоавтотрофов меняется в зависимости от свойств почв и климатических условий. Как правило, общее число их больше в плодородных почвах, чем в неплодородных. В черноземах Молдавии, Крыма и Кубани ауксоавтотрофы выявляются при высеве на агаризованную среду в количестве от 30 до 150 млн. в 1 г. В дерново-подзолистых почвах нечерноземной полосы Московской, Ленинградской областей и Латвии число этих организмов колеблется в пределах от 100 000 до 4,5 млн/г. В почвах Кольского полуострова (примитивные почвы, рухляк и пр.) насчитывается от 5000 до 30 000 клеток в 1 г.

В окультуренных почвах их число больше, чем в неокультуренных, в огородных — больше, чем в полевых (табл. 91).

Сопоставляя данные по числу бактерий, развивающихся на синтетической авитаминозной среде и на обычной белковой, можно заметить, что число ауксоавто- и ауксогетеротрофов почти одинаково. В гумусированной почве соотношение этих двух категорий, примерно, равно 1 : 1. В некоторых случаях ауксоавтотрофов оказывается даже больше (см. ранее).

По данным Шмидта и Старки (Schmidt a. Starkey, 1951), около 30% почвенных бактерий синтезируют биотические вещества и выделяют их в почву.

Локхед и Чейз (Lochhead a. Chase, 1943) выявляли 10—14% ауксоавтотрофов от всей микрофлоры почвы. Эти авторы подразделяют микробов почвы на семь групп по их способности развиваться на авитаминозных средах с прибавлением отдельных дополнительных веществ. К первой группе относятся микробы, развивающиеся на совершенно лишенных витаминов средах. Ко второй — организмы, растущие на среде авитаминозной с прибавлением отдельных аминокислот (цистеина, аланина, пролина, аспарагина, аргинина, лейцина, глицина, лизина и др.). К третьей группе авторы относят микробов, которые для своего роста требуют отдельных витаминов — пантотеновую или никотиновую кислоту, тиамин, рибофлавин или какие-либо другие. Четвертая группа включает организмы, развивающиеся на среде с прибавлением аминокислот и витаминов. Микроорганизмы, развивающиеся на основной авитаминозной среде с примесью дрожжевого экстракта, составляют пятую группу.

Основная авитаминозная среда с примесью почвенного экстракта выявляет бактерий шестой группы. Эта же среда с небольшой примесью почвенной вытяжки и дрожжевого экстракта пригодна для бактерий наиболее многочисленной седьмой группы. Микробы первой группы примерно

Таблица 92

Число ауксоавтотрофных бактерий в ризосфере растений (в тыс. на 1 г почвы)

Растение	Почва	В ранней фазе роста		В фазе плодоношения	
		ауксоавтотрофы	ауксогетеротрофы	ауксоавтотрофы	ауксогетеротрофы
Пшеница	Ризосфера	800 000	400 000	300 000	500 000
	Контроль	5 000	3 500	3 000	3 000
Клевер	Ризосфера	1 500 000	1 800 000	1 000 000	1 600 000
	Контроль	40 000	30 000	20 000	20 000

составляют 10—14%, второй — 10%, третьей — 12—14%, четвертой — 16—17%, пятой — 18—20%, шестой — 3—7% и, наконец, седьмой — 40—50% всех почвенных бактерий. Такое подразделение бактерий весьма относительно.

Большое количество бактерий — продуцентов витаминов обнаруживается в ризосфере растений. По нашим подсчетам, число их составляет 40—80% всех почвенных бактерий и колеблется в зависимости от вида растений, стадии их развития и от внешних условий. При анализе ризосферной микрофлоры пшеницы и клевера, выросших на подмосковных

Таблица 93

Количественные соотношения аукоавтотрофов в ризосфере
и вне ее в процентах
(по Wallace a. Lochhead, 1949)

Растение и почва		Стадии	
		раннего роста	цветения
Пшеница	Ризосфера	42,3	48,5
	Вне ризосферы	14,4	9,7
Овес	Ризосфера	44,1	47,4
	Вне ризосферы	14,8	9,7
Клевер	Ризосфера	55,5	42,8
	Вне ризосферы	9,3	2,4
Люцерна	Ризосфера	40,5	37,2
	Вне ризосферы	9,3	2,4
Лен	Ризосфера	35,8	32,9
	Вне ризосферы	9,7	8,6
Тимофеевка	Ризосфера	25,3	15,4
	Вне ризосферы	9,3	2,4

полях (Долгопрудное), мы получили данные, приведенные в табл. 92. В прикорневой зоне того и другого растения, да и всех других, нами обследованных, число аукоавтотрофов было не меньшим, а чаще более значительным, чем число аукогетеротрофов.

Вест и Локхед, а также Уоллес и Локхед (West a. Lochhead, 1940 а, б; Wallace a. Lochhead, 1949) в своих подробных исследованиях также установили преимущественное развитие аукоавтотрофов в ризосфере льна и других растений. То же отмечают Катцнельсон и Ричардсон (Katznelson и. Richardson, 1943), Штольп (Stolp, 1952) и др. (табл. 93).

Таблица 94

Количество аукоавтотрофов разных групп микроорганизмов,
обитающих в ризосфере растений и вне зоны корней (в %)

Бактерии	Вне ризо- сферы	В ризосфере	
		пшеницы	клевера
<i>Pseudomonas</i>	30,0	40,0	46,0
<i>Bacterium</i>	40,0	34,0	23,4
<i>Mycobacterium</i>	18,0	25,0	30,0
<i>Bacillus</i>	6,0	0,3	0,1

Способность микроорганизмов продуцировать биотические вещества, как известно, в большинстве случаев не связана с их таксономической группировкой. Авто- и гетероауксотрофы имеются среди разных представителей микробов — среди спороносных и неспороносных бактерий, микрококков, микобактерий, актиномицетов, грибов и др. Наибольший процент их составляют бактерии из рода *Pseudomonas*. По нашим подсчетам, количество таких бактерий составляет от 40 до 60% от всех бактерий, развивающихся на агаризованной среде, лишенной витаминов. Меньший, но достаточно высокий процент (30—40%) составляют род *Bacterium* и микобактерии. Значительно реже встречаются ауксоавтотрофы среди спороносных бактерий рода *Bacillus* (табл. 94).

Активными продуцентами биотических веществ являются олигонитрофилы. Эти организмы широко распространены в почвах и характерны тем, что обильно развиваются на авитаминозных и безазотистых средах. Повидимому, все они относятся к ауксоавтотрофам.

Среди актиномицетов почти не встречаются культуры, которые не развивались бы на синтетической среде Чапека. Они же хорошо развиваются и на авитаминозной среде.

Значительное распространение в почвах имеют дрожжевые организмы из рода *Torula*, *Mycotorula* и некоторых других. Эти организмы являются мощными продуцентами витаминов и различных других биотических веществ. Благодаря этому они хорошо развиваются на минеральных авитаминозных средах, образуя мощные слизистые или полуслизистые колонии. Некоторые из них, как, например, *Torulopsis pulcherrima*, обильно растут на безазотистой среде Эшби, разрастаясь в мощные колонии, напоминающие колонии азотобактера. Они представляют особый интерес, как активаторы роста растений и жизненных процессов микроорганизмов.

Приведенные данные показывают, насколько велика и разнообразна микрофлора, продуцирующая биотические вещества. Посредством этих веществ микроорганизмы, развиваясь в почве, активизируют рост, питание и многие жизненно важные процессы как у высших, так и у низших организмов.

Микробы-ингибиторы и их действие на растения

В почвах, как и в других природных субстратах, находятся микроорганизмы-ингибиторы, которые в процессе своей жизнедеятельности подавляют рост и развитие высших и низших растений. Они образуют особые вещества, токсичные для растительных тканей и органов. Токсины, или фитотоксины, образуемые фитопатогенными грибами и бактериями, давно изучались исследователями (см. Купревич, 1947; Сухоруков, 1952; Билай, 1953; Горленко, 1953; Гойман, 1954). Однако вопрос о том, образуют ли микроорганизмы токсические вещества непосредственно в почве, в литературе остается неосвещенным. Известно, что многие виды грибов и бактерий образуют токсины, действующие на животные организмы. Развиваясь на пищевых и кормовых продуктах, на различных растительных остатках, они выделяют токсические вещества. При скармливании таких продуктов животным наблюдаются нередко сильные отравления (Пидопличко, 1953).

Исследования показывают, что микробы-ингибиторы своими токсинами могут оказывать отравляющее действие на растения в условиях естественного их произрастания в почве, если для этого создаются соответствующие условия. Они подавляют прорастание семян, рост проростков, вообще развитие растений и понижают их общий урожай. Следовательно, при массовом развитии эти организмы могут оказаться существенным фактором в определении плодородия почвы и урожайности растений.

Угнетающее действие микробов-ингибиторов сказывается и на развитии низших растений — грибов, бактерий, водорослей и др. В таких случаях эти микробы называют антагонистами.

Микробы-ингибиторы обнаруживаются среди различных групп низших существ — бактерий, грибов, актиномицетов. Грейг-Смит (Greig-Smith, 1911) установил образование токсических веществ некоторыми бактериями, угнетающими рост растений. Рассель (1933) большое значение прида-



Рис. 86. Подавление процесса прорастания семян клевера неспороносными бактериями-ингибиторами *Pseudomonas* sp.

а — контроль; б — в присутствии бактерий-ингибиторов

вал простейшим, которые поглощают клетки микробов. Хэтчинсон и Тайсен (Hutchinson a. Thaysen, 1918), Левис (Lewis, 1929) и Лауденбергер (Laudenberger, 1952) отмечали у некоторых неспороносных бактерий из рода *Pseudomonas* способность синтезировать сильнодействующие токсические вещества. Джонсон и Мервин (Johnson a. Murwin, 1931), а позже Браун (Braun, 1950) выявили эту способность у *Pseudomonas tabaci* — возбудителя заболевания табака. Способность образовывать токсические вещества обнаруживали также у других представителей бактерий.

В группе неспороносных бактерий сравнительно часто обнаруживаются ингибиторы среди представителей рода *Bacterium* и *Pseudomonas*, реже — рода *Rhizobium*. Нередко они встречаются в ризосфере вегетирующих растений. Нами было изучено свыше 300 культур этих организмов, выделенных в разное время из разных почв — каштановых в Заволжье, сероземов в Средней Азии и подзолистых в Московской и других областях.

Из этого количества изученных культур около 100 культур подавляли в большей или меньшей степени рост растений и прорастание семян. Сильно выраженными гербицидными свойствами обладали отдельные штаммы *Ps. fluorescens*, *Ps. pyocyanea* и *Bacterium* sp. Они полностью или почти полностью задерживали и подавляли прорастание семян клевера, вики или пшеницы (рис. 86). Семена только наклеивались или совсем не проявляли признаков прорастания и погибали.

Резко выражены токсические свойства у многих спороносных бактерий. Нами было испытано более 350 культур, выделенных из разных почв Советского Союза. Бактерии выращивались на жидких питательных средах. Обработка семян производилась намачиванием их в течение нескольких часов в культуральной жидкости. Обработанные культуральной жидкостью семена растений проращивались на вате или бумаге, смоченной водой.

Токсическое или гербицидное действие бактериальной жидкости проявлялось в подавлении роста и снижении процента прорастания семян. Анализы показали, что примерно около 20—30% изученных культур обладало ингибиторными свойствами. Среди бактерий, выделенных из дерново-подзолистых почв, число ингибиторов было большим (около 35—45%).

Характер и сила действия у разных культур выражаются в различной степени. Одни организмы полностью или почти полностью подавляют прорастание семян (рис. 87), другие подавляют слабее, а третьи вовсе не оказывают угнетающего действия.

По видовому составу изученные нами ингибиторы относятся в основном к *Bac. mesentericus* и *Bac. subtilis*.

Таблица 95

Влияние продуктов жизнедеятельности бактерий на рост растений
(учет на 30-е сутки роста) (в см)

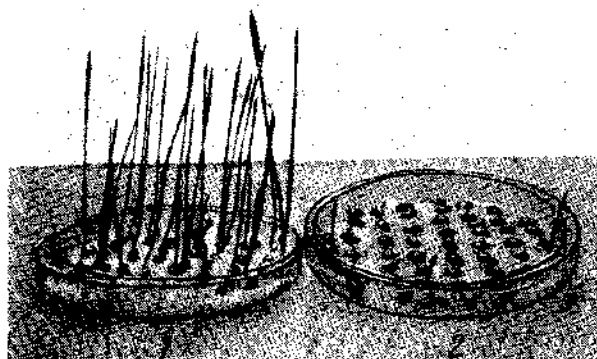
Культуры бактерий	Клевер		Вика	
	высота ростков	длина корней	высота ростков	длина корней
Контроль	5,0	4,0	24,5	12,0
<i>Bac. subtilis</i> , шт. 7	4,5	0	26,0	6,0
„ „ „ 15	5,5	0,5	22,0	3,5
„ <i>brevis</i> , „ 3	4,8	0—0,2	25,0	2,5
„ <i>mesentericus</i>	5,2	0	25,5	1,0

Способность подавлять прорастание семян и рост проростков проявляется в различной степени у штаммов, принадлежащих к одному и тому же виду. Среди бактерий — *Bac. mesentericus* мы имели более 180 штаммов, выделенных из разных почв, в том числе 109 штаммов из подзола опытной станции Чашниково. Из этого числа некоторые были сильными ингибиторами, а другие вовсе не угнетали роста растений. Одни из них подавляли прорастание семян пшеницы, другие прорастание гороха, вики или клевера, а некоторые подавляли прорастание семян пшеницы, гороха, вики и клевера. В табл. 95 представлены данные опыта с вики и клевером.

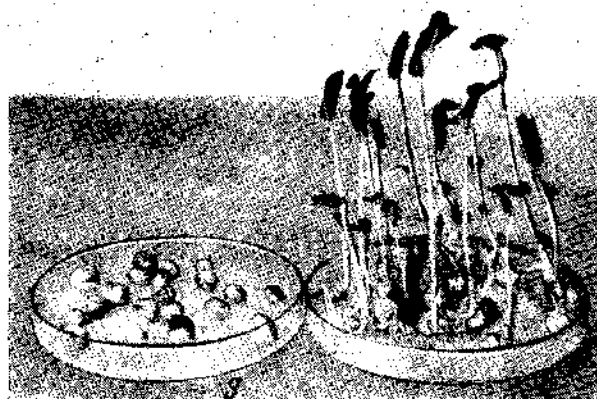
Среди спороносных и неспороносных бактерий иногда встречаются штаммы, обладающие органотропным или избирательным гербицидным действием. Они подавляют рост либо только корневой системы, либо надземных частей. Мы имели культуры, полностью подавлявшие рост корней вики и пшеницы. Семена давали ростки без образования корней или последние были весьма редуцированными (рис. 88). Надземная часть развивалась более или менее нормально до тех пор, пока в семенах были питательные вещества.

В нашей коллекции были штаммы бактерий (3 штамма неспоронос-

ных и 4 штамма спороносных), которые подавляли рост надземных частей, не затрагивая корневую систему. Семена прорастали в корень, надземная же часть была сильно редуцирована (рис. 89).



А



Б

Рис. 87. Действие спороносных бактерий-ингибиторов на прорастание семян растений. Семена намачивались в культуральной жидкости бактерий и прорастивались на вате или бумаге, смоченной водой:

А) действие *Bac. mesentericus* (штамм 50) на прорастание семян пшеницы: 1 — контроль, семена намачивались в воде; 2 — семена намачивались в культуральной жидкости; Б) действие *Bac. mesentericus* (штамм 67) на прорастание семян гороха: 3 — семена намачивались в культуральной жидкости; 4 — контроль, семена намачивались в воде

Некоторые штаммы бактерий подавляют процесс плодоношения у низших организмов, образование зигот у фикомицетов, спорообразование у дрожжей (Красильников, 1947а). Возможно, что имеются микробы, которые подавляют процесс плодоношения и у высших растений.

В нашей коллекции актиномицетов имеются штаммы, которые своими продуктами метаболизма вызывают явление хлороза у высших растений. Хлороз мы получали у кукурузы и пшеницы путем предпосевной обработки семян культуральной жидкостью определенных видов актиномицетов, а еще лучше — очищенными препаратами антибиотиков. Если

семена названных растений выдержать перед посевом в растворе антибиотика в течение двух-четырех часов, то проростки получаются совершенно бесцветные, без малейших признаков образования хлорофилла. Рост таких растений подавлен и вскоре вовсе прекращается. В некоторых случаях растения оправляются, зеленеют и затем продолжают развиваться более или менее нормально.

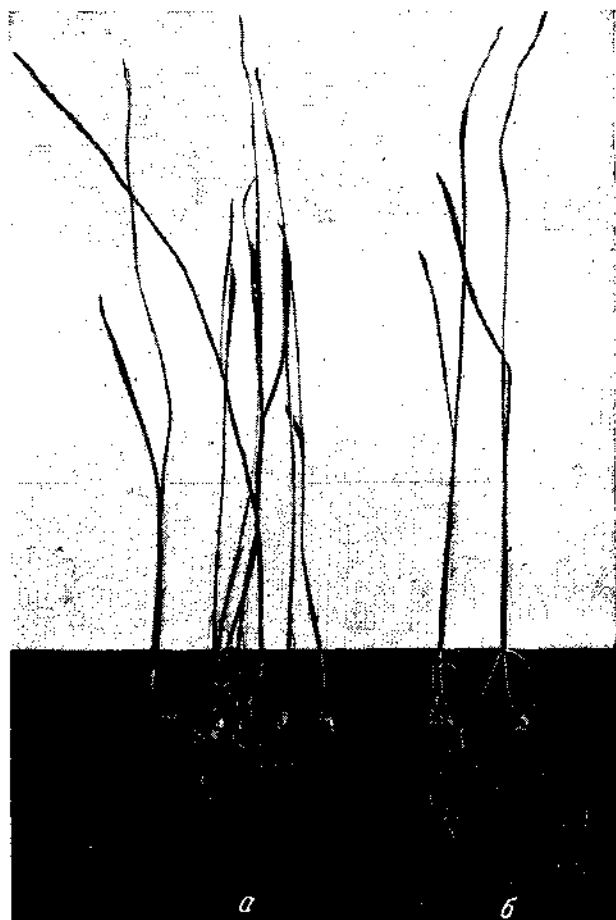


Рис. 88. Подавление роста корней пшеницы бактериями-ингибиторами:

а — опытное; *б* — контрольное растение

Если семена обрабатывать более слабыми растворами антибиотика, то получаются проростки слабо зеленеющие, несколько этиолированные. Сильно этиолированные растения получаются при обработке семян стрептомицином. Двухчасовое намачивание семян в растворе концентрацией в 1 $\mu\text{г/мл}$ вызывает полное этиолирование ростков. Последние не зеленеют в течение 15—30 суток и в конце концов погибают. Подавление синтеза хлорофилла вызывается ауреомицином, тетраамицином и другими антибиотиками.

Этиолирование ряски мы получали, выращивая ее в питательном рас-

творе с добавлением антибиотика. В зависимости от концентрации антибиотика рост растений задерживается в большей или меньшей степени. Различна и степень зеленения растений — от слабого хлороза до полного обесцвечивания.

Некоторые токсины микробного происхождения вызывают явление хлороза у виноградной лозы. По нашим наблюдениям, это явление могут вызвать грибы из рода *Fusarium*. Мы имели некоторые штаммы, токсины которых вызывали этиолирование проростков черенков или чубуков при обработке их перед посадкой в грунт. Выросшие растения имели бледно-зеленые листья с желтоватым оттенком, развитие их замедлялось, отмечались и другие отклонения, характерные для хлороза виноградики (Красильников и Кублицкая, 1956).

Картину этиолирования черенков у виноградной лозы мы наблюдали при обработке их антибиотиками актиномицетного происхождения. Некоторые штаммы из серых и пигментированных актиномицетов синтезируют вещества, подавляющие образование хлорофилла в листьях виноградной лозы. Черенки, погруженные базальным концом в нативную жидкость культуры и высаженные затем в грунт, развивались с явными признаками этиолирования.

Подавление антибиотиками образования хлорофилла у растений отмечают некоторые другие исследователи. Проवासол и сотрудики (Provasoli, Hunter a. Schatz, 1948) получали бесцветные культуры евглен под влиянием стрептомицина. Антибиотик прибавлялся к питательному раствору в небольших дозах, под его влиянием разрушался хлоропласт клеток, вследствие чего получались совершенно этиолированные формы организмов.

Явления хлороза под влиянием стрептомицина у злаков (пшеницы, кукурузы и др.) наблюдали—Эйлер (Von Euler, 1947), Харборн (Hagborn, 1956). Они намачивали семена растений в растворе антибиотика и высевали их в почву. Ростки были лишены зеленой окраски.

Березова и Судакова установили, что отмирание точки роста у льна не связано с борным голоданием, а является следствием отравления токсинами, образуемыми бактериями.

Кугушова выяснила, что на корнях люцерны могут развиваться бактерии, которые своими выделениями вызывают опадение бутонов (по Березовой, 1953а).



Рис. 89. Подавление роста надземных частей вики культурами бактерий-ингибиторов:

а — опытное, б — контрольное растение

Таблица 96

Действие культуральной жидкости актиномицетов на прорастание семян растений

	Число проросших семян в % к контролю				
	фасоль	куку- руза	клевер	лю- церна	пше- ница
<i>A. aurantiacus</i> шт. 1149 . .	86	60	66	77	12
" " " 1306 . .	44	60	50	88	12
<i>A. griseus</i> " 2283 . .	142	60	100	100	100
" " " 293 . .	86	120	83	111	100
<i>A. globisporus</i> " 070 . .	114	80	50	100	87
Контроль	100	100	100	100	100

Таблица 97

Влияние фильтратов актиномицетов на проростки растений

Актиномицеты	Длина, см					
	пшеница		кукуруза		фасоль	
	ко- решки	рост- ки	ко- решки	рост- ки	ко- решки	рост- ки
<i>A. aurantiacus</i> шт. 1149	1,5	2,0	12,0	7,0	15,0	13,7
" " " 1306	1,5	7,5	0,7	3,5	1,7	3,8
<i>A. griseus</i> " 2411	12,4	10,5	13,7	15,0	11,0	8,8
Контроль	14,0	15,0	15,0	12,0	18,5	14,0

Ингибиторы, угнетающие рост растений и прорастание семян, в большом количестве обнаруживаются среди актиномицетов. В этой группе микроорганизмов культуры с резко выраженными гербицидными свойствами наиболее часто встречаются среди оранжевых *A. aurantiacus*, серых — *A. griseus* и других видов и групп (табл. 96).

Опыты с проростками показали примерно такую же картину. Одни культуры актиномицетов подавляют рост сильно, другие — слабо или совсем не подавляют (табл. 97).

Токсические вещества актиномицетов и других микроорганизмов оказывают угнетающее действие на отдельные изолированные органы или части растений — листья, черенки и др. Если в раствор погрузить черенки или отрезанные листочки, то через определенный срок начинается их увядание и гибель. По скорости увядания и отмирания этих частей можно судить о силе действия токсических веществ.

В своих опытах мы использовали черенки разных растений — фасоли, гороха, кукурузы, затем ветки лимонного дерева, яблонь, груши, персиков и др.

Если на поверхность листочка (несрезанного) наложить комочек ваты, смоченный токсином, то через несколько часов появляются пятна некротического характера. Чем сильнее яд, тем резче выражены пятна некроза листочка. Этот метод нами был использован при испытании токсических веществ, образуемых микроорганизмами.

Среди ингибиторов большое значение, надо полагать, имеют фаги — бактериофаги и актинофаги. Исследования Раутенштейна (1955), Хавиной (1954) и некоторых других показывают, что эти агенты широко распространены в почвах, где они обнаруживаются в значительных количествах. Имеются основания полагать, что они подавляют и лизируют клетки бактерий или актиномицетов так же активно, как и в условиях чистых культур.

Например, клубеньковые бактерии становятся неактивными, если в почве обильно размножаются их фаги. В условиях эксперимента последние размножаются до значительных размеров. Мы насчитывали их десятки и сотни тысяч в 1 г почвы. По наблюдению Демолона и Дюнез (Demolon et Dunez, 1934), фаги клубеньковых бактерий клевера и люцерны при определенных условиях настолько насыщают почву, что последняя становится малоплодородной для этих растений, в ней не развиваются клубеньковые бактерии, а на корнях не образуются клубеньки или они образуются в малом количестве, причем явно ненормального вида. Авторы считают, что наблюдаемое клеверо-люцерноутомление почвы обусловлено накоплением фагов. По некоторым данным, фаги проникают внутрь растений и, воздействуя на их жизненные процессы, понижают урожай (Vandecaveye et al., 1940).

В литературе имеются сведения относительно образования токсических веществ грибами. Ленж (Leng, 1949) показал отравляющее действие грибов *Penicillium* на проростки злаков. Наиболее активными ингибиторами в опытах были *P. notatum* и *P. oxalicum*. Монначи и Торини (Monnaci e. Torini, 1932), затем Диахум (Diachum, 1934) отмечают образование грибами токсинов, действующих на злаки в условиях роста их в почве.

Таблица 98

Влияние фильтратов культур фузариума на прорастание семян растений

Культура гриба	Длина, см			
	рожь		ячмень	
	корешки	ростки	корешки	ростки
Контроль	21,5	4,25	29,8	3,6
<i>Fus. poae</i> шт. 2	3,8	1,9		
" " " 5	8,3	2,6	16,0	3,6
" " " 9	11,7	2,5	11,8	2,3
" " " 41	2,4	1,6		
" " " 45	15,0	5,4	8,4	1,2
<i>Fus. sporitrichioides</i> шт. 28 . . .	6,1	1,4	18,4	2,1
" " " 30 . . .	11,3	3,2	6,0	1,5
" " " 51 . . .	15,3	6,3	11,2	1,5

Продуценты токсических веществ известны среди разных групп почвенной микрофлоры. Видное место занимают представители из рода *Fusarium*. Образованные ими вещества получены в химически чистом виде с установленным строением, например латеритин — $C_6H_{46}O_7N_2$, авенацетин — $C_{25}H_{44}O_7N_2$, фруктигенин — $C_{26}H_{44}O_7N_2$, самбуцинин — $C_{24}H_{42}O_7N_2$, затем эниатины, ликомаразмин, яваницин и др.

На растения и животных эти вещества действуют весьма различно. Некоторые из них специфичны (Гойман, 1954).

Фузарии широко распространены в природе; по-видимому, они играют большую роль в токсикозах почв. Их угнетающее действие на рост растений отмечается многими авторами (Rehm, 1953; Laundoldt, 1952; Сухорук, 1952). Значение этих грибов в плодородии почв определяется не только способностью синтезировать токсины и выделять их в почву, но и фитопатогенными свойствами.

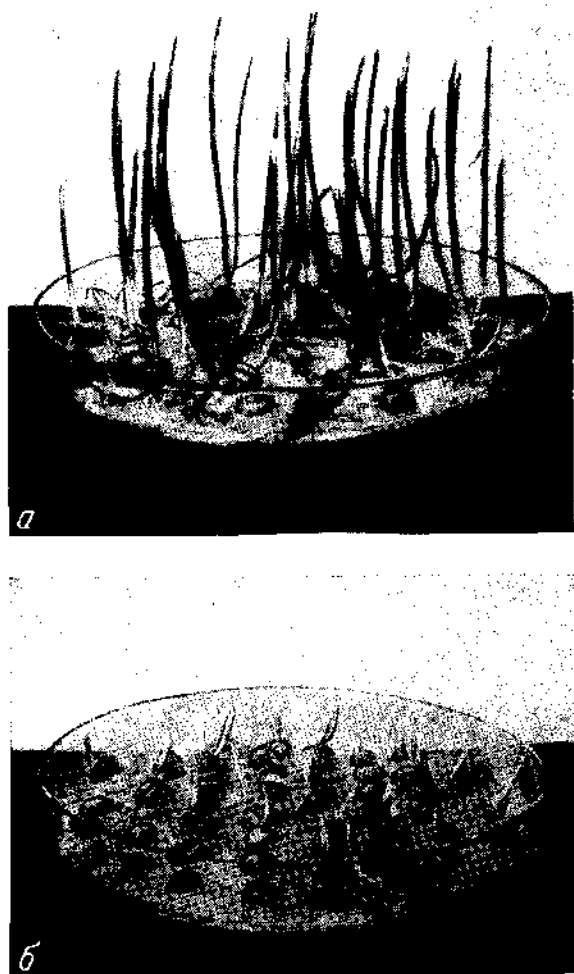


Рис. 90. Действие культуральной жидкости гриба *Penicillium nigricans* на прорастание семян пшеницы:

а) контроль: б) обработанные семена

Билай (1955) в своей монографии описывает много штаммов рода *Fusarium*, которые оказывают вредное действие на прорастание семян и на развитие проростков ржи, овса и ячменя. Продукты их метаболизма, полученные в виде фильтратов, испытывались в разных условиях. Результаты опытов автора сведены в табл. 98.

Как видно из таблицы, фильтраты одних штаммов действуют на проростки ржи, другие в большей степени на рост ячменя. Некоторые штам-

мы подавляют в равной степени как рост ржи и пшеницы, так и рост ячменя или овса.

Клечетов (1926) при изучении явления льноутомления почв установил развитие в них грибов *Fusarium*, *Thielaviopsis basicola*, *Cladosporium herbarum*, затем *Alternaria*, *Macrosporium*, которые, по его данным, образуют токсические вещества и являются причиной гибели льна в посевах.

Грибам из рода *Fusarium* приписывается значительная роль в утомлении почв и снижении урожаев растений в работах Квашиной (1938), Куртесова (1940) и Иоффе (1950).

Кублицкая (1955) исследовала степень распространения грибов из рода *Fusarium* в почвах Средней Азии (Узбекской ССР), занятых виноградниками. Ею установлено обильное развитие этих грибов на некоторых участках. Было выделено 52 культуры и из них многие оказались токсичными для виноградной лозы, вызывая в условиях роста в почве отравление и гибель черенков и чубуков. Некоторые штаммы вызывали хлороз в условиях эксперимента.

Таблица 99

Токсическое действие грибов рода *Penicillium* на семена пшеницы

Грибы	Процент проросших семян	Средняя длина проростков, см
Контроль (питательная среда)	100	4,6
Контроль (вода)	100	4,6
<i>P. cyclopium</i>	0	—
<i>P. paxilli</i>	54	2,6
<i>P. ochro-chloron</i>	74	1,5
<i>P. martensii</i>	74	3,0
<i>P. nigricans</i> шл. II/14	100	1,0
<i>P. nigricans</i> „ II/35	87	0,6
<i>P. nigricans</i> „ VIII/8	90	1,0

Резко выраженными гербицидными свойствами обладают грибы из рода *Pythium*. По наблюдению Ликанса (Likais, 1952), *Pythium debaryanum* образует в почве токсины, угнетающие корневую систему растений.

Мирчинк (1956) изучила большую коллекцию грибов, выделенных из дерново-подзолистых почв Московской области, и установила среди них много токсинообразующих форм. Наиболее токсичными и наиболее распространенными грибами в этих почвах являются представители рода *Penicillium*, затем *Fusarium* и *Trichoderma*. Грибы из рода *Trichoderma* (*T. lignorum*) и некоторые представители рода *Fusarium* активно подавляют прорастание семян пшеницы, вследствие чего число прорастающих семян уменьшается на 68% и более. Длина проростков в присутствии продуктов жизнедеятельности триходермы равна 3,5 см, в присутствии гриба фузариума — 4,0 см, а в контроле — 4,6 см. Среди пенициллов ингибиторы в дерново-подзолистой почве обнаруживаются часто и у большого числа видов. Некоторые из них очень токсичны для пшеницы, что видно из данных табл. 99 и фотографий (рис. 90).

Активными образователями токсинов в почве являются грибы из рода *Trichoderma*, *Trichothecium*, *Botrytis* и др. Из культур *Helminthosporium* (*H. victoriae*) выделен токсин викторин, который подавляет рост корней

и проростков овса в разведении 1 : 1 000 000. Это вещество образуется грибом непосредственно в почве (Weeler Luke, 1954; Tyler, 1948). Токсические вещества, повреждающие растения, найдены у представителей *Verticillium*. Наиболее подробно изучен среди них *V. alboatrum*. Токсическое вещество его установлено Бевли (Bewley, 1922). Оно вызывает процесс увядания у томатов, хлопчатника, табака и других растений. Грин (Green, 1954) выявил у данного гриба два вещества — белковое и полисахарид. Первое выделяется в субстрат, второе поступает в ткани растений. Отравляющее действие гриба отмечает также Сухоруков (1952) и др.

У представителей рода *Trichothecium* выявлены токсические вещества — трихотецины и другие, действующие угнетающе на растения и некоторые микробы. Подобные вещества найдены у *Deuterophoma tracheiphila* — возбудителя «мальсекко» у цитрусовых растений. Обнаруживаются они и у многих других грибов (Hessayon, 1953; Freeman и Morrison, 1949; Гойман, 1954).

Само собой разумеется, что значение микробов-ингибиторов в токсикозе почв будет определяться в основном степенью их развития и активности.

Распространение микробов-ингибиторов и накопление их в почве мало исследовано. Так же как и микробы-активаторы, они подвергались изучению попутно, от случая к случаю. Монначи и Торини (Monnaci и Torini, 1932) установили около 60% ингибиторов от всех выделенных и исследованных грибов почвы.

По нашим данным, в почвах находится большое количество ингибиторов среди грибов, бактерий и актиномицетов. Из 1500 культур лучистых грибов более 200 задерживали в большей или меньшей степени прорастание семян свеклы или пшеницы, 16 штаммов полностью подавляли их прорастание; 21 культура сильно подавляла и 58 — слабо угнетали рост клевера или люцерны. Общее число ингибиторов среди актиномицетов сравнительно невелико, в среднем в пределах 5—15%.

Значительно чаще встречаются ингибиторы среди спороносных бактерий. Из 560 изученных штаммов, принадлежащих в основном к 3—4 видам — *Bac. mesentericus*, *Bac. subtilis*, *Bac. cereus* и *Bac. brevis*, 176 — сильно угнетали прорастание семян клевера, более 200 культур угнетали в той или иной степени прорастание свеклы, 32 культуры — прорастание гороха. Всех ингибиторов среди спороносных бактерий группы *Bac. mesentericus* и *Bac. subtilis* насчитывается, по нашим данным, около 40% от общего числа культур, выделяемых из дерново-подзолистых почв.

Среди неспороносных бактерий ингибиторов обнаруживается много меньше, чем среди спороносных. По нашим подсчетам, число их выражается в десятых долях процента. Отдельные виды среди рода *Bacterium* и *Pseudomonas* обладают, однако, резко выраженными токсическими свойствами в отношении растений и микроорганизмов.

Следует отметить, что некоторые микроорганизмы среди бактерий и грибов реагируют на токсические вещества так же, как и высшие растения, что дает возможность использовать их как тесты при выявлении и изучении фитотоксинов. Микробные тесты имеют ряд преимуществ. Применяя эти тесты, можно быстрее устанавливать и разрешать ряд вопросов, связанных как с токсикозом почвы, так и с отравлением растений. В массовых исследованиях мы пользовались часто двойными тестами — микробами и растениями.

Количественный учет микробов-ингибиторов производился нами в различных почвах, но более подробно в дерново-подзолистых Московской области, Кольского п-ова и других районов СССР. Обследовались почвы целинные и окультуренные, лесные и болотные, почвы лугов и т. д.

Количество ингибиторов в подзолистых подмосковных почвах

Почва	Число клеток в 1 г почвы					
	угнетающих азотобактер			угнетающих проростки свеклы		
	бактерии	актино- мицеты	грибы	бактерии	актино- мицеты	грибы
<i>Долгопрудное</i>						
Целина	15 000	23 000	1 300	8 000	3 000	500
Пахотные поля	45 000	17 000	2 000	15 000	7 000	1 000
<i>Сельскохозяйственная академия им. Тимирязева</i>						
Лес	40 000	80 000	17 000	25 000	10 000	4 000
Целина	10 000	32 000	1 500	10 000	3 000	500
Пахотные поля	120 000	150 000	2 300	50 000	35 000	3 000
<i>Чашниково</i>						
Лес	120 000	82 000	12 000	20 000	12 000	7 000
Целина	40 000	16 000	1 600	10 000	5 000	1 000
Пахотные поля	450 000	160 000	1 400	150 000	60 000	500

Таблица 101

Количество грибов в подзолистых почвах
(в тыс. в 1 г почвы)

Почвы	Всего	Ингибито- ров в %
Контрольные без удобрения	60	32
Удобрённые минеральным азотом	138	38
Известкованные + навоз	36	24
Известь + навоз + РК	18	15

Мы насчитывали от 5000 до 450 000 ингибиторов в одном грамме почвы в зависимости от свойств последней (табл. 100). В почвах, мало окультуренных, абсолютное количество ингибиторов оказывается меньшим, но в процентном отношении может быть и большим, чем в хорошо окультуренных почвах.

Ингибиторов, подавляющих развитие азотобактера в подзолистых почвах, значительно больше, чем микробов, подавляющих рост растений. Мирчинк (1956) при исследовании грибной флоры в почвах опытной станции Чашниково (Московская обл.) обнаружила в них 11—38% ингибиторов, угнетающих рост растений. Распределялись они следующим образом: в лесной почве — 13%, на вырубке — 11%, в окультуренных почвах — от 15 до 38% от всей микрофлоры, выявляемой существующими методами (табл. 101).

Как видно из приведенных данных, больше всего ингибиторов находится в почвах малоокультуренных. Минеральные удобрения не уменьшают, а, напротив, заметно повышают их содержание.

Экспериментально установлено, что микробы-ингибиторы образуют токсические вещества непосредственно в почве, где они развиваются.

Если в стерильную нетоксичную или инактивированную почву внести

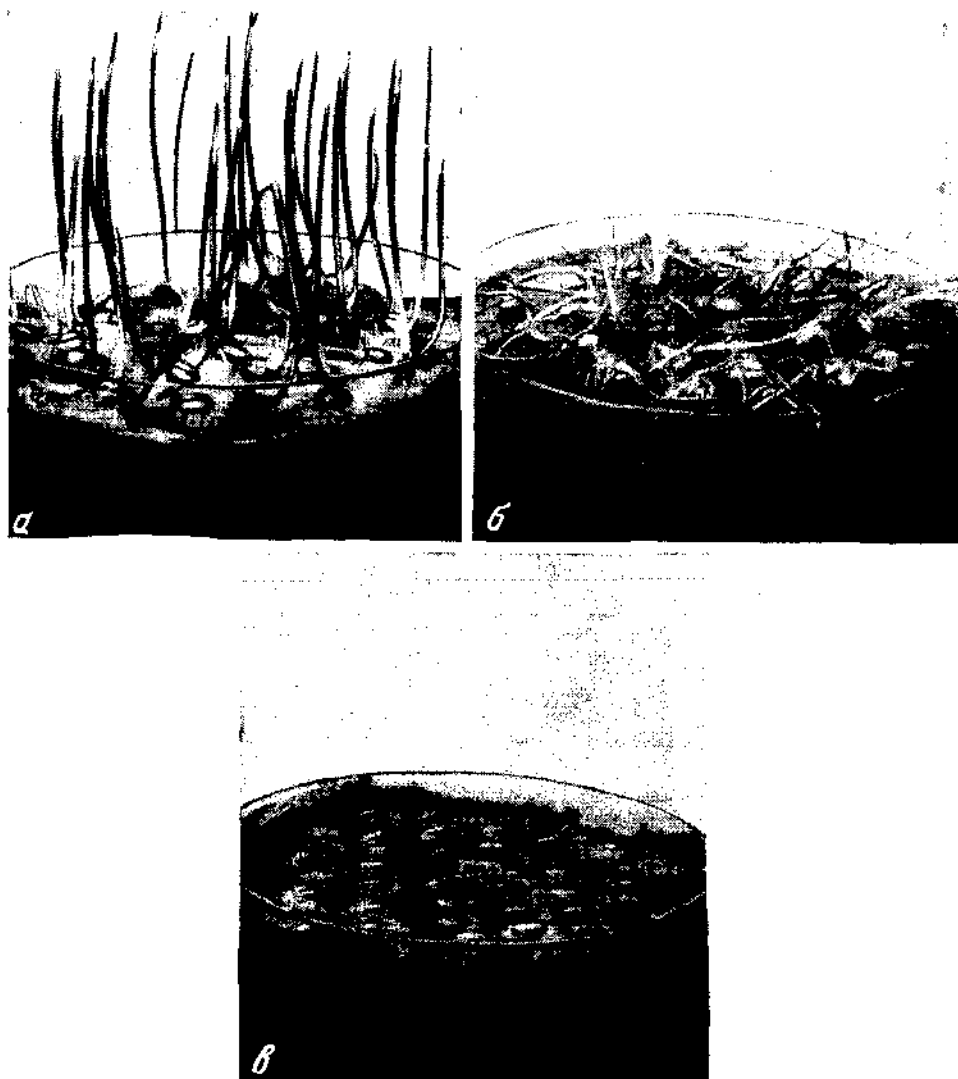


Рис. 91. Отравление почвы культурами грибов при искусственном заражении. Прорастание семян пшеницы:

а) в контрольной (незараженной) почве; б) в почве, где развивались грибы *Penicillium nigricans*; в) в почве, зараженной *Penicillium cyclopium*

эти организмы и инкубировать ее при определенных условиях влажности и температуры, то через некоторое время она становится токсичной для тех или иных растений или для некоторых видов микроорганизмов в зависимости от особенностей ингибитора.

Рыбалкина (1938а) наблюдала появление токсикоза в льноутомленной почве при развитии в ней гриба фузариума (*F. lini*).

Мирчиник (1956) инкубировала почву (подзол) с грибами-ингибитора-

Таблица 102

Рост клевера на почве с восстановленной токсичностью

Вариант опыта	Число всходов	Число рост- ков на 30-е сутки	Число клу- беньков в среднем на 1 растение
Почва инактивированная, не заражен- ная ингибиторами (контроль)	46	46	23
Почва инактивированная и зараженная ингибиторами			
<i>Ps. ryosyanea</i>	32	26	0,05
<i>tumefaciens</i>	39	22	0,0
<i>Fusarium</i> sp.	41	31	0,5
смесью всех бактерий	30	19	0,0

Примечание. В каждый сосуд внесено по 50 семян. Инокуляция производилась активными культурами *Rhizobium trifolii*

ми и отмечала появление в ней токсикоза. В тех почвах, где обильно развивался гриб *Penicillium cyclospium* при искусственном его внесении, семе-

Таблица 103

Накопление токсических веществ в подзолистой почве при развитии в них ингибиторов

Название ингибитора	Длина пшени- цы, см		Азотобактер
	корешков	рост- ков	выживаемость клеток в часах
Контроль			
Почва инактивированная (без за- ражения)	12	8	240
Зараженная; <i>Bacillus</i> шт. 12 .	3	5	6
" <i>Bacillus</i> " 23 .	6	2	12
" <i>Penicillium</i> шт. 8	4	4	16

на пшеницы совсем не прорастали или прорастали в небольшом числе (рис. 91). Другие виды грибов, выделенные из подзолистых почв, тоже отравляли почву, но в меньшей степени. Проростков пшеницы на таких почвах было от 15 до 60% от числа проростков в нормальной контрольной почве.

Инактивированная нагреванием клевероутомленная почва восстанавливает токсичность при развитии в ней соответствующей микрофлоры — ингибиторов. В такой почве с регенерированной токсичностью клевер и клубеньковые бактерии развивались значительно слабее, чем в нормальной почве. Образование клубеньков на корнях клевера либо совсем не происходило, либо оно было подавлено (табл. 102). Клубеньковые бактерии в такой почве становятся авирулентными и теряют способность проникать в корни и образовывать на них клубеньки.

Культуры некоторых грибов из рода *Penicillium*, *Fusarium*, *Trichoderma* и отдельных спороносных бактерий при обильном развитии в инактив-

вированной лесной и полевой почве восстанавливали их первоначальную токсичность в отношении пшеницы и азотобактера (табл. 103).

Токсины, вырабатываемые ингибиторами, при определенных условиях могут накапливаться в заметных количествах и придавать почве токсические свойства. Степень накопления токсических веществ зависит от интенсивности образования их микроорганизмами, скорости разрушения и вымывания, а также и от величины адсорбции.

ТОКСИКОЗ ПОЧВ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ, ЕГО ВЫЗЫВАЮЩИЕ

Явление токсикоза почв давно известно в практике сельского хозяйства и всегда привлекало внимание многих исследователей.

Токсикоз проявляется в угнетении роста и развития высших растений, в снижении их урожайности. Явление токсикоза часто отмечается под монокультурами. В таких случаях говорят об утомлении почв как причине угнетенного роста растений.

Утомление почв подмечалось практиками земледелия и учеными-специалистами. Еще Пленк (1795), Де Кандоль (1813), Даубени (1845), Узраль (1852) и другие указывали на понижение плодородия почв под монокультурами и объясняли это накоплением токсических веществ. Позднее этому явлению уделяли внимание многие исследователи — Коссович (1905), Прянишников (1928), Тимирязев (1941), Воробьева и Шепетильникова (1936), Красильников и Гаркина (1946) и др. (см. Красильников и Мирчинк, 1955; Grütmer, 1955).

Токсикоз почв проявляется не только по отношению к высшим, но и к низшим растениям — бактериям, грибам, актиномицетам, водорослям и пр. В настоящее время накоплен большой материал об утомлении и токсикозе почв и значении данного фактора в плодородии последних. Однако сущность этого явления остается до сих пор не вскрытой. Имеются различные точки зрения относительно причин, его обуславливающих. Все они сводятся к двум основным.

Согласно одной из них токсикоз почв обусловлен накоплением особых токсических веществ вследствие возделывания растений с нарушением правил агротехники (Ищереков, 1910; Whitney a. Cameron, 1914; Greig-Smith, 1913, 1918 и др.). Согласно другой — наличие токсинов в почве отрицается, а «почвоутомление» объясняется недостатком питательных веществ, вследствие одностороннего выноса их из почв при монокультурах (Рэссель, 1933; Прянишников, 1928; Коссович, 1905; Hutchinson a. Thaysen, 1918).

Вайтней и Камерон (Whitney a. Cameron, 1914) при изучении «утомленных» почв нашли, что растения на таких почвах страдают не от недостатка пищи, а от скопления больших количеств токсинов. Ищереков отмечал возможность удаления токсических веществ из почвы промыванием ее водой. После промывки растения растут лучше и дают нормальный урожай. Обстоятельные работы Грейг-Смита показывают, что в австралийских почвах токсические вещества накапливаются в заметных количествах. Концентрация их зависит от типа почвы, времени года и других внешних причин. Токсины, по его наблюдению, термолабильны, разрушаются при кипячении, а также при высушивании.

Гутчинсон и Тайсен (Hutchinson a. Thaysen, 1918), исследуя европейские почвы, установили, что накапливающиеся в них токсические вещества в отличие от образующихся в австралийских почвах термостабильны.

Многочисленные исследования показывают, что токсикоз почв по отношению к микроорганизмам наблюдается значительно чаще и выражен резче, чем по отношению к высшим растениям.

Издавна было известно, что многие микроорганизмы как патогенные, так и сапрофиты при попадании в почву не развиваются и рано или поздно погибают. Бактерицидность почв отмечали Гарре (1887), Фрейденрейх (Freudenreich, 1889) и другие. Они показали, что в почве погибают патогенные бактерии группы кишечной палочки — гноеродные кокки, дифтерийная палочка. В почве погибают такие микробы, как возбудитель туберкулеза, сибирской язвы и многие другие (см. Мишустин и Перцовская, 1954).

Почва обладает способностью освобождаться от попадающих в нее патогенных микробов. Скорость освобождения от этих микробов в разных почвах различна (табл. 104).

В почвах не могут длительно сохраняться многие фитопатогенные грибы и бактерии. Выживаемость некоторых бактерий этой группы при внесении их в почву такова: *Bact. armeniaca* — 6—8, *Bact. citri* — 6—40, *Bact. aroidae* — 3—15 и *Bact. tabacum* — 7—14 суток.

Сравнительно быстро погибают в почве *Bact. malvacearum*, *Bact. citriputeale*, *Bact. amylovorum* и др. (см. Горленко, 1950). Гибель гриба

Таблица 104

Выживаемость патогенных бактерий в разных почвах

Бактерии	Выживаемость в днях		Бактерии	Выживаемость в днях	
	минимум	максимум		минимум	максимум
<i>Bact. typhi</i>	15—20	360	<i>Bact. necrosis</i>	10	75
„ <i>dysenteriae</i>	6—10	270	„ <i>melitensis</i>	3—10	90
<i>Vibrio cholerae</i>	6—12	120	„ <i>pestis</i>	3	30
<i>Mycob. tuberculosis</i>	60	210	„ <i>tularensis</i>	—	75

Pythium ultimum в лесном перегное наблюдал Пейтса (Peitsa, 1952). По его определению гумус из-под разных древесных пород обладал разной токсичностью; наиболее резко она была выражена в экстрактах перегноя, взятого из-под сосны, затем из-под бука и слабее всего из-под березы. Антимикробные свойства почвы не менее резко проявляются и в отношении сапрофитных бактерий, грибов, актиномицетов и других представителей микроорганизмов. В почвах часто погибают и представители почвенной микрофлоры, если они попадают туда из других почв.

Клубеньковые бактерии, внесенные в клевероутомленную почву, не развиваются и сравнительно быстро погибают. Так, из внесенных 65 000 бактерий в 1 г почвы:

через 2 суток осталось 15 000 бактерий
„ 3 „ „ 1 000 „
„ 5 „ „ 10 „

Через 10 суток бактерии исчезали вовсе или обнаруживались единичные их клетки.

Казарев (1907) заметил, что гриб *Pyronema confluens* хорошо растет в простерилизованной почве и не растет в нестерильной. Вытяжки из нестерильной почвы, прибавленные в стерилизованную, делают последнюю непригодной для гриба. Подобное же явление наблюдалось и Новогрудским (1936а). Токсическое вещество, вызывающее гибель гриба, термолабильно, разрушается нагреванием при 120°.

Имеются многочисленные данные относительно приживаемости в почвах азотобактера, клубеньковых бактерий и некоторых спороносных бактерий.

Наиболее сильно выражен и наиболее широко распространен токсикоз в почвах подзолистой зоны. По нашим наблюдениям, в этих почвах азотобактер либо совсем не развивается, либо погибает довольно быстро.

На протяжении многих лет изучения почвенной микрофлоры нами была обследована не одна тысяча образцов подзолистых почв, взятых в разных местах Советского Союза.

В табл. 105 даны выборочные показатели распространения токсикоза почв по отдельным областям.

Как видно из приведенных данных, подзолистые лесные и целинные полевые почвы не пригодны для азотобактера. Все обследованные 717 полевых и 237 лесных почв оказались токсичными. Очень редко встречаются образцы в слабо окультуренных полевых почвах (116 из 2100 обследованных), где развивается азотобактер. Менее токсичны или вовсе не токсичны огородные, хорошо окультуренные, унавоженные почвы. Из 1863 образцов 1244 были заселены азотобактером с большей или меньшей густотой, 23 образца оказались токсичными для него.

Из всего комплекса обследованных нами подзолистых почв наиболее подробно изучены подмосковные почвы, на полях опытной станции в Чашниково и Академии сельскохозяйственных наук им. Тимирязева. Эти почвы представляют собой суглинки с большой выщелоченностью. Были обследованы почвы из-под леса с разными породами (ельником, березняком, осинником, дубравой и другими), почвы вырубок, покрытые травянистой растительностью; почвы, слабо окультуренные, распаханые один-два года назад, почвы, давно культивируемые (15—20 лет и более), и почвы возобновленного леса.

Во всех случаях исследования проводились в течение круглого года, пробы для анализа брались через каждые 6—10 дней в летние месяцы и ежемесячно в зимний период. Анализировались почвы в свежем состоянии.

Токсичность почв определялась по выживаемости азотобактера и по прорастанию семян растений (пшеницы, свеклы и др.). Одновременно с этим производился общий учет микрофлоры, в том числе и микробов-ингибиторов, образующих токсические вещества.

Исследования показали, что токсические вещества находятся во многих почвах. В лесных почвах, как правило, этих веществ больше, чем в освобожденных от леса, меньше их в распаханых и еще меньше в хорошо окультуренных.

Токсичность лесных почв определяется типом древесных пород. Наибольшее количество токсических веществ обнаруживается под ельником, меньшее — под сосной и осинником. Слабо токсичны или совсем не токсичны почвы под березняком и дубравой.

В табл. 106 приведены показатели токсического действия почвы на прорастание семян свеклы и пшеницы и на азотобактер.

После вырубки леса и вспашки почвы становятся менее токсичными: азотобактер не погибает в течение более длительного времени — нескольких дней и даже недель. С возобновлением леса восстанавливается и токсичность (Красильников, Мирчик и др., 1955).

Образование токсических веществ в черноземных почвах с искусственно насажденным лесом в зоне южных степей наблюдал Рунов (1953). Делянки, покрытые лесом в зоне каштановых почв в Заволжье, утрачивают азотобактера. Аналогичную картину мы наблюдали и при облесении почв в Средней Азии, Киргизии, Вахшской долине Таджикской ССР, Молдавии и других местах. Почвы, богатые азотобактером, лишаются его, как только они зарастают определенными породами деревьев.

Токсикоз дерново-подзолистых почв

Почвы и район	Всего обследовано образцов почв	Образцов, токсичных для азотобактера	Почвы и район	Всего обследовано образцов почв	Образцов, токсичных для азотобактера
<i>Кольский п-ов</i>			<i>Карело-Финская АССР</i>		
лесные	43	0	лесные	21	0
гумус-железистые	105	5	полев. целинные	30	0
болотистые	22	0	полев. окультуренные	50	10
окульт. огородные	215	87	огородные	20	18
<i>Ленинградская обл.</i>			<i>Калининская обл.</i>		
полевые { кислые	28	0	полев. { целинные	47	0
{ нейтральн.	25	5	{ окультуренные	53	12
огородные	17	15	огородные	23	16
<i>Архангельская обл.</i>			<i>Горьковская обл.</i>		
целина	35	0	целина	20	0
окультуренные	40	8	окультуренные	20	8
лесные	27	0	огородные	20	12
огородные	23	16	<i>Московская обл. Волоколам-ский р-н</i>		
<i>Калужская обл.</i>			лесная	13	0
лесные	17	0	целина	33	0
целина	25	0	окультуренные	40	5
окультуренные	32	10	огородные	50	42
огородные	35	28	<i>Дмитровский р-н</i>		
<i>Рязанская обл.</i>			лесная	33	0
лесные	13	0	целина	53	0
целина	18	0	окультуренные	67	12
окультуренные	21	8	огородные	67	53
огородные	18	15	<i>Совхоз „Кр. Маяк“</i>		
<i>Ярославская обл.</i>			целина	150	0
целина	30	0	окультуренные	200	12
окультуренные	30	6	огородные	70	52
огородные	30	27	<i>Чашниково</i>		
			целина	250	0
			окультуренные	350	18
			огородные	50	48
			лесная	70	0

Образование токсических веществ в почвах наблюдается под некоторыми травянистыми растениями, особенно часто в монокультурах.

При изучении клевероутомленных почв опытных полей сельскохозяйственной академии им. Тимирязева нами была обнаружена явная токсичность их как для азотобактера и клубеньковых бактерий, так и по отношению к растениям (Красильников и Гаркина, 1946).

Как и многие свойства почвы, токсичность заметно меняется по временам года. Наиболее сильно она выражена в летне-осенние месяцы (июль — сентябрь); поздней осенью и зимой она снижается, а к весне

Токсическое действие лесных подзолистых почв
Московской обл.

Почвы	Прорастание семян, %		Время гибели клеток азото- бактера (через сколько часов)
	свек- лы	пше- нны	
Из-под ельника	1	5	2—4
„ сосны	5	25	20
„ березы	50	80	72
„ дуба	80	90	72
Парующая окультуренная поч- ва	72	90	30 суток

доходит до минимума. Азотобактер более быстро погибает в летних почвах, чем в зимних, а в весенних пробах даже развивается (табл. 107).

Точно так же и семена свеклы с большей энергией и в большем количестве прорастают в почвах весенних (апрель — май), чем в летне-осенних (август — октябрь).

Таблица 107

Токсичность почв по временам года

Почвы	Длительность выживаемости азотобактера в разные месяцы, часы								
	июль	август	сен- тябрь	ок- тябрь	де- кабрь	январь	фев- раль	апрель	июнь
Лесные	2	6	2	2	24	24	72	216	96
Слабо окультуренные . .	24	24	24	72	72	120	—	216	96
Хорошо окультуренные:									
из-под тимфеетки . .	24	24	2	6	24	40	24	24	—
„ клевера	72	96	96	96	120	216	—	216	—

По наблюдению Рыбалкиной, токсичность почв в отношении *Vas. tu-*
coides утрачивается после холодной дождливой погоды.

По наблюдению Райнера и Нельсона-Джонса (1949), наибольшая токсичность в лесных почвах Уерхема (Англия) проявляется в осенне-зимние месяцы, а с марта начинает падать.

Можно было предполагать, что повышение и понижение токсичности почв обусловлено количественными колебаниями содержания токсинов. Токсические вещества либо вымываются дождевыми водами осенью и талыми водами весной, как это полагают Райнер и Нельсон-Джонс, либо они инактивируются зимой от низкой температуры. Для проверки этих предположений мы провели специальные опыты.

В одной серии опытов почва (лесная) тщательно промывалась водой и испытывалась на токсикоз. В промытой почве азотобактер погибал с такой же скоростью, как и в непромытой почве. Как видно, токсические вещества в исследованных нами почвах не вымываются водой или вымывается только часть их, как можно предположить, не адсорбированная почвенными частицами. Большая часть токсических веществ, по-видимому, находится в адсорбированном состоянии. Следовательно, весеннее

снижение токсичности почв обусловлено не вымыванием дождями и талым снегом, а надо думать, действием зимних морозов.

В другой серии опытов мы подвергали лесную почву замораживанию при минус 15—20° в течение двух месяцев, после оттаивания вносили в нее культуру азотобактера и инкубировали ее при 25°. Оказывалось, что в контрольной почве, хранившейся при комнатной температуре, азотобактер погиб через 1,5 часа; в почве, подвергавшейся замораживанию, он не погибал в течение 96 часов.

Исследованные нами почвы не инактивировались нагреванием при 100° в течение 30 мин. Инактивация не наступала и при автоклавировании при 120° в течение 30 мин. В «утомленных» почвах, как было показано нами ранее, токсические вещества разрушаются и исчезают при температуре 100° в течение 30 мин. По-видимому, природа угнетающих веществ в этих почвах иная.

На проявление токсических свойств подзолистых почв оказывает большое влияние их окультуривание. В известкованных почвах азотобактер лучше приживается, чем в неизвесткованных (см. Сушкина, 1949).

Многие исследователи (Christensen, 1915; Gainey, 1918, 1949 и др.) приписывают отсутствие азотобактера в подзолистых почвах их кислотности. Они считают, что азотобактер не может развиваться в кислых почвах, pH которых равен 5,5 и ниже. Если же в отдельных случаях и находят этого микроба, то рассматривают его как особый кислотолюбивый вид (*Az. indicum*). По мнению этих авторов, стоит только нейтрализовать кислые почвы, как обычный азотобактер (*Az. chroococcum*) станет в них развиваться и накапливаться.

