

УДК 631.46

**ВЛИЯНИЕ НА БАКТЕРИАЛЬНЫЙ
ГИДРОЛИТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ГУМУСО-
АККУМУЛЯТИВНОГО ГОРИЗОНТА
ТЕХНОУРБАНОЗЕМА ПАССАЖА ЧЕРЕЗ
КИШЕЧНИК ДОЖДЕВОГО ЧЕРВЯ *APORRECTODEA
CALIGINOSA***

© 2018 г. О. А. Фролов*, А. В. Якушев**

*МГУ им. М.В. Ломоносова,
119991, Россия, Москва, Ленинские горы, 1*

* <https://orcid.org/0000-0001-6950-2269>, e-mail: 6.40.7.4@mail.ru

**<https://orcid.org/0000-0002-4058-2549>, e-mail: a_yakushev84@mail.ru

*Поступила в редакцию 30.03.2018, после доработки 14.09.2018,
принята к публикации 15.11.2018*

Изучены экофизиологические особенности транзитного (прошедшее через кишечную полость) бактериального гидролитического комплекса *Aporrectodea caliginosa*: проведено сравнение в почве и копролитах биоразнообразия, преобладающих экологических стратегии и физиологических состояний среди его членов. Исследование проводили комплексным структурно-функциональным методом, основанном на кинетическом анализе сукцессии инициированных гидролитических бактериальных сообществ, возникающих после инокуляции набора селективных жидких питательных сред суспензией исследуемых образцов. В инициированные сообщества помимо гидролитических микроорганизмов входят негидролитические бактерии-спутники (олиготрофы и копиотрофы). Рост инициированных бактериальных сообществ на восьми средах с биополимерами (хитине, целлюлозе, пектине, крахмале, ксилане, декстране 500, твине 20, казеине) измеряли по оптической плотности. Описывали его двумя кинетическими параметрами, применяемыми для описания чистых культур микроорганизмов: максимальная удельная скорость роста и начальное физиологическое состояние. По посеву из жидких питательных сред с полимерами на агаризованную среду определяли биоразнообразие инициированных сообществ. Ранговые распределения исследуемых показателей имели ненормальный характер, поэтому были использованы медианный и непараметрический дисперсионный анализы, а также непосредственный анализ ранговых распределений. Бактериальное сообщество копролитов приобретает большую устойчивость – видовой состав становится более

выровненным (индекс Бергера–Паркера, показывающий степень доминирования самого обильного вида, после пассажа уменьшается) и разнообразным (индекс Шеннона становится больше после пассажа). Гидролитический бактериальный комплекс активизируется при пассаже, так как увеличивается медианное значение начального физиологического состояния иницированных сообществ. В бактериальном блоке увеличивается доля быстрорастущих бактерий *r*-стратегов (на жидких средах с полимерами возрастает доля иницированных гидролитических ассоциации с большими значениями максимальной удельной скорости роста).

Ключевые слова: зоомикробные взаимодействия, кинетика роста, физиологическое состояние микроорганизмов, экологические стратегии микроорганизмов

DOI: 10.19047/0136-1694-2018-92-57-73

ВВЕДЕНИЕ

Почвенные животные и микроорганизмы влияют на плодородие почвы ([Звягинцев и др. 2005](#)). Это влияние часто реализуется через зоомикробные взаимодействия ([Byzov et al., 1993](#); [Bi et al., 2018](#)). В частности, почвенные животные в ассоциации с микроорганизмами в почве проводят трансформацию (минерализацию и гумификацию) органических остатков, в том числе и биополимеров ([Chang et al., 2016](#)), мобилизацию–иммобилизацию элементов питания ([Бызов, 2005](#)). От содержания и качества гумуса значительно зависит плодородие ([Hargitai, 1993](#)). Животные-сапрофаги измельчают, перемещают, перемешивают подстилку и переваривают ее совместно с кишечными микроорганизмами. В дальнейшем их экскременты трансформируются (“стареют”) под воздействием микробиологических, физических и химических процессов. В результате образуются гумусовые горизонты ([Bal, 1970](#)). Одним из востребованных и перспективных подходов к изучению вклада микробного комплекса в преобразование органических остатков в почве является оценка экофизиологических особенностей его членов: физиологического разнообразия, преобладающих физиологических состояний и экологических стратегий ([Благодатская, 2004](#); [Благодатская, 2008](#); [Córdova, 2018](#)). Подход основан на анализе кинетических характеристик микроорганизмов. Определение кинетики роста и построение моделей, описывающих его, востребовано в прикладных научных исследованиях, в медицинской и пищевой

промышленности, оценке экологического состояния окружающей среды ([Panikov, 2016](#); [Stanbury at al., 2017](#); [Atungulu at al., 2016](#); [Dev at al., 2016](#)). Проводятся исследования влияния на скорость роста микроорганизмов плотности биомассы ([AlSayed at al., 2017](#); [Krichen et al., 2018](#)), кислотности среды ([Akkermans, Van Impe, 2018](#)) и др. Экологические стратегии, преобладающие среди кишечных микроорганизмов, и их физиологическое состояние позволяют понять механизмы трансформации органического вещества в пищеварительной системе животных и зоомикробных взаимодействий.

