

**Національна академія аграрних наук України
Інститут агроекології і природокористування**

**І.І. Гуменюк
А.С. Левішко
В.О. Цвігун
С.О. Мазур
О.С. Дем'янюк
П.М. Маменко**

ЕКОЛОГІЯ МІКРООРГАНІЗМІВ

Підручник

*Затверджено Вченою радою Інституту агроекології і природокористування НААН як підручник для здобувачів освітнього ступеня «Доктор філософії» напрямів підготовки Е2 Екологія, Н1 Агрономія, а також студентів вищих навчальних закладів природничих та міждисциплінарних спеціальностей.
Протокол № 8 від 15 липня 2025 року*

Київ 2025

УДК 579.26

DOI: <https://doi.org/10.59647/978-617-8739-30-0/1>

*Рекомендовано до видання вченою радою Інституту агроекології і
природокористування НААН (Протокол № 8 від 15 липня 2025 р.)*

Рецензенти

О.В. Тертична, д.б.н., професор, Інститут агроекології і природокористування НААН;

В.П. Оліферчук, д.б.н., доцент, Національний лісотехнічний університет України;

Т.І. Тугай, д.б.н., професор, Інженерно-технологічний інститут «Україна»

**Гуменюк І.І., Левішко А.С., Цвігун В.О., Мазур С.О., Дем'янюк О.С.,
Маменко П.М.**

Екологія мікроорганізмів : підручник / за науковою ред. д. с.-г.н., професора О.В. Шерстобоевої. – Київ : Видавництво Ліра-К, 2025. – 324 с.

ISBN 978-617-8739-30-0

У даному підручнику з екології мікроорганізмів надано комплексний та сучасний огляд ролі мікробів у природних екосистемах. Книга охоплює широкий спектр тем: від історичних та еволюційних засад мікробної екології до вивчення специфічних взаємодій та їхнього впливу на навколишнє середовище. Особлива увага приділяється факторам, що формують мікробні спільноти, включаючи фізичні обмеження, біотичні взаємовідносини (конкуренція, симбіоз, паразитизм), а також адаптаційні стратегії екстремофільних організмів. Окремі розділи присвячені мікроорганізмам у різних середовищах – ґрунті, воді та атмосфері, а також їхній ключовій ролі в глобальних біогеохімічних циклах. Підручник також розглядає актуальні проблеми, пов'язані із забрудненням довкілля та використанням мікробів у біодеградації ксенобіотиків, що робить його цінним джерелом інформації для студентів, науковців та фахівців у галузях мікробіології, екології та біотехнології.

УДК 579.26

ISBN 978-617-8739-30-0

© І.І. Гуменюк, А.С. Левішко,
В.О. Цвігун, С.О. Мазур,
О.С. Дем'янюк, П.М. Маменко, 2025

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	6
РОЗДІЛ 1. ОСНОВИ ЕКОЛОГІЇ МІКРООРГАНІЗМІВ	7
1.1. Історія розвитку екології мікроорганізмів	11
1.2. Еволюційні основи екології мікроорганізмів	16
1.3. Основні методи дослідження в екології мікроорганізмів	19
РОЗДІЛ 2. РІЗНОМАНІТНІСТЬ МІКРООРГАНІЗМІВ ТА ЇХ КЛАСИФІКАЦІЯ	25
2.1. Основні групи мікроорганізмів	25
2.2. Філогенетичні та функціональні підходи до класифікації	27
2.3. Метагеноміка та її роль у вивченні мікробного різноманіття	28
РОЗДІЛ 3. ЕКОСИСТЕМА ТА ЇЇ ЕЛЕМЕНТИ	30
3.1. Екологічні фактори, що впливають на мікроорганізми	35
3.2. Фізичні фактори, що обмежують ріст мікроорганізмів .	42
3.3. Екстремофільні мікроорганізми	49
3.4. Основні елементи екосистеми в мікробному контексті	57
РОЗДІЛ 4. МІКРОБНІ БІОЦЕНОЗИ: СТРУКТУРА ТА РІЗНОМАНІТТЯ	62
4.1. Основна структура мікробних ценозів	66
4.2. Фактори, що впливають на різноманіття мікробних біоценозів	68
РОЗДІЛ 5. ВЗАЄМОДІЇ МІКРООРГАНІЗМІВ У БІОТИЧНИХ УГРУПОВАННЯХ.	74
5.1. Кооперативні та нейтральні стратегії співіснування.	76
5.2. Конкурентні взаємодії та адаптаційні стратегії мікроорганізмів.	83
5.3. Негативні мікробні взаємодії: Антагонізм та аменсалізм.	90
5.4. Паразитизм і хижацтво в мікробних угрупованнях. .	98
РОЗДІЛ 6. МІКРОБНІ УГРУПОВАННЯ В РІЗНОМАНІТНИХ ЕКОСИСТЕМАХ.	106

6.1. Ґрунт як складне мікробне середовище.	106
6.1.1. Мікроорганізми та ґрунтоутворення.	114
6.1.2. Мікробна трансформація рослинних решток. ..	118
6.1.3. Мікроорганізми ґрунту в умовах змін клімату. .	123
6.2. Мікроорганізми та водне середовище.	140
6.2.1. Мікробіоценози прісних водойм.	143
6.2.2. Мікробіоценози солоних водойм.	152
6.3. Атмосферна мікробіота: динаміка та екологічне значення.	164
РОЗДІЛ 7. МІКРОБНО-РОСЛИННІ ВЗАЄМОДІЇ.	171
7.1. Епіфітні мікроорганізми.	172
7.2. Ризосферні мікроорганізми.	177
7.3. Мікориза.	181
7.4. Рослини та азотфіксуювальні мікроорганізми.	187
7.4.1. Симбіотичні бактерії.	188
7.4.2. Асоціативне азотфіксування.	197
РОЗДІЛ 8. ВЗАЄМОВІДНОСИНИ МІКРООРГАНІЗМІВ І ТВАРИН.	200
8.1. Мікроорганізми симбіонти безхребетних.	200
8.2. Мікроорганізми та хребетні тварини.	205
8.3. Фактори патогенності мікроорганізмів.	213
РОЗДІЛ 9. ВНЕСОК МІКРООРГАНІЗМІВ У КРУГООБІГ ЕЛЕМЕНТІВ.	216
9.1. Кругообіг кисню та вуглецю.	220
9.2. Кругообіг азоту.	226
9.3. Кругообіг фосфору.	231
9.4. Кругообіг сірки.	236
9.5. Кругообіг заліза.	238
РОЗДІЛ 10. ВПЛИВ ГЕНЕТИЧНО МОДИФІКОВАНИХ МІКРООРГАНІЗМІВ НА БІОЛОГІЧНУ РІВНОВАГУ ЕКОСИСТЕМ.	242
РОЗДІЛ 11. ЗАБРУДНЕННЯ ТА ЙОГО ВПЛИВ НА МІКРОБНІ ЕКОСИСТЕМИ.	248
11.1. Забруднення у сільськогосподарському виробництві. .	250

11.1.1. Забруднення ґрунту пестицидами та мікроорганізми.	251
11.1.2. Забруднення ґрунту мінеральними добривами та мікробна біота.	256
11.2. Мікроорганізми та важкі метали.	259
11.3. Забруднення біосфери нафтопродуктами та його вплив на мікробіоту.	264
11.4. Забруднення водних екосистем.	266
11.5. Екологічні аспекти біотехнологічного виробництва. .	270
11.6. Радіоактивне забруднення та мікроорганізми. .	274
РОЗДІЛ 12. РОЛЬ МІКРООРГАНІЗМІВ У БІОДЕГРАДАЦІЇ КСЕНОБІОТИКІВ.	278
12.1. Типи біодеградації пестицидів мікроорганізмами	283
12.2. Мікробна деградація нерозчинних у воді пестицидів	286
12.3. Екологічні стратегії мінімізації пестицидного навантаження.	289
12.4. Біопестициди як екологічна альтернатива хімічним препаратам.	291
СЛОВНИК ТЕРМІНІВ (ГЛОСАРІЙ)	296
ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА.	316

ПЕРЕДМОВА

Екологія мікроорганізмів, вивчає світ мікроорганізмів у його різноманітті, починаючи з окремих клітин і закінчуючи складними мікробними угрупованнями в різних екосистемах. Дослідження чистих культур мікроорганізмів та природних мікробних спільнот вимагають різних методологічних підходів. Розвитку цієї галузі сприяли зусилля науковців різних спеціальностей. Наразі ключовим завданням є розуміння організації мікробних спільнот у природному середовищі, що стало можливим завдяки молекулярним методам ідентифікації, які дозволяють вивчати навіть ті мікроорганізми, що не можливо культивувати в лабораторії. Дослідження ферментативної активності мікроорганізмів та мікробної адаптації до навколишнього середовища поглиблюють наші знання про фізіологічні процеси окремих мікробних клітин та їхніх популяцій, що визначають їхню здатність виживати, рости, розмножуватися та функціонувати в різних умовах навколишнього середовища. Але, вивчаючи мікроорганізми в певному середовищі існування, дослідники постійно стикаються з низкою важливих питань: які мікроорганізми тут мешкають? Яким чином вони здатні трансформувати навколишнє середовище? Та ін. Цей підручник має на меті не лише надати певні відповіді на ці актуальні питання, але й показати, що наукове дослідження є безперервним процесом, у якому кожне нове досягнення відкриває нові горизонти для вивчення. Його головна мета полягає у всебічному представленні ключових принципів екології мікроорганізмів та глибокому роз'ясненні складних механізмів взаємодії мікроорганізмів як між собою, так і з абіотичними та біотичними факторами, що формують їхнє оточення.

РОЗДІЛ 1. ОСНОВИ ЕКОЛОГІЇ

МІКРООРГАНІЗМІВ

Слово «екологія» походить від двох грецьких слів – οἶκος (oikos) – дім, оселя та λόγος (logos) – наука, таким чином, буквально це слово можна перекласти як «наука про дім» або «вчення про місце проживання» – наш спільний дім – природу, де всі живі організми і навколишнє середовище перебувають у постійній взаємодії. Пізніше виникали й інші визначення «екології» як науки. Вони доповнювали або уточнювали одне одного. Так, екологію називали «наукою про відносини організмів із середовищем», «наука про спільноти, наука, яка вивчає структури функції природи, наука про закони, які управляють життям рослин і тварин у природному середовищі. За сучасним визначенням екологія – це наука, яка вивчає взаємовідносини і взаємодії між живими системами та навколишнім середовищем. Вона вивчає структуру та функціонування екосистем на різних рівнях організації – від окремих організмів і популяцій до біоценозів та біосфери в цілому.

Історичні корені екології сягають у глибоку давнину, вони нерозривно пов'язані з виникненням і розвитком людства. Ще стародавні люди, щоб вижити, мали знати, де можна знайти їстівні рослини, зловити тварину чи сховатися від ворогів, тобто стихійно, підсвідомо починали формуватися екологічні знання. Як визнана самостійна наука екологія виникла ще на початку XX ст., сама назва її увійшла до загального лексикону лише в останні чотири десятиліття, коли вона почала особливо стрімко розвиватись. Нині «екологія» чи не найпопулярніше слово, в значення якого здебільшого вкладають будь-яку взаємодію людини та природи. Інтерес до

екології зумовлений різким посиленням негативного впливу людини на природу.

До 1970 р. екологію вважали одним із підрозділів біології і як підрозділ загальної біологічної науки вона в своєму розвитку пройшла етапи диференціації на окремі дисципліни: екологія мікроорганізмів, екологія рослин, екологія тварин, екологія вірусів. Сучасний стан розвитку цієї науки пов'язаний із виникненням нових екологічних дисциплін – агроекології, радіоекології, медичної екології, технічної екології, що спричинено різким посиленням впливу факторів навколишнього середовища на людину.

Екологію можна умовно поділяють на п'ять великих підрозділів: **аутекологію** (екологію організмів), **демекологію** (екологію популяцій), **синекологію** (екологію угруповань), **біогеоценологію** та **біосферологію** (глобальну екологію).

Аутекологія (екологія організмів). Розділ екології, що вивчає взаємовідносини окремого виду з довкіллям. Вперше цей термін ввів Шретер у 1896 р. Аутекологія зосереджується, головним чином на визначенні меж стійкості виду і його ставлення до різних екологічних факторів, а також вплив середовища на морфологію, фізіологію та поведінку організмів.

Демекологія (екологія популяції, популяційна екологія). Термін ввів Швердтфегер у 1963 р. Розділ екології, що вивчає умови формування, структуру, функціонування і динаміку розвитку популяцій окремих видів. Вона досліджує зміни в чисельності, щільності, віковій структурі, статевому складі, народжуваності, смертності та просторовому розподілі популяцій у часі та просторі, а також фактори, що на них впливають. Іншими словами, демекологія зосереджується на групі особин одного виду, які живуть на певній території та взаємодіють між собою.

Синекологія, або біоценологія (другий термін, що набув поширення завдяки працям Гамса, 1918 р., як синонім до терміну синекологія Шретера, 1902 р.), є розділом екології, що фокусується на вивченні складних мереж взаємодій між особинами різних видів, що співіснують у межах певного середовища, а також на їхніх функціональних зв'язках з абіотичним середовищем. Аналітична парадигма синекології включає статичний зріз структури угруповання та динамічне дослідження процесів, що відбуваються в ньому. Статичний напрям (**описова синекологія**) займається встановленням видового складу угруповань, чисельністю, частотою виявлення виду, видовим представництвом і просторовим розміщенням. Динамічний напрям (**функціональна синекологія**) обіймає два аспекти. Перший стосується розвитку угруповань і дослідження причин, які призвели до їх зміни. Другий займається обміном речовин та енергії між різними компонентами екосистеми, а також вивчає кормові ланцюги, біомасу та енергію, продуктивність біоценозів. Цей напрям ще називають кількісною синекологією.

Як ми бачимо, екологія як наука охоплює широкий спектр рівнів організації життя, від окремих особин до цілих угруповань. Це повною мірою стосується й невидимого, але надзвичайно важливого світу мікроорганізмів. Таким чином, застосовуючи екологічні підходи до вивчення бактерій, архей, грибів та найпростіших, ми формуємо окрему, але тісно пов'язану галузь знань – екологію мікроорганізмів. Ці невидимі неозброєним оком істоти відіграють надзвичайно важливу роль у функціонуванні всіх екосистем, беручи участь у ключових біогеохімічних циклах та формуючи складні мікробні угруповання. Саме тому виникла окрема галузь екології, що фокусується на вивченні світу мікроскопічних живих істот та їхніх екологічних зв'язків.

Отже, **екологія мікроорганізмів** являє собою наукову дисципліну, що досліджує складні взаємозв'язки між мікроскопічними живими істотами та їхнім оточуючим середовищем, а також різноманітні взаємодії, що виникають між різними популяціями та угрупованнями мікроорганізмів. Ця галузь науки вивчає, яким чином абіотичні фактори, такі як температурний режим, рівень кислотності (рН), доступність води, наявність кисню та необхідних поживних елементів, впливають на процеси росту, виживання, метаболізму та географічне поширення мікроорганізмів. Крім того, екологія мікроорганізмів зосереджується на дослідженні біотичних факторів, включаючи міжвидові та внутрішньовидові взаємодії (конкуренцію, мутуалізм, паразитизм) та їхні зв'язки з макроорганізмами, такими як рослини та тварини. Сучасні дослідження в цій галузі активно використовують молекулярні методи, що надають можливість аналізувати генетичну різноманітність та функціональну активність мікробних спільнот без обов'язкового культивування в лабораторних умовах.

Предметом вивчення екології мікроорганізмів є мікробне різноманіття, що існує в різноманітних екосистемах, структура та принципи організації мікробних угруповань у функціональних угрупованнях (біоплівки, консорціуми), а також фактори, що визначають їхню просторову організацію. Важливим аспектом є дослідження функціонування мікробних угруповань, включаючи метаболічні процеси, їхню ключову роль у біогеохімічних циклах основних елементів та процесах розкладання органічних сполук.

Спектр досліджень екології мікроорганізмів охоплює також вивчення численних форм взаємодій між мікроорганізмами, аналіз їхнього впливу на стійкість та ефективність мікробних угруповань, а також розгляд складних відносин із рослинним

і тваринним світом, від взаємовигідного співіснування до патогенних процесів. Особливу увагу приділяють механізмам адаптації мікроорганізмів до екстремальних умов середовища та змін у довкіллі. Крім того, важливим напрямком досліджень є вивчення впливу антропогенних факторів, таких як забруднення та зміни клімату, на склад та функціонування мікробних екосистем. Нарешті, екологія мікроорганізмів має значне практичне значення, сприяючи розробці біотехнологій для очищення забруднених територій, підвищення родючості ґрунтів, виробництва цінних речовин та боротьби зі шкідниками та хворобами.

Таким чином, екологія мікроорганізмів є комплексною наукою, спрямованою на розуміння ролі та значення мікроскопічного життя у функціонуванні нашої планети. Отже, розуміння складної мережі взаємозв'язків між мікроорганізмами та їхнім оточенням, а також їхньої ключової ролі у функціонуванні екосистем, є результатом тривалого розвитку наукової думки. Щоб краще оцінити сучасний стан екології мікроорганізмів, варто звернутися до її історичних витоків та простежити ключові етапи становлення цієї важливої наукової дисципліни.

1.1 Історія розвитку екології мікроорганізмів. Ще задовго до відкриття бактерій, протягом багатьох століть, люди в різних куточках світу інтуїтивно використовували вибіркові методи для отримання необхідних їм продуктів. Мікроорганізми, що викликають ферментацію, поширювалися в межах поселень для ферментації молока, а також використовувалися для бродіння фруктових нектарів. Методи маринування, що включали природне бродіння, були звичними для зберігання харчових продуктів. У різних географічних зонах зростання виробництва рису було

результатом специфічних агрономічних практик, які, як ми сьогодні розуміємо, сприяли селекції азотфіксуючих ціанобактерій.

Історію мікробіології часто відраховують від 1675 року, коли Антоні ван Левенгук опублікував свої спостереження за «дивовижно малими тваринками» – бактеріями, дріжджами та найпростішими – знайденими ним у таких звичайних середовищах, як слина, зубний наліт та забруднена вода. Ці перші звіти стали поштовхом для подальшого вивчення мікроскопічного світу, і з часом, завдяки зусиллям науковців у різних куточках планети, які використовували методи прямого спостереження та експерименту, знання про мікроорганізми невпинно зростали (Brock 1961; Lechevalier and Solotorovsky 1965). Перші відкриття, що мають відношення до екології мікроорганізмів, наведені в Таблиці 1.1. (Schlegel and Kohler 1999).

Багато хто вважає засновниками екології мікроорганізмів **Сергія Виноградського** (1845-1916) та **Мартінуса Бейєрінка** (1851-1931), які першими продемонстрували роль бактерій у кругообігу поживних речовин і сформулювали принципи мікробних взаємодій у ґрунті. **Бейєрінк** працював у Делфтській політехнічній школі в Нідерландах, де розробив метод збагачувальних культур для виділення кількох бактеріальних культур, зокрема тих, які зараз відомі як *Azotobacter*, *Rhizobium*, *Desulfovibrio* та *Lactobacillus*. Ранні роботи Бейєрінка також сприяли відкриттю вірусу тютюнової мозаїки, що суттєво вплинуло на становлення та розуміння основних принципів вірусології як науки. Роботи видатного українського вченого, **С. Виноградського** мали величезний вплив на розвиток мікробіології, екології та ґрунтознавства.

Таблиця 1.1

Основоположники екології мікроорганізмів

Рік	Дослідник	Подія
1683	Антоні ван Левенгук	Опубліковані малюнки бактерій із зображенням паличок, коків та спіралей
1786	Отто Фрідріх Мюллер	Описав характеристики 379 різних видів у своїй публікації «Тваринний світ струмків, річок і морів»
1823	Бартоломео Бізіо	Описав «кров'яні» краплі в хлібі, що «кровоточить» та використовується в обрядах причастя, які відносять до <i>Serratia marcescens</i>
1837	Фрідріх Трауготт Кузінг, Шарль Каньяр-Латур, Теодор Шванн	Незалежно опублікували роботи, в яких стверджувалося, що мікроорганізми відповідальні за виробництво етанолу
1838	Крістіан Готфрід Еренберг	Описав <i>Gallionella ferruginea</i> як причину виникнення охри
1843	Фрідріх Трауготт Кутцінг	Описав <i>Leptothrix ochracea</i> , нитчасту залізоокислювальну бактерію
1852	Максиміліан Перті	Описав кілька видів <i>Chromatium</i> , зокрема <i>C. vinosum</i>
1866	Ернст Геккель	Запропонував термін "екологія"
1877	Теофіль Шьосінг та Ахілл Мунц	Продемонстрували, що мікроорганізми здатні до нітрифікації ($\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NH}_3$)
1878	Антон де Беррі	Запропонував концепції муталістичного та антагоністичного симбіозу
1885	А. Б. Франк	Описав симбіоз гриба і кореня, відомий як мікориза
1886	Г. Хелльрігелем, Г. Вілфартом	Показав, що кореневі бульбочки бобових забезпечують рослини азотом
1889	Мартінус Віллем Беєрінк	Розробив техніку збагачення, яка дозволила отримувати чисті культури багатьох бактерій в азотно-сірчаному циклі
1889	Сергій М. Виноградський	Створив концепцію хемолітотрофії та автотрофного росту бактерій
1904	Лоренц Гілтнер	Досліджував біологію кореневої зони і запропонував термін ризосфера
1909	Сігурд Орла-Єнсен	Представив природну систему розташування бактерій з літосферою

Відкриття **С. Виноградським** хемосинтезу розширило наше розуміння різноманітності життя на Землі та показало, що життя може існувати в умовах, де немає сонячного світла. Його внесок у вивчення циклу азоту є фундаментальним для розуміння живлення рослин та функціонування наземних екосистем. Розроблений ним метод елективних культур став незамінним інструментом у руках мікробіологів. Саме він заклав основи для розуміння складної взаємодії між мікроорганізмами та їхнім середовищем, що є суттю екології мікроорганізмів.

Розвиток загальної екології як науки створив необхідне підґрунтя та імпульс для формування і зростання екології мікроорганізмів. Значний вклад у розкриття механізмів взаємовідносин між бактеріями в різних об'єктах навколишнього середовища, а також між мікроорганізмами і рослинами, мікроорганізмами і тваринами, мікроорганізмами та вірусами, та розробку сучасних положень екології мікроорганізмів внесло багато українських вчених – Виноградський, Холодний, Білай, Андреюк, Іутинська, Патика, Гвоздяк, Волкогон, Надкернична, Шерстобоева та ін.

Як вже було зазначено, основні принципи екології мікроорганізмів було розроблено Виноградським. Він уперше встановив новий для науки факт хемосинтетичного живлення організмів за рахунок енергії окиснення неорганічних сполук, відкрив нітрифікувальні бактерії та анаеробні азотфіксатори, запропонував метод селективних середовищ: для виявлення азотфіксувальних бактерій – середовище без сполук азоту, для виділення нітрифікаторів – середовище із солями амонію або нітратами як єдиним джерелом енергії, для виділення целюлозуруйнівних мікроорганізмів – середовище із целюлозою як єдиним джерелом вуглецю.

Холодний М.Г. розробив і ввів у практику мікробіологічних досліджень принципово нові методи вивчення водних і ґрунтових мікроорганізмів у їхньому природному середовищі існування (методи «грудочок обростання», «ґрунтових камер»), запропонував використовувати мікроорганізми як індикатори наявності в повітрі певних органічних речовин (рис. 1.1.).

Роботи К.І. Андреюк та Г.О. Іутинської мали неоціненне значення для розробки концепції про мікробні ценози різних типів ґрунтів та взагалі екології ґрунтових мікроорганізмів. Під керівництвом Гвоздяка П.І. було закладено основи розуміння мікробної деструкції синтетичних забруднювачів навколишнього середовища. Патика В.П. з колегами, розробили методи використання мікроорганізмів як альтернативу синтетичних агрохімікатів. Роботи української дослідниці Надкерничної О.В. розкривають низку питань з екології водних мікроорганізмів, дослідження мікробних біоценозів прісних та морських водойм, їхньої реакції на антропогенний вплив. Наукова діяльність Волгогона В.В. охоплює дослідження особливостей трансформації сполук азоту в ґрунті під впливом природних та антропогенних факторів, проблеми фізіологічного оптимуму мінерального азоту для рослин, екологічні аспекти функціонування азотфіксуючих симбіозів та асоціацій, а також технології створення і використання мікробних препаратів. Усе вищезазначене показує вагомий доробок українських вчених у галузі екології мікроорганізмів.

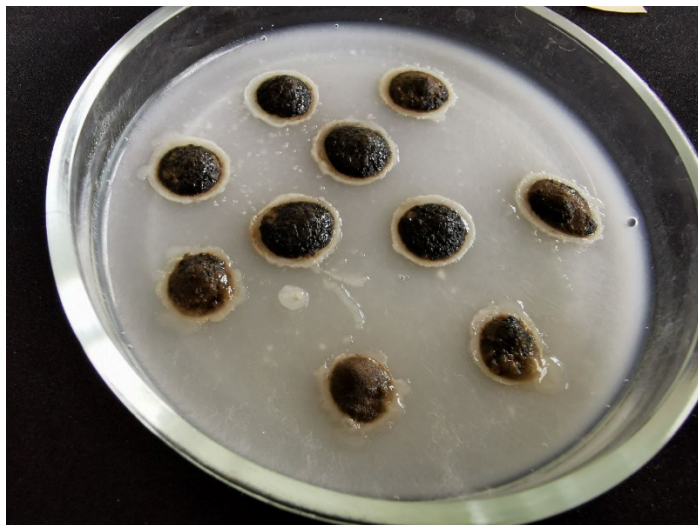


Рис. 1.1. «Грудочки обростання» мікроорганізмів роду Azotobacter. Цей мікроорганізм слугує індикатором чистоти ґрунту

Джерело: авторське фото

Зі зростанням інтересу до мікробіології стало очевидним, що існує дуже динамічна взаємодія між мікроорганізмами, а також між мікроорганізмами та їхнім середовищем. Сьогодні вивчення екології мікроорганізмів охоплює багато різних напрямків, які будуть розглянуті детальніше нижче.

1.2. Еволюційні основи екології мікроорганізмів. З метою належної оцінки фундаментальних напрямів мікробної екології, першочерговим етапом постає звернення до історичного контексту еволюції мікроорганізмів на планеті Земля. Такий підхід дозволить сформуванню більш глибоке розуміння ключових розділів означеної наукової дисципліни.