Имеется и другое мнение, согласно которому развитие азотобактера обусловлено не кислотностью, а соотношением анионов CO_3 с PO_4 (Niclas, Poshenrider и. Носк, 1926), состоянием окисных и закисных солей металлов (алюминия, железа и др.).

Имеются указания на то, что азотобактер не развивается во многих кислых почвах после известкования, когда pH становится близок к нейтральному (6,5—7,0).

Левинская и Малышева (1936) отмечают, что внесение в кислую почву (подзол Мурманской обл.) CaCO_3 не улучшает развития азотобактера.

Бреннер (Brenner, 1924) известковал кислые почвы Финляндии и вносил азотобактер. Это мероприятие не снижало токсичности почвы. Вносимый микроб погибал так же быстро, как и в почвах неизвесткованных. По мнению автора, токсикоз подзолистых почв обусловлен особыми токсическими веществами, образуемыми при разложении растительных остатков (мхов и др.), а также ядовитыми соединениями железа.

Кацнельсон (Katznelson, 1940) при изучении выживаемости азотобактера в кислых почвах Америки испытывал различные удобрения, органические и минеральные с нейтрализацией почв и без таковой. Автор пришел к выводу, что строгой корреляции между кислотностью почв и выживаемостью азотобактера нет. При pH = 5,9 число его может быть большим, чем при pH = 6,6. При одном и том же значении pH почвы в одних случаях азотобактер развивается, в других — нет.

В наших опытах с нейтрализацией почв CaCO_3 , MgO , NaOH значительно улучшились условия жизни азотобактера в подзолистой лесной почве, но токсичность ее полностью не снималась; в полевых условиях известкование тоже не снимало токсикоза почв. Так же, как и в опытах Бреннера, мы не находили азотобактера в подзолистых, малоокультуренных и хорошо известкованных почвах. Не находили его ни в годы внесения извести, ни спустя один-три года. Азотобактер не обнаруживался в этих почвах и после одноразового внесения навоза. Внесенный же азото-

бактер вымирал медленней, чем в контроле, сохраняясь 6—10 дней и более, но размножения его не наблюдалось. При внесении нитратов калия или фосфатов гибель внесенного азотобактера даже ускорялась.

Следовательно, угнетающим фактором является не только кислотность почвы, но и многие другие агенты — физические, химические и механические. Тормозить развитие азотобактера могут, например, закисные соли алюминия, железа и другие соединения, которые, впрочем, находятся в прямой зависимости от pH среды.

Основными же факторами, обуславливающими токсикоз почв, по нашему мнению, во многих (если не во всех) случаях являются продукты выделения растений и метаболиты микроорганизмов.

Образование токсических веществ растениями

Шрейнер и Рид (Schreiner a. Reed, 1907) установили, что корни некоторых растений выделяют токсические вещества. Выращивая пшеницу повторно в одном и том же сосуде с песком или почвой, они обнаружили с каждым новым посевом падение урожая, различное в разных почвах (табл. 108).

Таблица 108
Урожай пшеницы при повторных посевах в одной
и той же почве
(по Schreiner a. Reed) (в % к 1-му посеву)

Почва и район	Порядковый номер посева			
	1-й	2-й	3-й	4-й
Глинистая. Цециль . . .	100	68	57	44
Суглинки. Леонардоун .	100	30	37	23
Глинистая. Такома . . .	100	53	53	46
Супесчаная. Портсмут .	100	64	30	—

Внесение удобрения дает некоторое увеличение урожая, но только в первом посеве. Наибольший эффект авторы получали при внесении в почву извести и навоза. Урожай в первом посеве был таков (в % к контролю):

Контроль (без удобрения)	100
Минеральное удобрение	130
То же и известь	205
Навоз	200
Навоз + известь	238

При повторных посевах в почву с теми же дозами удобрений урожай понижается. Раствор из-под пшеницы оказался непригодным для того же растения: семена в нем слабо прорастали, ростки были явно угнетены. Особенно сильно подавлялось развитие корней в этом растворе у проростков льна. Если к раствору прибавлялись питательные вещества, то улучшался рост только надземных частей, корни же оставались неразвитыми.

Токсические вещества, полученные из субстрата (из раствора или из почвы и из песка), в котором развивалась пшеница, термолabileны, иначе

гибируются при кипячении, адсорбируются углем и мелом. Если токсический раствор пропустить через уголь или мел или подвергнуть нагреванию, то растения в нем развиваются нормально. Прибавка пирогаллола к почвенному экстракту устраняет его токсические свойства. Такое же действие оказывает и нафтиламин. По химическому составу эти вещества различны и относятся к пикколиновой кислоте, салицилальдегиду, ванилину и дигидроксистеариновой кислоте.

Опыты Шрейнера и Рида были повторены с такими же результатами Перитуриним (1911, 1912). По его данным, корневые выделения пшеницы подавляют развитие не только проростков пшеницы, но и овса. Шмук (1911) выращивал в песке злаки по пшенице, причем в одних случаях он срезал под корень пшеницу, а в других — последняя развивалась целиком. После уборки урожая высевались снова пшеница или овес. В отдельных сосудах в песок вносились корни пшеницы. Эти опыты показали, что присутствие корней пшеницы понижает урожай овса до 76,8%, а пшеницы до 45,2%.

Мольяр (Molliard, 1915) испытывал влияние корневых выделений гороха и кукурузы, выросших в стерильных условиях, на проростки тех же растений. Полученные им данные совпадают с данными Шрейнера и Рида.

Гедрик (Hedrick, 1905) отмечает угнетающее действие корневых выделений овса на рост молодых персиковых деревьев. Действие корневых выделений картофеля и томатов проявлялось в меньшей степени. Еще более слабым было действие корней горчицы и рапса. Корневые выделения бобов и клевера не угнетали роста указанных древесных пород. Аналогичные явления отмечались в садоводстве опытной станции в Вобурне (США), где оказалось, что корневые выделения травы подавляли развитие наиболее активной части корней — молодых периферических окончаний яблонь и груш.

Джонс и Морзе описали угнетающее воздействие орехового дерева (орех серый — *Juglans cinerea* L.) на рост кустарника — лапчатки ползучей. Последняя не растет около этого дерева на расстоянии примерно двух диаметров кроны. Йенсен экспериментально установил, что корневые выделения клена, кизила, вишни, тюльпана и сосны подавляют рост пшеницы, причем наибольшее угнетение отмечалось в летние месяцы, в период вегетации растений, когда корневые выделения обильнее, чем осенью (по Шрейнеру и Риду, 1907).

Пиккеринг (Pickering, 1903—1913) отмечает вредное действие трав на рост плодовых деревьев. Он выращивал травы в корзинах с почвой, подвешенных под кроной яблонь. Просачивающаяся при поливах вода орошала почву яблонь. Корни последних отравлялись и растения погибали.

Флетчер (Fletcher, 1912) установил большую чувствительность кунжута (*Sesamum indicum* L.) к корневым выделениям сорго (*Andropogon sorghum* Brot.). По его наблюдению, это растение не может созревать вблизи сорго. Сеуэлл (Sewell, 1923) нашел, что корни сорго ядовиты и для пшеницы. Шулл (Shull, 1932) не подтвердил результатов наблюдений Флетчера и Сеуэля. По его данным, сорго не оказывает токсического действия на растения.

Машковцев (1934) наблюдал изреживание посевов риса после 2—3-летней монокультуры. Автор считает причиной изреживания наличие токсических веществ в почве.

Альгрен и Аамодт (Ahlgren a. Aamodt, 1939) изучали взаимодействие различных растений, выращивая их изолированно и совместно в вегетационных сосудах. При совместном выращивании тимофеевки с полевицей, мятлика с полевицей или тимофеевкой получают более низ-

кие урожан, чем при изолированном выращивании. Сухой вес растений в изолированных культурах оказался следующим:

		г
	полевица	0,369
	мятлик луговой	0,343
	мятлик сплюснутый	0,450
	тимopheвка	0,577
Смесь	{ полевица	0,244
	{ тимopheвка	0,360
Смесь	{ мятлик луговой	0,195
	{ полевица	0,311
Смесь	{ мятлик сплюснутый	0,260
	{ мятлик луговой	0,264

Вакс (Waks, 1939) установил наличие токсических веществ в корневых выделениях у робинии — *Robinia pseudoacacia* L.

Многие исследователи связывают образование токсических веществ в почве с вегетацией растений (Jakes, 1937; Rippel, 1936; Winter и. Bublitz, 1953; Dimond и. Waggoner, 1953; Nutman, 1952; Grümmer, 1955 и др.).

Установлено, что у многих растений имеются особые вещества холины или бластохолины (blastanein — прорастание и cholycin — предотвращать), задерживающие прорастание своих собственных семян, а также семян других видов растений. Природа этих веществ различна у разных растений. Они могут выделяться корнями проростков и подавлять рост соседних растений. Выделения корней проростков семян березы подавляют рост райграса и горчицы; корневые выделения проростков пшеницы и райграса угнетают прорастание семян некоторых сорняков пупавки (*Anthemis arvensis* L.) и ромашки (*Matricaria inodora* L.); проростки фасоли подавляют прорастание семян льна, пшеницы, а проростки фиалки задерживают прорастание семян пшеницы (цит. по Audus, 1953).

Бенедикт (Benedict, 1941) наблюдал гибель костра безостого (*Bromus inermis* Leyss.) при многолетних повторных посевах его на одном и том же поле. Почва таких полей оказывалась токсичной как для самого костра безостого, так и для некоторых других растений. Внесение удобрений не устраняло токсикоза, а лишь несколько его уменьшало.

Бодэ (Bode, 1940) описал отравляющее действие корневых выделений полыни — *Artemisia absinthium* L. на рост укропа, шалфея, тмина и других растений, посеянных поблизости от него. Высота стебля аниса на расстоянии 70 см от полыни равнялась 5,7 см, на расстоянии 100—17 см, а на расстоянии 130 см—39 см. Было выделено токсическое вещество, оказавшееся гликозидом. Этот гликозид, названный абсинтином, образуется в листьях полыни, легко экстрагируется водой, вымывается дождями и поступает в почву под крону растения. В почве он сохраняется длительное время.

Имеются указания на то, что накопление токсинов в почвах происходит и под плодовыми деревьями.

Прэбстинг и Джильмор (Proebsting и. Gilmore, 1940) показали, что почва из-под старых персиковых деревьев токсична для молодых персиковых саженцев. Мартин (Martin, 1950, 1951) то же самое установил и для почв, находившихся долгое время под лимонными деревьями. Растения, посаженные на участке, никогда не бывшем под цитрусовыми садами, обгоняли в росте на 9% и более растения, высаженные на почвы из-под старых садов. Томаты и другие овощные растения росли на почвах старых лимонных садов вполне удовлетворительно, не проявляя никаких признаков угнетения.

Токсичность таких «утомленных» почв, по данным Мартина, не устранялась 6-недельным промыванием водой. Только после обработки 2% серной кислотой или 2% КОН с последующим насыщением кальцием автору удавалось снять токсичность и восстановить плодородие почвы.

Угнетающее действие корневых выделений травянистых растений горчицы, табака, томатов и других отмечается многими авторами. Действие их проявляется как на росте трав, так и на росте древесных пород. Степень их угнетающего действия различна и находится в пределах от 6 до 97%, в зависимости от вида растения и внешних условий (Livingston, 1923; Breazeal, 1924; Conrad, 1927 и др., см. Grümmer, 1955).

Гюйо (Guyot, 1951) решающую роль в токсикозе почв отдает корневым выделениям. Исследовав большое количество видов растений Гюйо установил у многих из них способность образовывать и выделять в почву токсины. Эти растения по интенсивности отравляющего действия распределяются на группы. Если взять *Brachypodium pinnatum* Р. В. в качестве контрольного, не образующего токсина растения, с показателем = 100, то остальные растения будут иметь следующие показатели:

<i>Helianthemum vulgare</i> Gärtn.	85, слабо токсично
<i>Barkhausia foetida</i> Mönch.	81 » »
<i>Thymus serpyllum</i> L.	75, умеренно »
<i>Hieracium pilosella</i> L.	70 » »
<i>Origanum vulgare</i> L.	70 » »
<i>Asperula cynanchica</i> L.	69 » »
<i>Teucrium chamaedrys</i> L.	68 » »
<i>Picris hieracioides</i> L.	65 » »
<i>Papaver rhoeas</i> L.	61 » »
<i>Achillea millefolium</i> L.	59 » »
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	39, сильно »
<i>Solidago virga aurea</i> L.	30 » »
<i>Hieracium vulgatum</i> Fr.	29 » »

При повторных посевах одних и тех же растений семена их прорастают все хуже и хуже, а взрослые растения дают все меньший урожай. По наблюдению Гюйо и Массено (Guyot et Massenot, 1950), зверобой (*Hypericum perforatum* L.) при одних и тех же условиях посева имел в первом году густоту стояния в 4200 растений, в следующем году — 1100, а на третий год посева — 500 растений на одной и той же делянке. Аналогичные данные приводят Куртис и Котхэм (Curtis a. Cottham, 1950) в опытах с разными видами подсолнечника. Хуртис (Hurtis, 1953) испытывал влияние корневых выделений кукурузы, гороха, пшеницы, овса, ржи и люцерны на прорастание семян горчицы. Выделения корней ячменя вызывали сильную задержку в прорастании семян. Корневые выделения других растений не оказывали подобного действия. По Шиллингу (Schilling, 1951) цветная капуста растет лучше, если поблизости от нее находится сельдерей. Питтре (Piettre, 1950) отмечает сильное отравление почв под многолетними плантациями кофейных растений. Им выделено из таких почв вещество, принадлежащее к жирным кислотам. Наиболее распространенная из них лигноцериновая ($C_{24}H_{48}O_2$) — сильно угнетает развитие проростков растений.

Шведский ученый Освальд (Oswald, 1947) исследовал токсичность почв под некоторыми травянистыми растениями. По его данным, семена рапса — *Brassica napus* L. и *Br. rapa* L. прорастали очень слабо или совсем не прорастали в почве из-под пырея — *Agropyrum repens* Р. В. или овсяницы — *Festuca rubra* L. Автору удалось выделить из корней пырея вещество, задерживающее прорастание семян рапса. Токсичность почв, на

которых произрастали пырей или овсяница, устранялась нагреванием при 80—90° (Oswald, 1949, 1950).

По данным Шуфана (Schuphan, 1948), салат подавляет рост редиса, а редис действует токсически на развитие семян салата. Салат выделяет, по мнению автора, сапонины, а редис — горчичное масло. Токсическое вещество было экстрагировано эфиром из листьев в кристаллическом виде (0,5 мг из 1 г листьев). Оно представляет собой 3-ацетил-6-метоксибензальдегид (Bonner, 1950).

Любич (1955) испытывал взаимодействие разных древесных пород. При попарном высеве представителей различных видов в одну лунку было установлено угнетающее действие одних видов на рост других (табл. 109).

Таблица 109

Взаимодействие древесных пород

Растения	Дуб черешчатый	Ясень зеленый	Клен ясеневидный	Катальпа обыкновенная	Софора японская	Вяз мелколистный
Дуб черешчатый	+	+	+			—
Ясень зеленый	+	+	—	+	—	—
Клен ясеневидный	+	—	+	—		
Катальпа обыкновенная		+	—	+		
Софора японская		+	—		+	
Вяз мелколистный	—	—				+

Примечание. Знаком плюс обозначается хороший рост (нет угнетения); знаком минус — угнетение роста.

Как видно из таблицы, каждое из подопытных растений подавляло развитие проростков представителя какого-либо другого вида.

По наблюдению Гюйо, корневые выделения ястребинки (*Hieracium pilosella* L.) даже в слабой концентрации ядовиты для многих растений. Вигоров установил, что пырей подавляет корневыми выделениями рост сеянцев сосны и караганы (цит. по Grümmer, 1955).

Родыгин (1955) отмечает от 40 до 80% поражения липы раком, когда она растет поблизости от осины. В окружении других пород (сосны, ели, пихты) процент ее поражения раком не превышает 2—3.

По данным Бордуковой (1947), далеко не безразлично, с какой культурой по соседству растет картофель. Выращивание поблизости от него культур подсолнечника, томатов или яблони, вишни, малины, тыквы, огурцов понижает сопротивление картофеля заболеванию фитофторой. Картофель, выращенный в окружении березняка, загнивает быстрее, чем картофель, полученный с участка, граничащего с сосной.

Цветы нарцисс и ландыш несовместимы в букете, они быстро увядают; точно так же резеда ускоряет увядание цветов в вазе.

Многолетние исследования Боннера с сотрудниками (Bonner et al., 1938—1948) показали, что гвайюла выделяет корнями токсическое вещество — циннамовую кислоту (*trans-cinnamic acid*). Десять миллиграммов этой кислоты в 1,5 кг почвы полностью подавляют прорастание семян гвайюлы. Длительность сохранения ее в почве тем больше, чем выше концентрация. Один миллиграмм циннаминовой кислоты сохраняется в нестерильной почве 14 дней, а в стерильной — значительно более долгий срок.

В пустынях растет кустарник — *Encelia parinosa* Adans. (из сложноцветных). Он замечателен тем, что вокруг него на некотором расстоянии не растет трава. Исследования показали, что почва под кроной данного ку-

старника отравлена токсическими веществами, образуемыми его листьями. Вытяжка из последних или еще лучше сами листья, внесенные в почву, приостанавливали рост других растений — помидоров, перца, ржи. Токсины эти не действуют на рост энцелии, ячменя, овса и подсолнечника.

Известно, что большое число растений образуют различные соединения, обладающие токсическими свойствами как по отношению к бактериям, так и к растениям. Чрезвычайно широко распространены в растениях такие вещества, как глюкозиды, сапонины и кумарин. В стогах сена найдены ингибиторы из сапонинов, подавляющие прорастание семян и развитие водорослей (Moewus и. Bonnerjee 1951; Lindahl, Cook et al., 1954). Эти вещества попадают в почву вместе с растительными остатками. При разложении последних они освобождаются и могут находиться некоторое время в активном состоянии, оказывая соответствующее влияние на микрофлору и высшие растения. Отмершие корни костра по исследованиям Бенедикта (Benedict, 1941) освобождают при разложении токсические вещества, которые подавляют прорастание семян костра. Упомянутые выше полынь, энцелия освобождают свои токсины при разложении надземных частей.

Голомедова (1954) исследовала влияние водных вытяжек многих трав и кустарниковых на рост растений. Жимолость татарская, клен, ясень, крушина, аморфа задерживают рост типчака, а некоторые из них подавляют и рост житняка. Вытяжки из корневищ пырея и зеленых частей полыни австрийской отрицательно действуют на проростки дубков.

Фельдмайер и Гуттенберг (Feldmeier и. Guttенberg, 1953) получали спиртовые и эфирные экстракты из семян и проростков фасоли, которые подавляли рост колеоптилей овса.

Бублич (Bublitz, 1954) испытывал влияние экстрактов веток сосны, разлагающихся в почве, на прорастание семян кресс-салата (*Lepidium sativum* L.) и развитие некоторых бактерий в компосте. Экстракты заметно угнетали прорастание семян и рост бактерий, причем в кислом субстрате (рН = 5,6) сильнее, чем в нейтральном.

Линдаль, Кук и др. (Lindahl, Cook et al., 1954) получили токсическое вещество типа сапонинов из сена люцерны. По Мишустину (1956) эти вещества выделяются корнями люцерны при вегетации.

Токсические вещества почвы в виде продуктов распада растительных остатков обнаруживали Коллисон и Кон (Collison а. Conn, 1927) и Мак Калла (Mc Calla, 1948, 1949). Они установили среди этих веществ наличие ванилина, кумарина, дегидростеариновой кислоты, салициловой кислоты и других соединений. Малые дозы этих соединений заметно угнетали рост растений.

Токсические вещества находятся у растений многих видов семейства зонтичных — болиголова, вежа ядовитого, омежника, поручейника, купыря и др. В их тканях обнаруживаются фталиды, различные смолы, эфиры, кислоты и другие соединения. У крестоцветных — *Cruciferae* находят горчичные масла.

Различные летучие соединения имеются у многих пахучих растений, причем у одних видов они образуются в семенах и плодах, у других — в листьях и стеблях, у третьих — в корнях. Эфирные масла ряда растений — цитрусовых, гвоздики, мяты, богородской травы, тимьяна, чебреца, эвкалиптов и др., затем смолы хвойных, тополя и другие подавляют в разной степени прорастание семян тех или других растений (Weintraub а. Pricae, 1948; Grüttinger, 1955; Molisch, 1937, Madaus, 1938; Clausen, 1932).

Лебедев (1948) нашел, что полынь угнетает рост льна, гороха, фасоли, шалфея и гвоздики. Корни осины выделяют летучие вещества, которые оказывают угнетающее действие на развитие дуба.

Стимуляцию прорастания пыльцы летучими веществами, образуемыми растениями, отмечает Голубинский (1946).

Соловьев (1954) нашел, что летучие вещества одних растений (*Agropyrum pectiniforme* R. et Sch.) стимулируют прорастание пыльцы люцерны, других (*Bromus inermis* Leyss, *Phleum pratense* L.) — задерживают, а третьих — не оказывают никакого действия.

Широко известны летучие вещества, выделяемые луком, чесноком, хреном и др. (см. Токин, 1951).

В практике сельского хозяйства издавна применяются различные растения, образующие летучие вещества в качестве средств предохранения от порчи продуктов питания. Например, крестьяне помещают в закрома с зерном луковицы чеснока для устранения долгоносика, а в борьбе с озимой совкой используют ветки черемухи (Гримм, 1950).

Летучие соединения, выделяемые растениями, оказывают определенное влияние на фитопатогенную микрофлору и могут играть защитную роль. Фальпаль (Fahlpahl, 1949) наблюдал защитное действие конопли. Выделяемые ею летучие вещества подавляли развитие некоторых болезнетворных микроорганизмов, благодаря чему растения, растущие вблизи конопли, подвергались заболеваниям в меньшей степени. Шиллинг (Schilling, 1951) приводит данные о защитном действии сельдерея. Капуста менее поражается микроорганизмами, когда растет вблизи от этого растения.

Пирожков (1950) отмечает губительное действие летучих соединений томатов на некоторых насекомых, вредителей крыжовника, на пилильщика и огневку. По его наблюдению, крыжовник, растущий в окружении томатов, не страдает от указанных насекомых.

Некоторые органические кислоты растительного происхождения также являются токсичными для проростков ряда растений. Они часто обнаруживаются в плодах. Яблочная и лимонная — в яблоках; кофеиновая (3,4-дигидроксинаминовая кислота) и феруловая (3-метокси-4-гидроксинаминовая) — у помидоров, транснаминовая кислота — у гвайюлы и т. д. (Akkerman et Veldstra, 1947).

Широко распространена в растительном мире такая большая группа соединений, как алкалоиды. Некоторые из них оказывают угнетающее действие на растения. Наиболее известны кокаин, физостигмин, аконит, кофеин, хинин.

Следует отметить, что природа токсических веществ, выделяемых растениями, в большинстве случаев остается неизвестной. Грюммер (Grümmer, 1955) относит их в группу особых специфических веществ — колинов.

В последние годы широко внедряются в практику сельского хозяйства искусственно получаемые соединения, которые оказывают определенное тормозящее действие на растения. Получены вещества «усыпляющие» клубни картофеля. К таковым относится ряд соединений — метиловый эфир α -нафтилуксусной кислоты, α -нафтилдиметиловый эфир, изопропилфенилкарбамат и некоторые другие эфиры фенилкарбаминовой кислоты (Крылов, 1954). Незначительные дозы этих веществ (0,1% водного раствора) предохраняют клубни от прорастания в хранилищах (Moewius u. Schader, 1951). Препарат М-1 (метиловый эфир α -нафтилуксусной кислоты) предлагается использовать в практике хранения картофеля. Доза в 1,5—3 кг этого препарата на тонну картофеля предохраняет клубни от прорастания, увеличивает их выход на 10—14%, уменьшает весовые потери в 2,5—5 раз, сохраняет крахмал и витамин С, уменьшает накопление в клубнях глюкозида соланина (Крылов, 1954).

Птероилглутаминовая кислота (4-амино-9-метилптероилглутаминовая кислота), индолил-3-уксусная кислота подавляет рост корней и слабее угнетают развитие надземных частей растений.

Гидразид малеиновой кислоты вызывает длительное торможение роста растений. В концентрации 0,01% это соединение задерживает рост малины

на 24—38 дней, а созревание ягод — на 16—23 дня. Гидразид малеиновой кислоты рекомендуется применять для обработки газонов, т. е. он сильно задерживает рост травы.

Торможение роста растений химическими препаратами имеет широкое применение в сельскохозяйственной практике. В ряде случаев необходимо задержать у растений развитие почек и особенно начало цветения у плодовых деревьев (яблонь, груш, персиков, абрикосов и др.). Эти же вещества с положительным результатом могут быть использованы и в декоративном растениеводстве, когда требуется, например, задержать рост растений и т. д.

Следует отметить, что многие вещества из группы ауксинов могут действовать то как ингибиторы или гербициды, то как стимуляторы. Например, наиболее хорошо изученное соединение — 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота (2,4-Д) то стимулирует, то угнетает прорастание семян и рост корней в зависимости от концентрации. Парааминобензойная кислота оказывает стимулирующее действие в концентрации 0,001% и сильно подавляет прорастание семян и рост растений в концентрации 0,05%. Никотиновая кислота в концентрации 0,01% также является сильным ядом для растений.

Токсические вещества различны по своей стойкости. Одни из них довольно стабильны, не разрушаются длительное время в почвах и могут концентрироваться в большей или меньшей степени. Другие — легко и быстро разрушаются и исчезают из почвы. В таких случаях достаточно одной только вспашки, чтобы устранить токсикоз почвы. Растительный покров, удобрения и прочие мероприятия также сильно изменяют активность токсических веществ в почве.

Некоторые вещества легко вымываются дождями и выносятся из почвы, а некоторые находятся в адсорбированном состоянии и не вымываются водой.

Исследования показывают на прямую зависимость длительности сохранения и концентрирования токсинов в почве от количественного и качественного состава микрофлоры.

В стерильных почвах активные вещества сохраняются значительно более длительные сроки, чем в почвах нестерильных. Если стерильную почву заразить крупинкой нестерильной почвы, то в ней будут также быстро инактивироваться токсины, как и в нестерильной почве (Brown и Mitchell, 1948; Audus, 1953; Jorgensen и Hammer, 1948).

Штапп и Шпихер (Stapp и Spicher, 1955), Иенсен и Петерсен (Jensen и Petersen, 1952) описали бактерии, которые интенсивно разрушали гербициды. Их деятельность способствует освобождению почв от токсинов.

Как видно из изложенного, в естественных условиях накопление токсических веществ будет происходить по-разному, в зависимости от типа почв, природы вещества и от внешних условий. Одни вещества накапливаются в заметных количествах, другие остаются в незначительных дозах или вовсе не накапливаются. От концентрации этих веществ зависит степень токсикоза и утомления почв.

В естественных условиях, в почвах и других субстратах, где непрерывно поступают токсические соединения, происходит в большей или меньшей степени аккумуляция последних. При определенных концентрациях токсинов в почве могут наступить явления отравления растений.

Вопрос о том, могут ли токсины поступать внутрь растения, решается положительно.

Экспериментально показано, что ряд токсических веществ проникает в растения через корни и распространяется по тканям. Самый факт отравляющего действия ингибиторов в приведенных выше опытах показывает,

что эти вещества проникают внутрь растения. Имеются и прямые опыты с химически очищенными препаратами, полученными от бактерий, грибов и актиномицетов. Грамицидин — препарат, полученный от спороносной бактерии *Bac. brevis*, обладает резко выраженными токсическими свойствами; он отравляет ткани не только животных, но и растений. Ничтожные дозы в питательном растворе вызывают быстрое побурение корней, увядание надземных частей и гибель всего растения.

Сильно токсическими свойствами обладает пиоцианин — вещество, образуемое синегнойной палочкой — *Ps. pyocyanea*. Растения — пшеница и клевер погибали от него в течение нескольких часов. Токсичны для растений вещества, полученные от многих актиномицетов: мицетин, лавендулин, актиномицетин, лонгиспорин и другие. Из грибных метаболитов гербицидными свойствами обладают нотатин, глиотоксин и др.

Токсины, как и антибиотик, могут поступать внутрь растений через листья. Если нанести на растение капельку раствора токсического препарата, то через некоторое время можно наблюдать признаки отравления не только тех тканей, которые соприкасались с раствором, но и отдаленных. Иногда вся ветка начинает увядать и засыхать. Такое явление отравления веток и листьев мы наблюдали у березы в лесу при воздействии токсина, образуемого грибом *Botrytis cinerea* (Красильников, 1953 б).

МИКРОБЫ-АНТАГОНИСТЫ

Среди почвенных микроорганизмов имеются формы, которые угнетают развитие других микробов. Их принято называть антагонистами.

Между ингибиторами и антагонистами нет принципиальной разницы. Как те, так и другие действуют продуктами обмена веществ, особыми метаболитами: ингибиторы — на клетки высших организмов, антагонисты — на клетки низших существ. Впрочем, и это различие далеко не всегда является основным, ибо имеются ингибиторы, которые угнетают одновременно и микробов, и, наоборот, многие антагонисты действуют токсически на растения.

Вещества, образуемые ингибиторами, как уже отмечалось, принято называть токсинами или фитотоксинами, а вещества, продуцируемые антагонистами, называют антибиотиками. Такое подразделение тоже имеет чисто формальный, или условный, характер. Среди антибиотиков, как известно, имеется много таких, которые обладают резко токсическими свойствами для растений и животных.

Несмотря на эту относительность понятий и обозначений, антибиотики и их продуценты выделяются в особый раздел науки, и рассматриваются как особые вещества со специфическими проявлениями.

Антагонизм микробов давно привлекал внимание ученых. Еще Пастер, Мечников и их современники отмечали способность одних видов микробов подавлять развитие других видов (см. Нахимовская, 1937; Ваксман, 1947; Красильников, 1950 и др.). Пастер наблюдал проявление этой способности у сибиреязвенного бацилла по отношению к возбудителю куриной холеры. Мечников — у молочнокислых бактерий по отношению к гнилостным и некоторым кишечным формам бактерий. На этом принципе он разработал метод изменения кишечной флоры и оздоровления кишечника человека и животных. Явление антагонизма отмечалось среди различных представителей микроорганизмов, среди бактерий, грибов, актиномицетов, водорослей, простейших и др. Были описаны микробы-антагонисты, действующие против различных патогенных бактерий, против кокковых форм (стафилококков, стрептококков, пневмококков, диплококков), против возбудителей кишечных инфекций (дизентерии, паратифа, тифа, холеры), против туберкулезной палочки, возбудителя дифтерии, чумы, сибирской язвы, бруцелллёза, туляремии, газовой гангрены. Описано большое число антаго-

нистов, действующих против патогенных грибов, дрожжей, протозойных организмов и др.

В последние годы внимание исследователей концентрируется на выявлении антагонистов, действующих против вирусов и злокачественных опухолей. Антагонисты против вирусов и опухолей находятся среди актиномицетов и бактерий (Waksman, 1953; Кашкин, 1952; Kurylowicz и Slopek, 1955).

В литературе накопился большой материал об угнетающем действии антагонистов на фитопатогенные бактерии, актиномицеты и грибы. Найдены антагонисты против различных грибов, бактерий, актиномицетов, простейших, против фагов, вирусов и других организмов. Наибольшее внимание уделяется антагонистам-актиномицетам.

Локхед и Лаудеркин (Lochhead a. Lauderkin, 1949) установили среди 20 выделенных из ризосферы актиномицетов 11 культур, которые угнетали рост фитопатогенных штаммов актиномицетов — *A. scabies*.

Мередит и Семенюк (Meredith a. Semeniuk, 1945—1947) установили, что среди изученных ими актиномицетов 21% угнетает рост гриба *Pythium graminicola*, возбудителя некроза корней у ряда растений. Описаны актиномицеты-антагонисты к *Chalaria quercina* — возбудителю вилта у дуба, к *Cerastomella ulni*, поражающему древесные породы, вяз и др. (Stallings, 1954).

Петрушева (1953) выделила из почв Южного берега Крыма 31 культуру актиномицета. Из них 22 подавляли развитие грибов *Thielaviopsis basicola* — возбудителя корневой гнили табачной рассады и *Fusarium* sp. — возбудителя «черной ножки» у сеянцев цитрусовых. Лебен и Кейт (Leben a. Keitt, 1948) имели коллекцию актиномицетов, которые подавляли 33 вида фитопатогенных грибов.

Купер и Чилтон (Cooper a. Chilton, 1950) провели большую работу по выявлению актиномицетов-антагонистов к одному широко распространенному в почвах Луизианы фитопатогенному грибу — *Pythium arrhenomonas*. Из 8302 выделенных штаммов антагонистов было 18,5—31,5%. Кублановская (1950) отмечает актиномицеты — антагонисты против возбудителя вилта хлопчатника — *Verticillium dahliae* и *Fusarium vasinfectum*. Лешевалье и другие (Lechevalier et al., 1953) испытali 197 штаммов актиномицетов к *Cerastomella ulni*, и только один из них был активен против этого гриба. В почвах находили антагонистов актиномицетов к фитопатогенным грибам — *Helminthosporium sativum*, *H. victoriae*, *Coletotricum circinans*, *Verticillium albo-atrum* и др. (Stevenson, 1954; Stessel et al., 1953).

В своих исследованиях мы находили в почвах актиномицеты, которые подавляли фитопатогенные грибы *Fusarium lini*, *F. solani*, *F. vasinfectum*, *Helminthosporium sativum*, *Alternaria humicola*, *Rhizoctonia solani*, *Botrytis alii*, *Deuterophoma tracheiphilus*, *Trichoderma lignorum*, *Monilia fructigena*, а также грибы из рода *Penicillium*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Verticillium* и др.

Значительное количество антагонистов имеется среди грибов. Описаны антагонисты к возбудителям различных заболеваний: *Fusarium*, *Peziza*, *Rhizoctonia*, *Ophiobolus*, *Botrytis*, *Monilia*, *Sporotrichum*, *Pythium*, *Phymatotricum*, *Phytophthora*, *Sclerotium*.

Портер (Porter, 1924) описал антагонистические взаимоотношения грибов и бактерий-антагонистов с фитопатогенными грибами *Helminthosporium*, *Fusarium*. Санфорд и Бродфут (Sanford u. Broadfoot, 1931) изолировали из почвы 6 видов грибов, которые подавляли рост и активность гриба *Ophiobolus graminis*; Вейндлинг (Weindling, 1932, 1948) описал наблюдаемый им случай паразитизма гриба *Trichoderma lignorum* на грибах *Rhizoctonia* и пр. То же самое отмечал и Новогрудский (1936). Последний

автор приводит большой список грибов и бактерий-антагонистов с указанием угнетаемых ими видов грибов, а также бактерий.

В этом списке более 30 видов грибов подавляют свыше чем 50 других видов грибов, принадлежащих к разным родам и семействам. Антагонистов среди грибов находили многие другие исследователи (Allen a. Haenseler, 1935; Joseph, 1952; Vasudeva, 1950, 1953 и др.).

Стессель, Лебен и Кейт (Stessel, Leben u. Keitt, 1953) изолировали из почв 170 грибов-антагонистов против грибов.

Анвэр (Anwar, 1949) нашел, что среди почвенных грибов и бактерий примерно половина (из 86 изученных) активно подавляет рост гриба *Helminthosporium sativum*, около 12% угнетает *Fusarium lini*. Грегори и другие (Gregory et al., 1952) выделили из разных почв 14 культур грибов, 29 штаммов актиномицетов и 31 штамм бактерий, которые активно подавляли рост гриба *Pythium debaryanum*. Три штамма актиномицетов и 1 штамм бактерий угнетали рост клубеньковых бактерий *Rh. meliloti* и *Rh. trifolii*.

Не менее редко встречаются антагонисты к фитопатогенным микробам среди спороносных и неспороносных бактерий. В числе спороносных бактерий описаны антагонисты к различным фитопатогенным грибам. Портер (Porter, 1924) приводит ряд бактерий, которые угнетают рост *Helminthosporium*. Последний не развивался в присутствии *Bac. capsulatus*, *Bac. mesentericus*, *Bac. mycoides*. Бамберг (Bamberg, 1931) указал на подавление грибов *Tilletia tritici*, *Ustilago zeae*, *U. levis*, *U. avenae* спороносной палочкой — *Bacillus D*.

Аналогичное действие этих бактерий отмечалось в отношении таких фитопатогенных грибов, как *Penicillium* sp., *Helminthosporium*, *Ophiobolus*, *Acrostalagmus*, *Fusarium*, *Sclerotinia gleosporium*, *Alternaria* и др. (Новогрудский, 1936; Weindling, 1946; Stessel et al. 1953; Stallings, 1954; Красильников, 1953а и др.).

Немало описано антагонистических форм среди неспороносных бактерий. Исследования показывают, что они чаще встречаются среди представителей *Pseudomonas* и *Bacterium*, а также находятся и среди миксобактерий. Бисби (Bisby, 1919) описал вид *Pseudomonas phaseoli*, который угнетал гриб *Fusarium exysporum*. Фаусет (Fawcett, 1931) называет *Ps. juglandis* как антагониста к грибу *Dothiorella gregaris*. Джонсон и Мурвин (Johnson a. Murvin, 1931) установили угнетающее действие нескольких неспороносных бактерий (*Bacterium C-1*; *Bacterium X*. и прочих), на рост грибов *Ustilago zeae*, *U. avenae*, *Alternaria solani*, *A. brassicae*, *A. tenuis*.

Худяков (1935) выделил и изучил подробно бактерии, растворяющие мицелий у грибов *Fusarium graminearum*, *F. culmorum*, *F. scirpi*, *F. lini*, *F. herbarum*, *F. equiseti*, затем *Sclerotinia libertiana* и др. Эти бактерии были названы миколитическими. Впоследствии их находили в почвах многие другие исследователи (Разницына, 1942; Березова, 1939; Кореяко, 1939; Кублановская, 1953 и др.).

Арк и Хант (Ark a. Hunt, 1941) имели культуры бактерий *Bac. vulgaris* и *Bac. sp.*, которые подавляли рост многих фитопатогенных бактерий — *Bact. amylovorum*, *Bact. aroideae*, *Bact. carotovorum*, *Bact. phytophthorum*, *Ps. campestris*, *Ps. lachrymans* и др. Эти бактерии активно подавляли и некоторые грибы — *Fusarium graminearum*, *F. lycopersici*, *Phytophthora sp.* и др. Аналогичные данные приводят некоторые другие авторы (Johnson, 1935; Weindling, 1946; Christensen a. Davis, 1940; Vasudeva, 1952; Skinner, 1956).

Антагонисты к фитопатогенным грибам были описаны среди миксобактерий (Johnson a. Murvin, 1931; Кононенко, 1937).

В литературе описаны грибы, поражающие нематод. Впервые они были

отмечены М. С. Ворониным в работе «Микологические исследования», опубликованной в 1869 г., и Сорокиным в 1871 г. Сопрунов (1954) в ряде работ показал, что эти грибы по видовому составу различны и широко распространены в почвах. Большинство их относится к гифомицетам (*Hyphomycetes*) из рода *Trichothecium*, *Arthrobotrys*, *Dactylaria*, *Dactylaria* и др.

Эти грибы захватывают нематод гифами и отравляют их своими метаболитами. Имеются попытки использовать данные грибы в борьбе с фитопатогенными формами нематод. Внесение в почву культур такого гриба снижает процент пораженности растений. В борьбе с нематодами, поражающими огурцы, грибы-антагонисты, или, как их называют, хищники, заметно снижают заболеваемость: в контроле на одно растение приходилось 23 галла, а у обработанных — 0,6 галла в среднем (Сопрунов, 1954).

По данным Горленко (1955) искусственное обогащение почвы грибами-хищниками снижает заболеваемость огурцов в 1,5—7 раз. Тендетник (1957) применял грибы-хищники для обезвреживания шахт и других мест от патогенных личинок — анкилостомид, а равно и для уничтожения стронгилат в навозе инвазированных животных.

На основании имеющихся данных можно сказать, что среди бактерий, так же как и среди актиномицетов, проактиномицетов, микромонопор, затем простейших (Protozoa), водорослей и пр., нет таких видов, против которых нельзя было бы подобрать антагониста. В лабораторной практике принято считать антагонистами только те микробы, которые подавляют общепринятые тест-организмы, составляющие обычно небольшой набор известных культур бактерий или грибов. При этом не учитывается, что так называемые неактивные формы (неантагонисты) к этим тестам могут быть активными по отношению к другим организмам. На основании своего опыта и литературных данных мы можем сказать, что свойство антагонизма присуще всем видам микроорганизмов, но проявляется оно по-разному и в различной степени в зависимости от природных свойств антагониста, с одной стороны, и чувствительности тест-организма — с другой, а также от качества субстрата и других внешних условий.

Антимикробное действие антагонистов проявляется не только в лабораторных условиях, на искусственных питательных средах, но и в условиях естественного обитания, в самой почве. В стерильных почвах, где нет антагонистов, развитие микробов и вызываемые ими биохимические процессы протекают интенсивно. Но стоит внести в такую почву антагониста, развитие микроба и биохимические процессы приостанавливаются или задерживаются.

Африкян (1951) в своих опытах направлял действие антагонистов из группы спороносных бактерий *Bac. subtilis* и *Bac. mesentericus* против бактерий — *Bac. mycoides* и *Az. chroococcum*. Результаты его исследований представлены в табл. 110.

В стерилизованную почву вносились одновременно культуры азотобактера и его антагониста — *Bac. mesentericus*. Развитие первого подавлялось вторым. В условиях изолированного роста в стерилизованной почве число клеток азотобактера достигало миллиона в 1 г, а в присутствии *Bac. mesentericus* азотобактер развивался очень слабо и только в первые сутки; затем число его клеток быстро падало практически до нуля и только в конце опыта, спустя 10—15 дней, когда прекращалось развитие антагониста и образование антибиотика, азотобактер снова начинал развиваться, но в очень слабой степени.

То же самое наблюдается и в опытах с *Bac. mycoides*. Этот микроб очень чувствителен к антибиотическому действию картофельного бацилла. В изолированном состоянии он прекрасно развивается в стерилизованной

Интенсивность развития азотобактера в зависимости от роста бактерий-антагонистов — *Bac. mesentericus* (опыт в стерилизованной почве)

Вариант опыта	Исходное число	Число клеток в тыс. на 1 г почвы по истечении (в сутках)					
		1	2	3	5	7	10
Без антагониста (контроль)	80	150	380	520	760	800	1000
С антагонистом	80	100	30	0,05	0	0	0,05
Без антагониста (контроль)	200	500	600	800	800	800	500
С антагонистом	200	100	50	0,5	0	0	0,05
Антагонист	80	400	1200	1500	1600	1000	800

почве, но в смеси с антагонистом полностью или почти полностью прекращает свой рост (рис. 92).

Михалева (1951) проследила развитие клубеньковых бактерий клевера, вики, гороха, фасоли, люпина, сои, люцерны и др. в присутствии актино-

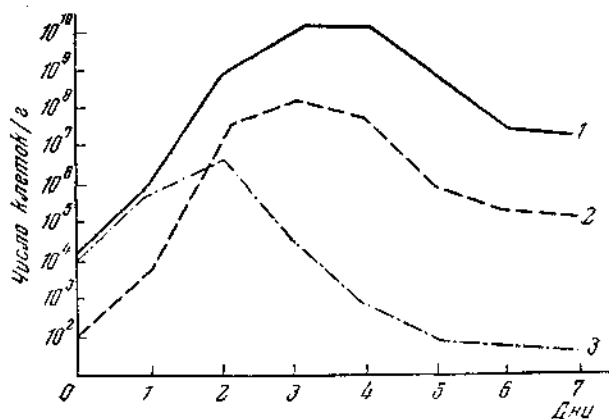


Рис. 92. Рост *Bac. mycoides* в почве (стерильной) в присутствии антагониста *Bac. mesentericus*:

1 — развитие *Bac. mycoides* без антагониста; 2 — развитие *Bac. mesentericus* в почве; 3 — развитие *Bac. mycoides* при совместном развитии с *Bac. mesentericus*

мицетов-антагонистов. Наиболее стойкими, по ее данным, оказались бактерии сои. В подзолистых почвах актиномицеты подавляют указанных бактерий сильнее, чем в черноземах. Клубеньковые бактерии клевера погибают в почве в присутствии антагониста через 4 дня.

Активность клубеньковых бактерий под влиянием антагонистов заметно понижается, число клубеньков на корнях растений обычно бывает меньшим, чем в контроле. По нашим наблюдениям, клубеньковые бактерии клевера, вики, гороха заметно реагируют на воздействие бактерий-антагонистов — *Bac. subtilis*, *Bac. mesentericus* и др. При искусственном обогащении почвы этими бактериями клубеньки на корнях соответствующих растений не развиваются или развиваются в небольшом количестве. При этом они имеют явно дегенеративный вид, необычную форму и мелкие размеры.

Штольп (Stolp, 1952) наблюдал подавление роста и активности у клубеньковых бактерий гороха в присутствии гриба *Penicillium expansum*. Робинзон (Robinson, 1946) наблюдал культуры антагонистов среди актиномицетов, бактерий и грибов, которые активно подавляли развитие и вирулентность клубеньковых бактерий как в лабораторных, так и в полевых условиях.

Общее значение микробов-антагонистов определяется не только характером и силой их действия, но и количеством их в почве. Чем интенсивней развиваются антагонисты в почве, чем больше их концентрируется там, тем вызываемый ими эффект выражен ярче.

Общее количество антагонистов в почве трудно и едва ли возможно учесть. Как отмечалось ранее, все микробы обладают антагонистическими свойствами по отношению к какому-либо организму. Выявить антагонизм ко всем существующим микроорганизмам практически невозможно.

В своих исследованиях мы приводим количественные показатели распространения антагонистов по отношению к отдельным видам бактерий или грибов. Из бактерий чаще использовались культуры азотобактера, клубеньковых бактерий, микобактерий, микрококков и неспороносных бактерий (кишечная палочка и др.).

По нашим подсчетам, актиномицетов-антагонистов с явно выраженными антимикробными свойствами имеется достаточно большое количество в разных почвах.

В предыдущем разделе (микробы-ингибиторы) были приведены данные о количестве микробов, подавляющих рост азотобактера. Число бактерий антагонистов колебалось в пределах от 10 000 до 450 000, грибов — от 1300 до 17 000, а актиномицетов — от 16 000 до 160 000 в 1 г почвы в зависимости от свойств последней.

По отношению к некоторым другим видам бактерий (*Bac. mycoides*, *Bac. subtilis*) и грибам (*Fusarium lini*, *Fusarium sp.* и другие) число антагонистов в общей сложности значительно больше. При анализе различных почв Советского Союза мы насчитывали их десятками и сотнями тысяч, а нередко миллионами в 1 г почвы.

В подмосковных подзолистых почвах обнаруживается антагонистов-актиномицетов от 40.000 до 1.000.000 и более; спороносных бактерий — от 20.000 до 500.000 в 1 г. В черноземах южных районов СССР общее число микробов больше и как правило больше и антагонистов. Однако, в процентном отношении число их может быть меньшим. Почвы степного Крыма, например, содержат меньший процент антагонистов, чем северные почвы Кольского полуострова или почвы центральных областей. Относительно мало антагонистов в красноземах Кавказского побережья (табл. 111).

В некоторых почвах антагонистов только двух групп бактерий — *Bac. subtilis* и *Bac. mesentericus* — насчитывается от 2 000 до 400 000 и более в 1 г. Среди неспороносных бактерий, особенно среди представителей рода *Pseudomonas* и рода *Bacterium* антагонистов тоже много. Особое место среди антагонистов этой группы по количественному составу занимают миколитические бактерии. Эти бактерии развиваются хорошо во многих почвах и в ризосфере разных растений. Общее количество их по нашим подсчетам достигает десятков миллионов и более в 1 г почвы (Красильников, 1940 а, в; Кузина, 1951; Кублановская, 1953).

Разницына (1947) при исследовании почв Вахшской долины насчитывала миколитических бактерий, растворяющих гриб *Fusarium vasinfectum*, от 100 тыс. до 100 млн. в 1 г в зависимости от растительного покрова. Наибольшее количество их оказывалось в ризосфере люцерны, полевиčky и житняка; меньшее — под культурой райграсса, костра и гороха. Кузина

Количество актиномицетов-антагонистов в почвах (в тыс. в 1 г почвы)

Почва и район	Всего актиномицетов	Антагонистов	Почва и район	Всего актиномицетов	Антагонистов
Серозем. Ташкент	560	200	Подзол. Москва.		
„ Вахшская долина	1300	360	„ Дубовый лес . . .	1200	350
Чернозем. Кубань	2000	400	„ Хвойный лес (ель) .	360	0
„ Харьков	1000	400	„ Березовый лес . .	1200	420
„ Куйбышев	1500	800	„ Пахотная а	1500	0
„ Крымская степь	1200	120	„ „ б	600	200
Краснозем. Батуми	200	10	„ Ленинград. Пахотная	1500	800
Каштановая. Армения	600	200	Кольский п-ов		
Бурая. Армения	1200	600	Подзол железистый	0,4	0,3
Чернозем. Армения	800	200	Гумусо-железистый	2,0	1,5
Чернозем. Грузия	1800	350	Лесотундра	0	0
			Болотные почвы	0,2	0,2

(1955) приводит примерно такие же показатели для светлых сероземов Узбекской ССР.

Новогрудский (1949а) изолировал из почв Казахстана миколитические бактерии, растворяющие грибы *Fusarium culmorum*, *F. graminearum*, *Verticillium dahliae*, *Colletotrichum lini*, *Alternaria tenuis*, *Amblyosporium botrytis*, *Pyronema confluens*, *Rhizoctonia solani* и *Mucor racemosus*.

В указанных почвах миколитических бактерий, действенных только против одного гриба *Fusarium graminearum*, насчитывалось автором от 100 до 100.000 в 1 г, причем их было больше под люцерной, чем под овсом или просом.

Выше приводились сведения о развитии и накоплении этих бактерий в почвах под разными растениями.

В природных условиях микроорганизмы обитают не изолированно, а в сообществах, в окружении многочисленных чуждых видов — конкурентов и неконкурентов. В этих сообществах между видами устанавливаются определенные и весьма сложные взаимоотношения как симбиотического, так и антагонистического порядка.

В микробных популяциях или ценозах каждый вид в борьбе за существование на протяжении длительной истории эволюции вырабатывает те или иные средства борьбы со своими конкурентами. Средства эти различны. Микробы могут вытеснять своих конкурентов обильным размножением, могут образовывать в процессе жизнедеятельности различные специфические и неспецифические вещества, которые подавляют рост микробных клеток. К неспецифическим веществам, например, относятся органические кислоты, спирты, перекиси и другие соединения. Эти продукты метаболизма свойственны многим видам микробов.

К неспецифическим метаболитам можно отнести и некоторые неорганические вещества — аммиак, сероводород, ионы хлора, SO_3 , алюминия, железа и других элементов. Обильное выделение сероводорода при активной деятельности соответствующих микробов может вызвать отравление среды, сделать ее непригодной не только для многих чуждых видов микробов, но и для высших растений, как это наблюдалось нами в почвах с высоким стоянием грунтовых вод в Заволжье (Красильников, Рыбалкина и другие, 1934).

Микробы, образующие кислоты, спирты или иные органические соединения, подавляют рост чувствительных к этим веществам организмов независимо от их видовой принадлежности.

Наиболее характерны и наиболее ярко выражены те реакции, которые обусловлены особыми специфическими веществами антимикробного действия, так называемыми антибиотиками. Эти вещества действуют специфически. Образующие их микробы-антагонисты подавляют рост только определенных видов строго избирательно. Одни антагонисты подавляют только грамположительных бактерий, другие и грамположительных, и грамотрицательных. Одни действуют на бактерии из группы кокков, другие — на палочковидные. Некоторые антагонисты оказывают угнетающее действие только на грибы или только на фаги и вирусы и т. д.

Антибиотические вещества, образуемые антагонистами, являются сильнейшим оружием борьбы с конкурирующими микробами.

Характерной особенностью таких антагонистов является то, что они, как правило, действуют только на организмы чуждых видов. *A. streptomycini* — продуцент стрептомицина — не угнетает рост культур, принадлежащих к этому же виду. Продуцент антибиотика ауреомицина — *A. aureofaciens* не подавляет культуры своего вида независимо от того, откуда они выделены и в каких условиях до этого обитали. Так же и другие антагонисты, образующие антибиотические вещества — тетрацилин, хлоромидетин, актиномицин, сульфактин и пр., не оказывают угнетающего влияния на рост и развитие штаммов, относящихся к тем же видам.

Эти особенности специфического или избирательного действия антагонистов определяют в значительной степени видовой состав микробных популяций в естественных субстратах.

Опыт показывает, что существуют микроорганизмы, образующие антибиотические вещества в условиях изолированного роста, на искусственных питательных средах. У них способность продуцировать эти вещества наследственно закреплена и проявляется в отсутствие конкурента.

Эти организмы рассматриваются нами как явные антагонисты. Они часто встречаются среди различных представителей микроорганизмов. Они же составляют основную группу продуцентов антибиотических веществ, получаемых в настоящее время в практике разных лабораторий и в антибиотической промышленности. У других видов это свойство не закреплено наследственно, проявляется оно только при воздействии конкурентов, т. е. в условиях смешанных популяций. В чистых изолированных культурах эти организмы не вырабатывают антибиотических веществ. Например, кишечная палочка — *Bact. coli* подавляет рост сибиреязвенного бацилла только в тех случаях, когда оба организма окажутся вместе. В чистой культуре кишечная палочка не образует антибиотического вещества по отношению к указанному микробу. Такие микробы образуют антибиотические вещества как бы вынужденно, в силу необходимости.

На вынужденный характер образования антибиотических веществ у микроорганизмов впервые обратил внимание Шиллер в 1914 году в лаборатории Мечникова при изучении взаимодействия ацидофильной палочки, спороносных бактерий, стрептококков, пневмококков и других видов (Шиллер, 1952).

Явление вынужденного антагонизма отмечали и другие исследователи (Перетц и Славская, 1934; Изабелинский и Соболева, 1934 и др.). Стрешинский (1949, 1950) показал образование антибиотических веществ в смешанных культурах гриба и спороносной палочки. По его наблюдению, сенная палочка — *Bac. subtilis* образует антибиотическое вещество против гриба пенициллиума только при их совместном росте. В свою очередь и гриб в присутствии сенной палочки становится более активным антагони-

стом. Наличие вынужденного антагонизма мы наблюдали у многих актиномицетов. Культуры, выращиваемые отдельно на питательных средах, не образуют антибиотических веществ, но в присутствии тех или других микробов (бактерий или грибов) эти вещества образуются и подавляют конкурентов. Два неактивных вида актиномицетов при совместном выращивании образуют антимикробные вещества.

Все такие организмы обладают скрытой антагонистической способностью, наследственно не закрепленной.

У большинства микробов-антагонистов свойство продуцировать антибиотики легко утрачивается, активные штаммы в процессе изменчивости превращаются в неактивные. Свойство это отмечается у многих производственных организмов и приносит немало забот в антибиотической промышленности и в лабораторной практике.

Антибиотические вещества следует классифицировать как мощное оружие борьбы микробов с окружающими конкурентами, как биологически важный признак, формирующийся в сложных популяциях на протяжении всей истории развития вида, как свойство, определяющее степень развития и распространения микроорганизма в природе. Биологическая роль антибиотических веществ, а следовательно, и явления антагонизма в целом весьма велика в жизни почвенных организмов как высших, так и низших.

Продуктами жизнедеятельности микробы-антагонисты подавляют своих конкурентов, вытесняют их из субстрата и таким образом оказывают определенное селекционирующее действие. Микробы-антагонисты регулируют в большей или меньшей степени формирование микробных ценозов в почве вообще. Им принадлежит большая роль в оздоровлении почв, в так называемом процессе самоочищения почв. Устранение вредной патогенной и фитопатогенной флоры и фауны осуществляется микробами-антагонистами.

Микробы-антагонисты подавляют не только рост и размножение клеток конкурентов, но и многие функции их. Среди микроорганизмов находится много таких форм, которые подавляют определенные биохимические процессы у микробов же.

Отмечается подавление ингибиторами процесса нитрификации, денитрификации, азотфиксации, разрушения клетчатки и др. Соответствующими культурами подавляется разложение органических веществ, брожение сахаров и т. д. Известны культуры микробов, которые задерживают образование определенных метаболитов, различных кислот, ферментов, биотических веществ — ауксинов, витаминов, аминокислот и прочих биокатализаторов. В почве имеются организмы, которые продуктами своей жизнедеятельности угнетают процессы образования токсинов, антибиотиков, а нередко инактивируют их в субстрате, если они там образуются.

В литературе приводится материал о подавлении ингибиторами и их метаболитами процесса размножения клеток, спорообразования, почкования и полового процесса. Под влиянием ингибиторов нередко задерживается процесс дыхания.

В присутствии антагонистов или продуктов их жизнедеятельности многие активные вещества — биокатализаторы, антибиотики, токсины, ферменты — утрачивают свойственные им функции, инактивируются. Токсины становятся безвредными, антибиотики перестают подавлять соответствующих микробов, ферменты не вызывают процесса разложения органических веществ и т. д. Вообще можно сказать, что для каждого метаболита создаются в живой природе антиметаболиты (см. Вулли, 1954). Метаболит пенициллин становится небактерицидным для стафилококков и некоторых других бактерий, которые образуют антиметаболит — пенициллиназу (Abracham a. Chain, 1940; Woodruff a. Foster, 1945). Сульфамидные

соединения инактивируются бактериями, которые образуют парааминобензойную кислоту (Woods, 1940; Sevag a. Green, 1944, 1950) или факторы Н, Р и др. (Moller a. Schuerz, 1941; Green, 1940). Муцин подавляет антибактериальное действие тиротрицина; танниновая кислота нейтрализует актиномицин (Ваксман, 1947). В нашей коллекции бактерий имелись штаммы, которые полностью инактивировали антибиотические вещества, образуемые спороносными бактериями *Bac. subtilis*, *Bac. mesentericus*, *Bac. cereus*. Мы имели также культуры бактерий, которые снимали токсический эффект, вызываемый метаболитами *Ps. pyocyanea*. Токсин гриба *Botrytis cinerea* нейтрализовался метаболитами некоторых актиномицетов.

Раствор мицелия полностью подавляет развитие стафилококка *Staph. aureus* в разведении 1:10.000, а в присутствии клеток или фильтрата культуры палочки протей — *Bac. proteus* — антибактериальный эффект либо совсем не проявляется, либо становится очень слабым. Такое же инактивирующее действие в наших опытах оказывали культура кишечной палочки и некоторые штаммы из рода *Pseudomonas*. Инактивирующее действие микробов отмечалось нами и по отношению к другим антибиотикам (Красильников и Никитина, 1951).