Дождевые черви – одни из наиболее значимых для плодородия почвенных животных ([Huang, Xia, 2018](#); [Peigné at al., 2018](#); [Sanchez-Hernandez at al., 2018](#); [Sanchez-Hernandez, 2018](#)). Им посвящено множество работ по физиологии ([Laverack, 1963](#); [Satchell, 1983](#)), экологии ([Юрков и др., 2008](#); [Тихонов и др., 2011](#); [Кутовая, 2012](#); [Храмченкова и др., 2012](#)) и применению в сельском хозяйстве (вермикомпостирование) ([Бызов, Якушев, 2008](#)).

Цель исследования – изучение транзитного (полостного) бактериального комплекса кишечника *Aporrectodea caliginosa*: сравнение в почве и копролитах разнообразия бактериального комплекса, преобладающих среди его членов экологических стратегии и физиологических состояний.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В г. Москве на территории Ботанического сада МГУ им. М.В. Ломоносова на Воробьевых горах собрано 20 особей (15 ювенильных и 5 половозрелых) эврибионтных эндогеяных дождевых червей *Aporrectodea caliginosa*, определенных по специализированной литературе ([Всеволодова-Перель, 1997](#)). Черви содержались неделю в условиях лабораторного микрокосма при постоянной весовой влажности почвы 45% и температуре 25°C в образце (0.8 кг) гумусово-аккумулятивного горизонта техноурбанозема ([Розанова и др., 2016](#)), в котором они обитали в природе. Для получения экскрементов червей отмывали от почвы, помещали в чашку Петри и выдерживали сутки при температуре +10°. Количество бактерий на поверхности червей несопоставимо меньше, чем в копролитах, и их влиянием можно пренебречь. После этого копролиты собирали и анализировали одновременно с образцами почвы (корма).

Экофизиологическую характеристику бактериальных комплексов проводили комплексным структурно-функциональным

Таблица 1. Набор полимеров, использованных в селективных средах

Полимер	Происхождение	Доступность для разложения
Хитин	Животное и грибное	Трудно
Целлюлоза	Растительное	Трудно
Пектин	Растительное	Средне
Крахмал	Растительное	Средне
Ксилан	Растительное	Средне
Декстран 500	Бактериальное	Средне
Твин 20	Общее	Легко
Казеин	Общее	Легко

методом ([Якушев, 2015](#)). Поскольку исследовался ключевой для разложения органических остатков гидролитических бактериальный блок, то в качестве источника углерода в селективных питательных средах использовали полимеры (табл. 1).

Метод не исследует микроорганизмы на классических для почвенной микробиологии уровнях изучения: операционных таксономических единицах, целых сообществах или биохимических процессах, проводимых микробным комплексом. Он изучает не исследованные ранее, временно возникающие в микролокусе из пула ассоциации (смешанные культуры), которые непосредственно осуществляют большинство процессов в природе. В комплексном методе эти консорции микроорганизмов воссоздаются посредством создания инициированных сообществ в лабораторных микрокосмах после внесения суспензии исследуемого природного сообщества в набор селективных жидких питательных сред. При этом анализируются возникающие кинетические параметры сукцессионных изменений. Поскольку процесс происходит в более контролируемых условиях, чем в классических почвенных инициированных сообществах, то его можно представить как рост и отмирание смешанной периодической культуры, описываемой классическими кинетическими параметрами: микробным экономическим коэффициентом, максимальной удельной скоростью роста, метаболическим коэффициентом и т.д. В данной работе исследовали инициированные бактериальные сообщества, содержащие аэробные и

факультативно-анаэробные культивируемые микроорганизмы, использующие как трудно-, так и легкодоступные полимеры (филумы *Cytophaga-Flavibacterium-Bacteroides*, *Firmicutes*, *Proteobacteria*, *Actinobacteria*). В эти ассоциации входят не только гидролитические бактерии, но и их спутники, представленные как копитрофами, так и олиготрофами. Поведение инициированных гидролитических сообществ в лаг-фазе и фазе экспоненциального роста описывали уравнением комплексной модели периодической культуры ([Якушев, 2015](#)), которая для этих стадий роста идентична модели Н.С. Паникова ([1991](#), [1996](#)):

$$x(t) = x_0(1 - \rho_0 + \rho_0 e^{\mu_m t}),$$

где $x(t)$ – экспериментально установленная по оптической плотности концентрация клеток (кл./мл) в момент времени t (ч) в селективных жидких питательных средах; x_0 – экспериментально установленная концентрация клеток бактерий в момент инокуляции питательных сред почвенной суспензией (КОЕ/мл); μ_m – максимальная удельная скорость ассоциации на среде с полимером (ч⁻¹); ρ_0 – начальное физиологическое состояние растущей смешанной культуры, характеризующее физиологическое состояние бактерий еще в почве – на момент инокуляции ими питательной среды. Чем ρ_0 выше, тем активность бактерий выше.

Биоразнообразие бактерий в инициированных гидролитических сообществах, сформировавшихся на жидких средах с полимерами, определяли по индексам Бергера–Паркера и Шеннона, рассчитанным по данным встречаемости морфотипов бактерий на чашках Петри на среде “Rich” (разбавленной глюкозо-пептонно-дрожжевой среде). В результате получено по 7 индексов для инициированных сообществ из почвы и копролитов. Использование слабоселективной среды позволяет более полно учесть биоразнообразие инициированных гидролитических сообществ, чем высев на агаризованные варианты селективных сред, так как помимо гидролитических бактерий в данные сообщества входят копитрофные и олиготрофные негидролитические бактерии, не способные вырасти на среде с полимерами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распределения частот встречаемости значений индексов Шеннона и Бергера–Паркера иницированных гидrolитических бактериальных сообществ (табл. 2) имеет ненормальный характер (рис. 1). Поэтому информативно применить непараметрический статистический анализ. Медианный и непараметрический дисперсионный анализы не выявили достоверных различий в биоразнообразии иницированных сообществ на средах с биополимерами, возникших из природных сообществ почвы и экскрементов.

