

地區性規律和有關土壤微生物的學說*

Е. Н. 米舒斯金

(蘇聯科學院)

土壤中微生物的主要種類及其在有機化合物 轉化中所起的作用

科學土壤學的創始者道庫恰耶夫(В. В. Докучаев)、科斯蒂切夫(П. А. Костычев)和威廉斯(В. Р. Вильямс)是把土壤層的生命和居住在土壤中的微生物的活動緊密地聯繫在一起。

這種說法,經過蘇聯微生物學近來一系列卓越的研究工作已獲得証實。這裏應該提一下維諾格拉德斯基(С. И. Виноградский)、奧尼良斯基(В. Л. Онелянский)、科斯蒂切夫(С. П. Костычев)、依薩欽科(Б. Л. Исаченко)及霍洛德尼(Н. Т. Холодный)的工作,它們証實了微生物在大多數土壤過程中起着巨大的作用。

雖然威廉斯已發表了關於不同土壤中微生物種類組成的一般見解,但是這個問題直到最近還沒有得到很好的研究。尤其是某些微生物學家不顧一般生物學的規律,肯定的認為不同類型土壤及其熟化土壤變種的微生物基本上是相同的,僅僅在量的方面有所區別。

近年來我們在蘇聯科學院微生物研究所的工作所得結果,使我們確証了不同類型土壤中的微生物其特殊性並不次於自然界高等植物。這就為土壤狀況及土壤類型的微生物診斷開闢了一個新的園地。

以下簡短地介紹一下我們工作的總結。

細菌和放線菌是土壤中為數最多的腐生菌,它們在數量上大大超過低等真菌。而且它們是土壤微生物的恆定的部分。關於高等真菌,基本上是森林土壤所特有,這一方面在這裏我們不講了。很明顯,上面所指出的微生物,一大部分是表徵着生理的類羣和種。所以實際上不可能全部認識這種多種多樣性,因為鑑定微生物種的複雜性,使微生

* 本文作者係蘇聯科學院代表團團員,於1955年4—6月來我國訪問時,向我國科學工作者所作的報告。

物學家們難以完成這樣的任務。所以我們研究土壤中個別最重要的幾個微生物組及其其中一些佔優勢的種，並確定其作用。正如我們下面所提到的，在目前我們的知識情況下，並根據土壤微生物的情況，這種觀點態度是完全正確的。

首先我們要談一下土壤微生物中個別的分類上的大類在有机化合物轉化方面所起的作用。我們先從細菌開始。其中以氮化菌為最多，它們當中相當多一部分能分解單醣、雙醣，有時能分解澱粉、果膠及其他有机化合物。有些氮化菌具有相應的條件時，還能還原硝酸鹽和硫酸鹽。

根據一些人的觀察（E. H. 米舒斯金、A. T. 齊莫維也夫，1944；H. A. 克拉西尼科夫、H. H. 尼契金娜，1945 等）能夠得出一個結論，即非芽孢細菌在有机殘物分解的第一階段起着主要的作用。它們對基質成分的要求不大，而繁殖較快。也可能後一特性使其能首先利用分解的有机基質，非芽孢細菌又是構成植物根圍微生物羣落的主体（H. A. 克拉西尼科夫，1941）。

產孢子的氮化菌（芽孢桿菌）的大量發育是在有机物分解後期，顯然這可能說明芽孢桿菌具有強力的酶系統，從而使之能利用芽孢細菌所不能利用的物質。A. T. 齊莫維也夫（1952）的工作指出，芽孢桿菌在有蛋白質作為養料的培養基上長得最好，因為進入土壤中的主要是植物的殘餘物，並不富含蛋白質，所以在有机物分解初期非芽孢細菌發育佔優勢是不足為奇的。由微生物所綜合成的蛋白質逐漸增多，造成芽孢桿菌能成功地生長的可能。這樣，一類微生物的發育就為另一類新的微生物的生存準備條件。

上述事實使我們不能不承認在所有土壤中在一定相當範圍內必定具有着非芽孢氮化細菌。這與不可避免地進入到土壤中的有机殘餘物有關。但是不同的氣候條件決定了它們作用的速度和深度不會一樣，因此，也可以說，不同的土壤在芽孢桿菌的組成和數量上彼此間將有嚴格的區別。我們在下例中，可看到這一個想法是完全正確的。

分解纖維素的細菌是一個很大的和極重要的生理類羣。纖維素是形成腐殖質的最重要的間接的原料。分解纖維素的微生物主要獲取礦質態氮，其菌種成分以在土壤中所發生的有效化過程的強度為轉移。

上述的微生物只有在有空氣時才能繁殖。大家知道，威廉斯在他的學說中對嫌氧細菌給予很大的重視。這樣就發生一個問題，什麼樣的微生物屬於這一類呢？在通常應用的分析方法中是否忽視了它？我們觀察得到的結論是從土壤細菌的數量上來看，沒有空氣而能生長的細菌其中約 85—90% 是通常的腐生類型細菌（*Bact. fluorescens*, *Bac. cereus*, *Bac. subtilis* 等）。因此，甚至沒有專門的嫌氧菌的輔助性測定時，我們也能計算大宗不需氧氣而能生活的細菌。它們是屬於兼性嫌氧菌。當然，特殊嫌氧菌的數量和種的

組成的分析可以大大擴大我們對土壤微生物的概念,但由於這種工作是很化勞動的,所以還進行得很少。

氨化微生物的活動不僅決定了土壤中某些纖維素分解微生物的存在,並且也決定其他微生物的存在。特別是硝化菌,它利用氨化菌所產生的胺化合物為氮素養料及能量的來源。所以硝化過程的強度和腐生菌的發育和活動有着直接的關係,是不值得驚奇的,同時也很明白,芽孢桿菌數量上的增長和硝化過程的增強有相應的關係。

正如我們已經指出,除了細菌以外,在土壤中還有很多的放線菌。這方面的研究者得出這樣一個結論:大多數放線菌能分解大多數細菌和真菌所不能分解的化合物(H. A. 克拉西尼科夫, 1938; T. A. 塔烏舍, 1950 等)。這說明它們細胞的酶的機能比芽孢細菌的還強。顯然,許多放線菌都參與土壤腐殖質的礦化作用[C. И. 維諾格拉德斯基, 1952; 庫特蓮娜 (Кудрина), 1951 等]。

由放線菌的生理特性,可以想像,愈到南方土壤中放線菌愈多。這同這樣一個事實完全符合,就是正在生長的植物的根圍,很好進行着養料的同化作用,放線菌就不發育。

我們所指出的土壤中微生物第三種類羣——低等真菌——在有機物質礦化過程中個別階段上所起的作用,比上面所談的要研究得多些。但是由 T. 馬丁及其工作者的研究(T. Martin, D. Anderson, R. Goates, 1942 等)可以得出結論,真菌的大量發展是在有機化合物分解的初期。由於它對較低 pH 值抵抗力較強,所以較之其他微生物在酸性土壤中它能生長得相對的好一些。

我們所說的各類微生物的發育順序是以其新陳代謝關係作為根據的。此外我們知道在微生物界廣泛分佈着種間拮抗現象。當然,這種現象,在某種土壤中的微生物羣落所具有的特性上銘印着痕跡。

在這個報告裏,不可能談個別微生物類別在腐殖質形成中的作用的問題,介紹讀者們去找相應的文章(M. M. 科諾諾娃, 1951; E. H. 米舒斯金, 1951, 等)。

不同類型土壤中微生物主要種類的對比關係

在講了一般的特徵後,下面我們介紹一些關於表徵各種土壤的微生物組成的原始資料。大家知道,常用微生物分析方法的條件性是不能夠得到一個絕對精確的數字的,而只是作為表示土壤微生物一定種類改變到任何一邊這種顯著趨向的指數。

