



1973 Московский государственный университет 2003
им. М.В.Ломоносова

Факультет почвоведения

*К 250-летию МГУ
им. М.В.Ломоносова*

**Кафедре биологии почв МГУ
им. М.В.Ломоносова — 50 лет
(1953 - 2003)**

Ответственный редактор проф. Д.Г.Звягинцев

**НИА-Природа
Москва-2003**

УДК 631.46

ББК

Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Бызов Б.А., Воробьева Е.А., Гузев В.С., Добровольская Т.Г., Зенова Г.М., Кожевин П.А., Кураков А.В., Лысак Л.В., Марфенина Т.Г., Мирчинк Т.Г., Полянская Л.М., Решетова И.С., Соина В.С., Степанов А.Л., Умаров М.М., Чернов И.Ю. **Кафедра биологии почв МГУ им. Ломоносова — 50 лет (1953 - 2003)**. — М.: НИА-Природа, 2003. — с.

Книга кратко излагает историю становления и развития кафедры биологии почв на протяжении 50 лет. Сначала кафедра входила в состав биолого-почвенного факультета (до 1973 г.), а затем осуществляет свою деятельность на факультете почвоведения Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Кафедра развивает в основном почвенную микробиологию с подробным изучением бактерий, актиномицетов, грибов и дрожжей и установлением их экологической роли. Основана кафедра была в 1953 г. в год кончины великого русского микробиолога С.Н.Виноградского и стала как бы продолжателем его дела. Книга составлена сотрудниками кафедры и рассматривает в основном научные достижения в соответствии со сложившимися лабораториями и научными направлениями исследований. Исследования велись разнопланово, что облегчало задачу всестороннего преподавания экологической микробиологии. Кафедра биологии почв является единственной в мире университетской кафедрой подобного профиля. Здесь успешно проводится подготовка высококвалифицированных почвенных микробиологов, не из биологов, как это обычно делается, а из почвоведов, т.е. из специалистов-экологов хорошо знающих среду обитания, и затем приобретающих всесторонние знания по микробиологии.

Ответственный редактор:

доктор биологических наук, профессор Д.Г.Звягинцев

ISBN

- © ф-т Почвоведения МГУ, 2003
- © Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Бызов Б.А. и др., 2003
- © НИА-Природа, 2003

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Специфика почвы как среды обитания микроорганизмов	9
Почвенная бактериология	14
Почвенная актиномицетология	24
Электронно-микроскопические исследования в почвенной бактериологии	32
Почвенная микология	35
Почвенная зимология	44
Развитие эколого-географического направления	51
Микроорганизмы в вечной мерзлоте	54
Микроорганизмы и растения	57
Экологическая роль микробных метаболитов	61
Популяционная экология почвенных микроорганизмов	67
Кинетика роста почвенных микроорганизмов	69
Микробные сукцессии	71
Почвенные животные и микроорганизмы	75
Микробиологическая трансформация азота в почвах	81
Ферментативная активность почв	90
Микроорганизмы и охрана почв	92
Работы кафедры биологии почв в чашникове (учебно-опытный почвенно-экологический центр)	98
Экспедиции кафедры биологии почв	101
Список выпускников кафедры биологии почв (1953-2003)	108
Список аспирантов кафедры биологии почв, защитивших кандидатские диссертации (1973–2003)	114
Докторские диссертации, защищенные сотрудниками кафедры биологии почв	116

ВВЕДЕНИЕ

К своему 50-летию кафедра биологии почв факультета почвоведения Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова подошла с большими успехами, достигла своего расцвета и пользуется широким авторитетом и признанием как у нас в стране, так и за рубежом. Кафедра биологии почв является единственной в мире университетской кафедрой подобного профиля. В настоящее время она насчитывает 30 сотрудников, 20 аспирантов и осуществляет специализацию по почвенной микробиологии 10-12 студентов почвоведов в год. На кафедре работает 8 докторов биологических наук, из них 5 занимает профессорские должности, на кафедре трудятся 18 научных сотрудников (все они доктора или кандидаты биологических наук). Сочетание широкой и разноплановой научной работы с преподавательской деятельностью дает возможность готовить широко и разносторонне образованных специалистов по почвенной и экологической микробиологии. Сотрудники кафедры хорошо знают систематику и классификацию микроорганизмов (грибы, дрожжи, бактерии, актиномицеты), что делает их незаменимыми специалистами высокого класса.

За 50 лет кафедра прошла большой путь развития. Совершенно изменились и преподавание и содержание научной работы. Неузнаваемо изменилось и содержание почвенной микробиологии, и ее методы. Однако многие кафедральные традиции остаются неизменными. Это высокая заинтересованность работой, благожелательное отношение к людям, наряду с высокой требовательностью, тесное взаимодействие лабораторий, отсутствие антагонистических отношений.

За 50 лет кафедру окончило 460 студентов, половина из которых стала кандидатами наук, а тридцать — и докторами. На кафедре успешно прошли аспирантуру около 200 человек. Многие выпускники кафедры заняли ведущие позиции в микробиологии.

Кафедра биологии почв была создана в 1953 г. по инициативе почвоведов МГУ, которые осознали, что многие почвенные процессы определяются почвенной биотой. Однако без специальной кафедры в этих процессах разобраться очень трудно. К тому времени сильно развилась почвенная микробиология и зоология и появилась потребность в специалистах по биологии почв. Следует отметить, что ростки почвенной микробиологии на почвенном отделении появились значительно раньше. В 1942 г. проф. Н.П.Ремезов пригласил на кафедру почвоведения проф. Н.Н.Сушкину, которая читала курс лекций по почвенной микробиологии для всех студентов почвоведов и вела научные исследования по изучению эколого-географических закономерностей распространения азотфиксатора азотобактера в различных типах почв СССР. Однако начала свою работу лаборатория Н.Н.Сушкиной во время Великой Отечественной войны с организации помощи раненым. Их лечили открытым Н.А.Красильниковым актиномицетным антибиотиком сырцом — мицетином. Он был получен из почвенного актиномицета и оказывал сильное положительное действие на заживание ран и предотвращение инфекций.

По рекомендации Н.Н.Сушкиной на заведование кафедрой биологии почв был приглашен выдающийся микробиолог, член-корр. АН СССР Н.А.Красильников. Он считал нужным развивать на кафедре биологии почв почвенную микробиологию, причем развивать это направление комплексно. Для этого на кафедру были привлечены бактериологи, микологи, физиологи, биохимики, вирусологи, альгологи. Кафедрой выпускался полноценный специалист почвовед-микробиолог. Это обеспечивалось тем, что, кроме общефакультетских курсов по различным разделам почвоведения на кафедре читались спецкурсы по строению, систематике, физиологии, биохимии, генетике почвенных микроорганизмов, а также спецкурсы по почвенным бактериям, актиномицетам, грибам, дрожжам, водорослям, фагам, простейшим,

специальный курс по почвенным ферментам. Для чтения лекций по спецкурсам приглашали специалистов из Академии Наук и других учреждений (Я.И.Раутенштейн, Э.А.Штина, Е.Н.Одинцова, А.Ш.Галстян, В.И.Бирюзова, Г.А.Заварзин, Л.В.Калакуцкий). Обычно курсы сопровождались семинарами или практическими занятиями (всего на специализацию отводилось 500 часов). Особенное внимание придавалось самостоятельной научной работе студентов, которые, начиная с 3-го курса, выполняли и защищали обширные, глубокие курсовые и дипломные работы, содержавшие новые научные данные. Эти работы часто печатались в виде статей в научных журналах. Для всех почвоведов читался курс "Почвенная микробиология" с многосторонними практическими занятиями. Одно время акад. М.С.Гиляров читал курс "Почвенная зоология" с практическими занятиями. К сожалению, этот курс сохранить не удалось.

Работа кафедры была бы невозможна без умелых и добросовестных лаборантов и препараторов. Первым по времени препаратором в лаборатории микробиологии тогда еще геолого-почвенного факультета в 1942-1952 г. (на основе которой возникла кафедра биологии почв) была П.С Рыжкова, ставшая затем лаборантом Н.Н.Сушкиной. С 1953 по 1980 г. препараторами кафедры были З.Н.Хренова, М.И.Сироткина, М.Т.Макаревич. Этих женщин отмечала необыкновенная преданность кафедре и своей работе. В качестве хозяйственного лаборанта с 1954 по 1990 г. на кафедре работала В.С.Орлова, которая отличалась внимательным и заботливым отношением к сотрудникам, обеспечивала все материалы и реактивы, необходимые для проведения экспериментальных исследований на кафедре. Впоследствии на этом посту ее сменил М.Р.Полянский, который проработал на кафедре с 1977 по 1987 г. и много сделал для кафедры – был приобретен люминесцентный микроскоп, ультразвуковая установка, микроскопы для малого и большого практикума. С М.Р.Полянским можно было посоветоваться по любому вопросу и, бла-

годаря его эрудиции, получить квалифицированный совет. Первым лаборантом Н.Н.Сушкиной (еще в лаборатории микробиологии геолого-почвенного факультета) была Н.С.Гришина, проводившая практические занятия со студентами. Именно ей принадлежит заслуга приобретения первого автоклава, который был добыт с большим трудом после хождения по министерствам. После организации кафедры Н.С.Гришина была лаборантом Ю.А.Худяковой, а позднее — Н.А.Красильникова, выполняя одновременно и роль хранительницы музея бактериальных культур. В разные периоды в качестве лаборантов на кафедре работали Р.А.Барменкова, Л.А.Сергунина, К.П.Грешных, Т.И.Белая, Т.Андрева, А.Стеценко и др.

Н.А.Красильников организовал межфакультетскую аспирантуру, в которой аспиранты имели для обучения 4 г., и подготовка проходила на двух факультетах биолого-почвенном и химическом, математическом или геологическом по выбору аспиранта. Аспирант имел руководителей с двух разных факультетов, представляющих разные специальности. В дальнейшем большинство этих аспирантов стали докторами наук.

Под руководством Н.А.Красильникова на кафедре особенно подробно разрабатывались три проблемы: биология почвенных микроорганизмов; взаимодействие микроорганизмов с высшими растениями; экологическая роль микробных физиологически активных веществ. Все эти направления суммированы в монографиях Н.А.Красильникова или в коллективных монографиях, вышедших под его редакцией.

В 1973 г. после кончины Н.А.Красильникова кафедру возглавил его ученик проф. Д.Г.Звягинцев. К этому времени кафедра представляла достаточно большой коллектив со сложившимися научными лабораториями и с большим накопленным опытом педагогической и научной работы. Кардинальных изменений в работе кафедры не было, но она приобрела более экологический характер, стала ближе к почвоведению. Прекратились работы по промышленному

получению аминокислот, гиббереллинов, препаратов для подкормки животных, поисков антибиотиков против болезней растений. Изменения были внесены в спецкурсы и в тематику курсовых, дипломных и аспирантских работ. С 1995 г. кафедра стала проводить для всех студентов факультета новый общий курс "Экология", адаптированный для почвоведов. Биологию почв стали рассматривать как часть общей экологии. Значительно расширился состав преподавателей и научных сотрудников. Кафедра увеличила прием в аспирантуру до 5-7 человек в год. Появилась новая тема по изучению взаимодействия микроорганизмов с беспозвоночными животными, начала интенсивно разрабатываться тема по изучению антропогенных воздействий на почвенные микроорганизмы, гораздо глубже и обширнее стала развиваться проблема эколого-географического распространения микроорганизмов, широко стали применяться подходы и методы общей экологии.

Научную работу кафедры лучше всего рассмотреть в соответствии со сложившимися направлениями и основными лабораториями.

СПЕЦИФИКА ПОЧВЫ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Проф. Д.Г.Звягинцев подробно разработал основополагающую тему "Специфика почвы как среды обитания микроорганизмов".

В 1953 г. он начал свои исследования с разработки нового прямого микроскопического эпифлюоресцентного метода изучения почвенных микроорганизмов при окрашивании препаратов акридиновым оранжевым. Этот метод давал возможность исследовать почвенные бактерии, гифы актиномицетов, грибы и их споры, простейшие, микроскопические животные и водоросли в почвенных суспензиях, на почвенных монолитах и агрегатах, внутри почвенных агрегатов, в ризосфере и ризоплане. В дальнейшем этот метод был широко использован на кафедре для решения самых различных проблем почвенной микробиологии.

Было установлено, что почвенные микроорганизмы, как правило, адгезированы (адсорбированы, иммобилизованы) на поверхности почвенных частиц и агрегатов, или находятся внутри этих агрегатов. Установлены основные закономерности адгезии клеток бактерий (зависимость от систематического положения и особенностей штамма, возраста, свойств адсорбента, состава жидкой среды, в которой происходит адгезия, и т.д.). Методом центрифугального отрыва определена величина сил адгезии для разных видов бактерий. Адгезия имеет большое экологическое значение, так как удерживает клетки в пределах почвенного профиля и предотвращает их вымывание в грунтовые воды. Активность адгезированных клеток может увеличиваться или уменьшаться по сравнению с активностью свободных клеток в зависимости от особенностей микроразнообразия, возникающей на поверхности частицы (адсорбция питательных веществ, стимуляторов роста, токсинов, антибиотиков, тяжелых металлов, специфика рН).

Эти положения подтверждены на большом фактическом материале. При использовании бактериями твердого питательного субстрата адгезия часто является необходимым условием для успешного протекания процесса (разложение целлюлозы, лигнина, хитина, сульфидов). Каждый микроорганизм в цикле своего развития имеет стадию неприкрепленных клеток, которая обеспечивает расселение популяции.

Были разработаны способы десорбции клеток, разрушения агрегатов и разделения микроколоний на отдельные клетки, что необходимо для их выделения из почвы и правильного количественного учета. Наиболее эффективными оказались физические методы (ультразвуковая обработка, пропеллерная мешалка). Химические методы показали меньшую эффективность (обработка пирофосфатом натрия, поверхностно-активными веществами, ферментами). Новые способы подготовки почвенной суспензии к микробиологическим анализам и новые способы расчета сделали возможным проведение правильного учета численности микроорганизмов в разных типах почв, в разных почвенных генетических горизонтах, в сухих и влажных почвах. Численность оказалась резко различной, чего не удавалось установить с помощью старых методов. Разработаны шкалы для сравнения различных почв по степени обогащенности микроорганизмами и микробной биомассой.

В 1970 г. Д.Г.Звягинцев защитил докторскую диссертацию на тему "Адгезия почвами микроорганизмов". За цикл работ по этой теме, обобщенных в монографии "Взаимодействие микроорганизмов с твердыми поверхностями" (1973), он был удостоен звания лауреата Ломоносовской премии МГУ (1974).

Работы по адгезии стали важным этапом в изучении специфики почвы как среды обитания микроорганизмов. Дальнейшие исследования показали, что почва для микроорганизмов — не единая среда, а множество самых различных мезо- и микросред. Каждый грамм почвы содержит сот-

ни и тысячи таких микросред, при этом они могут быть совершенно различными и даже противоположными по создающимся в них условиям (аэробные и анаэробные, кислые и щелочные, обогащенные разными типами органических веществ или не содержащие доступного органического вещества и т.д.). Микрозональностью объясняется чрезвычайное разнообразие микробов в каждой почве.

Была изучена специфика твердой, жидкой и газовой фазы почвы в свете их влияния на микроорганизмы. Установлена специфика почвы как среды обитания по сравнению с лабораторными средами и естественной водной средой (реки, озера, моря). В почвах микробы развиваются преимущественно в капиллярах и пленках разной толщины. В тонких пленках и капиллярах (микрометры и десятки микрометров) развитие микроорганизмов замедляется или вообще не происходит, что связано с медленной диффузией питательных веществ, газов и продуктов метаболизма. В почве как гетерогенной микрозональной системе получают преимущество мицелиальные формы (грибы, актиномицеты), которые благодаря верхушечному росту могут преодолевать неблагоприятные микрозоны (например, не содержащие питательных веществ) и лучше осваивать окружающее пространство.

Сформулированы основные принципы строения и функционирования комплекса почвенных микроорганизмов (почва как множество сред обитания, пул микроорганизмов, пул микробных метаболитов, принцип ненасыщенности почвы микроорганизмами, правило дублирования, множественного лимитирования, обратимости физиологических процессов и т.д.).

Принцип микробного пула констатирует, что в почве всегда содержится большой запас микроорганизмов, значительная часть которого в каждый данный момент времени находится в неактивном (анабиотическом) состоянии, но микробы той или иной группы быстро переходят в активное состояние при возникновении благоприятных

условий. Микробный пул быстро возвращает почву в состояние гомеостаза по целому ряду показателей, если произошло нарушение равновесия (по содержанию азота, растворимых органических веществ, ряда загрязнителей и т.д.). В почве существует два пула микроорганизмов. Один из них осуществляет необходимые процессы на данном этапе развития экосистемы и включает большие запасы организмов. Другой пул, содержащий небольшое число клеток, вступает в активную стадию только при изменении характера экосистемы, например, при загрязнении почвы нефтью или пестицидами. Пул метаболитов, в том числе внеклеточных гидролитических ферментов, обеспечивает поддержание микробного пула.

Принцип ненасыщенности почвы микроорганизмами констатирует, что большинство внесенных в почву микроорганизмов входит в микробный комплекс почвы и длительно сохраняется в ней, но обычно на сравнительно невысоком уровне. Это было подтверждено многими экспериментами. Принцип ненасыщенности имеет большое значение при искусственном внесении микроорганизмов в почву (микробы-антагонисты, стимуляторы роста растений, микробы-деструкторы нефтепродуктов и пестицидов). Правило дублирования утверждает, что ни один экологически существенный процесс не определяется активностью одного организма: чем важнее процесс, тем больше микроорганизмов его осуществляет.

Результаты всех этих работ обобщены Д.Г.Звягинцевым в монографии "Почва и микроорганизмы" (1987). За цикл работ "Специфика почвы как среды обитания микроорганизмов" Д.Г.Звягинцев был удостоен премии им С.Н.Виноградского АН СССР (1989). За цикл работ "Функционально-экологические основы изучения, охраны, повышение плодородия почв и рационального использования почвенных ресурсов" Д.Г.Звягинцев стал лауреатом Государственной премии Российской Федерации (2001).

В этой работе активно участвовали аспиранты Л.Л.Великанов (в настоящее время профессор кафедры микологии и альгологии биофака МГУ), А.Ф.Перцовская, В.С.Гузев (в настоящее время профессор кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ), А.П.Питрюк, Р.А.Алиев, П.А.-Кожевин (ныне доктор биол. наук, каф. биологии почв), Е.А.Воробьева (ныне ст. научн. сотр., каф. биологии почв), Л.М.Полянская (ныне доктор биол. наук каф. биологии почв), В.Е.Голимбет, Г.М.Хлебникова, П.И.Иванов, Б.А.Бызов (вед. научн. сотр., каф. биол. почв) и др.

Многие сотрудники кафедры продолжают исследования по рассматриваемой теме в течение многих лет. В.С.Гузев в 1988 г. защитил докторскую диссертацию на тему "Экологическая оценка антропогенных воздействий на микробную систему почв". Микробную систему почв он представил в виде функциональной триады (копиотрофы, олиготрофы, гидролитики). Было показано, что синтрофные взаимодействия этих групп обеспечивают устойчивость работы системы при сапротрофном разложении органических веществ в почве. Установлено, что сигнальными метаболитами обратной связи в микробной системе почвы являются мономерные соединения, образующиеся при гидролизе полимеров в почве. Их регуляторное действие проявляется в явлении субстратного ингибирования и пролонгированной катаболитной репрессии, что позволяет задержать гидролиз полимеров в почве, когда это необходимо.

Другие аспекты исследований перечисленных выше сотрудников кафедры будут рассмотрены в последующих разделах.

ПОЧВЕННАЯ БАКТЕРИОЛОГИЯ

Изучению почвенных бактерий на кафедре предшествовали многолетние исследования в области систематики и экологии бактерий, проведенные первым заведующим кафедрой, членом-корр. АН СССР Николаем Александровичем Красильниковым, создавшим в 1949 г. первый отечественный определитель бактерий. Одна из первых сотрудниц кафедры, Надежда Николаевна Сушкина, исследовала распространение бактерий разных групп в почвах и их роль в первичном почвообразовательном процессе. Ее монография "Эколого-географическое распространение азотобактера в почвах СССР" была опубликована в том же 1949 г., т.е. еще до создания кафедры. Таким образом, уже в 30-40-е годы были созданы предпосылки для дальнейшего развития почвенной бактериологии на кафедре биологии почв.