Таблица 2. Морфотипы выделенных бактериальных сообществ

Среда	Корм		копролиты	
	морфотип №	доля	морфотип №	доля
Крахмал	3	0.72	2	0.66
	4	0.26	4	0.30
	8	0.02	8	0.02
КМЦ	13	1	2	0.75
			9	0.25
Пектин	5	1	2	0.90
			10	0.08
			12	0.013
Ксилан	6	0.66	2	0.68
	11	0.3	4	0.06
			6	0.03
Казеин	1	0.61 0.38	8	0.20
			1	0.34
			2	0.13
Твин 20	2 8 9	0.10 0.21 0.68	3	0.52
			2	0.10
			3	0.45
			4	0.02
Декстран-500	2 7 8	0.86 0.03 0.38 0.05	8	0.37
			9	0.027
			2	0.091
			4	0.47
			6	0.11
	8	0.08		
	10	0.24		

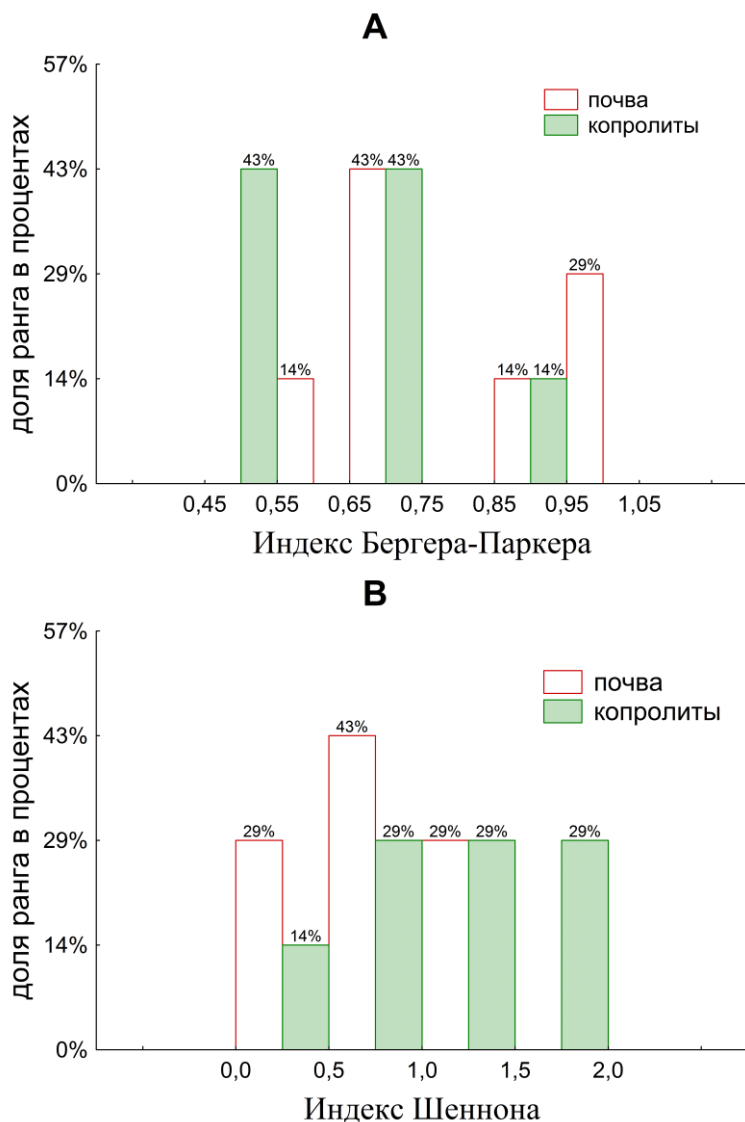


Рис. 1. Ранговое распределение частот встречаемости индексов биоразнообразия инициированных гидролитических сообществ (А – индекс Бергера–Паркера, В – индекс Шеннона).

Поэтому был проведен непосредственный анализ ранговых распределений выявивший тенденцию к смещению в ходе пассажа доли встречающихся значений индекса Шеннона в сторону больших значений и меньших значений по индексу Бергера–Паркера. Увеличение биоразнообразия иницированных сообществ указывает на увеличение биоразнообразия бактериального комплекса копролитов: видовой состав становится более выровненным и разнообразным, а следовательно и более устойчивым. Возможно, слабые величины эффектов связаны с тем, что почва уже была сильно переработана червями. Семь дней для этого вполне достаточно. И по сути, анализировались старые копролиты, смешанные с почвой, и свежие копролиты, собранные в чашке Петри.

Максимальная удельная скорость роста (μ_m) и начальное физиологическое состояние гидролитических ассоциаций (ρ_0) распределены не нормально (рис. 2). Поскольку данные не подчиняются закону нормального распределения, то для сравнения использовались медианный и непараметрический дисперсионный анализы.