Вивчення екології мікроорганізмів включає в себе вплив навколишнього середовища на ріст і розвиток мікроорганізмів. Фізичні та хімічні зміни у навколишньому середовищі не лише впливають на селекцію мікроорганізмів, але й біологічна адаптація дозволяє бактеріям та археям оптимізувати використання поживних речовин, необхідних для підтримки росту. Прокаріотична клітина була ідеальною системою для ранніх форм життя, оскільки вона мала можливість швидкої генетичної еволюції. Як ми тепер розуміємо, горизонтальний перенос генів між прокаріотами слугував механізмом клітинної еволюції ранніх форм життя, що давав нащадків з різноманітними генотипами та фенотипами. Хоча скам'янілості є доказом еволюції рослин і тварин, вони також можуть свідчити про ранні форми тварин, які вимерли. Іронія біології полягає в тому, що ті самі прокаріотичні організми, які еволюціонували до еукаріотичних організмів, також брали участь у розкладанні динозаврів та інших доісторичних форм.

Прокаріотична форма життя не тільки зберігається сьогодні, але й процвітає та продовжує розвиватися. Підраховано, що у верхньому сантиметрі ґрунту міститься більше живих мікробних клітин, ніж кількість еукаріотичних організмів, що живуть над землею. Вільям Вітман та його колеги підраховували, що на Землі існує $5 \cdot 10^{30}$ прокаріотів, і ці клітини складають більше половини живої протоплазми на Землі (Whitman et al. 1998). Кількість бактерій, що ростуть в організмі людини, перевищує кількість людських клітин у 10 разів. Хоча неможливо оцінити роль кожної з цих прокаріотичних клітин, разом групи прокаріотичних клітин можуть мати значний вплив на еукаріотичне життя. Аналіз мікробіому людини показує, що хоча мікрофлора шкіри схожа, кожна людина має унікальний для неї бактеріальний

біом (Curtin 2009). Мікроорганізми не тільки важливі у кругообігу поживних речовин, але й відіграють важливу роль у структурі угруповань та взаємодії з іншими формами життя. Неможливо уявити життя на Землі без мікроорганізмів.

Ранній етап розвитку життя на Землі охоплює два фундаментальні, хоча й тісно пов'язані, процеси: генезис життя (абіогенез) та еволюцію організмів. Незважаючи на активні наукові дискусії навколо цих явищ, постійно виникають нові теорії та переосмислюються минулі спостереження, привертаючи пильну увагу мікробіологів.

Палеонтологічний літопис бактерій є доволі фрагментарним, здебільшого обмежуючись виявленням ціанобактерій та споріднених мікроорганізмів у скам'янілих строматолітах. Як альтернативу обмежених оцінці скам'янілостей, мікробіологи звертаються до реконструкції життєвих процесів, що узгоджуються з геологічною історією Землі. Зокрема, фотосинтетичне виділення кисню (O_2) було критично важливим фізіологічним процесом раннього життя, що дозволяє припустити присутність бактерій з такими метаболічними можливостями на ранніх етапах клітинної еволюції.

Після появи клітинного життя, еволюційний розвиток розгалузився на безліч шляхів, включно зі стратегіями виживання, описаними Дарвіном. Генетична організація прокаріотичних організмів (бактерій та архей) забезпечила їм унікальну здатність до горизонтального переносу генів, що є потужним механізмом генерації нових видів. Еукаріотичні клітини, у свою чергу, еволюціонували шляхом ендосимбіозу бактерій, інтегруючи їхні гени та формуючи внутрішні органели.

Дерево життя, запропоноване Вузом (Woese) (він використовував еволюційну інформацію, що міститься в

рибосомних генах, для побудови філогенетичних дерев, які дали уявлення про тридоменну систему класифікації життя), слугує фундаментальною структурою для розуміння клітинної еволюції, підкреслюючи домінуючу роль бактерій та архей в історії життя на Землі. З відкриттям нових видів прокаріотів, що мешкають у різноманітних середовищах, картина життя прокаріотів стає все більш повною. Розробка передових обчислювальних методів та програмного забезпечення для аналізу молекулярних філогеній дозволить майбутньому Дереву життя ставати все більш деталізованим та динамічно адаптуватися до нової наукової інформації.

1.3. Основні методи дослідження в екології мікроорганізмів. Екологія мікроорганізмів, як міждисциплінарна галузь, використовує розгалужену палітру методологічних підходів для всебічного дослідження мікроскопічного світу в його природному контексті. Ці методи дозволяють не лише ідентифікувати та класифікувати мікроорганізми, але й розкривати складність їхньої організації, метаболічної активності, міжвидових та внутрішньовидових взаємодій, а також їхню реакцію на різноманітні екологічні чинники.

Мікроскопічні методи є фундаментальним інструментом для візуалізації мікробних клітин та їхніх угруповань. Світлова мікроскопія, завдяки можливості збільшення та застосуванню різних технік фарбування, надає первинну інформацію про морфологію клітин (форма, розмір), їхню рухливість та наявність певних структур. Диференційне фарбування, таке як метод Грама, дозволяє класифікувати бактерії на основі структурних відмінностей їхньої клітинної стінки. Флуоресцентна мікроскопія значно розширює можливості ідентифікації та візуалізації,

використовуючи флуоресцентні барвники, які специфічно зв'язуються з певними клітинними компонентами або видами мікроорганізмів. Особливо цінним є метод флуоресцентної гібридизації *in situ* (FISH), що ґрунтується на гібридизації флуоресцентно мічених олігонуклеотидних зондів з рибосомальною РНК (рРНК) або ДНК мікробних клітин безпосередньо в екологічному зразку, дозволяючи ідентифікувати та локалізувати конкретні таксономічні групи. Для дослідження ультраструктури мікробних клітин та їхніх поверхневих особливостей застосовується електронна мікроскопія, яка забезпечує значно вищу роздільну здатність порівняно зі світловою. Трансмисійна електронна мікроскопія (ТЕМ) використовується для вивчення внутрішньої організації клітин, тоді як скануюча електронна мікроскопія (СЕМ) надає детальні зображення поверхні клітин та складних мікробних угруповань, таких як біоплівки. Атомно-силова мікроскопія (АСМ), натомість, дозволяє не лише отримувати топографічні зображення поверхні клітин з нанометровою роздільною здатністю, але й вимірювати їхні фізико-механічні властивості, такі як пружність та адгезія, що є важливим для розуміння їхньої поведінки в середовищі.

Також існує такий важливий вид мікробіологічних методів, як культуральні методи, що залишаються важливим інструментом для вивчення фізіології та метаболізму мікроорганізмів. Виділення чистих культур на селективних або диференціальних поживних середовищах дозволяє отримати ізольовані популяції одного виду для подальшого детального вивчення їхніх властивостей. Методи збагачення (елективні культури) є потужним підходом для селективного стимулювання росту певних функціональних груп мікроорганізмів, що представляють інтерес для дослідження конкретних екологічних процесів. Створення специфічних

умов культивування, таких як певний склад середовища, температура, рН або атмосфера, дозволяє ізолювати мікроорганізми, здатні здійснювати певні метаболічні перетворення. Розвиток мікрокультивування в мікрофлюїдних системах відкриває нові можливості для спостереження за ростом, поділом та поведінкою окремих мікробних клітин у контрольованих умовах, що імітують природні мікросередовища.

Революцію в екології мікроорганізмів здійснили молекулярні методи, які дозволяють досліджувати мікробні угруповання без необхідності їхнього попереднього культивування. Екстракція та аналіз нуклеїнових кислот (ДНК та РНК) з екологічних зразків є першим кроком до розуміння генетичного складу та функціональної активності мікробних угруповань. Полімеразна ланцюгова реакція (ПЛР) використовується для ампліфікації специфічних ділянок ДНК, що дозволяє виявляти та кількісно визначати певні мікроорганізми або функціональні гени. Справжнім проривом стало впровадження технологій секвенування ДНК та РНК нового покоління (NGS), які уможливили широкомасштабний аналіз генетичного матеріалу мікробних угруповань. Метагеноміка, що передбачає пряме секвенування ДНК з екологічного зразка, надає інформацію про генетичний потенціал усієї мікробної угруповання, включаючи геноми некультивованих організмів. Метатранскриптоміка, аналізуючи всю РНК, присутню в зразку, дозволяє визначити гени, які активно експресуються мікроорганізмами в конкретних екологічних умовах. Філогенетичний аналіз, заснований на порівнянні послідовностей консервативних генів, таких як 16S рРНК у прокаріотів та 18S рРНК у еукаріотів, є ключовим для визначення таксономічного складу мікробних угруповань та їхніх еволюційних зв'язків. Розвиток геноміки

окремих клітин дозволяє отримувати геномні дані навіть для тих мікроорганізмів, які не піддаються культивуванню в лабораторних умовах, відкриваючи нові горизонти для розуміння їхньої генетики та потенційної ролі в екосистемах.

Біохімічні методи спрямовані на розуміння метаболічної активності мікроорганізмів у їхньому природному середовищі. Аналіз метаболітів (метаболоміка) дозволяє ідентифікувати та кількісно визначати низькомолекулярні сполуки, що утворюються або споживаються мікроорганізмами, надаючи уявлення про їхні метаболічні шляхи та взаємодії. Вимірювання активності специфічних ферментів (ферментний аналіз) допомагає оцінити функціональний потенціал мікробних угруповань у здійсненні певних біохімічних процесів. Використання стабільних ізотопів у поєднанні з методами мас-спектрометрії (стабільна ізотопна екологія) дозволяє відстежувати потоки вуглецю та інших елементів у мікробних харчових мережах та ідентифікувати ключових учасників певних біогеохімічних процесів.

Для вивчення мікробних угруповань безпосередньо в їхньому природному середовищі використовуються спеціалізовані методи візуалізації та аналізу *in situ*. Конфокальна лазерна скануюча мікроскопія (КЛСМ) є потужним інструментом для дослідження структури біоплівки та інших тривимірних мікробних угруповань, забезпечуючи отримання оптичних зрізів та створення тривимірних реконструкцій. Авторадіографія з використанням радіоактивно мічених субстратів дозволяє ідентифікувати метаболічно активні мікроорганізми в складних природних зразках. Вторинна іонна мас-спектрометрія (SIMS) надає можливість визначати елементний та ізотопний склад

окремих мікробних клітин з високою просторовою роздільною здатністю.

Нарешті, аналіз складних наборів даних, отриманих за допомогою різноманітних методів, неможливий без застосування статистичних та біоінформатичних методів. Мультимірний статистичний аналіз використовується для виявлення закономірностей у структурі та функціонуванні мікробних угруповань на основі молекулярних та екологічних даних. Біоінформатика є ключовою для обробки та інтерпретації великих обсягів геномних, транскриптомних та метаболомних даних, дозволяючи реконструювати метаболічні шляхи, прогнозувати їх функціональні можливості та ідентифікувати ключові гени та метаболіти, що визначають їхню екологічну роль. Мережевий аналіз використовується для візуалізації та аналізу складних взаємодій між різними видами мікроорганізмів, виявляючи ключові види та структурні особливості мікробних мереж.

Таким чином, екологія мікроорганізмів є динамічною наукою, що постійно еволюціонує завдяки розробці та вдосконаленню різноманітних методологічних підходів. Комбіноване використання класичних та новітніх методів дозволяє отримувати детальне розуміння складного та надзвичайно важливого світу мікроскопічного життя та його фундаментальної ролі у функціонуванні нашої планети.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. Дайте визначення предмета екології. На які великі підрозділи її умовно поділяють?
2. Що вивчає екологія мікроорганізмів?
3. Яких основоположників екології мікроорганізмів ви можете назвати?

4. Які основні методи дослідження використовуються в екології мікроорганізмів?
5. Які мікробіологічні методи дослідження застосовують в екології мікроорганізмів?
6. На що спрямовані біохімічні методи дослідження у сфері екології мікроорганізмів?

РОЗДІЛ 2. РІЗНОМАНІТНІСТЬ МІКРООРГАНІЗМІВ ТА СУЧАСНІ ПІДХОДИ ДО ЇХНЬОЇ КЛАСИФІКАЦІЇ

Мікроорганізми, як найдавніша та найчисленніша форма життя на Землі, демонструють вражаюче різноманіття, охоплюючи три домени життя: *Bacteria*, *Archaea* та *Eukarya*. Їхня еволюційна історія, адаптивність до різноманітних екологічних ніш та широкий спектр метаболічних можливостей зумовлюють ключову роль мікроорганізмів у функціонуванні біосфери. Цей розділ присвячено огляду основних груп мікроорганізмів та сучасних стратегій їхньої класифікації, включаючи філогенетичні та функціональні підходи, а також розглядає революційну роль метагеноміки у дослідженні мікробного різноманіття.

2.1. Основні групи мікроорганізмів. Бактерії (*Bacteria*) являють собою велику та різноманітну групу прокаріотичних мікроорганізмів, що характеризуються відсутністю мембранно-обмежених органел та наявністю цитоплазми, рибосом та нуклеоїду, що містить їхній генетичний матеріал. Бактерії колонізують практично всі відомі екосистеми, від екстремальних середовищ до тіла інших живих організмів, і відіграють критичну роль у біогеохімічних циклах, розкладанні органічної речовини та патогенезі. Їхня морфологія є різноманітною, включаючи сферичні (коки), паличкоподібні (бацили), спіральні (спірили) та нитчасті форми.

Археї (*Archaea*) є ще одним доменом прокаріотичних мікроорганізмів, які раніше вважалися підгрупою бактерій,

але наразі визнані окремою еволюційною лінією на основі відмінностей у молекулярній структурі (зокрема, складі клітинних мембран та рРНК) та метаболізмі. Археї також населяють широкий спектр середовищ, включаючи екстремальні умови, такі як високотемпературні гідротермальні джерела, гіперсолоні озера та анаеробні болота. Вони відіграють важливу роль у глобальних циклах вуглецю та азоту, а також представляють значний інтерес у контексті біотехнології.

Еукаріотичні мікроорганізми відрізняються наявністю мембранно-обмежених органел, включаючи ядро, мітохондрії та хлоропласти (у фотосинтезуючих формах). Ця група охоплює кілька царств:

Гриби (*Fungi*) є гетеротрофними еукаріотами з хітиновими клітинними стінками, що розмножуються спорами. Вони відіграють ключову роль як деструктори органічної речовини в наземних екосистемах, а також можуть бути патогенами рослин і тварин. Дріжджі є одноклітинними формами грибів, тоді як плісняви та базидіоміцети є багатоклітинними формами з нитчастим тілом (гіфами).

Водорості (*Algae*) є фотосинтезуючими еукаріотами, що містять хлоропласти та здатні до автотрофного живлення. Вони варіюються від одноклітинних мікроскопічних форм (наприклад, діатомові водорості, динофлагеляти) до багатоклітинних макрофітів. Водорості є первинними продуцентами в багатьох водних та наземних екосистемах.

Найпростіші (*Protozoa*) є різноманітною групою одноклітинних гетеротрофних еукаріотів, що характеризуються рухливістю (за допомогою джгутиків, війок або псевдоподій) та різними стратегіями живлення (фагоцитоз, піноцитоз). Вони відіграють важливу роль у

мікробних харчових мережах як хижаки бактерій та інших мікроорганізмів.

Сучасна класифікація мікроорганізмів значно еволюціонувала від традиційних методів, що базувалися переважно на морфологічних та фізіологічних ознаках, перейшовши до домінуючого філогенетичного підходу, який прагне відобразити їхні еволюційні взаємозв'язки. Ключовим моментом стало відкриття Карла Вуза у 1977 році, який, використовуючи порівняльний аналіз послідовностей рибосомальної РНК, розділив прокаріотичний світ на Бактерії та Археї, що призвело до формування тридоменної системи класифікації: Бактерії, Археї та Еукаріоти. Сучасні методи класифікації та ідентифікації мікроорганізмів переважно використовують молекулярно-генетичні підходи, такі як секвенування 16S рРНК (для бактерій та архей) і 18S рРНК (для еукаріотів), повногеномне секвенування, мультилокусне секвенування тіпування та метагеноміка, що дозволяє вивчати навіть некультивовані мікроорганізми. Поряд з цим, для практичної ідентифікації та характеристики все ще застосовуються фенотипові ознаки, включаючи морфологічні, культуральні, біохімічні, фізіологічні та антигенні властивості. Класифікація мікроорганізмів залишається динамічною галуззю, яка постійно доповнюється та уточнюється завдяки новим відкриттям та розвитку секвенування й біоінформатики, роблячи «Дерево життя» дедалі детальнішим та точнішим, відображаючи складність і розмаїття мікробного світу.

2.2. Філогенетичні та функціональні підходи до класифікації. Традиційно класифікація мікроорганізмів ґрунтувалася на фенотипічних характеристиках, таких як морфологія, метаболізм та біохімічні властивості. Однак

розвиток молекулярної біології призвів до домінування **філогенетичних підходів**, що базуються на порівнянні консервативних генів, зокрема гену малої субодиниці рибосомальної РНК (16S рРНК для прокаріотів та 18S рРНК для еукаріотів). Філогенетичний аналіз дозволяє реконструювати еволюційні зв'язки між різними мікробними таксонами та будувати дендрограми (філогенетичні дерева), що відображають їхню спорідненість.

Поряд з філогенетичною класифікацією, зростає важливість **функціональних підходів**, що класифікують мікроорганізми на основі їхніх метаболічних здібностей та екологічних ролей. Цей підхід враховує, які біохімічні процеси здійснюють мікроорганізми (наприклад, фіксація азоту, нітрифікація, денітрифікація, метаногенез, сульфатредукція) та яку роль вони відіграють у функціонуванні екосистем. Функціональна класифікація є особливо корисною для розуміння екологічних процесів та прогнозування реакції мікробних спільнот на зміни навколишнього середовища.

2.3. Метагеноміка та її роль у вивченні мікробного різноманіття. Традиційні методи культивування дозволяють вивчати лише невелику частку мікробного різноманіття, оскільки значна більшість мікроорганізмів є некультивованими в лабораторних умовах. Революцію у вивченні мікробного різноманіття здійснила **метагеноміка** (або геноміка навколишнього середовища), яка передбачає пряме секвенування ДНК з екологічних зразків без попереднього культивування мікроорганізмів.

Метагеномний аналіз дозволяє:

- Оцінити філогенетичне різноманіття мікробних угруповань шляхом ідентифікації та порівняння послідовностей маркерних генів (наприклад, 16S рРНК).

- Виявити потенційні функціональні можливості мікробних угруповань шляхом аналізу всього набору генів, присутніх у зразку.
- Реконструювати метаболічні шляхи та потенційні взаємодії між різними мікроорганізмами в угрупованні.
- Відкривати нові гени та метаболічні шляхи, що можуть мати біотехнологічне значення.

В наш час, саме метагеноміка стала потужним інструментом для дослідження складних мікробних спільнот у різноманітних екосистемах, включаючи ґрунт, воду, кишечник тварин та екстремальні середовища. Вона дозволяє отримати безпрецедентне розуміння мікробного різноманіття та їхньої ролі у глобальних біогеохімічних циклах та здоров'ї екосистем. Подальший розвиток методів секвенування, біоінформатичного аналізу та метаболоміки обіцяє ще глибше проникнення у складний та захоплюючий світ мікроорганізмів.

Перше масштабне метагеномне дослідження було проведено Інститутом Дж. Крейга Вентера на мікробному угрупованні Саргасового моря. Оскільки вважалося, що це відносно просте угруповання через обмежену кількість наявних поживних речовин, дослідники вважали, що вони зможуть зібрати багато присутніх геномів. Однак угруповання Саргасового моря виявились складнішими, ніж вважалося. Подальші зусилля дослідили спільноту кислих шахтних дренажів Айрон-Маунтін у Каліфорнії (США), ґрунтові та морські водні спільноти, а також спільноти кишківників комах, що пролило світло на ідентичність та функціональну природу певної мікробної спільноти. Ці приклади демонструють можливості метагеномного аналізу та його перспективність для майбутніх відкриттів щодо мікробних угруповань.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. Які існують основні групи мікроорганізмів?
2. На чому базувалися традиційні методи класифікації мікроорганізмів?
3. Назвіть сучасні методи класифікації та ідентифікації мікроорганізмів.
3. Які ви знаєте підходи до класифікації мікроорганізмів?
4. Що дозволяє нам отримати метагеномний аналіз?

РОЗДІЛ 3. ЕКОСИСТЕМА ТА ЇЇ ЕЛЕМЕНТИ

Концепція екосистеми, визначена як фундаментальна одиниця екології, що охоплює як біотичні, так і абіотичні компоненти, які взаємодіють через цикли речовин та потоки енергії, набуває особливої значущості при аналізі мікробних угруповань. У світі мікроорганізмів екосистеми проявляються на різних просторових та часових масштабах, від мікроскопічних мікросеред до глобальних біосферних процесів.

Екосистема – це структурно-функціональна одиниця екології, де живі організми взаємодіють один з одним і навколишнім середовищем. Іншими словами, це ланцюг взаємодій між організмами та їхнім середовищем. Термін «екосистема» був вперше введений англійським ботаніком А.Г.Тенслі в 1935 році.

Екосистема є основною функціональною одиницею в екології. Існує кілька загальних визначень системи. Але, як правило, всі вони свідчать що система – це цілісний комплекс взаємопов'язаних між собою елементів, який взаємодіє із навколишнім природним середовищем, утворюючи з ним єдине ціле. Відомо, що система – це сукупність елементів, що об'єднані певними зв'язками. Ці зв'язки можуть бути прямими і опосередкованими, фізичними та інформаційними, внутрішніми і зовнішніми. Завдяки зв'язкам і взаємодії елементів система набуває нових властивостей, які відсутні у її складових (елементах), і діє як єдине ціле. Американський еколог **Ю. Одум** визначає в ієрархічному порядку від малих систем до великих такі рівні організації життя: ген, клітина, орган, організм, популяція, угруповання. Екологія вивчає,

головним чином, системи, за ієрархією розташовані вище рівня організму, тобто популяції, угруповання.

Екосистема традиційно декомпонується на дві інтегровані складові: біотоп (абіотичне середовище) та біоценоз (біотична сукупність організмів), таким чином, *Екосистема = Біотоп + Біоценоз*. У контексті мікробної екології ці елементи мають унікальні особливості.

Конкретні угруповання мікроорганізмів, рослин і тварин створюються за певних умов навколишнього середовища. Будь-яке біотичне угруповання, сукупність організмів, що населяють певну ділянку у відведеному їй просторі середовища мешкання з більш-менш однорідними умовами існування є ценоз (біоценоз). Термін «біоценоз» уперше запропонував 1877 р. німецький зоолог **К. Мьобіус** для позначення угруповання як суми видів, які межують один з одним і займають певну постійну територію. Це може бути фітоценоз, зооценоз, мікробний ценоз. Кожна сукупність організмів (біоценоз) має високий рівень організації взаємовідносин і зав'язків між окремими особинами, популяціями, видами в певному середовищі. Отже, *біоценоз* – це жива частина екосистеми і являє собою сукупність взаємопов'язаних популяцій мікроорганізмів, рослин, тварин, які населяють певну територію; система, що функціонує як єдине ціле, завдяки взаємопов'язаним метаболічним перетворенням.

Біотичне угруповання не просто сума видів, що її утворюють, а й сукупність взаємодій між ними, які виявляються у наявності нових властивостей. Термін «біоценоз» майже не застосовують в іноземній літературі та вводять схожий за змістом – «community» спільнота або угруповання.

Системи, до яких як елементи входять живі компоненти, називають біосистемами. Живі організми та їхнє абіотичне середовище існування нероздільно пов'язані одне з одним і постійно взаємодіють. Найбільшою біосистемою на планеті Земля і найближчою до ідеальної та самозабезпеченої є Біосфера (або екосфера). Вперше термін «біосфера» було запропоновано французом **Ж.-Б. Ламарком**, але саме ввів даний термін у науковій спільноті видатний український вчений, перший президент Академії наук України В.І. Вернадський. За його визначенням, біосфера – це оболонка життя, сфера існування живої речовини.

Згідно із сучасними уявленнями, біосфера є системою, що займає найвищий структурний рівень розвитку біологічних систем, у якій можливе постійне життя і яка включає сукупність усіх живих організмів Землі (мікроорганізми, водорості, рослини, тварини), що перебувають у взаємодії з фізичним середовищем існування як єдине ціле для підтримки цієї системи у стані рівноваги (гомеостазі). Під стійкою рівновагою розуміють здатність саморегулюючої системи повертатись до первісного (вихідного) стану після змін, що відбулись.

Таким чином, біосфера – це система, що перебуває на найвищому структурному рівні розвитку біосистем; вона складається з підсистем, які називаються екосистемами; екосистема – відкриті, але цілісні та стійкі системи живих та неживих компонентів, у яких відбувається зовнішній і внутрішній кругообіг речовини та енергії; біотоп – це ділянка земної поверхні, на якій існує біоценоз.

Переходячи від макроскопічних екологічних одиниць до нижчих рівнів організації, ключовою структурно-функціональною одиницею в межах біоценозу є **популяція**. Популяція визначається як сукупність організмів одного виду,

які мають спільний генофонд, займають певну територію і функціонують як інтегральна частина біотичного угруповання. Цей принцип повною мірою застосовний і до світу мікроорганізмів. **Мікробна популяція** являє собою сукупність мікробних клітин одного виду, локалізованих певним чином у просторі та здатних до обміну генетичною інформацією. Члени такої популяції характеризуються ідентичними екологічними властивостями, що включає схожі системи адаптації до умов середовища, специфічну реакцію на дію екологічних факторів, уніфіковані фізіологічні та біохімічні особливості, а також своєрідний характер динаміки чисельності. Ці спільні властивості забезпечують стійкість мікробної популяції та визначають її внесок у функціонування екосистеми, в якій вона існує. Таким чином, вивчення мікробних популяцій є необхідним для розуміння біоценотичних взаємодій та інтегральної ролі мікроорганізмів на всіх рівнях екологічної організації.

Розглядаючи біосферу як глобальну екологічну систему, що включає літосферу, гідросферу та атмосферу як основні середовища існування життя, стає очевидним, що кожне з цих середовищ характеризується специфічним набором фізичних і хімічних умов. Саме ці умови, поряд із взаємодіями між живими організмами, визначають можливість існування, поширення та функціонування біологічних систем, включаючи мікроорганізми. Оскільки мікроорганізми населяють усі зони активного життя на Землі та відіграють ключову роль у здійсненні основних функцій живої речовини в біосфері, розуміння факторів, що впливають на їхнє життя, є фундаментальним для екології. Таким чином, перейдемо до розгляду екологічних факторів, які здійснюють визначальний вплив на мікроорганізми та їхні угруповання.

3.1. Екологічні фактори, що впливають на мікроорганізми. Зі зростанням інтересу до екології мікроорганізмів стало беззаперечним існування складних і постійно змінюваних взаємозв'язків у світі мікроорганізмів, а також між ними та їхнім абіотичним і біотичним оточенням. Тому важливим є розкриття питання про екологічні фактори впливу на мікроорганізми.

Екологічні фактори – це найширше поняття, яке охоплює усі чинники, що впливають на живі організми та їхні угруповання (популяції, біоценози) в їхньому середовищі існування. Ці фактори визначають можливість проживання організмів у певному місці, їхній ріст, розвиток, розмноження, поведінку та взаємодію з іншими організмами.