Н.А.Красильниковым и его сотрудниками развивались направления, связанные с изучением отдельных групп бактерий, их систематики, экологии, метаболитов. В 1964 г. защитил кандидатскую диссертацию один из аспирантов Н.А.Красильникова В.И.Дуда (ныне доктор биол. наук) на тему "Цитология спорообразования у анаэробных бактерий". Впервые было показано, что в одном спорангии может образоваться более одной споры, что дало основание рассматривать процесс спорообразования у бактерий как процесс размножения. У спор анаэробных спорообразующих бактерий были обнаружены необычные выросты. Работы по тонкому строению, систематике и нуклеотидному составу ДНК у бактерий и клостридий были продолжены выпускниками кафедры. В 1972 г. защитила диссертацию Е.Д.Макарьева на тему "Тонкое строение некоторых спорообразующих анаэробных бактерий"; в 1976 г. — С.В.Добрица "Содержание, состав и метилирование ДНК у анаэробных бактерий рода *Clostridium* в связи с систематикой и спорогенезом".

На родовом уровне впервые было выполнено исследование, касающееся изучения распространения в почвах разных природно-климатических зон бактерий рода *Caulobacter*, считавшегося типичным водным обитателем. Было показано, что содержание каулобактера максимально в горизонтах и почвах, характеризующихся высокой влажностью, невысокой концентрацией органического вещества и реакцией среды от слабокислой до слабощелочной. Были проанализированы также эколого-физиологические особенности каулобактера, цикл развития и тонкое строение. Все эти материалы были обобщены в диссертации С.С.Беляева (ныне профессор, зав. лаб. ИНМИ РАН) "Биология бактерий рода *Caulobacter*" (1970).

На кафедре было продолжено изучение эколого-географического распространения бактерий, относящихся к группе микобактерий (коринеформные бактерии), начатое Н.Н.Сушкиной и Н.А.Красильниковым. Были определены численность и видовой состав коринеформ в почвах разных природно-климатических зон. Было показано, что относительное обилие этих бактерий наиболее высоко в почвах высокогорных, полярных и пустынных районов. Все эти исследования были обобщены в диссертации М.М.Умарова (ныне профессор каф. биологии почв МГУ) "Микобактерии в почвах: свойства, распространение, особенности аминокислотного состава" (1972).

В 1972 г. Т.Г.Добровольской (ныне ведущий научный сотрудник кафедры биологии почв МГУ) была защищена диссертация "Особенности биологии кокковых форм микроорганизмов из лишайников". На большой коллекции культур были изучены цикл развития, тонкое строение, нуклеотидный состав, инфракрасные спектры клеток, чувствительность к антибиотикам, что позволило расширить наши представления о бактериях рода *Muscococcus*, описанного Н.А.Красильниковым в 1941 г. и дополнить описание этого рода.

Дальнейшие исследования свойств микрококков и микрококков были продолжены в диссертационной работе Т.Г.Богатыревой (Пиневич) "Биохимическая характеристика микрококков и микрококков, выделенных из литофильных лишайников" (1973). У этих бактерий был обнаружен фермент полифосфатглюкокиназа, имеющийся только у представителей класса актиномицетов, что подтвердило принадлежность микрококков и микрококков к этому классу, установленную Н.А.Красильниковым.

Распределение в почвах другой группы бактерий, также относящейся к актиномицетам — коринеподобных бактерий было изучено Л.В.Лысак (ныне доцент кафедры). Ее диссертация, которая называлась "Биология почвенных психрофильных коринеподобных бактерий" была защищена в 1978 г. Особый акцент был сделан на психрофилию этих бактерий, выделяющихся из почв при температуре от - 5 до + 10°C и имеющих зимний максимум численности. Было показано, что психрофильные коринеподобные бактерии преобладают в тундровых и высокогорных примитивных почвах и что они способны не только расти при низких температурах, но и синтезировать РНК более активно при 0°, чем при 20°C.

Традиции по изучению отдельных групп и родов почвенных бактерий сохранились и при Д.Г.Звягинцеве, сменившем Н.А.Красильникова в качестве заведующего кафедрой в 1973 г. Этому способствовало вхождение в постоянный коллектив кафедры сотрудников, которые еще при Н.А.Красильникове начинали работать в области систематики и экологии бактерий. В качестве объектов изучались разные группы бактерий. В 1956 г. после окончания кафедры начала работать И.Н.Скворцова, прошедшая путь от лаборанта до кандидата биологических наук, старшего научного сотрудника. Она изучала распространение и динамику психротрофных бактерий в почвах. Постоянная работа в области выделения из почв и идентификации бактерий позволили И.Н. Скворцовой приобрести опыт в

этой области знаний и написать ценные методические пособия: "Методы выделения и идентификации почвенных бактерий рода *Bacillus* (1981) и "Идентификация почвенных бактерий рода *Pseudomonas*" (1983). Далее, основной темой научных исследований И.Н.Скворцовой стали — поиск и выделение бактерий, являющихся индикаторами на загрязнение почв. И.Н.Скворцова является одним из соавторов открытия "Явление эндогенной электрической активности почв" (2000).

С 1972 г. на кафедре работает Л.В. Лысак, которая, как и И.Н.Скворцова прошла путь от лаборантки до доцента кафедры. Ранее уже упоминалось об ее диссертационной работе, которая послужила базисом для дальнейших исследований в области систематики и экологии коринеподобных бактерий. Ею были освоены новые методы хемотаксономии, благодаря которым стало возможным дифференцировать роды в группе коринеподобных бактерий.

С 1978 г. на кафедре в качестве научного сотрудника работает Т.Г.Добровольская, которая внесла основной вклад в развитие этой лаборатории. Ею сформулированы новые научные положения, касающиеся организации бактериальных сообществ в наземных экосистемах. Первоначально вместе с Л.В.Лысак она продолжала исследовать распространение коринеподобных бактерий в почвах, переходя от групповой к родовой характеристике этих организмов, обитающих как в почвах тундр, так и пустынь. Затем спектр изучения почвенных бактерий постепенно расширялся. Были разработаны различные селективные методы, позволившие ингибировать одни группы бактерий и тем самым стимулировать рост и учет других групп бактерий. Подбирались также среды и методы для выделения из почв представителей разных родов бактерий. В результате исследований было издано руководство "Методы выделения и идентификации почвенных бактерий" (Добровольская, Лысак, Скворцова, 1989).

Новое направление в изучении синэкологии бактерий появилось в связи с разработкой системного подхода к анализу структуры бактериальных сообществ на основе иерархии их местообитаний. На основе разработанных подходов и методов сотрудниками лаборатории Т.Г.Добровольской и Л.В.Лысак, а так же Л.М.Полянской, были проведены многочисленные эколого-географические исследования в разных природно-климатических зонах, включающих лесные, болотные, степные и пустынные экосистемы. Была выявлена четкая стратификация бактериальных сообществ, связанная с вертикально-ярусной организацией фитоценозов и конвейерной переработкой растительного опада микроорганизмами. Сравнительный анализ бактериальных комплексов как в разных ярусах одного и того же биогеоценоза, так и в разных типах биогеоценозов, позволил выявить четкие различия между всеми этими типами сообществ. Особенно резкие различия проявились при сравнении таких контрастных типов экосистем как болота и пустыни (в спектре потенциальных доминантов не было ни одного общего таксона). Это свидетельствует о том, что одним из ведущих факторов, определяющих состав бактериальных сообществ почв, является их водно-воздушный режим.

Особо следует отметить исследования, проведенные в заповедниках, позволившие выявить естественное разнообразие бактериальных сообществ, которые могут служить эталонами природных микробных комплексов. Были защищены кандидатские диссертации выпускниками кафедры: А.В.Головченко "Особенности пространственного распределения и структуры микробных комплексов болотно-лесных экосистем" (1992) и О.С.Павловой "Структура микробных сообществ почв Окского заповедника" (1998). Сравнение бактериальных сообществ в разных типах ландшафтов на территории заповедников позволило выявить четкие различия в спектре доминантов бактериального блока как в пространстве (между ярусами и типами биогеоценозов), так и во вре-

биологическим и санитарно-гигиеническим характеристикам городских почв, написана сотрудником кафедры И.Н.-Скворцовой. Показано, что различные антропогенные воздействия приводят к нарушению структуры бактериальных комплексов почв: доминированию отдельных видовых популяций, появлению индикаторных на урбанизацию родов и видов бактерий, многие из которых обладают алергенными, либо токсигенными свойствами, увеличению некоторых показателей биологической активности. Защищена кандидатская диссертация выпускницей кафедры Н.Н.Сидоренко "Микробные комплексы городских загрязненных почв" (1999). Обнаружено, что в городских экосистемах наблюдается повышение численности и доли энтеробактерий, являющихся условно патогенными бактериями, и увеличение количества родококков, устойчивых к нефтяным и мазутным загрязнениям.

Одним из методов, позволяющих проследить за изменением структуры бактериальных сообществ во времени, является проведение лабораторных экспериментов в условиях микрокосма. Эти исследования были проведены аспиранткой кафедры Л.К.Алехиной (2001) на тему "Изучение микробного разнообразия почв с помощью сукцессионного анализа". В результате удалось значительно увеличить степень учета бактериального разнообразия в исследуемых почвах и показать влияние гидрофизических свойств почв на развитие микроорганизмов и структуру бактериальных комплексов.

Основные итоги работ по изучению экологии, разнообразия и функций бактериальных комплексов почв изложены в коллективных монографиях: "Структурно-функциональная роль почвы в биосфере" (1999), "Экология в России на рубеже XXI века" (1999), "Почва, город, экология" (1999), монографии Т.Г.Добровольской "Структура бактериальных сообществ почв" (2002), а также в ряде обзоров в журналах "Микробиология" и "Почвоведение" (1996-2001 г.).

Новым и перспективным направлением в научно-исследовательской работе бактериологов является изучение взаимоотношений бактерий с другими группами микроорганизмов: водорослями, актиномицетами, грибами, животными. Для этого проводятся комплексные работы с участием специалистов из других лабораторий кафедры (Г.М.Зенова, О.Е.Марфенина, И.П.Бабьева, И.Ю.Чернов, Б.А.Бызов), а также сотрудников Института проблем экологии и эволюции им. Северцова (Б.Р.Стриганова, А.В.Тиунов, Т.А.Семенова). Защищены кандидатские диссертации, в которых приводятся результаты анализа взаимодействия бактерий с дрожжами "Дрожжелитические бактерии в природных биотопах" (Т.Ф.Черняковская, 1996) и бактерий с почвенными беспозвоночными "Сообщества бактерий, ассоциированные с почвенной мезофауной" (Е.Б.Третьякова, 1993). Опубликован ряд статей с Л.М.Полянской и А.В.Тиуновым, в которых характеризуется дрилосфера (ходы червей), как специфический локус в почве, где формируется особый по составу микробный комплекс. Бактериологи постоянно участвовали в определении культур бактерий, которые ассоциированы с актиномицетами и водорослями (С.Н.Дедыш, 1990; А.В.Калауцкая и др., 1993), микромицетами и дождевыми червями (Ищенко, 1995). Продолжается работа по изучению взаимоотношений грибов с бактериями в почве и ризосфере, которую ведет научный сотрудник кафедры М.Х.Оразова. Одно из направлений этих исследований связано с анализом бактериальных и грибных сообществ в дрилосфере (с А.В.Тиуновым), другое — с изучением бактериально-грибных комплексов в ризосфере саговниковых растений (вместе с доцентом кафедры физиологии микроорганизмов биофака МГУ Е.С.Лобаковой).

Бактериологи постоянно проводят идентификацию бактерий, необходимую сотрудникам и аспирантам кафедры, изучающим процессы азотфиксации, нитрификации и денитрификации в почве, ризосфере, кишечнике беспозвоноч-

ных и позвоночных животных (М.М.Умаров, А.Л.Степанов, Н.В.Костина, Н.А.Манучарова, Б.А.Бызов). В результате опубликованы работы, в которых выявлена роль бактерий, принадлежащих к разным таксонам, в процессах превращения азота и в питании почвенных животных.

Бактериологами и генетиками из ИБФМ (Л.В.Калакуцкий, Л.И.Евтушенко, В.Н.Акимов и др.) были описаны новые роды и виды бактерий, выделенных из галлов, образуемых нематодами на стеблях и листьях растений. На предварительных этапах выделения и идентификации культур этих бактерий принимали участие и бактериологи кафедры (Т.Г.Добровольская и Л.В.Лысак). Они включены в качестве соавторов в описание одного из новых родов коринеформных бактерий - *Agreia bicolorata*, названного в честь известного русского актиномицетолога Нины Семеновны Агре – бывшей сотрудницы кафедры.

В последние годы на кафедре начали проводиться исследования по изучению бактериальных комплексов пойменных ландшафтов совместно со старшим научным сотрудником географического факультета МГУ, бывшей выпускницей кафедры, Н.Г.Добровольской, являющейся специалистом в области гидрологии и водной микробиологии. Системный подход, используемый при проведении этих исследований, заключающийся в одновременном анализе одними и теми же методами проб воды, ила, растений, почв, позволил выявить влияние периодического затопления пойменных почв на структуру их бактериальных комплексов. Результаты этих исследований опубликованы в ряде статей, вошли в аспирантскую работу М.С.Леонтьевой.

Таким образом, в изучении почвенных бактерий на кафедре можно выделить несколько этапов. В 50-70-е годы детально исследовались отдельные группы или роды бактерий, их морфология, физиология, распространение в почвах. В 80-годы анализ бактериального разнообразия сместился в сторону изучения сообществ, анализа структуры сообществ с

использованием количественных экологических показателей. Были разработаны новые подходы к оценке микробного разнообразия почв, основанные на принципе иерархии местообитаний бактерий и направленные на расширение набора экологических ниш, за счет которых можно раскрыть более полно то разнообразие бактериальных комплексов, которое способно поддерживать почва, как гетерогенная полифазная система. Изучены бактериальные сообщества, сконцентрированные во множественных почвенных мезо- и микролокусах. Особенности их структуры и состава охарактеризованы с использованием количественных экологических показателей в таких зонах как дрилофера, альгосфера, кишечник и экскременты почвенных беспозвоночных. В составе каждого из этих бактериальных сообществ имеется своя специфика, однако во всех локусах бактериальное разнообразие значительно выше, чем в "фоновой" почве. Наконец, для работ последнего десятилетия характерно привлечение специалистов из смежных областей науки, что необходимо для анализа сложных сообществ почвенной биоты, представленной разными по уровню организации и эколого-трофическим потребностям организмами.

ПОЧВЕННАЯ АКТИНОМИЦЕТОЛОГИЯ

На кафедре биологии почв большое внимание всегда уделялось изучению почвенных актиномицетов. Основными направлениями в области актиномицетологии, разрабатываемыми на кафедре под руководством первого заведующего кафедрой биологии почв Н.А.Красильникова, являлись разработка научных основ таксономии, биологии актиномицетов, исследования антагонистических свойств мигрирующих прокариот. В этот период на кафедре под его руководством были выполнены диссертационные работы Асемом Махмудом Хусейном "Актиномицеты почв Египта" (1964), Г.М.Зеновой "Меланоидные пигменты актиномицетов" (1966), В.А.Алферовой "Биология актиномицетов, образующих синие пигменты" (1966); И.Н.Скворцовой "Биосинтез антибиотика альбомицина культурой *Streptomyces subtropicus*" (1967); Л.А.Дороховой "Тонкое строение репродуктивных структур актиномицетов" (1970); М.М.Умаровым "Микобактерии (коринеподобные бактерии) в почвах: свойства, распространение, особенности аминокислотного состава" (1972); В.С.Соиной "Судьба клеточных структур при спорообразовании актиномицетов" (1976). Материалы, полученные на кафедре биологии почв, были включены в определитель актиномицетов Н.А.Красильникова ("Лучистые грибки. Высшие формы", 1970).

Изучение строения, развития, изменчивости и систематики актиномицетов связаны также с именами д.б.н. Нины Семеновны Агре и члена-корр. РАН Льва Владимировича Калакуцкого, одного из первых выпускников кафедры. Результаты их исследований обобщены в монографиях: "Развитие актиномицетов" (Калакуцкий, Агре, 1977) и "Систематика термофильных актиномицетов" (Агре, 1986), в которых дается характеристика отдельных стадий жизненного цикла актиномицетов, а также генетических, биохимических и цитологических процес-

ноземах, каштановых и серо-бурых почвах — стрептомицеты и микромоноспоры, в интразональных торфяных почвах — микромоноспоры численно преобладают над стрептомицетами, причем кроме этих двух родов среди доминантов обычны представители родов *Saccharomonospora*, *Saccharopolyspora*, *Streptosporangium*, *Streptoverticillium*.

Выявлено специфическое распределение актиномицетных комплексов в биогеоценозах основных почвенно-климатических зон. Установлено, что в лесных биогеоценозах главной сферой обитания актиномицетов являются нижние слои подстилки и верхний горизонт почвы. В степных и пустынных экосистемах эта сфера представлена минеральными горизонтами почвы. В почвенном ярусе лесных биомов наблюдается постепенное снижение численности актиномицетов по профилю, в то время как в степях и пустынях она остается высокой даже в глубоких горизонтах почвы. Показано существование вертикальной стратификации в распределении актиномицетов в биогеоценозе, которая выражается в сочетании непрерывности (в отношении стрептомицетов) и дискретности (в отношении других родов).

Исследовано разнообразие актиномицетных сообществ в почвах Монголии, обладающих крайне своеобразными свойствами и поэтому характеризующихся своеобразным микробным населением. Исследованию актиномицетных комплексов почв Монголии посвящена кандидатская диссертация Жадамбаагийн Норовсурэн "Почвенные актиномицеты редких родов в основных экосистемах Монголии", выполненная на кафедре и в Московской сельскохозяйственной академии им. К.А.Тимирязева при совместном руководстве профессоров В.К.Шильниковой и Г.М. Зеновой. Показано, что таксономическая структура почвенных актиномицетных комплексов отражает своеобразие экосистем Монголии.

Экологические исследования актиномицетных сообществ наземных экосистем предполагают также изучение функциональной роли мицелиальных прокариот в почве,

которая не ограничивается только разложением органических веществ. Изучению участия актиномицетов-микроаэрофилов в процессах превращения азота была посвящена выполненная в лаборатории актиномицетологии диссертационная работа Д.Й.Дяковой "Физиологические особенности актиномицетов, выделенных из почвы в микроаэробных условиях" (1983). В настоящее время вопросы участия актиномицетов в процессах превращения азотных и углеродных соединений в почве исследуются в работе сотрудника кафедры Н.А.Манучаровой.

Новые подходы к изучению экологии актиномицетных сообществ позволили установить закономерности их антропогенных изменений. Были проведены комплексные исследования сотрудниками кафедры Г.М.Зеновой, И.Н.Скворцовой совместно с сотрудником кафедры агрохимии Н.Ф.Гомоновой в длительном агрохимическом опыте, заложенном на территории Учебно-опытного экологического центра МГУ "Чашниково" в 1950 г. на дерново-подзолистой почве. Систематическое применение различных видов удобрений по определенной программе позволило создать дифференцированные по плодородию почв агроэкосистемы, на базе которых были выполнены исследования по влиянию длительных применений минеральных и органических удобрений на комплекс почвенных актиномицетов. Было показано, что комплекс почвенных актиномицетов может быть использован как показатель состояния микробной системы почв при восстановлении агрохимических и микробиологических свойств почвы, нарушенных длительным антропогенным воздействием.