Непараметрический однофакторный дисперсионный анализ на основании критерия Краскела—Уоллиса ($H(1, N = 80) = 13.9, p = 0.0002$) и медианный тест по критерию согласия Пирсона ($\chi^2 = 13.3, df = 1, p = 0.0003$) установили увеличение медианных значений ρ_0 для иницированных сообществ в ходе пассажа почвы через кишечник дождевого червя (рис. 3).

Эти анализы не выявили достоверных различий медианных значений μ_m . Поэтому был проведен анализ ранговых распределений (рис. 4). При пассаже почвы через кишечник увеличивается доля быстрорастущих бактерий в бактериальном сообществе копролитов (увеличивается доля класса со значениями μ_m от 0.05 до 0.1 с 23 до 38% и уменьшается доля класса 0–0.05 с 46 до 34%).

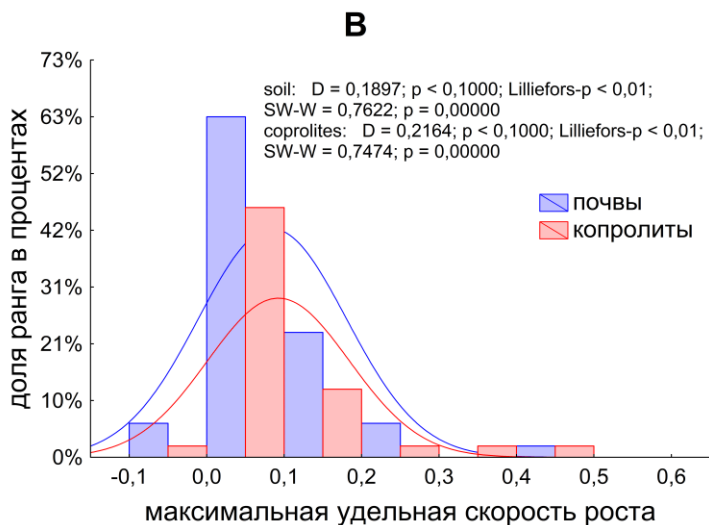
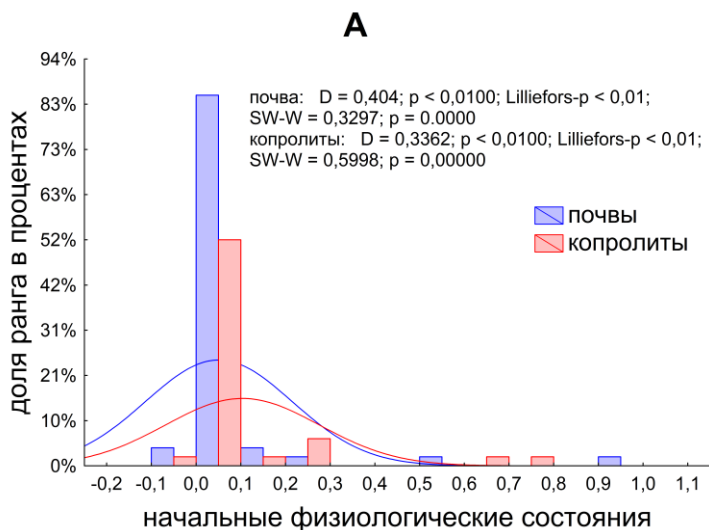


Рис. 2. Проверка на нормальность ранговых распределений (А – начальных физиологических состояний (безразмерная величина), В – максимальной удельной скорости роста (1/ч) инициированных гидролитических сообществ.

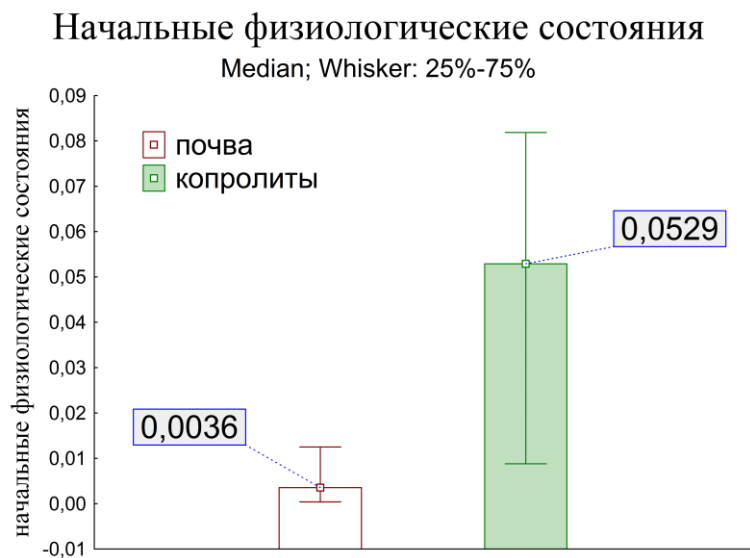


Рис. 3. Начальные физиологические состояния (медиана и квартили) иницированных гидролитических сообществ, сформировавшихся на жидких средах с полимерами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При пассаже через кишечник дождевого червя транзитный почвенный бактериальный гидролитический комплекс становится более устойчивым, более выровненным и разнообразным. Происходит его активизация – начальное физиологическое состояние иницированных гидролитических сообществ выше. Среди его членов увеличивается доля быстрорастущих бактерий *r*-стратегов: на жидких средах с полимерами доля быстрорастущих иницированных гидролитических ассоциации повышается.