以下是各種土壤帶許多土壤的平均資料。對大多數土壤在它們生長時期曾進行了多次的研究。在這個報告裏,說出全部分析的資料是不可能的,現僅僅提到一般特性的趨向。

当然,在平均數字中也还考慮了一些局部因素,如植物羣類型、土壤有机物、土壤熟化程度等的影响。但是在說明一般規律時,我們認為可以不去分析各土壤類型内部的變動情况。

表1 不同類型土壤中各組微生物的对比關係

編號	土 帶	土 壤	土壤 狀況	每克土壤中微生物數(千)					細菌 %	芽孢 細菌 %	放線 菌 %	真菌 %
				微生物 總數	細菌 總數	芽孢 細菌	放線菌	真菌				
1	苔原和亞寒帶 針葉林	苔原潛育土和 潛育灰化土	荒地	2140	2040	13	30	70	95.6	0.7	1.4	2.9
			耕地	4847	4750	27	84	13	98.0	0.6	1.6	0.4
2	森 林 - 草 甸	灰壤和生草灰 化土	荒地	1086	970	130	90	26	89.3	12.0	8.1	2.7
			耕地	2620	1800	430	790	30	70.7	14.9	28.2	1.1
3	草甸草原和草 原	黑 鈣 土	荒地	3630	2300	750	1300	30	63.8	21.4	35.4	0.8
			耕地	4533	2940	1000	1570	23	64.4	24.5	35.1	0.5
4	乾 草 原	栗 鈣 土	荒地	3482	2260	690	1200	22	64.8	19.3	34.7	0.6
			耕地	6660	4540	1680	2100	20	67.6	23.0	32.0	0.3
5	漠境草原和荒 漠	棕鈣土和灰鈣 土	荒地	4490	2920	770	1550	20	63.4	17.7	36.1	0.5
			耕地	7378	4980	1470	2380	18	66.1	19.8	33.6	0.3

註：微生物總數係細菌、放線菌和真菌數總和。桿菌數包括在細菌總數中。

由表1可以得出一些在一定程度上明確的結論。就是土壤的一般播種度根据微生物值有着从北向南增長的趨勢。這說明了南方地帶土壤有机物質具有很大的生命量[生命活動量(биотенность)]。所指出的指标是很變動的,在全年中有很大改变。所以它很少能够說明土壤類型的特殊性。应当承認土壤細菌總數也还不能說明土壤類型的特殊性。因此,順便說一下,微生物学家企圖在微生物和細菌的總數的基礎上說明土壤類型的特殊性,得出了一个悲觀的結論,是很顯明的了。

但是芽孢桿菌的含量指出一定的情况。假使在北方的土壤中,每克土中其含量不超过幾十万,則逐漸移向南方每克土壤中將有百万以上。在較南地帶的土壤中其百分數也急剧增加。土壤中的放線菌也表現相似的規律性。

真菌在不同土壤中的变化不如此剧烈。但是可以指出,在南方土壤中顯微鏡真菌的比重相对地減少。

由所引資料可以看出,土壤的熟化顯著的增強了它們的生物活動量,並使之接近於較南地區的土壤。

表2係將表1改按每克土壤有机物質計算:這樣的計算我們認為在比較不同土壤的腐生菌的特性時是有利的。这些微生物並不同所有土壤物質發生關係,而僅同有机

物質有關。在按有機物質為單位計算微生物數目時,我們測定了它的生物活動量。顯然,這個指標在逐漸移向南方時有顯著的增長。

因此,上述材料的總合指出,由北往南,在土壤微生物組成中,芽孢細菌和放線菌的數目,不論絕對或相對數字都穩定的增長着。在南方土壤中,有機物質的生物活動量也有顯著增加。

表 2 不同類型土壤中有機物質的生命量

編 号	土 壤	土壤狀況	每克有機質中微生物約數(千)				
			微 生 物 總 數	細菌總數	芽 孢 細 菌	放 線 菌	真 菌
1	苔原潛育土和潛育灰化土	荒 地	42800	40800	260	600	1400
		耕 地	96940	95000	540	1680	260
2	灰壤和生草灰化土	荒 地	32580	29100	3900	2700	780
		耕 地	78600	54000	12900	23700	900
3	黑 鈣 土	荒 地	54450	34500	11250	19500	450
		耕 地	67995	44100	15000	23550	345
4	栗 鈣 土	荒 地	104460	67800	20700	36000	660
		耕 地	199800	136200	50400	63000	600
5	棕鈣土和灰鈣土	荒 地	224500	146000	38500	77500	1000
		耕 地	368900	249000	73500	119000	900

不同土壤中細菌菌種組成的特性

我們已說過在植物根圍及其分解產物上主要有非芽孢腐生菌繁殖。H. A. 克拉西尼科夫(1941)及另外一些研究者的工作中充份証明了,各別植物,除了有廣泛分佈的細菌外還有其特有的菌種,這是限於一定植物的區域相應的。如在植物根圍有相當數目的 *Bact. herbicola aureum*, *Rhizobium*, *Azotobacter* 及一些其他微生物,而在其他一些植物根區,這些微生物則完全不生長或生長很差。

由上述事實可以想像,不同土壤或甚至於在不同植物羣類下的同類土壤,其非芽孢細菌菌種組成是會有某些分別的。但是診斷非芽孢細菌的困難性,使我們至今還不能比較準確的確定和一定植物的發育相關的這組微生物的個別種存在的事實。現在已知的僅僅是在所有土壤中富有 *Bacterium*, *Pseudomonas* 及 *Mycobacterium*, 它們的個別種類在不同植物根圍和分解的有機物上發育着。

顯然,對植物根圍的細菌組成必須更進一步仔細研究。

關於土壤類型對於土壤微生物組成的影响,我們在芽孢細菌與土壤有機物質的轉化有關的微生物類羣方面得到一些明確結果。

近年來我們有可能分析大量由極北部到亞熱帶地區的土壤樣品。在認識這些土壤的芽孢桿菌的基礎上,我們可以得出一個結論:最常見的是有限的幾種芽孢細菌。

現列舉於下:

1. *Bac. agglomeratus*——相對不大的帶灰色的、有時帶綠色的不透明菌落,沒有發酵能力。
2. *Bac. asterasporus*——與前者相似,但能發酵糖並能產生氣體。
3. *Bac. cereus*——特殊平滑的、相當擴散的菌落,具有平的似粉狀的表面。
4. *Bac. mycoides*——產生菌絲狀的菌落。
5. *Bac. idosus*——形成薄膜狀的菌落,用接種針(Препаровальная игла)能自洋菜培養基表面取下該形的菌落。
6. *Bac. virgulus*——產生粘液狀略帶灰色的菌落。
7. *Bac. megatherium*——產生由特殊厚細胞組成的粘液狀菌落。
8. *Bac. mesentericus*——菌落平常突出於培養基上,具有皺紋表面,不能發酵糖。
9. *Bac. subtilis*——與前者相似,然而能發酵碳水化合物並產生氣體。

正如觀察所指出,不同的土壤不僅像我們上面已說過的那樣,其芽孢桿菌的數量有區別。而且每一種土壤有一定種的芽孢細菌存在。總的來說,北方土壤中芽孢桿菌很貧乏,漸向南方即逐漸增多,對於每一個土壤地帶可以指出一定種類的芽孢桿菌專門的組合。例如,在泰加林下土壤中,以 *Bac. agglomeratus* 和 *Bac. asterasporus* 最多,還有 *Bac. cereus* 和不少量的其他細菌。在灰化土帶森林土壤中,有 *Bac. cereus*, *Bac. mycoides* 和 *Bac. virgulus* 存在。在較南方的土壤中,這些微生物實際上沒有,而有大量的 *Bac. idosus* 和 *Bac. megatherium*。在荒漠草原和草原土壤中,則有着 *Bac. mesentericus* 和 *Bac. subtilis* 的存在。

