

РОЛЬ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ БАКТЕРИЙ И ГЛИНИСТЫХ МИНЕРАЛОВ В ПЕДОХИМИЧЕСКИХ ПРОЦЕССАХ

© 2023 г. Л. В. Переломов*

Тульский государственный педагогический университет им. Л.Н. Толстого,
проспект Ленина, 125, Тула, 300026 Россия

*e-mail: perelomov@rambler.ru

Поступила в редакцию 13.03.2023 г.

После доработки 28.04.2023 г.

Принята к публикации 03.05.2023 г.

В обзорной статье рассмотрены двусторонние взаимодействия между бактериями и глинистыми минералами и их влияние на химический состав и протекание химических процессов в почвах. Показано участие бактерий в выветривании, трансформации и синтезе новых глинистых минералов, что способствует изменению водоудерживающих свойств почв, обеспечению их плодородия, вносит вклад в круговорот нутриентов и загрязнителей. Описаны разнообразные процессы прямого и опосредованного влияния филлосиликатов на микробиологическую активность и микробное разнообразие в почвах и возможная биогеохимическая роль этих процессов. Очевидно, распространенность различных типов взаимодействий бактерий и глинистых минералов определяется Первым биогеохимическим принципом, сформулированным В.И. Вернадским.

Ключевые слова: микроорганизмы, иммобилизация бактерий на глинах, биологическое выветривание, трансформация и синтез глинистых минералов, средообразующая роль филлосиликатов

DOI: 10.31857/S0016752523100102, EDN: EAUCGQ

ВВЕДЕНИЕ

В биосфере разные по природе объекты и их системы существуют под влиянием общих биосферных процессов. На протяжении развития нашей планеты и жизни на ней происходит постоянная коэволюция живого и косного вещества, которые при взаимодействии не только изменяются сами, но и совместно формируют еще один вид вещества — биокосное вещество. Биокосное вещество одновременно является и продуктом взаимодействия, и новой средой, с характерными только для неё протекающими физическими, химическими, физико-химическими и биологическими процессами. “Биокосные естественные тела характерны для биосферы. Это закономерные структуры, состоящие из косных и живых тел одновременно (например, почвы), причем все их физико-химические свойства требуют, иногда очень больших, поправок, если при их исследовании не учтено проявление находящегося в них живого вещества” (Вернадский, 1980).

В своей статье “Об участии живого вещества в создании почв”, написанной в 1919 г. под Киевом, В.И. Вернадский рассматривает роль живого вещества в процессах, определяющих состав и свойства почв (Вернадский, 1992). Мы знаем, что под живым веществом Владимир Иванович по-

нимает “совокупность всех организмов, растительности и животных, в том числе человека”, тем не менее, указанные им формы воздействия живых организмов на почвообразовательные процессы в полной мере характерны и для микроорганизмов. Более того, подобные процессы происходили и на ранних стадиях развития биосферы, когда трофическая структура экосистем была представлена исключительно прокариотами. В.И. Вернадский выделяет следующие формы воздействия:

“Живое вещество действует массой и составом заключенного в нем вещества. Как таковое, оно составляет часть почвы или само, или же продукты его изменения, отмирающее и отмершее живое вещество.

Живое вещество обуславливает мелкоземистость почвы.

Оно изменяет ее структуру, благодаря разрыхляющей или цементирующей деятельности составляющих его организмов, или характеру продуктов их отмирания.

Оно непосредственно влияет на химические процессы, идущие в почвах, превращая их в процессы биохимические.

Оно вызывает чрезвычайное смешивание химических элементов в почве, являясь главным

фактором этого смещения, и этим обуславливается ход всех химических реакций, идущих в почве.

Оно приносит издалека вещество в состав почв, нарушая этим соотношение между почвой и подпочвой, действуя в этом отношении или само своей массой или влияя на этот процесс косвенно” (Вернадский, 1992).

Таким образом, свойства и функции природных и антропогенных биокосных систем (почв, грунтов, илов, биопленок (биофильмов) и др.) определяются живым веществом и его сложными взаимодействиями с окружающей средой, а также продуктами этих взаимодействий. Особая роль в биокосных системах принадлежит микроорганизмам, включая бактерии, поскольку они являются самыми распространенными представителями живого вещества, существуют на планете гораздо дольше, чем более крупные формы жизни, значительная часть их постоянно живет в непосредственном контакте с минеральными поверхностями (Cuadros, 2017). Глинистые минералы (слоистые алюмосиликаты) являются наиболее распространенными минералами кор выветривания и почв. Их высокая удельная поверхность делает эти минералы одними из важных реакционноспособных поверхностей в почвах. Огромный интерес представляют взаимодействия между филлосиликатами и бактериями и влияние этих взаимодействий на педохимические процессы. Эти взаимодействия могут быть самыми разнообразными (Stotzky, 1986; Cuadros, 2017; Li et al., 2019; Fomina, Skorochod, 2020 и др.), но, очевидно, не все из них достаточно широко распространены и имеют биосферное значение.

Взаимодействия между бактериями и глинистыми минералами являются двусторонними. С одной стороны, микроорганизмы оказывают значительное влияние на минералы, модифицируя их поверхность, участвуя в выветривании или, наоборот, внося вклад в осаждение и формирование новых минералов (Konhauser, Urrutia, 1999). В свою очередь минералы могут оказывать влияние на микробиологическую активность, причём как напрямую, так и опосредованно (Stotzky, 1986). Прямое воздействие сводится к непосредственному физическому взаимодействию поверхностей минералов и микроорганизмов. Опосредованное воздействие заключается в изменении минералами микросреды обитания микроорганизмов. Изменения минералами среды обитания могут заключаться в поддержании оптимального уровня влажности, питательных веществ, кислотности (Novitzky, 1986; van Loosdrecht et al., 1990), в адсорбции токсичных микробных метаболитов и загрязнителей, которые могут негативно влиять на жизнедеятельность микроорганизмов (Stotzky, 1986). В последние годы наблюдается возрастающий научный интерес к механизмам таких взаимодей-

ствий в связи с разработкой основанных на них технологий, таких как микробиологическая очистка глинистых минералов, их синтез и переработка, использование глин для адсорбции и удаления органических и неорганических загрязнителей в почвах и водах и др. (Li et al., 2019; Perelomov et al., 2021). В нашей работе будут рассмотрены вопросы взаимодействия бактерий и глинистых минералов в контексте их влияния на химические процессы в почвенных системах, а именно на элементарные почвенные химические процессы по системе С.А. Захарова (Захаров, 1927) или почвообразовательные микропроцессы в терминологии А.А. Роде (Роде, 2008).

ИММОБИЛИЗАЦИЯ БАКТЕРИЙ НА ГЛИНИСТЫХ МИНЕРАЛАХ

Около 99% всех бактерий в природе существуют в форме биопленок на различных этапах их развития (Dalton, March, 1998). Под биопленкой (биофильмом) понимают структурно организованное сообщество микроорганизмов, заключенное внутри полимерного матрикса, синтезированного членами сообщества, и прикрепленное к какой-либо поверхности (минеральной, органической, биологической) (Ильина, Романова, 2021). Таким образом, эмпирически установленным является факт, что бактерии предпочитают существовать прикрепленными на доступных поверхностях, а не в окружающей водной фазе в планктонной форме. Несмотря на очевидность этого факта, тонкие механизмы прикрепления микроорганизмов к поверхности минералов остаются недостаточно понятными.