Такое биоиндикационное направление занимает существенное место в изучении почвенных актиномицетов. В кандидатской диссертации И.Г.Широких "Структура комплексов актиномицетов в биогеоценозах на осушенных торфяниках" (1993) было показано, что сельскохозяйственное использование почвы приводит к формированию специфических актиномицетных комплексов, присущих агроценозам, в зна-

чительной степени отличающихся от комплексов ненарушенных наземных экосистем. Комплекс почвенных актиномицетов предлагается использовать в качестве показателя состояния микробной системы почвы при различных антропогенных нарушениях экосистем. В диссертации Л.Е.Сорокиной хитинолитический актиномицетный комплекс предлагается использовать для составления оценочной шкалы действия возрастающих доз минеральных удобрений и извести на состояние микробной системы дерново-подзолистой почвы. Сукцессионные наблюдения за актиномицетными популяциями и составление экологической характеристики актиномицетного комплекса, проведенные в диссертации Т.Л.Бабич "Экологическая характеристика почвенных актиномицетов с использованием сукцессионного анализа" (1997), позволили решить задачу по микробиологической индикации почвы с определением степени ее окультуренности и уровня увлажненности. Совместно с доцентом кафедры земледелия факультета почвоведения МГУ Г.Ф.Лебедевой были проведены исследования по влиянию гербицидов на комплекс почвенных актиномицетов. В этом направлении выполнена также кандидатская работа Е.Ю.Ключниковой "Влияние симазина и хлорсульфурина на комплекс почвенных бактерий" (1990). Показано, что многократное применение гербицидов на парующей дерново-луговой почве вызывает перестройку структуры комплекса почвенных актиномицетов, смену доминантных видов, сужение видового спектра стрептомицетов. Установлено, что виды стрептомицетов, объединенные в секции и серии *Cinereus Achromogenes*, *Cinereus Chromogenes* и *Imperfectus* не чувствительны к внесению в почву симазина и остаются в почве типичными доминантами как в образцах с внесением гербицида независимо от сроков внесения, так и в контрольных образцах. Наиболее чувствительными к многократному внесению симазина оказались виды секций и серий *Cinereus Chrysomallus* и *Roseus Lavendulae-roseus*, которые из разряда типичных доминантов или типичных частых в

контрольных образцах почвы переходят в разряд редких или случайных в образцах с внесением гербицида. Выявлены резистентные к действию гербицидов виды стрептомицетов, которые предлагается использовать в качестве индикаторов на загрязнение почвы симазинном или хлорсульфураном.

В последние десятилетия XX века на кафедре биологии почв получил развитие так называемый сукцессионный подход к изучению микробных сообществ, который заключается в исследовании искусственно инициированных микробных сукцессий в экспериментальных условиях. На основе исследований с использованием сукцессионного анализа, проведенных П.А.Кожевиным и Г.М.Зеновой, составлена экологическая характеристика комплекса почвенных актиномицетов. Установлен экологический статус родов, традиционно считающихся редкими в почве - *Micromonospora* и *Streptosporangium*, *Saccharomonospora*, *Saccharopolyspora*, *Actinomadura*, *Termomonospora* и др. Показано, что в определенных условиях, в зависимости от типа почвы, биогеоценоза, этапа сукцессии, представители этих родов по численности могут иметь равную со стрептомицетами долю в актиномицетном комплексе, а иногда и доминировать в нем. Например, микромоноспоры преобладают в актиномицетном комплексе моховой дернины и нижних слоев подстилки, на сухих растениях и в степном войлоке; стрептоспорангии приурочены к почвенным горизонтам лесных биомов. Определены позиции редких родов актиномицетов в поэтапном разложении труднодоступных органических соединений в почве. Выявлена структура популяций (споры-мицелий) стрептомицетов и микромоноспор в почве и тип взаимоотношений представителей разных родов в сообществе актиномицетов. С помощью метода мультисубстратного тестирования показана принципиальная возможность определения таксономической принадлежности актиномицетов на основе их экологических ниш (кандидатская диссертация А.С.Терехова "Экологические ниши почвенных актиномицетов", 2003).

В последние десятилетия XX века на кафедре биологии почв возникло новое направление в изучении актиномицетов — исследование взаимодействия мицелиальных прокариот с почвенными организмами — водорослями (проф. Л.В.Калакуцкий, Г.М.Зенова, В.С.Соина, при консультациях проф. Э.А.Штиной), гетеротрофными микроорганизмами, почвенными беспозвоночными животными (Б.А.Бызов, Л.М.Полянская, Г.М.Зенова). Были защищены кандидатские диссертации выпускниками кафедры: В.В.Михайловым "Взаимодействия популяций актиномицетов в почвах" (1982), где было показано, что антагонизм между популяциями актиномицетов может проявляться непосредственно в нестерильной почве; А.А.Лихачевой "Ассоциации почвенных актиномицетов и водорослей" (1987), С.Н.Дедыш "Специфика микробного комплекса напочвенных разрастаний водорослей" (1990), О.Б.Глаголевой "Экофизиология почвенных альгобактериальных ассоциаций" (1991), А.Н.Калакуцкой "Взаимодействие актиномицетов и водоросли в альгобактериальных ценозах на выходах карбонатных пород" (1992), Н.И.Бабкиной "Судьба актиномицетов в кишечном тракте почвенных беспозвоночных животных" (1995). В результате проведенных исследований установлено существование лишайникоподобной ассоциации стрептомицетов и водоросли (актинолишайник), для которой характерны: стабильность при пересевах, слоистая структура, антимикробная активность, отличная от активности его компонентов. Выявлены изменения в ультраструктуре строения клеток водоросли и гиф стрептомицета, аналогичные изменениям в клетках гриба и водоросли, составляющих традиционный лишайник. Показана ценозообразующая роль актиномицетов, выраженная в регуляции численности водоросли, стимуляции образования хлорофилла и стабилизации немитотических бактерий системы. Впервые установлено явление потребления актиномицетного мицелия и спор почвенными беспозвоночными животными. В кишечном тракте дождевых червей и кивсяков обнаруже-

ны не только стрептомицеты, но и представители редких родов мицелиальных прокариот. Выявлена функциональная роль актиномицетов в кишечных трактах почвенных беспозвоночных животных — отмеченное накопление актиномицетного мицелия в заднем отделе кишечника кивсяков свидетельствует об участии актиномицетов в утилизации хитина, входящего в состав разрушающейся перитрофической мембраны животных. Впервые показано образование антибиотика гелиомицина актиномицетами в кишечных трактах беспозвоночных животных.

По результатам всех этих работ в 1998 г. была защищена докторская диссертация Г.М.Зеновой на тему "Актиномицеты в наземных экосистемах". Опубликованы монографии "Экология актиномицетов" (Звягинцев, Зенова, 2001), "Разнообразии актиномицетов в наземных экосистемах" (Зенова, Звягинцев, 2002).

ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ПОЧВЕННОЙ БАКТЕРИОЛОГИИ

С 1960 г. на кафедре биологии почв под руководством Н.А.Красильникова были начаты работы по электронно-микроскопическому изучению тонкого строения почвенных бактерий. Основное внимание было уделено ультраструктурной организации вегетативных и покоящихся клеток аэробных и анаэробных бактерий. Группой исследователей, возглавляемой В.И.Дудой, была выявлена последовательность цитологических превращений, происходящих на разных стадиях спорообразования у бацилл и клостридий, особенности строения специфических для спор клеточных структур, что позволило отнести процесс эндогенного спорообразования к особому типу клеточной дифференцировки прокариот. Впервые были описаны специфические клеточные структуры, образование которых приурочено к переходу анаэробных бактерий в покоящееся состояние — разнообразные по морфологии выросты спор и газовые колпачки, придающие спорам повышенную плавучесть и способствующие лучшему распространению спор в природных субстратах.

В последующем метод просвечивающей электронной микроскопии был применен для изучения особенностей тонкого строения вегетативных и покоящихся клеток другой группы прокариот — актиномицетов. Исследования, проведенные Н.С.Агре, Л.А.Дороховой и В.С.Соиной, позволили обобщить характерные особенности структурного выражения процессов роста и дифференциации клеточных структур в вегетативных и спорулирующих гифах. Полученные данные о строении спор и спорообразовании актиномицетов были использованы в определении таксономической принадлежности многих выделенных из почв видов актиномицетов. Образование актиномицетами экзоспор было впервые определено как модифицированное клеточное деление.

Выявленные закономерности поведения клеточных структур при спорообразовании позволили в последующем контролировать ход этого процесса у актиномицетов-продуцентов антибиотиков. Была также установлена связь орнаментации элементарных структур наружного покрова спор с их гидрофобностью, способствующей распространению спор актиномицетов по поверхности водных пленок.

С 1975 г. методы электронной микроскопии стали применяться для изучения строения микробных сообществ в их естественной среде обитания — почве и подпочвенных породах. Исследования, проведенные В.С.Соиной с использованием биомассы, сконцентрированной из почвы и подпочвенных слоев, позволило установить, что "карликовые" формы клеток и цистоподобные клетки с толстыми наружными покровами и капсулами являются стабильной характеристикой микроорганизмов в природных субстратах и могут рассматриваться как разные варианты покоящихся форм.

Впервые было показано, что бактерии в мерзлых осадках при оттаивании образцов сохраняют целостность своих клеточных структур, что сопоставимо с высокой численностью жизнеспособных прокариот, выделенных из мерзлых отложений возрастом несколько млн. лет. Изучение дифференциации клеточных структур бактерий в условиях замораживания - оттаивания, позволило сделать вывод о структурной адаптации клеток к длительному воздействию низкой температуры, которая может отражать глубину происходящих в холодных биотопах адаптивных биохимических перестроек. Последнее инициировало необходимость изучения как разнообразия сохранившихся в "мерзлоте" видов микроорганизмов, так и разных переживающих форм, которые могут различаться не только по уровню покоя, но и по способности восстановления жизнедеятельности. Исследования, проведенные совместно с Институтом микробиологии РАН в лаборатории проф. Г.И.Эль-Регистан, позволили предположить, что переживание неспорообразующих бактерии в по-

чве и подпочвенных отложениях, в том числе и мерзлых, обусловлено переходом вегетативных клеток в покоящееся состояние под влиянием синтезируемых ими внеклеточных аутоиндукторов анабиоза, относящихся к алкилрезорцинам. Образующие при этом покоящиеся клетки имеют специфическое для покоящихся форм строение и сходны с наблюдаемыми типами клеток *in situ*. У изолятов из мерзлых пород была обнаружена более высокая продуктивность внеклеточных аутоиндукторов анабиоза по сравнению с культурами, выделенными из почвы, что подтвердило предположение о развитии антистрессовых механизмов при длительном переохлаждении, обеспечивающих неспорообразующим бактериям выживание в экстремальных условиях и структурную устойчивость при последующем оттаивании образцов. Кроме того, была показана видонеспецифичность препарата фактора d_1 - аутоиндуктора анабиоза. Таким образом, были получены дополнительные доказательства в пользу существования ауторегуляции роста и развития микроорганизмов на уровне межклеточных взаимодействий в микробных сообществах в природе, что обеспечивается тесным контактом клеток в конгломератах, наиболее часто выявляемых при электронно-микроскопических исследованиях микробных сообществ *in situ*.

ПОЧВЕННАЯ МИКОЛОГИЯ

Лаборатория микологии в составе кафедры биологии почв начала работать под руководством Т.Г. Мирчинк в 1954 г. Первоначальное направление работ лаборатории было определено Н.А.Красильниковым на основе разработанных им представлений о микробах-ингибиторах. Так было положено начало изучению микробного токсикоза почв. В результате работ, проведенных в период с 1954 по 1976 г., было установлено широкое распространение грибов-токсикообразователей в различных типах почв под различными растительными насаждениями и сельскохозяйственными угодьями. Была обнаружена способность многих почвенных сапротрофных грибов к образованию токсинов и показано, что угнетение растений грибами осуществляется не только при их непосредственном контакте с растением, как это имеет место в случае поражения их фитопатогенами, но и через почву. Таким образом, было установлено, что между микроорганизмами, почвой и растением складываются сложные взаимоотношения, где почва является посредником между двумя другими компонентами в биоценозе. Этому вопросу были посвящены работы аспирантов Ван Го-Сюня (1959), С.М.Ходжибаевой (1962), Б.Н.Катарьяна (1964), О.А.Берестецкого (1966), О.Е. Марфениной (1971).

В 1964 г. в лаборатории, из гриба *Penicillium citrinum* был получен химически чистый препарат токсина — цитринин, а в 1969 г. совместно с сотрудником Института сельскохозяйственной микробиологии ВАСХНИЛ А.В.Боровковым из *Penicillium purpurogenum* — химически чистый препарат токсина, описанный в дальнейшем как новый класс химических соединений — девятичленный ангидрид рубратоксин Б. Начиная с 1964 г., работа по изучению влияния токсинов на растения проводилась не только, как ранее, с грибами — продуцентами токсинов и продуктами их выделения, но и с чисты-

ми препаратами цитринина и рубратоксина. Аспирантками Ф.Г.Бондаревской (1970) с рубратоксином и Р.А.Скоробогатовой (1975.) с цитринином было показано, что вышеназванные токсины обладают избирательным действием на растения. В частности, они подавляют сорняки в концентрациях в 2-3 раза меньших, чем концентрации, подавляющие культурные растения (злаковые и бобовые) и вызывают в развитии последних только неглубокие обратимые изменения. На этом основании они могут быть предложены в качестве гербицидов микробного происхождения.

Продолжение работ по токсикозу почв в дальнейшем осуществлялось в тесном контакте с лабораторией В.С.Гузева аспирантами Н.Г. Рыбальским (1980) и А.В. Кураковым (1983). С помощью метода инициированного микробного сообщества (ИМС) впервые было показано наличие естественного токсикоза почвы одновременно по отношению к растениям и почвенным беспозвоночным животным. Подтверждено ранее высказанное положение о проявлении токсикоза на слабокультуренных дерново-подзолистых почвах с внесением минеральных азотных удобрений, что объясняет их отрицательное действие на кислых почвах. Показано, что в результате длительного применения азотных, калийных и полного минерального удобрения изменение состава микробного сообщества идет в сторону преобладания токсинообразующих видов грибов.

С 1966 г. в лаборатории микологии было начато интенсивное изучение пигментов грибов. В результате этих исследований выявлена экологическая роль грибных пигментов, в большей степени определяющих местообитание пигментированных грибов. Обладая большой устойчивостью к УФ и g-излучению, пигменты играют защитную роль и определяют местообитание содержащих их организмов на поверхности растений, растительном опаде, в высокогорных и пустынных почвах.

лесных биогеоценозах привели к представлению о том, что увеличение числа и разнообразия их видов происходит в ряду: поверхность растений - подстилка - почва. Однако численность грибных зародышей и их биомасса достигают максимальных значений в подстилке и значительно снижаются в почве. Из этого следует, что подстилка является именно тем субстратом, в котором происходит основная деятельность грибов в лесном биогеоценозе. В минеральных горизонтах почв при большем их видовом разнообразии многие грибы находятся, видимо, в неактивном состоянии, составляя общий микробный пул почвы.

Последующие работы были посвящены изучению вопросов аутоэкологии грибов, то есть взаимоотношению грибов-микромикетов с окружающей средой. Аспирантом М.Г.Генджиевым (1978) помимо изучения своеобразия комплекса грибов-микромикетов почв пустынных областей юго-западной Туркмении изучалось отношение их отдельных представителей к пониженной влажности. В диссертационной работе Н.Е.Иванушкиной (1983) определялась зависимость жизнедеятельности грибов-микромикетов разных местообитаний от температуры и осмотического потенциала среды. Полученные результаты свидетельствуют о том, что границы жизнеспособности (прорастания спор) и жизнедеятельности (скорость роста мицелия) у одних и тех же и разных видов зависят от природных условий обитания изученных грибов. Экстремальные условия вызывают значительные морфологические изменения репродуктивных органов.

С 1977 г. в лаборатории после окончания аспирантуры начала работать О.Е.Марфенина. Ею проведено изучение влияния антропогенного воздействия на комплекс микроскопических грибов в различных почвенно-климатических условиях Европейской части России. Установлено, что под влиянием таких антропогенных факторов, как промышленное, транспортное, сельскохозяйственное загрязнение, урбанизация, рекреационная и пастбищная дегрессия происхо-

дит упрощение видовой структуры и изменение пространственно-временной организации почвенной микобиоты, а также изменение видового состава, характеризующееся развитием не свойственных для данных зональных условий видов или минорных видов. Показано, что эти, нетипичные для зональных почв виды, способны негативно влиять на трофические взаимоотношения и жизнедеятельность ряда почвенных беспозвоночных животных — дождевых червей, коллембол (работа аспирантки И.А.Ищенко (1995).

Установлено, что наиболее специфические изменения грибных комплексов происходят при урбанизации. В городских почвах северных и умеренных широт наблюдается формирование микобиоты, характерной для более южных регионов, а также накопление меланинсодержащих грибов, что прослеживается во всех компонентах городской среды во многих природных зонах (аспирант А.Б.Кулько, 2000). Под влиянием антропогенных факторов в почве и сопряженных с нею средах может происходить накопление опасных для человека (потенциально патогенных, аллергенных, микотоксичных) видов микроскопических грибов. Наибольшее увеличение присутствия таких экологически опасных видов установлено при урбанизации.

В лаборатории были разработаны методические подходы для мониторинга микологического состояния антропогенно нарушенных почв.

Под влиянием антропогенных факторов могут происходить изменения на всех стадиях жизненного цикла почвенных грибов: прорастания спор, роста и ветвления мицелия, образования спороношений, дифференциации колонии. Эти реакции имеют регуляторное значение при популяционных перестройках комплексов микроскопических грибов в почвах в условиях антропогенных воздействий.

В работах аспирантов Л.В.Поповой (1989), Н.А.Макаровой (1987) было показано, что специфическими особенностями развития микроскопических грибов в почвах по срав-

нению с питательными средами являются: более длительное прохождение стадий жизненного цикла, задержка прорастания спор, менее интенсивное развитие мицелия, измененная структура спорообразования.

Изучены особенности роста колоний микроскопических грибов при вегетативном (фрагментами мицелия) и бесполом (спорами) размножении в разных экологических условиях. В работе аспирантки А.Е.Ивановой (1997) для разных видов грибов были установлены минимальные (критические) размеры способных к росту мицелиальных фрагментов. Показано, что способность к росту фрагментов и прорастание спор могут достигать наибольших значений при разных экологических условиях, то есть вегетативное и бесполое размножение одного вида могут иметь разные экологические оптимумы. После окончания аспирантуры А.Е.Иванова осталась работать в лаборатории. Ею продолжают исследования, начатые при выполнении кандидатской диссертации, по изучению процессов роста мицелия почвенных микроскопических грибов в разных экологических условиях. Кроме того, ею ведутся работы по экологии грибов в специфических биотопах — различных типах пещер, норах животных, на птичьих базарах и др.

В недавних исследованиях, выполненных в лаборатории, показана способность ряда микроскопических грибов высвобождать тяжелые металлы (Cu, Ni) из загрязненных почв. Одним из механизмов грибной мобилизации тяжелых металлов (Cu) в почве является их высвобождение из состава почвенного органического вещества (работа аспирантки А.Ю.Беспаловой (2001).

Все эти исследования были обобщены О.Е.Марфениной, которая в 1999 защитила докторскую диссертацию на тему "Антропогенные изменения комплексов микроскопических грибов в почвах".

В исследованиях А.В.Куракова, начавшего работать в лаборатории с 1985 г., продолжена разработка подходов для анализа структуры комплексов микроскопических грибов

наземных экосистем. На основе количественных синэкологических показателей и моделей рангового распределения относительного обилия показано, что разнообразие микромицетов растет в ряду от выветренных горных пород (известняка, гранита) к примитивным и зрелым почвам, при переходе от надземных частей растений и опада, к подстилке и верхним минеральным горизонтам, от поверхности корней к почве, а выраженность доминирования отдельных видов, напротив, падает. Максимальных значений видовое разнообразие этих грибов достигает в почвах лесной и степной зон, постепенно снижается в направлении к полупустыням и южным пустыням и более резко — к почвам тундры и арктическим пустыням. Обнаружено наличие специфики в пространственном заселении сапротрофными микроскопическими грибами различных участков корней растений. При отборе штаммов для борьбы с корневыми патогенами предложено наряду с использованием типичных для ризопланы видов определять их локализацию в ризоплане, которая должна максимально совпадать с “воротами” инфекции, а сам вид и его штамм должен быть среди первых колонизаторов этих участков поверхности корня. Установлена важная роль микромицетов в микробном выветривании карбонатных пород и формировании потока двуокиси углерода в атмосферу. Выявлена группа факультативно-анаэробных микроскопических грибов в почвах разных типов (работы Н.В.Костиной, Ха Тхи Хонг, Н.Г.Сомовой, М.А.Давыдовой, Е.А.Лежневой, И.В.Дорошенко, Р.Б.Лаврентьева).

А.В.Кураковым осуществлена количественная оценка участия грибов и бактерий в трансформации азота в почвах агроэкосистем и природных экосистем. Грибам принадлежит ведущая роль в иммобилизации азота в почвах, а синтез ими устойчивых к деградации N-содержащих соединений — меланинов представляет важнейший механизм поддержания и накопления устойчивых органических форм N в почвах. Показано, что не столько суммарные запасы микроорганизмов, а соотноше-

обусловленное уничтожением естественного растительного покрова Земли, техногенными воздействиями на природные экосистемы и вовлечением почв в сельскохозяйственную практику.

Разработаны стратегии скрининга грибов, синтезирующих ряд ферментов и создана коллекция природных изолятов микромицетов.