土壤的熟化使之趨近於類似較南方的土壤(見圖表1)。

所獲得的材料,總起來說明了各種不同土帶的土壤及其熟化變種的微生物的很大特異性。

這裏應當強調指出:不能把土壤帶簡單地理解為整齊地圍繞着地球的地帶。很明顯,在同一地帶內,由於受不同條件的影響,完全可能形成很不相同的土壤。與黑鈣土臨近的可能有鹼土、灰色森林土和其他土壤。我們可以證明,在細菌區系方面,這些地域上臨近的土壤之間有很大的區別。但是由於篇幅的關係,我們不能個別的來敘述。

圖表 1 不同類型土壤所特有的芽孢細菌

編 號	供 試 土 壤	細 菌 種 類							硝化过程强度
		<i>Bac. agglomeratus, Bac. asteroidesporus</i>	<i>Bac. cereus</i>	<i>Bac. mycoides</i>	<i>Bac. virgulus</i>	<i>Bac. idosus</i>	<i>Bac. megatherium</i>	<i>Bac. subtilis, Bac. mesentericus</i>	
1	苔原								过程受到抑制
	極地荒地.....	XXXXXX							
2	亞寒帶針葉林帶								过程受到抑制 尚可
	灰化土								
	荒地.....	XXXXXX	XXXXXX						
	耕地.....	XXXXXX	XXXXXX						过程受到抑制 尚可
3	森林-草甸帶								
	森林土壤.....		XXXXXX	XXXXXX					尚可 尚可
	草甸土壤								
	荒地.....		XXXXXX	XXXXXX					
	耕地.....			XXXXXX		XXXXXX	XXXXXX		高 高
4	草甸草原和草原 (北方地帶)								
	灰色森林土.....		XXXXXX	XXXXXX		XXXXXX			高 高
	耕地.....			XXXXXX		XXXXXX	XXXXXX		
5	草甸草原和草原 (南方地帶)								高 高
	荒地.....					XXXXXX	XXXXXX		
	耕地.....					XXXXXX	XXXXXX		
6	乾草原和荒漠草原								高 高
	荒地.....					XXXXXX	XXXXXX		
	耕地.....					XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX	
7	荒漠								高 高
	荒地.....					XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX	
	耕地.....					XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX	

註: XXXXXX 表示可以作为該种土壤特徵而數量較少的菌种。

||||| 表示大量存在的菌种。

其他菌种在每种土壤中都可能少量存在。

這裏產生这样一个問題: 能否用任何原因來解釋在一定類型的土壤中某些芽孢桿菌的繁殖呢? 我們对这一問題的回答是完全肯定的。上述芽孢細菌生理方面的研究以及所進行的典型實驗 (модельные опыты), 使我們能够確定: 一些芽孢桿菌, 如 *Bac. agglomeratus*, *Bac. cereus* 和 *Bac. mycoides*, 不能利用礦質态氮作为氮素营养, 而只能利用含氮的有机化合物。其他一些芽孢桿菌, 如 *Bac. idosus*, *Bac. megatherium* 和 *Bac. mesentericus* 能很好地同化銨鹽和硝酸鹽。由此可知, 第一類細菌較適於存在在礦化过

發展較弱的土壤中，因而在北方土壤中它們佔優勢。同時，第二類微生物的代表者的發育能力與硝化作用強度之間有着密切的關係，也就不足為奇了（表 3）。

上面我們所指出的各組細菌在土壤中的生活力，也是取決於其生理特點的。例如 *Bac. subtilis* 和 *Bac. mesentericus* 的酶系統比起其他芽孢桿菌要強得多，在礦化過程進行得較強烈而且土壤中存有難以吸收的有機物質（如在灰鈣土中）的地方，它們在繁殖方面有着明顯的優點。顯然，在一定土壤類型中，其他菌種繁殖事實的解釋也將可作為非常具體的生理基礎。

根據圖表 1 的資料，應當指出，某些細菌（*Bac. idosus*, *Bac. megatherium* 等）在土壤中的繁殖力與硝化過程的發展情況有着密切的關係。硝化過程只有在這些細菌繁殖的土壤中才進行得強烈。

氨化過程和硝化過程的強度，決定着某些纖維分解微生物類在土壤中的繁殖，這些微生物主要需要各種礦質態氮。

除去許多細菌外，很多真菌也能分解纖維。按其對於基質的要求，特別是對於可給態氮儲量的要求，各種纖維分解微生物，有着顯著的差別。其中 *Dematium* 屬的真菌不太苛求。所以這些微生物在有效化過程發展較弱的北方土壤中佔優勢。*Chaetomium*, *Fusarium* 等分解纖維的真菌，對氮的需要量較高。細菌類組對可給態氮的需要量比真菌還要高。因此，在氮素平衡較好的土壤中（熟化的灰壤、黑鈣土、栗鈣土等）存在有大量的粘液菌（*Polysporium* 和 *Mycococcus*），而當環境條件進一步獲得改善時，則會出現弧菌（*Cellvibrio*）和 *Cytophaga* 屬的粘液菌。土壤的熟化，在很大程度上表現在土壤的總氮量（азотный фонд）及其纖維微生物的組成上。

正如我們的研究所證明，某些細菌的生態學，乃是一系列因素的反映。例如固氮微生物 *Azotobacter chroococcum* 祇能生活於含有大量可給態磷的中性土壤中。同時，這種微生物也特別需要水分。因此，這種細菌一般在北方地帶只見於熟化土壤中，在南方未開墾的土壤中（黑鈣土、栗鈣土和灰鈣土），它們像是一種春天的短命植物，而在熟化的灌溉土壤中，則整個生長季節中都可遇到（E. H. 米舒斯金，1953）。

上面所提到的事實，當然只是一些片斷資料，遠不能反映出土壤微生物的全部的多样性。但是，這些事實可以在足夠程度上有力地證明，微生物能夠很好地反映出土壤層的特性。

各種土壤的放線菌和真菌

上面已經談到了用放線菌來確定土壤富饒性的一般規律，可以說，這些規律已為

И. А. 亞歷山大洛娃 (1950) 以及 А. К. 帕諾斯揚, В. Т. 屠曼涅揚 (1953) 的工作所証實。至於談到各種不同土壤中放線菌的種的組成, 那麼目前事實資料還不足, 尚難作出任何有根據的綜述。但是, 我們所有的一些資料也能說明, 土壤類型無疑地也表現在放線菌方面。譬如, 在我們領導下, 在研究垂直地帶性對土壤微生物的影響時, И. А. 丘拉科夫曾闡明了一些有意義的規律。他證明在較南方的土壤中放線菌種和變種的數目增多。在山地草甸土中佔優勢的放線菌可確定有五種, 在山地森林土達 14 種, 黑鈣土中達 18 種, 栗鈣土中達 22 種, 而在灰鈣土中則高達 30 種。有些放線菌, 在各種不同土壤中多多少少都能見到, 而另一些放線菌只在南方土帶的土壤中才大量存在。此外, 還有與一定土壤帶有較密切聯系的放線菌。