Первоначально планктонные микробные клетки перемещаются из объема жидкости в приповерхностный (кондиционируемый поверхностью, граничный) слой жидкости либо физическими силами (такими как броуновское движение, силы Ван-дер-Ваальса, гравитационные силы, влияние поверхностного электростатического заряда и гидрофобных взаимодействий и др.) (Gottenbos et al., 2000), либо посредством бактериальных придатков, таких как жгутики. Возможно определенный вклад в это перемещение вносят хемотаксис и гаптотаксис (Kirov, 2003). На поверхности глинистых минералов могут адсорбироваться как нутриенты, так и токсичные вещества. Как указывает Стоцкий (1986) — минеральные поверхности не различают “хорошие” и “плохие” в отношении микроорганизмов адсорбаты. Поэтому хемотаксис, по видимому, не имеет большого значения в иммобилизации бактерий. Клетки, достигшие поверхности, могут обратно прикрепиться к ней. Многочисленные факторы, описывающие свойства поверхности, приповерхностной среды и бактериальной оболочки (доступная энергия, наличие функциональных групп, заряд, геометрия

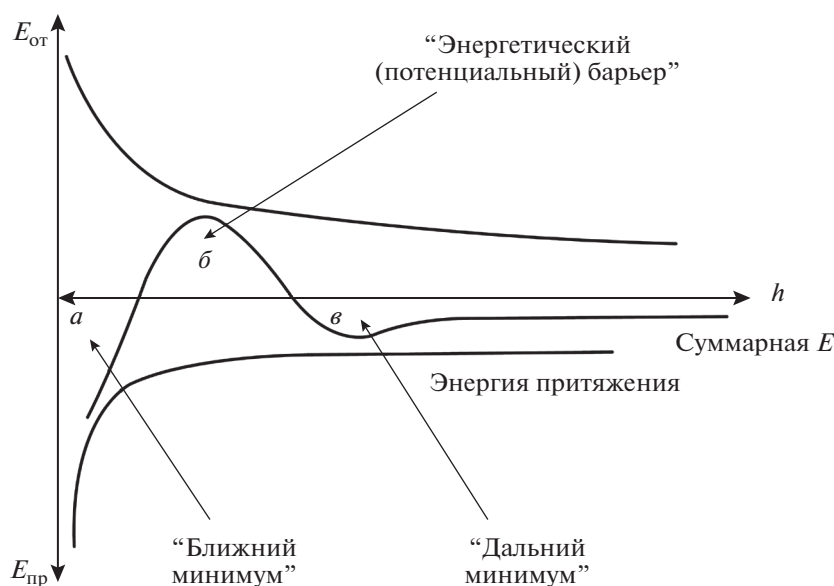


Рис. 1. Зависимость энергии парного взаимодействия частиц от расстояния между ними (по Молодкина, 2010). Участки: *a* — ближний энергетический минимум (на малых расстояниях — до 100 нм). Преобладают силы притяжения; *б* — потенциальный барьер отталкивания, энергетический максимум. Преобладают электростатические силы отталкивания. Высота барьера зависит от заряда поверхности и толщины диффузного слоя; *в* — дальний энергетический минимум (на относительно больших расстояниях — около 1000 нм). Преобладают силы притяжения.

поверхности, температура, давление и др.) являются локальными переменными, которые влияют на бактериальную адгезию (Garret et al., 2008).

Для описания физико-химических взаимодействий микроорганизмов с поверхностью почвенных частиц часто используется теория Дерягина—Ландау—Фервея—Овербека (ДЛФО), являющаяся основой теоретических представлений об агрегативной устойчивости дисперсных систем. В своем классическом варианте теория рассматривает процесс коагуляции как результат совместного действия Ван-дер-Ваальсовых (дисперсионных) сил притяжения и электростатических сил отталкивания между частицами. В зависимости от баланса этих сил в тонкой прослойке жидкости между сближающимися телами возникает либо положительное “расклинивающее” давление, препятствующее их соединению, либо отрицательное, — приводящее к утончению прослойки и образованию контакта между частицами (Дерягин, Ландау, 1941; Verwey, 1947). Теория устойчивости ДЛФО рассматривает возможность агрегации частиц как на близких расстояниях с преодолением потенциального барьера отталкивания, так и на дальних расстояниях через прослойки жидкости (рис. 1).

Современная обобщенная теория агрегативной устойчивости (расширенная теория ДЛФО) включает не только молекулярную и электростатическую, но и другие составляющие отталкивающих сил. Обобщенная теория ДЛФО позволяет оценить энергии взаимодействия частиц с учетом молекулярной, электростатической, адсорбцион-

ной и структурной составляющих расклинивающего давления (Chang, Chang, 2002; Gallardo-Moreno et al., 2002). Классическая и расширенная теория ДЛФО указывают на энергетические барьеры, которые должна преодолеть клетка при прикреплении к поверхности из раствора (коагуляции), но механизмы этого преодоления остаются неизвестными, особенно при взаимодействии отрицательно заряженных глинистых минералов и бактериальных оболочек, также имеющих отрицательный заряд.

Процесс прикрепления клеток к поверхности минералов может иметь сложный характер и состоять из нескольких стадий. Так An, Friedman (1998) считают, что процесс бактериальной адгезии является двухфазным и включает в себя начальную фазу физико-химического взаимодействия (обратимую) и позднюю — молекулярную и клеточную фазу (необратимую). Во второй фазе адгезии становятся преобладающими молекулярно-специфические реакции между бактериальными поверхностными структурами и поверхностью субстрата. Это подразумевает более прочное прикрепление бактерий к поверхности путем селективного связывания бактериальными поверхностными структурами, включающими капсулы, пили и слизь. В случае, когда субстратами являются ткани хозяина, функциональной частью этих структур могут быть адгезины (Katsikogianni, Missirlis, 2004). Считается, что поверхностные структуры микроорганизмов преодолевают физические отталкивающие силы двойного элек-

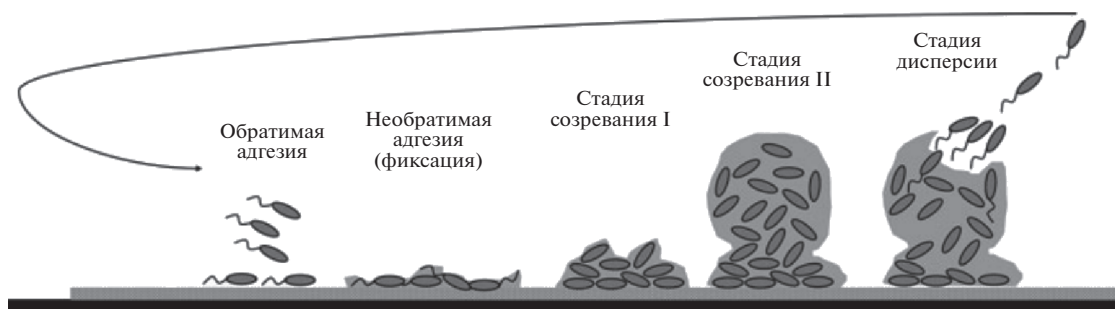


Рис. 2. Стадии формирования биопленки (по Palanisamy et al., 2014).