По результатам этих исследований А.В.Кураковым подготовлена докторская диссертация на тему "Участие грибов в круговороте азота в почвах".

ПОЧВЕННАЯ ЗИМОЛОГИЯ

Исследования почвенных дрожжей были начаты на кафедре биологии почв в 1957 г. по инициативе ее первого заведующего Н.А.Красильникова. В 20-е г. он обучался в аспирантуре под руководством акад. Г.А.Надсона, который широко использовал дрожжи как основные объекты для проведения биологических экспериментов. За период аспирантуры и в ближайшие последующие годы Н.А.Красильников опубликовал 15 научных статей по биологии дрожжей. Поэтому совсем не случайной была его идея поискать в почве дрожжи, которые считались тогда связанными почти исключительно с бродильными производствами. За эти исследования взялась И.П.Бабьева, работавшая в должности ассистента кафедры. Ее ближайшей помощницей с самых первых опытов и во все последующие годы стала И.С.Решетова (Артамонова). Так возникла единственная в стране лаборатория биологии дрожжей, где до настоящего времени ведутся эколого-таксономические исследования дрожжевых грибов в природных экосистемах.

Первые эксперименты, проведенные И.П.Бабьевой, были связаны с разработкой методов анализа почв для количественного учета дрожжей. Для этого было выбрано два метода. Первый — посев почвенной суспензии на подкисленный сусло-агар. Таким способом удалось обнаружить в почве широкий спектр видов дрожжей, ассимилирующих простые углеводы. Второй метод — проращивание дрожжей на комочках почвы на поверхности безазотного агара Эшби. Этим методом выявляются автохтонные почвенные дрожжи — липомицеты, которые обладают свойством олигонитрофилии и синтезируют большое количество внеклеточных полисахаридов и внутриклеточных липидов. В дальнейшем эти подходы привели к развитию двух направлений в работе лаборатории: первый метод дал возможность широкого анализа

разнообразных природных субстратов помимо почвы (биогеоценологическое направление), второй — к выявлению географических закономерностей в распространении автохтонных почвенных дрожжей (собственно почвенная зимология).

Прежде всего необходимо было оценить таксономическое разнообразие дрожжей в почвах. Поэтому с самых первых этапов в лаборатории И.П.Бабьева начала собирать коллекцию чистых дрожжевых культур, которую на протяжении 40 лет бережно хранит и поддерживает И.С.Решетова. Наличие коллекции дрожжей дало возможность использовать чистые культуры для оценки их специфических свойств. В 60-е годы на кафедре биологии почв стало активно развиваться новое направление — выявление стимуляторов и ингибиторов роста растений среди почвенных микроорганизмов. Дрожжи стали объектами таких исследований в работе первого аспиранта лаборатории — Сусоно Саоно из Индонезии, который обнаружил у них вещества типа фитогормонов.

Вторым аспирантом в лаборатории был Хасан Мовад из Египта, который выполнил работу по экологии и систематике автохтонных почвенных дрожжей — липомицетов. Липомицеты были обнаружены в основных типах почв равнинной территории европейской части СССР, но не были найдены в высокогорных и пустынных почвах. Было показано также, что внеклеточные полисахариды липомицетов увеличивают водопрочность почвенных агрегатов, то есть являются агентами оструктурирования почв. Исследования по биологии липомицетов и их функциональной роли в условиях природной почвенной среды обитания продолжил С.Е.Горин (1974). Он изучил географические ареалы разных видов липомицетов, установил структурные формулы их внеклеточных полисахаридов. В последних присутствовали компоненты гумусовых веществ почвы, что объясняло полученные ранее Х.Мовадом данные по повышению водопрочности почвенных агрегатов под воздействием внеклеточных полисахаридов липомицетов. Обобщение результа-

тов экспериментальных и экологических исследований липомицетов с использованием литературных материалов было сделано в монографии И.П.Бабьевой и С.Е.Горина "Почвенные дрожжи" (1987).

Параллельно с исследованиями липомицетов в лаборатории проводилась большая работа с такими группами дрожжей, которые распространены не только в почвах, но и в растительных ярусах биогеоценозов всех природных зон. Одна из таких групп — это дрожжи рода *Cryptococcus*, которые до этого были известны по единственному патогенному представителю рода — возбудителю криптококкоза. Аспирантом кафедры В.И.Голубевым (1974) была собрана большая коллекция криптококков из почв и сопряженных субстратов в разных регионах страны. Были установлены географические пределы распространения и экологические ниши разных видов криптококков, выявлены их специфические адаптивные особенности. В частности, особое внимание было уделено исследованию химического состава полисахаридов капсул и показана роль этих структур в устойчивости клеток к высушиванию. Это их свойство объясняло широкие ареалы расселения криптококков по земному шару. Работу с криптококками и другими дрожжами базидиомицетового аффинитета В.И.Голубев продолжал и в последующие годы в Институте биохимии и физиологии микроорганизмов АН СССР в Пущино. Итогом этих исследований была защита им докторской диссертации по таксономии и экологии базидиомицетных дрожжей.

Логическим развитием биогеоценологического направления в лаборатории зимологии было исследование дрожжевых сообществ, населяющих поверхность различных органов растений. А.В.Картинцевым была собрана и исследована большая коллекция пигментных дрожжей родов *Rhodotorula* и *Sporobolomyces*, в основном населяющих поверхность зеленых частей растений, но встречающихся и в почвах. Несомненным успехом этой работы было обнаружение полного

рова (дрожжи в степных биогеоценозах), И.А.Максимова (структура дрожжевых сообществ в лесах средней полосы России). В результате был собран материал по видовому составу дрожжей в биогеоценозах всех природных зон от тундры до пустыни. Таким образом, работа лаборатории приобрела очевидную биогеографическую направленность.

Географическое направление в изучении дрожжевых сообществ стало главным в исследованиях И.Ю.Чернова, с конца 80-х годов принявшего активное участие в работе лаборатории. Сходство подходов заставило его обратиться к весьма развитой методологии геоботанических работ. Потребовалось также разработать особые подходы к оценке структуры микробных сообществ, рассматриваемых в масштабе целых биогеоценозов. Главный вывод, который был сделан в результате этих исследований, заключался в том, что многие параметры дрожжевых сообществ закономерно изменяются в широтно-зональном ряду от тундр до пустынь. Эти исследования органично вписались в эколого-географическое направление отечественной микробиологии, заложенное работами акад. Е.Н.Мишустина, придав ему новое развитие.

Все полученные в лаборатории данные по численности и видовому составу дрожжей в биогеоценозах разных географических зон были унифицированы и собраны И.Ю.Черновым в 90-х годах в виде единой компьютерной базы данных, которая продолжает пополняться за счет работ студентов и аспирантов. Это дало возможность подойти к изучению географического распределения дрожжей строго количественно, с использованием арсенала статистических методов. Строгий статистический анализ стал характерным атрибутом работ лаборатории в 90-х годах. В 2000 г. И.Ю.Черновым была защищена докторская диссертация "Синэкология и география почвенных дрожжей", в которой были обобщены все собранные к этому времени сведения по географическому распределению дрожжевых грибов.

Наряду с изучением географических закономерностей в распределении дрожжей, особое направление в лаборатории зимологии составили исследования взаимодействий дрожжей с беспозвоночными животными. Было показано, что почвенные амебы используют дрожжи как пищевой субстрат, проявляя избирательность, по-разному переваривая дрожжевые клетки. За этими наблюдениями последовали другие работы по анализу ассоциаций дрожжей с жуками-короедами (аспирант С.А.Зайцев), с муравьями *Formica rufa*. Особое место в исследованиях этого направления занимает работа аспиранта из Вьетнама Ву Нгуен Тханя по изучению эндосимбиотических ассоциаций дрожжей с почвенными диплоподами. Эти и другие исследования показали, что распространение дрожжей в природе в значительной степени связано с деятельностью беспозвоночных животных. Это объясняется сахаролитической стратегией дрожжей, вследствие которой они преобладают в местообитаниях с повышенным содержанием простых сахаров. В природе возникновение таких местообитаний часто связано с деятельностью различных беспозвоночных: фитофагов, ксилофагов, микофагов, роль которых сводится к разрушению растительных тканей и высвобождению сахаров. В последние годы исследования лаборатории в области биотических взаимодействий дрожжей и различных беспозвоночных животных все больше расширяются и, по-видимому, в ближайшем будущем станут одним из главных направлений работы лаборатории, наряду с направлениями географическим и таксономическим.

Особое место в лаборатории зимологии занимает коллекция культур дрожжей (кураторы коллекции И.С.Решетова и Г.А.Лисичкина). После завершения каждого цикла региональных исследований все выделенные штаммы дрожжей проводили по полной схеме видовой идентификации и представителей разных таксонов оформляли как коллекционный материал. Работа с коллекцией потребовала разра-

РАЗВИТИЕ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО НАПРАВЛЕНИЯ

К характерным особенностям отечественной микробиологии относится целенаправленное исследование географических закономерностей распространения микроорганизмов с позиций докучаевского закона природной зональности. Впервые убедительно показать изменение видовой структуры вдоль широтно-зонального градиента, удалось на примере аэробных спорообразующих бактерий рода *Bacillus*, наиболее легко поддающихся идентификации по морфологическим признакам. Эти результаты, полученные в середине XX в. Е.Н.Мишустиним, побудили исследовать особенности географического распространения и других микроорганизмов. Большая работа по изучению широтно-зонального распределения неспорозных бактерий, грибов и актиномицетов была выполнена под руководством Е.Н.Мишустина в Институте микробиологии АН СССР. После этого в научной печати развернулась дискуссия по проблемам географического направления в почвенной микробиологии, в которой приняли участие многие ведущие микробиологи. Результатом этой дискуссии стало понимание того, что эта проблема чрезвычайно многогранна, и подобные исследования можно вести с помощью разных подходов.

Во второй половине XX в. исследования географического распределения микроорганизмов продолжались в основном на кафедре биологии почв МГУ. Этому способствовала связь кафедры с проблемами почвоведения, органично ассоциированного с географией. В первые же годы после основания кафедры начались работы по сравнительному изучению микробного населения разных типов почв. В первую очередь они включали исследования почвенных микроскопических грибов под руководством Т.Г.Мирчинк и почвенных дрожжей под руководством И.П.Бабьевой.

Важным событием в развитии эколого-географического направления на кафедре биологии почв стало формирование так называемого вертикально-ярусного подхода к изучению микробных сообществ, который возник при исследовании почвенных дрожжей. Первые же работы показали, что в почвах часто преобладают дрожжи, адаптированные к эпифитному образу жизни. Возникла идея одновременного исследования почвы и растений для более глубоких представлений о структуре дрожжевых сообществ. В конце 70-х годов И.П.Бабьевой и И.Ю.Черновым был начат цикл работ по сравнительному изучению дрожжевых сообществ, рассматриваемых в масштабе целого биогеоценоза, включая как почву, так и надземные растительные субстраты. С этих позиций были изучены биогеоценозы всех зон от тундры до пустыни. В 80-х годах аналогичные исследования сапротрофных бактерий в разных природных зонах были начаты Т.Г.Добровольской. Географическое направление присутствует и в изучении актиномицетных комплексов в работах Г.М.Зеновой. В результате многолетних исследований было показано, что в биогеоценозах разных природных зон микроорганизмы всех этих групп различаются по таксономическому составу доминирующих форм, а также по характеру вертикальной стратификации.

Большое количество полученных данных позволило подойти к проблеме географического распределения микроорганизмов строго количественно, с использованием методов математической статистики. Это направление было развито в 90-х годах И.Ю.Черновым, который обобщил все имеющиеся сведения по распределению почвенных дрожжей в терминах количественной синэкологии.

Таким образом, к началу XXI в. коллективу кафедры удалось сформулировать основные закономерности географической дифференциации микробных сообществ которые можно свести к следующим положениям.

1. Несмотря на очень широкие ареалы распространения видов микроорганизмов, наблюдаются различия в таксономической структуре микробных сообществ в разных типах биогеоценозов, а также закономерные изменения параметров их структуры с севера на юг.

2. Микробные сообщества различных почв отличаются не столько таксономическим составом, сколько соотношением различных таксонов. Отсюда вытекает необходимость количественных исследований структуры микробных сообществ, направленных на статистически достоверную оценку их относительного обилия.

3. При проведении сравнительно-географических исследований микробных сообществ корректнее не ограничиваться только почвенным ярусом, а рассматривать микробные сообщества в системе почва-растения, одновременно во всем биогеоценозе.

4. Для дальнейшего прогресса в области микробной биогеографии необходимы не только совершенствование методов учета и идентификации микроорганизмов, но и разработка новых подходов, сближающих эколого-географическое направление в микробиологии с современной синэкологией и биогеографией растений и животных.

МИКРООРГАНИЗМЫ В ВЕЧНОЙ МЕРЗЛОТЕ

С 1976 г. на кафедре биологии почв проводятся исследования по изучению заселенности микроорганизмами подпочвенных осадочных пород. Известные к началу работ в этом направлении сведения об обнаружении микроорганизмов и следов их жизнедеятельности вплоть до значительных глубин подвергались сомнению в связи с проблемами асептического отбора геологических проб и несоблюдением условий их последующего хранения. Аборигенность выявляемых микроорганизмов критиковалась с позиций фильтрационного заноса. Исследовательская группа под руководством проф. Д.Г.Звягинцева с коллективом сотрудников геологического факультета МГУ во главе с акад. Е.М.Сергеевым сформулировала основные микробиологические требования к контролю, осуществила отбор, микробиологический и биохимический анализ серии образцов четвертичных отложений различного генезиса. Во всех не подвергающихся водной фильтрации лессах и лессовидных суглинках обнаружены жизнеспособные микробные сообщества и потенциальная биологическая активность. Установлено, что общая численность бактерий и обилие культивируемых форм в подпочвенных слоях на глубине десятков метров лишь на порядок меньше, чем в активных гумусированных горизонтах почв. Результаты исследований послужили основанием для развития на кафедре нового научного направления по изучению распространения микроорганизмов вглубь литосферы и исследованию специфики населяющих осадочные породы микробных сообществ. Принципиальным обоснованием для осуществления такого рода исследований является имеющаяся на кафедре биологии почв информационная и методологическая база данных по изучению почвы как природной среды обитания микроорганизмов и их сообществ.

С 1983 г. по инициативе Д.А.Гиличинского и совместно с возглавляемой им научной группой Института почвоведения и фотосинтеза АН СССР, осуществляющей мониторинговые исследования и отбор образцов керн в рамках ежегодной экспедиции "Берингия", начаты биогеокриологические исследования почв, погребенных в вечной мерзлоте, и мерзлых осадков Северо-Восточной Сибири, не таявших от тысяч до 3-4 миллионов лет. Мерзлота в районе исследования — наиболее мощная по глубине распространения (сотни метров, до 1 км) и наиболее древняя в Северном полушарии Земли. Уже к 1985 г. впервые методически корректно и научно обоснованно на большом статистическом массиве данных было доказано, что осадочные породы на сотни метров в глубину обильно заселены микроорганизмами, сохраняющими жизнеспособность в условиях длительного воздействия отрицательных температур. К настоящему времени исследованы образцы мерзлоты, отобранные и в других районах Арктики (п-ов Ямал, долина р. Мак Кензи, Канада). Установлено, что микробные сообщества в мерзлоте сохраняют полноценность структуры (прокариоты и эукариоты; потенциальные продуценты и редуценты органических субстратов, аэробы и анаэробы). Физиологическая адаптация к холоду проявляется не в сужении физико-химического диапазона роста и развития, а в использовании механизмов клеточной дифференциации, изменения физиологического статуса микроорганизмов, расширения диапазона стабильности некоторых клеточных метаболитов и клеток в целом. Развитие процессов физиологической адаптации микроорганизмов к низким температурам не зависит существенным образом от генезиса и литологии вмещающих пород, инициирующими факторами являются температура и содержание свободной воды.

Полученные данные получили подтверждение и развитие в последние годы (с 1995 г.), когда коллектив получил возможность расширить ареал исследований в область супе-

рэкстремальных местообитаний — Сухие Долины Антарктиды, где генезис и характеристика пород существенно отличны от арктических, температуры осадков достигают -27°C , а возраст исследованной мерзлоты - 8 млн. лет. Феноменально высокая численность прокариот и эукариот в антарктической мерзлоте (до 20 м), не уступающая показателям в мерзлоте Арктики и показателям минеральных горизонтов зональных почв, — несомненное открытие. Обнаружение высокой заселенности микроорганизмами антарктических осадочных пород дает веские основания для развития астробиологических концепций поиска жизни на планетах криогенного типа, в первую очередь, на Марсе. Методологический опыт микробиологических и биохимических исследований земной мерзлоты необходим для решения такого рода задач. Коллектив исследователей имеет мировой приоритет в этом фундаментальном направлении.

МИКРООРГАНИЗМЫ И РАСТЕНИЯ

Н.А.Красильников считал, что одним из важнейших научных направлений на кафедре должно быть изучение взаимоотношений микроорганизмов с высшими растениями. Исследовались как сами микроорганизмы на поверхности корней и листьев, так и их метаболиты. В 1958 г. была опубликована монография Н.А.Красильникова “Микроорганизмы почвы и высшие растения”. В этой уникальной книге были обобщены многолетние результаты изучения численности и группового состава микроорганизмов в ризосфере и филлосфере разных видов растений, приведен обширный литературный материал, а также исследования автора и его сотрудников, связанные с изучением микробов-активаторов и микробов-ингибиторов роста растений, питанием растений и токсикозом почв.

Это направление продолжало развиваться на кафедре и в последующие годы, когда появились новые подходы в экологии, требующие изучения не отдельных объектов, а сложных сообществ, функционирующих в системе “почва-микроорганизмы-растения”. Для изучения распространения микроорганизмов с семян по поверхности растений был использован сканирующий электронный микроскоп, что позволило выявить особенности локализации и прикрепления микробных клеток к поверхности корня, характер их развития “in situ”. Было показано, что распределение микроорганизмов на поверхности растения носит ярко выраженный микроразнональный характер. Наряду с участками, полностью свободными от клеток, можно встретить зоны, заселенные единичными клетками, микроколониями чистых культур, либо смешанными скоплениями, имеющими сложную организацию (работы В.С.Гузева и И.С.Гузовой, 1984). Был предложен метод расчета числа микроорганизмов не на единицу веса, а на единицу поверхности (П.А.Кожевин), в результате

было показано, что степень заселения корней микробами на 2-3 порядка выше, чем поверхности почвенных частиц. Результаты этих исследований были обобщены в кандидатской диссертации И.С.Гузовой (1978), выполненной под руководством Д.Г.Звягинцева. В дальнейшем был применен люминесцентный микроскоп для изучения комплекса микроорганизмов и отдельных микробных популяций в ризосфере растений и в почве, были использованы методы генетической маркировки для учета вносимых в среду популяций, разработаны новые показатели, позволяющие охарактеризовать поведение микроорганизмов в разных природных местообитаниях, в том числе и ризосфере-ризоплане растений. Основные итоги этих исследований изложены в разделе "Популяционная экология почвенных микроорганизмов". Здесь хотелось бы остановиться лишь на результатах работ, полученных сотрудниками и аспирантами Д.Г.Звягинцева и П.А.Кожевина, в которых дается экологическая характеристика прикорневой зоны растений и развитие микробных популяций в ней. Так в диссертационной работе Н.П.Кирilloвой (1983) было показано, что на стадии прорастания семян происходит угнетение развития почвенных бактерий и грибов в ризоплане, которое сменяется периодом активного размножения бактерий и перестройками в структуре комплексов микромицетов. Экспериментально показана целесообразность изучения скорости роста корня при исследовании развития микроорганизмов в системе почва-растение. Выявлена гетерогенность корня как местообитания бактериальных популяций и показано, что интенсивное заселение корня микроорганизмами происходит в очень короткие сроки. В диссертационной работе Г.А.Лисичкиной (1985) было установлено, что клубеньковые бактерии сои хорошо приспособляются к обитанию в ризосфере и ризоплане других видов растений, в том числе и злаковых. Было также показано, что ризосферный эффект для клубеньковых бактерий сои определяется начальной численностью популя-

ции в почве, видом растения и типом почвы. Изучению динамики популяций азоспирилл в системе ризоплана-ризосфера-почва были посвящены диссертации С.А.Лукина (1988) и Т.Н.Майоровой (1996). Показано, что для азоспирилл прикорневая зона растений является основным природным местообитанием, где они размножаются и сохраняются на высоком уровне численности. Установлено положительное влияние азоспирилл как на прирост зеленой массы ячменя и гороха, так и на количество клубеньков на корнях гороха. Однако, впоследствии было показано, что не всегда наблюдается положительный эффект и среди причин такой нестабильности следует рассматривать состояние почвенного микробного комплекса в момент посева растений.