當然, 上述事實只能看作是初步的結果, 還需要加以確定。但是, 這些資料無疑地可以說明一些問題。

研究真菌生態學的人也有限, 在這些研究者中應當提到的有庫爾沙諾夫和施克里亞爾 (Л. И. Курсанов и Т. Н. Шкляр, 1938), 契阿斯土亨和尼科拉也夫斯卡婭 (В. Я. Частухин и М. А. Николаевская, 1948), 哈拉布得 (Т. В. Халабуд, 1948), 普希金斯卡婭 (О. И. Пушкинская, 1953) 和西卓瓦 (Т. П. Сизова, 1953), 關於說明真菌和土壤類型相互關係的資料, 現在還在蒐集階段, 我想這樣說未必會有錯誤。但是, 現今根據私人的和文獻的資料, 我們完全可以認為, 真菌和土壤之間存在着相依的聯系。根據所蒐集的資料, 我們可以斷定, 在土壤中有著大量的低等真菌。其中佔優勢的有: *Penicillium*, *Aspergillus*, *Mucor*, *Rhizopus*, *Trichoderma*, *Fusarium*, *Chaetomium*, *Dematium*, *Alternaria* 等。

根據 Л. И. 庫爾沙諾夫 (1940) 的資料, 在南方土壤中有著很多不同的真菌種類。這些資料已為我們的觀察所証實。在北方土帶和南方土帶的很多土壤中存在大量的 *Penicillium* 真菌的孢子。這種斷定曾為很多分析方法所證明, 當然不會是錯誤的。所以, 我們認為某些研究者認為 *Penicillium* 只分佈於北方土帶的土壤中的意見是不正確的。但是, 可以同意這一點, 就是愈往南方, 土壤低等真菌中的 *Penicillium* 真菌孢子之百分比明顯的下降。在同一土帶的土壤中, 土壤的熟化和草本植物的生長就會減低 *Penicillium* 真菌屬的繁殖, 而相反, 在森林植物下的土壤中, *Penicillium* 真菌的數量就增加。

Penicillium 屬包括有極多的種。某些研究者曾試圖分析各種 *Penicillium* 真菌在各種不同土壤中的分佈。

О. И. 普希金斯卡婭在我們實驗室中所進行的研究證明: 在不同土壤氣候帶內, 不

僅 *Penicillium* 屬中各組(секция)的代表者的比例數發生變化,就是各組內部,真菌種的組成也發生變化。

再補充一點, O. И. 普希金斯卡婭的研究證明,在同一氣候帶的不同土壤中, *Penicillium* 真菌屬之種的組成也很不相同。這一點從表 3 看得很明顯。表 3 摘自 O. И. 普希金斯卡婭關於切立曼諾夫施林區(靠近沃龍涅州的波利索格列斯克市)土壤的研究著作。這樣,就再一次提醒我們,不能簡單地來理解地帶性。

表 3 切立曼諾夫施林區土壤中之 *Penicillium* 屬真菌的組成的變化

編號	土 壤	下列各組之菌種的百分比			
		<i>Asymmetrica</i>	<i>Monover-ticillata</i>	<i>Bivertiallatata symmetrica</i>	<i>Polyverticillata</i>
1	黑 鈣 土	54	20	22	4
2	草 原 礫 土	21	50	29	—
3	森林殘餘礫土	8	56	36	—
4	暗灰色森林土	27	43	31	—

我們認為普希金斯卡婭的發現非常有趣,在生物動態較差的土壤中,以在生物化學上較不活躍的 *Penicillium* 的真菌種佔優勢。

下面將談到 *Aspergillus* 真菌屬,我們希望讀者能注意它。有這樣意見,認為在南方 *Aspergillus* 真菌屬排擠了 *Penicillium* 真菌屬,這種意見還沒有經實驗證明。但是,應當承認, *Aspergillus* 真菌屬的孢子數在南方土壤中(尤其是在栗鈣土和灰鈣土中)有着顯著地增加,可能這與吸附性陽離子組成的變化有關。例如土壤的鹽化度(солончаковость)對 *Penicillium* 屬有明顯的抑制作用,而對 *Aspergillus* 的繁殖,則有強烈的促進作用。

在白黴菌(муконовые грибы)的分佈上,也反映出一定的地帶性。如較喜溫性的 *Rhizopus* 屬在南方較多。一些 *Choanephora* 屬的白黴菌只能發現於灰鈣土中。

Fusarium 屬的真菌傾向於草本植物,在南方土壤的真菌羣落中顯著增多。在北方尤其是森林土壤中這種真菌就很少。

我們還可以舉出很多例子,但限於篇幅不再多舉了。但是,就所提出的材料也可以作出結論,就是土壤真菌和放線菌比細菌還能更好地反映出土壤的狀況。

B. Л. 奧美梁斯基(1924)在當時曾提出這樣意見,認為:在很多情況下,微生物比化學檢驗更能夠精確地測定土壤狀況。所提出的材料使我們發展了這種意見,並且肯定:土壤類型和狀況的微生物學指標目前就可以有效地用於實際工作中去。

結 論

1. 廣泛流傳的、認為土壤形成過程的方向與土壤微生物之間沒有明顯關係的這種意見，應當看作是錯誤的。

這種意見是基於土壤微生物不完善的分析方法所致，當深入地研究土壤微生物組和種的組成時，這種意見就不可能存在了。

2. 本文作者及其同事所進行的研究，證明 B. B. 道庫恰耶夫的地帶性規律可以用於土壤微生物界。一定的微生物只能在一定的土壤帶大量發育。

所得資料完全証實了 B. P. 威廉斯關於各種土壤中微生物組合的特異組成的意見，並使我們能夠找出土壤年齡的微生物學指標。

3. 所進行的工作使我們能夠明確利用新鮮有機殘餘物和土壤本身所特有的有機物質的微生物組類。根據微生物各組的相互關係和其中微生物種的統計，我們可以判斷土壤形成過程的方向和土壤的目前狀況。

4. 真實資料證明，目前微生物學診斷方法，可以用於解決土壤學和農學方面的一些問題。

ЗАКОН ЗОНАЛЬНОСТИ И УЧЕНИЕ О МИКРОБНЫХ ПОЧВЫ

Е. Н. Мишустина

(Академия Наук СССР)

ОСНОВНЫЕ ГРУППЫ ПОЧВЕННОГО МИКРОНАСЕЛЕНИЯ И ИХ РОЛЬ

В ПРЕВРАЩЕНИЯХ ОРГАНИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ

Основоположники научного почвоведения—В. В. Докучаев, П. А. Костычев и В. Р. Вильямс глубоко связывали жизнь почвенного слоя с деятельностью микроскопических существ, населяющих почву.

Провода их установок была более им наглядно подтверждена серией последующих блестящих исследований, выполненных микробиологами СССР. Здесь стоит хотя бы упомянуть о работах С. И. Виноградского, В. Л. Онеянского, С. П. Костычева, Б. Л. Исаченко и Н. Г. Холодного, доказавших огромную роль микроорганизмов в большинстве почвенных процессов.

Хотя В. Р. Вильямсом и были высказаны общие соображения о составе микробных группировок разных почв, но данный вопрос до последнего времени серьезно не разрабатывался. Более того вопреки общебиологическим закономерностям микробиологи утверждали, что микронаселение различных типов почв и их культурных вариантов принципиально тождественно и отличается лишь количественно.

Работа, проведенная нами за последние годы с Института Микробиологии АН СССР заставляет нас утверждать, что микронаселение различных почв не менее специфично, чем их высшая природная растительность. Это открывает новые перспективы для микробиологической диагностики типа и состояния почвы.

Ниже мы кратко излагаем итоги нашей работы.