трического слоя (De Weger et al., 1987). Впоследствии придатки клеток вступают в контакт с объемом кондиционируемого поверхностью слоя, стимулируя химические реакции, такие как окисление и гидратация (Ganesh, Anand, 1998), и упрочняют связь бактерий с поверхностью. Некоторые данные показывают, что микробная адгезия сильно зависит от гидрофобно-гидрофильных свойств взаимодействующих поверхностей (Liu et al., 2004).

Экспериментальное изучение иммобилизации клеток бактерий *Paraburkholderia phytofirmans* на поверхности диоксида кремния, бентонита и талька показало, что адгезия микроорганизмов зависит от pH, уменьшаясь с изменением кислотности с 5.5 до 9. Заряд поверхности носителя оказывает определенное, но не существенное влияние на иммобилизацию бактерий. Количество Mg^{2+} , содержащегося в минерале, было ключевой характеристикой, определяющей степень иммобилизации клеток (тальк > бентонит > кремнезем). Наибольшее количество бактериальных клеток было обнаружено на тальке, который являлся наиболее гидрофобным минералом из протестированных. Одинаковая иммобилизационная способность наблюдалась у всех трех минералов, когда культивирование бактерий и их адсорбция осуществлялись одновременно. Это может быть связано с тем, что при культивировании биопленки формируются в результате клонального роста первично прикрепленных бактерий, а не рекрутирования планктонных клеток (Bejarano et al., 2017).

После обратимой и необратимой адгезии (фиксации) происходит формирование микроколоний — отдельных скоплений прикрепленных клеток микроорганизмов (рис. 2).

На этой стадии микроорганизмы активно размножаются, а выделяемый матрикс удерживает колонию вместе (стадия созревания I). Разрастаясь микроколонию сливаются, и образуется зрелую биопленку, имеющий сложную трехмерную структуру и образующий единый внеклеточный матрикс со стабильной внутренней средой и защищающий колонию от внешних неблагоприят-

ных факторов (стадия созревания II). Матрикс может быть средой для прикрепления других микроорганизмов и выступать в качестве ядра для формирования новых минералов. При исчерпании ресурсов внутри биопленки микроорганизмы способны покидать его и переходить в планктонную форму (стадия дисперсии). На этой стадии от биопленки периодически отрываются отдельные клетки, способные через некоторое время прикрепиться к поверхности и образовать новую колонию (рис. 2) (Palanisamy et al., 2014; Karaguler et al., 2017). Фактически биопленка представляет собой минимальную биокосную систему и на его уровне протекают простейшие биогеохимические процессы.

ВОЗДЕЙСТВИЕ БАКТЕРИЙ НА ГЛИНИСТЫЕ МИНЕРАЛЫ

В последние годы повышенное внимание уделяется различным аспектам участия микроорганизмов в изменении глинистых минералов, например, в агрегации, выветривании, трансформации, в ходе которых происходят значительные изменения филлосиликатов. Происходит изменение их структуры, удельной поверхности, базального расстояния, состава обменных катионов, емкости катионного обмена и т.д., что оказывает влияние на химические и физико-химические свойства почв (Maurice et al., 2001; Mueller, 2015; Li et al., 2019; Fomina, Skorochod, 2020).

В почвах и корках выветривания микроорганизмы играют фундаментальную роль в разрушении филлосиликатов, тем самым способствуя повышению пористости и водопроницаемости почв, обеспечению их плодородия и качества поверхностных вод, внося свой вклад в круговорот нутриентов, неорганических и органических загрязнителей (Mueller, 2015). Выявлена биодеградация таких минералов как каолинит, галлуазит, иллит, монтмориллонит, вермикулит, серпентинит, хризолит и др. Устойчивость различных глин к биологическому разрушению варьирует. Считается, что диоктаэдрические глинистые минералы

(каолинит, галлузит, иллит, монтмориллонит и др.) более устойчивы, чем триоктаэдрические филлосиликаты (вермикулит, серпентинит, хризолит и др.). Хлориты обладают промежуточной устойчивостью (Добровольский и др., 2003).

Выветривание глинистых минералов микроорганизмами осуществляется посредством двух основных групп процессов — биомеханических и биохимических, общих для микробного выветривания других минералов и горных пород (Gadd et al., 2007; Fomina, Skorochod, 2020). Биомеханические процессы подразумевают либо прямые взаимодействия микробных клеток с минеральной поверхностью, либо не прямые биомеханические воздействия с участием микробных продуктов, в том числе экзополиперов. Набухание или сжатие клеток, продуктов их метаболизма и биопленок активно способствует биоэрозии и биоабразии (Gaylarde, Gaylarde, 2004).

Биохимические процессы более эффективны в разрушении глин (Kumar, Kumar, 1999; Fomina, Skorochod, 2020). Гетеротрофные микроорганизмы (бактерии и микроскопические грибы) растворяют филлосиликаты в ходе так называемого гетеротрофного выщелачивания (или хемоорганотрофного выщелачивания), включающего два основных механизма: ацидолиз и комплексолиз (Sand, Bock, 1991). Эти механизмы могут также сопровождаться редоксолизом — изменением бактериями окислительно-восстановительного потенциала среды, влияющим на извлечение и подвижность металлов, входящих в состав филлосиликатов. Окисление и восстановление элементов с переменной валентностью могут осуществляться как автотрофными, так и гетеротрофными микроорганизмами.

Ацидолиз или протон-стимулированное растворение происходит при подкислении микроорганизмами среды в результате выделения протонов, органических кислот и образования угольной кислоты из метаболического CO_2 (Burgstaller, Schinner, 1993).

Многие микроорганизмы способны выделять метаболиты, образующие комплексы с металлами, вызывающие лиганд-стимулируемое растворение или комплексолиз филлосиликатов. В качестве таких комплексообразователей выступают карбоновые кислоты, аминокислоты, Fe(III) -связывающие сидерофоры, фенольные соединения и др. (Gadd, 2010). Карбоновые кислоты (например, щавелевая и лимонная кислота) являются источником как комплексообразующих лигандов для ионов металлов, включая Al и Fe, так и протонов для сольubilизации глин (Dong, 2012). Оба описываемых процесса наглядно показаны в эксперименте, проведенном Liu et al. (2006). Силикатные бактерии *Bacillus mucilaginosus* растворяли слюду и одновременно высвобождали K^+ и

SiO_2 из кристаллической решетки, в то же время растворения полевого шпата не происходило. В процессе своего роста *B. mucilaginosus* продуцировали полисахариды и органические кислоты. Полисахариды адсорбировали органические кислоты и прикреплялись к поверхности минерала, в результате чего вблизи минерала образовывалась область высокой концентрации карбоновых кислот. Происходило также поглощение полисахаридами кремния, что влияло на равновесие между минеральной и жидкой фазами и приводило к реакции сольubilизации K и Si (Liu et al., 2006). При этом калий, как известно, является важнейшим элементом минерального питания растений, а роль ряда соединений кремния в обеспечении плодородия почв также существенна (Бочарникова и др., 2011). Выделение значительного количества Al и, как правило, Si при микробиологическом растворении каолинита как за счет изменения бактериями кислотности, так и синтеза ими Al-хелатирующих агентов отмечено (Maurice, 2001). Механизмы ацидолиза и комплексолиза задействованы в разрушении глинистых минералов с расширяющейся структурной ячейкой, например, смектита (Wu et al., 2008; Oulkadi et al., 2014). Степень растворения минералов зависит от природы и количества микробных метаболитов (H^+ , OH^- , лиганды и др.) и реакционной способности поверхности филлосиликатов (Grybos et al., 2011).