Если во всех перечисленных выше диссертациях изучались бактериальные популяции, ассоциированные с растениями, то в диссертации М.Х.Оразовой (1994) исследовались грибы (микромикеты) и актиномицеты в прикорневой зоне гороха и ячменя. Впервые было показано, что сообщества микромикетов в почве, ризосфере и ризоплане этих растений четко различаются по спектру доминантов и соотношению видов. Наблюдали также временные изменения в кинетической и таксономической структуре мицелиальных организмов в ризоплане этих растений, определяемые ростом корня. Впервые было показано, что в ризосфере биомасса мицелия и спор грибов многократно превышает прокариотную биомассу, в то время как в ризоплане соотношение этих показателей сопоставимо. Ускорение колонизации поверхности корня микроорганизмами (особенно грибами) происходит при обогащении почвы азотом (Д.Г.Звягинцев, Л.М.Полянская, Т.Г.Мирчинк, М.Х.Оразова, 1988-1994 гг.).

Рассматривая разные варианты анализа взаимоотношений микроорганизмов с растениями, нельзя не упомянуть предложенный и доказанный экспериментально оригинальный принцип формирования пространственной структуры микробной популяции в ризосфере в виде "бегущей волны"

(Кожевин, 2000). Эта волна создается на удалении от корня и затем набегает на его поверхность. Поскольку на примере клубеньковых бактерий было показано, что скорость миграции клеток достаточно высока, было высказано предположение, что миграция клеток микроорганизмов не менее значимый процесс, чем их размножение.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ МИКРОБНЫХ МЕТАБОЛИТОВ

Эта тема разрабатывалась Н.А.Красильниковым с самого начала научно-исследовательских работ на кафедре в нескольких направлениях. С одной стороны проводились работы, связанные с промышленным получением аминокислот, гиббереллинов, препаратов для подкормки животных, поиском антибиотиков против болезней растений. С другой стороны изучалась экологическая роль микробных метаболитов. Одной из основательниц кафедры, сделавшей много для организации и проведения работ в области изучения микробных метаболитов растений, была Ю.А.Худякова. В 1959-61 гг. она и работавшая тогда лаборантом И.Н.Скворцова исследовали содержание и активность гиббереллинов в тканях растений и в почве. Ими изучалось также поступление и локализация антибиотиков в растениях, длительность и условия их сохранения в почве. Ю.А.Худякова во многом способствовала развитию связей тематики кафедры с проблемами почвоведения.

В течение многих лет в изучении микробных метаболитов Н.А.Красильникову помогала И.В.Асеева, которая была одной из первых аспиранток академика А.Н.Белозерского, ставшего впоследствии всемирно известным биохимиком. Защитив кандидатскую диссертацию, И.В.Асеева пришла на кафедру биологии почв в 1955 г. Под ее руководством были начаты работы по изучению процессов биосинтеза и превращения аминокислот и нуклеиновых кислот в почвах. В этих исследованиях принимали участие как сотрудники кафедры (О.С.Терехов), так и аспиранты, в том числе и дочь основателя кафедры Н.А.Красильникова – Т.Н.Красильникова (Лафицкая). В течение 60-80 х годов были защищены кандидатские диссертации, в которых содержались новые дан-

ные по биосинтезу аминокислот различными представителями почвенных бактерий, характеру распределения продуцентов аминокислот в различных типах почв России (Т.Н.Лафицкая, 1966; Ю.В.Каптерева, 1966; М.М.Умаров, 1972) и Индии (С.К.Чатурведи, 1973). Были получены авторские свидетельства в связи с рекомендацией в производство продуцентов L-глутаминовой кислоты (И.В.Асеева, О.С.Терехов, 1966) и DL-аланина (Т.Н.Лафицкая, И.В.Асеева, 1966). Было показано, что содержание аминокислот в генетических горизонтах почв коррелирует с численностью микроорганизмов в них, а длительность их сохранения в почве зависит от физико-химических свойств почв и их биологической активности (И.В.Асеева, М.М.Умаров, 1970-1972). Несколько позднее под руководством И.В.Асеевой (ставшей уже доцентом) аналогичные исследования были проведены с нуклеиновыми кислотами (НК). Было определено содержание нуклеиновых кислот в основных зональных типах почв СССР, предложен хроматографический метод количественного определения НК в почве, определена скорость их разложения и выявлены факторы, влияющие на этот процесс. Результаты этих исследований обобщены как в кандидатских диссертациях Н.С.Паникова (1976), Х.Ш.Намира (1976), О.Т.Самко (1982), так и обзорах, написанных И.В.Асеевой, М.М. Умаровым и Н.С. Паниковым и опубликованных в сборнике "Микробные метаболиты" (1979, под редакцией Д.Г.Звягинцева).

Другие продукты метаболизма микроорганизмов – антибиотики, образуемые в основном актиномицетами, начали активно использоваться для подкормки животных в 60-е годы. В задачу исследователей входило найти антибиотики медицинского назначения и микробные препараты комплексного действия. Такие работы были успешно проведены на кафедре под руководством Н.А.Красильникова, был предложен ряд актиномицетных препаратов: кормогризин, витаминин, кормарин, альбоден. Было показано, что действующим началом этих препаратов, которые были применены в

качестве добавок к кормам сельскохозяйственных животных, является комплекс физиологически активных веществ (антибиотики, гормоны, аминокислоты, витамины и др.). В проведении этих работ участвовали как постоянные сотрудники (Д.Г.Звягинцев, И.В.Асеева, Н.С.Гришина), так и временно работавшие по договору выпускники кафедры (Ф.Г.Бондаревская, Т.Г.Добровольская, И.В.Кузнецова и др.). Результаты исследований были опубликованы в различных сборниках, посвященных теме "Микроорганизмы в сельском хозяйстве", в том числе и упомянутом ранее "Микробные метаболиты" (1979).

В связи с постепенным изменением направлений в исследованиях кафедры, связанных с приближением микробиологических работ к проблемам почвоведения, особую значимость приобрело изучение экологической роли микробных метаболитов. Это вопросы, связанные с кинетикой их превращений в почве, взаимодействием с почвенными компонентами и влиянием на другие организмы. Сотрудниками кафедры были выявлены закономерности в адсорбции аминокислот, компонентов нуклеиновых кислот, антибиотиков, витаминов и ферментов на глинистых минералах и ионообменных смолах. Было показано, что сорбированные вещества сохраняют свою биологическую активность и используются микроорганизмами даже быстрее, чем свободные вещества. Это связано с тем, что микробные клетки также находятся в адсорбированном состоянии на поверхности почвенных частиц и оказываются в непосредственном контакте с адсорбированными веществами. Была показана роль микробных полисахаридов в образовании и стабилизации почвенной структуры, и пигментов темноокрашенных грибов — в гумусообразовании. Итоги этих исследований были опубликованы в трудах X-го Международного конгресса почвоведов (Н.А.Красильников, Д.Г.Звягинцев, И.В.Асеева, И.П.Бабьева, В.И.Дуда, Т.Г.Мирчинк, 1974). Особый интерес представляли работы по изучению экологической роли антибиотиков в почве (Д.Г.Звягин-

цев, К.А.Виноградова, Л.М.Полянская, П.А.Кожевин, Л.С.Кожевина,). Основываясь на экспериментальном популяционном подходе удалось проследить за судьбой продуцента антибиотика гелиомицина (*Streptomyces olivocinereus*) в почве с учетом его взаимоотношений с другими почвенными микроорганизмами. Было показано, что образование антибиотика стрептомицетом является способом защиты уже занятого продуцентом благоприятного пространства. Учитывая микробиологичность почвы и возможность локального накопления в ней питательных веществ, обеспечивающих конкуренцию между микроорганизмами за субстрат, реализация такой тактики представляется авторам весьма обоснованной ("Экологическая роль микробных метаболитов", 1986).

Одним из значимых направлений в области изучения экологической роли метаболитов был цикл работ, связанных с выявлением роли растительных экссудатов во взаимодействии растений и микроорганизмов. Этой теме была посвящена кандидатская диссертация П.Н.Голышина (1991). Было экспериментально доказано, что простые органические соединения, входящие в состав корневых выделений, могут значительно снижать гидролитическую активность микроорганизмов, защищая тем самым покровные ткани растений от деструкции. Механизм такого воздействия состоит, по мнению авторов (Гузев, Голышин, Иванов, Звягинцев, 1990) в эффекте задержки синтеза ферментов, называемом пролонгированной катаболитной репрессией. Было показано, что путем обработки проростков растений или плодов глюкозой можно обеспечить их предохранение от микробного поражения.

Экологическая роль микробных метаболитов была продемонстрирована особенно четко при конструировании ассоциации типа "актинолишайник", составленной из стрептомицета и зеленой водоросли (Г.М.Зенова, 1986). Было показано, что метаболиты компонентов ассоциации могут выполнять функции источника энергии, ростовых факторов, раз-

лагать автотоксические продукты ассоциантов. Наблюдали аттракцию актиномицетных гиф и изменение антимикробных свойств актиномицетов при выращивании их на фильтрах водорослей.

Роль особых микробных компонентов клеточной стенки бактерий – липидов — в поглощении углеводов, поступающих в почву, была показана в исследованиях Т.В.Коронелли. Было установлено, что клетки коринеформных бактерий, содержащих ненасыщенные миколовые кислоты, способны усваивать углеводороды при низких температурах. Впоследствии в своей монографии "Липиды микобактерий и родственных микроорганизмов", вышедшей в 1976 г., было показано, что в морских экосистемах Арктики, загрязненных нефтепродуктами, получают распространение лишь те штаммы микобактерий, в стенках которых присутствуют ненасыщенные миколовые кислоты.

Выяснение причины токсикоза почв, обусловленного накоплением в ней метаболитов микроорганизмов, оказывающих ингибирующее воздействие на рост растений, было поставлено в 60-е годы в качестве одной из важнейших задач почвенной и сельскохозяйственной микробиологии. На кафедре были проведены многочисленные эксперименты по выявлению продуцентов токсинов среди разных групп микроорганизмов – грибов, актиномицетов, бактерий. Максимальное количество продуцентов токсинов было обнаружено среди грибов. Опыты по определению влияния различных факторов, в том числе и минеральных удобрений, на проявление микробного токсикоза почв и видовую структуру комплекса почвенных грибов, были продолжены в 70-80-е гг. Для этого был использован новый метод – метод иницированного микробного сообщества (ИМС), разработанный В.С.Гузевым. Было продемонстрировано, что высокие дозы минеральных удобрений усиливают микробный токсикоз почв (Т.Г.Мирчинк, В.С.Гузев, А.В.Кураков, 1986).

О роли почвенных бактерий в токсичности почв известно очень мало. Изучение распространения токсичных бактерий в почвах было проведено Л.Н.Степановой, возглавлявшей лабораторию почвенной микробиологии на агробиологической станции МГУ "Чашниково" (с 1952 по 1964 гг.). После защиты диссертации в 1963 г. Л.Н.Степанова стала работать на кафедре в качестве научного сотрудника. Из обобщенных в ее диссертации результатов исследований следует, что более 20% от общего числа выделенных культур (более 360 штаммов), способны к образованию токсичных для растений веществ. Среди продуцентов токсинов преобладали спорообразующие бактерии рода *Bacillus*. Было показано, что эти бактерии образуют фитотоксины не только на питательных средах, но и в почве, и что длительное применение азотных удобрений способствует увеличению содержания токсичных форм бактерий в слабо окультуренных почвах.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Популяционная экология почвенных микроорганизмов представляет собой новое направление, в котором для объектов определенного вида или даже штамма непосредственно *in situ* решаются основные вопросы классического популяционного подхода, включая анализ динамики популяционной плотности с характеристикой размножения, гибели, миграции, механизмов регуляции и экологических стратегий.

Первым шагом в разработке данного направления стала опубликованная в 1973 г. статья П.А.Кожевина и Д.Г.Звягинцева по применению метода меченых антител для изучения экологии видовых и штаммовых популяций почвенных микроорганизмов. При поддержке Д.Г.Звягинцева вклад в развитие данного направления внесли Т.Е.Лимарь, Г.А.Кочкина, Л.М.Полянская, Г.А.Лисичкина, М.Б.Панчишкина, Н.П.Кириллова, М.Е.Додзин, Кехайова Костадинка (Болгария), А.Бирчак (Чехословакия), А.С.Лукин, Т.Н.Майорова, М.В.Горленко, С.С.Корчмару, Н.Сомова, другие сотрудники, аспиранты и студенты кафедры биологии почв. Определенным итогом развития популяционного направления стала монография П.А.Кожевина "Микробные популяции в природе" (1989).

Предложены оригинальные подходы и методы, позволяющие в полной мере реализовать возможности классической популяционной экологии при работе с микроорганизмами. Впервые судьба интродуцируемых популяций охарактеризована на основе анализа их динамики с количественным описанием процессов размножения, гибели, миграции, а также определением их относительной экологической стратегии.

Доказана принципиальная возможность длительного выживания инородных микробных популяций (клубеньковые бактерии, азоспириллы, стрептомицеты и др.) в почвах

и ризосфере растений и установлен динамический характер стабилизации с компенсацией процессов гибели процессами размножения, что позволило ввести критерии приспособленности популяций к природным местообитаниям. Возможность стабилизации инородных популяций позволяет считать актуальной проблему риска при интродукции объектов генной инженерии в почву. На примере бактериальных удобрений установлены экологические ограничения, препятствующие реализации биотехнологического потенциала. Как динамика популяций, так и показатели эффективности существенно и достоверно зависят от состояния почвенной микробной системы в момент интродукции. Для эффективного применения популяций необходим учет таких факторов, как стадия микробной сукцессии в почве, уровень инокуляции и популяционные особенности. В 2000 г. П.А.Кожевин защитил докторскую диссертацию на тему "Популяционная экология почвенных микроорганизмов".

графия под тем же названием. В этих трудах основное внимание было уделено исследованию сложного динамического поведения почвенных микроорганизмов – нестационарного и несбалансированного роста, множественного лимитирования, реакции на голодание, морфологической изменчивости. Автор предложил математические модели, которые позволили количественно описать и объяснить механизмы микробного роста как в лабораторных условиях, так и в природных средах. Было показано, что скорость роста микроорганизмов *in situ* наиболее высока в кишечнике беспозвоночных и в прикорневой зоне растений, в фоновой почве – активная часть микробного сообщества растет медленно. Были предложены также кинетические методы определения биомассы отдельных групп почвенных микроорганизмов *in situ*.

МИКРОБНЫЕ СУКЦЕССИИ

В конце 70-х годов на кафедре сложилось новое направление в экологии почвенных микроорганизмов — изучение сукцессий микробных комплексов. Основные параметры, характеризующие микробное население почв, изменяются в ходе годового цикла. Меняются как общая численность микроорганизмов, так и соотношение численностей различных функциональных и таксономических групп, а соответственно и интенсивность и направление биохимических процессов. Наибольший вклад в разработку сукцессионного направления внесла ученица Д.Г.Звягинцева Л.М.Полянская. Итогом многолетней работы по изучению микробных сукцессий в почве стала их совместная монография “Microbial succession in soil” (1995). В 1996 г. Л.М.Полянская защитила докторскую диссертацию “Микробная сукцессия в почве”.

Многолетние исследования годовых сукцессий почвенных микробоценозов в модельных и полевых условиях позволили добиться новых, оригинальных результатов в экологии почвенных микроорганизмов. Проведена оценка общего состояния микробных систем, подробно описаны сезонные колебания численности и биомассы микробоценоза в целом, различных систематических групп и видовых популяций микроорганизмов в почвах разных типов. Впервые с помощью люминесцентно-микроскопического метода изучено вертикальное распределение микроорганизмов разных групп по профилю основных типов почв. Показано, что концентрация микроорганизмов всех групп выше в верхних горизонтах, однако общие запасы микроорганизмов в почвенном профиле выше, чем в подстилке, и измеряются десятками т/га. Установлено, что в микробной биомассе доминируют грибы, большая часть которых жизнеспособна. Доля углерода микробной биомассы (прежде всего биомассы грибов) в запасах углерода всего содержащегося в почве органичес-

кого материала весьма высока. Полученные результаты являются основанием для новой оценки общего количества живого вещества в биосфере и заставляют переосмыслить роль царства грибов в глобальных биогеохимических процессах.

В лаборатории Л.М.Полянской изучены сезонная и межгодовая динамика численности прокариотных и эукариотных микроорганизмов. При сопоставлении хода сукцессионных событий не только по сезонам одной годовой сукцессии, но и по различным годам с их своеобразием кривых температуры и влажности выявляется ситуация, хорошо знакомая историкам: принципиальной несводимости событийного ряда — “сюжета” к собственно содержанию разыгрываемого действия, при их практической неразделимости. Содержанием почвенной сукцессии является поддержание гомеостаза. Оно неизменно при всем многообразии годовых сукцессий, что также, по-видимому, объясняется избыточной биомассой и избыточным видовым разнообразием микробных сообществ. Следует подчеркнуть, что не только внешние возмущения инициируют сукцессионные события. Многократные наблюдения над почвенными образцами, инкубируемыми при постоянной температуре и влажности, как с внесением дополнительного субстрата, так и без внесения такового, показывают, что сукцессия идет в любом случае, так как ее главными движущими силами являются накапливаемые напряжения в сообществе, разрешающиеся сменой доминирующих популяций. Чрезвычайно существенно, что при реальной пространственной гетерогенности почвы с неравномерным распространением в ней субстратов и микробной биомассы, пространственные различия не перекрывают временных и, таким образом, не мешают наблюдению сукцессий почвенных микроорганизмов.

Исследования динамики биологического разнообразия микроорганизмов в ходе почвенных сукцессий служат методологической базой для решения проблемы индикации эко-

логического состояния почв по биологическому разнообразию населяющих их микроорганизмов. Вскрытые механизмы регуляции позволяют решать вопросы контроля за применением бактериальных удобрений. Изученные сукцессионные закономерности дают исходный материал для инвентаризации ресурсов микробного населения и теоретического обоснования методов направленного поиска и выделения промышленно важных микроорганизмов.

В ходе многолетней работы, обобщенной, в частности, в докторской диссертации, в ряду зональных почв Евразии были исследованы численность и биомасса микроорганизмов сохранных почв нескольких заповедников. За период работы после защиты докторской диссертации впервые комплексно описаны особенности содержания и структуры микробной биомассы в почвах различных угодий, подвергшихся антропогенному воздействию. Установлено, что характер и интенсивность антропогенного вмешательства существенно сказываются на численности и биомассе почвенных микроорганизмов и их распределении по профилю. Окультуривание почвы приводит к общему снижению микробной биомассы и, в первую очередь, к снижению биомассы грибного мицелия, при этом в почве возрастает роль различных групп бактерий. Это дает основание для репрезентативной количественной оценки нарушений в функционировании комплексов почвенных микроорганизмов. Количественные характеристики содержащейся в почвах микробной биомассы (прежде всего общее количество и распределение по профилю, далее доля прокариотного комплекса во всей биомассе и, наконец, соотношение спор и мицелия в комплексе грибов) являются важнейшими индикаторами экологического состояния почвенного покрова. Опираясь на изучение ненарушенных аналогов, можно разрабатывать микробиологические критерии степени деградации и успешности рекультивационных мероприятий применительно к конкретному типу почвы.

Описание микробных сукцессий вошло в учебные курсы биологии и экологии, читаемые соискателем и его коллегами на факультете почвоведения МГУ им. М.В.Ломоносова.

Успех любых экспериментальных исследований в значительной мере зависит от комплекса использованных методических приемов. Работы выполненные под руководством Л.М.Полянской содержат в себе разработку новых методов почвенной микробиологии. Написаны главы по методам люминесцентной и иммунофлуоресцентной микроскопии в учебном пособии "Методы почвенной микробиологии и биохимии".

В лаборатории Л.М.Полянской воспитано немало учеников, участвующих в разработке сукцессионного подхода к изучению почвенных микроорганизмов. Под руководством Л.М.Полянской защищено более 50 курсовых и дипломных работ. Среди ее учеников один лауреат премии Ленинского комсомола (М.Е.Додзин) и 2 стипендиата Международной Соросовской Программы образования в области точных наук (О.А.Бурканова, Б.А.Девин). Защитили кандидатские диссертации М.Е.Додзин, Е.И.Волкова, Магда Миргани, Е.Г.Тригер, А.В.Головченко, М.Х.Оразова, Н.И.Бабкина, О.С.Павлова, В.В.Гейдебрехт, А.А.Свешникова, А.Н.Паникова, М.В.Медведева.