В составе сапрофитного микроскопического населения почвы наиболее многочисленны бактерии и актиномицеты. Значительно уступают им по числу низшие грибы. Тем не менее они все же составляют постоянный компонент микробного населения почвы. О высших грибах, в основном свойственным лесным почвам, мы в данной работе говорить не будем. Совершенно очевидно, что вышеотмеченные микроорганизмы представлены большим числом физиологических групп и видов. Практически вряд ли возможно познать все это разнообразие, так как сложность определения вида у микроорганизмов делает невыполнимой подобную задачу. Поэтому мы идем по пути установления роли в почве отдельных, наиболее важных групп микроорганизмов и входящих в них доминантных видов. Как мы увидим ниже, при современном состоянии наших знаний и микронаселении почвы, подобный подход вполне себя оправдывает.

Остановимся прежде всего на выяснении роли отдельных больших систематических

групп почвенных микробов в превращении органических соединений. Наш обзор начнем с бактерий. Среди них богато представлены аммонификаторы, значительная часть которых может также разлагать моно-дисахариды, а иногда крахмал, пектин и другие органические соединения. Некоторые аммонификаторы, при наличии соответствующих условий, восстанавливают нитраты и сульфаты.

Ряд наблюдений (Е. Н. Мишустин и А. Г. Тимофеева, 1944; Н. А. Красильников и Н. И. Никитина, 1945 и др.) позволяет сделать вывод, что в первой фазе распада органических остатков доминирующее значение играют неспороносные бактерии. Они менее требовательны к составу субстрата и более быстро размножаются. Не исключена возможность, что последняя особенность способствует первоначальному захвату ими разлагающегося органического субстрата. Неспороносные бактерии составляют также основную массу микрофлоры ризосферы растений (Н. А. Красильников, 1941).

Более позднее массовое развитие спороносных аммонификаторов (бацилл) на подвергающихся распаду остатках, очевидно, может быть также объяснено тем, что бациллы имеют мощный ферментативный аппарат, позволяющий им использовать вещества, недоступные спороносным бактериям. Работами А. Г. Тимофеевой (1952) доказано, что бациллы значительно лучше размножаются на средах, содержащих в качестве источника питания белковые вещества. Так как в почву поступают преимущественно растительные остатки, не столь богатые белком, то доминирование на первых фазах их распада неспороносных бактерий не вызывает удивления. Постепенное обогащение субстрата белком микробного синтеза делает возможным успешный рост бацилл. Таким образом развитие одной микробной группировки подготавливает среду для существования новых микроорганизмов.

Только что отмеченные моменты заставляют признать, что во всех почвах в достаточной мере обильно должны быть представлены неспороносные аммонифицирующие бактерии. Это связывается с фактом неизбежного поступления в почву органических остатков. Однако, поскольку разные климатические условия определяют не одинаково быструю и глубокую их переработку, то можно ожидать, что разные почвы будут существенно отличаться друг от друга по богатству и видовому составу бацилл. Как мы увидим ниже, данное соображение вполне себя оправдывает.

Большую и весьма важную физиологическую группу представляют бактерии, разрушающие клетчатку. Последняя является наиболее существенным косвенным источником для формирования перегноя. Микробы разрушители клетчатки потребляют, в основном, минеральные формы азота и их видовой состав зависит от энергии мобилизационных процессов, протекающих в почве.

Только что перечисленные нами группы микроорганизмов размножаются при доступе воздуха. Как известно, В. Р. Вильямс в своем учении большое значение придавал ана-

вробным бактериям. Возникает вопрос, какие же микробы входят в последнюю группировку и не игнорируем ли мы ее при обычно принятом методе анализа? Наши наблюдения позволяют заключить, что из числа почвенных бактерий, способных развиваться без доступа воздуха около 85—90% падает на обычные сапрофитные формы (*Bact. fluorescens*, *Bac. cereus*, *Bac. subtilis* и т. д.). Таким образом, даже без дополнительного специального учета анаэробов мы учитываем основную массу бактерий, могущих жить без доступа кислорода. Как следует из сказанного, они принадлежат к факультативным анаэробам. Конечно, анализ общего числа и видового состава специфических анаэробов позволит значительно расширить наши представления о почвенном микронаселении, но он редко производится в силу своей крайней трудоемкости.

Деятельность аммонифицирующих микроорганизмов определяет не только существование в почве тех или иных целлюлозоразлагающих, но и многих других микроорганизмов. В частности, нитрифицирующие бактерии используют в качестве источника азотного питания и энергетического материала соединения аммония, продуцируемые аммонификаторами. Поэтому неудивительно, что энергия нитрификационного процесса стоит в прямой зависимости от развития и деятельности сапрофитных бактерий. Вполне понятно также и то, что численное возрастание бациллярного населения почвы коррелятивно связано с усилением нитрификационного процесса.

Как мы уже отмечали, помимо бактерий, в почве богато представлены актиномицеты. Исследователи, изучавшие данные микроорганизмы, приходят к выводу, что большинство актиномицетов способны разлагать соединения, недоступные основной массе бактерий и грибов (Н. А. Красильников, 1938; Т. А. Таусон, 1950 и др.). Ферментативный аппарат их клетки значительно более силен, чем даже у споровых бактерий. Очевидно многие актиномицеты принимают участие в минерализации почвенного перегноя (Виноградский, 1952; Кудрина, 1951, и др.).

Только что сделанные замечания позволяют, исходя из физиологических особенностей актиномицетов, ожидать увеличения их числа в почвах более южной зоны. С изложенным вполне согласуется и тот факт, что в ризосфере вегетирующих растений, где имеется хорошо ассимилируемая пища, актиномицеты не развиваются.

Роль третьей из отмеченных нами группы микронаселения почвы—низших грибов—на отдельных стадиях процесса минерализации органических веществ изучена более, чем поверхностно. Тем не менее, исходя из собственных наблюдений и опытов Т. Мартина с сотрудниками (Т. Martin, D. Anderson and R. Goates, 1942) можно сделать заключение, что массовое развитие грибов имеет место на первых фазах разрушения органических соединений. Большая устойчивость низших грибов к низкому значению рН среды приводит к относительно лучшему, по сравнению с другими микроорганизмами, их развитию в кислых почвах.

Разобранная нами схема последовательности развития отдельных групп микробов на органических остатках в основном базируется на отношениях метаболического порядка. Вместе с тем нам хорошо известно, что в мире микробов широко распространено явление межвидового антагонизма. Оно, конечно, накладывает свой отпечаток на особенности создающихся в тех или иных почвах микробных ценозов.

В настоящем докладе мы не можем останавливаться на вопросе о роли отдельных групп микробов в образовании перегноя и отсылаем читателей к соответствующим работам (М. М. Кононова, 1951; Е. Н. Мипустин, 1951, и др.).

СООТНОШЕНИЕ ОСНОВНЫХ ГРУПП МИКРООРГАНИЗМОВ

В ПОЧВАХ РАЗНЫХ ТИПОВ

После сделанных пояснений общего характера, ниже мы приводим оригинальный материал, характеризующий состав микрофлоры разных почв.

Общезвестная условность принятых методов микробиологического анализа заставляет приводимые цифры расценивать не как величины абсолютно точного порядка, а как показатели известных тенденций к изменению в ту или иную сторону определенных групп почвенного микронаселения.

Ниже приведены средние данные для большого числа почв разных зон. Большинство из этих почв исследовалось в течение вегетационного периода многократно. Совершенно очевидно однако, что давать в докладе все аналитические материалы невозможно. К тому же нас в данном случае интересует выяснение лишь тенденций общего характера.

Конечно, средние цифры нивелируют влияние ряда частных моментов, как типа растительности, богатства почв органическим веществом, степени окультуренности и т. д. Тем не менее при выявлении общих закономерностей мы считаем возможным отойти от анализа колебаний, имеющих место внутри почвенного типа.