В ходе метаболизма специфической группы бактерий-хемолитотрофов (архей и бактерий) могут образовываться также сильные минеральные кислоты. Так автотрофные бактерии-нитрификаторы образуют азотную и азотистую, серные бактерии — серную и сернистую кислоты (Добровольский и др., 2003), которые эффективно участвуют в протон-стимулируемом ацидолизе.

Еще одним механизмом разрушения глинистых минералов является редоксолиз (Ehrlich, 1996; Lloyd, 2003). При механизме редоксолиза микроорганизмы производят каталитические соединения, которые изменяют окислительный потенциал раствора и, таким образом, высвобождают из филлосиликатов металлы и связанные с ними элементы. Эффективность такого разрушения минералов зависит от особенностей минеральной фазы, восстанавливаемого/окисляемого металла и степени его окисления (Mishra, Rhee, 2014). Ионы железа являются одними из наиболее распространенных реагентов редоксолиза. Fe^{3+} , возникающий в том числе под воздействием окислителей железа, начинает действовать как окислитель для других металлов, приводя к растворению ряда их соединений. Повторное окисление Fe^{2+} до Fe^{3+} делает реакцию циклической (Schipper et al., 1996). Не только биогенные ионы, но и сами микроорганизмы осуществляют окисление элемен-

тов с переменной валентностью, входящих в состав силикатных горных пород и минералов (Добровольский и др., 2003), поскольку восстановленные формы элементов, переходя в окисленную форму, способны служить источником энергии для бактерий. Таким образом может происходить разрушение алюмосиликатов, включающее вынос структурных и обменных катионов металлов и разрушение силоксановых и алюмо-кислородных связей.

Процессы биологического выветривания глинистых минералов часто приводят к их трансформации и формированию из одних глинистых минералов других, либо синтезу новых филлосиликатов из продуктов разрушения. Так Kompantseva et al. (2013) было установлено бактериально опосредованное повышение емкости катионного обмена каолинитов в результате существенного изменения их кристалломорфологических характеристик. Происходило уменьшение размеров и частичное растворение частиц каолинита при их взаимодействии с бактериями, а также увеличение упорядоченности кристаллической структуры минерала за счет уменьшения количества дефектов укладки слоев кристаллической решетки. Биоразтворению подвергались, в первую очередь, краевые участки минералов. Процесс биодеградации затрагивал не только кристалломорфологические особенности, но и минералогический состав образцов исследованных филлосиликатов — в присутствии бактерий происходило образование гиббсита, а также частичное разрушение слюдистого компонента и образование органоминерального комплекса (Kompantseva et al., 2013).

В настоящий момент известно более 100 минералов, в том числе филлосиликатов, генезис которых может быть связан с деятельностью микроорганизмов (Астафьева и др., 2011; Fomina, Skorchod, 2020). Результаты изучения ископаемых бактерий показывают, что минералообразование под их влиянием или с их участием является процессом, который появился на нашей планете вместе с возникновением бактерий, т.е. фактически с возникновением современных форм жизни (Самылина и др., 2002). Бактерии могут участвовать во всех процессах, связанных с появлением и трансформацией глинистых минералов, и в их присутствии протекание этих процессов значительно ускоряется (Наймарк и др., 2009). Установлено, что микроорганизмы и их органические метаболиты участвуют в формировании ряда глинистых минералов — каолинитов, смектитов, хлоритов и др. (Розанов, 2003). На примере каменноугольных белых глин Московского бассейна методом СЭМ было показано, что биогенные глины имеют бактериоморфы, которые очевидно представляют следы нитчатых цианобактерий, окружающих коккоидные бактерии (Астафьева, Розанов, 2010).

Толчком к изучению проблемы биогенного филлосиликатообразования стала статья Linares, Huertas (1971), в которой авторы описали процесс, когда в растворе, содержащем Si, Al и торфяную фульвокислоту, при комнатной температуре происходило осаждение каолинита. Подробно процесс аутигенного осаждения глинистых минералов в водной среде, богатой органикой, в присутствии бактерий, способствующих разложению органического вещества, описал (Konhauser et al., 1993). Авторы показали, что на поверхности бактериальных клеток активно осаждаются катионы железа, которые в свою очередь служат местом формирования и роста тонкой аутигенной минеральной фазы Fe-Al силикатов различного состава от почти аморфной гелеподобной до кристаллической. Гелеподобная структура по составу близка шамозитовой глине (железистый хлорит), а кристаллическая фаза имеет каолинитовый состав. В исследованиях Chaerun et al. (2005) и Tazaki (2005) было показано, что в результате микробно-минеральных взаимодействий образуются каолинит и галлуазит. Fiore et al. (2011) предложил схему двухэтапного биоиндуцированного процесса образования каолинита. На первом этапе происходит осаждение алюмосиликата в присутствии оксалатов и других органических соединений, в том числе внеклеточных полимерных веществ, являющихся метаболитами бактерий. Из-за изменений в микросреде, вызванных метаболической активностью бактерий, образующийся гель может локально растворяться или перестраиваться в твердое состояние с образованием кристаллов каолинита. Из-за депротонирования амфотерных органических лигандов, содержащихся в полимерах клеточной стенки бактерий, бактериальная поверхность заряжается отрицательно в широком диапазоне pH. Эти лиганды связываются с катионами металлов и действуют как центры самогенерации каолиновых минералов (Pokrovsky et al., 2008; Liu et al., 2015). Образование каолинитов наблюдалось через два месяца после контакта железоредуцирующих бактерий (принадлежащих родам *Toxothrix* и *Gallionella*) с гранитом (Tazaki, 2005). Серовосстанавливающие бактерии могут действовать как катализаторы образования галлуазита в почве (Hertmann et al., 2007). Kawano, Tomita (2001) указывают, что в старом вулканическом пепле, по-видимому, при взаимодействии бактерий с ионами Al и Si происходит осаждение аллофаноподобных гранулированных минералов в поровой воде в качестве метастабильной фазы. Из аллофаноподобных материалов могут быть образованы слабоупорядоченные смектитоподобные волокна и/или чешуйки в качестве промежуточной фазы между аллофаном и нонтронитом. В жидких средах, содержащих ионы Al и Si, формируется бейделлитоподобный смектит, связанный с бактериальными поверхно-

стями. Никакие минералы не образуются в той же среде, не содержащей ионов металлов или бактерий (Kawano, Tomita, 2001). Также принимать участие в процессах генезиса глинистых минералов могут представители родов *Pseudomonas* (*Pseudomonas syringae*, *Pseudomonas fluorescens*), *Xanthomonas* (*Xanthomonas campestris*), *Shewanella* (*Shewanella putrefaciens* CN32) и др. (Mueller, 2015).