ПОЧВЕННЫЕ ЖИВОТНЫЕ И МИКРООРГАНИЗМЫ

Это направление развивается на кафедре биологии почв с середины 80-х годов и связано с исследованиями Б.А.Бызова. Первая работа была посвящена особенностям микробного разложения углеводов в системе микроорганизмы—беспозвоночные животные, которая выполнялась в рамках кандидатской диссертации. С помощью сканирующего электронного микроскопа было установлено, что свежие экскременты почвенных животных (мокриц, личинок типулид) обильно заселены бактериям и практически не содержат грибов. Показано, что задержка микробного разложения углеводов полимерной природы (крахмала или растительных остатков) в присутствии легкодоступных углеводов (глюкозы), характерная для почвы и растительного опада, исчезает при пассаже субстрата через пищеварительный тракт мокриц.

В 1987 г. на кафедре Б.А.Бызовым была создана группа по изучению зоомикробных взаимодействий. Ее основные интересы связаны с взаимодействиями разных групп беспозвоночных с основными группами почвенных микроорганизмов: бактериями (включая актиномицеты), мицелиальными грибами и дрожжами. В задачи исследования входит установление особенностей структуры микробных сообществ, ассоциированных с животными и их функциональной роли, а также роли животных как регуляторов микробного комплекса почвы.

Аспирант Ву Нгуен Тхань исследовал судьбу дрожжей в ассоциациях с беспозвоночными. Им обнаружено специфическое сообщество дрожжей, обитающих в кишечнике двупарноногих многоножек, и доказана их симбиотическая природа. Установлено, что функции кишечных дрожжей состоят в эндогенном питании животного, реутилизации продуктов обмена. Показано, что переваривание дрожжей животными видоспецифично, а эффективность ассимиляции может дости-

гать больших величин. При пассаже через пищеварительный тракт происходит модификация комплекса дрожжей, что отражается в распределении их по элементам почвенного профиля. Ву Нгуен Тхань обнаружил эффект "киллерного" воздействия пищеварительной жидкости кивсяков на клетки дрожжей, ранее не описанный для почвенных животных. В дальнейшем Б.А.Бызовым совместно со студентом Н.В.Зининым (1998) и с.н.с. Института биохимии РАН Я.М.Рабиновичем было сформулировано новое представление о механизме переваривания микробных клеток животными. В основе механизма лежит, киллерный эффект пищеварительной среды. Перевариванию предшествует быстрая гибель клеток, вызываемая веществами не белковой природы, сопровождающаяся индуцированным аутолизом. При этом клетки за несколько минут теряют до 80% углерода. Киллерный механизм объясняет селективное питание и регуляцию состава микробного населения почвы и является одним из важнейших факторов, определяющих разнообразие трофических связей в почве. Судьба микробных клеток при пассаже зависит от вида (штамма) микроорганизма. Это может быть гибель с высвобождением основной части веществ содержимого, замедление скорости размножения при сохранении жизнеспособности, размножение или инициация прорастания спор, генетический обмен. Кишечные симбионты более устойчивы к пребыванию в кишечной среде.

Работа аспирантки Е.Б.Третьяковой (1994) была посвящена описанию сообществ бактерий, ассоциированных с почвенными беспозвоночными. На примере кивсяков и дождевых червей было установлено 2 типа кишечных сообществ: пристеночное сообщество, состоящее из нетипичных для почвы факультативно-анаэробных бактерий, и полостное сообщество, представляющее собой модифицированное сообщество пищевого субстрата. Е.Б.Третьякова установила, что скорость размножения бактерий родов *Pseudomonas* и *Promicromonospora* при пассаже достигает значений, близких к максимальным.

чие от вегетативных клеток, устойчивы к перевариванию кишечной жидкостью кивсяков. Сокращение численности популяций энтомопатогенных бацилл, представленных спорами, при пассаже через пищеварительный тракт беспозвоночных, связано с прорастанием спор в кишечнике животных в вегетативные клетки и их последующей гибелью. Популяции энтомопатогенных бацилл активно вегетируют и увеличивают свою численность в ризосфере растений, способны колонизировать поверхность корней и оказывать сдерживающее влияние на рост и развитие корневых систем растений. Некоторые штаммы энтомопатогенных бацилл обладают нематоцидной активностью, которая наблюдается как *in vitro*, так и непосредственно в почве, и может быть обусловлена, как термоустойчивыми (экзотоксинами), так и термолабильными агентами белковой природы. Штаммы *Bacillus thuringiensis var. israelensis* способны осуществлять межродовой генетический со штаммами *Enterococcus faecalis*. Активизация покоящихся популяций энтомопатогенных бацилл в почве в первую очередь связана с жизнедеятельностью высших организмов: беспозвоночных и растений, и обусловлена, по-видимому, экскрецией ими физиологически активных веществ. Энтомопатогенные бациллы, несмотря на свою невысокую численность и малую долю в биомассе почвы, способны выступать в качестве регулирующего фактора по отношению к почвенному биоценозу.

В.Д.Мигунова (2002) посвятила работу взаимодействиям нематод с хищными грибами в почве, сделав основной акцент на оценку влияния нематод на рост и развитие грибов и на физиологию питания грибов в присутствии нематод. Было установлено, что нематоды являются источником ростовых факторов (аминокислот, витаминов и др.) для хищных грибов, а стимулом к хищничеству у грибов является недостаток в среде витаминов или аминокислот. Как жертвы нематоды регулируют (ограничивают) рост и сапротрофную активность хищных грибов в почве. При взаимодействии с нематодами у хищных грибов усиливается конидиогенез.

почвы. Принцип регуляции по прямому трофическому механизму состоит в мобилизации животными при питании питательных веществ, связанных в микробных клетках, и их экскреции. Однако в масштабах почвенных экосистем вклад продуктов экскреции животных в пул питательных элементов слишком мал и, следовательно, не может объяснить нелинейную реакцию микробного сообщества на поедание животными. Регуляция по непрямому трофическому механизму предполагает физиологический отклик микробных колоний в ответ на метаболиты (физиологически активные вещества) животных, аналогичный компенсаторному эффекту растений в ответ на поедание растительноядными. Он заключается в усиленном росте и метаболической активности микроорганизмов и объясняет феномен их быстрой реакции на воздействие животных. Показано, что непрямая трофическая (сигнальная) регуляция животными микробного комплекса имеет большое и ранее недооцениваемое значение в почвенных экосистемах.

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ АЗОТА В ПОЧВАХ

В 1973 г. на кафедре биологии почв под руководством М.М.Умарова были начаты многоплановые исследования важнейших звеньев круговорота азота в почвах: азотфиксации, денитрификации и гетеротрофной нитрификации.

На первом этапе основное внимание было уделено методам измерения активности изучаемых процессов с учетом их временной и пространственной неоднородности, что необходимо для последующей статистической обработки данных и для грамотной экстраполяции результатов.

Слабая изученность экологических особенностей азотфиксации, денитрификации и других звеньев цикла азота была обусловлена главным образом отсутствием надежных методов, с помощью которых можно было бы получать точную количественную характеристику этих динамичных процессов непосредственно в природной среде. Существовавшие методы (посев на специальные питательные среды, балансовый метод Кьельдаля, использование стабильного ^{15}N и радиоактивного ^{13}N изотопов азота) позволяли лишь качественно оценивать процессы, отличались малой чувствительностью, низкой производительностью и другими ограничениями, что делало возможным их применение только в лабораторных экспериментах. Сравнительно низкие и быстро меняющиеся концентрации различных соединений азота в почве, а также высокая гетерогенность ее как среды обитания микроорганизмов не позволяли применять эти методы в полевых исследованиях. В дополнение к этому, несовершенство знаний условий жизнедеятельности конкретных групп микроорганизмов непосредственно в местах их обитания не позволяло с достаточной уверенностью переносить результаты лабораторного изучения осуществляемых ими процессов на природную обстановку.

На кафедре биологии почв были разработаны основные модификации газохроматографических методов определения азотфиксации и денитрификации для целей почвенной микробиологии, защищенные авторскими свидетельствами.

При изучении азотфиксации и денитрификации в почве М.М.Умаровым было предложено различать "актуальную" (полевую) и "потенциальную" активность этих процессов. "Актуальная" активность измеряется непосредственно в поле, в конкретных условиях природной среды и характеризует реальный уровень процесса в почве в определенный момент времени. "Потенциальная" активность оценивается при оптимальной влажности, температуры и при избытке энергетического субстрата и поэтому является показателем максимально возможного в данной почве уровня этого процесса. Кроме того, выяснилось, что он косвенно отражает численность соответствующих групп микроорганизмов в изучаемом субстрате. По мере накопления экспериментальных данных было установлено, что разделение этих понятий оказалось полезным в методическом отношении, поскольку позволяло во многих случаях вместо проведения сложных измерений в полевых условиях ограничиться сравнительно простым и быстрым определением "потенциальной" активности и по ней судить об изменениях в почве. В настоящее время этот критерий широко применяется в разнообразных по целям исследованиях — для ранней диагностики загрязненности почв тяжелыми металлами, пестицидами и другими ксенобиотиками, при санитарно-гигиеническом нормировании токсических веществ в почвах, для биоиндикации почв и пр.

Применительно к флористике растений ацетиленовый метод был модифицирован аспирантом Б.Ф.Садыковым, одним из первых в мире осуществившем измерения азотфиксации на листьях и стеблях различных видов культурных и дикорастущих растений. В 1980 г. он защитил кандидатскую диссертацию "Азотфиксация в флористике растений".

Подробное описание всех перечисленных методов определения азотфиксации и денитрификации в почве, в ризосфере и филлосфере приведено в руководстве под ред. Д.Г.Звягинцева "Методы почвенной микробиологии и биохимии" (1991).

В 1976-80 гг. большой объем работ по изучению особенностей азотфиксации в почве и в ризосфере растений был выполнен М.В.Мошковой, защитившей кандидатскую диссертацию "Несимбиотическая азотфиксация в агроценозах на дерново-подзолистой почве" (1980). Ею был применен ряд оригинальных методов измерения "полевой" активности азотфиксации в почве при наличии и отсутствии растений. Наиболее важные результаты этих исследований, во многом имевших приоритетный характер, состоят в следующем:

- активность азотфиксации в почве значительно выше при наличии растений, чем на участках, лишенных растительности, причем максимальных значений она достигает в периоды активного развития растений — в фазу бутонизации (кущения) и цветения;

- азотфиксация в ризосфере растений имеет характерную суточную (как правило, с одним или, у некоторых растений, двумя максимумами — в середине дня и в начале ночи) и сезонную динамику, отчетливо связанную с динамикой развития растений;

- продуктивность азотфиксации в дерново-подзолистых почвах под разными растениями (многолетние луговые злаки, ячмень, картофель) составляет в среднем 30-50 кг азота на гектар за сезон, тогда как на участках без растений — не более 10 кг/га.

Эта работа имела большой научный резонанс, поскольку во многом изменила представления об особенностях азотфиксации в почве. Считалось, что этот процесс активно протекает в почве только при наличии симбиозов между растениями и азотфиксирующими бактериями (симбиотическая азотфик-

сация), а в их отсутствие возможен только за счет минерализации органического вещества почвы (несимбиотическая азотфиксация), уровень которой оценивался в 5-10 кг/га.

Аспирант Ф.П.Кононков впервые провел сравнительное изучение азотфиксации в лесных подстилках и почвах в лесах южной тайги и в 1982 г. защитил диссертацию "Азотфиксация в некоторых типах лесных биогеоценозов подзоны южной тайги". Полученные данные позволили сделать принципиально важный вывод о том, что тесная сопряженность и взаимообусловленность процессов азотфиксации и фотосинтеза имеет всеобщий характер, а само явление позже получило название ассоциативной азотфиксации. Важным явилось также понимание того, что именно за счет ассоциативной азотфиксации поддерживается азотный баланс луговых степей, тайги и других климаксных экосистем, не имеющих в своем составе симбиотических азотфиксаторов, но широко распространенных в биосфере. Установлено, что около 65% бактерий ризосферы и примерно 50% бактерий филлосферы различных видов растений являются активными азотфиксаторами. Было сформулировано представление об ассоциативной азотфиксации как саморегулирующемся экологическом процессе, протекающем в системе почва — азотфиксирующие бактерии — растения и придающем автономность такой системе в отношении азотного питания.

Аспирантка Н.Г.Куракова впервые провела сопряженное изучение сразу двух процессов — азотфиксации и денитрификации в дерново-подзолистой почве разной степени окультуренности. Тема ее кандидатской работы "Влияние минеральных азотных удобрений на азотфиксирующую и денитрифицирующую активность дерново-подзолистой почвы((1983). Было установлено, что растения оказывают сильное стимулирующее влияние не только на азотфиксацию в почве, но и на активность денитрификации, причем динамика эмиссии газообразных соединений азота из почвы отчетливо зависит от развития растений. Внесение минеральных соединений азота в срединх

дозах вызывает кратковременное подавление азотфиксации при одновременном увеличении газообразных потерь азота. При этом соединения азота располагаются в следующий ряд по силе ингибирующего действия на азотфиксацию $\text{NH}_2 > \text{NH}_4^+ > \text{NO}_3^-$, а потери азота в виде закиси азота максимальны при использовании аммиачных и амидных форм удобрений. За свои достижения Н.Г.Куракова была удостоена высшей награды Академии наук СССР для молодых ученых Золотой медали Президиума АН СССР, а также премии ЦК ВЛКСМ.

Аспирант, а позже сотрудник кафедры А.Л.Степанов продолжил эти исследования, причем впервые изучил действие медленнодействующих (мочевино-формальдегидных) азотных удобрений, с помощью которых в тот период пытались решить давнюю проблему — создать долговременный запас азота в почве и отказаться от дорогостоящих азотных подкормок в период вегетации. Было установлено, что применение их, вопреки ожиданиям, не снижает газообразные потери азота из почвы, причем при внесении высоких доз в их составе растет доля закиси азота. В 1985 г. он защитил кандидатскую диссертацию "Ассоциативная азотфиксация и денитрификация в дерново-подзолистой почве при внесении минеральных удобрений".

В 1991 г. аспирантка О.Е.Коновалова выполнила диссертационную работу "Особенности процессов азотфиксации и денитрификации в агроэкосистемах в зоне серых лесных почв", в которой обосновала возможность оптимизации дозы азотного удобрения с точки зрения увеличения азотфиксации и уменьшения газообразных потерь азота.

Цикл этих работ позволил сформулировать несколько общих выводов об особенностях азотфиксации и денитрификации в почве:

- не только азотфиксация, но и денитрификация в почве в присутствии растений имеют характерную суточную и сезонную динамику;

назную активность в ризосфере 14 сортов растений риса. Было установлено, что по этому показателю между растениями разных сортов имеются достоверные различия, обусловленные биологическими особенностями растений, что открывало перспективу селекции риса по показателю ассоциативной азотфиксации.

Аспирант Г.Р.Бурлуцкая в своей диссертации (1990) "Инокуляция небобовых растений азотфиксирующими бактериями рода *Pseudomonas* и мутантами рода *Bacillus* показала возможность применения для инокуляции мутантов с повышенной активностью азотфиксации (nm-мутанты и ауксотрофы по глутамину и глутамату), которые не только сохранялись, но и размножались в прикорневой зоне и достоверно повышали урожай рапса, редиса и тритикале.

Позже (1996-98 г.г.) аспиранты Н.Г.Матвеева (Скворцова) и А.К.Злотников изучили возможность применения для инокуляции небобовых растений различных по составу смешанных азотфиксирующих культур. В условиях вегетационных и микрополевых опытов было установлено, что инокуляция смешанными культурами обеспечивает достоверно более высокий уровень азотфиксации в ризосфере, а также приводит к устойчивому повышению урожая по сравнению с чистыми культурами бактерий-дiazотрофов.

В 1998-2001 г.г. аспирантка Н.Ю.Ковальская исследовала возможность искусственной нодуляции (образования клубеньков) небобовых растений (паранодуляции) при воздействии селекционной бинарной культуры *Micrococcus-Rhodococcus*. Полученные при этом клубеньки затем "заселялись" активными штаммами азотфиксирующих бактерий, численность которых можно было повышать до уровня в 10^9 - 10^{12} клеток/г корня, что сопоставимо с численностью ризобий в клубеньках бобовых растений. Считается, что паранодуляция может стать одним из важнейших способов регулирования (усиления) азотфиксации в агроэкосистемах.

В последние годы в лаборатории изучаются симбиозы азотфиксирующих бактерий с почвообитающими животными — термитами (аспирант М.В.Голиченков) и мышевидными грызунами (аспирант Л.П.Белов). Выявлено активное участие этих бактерий в работе симбиоценозов пищеварительного тракта животных и поддержании азотного баланса.

Существенные результаты были достигнуты при исследовании особенностей денитрификации и гетеротрофной нитрификации в почве. Аспиранты Мирослав Кромка (ЧССР), Бангура Галиманге (Гвинея), Н.В.Костина, О.А.Пахненко и Н.А.Манучарова под руководством А.Л.Степанова и А.В.Куракова провели масштабное изучение этих процессов в почвах при различных сочетаниях физико-химических факторов.

С конца 70-х годов на кафедре биологии почв под руководством проф. М.М.Умарова были начаты исследования роли почвенных микроорганизмов в процессах образования закиси азота (N_2O) — одного из трех важнейших микрокомпонентов современной атмосферы Земли, ответственного за глобальное изменение климата.

Первым этапом работ стало изучение интенсивности образования и поглощения закиси азота в почвах основных биоклиматических зон Европейской части России, которое показало, что потенциал восстановления закиси азота в нарушенных почвах обычно превышает масштабы ее образования, вследствие чего конечным продуктом денитрификации в зональных типах почв является молекулярный азот. В дальнейшем был выявлен особый характер протекания денитрификации в засоленных почвах сульфатно-хлоридного типа засоления, для которых характерно преимущественное образование закиси азота. Высказано предположение, что этап восстановления закиси азота может быть чувствительным звеном в цепи денитрификации по отношению к повышенной концентрации солей.

Существенное влияние на процесс восстановления закиси азота оказывает агрегатный состав почв - разрушение почвенной структуры под влиянием орошения, уменьшение размеров почвенных агрегатов приводит к увеличению доли закиси азота в продуктах денитрификации.

В агроценозах эмиссия N_2O увеличивается пропорционально дозе вносимого азота, достигая наибольшей величины при использовании минеральных азотных удобрений в аммонийной и амидной формах, а не в нитратной, как предполагалось ранее. Впервые установлено, что использование медленнодействующих мочевино-формальдегидных удобрений не приводит к снижению газообразных потерь азота за счет денитрификации по сравнению с внесением мочевины в тех же дозах.

Наиболее важные результаты, полученные в ходе выполнения многолетних исследований были обобщены в докторской диссертации А.Л.Степанова "Микробная трансформация закиси азота в почвах" (2000), основным итогом которой следует считать вывод о том, что возрастание потока закиси азота из почв в атмосферу, происходящее в настоящее время, является следствием нарушения динамического равновесия между процессами ее образования и поглощения в почвах под влиянием распространенных антропогенных воздействий: применения минеральных азотных удобрений и средств защиты растений; загрязнения почв тяжелыми металлами; эрозионных процессов, приводящих к разрушению почвенных агрегатов; засоления почв.

ФЕРМЕНТАТИВНАЯ АКТИВНОСТЬ ПОЧВ

Исследования в области почвенной энзимологии были инициированы Д.Г.Звягинцевым и И.В.Асеевой в 1965 г. Основные направления почвенно-энзимологических исследований на кафедре включали: 1) разработку методов разделения внутриклеточных и внеклеточных ферментов; 2) оценку биологической активности зональных типов почв по ферментативным тестам в сочетании с микробиологическими показателями; 3) исследование закономерностей динамики показателей биологической активности в почве; 4) изучение локализации почвенных ферментов, специфики иммобилизации ферментов почвами; 5) оценку стабилизации ферментов в почвенной среде, изучение пределов стабильности, влияния физико-химических факторов; 6) исследование потенциальной активности гидролитических и окислительно-восстановительных ферментов в подпочвенных осадочных слоях: глубины распространения, зависимости динамических флуктуаций активности от сукцессии микробных сообществ, зависимости от литологии и генезиса вмещающих слоев, устойчивости к температурному фактору, в том числе сверхдлительному воздействию (до 3-4 млн. лет) отрицательных температур.