Из данных нижеприводимой таблицы 1 можно сделать некоторые, в достаточной степени четкие выводы. Так, хорошо видно, что общая обсемененность почвы, учитываемыми микроорганизмами имеет тенденцию возрастать по мере движения с севера на юг. Это говорит о большем охвате жизнью ("биогенности") органического вещества почв южной зоны. Отмеченный показатель, тем не менее, весьма динамичен и сильно меняется в течение года. Поэтому он мало обрисовывает специфику почвенного типа. Еще менее показательным следует признать общее число бактериального населения почвы. Отсюда, между прочим, становятся понятными те пессимистические заключения, которые обычно делают микробиологи при попытках выявить на основе валового учета микроорганизмов и бактерий особенности почвенного типа.

Между тем определенную картину показывает содержание бациллярных форм. Если в северных почвах их численность не превышает нескольких десятков тысяч на 1 г

то постепенно с движением на юг, оно возрастает и достигает цифр миллионного порядка на ту же навеску почвы. Процентное содержание также резко возрастает в почвах более южной зоны. Аналогичная закономерность проявляется и с актиномицетным населением почвы.

Грибное население в разных почвенных типах меняется не столь резко. Тем не менее можно отметить, что в южных почвах удельный вес микроскопических грибов относительно уменьшается.

Из приведенных материалов следует, что окультуривание почв значительно усиливает их биогенность и приближает к почвам более южного ряда.

Таблица 1. Соотношение отдельных групп микроорганизмов в почвах разных типов

№ № п/п	Зоны	Почвы	Состояние почвы	Микроорганизмы, приходящиеся на 1 г/почвы (в тыс.)					% бактерий	% спор	% актиномицетов	% грибов
				Общее число микробов	Общее число бактерий	Из числа ба- ктерий спор	Актиномицетов	Грибы				
1	Тундра и тайга	Тундрово- глебовые и глебово-под- золистые	целинные	2140	2040	13	30	70	95.6	0.7	1.4	2.9
			окультуренные	4847	4750	27	84	13	98.0	0.6	1.6	0.4
2	Лесо-луго- вая	Подзолы и дерново-под- золистые	целинные	1086	970	130	90	26	89.3	12.0	8.1	2.7
			окультуренные	2620	1800	430	790	30	70.7	14.9	28.2	1.1
3	Луговая степь и степь	черноземы	целинные	3630	2300	750	1300	30	63.8	21.4	35.4	0.8
			окультуренные	4533	2940	1000	1570	23	64.4	24.5	35.1	0.5
4	Сухая степь	каштановые	целинные	3482	2260	690	1200	22	64.8	19.3	34.7	0.6
			окультуренные	6660	4540	1680	2100	20	67.6	23.0	32.0	0.3
5	Пустынная степь и пустыня	Бурые почвы и сероземы	целинные	4490	2920	770	1550	20	63.4	17.7	36.1	0.5
			окультуренные	7378	4980	1470	2380	18	66.1	19.8	33.6	0.3

Примечание: Общее число микробов вычислялось как сумма бактерий, актиномицетов и грибов.

Численность бактерий включается в общее число бактерий.

В следующей таблице 2 только что рассмотренные материалы перечислены на 1 г органического вещества почвы. Последнего рода перечисление считается нами полезным при сопоставлении характера микрофлоры разных почвенных типов в том случае, когда речь идет о сапрофитных микроорганизмах. Эти формы микроорганизмов связаны не со всей почвенной массой, а лишь с ее органическим веществом. При вычислении числа микробов, приходящихся на единицу органического вещества, мы определяем его био-

генность. Как видно, этот показатель заметно возрастает при постепенном движении к югу.

Таким образом, совокупность изложенного материала показывает, что перехода от севера к югу в составе микробного населения почвы устойчиво возрастает численный состав спорообразующих бактерий и актиномицетов. Это выявляется как в абсолютных, так и в относительных цифрах. Биогенность органического вещества также значительно увеличивается в южных почвах.

Таблица 2. Биогенность органического вещества разных почв

№ № п/п	Почвы	Состояние почв	Примерное число микроорганизмов (в тыс.), приходящихся на 1 г перегноя				
			Общее число микробов	Общее число бактерий	Из числа бактерий спор	Актино- мицетов	Грибов
1	Тундрово-глебовые и глебово-подзолистые	целинные	42800	40800	260	600	1400
		оккультуренные	96940	95000	540	1680	260
2	Подзолы и дерново- подзолистые	целинные	32580	29100	3900	2700	780
		оккультуренные	78600	54000	12900	23700	900
3	Черноземы	целинные	54450	34500	11250	19500	450
		оккультуренные	67995	44100	15000	23550	345
4	Каштановые	целинные	104460	67800	20700	36000	660
		оккультуренные	199800	136200	50400	63000	600
5	Бурые почвы и сероземы	целинные	224500	146000	38500	77500	1000
		оккультуренные	368900	249000	73500	119000	900

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОГО СОСТАВА БАКТЕРИИ В РАЗНЫХ ПОЧВАХ

Как уже отмечалось в ризосфере растений и на их разлагающихся остатках в основном размножаются неспороносные сапрофитные бактерии. Работами Н. А. Красильникова (1941) и других исследователей с достаточной убедительностью показано, что у отдельных растений, наряду с широко распространенными видами бактерий, размножаются специфические их виды, свойственные ограниченному числу представителей растительного царства. Так, например, в ризосфере растений в значительном числе встречаются *Bact. herbicola aureum* виды *Rhizobium*, *Azotobacter* и ряд других микроорганизмов, совсем не растущих или плохо размножающихся в зоне корня других растений.

Исходя из отмеченного факта следует ожидать, что видовой состав неспороносных бактерий разных почв и даже однотипных почв, но занятых разной растительностью, может несколько отличаться. Однако трудность диагностики неспороносных бактерий не позволяет пока с достаточной точностью увязать факт существования в почве отдельных видов этих микроорганизмов с развитием определенной растительности. Нам известно

лишь, что во всех почвах богато представлены роды *Bacterium*, *Pseudomonas* и *Mycobacterium*, отдельные виды которых развиваются в ризосфере различных растений и на разлагающихся органических остатках.

Совершенно очевидно, что бактериальный состав ризосферы растительности должен в дальнейшем детально изучаться.

Четкие результаты по вопросу о влиянии типа почвы на состав микробного населения нами были получены при работе со спороносными бактериями, т. е. группой микроорганизмов, связанной с переработкой более трансформированного органического вещества почвы.

За ряд последних лет мы имели возможность проанализировать микрофлору весьма большого набора почв, начиная с крайнего Севера, и кончая субтропической зоной. На основе знакомства с бациллярным составом этих почв мы можем заключить, что наиболее часто здесь обнаруживаются сравнительно ограниченное количество видов спороносных бактерий.

К доминантным спорообразующим бактериям почвы могут быть отнесены следующие виды:

1. *Bac. agglomeratus*—дающий относительно небольшие сероватые, иногда с зеленоватым отливом колонии. Бродильной способностью не обладают.

2. *Bac. asterasporus*—вид, схожий с предыдущим, но сбраживающий сахара с газообразованием.

3. *Bac. cereus*—характеризующийся плоскими, относительно диффузными колониями, с ровной как бы мучнистой поверхностью.

4. *Bac. mycoiles*—вид, дающий мицелиевидные колонии.

5. *Bac. ilovus*—бактерии, сформированные колонии которых имеют пленчатую форму. С помощью препаровальной иглы можно снять колонию подобной формы с поверхности агаризованной среды.

6. *Bac. virgulus*—образующий слизистые сероватые.

7. *Bac. megatherium*—дающий слизистые колонии, состоящие из характерных толстых клеток.