Вышеописанные процессы показывают, что геоактивные микробы активно участвуют как в мобилизации, так и в иммобилизации металлов: они могут растворять минералы, в том числе глинистые, высвобождая в окружающую среду подвижные формы металлов и сопутствующие элементы, а также иммобилизовать металлы путем биосорбции, транспорта, внутриклеточной локализации и накопления живыми микроорганизмами (биоаккумуляции) (Переломов и др., 2013), окислительно-восстановительной иммобилизации, осадкообразования и биоминерализации, в результате чего возможно образование вторичных биогенных минералов. Эти процессы имеют большое экологическое, экономическое и социальное значение. Процессы микробной мобилизации приводят к высвобождению питательных веществ (металлов и сопутствующих элементов) в биодоступной форме для растений и других микроорганизмов в почвенной среде, а также к образованию почв, грунтов и осадков в результате выветривания и распада горных минералов и горных пород.

ВОЗДЕЙСТВИЕ МИНЕРАЛОВ НА БАКТЕРИИ

В почве биогеохимическая активность микробов неразрывно связана с действием глинистых минералов на микробный рост и микробную метаболическую активность. Как уже отмечалось, эти воздействия могут быть как прямыми, так и опосредованными, причем зачастую разделить их бывает довольно сложно.

Известно, что в результате микробного взаимодействия с дисперсными материалами при определенных концентрациях на поверхности бактериальных клеток может образовываться слой адсорбированных минеральных частиц (Globa et al., 1983). Положительный эффект иммобилизации мелких частиц глинистых минералов на поверхности бактерий и их биопленок обеспечивает их защиту от высыхания и действия других неблагоприятных факторов (Alimova et al., 2009). Также прикрепленные глинистые частицы могут служить местами аккумуляции дополнительного количества нутриентов и воды. При этом на примере глауконита, сапонита и монтмориллонита показано, что увеличение содержания частиц минералов выше определенной величины вызывает подавление роста бактерий (Kurdish, Ве-

га, 2006; Chobotarov et al., 2010; Fomina, Skorochod, 2020). При высоком содержании слой адсорбированных коллоидных частиц служит барьером, препятствующим проникновению в клетки питательных веществ и газов (Globa et al., 1983; Stotzky, 1986; Chobotarov et al., 2010).

Влияние филлосиликатов на микробные физиолого-биохимические процессы зависит от группы микроорганизмов (археи, бактерии, грибы) и изменяется от вида к виду (Наймарк и др., 2009), а также определяется видом глинистого минерала. Показано, что взаимодействие глин с микроорганизмами может приводить к изменению образования биомассы и скорости роста, синхронизации микробного развития, продолжительности фазы задержки роста при культивировании микробов, эффективности использования субстрата, активности дыхания, продукции ферментов и метаболитов и др. (Fomina, Skorochod, 2020). Показано, что монтмориллонит повышает микробную активность там, где каолинит этого не делает, возможно, из-за набухаемости монтмориллонита и большей адсорбционной способности. Наличие монтмориллонита приводит к большей емкости среды по отношению к органическим и неорганическим веществам и буферизации pH (Ransom et al., 1999). В то же время Vieira, Melo (1995) описали усиление микробной активности *Pseudomonas fluorescens* в биопленке в присутствии каолинита. При этом наблюдалось увеличение биомассы бактерий, их дыхательного коэффициента, большая стабильность биопленок и более быстрый массоперенос в его пределах.

Довольно распространена точка зрения, что глинистые минералы, обладая высокой емкостью поглощения, концентрируют органические вещества на своей поверхности, где они достигают достаточно высоких уровней, чтобы поддерживать рост микробов. Однако существует и противоположная точка зрения, показанная в большом количестве исследований, что питательные вещества на поверхности глинистых минералов не поддерживали рост микроорганизмов в отсутствии экзогенных субстратов. Так образцы монтмориллонита, аттапульгита (палыгорскита) и каолинита, содержащие органический углерод и азот не влияли на рост микроорганизмов (Stotzky, 1986). Когда разнообразные органические субстраты, такие как белки, пептиды, аминокислоты, полисахариды, нуклеиновые кислоты и нуклеотиды адсорбировались глинистыми минералами, их доступность для микробов обычно была снижена (Stotzky, 1986). Следовательно, даже если поверхность глинистых минералов в почве обогащена питательными веществами, эти питательные вещества могут потенциально быть недоступны для поддержания жизнедеятельности микроорганизмов.

Ряд авторов обнаружили, что глинистые минералы (например, каолинит) и богатые глинистыми минералами породы (например, бентонит) с высоким содержанием алюминия ингибируют рост многих бактерий: *Escherichia coli*, *Pseudomonas*, *Desulfovibrio vulgaris* и представителей других родов (Fomina, Skorochod, 2020). Кроме того, в почвенных системах в отличие от питательных сред, используемых для проведения лабораторных экспериментов с микроорганизмами, глинистые минералы могут концентрировать на своей поверхности и органические вещества, обладающие биоцидным эффектом (Pasket et al., 2022).

Глинистые минералы имеют малый размер частиц и большую площадь поверхности. Внешняя и внутренняя поверхность филлосиликатов — гидрофильная и полярная. Это облегчает смачивание и взаимодействие с их поверхностями низкомолекулярных и высокомолекулярных органических соединений, содержащих полярные группы. В то же время полярность силикатной поверхности затрудняет взаимодействие монтмориллонита с неполярными и слабополярными веществами (Perelomov et al., 2021). Тем не менее, частицы филлосиликатов в почве всегда покрыты органическими пленками, образуя органо-минеральные структуры (Зубкова, Карпачевский, 2001). Считается, что такие агрегаты могут действовать как расширения биопленок, удерживая на своей поверхности органические и неорганические питательные вещества (Fomina, Skorochod, 2020). Однако, при исходном гидрофильном характере поверхности глины само формирование таких органических пленок, включающих значительное количество гидрофобных фрагментов, может быть обусловлено деятельностью микроорганизмов и их биопленок, иммобилизованных на глинах. Таким образом, матричный эффект почв при формировании специфических органических веществ (Зубкова, Карпачевский, 2001) и особенности биогеохимического круговорота элементов могут быть обусловлены не только минеральной, но и биологической матрицей. Матрица в почве — это поверхность твердых частиц, которая организует вещества вокруг себя в определенной закономерности, согласно свойствам самой поверхности этих частиц. Взаимодействия микроорганизмов с глинами могут быть не только опосредованы органическим веществом, но и наоборот — процессы взаимодействия органического вещества с поверхностями глинистых минералов могут управляться микроорганизмами. При этом микробиологическая иммобилизация органического вещества на минералах может приводить к частичному изменению характера поверхности глины с гидрофильной на гидрофобную и способствовать поглощению других органических молекул. Прочное закрепление органических молекул предотвращает их пе-

ренос и минерализацию, что имеет огромное значение для гумусообразования.