Полученные данные, в сопоставлении с известными, позволили сформулировать почвенно-экологическую концепцию о формировании в почвах потенциально активного избыточного пула ферментов, в первую очередь гидролитических, необходимого как для поддержания микробных сообществ, так и для быстрой их активизации, т.е. обеспечения непрерывности биохимического движения в дискретной почвенной среде. На основании результатов исследований биологической активности зональных почв предложены шкалы для сравнительной оценки уровня потенциальной активности ферментов. Выявлены существенно значимые

пространственно-временные параметры в динамике флуктуации активности основных групп ферментов. Исследования почвы как многофакторной системы позволили получить новые данные о взаимозависимости факторов (в частности, температуры и pH) воздействующих на скорость биохимических процессов. Впервые установлено, что некоторые гидролитические ферменты сохраняют способность к мгновенной активизации в погребенных почвах и осадках Арктики и Антарктиды после воздействия отрицательных температур (до -27°C) в течение нескольких миллионов лет, при этом их термостабильность превосходит показатели обычных почвенных аналогов. Это позволяет рассматривать ферменты в числе перспективных биомаркеров для обнаружения микробной жизни (существующей или прошлой) в планируемых астробиологических исследованиях криогенных планет и малых тел Солнечной Системы.

По ферментативной активности почв под руководством Д.Г.Звягинцева кандидатские диссертации защитили Л.Л.Великанов, Р.А.Алиев, Е.А.Воробьева, В.Е.Голимбет, Г.М.Хлебникова, Е.М.Тульская, Э.Б.Гвиниашвили, Н.Е.Миньковская.

МИКРООРГАНИЗМЫ И ОХРАНА ПОЧВ

Проблема охраны почв от загрязнений и других антропогенных воздействий является одной из важнейших проблем, которая встала в связи с появлением огромного количества промышленных предприятий, химизацией сельского хозяйства, загрязнением почв нефтепродуктами, тяжелыми металлами, выбросами микробиологических предприятий, мутагенами и т.д. В самоочищении почв от загрязнений главную роль играют почвенные микроорганизмы. В 1989 г. вышла коллективная монография "Микроорганизмы и охрана почв", в которой подведены итоги многолетних исследований сотрудников кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ и кафедры ботаники, геоботаники и почвоведения Братиславского университета им. Я.Коменского.

В процессе изучения влияния тяжелых металлов на почвенную микробиоту, были обоснованы критерии и предложены способы оценки антропогенного воздействия с учетом буферной емкости почв разных типов, специфики действия различных металлов, особенности реакции на них почвенных микроорганизмов. Большой вклад в разработку общих принципов микробиологического нормирования антропогенной нагрузки на почву внес В.С.Гузев, защитивший в 1988 г. докторскую диссертацию на тему "Экологическая оценка антропогенных воздействий на микробную систему почвы". Впервые было сформулировано положение о том, что разные уровни антропогенных нагрузок на микробную систему почвы вызывают разные типы ее модификационной изменчивости. Каждый тип изменчивости охарактеризован определенной адаптивной реакцией. Это зоны гомеостаза, когда сохраняется нормальная структура комплекса почвенных микроорганизмов, зона стресса, когда изменяется соотношение исходных групп микроорганизмов, зона развития резистентных форм и зона репрессии микробной систе-

мы почвы. Были выявлены качественно отличные признаки адаптивных зон и разработаны способы их определения. В этих исследованиях активное участие принимал старший преподаватель кафедры С.В.Левин. Были разработаны способы и предложены показатели, которые можно использовать для микробиологической индикации загрязнения почв тяжелыми металлами. Оценка влияния тяжелых металлов на разные группы почвенной биоты и разные процессы проводилась при участии сотрудников кафедры И.П.Бабьевой, И.В.Асеевой, О.Е.Марфениной, Б.А.Бызова, М.М.Умарова.

Изучение устойчивости почв и почвенных микроорганизмов к воздействию минеральных удобрений проводилось также на основе разработанных В.С.Гузевым способов оценки модификационной изменчивости почв с помощью инициированного микробного сообщества (ИМС). Определялось влияние разных доз минеральных удобрений на видовую структуру инициированного сообщества микромицетов и актиномицетов, а также на активность процессов азотфиксации и денитрификации в почве. Было показано, что устойчивость микробной системы определяется типом почвы, степенью ее окультуренности и видом удобрения. Установлено, что отрицательное действие высоких доз азотных, калийных и полного минеральных удобрений (особенно при условии их длительного применения) проявляется в активизации токсинообразующих микроорганизмов и увеличении их содержания в почве, что приводит к микробному токсикозу почв. В проведении этих работ участвовали сотрудники кафедры – А.В.Кураков, В.С.Гузев, А.Л.Степанов, М.М.Умаров, Г.М.Зенова, Т.Г.Мирчинк, аспиранты О.Е.Коновалова, М.Кромка.

Роль почвенной микробиоты в рекультивации нефтезагрязненных почв изучалась сотрудниками кафедры (В.С.Гузев, С.В.Левин, Г.И.Селецкий, Д.Г.Звягинцев) в комплексе с сотрудниками других учреждений (Е.Н.Бабьева, И.Г.Калачникова, Н.М.Колесникова, А.А.Оборин). При этом исполь-

зовались разные методы – метод ИМС, сканирующей электронной микроскопии, традиционные методы определения общей численности и таксономического состава комплексов почвенных актиномицетов, дрожжей и микромицетов. Наибольшее индикационное значение имела информация, полученная при изучении секционного состава актиномицетов, видового состава дрожжевых грибов и организации амилитического микробного сообщества нефтезагрязненных почв. Было показано, что загрязнение почв нефтью сопровождается изменением физических, химических и агрохимических свойств почв. Была предложена стратегия рекультивации нефтезагрязненных почв, которая базируется на изменении свойств почв, вызванных загрязнением, учитывает естественную деградацию самой нефти и включает 4 последовательных этапа, которые позволяют оптимизировать процессы восстановления почвы, загрязненной нефтью.

Отходы и продукты микробиологической промышленности могут выступать в качестве одного из видов загрязнения окружающей среды. Сотрудниками (П.А.Кожевин, Л.М.Полянская, В.С.Гузев, С.В.Левин) и аспирантами кафедры (С.А.Лукин, С.А.Зайцев) изучалось загрязнение почв микробными популяциями кормовых дрожжей, выращиваемых в промышленных условиях на среде с n-парафинами нефти. Определяли выживаемость в природе этих популяций и анализировали динамику численности других микроорганизмов, включая метанотрофные бактерии. В этой работе был применен популяционный подход, нацеленный на изучение конкретного микроорганизма непосредственно в природной среде с помощью микроскопии на основе методов иммунофлюоресценции. Проводился также посев на селективные среды. Был сделан вывод, что нестерильная почва для данного микробного загрязнения выступает в качестве биофильтра не только при однократном поступлении инокулята, но и при периодическом привнесении клеток в почву. Было предположено, что снижение популяционной плотности

дрожжей связано с выеданием дрожжевых клеток, т.е. механизмом “хищник-жертва”. После резкого сокращения численности популяций в конце опыта скорость отмирания убывала, и гибель происходила из-за конкуренции за питание. Основными факторами, которые влияли на выживаемость вносимой в почву популяции дрожжей, были влажность почвы и исходная популяционная плотность. Аналогичным образом себя вели и популяции промышленных штаммов метанотрофных бактерий (продуцентов меприна), вносимых в почву. По характеру популяционной динамики (отсутствие признаков размножения и стабилизации) все изученные штаммы-продуценты могут рассматриваться как аллохтонная микрофлора, от которой почва постепенно самоочищается.

Одной из широко распространенных форм антропогенного воздействия является рекреационное и пастбищное использование почв. Характерными последствиями этих типов воздействия являются деградация растительного покрова и уплотнение почв. Эти изменения существенно сказываются на почвенной фауне и микробном населении, для которых нарушается среда обитания. В микробной биомассе почв доминируют грибы (микромикеты), они же являются основными деструкторами органического вещества и чувствительны к ухудшению водно-воздушного режима почв, вызванного уплотнением. Структуру комплексов микромикетов изучали в почвах рекреационно нарушенных и восстановленных участков в Карпатском государственном заповеднике, Карпатском и Средне-Уральском национальных парках и станции МГУ “Чашниково” (О.Е.Марфенина, Т.Г.Мирчинк, Н.А.Макарова, 1981-1989 гг.). В результате был установлен ряд критериев, которые можно использовать в качестве показателей как рекреационной депрессии лесных почв, так и процессов их восстановления. Эти показатели – биомасса мицелия, видовое богатство, характер распределения видов в сообществе, соотношение светло- и темноок-

Новые данные были получены по опосредованному влиянию нефти на микроорганизмы за счет изменения водно-воздушного баланса, увеличения гидрофобности почв, дополнительного влияния сопутствующих нефти поллютантов, приводящих к подавлению жизнедеятельности фауны и микроорганизмов. Отсюда следует, что в процессе рекультивации нефтезагрязненных почв необходимо ликвидировать последствия деградации почвы, связанные с нарушением ее биологических, физических, химических и агрохимических свойств. В.С. Гузевым было установлено, что численность углеводородокисляющих бактерий, которые способны к деструкции нефти, может достигать 10 млн. кл./г даже в незагрязненных почвах, но их активность определяется во многом присутствием и концентрацией в почве легкодоступных номеров. Так, глюкоза, будучи косубстратом, стимулирует активность популяций углеводородокисляющих бактерий, в то время как масляная кислота их ингибирует, переводя в покоящееся состояние. Результаты этих исследований были обобщены в кандидатской диссертации М.И.Волде "Экологический механизм действия глюкозы на активность углеводородокисляющих микроорганизмов в почве" (2002), выполненной под руководством В.С.Гузева.

Новые данные были получены в области изучения воздействия тяжелых металлов на комплекс почвенных микроорганизмов. Была произведена оценка методов для индикации загрязнения почв тяжелыми металлами и показано, что наиболее чувствительными являются биохимические и физиологические методы. Особенно эффективным оказалось изучение функциональных профилей микробных сообществ с помощью метода МСТ — мультисубстратного тестирования (П.А.Кожевин, М.В.Горленко) и метода ИМС — иницированного микробного сообщества (В.С.Гузев, С.В.Левин, Г.И.Селецкий, 1989-2001).

РАБОТЫ КАФЕДРЫ БИОЛОГИИ ПОЧВ В ЧАШНИКОВЕ (УЧЕБНО-ОПЫТНЫЙ ПОЧВЕННО- ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЦЕНТР)

В течение уже более 50 лет кафедра биологии почв принимает активное участие в изучении динамики микробных сообществ и биологических свойств почв агробиостанции и одного из старейших полевых опытов, заложенных в 1951 г. под руководством академика ВАСХНИЛ Н.С.Авдонина. Первые микробиологические работы начались в 1952 г., когда в Чашникове была создана лаборатория почвенной микробиологии, которой с 1952 по 1964 годы руководила Л.Н.Степанова. Для создания лаборатории много сделала сотрудник кафедры Ю.А.Худякова. Первоначально основным направлением работ было изучение токсичности дерново-подзолистых почв. Образцы почв приходилось привозить на кафедру для анализов за 40 км, так как в лаборатории не было ни электричества, ни газа. На основании многолетних полевых и лабораторных исследований были найдены среди бактерий продуценты токсинов, которые наряду с грибами обуславливают токсикоз почв. В 1963 г. Л.Н.Степановой была защищена кандидатская диссертация на тему "Роль почвенных бактерий в токсичности дерново-подзолистых почв". Было показано, что содержание спорообразующих бактерий, образующих токсичные метаболиты, можно регулировать – оно резко снижалось в известкованной почве и зависело от вида выращиваемых растений.

Однако основными биологическими факторами токсичности подзолистых почв являются грибы. Распространение и видовой состав токсинообразующих грибов изучали Т.Г.Мирчинк и О.Е.Марфенина (1957-1976 гг.) Было установлено, что некоторые виды, принадлежащие в основном к пенициллам, образуют рубратоксин, обладающий как фитотоксичностью, так и токсичностью для животных. Изучалась

длительность сохранения токсинов в почвах, их адсорбция, инактивация, поступление в лизиметрические воды (Ю.А.Худякова, аспиранты Ф.Бондаревская и Р.Скоробогатова). Было показано, что при известковании почв подавляется прорастание спор токсичных видов грибов.

В Чашникове работали многие выпускники кафедры биологии почв – Э.М.Фиш, М.С.Оранская, Т.Яковлева, Н.В.Раськова, Л.Полицци и др. В лаборатории проходили практику студенты кафедры, осваивая методику постановки и закладки вегетационных и полевых опытов. Научная работа велась в основном на многолетнем полевом опыте профессора Н.С.Авдонина, заложенном в 1951 г., включающем разные варианты агрохимического воздействия на дерново-подзолистую почву. Схема опыта была такова: кислая почва в качестве контроля; известкованная; известкованная с внесением навоза. На этих фонах в почву вносили минеральные удобрения: N, NK, NPK и др. В мониторинге свойств опытных почв за все время его существования приняли участие более 100 студентов, более 15 аспирантов и практически все сотрудники кафедры биологии почв. Длительность полевого опыта позволила изучить микробиологические и биохимические свойства почв в многолетней динамике, а в последние 6 лет – в период последствия удобрений. Требовалось оценить длительность произведенного антропогенного воздействия, его интенсивность и обратимость. Почвы опыта изучали в сравнении с другими типами угодий: лес, поле, луг, пойма. Микробиологические свойства почв и их биологическая активность изучались на производственной практике студентами кафедры биологии почв, руководимой в течение 25 лет Г.М.Зеновой и А.Л.Степановым.

В связи с прогрессом микробиологических способов изучения почв стали применяться новые подходы для анализа воздействия антропогенных факторов на почвенную микробиоту. Метод иницированного микробного сообщества (ИМС), разработанный В.С.Гузевым, позволил оценить

количественно экологическую обстановку с учетом предельно допустимых нагрузок на экосистему. В качестве биодиагностических критериев состояния удобряемых почв использовались также различные экологические индексы, позволившие охарактеризовать состав и структуру комплексов почвенных грибов (О.Е.Марфенина, А.В.Кураков, Ю.Е.Козлова) и актиномицетов (Г.М.Зенова, Л.Е. Сорокина, Е.А.Малык). Было показано, что при длительном применении несбалансированных доз минеральных удобрений на фоне кислой почвы наблюдается снижение видового разнообразия комплексов почвенных микромицетов и перестройка их таксономической структуры в сторону преобладания видов, образующих токсины. На известкование почвы реагировали прежде всего кальциефильные актиномицеты – повышалось их видовое богатство.

Масштабы активности микробиологических процессов оценивали путем определения интенсивности процессов азотфиксации и денитрификации (М.М.Умаров, А.Л.Степанов). Существенное торможение нитрогеназной активности почв отмечали лишь при внесении высоких доз азотных удобрений (до 200-300кг/га). В целом, результаты работ сотрудников и аспирантов кафедры по изучению процессов цикла азота хорошо согласуются с данными агрохимических исследований, свидетельствующих о наличии предела доз азотных удобрений (100-120 кг/га), который может увеличить урожай зерновых культур на дерново-подзолистой почве.

В течение последних 6 лет, когда удобрения в почвы не вносили, изучался характер последствий внесившихся в течение 40 лет удобрений и способность почв и микробных почвенных комплексов к восстановлению утраченных свойств. Было показано, что состав микробных сообществ и биологическая активность почв продолжают зависеть от фона внесенных удобрений: более благоприятные условия сохранились в почвах с известью и навозом, менее благоприятные – в кислой почве.

ЭКСПЕДИЦИИ КАФЕДРЫ БИОЛОГИИ ПОЧВ

Создавая кафедру биологии почв Н.А.Красильников, ставил задачу изучения многообразия почвенного населения в связи с различными условиями обитания. В нашей стране имелись особенно благоприятные возможности для проведения широких сравнительных микробиологических исследований в почвах разных типов. Большинство сотрудников кафедры участвовали во многих экспедициях в самые отдаленные уголки страны.

Каждое лето начинался полевой сезон, за зиму продуманные маршруты начинались осуществляться: от полярного круга до жгучих песков азиатских пустынь, от узких песчаных кос Прибалтики до Дальнего Востока. Экспедиции в большей степени организовывались в заповедники, где охраняются эталонные природные комплексы. В некоторые заповедники ездили по несколько раз, что дало возможность изучить сезонную динамику почвенных микроорганизмов. Незабываемы впечатления о своеобразной природе этих интересных мест, об их растительном и животном мире, о разных происшествиях, о трудностях и радостях, которые неизбежны в экспедиционной жизни.

Полевые исследования проводились в следующих пунктах.

1. Беломорская Биологическая Станция МГУ, расположенная на Карельском Берегу Кандалакшского залива Белого моря. Через территорию станции проходит Полярный круг. Окрестная растительность — северная тайга: хвойные леса, верховые болота и множество небольших озер. Прибрежная зона занята приморскими лугами. Сотрудники кафедры неоднократно бывали на Беломорской станции, проводили там различные микробиологические исследования.

2. На Таймырском полуострове, в тундровой зоне исследования почвенных микроорганизмов были предприняты в ряде полевых сезонов (1969, 1978, 1979, 1980 -1990) сотрудниками и студентами кафедры, которые побывали на стационаре Тарей, в окрестностях пос. Диксон, в среднем течении рек Ленивой, Садырсай, в устье реки Рагозинки. Характерной особенностью арктических тундр является повсеместное развитие пятнисто-полигональных почв, которые представляют собой исключительно интересный объект для микробиологических исследований.

3. Полуостров Чукотка. Образцы тундрово-глеевых и болотно-тундровых почв были собраны в районе побережья Залива Креста.

4. Полуостров Камчатка. Районы исследования были расположены в зоне современной вулканической деятельности. Для микробиологов эти области особенно интересны. Периодическое выпадение пеплов существенно изменяет интенсивность и направленность микробиологических процессов в почвах. К зоне вулканов приурочено большое количество термальных источников, ключей, гейзеров. Особенно интересны были исследования, проведенные в Кроноцком заповеднике. На его территории находится 25 вулканов в том числе 12 действующих! Красивейшее Кроноцкое озеро окружено полукольцом из 16 вулканов. Растительность чрезвычайно разнообразна и включает много редких и исчезающих видов. Здесь распространены каменноберезовые, ольхово-стланиковые, кедровостланиковые, лиственничные, белоберезовые, ольховые и тополевые леса, заросли кустарниковых ив. Масса ягодников, а травы густые и иногда просто непроходимы. В Кроноцком заповеднике сотрудниками кафедры были исследованы образцы почв из Долины Гейзеров, кальдеры вулкана Узон, долины реки Паратунки.

5. Курильские о-ва. Образцы для исследования были собраны на следующих островах Большой Курильской гряды: Итуруп, Кунашир, Ушишир и острова Янкича. Наиболее

ный степной заповедник "Михайловская целина" Сумской области, заповедник "Поперечинская степь" Пензенской области, "Хомутовская степь" Донецкой области, "Стрельцовская степь" Ворошиловградской области. Кроме того, отдельные микробиологические исследования черноземов проводили в Ставропольском крае, на Полтавской опытной станции (г. Полтава), в Тамбовской и Харьковской областях, в Симферопольском и Джанкойском районах полуострова Крым, в Днепропетровской области (Синельниковский р-н); в Херсонской и Запорожской областях.

11. Леса средней полосы России. В рамках Международной Биологической Программы на кафедре широко велись комплексные исследования биологической продуктивности лесных ландшафтов. Многолетние сезонные наблюдения за динамикой численности микроорганизмов проводили в почвах стационарных участков ВНИ Гидрологической лаборатории им. Урываева на Валдае (Валдайская возвышенность), Малинской биогеоценологической станции ИПЭЭ РАН (Московская область, Подольский район); в Центральном лесном государственном биосферном заповеднике, который находится в северо-западной части среднерусской возвышенности (Тверской области), на Звенигородской биологической станции МГУ и агробиостанции "Чашниково" МГУ в Московской области.

12. Пустыни. Почвы субтропических полупустынь и пустынных областей изучали на территории Туркмении и Узбекистана. В Туркмении исследования проводили в окрестностях Кара-Богаз-Гола, Небид-Дага, Кизил-Арбата, в Чарджоуской области, в Репетекском государственном заповеднике, который расположен в центральной части Восточных Каракумов. Это одно из самых жарких мест (максимальная температура +50°C, среднегодовое количество осадков 114 мм). В Узбекистане исследовали район Бухары, г. Кагана, и окрестности Пустынной станции Ботанического института УзбАН в районе гор Кульджук-Тау. Почвы зоны сероземов предгор-

тории двух заповедников: Сары-Челек (северо-восточные отроги Чаткальского хребта, Южная Киргизия) и Арслан-боб (Узбекистан), расположенных на высоте 1400-1600 м. В районе озера Иссык-Куль экспедиция работала на отрогах хребтов Кунгей-Алатау и Терсей-Алатау. Образцы почв центрального Тянь-Шаня были взяты с ледников Карабаткан и Семенова, а также на Арабельских сыртах на высоте от 2000 до 3000 м.