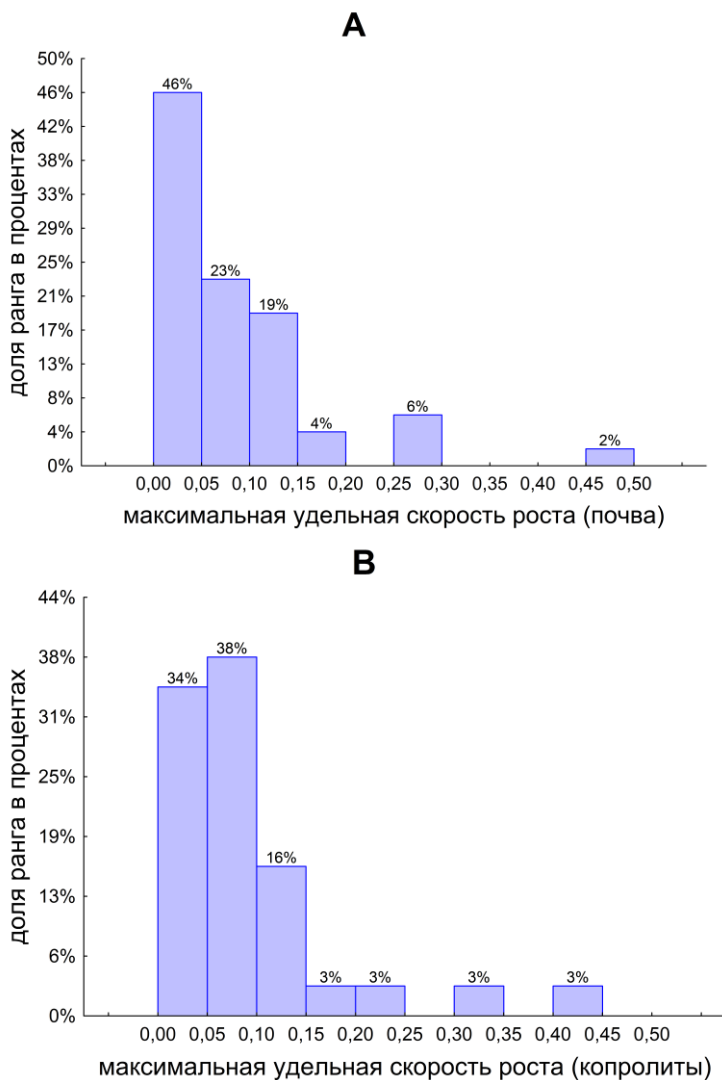


Рис. 4 Ранговые распределения частоты встречаемости максимальных удельных скоростей роста инициированных гидролитических бактериальных сообществ, сформировавшихся на средах с полимерами (А – почва, В – копролиты).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Благодатская Е.В., Ермолаев А.М., Мякшина Т.Н.* Экологические стратегии микробных сообществ почв под растениями луговых экосистем // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2004. № 6. С. 740–748.
2. *Благодатский С.А., Богомолова И.Н., Благодатская Е.В.* Микробная биомасса и кинетика роста микроорганизмов в черноземах при различном сельскохозяйственном использовании // Микробиология. 2008. Т. 77. № 1. С. 113–120.
3. *Бызов Б.А.* Зоомикробные взаимодействия в почве. М.: ГЕОС, 2005. 213 с.
4. *Бызов Б.А., Якушев А.В.,* Микробиологическая характеристика вермикомпостирования методом мультисубстратного тестирования // Почвоведение. 2008. № 11. С. 1381–1387 doi: 10.1134/S1064229308110112
5. *Всеволодова-Перель Т.С.* Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 102 с.
6. *Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М.* Биология почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2005. 445 с.
7. *Кутовая О.В.* Характеристика гумусовых веществ агродерново-подзолистой почвы и копролитов дождевых червей // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 2012. Вып. 69. С. 46–59.
16. *Розанова М.С., Прокофьева Т.В., Лысак Л.В., Рахлеева А.А.* Органическое вещество почв ботанического сада МГУ им. М.В. Ломоносова на Ленинских горах // Почвоведение. 2016. № 9. С. 1079-1092. doi: 10.7868/S0032180X16090124
8. *Паников Н. С.* Синтетическая хеоматная модель как средство описания сложного динамического поведения микроорганизмов // Микробиология. 1991. Т. 60. № 3. С. 431–441.
9. *Тихонов В.В., Бызов Б.А., Завгородняя Ю.А., Демин В.В.* Дождевые черви преобразователи структуры и биологической активности гуминовых кислот // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2011. № 1. С. 24–32. doi: 10.1134/S1062359010061032
10. *Храмченкова О., Веремеев В., Бачура Ю.* Водоросли почв и копролитов дождевых червей в луговых экосистемах // Наука и инновации. 2012. Т. 2. № 108.
11. *Юрков А.М., Чернов И.Ю., Тиунов А.В.* Влияние дождевых червей *lumbricus terrestris* на структуру дрожжевого сообщества лесной подстилки // Микробиология. 2008. Т. 77. № 1. С. 121–125. doi: 10.1134/S0026261708010153
12. *Якушев А.В.* Комплексный структурно-функциональный метод характеристики микробных популяций // Почвоведение. 2015. № 4. С. 429–446. doi: 10.7868/S0032180X15040115