Антагонисты, как видно из изложенного, оказывают определенное угнетающее действие на разные формы микроорганизмов. Своей деятельностью они оказывают существенное влияние на формирование микробных ценозов в почве вообще и определяют в известной степени распространение и накопление отдельных видов почвенной микрофлоры.

Антагонисты, следовательно, могут рассматриваться как один из мощных факторов плодородия почв и урожайности растений.

Естественно, что эта группа микроорганизмов привлекает внимание многих специалистов — микробиологов, фитопатологов, растениеводов и других. Возможность практического использования антагонистов является одной из важнейших причин изучения явления антагонизма.

Защитная роль микробов-антагонистов

Как отмечалось ранее, в почвах, где обильно развиваются антагонисты (бактерии, грибы или актиномицеты), чувствительные к ним микробы — как сапрофиты, так и фитопатогенные — развиваются слабее или вовсе не развиваются. Это послужило основанием для использования микробов-антагонистов в борьбе с вредной микрофлорой, с возбудителями заболеваний у растений.

Первые попытки в этом направлении были предприняты Портером (Porter, 1924). Он обрабатывал семена пшеницы бактериями-антагонистами, а затем заражал их грибами *Helminthosporium*. Семена не заражались и прорастали нормально или поражение было незначительным. Бамберг (Bamberg, 1931) бактериовал семена пшеницы в целях предохранения их от поражения пыльной головней. Вейндлинг (Weindling, 1946, 1948) пользовался грибом триходермой — *T. lignorum* для предохранения проростков citrusовых растений от ризоктони. Этот же гриб, по данным других авторов, защищает также огурцы и горох от *Rhizoctonia*, а пшеницу — от фузариоза (Allen a. Haenseler, 1935; Bisbu, James a. Timonin, 1933). Мильяр и Тейлор (Milliard a. Teylor, 1927) наблюдали защитное действие актиномицетов-антагонистов — *A. praecox* по отношению к возбудителю парши у картофеля — *A. scabies*. Заболевание паршой не наблюдалось при массовом развитии антагониста.

Аналогичное явление описал Кислинг (Kissling, 1933). Он испытывал бактерии-антагонисты в борьбе с паршой картофеля. В условиях полевого

опыта при достаточном развитии антагонистов заболевание либо вовсе не проявлялось, либо наблюдалось лишь в небольших размерах.

Грегори с сотрудниками (Gregory, Allen, Riker a. Peterson, 1952) показал защитную роль актиномицетов-антагонистов в опытах с фитопатогенными грибами *Pythium ultimum* и *Pythium debaryanum*. Эти грибы оказались весьма вирулентными к люцерне. Внесение в почву определенных видов актиномицетов-антагонистов (*Actinomyces* sp.) предохраняло растения от поражения. Положительный результат был получен и при применении антагонистов — грибов *Trichoderma lignorum* и *Penicillium patulum*, а также споросных бактерий *Bacillus* sp. № 6.

Рем (Rehm, 1953) обрабатывал семена пшеницы и ржи актиномицетами-антагонистами в целях борьбы с возбудителями фузариоза (*Fusa-*



Рис. 93. Защитное действие бактерий при фузариозе сеянцев сосны:

1 — растения заражены грибом фузариумом; 2 — растения также заражены фузариумом, но обработаны миколитическими бактериями

rium nivale и *Fus. culmorum*). В результате автор получал повышение всхожести семян на 30%.

Горрард и Локхед (Gorrad a. Lochhead, 1938) приводят большой перечень микробов-антагонистов, подавляющих развитие в почве фитопатогенных организмов. Среди них имеются споросные и неспоросные бактерии, грибы, актиномицеты и простейшие. Кордон и Хенслер (Cordon u. Haenseler, 1939) показали в эксперименте угнетающее действие споросной палочки *Bac. simplex* на рост и развитие гриба *Rhizoctonia solani*, поражающего огурцы и горох. Культура антагониста прибавлялась в почву, в которой выращивались растения. В результате получено снижение заболеваемости последних. В контроле без бактерий-антагонистов было поражено: огурцов 65% от общего числа растений, гороха — 48%; при внесении антагониста, соответственно, 35 и 45%.

Арк и Хант (Ark a. Hunt, 1941) упоминают о двух культурах споросных бактерий — *Bac. vulgatus* и *Bacillus* sp., которые подавляли развитие многих фитопатогенных бактерий в почве и предохраняли растения от поражения. Об антагонистическом действии микробов в почве по отношению к фитопатогенным бактериям и грибам упоминаются другие исследователи (Johnson, 1935; Eaton a. Rigler, 1946; Allen a. Haenseler, 1935; Fee-ney a. Garibaldi, 1948; Kenknigh, 1941 и др.).

В Советском Союзе, как отмечалось выше, Худяков (1935) и Новогрудский (1936) установили литическое действие миколитических бактерий на фитопатогенные грибы. Эти бактерии затем были широко испытаны в борьбе с инфекциями растений как в лабораторных условиях, так и в от-

**Защитное действие бактерий-антагонистов при фузариозе
сеянцев сосны. Посев в мае 1940 г.**

Вариант опыта	Количество растений в бороздке		Высота растений в сентябре, см
	проросло семян из 100	сохрани- лось до сентября	
Контроль (без бактеризации)	40	5	3,0
Бактеризированные культурой бактерий № 30	75	61	4,9
» № 77	65	46	3,9
Бактеризированные компостом житняка	70	46	4,1

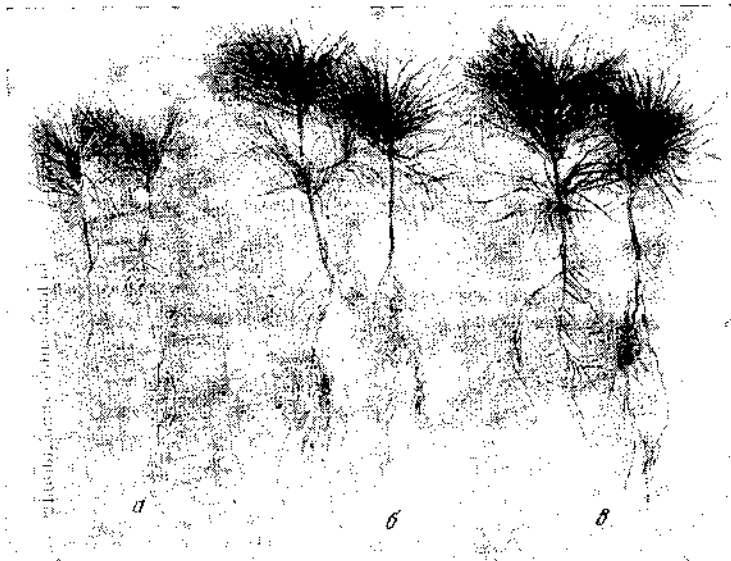


Рис. 94. Сеянцы сосны, выросшие на пораженных фузариумом делянках:
а — без обработки бактериями; б и в — обработанные миколитическими бактериями

крытом грунте, на полях. Результаты во многих случаях были положительными. Процент поражаемости заметно снижался. Например опыты Березовой (1939), проведенные на колхозных полях с культурой льна, показали, что миколитические бактерии снижают заболеваемость фузариозом в среднем на 40%, а в отдельных случаях их действие было еще более эффективным.

Разницына (1942) применяла выделенные ею из почвы миколитические бактерии против фузариоза сеянцев сосны (рис. 93). В условиях открытого грунта на сильно пораженном фузариумом участке заражение бактериями дало явно положительный эффект. Снижение заболеваний достигало 80% и более (табл. 112). Растения выглядели значительно здоровей на делянках, обработанных миколитическими бактериями, чем в контроле. Хвоя была длиннее, мощнее и более зеленая, стволы проростков толще и выше, чем у сеянцев, не обработанных бактериями (рис. 94).

Кореньяко (1940) на протяжении ряда лет изучала миколитические бактерии почв Узбекской ССР. Ею были изолированы культуры бактерий из рода *Pseudomonas*, которые проявляли антагонистические свойства против возбудителей вилта хлопчатника — *Verticillium dahliae*. Испытание этих бактерий на опытных участках СТАЗРа СОЮЗНИХИ (Ташкент), сильно пораженных указанным грибом, дали положительные результаты. Миколитические бактерии угнетали развитие гриба и понижали заболеваемость хлопчатника на 60—80%. Кузина (1951) и Кублановская (1953) подтвердили эти данные. Они показали, что миколитические бактерии в смеси с другими бактериями подавляют фитопатогенные грибы более энергично.

Давыдов (1951) применял миколитические бактерии против возбудителя мучнистой росы (*Sphaerotheca mors uvae*) у крыжовника. Паразитный гриб исчезал при внесении бактерий-антагонистов, растение оправлялось и развивалось нормально.

Петрушева (1953) применяла культуры актиномицетов-антагонистов против «гнили» табачной рассады, вызываемой грибом *Thielaviopsis basicola* и «черной ножки» у citrusовых культур, вызываемых фузариумом — *Fusarium sp.* В почве, обработанной антагонистами, растения росли нормально, а если в почву не вносили актиномицетов, поражение растений достигало 70%.

Гуринович (1953) применяла культуры актиномицетов и бактерий-антагонистов в борьбе с сосудистым заболеванием капусты, вызываемым неспороносными бактериями — *Pseudomonas campestris*. Антагонисты вносились в почву, зараженную указанным микробом, и этим предупреждалось заболевание растений.

Сейкетов (1951) испытывал 4 культуры гриба триходермы — *Trichoderma glaucum*, *T. lignorum*, *T. koningii* и *T. album* — антагонистов ризоктонии, поражающей картофель. Процент заболевания сорта «ранняя роза» был значительно ниже (7—8%) у опытных растений, чем у контрольных (54%).

Кузина (1955) применяла миколитические бактерии против вертициллезного вилта хлопчатника. Она обрабатывала бактериями семена перед посевом. Пораженность растений была на контрольных делянках — 54%, а при обработке бактериями-антагонистами — 8—9%. Соответственно этому урожай был: в контроле — коробочек 1030, общий вес хлопка-сырца — 342 г. В опыте — коробочек 1630, вес хлопка-сырца 514 г, т. е. на 51% выше, чем в контроле.

Кублановская (1953) использовала в борьбе с вилтом хлопчатника актиномицетов-антагонистов. Ею изготовлялся специальный компостированный хлопково-жмыховый препарат с актиномицетами. Этот препарат вносился в почву, где высевались семена хлопчатника. Актиномицеты при таком внесении обильно развивались в почве, подавляли рост и деятельность грибов *Verticillium dahliae* и *Fusarium vasinfectum* и предохраняли растение от поражения. К концу вегетации было пораженных вилтом: у хлопчатника сорта 8517 в контроле — 52,6% всех растений, а на делянках, обработанных актиномицетами, — 18,1%; у хлопчатника сорта 108-Ф в контроле было больных растений 23,3%, а в опыте — 3,3%. На обработанных участках все растения выглядели более мощными, кусты более крупными, листья были шире и цветение обильнее и т. д. (рис. 95).

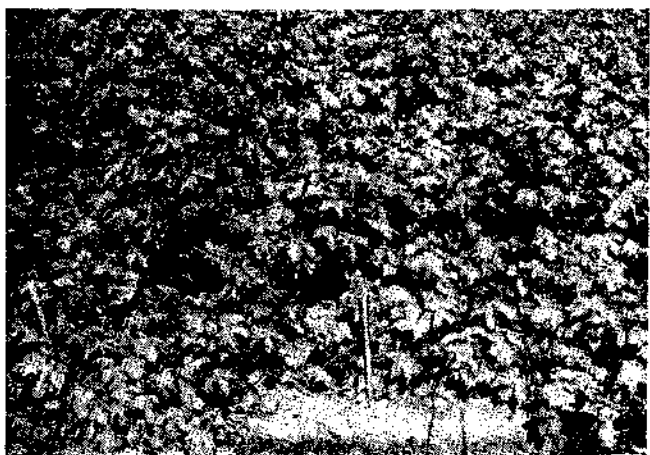
Урожай в этих опытах тоже заметно увеличивался на делянках, обработанных антагонистами. По сорту 8517: в контроле — 9,4 ц/га, на опытных делянках — 22,6 ц/га; по сорту 108-Ф: в контроле — 17,8 ц/га, а в опыте — 22,8 ц/га.

Китайские ученые Юин, Шен, Юань и др. (Yin, Chen, Yang et al., 1955) подтвердили данные Кублановской. Они приготовляли компост из

почвы с хлопковыми жмыхами, выращивали в нем актиномицетов-антагонистов к возбудителю вилта (*Verticillium dahliae*). Созревший компост применялся для обработки семян. Последние высевались вместе с компостом. Степень заболевания вилтом понижалась на 50—75%, урожай хлопка повышался на 13—45%.



а



б

Рис. 95. Защитное действие актиномицетов-антагонистов в борьбе с вертициллезным вилтом хлопчатника:

- а) растения, пораженные вилтом, без обработки актиномицетом;
- б) растения, семена которых были обработаны культурой актиномицетов (по Кублановской, 1953).

Митчел с сотрудниками (Mitchell et al., 1948) наблюдал усиленное развитие антагонистов-актиномицетов и бактерий, когда их вносили вместе с растительной компостированной массой в почву. При этом происходило разрушение фитопатогенного гриба — возбудителя корневой гнили хлопчатника. Положительную роль компостированных препаратов, насыщенных микробами-антагонистами, отмечает Санфорд (Sanford, 1946, 1948). Он в своих опытах наблюдал снижение заболеваний у клубней картофеля, сеянцев сосны и др. Аналогичные данные приводят некоторые дру-

гие исследователи (Weindling, 1946; Garret, 1946; Winter u. Rümker, 1950). Все они отмечают благоприятное действие компостированных препаратов не благодаря усилению питания растений, а за счет усиленного размножения антагонистов в почве.

Шеффит и Нейман (Schaffnit u. Neuman, 1953) применяли торфяные компосты, обогащенные бактериями-антагонистами, против снежной плесени, вызываемой *Fusarium nivale*. Препараты готовились из разных типов торфа. Наилучшие результаты были получены со сфагновым торфом. Процент заболевания пшеницы при обработке компостированным торфом был значительно ниже, чем в контроле.

Вуд и Твейт (Wood a. Tveit, 1955) на основании литературных данных и своих собственных наблюдений приходят к выводу, что микробы-антагонисты играют большую роль в оздоровлении почвы. Значительно эффективней действуют микробы местного происхождения. Для усиления их развития и деятельности авторы рекомендуют вносить в почву в качестве источников питания определенные растительные остатки.

В литературе имеется много других исследований, свидетельствующих о положительном действии микробов-антагонистов в борьбе с фитопатогенными грибами, бактериями и актиномицетами. Все эти исследования показывают, что микробы-антагонисты могут быть использованы в практике сельского хозяйства для оздоровления почв. Для этого следует обогатить почвы соответствующими антагонистами.

Этого можно достигнуть разными способами. Как видно из изложенного, в почву можно вносить антагонистов либо в виде чистых культур (что мало эффективно), либо в виде компостов.

В обогащении почв антагонистами особое значение имеет растительный покров. Выше отмечалось, что растения являются мощным селекционирующим фактором. Одни из них при определенных условиях способствуют развитию и накоплению в почве фитопатогенных микробов, а другие — развитию антагонистов этих микробов. Отобрав специальными опытами растения, в ризосфере которых обильно развиваются требуемые антагонисты, и применив затем эти растения в севообороте, можно устранить или подавить рост и вредную деятельность патогенного микроба.

Если отобранные растения при высеве в почву пробактеризовать микробами-антагонистами, то процесс накопления их в почве можно значительно ускорить.

При внесении чистых культур антагонистов необходимо учитывать степень приживаемости и развития последних в почве, а равно и их активность. Если антагонисты теряют свою активность в почве, как субстрате, несвойственном им (а это бывает нередко), и если они вообще не развиваются или развиваются слабо, то эффект от них будет небольшой или он вовсе не проявится.

Значение антагонистов в иммунитете растений

Микробы-антагонисты, как изложено выше, подавляют своих конкурентов продуктами обмена веществ, среди которых особое место занимают антибиотики. При этом последние могут накапливаться не только в искусственных питательных средах, но и непосредственно в почве, концентрируясь там в большем или меньшем количестве.

Известно также, что растения могут поглощать различные органические вещества, в том числе и антибиотики корнями из субстрата. Если антибиотические вещества поступают в растения, то, надо полагать, они могут вызвать в тканях последних определенный эффект, а именно, подавить деятельность внедрившихся в клетки микробов и повысить бактерицидность клеточного сока, а следовательно, и сопротивляемость растения

к инфекциям. Иными словами возникают предположения о том, что поступление антибиотиков отражается на иммуно-биологических свойствах растений.

Следует заметить, что вопрос об иммунитете у растений, несмотря на многочисленные исследования, до сих пор мало изучен.

Литературные данные показывают, что иммунитет, или невосприимчивость к инфекциям, у растений определяется разнообразными и довольно сложными внутренними и внешними факторами.

Одним из таких внутренних факторов является бактерицидность растительного сока. Давно было замечено, что сок растений обладает способностью подавлять развитие бактерий и грибов. Вагнер (Wagner, 1915) наблюдал гибель бактерий в соке клубней и стеблей картофеля. Осаждая эти соки сернокислым аммонием и отмывая осадок водой, он получил вещество белковой природы с резко выраженными антибактериальными свойствами. Вещество термолабильно, быстро разрушается на свету и под влиянием оксидаз и пероксидаз. Бактерицидность картофельного сока отмечал Холодный (1939); им было установлено, что при прорастании клубней картофеля бактерицидность сока усиливается.

Антимикробные свойства сока были обнаружены у лука, кукурузы, помидоров, хлопчатника, орхидей и других растений. В литературе также отмечалась инактивация грибных токсинов соком невосприимчивых к болезням растений (Ячевский, 1935; Вавилов, 1919; Наумов, 1940; Карбонэ и Арнаути, 1937). Имеются указания на то, что у устойчивых к инфекции сортов клеточный сок более бактерициден, чем сок у неустойчивых сортов (Крамаренко, 1949; Горленко, 1950).

Антимикробные свойства растительного сока объясняются наличием в клетках различных веществ.

Высказывалось мнение, что иммунность растений обусловлена присутствием в соке элементов минерального питания. Некоторые из них — калий, медь, кадмий и др. создают в тканях растений неблагоприятную среду для развития микробов. Они, по мнению некоторых авторов, способствуют накоплению в клетках органических кислот. Другие исследователи пытались объяснить устойчивость против инфекции осмотическим давлением сока, наличием алкалоидов, ферментов, агглютининов, лизинов, растворяющих клетки микробов и т. д.

Израильский (1952) высказывает мнение, что невосприимчивость растений к некоторым инфекциям обусловлена бактериофагами, которые насыщают ткани растений.

Винтер и Рюмкер (Winter u. Rümker, 1952) делают заключение о том, что невосприимчивость растений обусловлена наличием в корнях особого «фактора резистентности».

Многие исследователи придают существенное значение в иммунитете растений окислительно-восстановительной системе (Рубин, 1950 и др.) или проницаемости протоплазмы клеток (Купревич, 1947; Кокин, 1948; Сухо-руков, 1952). В последние годы отмечается связь устойчивости растений к инфекциям с образованием пигментов типа антоцианов.

Токин (1951) на основании своих обширных исследований большое значение в иммунитете растений придает фитонцидам. Под фитонцидами понимаются различные химические антимикробные вещества, образуемые растениями. Сюда могут быть отнесены эфирные масла, и органические кислоты, альдегиды, спирты, фенолы, а равно и различные специфические соединения.

Надо полагать, что растения приобрели на протяжении всей истории своего развития разные способы защиты от инфекций — механические, химические и биологические.

Придавая всем этим способам определенное значение, исследователи

до сих пор не затрагивали один из наиболее существенных, с нашей точки зрения фактор защиты — антимикробные антибиотики, образуемые микробами в почве и всасываемые оттуда растениями.

Образование и накопление антибиотиков в почве

В последние годы установлено, что в почве имеются антибиотические вещества, образуемые микробами-антагонистами. Образование антибиотических веществ микробами в почве доказано экспериментально многими исследователями. Готтлиб и Симинов (Gottlieb a. Siminoff, 1952) показали наличие в почве хлоромидетина, образуемого актиномицетом *A. venezuelae*. Вещество было выделено из почвы и химически очищено. При благоприятных условиях роста актиномицета в почве накапливается до 25,0—27,8 мг/кг хлоромидетина. Образование в почве хлоромидетина актиномицетом *A. venezuelae* отмечает также Жефферис (Jefferis, 1952). Наибольшее количество его образуется при добавлении в почву пептона или сена люцерны. В присутствии крахмала или овсяной муки антибиотик в почве не образуется.

Грегори и др. (Gregory et al., 1952) наблюдали образование антибиотических веществ в почве культурами бактерий — *Bacillus sp.*, В-6, актиномицетами — *Actinomyces* № 67 и грибами — *Penicillium patulum*. В почве при наличии соответствующих источников питания (соевая мука) образовывались следующие количества антибиотиков:

	В стерильной почве, едн.	В нестерильной почве, едн.
<i>Bacillus sp.</i> , В-6	300	30
<i>Actinomyces sp.</i> № 67	5—10	3
<i>Penicillium patulum</i>	100	10

Гессайон (Hessayon, 1951, 1953) указывает на образование грибом *Trichothecium roseum* антибиотика трихотецина, причем большие количества последнего обнаруживались в глинистой почве, и меньшие — в песчаной.

По наблюдению Готтлиба (Gottlieb, 1952) антибиотик актидион образуется в почве в заметных количествах (10 мкг/г и больше) в присутствии соевой муки. Гроссбард (Grossbard, 1948) культивировал в почве *Penicillium patulum* в присутствии различных источников питания. Образование патулина происходило в присутствии свекловичного жома, глюкозы, свежей соломы пшеницы, тимофеевой травы и некоторых других растительных остатков. По наблюдению автора, антибиотики образуют в почве также *Aspergillus terreus* и *A. antibioticus* при наличии соломы пшеницы и некоторых других источников питания.

В следующей работе Гроссбард (1952) показал образование антибиотиков в почве грибами: *Aspergillus terreus* — 70 единиц, *Penicillium sp.* — 80 единиц, *Aspergillus clavatus* — 110 единиц, *Penicillium clavatus* — 100 единиц на 1 г почвы.

Готтлиб и Симинов (1952) отмечали образование клавацина в почве грибом *Aspergillus clavatus* в количестве 16 мкг/г на третий день роста в присутствии бурого сахара. Учитывая степень адсорбции и инактивации вещества почвенными частицами, авторы определяют суммарное образование его в количествах не менее 50 мкг/г.

Стивенсон и Локхед (Stevenson a. Lochhead, 1954) исследовали образование антибиотических веществ грибом — *Penicillium sp.* и актиномицетами К-1 и V-27 как в стерильной, так и в нестерильной почве. В стерильной почве гриб *Penicillium* образует антибиотиков столько же, сколько и на среде Чапека (около 20—30 мкг/г), в нестерильной — в 3 раза меньше

Образование бактериями антибиотических веществ в почве

Бактерии	Число ед/г на 5 — 7-е сутки роста			
	стерильная почва		нестерильная почва	
	антибиотик	потребляемый источник питания	антибиотик	потребляемый источник питания
<i>Bac. mesentericus</i> . . .	180	Крахмал, соевая мука	80	Мука соевая, МПБ
» <i>subtilis</i>	120	МПБ, соевая мука	40	МПБ
<i>Ps. fluorescens</i> . . .	40	Люцерна	10	Люцерна
» <i>nitrificans</i>	60	МПБ	20	МПБ, люцерна

Такие же данные были получены и при испытании актиномицетов-антагонистов. Последние при развитии в почве, где имеются соответствующие органические источники питания, образуют антибиотические вещества в количествах, вполне достаточных, чтобы можно было их выявить (табл. 114). Эти антибиотики обнаруживались нами микробиологическим спо-

Таблица 114

Образование антибиотиков актиномицетами в разных почвенных условиях (число ед/г)

Почва	Актиномицет 290		Актиномицет 287		Актиномицет Б	
	соевая мука	кукурузный экстракт	солома люцерны	крахмал	солома люцерны	кукурузный экстракт
Подзол стерильный	80	120	80	10	100	100
» нестерильный	30	40	10	0	20	0
Серозем стерильный	0	20	20	0	10	0
» нестерильный	0	0	10	0	0	10
Чернозем стерильный	30	60	20	0	50	80
» нестерильный	0	20	10	0	20	20

собом непосредственно в почве и после выделения их органическими растворителями. Экстрагирование, как правило, дает показатели меньшего количества антибиотиков. Там, где микробиологический метод дает 100 ед/г, экстрагированием удастся выделить не более 10—30 ед/г, т. е. примерно 10—30% всего имеющегося в почве количества. В зависимости от характера почв и свойств самого вещества количества экстрагируемых веществ могут быть различны (Красильников, 1954в).

Кореняко, Артамонова и Летунова (1955) проследили образование в почвах антибиотиков актиномицетами, принадлежащими к разным видам. Всего было изучено более 100 культур, из них 13 более подробно. Актиномицеты выращивались в почве с прибавлением различных органических источников питания. Все они, за исключением единичных, продуцировали антибиотики в почве в большем или меньшем количестве. Наиболее активные представлены в табл. 115.

(7—10 мкг/г). Актиномицеты образуют активного вещества до 16 ед/г и более. В качестве источников питания оба организма используют различные растительные остатки — зеленую массу клевера, ежи, костра, пшеницы.

Райт (Wright, 1955) наблюдал образование гризеофульвина в почве грибом *Penicillium nigricans* в присутствии других почвенных грибов. По его данным, чистая культура *Penicillium nigricans* образует следующие количества антибиотика (в стерильных почвах): в подзоле с рН = 5,3—0,2 мкг на 7-е сутки и 2,4 мкг на 14-е сутки; в подзоле с Ca (ОН)₂—2,4 мкг на 7-е сутки и 20 мкг на 14-е сутки; в садовой почве с рН = 6,2—0,6 мкг на 7-е сутки и 10 мкг на 14-е сутки — в 1 г почвы. При заражении почвы другими грибами образование гризеофульвина либо понижается, либо повышается в зависимости от видовых качеств грибов. На 14-е сутки инкубации было обнаружено гризеофульвина в почве (в процентах):

Контроль	(<i>Penicill. nigricans</i>)	40 мкг	100 мкг
<i>Penicill. nigricans</i> + <i>Trichod. viride</i>			0,05
То же	+	" "	3,2
То же	+	" "	0,4
То же	+	<i>Mucor ramannianus</i>	12
То же	+	<i>Cladosp. herbarum</i>	100
То же	+	<i>Penic. expansum</i>	1,5
То же	+	<i>Penic. frequentans</i>	0
То же	+	<i>Penic. albidum</i>	200
То же	+	<i>Penic. stolonifer</i>	200

В стерильной почве, зараженной нестерильной, гризеофульвин накапливается слабее, а именно, около 6 мкг/г.

Автор отмечает, что в стерильной и нестерильной почве антибиотики образуются и многими другими грибами. На 14-е сутки инкубации им были обнаружены в почве, зараженной грибами, следующие количества антибиотиков:

	в 1 г почвы, мкг	
<i>Trichoderma viride</i>	глутоксины	40
" "	виридина	0
<i>Penicill. expansum</i>	патулина	200
" <i>frequentans</i>	фрексментина	20
" <i>stolonifer</i>	миклофеноловой кислоты	0,16
" <i>nigricans</i>	гризеофульвина	40

Наши исследования показывают, что антибиотические вещества образуются в почве разными представителями антагонистов — бактериями, актиномицетами и грибами, если для этого имеются соответствующие условия.

В подзолистой почве бактерии-антагонисты при наличии источников питания (соевая мука, солома люцерны или клевера, сахара или другие вещества) образуют в стерильной почве от 40 до 180, а в нестерильной — 10—80 ед. в 1 г (табл. 113). Образование антибиотических веществ, как видно из таблицы, происходит более интенсивно в стерильных почвах. Так же, как и на искусственных питательных средах, здесь необходимо наличие особых веществ для синтеза антибиотиков, и часто как раз не тех, которые нужны для питания и развития бактерий-антагонистов. Из многих испытанных органических веществ только некоторые были пригодны для синтеза антибиотиков, хотя развитие антагонистов происходило при всех используемых в опытах источниках питания.

Образование актиномицетами антибиотических веществ
в различных почвах (число ед/г)

Актиномицеты	Стерильные почвы				Нестерильные почвы			
	подзол	серозем	чернозем	краснозем	подзол	серозем	чернозем	краснозем
<i>A. aurantiacus</i> 1149	200	50	100	80	80	10	30	0
<i>A. globisporus</i> 81 — Б	120	100	60	60	60	60	40	20
" 2302	80	30	100	20	30	0	20	0
" 2570	150	20	60	50	50	20	20	0
<i>A. griseus</i> 2535	170	100	100	120	80	40	30	40

Приведенные в таблице данные показывают, что микробы-антагонисты образуют антибиотические вещества с различной интенсивностью в зависимости от типа почв. Наибольшее количество этих веществ образуется в подзоле, затем — в черноземе и в каштановых почвах, наименьшее — в красноземе.

Антимикробные свойства антибиотиков в почве проявляются иначе, чем в искусственных субстратах. Не все антибиотики активны в ней. Мартин и Готтлиб (Martin a. Gottlieb, 1955) показали, что циркулин, неомидин и биомидин в почве не подавляют роста спорозонных бактерий *Bac. subtilis* даже в очень больших концентрациях (500 мкг/г), тогда как на лабораторных питательных средах они подавляют рост в дозе 0,1 мкг/г. В то же время субтилин заметно подавляет развитие *Bac. cereus* в тех же почвах. Но наиболее активным был в опыте авторов актиномицин. Достаточно 5 мкг/г актиномицина в почве, чтобы подавить развитие *Bac. subtilis*.

Эффективность антибиотиков в почве определяется не только свойствами их, но и концентрацией. Последняя же обусловлена скоростью образования и поступления вещества в почву, с одной стороны, и скоростью инактивации его, — с другой. Большинство антибиотиков, как известно, сравнительно быстро исчезает из почвы. Часть их инактивируется почвенным раствором или разрушается микробами, часть вымывается водой, а значительная часть адсорбируется почвенными частицами.

В своих опытах мы (Красильников, 1954в) наблюдали степень активности искусственно вносимых антибиотических препаратов в разных почвах, при разных условиях. Изучалась скорость инактивации антибиотиков, степень вымываемости водой и адсорбция их в почве. В приведенной табл. 116 даны средние показатели для черноземных почв.

В почву вносилось до 2000 ед/г химически чистых препаратов. Препарат 1609 вносился в количестве 10 000 ед/г.

Как видно из этих данных, стрептомицин, глобиспорин и тетрациклин инактивируются в черноземе примерно в равных количествах (около 25%), пенициллин в меньшем количестве, а препарат № 1609 полностью инактивировался. В других почвах инактивация тех же антибиотиков иная (табл. 117). Наименьшая инактивация последних отмечается в подзолистой почве и в красноземах, наибольшая в черноземе.

Чтобы установить адсорбированную часть антибиотиков в почвах, мы производили вымывание последних водой. При внесении в подзолистую почву антибиотиков в количестве 2000 ед/г удается отмыть водой следующие порции: пенициллина — 1650 ед/г, стрептомицина — 40 ед/г, глобиспорина — 120 ед/г, тетрациклина — 350 ед/г, а антибиотика № 1609 — 0.

Таблица 116

Изменение содержания антибиотиков в почве (черноземе) через 2 часа после внесения их (в ед/г)

Антибиотики	Инактивировано	Вымыто водой	Осталось в активном, адсорбированном состоянии
Стрептомицин	850	30	1120
Глобиспорин	800	420	1080
Террамицин	850	250	800
Пенициллин	300	1320	380
Препарат № 1609	10 000	0	0

Больше всего отмывается пенициллина и в других почвах: в красноземе — 1800 ед/г, в сероземе — 1500 ед/г.

Сопоставляя цифровые показатели инактивации и вымываемости антибиотиков водой, можно установить количества их, находящиеся в адсор-

Таблица 117

Минимальные дозы антибиотиков, при которых выявляются антибактериальные свойства почвы (число ед/г)

Антибиотики	Почвы			
	серозем	чернозем	краснозем	подзол
Стрептомицин	350	850	300	80
Глобиспорин	100	800	400	80
Террамицин	600	850	200	400
Препарат № 1609	10 000	10 000	10 000	50 000
Пенициллин	120	300	150	60

бированном состоянии, а следовательно, и адсорбционную способность почв. В подзолистой почве, по нашим данным, адсорбировалось: глобиспорина — 1800 ед., стрептомицина — 1880 ед., террамицина — 1350 ед., пенициллина — 280 ед. в 1 г. В сероземе адсорбировалось соответственно 1670, 1600, 1200 и 380 ед. в 1 г. Стрептомицин поглощается черноземом в количестве 1120 ед. и красноземом — 1650 ед.; глобиспорин, соответственно, 1080 и 1540 ед/г; террамицин — 900 и 1620 ед/г.

Как видно из приведенных данных, выявляемые количества антибиотиков значительно меньше тех, что вносились. Чтобы придать одному грамму почвы, например серозему, антибактериальную способность, необходимо минимум 350 ед. стрептомицина, 100 ед. глобиспорина, 600 ед. террамицина, 130 ед. пенициллина и более 10 000 ед. препарата № 1609. Если в эту почву внести несколько меньшие дозы антибиотиков, то антимикробные свойства ее нельзя будет обнаружить ни качественной пробой, ни экстрагированием различными растворителями (водой, спиртом, эфиром, ацетоном и др.).

Все эти данные показывают, что к тем цифровым показателям, которые мы получали при количественном определении антибиотиков, образуемых в почве микробами-антагонистами, следует прибавить и те количества, ко-

которые поглощаются и инактивируются. Если в почве мы обнаруживали 20 ед/г антибиотического вещества, то в действительности его было проделуцировано антагонистами значительно больше.

Скорость разрушения антибиотиков в почве различна. Одни из них инактивируются в почве в первые часы после внесения, другие могут сохраняться длительное время — несколько дней или даже несколько недель в зависимости от природы вещества и свойств субстрата.

Антибиотики — основания, такие как, например, стрептомицин, инактивируются в почве очень быстро; нейтральные соединения (хлоромипетин) слабо инактивируются, а вещества кислотного типа занимают промежуточное положение.

Адсорбция и инактивация антибиотических веществ зависят в значительной степени от кислотности почвы. Ауреомицин и тетрациклин насыщают нейтральный глинозем дозой в 30 000 мкг/г, а для насыщения кислого глинозема требуется 60 000 мкг/г и более, т. е. в два раза больше.

Богатая гумусом почва поглощает при $pH = 3,2$ 4000 мкг/г антибиотиков, а при $pH = 5,6-7,6$ — 400 мкг/г, т. е. в десять раз меньше.

Следовательно, антимикробное действие антибиотиков в таких почвах будет различным; чтобы подавить рост бактерий *Bac. polymyxa* в почве, при $pH = 5,6$ требуется тетрациклин 500 мкг/г, а при $pH = 6,2-200$ мкг/г (Gottlieb a. Siminoff, 1952; Martin a. Gottlieb, 1952).

Сохраняемость антибиотиков в почвах с различной кислотностью также неодинакова.

По данным Грегори с сотрудниками (Gregory et al., 1952), антибиотик актидигон сохраняется в щелочной почве с $pH = 7,8$ в течение 8 суток, а в кислой при $pH = 5,2$ — более 14 дней; клавадин инактивируется в щелочной почве полностью в первые сутки, а в кислой сохраняется 3—4 дня; 90% фразидина сохраняется в щелочной почве в течение 14 суток, а в кислой он адсорбируется и инактивируется полностью в первые сутки.

Хлоромипетин слабее инактивируется в почве, чем стрептомицин и тетрациклин. При внесении хлоромипетина в стерильную почву он сохраняется более 14 суток почти без изменения. В нестерильной почве, где обитает большое количество различных микроорганизмов, препарат постепенно инактивируется — через 3 суток сохраняется лишь 70%, через 7 дней — около 30%, через 2 недели он обнаруживается только в количестве 20%.

Прамер и Старки (Pramer a. Starkey, 1952) установили, что стрептомицин, внесенный в почву в дозе 1000 мкг/г, сохраняется в стерильной почве более 3 недель, а в нестерильной — 2 недели. Около 50% его разрушается в течение первой недели. В присутствии глюкозы антибиотик сохраняется в почве более длительное время.

Джеффрис (Jefferis, 1952) испытывал многие антибиотические вещества. Он вносил их в разные почвы и наблюдал скорость разрушения. Получены следующие данные (табл. 118).

Как видно, более быстрая инактивация антибиотиков происходит в садовой земле. По данным автора, некоторые вещества разрушаются быстрее в стерильной почве, чем в нестерильной, что является непонятным и противоречит наблюдениям других исследователей.

По нашим данным (Красильников, 1954в), длительность сохранения антибиотических веществ весьма различна и зависит, во-первых, от свойств самих веществ, а во-вторых, от типа почв и внешних условий (температуры, влажности, кислотности и пр.). Один и тот же антибиотик в разных почвах инактивируется и исчезает с различной скоростью. Например, глобиспорин сохраняется в подзоле 7 суток, а в красноземе — 2 дня. Ауреомицин активен в подзоле 10 дней, а в красноземе не более 3 дней (табл. 119).

Таблица 118

Длительность сохранения антибиотиков в разных почвах (в днях)

Антибиотик	Внесено мг/г	Подзол		Садовая земля	
		нестериль- ный	стериль- ный	нестериль- ная	стериль- ная
Альбидин	30	7	14	2	3
Фреквентин	100	10	16	2	7
Глиотокси	20	40	40	16	17
Гризеофульвин	30	20	40	8	40
Патулин	2000	32	32	2	2
Пенициллин	50	3	2	2	2
Стрелтомицин	400	26	16	6	16
Виридин	100	8	16	1	1

Таблица 119

Длительность сохранения антибиотических веществ (в днях)

Почвы		Глюбисо- рин	Препарат № 124	Ауреоми- цин	Тетраци- лин	Препарат № 1609	Пеницил- лин
Чернозем	Стерильный	25	15	30	30	2	10
	Нестерильный . . .	5	2	3	6	0,2	1
Подзол	Стерильный	90	80	60	50	5	20
	Нестерильный . . .	7	5	10	8	0,1	3
Серозем	Стерильный	35	20	40	30	3	15
	Нестерильный . . .	5	4	8	8	0,1	1
Краснозем	Стерильный	22	12	20	15	2	5
	Нестерильный . . .	2	2	3	3	0,1	0,5

Наиболее быстро инактивируются антибиотики в красноземе и в подзоле.

Препарат № 1609 в нестерильных почвах исчезает моментально; другие препараты обнаруживаются еще спустя несколько дней. В стерильных почвах антибиотические вещества удерживаются значительно более длительное время, чем в нестерильных. Как видно из табл. 119, большая часть активных веществ исчезает в первые 2—3 дня из нестерильных почв и сохраняется до 2—3 месяцев в стерильных почвах.

Аналогичные данные получаются и при внесении в почву нативных антибиотиков. Кореньяко, Артамонова и Летунова (1955) вносили в подзол, чернозем, серозем и краснозем активные вещества актиномицетов в виде культуральной жидкости. Было испытано около 700 нативных препаратов, из них 12 — более подробно. Результаты исследований приведены в табл. 120.

Длительность сохранения нативных антибиотиков в почвах (в днях)

Антибиотики	Подзол		Серозем		Чернозем		Краснозем	
	стериль- ный	нестериль- ный	стериль- ный	нестериль- ный	стериль- ный	нестериль- ный	стериль- ный	нестериль- ный
<i>A. violaceus</i> шт. 1206	20	5	20	5	20	5	10	5
<i>A. aurantiacus</i> „ 1149	180	8	180	8	180	8	100	8
<i>A. globisporus</i> „ 81 — Б	180	8	180	8	180	8	5	2
„ „ „ 76	180	25	180	25	180	25	180	25
<i>A. griseus</i> „ 2535	180	2	180	2	180	2	20	2
„ „ „ 2393	120	20	120	20	120	20	120	20
Контрольные почвы	0	0	0	0	0	0	0	0

Небольшое инактивирующее действие оказывает почвенный раствор. Раствор, полученный при помощи сильного пресса из инкубированных образцов почв подзола, серозема и чернозема, был испытан нами на четырех антибиотиках — пенициллине, глобиспорине, препарате № 15 (гризине) и препарате № 1609. К раствору антибиотика с точно установленным титром прибавлялся этот раствор в разных дозах и через некоторое время (1—5 часов и более) определялась активность препаратов. Результаты этих исследований не всегда были четко выражены, однако достоверные данные были получены в опытах с гризином и препаратом № 1609, а в отдельных случаях и с пенициллином. Раствор инкубированной почвы подзола инактивировал антибиотики в меньшей степени, чем растворы, полученные из серозема и чернозема. Один миллилитр раствора, извлеченного из подзола, нейтрализовал 20—30 ед. препарата № 1609, 5—7 ед. гризина и 2—5 ед. пенициллина. Почвенный раствор инкубированного серозема инактивировал 50—60 ед. препарата № 1609, 7—10 ед. гризина и 10—12 ед. пенициллина. Раствор инкубированного чернозема инактивировал соответственно 80, 15 и 25 ед. Кроме того, он же инактивировал и глобиспорин в количестве около 5—7 ед.

Инактивирующая сила почвенного раствора тесно связана с видовым составом и жизнедеятельностью микроорганизмов. Если инкубировать почву с небольшим количеством органического вещества и к этому еще заразить ее определенными видами бактерий, то полученный таким образом раствор может инактивировать значительно больше антибиотиков. Подзолистая почва в нашем опыте инкубировалась с разными видами бактерий (спороносными и неспороносными) с примесью разных источников органического питания (мука соевая, сено клевера, кукурузный экстракт, пептон). Наибольший эффект был получен в опыте с одной неспороносной палочкой (шт. № 6), инкубированной в почве с соевой мукой. Раствор, полученный от нее, (1 мл), инактивировал 100 ед. препарата № 1609 и до 50 ед. пенициллина, но не инактивировал ни гризина, ни глобиспорина. Последний инактивировался раствором почвы, инкубированной с бактерией № 15 в присутствии сена клевера.

Инактивирующее действие почвенного раствора отмечали Ваксман и Вудруф (Waksman and Woodruff, 1942). Они испытывали действие актиномицина в чистом растворе и в растворе с примесью гумусовой вытяжки. Культура бактерий (*Bac. mycoides*) погибала в первом случае от дозы 1 мкг, во втором от дозы 10 мкг и более. Аналогичное действие наблюдал и Скишнер (Skinner, 1956) при изучении антибиотика, полученного им от актиномицета *A. albido-flavus*.

Инактивация антибиотиков в почве, по-видимому, вызывается в основном продуктами жизнедеятельности микроорганизмов. В литературе показано, что с усилением жизнедеятельности последних разрушение антибиотиков ускоряется. В приведенных выше опытах, в почве, инкубированной с соевой мукой, развитие бактерий было очень интенсивным и состав их отличался от почвы с клевером или пептоном.

Винтер и Виллеке (Winter и. Willeke, 1951a, б) вносили пенициллин в компостированную, богатую гумусом почву и в бедную органикой глинистую почву. В гумусированной почве, где обильно развивались микробы, антибиотик исчезал через два-три часа. В почве, бедной гумусом, тот же антибиотик сохранялся двенадцать часов. Если устранить стерилизацией микрофлору из почвы, то пенициллин сохраняется в ней более трех суток, а в нестерильной исчезает на вторые сутки.

Инактивирующая роль микрофлоры почвы была показана нами в опытах с чистыми культурами бактерий и актиномицетов. Было установлено, что антибиотики — пенициллин, мицетин и стрептомицин — инактивируются продуктами жизнедеятельности разных видов бактерий и актиномицетов в разной степени. Одни виды или штаммы бактерий и актиномицетов в разной степени. Одни виды или штаммы бактерий инактивируют сильнее стрептомицин, другие — пенициллин или мицетин. Имеются культуры, продукты жизнедеятельности которых усиливают активность антибиотиков (Красильников и Никитина, 1951).

Приведенные здесь данные меняют наши представления о сохранности антибиотиков в почве. Антибиотики не всегда полностью инактивируются в почве. В зависимости от почвенно-климатических условий, а также собственных химических свойств антибиотики могут сохраняться и накапливаться в почве.

Поступление антибиотиков в растения

Значение для растений антибиотических веществ, образующихся в почве, определяется прежде всего степенью их поступления через корни и их активностью внутри растения.

Вопрос о том, могут ли антибиотические вещества поступать внутрь растений, решен современными исследованиями положительно. Вегетирующие растения активно поглощают корнями различные органические вещества, в том числе и антибиотики, образуемые бактериями, актиномицетами и грибами. В экспериментах показано всасывание растениями субтилина, грамицидина, пиоцианина, лихениформина (антибиотики, образуемые бактериями), затем пенициллина, патулина (антибиотики грибного происхождения), а также стрептомицина, глобиспорина, ауреомицина, тетраамицина, гризина, гризеофульвина и других (вещества, образуемые актиномицетами).

В табл. 121 показано поступление в растения через корни химически очищенных препаратов антибиотиков из растворов.

Наиболее быстро и в большем количестве поступает в растения пенициллин, затем гризин и стрептомицин. Мицетин, субтилин, грамицидин поступают в малых количествах и не поднимаются высоко по растению.

Хорошо поступают в растения ауреомицин, тетраамицин, глобиспорин и многие другие активные вещества.

Растения поглощают из субстрата не только химически чистые препараты, но и натурные антибиотики в том виде, в каком они выделяются продуцентами. Мы прибавляли в раствор культуральную жидкость с антибиотиками и выращивали в нем растения. Через некоторое время в тканях последних можно было найти антибиотики (табл. 122).

Антибиотические вещества поступают в растения из твердых субстратов — непосредственно из почв.

В своих опытах мы (Красильников, 1951a; 1952б, в; 1953в; 1954a) ис-

Таблица 121

Усвоение антибиотиков растениями (число ед. в 1 г ткани)

Название антибиотика	Пшеница			Горох		
	корни	стебли	листья	корни	стебли	листья
Пенициллин	150	60	60	150	80	100
Стрептомицин	100	20	20	100	20	30
Гризин (препарат № 15)	120	30	30	150	20	40
Мидетин	100	5	0	100	10	0
Субтилин	300	0	0	80	10	5

пытали различные антибиотики, образуемые бактериями, грибами и актиномицетами — антагонистами. В сосуды с песком или почвой под взрослые растения вносились химически очищенные препараты и через определенные промежутки времени определялось содержание последних в тканях корней и надземных органов. Опыты производились в стерильных и нестерильных условиях роста растений. В табл. 123 приведены данные опыта в стерильном песчаном субстрате. Вводились стрептомицин в количестве 500 единиц и гризин (препарат 15) в дозе 500 единиц на 1 г субстрата.

Как видно из таблицы, антибиотики поступают в растения через корни в достаточно большом количестве. Они обнаруживаются в корнях, стеблях и листьях в течение 10 и более дней.

В опытах, проведенных в стерильной почве (подзол подмосковный), были получены такие же результаты. В субстрат вносились антибиотики глобиспорин в дозе 500 единиц и гризин в дозе 800 единиц на 1 г. Выращивались горох, фасоль и пшеница. Анализы показали, что глобиспорин сохранялся в почве в течение 30, а гризин — 40 дней. За это время они проникали через корни в растения в большем или меньшем количестве (табл. 123). Скорость поступления антибиотиков из стерильной почвы была лишь немногим меньше скорости поступления их из питательных растворов или из песчаного субстрата. Уже через несколько часов (6—10) антибиотические вещества можно было обнаружить в корнях и в нижней части стебля.

Таблица 122

Всасывание корнями растений нативных антибиотических веществ из культуральных жидкостей (ед/мл)

Микроорганизмы, продуцирующие антибиотические вещества	Внесено в среду	Обнаружено в растении			
		пшеница		горох	
		корни	листья	корни	листья
<i>A. streptomycini</i>	250	60	30	80	40
<i>aureofaciens</i>	600	120	50	100	40
<i>griseus</i> шт. 80	100	20	25	50	25
<i>Bact. nitrificans</i>	120	45	10	40	10
<i>fluorescens</i>	200	40	5	40	35
<i>denitrificans</i>	90	10	10	15	5

Наши опыты показали, что антибиотики всасываются растениями и из натуральной нестерилизованной почвы. В сосуды с подзолистой почвой вносились те же антибиотики — гризин и глобиспорин в дозе 800 ед/г под

Таблица 123

Поступление антибиотиков в растения из стерильных субстратов (число ед/г ткани)

Антибиотики	Орган растения	Песок			Почва		
		фасоль	горох	пшеница	фасоль	горох	пшеница
Гризин	Корни	150	250	100	80	70	50
	Листья	80	120	60	50	40	20
Стрептомицин	Корни	220	160	120	100	80	30
	Листья	100	80	40	40	40	20

Таблица 124

Поступление антибиотиков в растения из нестерильной почвы (число ед/г ткани)

Антибиотики	Фасоль		Пшеница		Горох	
	корни	листья	корни	листья	корни	листья
Гризин	20	10	30	10	30	20
Стрептомицин	30	10	20	6	40	20
Ауреомицин	—	—	20	4	20	6
Тетрацилин	—	—	30	10	20	6
Контрольные растения	0	0	0	0	0	0

взрослые растения (пшеницу и фасоль). Через сутки, а иногда и позже мы обнаруживали эти антибиотики в тканях корней и надземных органов (табл. 124).

Растения усваивают из почвы и нативные антибиотики. Мы испытывали три нативных антибиотика, образуемых актиномицетами № 290 и 287 и штаммом «Б». В почве (подзол) при наличии соответствующей органики эти культуры, как показано выше, образуют от 30 до 120 ед/г антибиотических веществ. Выращивая в такой почве горох и пшеницу, мы могли обнаружить их в тканях в небольших, но вполне достаточных количествах, чтобы подавить развитие чувствительных к ним микробов (табл. 125).

Так, у растений гороха было получено от 2 до 15 ед/г антибиотиков, у пшеницы несколько меньше. В отдельных случаях, при обильном развитии антагонистов, образующих в почве большие количества антибиотических веществ (100—150 ед/г), в растения также поступают большие количества последних — до 20—30 ед/г в корни и 10—20 ед/г в листья.

На рис. 96 хорошо видны зоны подавления роста тест-микроба вокруг комочков ткани опытных растений. Около кусочков тканей контрольных растений таких зон подавления роста не образуется.

Следует отметить, что растения могут усваивать не только те антибиотические вещества, которые находятся в свободном состоянии, но и адсорбированные почвенными частицами. Выше сообщалось, что значительная часть антимикробных веществ тут же при образовании адсорбируется и плотно закрепляется. Адсорбированные антибиотики не вымываются ни водой, ни многими органическими растворителями даже при очень длительной обработке. Растения же благодаря деятельности своей корневой системы в состоянии разорвать эту связь антибиотиков с почвенными частицами, десорбировать и поглотить антимикробные вещества.

Усвоение растениями из почвы нативных антибиотиков (число ед/г ткани)

Антибиотики	Горех		Пшеница	
	корни	листья	корни	листья
№ 290	10	2—3	4	+
№ 287	15	3	10	2
„Б“	2	+	4	+

* Знак + означает малые дозы, выявленные только качественной пробой.

Мы вносили в почву (подзолистую, огородную) стрептомицин в количествах до 2000 ед/г и более, иногда до полного насыщения, затем промывали водой до тех пор, пока в промывных водах уже не обнаруживался

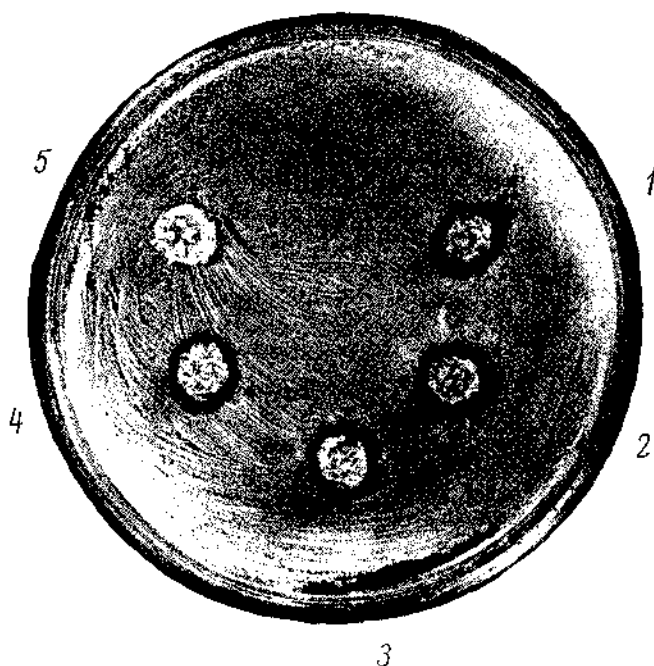


Рис. 96. Поступление антибиотических веществ из почвы в ткани растений. Зоны отсутствия роста бактерий вокруг комочков тканей:

1 — корней; 2 и 3 — стеблей (нижней и верхней части); 4 — листьев; 5 — корни контрольного растения, выросшего в почве без антибиотиков, зоны нет

антибиотик. В почве после такой промывки сохранялось в адсорбированном состоянии около 1500 ед/г. В эту почву высаживали проростки растений — гороха или пшеницы и через некоторое время анализировали их ткани на наличие антибиотика. Обычно через 3—4 суток, а зачастую и через 30—40 часов стрептомицин обнаруживался в корнях, стеблях и

листьях в количествах до 10—15 ед/г и более. Анализы почвы показали, как правило, отсутствие свободного антибиотика, последний, очевидно, находился в адсорбированном состоянии и активно всасывался корнями.

Антибиотические вещества, поступая в ткани растений, повышают бактерицидные свойства их сока и этим самым усиливают сопротивляемость растений инфекциям.

Чем обильней развиваются антагонисты в почве, чем больше продуцируют они антибиотических веществ, тем больше поступает последних в растения и тем выше становится бактерицидность сока.

Сок растений, выращенных в песчаном субстрате без микроорганизмов и без перегноя, по нашим наблюдениям, менее бактерициден, чем сок растений, культивируемых в богатой перегноем нестерильной почве.

Мы искусственно обогащали почву актиномицетами — продуцентами стрептомицина и выращивали в ней растения — горох и пшеницу. Сок таких растений испытывался на бактерицидность по отношению к *Bac. mycoides* и *Staph. aureus*. Гибель клеток бактерий в соке опытных растений наступала через 8—12 часов, а в соке контрольных растений, выросших в почве, не обогащенной актиномицетами, отмечалось только подавление роста, но гибель бактерий не наблюдалась.

Растения, выросшие в почве, хорошо удобренной навозом или компостами, имели сок более активный, чем сок растений, взятых с неудобренной почвы. Сок растений (кукурузы), выросших в оранжерее, был менее бактерициден, чем сок растений, выросших в открытом грунте той же почвы (Красильников и Кореняко, 1945а). Итон и Риглер (Eaton a. Rieger, 1946) отмечали повышение устойчивости корней хлопчатника к *Phytmotrichum omnivorum* при обработке семян углеводами. В этих случаях, по данным автора, наблюдалось усиленное развитие бактерий-антагонистов в ризосфере растения.

Кублановская и Браилова (1954), изучая бактерицидные свойства сока хлопчатника по отношению к грибу *Fusarium vasinfectum*, установили, что фунгицидность его к данному грибу была более высокой в тех случаях, когда растения развивались в почве с антибиотическими веществами, чем фунгицидность сока контрольных растений, растущих в почве без антибиотиков. Коэффициент размножения гриба был: в соке контрольных растений — 13,6 в фазе всходов и 11,8 в фазе семядоли; в соке опытных растений: 7,8 — в фазе всходов и 9,8 — в фазе семядоли. Как видно, антигрибные свойства сока хлопчатника повышаются за счет антибиотических веществ, которые поступают из почвы. Соответственно этому поражаемость растений вилтом также была меньше: в контроле было больных 96%, а среди опытных растений — 18,4%. Повышение антигрибных свойств растительного сока Кублановская отмечала и в полевых опытах — на делянках, удобренных актиномицетно-жмыховыми компостами.

Штапп и Шпихер (Stapp. u. Spicher, 1954, 1955) наблюдали появление защитных веществ в соке картофеля по отношению к *Bact. phytophthorum* в процессе развития растения при обогащении почв микробами-антагонистами.

Изложенный материал показывает, что растения усваивают из почвы антибиотические вещества. Антибиотики могут усваиваться растениями не только из растворов химически-очищенных веществ, но и из сложной органической смеси метаболитов микроба-антагониста.

Актиномицеты, бактерии и грибы, образующие антибиотические вещества, развиваются в почве, в ризосфере растений. Они насыщают эту зону или микроочаги почвы продуктами своей жизнедеятельности, в том числе и антибиотиками. Последние поступают через корни в растения и оказывают там соответствующее действие. Само собой разумеется, что концентрация антибиотиков в почве при образовании в естественных усло-

виях будет ниже тех концентраций, которые создавались при искусственном внесении. Но в естественных условиях образование этих веществ происходит непрерывно, а следовательно, и поступление их в растения, надо полагать, не прекращается на протяжении всей вегетации.

Поступая в ткани растений, антибиотические вещества предохраняют их от внедрения микробов-паразитов, подавляют развитие уже проникших, создают или усиливают бактерицидность растительного сока и этим самым увеличивают в большей или меньшей степени иммуно-биологические свойства растений.

Другими словами, микробы-антагонисты являются фактором повышения устойчивости и невосприимчивости растений к инфекциям.

Антибиотические вещества как лечебное средство в растениеводстве

Предположения о возможности использования антибиотических веществ в лечебных целях высказывались еще Пастером, Мечниковым и их современниками. Ученые пытались применять культуры бактерий вместе с продуктами их жизнедеятельности для лечения больных. Фелезейн (Fehlesein, 1883) описал случай излечения волчанки при введении в кожу больного рожистого стрептококка. Колли (Colley, 1893) применял тот же микроб для лечения больного раком. Павловский (1887) вводил в тело животных культуру палочки пневмонии и этим предохранял их от заражения сибирской язвой. Буршар (Bourchard, 1889) применял продукты обмена синегнойной палочки против того же заболевания. Манасеин (1871) и Полотебнев (1872) пользовались для лечения больных зеленой плесенью — грибом *Penicillium*. Многие другие специалисты пробовали применять культуры микробов в лечебных целях. В медицине даже возник специальный раздел бактериотерапии (см. Кашкин, 1952; Ермольева, 1946; Ваксман, 1947; Waksman a. Lechevalier, 1953; Kohler, 1955; Korzybski и Kurylowicz, 1955, и др.).

Все эти исследования не имели надлежащего успеха и признания и вскоре были оставлены. Только после того как удалось выделить и получить в химически очищенном виде действующие активные вещества — пенициллин, стрептомицин и другие препараты, антибиотические вещества, образуемые микробами-антагонистами, получили всеобщее признание.