Загалом, структура екосистеми – це спосіб організації її компонентів, як живих (біотичних), так і неживих (абіотичних), а також їхні взаємозв'язки. Її можна розглядати на різних рівнях і з різних точок зору. Екологічні фактори, що впливають на живі організми та їхні угруповання, поділяються на дві великі категорії: абіотичні та біотичні. **Абіотичні фактори** є неживими компонентами середовища і включають у себе ґрунтові, або едафічні, та кліматичні фактори. **Біотичні фактори**, натомість, є живими компонентами середовища і відображають взаємодії між різними живими організмами, такі як конкуренція, паразитизм, хижацтво та симбіоз. Усі ці фактори в сукупності визначають умови існування організмів, їхній ріст, розвиток, розмноження, поведінку та взаємодію з іншими організмами в їхньому середовищі (рис. 3.1).

ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ



Рис. 3.1. Класифікація екологічних факторів

Джерело: авторська адаптована схема

1. Абіотичні фактори, як було вже зазначено, це неживі, фізичні та хімічні компоненти середовища, які впливають на ріст, виживання, метаболізм та розподіл мікробних угруповань. Вони визначають екологічні ніші мікроорганізмів і відіграють ключову роль у формуванні мікробних екосистем. Наприклад:

- Неорганічні речовини: Вода, кисень, вуглекислий газ, азот, фосфор, мінеральні солі та інші хімічні елементи та сполуки, які є будівельним матеріалом і джерелом поживних речовин для живих організмів.

- Органічні речовини: Рештки мертвих організмів (детрит), продукти їхньої життєдіяльності, гумус. Вони є джерелом енергії та поживних речовин для детритофагів і редуцентів.

Сюди ж відносяться і різноманітні фізичні фактори, такі як клімат, тобто температура, освітленість, вологість, опади,

вітер, атмосферний тиск. Ці фактори визначають умови існування для живих організмів.

Едафічні (ґрунтові) фактори: Тип і структура ґрунту, його рН, вологість, аерація, вміст поживних речовин. Вони є особливо важливими для наземних екосистем.

Топографія: Рельєф місцевості (висота, схили, експозиція), що впливає на кліматичні умови та розподіл ресурсів.

Гідрологічний режим: Наявність, кількість, якість та режим води (для водних екосистем).

Вплив абіотичних факторів на мікроорганізми є фундаментальним аспектом мікробної екології, оскільки ці неживі компоненти середовища визначають фізико-хімічні параметри, що безпосередньо регулюють фізіологічні процеси, метаболічну активність, ріст, виживання та просторовий розподіл мікробних популяцій і угруповань. Спектр абіотичних факторів, таких як температура, водний потенціал, рН, сольовий склад, радіація, тиск та доступність хімічних елементів, здійснює селективний тиск, формуючи адаптаційні стратегії мікроорганізмів та визначаючи їхню екологічну нішу.

Температура є ключовим термодинамічним параметром, що впливає на кінетику ферментативних реакцій та плинність клітинних мембран. Мікроорганізми демонструють різноманітні температурні адаптації, класифікуючись на психрофілів, мезофілів, термофілів та гіпертермофілів, кожен з яких має специфічний оптимальний температурний діапазон для росту, обмежений мінімальними та максимальними толерантними значеннями. Відхилення від оптимальної температури може призводити до уповільнення метаболізму, денатурації білків, пошкодження клітинних структур та, зрештою, загибелі.

Водний потенціал є інтегральною характеристикою доступності води в середовищі та є критично важливим для підтримання клітинного тurgору і забезпечення транспорту поживних речовин. Мікроорганізми розвинули різноманітні механізми осморегуляції для адаптації до середовищ з низьким водним потенціалом, включаючи синтез сумісних розчинених речовин. Галофільні та ксерофільні мікроорганізми є прикладами організмів, що спеціалізуються на виживанні в умовах високої солоності та низької вологості відповідно.

pH середовища визначає ступінь протонування функціональних груп біологічних молекул, впливаючи на їхню конформацію та активність, зокрема ферментів. Мікроорганізми проявляють різну толерантність до кислотності та лужності, з поділом на ацидофілів, нейтрофілів та алкалофілів. Підтримання внутрішньоклітинного pH є життєво важливим і здійснюється за допомогою активних транспортних систем протонів та буферних механізмів.

Сольовий склад середовища чинить осмотичний тиск на мікробні клітини. Адаптація до високих концентрацій солей включає накопичення внутрішньоклітинних осмолітів. Галофільні мікроорганізми потребують високих концентрацій солей для стабілізації своїх ферментів та мембран.

Електромагнітне випромінювання, зокрема ультрафіолетове та іонізуюче, може спричиняти пошкодження ДНК та інших клітинних компонентів. Мікроорганізми володіють різними механізмами захисту та відновлення, включаючи пігменти, що екранують від УФ-випромінювання, та ферменти репарації ДНК.

Гідростатичний тиск, особливо в глибоководних екосистемах, є значним абіотичним фактором. Барофільні

мікроорганізми еволюціонували спеціалізовані біомолекули та клітинні структури, що функціонують при високому тиску.

Доступність хімічних елементів, таких як вуглець, азот, фосфор, сірка та мікроелементи, є лімітуючим фактором для росту та метаболізму мікроорганізмів. Концентрація цих елементів у середовищі визначає потенційну біомасу та метаболічну активність мікробних угруповань. Наявність токсичних речовин, таких як важкі метали та органічні забруднювачі, може інгібувати мікробну активність або призводити до селекції стійких штамів.

Узагальнюючи, абіотичні фактори є потужними селекційними силами, що визначають склад, функціонування та еволюцію мікробних екосистем. Розуміння складних взаємодій між мікроорганізмами та абіотичним середовищем є критично важливим для прогнозування реакції мікробних угруповань на зміни навколишнього середовища, включаючи антропогенний вплив, та для використання мікробного потенціалу в біотехнологічних процесах.

2. Біотичні фактори. Це вплив всіх живих організмів (включно з іншими мікроорганізмами, рослинами та тваринами) на конкретний мікроорганізм або мікробне угруповання. Ці взаємодії можуть бути як позитивними, так і негативними, та відіграють ключову роль у формуванні мікробних екосистем, їхній структурі, функціонуванні та динаміці. Біотичні фактори можна класифікувати за типом взаємодії, включаючи **внутрішньовидові** (конкуренція, кооперація, комунікація в межах одного виду) та **міжвидові взаємодії**. Останні охоплюють **симбіоз (мутуалізм)**, де обидва організми отримують користь (наприклад, азотфіксуючі бактерії та бобові рослини); **коменсалізм**, коли один організм отримує користь, а інший – ні (як бактерії на шкірі);

аменсалізм, де один пригнічує іншого без користі для себе (вироблення антибіотиків грибами); **конкуренцію** за спільні, обмежені ресурси; **паразитизм**, коли один організм живе за рахунок іншого, завдаючи шкоди (патогенні мікроорганізми); та **хижацтво (бактеріофагія)**, де один організм поглинає інший (бактеріофаги, що інфікують бактерії). Усі ці біотичні взаємодії створюють складну мережу відносин, яка формує динаміку мікробних угруповань у будь-якому середовищі, і їх вивчення є ключовим для розуміння функціонування екосистем, розробки біотехнологій та боротьби з інфекційними захворюваннями.

Біотичні фактори, що охоплюють складні взаємодії між живими організмами, відіграють ключову роль у формуванні структури, динаміки та функціонування мікробних екосистем. Ці взаємодії, що варіюються від кооперативних до антагоністичних, здійснюють значний селективний тиск на мікроорганізми, впливаючи на їхню виживаність, ріст, метаболічну активність, генетичний обмін та еволюцію.

Конкуренція є одним з фундаментальних біотичних факторів. Мікроорганізми в природних середовищах часто співіснують, змагаючись за лімітовані ресурси, такі як джерела вуглецю, азоту, фосфору, мікроелементи та доступний простір. Конкурентні переваги, зумовлені фізіологічними особливостями, швидкістю росту, ефективністю поглинання ресурсів або здатністю продукувати антимікробні речовини (антибіотики, бактеріоцини), визначають домінантність певних мікробних таксонів у спільноті.

Хижацтво є ще одним важливим біотичним фактором. Бактеріофаги, віруси, що інфікують бактерії та археї, є значними хижаками у мікробних екосистемах, контролюючи чисельність бактеріальних популяцій та впливаючи на їхню

генетичну різноманітність шляхом горизонтального перенесення генів. Простіші еукаріоти, такі як амеби та інфузорії, також можуть поглинати бактерії, здійснюючи тиск зверху вниз на мікробні угруповання.

Паразитизм являє собою взаємодію, в якій один мікроорганізм (паразит) отримує вигоду, завдаючи шкоди іншому (хазяїну). Прикладами можуть бути внутрішньоклітинні бактеріальні паразити або гриби, що інфікують інші мікроорганізми, використовуючи їхні ресурси для власного росту та розмноження.

Симбіоз охоплює різноманітні форми тісної та тривалої взаємодії між різними видами мікроорганізмів, які можуть бути мутуалістичними (взаємовигідними), комменсальними (один отримує вигоду, інший не зазнає впливу) або паразитичними. Мутуалістичні симбіози є особливо важливими в багатьох екосистемах, наприклад, фіксація атмосферного азоту бактеріями в асоціації з рослинами або метаногенез у анаеробних середовищах, що здійснюється консорціумом різних мікроорганізмів. Мікробні біоплівки є прикладом складних симбіотичних утворень, де різні види бактерій співпрацюють, утворюючи структуровані популяції з підвищеною стійкістю до стресів та антимікробних агентів.

Кворум сенсинг (quorum sensing) є важливим механізмом міжклітинної комунікації у бактерій, опосередкованим секрецією та детекцією малих сигнальних молекул (автоіндукторів). Досягнення певної порогової концентрації цих молекул призводить до скоординованої експресії генів, що контролюють різноманітні колективні поведінкові реакції, такі як утворення біоплівок, продукція вірулентних факторів або біolumінесценція. Кворум сенсинг є прикладом складної соціальної взаємодії на мікробному рівні.

Біотичні взаємодії не є ізольованими, а відбуваються в контексті абіотичних умов, формуючи складні та динамічні мікробні екосистеми. Розуміння цих взаємодій є критично важливим для пояснення просторового розподілу та видового різноманіття мікроорганізмів, прогнозування їхньої реакції на екологічні зміни та розробки ефективних стратегій управління мікробними угрупованнями в різних біотехнологічних та екологічних застосуваннях.

Таким чином екологія розглядає, як неживі фактори, такі як клімат, ґрунт, вода та світло, впливають на живі істоти, а також як самі організми змінюють своє середовище. Крім того, також аналізує складні мережі взаємодій між різними видами, включаючи конкуренцію, хижацтво, паразитизм та симбіоз, що визначають розподіл, чисельність та еволюцію популяцій.

Екологічні фактори, що мають важливий вплив на мікроорганізми, такі як наприклад, світло, вологість, хімічний склад ґрунту, алелопатичні взаємовідносини тощо, визначають різноманіття, метаболічну активність, ріст, виживання та міжвидові взаємодії мікроорганізмів у різних екологічних нішах та потребує детального розгляду екосистеми та всіх її складових, що буде описано в наступних розділах.

3.2. Фізичні фактори, що обмежують ріст мікроорганізмів. Будь-якому біологічному виду або угрупованню для існування та функціонування критично необхідний комплекс умов, що формується екологічними факторами, такими як температура, вологість, освітлення та доступність поживних речовин. Для кожного фактора існує певний діапазон толерантності, обмежений мінімальними та максимальними значеннями, за межами яких

життєдіяльність є неможливою. Будь-яка умова, значення якої наближається до межі толерантності або перевищує її, набуває статусу **лімітуючого фактора**. При цьому лімітуючим може бути як дефіцит, так і надлишок певної умови (наприклад, надмірне тепло чи вода). Слід розрізняти межі, за яких можлива активна життєдіяльність, і межі, за яких організм може тривалий час зберігати життєздатність, перебуваючи в стані спокою, що особливо характерно для мікроорганізмів. Організми демонструють різну толерантність до різних факторів, причому неоптимальне значення одного фактора може звужувати діапазон толерантності до іншого, що підкреслює взаємозалежність екологічних чинників. Види з широким діапазоном толерантності до всіх факторів (еврибіонти) мають найбільше поширення.

У природних екосистемах організми нечасто існують в ідеальних умовах, часто стикаючись із фізичними факторами, які виходять за межі їхнього оптимального діапазону. На додаток до фізичних обмежень, мікроорганізми зазнають тиску з боку міжпопуляційних взаємодій, таких як конкуренція, хижацтво та паразитизм, які також перешкоджають використанню оптимальних умов.

Період розмноження є критичним етапом у життєвому циклі, оскільки в цей час межі толерантності організмів до більшості факторів звужуються. Це означає, що особини, які розмножуються, значно більш чутливі до стресових умов, ніж ті, що знаходяться в стані спокою. Яскравим прикладом є спори мікроорганізмів: вони можуть витримувати екстремальні умови (відсутність води, екстремальні температури), але для проростання та активного росту їм потрібні волога та оптимальна температура.

Фактор, до якого організм має широкий діапазон толерантності і який є відносно стабільним у середовищі, іноді стає лімітуючим. Натомість, якщо організм демонструє вузький діапазон толерантності до змінного фактору, саме цей фактор потребує ретельного вивчення, оскільки він може раптово набути лімітуючого значення, що вплине на виживання та поширення виду.

Організми здатні не тільки пристосовуватись до фізичних умов середовища, а й активно їх змінювати, щоб послабити лімітуючий вплив таких факторів, як температура, світло та вологість. Цей процес відомий як **адаптація**, що являє собою сукупність морфологічних, фізіологічних, поведінкових та інших особливостей, які дозволяють конкретному виду виживати в певних умовах. Адаптації можуть бути загальними, які забезпечують існування у широких екологічних зонах (наприклад, здатність деяких мікроорганізмів жити в гарячих джерелах або солоній воді), або окремими, що дозволяють реагувати на специфічні умови (наприклад, здатність мікробів розщеплювати штучні хімічні сполуки – ксенобіотики).

Фізичні фактори можуть бути не лише лімітуючими, а й регулюючими, тобто мати позитивний вплив. Адаптовані організми демонструють здатність послаблювати шкідливі ефекти та досягати максимальної ефективності, підтримуючи гомеостаз – відносну сталість внутрішнього середовища. Для мікробної клітини гомеостаз є життєво важливим для підтримання стабільності рН, концентрації іонів та молекул, що, в свою чергу, забезпечує належне функціонування цитоплазматичної мембрани.

Основний лімітуючий фактор для мікроорганізмів – це **температура**, оскільки від неї залежать усі фізико-хімічні процеси в клітині. Незважаючи на величезний

температурний діапазон у Всесвіті, межі, в яких може існувати життя, дуже вузькі, але мікроорганізми є найбільш адаптованими до цих умов: деякі виживають у замороженому стані, інші – розмножуються в гарячих джерелах. За відношенням до температури мікроорганізми поділяються на психрофіли (розвиваються при 0°C), термофіли (ростуть за температури 45-50°C) та мезофіли (ростуть у помірних температурах). Психрофіли формують мікрофлору регіонів вічного холоду, проте вони є дуже чутливими до підвищення температури, яка може призвести до руйнування їхніх клітинних структур та загибелі. Серед них виділяють облигатних психрофілів, для яких t_{opt} не перевищує 15°C, а t_{max} – 20°C.

Адаптація мікроорганізмів до високих температур є багатофакторним процесом. Хоча температура є легко вимірюваним і часто очевидним лімітуючим фактором, її роль іноді переоцінюють. Насправді, адаптація до температурних екстремумів включає складні механізми, такі як зміна жирнокислотного складу мембран, підвищення термостабільності білків та наявність специфічних поліамідів для захисту ДНК. Таким чином, для повного розуміння екологічних стратегій мікроорганізмів необхідно враховувати не лише температуру, а й комплексний вплив усіх факторів середовища, оскільки інші умови можуть бути не менш важливими для їхнього виживання та поширення.

Ще одним фізичним фактором, що має важливе лімітуюче значення для мікроорганізмів, є **світло**. Його вплив є двояким: з одного боку, пряма дія світла може бути летальною для протоплазми, а з іншого – світло слугує життєво необхідним джерелом енергії для фототрофних організмів. Сонячне випромінювання, що досягає земної поверхні, є спектром електромагнітних хвиль, що включає

видиме світло (390–740 нм), ультрафіолетове (менше 390 нм) та інфрачервоне (понад 740 нм) випромінювання. Більша частина летального ультрафіолетового випромінювання (довжина хвилі менше 300 нм) поглинається озоновим шаром атмосфери. На земну поверхню в ясний день припадає приблизно 10% ультрафіолетового, 45% видимого та 45% інфрачервоного випромінювання. При проходженні крізь атмосферу або воду видиме світло зазнає найменшого послаблення, що дозволяє фотосинтезу відбуватися навіть у похмурі дні та на певній глибині у чистій воді.

Подібно до рослин, фототрофні мікроорганізми використовують видиме світло як джерело енергії. Цей процес відомий як **фотосинтез**, і він може відбуватися у двох формах. Ціанобактерії здійснюють *оксигенний фотосинтез*, виділяючи кисень, і їхня адаптація до різних умов, включаючи здатність до азотфіксації, дозволяє їм мати широке поширення. На противагу, пурпурні та зелені бактерії проводять *аноксигенний фотосинтез*, що відбувається в анаеробних умовах, оскільки кисень для них є інгібітором. Ці бактерії часто мешкають у забруднених водоймах, де доступні такі сполуки як сірководень та молекулярний водень, а також на глибині водойм під шарами інших організмів, де вони можуть використовувати світло, що проходить крізь воду. Наприклад, деякі пурпурні мікроорганізми живуть під шаром піску, який діє як фільтр для світла, а зелені сіркобактерії, завдяки каротиноїдам, здатні вловлювати світлові хвилі довжиною близько 460 нм і процвітати на глибині понад 20 метрів.

Гетеротрофні бактерії роду *Erythrobacter*, що містять каротиноїдні пігменти, використовують світло не як єдине джерело енергії, а як каталізатор, який посилює синтез АТФ і включення вуглекислого газу в органічні сполуки. При цьому

спостерігається фотоінгібування дихання. Це вказує на наявність у цих мікроорганізмів регуляторних механізмів, що дозволяють ефективніше використовувати енергетичний субстрат у присутності світла.

Галофільні бактерії роду *Halobacterium*, що мешкають в екстремальних умовах солоних озер, також використовують енергію видимого світла. Незважаючи на те, що основне виробництво АТФ у них відбувається за рахунок аеробного дихання, низька розчинність кисню в солоній воді змушує ці організми адаптуватися. Під дією світла вони здатні викидати протони, енергія яких використовується для синтезу АТФ, що дозволяє їм виживати в умовах кисневого дефіциту. Тому ці бактерії поширені в солоних водоймах із високою інсоляцією.

Інтенсивність світла також впливає на поведінку бактерій, викликаючи **фототаксис** – рух, спрямований до або від джерела світла. *Позитивний фототаксис* – це рух у бік збільшення освітленості, тоді як *негативний фототаксис* – рух до менш освітлених ділянок. Прикладом цього є поведінка *Halobacterium salinarum*: червоне світло діє як атрактант (приваблює), а синє – як репелент (відштовхує). Ця реакція опосередкована одним пігментом – сенсорним родопсином, який змінює свою конформацію при поглинанні фотонів різної довжини хвилі, що ініціює відповідну поведінкову реакцію. У природних умовах кінцевий результат руху залежить від сумарного впливу світла різної інтенсивності та довжини хвилі.

Зміни інтенсивності освітлення можуть впливати на швидкість руху мікроорганізмів, що відоме як **фотокінез**. Деякі мікроорганізми, зокрема *Pseudomonas putida*, використовують енергію світла для регуляції певних метаболічних процесів, що розглядається як адаптивний механізм, оскільки активація ферментів співпадає з періодом

фотосинтетичної активності фітопланктону, продукти якого використовуються цими бактеріями. У пігментоутворюючих мікроорганізмів синтез пігментів залежить від освітлення, що називається **фотохромністю**. Ці пігменти можуть захищати клітини від антимікробної дії сонячного світла.

Організми не лише пристосовуються до фізичних факторів, але й використовують їхню природну періодичність для синхронізації своїх функцій. Наприклад, у помірних широтах основним сигналом для біологічного годинника, що регулює активність, є довжина світлового дня (фотоперіод). Цей універсальний механізм забезпечує координацію між різними біологічними процесами. Яскравим прикладом є регуляція фотоперіодом утворення корневих бульбочок у бобових рослин, які є симбіотичними з азотфіксуючими бактеріями. Чим довший день, тим більше фотосинтезує рослина, виробляючи більше поживних речовин для мікроорганізмів, що сприяє максимальній координації та ефективності їхнього симбіозу.

Ультрафіолетове випромінювання ділиться на ближній (390-320 нм), середній (320-290 нм) та дальній (290-200 нм) діапазони довжин хвиль. Ближній ультрафіолет (УФ) у малих дозах викликає параліч джгутиків у рухомих мікроорганізмів, призводячи до втрати рухливості. У сублетальних дозах він сповільнює ріст культури, а високі дози спричиняють мутагенний та летальний ефекти, які посилюються в присутності кисню. Чутливість мікроорганізмів до ближнього УФ залежить від стадії росту культури.

Біологічна дія середнього та дальнього УФ-випромінювання подібна. ДНК інтенсивно поглинає УФ у діапазоні 240-300 нм, з піком поглинання при 254 нм, що пояснює високу мутагенну та летальну ефективність опромінення. Внаслідок цього відбуваються такі

пошкодження: гідроксилювання амінокислот, утворення поперечних зшивок між ДНК і білками, розриви ланцюгів та денатурація ДНК.

Таким чином, вплив світла та температури на мікроорганізми є комплексним і визначальним для їхнього існування та адаптації. Температурні діапазони від екстремально низьких до високих зумовлюють фізіологічні та структурні адаптації, такі як зміна складу ліпідів мембран і термостабільність білків, що дозволяє мікробам виживати в різноманітних екосистемах. Світло, будучи як летальним, так і життєво необхідним джерелом енергії, виступає як потужний лімітуючий та регулюючий фактор, що впливає на метаболізм, поведінку (фототаксис) та поширення мікробних угруповань.

3.3. Екстремофільні мікроорганізми. Екстремофіли є окремою групою мікроорганізмів, що еволюціонували для процвітання в середовищах з екстремальними фізико-хімічними параметрами, які є летальними для більшості мезофільних форм життя. Їхня значущість полягає не лише в розширенні уявлень про межі біологічного існування, але й у відіграванні ключової ролі в біогеохімічних циклах екстремальних екосистем, а також у їхньому значному біотехнологічному потенціалі.

Адаптації екстремофілів класифікуються за типами умов, до яких вони пристосовані. Так, **термофіли** та гіпертермофіли оптимізують свій ріст при високих температурах, що перевищують 45°C та 80°C відповідно, а деякі археї здатні функціонувати навіть при температурах понад 121°C. Ця термостабільність забезпечується унікальними структурними особливостями їхніх біомолекул, зокрема ферментів (термозимів), що включають підвищену кількість іонних

зв'язків та щільнішу упаковку білкових структур. На протилежному кінці температурного спектра знаходяться **психрофіли**, які активно ростуть за низьких температур (нижче 15°C, аж до 0°C і нижче), використовуючи психрозими, що зберігають каталітичну активність в умовах низької кінетичної енергії.

Для точного опису та класифікації цих температурних залежностей, а також інших важливих властивостей середовища, таких як рН, солоність і тиск використовується стандартизована термінологія, яка детально представлена в таблиці 3.1. де наведено терміни для опису температурних переваг мікроорганізмів та аналогічні терміни для інших властивостей середовища.

Багато з цих термінів закінчуються на «філ», що походить з грецької мови і означає «люблячий». Наприклад, психрофіли ростуть при температурі нижче 10°C, тоді як термофіли найкраще пристосовані до температур вище 40°C. Деякі термофільні бактерії, схоже, розійшлися в еволюції раніше, ніж інші бактерії, що свідчить про те, що життя зародилось в гарячих середовищах, таких як гідротермальні джерела. Гіпертермофіли, в тому числі багато археїв, ростуть при температурі понад 60°C.

Жоден з цих організмів не росте за «нормальних» температур, принаймні нормальних за людськими стандартами.

Таблиця 3.1.

Терміни, що використовуються для опису організмів, які
ростуть у різних умовах навколишнього середовища

Фактор впливу	Назва	Умови росту
Температура	Психрофіли Мезофіли Гіпертермофіли	80°C 15–40°C >80°C
pH	Ацидофіли Нейтрофіли Алкаліфіли	pH < 5 pH = 6–8 pH > 8
Солоність	Слабкі галофіли Середні галофіли Екстремальні галофіли	1–6% NaCl 6–15% NaCl >15% NaCl
Тиск	П'єзотолерантний П'єзофіл Гіперп'єзофіл	Вживання, але не ріст вище атмосферного тиску Ріст під помірним тиском (10-80 мПа) Ріст під високим тиском (>80 мПа)

Психрофілія або термофілія, не є характерною рисою окремої систематичної групи мікроорганізмів, оскільки психрофіли (чи інші групи екстремофілів) зустрічаються серед паличок, коків, вібріонів, як спороутворюючих, так і неспороутворюючих, грампозитивних і грамнегативних, аеробних та анаеробних бактерій.

Психрофільні форми виявлено у багатьох родах, але найбільш поширені в родах *Pseudomonas* і *Vibrio*. На відміну від облігатних психрофілів, психротрофи мають ширший діапазон температур, з оптимумом росту 25-30°C і максимумом близько 35°C, хоча здатні розмножуватися й при 0°C. Завдяки цій адаптивності, вони більш поширені в помірних кліматичних зонах і часто є причиною псування харчових продуктів (молока, м'яса) навіть при низьких

температурах. Деякі психротрофи можуть виробляти термостабільні ферменти, які залишаються активними після пастеризації. При 0°C ріст психротрофів значно сповільнений і стає помітним лише через кілька тижнів, тоді як облигатні психрофіли ростуть швидше, що забезпечує їхнє домінування в середовищах з постійно низькою температурою. Різні штами одного виду, наприклад, *Pseudomonas aeruginosa* або *Arthrobacter*, демонструють різну чутливість до температур, що пояснює, чому психрофільні штами ростуть інтенсивніше при низьких температурах, ніж їхні психротрофні або мезофільні аналоги.

Пристосованість психрофілів до низьких температур пояснюється їхніми фізіолого-біохімічними особливостями. Ці мікроорганізми здатні підтримувати активний обмін речовин, тоді як у мезофілів за таких умов транспортні системи виходять з ладу. Ключовим механізмом адаптації є зміна складу жирних кислот, що входять до ліпідів цитоплазматичної мембрани. Ця мембрана є рідкою структурою, і її функціонування залежить від здатності ліпідів залишатися в рідкому стані. За умов зниження температури клітини збільшують вміст ненасичених жирних кислот, що запобігає замерзанню і затвердінню мембрани. Навпаки, при підвищенні температури клітини зменшують частку ненасичених кислот, щоб уникнути надмірної текучості. Таким чином, бактерії мають механізми, які забезпечують адаптивну зміну складу ліпідів для підтримки гомеостазу мембрани відповідно до температури навколишнього середовища.