13. *Akkermans S., Van Impe J.F.* Mechanistic modelling of the inhibitory effect of pH on microbial growth // *Food Microbiol.* 2018. T. 72. P. 214–219. doi: 10.1016/j.fm.2017.12.007
14. *AlSayed A., Fergala A., Eldyasti A.* Influence of biomass density and food to microorganisms ratio on the mixed culture type I methanotrophs enriched from activated sludge // *J. Environ. Sci.* 2017. doi: 10.1016/j.jes.2017.11.017
15. *Atungulu G.G., Thote S., Wilson S.* Storage of hybrid rough rice—Consideration of microbial growth kinetics and prediction models // *J. Stored Products Res.* 2016. T. 69. C. 235–244. doi: 10.1016/j.jspr.2016.09.003
16. *Bal L.* Morphological investigation in two moder-humus profiles and the role of the soil fauna in their genesis // *Geoderma.* 1970. T. 4. № 1. C. 5–36. doi: 10.1016/0016-7061(70)90030-3
17. *Bi Y.M., Tian G.L., Wang C., Zhang Y., Wang D.N., Zhang F.F., Sun Z.J.* Differential effects of two earthworm species on Fusarium wilt of strawberry // *Appl. Soil Ecology.* 2018. V. 126. P. 174–181. doi: 10.1016/j.apsoil.2018.02.024
18. *Byzov B.A., Thanh V.N., Babjeva I.P.* Interrelationships between yeasts and soil diplopods // *Soil Biol. Biochem.* 1993. T. 25. № 8. C. 1119–1126. doi: 10.1016/0038-0717(93)90160-D
19. *Chang C.H., Szlavecz K., Buyer J.S.* Species-specific effects of earthworms on microbial communities and the fate of litter-derived carbon // *Soil Biol. Biochem.* 2016. V. 100. P. 129–139. doi: 10.1016/j.soilbio.2016.06.004
20. *Córdova O. et al.* Influence of growth kinetics of microalgal cultures on biogas production // *Renewable Energy.* 2018. T. 122. C. 455–459. doi: 10.1016/j.renene.2018.01.125
21. *Dev S., Roy S., Bhattacharya J.* Understanding the performance of sulfate reducing bacteria based packed bed reactor by growth kinetics study and microbial profiling // *J. Environ. Management.* 2016. T. 177. C. 101–110. doi: 10.1016/j.jenvman.2016.03.049
22. *Hargitai L.* The role of organic matter content and humus quality in the maintenance of soil fertility and in environmental protection // *Landscape and Urban Planning.* 1993. T. 27. № 2–4. C. 161–167. doi: 10.1016/0169-2046(93)90044-E
23. *Huang G., Chen S., Dai C., Sun L., Sun W., Tang Y., Xiong F., He R., Ma H.* Effects of ultrasound on microbial growth and enzyme activity // *Ultrasonics Sonochemistry.* 2017. T. 37. C. 144–149. doi: 10.1016/j.ultsonch.2016.12.018
24. *Huang K., Xia H.* Role of earthworms' mucus in vermicomposting system: Biodegradation tests based on humification and microbial activity // *Sci. Total Environ.* 2018. V. 610. 703–708. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.08.104
25. *Krichen E., Harmand J., Torrijos M., Godon J.J., Bernet N., Rapaport A.* High biomass density promotes density-dependent microbial growth rate // *Biotechnol. Bioeng. J.* 2018. T. 130. C. 66–75. doi: 10.1016/j.bej.2017.11.017
26. *Laverack M.S.* *The Physiology of Earthworms.* N.Y.: Macmillan, 1963. 230 p.

27. *Laverack N.S.* Mechanistic mathematical models of microbial growth in bioreactors and in natural soils: explanation of complex phenomena // *Mathematics and Computers in Simulation*. 1996. Т. 42. № 2–3. С. 179–186. doi: 10.1016/0378-4754(95)00127-1
28. *Panikov N.S.* Kinetics of Microbial Processes, Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences. Elsevier, 2016. P. 1–19. doi: 10.1016/B978-0-12-409548-9.09733-5
29. *Peigne J., Vian J.F., Payet V., Saby N.P.* Soil fertility after 10 years of conservation tillage in organic farming // *Soil and Tillage Res.* 2018. V. 175. 194–204. doi: 10.1016/j.still.2017.09.008
30. *Sanchez-Hernandez J. C.* Biochar activation with exoenzymes induced by earthworms: A novel functional strategy for soil quality promotion // *J. Hazardous Materials*, 2018. V. 350. 136–143. doi: 10.1016/j.jhazmat.2018.02.019
31. *Sanchez-Hernandez J.C., del Pino J.N., Capowiez, Y., Mazzia C., Rault M.* Soil enzyme dynamics in chlorpyrifos-treated soils under the influence of earthworms // *Sci. Total Environ.* 2018. V. 612. P. 1407–1416. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.09.043
32. *Satchell J.E.* Earthworm microbiology // *Earthworm ecology from Darwin to vermiculture*. London, N.Y, 1983. P. 315–364. doi: 10.1007/978-94-009-5965-1
33. *Stanbury P.F., Whitaker A., Hall S.J.* Principles of Fermentation Technology. Elsevier, 2017 P. 21–74. doi: 10.1016/B978-0-08-099953-1.00002-8