В настоящее время многие антибиотические препараты — пенициллин, стрептомицин, ауреомицин, тетрациклин, субтилин и другие широко применяются в лечебной медицине и ветеринарии. Столь успешное применение этих препаратов в медицине, естественно, послужило толчком к работе по использованию антагонистов и продуктов их метаболизма против инфекций растений.

В предыдущем разделе была показана оздоровительная роль микробов-антагонистов, подавление ими деятельности фитопатогенных организмов в почве и предохранение растений от грибных и бактериальных инфекций. Там было отмечено, что микробы-антагонисты устраняют фитопатогенные формы непосредственно в почве и этим самым защищают растения от заболевания.

Но антибиотические вещества, получаемые из культур антагонистов, могут быть использованы для устранения фитопатогенных организмов не только в почве, но и внутри растения. Другими словами, эти вещества должны применяться, как лечебные препараты.

Какие же в этом случае должны быть предъявлены требования к антибиотикам?

Так же, как и при использовании для лечения животных и людей, антибиотики, применяемые в растениеводстве, должны: 1) быть активны про-

тив возбудителя заболевания растения и обладать способностью инактивировать токсины; 2) легко проникать в ткани растений; 3) не инактивироваться быстро; 4) оказывать антибактериальное действие внутри ткани растения; 5) быть безвредными для самого растения в дозах, токсичных для бактерий.

Кроме того, метод применения должен быть технически доступным, а все мероприятие экономически целесообразным.

Первое положение в принципе доказано экспериментально. Установлено, что фитопатогенные бактерии и грибы поддаются угнетающему действию антибиотиков.

Выше отмечалось, что для каждого фитопатогенного микроба можно подобрать соответствующие антагонисты и получить от них антибиотические вещества. Среди огромного разнообразия существующего в природе мира микроорганизмов всегда найдутся продуценты антибиотиков к бактериям, грибам, актиномицетам, вирусам и др.

Что касается другого положения — способности антибиотических веществ проникать в растения, то и этот вопрос решен в положительном смысле. В предыдущем разделе показано, что эти вещества хорошо проникают через корневую систему и поступают в надземные части. Антибиотики можно вводить и через надземные органы — стебли, листья и семена.

Возможность введения лекарственных веществ в растения через ствол показал Шевырев еще в 1903 г. Он вводил внутрь плодовых деревьев различные антисептики в целях уничтожения вредителей. Разработанная им методика в настоящее время применяется нередко для внекорневой подкормки растений. Суть этого метода состоит в следующем: в стволе дерева просверливается отверстие, в него вкладывается одним концом фитиль (из марли или ваты), второй конец которого погружается в бутылку с раствором антибиотика; через фитиль антибиотик поступает в ствол дерева и распределяется по всему растению.

У травянистых растений антибиотические вещества можно вводить через стебель путем простого смачивания или наложения на его поверхность пасты с препаратом. Мы пользовались первым способом. Смоченный комочек ваты или марли наворачивали на стебель растения и сверху покрывали его провощенной бумагой, чтобы предохранить от быстрого высыхания.

Способ введения антибиотических веществ через ствол древесных растений был испытан нами на разных породах — плодовых и декоративных и в разных климатических условиях — в Крыму, на Кавказе и в Москве (Красильников и Кучаева, 1955). Внутри растений вводились разные антибиотики — пенициллин, стрептомицин, глобиспорин, ауреомицин, тетрациклин, гризин и другие химически очищенные препараты. В отдельных случаях мы вводили и нативные антибиотические вещества, в том виде, в каком они образуются в культуральной жидкости.

Опыты показали, что все эти антибиотики могут поступать в растения через ствол, но в разных количествах и с различной скоростью. Наиболее быстро проникает пенициллин (см. выше). С ним чаще всего проводились основные опыты по всасываемости (табл. 126).

Как видно из таблицы, разные древесные породы всасывают пенициллин в разных количествах. Одни из них, как, например, вишня, черешня, яблоня, персик, абрикос, всасывают антибиотики в большом количестве, другие — клен, ясень, липа — всасывают его мало.

Распределение пенициллина внутри растения тоже различно. У одних растений (вишня, яблоня, персик и др.) он поступает быстро во все части, в ветки и листья всей кроны, у других (черемуха, чингил) медленно достигает только нижних веток и листьев и не доходит до верхней части

кроны, а у третьих (клен, ясень, липа) он вовсе не обнаруживается в листьях.

Интенсивность всасывания и распределения антибиотических веществ в растении заметно меняется в зависимости от климатических условий — температуры, влажности воздуха и почвы и др. Чем ниже температура и чем выше влажность почвы и воздуха, тем всасывание антибиотиков протекает медленней. Например, в мае 1954 г. в Никитском саду, когда среднемесячная температура воздуха была 13,4°, температура почвы — 14,2°, а относительная влажность воздуха — 92%, персики и абрикосы поглощали за первые сутки по 45—50 мл раствора пенициллина, а за 5 суток — 100—110 мл. В августе при среднесуточной температуре воздуха — 24,3°, температуре почвы — 23° и относительной влажности

Таблица 126

Поступление пенициллина в растения при введении через штамб (июль — август 1954 г.)

Растения	Характеристика растений			Длительность введения антибиотика, дни	Поглощено		Обнаружено в ветвях и листьях	
	возраст, годы	высота, м	диаметр ствола, см		раствора, мл	антибиотика, едн.	нижних	верхних
Клен (<i>Acer platanoides</i> K.)	15	3	8	5	20	200 000	—	—
Ясень (<i>Fraxinus chinensis</i> L.)	8	4	7	5	15	150 000	—	—
Липа (<i>Tilia cordata</i> Mill.)	5	25	7	5	10	100 000	—	—
Белая акация (<i>Robinia pseudacacia</i> L.)	8	2,8	6,7	5	0	—	—	—
Чингил (<i>Halimodendron argenteum</i> Fisch.)	15	1,8	6,3	5	80	800 000	+	—
Вишня (<i>Cerasus vulgaris</i> Mill.)	9	4,5	6,5	4	430	4 300 000	+	+
Черемуха (<i>Padus virginiana</i> Roem.)	15	4	5,8	5	210	2 100 000	+	—
Яблоня (<i>Malus domestica</i> Borkh.)	8	3,2	7,3	3	380	3 800 000	+	+
Персик (<i>Persica vulgaris</i> Mill.)	8	1,5	6,0	5	560	5 600 000	+	+
Абрикос (<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.)	7	1,6	5,4	5	900	9 000 000	+	+
Черешня (<i>Cerasus avium</i> Moench.)	7	2,1	6,1	5	165	1 650 000	+	+

воздуха 41% те же растения всосали за первые сутки 200—210 мл, а за 5 суток около 1 л раствора пенициллина (табл. 127). В мае пенициллина поглощено было в 3—5 раз меньше, чем в августе, хотя в весеннее время всасывающая деятельность растений вообще интенсивней.

Аналогичные данные были получены нами в опытах с березой (10-летнего возраста) в условиях московского климата. Одному и тому же растению вводился через штамб раствор глобиспорина (активность 5000 ед/мл) в засушливые и в дождливые дни. Было проведено два повторных опыта: первый опыт — в июне, второй — в августе. За 5 суток было поглощено антибиотика: в засушливые дни в июне — 1500 мл, в августе — 900 мл, в дождливые дни тех же месяцев поглощено, соответственно, 350 и 200 мл, т. е. в 4,5 раза меньше.

Таблица 127

Интенсивность внекорневого всасывания пенициллина растениями при разных погодных условиях (Никитский ботанический сад, 1954 г.) (в мл поглощенного раствора с активностью 10 000 ед/мл)

Растение	Май: t воздуха 13,4° С, t почвы 14,2° С, отн. влажн. воздуха 92%						Август: t воздуха 24,3° С, t почвы 23,0° С, отн. влажн. воздуха 41%					
	1-е сутки	2-е сутки	3-и сутки	4-е сутки	5-е сутки	Всего	1-е сутки	2-е сутки	3-и сутки	4-е сутки	5-е сутки	Всего
Абрикос	45	30	20	10	5	110	210	200	190	200	100	900
Персик	50	30	10	5	0	95	200	180	100	40	40	560
Черешня	35	15	5	1	0	56	80	50	15	10	10	165

В опытах с лимонными деревьями в саду Института субтропических культур (Анасеули) в дождливый период в сентябре 1952 г. антибиотик гризин настолько слабо всасывался, что пришлось отложить работу до наступления более сухой погоды.

Скорость распространения антибиотиков внутри растения соответствует интенсивности его поглощения. Чем быстрее и чем больше поступает антибиотика, тем быстрее он обнаруживается в отдаленных частях растений. В опытах с растениями Никитского сада мы вводили раствор пенициллина в деревья и определяли скорость появления его в листьях. Каждый день после введения раствора с дерева бралось 20—30 листьев, которые анализировались отдельно на наличие в них антибиотика. В табл. 128 указывается процент листьев, в которых обнаружен антибиотик.

В августе при сухой теплой погоде антибиотик быстро распространяет-

Таблица 128

Скорость распространения поступившего пенициллина в тканях растений (числа означают % листьев, насыщенных антибиотиком)

Растения	Введе- но в мл	Обнаружено в листьях					
		через 1 сутки		через 2 суток		через 3 суток	
		нижняя часть кроны	верхняя часть кроны	нижняя часть кроны	верхняя часть кроны	нижняя часть кроны	верхняя часть кроны

В мае

Абрикос	45	0	0	41,6	33,3	90	13
Персик	50	0	0	50	25	55	18
Черешня	35	0	0	0	0	60	0

В августе

Абрикос	200	100	100	100	100	100	94
Персик	210	100	100	100	100	100	100
Черешня	80	100	100	100	100	100	75

ся по всему дереву. Он обнаруживался всюду уже через несколько часов после введения. В мае в Крыму стояла холодная дождливая погода. Поступление антибиотика и его распределение в тканях происходило очень слабо. Только через 2 суток после введения можно было обнаружить антибиотик в листьях растения, да и то не во всех.

Поступление указанных веществ в растения тесно связано с физиологическим состоянием последних. Чем интенсивнее протекают жизненные процессы в растениях, чем энергичнее они растут, тем быстрее всасываются антибиотики. Все внешние факторы, задерживающие рост растений, замедляют и поступление в корни антибиотиков. Выше отмечалось, что при пониженной температуре воздуха поступление активных веществ происходит значительно слабее, чем при более высокой температуре в летний период. Это же отмечается в работе Стокс (Stokes, 1954). Она определяла скорость всасывания растениями гризеофульвина при разной температуре. При 25° вещество поступает в растение в 5 раз быстрее и в больших количествах, чем при 10° С. Ею же отмечается отрицательное влияние излишней влажности на всасывание антибиотика. При 56% относительной влажности концентрация его в тканях в 4 раза выше, чем при влажности 91% и температуре 25°.

Антибиотические вещества, усвоенные через корневую систему, подаются через ксилему в надземные органы, в листья. Если же антибиотики вводить через листовую поверхность, то перемещение их происходит через флоэму, т. е. так, как это происходит с веществами, синтезированными внутри листа.

Антибиотические вещества, поступая в растения, проникают внутрь клеток и вызывают там определенное действие. Чтобы проследить проникновение этих веществ в клетки, мы пользовались антибиотиками, которые обладали собственным свечением в ультрафиолетовом свете. К таким антибиотикам относится мицетин и некоторые другие.

Пропуская раствор антибиотиков через ткани растения, мы затем производили микроскопические анализы микротомных срезов. Мицетин проникает сначала в плазму, окрашивает отдельные зернышки и палочковидные митохондрии, затем поступает в ядро, где и концентрируется в большем количестве, чем в плазме.

Некоторые из этих веществ в определенных концентрациях при поступлении внутрь клеток задерживают деление ядра.

Прамер (Praeger, 1955) проследил проникновение антибиотиков — пенициллина, стрептомицина и хлоромицетина в клетки водоросли *Nitella clavata*. Эти водоросли на некоторое время погружались в раствор антибиотика, затем тщательно отмывались водой, и клеточный сок их, выдавленный из отдельных клеток, собирался микро-пипеткой. В нем и определялся введенный в водоросль антибиотик.

Было установлено, что стрептомицин и хлоромицетин проникают через оболочку внутрь клеток водоросли и распространяются по всему протопласту, придавая последнему бактерицидные свойства.

Пенициллин, по данным автора, не обнаруживается внутри клеток. Он либо не проникает туда, либо проникает, но тут же инактивируется.

Нильсен (Nielsen, 1955) установил, что антибиотики, образуемые планктоном в водоемах, подавляют фотосинтетическую деятельность водорослей из группы хлорелл.

Имеются высказывания относительно того, что при введении в штабб дерева различных веществ последние распределяются секторально, соответственно проводящей сосудистой системе.

Учитывая это, мы специально концентрировали внимание на распределении антибиотических веществ по периферии коры древесных пород. Вводимый антибиотик определялся в листьях и ветках, расположенных

в разных частях кроны — по секторам и по ярусам — в нижнем, среднем и верхнем.

Многочисленные анализы совершенно определенно показывают, что пенициллин, стрептомицин, гризин и другие антибиотики распределяются более или менее равномерно по всей кроне растения. Мы не отмечали секторальности в распределении вводимых веществ ни у плодовых, ни у декоративных, ни у лесных деревьев.

Некоторые антибиотики проникают сверху вниз в корневую систему. По нашим наблюдениям, такими свойствами обладает гризин. При введении его в стебель или ствол лимона он обнаруживается через некоторое время в нижней части ствола и в корнях. Ткани содержали: в стволе, в месте введения — 120 ед/г, у корня — 60 ед/г, в корнях — 30—50 ед/г.

Метод введения антибиотиков через неповрежденный стебель при помощи ватных или марлевых повязок применялся нами преимущественно в опытах с травянистыми растениями и кустарниками; испытывался он также и на древесных породах. Молодые ветки садовых роз, яблонь и груш, стебли гороха и пшеницы обматывались ватой (или марлей), смоченной раствором пенициллина, стрептомицина, гризина или другого препарата, и затем спустя некоторое время производился анализ тканей растений. Как показали исследования, эти вещества проникали внутрь растений, но никогда не накапливались в больших концентрациях. В связи с этим данный метод едва ли практически будет пригоден для широкого применения. Но он может быть полезен при местной терапии.

Введение антибиотиков через листовую поверхность проводилось в опытах с древесными и травянистыми растениями. Листочки растений либо опрыскивались из пульверизатора, либо смачивались при помощи ваты.

Опрыскивание кроны растений растворами антибиотиков при помощи пульверизатора производилось нами в опытах с плодовыми деревьями — персиками, абрикосами и яблонями и с травянистыми — горохом, кукурузой, пшеницей и др. Применялись препараты пенициллина, стрептомицина и гризина в разведении 1 : 1000—1 : 5000. Через некоторое время вводимые антибиотики определялись в тканях листьев, веток и стеблей. Перед анализом отрезанные листья и ветки тщательно промывались водой.

Анализы показали следующие количества антибиотиков (на 1 г ткани):

	пенициллин, ед/г	стрептомицин, ед/г
яблоня	до 5	2—3
черешня	15	5—10
персик	10	10
абрикос	30	20—40 (гризина)
горох	до 20—50	10—20
пшеница	5—10	2—10

По мере удаления от места введения концентрация антибиотика в органах растений убывает.

При смачивании поверхности листьев раствором с помощью ватных комочков получают еще более наглядные результаты. Через два-пять часов после наложения ватных тампонов с антибиотиком последний можно обнаружить в ткани листочка вдали от места применения, а также в черешках листочков и даже в ткани веток, несущих эти листочки.

Американские специалисты применяют антибиотики в виде порошка (дуста), распыляя его по кроне растений. Пылинки порошка, попадая на поверхность листьев, растворяются и проникают внутрь тканей.

Следует отметить, что во всех опытах с разными способами введения

антибиотиков последние устремляются не только в верхние, но и в нижние части растения. При введении раствора пенициллина или гризина через штаб абрикосового дерева эти вещества обнаруживались как в ветках и листьях, так и в тканях корней. То же самое мы наблюдали и у гороха. Препарат пенициллина, введенный через поверхность стебля, был затем найден в вышележащих листьях в концентрации 5—10 ед/г и в корнях — в количестве 3—5 ед/г (табл. 129).

Таблица 129

Распределение антибиотиков внутри тканей гороха при введении его через стебель (число ед./г ткани)

Антибиотики	Корни	Стебли	Листья
Пенициллин	3—5	10—20	5—10
Гризин	3—5	10—15	3— 5
Стрептомицин	1—3	10—30	3— 5

Митчел с сотрудниками (Mitchell, Zaumeyer, Andersen et al., 1952, 1954) вводили антибиотики путем накладывания ланолиновой пасты. Паста с антибиотиками намазывалась на поверхность стебля, а через некоторое время активное вещество определялось в тканях веток и листьев. Бриан, Райт и другие (Brian, Wright et al., 1951) наблюдали поступление в растения антибиотика гризеофульвина. Лебен с сотрудниками (Leben, Arny a. Keitt, 1953) вводили в растения геликсин и антимицин, а Эссейон (Hessayon, 1951) — препарат трихотицин — антибиотик, полученный от гриба *Trichothecium*.

Антибиотики можно применять для стерилизации инфицированных семян. Известно, что внутри семян растений часто содержатся фитопатогенные бактерии и грибы, которые являются источниками поражения растений. Чтобы освободиться от этих возбудителей, применяют различные химические вещества — антисептики. Однако антисептики, подавляя развитие микробов, губительно действуют и на ткани семян, снижая всхожесть последних.

Антибиотики в отличие от антисептиков действуют избирательно, подавляя жизнедеятельность микробов, не повреждая при этом зародышей семян. Стерилизующее действие антибиотиков было испытано нами на семенах хлопчатника. Достаточно погрузить семена в раствор антибиотика на четыре-восемь часов, чтобы микробы в тканях семян погибли (Красильников, Мирзабекян и Аскарова, 1951; Аскарова, 1951; Мирзабекян, 1952).

Бланшар и Диллер (Blanchard a. Diller, 1951) обрабатывали семена бобовых антибиотиком ауреомицином, затем проращивали их и устанавливали поступление ауреомицина в проростки. Авторы отмечают большее скопление антибиотика в корнях, чем в надземных частях.

Эффективность антибиотиков зависит от их концентрации в тканях. Концентрация же зависит от свойств растений и особенности антибиотика, а также от внешних условий.

Установлено, что из более концентрированного раствора антибиотика большие его количества проникают в растения (табл. 130).

Очень большие концентрации антибиотиков (пенициллина — 5000 ед/мл, а гризина — 1000 ед/мл) оказывают токсическое действие на растения. Растения начинают увядать, гуттация прекращается. Более низкие концентрации безвредны, растения развиваются нормально.

Степень насыщенности растений антибиотиками (число ед./г ткани)

Антибиотики	Внесено в субстрат ед/мл	Пшеница		Горох		Кукуруза	
		корни	листья	корни	листья	корни	листья
Пенициллин .	5000	3500	3000	4000	3800	5000	4000
	1000	800	500	500	300	800	300
	500	200	100	300	160	180	80
	100	70	40	50	30	60	25
	50	80	40	50	40	80	70
Гризин № 15	1000	800	600	500	400	950	600
	500	250	160	300	180	300	100
	100	70	40	80	50	80	50
	50	50	40	60	40	80	75
	10	30	20	50	30	50	30

Винтер и Виллеке (Winter и. Willeke, 1951, 6) показали, что в тканях салата пенициллин может накапливаться в количестве 500 ед/г, а стрептомицин — до 100 ед/г, не вызывая заметных патологических явлений. Когда концентрация пенициллина в тканях достигает 1000—2000 ед/г, наступает отравление растения.

Бриан и другие (Brian, Wright, Stubbs a. Way, 1951) отмечают, что значительные концентрации антибиотика гризеофульвина в тканях овса и салата не вызывали отравления.

Если концентрации антибиотиков в субстрате очень малы, растения могут их накапливать в своих тканях. Например, пенициллин, содержащийся в среде в концентрации 50 ед/мл, накапливается в корнях пшеницы и кукурузы в количествах до 80 ед/г, а гризин при дозировке в среде 10 ед/мл концентрируется в корнях гороха до 20—50 ед/г и более.

Прамер (Praeger, 1953—1955) испытывал различные антибиотики — стрептомицин, ауреомицин, хлоромикетин, тетрациклин, неомицин и др. По его наблюдениям, различные вещества проникают в растения и насыщают их ткани в различной степени. В опытах с проростками огурцов наибольшей проницаемостью обладал стрептомицин. При концентрации в растворе 500 мкг/мл, количество его в тканях достигает 100—150 мкг в 1 г через 18 час. после обработки. В ткани помидоров и бобов стрептомицин проникает слабее и в меньших количествах. Автор отмечает, что в листьях стрептомицин иногда обнаруживается в больших дозах, чем в стеблях и корнях.

Хлоромикетин проникает в проростки огурцов значительно слабее стрептомицина, достигая концентрации в 20—50 мкг/г. Совсем не проникают в это растение ауреомицин, тетрациклин и неомицин.

Прамер (1954), выявляя степень проникновения стрептомицина, хлоромикетина и пенициллина в клетки водоросли *Nitella clavata*, установил, что после 12 мин. пребывания водоросли в растворе стрептомицина, содержащем 8 мкг/мл, в клеточном соке ее обнаружены такие же дозы антибиотика, какие были в растворе. После 18,5 часа пребывания в том же растворе концентрация стрептомицина в соке была в 7 раз выше, чем в окружающем растворе.

Хлоромикетин проникал в клетки водоросли очень слабо. Только через 24 часа он был обнаружен в соку. Пенициллин вовсе не был найден в клетках водоросли после 25 часов пребывания в растворе с концентра-

цией антибиотика 25 $\mu\text{г/мл}$. Автор полагает, что пенициллин проникает в клетки быстро, но тут же окисляется.

Концентрация антибиотиков в тканях растений зависит не только от количества поступающих веществ, но и от скорости исчезновения их или от длительности сохранения.

Как известно, в теле животных организмов антибиотики удерживаются очень недолго. Они выводятся из тела в первые же часы после поступления, что весьма усложняет работу с антибиотиками в больницах. Только при помощи специальных веществ-пролонгаторов удается задержать антибиотик в организме животных и человека.

У растений вводимые антибиотики сохраняются значительно дольше. Те же препараты — пенициллин, стрептомицин, глобиспорин, ауреомицин и другие удерживаются внутри растений в продолжение нескольких дней и даже недель. В тканях черешни, например, пенициллин сохраняется в течение четырех суток, а в тканях абрикосового дерева — 16—17 суток (табл. 131).

Таблица 131

Длительность сохранения пенициллина внутри древесных растений

Растения	Возраст растений, год	Введено внутрь в ед.	Длительность сохранения в днях	Место, где проводились опыты
Вишня . .	8	2 400 000	8	Москва, Гл. бот. сад АН СССР
Абрикос . .	5	2 200 000	16	" " " " "
Персик . .	8	4 800 000	15	Крым, Никитский бот. сад
Абрикос . .	7	6 000 000	17	" " " "
Черешня .	7	1 450 000	4	" " " "

У травянистых растений антибиотики могут сохраняться не менее длительное время.

Антибиотик гризин (№ 15), введенный в ткани хлопчатника и гороха, сохраняется в них в течение 10—20 дней (табл. 132).

Таблица 132

Длительность сохранения антибиотика гризина № 15 в растениях (число ед./г ткани)

Сроки анализа, число суток после введения	Хлопчатник		Горох	
	корня	листья	корни	листья
Исходное колич.	350	100	180	80
1	200	50	120	60
2	150	30	100	40
3	100	20	70	30
5	80	10	30	10
7	50	8	18	5
10	30	5	10	5
15	20	3	0	0
20	10	0	0	0
30	0	0	0	0

Аскарова (1951) и Мирзабекян (1953, 1955) находили антибиотические вещества внутри хлопчатника спустя 20 дней после введения.

Бриан и др. (Brian et al., 1951) обнаруживали гризеофульвин в тканях салата и овса на протяжении трех-четырех недель.

Антибиотические вещества исчезают сначала из надземных частей растений, а затем из корневой системы.

Анализируя питательный раствор, в котором содержались растения, насыщенные антибиотиками, мы смогли установить, что эти вещества выделяются через корни наружу. Однако количество выделенных веществ оказывается значительно меньшим, чем то, которое было в растении. Если в тканях одного экземпляра гороха пенициллина было около 4000 ед., то в раствор выделяется всего около 600 ед.

В опыте со стрептомицином отдельные растения гороха погружались на одни сутки в раствор с антибиотиком. Точно устанавливалось, сколько единиц антибиотика поглотилось из раствора. Затем растение вынималось из этого раствора. Корни обмывались водой и погружались в питательный раствор Гельригеля без антибиотика. Через определенные промежутки времени определялось количество антибиотика в растворе и одновременно в тканях растения. Результаты приведены в табл. 133.

Таблица 133

Выделение стрептомицина из тканей гороха в раствор

Сроки анализа, число суток после введения	Единиц в растворе	Число единиц в тканях			
		корни	стебли	листья	во всем растении
Исходное	0	350	45	80	1707
3	120	270	20	40	1123
5	240	150	20	20	767
10	320	20	5	5	105,5
15	350	0	0	0	0

В этих опытах одно растение гороха поглотило 1800 единиц, через 10 дней в тканях его обнаружено всего 105 единиц, а через 15 дней совсем ничего не оказалось. В раствор за это время было выделено корнями только 350 единиц. Следовательно, недостающие 1357 ед. антибиотика, мы полагаем, были ассимилированы тканями как источники питания и подверглись тем или другим биохимическим превращениям.

Сопоставляя степень поглощения антибиотика с характером его распределения по растению и затем с длительностью сохранения его в тканях, можно заключить, что между этими явлениями существует прямая связь. Антибиотик тем быстрее обнаруживается в листьях и верхних ветках и тем длительней в них сохраняется, чем больше его поглощено.

Однако это не всегда бывает так. Нередко при интенсивном поглощении антибиотика он не обнаруживается в тканях или обнаруживается в несоответственно малых количествах. Например, клен и черемуха в одних и тех же условиях поглощают равные количества пенициллина, но у черемухи он проникает вверх и достигает листьев, тогда как у клена он не обнаруживается ни в листьях, ни в ветвях. У абрикоса, персика, черешни, яблони пенициллин обнаруживается в листьях при введении 350—500 тыс. единиц на дерево, тогда как у клена, ясеня, липы, акации он не выявляется при введении в более значительных дозах.

В ствол березы (10-летней) и ивы (7-летнего возраста) мы вводили

глобиспорин и пенициллин в количестве 7—15 млн. единиц на дерево из расчета 300—600 единиц на 1 г древесной массы. Через 36 часов в листьях ивы обнаруживались пенициллин и глобиспорин. Причем первого оказывалось в 1,5—2 раза больше, чем второго (табл. 134). У березы мы не обнаружили антибиотика ни в листьях, ни в ветвях. Только в древесине ствола на расстоянии не более 10—30 см вверх и вниз от места введения они были обнаружены в виде следов.

Отсутствие антибиотиков в листьях и ветвях березы, клена, липы и других растений может быть объяснено либо инактивацией их, либо адсорбцией близлежащими к месту введения тканями, а в некоторых случаях и слабым всасыванием раствора. Последнее объяснение в опытах с березой опровергается. Как видно из таблицы, береза поглотила большее количество

Таблица 134

Поступление и распределение пенициллина и глобиспорина в ткани березы и ивы (вводились растворы: пенициллина — 15 000 ед./мл, глобиспорина — 10 000 ед./мл)

Антибиотик	Введено антибиотика			Обнаружено антибиотика по истечении времени, час.					
	раствора	единиц всего на растение	единиц на 1 г древесной массы	10	20	36	48	72	120
Береза									
Пенициллин	1000	15 000 000	600	0	0	0	0	0	0
Глобиспорин	800	8 000 000	250	0	0	0	0	0	0
Ива									
Пенициллин	850	13 600 000	500	0	Следы	20	30	20	15
Глобиспорин	680	6 800 000	300	0	0	10	15	15	10

раствора пенициллина и глобиспорина, чем ива, и тем не менее антибиотики ни в листьях, ни в ветвях ее не обнаруживались.

Изучение причин этого явления показало, что древесина ствола и ветвей, а равно и листовая масса березы обладают ясно выраженной инактивирующей и поглотительной способностью в отношении испытанных антибиотиков. Специально разработанными методами нами было установлено, что один грамм древесины ствола березы поглощает пенициллина 18 000 единиц и полностью инактивирует более 6000 ед.; глобиспорина поглощает 6000 единиц, инактивирует более 3000 ед. Измельченная масса зеленых листьев поглощает пенициллина 10 000, инактивирует 8000 ед.; глобиспорина поглощает 6000, инактивирует 5000 ед. Иными словами, древесина и особенно листовая масса указанных растений инактивируют почти полностью адсорбированные антибиотики — пенициллин и глобиспорин. Чтобы выявить антибиотики в указанных тканях, необходима более высокая концентрация их (более 6000 ед. глобиспорина и более 8000 ед. пенициллина на 1 г).

Растительная ткань инактивирует, по-видимому, все другие антибиотики, поступающие тем или иным путем. Мы испытывали стрептомицин, пенициллин, ауреомидин, затем некоторые нативные препараты, актиномицетного происхождения на разных растительных тканях — яблонь, лимо-

нов, персиков, вишен и др. Во всех случаях отмечается различная степень инактивации. Так, ткани сеянцев лимонного дерева (3—5-летние) инактивировали ауреомицин в пределах 50—100 ед/г. Листовая ткань сильнее инактивировала, чем ткань ствола. Ткани яблонь и особенно декоративных древесных пород инактивировали ауреомицин в количествах 200—500 ед/г.

Инактивация нативного антибиотика № 399 (от штамма 399) в наших опытах была следующей:

	ед/г
ткань ствола лимонного дерева	70
„ листьев „	160
„ „ грушевого „	220
„ „ яблонь	180

Антибиотические вещества можно вводить внутрь растения через надземные части не только в виде химически очищенных препаратов, но и в нативном состоянии, в виде культуральной жидкости, разведенной водой до определенной концентрации. Нативные антибиотики мы вводили через штаб и через листовую поверхность древесных и травянистых растений. Пропитывались нативными веществами также и семена растений — пшеницы, клевера, гороха и др.

Антибиотические вещества, введенные в виде культуральной жидкости, распределяются таким же способом, как и химически чистые препараты, но с меньшей скоростью.

Если обработанные антибиотиками семена растений тут же проращивать, то эти вещества можно обнаружить в проростках. Такое перемещение антибиотических веществ из семян в проростки мы наблюдали у хлопчатника, гороха и пшеницы. Специальные анализы показали, что антибиотики пропитывают нацело как семядоли у бобовых, так и эндосперм у злаков. Такое пропитывание запасов питательных веществ антибиотиками — пенициллином, стрептомицином, гризином и некоторыми другими — не отражается отрицательно на проростках. Последние развиваются нормально и используют запасы в эндосперме или в семядолях так же, как и контрольные проростки, если только антибиотик не ядовит.

Антибиотики, введенные в растения, оказывают антимикробное действие. Если искусственно заразить растение фитопатогенной формой бактерий или грибов и начать применять соответствующий антибиотик, то заболевание не проявится или проявится слабее, чем в контроле. Мы вводили внутрь растений многие непатогенные бактерии — *Bact. coli*, *Bact. prodigiosum*, *Bact. album*, *Ps. fluorescens*, *Ps. sp.*, *Rhizobium trifolii* и др. Все они значительно быстрее погибали в тканях растений, которым вводились антибиотические вещества. Например, клубеньковые бактерии клевера, *Bact. coli*, *Bact. prodigiosum*, введенные в стебель гороха или фасоли, погибают там через 20—30 часов и позже, а у обработанных стрептомицином экземпляров они не обнаруживались уже через 2—6 часов. Фитопатогенный гриб *Fusarium sp.*, нанесенный на проростки сеянцев сосны, хорошо развивался на них, проникал внутрь и вызывал их гибель через несколько дней. У экземпляров, обработанных соответствующим антибиотиком (№ 121), указанный гриб не развивался, растения росли нормально. Имеется много других наблюдений, показывающих антимикробное действие антибиотиков внутри тканей растений.

Применяемые антибиотические вещества не должны быть ядовитыми для растений. Известно, что среди антибиотиков имеются различные по своему действию препараты. Одни, весьма токсичные, вызывают отравление либо отдельных тканей, либо всего растения. К таким антибиотикам относятся: грамицидин, мицетин, клавацин, катенулин, магнамицин и др.

Клавацин — антибиотик, полученный от гриба — *Asp. clavatus*, подавляет рост корней злаков в разведении 1 : 1 000 000 (Wang, 1948). Другие антибиотики — пенициллин, стрептомицин, гризин, тетрацилин и др. — практически можно считать неядовитыми. Они могут накапливаться в тканях в больших количествах, не вызывая повреждений их, а в определенных дозах даже стимулируют рост растений (Barton a. Mac Nab, 1954; Аскарова, 1951). Шеффер и Клоке (Scheffer u. Klocke, 1954) вводили в почву антибиотики и выращивали в ней растения. Только очень большие дозы их вызывали подавление роста ячменя или ржи.

В практике лечения нет надобности вводить слишком большие количества антибиотиков. Антимикробные дозы антибиотиков этой группы значительно ниже тех, которые вызывают отравление растений. Например, пенициллин подавляет рост бактерий внутри тканей пшеницы в концентрации 3—10 ед/г, а переносимая доза его свыше 1000 ед/г. Стрептомицин и глобоспорин подавляют бактерий внутри растений дозами 5—10 ед/г, переносимая же доза свыше 500 ед/г и т. д.

Имеется много антибиотиков, которые занимают среднее положение по своей токсичности. Такие антибиотики тоже могут с успехом применяться в лечебной практике. К ним относится гризеофульвин. Его лечебная доза составляет 5—10 мкг/г. Доза в 20 мкг/г токсична для пшеницы, вызывает ожог и набухание корней (Stokes, 1954).

Следует отметить еще одну сторону действия антибиотиков и других метаболитов — способность их инактивировать токсины, образуемые грибами и бактериями. Инактивация токсических веществ продуктами микробного метаболизма была отмечена нами ранее (Красильников, 1947 а). Было показано, что отравляющее действие грамицидина можно устранить путем нейтрализации его продуктами метаболизма бактерий и актиномицетов. Метаболиты культур некоторых бактерий и актиномицетов инактивировали токсины, образуемые спороносными бактериями *Bac. subtilis* и *Bac. mesentericus*.

Известно, что при многих инфекциях (если не при всех) растения страдают от отравления токсинами, которые образуются микробами, развивающимися в пораженных тканях.

Следовательно, путем подбора соответствующих микробов можно обезвредить эти токсины и предохранить растения от отравления. Семена клевера, пропитанные бактериальным токсином, в наших опытах не прорастали или прорастали в малом проценте; проростки их отставали в росте и вскоре погибали. Когда отравленные семена тут же обрабатывались антитоксином, процент всхожести их заметно повышался, а рост таких проростков лишь немногим уступал росту контрольных (рис. 97). Токсин, смешанный с антитоксином в определенной пропорции, вообще не оказывал токсического действия.

Инактивирующее действие некоторых актиномицетов мы наблюдали в опытах с токсинами, образуемыми грибом *Botrytis cinerea*. Этот гриб обильно развивается на листьях некоторых растений — березы, дуба и других, смоченных сахаристыми выделениями тлей. Образованные грибом токсические вещества повреждают ткань листьев березы. Токсины от данного гриба были получены нами в культуре на питательной среде с падевым медом. Нанесение его на поверхность листа березы вызывает ожог и некроз ткани с последующим пожелтением, высыханием и отмиранием всего листа.

К токсину был подобран антитоксин, образуемый одним актиномицетом; антагонистом к *Botrytis cinerea*. Прибавление к токсину некоторого количества антитоксина нейтрализует его, полученная смесь становится нетоксичной для березы. Этот антитоксин оказывает благоприятное действие и в том случае, когда уже появляются первые признаки отравления

от токсина. Процесс увядания и образования некротических пятен прекращается, листья оправляются от повреждений и продолжают развиваться нормально.

Антитоксическое действие актиномицетов, вернее продуктов их жизнедеятельности, мы наблюдали в опытах с токсинами, образуемыми грибами *Fusarium vasinfectum*, *Fusarium sp.*, *Trichothecium* и др.

Фитопатогенный гриб — *Deuterophoma tracheiphila* вызывает у цитрусовых растений отравление продуктами метаболизма. Против этого гриба был найден антагонист среди актиномицетов (*A. griseus*), который продуцирует антитоксические вещества и подавляет рост гриба. Полученное от



Рис. 97. Антитоксическое действие метаболитов (антитоксина) бактерий на проростки клевера, отравленного бактериальным токсином:

а — контроль; семена клевера перед посевом не обрабатывались токсином; рост нормальный; б — семена обработаны токсическим продуктом, образуемым бактериями-ингибиторами; прорастания нет или оно незначительно; проростки вскоре погибают; в — семена обработаны тем же токсином, а затем антитоксическим веществом, продуцируемым бактериями

данного актиномицета антибиотическое вещество гризин оказывало угнетающее действие и на возбудителя заболевания цитрусовых.

Надо полагать, что можно подобрать антитоксин к любому токсину микробного происхождения.

Среди микробов имеется много видов, образующих сильнейшие яды не только для растений, но и для животного организма и человека (ботулин, столбнячный токсин и др.). Эти токсины в природных условиях инактивируются другими микробами, продуцирующими антитоксины. Заманчива идея использовать эти антитоксины при пищевых и других токсикозах человека и животных.

Как видно из изложенного, антибиотические вещества удовлетворяют всем требованиям, которые предъявляются к лечебным препаратам в растениеводстве.

Возможность применения антибиотиков в лечебных целях была доказана и непосредственными опытами — лабораторными и полевыми.

Первые опыты в этом направлении были проведены с нативными антибиотическими веществами, полученными от бактерий и актиномицетов (Красильников, 1947 а). Более основательные и систематические исследования проводились с химически очищенными препаратами. Антибиотики применялись в борьбе с инфекциями древесных и травянистых растений (Красильников, Мирзабекян и Аскарова, 1951; Аскарова, 1951; Мирза-

беян, 1952). Мирзабекян применила специально подобранный антибиотик гризин при лечении абрикосовых и персиковых деревьев, страдавших «бактериальным увяданием». Болезнь эта вызывается бактерией — *Bact. armeniaca*. Проявляется она внешне в увядании и засыхании сначала кроны, затем всего дерева.

Вначале опыты проводились на молодых одно-двухлетних дичках абрикосов и персиков. Они искусственно заражались культурой *Bact. arme-*



Рис. 98. Лечебное действие антибиотиков. Сеянцы абрикоса, зараженные бактериями *Bact. armeniaca*:

а и б — растения не обрабатывались антибиотиком; в — растения обрабатывались антибиотиком; г — контрольное растение (незараженное)

niaca, а спустя несколько дней подвергались лечению антибиотиком.

Водный раствор препарата вводился через листовую поверхность путем смачивания ее. Во всех случаях, где зараженные растения обрабатывались антибиотиком тут же после инокуляции, болезнь не проявлялась. В случаях, когда лечение начиналось позже, когда уже были явные признаки заболевания — увядание листьев, болезненный процесс приостанавливался, листья и ветки оправлялись и все растение продолжало нормально развиваться.

Все 100% растений, которые не подвергались лечению, заболевали и погибали (рис. 98).

Опыты на плодоносящих 15—20-летних растениях проводились на опытном плодовом участке Академии наук Армянской ССР и в одном из плодородческих хозяйств Армении.

Антибиотик гризин вводился в штамб, а также им опрыскивалась крона. Процесс засыхания после введения препарата приостанавливался. Листья и ветки оправлялись и продолжали расти нормально (рис. 99). Эффект был и в тех случаях, когда поражение было очень сильное, с отмиранием ветвей. Антибиотик приостанавливал дальнейшее распространение болезни, на живых частях появлялись новые побеги.

Положительные результаты были получены при применении антибио-



a



б

Рис. 99. Лечебный эффект антибиотика гризина при «бактериальном увядании» абрикосов:

a — дерево, не обработанное антибиотиком; *б* — дерево, обработанное антибиотиком

тических веществ в борьбе с «мальсекко» цитрусовых растений в условиях лабораторного опыта. Заболевание под названием «мальсекко» вызывается грибом *Deuterophoma tracheiphila*.

Искусственно зараженные грибом молодые деревца лимонов легко подвергались заболеванию мальсекко. В борьбе с этим заболеванием были подобраны антибиотические вещества, которые затем испытывались на опытных экземплярах растений. Растворы антибиотиков вводились через ствол и через листовую поверхность.

Из испытанных препаратов положительное лечебное действие оказал гризин. Растения быстро оправлялись или вовсе не заболевали, тогда как контрольные, не подвергавшиеся лечению экземпляры погибали.

Мирзабекян (1955) пропитывала раствором антибиотика черенки лимонов, как окулировочный материал, в целях их стерилизации. Специалистами было установлено, что инфекция вносится с прививочным материалом. В лабораторном опыте была показана полная возможность практического использования антибиотиков в окулировке растений. Черенки, обработанные стрептомицином или гризином, были стерильны.

Из травянистых растений наиболее широко и подробно антибиотики испытывались на культуре хлопчатника, поражаемого гоммозом. Эта болезнь, как известно, широко распространена и наносит большой урон сельскому хозяйству. Вызывается она неспороносной бактерией *Ps. malvacearum*, которая распространяется и передается через семена. Последние часто содержат эти бактерии внутри, что значительно усложняет борьбу с инфекцией.

Аскарова (1951—1952) предварительно подобрала несколько антибиотиков, подавляющих *Ps. malvacearum*, и установила, что некоторые из них (№ 73/20, 160, 114 и другие) свободно проникают внутрь семян хлопчатника и поражают находящиеся там бактерий, вызывающих гоммоз. Эти вещества пропитывают ткани всего семени и зародыша, не повреждая их. Всхожесть таких семян не снижается, а в некоторых случаях (от препаратов № 160, 265) даже повышается. Сначала опыты были проведены в вегетационных сосудах, а затем на опытных делянках и на производственных полях. В опытах применялись только нативные антибиотики, в виде культуральной жидкости. Активность этой жидкости выражалась 1000—2000 ед/мл.

Результаты были положительные. Обработанные антибиотиками семена прорастали лучше, ростки их были выше и здоровее. Больных растений в ранней стадии роста и в конце вегетации было меньше, чем в контроле (табл. 135).

В опытах отмечалось более раннее прорастание семян, обработанных антибиотиками, что заметно отразилось и на дальнейшем развитии хлопчатника (бутонизации, цветении, раскрытии коробочек); длительность вегетации растений сокращалась на 8—10 дней.

Аналогичные результаты были получены в опытах, проводившихся в производственных условиях. Предпосевная обработка семян антибиотиками № 105 и 114 понизила заболевание хлопчатника гоммозом в 5—6 раз и соответственно этому был получен более высокий урожай хлопка. Например, в колхозе «Кзыл-Аргин» (Ташкентская обл.) в контроле поражение хлопчатника гоммозом достигало 25%, а на обработанных полях процент поражения снижался до 5,3. Хлопчатник в контроле давал урожай хлопка-сырца 24 ц/га, а в опыте — 30,6 ц/га (Аскарова, 1951—1952).

Такие же опыты были проведены в Армении Мирзабекян (1952—1953). Она применила для обработки семян антибиотик гризин № 15 в виде слабо очищенного сырца. Заболевание хлопчатника гоммозом уменьшалось на 67—84%.

Влияние антибиотиков на проявление гоммоза у хлопчатника
(опыт в полевых условиях на мелких делянках)
(по Аскарковой, 1951)

Условия опыта	Пораженность, %	
	В стадии семядоли	В стадии образования корбочек
В контроле (без обработки семян) . .	72,4	19,1
При обработке препаратом № 114 . .	8,1	0,0
“ “ “ “ № 160 . .	10,7	0,9
“ “ “ “ № 117 . .	10,2	0,4
“ “ “ “ № 86 . .	18,4	2,0

Урожай хлопка сырца

С контрольной делянки	1,640 кг
С делянки опытной, препарат № 114	3,040 “
“ “ “ “ № 160	3,480 “
“ “ “ “ № 86	2,250 “

Интересны опыты Аскарковой (1952) по борьбе с вторичной инфекцией гоммоза хлопчатника. В практике хлопководства нередко отмечается массовое вторичное заражение данной культуры гоммозом во время вегетации. Зачастую этому способствует выпадение дождей. В условиях полевого опыта и на колхозных полях применение антибиотических веществ при этой вторичной инфекции тоже дает положительный результат.

Бельтюкова (1951) обеззараживала перед посевом семена растений антибиотиком-микроцидом. Пораженность растений болезнетворными бактериями заметно понижалась после этой обработки.

Кусты садовой розы, пораженные мучнистой росой, обрабатывались нами специально подобранным антибиотиком актиномицетного происхождения. После трехкратного промывания листьев раствором нативного антибиотика признаки мучнистой росы начинали исчезать, и через некоторое время листья приобретали нормальный или почти нормальный вид (рис. 100).

Положительный эффект действия антибиотиков наблюдался во всех случаях, когда лечение начиналось на ранних стадиях поражения.

У сильно пораженных кустов лечение давало частичный эффект: налет мучнистой росы исчезал, но листья приобретали буровато-зеленый или красновато-зеленый цвет, который либо исчезал впоследствии, либо, что наблюдалось чаще, оставался до конца вегетации.

Положительные результаты от антибиотиков получали — Проценко в цветоводстве, Гуринович в овощеводстве, Африкан и др. в опытах с полевыми и овощными культурами.

В последние годы зарубежные ученые широко испытывают антибиотики в борьбе с заболеваниями растений в условиях производства, в садах, огородах и на полях. Для этой цели фирмы выпускают специальные препараты антибиотиков — агримидин 100, агристреп, фитомидин, акко-стрептомицин и др. Они представляют собой слабоочищенный стрептомицин

в смеси с тетраамицином или другим каким-либо антибиотиком. Агримицин содержит 15% сульфат-стрептомицина и 1,5% окситетрациклина (тетраамицина) в порошковидном наполнителе. Агристреп подобен агримицину, отличаясь от него только большим содержанием коммерческого стрептомицина (37%). Фитомицин — жидкий препарат, содержит 20% стрептомицина, наиболее стабилен при хранении. Аккострептомицин содержит 45% стрептомицина, тоже достаточно стабилен, сохраняется

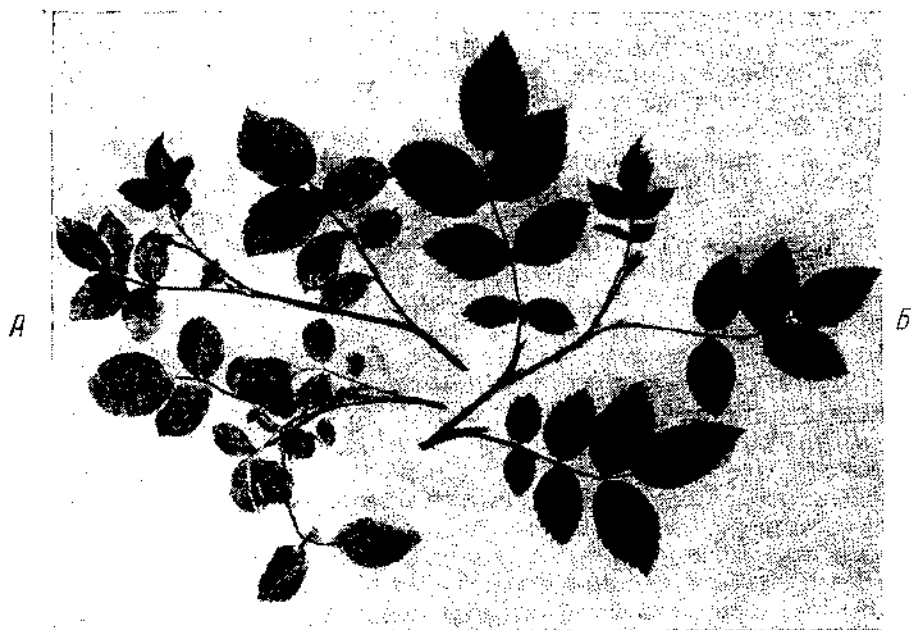


Рис. 100. Лечение кустов садовых роз, пораженных мучнистой росой:

- А — кусты, не обработанные антибиотиком; листочки покрыты белым налетом гриба;
 Б — кусты, обработанные антибиотиком; листочки зеленые, свободные от гриба

в течение 2 лет. Широко применяется в растениеводстве антибиотик актидион.

Лечение фруктовых деревьев. Наиболее успешные результаты от применения антибиотиков были получены в садоводстве при лечении фруктовых и ореховых деревьев, пораженных бактериями. Гудман (Goodman, 1954а, б, в) в Миссури, Юнг и Винтер (Young a. Winter, 1953) в штате Огайо, Хаюбергер и Поулос (Hueberger a. Poulos, 1953) в Делаваре, Арк (Ark, 1953а, 1954) и Данеган (Dunegan, 1954) в Калифорнии, Кинхольц (Kienholz, 1954) в Ореоне, Клейтон (Clayton, 1955) в Северной Каролине, Кирби (Kirby, 1954) в Пенсильвании, Миллс (Mills, 1955) в Нью-Йорке получили хорошие результаты при опрыскивании и опылении антибиотиками пораженных бактериями растений. Всюду, где производилось такое лечение, удалось снизить или вовсе приостановить заболевание яблонь и груш. По данным Гудмана, Данегана, Арка и других, трех-четырежды опрыскивание раствором агримицина в концентрации 30—100 мкг/мл полностью устраняет инфекцию у древесных пород. Арк производил опыление порошковидным неочищенным стрептомицином и раствором очищенного препарата. Более действенным при лечении яблонь и груш, пораженных *Bact. amylovorum*, и грецкого ореха, пораженного *Bact. juglandis*, оказался очищенный препарат. При лечении ореховых

деревьев применялось двукратное опрыскивание раствором сульфат-стрептомицина в концентрации 100 мг/мл. Дай Д. и Дай М. (Dye D. a. Dye M., 1954) успешно лечили сеянцы грушевых деревьев, пораженных *Bact. juglandis* раствором сульфат-стрептомицина и дигидрострептомицина в концентрации 100 мг/мл.

Хорошие результаты получаются при лечении актидионном косточковых деревьев (вишни и др.), пораженных *Bact. syringae*. Достаточно однократного опрыскивания раствором этого антибиотика в дозе 1—2 мг/мл, чтобы приостановить заболевание. Характерное образование пятен на листьях при этом заболевании прекращается, а имеющиеся пятна исчезают. В настоящее время актидион применяется до образования плодов и после того, как вишни уже сорваны, хотя исследования показывают, что данный антибиотик не вызывает отравления плодов и может применяться в период плодоношения (Hamilton a. Szkolnik, 1953; Cation, 1953).

В Германии Клиновский и Келлер (1956) в борьбе с мучнистой росой фруктовых деревьев применяли нативные антибиотики (фильтраты культуральной жидкости), полученные от специально подобранных актиномицетов. Препараты наносились на стволы пораженных яблонь «Белый налив». Опыты, проведенные в садах в широком масштабе, дали положительный результат.

Лечение бобовых растений. Митчел с сотрудниками (Mitchel et al., 1952) испытывал антибиотики — стрептомицин, тетрацилин, неомицин, ауреомицин, патулин, субтилин и другие (всего 12 препаратов) при лечении бобовых растений, искусственно зараженных бактериями. Он вводил эти вещества в растения при помощи пасты, смазывая их стебли. В условиях лабораторного эксперимента фасоль и соя полностью предохранялись от поражения бактериальным вилтом при лечении стрептомицином и дигидрострептомицином. В контроле все растения погибали.

После удачных опытов Митчеля с сотрудниками были начаты широкие полевые испытания антибиотиков на бобовых растениях. На опытных полях в Белтванилле и Мэрилэнде применяли стрептомицин в борьбе с грибным поражением чилийской фасоли, вызываемым *Phytophthora phaseoli*. При опрыскивании раствором антибиотика в концентрации 100 мг/мл заболевание значительно снижалось или устранялось вовсе. Применение неочищенного стрептомицина в дозировке 50 мг/мл давало лучшие результаты, чем использование химически чистого препарата в более высоких концентрациях. Предполагается, что в неочищенном препарате стрептомицина содержится еще какое-то вещество с антигрибными свойствами.

В борьбе с мильдью фасоли применялся агримидин в концентрации 25 мг/мл в смеси с медными препаратами той же концентрации. Действие этого препарата было более эффективно, чем действие отдельно агримидина или медного препарата (Zaunmeyer a. Fisher, 1953; Zaunmeyer, 1955).

На семенах гороха, пораженного *Ascochyta pisi* и *Mycosphaerella pinodes*, Деккер (Dekker, 1955) проверял действие культуральной жидкости актиномицета-антагониста — *A. rimosus*. Антибиотическое вещество проникало внутрь семян и уничтожало возбудителя. Такие семена нормально прорастали и давали здоровые ростки, тогда как в контроле наблюдалось массовое поражение.

Клиновский, Келлер и Шредтер (Klinkowski, Kohler u. Shrödter, 1955) обрабатывали семена бобов нативными антибиотиками, образуемыми *Penicillium chrysogenum* и *A. griseus*, для предохранения ростков от поражения бактериями — *Ps. phaseolicola*. Семена пропитывались антибиотическими веществами и освобождались от инфекции.

Лечение овощных культур. Бриан с сотрудниками (Brian et al., 1951) лечил зараженный салат и помидоры гризеофульвином. Этот антибиотик обладает резко выраженными фунгицидными свойствами,

угнетает многие виды грибов, в том числе и фитопатогенные. На бактерии он не действует. Опрыскивание раствором антибиотика салата, зараженного грибом *Botrytis cinerea*, дает вполне удовлетворительные результаты.

Такие же результаты отмечаются и в опытах с помидорами, пораженными грибом *Alternaria solani*. Гризеофульвин либо вносился в субстрат под корневую систему, либо его раствором опрыскивались листья. В контрольных сосудах заболело 100% растений, тогда как при лечении болезнь вовсе не проявлялась или поражен был небольшой процент растений.

В одном из опытов подсчитывалось число пятен, возникших вследствие поражения листьев помидоров. В тех случаях, когда гризеофульвин вводился в дозе 10—20 $\mu\text{г}/\text{мл}$ на 1 г субстрата, пятен на листьях не оказывалось или они были единичными; у растений, не обрабатывавшихся антибиотиком, число пятен достигало 1250 и более на одном экземпляре.

Антибиотик тиолютин (полученный от *A. albus*) применен Гопалькришман и Джамп (Gopalkrishnaman a. Jamp., 1952) в борьбе с фузариозным увяданием помидоров (возбудитель — *Fusarium oxysporium lycopersici*). Авторы обрабатывали рассаду помидоров, погружая их корни в раствор антибиотика перед посадкой в грунт. Такая операция полностью предохраняла растения от заболевания. В контроле поражение было стопроцентным. Микробиологический анализ тканей растений показал, что в опытах с малыми дозами антибиотика (10 $\mu\text{г}/\text{мл}$) болезнь внешне не проявлялась, но в тканях все же был обнаружен мицелий гриба. При обработке большими дозами (40—80 $\mu\text{г}/\text{мл}$) ткани растений были стерильны, мицелия в них не обнаруживалось.

В другой серии опытов авторы пропитывали антибиотиком семена томатов и высевали их в почву. На 12-е сутки роста у 100% контрольных растений проявлялся фузариоз, а у обработанных растений его не было вовсе или он проявлялся у незначительного числа растений.

Не менее эффективные результаты получаются от применения антибиотиков в борьбе с бактериальными поражениями помидоров и других культур. Коновер (Conover, 1954, 1955) сообщил о хороших результатах лечения агримацином и стрептомицином томатов и перца, пораженных *Bact. vesicatorum*. После пятикратного опрыскивания раствором антибиотика в концентрации 200 $\mu\text{г}/\text{мл}$ 74% растений были совершенно здоровыми и только 0,4% имели серьезные поражения. В контроле 12% растений оказались здоровыми, а 34% очень больными. На обработанных участках годными для пересадки оказались 95%, а на необработанных — 27% растений.

Кокс и другие (Cox et al., 1953) полностью устраняли заболевание перца трехкратным опрыскиванием стрептомицином в концентрации 500 $\mu\text{г}/\text{мл}$. Такие же данные приводят Кроссан и Крупка (Crossan a. Kypka, 1955), установившие, что при такой обработке антибиотиком возбудитель заболевания полностью погибает в листьях перца. Более высокие концентрации антибиотика по наблюдению Кокса (1955) дают меньший эффект, а нередко наблюдалось даже увеличение процента пораженности. Автор отмечает положительное действие смеси стрептомицина (100—200 $\mu\text{г}/\text{мл}$) с медными препаратами.

Не менее эффективные результаты получаются при лечении сельдерея, пораженного *Pseudomonas apii*, очень распространенной во Флориде болезни. Применение агримацина (300—600 $\mu\text{г}/\text{мл}$) почти полностью устраняет заболевание. Так же, как и при лечении помидоров и перца, смесь стрептомицина и препарата меди дает лучший результат.

Сэттон и Белл (Sutton a. Bell, 1954) лечили турнепс, пораженный бактериями *Pseudomonas campestris*. Они обрабатывали семена перед посе-

вом раствором аууреомидина в разведении 1 : 2500 и 1 : 1000. Кратковременное пребывание семян в таком растворе полностью устраняло возбудителя болезни, прорастание семян было нормальным и даже отмечалась стимуляция развития проростков. Растения были здоровыми, тогда как в контроле оказывались зараженными от 30 до 76% растений.

Заболевание глазков на клубнях картофеля, вызываемое бактериями *Bact. atrosepticum* и *Pseudomonas fluorescens*, часто бывает причиной тяжелых поражений картофеля в поле и при хранении его на складах. Применение антибиотиков в таких случаях дает очень хорошие результаты. Бонд с сотрудниками (Bonde et al., 1953—1955) сначала в опытах, проведенных в теплицах, а затем в полевых условиях, установил, что обработка раствором сульфат-стрептомицина (25 мкг/мл) нарезанных клубней зараженного картофеля предохраняет растения от заболевания на 80—100%. Кратковременное погружение клубней в раствор препарата не только уменьшает процент заболевания, но и повышает жизнеспособность ростков. По наблюдению Уэбба (Webb, 1955), обработка глазков картофеля агриномином дала малый эффект, а обработка их фитомисином — очень большой. Клубни дали более жизнеспособные растения с обильным цветением и урожаем клубней на 15% больше, чем в контроле. Хорошие результаты при лечении табака, пораженного *Pseudomonas tabaci*, были получены Хеггстедом и Клейтоном (Heggsted a. Clayton, 1954). Авторы применяли раствор сульфат-стрептомицина, затем агриномицин и агристреп в концентрациях 200 мкг/мл. Этими растворами опрыскивались растения 2—3 раза в лето. В результате пораженных растений почти не было, а в контроле погибало свыше 30%. Эффективность антибиотиков была выше, чем эффективность медных препаратов. Прекрасные результаты при лечении табака антибиотиками получили Бич и Энгл (Beach a. Engle, 1955) в Пенсильвании. Они использовали фитомисин в концентрации 100 мкг/мл. Кирби (Kirby, 1955) лечил больные растения табака агриномином (100 мкг/мл) в смеси с фебрамом. Все авторы отмечают не только снижение процента пораженности растений, но и улучшение их роста, увеличение у них числа листьев, а также большее развитие корневой системы.