Здатність до такої адаптації, що забезпечує підтримку гомеостазу клітинної мембрани, мають як мезофіли, так і психрофіли, проте за однакової температури вміст ненасичених жирних кислот у психрофілів значно вищий, ніж

у мезофілів. Виняткова чутливість психрофілів, особливо облигатних, до температури створює значні труднощі у їх вивченні в лабораторних умовах. Для їхнього дослідження необхідно попередньо охолоджувати обладнання та поживні середовища, а роботу проводити в холодній кімнаті або рефрижераторній камері, щоб запобігти підвищенню температури під час взяття проб, транспортування, посівів та спостережень. Через це облигатні психрофіли недостатньо добре вивчені, і більшість досліджень проведено на факультативних психротрофах. Окрім низьких температур плавлення мембранних ліпідів, важливу роль для розвитку психрофілів відіграє їхня білоксинтезуюча активність. У психрофілів вона підвищується зі зниженням температури, тоді як у мезофілів зменшується. Наприклад, у такого мезофіла, як *P. aeruginosa* білоксинтезуюча активність знижується при охолодженні до 0°C і повністю зникає через 12 год перебування за цієї температури. Таким чином, жирнокислотний склад ліпідів та особливості функціонування білоксинтезуючого апарату визначають рівень нижньої температурної межі росту мікроорганізмів, а верхня межа залежить від термостабільності бактеріальних білків, зокрема від теплової денатурації. В облигатних психрофілів на фоні загальної помірної термостійкості ферментів є деякі винятково термолабільні ферменти, які визначають їхню низьку максимальну температуру росту.

Температурний оптимум активності ферментів у облигатних психрофілів, як правило, нижчий, ніж у аналогічних ферментів мезофілів, що зумовлено особливостями їхньої структури. Дослідження показують, що фермент облигатного психрофіла *Micrococcus psychrophilus*, хоча й чутливий до високих температур, ефективніший за низьких температур, ніж фермент його термостабільного

мезофільного мутанта. Це свідчить про прямий зв'язок між високою активністю фермента за низьких температур і його чутливістю до підвищеної температури. Як і психрофіли, термофіли поділяються на облигатні (t_{opt} 65-70°C) та факультативні (t_{opt} 50-60°C). Термофіли широко поширені в природі, зокрема, це деякі види лактобацил, які живуть на рослинах, у харчових продуктах та організмах тварин. Вони також процвітають у самозігріваючих субстратах (гній, компост, сіно), де спочатку мезофільні мікроорганізми підвищують температуру, створюючи сприятливі умови для розвитку термофілів. Інтенсивний обмін речовин у термофілів може призвести до швидкого підвищення температури, що може спричинити денатурацію білків та нуклеїнових кислот, загибель мікроорганізмів і навіть самозаймання субстрату. Щоб виживати в таких короточасних умовах, термофіли часто утворюють термостійкі **ендоспори**, які можуть тривалий час зберігатися в навколишньому середовищі.

Серед термофільної мікробіоти найбільш поширені спороутворюючі бактерії родів *Bacillus* та *Clostridium*. Їхні спори розсіяні по всій Землі, оскільки вони містяться в ґрунтах різних широт і переносяться тваринами. Постійним місцем проживання для численних термофільних мікроорганізмів є термальні джерела, де їхнє поширення залежить від температури. Деякі нефотосинтезуючі прокаріоти, особливо архебактерії, здатні розвиватися за температури понад 100°C, і верхня межа для розвитку бактерій наразі не встановлена. Далі від виходу джерела, де температура знижується, з'являються водорості та гриби, що ростуть за температури понад 55°C, а ще далі — мезофільні бактерії та еукаріоти, які не можуть рости при температурі вище 50°C. Максимальна температура, за якої мікроорганізми розвиваються в

термальних джерелах, залежить від рН води. Екстремальні термофіли (з t_{opt} понад 80°C) зазвичай знаходять лише в гарячих джерелах із нейтральним або лужним середовищем, тоді як у кислих джерелах розвиток мікроорганізмів обмежений температурою не вище 80°C .

Існують мікроорганізми, як-от *Sulfolobus* та *Thermoplasma*, що здатні розвиватися за екстремально низького рН (1-2) та високих температур завдяки особливому складу їхніх цитоплазматичних мембран. Субстратами для них є органічні сполуки та сірка. У таких умовах також можуть існувати інші мікроорганізми: термофільні ціанобактерії, азотфіксувальні бактерії роду *Mastigocladus*, метаногени (*Methanotermus*, *Methanococcus*) та фототрофи (*Chloroflexus*). Мікроорганізми, які ростуть при температурі, близькій до кипіння води, називаються кальдерними або кальдоактивними, з t_{opt} $65-80^{\circ}\text{C}$ і t_{max} 85°C .

Механізми термостійкості не з'ясовані повністю, але відомо, що температура плавлення мембранних ліпідів зростає зі збільшенням довжини ланцюгів жирних кислот, що входять до їхнього складу. У мезофільних бактерій переважають жирні кислоти з 15 атомами вуглецю, тоді як у екстремальних термофілів їхня довжина сягає 17-19 атомів. Вважається, що саме високий вміст довголанцюгових насичених жирних кислот з розгалуженими ланцюгами забезпечує підвищену механічну стійкість мембран термофілів. Також важливу роль відіграє кількість амінокислот із вільними аміногрупами, що збільшує кількість іонних зв'язків і підвищує термостабільність білків. Деякі термофіли також мають специфічні поліаміди для стабілізації ДНК. Хоча генетичні маніпуляції дозволяють мезофільним бактеріям синтезувати термостійкі білки, вони не стають

термофілами, що свідчить про те, що термофілія є складною рисою, зумовленою багатьма генами.

Відносно водневого показника, *ацидофіли* адаптовані до сильно кислих середовищ ($\text{pH} < 5$, іноді до $\text{pH} 0$), тоді як алкаліфіли процвітають у лужних умовах ($\text{pH} > 8$, до $\text{pH} 11$). Механізми підтримання внутрішньоклітинного pH у цих організмів варіюються від активного викачування протонів до специфічного складу клітинних мембран та ферментів, які зберігають стабільність і функціональність за екстремальних значень pH .

Осмотичний стрес, спричинений високою солоністю, є ще одним значним селективним фактором. *Галофіли*, зокрема екстремальні галофіли (здатні рости в розчинах з концентрацією NaCl понад 15–30%), розробили стратегії для балансування зовнішнього осмотичного тиску. Це досягається шляхом накопичення в цитоплазмі сумісних розчинених речовин, таких як органічні осмоліти (наприклад, гліцин-бетаїн, ектоїн) або неорганічні іони (K^+), які запобігають зневодненню клітини без порушення її метаболічної активності.

У глибоководних середовищах домінуючим фактором є високий гідростатичний тиск, і *п'єзофіли* (або *барофіли*) демонструють адаптації, що дозволяють їм рости під тиском до 10–80 МПа і вище. Їхні клітинні мембрани та білки мають унікальні структурні модифікації, що забезпечують стабільність та функціональність в умовах високого тиску.

Окремою категорією є мікроорганізми, резистентні до іонізуючого випромінювання. Наприклад, *Deinococcus radiodurans* відомий своєю надзвичайною здатністю витримувати високі дози радіації, завдяки високоефективним механізмам репарації ДНК.

На молекулярному рівні адаптації екстремофілів охоплюють всі клітинні компоненти. Білки та ферменти екстремофілів демонструють підвищену стійкість до денатурації, що є результатом змін в амінокислотному складі, утворенні додаткових ковалентних та нековалентних зв'язків, а також щільнішої упаковки третинної структури. Клітинні мембрани мають модифікований ліпідний склад (наприклад, ефірні зв'язки в ліпідах архей) для забезпечення стабільності за екстремальних температур або pH. Крім того, механізми захисту нуклеїнових кислот включають наявність специфічних білків-шаперонів та ефективних систем репарації ДНК.

Екологічне значення екстремофілів важко переоцінити, оскільки вони є ключовими гравцями в біогеохімічних циклах унікальних екосистем. Їхній біотехнологічний потенціал є величезним, оскільки термостабільні ферменти (наприклад, Taq-полімераза), ацидо- та алкалістабільні ензими (екстремозими) знаходять широке застосування в молекулярній біології, промислових процесах, виробництві біопалива, мийних засобів, фармацевтиці та біоремедіації. Дослідження екстремофілів не лише поглиблюють наше розуміння еволюції та адаптації життя, але й відкривають нові горизонти для біотехнологічних інновацій.

3.4. Основні елементи екосистеми в мікробному контексті Екосистема концептуально диференціюється на дві взаємодоповнюючі складові: біотоп, що являє собою абіотичне середовище, та біоценоз, який охоплює сукупність біотичних компонентів. Ця фундаментальна модель, що узагальнюється як Екосистема = Біотоп + Біоценоз, набуває особливих нюансів у рамках мікробної екології, де ці елементи виявляють унікальні характеристики.

1. Біотоп: Абіотичний фундамент мікробного існування

Біотоп являє собою фізико-хімічне середовище, що формує умови для життєдіяльності мікроорганізмів. На відміну від макроорганізмів, для мікроорганізмів біотоп часто характеризується на мікро масштабному рівні, оскільки навіть міліметри можуть представляти значні градієнти факторів. Ключові абіотичні фактори біотопу, що впливають на мікроорганізми, включають:

- температуру (впливає на кінетику ферментативних реакцій, плинність мембран та стабільність біомолекул; визначає ареали поширення психрофілів, мезофілів, термофілів та гіпертермофілів);

- водний потенціал (активність води) - визначає доступність води для клітинних процесів, низький водний потенціал у гіперсолених або сухих середовищах є селективним фактором для галофільних та ксерофільних мікроорганізмів, які розвинули механізми осморегуляції (наприклад, синтез сумісних розчинених речовин);

- рН, є фактором який модулює активність ферментів, заряд біологічних молекул та іонний баланс, зазвичай мікроорганізми демонструють адаптації до широкого діапазону рН, включаючи ацидофілів, нейтрофілів та алкалофілів, кожен з яких підтримує внутрішньоклітинний рН у вузьких межах;

- окисно-відновний потенціал (Eh) – відображає доступність електронів у середовищі та визначає домінування аеробних, анаеробних або факультативно анаеробних мікроорганізмів; кисень є ключовим акцептором електронів в аеробному диханні, тоді як в анаеробних біотопах мікроорганізми використовують альтернативні акцептори (нітрати, сульфати, CO₂);

- доступність поживних речовин, зокрема концентрація макро- (C, N, P, S) та мікроелементів (Fe, Mn, Zn, Cu) є лімітуючим фактором для росту та метаболізму мікробних угруповань – це безпосередньо впливає на швидкість мікробної деградації, біоремедіації та продуктивності екосистем;

- світло та радіація, для фототрофних мікроорганізмів (ціанобактерій, фотосинтезуючих бактерій) світло є ключовим джерелом енергії, але УФ-випромінювання та іонізуюча радіація можуть також спричиняти пошкодження ДНК, формуючи адаптації до радіорезистентності;

- механічні фактори: тиск (у глибоководних та підземних середовищах), сорбція на поверхнях, пористість ґрунту впливають на рухливість, колонізацію та утворення біоплівки.

2. Біоценоз: Динамічна сукупність мікробних популяцій

Біоценоз мікробної екосистеми складається з сукупності всіх мікроорганізмів (бактерій, архей, грибів, водоростей, найпростіших та вірусів), які населяють певний біотоп. Ці організми взаємодіють між собою та з абіотичним середовищем, утворюючи складні мережі. У мікробних біоценозах ключові біотичні взаємодії формують складну динамічну систему. Конкуренція, як міжвидова, так і внутрішньовидова, за лімітовані ресурси, такі як поживні речовини та простір, є основним рушієм еволюції адаптацій, включаючи підвищення ефективності поглинання субстрату, прискорений ріст або синтез антимікробних речовин. Хижацтво та паразитизм відіграють важливу регуляторну роль: бактеріофаги контролюють чисельність бактеріальних популяцій, впливаючи при цьому на генетичний обмін через трансдукцію, тоді як одноклітинні еукаріотичні хижаки (наприклад, амеби) безпосередньо регулюють бактеріальну біомасу, а паразитичні мікроорганізми, як-от *Bdellovibrio*,

інфікують та лізують інші бактерії. Симбіоз охоплює широкий спектр взаємодій: мутуалізм проявляється у взаємовигідних відносинах, прикладами яких є ліхени (гриби та водорості/ціанобактерії), ризосферні бактерії та рослини, а також мікробні консорціуми, що спільно здійснюють метаболічні реакції, як-от метаногенез; коменсалізм характеризується отриманням вигоди одним видом без впливу на інший; аменсалізм передбачає пригнічення одного виду іншим без отримання користі, часто за допомогою антибіотиків. Нарешті, комунікація та колективна поведінка через механізми кворум сенсингу (quorum sensing) дозволяють бактеріям координувати експресію генів залежно від щільності популяції, регулюючи таким чином утворення біоплівки, продукцію вірулентних факторів, біolumінесценцію та синтез вторинних метаболітів.

Загалом, взаємодія біотопу та біоценозу є мінливою та взаємообумовленою. Зміни в абіотичних факторах біотопу (наприклад, зміна температури, рН, доступності нутрієнтів) викликають відповідні зміни у складі та функціональній активності мікробного біоценозу. У свою чергу, метаболічна активність мікроорганізмів може істотно модифікувати абіотичні параметри біотопу (наприклад, зміна хімічного складу ґрунту, води, атмосфери, редокс-потенціалу). Ця взаємо-зворотна динаміка забезпечує кругообіг речовини та потік енергії, що є визначальними рисами екосистеми.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. На які складові декомпонується екосистема?
2. Що таке мікробна популяція?
3. Які екологічні фактори впливу на мікроорганізми ви знаєте?

4. Що таке фототаксис, наведіть приклади, як мікроорганізми його використовують?
5. Які групи екстремофільних мікроорганізмів ви можете назвати?
6. Опишіть відмінності між психрофілами та психротрофами за їхньою температурною адаптацією.
7. Які основні елементи диференціації екосистеми в мікробному контексті?

РОЗДІЛ 4. МІКРОБНІ БІОЦЕНОЗИ: СТРУКТУРА ТА РІЗНОМАНІТТЯ

Мікробіоценоз екосистем являє собою інтегровану, динамічну сукупність всіх прокаріотичних (бактерії, археї), еукаріотичних (гриби, найпростіші) та неклітинних (віруси, віроїди) мікроорганізмів, які колонізують конкретний біотоп або його дискретну частину. Ці мікробні популяції знаходяться у складних мережах взаємодій як між собою (інтра- та інтерпопуляційні відносини), так і з абіотичними факторами навколишнього середовища та макроорганізмами, формуючи таким чином функціональну одиницю біогеохімічних циклів. Простіше кажучи, це мікробне угруповання, що існує в конкретному місці проживання, такому як ґрунт, вода, повітря, поверхня рослин або тварин, і є невід'ємною частиною функціонування цієї екосистеми.

Визначальною рисою мікробіоценозів є їхня виняткова таксономічна та функціональна гетерогенність. Це проявляється у співіснуванні величезної кількості видів і штамів мікроорганізмів, кожен із яких займає свою унікальну екологічну нішу та відповідає за певні біохімічні перетворення. Така розмаїтість вимагає спеціальних класифікаційних підходів. Ці підходи ґрунтуються не лише на таксономічній приналежності, а й на метаболічній активності та фізіолого-біохімічних характеристиках мікроорганізмів. Це дозволяє нам систематизувати їхні екологічні ролі та зрозуміти їхній функціональний потенціал у межах біоценозу. Наприклад, у ґрунтових або кишкових мікробіомах представники родів *Bacteroides*, *Clostridium* або *Nitrosomonas* реалізують ключові етапи ферментації, нітрифікації або деградації складних органічних сполук, що демонструє

функціональну спеціалізацію в межах одного біоценозу. Тому часто використовується такий спосіб класифікації мікробного світу, як поділ мікроорганізмів на різні групи на основі їхньої метаболічної активності та фізіології (рис. 4.1.).

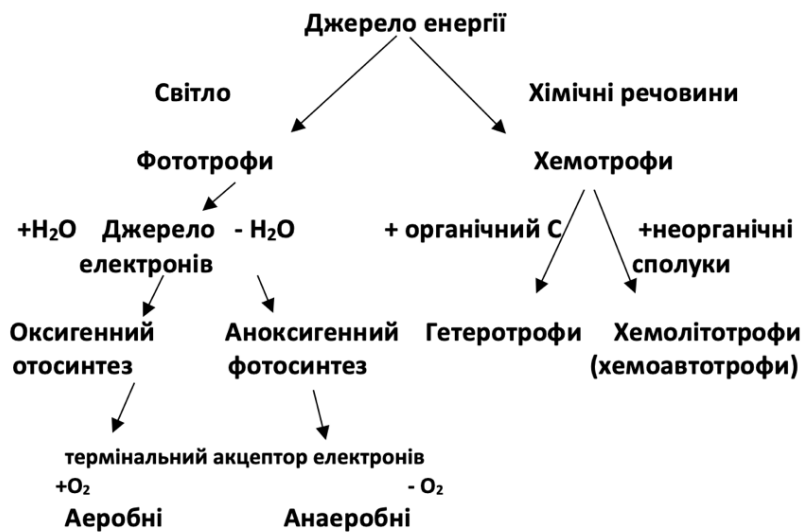


Рис. 4.1. Метаболізм мікроорганізмів, який визначає багато функціональних груп, що зустрічаються в природному середовищі

Таким чином, метаболізм мікроорганізмів є ключовим критерієм для класифікації функціональних груп, що населяють природні екосистеми. Цей підхід дозволяє виділити різноманітні угруповання мікробів, кожен з яких відіграє специфічну роль у біогеохімічних циклах та підтримці гомеостазу середовища. Нижче наведені деякі з основних метаболічних груп:

За джерелом енергії:

Фототрофи – використовують сонячну енергію.

Фотолітоавтотрофи (фотоавтотрофи) – ціанобактерії, пурпурні та зелені сіркобактерії. Використовують світло як джерело енергії та CO_2 як джерело вуглецю. Забезпечують первинне виробництво органічної речовини, особливо у водних екосистемах.

Фотоорганогетеротрофи – деякі пурпурні та зелені несіркобактерії. Використовують світло для енергії, але органічні сполуки для вуглецю.

Хемотрофи – отримують енергію за рахунок окисно-відновних реакцій.

Хемолітоавтотрофи (хемоавтотрофи) – окислюють неорганічні сполуки (наприклад, H_2S , NH_3 , Fe^{2+}) для отримання енергії та CO_2 для вуглецю. До них належать нітрифікуючі, сіркоокислюючі, залізобактерії. Вони є важливими у циклах азоту, сірки та заліза.

Хемоорганогетеротрофи (хемогетеротрофи) – окислюють органічні сполуки для отримання енергії та вуглецю. Це переважна більшість бактерій, грибів, найпростіших. Вони відповідають за розкладання органічної речовини (деструкцію), мінералізацію та рециркуляцію поживних речовин.

За джерелом вуглецю:

Автотрофи – фіксують неорганічний вуглець (CO_2) для синтезу органічних сполук. (Фотоавтотрофи, хемоавтотрофи).

Гетеротрофи – використовують органічні сполуки як джерело вуглецю. (Фотогетеротрофи, хемогетеротрофи).

За потребою у кисні:

Облігатні аероби – потребують кисню для росту.

Мікроаерофіли – потребують кисню, але у знижених концентраціях.

Факультативні анаероби - можуть рости як за наявності, так і за відсутності кисню (перемикаються між диханням і бродінням).

Облігатні анаероби - зростають лише за повної відсутності кисню, який для них токсичний.

За специфічними функціями в біогеохімічних циклах:

Азотфіксатори – фіксують атмосферний азот (N_2) у доступні для рослин форми (NH_3).

Нітрифікатори – окислюють амоній до нітритів, а потім до нітратів.

Денітрифікатори – відновлюють нітрати до газоподібного азоту, повертаючи його в атмосферу.

Сульфатредуктори – відновлюють сульфати до сірководню в анаеробних умовах.

Метаногени – продукують метан в анаеробних умовах (особливо археї).

Метанотрофи – окислюють метан.

Всі ці метаболічні групи утворюють складні взаємодії в природних екосистемах, забезпечуючи кругообіг елементів та підтримуючи життєздатність біосфери. Розуміння їхнього метаболізму дозволяє прогнозувати динаміку екосистем, розробляти біотехнологічні рішення (наприклад, для очищення стічних вод, біоремедіації) та оцінювати вплив антропогенних факторів на природні процеси. Метаболізм певної групи мікроорганізмів допомагає визначити її роль в екосистемі.

Виняткова **таксономічна та функціональна гетерогенність** є визначальною рисою мікробних угруповань. Це проявляється у співіснуванні величезної кількості видів і штамів мікроорганізмів, кожен з яких займає свою унікальну екологічну нішу та відповідає за специфічні біохімічні перетворення. Така надзвичайна різноманітність вимагає

спеціалізованих підходів до їх вивчення, що включають не лише таксономічну ідентифікацію, а й глибокий аналіз метаболічної активності та фізіолого-біохімічних характеристик для розуміння їхніх екологічних ролей.

4.1. Основна структура мікробних ценозів. Мікробні біоценози, що є невидимими для неозброєного ока, складають основу функціонування будь-якої екосистеми на Землі. Їхня складна структура та надзвичайне різноманіття дозволяють здійснювати ключові біогеохімічні процеси, підтримуючи життя на планеті. Розуміння того, як ці мікробні угруповання організовані та які ролі вони виконують, є фундаментальним для екології. Важливу роль відіграє **просторова організацію мікроорганізмів**, включаючи їхні мікроніші, утворення біоплівки та агрегатів і таксономічна структура, - **видовий склад мікробіоценозів**, охоплюючи все таксономічне різноманіття їх доменів. У контексті екології мікроорганізмів, **функціональні групи** також відіграють центральну роль у розумінні того, як мікробні угруповання забезпечують життєздатність екосистем. Хоча таксономічна класифікація допомагає нам ідентифікувати різні види мікробів, саме їхня функціональна спеціалізація визначає їхній вплив на навколишнє середовище.

Просторова організація. Мікросередовища (мікроніші): Мікроорганізми займають специфічні, часто мікроскопічні ніші в межах макросередовища, що дозволяє їм виживати та функціонувати в оптимальних умовах. Прикладами таких мікросередовищ є ґрунтові агрегати, поверхні частинок або ж біоплівки, де формуються унікальні фізико-хімічні умови. Це дозволяє різним видам співіснувати в одному біотопі, мінімізуючи конкуренцію.

Біоплівки: є ключовою формою організації мікробних угруповань, де клітини занурені в позаклітинний полімерний матрикс. Їхня складна структура з каналами забезпечує захист мікроорганізмів, полегшує обмін речовин та підвищує стійкість до несприятливих умов. Ця форма організації має величезне екологічне значення, відіграючи роль у біоремедіації та патогенезі.

Агрегати та колонії: окрім біоплівок, мікроорганізми можуть формувати агрегати та колонії, які є іншими формами їхнього просторового розподілу. Ці утворення дозволяють мікробам співпрацювати, оптимізувати доступ до ресурсів та захищатися від зовнішніх впливів. Така організація сприяє ефективному виконанню колективних функцій в екосистемі.

Видовий склад (таксономічна структура). Різноманіття доменів: Мікробіоценози складаються з представників усіх трьох доменів життя: Бактерій, Архей та Еукаріотів (зокрема грибів та найпростіших), а також неклітинних форм, таких як віруси. Ця надзвичайна таксономічна різноманітність є основою їхньої функціональної складності та адаптивності. Кожен домен привносить унікальні метаболічні можливості в екосистему.

Індекси різноманіття: Для кількісної оцінки видового багатства та рівномірності розподілу видів у мікробних угрупованнях використовуються індекси різноманіття. Концепції альфа-, бета- та гамма-різноманіття дозволяють оцінювати різноманітність у межах однієї локації, між локаціями та в межах регіону відповідно. Застосування індексів Шеннона, Сімпсона та інших метрик дає змогу об'єктивно порівнювати різні мікробні біоценози.

Функціональна структура. Метаболічні групи:

Класифікація мікроорганізмів за їхньою метаболічною активністю та фізіологією є ключовим аспектом розуміння їхньої функціональної структури. Це включає такі групи, як хемоорганогетеротрофи, фототрофи, хемолітоавтотрофи, азотфіксатори, нітрифікатори, денітрифікатори, сульфатредуктори, метаногени тощо. Кожна з цих груп виконує специфічні біохімічні перетворення, що підтримують кругообіг елементів.

Трофічні рівні: Мікроорганізми займають усі трофічні рівні в харчових ланцюгах екосистем. Вони виступають як продуценти (фототрофи, хемоавтотрофи), консументи (гетеротрофи, що споживають органіку) та редуценти (ті, що розкладають мертву органічну речовину). Їхня діяльність є фундаментальною для трансформації енергії та речовини в екосистемах.

Ключові види та функціональні гільдії: У кожному мікробному біоценозі існують ключові види або функціональні гільдії мікроорганізмів, які відіграють домінуючу або критичну роль у певних екологічних процесах. Ідентифікація цих видів/гільдій є важливою для розуміння стабільності екосистем та їхньої здатності реагувати на зміни. Їхня присутність або відсутність може суттєво впливати на функціонування всього біоценозу.

4.2. Фактори, що впливають на різноманіття мікробних біоценозів. Різноманіття мікробних угруповань, їхній видовий склад, чисельність та функціональна активність визначаються складною взаємодією численних факторів середовища. Ці фактори, як уже згадувалося, охоплюють

абіотичні та біотичні впливи, до яких також додається значний *антропогенний* вплив. Кожен з них відіграє унікальну роль у формуванні мікробного біоценозу.

Абіотичні (неживі) фактори є фундаментальними детермінантами мікробного різноманіття, оскільки вони встановлюють базові умови для існування та розвитку мікроорганізмів. Їхній вплив не обмежується лише ростом, але й суттєво впливає на структуру та функціональне розмаїття угруповань. Температура прямо впливає на активність ферментів та швидкість метаболічних процесів, визначаючи, які таксони можуть виживати та домінувати. Екстремальні температури обмежують різноманіття, відбираючи спеціалізовані групи психрофілів чи термофілів, тоді як помірні умови сприяють найбільшому біорізноманіттю. pH середовища є критичним для стабільності білків та нуклеїнових кислот мікробних клітин, що призводить до диференціації угруповань на ацидофільні, нейтрофільні та алкаліфільні. Різке відхилення від оптимального pH значно знижує видове різноманіття. Доступність води є фундаментальним фактором, що впливає на мікробну активність, спричиняє осмотичний стрес та регулює обмін речовин. Низька активність води, як у солоних середовищах або сухому ґрунті, обмежує коло можливих мешканців лише галофілами або ксерофілами. Концентрація макро- та мікроелементів є лімітуючим фактором для росту та метаболізму, а отже, і для різноманіття мікробних угруповань. Наявність або відсутність кисню (окисно-відновний потенціал, Eh) визначає тип дихання мікроорганізмів і, відповідно, їхню екологічну нішу, поділяючи їх на облігатні аероби, мікроаерофіли, факультативні анаероби та облігатні анаероби. Для фототрофних мікроорганізмів світло є ключовим джерелом енергії, тоді як ультрафіолетове (УФ)

випромінювання та іонізуюча радіація є потужними мутагенними факторами, що можуть спричиняти пошкодження ДНК, відбираючи або толерантні, або радіорезистентні види.