THE IMPACT OF PASSAGE THROUGH THE INTESTINE OF THE EARTHWORM APORRECTODEA CALIGINOSA ON THE BACTERIAL COMMUNITY

O. A. Frolov*, A. V. Yakushev**

*Lomonosov Moscow State University,
Russia, 119991 Moscow, Leninskie Gory, 1*

* <https://orcid.org/0000-0001-6950-2269>, e-mail: 6.40.7.4@mail.ru

**<https://orcid.org/0000-0002-4058-2549> e-mail: a_yakushev84@mail.ru

Received 30.03.2018, Revised 14.09.2018, Accepted 15.11.2018

Ecophysiological features of the transit (passed through the intestinal lacune) bacterial hydrolytic complex *Aporrectodea caliginosa* were studied: a comparison of biodiversity was made in the soil and coprolites, the prevailing ecological strategy and physiological states among its members. The study was conducted by a complex structural and functional method based on the succession kinetic analysis of initiated hydrolytic bacterial communities that occur after the inoculation of a set of selective liquid nutrient media with a suspension of the test samples. In addition to hydrolytic microorganisms, non-hydrolytic bacterial satellites (oligotrophs and copyotrophs) are included in initiated communities. The

growth of initiated bacterial communities on eight media with biopolymers (chitin, cellulose, pectin, starch, xylan, dextran 500, tween 20, casein) was measured by optical density. It was described by two kinetic parameters used to describe the pure cultures of microorganisms: the maximum specific growth rate and the initial physiological state. The biodiversity of the initiated communities was determined according to the planting from liquid nutrient media with polymers on the agar medium. Rank distributions of the studied indicators were abnormal, therefore, median and nonparametric dispersion analyzes were used, as well as a direct analysis of rank distributions. The bacterial community from coprolites acquires greater sustainability - the species composition becomes more leveled (the Berger-Parker index, showing the degree of dominance of the most abundant species, decreases after the passage) and diverse (the Shannon index becomes higher after passage). The hydrolytic bacterial complex is activated at passage, as the median value of the initial physiological state of the initiated communities increases. In the bacterial block, the proportion of fast-growing bacteria of r-strategists increases (on liquid media with polymers, the share of initiated hydrolytic associations increases with large values of the maximum specific growth rate).

Keywords: zoomicrobial interactions, growth kinetics, physiological state of microorganisms, ecological strategies of microorganisms

REFERENCES

1. Akkermans S., Van Impe J.F. Mechanistic modelling of the inhibitory effect of pH on microbial growth, *Food Microbiology*, 2018, V. 72, pp. 214–219. doi: 10.1016/j.fm.2017.12.007
2. AlSayed A., Fergala A., Eldyasti A. Influence of biomass density and food to microorganisms ratio on the mixed culture type I methanotrophs enriched from activated sludge. *Journal of Environmental Sciences*, (2017). doi: 10.1016/j.jes.2017.11.017
3. Atungulu G.G., Thote S., Wilson S. Storage of hybrid rough rice—Consideration of microbial growth kinetics and prediction models, *Journal of Stored Products Research*, 2016, V. 69, pp. 235–244. doi: 10.1016/j.jspr.2016.09.003
4. Bal L. Morphological investigation in two moder-humus profiles and the role of the soil fauna in their genesis, *Geoderma*, 1970. V. 4(1), pp. 5–36. doi: 10.1016/0016-7061(70)90030-3
5. Bi Y.M., Tian G.L., Wang C., Zhang Y., Wang D.N., Zhang F.F., Sun Z.J. Differential effects of two earthworm species on Fusarium wilt of strawberry. *Applied Soil Ecology*, 2018. V. 126, pp. 174–181. doi: 10.1016/j.apsoil.2018.02.024
6. Blagodatskaya E.V., Ermolaev A.M., Myakshina T.N. Ecological Strategies of Soil Microbial Communities under Plants of Meadow Ecosystems, *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*, 31(6), 620–627, (2004). doi: 10.1023/B:BIBU.0000049735.79628.7d