Антибиотики с успехом применяются при лечении декоративных растений. Робинзон, Старки и Дэвидсон (Robinson, Starkey a. Davidson, 1954) обрабатывали раствором стрептомицина, тетрациклина, неомицина, хлоромидецина и другими веществами зараженные бактериями хризантемы. Наилучшие результаты получались от применения первых трех препаратов. Антибиотики вводились через корни или в черенки. Обработанные растения не заболевали или же процент заболевания был очень мал, тогда как контрольные растения погибали полностью. Антибиотики уничтожали инфекцию внутри тканей растений (Pramer, 1955).

Лечение зерновых культур. Имеются попытки применить антибиотики при заболеваниях злаковых растений. Уэллен (Wallen, 1955) применял различные антибиотики в борьбе с ржавчиной пшеницы, вызываемой *Puccinia graminis* var. *tritici*. Наиболее эффективным в его опытах оказался актидион. Концентрации от 50 до 500 мкг/мл были хотя и токсичны для растений, но степень их поражения снижалась до 0—5%. При меньшей концентрации (25 мкг/мл) токсикоз не проявлялся, процент поражения был в пределах 50—60 при 100% заболевании в контроле.

Урожай пшеницы, обработанной антибиотиком, превышал урожай на необработанных делянках. Процент прорастания семян опытных растений был выше (более 90%), чем семян контрольных растений.

Лебен, Эрми и Кейт (Leben, Army a. Keitt, 1953) применяли антибиотик геликсин «В» в борьбе с заболеванием овса, вызываемым грибом *Helminthosporium victoriae*, и болезнью ячменя, вызываемой *Helminthosporo-*

rium sativum. Антибиотик заметно снижал пораженность растений. В контроле в условиях вегетационного опыта больных растений было 28—29%, в полевых условиях — 2%; при обработке препаратом в вегетационных сосудах вовсе не обнаружилось больных растений, а в полевых условиях их было не более 1%. Положительные результаты в лабораторных опытах были получены также и при использовании антибиотиков в борьбе с ржавчиной пшеницы (возбудитель *Tilletia foetens*), овса (возбудитель *Ustilago avenae*) и ячменя (возбудитель *Ustilago hordei*).

Генри и другие (Henry et al., 1952—1953) получали почти полное устранение заболевания ржавчиной у пшеницы путем ее обработки раствором актидиона в смеси с препаратом «Dixie clay». Еще лучшие результаты получались, когда актидион применялся в виде дуста с примесью «Dixie clay» и препарата «Каптан», который сам по себе не давал хороших результатов в борьбе с данным заболеванием.

Борьба с вирусными поражениями растений при помощи антибиотиков пока не дает положительных результатов. Имелись попытки применить различные антибиотические вещества против табачной мозаики табака (Schlegel, David a. Rawlins, 1954) и некоторых других вирусных заболеваний (Leben a. Fulton, 1952). Наблюдаемый иногда небольшой положительный эффект был обусловлен не подавлением вирусных частиц, а воздействием антибиотиков на растение-хозяина путем усиления его роста и повышения сопротивляемости тканей (Zaunmeyer, 1955).

Приведенные данные о применении антибиотиков в растениеводстве пока еще немногочисленны. Однако есть основания надеяться, что эти вещества при лечении растений окажутся не менее эффективными, чем при лечении животных и людей. Опыты показывают, что ряд антибиотиков уже теперь можно широко применять в сельском хозяйстве в борьбе с грибковыми и бактериальными заболеваниями древесных и травянистых растений.

Антибиотики по своему действию не уступают в ряде случаев самым современным антисептикам, а нередко превосходят их. Возможно, что в дальнейшем, с изучением условий и механизма действия, с усовершенствованием способов введения, антибиотики станут еще более эффективными препаратами.

Если антибиотики при введении в стебель растения устремляются в корневую систему, накапливаясь там в большей или меньшей концентрации, то такие препараты, по-видимому, могут быть эффективными в борьбе с корневыми поражениями, что имеет очень важное значение.

Не следует забывать и экономической стороны этого мероприятия.

В первое время, надо полагать, антибиотики будет целесообразней применять для наиболее ценных культур, преимущественно в садоводстве, в борьбе с заболеваниями плодовых и декоративных растений.

В этих случаях имеет значение не только стоимость данной обработки дерева, но и продолжительность периода, необходимого для выращивания плодоносящего экземпляра. Антибиотики менее вредны для здоровья человека, чем антисептики. Некоторая часть химических веществ при обработке антисептиками попадает внутрь растительных тканей, концентрируется в них, снижая в какой-то степени питательные и кормовые качества растений. Не исключается возможность, что некоторые элементы могут оказаться вредными для человека и животных.

Антибиотики более безопасны в этом отношении. Они не могут накапливаться в таких дозах, которые были бы токсичны для животных и человека. Можно подобрать такие антибиотики, которые вовсе безвредны. Некоторые антибиотики оказывают на растения активирующее влияние, повышая их прирост. Все это говорит о том, что антибиотикам следует уделить большее внимание, чем это делалось до сих пор.

ОБ ЭПИФИТНОЙ МИКРОФЛОРЕ

Разбирая вопросы взаимодействия микроорганизмов с высшими растениями, нельзя не коснуться эпифитной микрофлоры. Микробами-эпифитами называют организмы, которые обитают на поверхности зеленых частей вегетирующих растений, питаясь их выделениями.

Эпифитная микрофлора изучена довольно слабо. Мало исследован ее количественный и особенно качественный состав на разных растениях.

На поверхности надземных частей растений находятся различные представители микроорганизмов — бактерии, актиномицеты, грибы, дрожжи, водоросли и простейшие. Количество их может быть очень велико. Дуггели (Duggeli, 1904) насчитывал на поверхности семян злаков многие тысячи микроорганизмов. От 80 000 до 25 000 000 клеток бактерий и от 4000 до 7200 грибов в 1 г семян пшеницы обнаруживал Моргенталлер (Morgentaller, 1918). Автор отмечает, что на здоровых семенах грибов почти не имеется.

У прорастающих семян пшеницы насчитывается 60 000, а у непрорастающих — 13 000 000 клеток бактерий на 1 г зерна. Мак (Mack, 1936), Кент-Джонс и Эмос (Kent-Jones a. Amos, 1930), обследовав 21 образец семян пшеницы, привезенных из разных стран мира, обнаружили на поверхности 1 г семян от 8000 до 8 000 000 клеток бактерий. Густафсон и Парфейт (Gustafson a. Parfeitt, 1933) при подобном же обследовании насчитывали от 46 000 до 3 260 000 бактериальных клеток на 1 г семян пшеницы.

Микрофлору семян пшеницы на разных стадиях созревания — молочной, восковой и полной спелости исследовал Раутенштейн (1939). Результаты его наблюдений приведены в табл. 136.

Таблица 136

**Количественный и групповой состав микроорганизмов на семенах
созревающей пшеницы (число клеток в тыс. на 1 г семян)**

Сорт пшеницы	Стадия спелости	Всего микробов	Бактерий	Плесень	Актиномицетов	Дрожжей
Цезнум 0111 II-й категории	Молочная	8050	7250	150	650	0
	Восковая	5525	5275	225	25	0
	Полная	17 650	17 050	500	100	0
Цезнум 0111 I-й категории	Молочная	33 375	32 500	625	250	500
	Восковая	72 000	70 900	500	600	0
	Полная	41 500	41 250	250	0	0

Наиболее значительную группу среди обнаруженных микроорганизмов составляют бактерии. Дрожжи обнаруживаются не всегда.

По мере созревания семян число микробов на их поверхности увеличивается. Джэкс, Вильсон и Старк (James, Wilson a. Stark, 1946) насчитывали на 1 г семян пшеницы от 280 000 до 164 000 000 микроорганизмов. Не меньшее количество микробов находится на поверхности зеленых частей растений. Многие исследователи насчитывают от 49 000 до 6 300 000 эпифитов на 1 г ткани (Худяков, 1953; Thomas a. Hendricks, 1950; Stirling, 1951; James, 1955, и др.). По данным Кроулика и других (Kroulik, Burkey a. Wiseman, 1955), на 1 г ткани зеленых растений кукурузы, овса, клевера, люцерны, садовой травы и других число эпифитов

колеблется от 1 540 000 до 99 200 000. Эти количества меняются в зависимости от вида и возраста растений, а также от почвенно-климатических условий. Как правило, на поверхности молодых растений число эпифитов больше, чем на созревающих. В отношении семян отмечается обратная зависимость.

Наибольшую массу эпифитной микрофлоры составляют бактерии. Видовой состав бактерий весьма разнообразен, но доминирующая его часть относительно невелика. Почти все исследователи отмечают преобладающее развитие на растениях бактерий, окрашенных в желтый цвет и рассматриваемых как *Ps. herbicola*. Данный вид бактерий был описан Дуггели (Duggeli, 1904). Он установил, что эти бактерии доминируют над другими видами. Общее число их достигает 380 000 и более на 1 г ткани.

По наблюдению Воллера (Weller, 1929), *Ps. herbicola* на семенах пшеницы и ржи составляет 90—100% от всей бактериальной флоры. При прорастании семян в почве эти бактерии вскоре исчезают и появляются вновь к концу созревания. На вегетирующих растениях, по данным автора, обильно развиваются молочнокислые бактерии. На семенах ячменя и овса Воллер находил спороносные бактерии. Раутенштейн (1939 а, б) насчитывал среди бактерий, населяющих поверхность семян пшеницы, 75—98% *Ps. herbicola*. Кокки и сарцины встречаются в единичных случаях. Им было также обнаружено большое количество молочнокислых бактерий. Из грибной флоры Раутенштейн находил на семенах созревающих растений грибы *Cladosporium herbarum*, *Trichoderma koningii*, реже *Dematium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Oospora* и другие виды. Из актиномицетов наиболее часто встречались *A. globisporus*, *A. griseus*, а из дрожжей — виды из рода *Torulopsis*. Много было обнаружено термотолерантных и теплолюбивых форм бактерий. Большинство этих форм относилось к спороносным видам типа *Bac. mesentericus*. Они же развиваются и при температуре 17—20°.

Джэмс, Вильсон и Старк (1946) выделяют 2 типа эпифитных бактерий — тип А и тип Б. Представители типа А имеют желтую окраску колонии и рассматриваются как культуры одного и того же вида *Ps. herbicola*. Другой тип (Б) относится к бесцветным видам *Pseudomonas*. Из грибной флоры эти авторы находили на растениях *Acrostalagmus*, *Alternaria*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Botrytis*, *Cephalosporium*, *Fusarium*, *Torula*, *Monilia* и др. Среди них имелись и фитопатогенные виды — *Helminthosporium sativum*, *Hormodendron pallidum*, *H. viride*, *Alternaria tennis*, *Fusarium culmorum*, *Cladosporium herbarum*, *Septoria nodorum* и т. п.

О степени распространения и накопления бактерий *Ps. herbicola* Джэмс (James, 1955) приводит следующие данные. Из 200 обследованных образцов растений овса, ячменя и льна, растущих в разных районах Канады, более половины содержали этого микроба в количестве 100 000 и выше и около 15% — от 10 000 до 100 000 на 1 г ткани. Сравнительно небольшая часть образцов содержала их менее 10 000, а некоторые образцы были лишены этого вида бактерий.

Желтые формы бактерий обнаруживали в большом количестве на зеленых частях хлопчатника Кларк и др. (Clark, 1947).

Преобладание этих бактерий на других растениях отмечают многие исследователи (Burri, 1903; Mack, 1936; Thomas a. Hendriks, 1950, и др.).

Уоллас и Локхед (Wallace a. Lochhead, 1951) отмечают связь между эпифитной микрофлорой и ризосферной. Последняя по их мнению является промежуточной между почвенной и эпифитной микрофлорой.

Большое число растений было обследовано Худяковым (1953а). Он изучал передвижение бактерий-эпифитов с поверхности семян при их прорастании на проростки и далее на все органы растений вплоть до сформировавшихся и созревших семян. С разных сортов пшеницы им было выде-

лено более 20 видов микробов. Среди них оказалось три вида дрожжей, два вида грибов и остальные бактерии, из которых три культуры с желтым пигментом, три оранжевые или красные, одна культура с зеленым пигментом, а все другие — бесцветные. По его наблюдению каждый из этих видов являлся преобладающей формой на том или ином сорте семян.

При анализе предуборочных семян пшеницы (сорт Московская 2411), выросшей в Московской области, было обнаружено 97% бактерий *Ps. herbicola* и совсем не было обнаружено дрожжей и бесцветных бактерий *Ps. fluorescens*. На другом сорте пшеницы, выросшей рядом, при равных условиях было найдено 60% дрожжей и не было обнаружено бактерий *Ps. herbicola*.

Взаимное перекрестное заражение сортов пшеницы выделенными культурами показало, что последние не специфичны. Эпифиты одного сорта пшеницы, перенесенные на другой сорт, развивались так же хорошо, как и на проростках собственного растения. Худяков показал, что эпифитную микрофлору можно менять по усмотрению обработкой семян перед посевом соответствующей микрофлорой. Простерилизованные семена овса он обрабатывал культурами выделенных им эпифитных дрожжей и бактерий и высевал в открытом грунте.

На выросших растениях обнаруживались именно те микробы, которые искусственно внеслись с семенами (табл. 137). На контрольных растениях преобладали бактерии, обычные для этого вида.

Таблица 137

Влияние бактеризации семян на состав эпифитной микрофлоры овса

Организмы, внесенные с семенами	Число колоний в чашке	Дрожжи в %			Бактерии в %		
		№ 1 крас.	№ 2 мицел.	белые	<i>Ps. herbicola</i>	желто-зеленые	другие
Дрожжи красные № 1	80	80,8	0	6,2	0	0	5,0
Дрожжи мицелиальные № 2	107	1,8	90,6	2,8	0	0	4,6
<i>Bacterium sp.</i> желто-зелен.	132	5,3	4,5	14,4	7,5	65,1	3,0
Контрольные семена (без бактеризации)	84	2,3	2,3	9,5	80,9	0	4,6

Квасников и Сумневич (1953) обследовали в Средней Азии древесные породы — тополь, яблоню, грушу, вишню, клен, орех грецкий и др. и травянистые культуры — кукурузу, люцерну, хлопчатник, джугару, дыню, картофель, сахарную свеклу, капусту и др. Во всех случаях, на всех растениях обнаруживались в большом количестве молочнокислые бактерии. На дикорастущих растениях по наблюдению авторов, число этих бактерий было значительно меньшим. Чем ближе к населенным пунктам, тем больше молочнокислых бактерий поселяется на поверхности растений.

Кроулик с сотрудниками (Kroulik, Burkey a. Viseman, 1955) делит бактерии на хромогенные и бесцветные. Среди первых преобладает тип *Ps. herbicola*, среди вторых — бактерии типа молочнокислых — *Lactobacterium plantarum*.

В наших исследованиях объектами служили разные виды травянистых и древесных растений, произрастающих в средней полосе СССР. Определялось количество бактерий и грибов на поверхности листьев и ветвей. Так же, как и другие исследователи, мы выявляли сотни тысяч и миллионы клеток бактерий на грамм тканей. У разных растений преобладающая

эпифитная микрофлора различна по видовому составу. У одних растений преобладает *Ps. herbicola*, у других — иные виды рода *Pseudomonas* и *Bacterium*, иногда — молочно-кислые палочки. Нередко встречаются в большом количестве дрожжевые организмы из рода *Torula* (*T. rosea* или *T. alba*), а также из рода *Sporobolomyces* и *Mycotorula*.

Большое количество микроорганизмов обнаруживается на поверхности плодов. Исследования показывают, что на ягодах и фруктах обитают бактерии, грибы и дрожжи, встречаются актиномицеты и даже простейшие. Эпифитов находят как на диких, так и на культурных плодах.

Как и на других частях растений, на ягодах обнаруживается большое число бактерий, затем грибов и дрожжей. Число их достигает сотен тысяч и миллионов на 1 г ягод. Количество микробов меняется в зависимости от сорта и вида ягод, от степени их зрелости, от климатических и других внешних условий. Как правило, число их увеличивается по мере созревания ягод.

Меняется и количественное соотношение бактерий, дрожжей и грибов.

Наиболее хорошо изучена микрофлора ягод винограда. По данным Ахияняна (1952), общее количество микроорганизмов на поверхности виноградных ягод сорта «Кахет» колеблется от 3000 до 4 000 000 в 1 г в зависимости от района произрастания винограда (табл. 138).

Таблица 138

Распространение микрофлоры на поверхности ягод винограда
(по Ахияняну, 1952) (число клеток на 1 г ягод)

Район (Армянская ССР)	Дрожжи	Грибы	Бактерии
Аштаракский			
дер. Ошакан	20 850	4100	650 000
„ Воскеваз	75 000		296 000
Арташатский			
дер. Айзестан	4 008 600	123 000	7500
„ Юва	3500		60 000

Наличие столь большого количества микрофлоры на поверхности растений нельзя объяснить механическим занесением их из воздуха. Против этого свидетельствует скопление отдельных определенных видов. Последние безусловно развиваются и размножаются на поверхности растений. Следовательно, они находят там достаточное количество питательных веществ для массового размножения.

Растения, как отмечалось ранее, выделяют различные вещества — летучие и нелетучие — особыми железами или при гуттации. В капельках гуттации райграса обнаружен глютамин (Chibnall, 1939). Генкель (1946) наблюдал выделение листьями солончаковых растений вместе с жидкостью минеральных солей. Вигоров (1954) находил в каплях гуттации 7—9-дневных проростков пшеницы 1,8 мг/мл сухого вещества, содержащего 5—10 мг/мл аммонийного азота и 40—45 мг/мл фосфорных соединений. Автор отмечает, что интенсивность гуттации зависит от освещенности, влажности почвы, от наличия азота и других элементов питания. Внесение в почву аммонийных солей увеличивает выделение с каплями гуттации азотистых соединений. Одним из доказательств наличия органических веществ в гуттах является развитие в них микроорганизмов. По наблюдению автора, в капельках гуттации обильно развиваются грибы.

По данным Холодного (1944а, б, в), все или многие из органических

веществ, выделяемых растениями, используются микробами как источники питания.

Значение эпифитной микрофлоры в жизни растений весьма разнообразно. Среди эпифитной микрофлоры имеется много активаторов (*Ps. herbicola*, дрожжи и прочие), образующих биотические вещества — витамины, ауксины, фолиевую кислоту, тиамин, рибофлавин и другие соединения, а также организмы, образующие антибиотические вещества с резко выраженными антимикробными свойствами.

На поверхности листьев и стеблей растений обнаруживаются микро-организмы, образующие токсические вещества. Выявляются также в группе эпифитов паразитные и фитопатогенные формы.

Надо полагать, что продукты жизнедеятельности эпифитной микрофлоры так или иначе поступают в ткани растений, оказывая определенное действие на них.

Способность листьев поглощать различные вещества давно известна. На этом принципе разработаны методы внекорневой подкормки, а также способы введения веществ в целях изменения некоторых физиологических функций — опадения листьев, задержки цветения и др.

Установлено также, что растения могут поглощать через листовую поверхность различные микробные метаболиты, витамины, антибиотики и прочие соединения. Выше сообщалось, что эти вещества не только поступают в растения через листья, но что их можно вводить этим путем в больших количествах и для подкормки и в целях борьбы с бактериальными и грибными инфекциями.

Среди эпифитной микрофлоры имеется немало антагонистов, образующих антибиотические вещества, которые подавляют своих конкурентов, в том числе и фитопатогенных микробов. Развиваясь обильно на растениях, такие организмы могут выполнять защитные функции, устраняя или подавляя возбудителей инфекций, попадающих извне. Если практически можно будет изменять по усмотрению состав эпифитной микрофлоры на поверхности зеленых частей растений, создавать на них определенные ценозы антагонистов, то это может оказаться весьма ценным для практики растениеводства и плодоводства.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдония Н. С. Поступление питательных элементов в растение. «Химизация соц. земледелия», 1932, № 9—10, стр. 532.
- Аксаков С. Т. Замечания и наблюдения охотника как брать грибы, т. 5, 1896.
- Александрова Л. И. О природе и свойствах продуктов взаимодействия гуминовых кислот и гуматов полутороокисей. «Почвовед.», 1951, № 10, 604; 1954, № 9; «Учен. зап. ЛГУ», сер. геол.-почв., 1944, № 12, стр. 77.
- Алехин В. В. География растений. Учпедгиз. М., 1950.
- Альбицкая О. Н. О роли почвенных грибов в разложении растительных остатков и образовании воднорастворимых перегнойных веществ. Автореф. дисс., М., 1954.
- Андрюк Е. И. Микробиологическое исследование некоторых торфокомпостов. Дисс., автореф., Киев., 1954.
- Антипов-Каратаев И. Н., Келлерман В. В. и Хан Д. О. О почвенном агрегате и методах его исследования. Изд. АН СССР, М., 1948.
- Архипов В. В. О возможности уничтожения возбудителя сибирской язвы посевом культурных трав. «Ветерин.», 1951, № 3, стр. 33.
- Архипов В. В. К проблеме дезинфекции и дезинвазии почв путем культивирования растений. «Ветерин.», 1954, № 6, стр. 53.
- Аскарова С. Борьба с гоммозом хлопчатника с помощью антибиотиков. «Хлопководство», 1951, № 5, стр. 37.
- Аскарова С. Антиомидеты-антагонисты и использование их в борьбе с гоммозом хлопчатника. Дисс., Ташк., 1952.
- Африкян Э. К. Групповое распределение спорообразующих бактерий почвы. Изв. АН Арм. ССР, 1951а, № 12, т. IV; Состав бактериального населения в почвах под некоторыми культурами. ДАН Арм. ССР, 1951б, № 9, т. 14.
- Африкян Э. К. Эколого-географическое распространение некоторых групп спорообразующих бактерий в почвах Армении. Сб. Вопросы с/х и пром. микробиол., т. I, 1953, в. 1.
- Африкян Э. К. О закономерности эколого-географического распространения *Bac. mycoides* и *Bac. mesentericus* в свете межвидового антагонизма. Тр. Ин-та микробиол., т. III, 1954а, стр. 144.
- Африкян Э. К. Антагонистическое действие спорообразующих бактерий на культуру азотобактера. Тр. Ин-та микробиол., т. III, 1954б, стр. 154.
- Ахиян Р. М. Изучение биологии эпифитной микрофлоры винограда сорта «кахет». Дисс. Ереван, 1952.
- Ахромейко А. И. О выделении корнями растений минеральных веществ. Изв. АН СССР, 1936, стр. 215—254.
- Ахромейко А. И. и Шестакова В. А. Роль микроорганизмов в питании растений. Докл. на научн. конф. н.-техн. сов. М-ва с/х СССР, 18/VI 1954.
- Ахромейко А. И., Шестакова В. А. Роль микроорганизмов в питании древесных растений. Тр. конф. по прим. изотопов в микробиол., 1955, стр. 156.
- Бабак Н. М. Азотобактер в почвах Молдавии. Дисс., рукопись.
- Баранов В. И., Цейтлин С. Г. Содержание радиоактивных элементов в некоторых почвах СССР. ДАН СССР, 1941, № 4, т. 30.
- Барбер М. Устойчивые к антибиотикам варианты стафилококков. Сб. Адаптация у микроорганизмов, 1956, стр. 359.
- Барчинский Р. М. О стимуляторе прорастания паразита *Orobanchе cumara* Wallr. ДАН СССР, 1935, № 4, т. 11, стр. 306.
- Бачинская А. А. История развития культуры нового дрожжевого грибка *Saccharomyces paradoxus*. «Микробиол.», 1914, т. 1, стр. 231.
- Бачинская А. А. О строении и развитии азотобактера. Тр. Всес. ин-та с/х микроб., т. VI, 1935, стр. 3.
- Бачинская А. А., Кондратьева Т. М. Расы *Az. chroococcum* Beij. и *Az. unicapsulatae* п. sp., выделенные из почвы Заволжья. «Сов. бот.», 1941, № 5—6, стр. 94.

- Бейлин И. Заразиха на подсолнечнике и меры борьбы с ней. Краснодар, 1941.
- Белозерский А. Н. О составе протоплазмы клеток *Spirillum volutans* в зависимости от возраста культуры. «Микробиол.», 1941, т. 10, в. 2.
- Белозерский А. Н. О ядре у бактерий. «Микробиол.», 1944, т. 13, в. 1.
- Белозерский А. Н. О химической природе волютина. «Микробиол.», 1945, т. 14, в. 1.
- Бельтюкова К. О. О диапазоне действия препарата микроцид на фитопатогенные бактерии. «Микробиол. журн.», 1951, т. XIII, в. 3. Киев.
- Бельтюкова К. О., Кисель П. Изучение действия некоторых антибиотических веществ на возбудителей бактериозов растений. «Микробиол. журн.», 1950, т. 12, в. 1.
- Белякова Л. П. Правильные севообороты и плодородие почв. Почвы Вахшской долины. Тр. Вахшск. почв.-мел. ст. АН Тадж. ССР, 1947, стр. 917.
- Белякова Л. П. Изучение процессов разложения органических остатков в почве и закрепление образующихся продуктов разложения. Тр. Ин-та почвов. АН Тадж. ССР, т. II, 1953, стр. 117.
- Белякова Л. П., Паришкура Н. С. Влияние механического состава почв Вахшской долины на их плодородие. Тр. АН Тадж. ССР, т. XI, 1953, стр. 45.
- Березова Е. Ф. Бактериальный метод борьбы с грибными болезнями с/х растений; Бактеризация семян как метод борьбы с болезнями льна. «Микробиол.», 1939, т. VIII, вып. 2, стр. 186—197; 1939, т. VIII, в. 6, стр. 695.
- Березова Е. Ф. Микрофлора ризосферы льна. Тр. И-та микробиол., 1941—1945, стр. 70—97.
- Березова Е. Ф. Микрофлора корневой системы растений и методика ее изучения. Тр. Ин-та с/х. микробиол., т. 12, 1951, стр. 39.
- Березова Е. Ф. Взаимоотношения растений с микрофлорой почвы. «Агробиол.», 1953а, № 5, стр. 45.
- Березова Е. Ф. О роли микроорганизмов в питании растений. Сб. Роль микроорганизмов в питании растений, 1953б.
- Березова Е. Ф. О роли микроорганизмов в питании растений. Тр. пленума секции удобр. ВАСХНИЛ, 1953в, стр. 9.
- Березова Е. Ф. Современное состояние и задачи почвенной микробиологии. «Микробиол.», 1955, т. 24, в. 6.
- Билай В. И. Ядовитые грибы на зерне хлебных злаков. Изд. АН УССР, Киев, 1953.
- Билай В. И. Фузариин. Изд. АН УССР, Киев, 1955.
- Богопольский М. Д. Адсорбция бактерий низинным торфом. «Торф. дело», 1933, № 1, стр. 36.
- Богопольский М. Д. Ризосфера растений как биологический фактор видмирания коли-параколий бактерий. «Микробиол. журн.», 1948, т. 10, № 1.
- Богопольский М. Д. Исследование бактериостатических свойств почвы в отношении коли-параколий бактерий. «Микробиол. журн.», 1950, т. XII, № 4, стр. 67.
- Бойсен-Иенсен П. Ростовые гормоны растений. Пер. с англ., 1938.
- Болотов (по Прянишникову, 1952).
- Бордукова М. В. Новое в борьбе с фитофторой. «Сад и огород», 1947, № 9, стр. 162.
- Бродский А. Л. *Protozoa* почвы и их роль в почвенных процессах. Бюл. Ср. Аз. гос. ун-в., 1935, 20, стр. 54; Фауна простейших в почвах Памира. Бюлл. Ср.-Аз. гос. ун-в., 1945, 1, стр. 125.
- Буклин В. Н. Витамины. Москва, 1940.
- Буссенго. 1837, 1838 (см. Прянишников, 1945).
- Буткевич В. С. О бактериальном населении Каспийского и Азовского морей. «Микробиология», 1938, т. 7, стр. 1005.
- Бялосукня В. В. О питании высших растений в чистых культурах различными азотистыми соединениями. Изв. СПб. бот. сада, 1917, сб. I.
- Вавилов Н. И. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. М., 1919.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М., 1932.
- Ваксман С. А. Гумус М., 1937. Пер. с англ.
- Ваксман С. А. Антагонизм микробов и антибиотические вещества. М., 1947.
- Васильков Б. П. Изучение шляпочных грибов в СССР. 1953.
- Верзилов В. Ф. Биологические основы применения стимуляторов роста при пересадке древесных растений. Дисс. М., 1953.
- Вериго А. Б. Определение содержания эманации радия в атмосфере воздуха. Тр. Радиевого ин-та АН СССР, т. 4, 1938.
- Веркман С., Вильсон П. Физиология бактерий. М., 1954.
- Вернадский В. И. Изотопы и живое вещество. ДАН СССР, серия А, 1926.
- Вернадский В. И. Очерки геохимии. М., 1927.
- Вернадский В. И. О концентрации радия живыми организмами. ДАН СССР, серия А, № 2, 1929.
- Вернер А. Р., Юркина В. И. Роль β -веществ роста в фиксации азота азотобактером. Уч. зап. СГУ. Биол. сер., т. 1, 1938, в. 2.

- Вернер А. Р., Юркина В. И. Роль β -веществ роста в фиксации азота азотобактером. Уч. зап. СГУ, т. 1, 1939, стр. 3.
- Ветштейн. 1898. Цит. по Красильникову, 1938а.
- Вигоров Л. И. О выделениях веществ проростками пшеницы при гуттации. «Природа», 1954, № 2, стр. 106.
- Виленский Д. Г. Почвоведение. М., 1954.
- Вильямс В. Р. Лекции по почвоведению. Избр. соч. Изд. АН СССР, 1950.
- Вильямс В. Р. Общее земледелие с основами почвоведения. 1931.
- Вильямс В. Р. Почвоведение, земледелие с основами почвоведения, 1947.
- Вильямс В. Р. Почвоведение, 1947, стр. 328—355.
- Вильямс В. Р. Почвоведение. Избр. соч. М., 1949.
- Виноградов А. П. Геохимия живого вещества. Изд. АН СССР, М., 1932.
- Виноградский С. Н. Микробиология почвы. Изд. АН СССР, 1952.
- Власюк П. А. Действие ядерных излучений на растения. Тр. сессии АН СССР, ОБН, 1—5, 1955.
- Власюк П. А., Мензон В. Д. Об участии микроорганизмов в питании растений. Изв. АН СССР, Сер. биол., 1955, № 3, стр. 49.
- Волкова О. Ю. Антибактериальные свойства лечебных грибов и условия их формирования. «Микробиол.», 1952, т. 21, в. 2.
- Воробьева и Щепетильникова. 1936 (по Красильникову и Мирчинк, 1955).
- Воронин М. С. О так называемой микоризе. Зап. Петерб. Ак. наук, 1866.
- Воронин М. С. Микологические исследования. 1869.
- Высоцкий Г. Н. Микориза дубовых и сосновых семян. «Лесопром. вест.», 1902, 29, стр. 504.
- Высоцкий Г. Н. Учение о влиянии леса на изменение среды его произрастания и на окружающее пространство. М., 1950.
- Вулли Д. Учение об антиметаболитах. 1954.
- Галахов Н. Н. Грибы-колосовики. Бюлл. геофиз. и фенол. РОИМ, 1929, № 3, стр. 60.
- Гамалея Н. Ф. Биологические процессы разрушения бактерий. М.—Л., 1934.
- Гартман М. Общая биология. М., 1931 (пер. с немец.).
- Гедройц К. К. К вопросу о почвенной структуре и сельскохозяйственном ее значении. Изв. Гос. ин-та оп. агроном., 1926, т. 4, в. 3.
- Гедройц К. К. Положение вопроса о структуре почв. Тр. Сов. секц. МАП, 1933а.
- Гедройц К. К. Учение о поглотительной способности почв. М., 1933б.
- Гейер, 1882. См. Fred et al., 1932.
- Геллер И. О влиянии растения на окислительно-восстановительный потенциал почвы. ДАН СССР, 1953, т. 89, № 3.
- Гельцер Ф. Ю. Значение микроорганизмов в образовании перегноя и прочности структуры почвы. М., 1940.
- Генкель П. А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения, М., 1946.
- Герbart О. Г. Про причины пригнічення азотобактера у ризосфері пшениці. Научн. зап. Львовск. гос. ун-в., сер. биох., в. 6, 1952, стр. 48.
- Герчик Ф. Бактериофаговый лизис без образования бактериофага. «Чехосл. биол.», 1945, т. 1, стр. 159.
- Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. Изд. АН СССР, М., 1949.
- Гиляров М. С. Почвенная фауна и задачи почвенной зоологии. Изв. АН СССР, 1953, № 8, стр. 12.
- Глазовская М. А. Влияние микроорганизмов на процессы выветривания первичных минералов. Изв. АН Каз. ССР, 1950, т. 86, стр. 60.
- Глаубер (см. Прияшников, 1945).
- Глушенко И. Е., Элленгорн Я. Е., Афанасьева А. С. и Жиронкин И. М. К вопросу о возникновении и развитии растительных клеток. Тр. Ин-та генетики АН СССР, № 20, 1953.
- Гойман Э. Инфекционные болезни растений. М., 1954.
- Голлербах М. М. и Полянский В. И. Пресноводные водоросли и их изучение, в. 1. Общ. часть, Изд. АН СССР, 1951.
- Голодковский Л. П. и Голодковский Л. Л. Корневая система люцерны и плодородие почв. Союз НИХИ, Ташкент, 1937.
- Голомодова Т. И. Еще о взаимной токсичности для растений водных вытяжек из них. «Агробiol.», 1954, № 2, стр. 125.
- Голубинский И. О. О взаимовлиянии пылевых зерен разных видов при совместном выращивании в искусственных условиях. ДАН СССР, 1946, т. 53, № 1.
- Голубинский И. О. О взаимном влиянии семян при прорастании. «Природа», 1950, № 10, стр. 58.
- Гордягин А. Я. Растительность Татарской республики. Ч. 1. Природа края, Казань, 1922, стр. 163.
- Горленко М. В. Болезни растений и внешняя среда. М., 1950.
- Горленко М. В. Бактериальные болезни растений. М., 1953.

- Горленко М. В. Хищные грибы. «Природа», 1956, № 3.
- Горленко М. В., Воронкевич И. В., Чумаевская М. А. Бактерии-сапрофиты как возбудители болезней растений. «Агробиол.», 1953, № 3, стр. 55.
- Горшков П. А. Влияние минеральных удобрений на превращение органического вещества почвы. «Сов. агроном.», 1940, № 1.
- Горюнова С. В. Химический состав и прижизненные выделения сине-зеленой водоросли *Oscillatoria splendida* Grew. Изд. АН СССР, М., 1950.
- Гостев В. С. Биохимические основы медицинской бактериологии. М., 1951.
- Грачева Н. П. Направленная изменчивость кишечной палочки. «Агробиол.», 1945, № 3, стр. 136.
- Гребинский С. О. Физиолого-биохимические особенности горных растений. «Усп. совр. биол.», 1944, т. 18, в. 2; «Биохимия», 1941, т. 6, стр. 253.
- Гребинский С. О. и Каплан С. М. Применение комбинации ростовых веществ для укоренения черенков. ДАН СССР, 1948, 60, № 1, стр. 157.
- Гримм О. Насекомые и их значение в сельском хозяйстве. «Природа», 1950, № 5.
- Губарев Е. М. Бактериохимия. Киев, 1952.
- Гуринович Е. С. Антагонистические взаимоотношения почвенных и некоторых фитопатогенных микроорганизмов. Дисс., 1953.
- Гусев М. И. Разложение органических веществ в почве и влияние их на физические и физико-химические свойства их. «Химиз. соцземл.», 1940, № 5.
- Давыдов П. Применение миколитических бактерий в борьбе с американской мучнистой росой крыжовника. Докл. ВАСХНИЛ, в. 9, 1951, стр. 35.
- Дагис И. К. Опыты по применению стимуляторов роста и микроэлементов для повышения урожайности культурных растений. Изв. АН Латв. ССР, 1954, № 7 (84).
- Дайнеко Л. Синтез и обмен гормонов в животном организме. Уч. зап. Перм. пед. ин-та, в. 5, 1939.
- Данилов Д. Н. Географическое размещение урожаев грибов. «Сов. бот.», 1943, № 2, стр. 38; «Бот. журн.», 1949, № 2, стр. 167.
- Дараселия Н. К. К вопросу о биологическом методе борьбы с болезнями чая и цитрусовых. Бюлл. Ин-та чая, 1949, № 3, стр. 88.
- Дараселия Н. К. Развитие азотобактера в ризосфере чайного куста. «Почвоведение», 1950, № 1, стр. 35—38.
- Девятин В. А. Витамины. М., 1948.
- Демиденко. 1928 (цит. по Красильникову, 1940а, б).
- Детинова Л. 1937 (см. Мейсель, 1950).
- Дианова Е. В., Ворошилова А. А. Поглощение бактерий почвой и влияние его на микробиологическую деятельность. «Научно-агроном. журн.», 1925, № 2, стр. 520.
- Диканская Э. М. Образование рибофлавина микроорганизмами. Дисс., 1951.
- Дин А. и Хиншельвуд С. Наблюдения над адаптацией бактерий. Адаптация у микроорганизмов, 1956, стр. 42.
- Догель В. А. Общая протистология. «Сов. наука», 1951.
- Долгов С. И. О формах и состояниях почвенной влаги. «Почвовед.», 1946, № 7.
- Доросинский А. М. К вопросу о роли микроорганизмов в корневом питании растений. Сб. трудов плен. сек. удобр. ВАСХНИЛ, 1953, стр. 19.
- Доросинский А. М. и Лазарев Н. М. Роль микроорганизмов в корневом питании растений. «Агробиол.», 1949, № 4, стр. 39—45.
- Дояренко Тр. 1-го Мендел. съезда, 1909 (цит. по Исаковой, 1934).
- Драгунов С. С. Сравнительное исследование почвенных и торфяных гуминовых кислот. «Почвовед.», 1948, № 7.
- Дробков А. А. Биологическая роль естественных радиоактивных элементов. «Усп. совр. биол.», 1951, т. 31, в. 1.
- Дьякова Е. Влияние питания на содержание каротина в кормовых травах. Доклады ВАСХНИЛ, в. 6, 1945.
- Дэви, 1813 (по Прянишникову, 1952).
- Дюбо Р. Бактериальная клетка. М., 1948.
- Егорова А. А. Термофильные бактерии в Арктике. ДАН СССР, 1938, № 8, 647.
- Еленкин А. А. Сине-зеленые водоросли. Изд. АН СССР, М., 1936.
- ✓ Елин В. Л. Изменчивость микробов. М., 1954.
- Ермольева З. В. Пенициллин. М., 1946.
- Жуковский П. М., Медведев Ж. Значение световой энергии и каротиноидов для развития бесполого и полового поколений в растительном мире. «Усп. совр. биол.», 1948, т. 26, в. 14; ДАН СССР, т. 64, № 1.
- Захарьянц И. Л., Горбачева З. И., Зглинская Н. А. 1950 (по Овчарову, 1955).
- Зедниг Г. Ростовые вещества растений. 1955 (пер. с нем.).
- Зильбер Л. А. Парамунитет. М., 1928.
- Зильбер Л. А. О природе вирусов и их происхождении. «Микробиол.», 1953, т. 22, стр. 81.

- Зиновьева Х. Т. Влияние ризосферы некоторых с/х растений на азотобактер. «Микробиол. журн.», 1950, т. XII, 84, стр. 81.
- Зонн С. В. Влияние леса на почву. Изд. АН СССР, М., 1954.
- Зонн С. В. Биогеоценологический метод и его значение для изучения роли биологических факторов в почвообразовании. «Почвовед.», 1955, № 6, стр. 136.
- Зырин Н. Г. Гумин органического вещества почвы. «Вестн. МГУ», 1954, № 1.
- Иерусалимский Н. Д. Азотное и витаминное питание микробов. М., 1949.
- Изабеллянский М., Соболева Р. К вопросу об антагонизме микробов. «Журн. эпидем. и микроб.», 1934, № 3, стр. 96.
- Израильский В. П. Бактериальные болезни растений. М., 1952.
- Израильский В. П. и др. Клубеньковые бактерии и нитрагин. 1933.
- Имшенецкий А. А. Строение бактерий. Изд. АН СССР, М., 1940.
- Имшенецкий А. А. Изменяемость и селекция микроорганизмов. Тр. конф. по направл. изменчив. и селекц. Изд. АН СССР, М., 1950.
- Иоффе А. З. Токсичность грибов на перезимовавших в поле злаках. Дисс., 1950.
- Исакова А. А. К вопросу о взаимоотношениях между высшими растениями и микроорганизмами. Изв. АН СССР. Отд. мат. наук, 1934, стр. 993.
- Исакова А. А. К вопросу о влиянии внешних условий на изменение активности ризосферы растений. Изв. АН СССР, Отд. мат. наук, 1935, стр. 1147.
- Исакова А. А. Распространенность азотобактера в ризосферах субтропических культур. Тр. Ин-та физ. раст., т. 1, 1935, в. 2.
- Исакова А. А. К вопросу о воздействии бактериориз на растения и об его сущности. Тр. Ин-та физ. раст. Т. II, в. 1, 1936.
- Исакова А. А. О влиянии бактерий ризосферы на развитие растений. Изв. АН СССР, 1939, № 5, стр. 838.
- Исакова А. А. Об отборе корнями растений специфической микрофлоры. Тр. Ин-та физ. раст. АН, т. III, 1940, в. 2.
- Исакова А. А. и Андреева. К вопросу о выделении азотистых веществ корнями бобовых (люпин) и превращение их при наличии бактерий. ДАН СССР, 1938, т. XVIII, № 2, стр. 101—103.
- Ишереков В. Почвенные растворы. Уч. зап. Казанск. ун-в., т. 77, 1910, № 4—6.
- Казанский А. Ф. К микрофлоре Новой Земли. Тр. поляр. ком. АН СССР, 1930, в. 7.
- Казарев, 1907 (цитировано по Новоградскому а).
- Калина Г. П. Вегетативная гибридизация и направленная изменчивость, Киев, 1953.
- Калиненко В. О. Окисление аммиака и синтез белка в чистой культуре *Nitrosomonas europaea*. ДАН СССР, 1953 а, т. 92, № 2.
- Калиненко В. О. Органическое питание *Nitrosomonas europaea*. ДАН СССР, 1953б, т. 92, № 1; т. 91, № 6.
- Каменский Ф. М. Материалы для морфологии и биологии *Monotropa*. Зап. Новорос. о-ва естеств., 1883, в. 2, стр. 8.
- Каменский Ф. О симбиотическом соединении мицелия грибов с корнями высших растений. Тр. СПб. о-ва естеств., 1886, 17, стр. 34.
- Канивев И. И. Роль микрофлоры и корневых систем плодовых пород и виноградной лозы в повышении доступности элементов питания. Изв. ФАН Молд. ССР, 1951, №1, в. 4.
- Карбонэ Д. и Арнауди К. Иммуитет у растений. М., 1937.
- Карпинская Н. С. К вопросу о поглощении бактерий в почве. Научно-агр. журнал, 1925, № 3, стр. 587.
- Качинский Н. А. Корневые системы растений в почвах подзолистого типа. Тр. Моск. обл. с/х. оп. ст., вып. 7, М., 1925.
- Качинский Н. А. Почва, ее свойства и жизнь. Изд. АН СССР, М., 1956.
- Качинский Н. А., Вадюнина А. Ф. и Корчагина З. А. Опыт агрофизической характеристики почв на примере Центрального Урала. Изд. АН СССР, М., 1950.
- Кашкин П. Н. Антибиотики и их практическое использование, 1952.
- Квасников Е. И. и Сумневич М. Г. Молочнокислые бактерии в эпифитной микрофлоре растений Средней Азии. «Микробиол.», 1953, т. 22, в. 3, стр. 367.
- Квашина Е. Фузариоз пшеницы в Азово-Черноморском крае. Изв. Ростовск. ст. зап. раст., 1938, № 9, стр. 35.
- Келлер Б. А. Основы эволюции растений. Изд. АН СССР, М., 1948.
- Келли А. Микотрофия у растений. М., 1952.
- Клечетов А. Н. Повреждение льна при бессеменных посевах грибом *Thielaviopsis basicola*. «Н. агроп. журн.», 1926, стр. 27.
- Клинковский М. и Келлер Г. Перспективы применения антибиотиков в практике защиты растений. «Журн. общ. биол.», 1956, т. 17, № 3.
- Козлова Е. И. Выявление закономерностей изменения микрофлоры степных почв при облесении. Дисс., 1953.
- Кокин А. Я., 1948 (цит. по Сухорукову, 1952).
- Колосов И. И. и Ухина С. Ф. О роли корневой системы в усвоении минеральных веществ растениями. «Физиол. раст.», 1954, т. 1, № 1.
- Колотова, 1940 (по Виленскому, 1954).

- Комаров В. Л. Учение о виде у растений. Изд. АН СССР, М., 1940.
- Комов (по Прянишникову, 1952).
- Кон М. и Моно Ж. Специфическое угнетение и индукция биосинтеза ферментов. Сб. Адаптация у микроорганизмов, 1956, стр. 208.
- Конюкотина А. Г. Изменения клубеньковых бактерий при их продолжительном совместном культивировании с *Vas. mycoides*. Тр. инст. с/х. микробиол., т. VIII, 1927, в. 3.
- Конюкотина А. Г. Биологический фактор изменчивости клубеньковых бактерий. «Арх. биол. наук», 1936, т. 43, в. 2—3.
- Конюченко Е. В. Лизис возбудителя вилта хлопчатника, вызываемый некоторыми миксобактериями. «Микробиол.», 1937, т. 6, в. 6.
- Конюнова М. М. Проблема почвенного гумуса и современные задачи его изучения. Изд. АН СССР, М., 1951.
- Конюнова М. М. Проблема гумуса в новейшей литературе. «Почвовед.», 1953, № 12.
- Конюнова М. М. Гумус главнейших типов почв СССР, его природа и пути образования. «Почвовед.», 1956, № 3, стр. 18.
- Конюнова М. М. и Бельчикова Н. П. Опыт характеристики природы почвенных гуминовых кислот с помощью спектрофотометрии. ДАН СССР, 1950, т. 72, № 1.
- Константинов Н. М. Влияние углекислоты на рост и развитие растений. М., 1950.
- Коренько А. И. Биологический метод распознавания микобактерий. ДАН СССР, Нов. сер., 1939, т. 23, № 2.
- Коренько А. И. Отчет СТАЗР Союз НИХИ. Ташкент, 1940.
- Коренько А. И. Влияние корневых выделений растений на развитие клубеньковых бактерий. «Микробиол.», 1942, т. XI, в. 3.
- Коренько А. И., Артомонова О. И. и Летунова С. В. Образование и сохранение антагонистических веществ актиномицетов в почве. «Микробиол.», 1955, т. 24, в. 5.
- Коржинский С. Флора Восточно-Европейской России. Ч. 1, 1892.
- Косиков К. В. Направленное изменение свойств микроорганизмов под влиянием препаратов, полученных от родственных штаммов. Тр. Ин-та генет., № 18, 1950, стр. 189.
- Косиков К. В. Генетика дрожжей, Изд. АН СССР, М., 1954.
- Космачев А. Е. Термофильные актиномицеты. «Микробиол.», 1953, т. 22, в. 6.
- Космачев А. Е. Термофильные актиномицеты и их антагонистические свойства. Дисс., 1955.
- Коссович П. Клевороутомление почвы. «Журн. опытно. агроп.», 1905, т. 6, стр. 515.
- Костычев П. А. Образование и свойства перегноя. Тр. СПб. о-ва естеств. Отд. ботаники, 1889.
- Костычев П. А. Обработка и удобрение чернозема. Сб. статей, 1892.
- Костычев П. А. Избр. труды Изд. АН СССР, М., 1951.
- Костычев С. П., Шелоумова А. и Шулгина О. Микробиологическая характеристика южных почв. I. Азотный режим почв Южного берега Крыма. Тр. с/х. ин-та, т. 1, 1926, стр. 5.
- Костычев С. П. Физиология растений. М., 1933.
- Котелев В. В. Значение микрофлоры почвы в передвижении и усвоении фосфора растениями при его очаговом внесении (методом P^{32}). Изв. Молд. ФАН СССР, 1955, № 1, стр. 9.
- Котелев В. В. и Гарковенко А. И. Поступление фосфора в клетки микроорганизмов и передача его растениям (методом P^{32}). Изв. Молд. ФАН СССР, 1954, № 1, стр. 15.
- Кочерженко Е. И. и Снегирев Д. П. Влияние задерживающих рост веществ на морозоустойчивость лимона. Бюлл. по культ. влаж. субтроп., 1946, № 14—15.
- Кравков С. П. Почвоведение. М., 1937.
- Кравков С. П. Материалы по изучению продуктов разложения органических веществ и процессов закрепления их в почвах. М., 1938.
- Крамаренко Л. Е. Бактерицидность клеточного сока как один из факторов, обуславливающих сортовую устойчивость хлопчатника к гоммозу. Докл. ВАСХНИЛ, в. 2, 1949, стр. 36.
- Красильников Н. А. Микробы кишечника морской свинки *Oscillospira Guilliermondii* и *Metabacterium polyspora*. «Микробиол. журн.», 1928, т. 8, стр. 247.
- Красильников Н. А. Строение и развитие *Pontothrix longissima* (*Chlamydothrix longissima* Molisch.). Бесцв. водоросли из группы *Schizophyceae*. Докл. АН СССР, 1932а, стр. 243.
- Красильников Н. А. О половом процессе у бактерий. «Вест. микробиол., эпид. и паразит.», 1932б, т. XI, вып. 3.
- Красильников Н. А. К вопросу о половом процессе у бактерий. Изв. АН СССР, Сер. ест. наук СССР, 1932в, стр. 1329.
- Красильников Н. А. История развития азотобактера в связи с проблемой полиморфизма. «Микробиол. журн.», 1932 г. т. 12, стр. 16.
- Красильников Н. А. Расообразование у *Sporobolomyces philippii* n. sp. Изв. АН СССР, 1933, стр. 1469.

- Красильников Н. А. Образование рас у *Saccharomyces cerevisiae*. Изв. АН СССР, 1934а, стр. 335.
- Красильников Н. А. Влияние корневых выделений на развитие азотобактера и других почвенных микробов. «Микробиол.», 1934б, т. 3, в. 3.
- Красильников Н. А. О половом процессе у дрожжей. «Микробиол.», 1935, т. 4, стр. 121.
- Красильников Н. А. Очаговое распространение микроорганизмов в почве. Изв. АН СССР, сер. биол., 1936, стр. 18.
- Красильников Н. А. Лучистые грибки и родственные им микроорганизмы. Изд. АН СССР, М., 1938а.
- Красильников Н. А. Видовая чувствительность у *Actinomycetales* к радону. «Микробиол.», 1938б, т. 7, в. 6.
- Красильников Н. А. Влияние почвенных бактерий на рост пшеницы. «Микробиол.», 1939а, т. 8, в. 5.
- Красильников Н. А. Бактерицидное действие актиномицетов. «Микробиол.», 1939б, т. 8, в. 6.
- Красильников Н. А. Влияние бактерий на рост изолированных корней растений. «Микробиол.», 1939в, т. 8, в. 8.
- Красильников Н. А. Микрофлора ризосферы и ее влияние на рост и урожай растений. «Химиз. соц. земл.», 1940а, № 7, стр. 36.
- Красильников Н. А. О влиянии микроорганизмов на рост растений. «Микробиол.», 1940б, т. 9, в. 4.
- Красильников Н. А. О микробиологических процессах в ризосфере растений. «Пробл. сов. почвов.», 1940в, № 11, стр. 159.
- Красильников Н. А. Изменчивость клубеньковых бактерий. «Микробиол.», 1941а, т. 10, в. 4.
- Красильников Н. А. Определитель лучистых грибков. Изд. АН СССР, М., 1941б.
- Красильников Н. А. Изменчивость клубеньковых бактерий. ДАН СССР, 1941в, т. 31, № 1.
- Красильников Н. А. Индивидуальная изменчивость у микроорганизмов. Изв. АН СССР, 1943, т. IV, № 1.
- Красильников Н. А. Бактериальная масса почв. «Микробиол.», 1944а, т. 13, в. 4.
- Красильников Н. А. Фитогормональное действие почвенных бактерий. ДАН СССР, 1944б, т. 45, № 2.
- Красильников Н. А. Влияние растительного покрова на микробный состав почвы. «Микробиол.», 1944в, т. 13, в. 5.
- Красильников Н. А. Биологические методы борьбы с фитопатогенными микробами. «Микробиол.», 1944г, т. 13, в. 1.
- Красильников Н. А. Микробиологические основы бактериальных удобрений. Изд. АН СССР, М., 1945а.
- Красильников Н. А. Прививка новых свойств вирулентности клубеньковым и некоторым не клубеньковым бактериям. «Микробиол.», 1945б, т. 14, в. 4.
- Красильников Н. А. Микрофлора разлагающихся корней и ее специфика. «Почвовед.», 1945в, № 2, стр. 131.
- Красильников Н. А. Стимуляция полового процесса продуктами жизнедеятельности бактерий. «Микробиол.», 1945г, т. 14, стр. 137.
- Красильников Н. А. Бактерицидность растительного сока. Реф. н.-иссл. раб. ОБН АН СССР, 1945д, стр. 146.
- Красильников Н. А. Антагонистические свойства микроорганизмов. «Журн. общ. биол.», 1947а, т. 8, № 1.
- Красильников Н. А. Понятие о виде у бактерий. «Микробиол.», 1947б, т. 16, в. 5.
- Красильников Н. А. Распространение и активность азотфиксаторов. «Агробиол.», 1947в, № 5, стр. 56.
- Красильников Н. А. Микробиологические факторы плодородия почв. «Агробиол.», 1949а, № 2, стр. 49.
- Красильников Н. А. Роль микроорганизмов в выветривании горных пород. «Микробиол.», 1949б, № 18, в. 6.
- Красильников Н. А. Определитель бактерий и актиномицетов. Изд. АН СССР, М.-Л., 1949в.
- Красильников Н. А. Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. Изд-во АН СССР, 1950.
- Красильников Н. А. Усвоение корнями растений продуктов жизнедеятельности микробов. ДАН СССР, 1951а, т. 29, № 5.
- Красильников Н. А. Применение антибиотиков при некоторых заболеваниях растений. ДАН СССР, 1951б, т. 79, № 6.
- Красильников Н. А. О внутри- и межвидовом антагонизме у микроорганизмов. ДАН СССР, 1951в, т. 77, № 1.
- Красильников Н. А. Выделение ферментов корнями растений. ДАН СССР, 1952а, т. 87, № 2.