Біотичні (живі) фактори включають взаємодії між самими мікроорганізмами, а також між мікроорганізмами та макроорганізмами, як уже зазначалося раніше. Ці взаємодії можуть бути позитивними, негативними або нейтральними і суттєво впливають на структуру та стабільність мікробного різноманіття. Конкуренція за лімітовані ресурси є рушійною силою для еволюції адаптацій, призводячи до видової диференціації та, наприклад, синтезу антимікробних речовин. Хижацтво та паразитизм відіграють ключову роль у регуляції чисельності мікробних популяцій та формуванні їхнього різноманіття. Бактеріофаги контролюють щільність бактеріальних популяцій, а одноклітинні еукаріотичні хижаки та паразитичні мікроорганізми (наприклад, *Bdellovibrio*) запобігають домінуванню окремих видів. Симбіоз охоплює широкий спектр взаємодій: мутуалізм (наприклад, ліхени, ризосферні бактерії), коменсалізм та аменсалізм (пригнічення через антибіотики). Механізми кворум сенсингу дозволяють бактеріям координувати експресію генів у відповідь на щільність популяції, регулюючи утворення біоплівок, продукцію вірулентних факторів та синтез вторинних метаболітів.

Антропогенний вплив це будь-який вплив, спричинений діяльністю людини, що призводить до змін у структурі, функціонуванні та різноманітті мікробних угруповань. Ці зміни можуть бути прямими (наприклад, викиди забруднювачів) або опосередкованими (наприклад, через зміну клімату), але завжди походять від людської діяльності та її наслідків.

Забруднення довкілля: Внесення в навколишнє середовище різноманітних забруднюючих речовин, таких як важкі метали, пестициди, гербіциди, інсектициди та нафтопродукти, призводить до селективного тиску. Це часто спричиняє різке зниження мікробного різноманіття, оскільки більшість видів не здатні виживати в умовах токсичного стресу. Однак, у відповідь на це може відбуватися адаптація та розвиток специфічних мікробних груп, які набувають здатності до біодеградації або біотрансформації цих забруднювачів, що використовується в біоремедіаційних технологіях. Тривале забруднення може також призводити до зміни метаболічних шляхів та еволюції резистентності.

Зміна клімату: Глобальні зміни клімату, спричинені антропогенною діяльністю, включають підвищення середньої глобальної температури, зміни в режимі опадів, частіші екстремальні погодні явища (посухи, повені) та зростання концентрації вуглекислого газу (CO_2) в атмосфері. Ці зміни безпосередньо впливають на абіотичні фактори мікробних середовищ. Наприклад, підвищення температури ґрунту може змінити активність ферментів та швидкість розкладання органічної речовини, впливаючи на кругообіг вуглецю та азоту. Зміна вологості ґрунту впливає на видовий склад бактерій та грибів, що відповідають за його родючість. Це може призводити до масштабного зсуву таксономічного та функціонального складу мікробіомів, потенційно змінюючи глобальні біогеохімічні цикли та їхню стабільність.

Використання антибіотиків: Масове та часто неконтрольоване використання антибіотиків у медицині, ветеринарії та сільському господарстві є потужним селективним чинником. Це призводить до елімінації чутливих видів мікроорганізмів і, що критично важливо, до розповсюдження антибіотикорезистентних штамів.

Антибіотики, потрапляючи у довкілля (наприклад, з очисних споруд або тваринницьких ферм), впливають на мікробіоти ґрунтів, водних систем та навіть диких тварин. Це не тільки змінює структуру природних мікробних угруповань, а й сприяє поширенню генів резистентності, створюючи глобальну загрозу для громадського здоров'я.

Агротехнології та землекористування: Сучасні інтенсивні агротехнології, такі як монокультури, глибока оранка, надмірне використання мінеральних добрив, пестицидів та гербіцидів, чинять значний вплив на ґрунтові мікробіоти. Ці практики часто призводять до істотного зниження мікробного різноманіття та зміни домінуючих функціональних груп. Наприклад, інтенсивне внесення азотних добрив може пригнічувати діяльність вільноживучих азотфіксаторів. Порушення природної структури ґрунту та хімічний вплив знижують його стійкість до ерозії, деградації та атак фітопатогенів, порушуючи природні мікробні функції, що є критичними для здоров'я агроценозів. Зміни у землекористуванні, включаючи урбанізацію та вирубку лісів, також призводять до фрагментації та деградації природних мікробних біоценозів.

Розуміння комплексного впливу цих антропогенних факторів є критично важливим для розробки ефективних стратегій збереження мікробного різноманіття, відновлення деградованих екосистем та забезпечення сталого функціонування біосфери.

Мікробні угруповання демонструють виняткову чутливість до флуктуацій параметрів довкілля. Їхня структура, таксономічне та функціональне різноманіття, а також метаболічна активність визначаються складним взаємозв'язком абіотичних, біотичних та, зокрема, антропогенних чинників. Сучасна антропогенна діяльність, що

проявляється у забрудненні довкілля, змінах клімату, широкомасштабному застосуванні антибіотиків та інтенсивних агротехнологіях, створює безпрецедентний селективний тиск на мікробіоти. Це часто призводить до суттєвої редукції мікробного біорізноманіття та дестабілізації ключових екосистемних процесів. Відтак, глибоке розуміння цієї багатокомпонентної взаємодії є критично важливим для розробки ефективних стратегій, спрямованих на збереження мікробного різноманіття, відновлення деградованих екосистем та забезпечення сталого функціонування біосфери у довгостроковій перспективі.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. Назвіть основні метаболічні групи мікроорганізмів.
2. Які бувають мікроорганізми за своїми специфічними функціями в біогеохімічних циклах?
3. Які ви знаєте основні структури мікробних ценозів?
4. Який вплив має антропогенний фактор на мікроорганізми?

РОЗДІЛ 5. ВЗАЄМОДІЇ МІКРООРГАНІЗМІВ У БІОТИЧНИХ УГРУПОВАННЯХ

У біотичних угрупованнях функціонує надзвичайно складна та багатогранна мережа взаємовідносин між організмами, зокрема мікроорганізмами. Фундаментальним механізмом, що лежить в основі цих інтеракцій, є трансфер речовини та енергії, опосередкований переміщенням маси у рідинних та газоподібних фазах. Ці процеси забезпечують міжпопуляційний обмін метаболітами, включаючи низькомолекулярні органічні сполуки, гази та біологічно активні речовини (наприклад, гормони, сигнальні молекули, антибіотики), як між окремими мікробними популяціями, так і між ними та представниками інших таксономічних груп біоти.

Спектр інтеракцій у мікробних угрупованнях охоплює різноманітні стратегії, які можна класифікувати за впливом на репродуктивний успіх взаємодіючих партнерів (табл. 5.1.).

Нейтралізм характеризується відсутністю помітного впливу однієї популяції на іншу. *Симбіоз* – це широке поняття, що охоплює тісні та довгострокові взаємодії, зокрема коменсалізм, де одна популяція отримує користь, а інша не зазнає ні вигоди, ні шкоди; *мутуалізм*, за якого обидва партнери отримують взаємну вигоду; та *синтрофію* – окремий випадок мутуалізму, коли один організм виділяє метаболіти, необхідні для росту іншого, і навпаки, що часто призводить до кооперованого деградування субстратів. Інші типи взаємодій включають конкуренцію, за якої обидва партнери зазнають шкоди через спільне використання обмежених ресурсів або інтерференцію.

Таблиця 5.1.

Типи взаємодії між мікроорганізмами та господарем

Приклад	Характеристика	Мікроорганізм	Господар
Нейтралізм	Відсутність взаємодії	не впливає	не впливає
Мутуалізм та симбіоз	Взаємодія, необхідна для виживання в середовищі існування, і потрібні певні види	користь	користь
Співпраця	Взаємодія, необхідна для виживання в середовищі існування, але конкретні види не потрібні	користь	користь
Синергізм (синтетизм)	Зростання одного покращується за рахунок іншого	користь	користь
Коменсалізм	Один отримує вигоду, а інший ні не шкодить і не допомагає	користь	не впливає
Конкуренція	Організм у навколишньому середовищі намагається здобути лімітуючи поживну речовину	страждає	страждає
Паразитизм та хижацтво	Хазяїн, як правило, страждає	користь	страждає
Аменсалізм (антагонізм)	Продукти одного впливають на іншого	ніякого впливу або користі	страждає

Аменсалізм проявляється, коли одна популяція продукує речовини, що пригнічують ріст або виживання іншої, при цьому сама не отримуючи прямої вигоди чи шкоди.

Паразитизм – це взаємодія, де паразит отримує користь, використовуючи хазяїна як джерело ресурсів, завдаючи йому шкоди. *Хижацтво* передбачає поглинання одного організму іншим для отримання поживних речовин та енергії. Загальний термін антагонізм описує взаємодії, де

один організм негативно впливає на інший, часто через продукцію інгібіторних речовин або пряме конкурентне витіснення. Розуміння цих складних взаємовідносин є критично важливим для детермінації стабільності, функціональної стійкості та еволюційних траєкторій мікробних екосистем.

Нижче ми детальніше розглянемо ключові типи цих інтермікробних взаємодій, зосереджуючись на механізмах та екологічних наслідках мутуалізму, коменсалізму, хижацтва та інших важливих взаємовідносин.

5.1. Кооперативні та нейтральні стратегії співіснування.

У структурі біотичних угруповань, зокрема мікробних консорціумів, спектр інтеракцій охоплює широкий діапазон від відсутності прямого впливу до високоспеціалізованих, життєво необхідних асоціацій.

Нейтралізм (від лат. *neutralis* – той, що не належить ні одному, ні іншому) являє собою такий тип взаємовідносин, за якого популяції, що співіснують у межах одного ценозу, не демонструють прямого взаємного впливу. Незважаючи на це, опосередкована взаємозалежність залишається імпліцитною, оскільки всі компоненти функціонують як інтегральні елементи єдиної екосистеми, де динаміка однієї популяції може опосередковано впливати на ресурсну доступність або модифікацію середовища для іншої.

Симбіоз (від грец. *συμβίωσις* – співжиття) визначається як спільне існування організмів двох або більше різних видів у тісному просторовому контакті, яке часто асоціюється з отриманням взаємної вигоди. У цих біологічних системах один або обидва партнери делегують певні аспекти регуляції своїх взаємовідносин із зовнішнім середовищем на іншого партнера. Класичним прикладом симбіотичних асоціацій є

лишайники, що являють собою мутуалістичний консорціум водоростей (або ціанобактерій) та мікроскопічних грибів, де фотосинтезуючий компонент забезпечує органічні речовини, а гриб – захист, воду та мінеральні елементи.

За ступенем взаємозалежності партнерів розрізняють:

Факультативний симбіоз: кожен з організмів-партнерів здатен до самостійного існування поза межами симбіотичної асоціації.

Облігатний симбіоз: характеризується такою глибокою інтеграцією, за якої один або обидва організми-партнери втрачають здатність до самостійного виживання без присутності іншого. Це свідчить про високий ступінь коеволюції та взаємну спеціалізацію.

У рамках симбіотичних взаємодій виділяють також специфічніші форми:

Коменсалізм: одна популяція отримує користь від взаємодії, тоді як інша не зазнає ні помітної вигоди, ні шкоди.

Мутуалізм: Обидва взаємодіючі партнери отримують чітку, взаємну вигоду, що сприяє їхньому репродуктивному успіху та виживанню.

Синтрофія: окремий випадок мутуалізму, де один організм продукує метаболіти, необхідні для росту іншого, і навпаки, що часто призводить до синергічного розкладання складних субстратів, які не можуть бути метаболізовані жодним організмом окремо.

Детальний аналіз цих інтермікробних взаємодій має вирішальне значення для розуміння функціонування екосистем, кругообігу речовин та розробки стратегій мікробної інженерії.

У рамках симбіотичних взаємодій, що характеризуються тісним просторовим співіснуванням різнорідних організмів,

розрізняють декілька основних типів на основі характеру взаємного впливу на партнерів.

Коменсалізм (від франц. commensal – співтрапезник) є формою симбіозу, де один організм, коменсал, отримує користь від асоціації з іншим організмом, хазяїном, використовуючи його для живлення, прикріплення або сховища, при цьому не завдаючи хазяїну помітної шкоди. У цій взаємодії коменсал частково делегує хазяїну функцію регуляції своїх відносин із зовнішнім середовищем, проте не вступає в облігатні тісні метаболічні зв'язки та не забезпечує його поживними речовинами. Основою коменсальних відносин може слугувати спільний біотоп, субстрат для адгезії або використання надлишкових поживних речовин. Важливо, що хазяїн не відчуває негативних наслідків присутності коменсала, тобто не отримує ні вигоди, ні шкоди від такої асоціації. Ілюстративним прикладом є біоплівки мікроорганізмів та водоростей, що колонізують поверхні водних рослин та губок, де мікроорганізми використовують субстрат без шкоди для макроорганізмів.

На противагу, **мутуалізм** (від лат. mutuus – взаємний) є високо інтегрованою формою симбіозу, за якої взаємовідносини між партнерами характеризуються обопільною вигодою, і, в разі облігатного мутуалізму, жоден з них не може існувати автономно. Обидва партнери активно сприяють функціонуванню один одного, забезпечуючи захист, створюючи сприятливі мікроумови або постачаючи необхідні поживні речовини. Мутуалістичні мікробні симбіонти можуть мати різні форми просторової локалізації: вони можуть мешкати на зовнішній поверхні хазяїна (наприклад, асоціація фотосинтезуючих бактерій *Chlorobium* з безбарвною бактерією *Chromatium* у так званому *Chlorochromatium*), колонізувати порожнини тіла хазяїв (наприклад, мікробіота

травного тракту ссавців або люмінесцентні бактерії у світних органах деяких риб), або ж інтегруватися безпосередньо в клітини хазяїна, передаючись вертикально з покоління в покоління або існуючи впродовж певного життєвого циклу хазяїна (наприклад, бульбочкові бактерії та бобові рослини, мікориза – симбіоз грибів з вищими рослинами, або ендосимбіоз найпростіших з ціанобактеріями). Ці мутуалістичні асоціації є критично важливими для стабільності та функціональності багатьох екосистем.

Симбіотичні взаємодії між мікроорганізмами та рослинами є критично важливими для глобальних біогеохімічних циклів, зокрема для прискорення кругообігу мінеральних речовин та продукування поживних елементів у екосистемах. Класичним прикладом такого мутуалізму є асоціація бобових рослин з азотфіксувальними бактеріями роду *Rhizobium*. У цьому симбіозі бактерії проникають у кореневі тканини хазяїна через кореневі волоски, індукуючи утворення специфічних анатомічних структур – бульбочок – шляхом швидкого розростання паренхімних тканин. У результаті цієї інтеракції рослини забезпечують бактерії необхідними джерелами вуглецю для їхнього метаболізму. Натомість, *Rhizobium* здійснюють біологічну фіксацію атмосферного азоту (N_2) в органічні форми, які потім стають доступними для рослин, тим самим збагачуючи ґрунт фіксованим азотом.

Іншим фундаментальним прикладом мутуалізму є мікориза (від грец. *mýkes* – гриб, *rhíza* – корінь), що описує симбіотичні взаємодії міцелію грибів з живими коренями вищих рослин. Подібно до азотфіксувальних асоціацій, гриби утворюють специфічні структури на поверхні або всередині кореневих тканин, які значно підвищують ефективність поглинання рослинами мінеральних речовин (особливо

фосфору) з ґрунту. Натомість, гриби отримують від рослин продукти фотосинтезу, переважно вуглеводи. Енергетичний потік, що проходить через мікоризні асоціації, настільки значний, що його часто розглядають як один з основних напрямів транспортування енергії в наземних екосистемах, підкреслюючи його центральну роль у харчових ланцюгах.

Окремим, але не менш важливим, випадком симбіотичних взаємовідносин, що відбувається між самими мікроорганізмами, є **синтрофія** (або сингрофізм, від грец. *syn* – разом, *trophe* – харчування). Цей феномен визначається як кооперативна здатність двох або більше видів мікроорганізмів спільно здійснювати біохімічний процес, який жоден з них не здатний виконати поодиночі. По суті, це взаємообмін метаболічними продуктами, де один вид продукує речовини, що є життєво важливими субстратами або джерелами живлення для іншого, і навпаки. Явище синтрофії становить основу життєдіяльності та функціонування більшості мікробних угруповань у ґрунтових екосистемах, забезпечуючи розкладання складних органічних сполук та кругообіг елементів.

Синтрофія, вважається окремим випадком симбіотичних відносин та являє собою кооперативну метаболічну взаємодію між різними мікроорганізмами, т є ключовим механізмом, що забезпечує деградацію складних субстратів та підтримання стабільності екосистем.

Прикладом такої взаємодії є розкладання целюлози в умовах дефіциту зв'язаного азоту. У таких анаболічно обмежених середовищах, різні види мікроорганізмів синергічно працюють над трансформацією целюлози: одні види каталізують її гідроліз до целобіози, тоді як інші забезпечують подальше розщеплення целобіози до глюкози. Глюкоза, як універсальний субстрат, потім метаболізується до

більш простих органічних сполук, що слугують джерелами вуглецю та енергії для широкого спектра мікроорганізмів, включаючи азотфіксуючі бактерії. Важливо, що целюлозорозкладаючі мікроорганізми, які самі не здатні до фіксації молекулярного азоту, отримують необхідні для свого росту азотні сполуки від азотфіксувальних членів угруповань. Крім того, в аеробних умовах споживання кисню целюлозорозкладаючими аеробами знижує концентрацію O_2 у мікросередовищі, що сприятливо впливає на активність анаеробної азотфіксації.

Інший критично важливий аспект синтрофії базується на видаленні токсичних метаболітів з середовища, що особливо яскраво проявляється в асоціаціях, які окиснюють метан. Метилобактерії, що відповідають за окиснення метану, використовують фермент монооксигеназу. Цей фермент, хоч і спеціалізований на метані, також може частково окиснювати інші вуглеводні, утворюючи при цьому сполуки, що є високотоксичними для самих метилобактерій. Присутність інших мікроорганізмів-супутників, які здатні метаболізувати та детоксикувати ці побічні продукти, є вирішальною для стабільності метаноокислювальних асоціацій. За відсутності таких синтрофних партнерів, чисті культури метилобактерій часто втрачають свою життєздатність та культивуються з великими труднощами, підкреслюючи облігатний характер цієї кооперації для їхнього виживання.

У природних екосистемах, особливо в анаеробних нішах, синтрофія, заснована на міжвидовому трансфері метаболітів, є ключовим механізмом, що забезпечує термодинамічно несприятливі реакції. Найбільш вивченим прикладом є міжвидовий перенос молекулярного водню (H_2). Утворення H_2 під час зброджування летких жирних кислот (ЛЖК) та спиртів *ацетогенними* мікроорганізмами (що

здійснюють бродіння) є енергетично не вигідним, якщо в середовищі накопичується цей кінцевий продукт. Однак у синтрофних асоціаціях з метаноутворюючими бактеріями, H_2 негайно консумується для продукції метану, що зсуває рівновагу ацетогенезу і робить процес термодинамічно сприятливим.

Класичним прикладом такої кооперації є угруповання, що складається з бактерій *Selenomonas* та архей *Methanobrevibacter*. *Selenomonas* окиснює етанол до ацетату та H_2 . H_2 , у свою чергу, використовується *Methanobrevibacter* для відновлення вуглекислоти до метану. Подібні синтрофні асоціації є характерними для рубця жуйних тварин, де парціальний тиск H_2 підтримується на надзвичайно низькому рівні ($\approx 3 \cdot 10^{-4}$ атм), що дозволяє ацетогенним мікроорганізмам ефективно функціонувати навіть за парціального тиску H_2 близько 10^{-4} атм. Цікаво, що *Selenomonas* у чистій культурі ферментує глюкозу до лактату, тоді як у синтрофній асоціації з *Methanobrevibacter* кінцевими продуктами є ацетат, метан та вуглекислий газ, що демонструє зміну метаболічного шляху завдяки кооперації.

Окрім метаногенів, синтрофні асоціації також формуються з сульфатредуючими бактеріями. Наприклад, *Desulfovibrio vulgaris* може співіснувати з метаногенами, використовуючи етанол або лактат в умовах лімітованої доступності сульфату. У таких випадках метаноген ефективно замінює сульфат як кінцевий акцептор електронів, утворюючи ацетат і метан.

Деякі мікроорганізми демонструють облігатну синтрофію, що унеможливляє їхній ріст у чистих культурах. Так, *Syntrophomonas wolfei* здатна окиснювати солі насичених жирних кислот (від бутирату до октаноату) до ацетату лише за умови тісної асоціації з іншими анаеробними партнерами. Ці

партнери можуть бути сульфатредукуючими бактеріями (*Desulfovibrio sp.*, за наявності сульфату) або метаноутворюючими археями (*Methanospirillum hungatei*), які консумують H_2 , що утворюється. В результаті цих асоціацій відбувається накопичення сірководню або метану відповідно. Аналогічно, *Syntrophobacter wolinii* окиснює пропіонат до ацетату лише в асоціації з сульфатредуктором або метаногеном. У цих випадках перенесення молекул водню між мікроорганізмами є односпрямованим, хоча користь від такої кооперації є взаємною.

Синтрофія може також базуватися на двоспрямованому переносі сполук сірки. Прикладом є взаємодія сульфатредукуючих мікроорганізмів роду *Desulfovibrio* з пурпурними сірчаними бактеріями роду *Chromatium*. *Desulfovibrio*, використовуючи органічні кислоти та сульфат, продукують сірководень (H_2S). Він потім використовується *Chromatium* як донор електронів у процесі аноксигенного фотосинтезу, що призводить до регенерації сульфату. Відновлений сульфат, у свою чергу, знову стає доступним для *Desulfovibrio*, замикаючи цикл і підтримуючи стабільність асоціації.

5.2. Конкурентні взаємодії та адаптаційні стратегії мікроорганізмів. Конкуренція є центральним рушійним фактором еволюції та структури мікробних угруповань, відіграючи вирішальну роль у функціонуванні екосистем та біогеохімічних циклах. Розуміння цих складних взаємодій є надзвичайно важливим для прогнозування динаміки мікробіомів у різних середовищах, від ґрунтів і водних систем до організмів хазяїв.

Конкуренція (від лат. concurrentia – змагання, суперництво) є фундаментальним типом інترمікробних

взаємодій, що виникає між організмами одного або різних видів, які змагаються за обмежені ресурси навколишнього середовища. Ця взаємодія може проявлятися у двох основних формах: пасивна (експлуатаційна) конкуренція, що відбувається шляхом спільного споживання лімітуючих ресурсів, необхідних обою популяціям, та активна (інтерференційна) конкуренція, яка характеризується прямим пригніченням одного виду іншим, часто внаслідок продукування специфічних метаболітів, таких як антибіотики або бактеріоцини.

У мікробіології термін «конкуренція» зазвичай застосовується для опису взаємовідносин між самими мікроорганізмами, хоча конкурентні взаємодії також можуть виникати між мікро- та макроорганізмами, як, наприклад, конкуренція ґрунтових мікроорганізмів з вищими рослинами за доступні елементи мінерального живлення. На відміну від контрольованих умов чистої культури, де мікроорганізми розвиваються на поживних середовищах без зовнішнього тиску, у природних мікробних ценозах вони постійно перебувають у стані боротьби за існування зі своїми конкурентами. Ця боротьба може мати далекосяжні наслідки, аж до повного елімінування однієї з конкуруючих популяцій. Визначальними факторами у цьому змаганні є як популяційна щільність, так і адаптивна спроможність. З одного боку, популяція з вищою початковою щільністю може тимчасово пригнічувати зростання популяції з меншою щільністю. З іншого боку, еволюційно краще пристосована популяція, незалежно від її початкової чи поточної щільності, здатна ефективніше використовувати ресурси або протидіяти конкурентам, що неминуче призводить до її домінування та витіснення менш адаптованих видів у довгостроковій перспективі.

Зростання мікробних популяцій нерозривно пов'язане зі збільшенням попиту на поживні речовини та обмежений простір. Це еволюційно призвело до формування різноманітних стратегій виживання одноклітинних організмів у гетерогенних середовищах.

Взаємодії між клітинами в мікробних угрупованнях можуть мати як кооперативний характер, де одна або кілька особин отримують вигоду, так і призводити до конкуренції, що чинить негативний вплив на один або кілька видів. Хоча існують спроби типологізації цих взаємодій (наприклад, симбіоз, синергізм, паразитизм), важливо зазначити, що мікроорганізми рідко обмежуються одним типом взаємодії; їхня відповідь є динамічною та залежить від конкретних хімічних і фізичних параметрів мікросередовища. Активні дослідження спрямовані на вивчення цих міжклітинних взаємодій для конструювання висококонкурентних живих систем. Мікроорганізми не лише реагують на хімічний склад середовища, а й активно взаємодіють з іншими мікроорганізмами у своєму безпосередньому оточенні. Характер та інтенсивність цих взаємодій детермінуються видовим складом мікроорганізмів, їхньою чисельністю та складністю сенсорних систем окремих організмів, що дозволяють їм сприймати сигнали та адаптуватися до змін у спільноті.

Вивчення динаміки популяцій мікроорганізмів є фундаментальним для розуміння їхньої адаптації, конкурентоспроможності та ролі у функціонуванні біосфери. *Щільність популяції*, що визначається як кількість особин (клітин) або біомаса популяції на одиницю простору (площі чи об'єму), є ключовим параметром для характеристики стану мікробних угруповань. Однак для розуміння функціональної ролі та стабільності популяцій у природних екосистемах більш

важливою є її *динаміка*, тобто тенденції до зростання чи скорочення чисельності.

У відсутності лімітуючих факторів середовища (необмежений простір, поживні речовини, відсутність негативних взаємодій з іншими організмами), *питома швидкість росту* (швидкість росту популяції на одну особину) досягає свого максимального та константного значення. Ця величина, що відображає спадково детерміновану здатність популяції до розмноження, відома як *біотичний* або *репродуктивний потенціал*. Вона є визначальним показником для класифікації екологічних стратегій організмів, зокрема **r**- та **K-стратегій**. Екологічна стратегія відображає комплекс адаптацій організму до його навколишнього середовища.

Показник **r** (**r**-стратегія) характеризує швидкість логарифмічного росту популяції в нелімітованому середовищі і фактично є різницею між швидкістю розмноження та швидкістю відмирання. На противагу, показник **K** (**K**-стратегія) представляє собою верхню межу чисельності популяції, яка може бути підтримана конкретним середовищем (несуча ємність середовища).