8. *Bac. mesentericus*—с колониями, обычно выдающимися в среду и имеющими морщинистую поверхность. Сахара не сбраживает.

9. *Bac. subtilis*—вид, схожий с предыдущим, но ферментирующий углеводы с газообразованием.

Как показали произведенные наблюдения, почвы разных типов резко отличаются между собой не только по богатству бациллярным населением, о чем мы уже говорили выше. Каждый почвенный тип может быть охарактеризован наличием определенных видов спороносных бактерий. Вообще спектр бациллярных форм в северных почвах

Диаграмма 1. Формы спорообразующих бактерий, характерные для разных почв

№№ п/п	Исследованные почвы	Бактериальные виды							Энергия нитрификации
		<i>Bac. agglomeratus</i> , <i>Bac. asterosporus</i>	<i>Bac. cereus</i>	<i>Bac. mycoides</i>	<i>Bac. virgulus</i>	<i>Bac. idosus</i>	<i>Bac. megatherrum</i>	<i>Bac. subtilis</i> , <i>Bac. mesentericus</i>	
1	Тундра целинные арктические почвы	XXXXXX							Процесс подавлен.
2	Тайга целинные подзолистые почвы	XXXXXX	XXXXXX						Процесс подавлен.
	окультуренные почвы	XXXXXX	XXXXXX						Удовлетворительная
3	Лесо-луговая зона лесные почвы		XXXXXX	XXXXXX					Процесс подавлен.
	луговые целинные почвы		XXXXXX	XXXXXX					Удовлетворительная
	окультуренные почвы			XXXXXX		XXXXXX	XXXXXX		„
4	Луговая степь и степь (северная зона) серые лесные почвы		XXXXXX	XXXXXX		XXXXXX			Высокая
	окультуренные почвы			XXXXXX		XXXXXX	XXXXXX		„
5	Луговая степь и степь (южная зона) целинные почвы ...					XXXXXX	XXXXXX		Высокая
	окультуренные почвы					XXXXXX	XXXXXX		„
6	Сухая и пустынная степь целинные почвы ...					XXXXXX	XXXXXX		Высокая
	окультуренные почвы					XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX	„
7	Пустыня целинные почвы ...					XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX	Высокая
	окультуренные почвы					XXXXXX	XXXXXX	XXXXXX	„

Примечание: Остальные виды бактерий могут быть встретить в каждой почве, но в малом числе.

крайне беден и постепенно увеличивается по направлению к югу. Для каждой почвенной зоны может быть намечено специфическое сочетание определенных видов бактерий. Так, в почвах тайги явно доминирует *Bac. agglomeratus* и *Bac. asterosporus*, а в тайге к нему присоединяется *Bac. cereus* и в небольшом количестве некоторые другие бактерии. Для лесных почв подзолистой зоны характерно присутствие *Bac. cereus*, *Bac. mycoides*

и *Bac. virgulus*. В более южных почвах данные микроорганизмы практически исчезают, но в большом числе появляются *Bac. idosus* и *Bac. megatherium*. Для почв пустынной степи и степи характерно наличие группировки *Bac. mesentericus* и *Bac. subtilis*.

Окультивирование почвы делает ее схожей с почвами более южного ряда (см. диаграмму 1).

Полученный материал, в целом говорит о большой специфичности бациллярного населения отдельных зонально расположенных почв и их культурных вариантов.

Здесь следует подчеркнуть, что почвенные зоны не следует упрощенно понимать как пояса, аккуратно опоясывающие земной шар. Совершенно очевидно, что в одной и той же зоне под влиянием разных условий могут создаваться далеко не тождественные почвы. Рядом с черноземом могут быть расположены солонцы, серые лесные почвы и т. д. Мы могли бы показать, что эти, территориально близкорасположенные, почвы весьма резко отличаются по своей бактериальной флоре. Однако недостаток места не позволяет нам углубляться в частности.

Возникает вопрос, может ли быть как нибудь объяснено размножение тех или иных бацилл в определенных почвенных типах. На это можно ответить вполне положительно. Изучение физиологии отмеченных выше спороносных бактерий и постановка модельных опытов позволили установить, что некоторые бациллы, как например, *Bac. agglomeratus*, *Bac. cereus* и *Bac. mycoides* не используют в качестве азотного питания минеральный азот и могут питаться лишь органическими азотсодержащими соединениями. Другие же бациллы, как *Bac. idosus*, *Bac. megatherium* и *Bac. mesentericus* прекрасно ассимилируют аммиачные и нитратные соли. Отсюда становится понятным, что первая группа микробов оказывается более конкурентоспособной в почвах со слабо развитым минерализационным процессом и поэтому доминирует в северных почвах. Неудивительно также и то, что энергия развития представителей второй группы микроорганизмов коррелятивно связана с энергией нитрификации (см. таблицу 3).

Жизнеспособность в почве отдельных видов отмеченных нами групп бактерий в свою очередь, очевидно, определяется их физиологическими свойствами. Так, у *Bac. subtilis* и *Bac. mesentericus* ферментативный аппарат значительно более мощен, чем у других бациллярных форм и там, где процесс минерализации проходит энергичнее и в почве остаются запасы трудно усвояемых органических веществ (например, в сероземах), эти виды получают явные преимущества для размножения. Очевидно, под вполне конкретную физиологическую основу может быть в дальнейшем подведено объяснение факта размножения и других видов бактерий в определенных почвенных типах.

Из данных диаграммы 1 следует, что размножение в почве некоторых бациллярных форм (*Bac. idosus*, *Bac. megatherium* и т. д.) коррелятивно связано с развитием нитрификационного процесса. Последний энергично протекает лишь в тех почвах, где раз-

множатся эти бактерии.

Энергия аммонификационного и нитрификационного процессов определяет размножение в почве определенных групп целлюлозоразрушающих микроорганизмов, потребляющих в основном минеральные формы азота.

Помимо ряда бактерий клетчатка может разрушаться многими грибами. По своей требовательности к субстрату, особенно к запасу доступного азота, отдельные виды целлюлозоразрушающих микроорганизмов в достаточной мере сильно различаются. Наиболее прихотливы из них грибы из рода *Dematium*. Поэтому они доминируют в северных почвах со слабо развитыми мобилизационными процессами. В более высоком уровне азотного питания нуждаются такие виды клетчатку разрушающих грибов, как *Chaetomium* и *Fusarium* и т.д. Бактериальная группировка оказывается еще более нуждающейся в доступном азоте, чем грибы. В силу отмеченного, в почвах с более благополучным азотным балансом (окультуренные подзолы, черноземы, каштановые почвы и т.д.) в значительном числе появляются миксобактерии (*Polyangium* и *Mycosaccus*), а при дальнейшем улучшении условий среды вибрионы (*Cellvibrio*) и миксобактерия из рода *Cytophaga*. Окультуривание почв резко сказывается на азотном фонде почвы и составе ее целлюлозных микроорганизмов.

Экология некоторых бактерий, как показали наши исследования, является отражением ряда факторов. Так, например, азотфиксирующий микроб *Azotobacter chroococcum* может жить лишь в нейтральных почвах, достаточно богатых запасами доступного фосфора. Вместе с тем, он крайне требователен к влаге. В силу отмеченного в северной зоне он, как правило, встречается лишь в окультуренных почвах, в целинных южных почвах (черноземах, каштановых почвах и сероземах) как весенний эфемер, а в окультуренных поливных в течение всего вегетационного периода (Е. Н. Мишустин, 1953).

Изложенные факты являются, конечно, отдельными фрагментами и далеко не полностью представляют все разнообразие микроскопического населения почвы. Однако, они в достаточной мере убедительно показывают, что микроорганизмы прекрасно отражают особенности почвенного слоя.