Для обеспечения потребностей минерального питания бактериям требуются металлы — макроэлементы и эссенциальные микроэлементы. Количественная потребность в них может быть выражена рядом: $K > Na > Mg > Ca > Fe \gg Mn, Co, Zn, Cu, Ni$ и Mo (Cuadros, 2017). Глинистые минералы для бактерий являются значимым источником неорганических катионов, которые могут высвобождаться из минералов в процессе ионного обмена, чаще всего с протонами, образующимися в процессе метаболизма клетки (Stotzky, 1986; Chobotarov et al., 2010). Кроме того, катионы металлов выделяются в результате разрушения филлосиликатов бактериями в ходе процессов, описанных выше. Поскольку минералы обладают разной устойчивостью к биовыветриванию, бактерии должны использовать разные механизмы и разную интенсивность этих механизмов. Например, солубилизация одного и того же количества Fe требовала большей продукции органических кислот для биотита, чем для флогопита (Balland et al., 2010). Теоретически можно предположить, что поскольку большинство сред не являются мономинеральными, микроорганизмы могут идентифицировать филлосиликаты, которые наиболее богаты питательными веществами и легко разрушаемы, и в первую очередь атаковать и разрушать именно их (Fomina, Skorochod, 2020). Минеральный состав также может влиять на состав микробного сообщества почвы и активность (биомассу, дегидрогеназную активность и дыхание) сообществ, включающих разных представителей (Carson et al., 2007).

Современные исследования позволяют говорить о том, что дефицит минеральных питательных веществ в среде может стимулировать экспрессию специфических генов, которые облегчают получение микробами этих питательных веществ из глинистых минералов. Xiao et al. (2012), правда, в экспериментах не с бактериями, а с грибом *Aspergillus fumigatus*, установил, что присутствие калийсодержащих силикатов при дефиците K^+ увеличивает экспрессию генов, способствующих выветриванию минералов и выщелачиванию калия. Эти гены отвечали за активацию ферментов, способствующих гетеротрофному выщелачиванию: альдегиддегидрогеназы и карбоангидразы, а также цистеинсинтазы, которая способствовала усиленной продукции связывающих металл белков, богатых серой. Существует предположение, что некоторые микроорганизмы приобретают свойства разрушать минералы и извлекать элементы питания в определенной минеральной среде благодаря горизонтальному переносу генов (Xiao et al., 2012; Uroz et al., 2009). Uroz et al. (2009) допустили, что бактериальный род *Collimonas* приобрел способность к эффективному выветриванию минералов благодаря ми-

коризным грибам. При этом сами глинистые минералы обладают свойствами, облегчающими такой перенос — способностью иммобилизовать на своей поверхности сблизившиеся клетки и вирусы и адсорбировать ДНК, защищая ее от быстрой деградации (Dröge et al., 1999).

Stotzky (1986) в своей классической работе отмечает, что основное значение для формирования благоприятной для бактерий среды имеет водоудерживающая способность глинистых минералов и, возможно, главным ресурсом, привлекающим микроорганизмы к глинам в почвах, является вода. Большинство природных и пахотных почв, за исключением коротких периодов после дождя, таяния снега или орошения, в основном своем объеме являются вододефицитными для микроорганизмов. Из всех почвенных частиц главным образом глинистые минералы благодаря своей большой гидрофильной поверхности удерживают достаточное количество воды для поддержания роста микробов. Вода задерживается в порах всех филлосиликатов и в межслоевом пространстве глинистых минералов с расширяющейся структурной ячейкой, откуда может быть в разной степени извлечена бактериями. Следовательно, корреляция микробной активности с илистой фракцией в почве может быть результатом прежде всего наличия воды, связанной с этой фракцией, а не концентрации питательных веществ и удаления токсикантов и ингибиторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, мы видим огромное многообразие взаимодействий бактерий и глинистых минералов, которые являются ключевыми в определении химического состава почв и химических процессов, протекающих в почвах. Эти взаимодействия накладывают отпечаток как на минеральный и микробиологический состав, так и на особенности аккумуляции, трансформации, мобильности и биологической доступности неорганических и органических веществ в почвах, внося значительный вклад в биогеохимический круговорот элементов. Очевидно, не все описанные процессы широко распространены в педосфере и биосфере, но они могут потенциально встречаться в тех или иных условиях. Возможно преимущественное распространение получили те взаимодействия, которые соответствуют Первому биогеохимическому принципу, сформулированному В.И. Вернадским — биогенная миграция атомов химических элементов в биосфере всегда стремится к максимальному своему проявлению.

Не обладая достаточным количеством данных, при отсутствии сложных методов физико-химического анализа много десятилетий назад гений Вернадского смог сформулировать фундаментальные законы и принципы, которые описыва-

ют функционирование и развитие биосферы. Эти законы мы сегодня используем как теоретическую основу для объяснения огромного количества эмпирических данных о взаимодействии живого и неживого вещества. Действительно “десятилетиями, целыми столетиями будут изучаться и углубляться его гениальные идеи, а в трудах его будут открываться новые страницы, служащие источником новых исканий; многим исследователям придется учиться его острой, упорной, отчеканенной, всегда гениальной, но трудно понимаемой творческой мысли...” (Ферсман, 1946).

Автор благодарит научного редактора Владимира Александровича Сафонова и рецензентов за работу со статьей.

Статья подготовлена в рамках выполнения государственного задания по теме: “Иммобилизация тяжелых металлов продуктами взаимодействий слоистых силикатов с почвенным органическим веществом и микроорганизмами” (Средства дополнительного соглашения № 073-03-2023-030/2 от 14.02.2023 к Соглашению о предоставлении субсидии из федерального бюджета на финансовое обеспечение выполнения государственного задания на оказание государственных услуг (выполнение работ) 073-00030-23-02 от 13.02.23).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафьева М.М., Розанов А.Ю. (2010) *Древнейшие коры выветривания (на примере Карелии) и микрофоссилии. Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы* (Под ред. Рожнов С.В., Демкин В.А.). М.: ПИН РАН, 10-22.
- Астафьева М.М., Герасименко Л.М., Гептнер А.Р. и др. (2011) *Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах*. М.: ПИН РАН, 172 с.
- Бочарникова Е.А., Матыченков В.В., Погорелов А.Г. (2011) Сравнительная характеристика некоторых кремниевых удобрений. *Агрохимия*. (11), 25-30.
- Вернадский В.И. (1980) *Проблемы биогеохимии. Труды биогеохимической лаборатории*. Т. 16. М.: Наука, 320 с.
- Вернадский В.И. (1992) *Труды по биогеохимии и геохимии почв*. М.: Наука, 434 с.
- Дерягин Б.В., Ландау Л.Д. (1941) Теория устойчивости сильно заряженных лиофобных золь и слипания сильно заряженных частиц в растворах электролитов. *ЖЭТФ*. 11(2), 802-821.
- Добровольский Г.В., Бабьева И.П., Богатырев Л.Г. и др. (2003) *Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере*. М.: Наука, 364 с.
- Захаров С.А. (1927) *Курс почвоведения*. М.: Госиздат, 440 с.
- Зубкова Т.А., Карпачевский Л.О. (2001) *Матричная организация почв*. М.: РУСАКИ, 296 с.
- Ильина Т.С., Романова Ю.М. (2021) Бактериальные биопленки: роль в хронических инфекционных процессах и поиск средств борьбы с ними. *Молекулярная генетика, микробиология и вирусология*. 39(2), 14-24.