У контексті конкурентної боротьби, мікроорганізми, подібно до інших живих організмів, можуть дотримуватися однієї з цих екологічних стратегій:

- **r-стратегіи:** За умов надлишку ресурсів ці організми демонструють швидкий ріст та розмноження, що дає їм перевагу в колонізації нових або порушених ніш. Однак, за несприятливих умов конкуренції або при виснаженні ресурсів, **r**-стратегіи швидко відмирають, що робить їхні популяції відносно нестабільними та нестійкими. **r-відбір** сприяє ефективності розмноження та швидкому зайняттю нових

середовищ, де конкурентний тиск мінімальний. Типовим прикладом мікроорганізмів-*r*-стратегів є спороносні бацили.

- **К-стратегі:** Ці мікроорганізми інвестують більше ресурсів у підтримання життєдіяльності та стійкість до стресів, розмножуючись повільніше. Вони краще зберігаються за несприятливих умов, таких як обмеження ресурсів або високий конкурентний тиск. *K-відбір* веде до еволюції адаптацій, що підвищують стійкість до конкуренції. Мікроорганізми-*K*-стратегі характеризуються подовженою лаг-фазою та тривалим періодом активного метаболізму, а також низькими енергетичними затратами на підтримання життєдіяльності без активного розмноження. Типовими представниками є **оліготрофи**, тобто мікроорганізми, здатні ефективно використовувати джерела азоту та вуглецю навіть за дуже низьких концентрацій.

Перевага тієї чи іншої стратегії залежить від динаміки умов середовища, як у просторовому, так і в часовому вимірі.

Важливо підкреслити, що поділ видів на ідеалізовані *r*-та *K*-стратегії є умовним континуумом, а не чіткою дихотомією. Пластичність екологічних стратегій дозволяє одному й тому ж організму або популяції адаптувати свою поведінку, демонструючи характеристики *r*-стратегії в умовах високої доступності ресурсів та швидкого колонізації, тоді як у стабільних, насичених конкурентами середовищах переважають ознаки *K*-стратегії. Більшість видів займають проміжне положення у цьому спектрі.

Проте, диференціальний тиск відбору в умовах відносної стабільності та зайнятості екологічних ніш, порівняно з умовами нестабільного та відкритого середовища, є одним з ключових факторів, що спричинив широку диференціацію популяційної поведінки. Різноманіття функціональних варіантів популяцій є результатом

еволюційних адаптацій, спрямованих на оптимізацію стратегій виживання.

В експериментальній мікробіології конкурентні взаємовідносини між популяціями різних видів бактерій часто досліджуються за допомогою хемостатного культивування на штучних поживних середовищах. У найпростіших випадках моделюються ситуації, коли дві або більше популяції здатні використовувати один і той самий лімітуючий субстрат. За таких умов, вид, який демонструє вищу питому швидкість росту при всіх релевантних концентраціях субстрату, з часом витіснить конкурентів, призводячи до утворення монокультури. Однак існують випадки, коли домінування виду залежить від концентрації субстрату: один організм може домінувати за високих концентрацій, тоді як інший – за низьких.

Часткова конкуренція виникає, коли в середовищі наявний субстрат, доступний лише одному з конкурентів. Таку ситуацію було успішно змодельовано, ще у 1989 році Б.В. Громовим та Г.В. Павленком під час ко-культивування *Thiobacillus* та *Spirillum* у хемостаті, що ілюструє складність та контекстуальність конкурентних взаємодій у мікробних угрупованнях.

Метаболічна гнучкість мікроорганізмів відіграє ключову роль у їхній конкурентоспроможності та адаптації до змінних умов середовища. Прикладом такої гнучкості є рід *Thiobacillus*, який здатен функціонувати як *гетеротроф*, використовуючи ацетат як джерело вуглецю та енергії, і як *хемолітотроф* (або хемоавтотроф/хемосинтезуюча бактерія), отримуючи енергію шляхом окиснення неорганічних сполук, таких як тіосульфат або сульфід, з фіксацією вуглекислого газу як основного джерела вуглецю для побудови клітинної речовини. На противагу,

гетеротрофи — це мікроорганізми, які отримують вуглець у вигляді складних відновлених органічних сполук, що є продуктами метаболізму інших організмів, і енергію — шляхом розкладання цих органічних речовин.

Конкурентні взаємодії між цими метаболічно різними групами можуть бути складними. Наприклад, у модельному експерименті з *Thiobacillus* та облігатним гетеротрофом *Spirillum*, у середовищі з єдиним джерелом вуглецю — ацетатом, *Thiobacillus* швидко витіснявся за умови повільного потоку. Однак, при додаванні тіосульфату, який міг бути використаний лише *Thiobacillus* як хемолітотрофом, конкуренція ставала частковою, і обидві культури могли співіснувати. Це демонструє, що наявність доступних лише для одного виду субстратів може пом'якшувати конкурентний тиск.

Цікаво, що конкуренція між двома організмами не завжди спостерігається, навіть якщо вони ростуть на єдиному, спільному субстраті. Приклад кооперативного співіснування виявляється при культивуванні лактобацил і пропіонобактерій у хемостаті на мінімальному середовищі з глюкозою. Незважаючи на те, що обидва види можуть використовувати глюкозу, лактобацили ферментують її до молочної кислоти, яка, у свою чергу, є переважним субстратом для пропіонобактерій. Таким чином, замість конкуренції за глюкозу, відбувається метаболічна взаємодопомога (форма синтрофії), що сприяє одночасному росту обох мікроорганізмів.

Механізми адаптації та конкурентоспроможності мікроорганізмів є надзвичайно різноманітними. Вони можуть включати здатність до синтезу специфічних ферментів, що забезпечують ефективне використання певних субстратів, продукцію антибіотиків для пригнічення конкурентів, або

інші, менш очевидні, фізіологічні чи біохімічні адаптації. Ці різноманітні стратегії дозволяють мікроорганізмам займати специфічні екологічні ніші та виживати в умовах постійної конкуренції.

5.3. Негативні мікробні взаємодії: Антагонізм та аменсалізм. У складному світі мікроорганізмів, де кожен вид бореться за виживання та ресурси, взаємодії є ключовим аспектом їхньої екології. Від симбіозу, що приносить взаємну вигоду, до паразитизму, де один організм процвітає за рахунок іншого, ці зв'язки формують мікробні спільноти та впливають на глобальні біогеохімічні цикли. Проте не всі взаємодії є взаємовигідними чи нейтральними. Тому важливо заглиблено розглядати і негативні мікробні взаємодії, які відіграють вирішальну роль у регуляції чисельності популяцій та структури мікробних спільнот. Так наприклад далі ми зосередимося на двох ключових формах таких взаємодій: антагонізмі та аменсалізмі. Хоча обидва поняття описують взаємодії, що негативно впливають на один або обидва організми, їхні механізми та екологічні наслідки відрізняються. Розуміння цих процесів є фундаментальним для багатьох галузей – від медицини, де антибіотики є яскравим прикладом антагонізму, до сільського господарства, де мікроби можуть пригнічувати ріст шкідників або, навпаки, заважати розвитку корисних культур. Дослідження цих взаємодій розкриває динаміку конкуренції за ніші, стратегії виживання мікроорганізмів та їхню здатність формувати середовище навколо себе.

У мікробних екосистемах спостерігаються складні взаємодії, що визначають динаміку популяцій та структуру спільнот. Одним із ключових механізмів конкуренції є продукція біологічно активних метаболітів, що чинять

інгібуючий вплив на інші мікроорганізми. У випадку, коли дві конкуруючі популяції бактерій синтезують хімічні сполуки, що є токсичними одна для одної, ця взаємодія класифікується як **антагонізм**. Цей сценарій відображає активну двосторонню хімічну війну за ресурсну нішу. Натомість, якщо інгібуючі метаболіти продукуються лише однією популяцією, яка негативно впливає на ріст або виживання іншої, без взаємного пригнічення, така взаємодія визначається як **аменсалізм**. Тут одна сторона є «агресором», тоді як інша є "жертвою" несприятливого хімічного середовища, створеного конкурентом. Розуміння цих тонких відмінностей у механізмах хімічного пригнічення є критично важливим для моделювання мікробних спільнот, розробки стратегій біоконтролю та вивчення еволюції антибіотикорезистентності.

Таким чином, антагонізм (від давньогрецького означає «суперечка» або «боротьба») у мікробній екології описує взаємодію, за якої один мікроорганізм активно пригнічує або повністю інгібуює ріст іншого. Антагонізм, що виникає внаслідок продукції шкідливих метаболітів або конкурентної активності, є широко відомим явищем у мікробіології. Концепція конкурентного виключення має глибоке коріння в біологічній думці, про що ще Дарвін (1859) писав: «Оскільки види одного й того ж роду зазвичай мають... значну схожість у звичках та конституції, і завжди в будові, боротьба між ними, як правило, буде більш жорсткою, якщо вони конкурують один з одним, ніж між видами різних родів». Ця цитата підкреслює інтенсивність конкуренції між спорідненими видами. В контексті мікроорганізмів, антагоністична поведінка часто спрямована на витіснення інших організмів з певної ніші. Основною рушійною силою цього процесу є не стільки потреба у фізичному просторі, скільки прагнення домінантних

бактерій усунути конкурентів за обмежені поживні речовини. Існує низка механізмів, що забезпечують успішний антагонізм, багато з яких вимагають тісного міжклітинного контакту. Загалом феномен антагонізму не обмежується лише бактеріями і є поширеним у ширшому біологічному контексті. Наприклад, взаємодія між бактеріями та водоростями може бути як взаємовигідним симбіозом, так і мати виражений антагоністичний характер. Існують численні задокументовані випадки, коли бактеріальні штами ефективно пригнічують ріст водоростей, часто через продукцію специфічних біологічно активних метаболітів. З іншого боку, водорості також еволюціонували здатність синтезувати антибіотичні сполуки, які демонструють інгібуючу дію на ріст бактерій та грибів. Це підкреслює складну динаміку хімічної конкуренції, що формує структуру та функціонування водних мікробних спільнот.

Слово, аменсалізм (походить від грецької заперечної частки «α» та латинського «mensa» – стіл, трапеза) є специфічним типом антагоністичних взаємодій, де одна популяція мікроорганізмів завдає шкоди іншій, при цьому сама залишаючись не ураженою. Суть цих взаємодій полягає у здатності певних мікроорганізмів, зокрема стрептоміцетів та грибів, продукувати біологічно активні хімічні сполуки. Ці речовини або ефективно пригнічують розвиток інших мікроорганізмів, або повністю знищують їх. Такі сполуки отримали назву антибіотики (від грецьких «протилежність», та «життя»), що відображає їхню здатність протидіяти життєдіяльності інших організмів. Варто зазначити, що антибіотики є надзвичайно різноманітною групою хімічних сполук, що належать до різних класів за своєю хімічною природою, що зумовлює їхні специфічні механізми дії та спектри активності. Розуміння аменсалізму та механізмів дії

антибіотиків має вирішальне значення для медицини, біотехнології та екології.

Однак, екологічна роль антибіотиків досі залишається предметом активних дискусій. Але, їх широке застосування в медицині та сільському господарстві беззаперечно перетворило їх на потужний селективний чинник, що суттєво впливає на мікроеволюційні процеси в популяціях мікроорганізмів. Як бактерії, так і гриби демонструють здатність продукувати антибіотичні сполуки в чистих культурах, які інгібують або знищують інші мікроорганізми. Це підкреслює їхню подвійну роль як засобу нападу та захисту для продуцентів. Водночас, деякі вчені висловлюють думку, що в природних умовах концентрація антибіотиків, як правило, недостатня для значного впливу на мікроорганізми. Навіть у контрольованих лабораторних умовах продуценти антибіотиків не завжди домінують у конкурентній боротьбі. Яскравим прикладом є експеримент у хемостаті, де при одночасному засіванні *E. coli* та антибіотикопродукуючого стрептоміцету, чутлива *E. coli* спочатку пригнічується. Однак, згодом швидко з'являються мутанти *E. coli*, стійкі до антибіотика, які витісняють повільно зростаючі клітини стрептоміцету. Цікаво, що пізніше навіть стійкі мутанти можуть бути витіснені клітинами дикого типу, які характеризуються вищою швидкістю росту. Цей приклад ілюструє складну динаміку адаптації та конкуренції, де здатність до швидкого росту може переважати над продукуванням антибіотиків у довгостроковій перспективі.

Але, існують переконливі докази утворення антибіотичних речовин безпосередньо у ґрунтовому середовищі. Наприклад, *Streptomyces olivocinereus*, відомий продуцент геліоміцину, ефективно пригнічував популяцію *Arthrobacter crystallopoietes* у нестерильному ґрунті за умови,

що його чисельність становила не менше 10^6 КУО/г ґрунту (рис. 5.1.) Інший приклад – *Azotobacter*, який, продукуючи термолабільний антибіотик у ґрунті, обмежував ріст азоспірил. Також існують різноманітні актиноміцети, серед яких особливо багато продуцентів антибіотиків, та вони здатні накопичувати ці сполуки, розвиваючись у нестерильному ґрунті. Це дозволяє їм захищатися від інших мікроорганізмів, які потенційно могли б використовувати актиноміцети як джерело поживних речовин. Ці спостереження підкреслюють важливість антибіотиків не лише як медичних препаратів, а й як ключових факторів у регуляції мікробних взаємодій та формуванні структури ґрунтових мікробних угруповань.



Рис. 5.1. Ґрунтові стрептоміцети
Джерело: авторське фото

Питання про точні біологічні функції антибіотиків у природному середовищі залишається багатогранним і не має однозначного вирішення. Проте, очевидно, що в певних випадках їхня продукція сприяє виживанню мікроорганізмів в

умовах природної конкуренції. Існує припущення, що деякі антибіотики можуть відігравати роль у регуляції внутрішньоклітинних процесів у їхніх продуцентів. Яскравим прикладом є синтез поліпептидних антибіотиків бацилами, який співпадає з періодом утворення ними ендоспор, що може вказувати на їхню участь у процесах диференціації або захисту. Безсумнівно, за певних умов, продукція антибіотиків може бути значним фактором, що регулює структуру мікробних угруповань. Водночас, не виключено, що антибіотики можуть бути і випадковими продуктами метаболізму, які не мають безпосереднього значення для продукуючих їх мікроорганізмів. Часто накопичення антибіотиків спостерігається у культурах, що знаходяться у фазі зниженої життєздатності або лізису.

Незважаючи на невизначеність щодо всіх екологічних функцій, явище антибіозу цілеспрямовано використовується для контролю чисельності небажаних мікроорганізмів. Наприклад, для захисту огірків від борошнистої роси в умовах закритого ґрунту ефективно застосовується антибіотичний препарат трихотецин, який пригнічує збудника хвороби. Антибіотики також широко використовуються у медицині та ветеринарії для боротьби з патогенними мікроорганізмами, що спричиняють інфекційні захворювання людини та тварин.

Пригнічення конкурентів у мікробних спільнотах може бути спричинене не лише специфічними антибіотиками, а й накопиченням значних кількостей продуктів метаболізму, зокрема кислот або лугів. Це явище яскраво ілюструється динамікою мікроорганізмів у молоці.

На початкових етапах розвитку бактеріальних популяцій у молоці різні види розмножуються відносно незалежно. Однак, за наявності бактерій, що здійснюють молочнокисле бродіння, молоко поступово підкислюється. У

цих умовах перевагу отримують відносно кислотостійкі форми, такі як молочнокислі коки та лактобацили, які починають домінувати. Зрештою, лактобацили, як найбільш кислотостійкі представники, витісняють коки.

Іншим прикладом є оцтовокислі бактерії, які легко підтримувати в чистій культурі. Їхня виняткова кислотостійкість унеможливорює розвиток інших мікроорганізмів у тому ж середовищі. Подібний механізм спостерігається і в уробактерій, які активно гідролізують сечовину. Внаслідок цього накопичується аміак, що призводить до різкого підлугування середовища. Висока лужність та концентрація аміаку створюють несприятливі умови для багатьох конкурентів цих бактерій. Окрім того, деякі мікроорганізми продукують екзоферменти, зокрема протеази та ліпази. Ці ферменти, не руйнуючи клітини інших видів безпосередньо, можуть ефективно пригнічувати їхній ріст, впливаючи на доступність поживних речовин або руйнуючи важливі компоненти клітинних структур конкурентів.

У природних мікробіомах спостерігається також лізис живих клітин одних видів мікроорганізмів під впливом інших, що є критичним аспектом мікробних взаємодій. В основі цього явища лежить здатність деяких мікроорганізмів продукувати екстрацелюлярні літичні ферменти, які деградуують компоненти клітинних стінок або мембран.

У лабораторних умовах численні представники бактерій, дріжджів та мікроскопічних грибів демонструють чутливість до дії, зокрема, протеолітичних ферментів. Однак, простежити та кількісно оцінити цей процес у складних природних екосистемах значно складніше. Попри це, існують переконливі польові спостереження. Наприклад, у дерново-підзолистих та перегнійно-карбонатних ґрунтах було

зафіксовано, як стрептоміцети за допомогою лізоензимів пригнічували популяції дріжджів *Candida podzolica* та *Lipomyces tetrasporus*. В іншому випадку, ті ж стрептоміцети, впливаючи на популяції бульбочкових бактерій, послаблювали їхні симбіотичні взаємовідносини з рослинами-господарями, що призводило до зниження ефективності фіксації атмосферного азоту.

Лізис живих мікробних клітин ферментами мікроорганізмного походження у природних умовах, безсумнівно, є одним із ключових факторів, що впливають на формування та динаміку мікробних угруповань (рис. 5.2.). Крім того, цей процес є важливим механізмом повернення іммобілізованих біогенних елементів (наприклад, азоту, фосфору) назад у біогеохімічні цикли, сприяючи їхній рециркуляції та доступності для інших організмів.



Рис. 5.2. Лізис середовища Ешбі бактеріями роду *Azotobacter*
Джерело: авторське фото

5.4. Паразитизм і хижацтво в мікробних угрупованнях.

Мікробні спільноти – це складні екосистеми, що складаються з мільярдів мікроорганізмів, які постійно взаємодіють між собою. Серед цих взаємодій одними з найважливіших є паразитизм та хижацтво. Ці антагоністичні відносини відіграють ключову роль у формуванні структури, регулюванні чисельності та підтримці динамічної рівноваги в мікробних спільнотах. Цікаво, що у світі мікроорганізмів межі між хижаком і паразитом можуть бути розмиті. Якщо хижак, як правило, більший за свою здобич і вбиває її швидко, то паразит зазвичай менший і живе за рахунок свого хазяїна тривалий час, не вбиваючи його одразу. Розуміння цих взаємодій є надзвичайно важливим не лише для мікробіології, а й для екології, біотехнології та медицини. Вони допомагають пояснити, як функціонують біогеохімічні цикли, як поширюються хвороби та як можна використовувати природні механізми для контролю шкідливих мікроорганізмів. У цьому розділі ми детально розглянемо різноманітні форми мікробного хижацтва та паразитизму, їх екологічне значення та роль у житті нашої планети.

Паразитизм в екології мікроорганізмів являє собою високоспеціалізовану форму антагоністичної інтеракції, де один організм (паразит) експлуатує іншого (господаря), використовуючи його як життєве середовище та/або джерело нутрієнтів. Паразит при цьому делегує регуляцію своїх взаємовідносин із зовнішнім середовищем фізіологічним системам господаря. Ступінь спеціалізації паразитів варіабельний, проявляючись як у тропності до специфічних тканин чи органів господаря, так і у видовій специфічності, що визначає обмежене коло потенційних господарів. Паразити відіграють значну роль у регуляції щільності популяцій

господарів та можуть бути потужним рушієм мікроеволюційних процесів. Залежно від ступеня залежності від господаря, паразитів класифікують на облігатних (обов'язкових) та факультативних (необов'язкових).

Хоча паразитизм мікроорганізмів на інших мікроорганізмах є відносно рідкісним явищем, існують чітко задокументовані випадки. Один із таких прикладів – мікоплазмоподібний гриб *Metatlenium*, що формує зірчасті мікроколонії, які складаються з тонких ниток, імпрегнованих оксидами заліза та марганцю. Цей організм демонструє паразитизм щодо клітин або колоній водоростей, грибів та бактерій.

Яскравим зразком облігатного паразитизму є *Vampirovibrio chlorellavorus*, який залежить виключно від життєдіяльності певних штамів одноклітинної зеленої водорості *Chlorella*.

V. chlorellavorus – це одна з небагатьох відомих хижих бактерій, назва якої дуже влучно описує її спосіб життя (вона немов вампір "висмоктує" поживні речовини зі своїх жертв, залишаючи їх порожніми). *V. chlorellavorus* не здатен культивуватися на аксенічних органічних середовищах або інактивованих клітинах господаря. Механізм взаємодії включає адгезію вібріона до клітинної оболонки водорості за допомогою слизової подушечки на передньому кінці; при цьому на одній клітині господаря може закріпитися до кількох десятків вібріонів. Незважаючи на збереження цілісності клітинної оболонки *Chlorella*, *V. chlorellavorus* індукуює підвищення її проникності, що забезпечує абсорбцію внутрішньоклітинних речовин господаря. Інфіковані клітини *Chlorella* припиняють ріст та поділ, згодом піддаються лізису, залишаючи після себе лише фрагменти клітинних оболонок.

Класичним прикладом мікробного паразитизму також є бактеріофаги – віруси, що здійснюють облігатний внутрішньоклітинний паразитизм у бактерій, зрештою приводячи до їхнього лізису.

Хижацтво: Динаміка взаємодії «хижак-жертва» у мікробних системах. Хижацтво в мікробній екології визначається як тип взаємодії, за якої один мікроорганізм активно асимілює інший як джерело енергії та будівельного матеріалу. Типовим прикладом мікробного хижака є *Bdellovibrio bacteriovorus*. Його Клітини діляться шляхом бінарного поділу, утворюючи близько чотирьох клітин за 4 години, та залишають мертву жертву. Це дрібні, високорухливі вібріони з полярним джгутиком, що поширені у водних екосистемах. Їхній хижацький цикл починається з прикріплення до поверхні грамнегативних бактеріальних клітин, за яким слідує формування отвору у зовнішній мембрані та пептидоглікановому шарі з подальшим проникненням у периплазматичний простір клітини-жертви (рис. 5.1.).

Клітина бактерії-жертви швидко набухає та заокруглюється, трансформуючись у структуру, відому як бделопласт. Утворення бделопласту індукується дією екзоферментів, що продукуються вібріоном, включаючи ті, що деградують ліпополісахариди, ліпопротеїни та інші компоненти клітинної стінки бактерій.

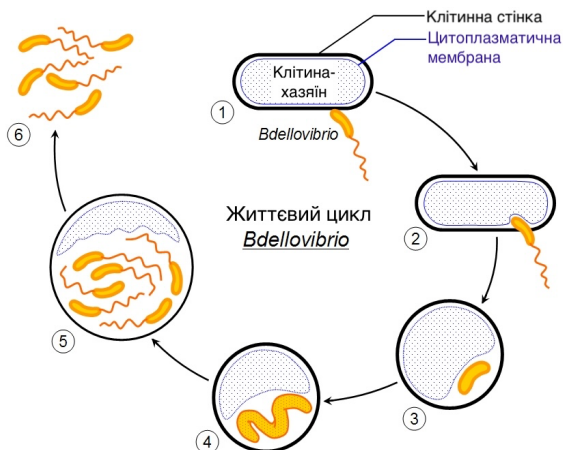


Рис. 5.1. Схема життєвого циклу хижого мікроорганізму *Bdellovibrio*:

1 – прикріплення вібріону до клітини бактерії; 2 – продірявлений оболонки бактерій; 3 – проникнення у периплазматичний простір клітини бактерій; 4 – утворення бделопласту та спіральної клітини; 5 – поділ спіральної клітини на численні короткі рухливі вібріони; 6 – вихід вібріонів із залишків клітинної оболонки жертви.

Джерело: адаптоване авторами

Після проникнення *Bdellovibrio* у периплазматичний простір, бактерія-жертва швидко втрачає свої ключові життєві функції, включаючи енергетичний метаболізм та білковий синтез, що призводить до її загибелі. Вібріон живиться вмістом клітини-жертви, зростаючи у розмірах, але при цьому не здійснюючи руху та поділу, а лише витягуючись у довгу спіральну клітину. Ріст продовжується до повного вичерпання поживних речовин, після чого вібріон фрагментується на численні дочірні рухливі вібріони, які вивільняються з решток клітинної оболонки жертви. Винятково швидкий ріст

Bdellovibrio пояснюється прямим використанням продуктів часткового гідролізу жертви без необхідності їхньої подальшої метаболічної трансформації. Наприклад, жирні кислоти безпосередньо включаються у ліпіди вібріона, що призводить до ідентичності ліпідного складу хижака та жертви.

Bdellovibrio є облігатними хижаками, що зростають виключно на живих бактеріях і не можуть бути культивовані на штучних поживних середовищах. Спектр господарів варіює між різними видами та штамами бделовібріонів, але зазвичай включає представників ентеробактерій, що спонукало деяких дослідників розглядати *B. bacteriovorus* як потенційний біоіндикатор санітарного стану водних екосистем.

Вібріони *Bdellovibrio* широко розповсюджені у природі, зустрічаючись у прісноводних та морських водоймах, а також у ґрунтах, особливо у місцях з високим вмістом органічних забруднень. Однак, ймовірність успішного зіткнення вібріона з клітиною-жертвою корелює з чисельністю популяції останньої. Оптимальний розвиток вібріонів спостерігається при концентрації клітин жертви порядку 10^6 – 10^8 КУО/мл. При нижчих концентраціях хижаки або гинуть від голоду, або формують клітини-цисти з потовщеною оболонкою, що є формою переживання несприятливих умов.

На додаток до роду *Bdellovibrio*, до бактерій-хижаків належать також факультативні хижаки, такі як міксобактерії. Ці організми відрізняються тим, що вони можуть жити як за рахунок хижацтва, так і без нього.

Міксобактерії продукують високоактивні гідролітичні ферменти, що дозволяють їм деградувати клітини як живих, так і мертвих бактерій. Цей процес часто відбувається під час масового руху клітин по вологій поверхні, коли скупчення бактерій, відомі як «вовчі зграї», долають і перетравлюють окремі клітини-жертви. До міксобактерій належать кілька

родів, зокрема *Stigmatella*, *Myxococcus* та *Chondromyces*. Окрім хижацтва, ці бактерії відіграють важливу роль у розкладанні рослинних решток і формують багатоклітинні структури для розмноження, що продукують мікоспори.

Іншим прикладом факультативного хижака є *Lysobacter*. Цей мікроорганізм подібний до міксобактерій за способом живлення, але не утворює мікоспор. *Lysobacter* є грамнегативною бактерією, що виділяє травні ферменти, які розчиняють клітини як грампозитивних, так і грамнегативних бактерій, незалежно від їх життєздатності. Хижацька активність у факультативних хижаків є опортуністичною, оскільки вони не переслідують свою здобич, а харчуються після випадкової зустрічі.