17. Памир. В 1959, 1962 и 1964 г.г. состоялись почвенно-микробиологические экспедиции кафедры на Памир. Было проведено обследование микрофлоры разных типов высокогорных почв Восточного и Западного Памира. Маршрут экспедиций: Ош — Мургаб — Хорог — Душанбе, с различными радиальными выездами.

На Восточном Памире исследования проводили на территории биостанции АН Таджикистана близ селения Чечекты (высота 3860 м) в Мургабском районе, а также в прилегающих областях горных массивов: Мукор-Чечекты (5153 м), цирк и вершина горы Зор (6000 м). Образцы засоленных почв собраны по берегам высокогорных озер Кара-Куль (3980 м), Сасы-Куль (4000 м), Ранг-Куль и Шор-Куль (3850 м). Другим пунктом исследования был пос. Джаушангоз. Он расположен в верховьях реки Шах-Дары в долине, вытянутой в широтном направлении. С севера и с юга ее окружают горные хребты. По природным условиям Джаушангоз рассматривается как переходная зона между Восточным и Западным Памиром.

На Западном Памире. Здесь собраны образцы почв с территории ботанического сада АН Таджикистана близ г. Хорога, а также со склонов прилегающих к ней гор и в долинах реки Тогуз-Булак (у пос. Мордж) и Бежун-Дара (30 км южнее Хорогоа).

Исследовали также почвы Алайской долины, Дарвазского хребта.

На основании всех этих работ удалось сформулировать основные закономерности географической дифференциации микробных сообществ. Показано, что несмотря на широкие ареалы видов микроорганизмов, наблюдаются четкие географические различия в таксономической структуре микробных сообществ и уровне биологической активности почв. Обнаружены закономерные изменения микробиологических показателей с севера на юг и в системе вертикальной поясности. Разработаны и применяются новые подходы, сближающие эколого-географическое направление почвенной микробиологии с современной синэкологией и биогеографией растений и животных.

Список выпускников кафедры биологии почв (1953-2003)

1954

Сергунина Л.А.
Фиш Э.М.
Шевякова Н.И.
Широков О.Г.
Янчук И.

1955

Звягинцев Д.Г.
Калакуцкий Л.В.
Мицкевич И.Н.

1956

Гельцер Ю.Г.
Куимова Т.Ф.
Лещенко Н.В.
Мелехина П.А.
Петрушкина Л.М.
Скворцова И.Н.
Яковлева Т.Г.

1957

Кириллова Н.Ф.
Коронелли Т.В.
Крюк В.И.
Мрыша Г.Н.
Оранская М.С.
Попова Л.С.
Разуваева В.А.
Смирнова Е.И.
Терехов О.С.
Удальцова Ю.В.
Целуйко Л.Г.

1958

Жегалина Л.Н.
Земцова Э.В.
Ковешников А.Д.
Колкер И.И.
Нестерова И.М.

1959

Александрович Р.А.
Бобиков Е.В.
Бутина М.Х.
Мельников Ю.И.
Мещерякова Т.Я.
Овсянникова М.
Пивазян Л.А.
Чепур Е.А.

1960

Дуда В.И.
Казаринов С.Н.
Коршунов И.С.
Новоселова В.Н.
Орлова И.А.
Раськова Н.В.

1961

Васина Т.А.
Евдокимова М.Д.
Зенова Г.М.
Копысская Ф.Г.
Орлеанский В.К.
Савельева Н.Д.

1962

Головлева Л.А.
Завьялова Е.Ф.
Исаева С.А.
Харатьян И.Г.

1963

Александровская Л.Ф.
Васильева Л.В.
Добровольская Т.Г.
Ермакова И.Т.
Перцовская А.Ф.

1964

Белянин А.И.
Борисова Л.

Великжанина Г.А.
Дорохова Л.А.
Мельникова С.Г.
Орлова Г.Г.
Форостенко Л.М.

1965

Великанов Л.Л.
Вовк В.А.
Пенкина М.М.
Скалабан Н.В.
Троицкий А.С.
Федоров В.А.

1966

Беляев С.С.
Боев А.В.
Добровольская Н.Г.
Лаврентьева В.А.
Пивоваров Г.Е.

1967

Запрометова К.М.
Каргинцев А.В.
Ковальский Ю.В.
Макарьева Е.Д.
Меркулов Ю.Т.
Петрова Л.И.
Решетникова И.А.

1968

Алиев Р.А.О.
Голубев В.И.
Гончиков Г.
Оби С.
Питрюк А.П.
Старовойтов И.И.
Умаров М.М.

1969

Богатырева Т.Г.
Гузов В.С.
Гузева Л.Н.
Заичкин Э.И.
Орлова Т.Г.
Питрюк И.А.
Эчетебу К.

1970

Бебуров М.Ю.
Гусятинер М.М.
Самохвалов А.Н.
Соколова Н.А.
Филиппова С.Н.

1971

Барышникова Л.М.
Великанов Н.Л.
Вольнова А.И.
Воробьева Е.А.
Горин С.Е.
Дикарев С.Д.
Добрица А.П.
Замура О.А.
Калюжная Т.В.
Кириллова Н.Ф.
Лысак Л.В.
Марфенина О.Е.
Фельдман Е.Л.
Хорькова С.В.
Шеленкова Л.Н.

1972

Болотина И.Н.
Курбатова Е.Е.
Малькова И.В.
Паников Н.С.
Печникова Н.А.
Рогачевский Л.М.
Соина В.С.
Тартаковский И.С.
Шарлуян Л.Л.

1973

Бутова Л.
Васильева Л.С.
Горова А.
Дальнова А.
Ильинский В.В.
Кожевин П.А.
Кулалаева З.И.
Махинова Т.
Нечаев Н.В.
Черноморченко И.И.

1974

Гузева И.С.
Демкина Т.С.
Джемухадзе Г.С.
Затримайло Е.В.
Кудрина Е.С.
Песочина Т.С.
Чернова Н.И.
Чернова Т.П.

1975

Балезина Т.Л.
Рыбальский Н.Г.
Дудина З.Н.
Крюков В.Р.
Полянская Л.М.
Чурсина О.Т.

1976

Вакуленко В.П.
Варакина Е.Б.
Голимбет В.Е.
Зайцев С.А.
Марченко А.И.
Озерская С.М.
Симанович Л.С.
Степанова Е.Л.

1977

Гандман И.М.
Запрометова О.М.
Ксензенко С.М.
Левин С.В.
Лимарь Т.Е.
Мошкова М.В.

1978

Белостоцкая Ф.Н.
Вустин М.М.
Калоева Г.А.
Кириллова Г.А.
Кононков Ф.П.
Курбетова Е.Н.
Лихачева А.А.
Михайлов В.В.
Носовская Н.Г.

1979

Беленева И.Ю.
Виноградов А.А.
Дзысьюк С.А.
Евтушенко Л.И.
Кольчугина Т.П.
Мамченко Т.Ф.
Соколов М.Ю.
Чистякова И.К.

1980

Бызов Б.А.
Висящева Н.Г.
Иванушкина Н.Е.
Казацкая Е.Б.
Каэтанович А.М.
Кураков А.В.
Лисичкина Г.А.
Лурье Н.Ю.
Мелехин Е.И.
Поглазов А.Б.

1981

Алферова И.В.
Афремова В.Д.
Глушкова М.Б.
Гришина Л.Е.
Дорофеев А.Г.
Сорокин Д.Ю.
Степанов А.Л.
Степанович Т.В.
Томас К.
Чернов И.Ю.
Ягодина Т.Г.
Якушкина Е.В.

1982

Виноварова М.Е.
Волкова Е.И.
Гудима М.Ю.
Деянова О.А.
Лозицкая Н.Д.
Макарова Н.А.
Мишунина М.П.
Россихина О.Г.
Ударова Е.С.

1983

Благодатская Е.В.
Благодатский С.А.
Богданович Т.В.
Бурсаков С.А.
Вустина Т.Ф.
Горбенко А.Ю.
Додзин М.Е.
Заславская Н.В.
Михеев П.В.

1984

Асеева В.Г.
Асеева О.Е.
Веселовский А.В.
Гришко Л.В.
Иванов П.И.
Козырева Н.Н.
Лукин С.А.
Мазина Н.В.
Рюмина Е.В.
Соколова Л.М.
Сумарукова И.Г.
Чекрыгина О.Н.
Шестопалов В.И.

1985

Выдрякова Г.А.
Григорьева Н.В.
Гулидова А.М.
Кромка М.
Курмачева О.А.
Мильнова И.Н.
Попов А.И.
Сизова М.В.
Сударникова С.Н.
Сухова С.Н.

1986

Вайда Й.
Евдокимова Н.В.
Кехайова К.И.
Козловский С.А.
Корневский А.А.
Кузева З.Б.
Леонова М.Н.

Новикова Е.В.
Попова Л.В.
Светлов С.В.
Сударникова С.В.
Тригер Е.Г.
Федоров-Давыдов Д.Г.
Эфрон А.Н.

1987

Андреев С.В.
Асеев Н.В.
Астаурова Е.Б.
Бурлуцкая Г.Р.
Гольшин П.Н.
Гощупкин Б.
Денисова М.В.
Еремеева И.М.
Ермакова С.О.
Калужная С.В.
Круковец Н.Л.
Палечек Ю.М.
Пономаренко В.
Румянцева В.Ю.
Селипанов Д.Л.
Симонова А.
Скворцов В.Э.
Фетисова В.В.

1988

Банкова Ц.И.
Бирчак А.
Ванина С.В.
Глаголев М.В.
Гольшина О.В.
Евдокимов И.В.
Захарчук Н.Е.
Кашинцев И.В.
Красовская О.Б.
Кужиновский В.А.
Оразова М.Х.
Соколов Д.М.
Тен Сен Хо

1989

Головченко А.В.
Курганова Е.Б.

Маметов Н.М.
Оленева О.С.
Решетова И.Н.
Саякин Д.Д.
Серегин Е.А.

1990

Белова С.Э.
Герасимова А.В.
Грачева Т.А.
Егорова Е.И.
Игнатов К.А.
Казлаускайте И.А.
Калина Е.Н.
Козлова Ю.Е.
Костина Н.В.
Кубицова З.
Низовцева Д.В.
Савельева Е.А.
Сахаровская Ю.Ю.
Сахаровский В.В.
Семенюк Н.Н.
Семенюк Н.Н.
Соколова О.В.
Фурина Е.Х.
Яковлева М.В.

1991

Бабкина Н.И.
Ву Нгуен Тхань
Гончарова И.В.
Горленко М.В.
Давидович О.Г.
Каравайко С.Г.
Култышева Е.М.
Новикова А.Е.
Петрова М.А.
Пронина Е.В.
Щербаков А.А.

1992

Беляев А.С.
Воронина Л.А.
Головко А.Г.
Григорьев А.М.
Корчмару С.С.

Котик В.А.
Майорова Т.Н.
Михайлова Г.Н.
Мулюкин А.Л.
Новикова Е.С.
Павлова О.С.
Сомова Н.Г.

1993

Бабич Т.Л.
Беляева О.С.
Длусская Е.А.
Емельянов Л.А.
Калинина К.В.
Кашпорова Е.В.
Лисина И.В.
Макарьева М.М.
Матвеева Н.Г.
Меняйло О.В.
Соколова В.А.
Трошин Д.В.
Чепига М.В.

1994

Акчурин И.Р.
Зельцер Я.Ю.
Иванова А.Е.
Исакова Е.А.
Каравайко Н.М.
Куличева Н.Н.
Майоров П.Н.
Мыльников А.Ю.
Палиевская Е.М.
Свешникова А.А.
Столярова А.В.
Талесса Е.
Чинченко О.В.

1995

Гейдебрехт В.В.
Злотников А.К.
Картинцева А.А.
Ласточкина А.С.
Летаров А.В.
Лобанова С.А.
Макаров А.А.

Мамукелашвили А.Г.
Мозговая И.Н.
Нгуен Дык То Лыу
Нгуен Киеу Банг Там
Пахненко О.А.
Суворова В.Р.
Чернец С.В.

1996

Алехина Л.К.
Волде М.И.
Демкина Е.В.
Завьялова А.В.
Залинова Н.А.
Ковальская Н.Ю.
Кулько А.Б.
Максимова И.А.
Манучарова Н.А.
Михайлова Н.В.

1997

Безуглая О.Б.
Карелина М.Э.
Кашпанова Г.А.
Космачевская Л.Н.
Лавров К.В.
Невская Д.В.

1998

Беспалов М.М.
Зайцев С.В.
Клишин С.С.
Мигунова В.Д.
Паникова А.Н.
Полякова А.В.
Рудяк Т.Ю.
Северова А.А.
Согонов М.В.
Терехов А.С.
Ткебучава Л.Ф.

1999

Галиченков М.В.
Дурихина Н.В.
Закалюкина Ю.В.
Зинин Н.В.

Лежнева Е.А.
Ли Ю.В.
Мясоедов А.С.
Семионова Н.А.
Сильянова О.Б.

2000

Белов Л.П.
Горбатовская Е.В.
Захарова О.С.
Лаврентьев Р.Б.
Лукьянов А.А.
Новиков В.В.
Петруняк В.В.
Скрынникова Е.В.
Теренина Е.Е.
Шульга М.Ю.

2001

Бурканова О.А.
Давыдова М.А.
Дорошенко И.В.
Сазонов С.Н.
Сарданашвили Е.С.
Студеникина Н.Н.
Федоритенко М.С.

2002

Бирюков М.В.
Грядунова А.А.
Кизилова А.К.
Новотоцкая-Власова К.А.
Пашинский А.М.
Полянский А.М.
Селянин В.В.
Сусьян Е.А.
Ульянова Т.А.
Фомичев Г.Г.
Фомичева О.А.
Щеглов М.А.
Юрков А.М.

Список аспирантов кафедры биологии почв, защитивших кандидатские диссертации (1973–2003)

Гузов В.С.	1973	Кононков Ф.П.	1982
Добровольская Т.Г.	1973	Павлючук З.	1982
Богатырева Т.Г.	1973	Салах Али Абу Эль Нага	1982
Гузева Л.Н.	1973	Самко О.Т.	1983
Питрюк А.П.	1974	Михайлов В.В.	1983
Каргинцев А.В.	1974	Дякова Д.Й.	1983
Болотина И.Н.	1975	Бондаренко Т.Ф.	1983
Добрица А.П.	1975	Азиева Е.Е.	1983
Добрица С.В.	1976	Куракова Н.Г.	1983
Алиев Р.А.	1975	Куракова А.В.	1983
Скоробогатова Р.А.	1975	Левин С.Е.	1987
Паников Н.С.	1976	Иванушкина Н.Е.	1985
Соина В.С.	1976	Кириллова Н.П.	1984
Кожевин П.А.	1976	Кольчугина Т.П.	1986
Марфенина О.Е.	1976	Чернов И.Ю.	1985
Намир Х.Ш.	1976	Ким Нор Гир	1985
Эль Сайед Салех	1977	Степанов А.Л.	1985
Гузева И.С.	1978	Афремова В.Д.	1986
Лысак Л.В.	1978	Дорофеев А.Г.	1986
Воробьева Е.А.	1978	Коновалова Е.Ю.	1986
Питрюк И.А.	1978	Бызов Б.А.	1986
Генджиев М.Г.	1978	Дудина З.И.	1986
Полянская Л.М.	1979	Лисичкина Г.А.	1986
Хлебникова Г.М.	1980	Миргани Магда	1986
Садыков Б.Ф.	1980	Волкова Е.И.	1987
Бондаренко Н.Г.	1980	Россихина О.Г.	1987
Марченко А.И.	1980	Гвиниашвили Э.Б.	1987
Мошкова М.Е.	1981	Горбенко А.Ю.	1987
Тульская Е.М.	1981	Додзин М.Е.	1987
Голимбет В.Е.	1980	Лихачева А.А.	1987
Зайцев С.А.	1981	Демкина Т.Б.	1987
Озерская С.М.	1981	Благодатский С.А.	1987
Кочкина Г.А.	1981	Макарова Н.А.	1988
Вустин М.М.	1982	Решетова И.С.	1988
Ефремов А.Л.	1982	Панчишкина М.Б.	1988

Лукин С.А.	1988	Павлова О.С.	1998
Лозицкая Н.Д.	1988	Скворцова Н.Г.	1998
Мохамед Х.	1988	Злотников А.К.	1998
Иванов П.И.	1988	Гейдебрехт В.В.	1999
Виноварова М.Е.	1988	Иванова А.Е.	1999
Палеева М.В.	1989	Маслова Е.М.	1999
Попов А.И.	1989	Пахненко О.А.	1999
Шеховцова Н.В.	1989	Манучарова Н.А.	1999
Кромка М.	1989	Мамилев А.Ш.	1999
Попова Л.В.	1990	Сидоренко Н.Н.	1999
Евдокимова Н.В.	1990	Михайлова Н.В.	1999
Дедыш С.Н.	1990	Ковальская Н.Ю.	1999
Сорокина Л.Е.	1990	Кулько А.Б.	2000
Тригер Е.Г.	1990	Алехина Л.К.	2001
Сидоров Д.Г.	1991	Свешникова А.А.	2001
Бурлуцкая Г.Р.	1991	Мозговая И.Н.	2001
Коновалова О.Е.	1991	Токарева Н.Г.	2001
Мешкова Н.Е.	1991	Максимова И.А.	2001
Вайда Й.	1991	Паникова А.Н.	2002
Гольшин П.Н.	1991	Волде М.И.	2002
Глаголева О.Б.	1991	Полякова А.В.	2002
Лукина Н.Н.	1992	Голиченков М.В.	2002
Калакуцкая А.Н.	1992	Мигунова В.Д.	2002
Головченко А.В.	1993	Беспалова А.Ю.	2003
Оленева О.С.	1993	Семионова Н.А.	2003
Третьякова Е.Б.	1993	Терехов А.С.	2003
Ву Нгуен Тхань	1993	Калинина К.В.	2003
Оразова М.Х.	1994	Лапыгина Е.В.	2003
Миньковская Н.Е.	1995	Закалюкина Ю.В.	2003
Иценко И.А.	1995		
Костина Н.Е.	1995		
Горленко М.В.	1995		
Корчмару С.С.	1995		
Бангура Галиманге	1995		
Бабкина Н.И.	1995		
Майорова Т.Н.	1996		
Меняйло О.Б.	1996		
Халимов Э.М.	1996		
Бабич Т.Л.	1997		

**Докторские диссертации, защищенные сотрудниками
кафедры биологии почв**

Звягинцев Д.Г. 1970. Адгезия почвами микроорганизмов.

Умаров М.М. 1983. Ассоциативная азотфиксация (особенности, продуктивность, значение в азотном балансе почв).

Гузев В.С. 1989. Экологическая оценка антропогенных воздействий на микробную систему почвы.

Полянская Л.М. 1996. Микробная сукцессия в почве.

Зенова Г.М. 1998. Актиномицеты в наземных экосистемах.

Марфенина О.Е. 1999. Антропогенные изменения комплексов микроскопических грибов в почвах.

Чернов И.Ю. 2000. Синэкология и география почвенных дрожжей.

Кожевин П.А. 2000. Популяционная экология почвенных микроорганизмов.

Степанов А.Л. 2000. Микробная трансформация закиси азота в почвах.

**Кафедре биологии почв МГУ
им. М.В.Ломоносова — 50 лет
(1953 - 2003)**

*Ответственный редактор проф.
Д.Г.Звягинцев*

??

??

<i>Редактор:</i>	<i>И.С. Муравьева</i>
<i>Технический редактор:</i>	<i>А.В. Муравьев</i>
<i>Компьютерная верстка:</i>	<i>А.В. Муравьев</i>

??

Подписано в печать 15.02.2003	Формат 60x90 1/6
Бумага офсетная № 1	Зак. № 4-4/02
Усл. печ. л. – 21,5	Уч.-изд. л. – 22,8
Тираж 200 экз.	

??

Издательско-полиграфический комплекс НИА–Природа
Адрес: 109017, Москва, Старомонетный пер., 31.
Тел.: (095) 951–28–12, тел./факс: 959–42–79