7. Blagodatskii S.A., Bogomolova I.N., Blagodatskaya E.V. Microbial biomass and growth kinetics of microorganisms in chernozem soils under different land use modes, *Microbiology*, 2008, V. 77 (1), pp. 99–106. doi: 10.1134/S0026261708010141
8. Byzov B.A. *Zoomicrobial interactions in soil*, Moscow, GEOS Publ., 2005. 214 p. (in Russian)
9. Byzov B.A., Thanh V.N., Babjeva I.P. Interrelationships between yeasts and soil diplopods, *Soil Biology and Biochemistry*, 1993. V. 25 (8), pp. 1119–1126. doi: 10.1016/0038-0717(93)90160-D
10. Chang C.H., Szlavecz, K., Buyer J.S. Species-specific effects of earthworms on microbial communities and the fate of litter-derived carbon. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, V. 100, pp. 129–139. doi: 10.1016/j.soilbio.2016.06.004
11. Córdova O. et al. Influence of growth kinetics of microalgal cultures on biogas production, *Renewable Energy*, 2018, V. 122, pp. 455–459. doi: 10.1016/0378-4754(95)00127-1
12. Dev S., Roy S., Bhattacharya J. Understanding the performance of sulfate reducing bacteria based packed bed reactor by growth kinetics study and microbial profiling, *Journal of Environmental Management*, 2016, 177, 101–110. doi: 10.1016/j.jenvman.2016.03.049
13. Hargitai L. The role of organic matter content and humus quality in the maintenance of soil fertility and in environmental protection, *Landscape and Urban Planning*, 1993. V. 27(2–4), pp. 161–167. doi: 10.1016/0169-2046(93)90044-E
14. Hramchenkova O., Veremeev V., Bachura Y.U. Algae of soils and courses of rain wiles in meadow ecosystems, *Nauka i Innovacii*, 2012, T. 2, No 108.
15. Huang K., Xia H. Role of earthworms' mucus in vermicomposting system: Biodegradation tests based on humification and microbial activity, *Science of the Total Environment*, 2018. V. 610, pp. 703–708. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.08.104.
16. Huang, G., Chen S., Dai C., Sun L., Sun W., Tang Y., Xiong F., He R., Ma H., Effects of ultrasound on microbial growth and enzyme activity, *Ultrasonics Sonochemistry*, 2017, V. 37, pp. 144–149. doi: 10.1016/j.ultsonch.2016.12.018
17. Krichen E., Harmand J., Torrijos M., Godon J. J., Bernet N., Rapaport, A. High biomass density promotes density-dependent microbial growth rate, *Biochemical Engineering Journal*, 2018, V. 130, pp. 66–75. doi: 10.1016/j.bej.2017.11.017
18. Kutovaya O.V. Characterization of humus and coprolites of earthworms in agrosoddy podzolic soil, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2012, V. 69, pp. 46–59. (in Russian)
19. Laverack M.S. *The Physiology of Earthworms*, N.Y., Macmillan Publ., 1963, 230 p.
20. Panikov N.S. Mechanistic mathematical models of microbial growth in bioreactors and in natural soils: explanation of complex phenomena, *Mathematics and Computers in Simulation*, 1996, V. 42(2–3), pp. 179–186.
21. Panikov N.S. Kinetics of Microbial Processes, *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*, Elsevier, 2016, pp. 1–19. doi: 10.1016/B978-0-12-409548-9.09733-5
22. Panikov N.S. A synthetic chemostat model as a means of describing the complex dynamic behavior of microorganisms, *Microbiology*, 1991, V. 60(3), pp. 299–307. (in Russian)

23. Peigné J., Vian J. F., Payet V., Saby N. P. Soil fertility after 10 years of conservation tillage in organic farming. *Soil and Tillage Research*, 2018, V. 175, pp. 194–204. doi: 10.1016/j.still.2017.09.008
24. Rozanova M.S., Prokof'eva T.V., Lysak L.V., Rakhleeva A.A. Soil Organic Matter in the Moscow State University Botanical Garden on the Vorob'evy Hills, *Eurasian Soil Science*, 2016, V. 49 (9), pp. 1013–1025. doi: 10.1134/S106422931609012X
25. Sanchez-Hernandez J.C., del Pino J. N., Capowiez Y., Mazzia C., Rault M. Soil enzyme dynamics in chlorpyrifos-treated soils under the influence of earthworms. *Science of the Total Environment*, 2018, V. 612, pp. 1407–1416, doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.09.043
26. Sanchez-Hernandez J. C. Biochar activation with exoenzymes induced by earthworms: A novel functional strategy for soil quality promotion, *Journal of hazardous materials*, 2018, V. 350, pp. 136–143. doi: 10.1016/j.jhazmat.2018.02.019
27. Satchell J.E. Earthworm microbiology, Earthworm ecology from Darwin to vermiculture, London, N.Y., 1983, pp. 315–364. doi: 10.1007/978-94-009-5965-1
28. Stanbury P.F., Whitaker A., Hall S.J. *Principles of Fermentation Technology*, Elsevier, 2017, pp. 21–74. doi: 10.1016/B978-0-08-099953-1.00002-8
29. Vsevolodova-Perel T.S. *The earthworms of the fauna Russia: Cadastr and key*, Moscow, Nauka Publ., 1997, 102 p. (in Russian)
30. Tikhonov V.V., Byzov B.A., Zavgorodnyaya Y.A., Demin V.V. Earthworms as modifiers of the structure and biological activity of humic acids, *Biology bulletin*, 2011, V. 38, No. 1, pp. 17–24. doi: 10.1134/S1062359010061032
31. Yakushev A.V., Byzov B.A. Microbiological characterization of vermicomposts by the method of multisubstrate testing, *Eurasian Soil Science*, 2008, T. 41, No.11, pp. 1221–1227. doi: 10.1134/S1064229308110112
32. Yakushev A.V. Integral structural-functional method for characterizing microbial populations, *Eurasian Soil Science*, 2015, V. 48 (4), pp. 378–394. doi: 10.1134/S1064229315040110
33. Yurkov A.M., Chernov I.Y., Tiunov A.V. Influence of *Lumbricus terrestris* earthworms on the structure of the yeast community of forest litter, *Microbiology*, 2008, T. 77, No. 1, pp. 107–111. doi: 10.1134/S0026261708010153
34. Zvyagintsev D.G., Bab'eva I.P., Zenova G.M. *Biology of soils*, Moscow, 2005, 445 p. (in Russian)

Ссылки для цитирования

Фролов О. А., Якушев А. В. Влияние пассажи через кишечник дождевого червя *Aporrectodea caliginosa* на бактериальное сообщество // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 2018. Вып. 94. С. 57-73. doi: 10.19047/0136-1694-2018-94-57-73

For citation:

Frolov O. A., Yakushev A. V. The Impact of Passage through the Intestine of the Earthworm *Aporrectodea caliginosa* on the Bacterial Community, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2018, V. 94, pp. 57-73. doi:10.19047/0136-1694-2018-94-57-73