Слід підкреслити, що паразитичні або патогенні мікроорганізми, як правило, мають вищий біотичний потенціал порівняно з хижакими. Їхня ультраструктура, метаболічні шляхи, специфічність до господаря та життєві цикли часто характеризуються вищим ступенем спеціалізації. Це є адаптацією до специфіки їхнього середовища існування та механізмів трансмісії від одного господаря до іншого, що відрізняє їх від більш генералізованих стратегій хижацтва.

Існування паразитів і хижаків має фундаментальне екологічне значення, виступаючи ключовим фактором, що формує структуру та динаміку біологічних спільнот. Найбільш деструктивний вплив, як правило, спричиняють нові або інвазійні види паразитів та хижаків. Це особливо помітно у випадках, коли патогени або хижаки вперше потрапляють у наївні популяції господарів, наприклад, при інтродукції нових збудників хвороб людини, тварин або рослин (фітопатогенів). Відсутність попереднього контакту та відповідних захисних механізмів у популяції господаря може призвести до катастрофічних наслідків.

Однак, з плином часу, при тривалому контакті між паразитами та господарями, або хижаками та жертвами, характер взаємодії еволюціонує. Початковий шкідливий вплив має тенденцію ставати помірним, нейтральним або навіть симбіотичним. Ця ко-еволюційна адаптація відображає встановлення динамічної рівноваги, де надмірна летальність для господаря або жертви є еволюційно не вигідною для паразита чи хижака, оскільки це призведе до зникнення їхніх ресурсів. Таким чином, у природних екосистемах часто спостерігається тенденція до зниження вірулентності паразитів та розвитку резистентності у господарів, що забезпечує стабільність взаємодії та збереження обох популяцій.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. Які ключові типи інтермікробних взаємодій формують структуру та функціонування мікробних спільнот у різноманітних екосистемах?
2. Як можна схарактеризувати основні форми симбіозу у мікроорганізмів, включаючи їхні екологічні наслідки та біохімічні механізми взаємної вигоди?
3. Опишіть негативні мікробні взаємодії, акцентуючи увагу на їхніх механізмах та екологічній ролі у регуляції чисельності популяцій.
4. Що таке щільність популяції в контексті мікроорганізмів, і які існують методи її кількісного визначення?

5. Як ви схарактеризуєте r - та K -стратегії росту організмів, пояснюючи їхні екологічні адаптації, репродуктивні стратегії та роль у динаміці мікробних популяцій?

РОЗДІЛ 6. МІКРОБНІ УГРУПОВАННЯ В РІЗНОМАНІТНИХ ЕКОСИСТЕМАХ

Мікроорганізми є невидимими, але повсюдними архітекторами життя на Землі, колонізуючи практично кожен доступний біотоп. Від найглибших океанічних западин до найвищих вершин гір, від киплячих термальних джерел до крижаних полярних шапок – мікробні угруповання процвітають у надзвичайному різноманітті середовищ, формуючи складні мережі взаємодій, що лежать в основі функціонування всіх екосистем. Цей розділ присвячений глибокому аналізу мікробних угруповань, з фокусом на їхніх екологічних адаптаціях та функціональній диференціації в межах різноманітних екологічних ніш. Почнемо з розгляду ґрунту, що являє собою надзвичайно складний та динамічний мікробний біотоп, який є критично важливим для кругообігу поживних речовин та підтримки едафічної родючості.

6.1. Ґрунт як складне мікробне середовище. Ґрунт слід розглядати як надзвичайно складно організовану, відкриту саморегульовану систему, що характеризується власною унікальною структурою. Ця система інтегрує чотири основні фази: тверду фазу (власне мінеральні та органічні частинки ґрунту), біоту (сукупність усіх живих організмів, включаючи мікроорганізми, фауну та флору), газову фазу (ґрунтове повітря) та водну фазу (ґрунтова вода). Як невід’ємний компонент біогеоценозу, ґрунт перебуває в безперервному обміні потоками енергії та речовини з іншими елементами екосистеми, що підкреслює його центральну роль у глобальних біогеохімічних циклах (рис. 6.1.). Нагадаємо, що біогеоценоз – це складна система, яка поєднує в собі спільноту

живих організмів (біоценоз) та середовище, в якому вони існують, тобто неживу природу (біотоп). Усі компоненти біогеоценозу пов'язані між собою потоками енергії та обміном речовин, що робить його стабільною та саморегульованою екосистемою. Взаємодія між цими компонентами забезпечує кругообіг речовин (наприклад, кисню, вуглецю та азоту) та підтримує рівновагу в системі.

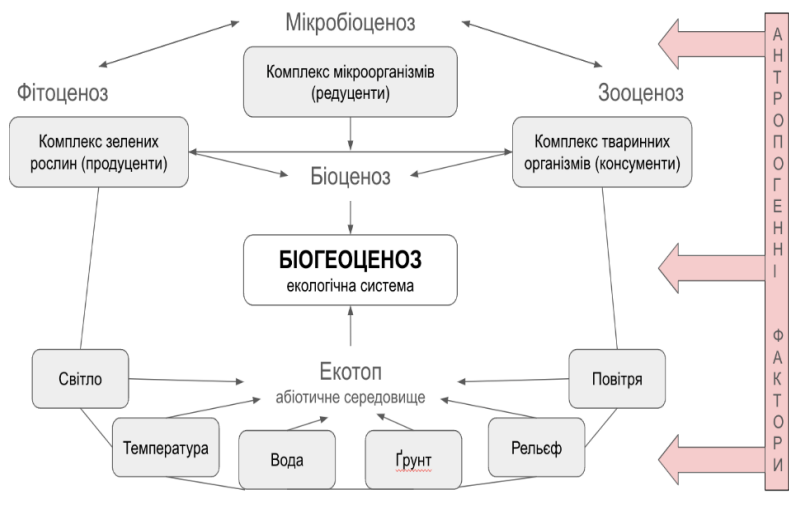


Рис. 6.1. Біогеоценоз

Джерело: авторська розробка та адаптація

Ґрунт є невід'ємним компонентом будь-якої екосистеми, функціонуючи як середовище існування для величезного розмаїття організмів. Характер та інтенсивність біологічного кругообігу речовин у біосфері, масштаби фіксації атмосферного азоту та здатність ґрунту до самоочищення значною мірою залежать від біологічної активності, передусім

мікроорганізмів. Вони відіграють ключову роль у формуванні та підтримці родючості ґрунту. Екологічні функції ґрунту надзвичайно різноманітні, охоплюючи гідрологічні процеси, біохімічні трансформації у верхніх шарах літосфери, вплив на газовий режим та обмін вологи в атмосфері, а також детоксикацію ксенобіотиків. Ці складні процеси забезпечуються унікальним складом ґрунту, що являє собою інтегровану систему взаємопов'язаних твердої, рідкої, газоподібної та біотичної фаз. Наприклад, аераційний режим ґрунту тісно корелює з його вологістю. Оптимальне співвідношення цих факторів сприяє інтенсивному розвитку рослин, які, у свою чергу, постачають більшу кількість органічного матеріалу та енергії для ґрунтових біот. Це посилює їхню метаболічну активність, сприяючи збагаченню ґрунту поживними речовинами та біологічно активними сполуками.

Ґрунт як середовище існування мікроорганізмів – це гетерогенна орґано-мінеральна система, що складається з частинок різного розміру та властивостей, від найдрібніших глинистих фракцій до мікроагрегатів діаметром до 2 мм. Сукупність цих мікроагрегатів утворює крупніші структурні одиниці – крупинки, які в природному, не порушеному ґрунті об'єднуються у ще більші агрегати, відомі як педи (звідси термін «педосфера»).

Мікробіота демонструє найвищу функціональну активність переважно у верхньому гумусовому шарі ґрунту, де зосереджений найбільший запас поживних речовин. Мікроорганізми можуть існувати як у прикріпленому стані на поверхні ґрунтових частинок, так і вільно розвиватися у плівковій, капілярній волозі та ґрунтовому розчині. Асиміляція поживних речовин відбувається з газової фази або у розчиненому вигляді з водного середовища.

Здатність мікроорганізмів до адгезії на поверхні ґрунтових агрегатів має критичне значення для їхньої життєдіяльності. Цей механізм забезпечує їхній захист від вимивання за межі ґрунтового профілю низхідними потоками вологи. Сорбція мікроорганізмів ґрунтом залежить від низки факторів, таких як його мінералогічний склад, ступінь рухливості самих мікроорганізмів, кислотність ґрунтового розчину та інші фізико-хімічні параметри.

Відомо, що активні мікроорганізми ґрунту функціонують переважно у водній плівці, що покриває поверхні ґрунтових частинок. Ця аналогія дозволила одному ґрунтовому екологу образно назвати ці організми «наземним планктоном», проводячи паралель з вільно плаваючою біотою водних екосистем. Подібно до водних мікробів, ґрунтові мікроорганізми піддаються впливу таких факторів, як окислювально-відновний стан, рН та температура, і також існують у середовищі з низьким числом Рейнольдса, де в'язкі сили переважають над інерційними.

Проте, ґрунти суттєво відрізняються від гомогенної водної товщі. Ґрунтове середовище характеризується наявністю неорганічних та органічних частинок, розділених пористим простором – системою відкритих каналів, що забезпечують циркуляцію повітря та води. Ця гетерогенність призводить до того, що фізичні та хімічні умови для мікробів, включаючи такі критичні параметри, як концентрація кисню та окислювально-відновний потенціал, можуть кардинально змінюватися на мікронних відстанях. Це створює набагато більшу мікропросторову варіативність, ніж та, що спостерігається у водній товщі. Тривимірне фізичне розташування частинок у мікросередовищі ґрунту активно досліджується за допомогою передових методів, таких як комп'ютерна рентгенівська томографія, аналогічна технології,

що використовується в медичній діагностиці для візуалізації внутрішніх структур.

Сучасні аналітичні методи, такі як мас-спектрометрія вторинних іонів, разом з іншими підходами, дозволили значно поглибити наше розуміння просторової архітектури ґрунтових пор. Були отримані нові дані щодо їхнього загального об'єму, розміру, форми та взаємозв'язків. Ці характеристики мають критичне значення для розуміння мікробного життя в ґрунтах, оскільки вони безпосередньо впливають на доступність ресурсів та умови існування мікроорганізмів. Важливо зазначити, що ці властивості суттєво варіюють залежно від типу ґрунту. Наприклад, мінеральні ґрунти зазвичай мають 35-55% порового простору за об'ємом, тоді як органічні ґрунти можуть досягати 80-90%.

Пори розміром понад 10 мкм, відомі як макропори, забезпечують легке переміщення повітря та води шляхом дифузії та дренажу. Їхнє утворення часто пов'язане з діяльністю коренів рослин, дощових черв'яків та інших ґрунтових мезо- та макроорганізмів. Натомість, пори розміром менше 10 мкм (мікропори) ефективно утримують воду і можуть значно обмежувати рух ґрунтових мікроорганізмів, створюючи мікросередовища з унікальними умовами.

У контексті виживання мікроорганізмів у цих складних умовах, деякі грампозитивні ґрунтові бактерії, зокрема представники родів *Bacillus* і *Clostridium*, мають унікальну здатність утворювати ендоспори. Ці структури вважаються одними з найбільш стійких біологічних утворень у біосфері. Виняткова стійкість спор частково пояснюється наявністю та складом їхніх багат шарових білкових оболонок, що оточують протопласт з бактеріальною ДНК. Ці оболонки містять незвичайні сполуки, відсутні у вегетативних клітинах, такі як

дипіколінова кислота, що утворює комплекси з іонами кальцію. Завдяки цим адаптаціям спори можуть зберігати життєздатність протягом десятиліть. Існують також суперечливі, але інтригуючі повідомлення про виявлення життєздатних спороутворюючих бактерій у бурштині віком 24-40 мільйонів років, а також у кристалах солі, яким, ймовірно, 250 мільйонів років, що свідчить про їхню неймовірну здатність до довготривалого анабіозу.

Взагалі, ґрунт вирізняється серед усіх біосферних середовищ як найбільш біорізноманітний за складом мікробіоти. Він є домом для незліченної кількості мікроорганізмів, що демонструють широкий спектр фізіологічних властивостей: від автотрофів до гетеротрофів, від аеробів до анаеробів, а також термофілів і психрофілів. Усього в одному грамі ґрунту можуть мешкати мільйони бактерій та актиноміцетів, а також тисячі мікроскопічних грибів. Сукупна біомаса бактерій може сягати приблизно 10 т./га, аналогічна маса припадає і на мікроскопічні гриби. Цікавими є взаємодії між актиноміцетами та водоростями. У природних умовах вони часто співіснують в одних екологічних нішах, беручи участь у первинних стадіях ґрунтоутворення, зокрема на оголеннях карбонатних порід. У таких альгобактеріальних ценозах спостерігається домінування біомаси стрептоміцетів серед гетеротрофних мікроорганізмів.

Ґрунтова мікробіота відіграє незамінну роль не лише у формуванні родючості ґрунту, а й у його критично важливій функції – детоксикації різноманітних сполук. Це має прямий вплив на стан навколишнього середовища та якість сільськогосподарської продукції. Ґрунт є для мікроорганізмів не просто фізичним середовищем; він також слугує джерелом живлення, а його компоненти можуть виступати як стимуляторами, так і інгібіторами біохімічних процесів.

Біологічна активність ґрунту суттєво варіює залежно від його типу та регіону. В умовах оптимального поєднання екологічних факторів – достатнього тепла, вологи та поживних речовин, що характерно для південних ґрунтів (наприклад, чорноземів), мікробна активність значно вища. Натомість, у північних ґрунтах, де лімітуючими факторами є температура, промивний водний режим та особливості ґрунтоутворювальних порід (як у випадку з підзолистими та дерново-підзолистими ґрунтами), біологічна активність є нижчою.

Чисельність і таксономічний склад мікроорганізмів у ґрунті значно варіюють залежно від типу ґрунту та його агрокультурного стану. Найвища щільність мікробних популяцій характерна для чорноземів. При цьому, специфічні ґрунтово-екологічні умови детермінують домінантність певних груп мікроорганізмів у біохімічних трансформаціях. Зокрема, у мікробному ценозі чорноземів переважають бактерії та актиноміцети, тоді як у північних екосистемах біологічного кругообігу домінуючу роль відіграють гриби.

Ґрунтове середовище майже завжди характеризується лімітуванням за кількома або численними факторами. Поряд із мікрозонами, збагаченими поживними речовинами, у ґрунті постійно існують мікрозони з дефіцитом одного або декількох елементів, або ж органічної речовини. Отже, внесення лімітуючих елементів у ґрунт індукує інтенсивну відповідну реакцію мікроорганізмів, що виражається в активізації їхнього розвитку та метаболічної діяльності.

Слід зазначити, що за виконання будь-якого біогеохімічного процесу в ґрунті (наприклад, розкладання целюлози, азотфіксація, трансформація гумусу) відповідає не один вид, а консорціум мікроорганізмів, що належать до різних систематичних груп. Чим більша кількість

мікроорганізмів-дублерів задіяна у процесі, тим вищою є його швидкість та стабільність. Цей принцип дублювання стосується не лише деградації органічних сполук, а й біосинтетичних процесів, забезпечуючи стійкість та ефективність функціонування ґрунтової мікробної спільноти.

У ґрунтовому середовищі одночасно та постійно відбуваються два протилежно спрямовані процеси: деградація органічних сполук та їхній синтез. Ця динамічна рівновага проявляється у таких явищах, як розкладання та синтез білкових сполук, процеси азотфіксації та денітрифікації, а також окиснення та відновлення різних хімічних елементів. Наприклад, нітрифікуючі бактерії утилізують азот, продукований нітрозними бактеріями, що демонструє принцип взаємної залежності. Саме у цьому принципі зворотності (реципрокності) закладена здатність мікроорганізмів підтримувати стабільність та рівновагу в екосистемі ґрунту.

Життєдіяльність ґрунтових мікроорганізмів тісно залежить від численних факторів, що діють у ґрунті, зокрема від сезонних коливань їхньої чисельності. Ці зміни переважно корелюють з кліматичними умовами – температурою повітря та кількістю опадів, хоча ґрунт і має свій мікроклімат, що віддзеркалює макроклімат регіону. Наприклад, влітку температура ґрунту зазвичай нижча за температуру повітря, а його вологість вища. Саме від цих параметрів – температури та вологості ґрунту – залежить інтенсивність або уповільнення сезонних циклів метаболічної активності ґрунтових мікроорганізмів та процесів, які вони забезпечують. Окрім клімату, іншими важливими регуляторами чисельності, складу та життєдіяльності мікробних ценозів у ґрунті можуть бути зміни у режимі живлення, внесення великих доз органічних або мінеральних добрив, застосування пестицидів,

спалахи розвитку ґрунтових безхребетних тощо. Незважаючи на ці флуктуації, у мікробних спільнотах ґрунтів спостерігаються закономірні та передбачувані зміни, що відображають їхню адаптивність до мінливих умов.

У поширенні ґрунтових мікроорганізмів простежується чітка еколого-географічна закономірність: кількість мікроорганізмів у цілому зростає при переході від північних до південних ґрунтів. Однак, у межах кожного конкретного ґрунту їхня чисельність може значно коливатися. Ці флуктуації детерміновані комплексом як загальних (макрокліматичних), так і місцевих (мікрокліматичних та едафічних) екологічних факторів, що створюють унікальні умови для розвитку мікробних спільнот.

6.1.1. Мікроорганізми та ґрунтоутворення.

Мікроорганізми є ключовими агентами на всіх етапах формування ґрунтового покриву, виступаючи найактивнішою геохімічною силою на планеті. Зокрема, ґрунтові водорості, що часто ініціюють середовищеутворювальні процеси, тісно взаємодіють з іншими мікроорганізмами. Їхні слизові виділення, що складаються з полісахаридів, здатні ефективно поглинати та утримувати воду, а також різні органічні сполуки, що приваблює бактерії та гриби, стимулюючи їхній розвиток на первинно «безжиттєвих» субстратах.

Важливою функцією ґрунтових мікроорганізмів є їхня здатність доводити розкладання рослинного та тваринного опаду до повної мінералізації. Щорічно, поки фотосинтезуючі організми продукують близько 10^{12} тон органічної речовини, приблизно стільки ж органіки окислюється до CO_2 та H_2O завдяки діяльності гетеротрофних мікроорганізмів. Примітно, що до 95% азоту, залученого в глобальний біогеохімічний

кругообіг, трансформується саме ґрунтовими мікроорганізмами.

Крім того, мікроорганізми синтезують широкий спектр фізіологічно активних сполук, включаючи вітаміни, амінокислоти та ферменти, що мають вирішальне значення для екосистеми. Завдяки їхній біохімічній різноманітності, високій метаболічній активності та швидкій зміні поколінь, значення мікроорганізмів як середовищеутворювального фактора є надзвичайним. У сільськогосподарській практиці водорості можуть бути використані як біостимулятори для мікроорганізмів та рослин, а також як органічні добрива. Це сприяє активізації мікробіологічних процесів у ґрунті, зниженню втрат мінерального азоту та збагаченню ґрунту мікроелементами, амінокислотами та іншими цінними речовинами.

Біомаса мікроорганізмів, хоч і відносно невелика (не перевищує 1×10^9 т порівняно з 2.2×10^{12} т біомаси первинних продуцентів), має колосальне значення. Її важливість для біогеоценозів полягає не в сумарній кількості, а у безперервному оновленні та високій швидкості оборотності. Ця біомаса слугує важливим фондом біологічно доступних хімічних елементів для рослин, є джерелом живлення для ґрунтової фауни, а також ефективним акумулятором енергії в екосистемах.

Ключовою характеристикою ґрунту є його родючість, що безпосередньо залежить від вмісту гумусу. Мікроорганізми відіграють центральну роль у формуванні цієї родючості. Разом з водоростями вони підготовлюють первинно безжиттєві субстрати (скельні виходи, попільні та алювіальні відкладення, відвали промисловості) для подальшого розвитку рослинних угруповань. Більше того, мікроорганізми є основними деструкторами рослинного опаду різного

походження, тим самим забезпечуючи кругообіг вуглецю та інших елементів у природі.

Гумус, або перегній, є комплексною системою органічних та органо-мінеральних речовин, що зазвичай має вигляд темної, аморфної субстанції. Він виконує функції резерву та джерела поживних елементів і фізіологічно активних речовин для рослин, а також слугує акумулятором сонячної енергії у земній корі. Завдяки своїм колоїдним компонентам, гумус є потужним адсорбентом, що зумовлює буферні властивості ґрунту та його поглинальну здатність. Таким чином, гумус – це одночасно продукт живої речовини та її джерело. Процес гуміфікації, що включає трансформацію органічних залишків, призводить до утворення та накопичення специфічних гумінових кислот, у чому мікроорганізми беруть безпосередню участь.

Мікроорганізми відіграють ключову та безпосередню роль у процесах гуміфікації. Низка ґрунтових мікроорганізмів, зокрема представники родів *Bacillus*, *Aeromonas*, *Mycobacterium*, *Azotobacter*, *Streptomyces*, *Aspergillus* та інші, продукують пігменти темного кольору, які за своїм хімічним складом та іншими властивостями подібні до гумусових сполук і надають їм характерного темного забарвлення (рис. 6.2.). Окрім того, деякі мікроорганізми синтезують специфічні ферменти, що беруть участь в утворенні гумусу. Зокрема, фенолоксидази мікробного походження каталізують синтез первинних гумусових сполук з продуктів деструкції целюлози, власних метаболітів та інших органічних субстратів.



Рис. 6.2. Пігменти, які утворюють мікроорганізми
Джерело: авторське фото

Вторинні метаболіти мікроорганізмів-деструкторів рослинних залишків, зокрема екзополісахариди, виконують у ґрунті не лише регуляторні, а й захисні або стабілізуючі функції. У процесі розкладання мікробні екзополісахариди вступають у взаємодію з гумусовими речовинами, утворюючи комплекси, більш стійкі до подальшої мікробної деградації. Це явище сприяє довготривалому збереженню гумусу і, відповідно, підтриманню родючості ґрунту.

Найвищий вміст гумусу та азоту характерний для чорноземів. Гумусові речовини чорноземних ґрунтів (що становлять 80-95% від загальної маси гумусу) є надзвичайно стійкими сполуками. Їхня стабільність обумовлена високою насиченістю обмінним кальцієм та значною часткою глинистих мінералів у структурі ґрунтів, що робить їх більш

резистентними до розкладання порівняно з гумусом інших типів ґрунтів. Незважаючи на цю стабільність, процеси розкладання гумусових речовин у чорноземах постійно відбуваються і мають величезне агрономічне значення, оскільки з ними пов'язаний перехід потенційної родючості в ефективну.

Трансформації гумусу в ґрунті тісно пов'язані з життєдіяльністю мікроорганізмів найрізноманітніших таксономічних груп, включаючи представників родів *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Micrococcus*, *Clostridium*, *Corynebacterium*, *Streptomyces*, *Mycobacterium* та інші. Їхня чисельність у ґрунтах з високим вмістом гумінових кислот може сягати 10^9 кл./г ґрунту. Синтез і розкладання гумусу – це одночасні та безперервні процеси, що відбуваються з різною швидкістю. У їхньому здійсненні беруть участь такі ферменти, як поліфенолоксидази та пероксидази, що продукуються мікроорганізмами. Від інтенсивності цих мікробіологічних процесів залежить швидкість переміщення біогенних елементів та енергії в екосистемі. Варто зазначити, що багато аспектів механізму трансформації гумусу досі залишаються не до кінця з'ясованими, можливо, через складність його структури, що ускладнює стандартний хімічний аналіз.

6.1.2. Мікробна трансформація рослинних решток.

Декомпозиція органічного опаду є фундаментальним екологічним процесом, що забезпечує рециклінг біогенних елементів у наземних екосистемах. Цей процес є результатом синергічної активності складних мікробних консорціумів, де різноманітні види мікроорганізмів діють послідовно, забезпечуючи повну мінералізацію органічних сполук.

Серед найважливіших біогенних елементів, що підлягають кругообігу, виділяються вуглець та азот. Ключовим

вуглецевмісним полімером у природі, що становить значну частку рослинного біомаси, є целюлоза. Хоча синтез целюлози переважно асоційований з вищими рослинами, ця здатність також присутня, хоча й рідше, у деяких нижчих організмів, включаючи бактерії (наприклад, *Bacterium xylum*), мікроміцети (зокрема, представники *Mucorales*, міксоміцети), а також деякі водорості, мохи та лишайники.

Мікроорганізми, що володіють ферментативними системами для деградації целюлози, позначаються як целюлозолітичні. Ця функціональна група включає широкий спектр прокаріотичних та еукаріотичних мікроорганізмів, таких як бактерії, гриби та актиноміцети. Вони поширені у ґрунтах усіх кліматичних зон. Однак їхня чисельність та таксономічний склад демонструють значні коливання, що безпосередньо залежить від екологічних факторів. Спостерігається чітка географічна закономірність: у ґрунтах північних широт, як правило, домінують целюлозорозкладаючі мікроскопічні гриби. Проте, при переході до південних регіонів, відбувається поступове збільшення чисельності та видового різноманіття целюлозорозкладаючих бактерій та актиноміцетів. Ця динаміка відображає адаптаційні стратегії мікробних спільнот до варіабельних умов довкілля, включаючи температурний режим, вологість та доступність субстратів.

Таксономічний склад целюлозолітичних мікроорганізмів демонструє значну варіабельність, яка безпосередньо корелює з типом ґрунту. Наприклад, у чорноземах домінуючими целюлозорозкладаючими бактеріями є представники родів *Cytophaga*, *Sporocytophaga*, *Vibrio*, *Sorongiium*. Серед актиноміцетів часто зустрічаються *Streptomyces albus*, *S. griseus*, *S. fradiae*, а з мікроміцетів – *Fusarium*, *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Gliocladium*.

Серед дріжджових грибів значну роль відіграють ліпоміцети. Натомість, у сіроземах переважають *Cytophaga*, *Sporocytophaga*, *Polyangium*, а також гриби родів *Dematium* та *Chaetomium*, при цьому актиноміцети у цих ґрунтах виявляються рідко або відсутні (рис. 6.3.).

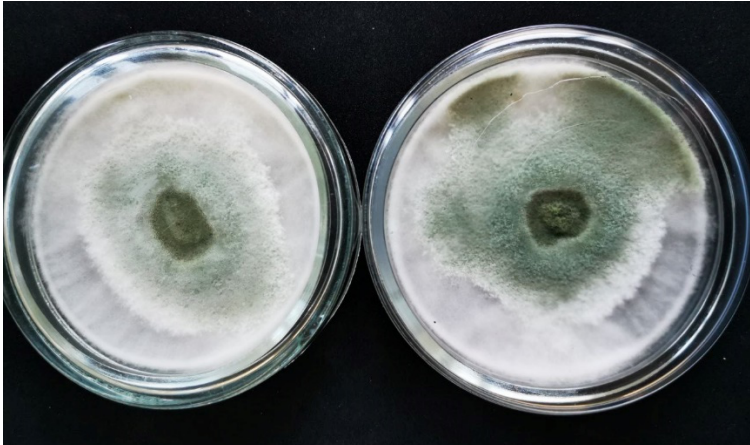


Рис. 6.3. Ріст мікроміцета роду *Trichoderma* на твердому поживному середовищі Чапека
Джерело: авторське фото

У напівпустельних ґрунтах, навпаки, спостерігається домінування актиноміцетів.