- Красильников Н. А. Роль микроорганизмов в дополнительном питании растений. «Усп. совр. биол.», 1952б, т. 33, в. 3.
- Красильников Н. А. Микроорганизмы и плодородие почв в свете учения В. Р. Вильямса. «Агробiol.», 1952в, № 6, стр. 57.
- Красильников Н. А. О строении и развитии стрептококков. Тр. Ин-та микробиол. АН СССР, II, 1952 г., стр. 33.
- Красильников Н. А. Микробы-антагонисты и антибиотические вещества в растениеводстве. Изв. АН СССР, 1953а, № 2, стр. 49.
- Красильников Н. А. Инактивация антибиотиками токсина, образуемого грибом *Botrytis cinerea*. ДАН СССР, 1953б, т. 90, № 6.
- Красильников Н. А. Микроорганизмы и плодородие почв. Изв. АН СССР, сер. биол., 1954а, № 2, стр. 14.
- Красильников Н. А. О неклеточных формах у микроорганизмов. «Усп. совр. биол.», 1954б, т. 37, в. 1.
- Красильников Н. А. Образование и накопление антибиотических веществ в почве. ДАН СССР, 1954в, т. 94, № 5.
- Красильников Н. А. Почвенно-климатические факторы изменчивости бактерий. Изв. АН СССР, сер. биол., 1955а, № 5, стр. 32.
- Красильников Н. А. Индуцированная изменчивость у бактерий. «Усп. совр. биол.», 1955б, т. 40, в. 2.
- Красильников Н. А. О классификации актиномицетов, продуцирующих антибиотики. Тр. Межд. совещ. по антибиотикам, М., 1955в.
- Красильников Н. А. О сущности бактериальных удобрений. Тр. совещ. по бакт. удобр. (в печати)
- Красильников Н. А. Микрофлора скальных пород и азотфиксирующая ее деятельность. «Успехи совр. биол.», 1956б, т. 41, в. 2.
- Красильников Н. А., Бехтерева М. Н. Применение метода флюоресцентной микроскопии для распознавания живых и мертвых клеток актиномицетов. «Микробиол.», 1956, т. 25, в. 3, стр. 273.
- Красильников Н. А., Гаркина Н. Р. Микробиологические факторы утомления почв. «Микробиол.», 1946, т. 4, в. 2, стр. 109—114.
- Красильников Н. А., Дробков А. А., Широков О. Г., Шевякова Н. И. О действии радиоактивных элементов на развитие клубеньковых бактерий и азотобактера. Микрорезультаты. Тезисы докл. Всес. совещ. по микрорезм. Рига, 1955.
- Красильников Н. А., Коренько А. И. Бактерицидность растительного сока. Рефер. научно-иссл. раб. за 1945а. Изд-во АН СССР.
- Красильников Н. А., Коренько А. И. Прирост растительной массы в связи с количеством клубеньковых бактерий на корнях бобовых растений. Рефер. научно-иссл. раб. за 1945б. Изд. АН СССР.
- Красильников Н. А. и Коренько А. И. Влияние не клубеньковых бактерий на рост и азотфиксацию клевера. Рефер. научно-иссл. раб. за 1945 в. Изд. АН СССР.
- Красильников Н. А. и Коренько А. И. Влияние клубеньковых бактерий на азотфиксацию клевера в условиях стерильных культур. «Микробиол.», 1946а, т. XV, вып. 4, стр. 279—283.
- Красильников Н. А. и Коренько А. И. Влияние не клубеньковых бактерий на рост и азотфиксацию бобовых растений. «Микробиол.», 1946б, т. XV, вып. 5, стр. 417—421.
- Красильников Н. А., Коренько А. И. и Гаркина Н. Р. Фильтрующие формы бактерий в почве. Рефер. научно-иссл. раб. за 1945. Изд. АН СССР.
- Красильников Н. А., Коренько А. И., Никитина Н. И., Скрябин Г. К. О специфике межвидового антагонизма как принципа распознавания, подразделения видов у микроорганизмов. ДАН, 1951, в. 9, т. LXXVII.
- Красильников Н. А., Коренько А. И. и Мирчинк Т. Г. О токсикозе подзолистых почв. Изв. АН СССР. Сер. биол., 1955, № 3, стр. 34.
- Красильников Н. А., Котелев В. В. Влияние почвенных бактерий на усвоение растениями соединений фосфора. ДАН СССР, т. 110, № 5, 1956.
- Красильников Н. А., Крисс А. Е., Литвинов М. А. Микробиологическая характеристика ризосферы культурных растений. «Микробиол.», 1936а, т. V, вып. 1, стр. 87—98.
- Красильников Н. А., Крисс А. Е., Литвинов М. А. Влияние корневой системы на микроорганизмы почвы. «Микробиол.», 1936б, т. 5, в. 27.
- Красильников Н. А., Кублицкая М. А. Микробные токсины и антитоксины в образовании хлороза у виноградной лозы. ДАН СССР, т. 110, № 4, 1956.
- Красильников Н. А., Кучаева А. Г. Взаимное и распространение антибиотиков в растениях при внекорневом введении их. ДАН СССР, 1955, т. 95.
- Красильников Н. А., Мирзабекян Р. О. и Аскарова С. Применение антибиотиков при некоторых заболеваниях у растений. ДАН СССР, 1951, т. 79, № 8.
- Красильников Н. А. и Никитина Н. И. Влияние разлагающихся корней на состав микрофлоры в почве. «Почвовед.», 1945, № 2.
- Красильников Н. А. и Никитина Н. И. Влияние продуктов жизнедеятель-

- ности бактерий на активность антибиотиков. «Микробиол.», 1951, т. 20, стр. 217.
- Красильников Н. А., Разницына Е. А. Бактериальный метод борьбы с фузариозом семян сосны. «Агробиол.», 1946, № 5—6, стр. 109.
- Красильников Н. А., Рыбалкина А. В., Габриэлян М. С., Кондратьева Т. М. К микробиологической характеристике почв Заволжья. Тр. комис. по ирриг. АН СССР, 1934, в. 3.
- Красильников Н. А., Худякова Ю. А., Бирюзова В. И. Жгутиковый аппарат у азотобактера в электронном микроскопе. Тр. Ин-та микробиол. АН СССР, 1952, стр. 44.
- Крисс А. Е. Энзимная природа бактериофага. «Усп. совр. биол.», 1944, т. 17, стр. 273.
- Крисс А. Е. Микроорганизмы тундровых полярно-пустынных почв Арктики. «Микробиол.», 1947, т. 16, в. 5.
- Крисс А. Е., Коренько А. И., Мигулина В. М. Клубеньковые бактерии в Арктике. «Микробиол.», т. 10, 1941, в. 1.
- Крылов А. В. Реш. совещ. по теории и практике примен. стимулятор. и гербицид. Изд. АН СССР, М., 1954.
- Кублановская Г. М. Об использовании антиомикотозов-антагонистов против фузариозного увядания хлопчатника. «Микробиол.», 1950, т. 21, в. 3.
- Кублановская Г. М. К вопросу о биологическом методе борьбы с фузариозным увяданием хлопчатника. Изв. АН Узб. ССР, 1953, № 5, стр. 16; «Хлопководство», 1953, № 2, стр. 41.
- Кублановская Г. М., Бранлова Н. В. О роли антибиотических веществ сока хлопчатника в иммунитете его к увяданию. «Микробиол.», 1954, т. XXIII, в. 5.
- Кублицкая М. А. Паразитарный хлороз виноградной лозы в Средней Азии. Дисс., 1955.
- Кудлай Д. Г. Изменчивость микробов кишечной группы. М., 1954.
- Кудрина Е. С. Влияние гуминовой кислоты на некоторые микроорганизмы. Дисс., 1949.
- Кудрявцев В. И. К вопросу о полиморфизме бактерий группы почвенных. Изв. АН СССР, 1932, № 9, стр. 301.
- Кудрявцев В. И. Систематика дрожжей. Изд. АН СССР, М., 1954.
- Кудряшов Б. А. Биологические основы учения о витаминах. М., 1948.
- Кузин А. М. Химия и биохимия патогенных микробов. М., 1946.
- Кузина В. П. О роли люцерны в оздоровлении почвы от возбудителя вертициллового увядания хлопчатника. Сб. труд. Союз НИХИ, 1951, стр. 221.
- Кузина В. П. Микрофлора почв хлопково-травопольных севооборотов и ее значение в плодородии орошаемых светлых сероземов Голодной степи. Дисс., 1955.
- Куликовская М. Д. Влияние азотобактера на динамику азота и некоторые группы микроорганизмов в почве. Дисс., 1955.
- Культиасов М. В. Материалы по изучению испарения и корневой системы сообщества весенних эфемеров. Бюлл. Ср.-Аз. гос. ун-ва., 1925.
- Кун Р. Вещества, стимулирующие оплодотворение и определяющие пол у растений и животных. «Усп. совр. биол.», 1941, т. 14.
- Купревич В. Ф. Физиология больного растения. Изд. АН СССР, М., 1947.
- Купревич В. Ф. Внеклеточные ферменты корней высших автотрофных растений. ДАН СССР, 1949, т. XVIII, т. 5, стр. 953—956.
- Курсанов Л. И. Микология. М., 1940.
- Курсанов А. Л. Адсорбция ферментов дрожжевыми клетками. «Биохимия», 1944, т. 9, в. 5, стр. 273.
- Курсанов А. Л. Значение изотопов и других новейших методов исследования в биологии для решения вопросов сельского хозяйства. Вестн. АН СССР, 1953, № 12, стр. 26; Изв. АН СССР, 1954, № 1, Сер. биол.
- Курсанов А. Л., Исаева Е. В. и Потапенко В. Н. Адсорбция ферментов тканями высших растений. «Биохимия», 1946, т. II, № 5.
- Курсанов А. Л., Крюкова Н. Влияние географического фактора на активность пероксидазы в растениях. «Биохимия», 1945, т. 10, в. 2.
- Куртесов А. Известкование почв и поражение зерна пшеницы фузариозом. «Химиз. соц. земл.», 1940, № 1, стр. 59.
- Лазарев Н. М. Экологическая микробиология и изучение почвенного плодородия. Тр. Ин-та с/х. микробиол. за 1941—1945 гг., стр. 5.
- Лазарев Н. М., Доросинский Л. М. О роли микроорганизмов в питании растений в условиях водных культур. Тр. Ин-та с/х. микробиол., 1953, т. 13, стр. 67.
- Лебедев А. Ф. Почвенные и грунтовые воды. Изд. АН СССР. М., 1936.
- Лебедев А. Ф. Об ассимиляции углерода сапрофитами. Изв. Донск. Гос. ун-ва., 1921, № 3, стр. 25.
- Лебедев Д. В. Поиски антибиотиков среди высших растений. «Природа», 1948, № 6, стр. 62—63.
- Лебедев С. И. Физиологическая роль картофеля в растениях. Киев, 1953.

- Левинская Т. В. и Малышева М. С. К характеристике микробиологических процессов в почвах Мурманска. «Арх. биол. наук», 1936, т. 43, стр. 145.
- Либих Ю. Химия в приложении к земледелию и физиологии. М., 1936.
- Лилли Б. и Барнет И. Физиология грибов. 1953.
- Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М., 1953.
- Логвинова З. В. Влияние органо-минеральных удобрений на урожай растений. «Химиз. соц. землед.», 1939, № 6.
- Лысенко Т. Д. Агробиология. М., 1948.
- Лысенко Т. Д. Агробиология. М., 1952.
- Лысенко Т. Д. Новое в науке о биологическом виде. М., 1952.
- Лысенко Т. Д. О почвенном питании растений и повышении урожайности с.-х. культур. М., 1954.
- Лысенко Т. Д. Почвенное питание растений — коренной вопрос науки земледелия. М., 1955.
- Любименко В. Н. Курс общей ботаники. Берлин, 1923.
- Любименко В. Н. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.-Л., 1935.
- Любич Ф. П. Взаимодействие корневых систем разных видов деревьев при совместном произрастании. «Агробиол.», 1955, № 1, стр. 112.
- Магрю К. Симбиоз у орхидей и у картофеля. 1949.
- Мазелайтис И. В. Взаимосвязь съедобных грибов с сообществами высших растений. Дисс., 1952.
- Макаров Б. Н. Динамика газообмена между почвой и атмосферой. «Почвоведение», 1952, № 3, стр. 271.
- Макаров Б. Н. Дыхание почвы. «Природа», 1953, № 9, стр. 81.
- Малек И. Споруляция бацилл. «Чехосл. биол.», 1953, № 2.
- Малек И. О делении бактерий. «Чехосл. биол.», 1954, т. 2, № 1.
- Малек И. Неравноценность клеток бактерий при делении. «Чехосл. биол.», 1955, т. 3, № 3.
- Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. М., 1941.
- Максимов Н. А. Ростовые вещества, природа их действия и практическое применение. «Усп. совр. биол.», 1946, т. 22, в. 2.
- Матвеев М. И. и Овчаров К. Е., 1949 (цит. по Овчарову, 1955).
- Мацков Ф. Ф. Стимуляторы роста как микроудобрения. ДАН СССР, 1954, т. 95, № 6.
- Машковцев М. Материалы к изучению изреживания всходов риса. Тр. Центр. оп. рис. ст., вып. 6, 1934, стр. 27.
- Медвиньска Л. Минивисть группы *Bac. mesentericus* и проба нової класифікації. «Микроб. журн. АН УССР», 1946, т. VIII, № 2.
- Мейсель М. Н. Функциональная морфология дрожжевых организмов. Изд. АН СССР, 1950.
- Мейсель М. Н. О биологическом действии ионизирующих излучений на микроорганизмы. Изд. АН СССР, М., 1955.
- Мейсель М. Н. и др. Об использовании микроорганизмами летучих биокаталитических веществ. ДАН СССР, 1946, т. 53, стр. 577.
- Мешков М. В. Вещества, активизирующие рост микроорганизмов в корневых выделениях растений. «Журн. общ. биол.», т. 13, 1952, № 1.
- Мешков М. В. Корневые выделения растений. Тр. конф. по почв. микробиол., 1953, стр. 285.
- Мининов А. (см. Красильников, 1940).
- Минина Е. Г. К вопросу о кислотности корневых выделений. Изв. Биол. ин-та при ПГУ, 1927, т. V, вып. 6, стр. 233—258.
- Мирзакбян Р. О. Действие микробов-антагонистов и их антибиотических веществ на ряд возбудителей бактериозов сельскохозяйственных культур. Докл. ВАСХНИЛ, в. 5, 1952, стр. 34.
- Мирзакбян Р. О. Микробы-антагонисты и их антибиотические вещества в борьбе с фитопатогенными микробами. Изв. АН СССР. Сер. биол., 1953, № 2, стр. 67; № 6, 1955, стр. 10.
- Мирзакбян Р. О. Антибиотики как средство для обеззараживания черенков от внутренней инфекции. «Агробиол.», 1955, № 2, стр. 130.
- Мирчик Т. Г. О грибах, вызывающих токсичность дерново-подзолистой почвы различной степени окультуренности. «Микробиол.», т. 26, 1956, стр. 78.
- Митрофанов (см. Пешков, 1955).
- Митчисон Д. Экология туберкулезных бактерий, устойчивых к стрептомицину и изониазиду. Сб. Адаптация у микроорганизмов, 1956, стр. 386.
- Михалева В. И. Об антагонизме между актиномицетами и клубеньковыми бактериями. Докл. ВАСХНИЛ, в. 11, 1951, стр. 23.
- Мишустин Е. Н. Микробиологическая характеристика почв в связи с их окультуренностью. «Микробиол.», 1945, т. VII, вып. 9—10, стр. 1022—1035.
- Мишустин Е. Н. Термофильные микроорганизмы почвы и причины, вызывающие их распространение. «Микробиол.», 1945б, т. 14, в. 4; т. 16, 1947, в. 2.

- Мишустин Е. Н. Распространение вариантов *Vac. mycoides* в почвах Советского Союза. Рефер. и-иссл. раб. за 1945в. Отд. биол. наук, стр. 147.
- Мишустин Е. Н. Лабильная часть почвенной микроструктуры. «Почвовед.», 1945 г., № 2, стр. 122.
- Мишустин Е. Н. Эколого-географическая изменчивость почвенных бактерий. Изд. АН СССР, 1947.
- Мишустин Е. Н. 1938 (цит. по Рудакову, 1949 и 1951).
- Мишустин Е. Н. Термофильные микроорганизмы в природе и практике. Изд. АН СССР, М., 1950а.
- Мишустин Е. Н. Микориза древесных растений и степное лесоразведение. Вестн. АН СССР, 1950б, № 2, стр. 48.
- Мишустин Е. Н. Почвенная микробиология и ее очередные задачи. Тр. Ин-та микробиол. АН СССР, вып. 1, стр. 1—75, 1951; Микробиологические процессы и структура почвы. «Природа», 1951, № 11, стр. 27—38.
- Мишустин Е. Н. Закон зональности и учение о микробных ассоциациях почвы. «Усп. совр. биол.», 1954, т. 37, вып. 1, стр. 1.
- Мишустин Е. Н. Микроорганизмы и плодородие почвы. Изд. АН СССР, М., 1956.
- Мишустин Е. Н. и Пушкинская О. И. Роль микробиологического фактора в образовании почвенной структуры. «Микробиол.», т. XI, в. 3, 1942.
- Мишустин Е. Н. и Перцовская М. И. Микроорганизмы и самоочищение почв. Изд. АН СССР, М., 1954.
- Мишустин Е. Н. и Тимофеева А. Г. Смена микрофлоры при процессе разложения органических остатков в связи с развитием в почве *Vac. mycoides*. «Микробиол.», 1944, т. 13, в. 6.
- Мишустина И. Е. Олигонитрофильные микроорганизмы. Дисс., 1953.
- Модель Л. М. Биология и биохимия туберкулезных микобактерий. Изд. АН СССР, М., 1952.
- Моренова В. Н., Кузина А. М., Доман Н. Г., Демина С. Е. Сб. Меченые атомы в исследованиях питания растений и применение удобрений. М., 1955.
- Муромцев С. Н. Изменчивость микроорганизмов и проблема иммунитета. М., 1953.
- Мурри И. К. Проблема витаминов в растениеводстве. «Биохимия культ. раст.», 1948, № 8, стр. 304.
- Надсон Г. А. О действии радия на дрожжевые грибки в связи с общей проблемой влияния на живое вещество. «Вестн. рентг. и радиол.», 1920, т. 1, в. 1.
- Надсон Г. А. Экспериментальное изменение наследственных свойств микроорганизмов. Изд. АН СССР. М. — Л., 1935.
- Надсон Г. А. и Красильников Н. А. Об обратимости развития у дрожжей *Saccharomyces paradoxus* Batschin. «Микробиол. журн.», 1926, т. 1, в. 5, стр. 115.
- Надсон Г. А. и Рохлина Э. Я. О действии рентгеновских лучей на протоплазму ядра и хондриом растительной клетки. «Вестн. рентг. и радиол.», 1931, т. 10, стр. 9.
- Надсон Г. А. и Рохлина Э. Я. Радиорасы дрожжей и их практическое значение. «Вестн. рентг. и радиол.», 1932, т. XI, стр. 240.
- Надсон Г. А. и Филиппов Г. С. О влиянии рентгеновых лучей на половой процесс и образование мутантов у низших грибов. «Вестн. рентг. и радиол.», 1926, т. 3, в. 6.
- Надсон Г. А. и Филиппов Г. С. О возбуждающем действии ультрафиолетовых лучей на развитие дрожжевых и плесневых грибов. «Вестн. рентг. и радиол.», 1927, т. 5, стр. 425.
- Надсон Г. А. и Филиппов Г. С. Об образовании новых стойких рас микроорганизмов под влиянием рентгеновых лучей. Рентгенраса *Sporobolomyces*. «Вестн. рентг. и радиол.», 1932, т. X, стр. 275.
- Надъярный Ф. Некоторые данные к изучению корневых систем трав и травосмесей. «Сов. агроном.», 1939, № 5, стр. 49.
- Наумов. Болезни сельскохозяйственных растений. 1940 (изд. 1); 1952 (изд. 2).
- Нахимовская М. И. Антагонизм между актиномицетами и почвенными бактериями. «Микробиол.», 1937, т. 7, в. 2; «Микробиол.», 1948, т. 17, в. 1.
- Нахимовская М. И. *Pseudomonas aurantiaca* nov. sp. «Микроб.», т. XVII, 1948, стр. 58—65.
- Никишкина П. И. Действие органо-минеральных удобрений на плодородие почвы. «Почвовед.», 1948, № 4.
- Николук В. Влияние корневой системы хлопчатника на почвенных простейших. ДАН Узб. ССР, 1949.
- Новогрудский Д. М. Невидимые формы видимых бактерий. Микробиология, т. 2, 1933, в. 4; т. 3, 1934, в. 4.
- Новогрудский Д. М. О фильтрующихся формах азотобактера. «Микробиол.», 1935, т. 4, в. 2.
- Новогрудский Д. М. О *Pyronema confluens* и ее взаимоотношениях с почвенными микроорганизмами. Бюлл. Моск. о-ва исп. прир., 1936а, т. 55, в. 6.
- Новогрудский Д. М. Антагонистические взаимоотношения у микробов и биологич-

- ческие методы борьбы с грибковыми заболеваниями культурных растений. «Усп. совр. биол.», 1936б, т. 5, в. 3.
- Новогрудский Д. М. Исследования по способности почв поглощать бактерии. «Микробиол.», 1936в, т. 5, в. 3; 1937, т. 6, в. 5.
- Новогрудский Д. М. Микололитические бактерии из рода *Pseudomonas*. Изв. АН Казах.ССР, сер. микроб., 1949а, в. 1, стр. 18.
- Новогрудский Д. М. В. Р. Вильямс и почвенная микробиология. «Агробiol.», 1949б, № 4, 48.
- Новогрудский Д. М. Микрофлора скальных пород и примитивных почв Терской Ала-Тау. Тр. Ин-та геогр. АН СССР, в. 65, 1950а.
- Новогрудский Д. М. Внутривидовые и межвидовые взаимоотношения почвенных микроорганизмов и некоторые вопросы применения бактериальных удобрений. Изв. АН Казах. ССР, сер. почв., 1950б, в. 6, стр. 109.
- Новогрудский Д. М., Кононенко Е. В. и Рыбалкина А. В. Изменение бактерий после внесения их в почву. Изв. АН СССР, 1936, № 1, стр. 1089.
- Нокс Р. Влияние температуры на образование адаптивных ферментов, развитие микробов и лекарственную устойчивость. Сб. Адапт. у микроорг., 1956, стр. 283.
- Образцова А. А. Микроорганизмы ризосферы в батумских красноземах. Изв. АН СССР, 1936, № 1, стр. 255.
- Образцова А. А. Об эффективности азотобактера. Тр. Горьк. с.-х. ин-та, т. IV, 1943, стр. 21.
- Образцова А. А. Азотобактер в почве, в ризосфере и его роль в развитии с.-х. растений. Дисс., 1950.
- Овчаров К. Е. Витамины в жизни растений. Изд. АН СССР, М., 1955.
- Опарин А. И. Направленность действия ферментов в живой клетке. Тр. Моск. дома учен. и ин-та биохим. АН СССР, 1940, в. 4—5.
- Опарин А. И. Действие ферментов в живой клетке. Сб. раб. по физиол. раст., 1941.
- Опарин А. И. и Каден С. Б. Превращение β -амилазы в прорастающих семенах пшеницы. «Биохимия», 1945, т. 10, в. 1.
- Опарин А. И. и Юркевич В. В. Об адсорбции ферментов дрожжевыми клетками. ДАН СССР, 1949, т. 66, № 2 стр. 247.
- Осипова А. М. и Юферова М. Д. К вопросу об экзосмосе сульфат- и фосфат-ионов из корневых выделений. Изв. Биол. ин-та Перм. госунив., 1926, № 10.
- Павличенко Т. К., 1937 (цит. по Саввинову и Панковой, 1942).
- Павлович Д. Я. Распространение азотобактера в почвах Латвийской ССР. Дисс., 1953.
- Палладин В. Н. Физиология растений. М.—Л., 1924.
- Пантош Д. Основные формы ризосферных бактерий пшеницы, их взаимоотношения с растениями. Автореф. дисс., 1955.
- Парфенова Е. И. Исследование примитивных горнолуговых почв на диоритах хребта Магншо. Тр. Ин-та почвов. АН СССР, т. 34, 1950, стр. 49.
- Перетц Л. Г. Значение нормальной микрофлоры для организма человека. М., 1955.
- Перетц Л. Г. и Славская Е., 1934 (см. Перетц, 1955).
- Перетц Л. Г., Грязнов Н. И. и Агibalова Г. И., 1948 (цит. по Перетц, 1955).
- Перитурин, 1911—1912 (цит. по Audus, 1953).
- Персиян С. А. Поглощение воднорастворимых органических веществ почвой. Уч. зап. ЛГУ, сер. геол.-почв., в. 12, 1944, стр. 50.
- Петербургский А. В. Адсорбционные процессы в почве и корневое питание растений. Изв. Тимир. с.-х. акад., 1954, в. 3, стр. 25.
- Петерсон Н. В. Изменчивость клубеньковых бактерий. Дисс., 1953.
- Петерсон Н. В. Выращивание клубеньковых бактерий в фильтратах других видов бактерий. «Микробиол.», 1955, т. 24, стр. 275, в. 3.
- Петренко Г. Я. Производственное значение препаратов азотобактера. Тр. Ин-та зерн. хоз. нечерн. полосы СССР, в. 14, 1949, стр. 45.
- Петренко Г. Я. О специфических местных расах клубеньковых бактерий и азотобактера. Сб. тр. плен. секц. добр. ВАСХНИЛ, 1953, стр. 84.
- Петров Г. Г. Об усвоении растениями в стерильных условиях азота, нитратов, аммиачных солей и аспарагина. Изв. Моск. с.-х. ин-та, 1912, № 18, стр. 3.
- Петросян А. П., Нариян Л. А. и Карагулян С. А. Распространенность азотфиксирующих бактерий в ризосфере хлопчатника и люцерны. Микробиол. сб. АН АрмССР, в. 4, 1949, стр. 13.
- Петросян А. П. Экология клубеньковых бактерий. Дисс., 1956.
- Петрушева Н. И. Исследование антагонистических свойств актиномицетов по отношению к фитопатогенным грибам. «Микробиол.», 1953, т. 22, в. 5.
- Пешков М. А. Цитология бактерий. Изд. АН СССР, М., 1955.
- Пидопличко Н. М. Грибная флора грубых кормов. Киев, 1953.
- Пирожков Е. В. Очистим сады от вредителей. «Сад и огород», 1950, № 5.

- Поллак М. Стадийность в образовании адаптивных ферментов. Сб. Адапт. у микроорганиз., 1956, стр. 234.
- Поляков И. М., 1949 (цит. по Овчарову, 1955).
- Поляков И. М. и Тумакова А. А. Накопление токсина при развитии гриба *Deuterophoma tracheiphila*. Докл. ВАСХНИЛ, 1954, № 3, стр. 43.
- Пonomарева В. В. О реакциях взаимодействия фульвокислот с гидроокисями оснований. «Почвовед.», 1949, № 11, стр. 32.
- Пonomарева В. В. Влияние жизнедеятельности дождевых червей на создание устойчивой в эрозийном отношении структуры дерновоподзолистой почвы. Авторефер. дисс. М., 1951.
- Пonomарева В. В. О сущности и географических закономерностях подзолообразования. «Почвовед.», 1956, № 3, стр. 31.
- Попов М. Стимулирование на растения с радиоактивными вещества. «Природа» (Болгария), 1956, № 2, стр. 56.
- Попова Т. Е. Некоторые закономерности влияния корневой микрофлоры винограда на его развитие. ДАН Узб ССР, 1954, № 7, стр. 53; 1954, № 5, стр. 61.
- Пошман А., 1809 (по Прянишникову, 1952).
- Прохоров М. И. К изучению направленной изменчивости у бактерий. «Агробиол.», 1950, № 2.
- Прянишников Д. Н. Опыты с фосфатами, относящиеся к вопросу о корневых выделениях. 1905 г. Юбил. сб. 1928а, стр. 328.
- Прянишников Д. Н. К вопросу о корневых выделениях в связи с клевероутомлением. Юбил. сб. I. II, 1928б, стр. 445.
- Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений и в земледелии СССР. Изд. АН СССР, М., 1945.
- Прянишников Д. Н. Питание растений. Избр. соч., т. I, «Агрохимия», 1952.
- Псарев Г. М., Веселовская Х. А. О влиянии некоторых синтетических веществ на развитие зародышевых корней у озимой пшеницы. ДАН СССР, 1947, 56, № 9, стр. 373.
- Работнова И. Л. Приоритет русского микробиолога А. Ф. Лебедева в открытии способности гетеротрофных бактерий усваивать CO_2 . «Микробиол.», 1950, т. 19, стр. 275.
- Разницына Е. А. Образование бактериями ростовых веществ группы ауксина. ДАН СССР, 1938, т. 18, стр. 353.
- Разницына Е. А. Бактериальный метод борьбы с грибными заболеваниями сеянцев сосны. «Микробиол.», 1942, т. II, в. 3.
- Разницына Е. А. Микроорганизмы в почвах Вахшской долины и их роль в плодородии почв. Тр. Вахш. почв.-мелиор. ст. АН Тадж. ССР, 1947, стр. 173.
- Райнер М. и Нелсон-Джонс В. Роль микориз в питании деревьев. М., 1949 (пер. с англ.).
- Ракитин Ю. В. Проблема стимуляции растений в связи с задачами сельского хозяйства. «Усл. совр. биол.», 1953, т. 36, № 3, стр. 289.
- Ракитин Ю. В., Овчаров К. Е. Влияние аденина и никотиновой кислоты на рост и плодоношение хлопчатника. ДАН СССР, 1948, т. 61, № 5.
- Ратнер Е. И. Минеральное питание растений и поглощательная способность почв. Изд. АН СССР, М.—Л., 1950.
- Ратнер Е. И. Питание растений и применение удобрений. Изд. АН СССР, М., 1955.
- Ратнер Е. И., Колосов И. И. Корневое питание растений и новые методы его исследования. «Природа», 1954, № 10.
- Ратнер Е. И., Самойлова С. А. Внеклеточная фосфатазная активность корней. «Физиол. раст.», 1955, т. 2, № 1, стр. 30.
- Ратнер Е. И. и Доброхотова И. Н. О возможной роли витаминов, продуцируемых почвенными микроорганизмами в корневом питании растений. «Физиол. раст.», 1956, т. 3, в. 2.
- Раутенштейн Я. И. Самонагревание пшеницы, и роль микроорганизмов в этом процессе. «Микробиол.», 1939а, т. 8, в. 5.
- Раутенштейн Я. И. Микробиологические процессы при послеуборочном дозревании, сушке и хранении пшеничного зерна комбайновой уборки. «Микробиол.», 1939б, т. VIII, № 2, стр. 211.
- Раутенштейн Я. И. Изменчивость *Vacc. mycoides*. «Микробиол.», 1946, т. XV, в. 4.
- Раутенштейн Я. И. Бактериофагия. Изд. АН СССР, 1955.
- Ремезов Н. П. Почвы, их свойства и распространение. М., 1952.
- Ремпе Е. Х. Микрофлора корневой системы при выращивании растений в водных культурах. Тр. Ин-та с.-х. микробиол., т. XII, 1951, стр. 56.
- Ремпе Е. Х. Основные факторы накопления и отбора микроорганизмов в зоне корневой системы высшего растения. Дисс., 1952.
- Рихтер Н. Н., Вернер А. В. Опыт учета флоры грибов в почвах нижневолжского края. Журн. оп. агрон. Юго-Вост., № 9, 1931, в. 1.
- Родэ А. А. Почвенная влага. Изд. АН СССР, М., 1952.
- Родыгин М. Н. Фитонциды в сельском хозяйстве. «Природа», 1955, № 6, стр. 102.

- Ромейко И. Н. Микробиологические исследования ризосферы хмеля. Дисс., 1954.
- Ротмистров М. Н. Анаэробное брожение целлюлозы и направленная изменчивость его возбудителей. Дисс., 1950.
- Рохлина Э. Я. Влияние радона на хлорофиллоносную клетку. «Вест. рентг. и радиол.», 1930, т. 8, в. 5—6.
- Рохлина Э. Я. Биологическое действие радона в связи с влиянием среды и физиологическим состоянием организма. Дисс., 1954.
- Рубашов А. Б. К вопросу о генезисе водопроходной структуры и роли ее в плодородии. «Почвоведение», 1949, № 3, стр. 145.
- Рубенчик Л. И. Об изменчивости клубеньковых бактерий. Докл. на конф. по с.-х. микробиол. в Ленинграде, 1953а.
- Рубенчик Л. И. Микробиологические процессы в почве и пути управления ими. Сб. Вопросы примен. бакт. удобр., 1953б, стр. 7.
- Рубенчик Л. И. и Ройзин М. Б. Влияние связанного азота на азотобактер. Тр. научн. конф. по бактериол. и изменч. микроб. Киев, 1936.
- Рубенчик Л. И. и Ройзин М. Б. Влияние связанного азота на азотобактер. Сб. Минливость микробиз и бактериофага. Киев, 1939.
- Рубенчик Л. И., Ройзин М. Б. и Белянский Ф. М. Адсорбция бактерий в соленых водоемах. «Микробиол.», 1934, № 3, в. 1.
- Рубин Б. А. Роль обмена веществ во взаимоотношениях организма и среды. Изв. АН СССР, сер. биол., 1950, № 6.
- Рудаков К. И. Образование гумуса в процессе развития растений. Тр. юбил. сесс., посвящ. 100-лет. рожд. В. В. Докучаева. Изд. АН СССР, 1949, стр. 236—244.
- Рудаков К. И. Микроорганизмы и структура почвы. 1951 г.
- Рудаков К. И., Биркель М. Р. Развивающееся растение, микроорганизмы и прочная структура почвы. «Микробиол.», 1949, т. XVIII, вып. 6, стр. 545—548.
- Рунов Е. В., Еникеева М. Г. Влияние опада древесно-кустарниковой растительности на микрофлору черноземных почв сухой степи. «Микробиол.», 1955, т. 24, в. 1, стр. 48.
- Ружичка (см. Пешков, 1955).
- Рыбалкина А. В. О токсических веществах в почвах и их действии на почвенные бактерии. «Микробиол.», 1938а, т. VII, в. 8, стр. 917.
- Рыбалкина А. В. Микроколонии и фильтрующиеся формы у *Azotobacter chroococcum*. «Микробиол.», 1938б, т. 7, стр. 1066.
- Рыбалкина А. В. Выживаемость культур *Azotobacter chroococcum* в торфе. «Микробиол.», 1938в, т. 7, в. 8.
- Рыжков В. Л. Систематика вирусов в современной литературе. «Микробиол.», 1952, т. 21, стр. 438.
- Рэссель Э. Почвенные условия и рост растений. 1933; 1955.
- Сабинин Д. А. Минеральное питание растений. Изд. АН СССР, М.—Л., 1940.
- Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. Изд. АН СССР, М.—Л., 1955.
- Саввинов Н. И., Панкова Н. Корневая система растительности целинных участков степей Заволжья и новый метод ее изучения. Сб. пам. Вильямса, 1942, стр. 177.
- Самохвалов Г. К. Новое об углеродном питании растений. Харьк., 1952.
- Самцевич С. А., Корецкая З. М. и Визир А. П. Влияние лесной растительности на микрофлору черноземных почв Черного леса, т. 1, 1949, стр. 152.
- Самцевич С. А., Корецкая З. М. и Соснягова Г. А. Микрофлора ризосферы дуба. Праці інституту лісівн. АН УРСР, т. 3, 1952, стр. 184.
- Сахаров П. П. Наследование приобретенных свойств. М., 1952.
- Сейкетов Г. Ш. Антагонистические свойства почвенных грибов из рода *Trichoderma* и использование их в борьбе с ризоктониезом картофеля. Автореф. дисс., 1951.
- Селибер Г. Л. Гетеротрофный способ питания автотрофных организмов. «Природа», 1944, № 3, стр. 45.
- Семенов-Тянь-Шанский А., 1910 (см. Красильников, 1938).
- Сердобольский И. П. Химия почв. Изд. АН СССР, М., 1953.
- Сидоренко А. И. Влияние некоторых видов бактерий на урожай яровой пшеницы и овса. «Сов. агроп.», 1940а, № 11—12, стр. 98.
- Сидоренко А. И. Развитие азотобактера в ризосфере с.-х. растений. «Микробиол.», 1940б, т. IX, вып. 2, стр. 153—158.
- Сидоренко А. И. О взаимодействии с.-х. растений с азотобактером. Научн. зап. Харьк. с.-х. ин-та, I, 1940в, стр. 176.
- Симаков В. Н. Изучение поглощения органических веществ почвами. Тр. Ленингр. отд. ВУУАА, в. 51, 1938.
- Симаков В. Н. К вопросу о поглощении органических веществ почвами. Уч. зап. ЛГУ, № 71, сер. геол.-почв. наук, 1944, стр. 33, вып. 12.
- Симакова Т. Л. Доступность бактериям азотистых веществ, поглощенных клетчаткой и лигнином. Уч. зап. ЛГУ, серия геол.-почв. наук, вып. 12, 1944, стр. 113.
- Сисакян Н. М. Ферментативная активность протоплазмальных структур. Изд. АН СССР, М., 1951.

- Сисак'ян Н. М. Биохимия обмена веществ. Изд. АН СССР, М., 1954.
- Слонимский П. Специфическая связь между образованием адаптивных ферментов и цитоплазматическими мутациями. Сб. «Адаптация у микроорганизмов», 1956, стр. 127.
- Смалый В. Т. Исследование влияния микроорганизмов на прорастание семян и рост кок-сагыза. «Микробиол. журн.», 1951, т. VIII, в. 1, Киев.
- Смалый В. Т. Утворення гетероауксину в асоціативних культурах азотобактера. Мікробіол. журн., 1954, т. 16, в. 4.
- Соколов А. В. Распределение питательных веществ в почве и урожай растений. Изд. АН СССР, М., 1947.
- Соловьев В. Н. Влияние летучих фитонцидов на прорастание пыльцы. ДАН СССР, 1954, т. 47, № 4, стр. 741.
- Сопрунов Ф. Ф. Хищные почвенные грибы Туркменистана. Автореф. дисс., 1954.
- Сорокин, 1890 (см. Красильников, 1949).
- Соссюр, 1804 (по Прянишникову, 1952; Рэсселю, 1955).
- Станнер Р. Эволюционная и физиологическая адаптация или дарвинизм в микробиологии. Сб. Адаптация у микроорганизмов, 1956.
- Степанова Б. М. Черная смородина — витаминная культура. М., 1950.
- Стефенсон М. Метаболизм бактерий, 1951, М. (пер. с англ.).
- Стрешинский М. О. Стимулирующее действие пенициллина на образование биотических веществ культурой *Vac. subtilis*. «Микробиол.», 1949, т. 18, в. 5.
- Стрешинский М. О. Направленная изменчивость бактерий под влиянием продуктов жизнедеятельности других форм микроорганизмов. «Журн. общей биол.», 1950, т. 11, № 2, стр. 131—144.
- Стрешинский М. О. Спорообразование и полярность бактериальной клетки. «Журн. общей биол.», т. 16, 1955, № 6.
- Стрешинский М. О. К проблеме особи у бактерий. Изв. АН СССР, 1956, сер биол., № 2, стр. 61.
- Сухов К. С. Проблемы современной вирусологии. Сб. Филос. вопр. совр. биол., 1951, стр. 335.
- Сухов К. С. Биология вирусов и вирусные болезни растений. М., 1955.
- Сухоруков К. Т. Физиология иммунитета растений. Изд. АН СССР, М., 1952.
- Сушкина Н. Н. Эколого-географическое распространение азотобактера в почвах СССР. М., 1949.
- Сушкина Н. Н. и Рыжкова П. С. О микрофлоре почв западного побережья Новой Земли. ДАН СССР, 1955, т. 106, № 5.
- Танатин Б. Я. О накоплении азотобактера и разрушении клетчатки в ризосфере картофеля и овсяных растений. Бюлл. по плодов., виногр. и овощев., 1949, № 12, стр. 105.
- Танатин Б. Я. Распространение азотобактера в почвах Ленинабадской области Таджикской ССР. Дисс., 1953.
- Таусон В. О. Великие дела маленьких существ. Изд. АН СССР, М.—Л., 1948.
- Тендетник Ю. Я. Экспериментальная разработка биологического метода борьбы с патогенными нематодами. Автореф. дисс., 1957. Ашхабад.
- Теппер Е. С. К вопросу о бактериях ризосферы овса и источниках питания для них. Докл. С.-х. акад. им. Тимирязева, вып. VIII, 1949, стр. 115—120.
- Теппер Е. С., 1952 (цит. по Рудакову, 1945 и 1951).
- Тимаков В. Д. Направленная изменчивость микроорганизмов. Тр. конфер. по изменч. и селекц. микроорг., М., 1952.
- Тимирязев К. А., 1941 (по Красильникову и Мирчинк, 1955).
- Товарницкий В. И., Ривкинд Т. Л. Гормонизация семян — возможный агротехнический прием. ДАН СССР, 1937, т. 15, № 6—7, стр. 365.
- Товарницкий В. и Статковская Е. Гормонизация. Докл. ВАСХНИЛ, в. 3—4, 1938, стр. 41.
- Токин В. Т. Фитонциды. Изд. АН СССР, М., 1951.
- Тольский А. П., 1904 (цит. по Саввинову и Панковой, 1942).
- Троицкий В. Л., 1943 (цит. по Рудакову, 1949 и 1951).
- Троицкий В. Л., Першина З. Г. и Соловьева Н. Н. О механизмах образования лекарственно-устойчивых форм бактерий. Тр. Ак. мед. наук СССР, т. 5, 1950, в. 1.
- Тueva О. Ф. К вопросу об экзосмосе катионов из корневых систем. «Изв. Биол. и-иссл. ин-та при Перм. госунив.», 1926, № 4, стр. 10.
- Турецкая Р. Ф. Физиология действия стимуляторов роста при размножении растений черенками. «Усп. совр. биол.», 1955, т. 40, в. 1.
- Тээр, 1752—1828 (по Прянишникову, 1952).
- Тюлин А. Ф. Вопросы почвенной структуры в лесу. «Почвовед.», 1954, № 1, стр. 30.
- Тюрин И. В. Органическое вещество почвы. М., 1937.
- Тюрин И. В. Географические закономерности гумусообразования. Тр. юб. сессии 100-летия со дня рожд. В. В. Докучаева, 1949.

- Тюрин И. В. и Гуткина Е. Л. Материалы по изучению природы гуминов чернозема. Тр. Почвен. ин-та АН СССР, т. 23, 1940.
- Украинский В. Т. Химический состав корневой массы многолетних трав и ее распад после подъема травяного пласта. Докл. ВАСХНИЛ, № 9, 1953, стр. 16.
- Усов С. А. Особый способ образования клеток у зародышей позвоночных. «Русск. зоол. журн.», 1924, т. 4, в. 1, 2.
- Ухтомская Ф. И. Роль ферментов в самоочищении почв. «Гигиена и санитария», 1952, № 11, стр. 46.
- Федоров М. В. и Эрнандес А. Влияние длительного применения удобрений и монокультуры растений на распространение и азотфиксирующую активность азотобактера в дерново-подзолистой почве. «Изв. С.-х. акад. им. Тимирязева», 1955, № 1, стр. 145.
- Филипов Г. С. Расообразование у *Torulopsis glutinis* после освещения рентгеновыми лучами. «Вестн. рентг. и радиол.», 1932, т. 10, стр. 512.
- Фишер А. — см. Дюбо, 1948.
- Флеров А. Ф., Коваленко Е. И. Влияние ростовых веществ и алкалоидов на развитие черенков и прорастание семян винограда. ДАН СССР, 1947, т. 58, № 4.
- Фомин А. Е. Питание растений при участии микроорганизмов. Научн. отчет Ин-та землед. Юго-Вост. СССР за 1951 г., стр. 92.
- Фомин А. Е., Астахова Н. К. и Гвоздева С. В. Сб. «Изотопы в микробиологии», М., 1955.
- Фостер Д. Химическая деятельность грибов, 1950.
- Хавина Э. С. О выделении актинофагов из почвы. Тр. Ин-та микробиол. АН СССР, т. III, 1954, стр. 224.
- Хан Д. В. Поглощение органических веществ минералами почвы. «Почвовед.», 1950, № 11.
- Хан Д. В. К вопросу о связи органического вещества с минералами почвы. ДАН СССР, Нов. сер., 1951, т. 81, № 3.
- Холодный Н. Г. Фитогормоны. Изд. АН СССР, 1939.
- Холодный Н. Г. О выделении летучих органических соединений живыми организмами и об усвоении их микробами почвы. ДАН СССР, 1944а, т. 41, № 9, стр. 416.
- Холодный Н. Г. Летучие выделения цветов и листьев, как источники питания микроорганизмов. ДАН СССР, 1944б, т. 43, № 2, стр. 275.
- Холодный Н. Г. Атмосфера как возможный источник витаминов. ДАН СССР, 1944в, т. 43, № 6, стр. 272.
- Холодный Н. Г. Среди природы и в лаборатории. М., 1949.
- Холодный Н. Г. Об органических летучих соединениях, выделяемых почвой. «Почвовед.», 1951а, № 1; «Природа», № 2, 1951.
- Холодный Н. Г. Воздушное питание корней. ДАН СССР, 1951б, т. 76, № 1.
- Холодный Н. Г. О летучих органических выделениях почвы. ДАН СССР, 1951в, т. 80, № 3, стр. 433.
- Христева Л. А. К вопросу о природе воздействия гуминовых кислот на растения. Докл. ВАСХНИЛ, 1948, в. 7, стр. 29.
- Худяков Н. Н. (см. список иностр. лит-ры).
- Худяков Я. П. Литическое действие почвенных бактерий на патогенные грибы. «Микробиол.», 1935, т. 4, вып. 2, стр. 193.
- Худяков Я. П. Управление эпифитной микрофлорой. ДАН СССР, 1953а, т. 43, № 5, стр. 907.
- Худяков Я. П. Роль микоризных грибов в питании микотрофных растений. Сб. Роль микроорг. в пит. раст., 1953б, стр. 28.
- Худяков Я. П. Современное состояние и задачи микробиологии почвы. «Микробиол.», 1953в, т. 23, вып. 3, стр. 331—348.
- Худякова Ю. А. Сравнительная характеристика культур азотобактера. Дисс., 1950.
- Хьюитт Л. Влияние бактериофага на изменчивость и эволюцию бактерий. Сб. Адапт. у микроорг., 1956, стр. 422.
- Цетнов Е. — см. Пешков, 1955.
- Чайлахян М. А. и Меграбян А. А. Об избирательной бактерицидности тканей корней бобовых растений по отношению к клубеньковым бактериям. ДАН Арм. ССР, 1955, т. XX, № 3, стр. 99.
- Чайлахян М. А., Меграбян А. А. и Карапетян Н. А. Избирательная бактерицидность корней, как фактор взаимоотношения бобовых и клубеньковых бактерий. Изв. АН Арм. ССР, 1955, т. 8, в. 3.
- Челядникова А. И. и Наумова А. Н. Заболевание поручейника при нарушении симбиоза корневой микрофлоры. Докл. ВАСХНИЛ, 1952, № 11, стр. 29.
- Чесноков В. и Базырина Е. Участие корней высших растений в питании почвенных микроорганизмов. Тр. Петергоф. биол. ин-та, т. 11, стр. 55—68, 1934.
- Чижевский М. Г. и Макаров П. А. К вопросу о биологической мелiorации засоленных почв. «Почвовед.», 1939, № 3.

- Ч и ж о в, 1931 (цит. по Саввинову и Панковой, 1942).
- Ш а в л о в с к и й Г. М. Участие микроорганизмов ризосферы в снабжении растений витаминами. ДАН СССР, 1954, т. 95, № 5.
- Ш а в л о в с к и й Г. М. Роль микроорганизмов ризосферы в витаминном и аминокислотном питании растений. Сб. Изотопы в микробиол., 1955, стр. 186.
- Ш а л ы т М. С. и К а л м ы к о в а А. А. Корневая система растений в основных почвенных типах Украины. «Бот. журн. СССР», 1935, т. 20, стр. 4.
- Ш а л о ш н и к о в В. Н. О значении физиологических признаков в систематике микроорганизмов, т. XIII, 1944, в. 1.
- Ш а л о ш н и к о в В. Н. CO₂ в обмене веществ гетеротрофных бактерий. «Микробиол.», 1952, т. 21, стр. 738.
- Ш е в я к о в В. Т. 1893 (см. Пешков, 1955).
- Ш е в ы р е в И. Внекорневое питание больных деревьев с целью их лечения и уничтожения их паразитов. Лесн. департам., 1903, стр. 16.
- Ш е л о у м о в а А. М. Азотоген, Л., 1938.
- Ш е л о у м о в а А. М. и М е н к и н а Р. А. Высшее растение как источник питания азотобактера. Тр. С.-х. ин-та, т. 8, в. 2, 1927.
- Ш е м а х а н о в а Н. М. Применение меченых атомов при изучении микотрофии древесных растений. Сб. Изотопы в микробиол., 1955, стр. 148.
- Ш и л о в а Е. О численном составе и массе беспозвоночных в подзолистых почвах. Вестн. ЛГУ, 1950, № 1, стр. 21.
- Ш и л л е р И. Г. Направленный антагонизм микробов. Киев, 1952.
- Ш и р я м о в А. Поиски и сбор грибов в подмосковных лесах. М., 1948.
- Ш м у к А. А. Несколько данных к вопросу о формах азота в почвах. «Журн. опыт. агрон.», 1911, т. 12; 1914, т. 15, стр. 130.
- Ш м у к А. А. К химии органического вещества почвы. Тр. Куб. с.-х. ин-та, т. I, 1924, в. 2.
- Ш м у к А. А. Этюды по нитратному питанию растений. Тр. Кубанского с.-х. ин-та, т. III, 1925, стр. 76—94.
- Ш м у к А. А. К вопросу о химической природе органического вещества почвы. «Бюлл. почвов.», 1930, № 5—7.
- Ш н е й д е в и н д В. Питание сельскохозяйственных культурных растений. М., 1933.
- Ш о п ф е р В. Х. Витамины почвы. Биохимия и физиология витаминов. I. Биохимия и функции витаминов, 1950.
- Ш п и г е л ь м а н Э. и Х а л в о р с о н Х. Природа предшественника в индуцированном синтезе ферментов. Сб. Адапт. у микроорг., 1956, стр. 158.
- Ш т е р н Е. А. Применение радиорас азотобактера в качестве удобрения под небобовые растения. «Вестн. рентг. и радиол.», 1940а, т. 12, стр. 199.
- Ш т е р н Е. А. Значение ростовых гормонов азотобактера и его радиорас в развитии высших растений. Там же, 1940, стр. 190.
- Ш т е р н Е. А. Серологическая характеристика клубеньковых бактерий. «Микробиол.», 1953, т. 22, в. 4, стр. 423.
- Ш т и н а Э. А. Изменения флоры почвенных водорослей в севообороте. Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., Отд. биол., 1954а, т. 69, в. 5.
- Ш т и н а Э. А. К вопросу о динамике почвенной микрофлоры в травопольных севооборотах. Тр. Кировск. с.-х. ин-та, т. IX, 1953, в. 1; т. X, 1954б, в. 1.
- Ш т и н а Э. А. Водоросли дерново-подзолистых почв и их роль в почвенных процессах. Дисс., 1955.
- Ш у л о в И. С. Исследования в области физиологии питания высших растений при помощи методов изолированного питания и стерильных культур, 1913, стр. 1—213.
- Ш у л ь ц (цит. по Шнейдевинду, 1933).
- Э з р у х Э. Н. Азотобактер Кольского полуострова и его практическое применение. Дисс., 1955.
- Э л л е н г о р н Я. Е. Клеточно-физиологический анализ взаимоотношения тканей подвоя и привоя. Изв. АН, серия биол., 1951, № 2, стр. 21—29.
- Э л л е н г о р н Я. Е. и Ж и р о н к и н И. М. О размножении клеток и онтогенез ядер в процессе развития корешков из чечевичек на стеблях черной смородины и ивы. Изв. АН СССР, 1951, сер. биол., № 5, стр. 35.
- Э п ш т е й н, 1902 (цит. по Исаковой, 1936).
- Я ч е в с к и й А. А. К вопросу о видообразовании у грибов. Матер. по миколог. и фитопат., т. 4, 1927, стр. 1.
- Я ч е в с к и й А. А. Основы микологии. М., 1933.
- Я ч е в с к и й А. А. Бактериозы растений. М., 1935.
- A b r a h a m E. & C h a i n E. Enzyme from bacteria able to destroy penicillin. «Nature», 1940, v. 146, p. 837; 1943, v. 151, p. 107.
- A h l g r e n H. & A a m o d t O. Harmful root interaction as a possible explanation for effects noted between various species of grasses and legumes. «J. Amer. Soc. Agr.», 1939, v. 31, p. 383.

- Akkerman A. & Veldstra H. Rec. Trav. Chim. Pays — Bas, v. 66, 1947, No. 6 (no Audus, 1953).
- Albrecht, 1884 (цит. по Stempen a. Hutchinson, 1951).
- Alexander H. & Leidy G. Determination of influenzae by desoxyribonucleic acid fraction isolated from specific cells. «J. Exp. Med.», 1951, v. 93, p. 345.
- Alexander H. & Redman W. Transformation of type specificity in meningococci. «J. Exp. Med.», 1953, 97, p. 797.
- Allen M. The cultivation of Myxophyceae. «Arch. f. Mikrob.», 1952, Bd. 17, s. 34.
- Allen M. and Haenseler. Antagonistic action of Trichoderma on Rhizoctonia and other soil fungi. «Phytopath.», 1935, v. 25, p. 244.
- Allison F. The growth of Bacillus radicola on artificial media containing various plant extracts. «J. Bacter.», 1927, No. 4.
- Allison F. a. Hoover S. An accessory factor for legume nodule bacteria. «J. Bacter.», 1934, v. 27, p. 561; 1936, v. 31, p. 94.
- Allison F. a. Minor F. Coenzyme R requirement of Rhizobia. «Soil Sci.», v. 46, 1938, p. 473; «J. Bacter.», 1940, v. 39, No. 4.
- Allison F. The cultivation of Myxophyceae. «Arch. f. Mikrob.», 1952, Bd. 17, s. 34.
- Almquist E. Biologische Forschungen über die Bakterien, 1, 1925, Stockholm.
- Altensburg, 1946 (Лит. по Дюрею, 1951).
- Andersen Th. a. Wolman E. Sur les processus de conjugation et de recombinaison dur Escherichia coli. Ann. Inst. Pasteur, 1957, v. 93, № 4.
- Anderson H. a. Nienow I. Effect of streptomycin on higher plant. «Phytopath.», 1947, v. 37, p. 1.
- Andrewes G. The classification of viruses. «J. Gen. Microb.», 1955, v. 12, No. 2.
- Anstead R. Biological manures. «Trop. Agr.», 1935, v. 12, p. 34.
- Antoniani C. u. Monzini A. Gehalt an Vitamin B in Futterpflanzen von Rieselfeldern die mit Kanalisationsabwasser und vergleichsweise mit Leitungswasser besprengt werden. «Ann. Sper. Agr.», 1950, t. 4, s. 625.
- Anwar A. Factors effecting the survival of Helminthosporium Sativum and Fusarium lini in soil. «Phytopath.», 1949, v. 39, p. 1005.
- Ark P. Use of Streptomycin dust to control fire blight. «Pl. Dis. Rptr.», 1953a, v. 37, p. 404.
- Ark P. Experiments with streptomycin for walnut blight control. Diamond. «Walnut News», 1953b, v. 35, p. 6.
- Ark P. a. Scott C. Antibiotics as protectants against fire blight. «Phytopath.», 1954, v. 44, p. 481.
- Ark P. a. Hunt M. Saprophytes antagonistic to phytopathogenic and other microorganisms. «Science», 1941, No. 93, p. 355.
- Aschby E. The interaction of factors in the growth of lemna. «Ann. Bot.», 1929, v. 43, p. 805.
- Audus L. Plant growth substances. London, 1953.
- Austrian R. and MacLeod C. Bacterial transformation reactions. «Bacter. rev.», 1952, v. 16, No. 1.
- Avery O., MacLeod C. and McCarty M. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. «J. Exp. Med.», 1944, v. 79, p. 137.
- Badian J. Cystology Mikrobakteryi. «Acta Soc. Bot. Polonia», 1930, Bd. 7, s. 55.
- Badian J. Eine cytologische Untersuchung über das chromatin und den Entwicklungszyklus der Bakterien. «Arch. f. Mikrob.», 1933, Bd. 4, s. 402.
- Baily W. Studies on the transduction phenomenon. «Can. J. Microb.», 1956, v. 2, p. 549.
- Balassa R. Durch desoxyribonucleinsäuren induzierte Veränderungen an Rhizobium. «Die Naturwiss.», 1956, H. 6, s. 133.
- Bamberg R. Bacteria antibiotic to ustilago zae. «Phytopath.», 1931, v. 21, p. 881.
- Baraney, 1940 (цит. по Минускину, 1950).
- Barker H. a. Broyer T. Notes on the influence of microorganisms on growth of squash plants in water culture. «Soil Sc.», 1942, v. 53, N. 6.
- Bartholomew J. and Mittler T. The gram stain. «Bact. Rev.», 1952, v. 16, No. 2, p. 1.
- Bartholomew J. and Umbreit W. Ribonucleic acid and the gram stain. «J. Bacter.», 1944, v. 48, No. 5.
- Barton L. and MacNab I. Effect of antibiotics on plant growth. Contr. Boyce Thomps. Instit., v. 17, 1954, No. 7.
- Bassler F. Von gegenseitigen Einfluss der Pflanzen. «Urania», 1948, Bd. 11, s. 387.
- Bawden. The classification of viruses. «J. Gen. Microb.», 1955, v. 12, 2, 362.
- Beach W. a. Engle H. Tobacco wildfire control by streptomycin nitrate. «Pl. Dis. Rptr.», v. 39, 1955, p. 15.
- Benedict H. The inhibitory effect of dead roots on the growth of Bromegrass. «J. Am. Soc. Agron.», 1941, v. 33, p. 1108.
- Benians T. Observations on the gram positive and acid — fast properties of bacteria. «J. Pathol. and Bacter.», 1913, v. 17, p. 199; 1920, v. 23, p. 401.

- Bergersen F. A probable growth cycle in *Bacillus megatherium*. «J. Gen. Microb.», 1953, N. 9, No. 1.
- Bergey's. Manual of determinative bacteriology. 1948.
- Bernard N. (См. Ячевский, 1933; Красильников, 1940).
- Bewley W. Steepest disease of the tomato. «Ann. Appl. Biol.», 1922, v. 9, p. 116.
- Bielig H., Kauschen I. a. Haardick H. Ueber den Nachweis von Reaktionsorten in Bakterien. «Ztschr. Naturforsch.», 1949, Bd. 4—6, s. 80.
- Bisby, 1919 (лит. по Fawcett, 1931).
- Bisby G. *Trichoderma viridi* Pers. et Fries and notes on *Hypocrea*. Trans. Brit. Mycol. Soc., v. XXIII, 1939, p. 149.
- Bisby G., James N. and Timonin M. Fungi isolated from Manitoba soil by the plate method. «Can. J. Res.», 1933, v. 8, p. 253.
- Bisset K. The cytology and life history of bacteria, 1955. Edinburgh. The morphology and cytology of bacteria. «Ann. rev. Microb.», 1950, v. 5, p. 1.
- Bisset K. The development of the surface structures in dividing bacteria. «J. Gen. Microb.», 1951, v. 5, p. 155; 1953, 8, p. 80.
- Blanchard F. and Diller. Uptake of aureomycin through the roots of *Phaseolus lunatus*. «Amer. J. Botan.», 1951, v. 38, N. 2.
- Bode H. Über die Blattausscheidungen des Wermuts und ihre Wirkung auf andere Pflanzen. «Planta», 1940, Bd. 30, s. 567.
- Bodily H. The activity of microorganisms in the transformation of plant materials in soil under various conditions. «Soil. Sci.» 1944, v. 57, No. 5.
- Bolsches (лит. по Bisset, 1955).
- Bond G. Excretion of nitrogen by leguminous plant. «Nature», 1937, v. 140, p. 683.
- Bond G. Excretion on nitrogenous substances from leguminous root nodules. «Ann. of Bot.», 1938, v. 2, p. 61.
- Bond G. Symbiosis of leguminous plants and nodule bacteria. «Ann. of Bot.», 1941, v. 5, p. 313.
- Bond G. a. Boyes I. Excretion of nitrogenous substances from root nodules. «J. of Bot.», 1932, v. 3, p. 301.
- Bonde R. Antibiotic treatment of seed potatoes in relations to seed piece decay, blackleg, plant growth and yield rate. «Pl. Dis. Rptr.», 1955, v. 39, p. 120.
- Bonde R. a. Reiner. Preliminary studies on the control of bacterial decay of the potato with antibiotics. «Am. Pot. J.», 1953, v. 30, p. 143.
- Bonde R. a. Souza P. Studies on the control of potato bacterial, seed-piece decay and blackleg with antibiotics. «Am. Pot. J.», 1954, v. 31, p. 10.
- Bonner J. The role of vitamin in plant development. «Bot. Rev.», 1937, v. 3, p. 616.
- Bonner J. et al. Thiamin and the growth of roots. «Amer. J. Botan.», 1938, v. 25, p. 543; 1939, v. 26, p. 661; 1940, v. 27, p. 1.
- Bonner J. Riboflavin in isolated roots. «Bot. Gaz.», 1942, v. 103, p. 581.
- Bonner J. The role of toxic substances in the interactions of higher plants. «Bot. Gaz.», 1944, v. 106, No. 2; 1946, v. 107, No. 3; «Bot. rev.», 1950, v. 16, N. 1.
- Bonner J. and Bonner H. The vitamins as plant hormones. Vitam. a. Horm., 6, 1948, p. 225.
- Bonner J. and Galston A. Toxic substances from the culture media of guayule which may inhibit growth. «Bot. Gaz.», 1945, v. 106, No 2, p. 185; 1946, v. 107, No. 3, p. 343.
- Bortels H. Meteorobiologische Reaktionen einiger Mikroorganismen. «Ztb. f. Bakter.», 1940, II, Bd. 102, s. 129; 1942, Bd. 105, s. 305.
- Bottomley W. The significance of certain food substances for plant growth. «Ann. of Bot.», 1914, v. 28, p. 531; 1920, v. 34, p. 345.
- Bottomley W. Some effects of organic growth — producing substances (auximones) on the growth of *Lemna minor* in mineral culture solutions. Proc. Roy. Soc. Ser. B., v. 89, 1917, p. 481; v. 91, 1919, p. 83.
- Boysen-Jensen P. Über Wachstumsregulatoren bei Bakterien. «Bioch. Zschr.», 1931, Bd. 236, s. 205.
- Braun A. Beiträge zur Frage den Toxinbildung durch *pseudomonas tabaci* (Wo. u. Fo.). Stapp. Ztb. Bakter. II, Bd. 97, 1937, s. 177.
- Braun A. The mechanism of action of a bacterial toxin on plant cells. Proc. Nat. Acad. Sci., v. 36, 1950, No. 8.
- Braun W. Bacterial genetics. 1953.
- Breazeale E. and McGeorge W. Exudation pressure in roots of tomato plants under humid conditions. «Soil. Sci.», 1953, v. 75, p. 293.
- Breazeale, 1924 (no Grümmer, 1955).
- Brendemühl J. Über die Verbreitung der Erddiatomen. «Arch. f. Mikrob.», 1949, Bd. 14, H. 3.
- Bremner J. Studies on soil humic acids. I. The chemical nature of humic nitrogen. «J. Agric. Sci.», 1955, v. 46, p. 247.
- Brenner W. Azotobacter in finländischen Böden. Geol. Komm. Finland. «Agrogeol. Meddel.», 1924, v. 20, s. 5.