- Молодкина Л.М. (2010) Коллоидная химия в сфере безопасности водных систем. Санкт-Петербург: Издательство Политехнического университета, 205 с.
- Наймарк Е.Б., Ерошев-Шак В.А., Чижилова Н.П., Компанцева Е.И. (2009) Взаимодействие глинистых минералов с микроорганизмами: обзор экспериментальных данных. *Журн. общ. биол.* **70**(2), 155-167.
- Переломов Л.В., Переломова И.В., Пинский Д.Л. (2013) Молекулярные механизмы взаимодействия между микроэлементами и микроорганизмами в биокосных системах (биосорбция и биоаккумуляция). *Агрохимия*, (3), 80-94.
- Роде А.А. (2008) Теоретические проблемы почвоведения и вопросы генезиса почв. Избранные Труды. М.: Почвенный ин-т им. В. В. Докучаева Россельхозакадемии, Т. 1, 244 с.
- Розанов А.Ю. (2003) Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы. *Палеонтол. журн.* (6), 41-49.
- Самылина О.С., Жегалло Е.А., Астафьева М.М., Розанов А.Ю., Зайцева Л.В., Авдонин В.В., Ривкина Е.М., Карпов Г.А., Сергеева Н.Е. (2002) *Бактериальная палеонтология*. М.: ПИН РАН, 188 с.
- Ферсман А.Е. Жизненный путь академика Владимира Ивановича Вернадского (1863-1945) (1946). *Записки Всероссийского минералогического общества*. **75**(1), 5-24.
- Alimova A., Katz A., Steiner N., Rudolph E., Wei H., Steiner J.C., Gottlieb P. (2009) Bacteria-clay interaction: Structural changes in smectite induced during biofilm formation. *Clays Clay Miner.* **57**, 205-212.
- An Y.H., Friedman R.J. (1997) Laboratory methods for studies of bacterial adhesion. *J. Microbiol. Meth.* **30**, 141-152.
- Balland C., Poszwa A., Leyval C., Mustin C. (2010) Dissolution rates of phyllosilicates as a function of bacterial metabolic diversity. *Geochim. Cosmochim. Acta*. **74**(19), 5478-5493.
- Bejarano A., Sauer U., Mitter B., Preininger C. (2017). Parameters influencing adsorption of *Paraburkholderia phytofirmans* PsJN onto bentonite, silica and talc for microbial inoculants. *Appl. Clay Sci.* **141**, 138-145.
- Burgstaller W., Schinner F. (1993) Leaching of metals with fungi. *J. Biotechnol.* **27**, 91-116.
- Carson J.K., Rooney D., Gleeson D.B., Clipson N. (2007) Altering the mineral composition of soil causes a shift in microbial community structure. *FEMS Microbiol. Ecol.* **61**, 414-423.
- Chaerun S.K., Tazaki K., Asada R., Kogure K. (2005) Interaction between clay minerals and hydrocarbon-utilizing indigenous microorganisms in high concentrations of heavy oil: Implications for bioremediation. *Clay Miner.* **40**, 105-114.
- Chang Y.I., Chang P.K. (2002) The role of hydration force on the stability of the suspension of *Saccharomyces cerevisiae* – application of the extended DLVO theory. *Colloids Surf. A.: Physicochem. Eng. Aspects*. **211**, 67-77.
- Chobotarov A.Y., Gordienko A.S., Kurdish I.K. (2010) Influence of natural minerals on growth of *Azotobacter vinelandii* IMV B-7076. *Microbiol. J.* **72**, 27-31.
- Cuadros J. (2017) Clay minerals interaction with microorganisms: A review. *Clay Miner.* **52**(2), 235-261.
- Dalton H.M., March P.E. (1998) Molecular genetics of bacterial attachment and biofouling. *Curr. Opin. Biotechnol.* **9**, 252-513.
- De Weger L.A., van der Vlugt C., Wijffes A.H.M. et al. (1987) Flagella of a plant-growth-stimulating *Pseudomonas fluorescens* strain are required for colonization of potato roots. *J. Bacteriol.* **169**, 2769-73.
- Dong H. (2012) Clay-microbe interactions and implications for environmental mitigation. *Elements*. **8**, 113-118.
- Dröge M., Pühler A.W., Selbitschka W. (1999) Horizontal gene transfer among bacteria in terrestrial and aquatic habitats as assessed by microcosm and field studies. *Biol. Fertil. Soils*. **29**, 221-245.
- Ehrlich H.L., Newman D.K., Kappler A. (2015) *Geomicrobiology*. Sixth Edition. CRC Press, 668 p.
- Fiore S., Dumontet S., Huertas F.J., Pasquale V. (2011). Bacteria-induced crystallization of kaolinite. *Appl. Clay Sci.* **53**(4), 566-571.
- Fomina M., Skorochod I. (2020) Microbial interaction with clay minerals and its environmental and biotechnological implications. *Minerals*. **10**, 861.
- Gadd G., Burford E., Fomina M., Melville K. (2007) Mineral transformations and biogeochemical cycles: A geomycological perspective. In *Fungi in the environment* (Eds. Gadd G., Dyer P., Watkinson S.). Cambridge: Cambridge University Press, 78-111.
- Gadd G.M. (2010) Metals, minerals and microbes: Geomicrobiology and bioremediation. *Microbiology*. **156**, 609-643.
- Gallardo-Moreno A.M., Gonzalez-Martin M.L., Perez-Giraldo C., et al. (2002) The measurement temperature: an important factor relating physicochemical and adhesive properties of yeast cells to biomaterials. *J. Colloid Interf. Sci.* **271**, 351-358.
- Ganesh C.K., Anand S.K. (1998) Significance of microbial biofilms in food industry a review. *Int. J. Food Microbiol.* **42**, 9-27.
- Garrett T.R., Bhakoo M., Zhang Z. (2008). Bacterial adhesion and biofilms on surfaces. *Prog. Nat. Sci.: Mater. Int.* **18**(9), 1049-1056.
- Gaylarde P., Gaylarde C. (2004). Deterioration of siliceous stone monuments in Latin America: Microorganisms and mechanisms. *Corros. Rev.* **22**(5-6), 395-416.
- Globa L.I., Gordienko A.S., Garbara S.V., Rotmistrov M.N. (1983) Bacterial interaction with natural Cherkassy palygorskite at different pH values of the medium. *Microbiol. J.* **45**, 22-26.
- Gottenbos B., van der Mei H.C., Busscher H.J. (2000) Initial adhesion and surface growth of *Staphylococcus epidermidis* and *Pseudomonas aeruginosa* on biomedical polymers. *J. Biomed. Mater. Res.* **50**, 208-214.
- Grybos M., Billard P., Desobry-Banon S., Michot L.J., Lenain J.F., Mustin C. (2011) Bio-dissolution of colloidal-size clay minerals entrapped in microporous silica gels. *J. Colloid Interface Sci.* **362**(2), 317-324.
- Herrmann L., Anongrak N., Zarei M., Schuler U., Spohrer K. (2007). Factors and processes of gibbsite formation in Northern Thailand. *Catena*. **71**, 279-291.
- Karaguler T., Kahraman H., Tuter M. (2017). Analyzing effects of ELF electromagnetic fields on removing bacterial biofilm. *Biocybern. Biomed. Eng.* **37**(2), 336-340.
- Katsikogianni M., Missirlis Y.F. (2004) Concise review of mechanisms of bacterial adhesion to biomaterials and of techniques used in estimating bacteria-material interactions. *Eur. Cell. Mater.* **8**, 37-57.