АКТИНОМИЦЕТНОЕ И ГРИБНОЕ НАСЕЛЕНИЕ РАЗНЫХ ПОЧВ

Общие закономерности, определяющие богатства почв актиномицетами были нами указаны выше. Можно считать, что они подтверждаются работами И. А. Александровой (1950), а также А. К. Паносян и В. Г. Туманян (1953). Что касается видового состава актиномицетов разных почв, то пока фактические данные здесь более, чем скромны и не позволяют сделать каких либо основательных обобщений. Тем не менее некоторые, имеющиеся в нашем распоряжении материалы, показывают, что тип почвы определенно сказывается на актиномицетном населении. Так, Ш. А. Чулаков, изучавший под нашим руководством влияние явления вертикальной зональности на состав микробного населения

почвы, выяснил ряд интересных закономерностей. Он показал, что в почвах более южного ряда увеличивается число видов и разновидностей актиномицетов. В горно-луговых почвах, например, как доминантные, могли быть установлены лишь 5 видов актиномицетов, в горно-лесных их число возросло до 11, а в черноземах до 18, в каштановых до 22 и в сероземах до 30.

Некоторые актиномицеты можно было обнаружить в более или менее значительном количестве в разных почвах. Другие виды актиномицетов встречаются в массовом количестве в почвах южной зоны. Имеются виды актиномицетов, более связанные с определенной почвенной зоной.

Конечно, только что отмеченные факты следует расценивать как предварительные и требующие уточнения, но они несомненно показательны.

Экология микроскопических грибов изучалась также весьма ограниченным числом исследователей, среди которых следует упомянуть Л. И. Курсанова и Т. Н. Шкляр (1938), В. Я. Частухина и М. А. Николаевскую (1948), Т. В. Халабуда (1948), О. И. Пушкинскую (1953) и Т. П. Сизову (1953). Вряд ли будет ошибкой сказать, что материал, рисующий взаимосвязь между грибным населением и типом почвы находится лишь в стадии накопления. Тем не менее и в данном случае на основании собственного и литературного материала мы можем вполне положительно высказаться о наличии здесь коррелятивных зависимостей.

Собранный материал позволяет заключить, что в почвах встречается довольно значительное число видов низших грибов. Как доминантные виды могут быть названы виды *Penicillium*, *Aspergillus*, *Mucor*, *Rhizopus*, *Trichoderma*, *Fusarium*, *Chaetomium*, *Dematium*, *Alternaria* и т. д.

По указаниям Л. И. Курсанова (1940), вполне подтверждаемых нашими наблюдениями, в южных почвах имеется большое видовое разнообразие грибов.

Большинстве почв как северной, так и южной зоны в наибольшем числе встречаются споры гриба *Penicillium*. Это заключение подтверждается рядом аналитических приемов и ошибочным считаться не может. Поэтому мнение некоторых исследователей о том, что вид *Penicillium* распространен в почве северной зоны мы считаем ошибочным. Тем не менее можно согласиться с тем, что по мере движения на юг, процентное содержание спор *Penicillium* заметно снижается среди низших грибов почвы. В почвенном покрове одной и той же зоны окультуривание и развитие травянистой растительности (залужение) приводит к ухудшению размножения грибов рода *Penicillium* и, наоборот, под лесной растительностью их численность увеличивается.

Род *Penicillium* имеет чрезвычайно большое число видов. Несколькими исследователями была сделана попытка проанализировать распространение отдельных секций и видов *Penicillium* в разных зонах.

Как показали исследования О. И. Пушкинской, проведенные в нашей лаборатории, в разных почвенно климатических зонах меняется не только численное соотношение представителей секций рода *Penicillium*, но и внутри секций наблюдается изменение видового состава.

Следует сделать и второе дополнение. Наблюдениями О. И. Пушкинской показано, что в разных почвах одной и той же климатической зоны состав видов грибов рода *Penicillium* далеко не тождественен. Это хорошо видно из таблицы 3, заимствованной из работы О. И. Пушкинской, проведенной с почвами Теллермановского лесничества (около гор. Борисоглебска, Воронежская область). Таким образом, еще раз надо напомнить, что понятие зональности нельзя упрощать.

Таблица 3. Изменение состава грибов рода *Penicillium* в почвах.

Теллермановского лесничества

№ № п/п	Почвы	% видов следующих секций			
		<i>Asymmetrica</i>	<i>Monoverticillata</i>	<i>Biverticillata symmetrica</i>	<i>Polyverticillata</i>
1	Чернозем	54	20	22	4
2	Солонец остепненный	21	50	29	—
3	Солонец остаточный под лесом	8	56	36	—
4	Темносерая лесная почва	27	43	31	—

Исключительно интересно, по нашему мнению, наблюдение О. И. Пушкинской о том, что в почвах с более вялой биодинамикой преобладают биохимически менее активные виды рода *Penicillium*.

Задержим внимание читателей на роде *Aspergillus*. Существует мнение, что грибы данного рода на юге вытесняют представителей рода *Penicillium*. Это положение экспериментально не подтверждается. Однако следует признать достоверным факт заметного увеличения числа зародышей грибов рода *Aspergillus* в южных почвах (особенно в каштановых и сероземах). Возможно, что это связано с изменением состава поглощенных катионов, так как, например, солончаковость почв приводит к резкому подавлению грибов рода *Penicillium* и усиленному размножению *Aspergillus*.

Определенная зональность вырисовывается и в распространении мукоровых грибов. Так, например, более теплолюбивый род *Rhizopus* богаче представлен на юге. Некоторые мукоровые грибы из рода *Choanephora* могли быть нами обнаружены только в сероземных почвах.

Грибы из рода *Fusarium* определенно тяготеют к травянистой растительности и заметно усиливаются в грибном ценозе южных почв. Северные, особенно лесные почвы,

весьма бедны представителями данного рода.

Наши примеры могли бы быть продолжены, но они ограничиваются объемом статьи. Тем не менее уже приведенное позволяет сделать вывод, что грибное и актиномицетное микронаселение почвы не менее чутко отражают состояние почвы, чем бактерии.

В свое время В. Л. Омелянский (1924) выдвигал положение о том, что во многих случаях микроорганизмы могут точнее определять состояние объекта, чем химические исследования. Все изложенное нами позволяет продолжить эту мысль и утверждать, что микробиологическая индикация типа и состояния почвы может быть уже сейчас с успехом использована в практике.

ВЫВОДЫ

1. Распространенное мнение об отсутствии явно выраженной зависимости между направленностью почвообразовательного процесса и составом почвенной микрофлоры следует считать ошибочным.

Только что отмеченное мнение основывается на несовершенстве методики микробиологического анализа почвы и снимается при углубленном изучении группового и видового состава микроорганизмов почвы.

2. Исследования, проведенные автором работы и его сотрудниками, показали, что закон зональности В. В. Докучаева может быть распространен и на мир почвенных микробов, поскольку массовое развитие определенных микроорганизмов имеет место лишь в определенных почвенных зонах.

Полученные данные вполне подтверждают положение В. Р. Вильямса о специфическом составе микробных ассоциаций разных почв и позволяют найти микробиологические показатели возраста почвы.

3. Проведенные работы позволяют вычлнить микробные группировки, производящие переработку свежих органических остатков и органического вещества, свойственного самой почве. Основываясь на соотношении отдельных групп микроорганизмов и учете входящих в них видов, можно судить как о направленности почвообразовательного процесса, так и о текущем состоянии почвы.

4. Фактические материалы работы показывают, что уже в настоящее время методы микробиологической диагностики могут быть с успехом использованы при решении ряда задач в области почвоведения и агрономии.