- Brian P. The production of antibiotics by microorganisms in relation to biological equilibria in soil. Soc. exp. Biol. Symposium, N. 3, 1949, p. 357.
- Brian P., Wright I., Stubbs I. and Way A. Uptake of antibiotic metabolites of soil microorganisms by plants. «Natures», 1951, v. 167, p. 347; «Bot. rev.», 1951, v. 17, № 6.
- Brian P. a. Grove J. Gibberellic acid. «Endeavour», 1957, v. 16, p. 161.
- Briggs M. The classification of Lactobacilli by means of physiological tests. «J. Gen. Microb.», 1953, v. 9, p. 234.
- Broadhurst Mariyama Pease. Conjunction of disexual forms in *Ascobacillus*. «J. Bacter.», 1931, v. 21, p. 305.
- Brown E., Cherry W., Moody M. & Gordon M. The induction of motility in *Bacillus anthracis* by means of bacteriophage lysates. «J. Bacter.», 1955, v. 69, No. 5, p. 89.
- Brown H. & Edwards M. The Germination of the seeds of *Strigalutea*. «Ann. Bot. N. S.», 1944, v. 8, p. 131.
- Brown I. and Mitchell I. Inactivation of 2,4 — dichlorophenoxyacetic acid in soil as affected by soil moisture, temperature, the addition of manure and autoclaving. «Bot. Gaz.», 1948, v. 109, p. 314.
- Brown et al. Proc. roy. Soc., ser. B, 1949, v. 36, p. 1 (no Audus, 1953).
- Bublitz W. Über Keimhemmende und antibakterielle substances in boden Wasser der Fichtensten. «Die Naturwissenschaften», 1954, H. 21, s. 502.
- Bukatsch F. & Heitzer I. Beiträge zur Kenntnis der Physiologie von *Azotobacter*. «Arch. A. Mikrob.», 1952, Bd. 17, s. 79.
- Bunt J. a. Rovira A. The effect of temperature and heat treatment on soil metabolism. «Soil Sci.», 1955, v. 6, No. 1, p. 129.
- Burcholder P. a. Mc Veigh I. Studies on thiamin in green plants with the *Phycomyces* assay method. «Amer. J. Bot.», 1940, v. 27, No. 10.
- Burcholder P., Mc Weigh I. and Mayer D. Studies on some growth factors of yeasts. «J. Bacter.», 1944, v. 48, p. 385.
- Burcik E. Experimente und Bemerkungen zur Arbeit von H. Schanderl über die bakterium-symbiose bei leguminosen und nichtleguminosen. «Planta», 1940, Bd. 30, H. 4, s. 683.
- Burgeff H. Saprophytismus und Symbiose Studien an tropische Orchideen. 1932.
- Burnett J. Carotene and Sexuality in *Mucoraceae* especially in *Phycomyces blakesleeana*. «New Phytology. st.», 1956, v. 55, No. 1.
- Burri R. Die Bakterienvegetation auf der Oberfläche normal. entwickelter Pflanzen. «Zbt. f. Bact.», 1903, II, Bd. 10, s. 756.
- Burrichter E. Beiträge zur Beurteilung von Boden auf Grund fluoreszenzmikroskopischer Untersuchung ihrer Mikroflora. Ztschr. f. Pflanzehr. Düng. Bodenk., 1953, Bd. 63, H. 2.
- Burton M. & Lochhead A. Studies on the production of vitamin B₁₂ active substances by microorganisms. «Canad. J. Bot.», 1951, v. 29, p. 382.
- Bütchli O. Protozoa. Bronn's Klassen und Ordnungen d. Thierreichs.; I, Einleitung I. 1880—1887.
- Carison H., Douglas H. and Robertson I. Antibacterial substances separated from Plants. «J. Bacter.», 1948, v. 55, N. 2.
- Carpenter C. Riboflavin — vitamin B₂ in soil. «Science», 1943, v. 98, p. 109.
- Cataldi M. Darwinia, 5, 1941, s. 228 (part. no Allen, 1952).
- Cation D. Experiments with actidione for control of cherry leaf spot (Abs.), «Phytopathology», 1953, v. 43, p. 468.
- Catlin B. Extracellular desoxyribonucleic acid of Bacteria and desoxyribonuclease inhibitor. «Science», 1956, v. 124, № 3219.
- Catcheside D. The genetics of Microorganisms. Genetics of Microorganisms, Symposium. London. 1951.
- Cavalli L., Lederberg J. a. Lederberg E. An infective factors controlling sex compatibility in *Bacterium coli*. «J. Gen. Mikrob.», 1953, v. 8, N. 1.
- Chester C. and Street H. Studies in plant nutrition. I. The effect of some organic supplement on the growth of lettuce in sand culture. «Ann. Appl. Biol.», 1948, v. 35, p. 443.
- Chibnall A. Protein metabolism in the plant. 1939.
- Cholodny N. Über eine neue Methode zur Untersuchung der Bodenmikroflora. «Arch. f. Mikrob.», 1930, Bd. 1, H. 4.
- Christensen H. Studien über den Einfluss der Boden Beschaffenheit auf das Bakterienleben und den Stickstoffumsatz in Boden. «Ztb. f. Bacter.», 1915, II, Bd. 43, s. 2.
- Christensen J. and Davis F. Variation in *Helminthosporium sativum* induced by a toxic substance produced by *Bacillus mesentericus*. «Phytopathol.», 1940, v. 30, p. 1017.
- Chudiaikov N. N. Über die Adsorption der Bakterien durch den Boden und den Einfluss derselben auf mikrobiologische Bodenprozesse. «Zbt. Bakt.», 1926, II, Bd. 68, S. 345.
- Clark, 1947 (part. no Kroulik, 1955).
- Clark and Carr, 1951 (part. no Kohler, 1955).

- Clark F. Notes on types of bacteria associated with plant roots. «Trans. Kansas Acad. Sci.», 1940, v. 43, p. 75.
- Clark F. Azotobacter inoculation of crops. «Trans. Kansas Acad. Sci.», 1940, v. 43, p. 75; «J. Bacter.», 1948, v. 65, p. 198.
- Clark F. Experiments toward the control of the take — all disease of Wheat and Phymatrichum root — rot of cotton. US Dept. Agr. Tech. Bull., 1942, N. 835.
- Clark F. Soil microorganisms and plant roots. «Advan. of agron.», 1949, v. 1, p. 241.
- Clark H. and Kern K. Effect of growth — regulating substances on a partenocarpic fruit. «Bot. Gaz.», 1943, v. 104, p. 639.
- Clark J. The effect of chemicals on the recombination rate in *Bacterium coli*. «J. Gen. Microb.», 1953, v. 8, p. 45.
- Clark N. On aspect of the interreaction of soil bacteria and plant growth. «J. Amer. Soc. Agron.», 1935, v. 27, p. 100.
- Clark N. and Roller E. Antimonies and the growth of the green plant. «Soil. Sci.», 1924, v. 17, p. 193.
- Clark N. and Roller E. Stimulation of Lemna major by organic matter under sterile and non sterile condition. «Soil Sci.», 1931, v. 31, p. 299.
- Clarke I. Methods for determining the bacterial activities of microorganisms as applied to classification. «J. Gen. Microb.», 1955, v. 12, p. 337.
- Clausen H. Gibt es auch zwischen den Pflanzen Sympathie und Antipathie? Dtsch. Landw. Press., Bd. 59, 1932, s. 123.
- Clayton C. Streptomycin for fire blight control in North Carolina. «Pl. Dis. Rptr.», 1955, v. 39, p. 128.
- Collison and Conn 1927 (цит. по Grümmer, 1955).
- Conover R. Control of bacterial spot of tomato and pepper seedlings with agrimycin. «Pl. Dis. Rptr.», 1954, v. 38, p. 405.
- Conover R. Control of bacterial spot in tomato fields with streptomycin — terramycin sprays. «Pl. Dis. Rptr.», 1955, v. 39, p. 611.
- Cohn H. The most abundant groups of bacteria in soil. «Bacter. rev.», 1948, N. 12, p. 257.
- Conrad, 1927 (no Grümmer, 1955).
- Cooper W. & Chilton S. Studies on antibiotic soil organisms. «Phytopath.», 1950, v. 40, No. 6, p. 544; 1952, v. 42, p. 91.
- Copalkrischmann K. The antibiotic activity of fusarium wilt at Tomato. «Phytopathol.», 1952, v. 42, N. 6, p. 338.
- Cordon T. and Hanseler. A bacterium antagonistic to *Rhizoctonia solani*. «J. Soil Sci.», 1939, v. 47, p. 207.
- Covalli and Lederberg (цит. по Lederberg, 1955).
- Cox R., Comegys W., Heuberger J. Preliminary tests with antibiotics for the control of bacterial leaf spot of pepper. Trans. Penn. Hort. Soc., p. 453, 1953.
- Cox R. Compatibility between a streptomycin — terramycin formulation and copper in the control of bacterial blight of celery. «Pl. Dis. Rptr.», 1955a, v. 39, p. 484.
- Cox R. Comparison between streptomycin and copper in the control of bacterial spot of pepper. «Pl. Dis. Rptr.», v. 39, 1955b, p. 616.
- Crossan D. and Krupka L. The use of streptomycin on pepper plants for the control of *Xanthomonas vesicatoria*. «Pl. Dis. Rptr.», 1955, v. 39, p. 480.
- Cunningham A. The Life-Cycle of *B. saccharobutyricus* von Kleckl. «Ztb. Bakter.», 1931, II, Bd. 83.
- Curtis J. and Cottham G. Antibiotic and autotoxic effects in prairie sunflower. Bull. Torrey Bot. Club, v. 77, 1950, p. 187.
- Darken, 1953 (цит. по Красильникову, 1954 в).
- Davidson D., Sowden F., Atkinson H. Application of paper chromatography to identification and quantitative estimation of amino acids in soil organic matter fractions. «J. Soil Sci.», 1951, v. 71, N. 5, p. 347.
- Davis S. The serology of *Bacillus polymyxa*. «J. Gen. Microb.», 1951, v. 5, p. 807.
- De Lamber E. A new cytological basis for bacteria genetics. Cold. Spring Harbor Symposia Quant. Biol., 1951, v. 16, p. 381.
- De Lamber E. Cytologic evidence for the occurrence of cellular and nuclear fusion in *Bacillus megatherium*. Bull. Torr. Club., 1953, v. 80, N. 4.
- De Lamber E. & Hunter M. The nuclear cytology of sporulation in *Bacillus mesentericus*. «J. Bacter.», 1952, v. 63, p. 13.
- De Lamber E. a. Woodburn M. Evidens for the occurrence of mitosis in the Micrococcus. «J. Bacter.», 1953, v. 64, N. 6, p. 793.
- De Lamber E., Hunter M., Szybalski W. and Bryson V. Chemically induced alterations of mitosis in bacteria. «J. Gen. Microb.», 1955, v. 12, p. 203.
- Dekker J. Internal seed desinfection by an antibiotic from *Streptomyces rimosus*. «Nature», 1955, v. 175, p. 689, No. 4459.
- Dekker J. Antibiotica Bij de bestrijding van Plantenziekten. Dir. van de Tuibouw, 18, 1955, N. 8/9, p. 623.

- Demolon A. et Dunez A. Bacteriophage et fatigue des sols cultivés en luzerne. «C. R. Acad. Sci.», 1933, t. 197, p. 1344.
- Demolon A. et Dunez A. Nouvelles observations sur la fatigue des luzernières. «C. R. Acad. Sci.», t. 199, 1934, p. 1257.
- Demolon A. et Dunez A. Observations agronomiques sur la symbiose bactérienne des légumineuses. «C. R. Acad. Sci.», t. 206, 1938, p. 701.
- Demolon A. et Dunez A. Observations sur la fatigue des luzernières. «Rev. Agric. Fr.», 1939a, v. 71, p. 154.
- Demolon A. et Dunez A. Observations sur la résistance à la lyse phagique du Bact. radicicola. «C. R. Acad. Sci.», T. 208, 1939b, p. 1600.
- Demerick M. et al. Studies of the Streptomycin — resistance system of mutations in B. coli. Genetics, v. 36, 1951, N. 6.
- Denssen Ind. J. Agr. Sci., 18, 1948, p. 17 (цит. по Audus, 1953).
- Diachum S. The effect of some soil factor on penicillium injury of corn seedlings. «Phytopathol.», 1934, v. 29, p. 231.
- Dienes, 1939—43 (цит. по Дюбо, 1948).
- Dietzel E., Behrenbruch H. and Ecken M. Stoffwerkselfersuche an Aktinomyces. «Arch. f. Microb.», 1951, Bd. 15, s. 179.
- Diamond A. and Waggoner P. On the nature and role of vivotoxins in plant disease. «Phytopath.», 1853, v. 43, N. 5.
- Dittmer H. A quantitative study of roots and root hair of a winter rye plant (Secale cereale). «Amer. J. of Bot.», 1937, v. 24, p. 417; 1938, v. 25, N. 9.
- Dubos R. Microbiology. «Ann. rev. Biochem.», 1942, v. XI, p. 650.
- Duggeli M. Die Bakterienflora gesunder Samen und daraus gezogener Keimpflanchen. Zbt. f. Bakt. II, Bd. 12, 1904, s. 602; Bd. 13, 1904.
- Dunegan J. Antibiotics in plant disease control. Agr. and Food Chem., 2, 1954, 1020; Pl. Dis. Rptr., v. 38, 1954, p. 666.
- Dye D. and Dye M. Effectiveness of therapeutants including antibiotics in Preventing development of blast of stone fruit (Pseudomonas syringae von Hall). «New Zeal. Jour. Sci. and Tech.» A. 1954, 36, 21.
- Dyer — Zbt. f. Agriculturnehie, 1894, s. 799 (по Стокласа, 1924).
- Eaton M. and Rigler E. Influence of the root — surface microflora on Phymatotrichum root rot in Cotton and maize. «J. Agric. Res.», 1946, v. 72, p. 137.
- Eckerson S. Conditions affecting nitrate reduction by plants contribution. Boice. Thomps. Inst., v. 4, 1932, 119.
- Ehrenberg, 1838 (цит. по Пешкову, 1955).
- Eisenberg Ph. Untersuchungen über variabilität der Bakterien. «Zbt. f. Bakter.», 1918, I, Bd. 81, s. 72.
- Eklunde Ola. Die pH Werte einiger Pflanzenryssosphären. Mem. Soc. pro Fauna e Flora Fennica, v. 6, 1929—30, p. 107.
- Enderlein G. Bakterien — Cyclogenie. 1925. Berlin.
- Engel H. und Roberg. Die Stickstoffanscheidung der Würzelknolchen. Berichte Bot. Gesellsch., Bd. 56, 1938, H. 8.
- Ephrussi B., Hottinger H. et al., 1949—51 (цит. по Слонимскому, 1956).
- Ephrussi B., Taylor H. (цит. по Wyss & Haas, 1951).
- Erikson D. The nature of the bacterial surface. Symposium of the Society gener. «Microb.», 1949, Oxford, IX, p. 175.
- Fahlpahl H. Schutz Hauf gegen Kohlweissling schäden? Nachz. bl. Pflanzenschutz, Bd. 3, 1949, s. 221.
- Fawcett H. The importance of investigations on the effects on known mixtures of microorganisms. «Phytopath.», 1931, v. 21, p. 545.
- Feeney R. and Garibaldi J. Studies in mineral nutrition of subtilin producing strain of Bacillus subtilis. «Arch. Bioch.», 1948, N. 17, p. 447.
- Feher D. Untersuchungen über die Mikrobiologie des Waldbodens. Berlin, 1933.
- Feldmeier J. u. Guttenberg H. Über das Vorkommen von Wuchs und Hemmstoffen in Samen und Keimpflanzen Phaseolus vulgaris. «Planta», 1953, Bd. 42, H. 1/2, s. 1.
- Ferran Ztschr. f. Klin., Bd. 9, 1885, s. 361 (цит. по Красильникову, 1932).
- Feulgen R. Die Nuclealärbung. Abderhalden's Handb. biol. Arbeitsmethoden, N. 2, 1926.
- Flaig W. Biochemische Beiträge zur Bildung von Huminsäuren durch Streptomyceten. «Ztschr. Pflanz. Dung. Boden», 1952, Bd. 56, p. 63.
- Fleming A., Vourekka J., Kramer R. a. Hughes W. The morphology and mobility of Proteus vulgaris and other organisms cultured in the presence of penicillin. «J. Gen. Microb.», 1950, v. 4, p. 257.
- Fletcher, 1912 (по Гриммер, 1955).
- Fogg G. The production of extra cellular nitrogen substances by bluegreen algae. Proc. Roy. Soc. Ser. B., v. 139, 1952, p. 372.
- Fogg G. and Wolff M. Autotrophic microorganisms. 1955. London, p. 108.
- Forster. Zbt. f. Bakter., Bd. 16, 1892, s. 257 (по Красильникову, 1932).

- Forster H. und Wiese. Untersuchungen zur Kopulationsfähigkeit von *Chlamydomonas eugametos*. «Z. Naturforsch.», 1954, Bd. 9, s. 470.
- Forster H. und Wiese. Gormonwirkungen bei *Chlamydomonas eugametos*. Ibid., s. 548, 1954.
- Forsyth W. Studies on the more soluble complexes of soil organic matter. «J. Biochem.», 1947, v. 41, No. 2.
- Frances-Shattock P. The use of serology in the classification of microorganisms. «J. Gen. Microb.», 1955, v. 12, N. 2, p. 367.
- Francis I., Masturk H., Madinaveitia J. and Show G. Mycobactin a growth factor for *Mycob. johnei* isolation from *Mycobacterium phlei*. «Bioch. Journ.», 1953, v. 55, p. 596.
- Fred E. The effect of certain organic substances on seed germination. «Soil Sci.», 1918, v. 6, p. 333.
- Fred E. The growth of higher plants in soil free of microorganisms. «J. Gen. Physiol.», 1919, v. 1, N. 6, p. 623.
- Fred E. B. a. Haas A. R. The etching of marble by roots in the presence and absence of bacteria. «J. Gen. Physiol.», 1918, N. 1, p. 613.
- Fred E., Baldwin J. a. McCoy E. Root nodule bacteria and leguminous plants. 1932.
- Freeman, Morison, 1940 (лит. по Grümmer, 1955 и Audus, 1953).
- Frenzel I. Antagonisme des bacteries. Ann. Micrographie 1889.
- Frenzel I. Über den Bau und die Sporenbildung grüner Kaulquapenbacillen. «Ztschr. Hyg.», 1892, Bd. 11, s. 207.
- Freudenreich E. Jahresb. path. Mikroorg. Bd. 5, 1889, s. 530.
- Fuhrman G. Zur Kenntniss der Bakterienflora des Flaschenbieres. I. *Pseudomonas cerevisiae*. «Ztb. f. Bakter.», 1906, II, Bd. 16, s. 309.
- Gainey P. Soil reaction and the growth of *Azotobacter*. «J. Agr. Res.», 1918, v. 14, N. 7; 1949, v. 78, N. 11.
- Garret S. Soil as a medium for transfer and multiplication of disease organisms. «J. Soil Sci.», 1946, v. 61, N. 1, p. 3, «Ann. Appl. Biol.», 1939, v. 26, p. 47.
- Gäumann E. Die Pilze. Grundzüge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie. Basel, 1949.
- Gäumann E. et al. Einfluss einiger Welketoxine und antibiotik auf die osmotischen Eigenschaften pflanzlicher Zellen. «Phytopath. Ztschr.», 1952, Bd. 19, s. 160.
- Gäumann E. und Jaag O. Über das Problem Welkekrankheiten bei Pflanzen. Experimentia, Bd. 2, 1946, s. 215.
- Gerlach (лит. по Шнейдевинду, 1933).
- Gerloff G., Fitzgerald C. a. Skoog. — Symposium — The culturing of Algae, p. 27, 1950.
- Gerretsen F. The influence of microorganisms on the phosphate intake by the plant. Plant a. Soil., v. 1, 1948, p. 51.
- Gibson T. An investigation of *Sarcina ureae*, a sporeforming motile coccus. «Arch. f. Mikrob.», 1935, Bd. 6, s. 73.
- Gibson T. The present state of development of soil bacteriology. «Agr. Progr.», 1949, v. 24, p. 108.
- Gilman J. Soil fungi. Iowa, 1945.
- Gitterman Ch. and Knight S. Carbon dioxide fixation into aminoacid of *Penicillium chrysogenum*. «J. Bacter.», 1952, v. 64, N. 2.
- Goodman R. Antibiotics for control of fire blight. Proc. Am. Soc. Hort. Sci., 1954 a, 156.
- Goodman R. Fire blight control with sprays of agrimycin, a streptomycin — terramycin combination. «Pl. Dis. Rptr.», 1954 a, v. 38, p. 874.
- Goodman R. and Hemphill D. The effects of indole — 3 — acetic acid on the plant disease inhibiting properties of antibiotics. «Sci.», 1954 c, v. 119, p. 347.
- Gopalkrishnan K. and Jupp J. The antibiotic activity of thiolutin in the chemotherapy of fusarium wilt of tomato. «Phytopathol.», 1952, v. 42, N. 6.
- Gorrad E. and Lochhead A. Relationship between soil microorganisms and soil — borne pathogens. «A. rev. Sci. Agr.», 1938, v. 18, p. 70.
- Gottlieb D. The production and role of antibiotics in the soil. «Phytopathol.», 1952, v. 42, p. 493.
- Gottlieb D. and Siminoff P. The production and role of antibiotics in the soil. «Phytopathol.», 1948, v. 38, p. 11; 1952, v. 42, No. 2, p. 21; 1952, v. 42, No. 9, p. 91, No. 2, p. 493.
- Graff G. Über den Einfluss des Pflanzenwachstums auf die Bakterien im Wurzelbereich. «Ztb. Bakter.», 1928a, II, Bd. 82, s. 44.
- Graff G. Der Gehalt unserer Wiesen — und Weidegräser an den Vitaminen A und B. Dissert. 1928 b. Leipzig.
- Gram C. 1884 (лит. по Пешкову, 1955).
- Gray P. and Reed A. Increasing the effectiveness of streptomycin against the common blight of beans with glycerin. «Pl. Dis. Rptr.», 1955, v. 39, p. 567.

- Gray P. and Thornton H. Soil bacteria that decompose certain aromatic compounds. «Ztb. Bakter.», 1928, II, Bd. 73, s. 74.
- Greathouse G. and Rigler N. The chemistry of resistance of plants to *Phymatotritum* root rot. «Amer. J. Bot.», 1940, v. 27, p. 99; «Phytopathol.», 1940, v. 30, p. 475.
- Green H. The mode of action of sulfamylamide. With special reference to a bacterial growth — stimulating factor («P» — factor) obtained from *Brucella abortus* and other bacteria. «Brit. J. Exp. Path.», 1940, v. 21, p. 38.
- Green R. A preliminary investigation of toxins produced in vitro by *Verticillium albo-atrum*. «Phytopath.», 1954, v. 44, N. 8, p. 433.
- Gregory K., Allen O., Riker A. and Peterson W. Antibiotics as agents for the control of certain damping of fungi. «Amer. J. Botan.», 1952, N. 6, p. 405; «Phytopathol.», 1952, v. 42, N. 11.
- Greig-Smith R. The bacteriotoxins and the agricide of soil. «Ztb. f. Bakter.», 1911, II, Bd. 30, s. 154.
- Greig-Smith R. Contribution to our knowledge of soil fertility. Proc. Lin. Soc. New Wales, v. 38, 1913, p. 153; v. 63, 1918, p. 169.
- Griffith F. The significance of pneumococcal types. «J. Hyg.», 1928, v. 27, p. 113.
- Grigg, 1952 (лит. no Braun, 1953).
- Grossbard E. Antibiotic production by fungi on organic manures and in soil. «J. Gen. Microb.», 1948, v. 2, N. 3; 1952, v. 6, p. 295.
- Groh. Über reaktionen der Wurzelsäfte einzelner Pflanzen und die Beeinflussung der Reaktion verschiedener Nährsalze durch die Pflanzen. «Land. Jahrb.», 1926, 36, s. 483.
- Grüber. Die Bakterioflora von Runkelrüben, Stackrüben, Karotten etc. «Ztb. f. Bakter.», 1909, II, Bd. 2, s. 404.
- Grümmer. Die gegenseitige Beeinflussung höheren Pflanzen. Jena, 1955.
- Guilliermond A. The yeasts. New York, 1920.
- Guilliermond A. The Cytoplasm of the plant cell. 1941.
- Gustafson, Parfeitt. Effect of numbers of bacteria on the development of rancidity of soft wheat flour. Cereal. Chem., 1933, v. 10, p. 233.
- Guyot L. 1951, p. 3 (лит. no Grümmer, 1955).
- Guyot L. et Massenot M. «C. R. Acad. Sci.», t. 230, 1950, p. 1894 (no Grümmer, 1955).
- Haas F., Clark J., Wyss O. a. Stone W. (лит. no Kaplan, 1952).
- Hadley Ph. Microbic dissociation. J. Infections Diseases, v. 40, 1927, p. 1.
- Hadley Ph. Further advances in the study of microbial dissociation. «J. Inf. Dis.», 1937, v. 60, p. 129.
- Hagborn W. The effect of antibiotics on infection of wheat by *Xanthomonas translucens*. «Canad. J. Microb.», 1956, v. 2, N. 2.
- Hamense J. The determination of auxin in soils including a note on synthetic growth substances. «Analyst», 1946, v. 71, p. 111.
- Hamilton J. a. Szkolnik M. Factors involved in the performance of cycloheximide (actidione) against *Coccomyces hiemalis* (Abs.). «Phytopath.», 1953, v. 43, p. 109.
- Hammer K. Minor elements and vitamin content of plants. «J. Soil Sci.», 1945, v. 60, N. 2.
- Hammer K. C. a. Maynard I. A. Factors influencing the nutritive value of the tomato. Washington, 1942. US Department of agriculture. Miscellaneous publication, N. 502.
- Hansen (no Шнейдевичу, 1933).
- Harder R. and Humfeld H. The decomposition of vetch green manure in relation to the surrounding soil. «Z. Bot.», 1917, Bd. 9, s. 145.
- Harley J. Association between microorganisms and higher plants (mycorrhiza). «Ann. Rev. Microb.», 1952, v. 6, p. 367.
- Harley J. and McCready C. The uptake of phosphate by excised mycorrhizae roots of the beech. «The new phytologist», 1950, v. 49, p. 988; 1952, v. 51, p. 56.
- Harris L. Note on the vitamin B₁ potency of wheat as influenced by soil treatment. «J. Agr. Sci.», 1934, v. 24.
- Hartmann M. Über sexuelle Differenzierung und relative sexualität. St. Mend. Brunn., 1923.
- Hartmann M. Die sexualität, 1943, Jena.
- Hartmann M. Sex problems in algae. Fungi und Protozoa. «Amer. Naturalist», 1955, v. 89, No. 849.
- Hayer L. Survey of higher plants for presence of antibacterial substances. «Bot. Gaz.», 1947, v. 108, N. 3.
- Hayes W. Observations on a transmissible agent determining sexual differentiation in *Bacterium coli*. «J. Gen. Microb.», 1953, v. 8, N. 1, p. 72.
- Hedrick, 1905 (лит. no Schreiner a. Reed, 1907).
- Heggested H. and Clayton E. Control of tobacco wildfire with streptomycin sulfate. «Pl. Dis. Rptz.», 1954, 38, 661.
- Heilriegel H. Erfolgt die Assimilation des freien Stickstoffs durch die Leguminosen unter Mitwirkung niederer Organismen? Ber. Deut. Bot. Gesel., Bd. 7, 1889, s. 138.

- Henneberg. The effect of vitamin K and vitamin H on the root formation in cuttings of *Phaseolus vulgaris*. *Phys. Plantar.*, v. 6, 1953. Rep. Biol. Abstracts, 1953, v. 27, 2344.
- Hennig K. and Villforth. Experimentelle untersuchungen zur Frage der Bakterien-symbiose in höheren Pflanzen und ihrer Beeinflussung durch Leitelemente. «*Bioch. Ztschr.*», 1940, Bd. 305, s. 523.
- Henrikson E. Nitrogen fixation by bacteria — free symbiotic *Nostoc* strain isolated from *Collema*. «*Phys. plant.*», 1951, v. 4, p. 542.
- Henry A. and Campbell I. Inactivation of seed — borne plant pathogens in the soil. «*Canad. J. Res. Sect. C.*», 1938, v. 16, p. 331.
- Henry A., Millar R. a. Peterson E. Control of covered smut of wheat by rapid seed treatment with an antibiotic. «*Science*», 1952, v. 115, p. 90.
- Henry A., Peterson E. and Millar R. Compatibility of actidione and orthocide in treatment of seed. «*Phytopath.*», 1953, v. 43, p. 461.
- Henry H. a. Stasey M. Histochemistry of the gram — staining reaction for microorganisms. «*Nature*», 1943, v. 151, p. 671.
- Henry H., Stasey M. and Tecce E. Nature of the gram positive complex in microorganisms. «*Nature*», 1945, v. 156, p. 721.
- Herrick J. and Alexopoulos C. Thiamin production by *Actinomyces*. *Bull. Torr. Bot. Club.*, 1942, v. 69, p. 569; 1943, v. 70, p. 369.
- Hertwig R. Die Protozoen und die Zelltheorie. «*Arch. Protist.*», 1902, Bd. 1, H. 1.
- Hessayon D. Fungitoxin in soil. *Soil. Sci.*, 1953, v. 75, p. 395; 1952, v. 75, p. 317; «*Nature*», 1951, v. 168, p. 998.
- Hibbert H. Lignin. «*Ann. Rev. Biochem.*», 1942, v. 11.
- Hildenbrand u. West, 1941 (no Sanford, 1946).
- Hillitzer A. Über den Einfluss der Humusstoffe auf das Wurzelwachstum. *Beihefte Bot. Ztbl.*, Bd. 49, 1932, s. 467.
- Hilfner L. 1904 (цит. по Красильникову, 1940).
- Hinshelwood C., Lewis P., Jackson S. a. al. 1946—1952 (по Дин и Хиншель-вуд, 1956).
- Hoffman K. A contribution to the subject of the factors concerned in soil productivity. «*Kans. Univ. Sci. Bull.*», 1914, v. 60, p. 89.
- † Hoffman, 1951 (цит. по Пешкову, 1955).
- † Hoffman Ed. Enzymreaktionen und ihre Bedeutung für die Bestimmung der Bodenfruchtbarkeit. *Ztsch. Pflanzenernähr. Düng. Bodenkunde*, Bd. 56, 1952, H. 1—3, s. 68.
- Hoffmann Ed. u. Schmidt W. Über das Enzymsystem unserer Kulturboden. II. Urease. *Bioch. Ztschr.*, Bd. 324, 1953, H. 2. III Proteinase. *Bioch. Ztschr.*, Bd. 324, 1953, H. 4. IV Die β -glucosidasen. *Bioch. Ztschr.*, Bd. 324, 1953, s. 397. V α - and β -galactosidase und α -gemoxidase. *Bioch. Ztschr.*, Bd. 325, 1954, H. 4.
- Hollis I. Studies on *Streptomyces scabies*. I. Variability in a melanin — indicator medium. «*Phytopath.*», 1952, v. 42, p. 5.
- Holmes F. The classification of viruses. «*J. Gen. Microb.*», 1955, v. 12, N. 2, p. 356.
- Hornemann C. Über den Einfluss der Phosphatdüngung auf die Bildung von Vitamin B in der Pflanze. «*Ztschr. f. Pflanzenernähr. Düng.*», 1925, Bd. 4, s. 84.
- Hotchkiss R. Transfer of penicillin resistance in pneumococci by the desoxyribonucleate derived from resistant cultures. *Cold. Spr. Harb. Symp. quant Biol.*, v. 16, 1951, p. 457.
- Hotchkiss R. Cyclical behaviour in *Pneumococcal* growth and transformability occasioned by environmental changes *Proc. Nat. Acad. Sci.*, v. 40, 1954, N. 2.
- Hotchkiss R. and Ephrussi-Taylor. *Federation Proc.*, v. 10, 1951 (no Hotchkiss, 1954).
- Hueberger J. and Poulos P. Control of fire blight and frodeye Spot (Black rot) disease of apples in Delaware in 1952. «*Pl. Dis. Rptr.*», 1953, v. 37, p. 81.
- Hughes W. The adaptation in microorganisms. *Symp. Soc. gen. Microb.*, v. 8, 1953, p. 307.
- Hughes W. The differences in antibiotic sensitivity of closely related single cells of *Proteus vulgaris*. «*J. Gen. Microb.*», 1955, v. 12, p. 265.
- Hughes W. The differences in antibiotic sensitivity of closely related single cells of *Proteus vulgaris*. «*J. Gen. Microb.*», 1955, v. 12, N. 2.
- Humfeld A. & Smith N. «*J. Agr. Research.*», 1932, v. 44, p. 113 (цит. по Waksman, 1952).
- Hungtinton E. and Winslow C. Cell size metabolic activity at various phases of the bacterial culture cycle. «*J. Bacter.*», 1937, v. 33, p. 123.
- Hurni H. Die Biosynthese von Aneurin in der Höheren Pflanzen. «*Ztsch. vitaminforsch.*», 1944, Bd. 13(3), s. 198; 1945, Bd. 15, s. 198.
- Hurtis I. Über die allelopathische Beeinflussung der Keimfähigkeit und Triebkraft von Samen Verschiedener Kulturpflanzen und Unkräuter. «*Wiss. Ztschr. Univ. Rostock*», 1953, Bd. 2, s. 145.
- Hutchinson H. (цит. по Waksman, 1927).
- Hutchinson H. and Miller N. The direct assimilation of inorganic and organic form nitrogen by higher plants. «*J. Agr. Sci.*», 1912, v. 4, p. 282. «*Ztb. f. Bakter.*», 1911, II, Bd. 30, s. 513.

- Hutchinson W. and Stempen H. 1954 (no Lederberg, 1955).
- Hutchinson H. & Thaysen A. The non persistence of bacteriotoxins in the soil. «J. Agr. Sci.», 1918, v. IX, p. 1.
- Jorgensen & Hammer. Weed control in soils with 2,4-dichlorophenoxyacetic acid and related compounds and their residual effects under varying environmental conditions. «Bot. Gaz.», 1948, v. 109, p. 324.
- Joseph T. Fungi inhibiting growth of the crown — rot disease fungus *Sclerotium delphinii*. «Nature», 1952, v. 169, p. 1017.
- Long & Winter, 1953 (цит. no Zaumeyer, 1955).
- Irving G. Iterson, Fontaine T. and Doolittle. Partial antibiotic spectrum of «tomatin», an antibiotic agent from the tomato plant. «J. Bacter.», 1946, v. 52, N. 5.
- Jakes E. 1937. (См. Красильников, 1940).
- James N., Wilson J. and Stark E. The microflora of stored wheat. «Can. J. Res.», 1946, v. 24, N. 1, p. 232.
- James N. Yellow chromogenic bacteria on wheat. «Can. J. Microb.», 1955, v. 1, N. 4, p. 271.
- James N. and Sutherland M. Number of bacteria developing on plates in relation to soil environment. «Canad. J. Res.», 1942, v. 20, N. 9; 1943, v. 21, N. 6.
- Janke A. and Granits J. Über die Bekämpfung von Pflanzenkrankheiten durch antibiotica. «Ztb. f. Bakter.», 1954, II, Bd. 108, H. 1/3.
- Jefferis E. The stability of antibiotics in soil. «J. Gen. Microb.», 1952, v. 7, p. 295.
- Jensen H. Contributions to the microbiology of australian soils. Proc. Lin. Soc., N. S. W., v. 59; 1934, No. 3—4; p. 103; p. 191; v. 61, 1936, N. 1—2, p. 28.
- Jensen H. The activity of microorganisms in the decomposition of organic matter. Proc. Lin. Soc. N. S. W., v. 61, 1936, N. 1—2, p. 27.
- Jensen H. Contribution to the nitrogen economy at Australia wheat soils with particular reference to New — South — Wales. Proc. Lin. Soc. N. S. W., 65, N. 1—2, 1940.
- Jensen H. The Azotobacteriaceae. «Bacter. rev.», 1954, v. 18, p. 195.
- Jensen H. a. Petersen E. Azotobacter macrocytogenes n. sp. a nitrogen — fixing bacteria resistant to acid reaction Acta Agr. Scand. II, 1952, N. 3.
- Johnson D. The antagonism of certain bacteria to corn smut. *Ustilago zeae*. Zerde Internat. Bot. Congres. v. 2, 1935, p. 221.
- Johnson D. & Murvin. The antibiosis of certain bacteria to smuts and some other fungi. «Phytopathol.», 1931, v. 21, p. 843.
- Johnson G. a. Schaal L. Relation of chlorogenic acid to scab resistance in potatoes. «Science», 1952, v. 115, p. 627.
- Johnston C. and Greaney F. Studies on the pathogenicity of *Fusarium* species associated with root rot of wheat. «Phytopath.», 1942, v. 32, N. 8.
- Jones A., Muggleston P. & Stacey M. The gram complex in *Clostridium welchii*. «Nature», 1950, v. 166, p. 650.
- Jones J. and Greaves J. Azotobacter chroococcum and its relationship to accessory growth factors. «Soil Sci.», 1943, v. 55, N. 5.
- Jollos V. Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse von *Lasycladus clavaeformis*. «Biol. Ztbl.», 1926, Bd. 46, s. 279.
- Jongh Ph. On the symbiosis of *Ardisia cripisa*. Kon. Ned. Akad. Wet. Verh. (Tweedesectie) DL, 37, 1938, N. 6.
- Kaplan. Genetics of microorganisms. «Ann. Rev.», 1952, v. 6, p. 149.
- Karström H. Über die Enzyymbildung in Bakterien. Akad. Abhald. Helsingfors, Bd. 13, 1932, s. 13.
- Karström H. Enzymatische Adaptation bei Mikroorganismen. Ergebn. d. Enzymforsch., Bd. 7, 1938, s. 350.
- Kaserer H. Über die Beeinflussung des Boden durch die Pflanzen in der Wurzelzone. Bodenkunde u. Pflanzenernähr., Bd. 21/22, 1940, s. 637.
- Katznelson H. Survival of Azotobacter in soil. «Soil Sci.», v. 49, N. 1, 1940, p. 21.
- Katznelson H. Inhibition of microorganisms by toxic substances produced by an aerobic spore — forming bacillus. Canad. J. Res., v. 20, 1942, p. 169; «Soil. Sci.», 1946, v. 12, p. 346.
- Katznelson H. The «rhizosphere effect» on mangels on certain groups of soil microorganisms. «Soil Sci.», 1946, v. 62, No. 5.
- Katznelson H., Lochhead A. and Timonin M. Soil microorganisms and the rhizosphere. «Bot. Rev.», 1948, v. 14, No. 9.
- Katznelson H. and Richardson L. The microflora of the rhizosphere of tomato plants in relation to soil sterilisation. «Can. Journ. of research.», 1943, v. 21, p. 249.
- Katznelson H. and Sutton M. A rapid plaque count method for the detection of bacteria as applied to the demonstration of intervally borne bacterial infection of seed. «J. Bacter.», 1951, v. 61, p. 689.
- Kejima R. Soil organic nitrogen. «Soil Sci.», 1947, v. 64, N. 3, p. 492.
- Kendall A. Bacteriology, General, Pathological and Intestinal. 1928.
- KenKnight J. Studies on soil Actinomycetes in relation to potato scab and its control. Tech. Bull. Mich. agric. exp. Sta., N. 178, 1941, p. 48.

- Kent-Jones D. & Amos A. Preliminary studies in the bacteriology of wheat and flour. «Analyst», 1930, v. 55, p. 248.
- Gholodny N. G. A soil chamber as method for the microscopic study of the soil microflora. Arch. f. Mikrob., v. 5, 1934, p. 148.
- Kienholz J. Control of fire blight on Forelle pears with antibiotics at Hood River, Oregon. «Pl. Dis. Rptr.», 1954, v. 39, p. 208.
- Kimball R. Change of mating type during vegetative reproduction in *Paramecium aurelia*. «J. Exp. Zool.», 1939, v. 81, p. 165.
- Kirby R. Effectiveness of antibiotics for apple fire blight control under epidemic conditions in Pennsylvania. «Pl. Dis. Rptr.», 1954, v. 38, p. 432.
- Kirby R. Control of tobacco wildfire with streptomycin preparations. «Pl. Dis. Rptr.», 1955, v. 39, p. 14.
- Kissling L. Biologische Maßnahmen zur Unterdrückung der Kartoffelschorfes. Kühn's Arch., Bd. 38, 1933, s. 184.
- Klebs E. Ueber heilende und immunisierende Substanzen aus Tuberkelbacillen-Kulturen. «Ztb. f. Bakter.», 1896, Bd. 20, s. 488.
- Klein C. und Kisser J. Die Nitrat-assimilation bei höheren Pflanzen. Sitzungsber. Wien. Akad. math. naturw. Kl. Abt. I, 1925, Bd. 134, s. 101.
- Klieneberger-Nobel E. Origin development and significance of L-forms in bacterial cultures. «J. Gen. Microb.», 1949, v. 3, p. 434.
- Klinkowski M., Köhler H. und Schrödter H. Möglichkeiten durch Desinfektion fett fleckenkranken Bohnensaatgutes durch Antibiotica unter Berücksichtigung der Einflusses meteorologischer Faktoren. «Phytopath. Zeitsch.», 1955, Bd. 23, H. 4, s. 345.
- Knapp R. und Thyssen P. Untersuchungen über gegenseitige Beeinflussung von Heilpflanzen in Mischkulturen. «Ber. Dtsch. Bot. Ges.», 1952, Bd. 65, s. 60.
- Knausi G., Hüller J. & Fabricant C. The cytology of an avian strain of *Mycobacterium tuberculosis* studied with the electron and light microscopes. «J. Bact.», 1950, v. 60, 423.
- Knight B. Nutritional characters. «J. Gen. Microb.», 1955, v. 12, N. 2, p. 348.
- Kober B. Über die Physiologie und Morphologie von *Actinomyces oligocarpophilus* und dessen Bedeutung für Ackerboden. «Ztb. Bakter.», 1929, II, Bd. 79, s. 370.
- Kobl Müller O. Untersuchungen über Streptokokken. «Ztb. f. Bakter.», I, 1934, Bd. 133, H. 3/4; Bd. 139, 1937, H. 5/6.
- Kock P. Influence of humic acids on plant growth. «Science», 1955, v. 121, N. 3144, p. 473.
- Kögl F. und Haagen-Smit A. Biotin und Aneurin als Phytohormone. «Ztschr. f. Phys. Chem.», 1936, Bd. 243, s. 209.
- Köhler W. *Corynebacterium citreum* — mobilis ein neuer farbstoffbildender saprophytärer Keim des Genus *Corynebacterium*. «Ztb. f. Bakt.», I, 1955, Bd. 162, H. 4/5, S. 275.
- Korzybski T. и Kurylowicz W. Antibiotyki. 1955. Warszawa.
- Kozłowski A. 1935 (по Красильникову, 1940).
- Kramar E. Untersuchungen über die chemische Beschaffenheit der Kapselsubstanz einiger Kapselbakterien. «Ztb. f. Bakter.» I, 1921, Bd. 87, s. 401.
- Kramer P. Effects of respiration inhibitors on accumulation of radioactive phosphorus by roots of loblolly Pine. «Plant physiol.», 1951, v. 26, p. 30.
- Kramer P. and Wieburk. Absorption of radioactive phosphorus by mykorrhizal roots of Pine. «Science», 1949, v. 110, p. 8.
- Krishnamurti K. and Soman S. Studies in the absorption of bacteria. Proc. Ind. Acad. Sci., v. 34, 1951, ser. B, No. 2, p. 81.
- Kroulik J., Burkey L. a. Wiseman H. The microbial populations of the green plant and of the cut forage prior to ensiling. «J. Dairy Sci.», 1955, v. 38, No. 3, p. 256.
- Kubiena W. Über Fruchtkörperbildung und engere Standortwahl von Pilzen in Bodenhohlräumen. «Arch. f. Mikrob.», 1932, Bd. 3, H. 4, s. 507.
- Kurylowicz W. и Slopek — Streptomycin. 1950. Warszawa.
- Künze G. Über Säureausscheidung bei Wurzeln und Pilzhypphen und ihre Bedeutung. «Jahrb. Wiss. Bot.», 1906, Bd. 42.
- Küster E. Untersuchungen über die Bildung und Zersetzung von Hummussstoffen durch Mikroorganismen. «Arch. f. Mikrob.», 1950, Bd. 15, H. 1.
- Küster E. Umwandlung von Mikroorganismen — Farbstoffen in Humussstoffe. Ztsch. f. Pflanz. Düng. Bodenk., Bd. 57, 1952, H. 1.
- Laatsch W., Hoops L. and Bieneck O. Über Huminsäuren des Pilzes *Spicaria elegans*. Ztschr. Pflanz. Düng. Bodenk., Bd. 58, 1952, H. 3.
- Lamana C. The taxonomy of genus *Bacillus*. «J. infect. dis.», 1940, v. 67, p. 193; 205.
- Landy M., Larkum N. and Oswald E. Bacterial synthesis of p-aminobenzoic acid. Proc. Soc. «Exp. Biol. Med.», 1943, v. 52, p. 52.
- Lang A. Naturwissenschaften, 1956, Bd. 11, S. 257; S. 284 (no Brian a. Grove, 1957).
- Laudenberger R. Hemm und Wuchsstoffe bei *Pseudomonas fluorescens*. «Ztschr. f. Naturforsch.», 1952, Bd. 7B, H. 11.
- Laundoldt E. Über Welkestoffbildung bei *Fusarium cytolmorum*. «Phopath. Ztschr.», 1952, Bd. 19, s. 336.

- Laurent I. et Laurent J. Lez microbes du sol. «J. Pharm. et de Chimie», 1886, t. 14, p. 327.
- Recherches sur la nutrition des plantes vertes à l'aide de matières organiques. Thèse de Doctorat, Paris, 1903.
- Leben C., Arny D. and Keitt G. Small grain seed treatment with the antibiotic Helexin B¹. «Phytopath.», 1953, v. 43, p. 391.
- Leben C. a. Keitt G. The effect of an antibiotic substance on apple leaf infection by *Venturia on aequalis*. «Phytopath.», 1948, v. 38, p. 899; 1947, v. 37, No. 1.
- Leben C. a. Keitt G. Effect of antibiotics in control of plant diseases. «J. Agr. Food. Chem.», 1954, v. 2, p. 234.
- Leben C. & Fulton R. Effect of certain antibiotics on lesion production by two plant viruses. «Phytopath.», 1952, v. 42, p. 391.
- Lechevalier H., Acker R., Corne Ch., Haensler C. and Waksman S. Candicidin a new antifungal antibiotic. «Mycologia», 1953, v. 45, N. 2.
- Lederberg J. Problems in microbial genetics. *Heredity*, v. 2, 1948, p. 198.
- Lederberg J. Genetics and Microbiology. Sympos. Perspectives and Horizons in Microbiology, 1955, p. 24.
- Lederberg J. and Tatum E. Sex in bacteria: genetic studies 1945—1952. «Science», 1953, v. 118, N. 3059.
- Lederberg J. & Tatum E. Sex in bacteria: genetic studies 1945—1952. Symposium. Sex in microorganisms, 1954, p. 12.
- Lee S. and Burris R. Large scale production of *Azotobacter*. *J. Eng. Chem.*, v. 35, 1943, p. 354; 943. «Phytopath.», 1953, v. 43, p. 391.
- Lees H. A simple apparatus for measuring the oxygen uptake of soils. «Plant a. Soil», 1949, v. 2, p. 123.
- Lefèvre C. R. *Ac. Sci. Paris*, v. 141, 1905; v. 142, 1906 (цит. по Рессено, 1955).
- Legroux R. Dissociation et variabilité des bactéries. *Ann. des Fermentations*, t. 1, 1935, p. 193.
- Legroux R. et Genevray J. Etude comparative entre le bacille de Whitmore et le bacille pyocyanique. «Ann. Inst. Pasteur», 1953, t. 51, No. 3.
- Lemmermann O. Untersuchungen über einige Ernährungsunterschiede der Leguminosen und Gramineen und ihre wahrscheinliche Ursache. *Landw. Vers. Sta.*, Bd. 67, 1907, s. 207.
- Leng E. Differential reaction to *Penicillium* seedling disease of corn. «Agron. Journ.», 1949, v. 41, N. 9.
- Leong P. Effect of soil treatment on the vitamin B₂ content of wheat and barley. «Bioch. Journ.», 1939, v. 33, N. 9, p. 1397.
- Lewin R. Sex in Unicellular Algae. Sympos. Sex in Microorganisms, p. 101, 1954. Washington.
- Lewis J. Bacterial antagonisms with special reference to the effect of *Pseudomonas fluorescens* on sporeforming bacteria of soils. «J. Bacter.», 1929, v. 17, p. 89.
- Lewis J. Dissociation and life cycles of *B. mycoides*. «J. Bacter.», 1932, v. 24, p. 381.
- Lewis J. Secondary colonies of bacteria with special reference to *B. mycoides*. «J. Bacter.», 1933, v. 25, p. 133.
- Lewis J. Cell inclusions and the life cycle of rhizobia. «J. Bacter.», 1938, v. 35, p. 573.
- Lewis E. New developments in legume inoculation. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, v. 8, 1944, p. 213.
- Liener I. & Buchanan D. ine fixation of carbon dioxide by growing and non growing yeasts. «J. Bacter.», 1951, v. 61, p. 527.
- Lieske R. Morphologie und Biologie der Strahlenpilze. 1921, Leipzig.
- Lieske R. 1926 (по Красильникову, 1932).
- Likais R. Über den Einfluss des Boden und antagonistischen Bodenmikroben auf den Parasitismus von *Phythium de Baryanus*. «Arch. f. Mikrob.», 1952, Bd. 18, s. 49.
- Lilly V. & Leonian L. Vitamin in soil. «Science», 1939, v. 89, p. 292.
- Lilly V. and Leonian L. Some factors affecting the dry weight of *Chlorella vulgaris*. «Amm. J. Bot.», 1941, v. 28, p. 569.
- Lilly B. & Barnett I. (см. список русск. литерат.).
- Lindahl J., Cook A. et al. Preliminary investigations on the role of alfalfa saponin in ruminant bloat. «Science», 1954, v. 119, N. 3083, p. 157.
- Linfold M. Method of observing soil flora and fauna associated with roots. «Soil Sci.», 1942, v. 53, N. 1, p. 33.
- Linsch a. Calvin, 1952 (цит. по Веркману, 1954).
- Lindgren C. Genetical Studies of Bacteria. I. Problema of the bacterial nucleus. *Ztb. f. Bacter.», II*, 1935, Bd. 92, s. 41; «Genetics», 1950, v. 35, p. 675; v. 27, 1954, p. 45; «Expt. Cell. Res.», 1950, v. 1, p. 160.
- Lindgren C., Mellon R. Nuclear phenomena Suggesting a sexual mechanism for the tubercle bacillus. *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, v. 30, 1932, p. 110.
- Lindgren, 1945 (цит. по Догелю, 1951).

- Linsner H. Über des Vorkommen von Hemmstoff in Pflanzenextrakten, sowie über das Verhältnis von Wuchsstoffgehalt und Wuchsstoffabgabe bei Pflanzen oder Pflanzenteilen. «Plant», 1940, Bd. 31, s. 32.
- Lipman J. The associative growth of legumes and non legumes. «N. Y. Agr. Exp. Sta. Bull.», 1912, 253, p. 48.
- Little J. and Grubaugh K. Antibiotic activity of some crude plant juices. «J. Bacter.», 1946, v. 52, N. 5.
- Livingston, 1923 (no Grümmer, 1955).
- Lochhead A. Soil Microbiology. «Ann. Rev. Microbiol.», 1952, v. 6, p. 185.
- Lochhead A. and Burton M. An essential bacterial growth factor produced by microbial synthesis. «Canad. J. Bot.», 1953, v. 31 N. 1.
- Lochhead A. and Burton M. Qualitative studies of soil microorganisms. Characteristics of vitamin B₁₂ requiring bacteria. «Can J. Microb.», 1955, v. 1, N. 5.
- Lochhead A. and Chase F. Soil microorganisms. «Soil Sci.», 1940, v. 55, p. 185.
- Lochhead A. and Chase F. Bacterial growth factors in soil. «Soil Sci.», 1943, v. 55, p. 185; «Science», 1942, v. 96, p. 387.
- Lochhead A. and Lauderkin G. Aspect of antagonisms between microorganisms in soil. «Plant a. Soil», 1949, v. 1, p. 271.
- Lochhead A. and Thexton R. Qualitative studies of soil microorganisms. «Can. J. Res.», 1940, v. 18, N. 2; 1950, v. 28, N. 1; «J. Bacter.», 1952, v. 63, N. 2.
- Lochhead A. and Thexton R. The rhizosphere effect in relation to the amino acid nutrition of bacteria. «Canad. J. Res. C.», 1947, v. 25, p. 20; «Rhytopathol.», 1950, v. 40, p. 341; «Soil Sci.», 1946, v. 62, p. 343; «Sci. Agr.», 1940, v. 20, p. 414.
- Loeffler, 1889 (см. Плешков, 1955)
- Lönnis F. Studies upon the life cycles of the bacteria. «Mem. Nat. Acad. Sci.», 1921, U. S., v. 16, p. 1.
- Lönnis F. and Smit N. Life cycles of the bacteria. «J. Agr. Res.», 1916, v. 6, p. 675.
- Ludwig C. a. Allison F. Experiments on the diffusion of nitrogenous compounds from healthy legume nodule or roots. «J. Bacter.», 1936, v. 31, p. 93; «J. Am. Agron.», 1935, v. 27, 11.
- ✓ Lundergardh H. Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Jena, 1924.
- Lundergardh and Stenlid. Ar. Bot., Bd. 31A, N. 10, 1944, s. 1037 (no Песенко 1955).
- Lwoff A. Some aspects of metopoetic intergrations. Symposium. Perspectives and Horizons in Microbiology, 1955, p. 13.
- Lynch V. and Calvin M. Carbon dioxide fixation by microorganisms. «J. Bacter.», 1952, v. 63, N. 4.
- Lyont T. Influence of higher plants on bacterial activities in soils. «J. Am. Soc. Agr.», 1918, v. 10, p. 313.
- Lyont T. and Bizzell I. Some relations of certain higher plants to the formation of nitrates in soil. N. I. (Cornell) Agr. Exp. Sta. Mem., 1, 1913, p. 111.
- Lyont T. and Wilson I. Liberation of organic matter by roots of growing plant. N. I. (Cornell) Agr. Exp. Sta. Mem., 40, 1921, p. 43.
- Lyont T. and Wilson I. Some relation of green manures to the nitrogen of soil. N. I. (Cornell) Agr. Exp. Sta. Mem., 115, 1928, p. 29.
- Maassen. Arb. Biol. Abt. d. Kais. Gesundh., Bd. 5, 1905, S. 57 (no Stoklasa, 1926).
- Maassen und Behn. Zur Kenntnis der bakteriologischen Bodenuntersuchungen. Arb. a. d. Biol. Reichs. Land. u. Forstw. II, Bd. 6, 1923, s. 399.
- Maccacaro G. Cell surface and fertility in Escherichia coli. «Nature», 1955, v. 176, 4472, p. 125.
- Mack E. Untersuchungen über Bacterium herbicola. 1936.
- Madaus G. Lehrbuch der Biologischen Heilmittel. 1938. Leipzig.
- Madaus G. Von Einfluss verschiedener Pflanzenarten aufeinander. «Dtsch. Landw. Press.», 1939, Bd. 66, s. 453.
- Maddock M. Association of legumes and nonlegumes. «Soil Sci.», 1940, v. 49, p. 419.
- Magran G. (см. список русск. литер.).
- Magrau I. a. Mariatti. Action des encres et des vitamines sur le mode de végétation de Poa annua L. en culture aseptique. C. R. Ac. Sc. (Paris), 1950. N. 231, p. 742.
- Mahlecke J. 1951. Dissert. (no Grümmer, 1955).
- Malek I. O muození a pěstování mikroorganismu zvláste bakterii. 1955. Praha.
- Malek I. 1953—55 (в списке русск. литер.).
- Manninger R. a. Nagradi A. Induced mutation on Bacillus mesentericus. «Acta Physiol.», 1948, v. 1, p. 248.
- Martin J. Some observations on the synthesis of polysaccharides by soil bacteria. «Soil Sci.», 1945, v. 5, 59, p. 163; «J. Bacter.», 1945, v. 50, N. 3; «Soil Sci.», 1946, v. 61, N. 2.
- Martin J. Effect of soil fungi on germination of sweet orange suds and development of the young seedlings. «Soil Sci. Soc. Amer. Proc.», 1950, v. 14, p. 184; v. 15, 1951, p. 150.
- Martin J. Microorganisms and soil aggregation. «Soil Sci.», 1946, v. 61, N. 2; v. 69, 1950, N. 6.