- Kawano M., Tomita K. (2001) Microbial biomineralization in weathered volcanic ash deposit and formation of biogenic minerals by experimental incubation. *Am. Mineral.* **86**, 400-410.
- Kirov S.M. (2003) Bacteria that express lateral flagella enable dissection of the multifunctional roles of flagella in pathogenesis. *FEMS Microbiol. Lett.* **224**, 151-159.
- Kompantseva E.I., Naimark E.B., Boeva N.M., Zhukhlisov A.P., Novikov V.M., Nikitina N.S. (2013). Interaction of anoxygenic phototrophic bacteria *Rhodospseudomonas* sp. with kaolinite. *Microbiology.* **82**(3), 316-326.
- Konhauser K.O., Fyfe W.S., Ferris F.G., Beveridge T.J. (1993) Metal sorption and mineral precipitation by bacteria in two Amazonian river systems: Rio Solimoes and Rio Negro, Brazil. *Geology.* **21**, 1103-1106.
- Konhauser K.O., Urrutia M.M. (1999) Bacterial clay authigenesis: a common biogeochemical process. *Chem. Geol.* **161**, 399-413.
- Kumar R., Kumar A. (1999) *Biodeterioration of stone in tropical environments: An overview*. Madison: The J. Paul Getty Trust, 85 p.
- Kurdish I.K., Bega Z.T. (2006) Effect of argillaceous minerals on growth of phosphate-mobilizing bacteria *Bacillus subtilis*. *Appl. Biochem. Microbiol.* **42**, 388-391.
- Li G.L., Zhou C.H., Fiore S., Yu W.H. (2019) Interactions between microorganisms and clay minerals: New insights and broader applications. *Appl. Clay Sci.* **177**, 91-113.
- Linares J., Huertas F. (1971). Kaolinite synthesis at room temperature. *Science.* **171**, 896-897.
- Liu D., Dong H., Wang H., Zhao L. (2015) Low-temperature feldspar and illite formation through bioreduction of Fe(III)-bearing smectite by an alkaliphilic bacterium. *Chem. Geol.* **406**, 25-33.
- Liu W., Xu X., Wu X., Yang Q., Luo Y., Christie P. (2006). Decomposition of silicate minerals by *Bacillus mucilaginosus* in liquid culture. *Environ. Geochem. Health.* **28**(1-2), 133-140.
- Liu Y., Yang S., Xu H. et al. (2004) The influence of cell and substratum surface hydrophobicities on microbial attachment. *J. Biotechnol.* **110**, 251-256.
- Lloyd J.R. (2003) Microbial reduction of metals and radionuclides. *FEMS Microbiol. Rev.* **27**, 411-425.
- Maurice P.A., Vierkorn M.A., Hersman L.E., Fulghum J.E. (2001) Dissolution of well and poorly ordered kaolinites by an aerobic bacterium. *Chem. Geol.* **180**, 81-97.
- Mishra D., Rhee Y.H. (2014) Microbial leaching of metals from solid industrial wastes. *J. Microbiol.* **52**, 1-7.
- Mueller B. (2015) Experimental interactions between clay minerals and bacteria: a review. *Pedosphere.* **25**(6), 799-810.
- Novitzky J.A. (1986) Degradation of dead microbial biomass in a marine sediment. *Appl. Environ. Microbiol.* **52**, 504-509.
- Oulkadi D., Ballandboloubi C., Billard P., Kitzinger G., Parrello D., Mustin C., Banon S. (2014). Interactions of three soil bacteria species with phyllosilicate surfaces in hybrid silica gels. *FEMS Microbiol. Lett.* **354**(1), 37-45.
- Palanisamy N.K., Ferina N., Amirulhusni A.N. et al. (2014) Antibiofilm properties of chemically synthesized silver nanoparticles found against *Pseudomonas aeruginosa*. *J. Nanobiotechnol.* **12**, 2.
- Pasket A., Zhang H., Wang Y., Krzmarzick M., Gustafson J.E., Deng S. (2022) Clay content played a key role governing sorption of ciprofloxacin in soil. *Front. Soil Sci.* **2**:814924.
- Perelomov L., Mandzhieva S., Minkina T., Atroshchenko Y., Perelomova I., Bauer T., Pinsky D., Barakhov A. (2021) The synthesis of organoclays based on clay minerals with different structural expansion capacities. *Minerals.* **11**, 707.
- Pokrovsky O.S., Martinez R., Golubev S., Kompantseva E., Shirokova L. (2008). Adsorption of metals and protons on *Gloeocapsa* sp. cyanobacteria: a surface speciation approach. *Appl. Geochem.* **23**, 2574-2588.
- Ransom B., Bennett R.H., Baerwald R., Hulbert M.H., Burkett P.J. (1999) In situ conditions and interactions between microbes and minerals in fine-grained marine sediments: A TEM microfabric perspective. *Am. Mineral.* **84**, 183-192.
- Sand W., Bock E. (1991) Biodeterioration of mineral materials by microorganisms: Biogenic sulphuric and nitric-acid corrosion of concrete and natural stone. *Geomicrobiol. J.* **9**, 129-138.
- Schippers A., Jozsa P.G., Sand W. (1996) Sulfur chemistry in bacterial leaching of pyrite. *Appl. Environ. Microbiol.* **62**, 3424-3431.
- Stotzky G. (1986) Influence of soil mineral colloids on metabolic processes, growth, adhesion, and ecology of microbes and viruses. In *Interactions of Soil Minerals with Natural Organics and Microbes* (Eds. Huang P.M., Schnitzer M.). Madison: Soil Science Society of America, 305-428.
- Tazaki K. (2005) Microbial formation of a halloysite-like mineral. *Clays Clay Miner.* **53**, 224-233.
- Uroz S., Calvaruso C., Turpault M.P., Sarniguet A., De Boer W., Leveau J.H.J., Frey-Klett P. (2009) Efficient mineral weathering is a distinctive functional trait of the bacterial genus *Collimonas*. *Soil Biol. Biochem.* **41**(10), 2178-2186.
- Van Loosdrecht M.C.M., Lyklema J., Norde W., Zehnder A.J.B. (1990) influence of interfaces on microbial activity. *Microbiol. Rev.* **54**(1), 75-87.
- Verwey E.J. (1947) Theory of the stability of lyophobic colloids. *J. Phys. Colloid. Chem.* **51**(3), 631-636.
- Vieira M.J., Melo L.F. (1995) Effect of clay particles on the behaviour of biofilms formed by *Pseudomonas fluorescens*. *Water Sci. Technol.* **32**(8).
- Wu L., Jacobson A.D., Chen H.C., Hausner M. (2008). Characterization of elemental release during microbe-basalt interactions at $T = 28^{\circ}\text{C}$. *Geochim. Cosmochim. Acta.* **71**(9), 2224-2239.
- Xiao B., Lian B., Sun L., Shao W. (2012) Gene transcription response to weathering of K-bearing minerals by *Aspergillus fumigatus*. *Chem. Geol.* **306-307**, 1-9.