- Martin J. & Andersen. The effect of composts and compost materials upon the aggregation of the silt and clay particles of Collington sandy loam. «Proc. Soil Sci. Soc. Amer.», 1942, v. 7, p. 218.
- Martin M. & Gottlieb D. The production and role of antibiotics in soil. «Phytopath.», 1952, v. 42, N. 6; v. 45, N. 7, 1955, p. 407.
- Martin J. and Waksman S. Influence of microorganisms of soil aggregation and erosion. «Soil Sci.», 1940, v. 50, N. 1; 1946, v. 61, N. 2.
- Martin J., Norma and Gottlieb D. The production and role of antibiotic in the soil. «Phytopath.», 1952, v. 42, p. 294.
- Matracho a. Moillard. «Revue Gen. Bot.», 1902, v. 14 (по Селиберу, 1944).
- Maupas E. Sur la multiplication des infusoires ciles. «Arch. Zool. Exp. Gen.», 1888, t. 2, N. 6, N. 7, 1889.
- Mayer R. and Rodbart M. Production of vitamin B₂ by *Myocb. smegmatis*. «J. Bacter.», 1946, v. 51, N. 5.
- Maynard a. Beeson, 1944 (цит. по Scharer, 1954).
- Mayr a. Harting. The serology of *Pseudomonas pyocyanea*. «J. Gen. Microb.», 1948, v. 2, p. 107.
- Maze P. Recherches sur la physiologie végétale. «An. Inst. Pasteur», 1911, t. 25, p. 705.
- Maze P. et Perrier. Recherches sur la physiologie végétale. «Ann. Inst. Pasteur», 1904, v. 8.
- Mc Calla T. Influence of biological products on soil structure and infiltration. «Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.», 1943, v. 57.
- Mc Calla T. Influence of microorganisms and some organic substance on soil structure. «Soil Sci.», 1945, v. 59, N. 4, p. 287.
- Mc Carrison. The effects of manurial conditions on the nutritives and vitamin values of millet and wheat. «Ind. Journ. Med.», 1926, v. 14, p. 381; 1924, N. 2.
- Mc Carty M. and Avery O. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of *Pneumococcal* types. «J. Exp. Med.», 1946, v. 83, p. 97.
- Mc Borney C., Bollen W. & Williams R. Pantothenic acid and the nodule bacteria — legume symbiosis. «Proc. Nat. Acad. Sci. USA», 1935, v. 21(6), p. 301.
- Mc Harque, 1924 (цит. по Scharer u. Preissner R, 1954).
- Mc Henry J. R. & Russel M. P. Elementary mechanisms of soil aggregation of puddled materials. «Soil Sci. Soc. Amer. Proc.», 1943, v. 8.
- Microbial activity and aggregation of mixture of bentonite and sand. «Soil Sci.», 1944, v. 57, p. 351.
- Mc Leon D., Robinson N. a. Purdie E. The influence of the metabolism state and of the medium on carbon dioxide by *Serratia marcescens*. «J. Bacter.», 1951, v. 61, N. 5, p. 617.
- Mellin E. & Nilson H. Transfer of radioactive phosphorus of pine seed ings by means of mycorrhizae hyphae. «Physiol. Plant.», 1950, v. 3, p. 88.
- Mellin E. & Nilson H. Transport of labelled nitrogen from an ammonium source to pine seed ings through mycorrhizae mycelium. «Svensk. Botanisk. Tidskrift», 1952. Bd. 46, H. 3—4.
- Mellon R. Studies in microbic heredity. «J. Bacter.», 1925, v. 10, p. 226, p. 409, p. 481.
- Meredith C. & Semenik G. The antagonism of some species of actinomycetes in relation to soil-inhabiting plant pathogenes. «Iowa Agr. Exp. sta. Ann. Rept.», 1945—47, p. 187, 199.
- Metz Ch. Induction of «pseudo selfing» and meiosis in *Paramecium aurelia* by formalin killed animals of opposite mating type. «J. Exp. Zool.», 1947, v. 105, p. 115.
- Metz Ch. Mating substances and the physiology of Fertilization in Ciliates. Sympos. Sex. in Microorganisms, 1954, Washington.
- Metz H. Untersuchungen über die Rhizosphäre. «Arch. f. Mikrob.», 1955, Bd. 23, H. 6, s. 297.
- Meyer A. 1897 (no Meyer, 1912).
- Meyer A. Die Zelle der Bakterien. 1912. Jena.
- Meyers H. and Mc Calla T. Changes in soil aggregation in relation to bacterial numbers hydrogen ion concentration and length of time soil was kept moist. «Soil Sci.», 1939, v. 48.
- Mez C. Anleitung zu serodiagnostischen Arbeiten für Botaniker «Bot. Arch.», 1922, Bd. 1, s. 117; 1926, Bd. 16, s. 1; 1936, Bd. 28, s. 84.
- Michaelis. Med. Klin., N. 13, 1909; Bioch. Ztschr., 15, 1909.
(цит. по Новогрудскому, 1936, 1937 и Рубенчик, 1934).
- Miehe H., 1911, 1918 (по Красильникову, 1940).
- Migula W. System der Bakterien. 1892, 1904. Jena.
- Miller L. Utilisation of dl-metionin as a source of sulfur by growing plants. Contr. Boyce Thomps Inst., v. 14, 1947, N. 9, p. 447.
- Milliard W., 1898 (цит. по Сабинину, 1940).
- Milliard W. and Taylor C. Antagonism of microorganisms as the controlling factor in the inhibition of scab green manuring. «Ann. App. Biol.», 1927, v. 14, p. 202.

- Mills W. Fire blight development on apple in western New York. «Pl. Dis. Rptr.», 1955, 39, 206.
- Mitchell et al., 1948 (цит. по Winter u. Rümker, 1950).
- Mitchell I. and Marth P. Germination of seeds in soil containing 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. «Bot. Gaz.», 1946, v. 107, p. 408.
- Mitchell I. and Preston W. Movement of streptomycin in bean plants. «Phytopath.», 1953, v. 43, p. 480.
- Mitchell J., Zaumeyer W. & Andersen W. Translocation of streptomycin on bean plants and its effects on bacterial blights. «Science», 1952, v. 115, N. 2979, p. 114.
- Mitchell J., Zaumeyer W., Andersen W. et al. Adsorption and translocations of streptomycin by bean plants and its effect on the halo and common blight organisms. «Science», 1952, v. 115, p. 114; «Phytopath.», 1954, 44, 27.
- Mitchell P. & Moyle J. Occurrence of phosphoric ester in certain bacteria, its reaction to gram staining and penicillin sensitivity. «Nature», 1950, v. 166, p. 218.
- Mitchell T., Bartholomew J. and Kalliman B. The metabolism of the gram reaction. «Stain Technology», 1950, v. 25, p. 169.
- Mockeridge F. The formation of plant growth promoting substances by microorganisms. «Ann. Bot.», 1924, v. 38, p. 723; «Biochem. J.», 1924, v. 18, p. 550. «Proc. Roy. Soc.», Ser. B., 1917, v. 89, p. 508.
- Moewus F. Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung der Chlorophyceen. «Arch. Prot.», 1933, Bd. 80, s. 469.
- Moewus F. Über den Einfluss ausserer Faktoren auf die Geschlechtsbestimmung bei Protozoen. «Biol. Ztbl.», 1935, Bd. 55, s. 293; 1939, Bd. 59, s. 40.
- Moewus F. Sexualität und Sexualstoffe bei einem einzelligen Organismus. «Z. Sexualforsch.», 1950, Bd. 1.
- Moewus F. Die Bedeutung von Farbstoffen bei den Sexualprocessen der Algen und Blütenpflanz. «Z. Angew. Chem.», 1950, Bd. 62, s. 496.
- Moewus F. u. Bonerjee. Ber. Naturforsch. Bd. 66, 1951, p. 210 (no Audus, 1954).
- Moewus F. u. Schader E. Die Wirkung von Cumarin und Parasorbinsäure auf das Austreiben von Kartoffelknollen. «Zschr. Naturforsch.», 1951, Bd. 66, N. 2, 112—115.
- Mollisch H. Der Einfluss einer Pflanze auf die andere — Allelopathie; 1937. Jena.
- Moller F. and Schwerz K. Der Wuchsstoff H. — ein Antagonist der Sulfanilamide, bei Streptobacterium Plantarum, «Ber. Dtsch. Chem. Ges.», 1941, Bd. 74, s. 1632.
- Mollard M. 1898 (по Сабинину, 1940).
- Mollard M. Role des bacteries dans la production des peritheces des Ascolobolus. «C. R. Ac. Sci.», Paris, 1903, t. 136, t. 141, p. 899, 1905.
- Mollard M. C. R. Ac. Sci., Paris, 1905, v. 141 (no Селяеву, 1944).
- Mollard M. Secretion par racines de substances toxiques pour la plante. «Rev. Gen. Bot.», 1915, T. 27, N. 322.
- Monnaci & Torini. Influence des produits d'excretion des champignons du sol sur le developpement du blé. Soc. Intern. Microb. Sci. Ital., t. 4, 1932, 244.
- Monod L. 1942—1952 (по Кон и Моно, 1956).
- Morgentaler. 1918 (цит. по Мак, 1936).
- Morrison T. Uptake of phosphorus P³² by mycorrhizae plants. «Nature», 1954, N. 4430, p. 606.
- Muntz, Girard, 1888 (цит. по Качинскому, 1925, Саввинову и Панковой, 1942).
- Najjar et al., 1943—50 (цит. по Перетц, 1955).
- Nanney D. Mating Type Determination in Paramecium aurelia, Sympos. Sex in Microorganisms. 1954. Washington.
- Nath B. Some aspects of plant nutrition. Agr. Res. Inst. Cimbatore, 1932.
- Nath B., Suryanarayana M. and McCarrison R. The effect of manuring a crop on the vegetative and reproductive capacity of Seed. Mem. Dept. Agr. India, v. 9, 1927, p. 85.
- Nelson-Jones R. Biological aspect of soil fertility. «J. Agric. Sci.», 1941, v. 31, p. 373.
- Nickell L. Stimulation plant growth by antibiotics. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., v. 80, 1952, p. 615.
- Nickell L. Antibiotic in the growth of plants. «Antibiotics a. Chemother.», 1953, v. 3, p. 449.
- Nickerson W. and Thimann K. The chemical control of conjugation in Zygosaccharomyces. «Amer. J. Bot.», 1941, v. 28, N. 7; 1943, v. 30, N. 2.
- Niclas H., Poshenrieder H. u. Hock A. Über die Verbreitung des Azotobacter in den Böden. «Zib. f. Bakter.», II, 1926, Bd. 66, s. 16.
- Nicol H. The derivation of the nitrogen of crop plants with special reference to associated growth. «Biol. rev.», 1934, v. 9, N. 4, p. 383.
- Nielsen E. An effect of antibiotics produced by plankton algae. «Nature», 1955, v. 176, N. 4481, p. 553.

- Nielsen N. and Hartelius V. Untersuchungen über die Wuchstoffs Wirkung der Aminosäuren gegenüber Hefe. «Bioch. Ztschr.», 1938, Bd. 295, s. 221.
- Nielsen N., Hartelius V. and Johansen G. Antigrowth factors of panthothenic acid and β -alanin. C. R. Trav. Labor. Carbs. Sec. Phys., t. 24, 1944, p. 32.
- Noggle G. and Wynd F. Effect of vitamins on germination and growth of orchids. «Bot. Gaz.», 1943, v. 104, p. 455.
- Norman A. Terramycin and Plant growth. «Agron Jour.», 1955, v. 47, N 12, p. 585.
- Nutman P. Host factors influencing infection and nodule development in leguminous plants. Proc. Roy. Soc. B., v. 139, 1952, p. 176.
- Oakley C. Bacterial toxins and classification. «J. Gen. Microb.», 1955, v. 12, N. 2, p. 344.
- Oerskov P. 1942 (цит. по Пешкову, 1955).
- O'Kane D. The synthesis of riboflavin by bacteria. «J. Bacter.», 1941, v. 41, p. 441; 1942, v. 42.
- Olivier de Serres (по Прянишникову, 1952).
- Olsen C. On the influence of humus substances on the growth on green plant in water culture. C. R. Labor. Carlsberg., v. 18, 1930, N. 1.
- Ondratschek K. Über die Brauchbarkeit einiger Glassorten für Algenreinkulturen. «Arch. Mikrobiol.», 1935, Bd. 6, s. 532.
- Ondratschek K. Experimental Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Vitaminbedürfnis und Verlust des Synthesevermögens einiger Mixotrophen. «Algen Arch. f. Microb.», 1940, Bd. 11, N. 3.
- Oort A. en Dekker J. Inwendige zaadonismetling met remocidine een antibioticum uit Streptomyces rimosus. Landbouwhogeschool. Gent., Bd. 20, 1955, p. 381.
- Oostenbrink M. Bodenmüdigkeit und Nematoden. «Ztsch. f. Pflanzenkrankh.», 1955, Bd. 62, H. 5.
- Osborn E. On the occurrence of antibacterial substances in green plants. «Brit. J. Exp. Path.», 1943, v. 24, N. 6.
- Osterle P. und C. Stahl. Untersuchungen über den Formenwechsel und die Entwicklungsformen bei Bac. mycoides. «Zbl. f. Bakter.», II, 1929, Bd. 7, s. 1.
- Ostrowsky et al. Biochemia samozywnych bakterii siarkowych Cz. «Acta Microbiol. Polonica», 1954, v. III, N. 4.
- Oswald H. On antagonism between plant. Proc. VII. Intern. Bot. Congr. Stockholm., 1950, p. 167. «Plant Husbandry», 1947, N. 2, s. 288; An. R. Arch. Coll., Sweden 16, 1949.
- Ott M. Der Einfluss der Düngung auf die Pflanzenqualität — ein ernährungswirtschaftliches und ein methodisches Problem. «Die Ernährung der Pflanze», 1939, Bd. 35, H. 4; «Ztschr. f. Angew. Chem.», 1937, Bd. 50, s. 75.
- Palissy (по Прянишникову, 1952).
- Paper J. Sexual hormones in Achlya. Proc. Nat. Ac. Sci. USA, v. 28, 1942, p. 509.
- Parker-Rodes A. Investigation on certain toxic substances obtained from the plant which inhibit the germination of the uredospores of various wheat rusts. «J. Agr. Sci.», 1939, v. 29, p. 399.
- Parker-Rodes A. Preliminary experiments on the estimation of traces of heteroauxin in soil. «J. Agr. Sci.», 1940, v. 30, N. 4.
- Pederson C. & Fischer P. Bactericidal activity of vegetable juice. «J. Bacter.», 1944, v. 47, p. 421.
- Peitsa M. Effect of forest humus on parasitic fungi causing damping off disease of coniferous seedlings. «Phytopath.», 1952, v. 42, N. 4, p. 202.
- Pelle T. Microbial activity in relation to soil aggregation. «J. Am. Soc. Aggric.», 1940, v. 32.
- Pelle T. & Beale O. Microbial activity and soil aggregate formation during decomposition of organic matter. «Soil Sci. Soc. Amer. Proc.», 1944, v. 6.
- Pfeiffer Th. Stickstoffsammelnde Bakterien Brache und Raabbau 1912, Berlin; Die Landw. ver. Stat., Bd. 82, 1917, s. 203.
- Pickarski G. Cytologische Untersuchungen an Paratyphus u. Coli Bakterien. «Arch. Mikrob.», Bd. 8, 1937, s. 428; «Ztb. f. Bakter.», I, 1938, Bd. 142, s. 69.
- Pickarski G. Über Kernähnliche Strukturen bei Bakt. mycoides. «Arch. f. Mikrob.», 1940, Bd. 11, s. 406.
- Pickering S. The effect of one plant on another. «Ann. of Bot.», 1917, v. 31, p. 181—187; «J. Roy. Agr. Soc.», 1903, v. 64, p. 365; «J. Roy. Hort. Soc.», 1919, v. 43, p. 372.
- Piette 1950 (цит. по Grümmer, 1955).
- Pijper A. Begeißelung von Thyphus und Proteus-bacillus. «Zbl. f. Bakter.», I, 1930, Bd. 118, s. 113; 1931—32, Bd. 123, s. 195; «J. Bacter.», 1941, v. 42, p. 395; 1941, v. 43, p. 431; 1947, v. 53, p. 257.
- Pijper A. A shape and mutility of bacteria. «J. Path. and Bacter.», 1946, v. 58, p. 325.
- Pijper A. The flagella of Spirillum volutans. «J. Bacter.», 1949, v. 57, p. 111. «Science», 1949, v. 109, p. 379.
- Ploth O. Ztschr. f. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk., Bd. 51, 1950, s. 212.
- Pocheider H. Über die Verbreitung des Azotobacter in Wurzelbereiche der Pflanzen. «Ztb. f. Bakter.», II, 1930, Bd. 80, s. 369.

- Porter Ch. Concerning the characters of certain fungi as exhibited by their growth in the presence of other fungi. «Am. J. Bot.», 1924, v. XI, N. 1.
- Potthoff, 1924 (по Красильникову, 1932).
- Pramer D. Observations on the uptake and translocations of five actinomycete antibiotics by cucumber seedlings. «Ann. of Appl. Biol.», 617—622, 40, 1953.
- Pramer D. The movement of chloramphenicol and streptomycin in broad bean and tomato plants. «Ann. of Bot.», 1954, v. 72, p. 463.
- Pramer D. Absorption of antibiotics by plant cells. «Science», 1955, v. 121, N. 3145, p. 507.
- Pramer D. Antibiotics against plant diseases. «Scientific american», 1955, v. 192, N. 6, p. 82.
- Pramer D. and Starkey R. Decomposition of streptomycin. «Science», 1952, v. 113, p. 127.
- Preston W., Mitchell J. and Reeve W. Movement of alpha-methyl oxyphe-nylacetic acid from one plant to another through their root system. «Science», 1954, v. 119, p. 437.
- Proebsting and Gilmore. The relation of peach root toxicity to the establishing of peach orchards. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., v. 38, 1940, p. 21.
- Pringsheim E. Beitrage Biol. «Pflanz.», 1913, Bd. 12, s. 49.
- Pringsheim E. Wuchsstoffe im Erdboden. «Natur.», 1935, H. 12, p. 197.
- Provasoli L., Hunter S. H. and Schatz A. Streptomycin-induced chlorophyll-less races of Euglena. Proc. Soc. Exper. Biol. & Med., 69 : 279, 1948.
- Provasoli L., Hunter S. H. and Pintner S. J. Destruction of chloroplasts by streptomycin. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 16: 113, 1951.
- Ravin. Nutrition carbonée des plantes vertes a l'acide des acides organiques libres et combines. Ann. Sci., Natur. 9 ser. Botan, 1913.
- Rehm H. Versuche zur Bekämpfung von Roggenfuss-Krankheiten (Fusariosen) durch Saatgutimpfung mit antibiotisch wirkenden Streptomyceten. «Ztsch. Pflanzenkrankh. u. Pflanzenschutz.», 1953, Bd. 60, H. 11.
- Reinan E. Praktische Kohlenauendüngungen in Gärtnerei und Landwirtschaft. 1927, Berlin.
- Reiner B. a. Souza P. Studies on the control of potato bacterial seed-piece decay and blackley with antibiotics. «Am. Potato Journ.», 1954, v. 31, N. 10.
- Reistric K. H. et al. Studies in the biochemistry of microorganisms. «J. Bioch.», 1933, v. 27, N. 3; 1941, v. 35, N. 8—9.
- Riker A. a. Gütsche A. The growth of sunflower tissue in vitro or synthetic media with various organic and inorganic source. «Amer. Journ. Bot.», 1948, v. 35, N. 4, p. 227.
- Rindfleisch (1872) (цит. по Красильникову, 1932).
- Rippel A. Microbiologie des Bodens. Handb. der Bodenkunde. Berlin, 1939.
- Rippel K. Ueber Begriff und Wesen des Bodenmüdigkeit. Phys. Z., Bd. 2, 1936, N. 2; «Phytopath. Ztschr.», 1936, Bd. 9, s. 507.
- Rippel K. Zur Frage des Vorkommens Wachstumshemmender Wirkstoffe in Pflanzen. «Planta» (Arch. wiss. Bot.), 1940, Bd. 30, s. 689; «Ber. Deut. Bot. Gesellsch.», 1943, Bd. 61, H. 4.
- Rippel-Baldes A. Grundriss der Mikrobiologie. 1952.
- Rizki M. The nature of the pigment induced by chromogenic inductors of Serratia marcescens. «Proc. Nat. Acad. Sci. USA», 1954, v. 40, N. 12, p. 1135.
- Robbins W. Further observations on factor «Z». «Bot Gaz.», 1941, v. 102, N. 3.
- Robbins W. Vitamin and amino-acid requirements for the growth of higher plants. Plant Growth substances. 1951.
- Robbins W. and Bartley M. Vitamin B₁ and growth of excised tomato roots. «Science», 1937, T. 85, p. 246; «Bot. Gaz.», 1922, v. 73, p. 376; 1923, v. 76, p. 274; 1936, v. 98, p. 209; 1938, v. 99, p. 671.
- Robbins W., Hervey A. and Stebbing M. Further observation on Euglena and B₁₂. «Bull. Tor. Bot. Club.», 1951, v. 78, (5), p. 363; «Natures», 1952, v. 170, p. 845.
- Robbins W. and Schmidt B. Factor Z₂ and Gametic reproduction by Phycomyces. «Bot. Gaz.», 1939, v. 101, p. 428; «Am. J. Bot.», 1945, v. 32, N. 6.
- Roberts E. and Franchini C. Electron microscope observation on the fine structure of bacterial flagella. Expl. cell. res., v. 2, 1950, N. 2.
- Roberts I. and Roberts E. Auxin production by soil microorganisms. «Soil Sci.», 1939, v. 48, p. 135.
- Robinson C. A study of the nuclear apparatus of bacteria. Proc. Roy. Soc. London. B. 1942, v. 130, p. 299.
- Robinson C. Nuclear apparatus in cell structure of rod shaped bacteria, 1951 (по Пешкову, 1955).
- Robinson R. 1946 (цит. по Stolp, 1952).
- Robinson R., Starkey R. a. Davidson W. Antibiotics control of the bacterial wilt of chrysanthemums. New-Jersey. Plant Flowers Growers association, 1954, v. IV, N. 3, p. 1.
- Robinson R. Control of bacterial wilt of chrysanthemums with streptomycin. «Phytopath.», 1954, v. 44, p. 646—650.

- Robinson W. and Endington n. Fluorine in soils. «Soil. Sci.», 1946, v. 61, N. 5.
- Rogosa M. Synthesis of riboflavine by lactose-fermenting yeast. «J. Bacter.», 1943, v. 45, N. 5.
- Rossi G. Direct microscopic and bacteriological examination of the soil. «Soil Sci.», 1936, v. 41, p. 207.
- Roulands M. and Willkenson B. The vitamin B. content of grass seeds in relation-ship to manure. «Bioch. J.», 1930, v. 24, p. 199.
- Roulet M. Recherches sur les vitamines du sol. «Experimentia», 1948, N. 4, p. 149.
- Roulet M. Vitamin of the soil and their action upon plant. Mit. Lebensm. Hyg., v. 45, 1954, p. 12. Ref. Chem. Abstr., 1954, v. 48, N. 12.
- Roulet M. & Schöpfer W. Les vitamines du sol et leur signification. Тр. 4-й Междунар. конф. почвов., т. 1, 1950, стр. 202.
- Rudin P. Versuche zur Physiologie der Knölchenbildung bei *Pisum sativum* L. «Phytopath. Ztschr.», 1956, Bd. 26, H. 1, s. 57.
- Ruschmann G. Versuche zur biologischen Prüfung von Humusdüngen und Humusstoffen. «Ztschr. Pflanz. Düng. Bodenkunde», 1948, Bd. 41, H. 2.
- Ruschmann G. Über Antibiosen und Symbiosen von Bodenorganismen und ihre Bedeutung für die Bodenfruchtbarkeit. «Ztschr. Pflanzenernähr. Düng. Bodenkunde», 1955, Bd. 55, H. 3; 1952, Bd. 56, H. 3; «Biochem. Ztbl.», 1953, Bd. 72, H. 4/8; Die Pharmazie, 1951, H. 8, s. 369.
- Sachs I. Цит. по Fred Baldwin and Mc Coy, 1932.
- Saeger A. The growth of duckmeeds in mineral nutrient solution with and without organic extracts. «J. Gen. Phys.», 1925, v. 7, s. 517.
- Sall T. and Mudd S. A cytological study of *Caryophanon latum* «J. Gen. Microb.», 1955, v. 12, N. 1, p. 47.
- Sanders M. and Burkholder P. Influence of amino-acids on growth of *Datura* embryos in culture. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1948, v. 34, N. 11, p. 516.
- Sanford G. Soil-borne diseases in relation to the microflora associated with variants crops and soil amendments. «Soil Sci.», 1946, v. 61, N. 1, p. 9; «Sci. Agr.», 1948, v. 28, s. 21.
- Sanford G. and Bradfoot W. Studies of the effects of other soil inhabiting micro-organisms on the virulence of *Ophiobolus graminis*. «Sci. Agr.», 1931, v. 11, p. 512.
- Sartory A. De l'influence d'une bactérie sur la production des peritheces chez *Aspergillus*. C. R. Soc. Biol., 1916, v. 79, p. 174.
- Sauerland W. a) Wuchsstoffwirkung organischer Düngemittel. «Ztschr. Pflanz. Düng. Bodenk.», 1948, Bd. 41, H. 2.
- Sauerland W. b) Untersuchungen über den Gehalt an Humus and Nährstoffen sowie über die Wuchsstoffwirkung von Jache und Harn. «Ztschr. Pflanz. D. Bodenk.», 1948, Bd. 41, H. 2.
- Sauerland W. & Groetner E. Untersuchungen über organisch gebundenen Kohlenstoff in landwirtschaftlich genutzten. «Ztschr. Pflanzennähr. D. Bodenk.», 1953, v. 63, H. 2, s. 142.
- Sauthoff W. Über toxische Stoffwechselprodukte in Kulturfiltraten von *Botrytis cinerea*. «Phytopath. Ztschr.», 1955, Bd. 23, H. 1.
- Schaede R. Bakterien in lebenden Zellen von *Gallium*-Arten. «Planta», 1940, Bd. 31, s. 169.
- Schaffner, 1927 (цит. по Сабляну, 1940).
- Schaffnit E. u. Neumann P. Über den Einfluss biotischer und abiotischer Umweltfaktoren auf die Infektion der Pflanze durch Bodenparasiten. «Ztschr. Pflanzenkrankh. u. Pflanzenschutz.», 1953, Bd. 60, H. 11, H. 9/10.
- Schaffstein. Untersuchungen über die Avitaminose der Orchideenkeimlinge. Jahrbücher für Wissenschaftl. Bot., 1938, Bd. 86.
- Schanderl H. Untersuchungen über die Entstehung der «Wurzelnahen zone» bei Jungpflanzen von *Lupinus luteus*. «Ztschr. Pflanzen. D. Bodenk.», 1939, Bd. 14, H. 5/6.
- Schanderl H. Konsequenzen aus den neuesten Ergebnissen der pflanzlichen Symbiosenforschung für die Pflanzzüchtung. «Der Züchter», 1940, Bd. 12, s. 289.
- Schanderl H. Botanische Bakteriologie und Stickstoffhaushalt der Pflanzen auf neuer Grundlage 1947. Stuttgart.
- Scharrer, 1928 (цит. по Sorensen, 1955).
- Scharrer K. and Preissner R. Der Vitamin B₁-gehalt der Pflanze in Abhängigkeit von ihrer Ernährung. «Ztschr. Pflanzen. D. Bodenk.», 1954, Bd. 62, H. 2, s. 165.
- Schauldin. Beiträge zur Kenntnis des Bakterien und Verwandten Organismen. I *Bacillus bütschlii* n. sp. Arch. Protistk. I, 1902, s. 306.
- Scheffer F. und Klocke A. Der Einfluss von Antibiotica auf die Entwicklung und den Nährstoffgehalt von Kulturpflanzen. «Ztschr. Pflanzen. D. Bodenk.», 1954, Bd. 66, H. 1.
- Scheffer F. u. Twahtmann R. Erfahrungen mit der Enzymmethode nach Hofman. «Ztschr. Pflanzen. D. Bodenk.», 1953, Bd. 62, s. 158.
- Scheunert A. u. Wagner K. Über den Einfluss der Düngung auf den Vitamin Bund B₂ — gehalt von Roggen und Gerste. «Bioch. Zeitschr.», 1938, Bd. 295, H. 3/4, s. 107; 1939 — 40, Bd. 303, s. 201.

- Scheurmann R. Der Einfluss wasserlöslicher Vitamine auf die Wirksamkeit von Heteroxin in Wachstumsprozess der höheren Pflanzen. «Planta», 1952, Bd. 40, H. 3, s. 265.
- Schilling K. Lebensgemeinschaften der Gartenpflanzen. 1951, Berlin.
- Schlegel, David E. and Rawlins T. E. Inhibition of tobacco mosaic virus by an antibiotic from an actinomycete, nocardia species. (Note). «Phytopath.», 1954, v. 44, p. 328.
- Schmidt E. Soil microorganisms and plant growth substances. I. Historical. «Soil. Sci.», 1951, v. 71, N. 2.
- Schmidt E. and Starkey R. Soil microorganisms and plant growth substances: II. Transformation of certain B-vitamins in soil. «Soil. Sci.», 1951, v. 71, p. 221.
- Scholz W. Zur Stickstoffernährung von Gramineen in Mischbau mit Leguminosen. «Bodenk. u. Pflanzen.», 1939, Bd. 15, s. 47.
- Schopfer W. Plants and Vitamins. Pull. Chron. Bot. Co., 1943.
- Schopfer W. H., Grob E., Besson G. a. Keller V. Recherches sur les inhibiteurs du développement et de la biogenèse des caroténoïdes. I. Du streptomycine. «Arch. Sci.», 1952, v. 5, p. 4.
- Schopfer W. H., Bein M. et Besson G. Action de la streptomycine et de la chloromycétine sur la biogenèse de la chlorophylle et des caroténoïdes chez Pisum. Acta. Soc. Helv. Sci. Nat. (Lucerne), 1951, v. 148.
- Schreiner O. and Reed H. Some factors influencing soil fertility. U. S. Departm. of Agric. Bur. Soil. Bull., 1907, n. 40.
- Schumacher J., 1926 (лит. по Дубо, 1948).
- Schuphan W. Botanica Oeconomica, v. 1, 1948, p. 1 (no Audus, 1953).
- Seegerer A. Der Saccharosegehalt des Boden als Masstab seiner biologischen Aktivität «Ztschr. Pflanzen. D. Bodenk.», 1953, Bd. 61, N. 3.
- Segal B. and Halden M. The antibiotic activity of extracts of Ranunculaceae. «Science», 1945, v. 101, p. 413.
- Sermonti G. a. Spada-Sermonti I. Genetic recombination in streptomycetes. «Nature», 1955, v. 176, N. 4472, p. 121; «J. Gen. microb.», 1956, v. 15, p. 609.
- Sevag M. and Green M. The mechanism of resistance to sulphonamides. «J. Bacter.», 1944, v. 48, N. 6; «J. Biol. Chem.», 1950, v. 185, p. 17.
- Sewell, 1923 (no Audus, 1953).
- Sharpe E. Serological classification of lactobacilli. «J. Gen. Microb.», 1955, v. 12, p. 107.
- Sheldon V., Blue W. and Albrecht W. Diversity of aminoacids in legumes according to the soil fertility. «Science», 1948, v. 108, N. 2808.
- Sherman I. and Hodge H. The bactericidal properties of certain plant juices. «J. Bacter.», 1936, v. 31, p. 96.
- Shive W. Biological activities of metabolites analogues. «Ann. rev. Microbiol.», 1952, v. 6, p. 437.
- Shugar D. and Baranowska I. Studies on the gram stain — the importance of proteins in the gram reaction. Acta Microb. Polon., 1954, v. 3, N. 1.
- Shull Ch. Toxicity of root excretions. «Plant physiol.», 1932, v. 7, p. 339.
- Siminoff P. and Gottlieb D. The production and role of antibiotics in the soil. I. Fate of streptomycin. «Soil Sci.», 1951, v. 41, N. 5; «Phytopath.», 1951, v. 41, 42, p. 420.
- Simon I. Über Die Verwandtschaftsverhältnisse der Leguminosen — Wurzelbakterien. Ztb. f. Bakt. II, 1914, Bd. 41, s. 470.
- Simonini, 1914 (лит. по Knaysi, 1950).
- Skinner F. The effect of adding clays to mixed cultures of streptomycetes albidoflavus and Fusarium culmorum. «J. Gen. Microb.», 1956, v. 14, N. 2.
- Skinner F. Inhibition of the growth of fungi by Streptomycetes sp. in relation to nutrient conditions. «J. Gen. Microb.», 1956, v. 14, N. 2.
- Smith W. Observation indicating a sexual mode of reproduction in a common bacterium. «J. Bacter.», 1944, v. 47, p. 417.
- Smith, 1951 (лит. по Hartmann, 1955).
- Smith E., Mills G., Harper E. a. Golloway B. The cellular polysaccharide at type II noncapsulated Pneumococcus. «J. Gen. Microb.», 1957, v. 17, № 2, p. 437.
- Smith N., Gordon R. and Clark F. Aerobic sporeforming bacteria, 1952.
- Smith W. Streptomycin sulfate for the reduction of bacterial soft rot of packaged spinach. «Phytopath.», 1955, v. 45, N. 2, p. 88.
- Söding H. Über das Verhalten von Bakterien in lebenden Blättern. Ber. Bot. Ges., 1939, Bd. 57, s. 465.
- Söding H., Bömké H. u. Funke H. Siebenjährige Versuche zur Ertragssteigerung von Möhren durch Samenbehandlung mit Wirkstoffen. «Planta», 1949, Bd. 37, s. 497.
- Sorensen H. Xylanase in the soil and the Rumen. «Nature», 1955, v. 176, p. 74.
- Spigelman S. The physiology and genetic significance of enzymatic adaptation. «Ann. Missouri. Bot. Garden», 1945, v. 32, N. 2; «J. Bacter.», 1945, v. 49, N. 1.
- Spigelman S. Nuclear and cytoplasmic factors controlling enzymatic constitution. Cold Spring Harbour. Symp. quant. Biol., v. XI, 1946.

- Stallings J. Soil produced antibiotics plant disease and insect control. «Bacter. rev.», 1954, 18, N. 2.
- Stapp C. und Zycha H. Morphologische Untersuchungen on Bac. mycoides. «Arch. Mikrob.», 1931, Bd. 2, H. 3.
- Stapp C. und Bortels H. Der Pflanzenkrebs und sein Erreger Pseudomonas tumefaciens. «Ztb. f. Bakter.» II, 1942, Bd. 105, s. 1; 1944, Bd. 106, s. 339.
- Stapp C. und Spicher G. Zur Frage der Resistenz Verschiedenheiten pflanzlicher Wirte gegenüber pathogenen Bakterien und ihre Ursachen. «Ztb. f. Bakter.» II, 1954, Bd. 106, s. 113; 1955, Bd. 108, s. 465.
- Starkey R. Some influences of the developments of higher plant upon the microorganisms in the soil. «Soil Sci.», 1929, v. 27, p. 319; p. 335, p. 433; 1931, v. 32, p. 367, p. 395.
- Starkey R. Microscopic examination of the rhizosphaere. «Soil Sci.», 1938, v. 45, p. 207.
- Starkey R. 1944. Cm. Starkey, 1955.
- Starkey R. Microorganisms and Plant life. Symposium Perspectives and horizons in Microbiology, 1955, p. 178.
- Starkey R., Halfvorson H. Studies on the transformaitons of iron in nature. «Soil Sci.», 1927, v. 24, p. 381.
- Starkey R. and Pramer. D. The significance of streptomycin in soil. Abstr. Comm. 6-th Intern. Congr. Microbiol. Rome, 1953, v. 3, p. 145.
- Stacey. M. The nature of the surface of gram-positive bacteria. Symposium Oxford. IX, 1949, p. 29.
- Stacey M., Deriaz R., Teece E. and Wiggins. L. Chemistry of the Feulgen and Dische nuclear reactins. «Nature», 1946, v. 157, p. 740.
- Stearns. Stearn — (унт. по Дюбо, 1948).
- Steinberg R. Growth responses of tobacco seedlings in aseptic cultures to diffusates of sonic common soil bacteria. «J. Agr. Res.», 1947, v. 75, N. 7—8, p. 194.
- Stempen H. and Hutchinson G. The formation and development of large bodies in Proteus vulgaris OX-19. «J. Bacter.», 1951, v. 61, p. 321; p. 337.
- Stessel, Leben C. and Keitt G. Screening tests designed to discover antibiotics suitable for plant disease control. «Mycologia», 1953, v. 45, № 3.
- Stevens J. Can all strains of a specific organism be recognized by agglutination? «J. Inf. Dis.», 1923, v. 33, p. 557.
- Stevenson I. Antibiotic activity of Actinomycetes in soil and their controlling effects on root-rot of wheat. «J. Gen. Microb.», 1954, v. 14, N. 2.
- Stevenson I. Antibiotic production by Actinomyceten in soil demonstrated by morphological changes induced in Helminthosporium sativum. «Nature», 1954, v. 174, p. 174.
- Stevenson I. and Lochhead, 1954, no Stevenson, 1954.
- Stewart W. and Anderson M. Auxin in some american soil. «Bot. Gaz.», 1942, v. 103, N. 3, p. 570.
- Stille B. Untersuchungen über die Bedeutung der Rhizosphäre. «Arch. f. Mikrob.», 1938, Bd. 9, s. 477.
- Stirling Anna. Bacterial changes of experimental laboratory silage. Proc. Soc. Appl. Bacteriol., 1951, v. 14, p. 151.
- Stiven C. Production of antibiotics substances by the roots of grass (Trachypogon plumosus Nees. and of Pentanisia variabilis Meg.). «Nature», 1952, v. 170, p. 172.
- Stocker B. Bacteriophage and Bacterial classification. «J. Gen. Microb.», 1955, v. 12, N. 2.
- Stokes A. Uptake and translocation of griseofulvin by wheat seedlings. «Plant and soil», 1954, v. 2, p. 132.
- Stoklasa J. Biologische Studien über Alinit. «Ztb. f. Bakter.» II. 1898, Bd. 4, s. 39, s. 78, s. 119, s. 284, s. 504, s. 535.
- Stoklasa J. Ziele der modernen Forschung in der Biochemie des Boden. Dtch. Land. Press., Bd. 19, 1924, s. 22; Bd. 20, 48, 1926.
- Stoklasa J. Handbuch der Biophysik und biochemische Durchforschung des Bodens. 1926. Berlin.
- Stoklasa J. & Ernest. Über den Ursprung der Menge und Bedeutung des Kohlendioxyde in Boden. «Ztb. f. Bakter.», II, 1905, Bd. 14, s. 725.
- Stoklasa J. & Ernest. Beiträge zur Lösung der Frage der Chemischen Natur der Wurzelsekretes. Jahrb. Wiss. Bot., 1909.
- Stolp H. Beiträge zur Frage der Beziehungen zwischen Mikroorganismen und höheren Pflanzen. «Arch. f. Mikrob.», 1952, Bd. 17, s. 1.
- Stoughton R. The morphology and cytology of Bacterium malvacearum. Proc. Roy. Soc. (London). B, 1929, v. 105, p. 469; 1932, v. 111, p. 46.
- Street H. Studies in plant nutrition. II. Further studies of the effect of some organic supplement on the growth of plants in sand culture. «Ann. Appl. Biol.», 1950, v. 37, p. 149.
- Strugger S. Fluorescence microscope examination of bacteria in soil. «Canad. J. Rts. Sec. C.», 1948, v. 26, p. 188.
- Strugger S. Fluoreszenzmikroskopie und Mikrobiologie. 1949. Hannover.
- Stumbo Ch. and Gainey P. An apparent induced loss of nitrogen fixing ability in Azotobacter. «J. Agr. Res.», 1938, v. 57, N. 3, p. 27.

- Sutton M. D. and Bell W. The use of aureomycin as a treatment of swede seed for the control of black rot (*Xanthomonas campestris*). «Pl. Dis. Rptr.», 1954, 38, p. 547.
- Swaby R. Stimulation of plant growth by organic matter. «J. Austr. Inst. Agr. Sci.», 1942, N. 8, p. 156.
- Swellinggrebel N. Zur Kenntnis der Cytologie der Bakterien. «Ztb. f. Bakter.» II, 1906, Bd. 16, s. 617; 1907, Bd. 19, s. 193; 1909, Bd. 49, s. 529; «Arch. f. Hyg.», 1909, Bd. 70.
- Tanaka. Studien über die Ernährung der höheren Pflanzen mit den organischen Verbindungen. «Japan Journ. Bot.», 1931, v. 5, N. 3, p. 323.
- Tatum E. and Lederberg J. Gene recombination in the bacterium *Escherichia coli*. «J. Bacter.», 1947, v. 53, p. 673.
- Tatum E. and J. Lederberg, 1942 (no Lederberg a. Tatum, 1954).
- Teillon J. Essai de biologie des streptomycetes antibiotiques. Res. Gen. Bot., 1953, v. 60, p. 714, p. 485 & p. 573.
- Thiman K., Lane R. et al. Hormones and the analysis of growth. «Plant. Phys.», 1938, v. 13, p. 437; «Amer. J. Bot.», 1938, v. 25, p. 635; 1939, v. 26, p. 792.
- Thom C., Wach J. Acad. Sci., v. 28, 1938, p. 137 (лит. no Clark, 1949).
- Thom C. and Humfield H. Notes on the association of microorganisms and root. «Soil Sci.», 1932, v. 34, p. 29; «J. Bacter.», 1932, v. 23, p. 79.
- Thomas and Hendricks, 1950 (лит. no Stallings, 1954).
- Thornton H. The role of the young lucerne plant in determining the infection of the root by the nodule forming bacteria. Proc. Roy. Soc. London. Ser. B., 1929, v. 104, p. 481.
- Thornton R., Cowie I. and Mc Donald D. Mycelial aggregation of sand soil under *Pinus radiata*. «Nature», 1956, v. 177, N. 4501, p. 231.
- Thornton H. and Skinner F. The interaction of actinomycetes with other microorganisms in soil. Sympos. 6th Microb. Congress, p. 174, 1953. Roma.
- Timonin M. Study of the microbial populations of the rhizosphere in relation to resistance of plants to soilborne disease. «Can. J. Research.», 1940, v. 18, p. 307; v. 18, p. 444, «Soil Sci.», 1941, v. 52, p. 395.
- Timonin M. Interaction of higher plants and soil microorganisms. «Soil Sci.», 1941, v. 52, p. 395.
- Timonin M. Microflora of the rhizosphere in relation to the manganese deficiency disease of oats. «Soil Sci.», 1946, v. 11, p. 284.
- Tolman B. and Stout M. Toxic effect on germination sugar-beet seed of water-soluble substances in the seed ball. «J. Agr. Res.», 1940, v. 61, N. 11.
- Tomcsik J. Zur Frage der induzierten Mutation der Milzbrandbazillen. Schweiz. z. Pathol. u. Bacter., 1949, Bd. 12, s. 489.
- Tomson R. Univ. Texas Public. 1942, p. 4237 (лит. no Stolp, 1952).
- Torne D. and Brown P. The growth and respiration of some soil bacteria in juices of leguminous and nonleguminous plants. «J. of Bacter.», 1937, v. 34, p. 567.
- Touresson (no Красильникову, 1938).
- Trebooux. Berichte der deutschen botan. Ges., Bd. 22, 1905 (no Селиберу, 1944).
- Truffaut G. et Bezsonoff N. Sur les conditions qui permettent la cooperation entre les bacteries fixatrices d'azote et le maïs. C. R. Acad. Sci., t. 183, 1926, p. 1065. La Science Sol., t. 4, 1925, fasc. 1; t. 5, 1926; f. 1; t. 6, 1927, fasc. 1.
- Tyler A. Fertilization and immunity. «Physiol. Revs.», 1948, v. 28, p. 180.
- Uppal B., Patel M. and Daji J. Nitrogen fixation in rice soil. «Ind. J. Agr. Sci.», 1939, v. 9, p. 689.
- Vandecaveye S., Fuller W. a. Katznelson. Bacteriophage of *Rhizobia* in relation to symbiotic nitrogen fixation by alfalfa. «Soil Sci.», 1940, v. 50, p. 15.
- Van Iteerson W. The nature of the bacterial surface. IX. Bacterial surface, flagella and mobility. Symposium. Oxford. Discussion. 1949, p. 172.
- Van Niel C. B., 1936 (лит. no Taycony, 1948).
- Vasudeva R. The effect of associated soil microflora on *Fusarium udum* — the fungus causing wilt of pigeonpea. Ann. Appl. Biol., 1950, v. 37, N. 2; 1952, v. 39, N. 2; 1953, v. 40, p. 573.
- Vincent and Nissen T. Effect of antibiotics on carbon dioxide production in soil. «Nature», 1954, v. 174, p. 226, N. 4422.
- Virtanen A. Investigation on the rot nodule bacteria of leguminous plants. «J. Agr. Sci.», 1937, v. 27, p. 584.
- Virtanen A. Excretion of nitrogen by leguminous plants. «Nature», 1937, v. 140, p. 683.
- Virtanen A. Nitrogen fixation by legume bacteria and excretion of nitrogen compounds from the root nodules. Landbrukshögsk. Ann., 1938, v. 5, p. 429.
- Virtanen A. a. Hausen S. Effect of yeast extract in the growth of Plants. «Nature», 1933, v. 132, p. 408; 1934, v. 133.
- Virtanen A. and Laine T. Investigations on the amino-acids of plants. «Bioch. J.», 1936, v. 30, p. 1509.
- Virtanen A. and Laine T. Excretion of α -aspartic acid from the root nodules of leguminous plants. Suom. Kemistilehti. B., v. 10, 1937, p. 32; b. 19, 1946, p. 83.

- Virtanen A., Synnöve E. u. Karström H. Untersuchungen über die Leguminose Bakterien und Pflanzen. «Bioch. Ztschr.», 1933, Bd. 258, s. 106.
- Virtanen A. a. Torniainen M. A factor influencing nitrogen excretion from leguminous host nodules. «Nature», 1940, v. 3662, N. 6, p. 25.
- Voelcker J., 1915 (по Красильникову, 1940).
- Vogt I. Über den Hemmstoff- und Wuchsstoffgehalt in Getreidenwurzeln. «Planta», 1951, Bd. 40, s. 145.
- Von Euler H. Einfluss des Streptomycins auf die Chlorophyllbildung. Kem. Arb. II, 9—1, 1947. Abstr. in Chem. Abstr., 42 : 5954i. 1948.
- Wagner R. Über bakterizide Stoffe in gesunden und kranken Pflanzen. «Ztb. f. Bakter.», II, 1915, Bd. 42, s. 613.
- Wagner (по Шнейдевицу, 1933).
- Waks, 1939 (no Stallings, 1954).
- Waksman S. Principles of soil microbiology. London. 1927.
- Waksman S. Microbs in a changing world. The Scientific Monthly, 1940, v. 51, p. 422.
- Waksman S. Three decades with soil fungi. «Soil Sci.», 1944, v. 58, N. 2.
- Waksman S. Soil microbiology. 1952.
- Waksman S. & Horcking E. Distribution of antagonistic fungi in soil and antibiotic action. «Mycologia», 1943, v. 35, N. 1.
- Waksman S. a. Lechevalier H. Guide to the classification and identification of the actinomycetes and their antibiotics. 1953. Baltimore.
- Waksman S. and Woodruff H. The soil as source of microorganisms antagonistic to disease-producing bacteria. «J. Bacter.», 1940, v. 40, N. 4.
- Waksman S. and Woodruff H. Survival of bacteria added to soil and the resultant modification of soil population. «Soil Sci.», 1940, v. 50, N. 6.
- Waksman S. and Woodruff H. The occurrence of bacteriostatic and bactericidal substances in the soil. «Soil Sci.», 1942, v. 53, N. 3.
- Walker J., Link K. and Angell H. Chemical aspects of disease resistance in the onion. Proct. Nath. Acad. Sci. US, 1929, v. 15, p. 845.
- Wallace R. and Lochhead A. Bacteria associated with seeds of various crop plants. «Soil Sci.», 1949, v. 67, p. 63; 1951, v. 71, N. 3, p. 159; «Canad. J. Res.», 1950, v. 28, N. 1.
- Wallen V. R. Control of stem rust of wheat with antibiotics. I. Greenhouse and field tests. «Pl. Dis. Rptr.», 39; 124—127, 1955.
- Wang F. The effects of clavacin upon root growth. «Bot. Bull. Acad. Sci.», 1948, v. 11, N. 4.
- Webb R., 1955 (no Zaumeyer, 1955).
- Weeler Luke (no Stallings, 1954).
- Weibull C. Some chemical and physico-chemical properties of the flagella of *Proteus vulgaris*. Bioch. Biophys. Acta, 1948, v. 2, p. 351; 1949, 3, p. 378.
- Weigert C. 1887 (цит. по Пешкову, 1955).
- Weindling R. *Trichoderma lignorum* as parasite of other soil fungi. «Phytopath.», 1932, v. 22, p. 9.
- Weindling R. Microbial antagonism and disease control. «Soil Sci.», 1946, v. 61, p. 23.
- Weindling R. Association effects of Fungi. «Bot. Rev.», 1948, v. 4, N. 9.
- Weindling R. and Emmerison O. Isolation of a toxic substance from the culture filtrate of *trichoderma*. «Phytopath.», 1934, v. 24, p. 1153; 1936, v. 26, 1068—1070; «Hilgardia», 1936, v. 10, p. 1.
- Weindling R., Katznelson H. and Beale H. Antibiosis in relation to plant diseases. Ann. Rev. Microb., 1950, v. 4, p. 247.
- Weinstein L., Purvis E., Meiss A. a. Uhler R. Absorption and translocation of ethylenediaminetetraacetic acid by sunflower plants. «J. Agr. Food Chem.», 1954, v. 2, p. 421.
- Weintraub R. and Pricae L. Inhibition of plant growth by emanations from oils, varnishes and woods. Smithsonian Misc., N. 107, 1948, p. 17 (цит. no Audus, 1953).
- Welich, 1903 (по Копеняко, 1946).
- Went F. Specific factors other than auxin affecting growth and root formation. «Plant Physiol.», 1938, v. 13, p. 55.
- Went F., Bonner J. and Warner G. Aneurin and the rooting of cuttings. «Science», 1938, v. 87, p. 170.
- Wenzl H. Bodenbakteriologische Untersuchungen auf Pflanzensoziologischer Grundlage. «Ztb. f. Bakter.», II, 1934, Bd. 89, s. 73, 353.
- West P. M. Excretion of thiamin and biotin by the roots of higher plants. «Nature», 1939, v. 144, p. 1050.
- West P. and Lochhead A. Qualitative studies of soil microorganisms. Canad. J. Res. Sect. C, Bot. Sci., v. 18, 1940, a, N. 4.
- West P. and Lochhead A. The nutritional requirements of soil bacteria — a basis for determining the bacterial equilibrium of soils. «Soil Sci.», 1940b, v. 50, N. 6.
- West P. and Lochhead A. The synthesis of growth factors by *rhizobium trifolii*. «Nature», 1938, v. 142, p. 1050; «J. Bacter.», 1938, v. 36, p. 654; 1939, v. 37, p. 101.
- Went F. and Went F. Environmental conditions on the growth of excised root tips of

- wheat seedlings in liquid media. «Plant physiol.». 1932, v. 7, p. 613; «Am. J. Bot.», 1940, v. 27; N. 9; 1943, v. 30, N. 1.
- Whitney a. Cameron, 1914 (цит. по Расселю, 1933 и Прияшникову, 1928).
- Wildiers E. Nouvelle substance indispensable au développement de la levure. «La Cellule», 1901, v. 18, p. 313.
- Williams S., Stewart W., Kejes M. and Anderson M. Extraction of auxin from virgin soil. «Soil Sci.», 1942, v. 53, N. 4.
- Wilson P. a. Wagner F. Influence of host plant on effectiveness of Rhizobia. «J. Bacter.», 1936, v. 31, p. 21.
- Wilson P. a. Wyss O. et al. Excretion of nitrogen by leguminous plants. «Soil Sci.», 1937, p. 289; «J. Agr. Sci.», 1938, v. 28, p. 307.
- Wille, 1952 (no Scheffer u. Klocke, 1954).
- Winge O. On haplophase and diplophase in some Saccharomyces. C. R. Lab. Carlsberg. Ser. Phys., 1935, v. 21, N. 4.
- Winge O. On segregation and mutation in yeast. C. R. Lab. Carlsb., 1944, v. 24, N. 9; v. 24, N. 19; 1948, v. 24, p. 263; 1950, v. 25, N. 2.
- Winter A. Untersuchungen über den Einfluss biotischer Faktoren auf die Infektion des Weizens durch Ophiobolus graminis. «Ztschr. Pflanzenkr. u. Pflanzensch.», 1940, Bd. 50, H. 3/4.
- Winter A. Untersuchungen über die Ökologie und den Massenwechsel bodenbewohnender mikroskopischen Pilze. «Arch. Mikrob.», 1950, Bd. 15, s. 42.
- Winter A. und Bublitz W. Untersuchungen über antibakterielle Wirkungen im Bodenwasser der Fichtenstreu. «Naturwiss.», 1953, H. 12, s. 345.
- Winter A. und Rümker R. Die Mikroflora der Rhizosphäre als resistenzbestimmender Faktor. «Arch. f. Mikrob.», 1950, Bd. 15, s. 72.
- Winter A. und Rümker R. Humus und Pflanze. Die Wechselwirkung von Pflanze und Boden im Lichte neuester Forschungen. Orion. 1952, Bd. 17, s. 673.
- Winter A. und Willeke L. Untersuchungen über antibiotica. «Naturwiss.», 1951a, Bd. 38/11, s. 262.
- Winter A. und Willeke L. Über die Aufnahme von Antibiotics durch höhere Pflanzen und ihre Stabilität in natürlichen Böden. «Naturwiss.», 1951 b, H. 19, s. 57.
- Wolfe H. The auximone question. «Bot. Gaz.», 1926, v. 81, p. 228.
- Woller H. Über die epiphytische Bakterienflora gesunder grüner Pflanzen. «Ztb. f. Bakt.» II, 1929, v. 79, p. 173.
- Wood R. and Tveit M. Control of plant disease by use of antagonistic organisms. «Bot. rev.», 1955, v. 21, N. 8, p. 441.
- Woods D. The relation of p-aminobenzoic acid to the mechanism of the action of sulfanilamide. «Brit. J. Exp. Pat.», 1940, v. 21, p. 74.
- Woodruff H. and Foster I. Microbiological aspects of Penicillin. VII. Bacterial penicillinase. «J. Bacter.», 1945, v. 49, N. 1.
- Wright J. Production of gliotoxin in unsterilized soil. «Nature», 1952, v. 170, p. 673.
- Wright J. The production of antibiotics in soil. Ann. Appl. Biol., 1955, v. 43, N. 2, p. 288.
- Wyss O. a. Haas F. Genetics of Microorganisms. Ann. Microb., 1953, v. 7, p. 47.
- Wyss O. a. Wilson P. Effect of environment on nitrogen excretion by leguminous plants. «J. Bacter.», 1938, v. 36, p. 660.
- Wyss O. a. Wyss M. Mutants of Azotobacter that do not fix nitrogen. «J. Bacter.», 1950, v. 59, N. 2, p. 287.
- Zaumeyer W. I. Antibiotics and plant health. Agr. and Food Chem., 3 : 112—116, 1955.
- Zaumeyer W. Improving plant health with antibiotics. Proc. first intern. confer. of the use of antibiotics in agriculture. 1956, P. 171.
- Zaumeyer W. I. and Fischer H. H. Field control of halo blight of beans with streptomycin. (Abs) «Phytopath.», 43: 407, 1953.
- Zimmermann A. Über Bakterienkaufen in den Blättern einiger Rubiaceen. Jahrb. Wiss. Bot., 1902, Bd. 37, s. 1.
- Zinder N. and Lederberg J. Genetic exchange in Salmonella. «J. Bacter.», 1952, v. 64, p. 679.
- Zipfel H. Beiträge zur Morphologie und Biologie Knöllchenbakterien der Leguminosen. «Ztb. f. Bakt.» II, 1911, Bd. 32, s. 97.
- Yamaguchi and Usami, 1939 (цит. по Lochhead, 1952).
- Yin S. L., Chen C. T., Yang K., Chen D. and Keng D. A preliminary study on the selection and culture of antagonists for some cotton disease organisms with reference to their field performance. «Acta Phytopath. Sinica», 1955, v. 1, N. 1, p. 101.
- Young H. and Winter H. Control of fire blight of apples in Ohio in 1953. «Pl. Diss. Rptr.» 1953, v. 37, p. 463.
- Yudkin J. Enzyme variation in Microorganisms.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
<i>Часть I. Основные сведения о строении и развитии микроорганизмов и их классификации</i>	<i>9</i>
Строение клеток бактерий	9
Оболочка	9
Жгутики	13
Протопласт	16
Ядро и нуклеоиды	17
Окраска бактерий по Граму	27
Рост и размножение микроорганизмов	31
Рост клеток и развитие культур	31
Размножение бактерий	36
Спорообразование	45
О половом процессе у бактерий	48
Изменчивость микроорганизмов	69
Индивидуальная изменчивость или полиморфизм клеток	71
Видовая изменчивость микроорганизмов	78
Адаптивная и направленная изменчивость	82
„Индукцированная“ изменчивость микроорганизмов	89
Об изменчивости микроорганизмов в почве	101
Изменение бактерий под влиянием растений	106
О принципах классификации микроорганизмов	111
О виде у микроорганизмов	113
Подразделение микроорганизмов на основные группы	121
Лучистые грибки	121
Бактерии	129
Фаги	135
<i>Часть II. Почва как среда обитания микроорганизмов</i>	<i>137</i>
Структура почвы	137
Порозность почв	143
Жидкая фаза почв	145
Почвенный раствор	150
Газообразная фаза почвы	153
Дыхание почвы	158
Тепловой режим почвы	160
Световой режим почвы	161
Органическое вещество почвы	162
Радиоактивные вещества почвы	171
Поглотительная способность почв	174
Адсорбция бактерий почвой	176
Адсорбция почвой продуктов метаболизма микробов	180
Микрофлора почв	183
Распределение микроорганизмов в почве	194

Формы состояния микробов в почве	202
Эколого-географическое распространение микроорганизмов в почвах	207
Часть III. Биологические факторы плодородия почв	214
О питании растений	214
О гетеротрофности растений	220
Действие перегноя на рост растений	227
Влияние перегноя на витаминность растений	235
Биотические вещества почвы	237
Происхождение биотических веществ почвы	243
Микроорганизмы, образующие биотические вещества	244
Влияние биотических веществ на растения	253
Усвоение растениями биотических и других веществ	261
Усвоение витаминов	261
Усвоение аминокислот	263
Усвоение антибиотических веществ	265
Влияние бактерий на усвоение растениями питательных веществ	267
Часть IV. Взаимодействие почвенных микроорганизмов с растениями	275
Влияние растений на микрофлору почвы	275
Корневая масса растений	275
Корневые выделения	279
Корневые остатки	287
Ризосфера	288
Микрофлора разлагающихся корней	291
О специфике прикорневой микрофлоры	305
Микрофлора ризосферы	319
Влияние почвенных микроорганизмов на растения	322
Микробы-активаторы	322
Микробы-ингибиторы и их действие на растения	338
Токсикоз почв и биологические факторы, его вызывающие	352
Образование токсических веществ растениями	358
Микробы-антагонисты	366
Защитная роль микробов-антагонистов	375
Значение антагонистов в иммунитете растений	380
Образование и накопление антибиотиков в почве	382
Поступление антибиотиков в растения	390
Антибиотические вещества как лечебное средство в растениеводстве	395
Об элифитной микрофлоре	418
Литература	423

Николай Александрович Красильников
Микроорганизмы почв и высшие растения

•
Утверждено в печать
Институтом микробиологии
Академии наук СССР
•

Редактор издательства *Н. А. Потехина*
Технический редактор *Ю. В. Рыкина*

РИСО АН СССР № 54—45В. Сдано в набор 3:ХІІ 1957 г.
Подп. в печать 30:ІV 1958 г. Формат бум. 70×108_{1/16}.
Печ. л. 29 (39,73). Уч.-изд. л. 38,3. Т-02690. Тираж 5000.
Изд. № 2207. Тип. зак. 2334.

Цена 24 р. 50 к.

Издательство Академии наук СССР.
Москва, Б-64, Подсосенский пер., д. 21

2-я типография Издательства АН СССР.
Москва, Г-99, Шубинский пер., д. 10