Екологічні фактори відіграють ключову роль у регуляції життєдіяльності целюлозоруйнуючих мікроорганізмів. До них належать сезонність, що впливає на температурно-вологісний режим, гідротермічний режим, кислотність ґрунту (pH), а також тип рослинності, що визначає якість та кількість органічного опаду. Важливо відзначити, що в окультурених ґрунтах (тих, що піддаються інтенсивному сільськогосподарському використанню) чисельність та

видове різноманіття целюлозоруйнівних мікроорганізмів, як правило, вищі, ніж у цілих ґрунтах того ж типу, що свідчить про вплив антропогенної діяльності на мікробні спільноти. Одним з найважливіших факторів, що регулюють швидкість та спрямованість деструкції рослинного опаду, є співвідношення вуглецю до азоту (C:N) у матеріалі який розкладається. Цей показник є індикатором доступності субстрату для мікроорганізмів-деструкторів і визначає домінуючі напрямки процесів трансформації азоту. У мертвій рослинній речовині співвідношення C:N зазвичай високе, коливаючись у межах від 50 до 80. При надходженні в ґрунт органічної речовини з високим співвідношенням C:N (тобто з відносно низьким вмістом азоту) її деструкція відбувається доволі повільно. Це призводить до іммобілізації мінерального азоту мікроорганізмами для задоволення їхніх метаболічних потреб, що, у свою чергу, знижує кількість доступного мінерального азоту в ґрунті та сприяє зростанню темпів гуміфікації. Навпаки, якщо в ґрунт надходить органічна речовина з низьким співвідношенням C:N (багата на азот), процеси мінералізації розвиваються значно енергійніше, що супроводжується збільшенням кількості мінеральних форм азоту, переважно у вигляді амонію (NH_4^+). Ці механізми підкреслюють складну взаємодію між хімічним складом органічного матеріалу та мікробною активністю, що регулює біогеохімічні цикли в ґрунті.

Розкладання рослинних решток у ґрунті є складним, багатоетапним процесом, що здійснюється завдяки синергічній дії мікробних спільнот, які послідовно змінюють одна одну.

На початковому етапі деструкції домінують неспороутворюючі бактерії (наприклад, представники родів *Bacterium* та *Pseudomonas*) та швидко зростаючі гриби

(зокрема, *Mucor* та *Rhizopus*). На цій фазі відбувається інтенсивна мінералізація легкодоступних, водорозчинних органічних сполук, а також ініціюється формування первинних гумусових речовин. Спороутворюючі бактерії на цьому етапі або відсутні, або їхня чисельність є незначною.

На наступному етапі спостерігається зниження чисельності неспороутворюючих бактерій, тоді як популяції бацил (спороутворюючих бактерій) значно збільшуються. Вважається, що бацили, володіючи потужним ферментативним апаратом, здатні асимілювати органічні речовини, недоступні для неспороутворюючих мікроорганізмів. Також імовірно, що їхній розвиток відбувається за рахунок використання вторинних органічних речовин, утворених мікроорганізмами під час першого етапу мінералізації. Ця фаза деструкції рослинного опаду також характеризується активним розвитком більш спеціалізованих груп мікроорганізмів, зокрема целюлоторозкладаючих міксобактерій. У грибній спільноті домінуючу позицію починають займати *Aspergillus niger* та *Penicillium glaucum*. Саме на цьому етапі відбувається найінтенсивніше розкладання целюлози та лізис бактеріальної плазми. На пізніших стадіях розкладання та гуміфікації рослинного опаду значну активність проявляють актиноміцети. Вони демонструють здатність утилізувати важкорозчинні компоненти рослинних тканин, а також новоутворені гумусові речовини, що є результатом попередніх стадій деструкції.

Важливо зазначити, що ця загальна схема може мати певні відхилення залежно від типу рослинності, її хімічного складу та конкретних екологічних умов. Ці відхилення переважно виражаються у варіаціях швидкості деструкції та домінуючому видовому складі мікроорганізмів-деструкторів на кожному з етапів.

6.1.3. Мікроорганізми ґрунту в умовах змін клімату.

Функціонування будь-якої наземної екосистеми неможливе без ґрунту, в якому ключову роль відіграє життєдіяльність мікроорганізмів. Остання є основним чинником у процесах ґрунтоутворення, підтримки фітосанітарного стану та забезпечення живлення рослин. Водночас, мікробна складова ґрунту виступає як надзвичайно чутливий індикатор середовища існування. Мікроорганізми здатні детектувати найменші зміни, що відбуваються у ґрунтовому матриксі, тоді як на рівні вищих організмів ці зміни проявляються зі значним запізненням. Таким чином, ґрунтова мікробіота та її структурно-функціональна активність можуть слугувати ефективними екологічними та біохімічними індикаторами впливу різноманітних антропогенних чинників та змін ґрунтово-кліматичних умов.

Існуюча невизначеність у прогнозуванні змін клімату, а також вже розроблені сценарії цих змін, створюють значну невизначеність при оцінці та прогнозуванні ролі мікроорганізмів у майбутніх наземних екосистемах. Це стосується, зокрема, їхнього впливу на властивості ґрунту, його родючність та загальну екологічну стійкість. Ґрунтові мікробні угруповання критично важливі для функціонування екосистем, оскільки відіграють ключову роль у кругообігу основних біогенних елементів та енергії. Проте, механізми, за якими мікробні угруповання ґрунту реагуватимуть на порушення, спричинені кліматичними змінами, залишаються недостатньо вивченими. Це становить суттєву прогалину у нашому розумінні того, як така властивість, як стійкість мікробних угруповань – що визначається їхньою здатністю протистояти та відновлюватися після порушень – матиме наслідки для функціонування екосистем у цілому. Подальші

дослідження в цій галузі є критично важливими для розробки стратегій адаптації до змін клімату.

Ґрунт є комплексною системою, яка не тільки слугує середовищем існування, але й сама є продуктом життєдіяльності мікроорганізмів. Ця система об'єднує фізіологічно та таксономічно різноманітні види мікроорганізмів, які забезпечують біологічний кругообіг речовин, ініціюють та підтримують процеси ґрунтоутворення, а також визначають стійкість ґрунту до природних і антропогенних впливів.

Концепція ґрунту як живої біодинамічної системи, де мікроорганізми відіграють вирішальну роль, була вперше висунута видатними ґрунтознавцями Докучаєвим В. і Костичевим П.. Хоча утворення ґрунтів є складним процесом, що базується на біологічному кругообігу речовин, роль мікроорганізмів у ґрунтоутворенні та забезпеченні продуктивності екосистем (включаючи агроекосистеми) є не менш значущою, ніж роль рослин. Шляхом секреції численних та різноманітних ферментів і біоактивних сполук, мікроорганізми залучені до перебігу низки надзвичайно важливих біогеохімічних процесів і реакцій у ґрунті. Вони є основою екологічної рівноваги та стабільності екосистеми.

З огляду на це, існує нагальна потреба в узагальненні наявних даних та подальшому розвитку досліджень щодо вразливості мікробної складової ґрунту та її функціональної активності у відповідь на мінливість навколишнього природного середовища. Це критично важливо для прогнозування стійкості ґрунтових екосистем у майбутньому.

Ф. Бід слушно відзначав, що попри їхню фундаментальну роль у забезпеченні екосистемних функцій та послуг, мікроорганізми часто недооцінюються, ймовірно, через високу швидкість їхнього відтворення та мікроскопічні

розміри. Проте, серед ключових функцій мікробних угруповань, що дозволяють розглядати їх як потенційних агентів біологічного контролю, Бід виділяв наступні:

Формування та підтримання ґрунтової структури: Мікроорганізми впливають на агрегацію частинок ґрунту, покращуючи його аерацію, водопроникність та запобігаючи ерозії.

Засвоєння поживних речовин рослинами: Вони відіграють критичну роль у перетворенні складних органічних та неорганічних сполук у форми, доступні для поглинання рослинами.

Фіксація інертного молекулярного азоту атмосфери: Деякі мікроорганізми здатні перетворювати атмосферний азот на біодоступні форми, що є життєво важливим для продуктивності екосистем.

Продукція речовин фітогормональної та антибіотичної дії: Мікроби синтезують сполуки, які можуть стимулювати ріст рослин або пригнічувати розвиток патогенних організмів, що є основою для розробки біопестицидів.

Значна частка r- та K-стратегів серед ґрунтових мікроорганізмів свідчить про високу стійкість угруповань до дії різноманітних стресових факторів. Ця резистентність безпосередньо корелює зі стійкістю екосистеми загалом до таких значних впливів, як зміни клімату.

Органічна речовина ґрунту (ОРґ) являє собою один із найбільших глобальних резервуарів карбону. Отже, температурна чутливість усіх її фракцій є ключовим фактором, що визначає реакцію балансу карбону наземних екосистем на глобальне потепління. Доведено, що важливим чинником, який впливає на температурну чутливість ОРґ до мінералізації, є фізіологічна активність ґрунтової мікробіоти. Саме вона визначає ефективність утилізації субстрату.

Водночас, ґрунтова мікробіота демонструє високу функціональну стійкість, що має потужний вплив на стабільність ОРГ, а температурна залежність залишається головним чинником, що регулює запаси карбону та їхню динаміку в умовах глобального потепління.

Ключові аспекти екології мікроорганізмів охоплюють таксономічну та функціональну різноманітність мікробних угруповань і характер взаємодії між їхніми членами. Саме ці аспекти забезпечують формування основних властивостей ґрунту та мінеральне живлення рослин.

Серед фізіологічних груп мікроорганізмів, які найчастіше використовуються для оцінки стану ґрунту, виділяють ті, що залучені до кругообігу нітрогену (амоніфікуючі, нітрифікуючі, денітрифікуючі та азотфіксуючі). У контексті кругообігу карбону, ключову роль відіграє фізіологічна група целюлозолітичних мікроорганізмів. Це пов'язано з тим, що близько 70% карбону, що надходить у ґрунт, представлено біополімерами – целюлозою та геміцелюлозами, для деградації яких ці мікроорганізми є незамінними.

З позицій екологічної науки, особливий практичний інтерес становлять ті фізіологічні групи мікроорганізмів, що можуть слугувати функціональними індикаторами біохімічних процесів у ґрунті. Ці процеси є критично важливими для його родючості і, відповідно, для продуктивності сільськогосподарських культур.

Майже століття досліджень фізіологічних груп мікроорганізмів дозволили ідентифікувати значну частину органотрофних та хемоавтотрофних прокаріот, які беруть участь у глобальних біогеохімічних циклах таких елементів, як С, N, P, S, Fe, Mn тощо. Було встановлено, що різні типи ґрунтів характеризуються унікальним профілем за чисельністю та

складом фізіологічних груп мікроорганізмів. Однак, межі цих профілів є доволі розмитими, що унеможливорює їх використання як суворого критерію для класифікації типів ґрунту. Дослідження також продемонстрували, що якісний склад і чисельність фізіологічних груп мікроорганізмів у межах одного типу ґрунту залежать від пори року, рослинного покриву та метеорологічних умов, і суттєво змінюються за ґрунтовим профілем.

Наприклад, дослідження, проведені у різних природно-кліматичних зонах України, чітко показали диференціацію загальної кількості мікроорганізмів у ґрунтах природних біоценозів та агроценозів залежно від їхнього типу (табл. 6.1.). Ці дані підкреслюють важливість мікробних спільнот як чутливих індикаторів стану ґрунтового середовища.

Вплив агротехнічних заходів на чисельність мікроорганізмів різних еколого-трофічних груп є високоспецифічним і залежить від низки факторів, таких як тип ґрунту, склад застосовуваних агрохімікатів та технології обробітку ґрунту.

Ґрунтова мікробіота функціонує як саморегульована система, яка формується на рівні ґрунтових агрегатів та мікрозон, що включають переважно рослинні рештки, гумусові комплекси та мінеральні компоненти. Важливо відзначити, що основним внутрішнім чинником зміни таксономічного та функціонального різноманіття мікроорганізмів у ґрунті є їхня власна життєдіяльність. Ця активність спричиняє якісні зміни органічної речовини ґрунту через продукування метаболітів, що, у свою чергу, призводить до перебудови мікробного комплексу. Відповідно, змінюється як таксономічний склад, так і фізіологічна різноманітність ґрунтових мікроорганізмів.

Таблиця 6.1.

Вміст загальної кількості мікроорганізмів (на ПГА***) у ґрунті природних і агроєкосистем, млн КУО/г абс. сух. ґрунту

Тип ґрунту, область	Природна екосистема	Агроєкосистема
Зона – Степ		
Чорнозем звичайний малоґумусний (Донецька обл.)	28,6±0,4	<u>14,9±0,3*</u> 19,3±0,3**
Темно-каштановий солонцюватий (Херсонська обл.)	24,5±0,3	<u>11,6±0,3</u> 16,2±0,2
Зона – Лісостеп		
Чорнозем глибокий малоґумусний (Київська обл.)	27,3±0,3	<u>13,5±0,2</u> 17,9±0,3
Чорнозем типовий середньогумусний (Полтавська обл.)	30,3±0,4	<u>16,8±0,4</u> 21,6±0,3
Чорнозем опідзолений середньосуглинковий (Хмельницька обл.)	24,2±0,2	<u>12,4±0,2</u> 16,6±0,3
Сірий лісовий (Вінницька обл.)	6,2±0,2	<u>2,8±0,2</u> 5,2±0,2
Полісся		
Темно-сірий опідзолений (Рівненська обл.)	9,5±0,2	<u>4,4±0,2</u> 7,6±0,2
Дерново- середньопідзолистий (Чернігівська обл.)	5,4±0,2	<u>1,2±0,1</u> 4,5±0,2

* – чисельник – варіант без добрив; ** – знаменник – варіант із оптимізованими (збалансованими) дозами застосування добрив та інших агротехнічних заходів, що забезпечують максимальну продуктивність; *** – поліглутамінова кислота.

Мікробна біомаса становить важливий компонент органічної речовини ґрунту. Її кількісні та якісні

характеристики варіюють залежно від численних чинників, серед яких тип ґрунту, ступінь його окультурення, інтенсивність використання, застосовані агротехнології та кліматичні умови.

Клімат виступає як основний енергетичний компонент процесу ґрунтоутворення, здійснюючи свій вплив переважно через надходження тепла та вологи. Це формує гідротермічний режим ґрунту, який, у свою чергу, детермінує фізико-хімічні процеси ґрунтоутворення. Крім того, від гідротермічного режиму ґрунту значною мірою залежить рівень біологічної продуктивності екосистем та інтенсивність залучення органічного карбону в ґрунтові процеси. Органічний карбон, будучи носієм трансформованої сонячної променевої енергії у хімічну, є абсолютно необхідним для життєдіяльності ґрунтової біоти.

Кліматичні умови чинять як прямий, так і опосередкований вплив на життєдіяльність організмів та ґрунтоутворювальні процеси. Однак, напрямок та величина цих відповідей залишаються значною мірою невизначеними. Наприклад, реакція ґрунтових мікробних угруповань на зміни концентрації CO_2 в атмосфері може бути як позитивною, так і негативною, причому послідовних загальних тенденцій між ними наразі не виявлено. При цьому температура та волога є критично важливими компонентами екологічних умов, що регулюють перебіг ґрунтово-біологічних процесів. Гідротермічний режим визначає загальний тонус життєдіяльності ґрунтових організмів, фітобіоти та інтенсивність біохімічних процесів. Зокрема, бактерії демонструють швидку реакцію на імпульси вологи, тоді як мікроміцети ростуть повільніше і реагують на додаткову вологу із запізненням. Більше того, посуха підсилює різницю у

температурній чутливості між міцеліальними (грибними) та бактеріальними угрупованнями (рис. 6.4., 6.5.).



Рис. 6.4. Ріст мікроміцетів на твердому поживному середовищі Чапека

Джерело: авторське фото



Рис. 6.5. Ріст бактерій на твердому поживному середовищі МПА (м'ясо пептонному агарі)

Джерело: авторське фото

Навіть незначні зміни у доступності вологи в ґрунті (наприклад, зниження вологості на 30%) можуть призвести до зміни домінуючих видів у спільнотах ґрунтових мікроміцетів, у той час як бактеріальні асоціації залишаються відносно стабільними. Це свідчить про вищу пластичність бактеріальних угруповань порівняно з мікроміцетами під час неекстремальних циклів зволоження-висихання.

Температура регулює загальну швидкість біогеохімічних циклів. Один зі шляхів такого впливу реалізується через контроль метаболізму мікроорганізмів. Підвищення температури індукує зміни у метаболізмі з плином часу, що супроводжується адаптацією фізіологічних процесів мікробного угруповання до нових температурних умов. Отже, при прогнозуванні зворотних зв'язків між запасами карбону в ґрунті, концентрацією CO₂ в атмосфері та змінами клімату, необхідно обов'язково враховувати спрямованість фізіологічних процесів ґрунтових мікроорганізмів.

Сучасні наукові дослідження переконливо демонструють зміни в структурі мікробних ценозів ґрунту у відповідь на флуктуації гідротермічних показників навколишнього природного середовища. Зміни кліматичних параметрів безпосередньо впливають на розподіл видів організмів та характер міжвидових взаємодій. У наземних екосистемах амплітуда цих змін детермінована комплексною взаємодією між надземними та ґрунтовими угрупованнями організмів. Ця взаємодія, у свою чергу, визначає видовий склад, кількісні характеристики та екосистемні процеси, а також впливає на внутрішньогрупові та екосистемні зв'язки. Отже, будь-які зрушення у взаємодії видів у відповідь на кліматичні зміни матимуть значний вплив на біорізноманіття та функціонування наземних екосистем.

В умовах екстремальних факторів – високої температури, посухи та низької вологості ґрунту – спостерігається різке скорочення різноманіття мікроорганізмів. Це супроводжується перебудовою структури прокаріотичних угруповань, що свідчить про істотну зміну активності мікробіоти. За таких умов можлива поява термофільних форм мікроорганізмів та активізація ферментативних процесів за градієнтом температури ґрунту. Ці зміни, своєю чергою, можуть призводити до високої емісії парникових газів (CO_2 , N_2O , CH_4), що підсилює ефекти глобального потепління.

Лімітуючі чинники в екосистемах, такі як опади та, відповідно, зміни вологості ґрунту, можуть істотно впливати на співвідношення чисельності бактерій та мікроміцетів, а також на загальний таксономічний склад мікробних угруповань. Наприклад, підвищення температури часто призводить до перебудови мікробного ценозу, сприяючи домінуванню мікроорганізмів, які адаптовані до підвищених температур і мають високі темпи розмноження.

Таксономічна та функціональна різноманітність ґрунтової мікробіоти є динамічними і залежать як від внутрішніх закономірностей процесів деградації та синтезу органічної речовини, а також від фізико-хімічних властивостей ґрунту, так і від зовнішніх природних факторів, включаючи кліматичні зміни. Серед ключових зовнішніх чинників, що зумовлюють ці зміни, важливе значення мають опади, періодичні цикли пересихання ґрунту та температура.

У перезволожених ґрунтах поровий простір агрегатів заповнюється водою, що призводить до значного зниження концентрації кисню та розвитку анаеробних процесів. Це викликає перебудову всього мікробного комплексу, сприяючи розвитку відновлювальних реакцій. Наслідком є

утворення таких сполук, як закис феруму та мангану, сірководень (H_2S), метан (CH_4), органічні кислоти та інші потенційно токсичні метаболіти.

І навпаки, пересихання ґрунту спричиняє усадку ґрунтових агрегатів та звуження порового простору, що призводить до інкорпорації мікроорганізмів у матрицю зневодненого орґано-мінерального гелю. Це також супроводжується підвищенням осмотичного тиску ґрунтового розчину, який концентрується переважно у капілярах та плівках. Такі умови знижують біохімічну активність мікроорганізмів, можуть викликати їхню часткову загибель і, як наслідок, призводять до перебудови структури мікробіоценозу.

Наукова література наразі містить обмежену кількість експериментальних даних, що стосуються впливу множинних кліматичних факторів на мікробні угруповання ґрунту та їхню комплексну відповідь. Взаємодія цих факторів часто призводить до непередбачуваних синергічних або антагоністичних ефектів. Наприклад, підвищення концентрації CO_2 в атмосфері та збільшення опадів можуть сприяти зростанню вологості ґрунту в екосистемі. Однак цей ефект може бути нівельований одночасним підвищенням температури. Аналогічно, потепління, що потенційно активізує мікробну діяльність, може бути обмежене дефіцитом опадів, що призводить до пересихання ґрунту. Мікробна активність за вищих температур може також обмежуватися доступністю субстрату для мікроорганізмів. Такі інтерактивні ефекти кліматичних чинників у контексті їхньої багатофакторності залишаються недостатньо вивченими навіть для природних рослинних угруповань, а для мікробіоценозів ґрунту ці дослідження ще більш рідкісні.

У контексті глобальної проблеми змін клімату, дедалі більша увага приділяється проблемі викидів парникових газів. Важливо розуміти, що джерелом цих газів є не лише антропогенна діяльність, але й природні процеси, зокрема ті, що відбуваються у ґрунті за участі мікроорганізмів. Понад половина щорічного надходження CO_2 та N_2O в атмосферу є прямим результатом діяльності саме ґрунтової мікробіоти. Зокрема, діоксид карбону утворюється внаслідок дихання організмів та процесів мінералізації органічної речовини. Метан надходить в атмосферу в результаті реакції метаногенезу та метаноокиснення, що також відбувається за участі мікроорганізмів. Закис нітрогену (N_2O) виділяється в атмосферу як обов'язковий інтермедіат у процесі денітрифікації (відновлення нітратів), а також як побічний продукт у дисиміляторній нітрат-редукції та відновленні нітритів. Таким чином, розуміння мікробних процесів у ґрунті є критично важливим для прогнозування та управління глобальними кліматичними змінами.

Природна емісія парникових газів (ПГ) підтримується за рахунок збалансованого функціонування екосистем. Однак, навіть незначна частка антропогенної діяльності здатна призвести до глобальних змін в обсягах та режимах надходження ПГ в атмосферу, що, власне, і формує проблему змін клімату. Це особливо наочно простежується у сільськогосподарському виробництві.

В сільському господарстві, найбільші обсяги викидів ПГ припадають на такі категорії, як «сільськогосподарські ґрунти», «кишкова ферментація» та «видалення, зберігання та використання гною». Примітно, що лєвова частка цих викидів та понад 80% загального ефекту потепління пов'язані саме з діоксидом карбону (CO_2).

Збільшення концентрації CO_2 в атмосфері викликає так званий «удобрювальний ефект» на наземні екосистеми. Зміни у біопродуктивності рослин та деяких їхніх фізіологічних процесах можуть спричинити суттєві зміни у структурі та функціонуванні як природних, так і штучних рослинних угруповань. Це, своєю чергою, неминуче вплине на внутрішньо ґрунтовий баланс карбону.

Внесок мікроорганізмів у секвестрацію та збереження карбону в ґрунті тісно пов'язаний з активністю мікробних угруповань та тонким балансом між процесами утворення і розкладання мікробних метаболітів. Ґрунтові мікроорганізми також опосередковано впливають на цикл карбону, покращуючи агрегацію ґрунту, що забезпечує фізичний захист органічної речовини ґрунту від швидкої деградації. Таким чином, мікробний внесок у поглинання та утримання карбону визначається складною взаємодією між кількістю мікробної біомаси, структурою мікробного угруповання, природою продуктів метаболізму мікроорганізмів, а також фізичними властивостями ґрунту.

Кліматичні зміни впливають на ґрунтові організми як безпосередньо – через зміни температурного режиму довкілля, так і опосередковано (через температурний режим та підвищення концентрації CO_2) – шляхом впливу на фізіологічні та біохімічні процеси у рослинах. Підвищення концентрації CO_2 в атмосфері, як правило, стимулює надходження органічного карбону в ґрунтову систему, збільшує активність кореневої системи та ексудацію (виділення кореневих секретів), але при цьому може знижувати якість цих виділень. Зокрема, відомо, що за підвищеної концентрації CO_2 у ґрунті зменшується вміст нітратів, тоді як одночасно зростає насиченість мікоризними

грибами та збільшується чисельність азотфіксувальних бактерій.

Спільні дослідження вчених з Технічного університету Гельмгольца та Технологічного інституту Карлсруе підтвердили, що екстремальні погодні явища, такі як тривалі періоди посухи та рясних опадів, призводять до різких змін метаболічної активності та складу мікроорганізмів. Це може викликати дисбаланс поживних речовин у ґрунті і навіть збільшити емісію парникових газів, зокрема геміоксиду нітрогену (N_2O).

Кліматичні зміни, мікробна активність та їхній вплив на ґрунтові екосистеми

Біохімічна активність ґрунту, що є наслідком життєдіяльності мікроорганізмів, перебуває під постійним впливом динамічних факторів. Оскільки функціонування ферментів у природних умовах регулюється комплексом абіотичних чинників (таких як температура, вологість, pH) та біотичних процесів (синтез і секреція ферментів самими мікроорганізмами), то вони неминуче реагуватимуть на потепління атмосфери та зростання частоти й екстремальності опадів. Ці зміни матимуть серйозні наслідки для ключових екосистемних функцій, зокрема для деструкції органічної речовини, кругообігу поживних речовин та рослинно-мікробних взаємодій, що зрештою визначатиме загальну продуктивність екосистеми та баланс карбону.

Оскільки ґрунтові мікроорганізми є невід'ємними учасниками трофічних перетворень, забезпечуючи рослини поживними речовинами та регулюючи співіснування між сусідніми видами у ценозі, то зміни у взаємовідносинах між ґрунтовими мікроорганізмами та рослинами в умовах кліматичних змін можуть мати серйозні та непередбачувані наслідки для складу фітоценозів та функціонування екосистем

у цілому. Це означає, що взаємодії між рослинами та ґрунтовими мікробними угрупованнями можуть демонструвати непередбачувані реакції на природні коливання або зміни кліматичних параметрів.

Через значну чутливість процесів циклу карбону до температури, навіть незначні температурні флуктуації можуть призвести до масштабних викидів ґрунтового карбону назад в атмосферу. При цьому непрямий вплив кліматичних змін на мікроорганізми, опосередкований через рослини, потенційно може бути сильнішим, ніж прямий вплив температурного чинника на формування складу мікробного угруповання, їхні біоекологічні властивості та функції.

Такі зміни впливатимуть також на поширення шкідливих мікроорганізмів та їхні взаємовідносини з рослинами. Зокрема, спекотна та суха весняно-літня погода може сприяти інтенсивному розвитку ґрунтових мікроміцетів, що є збудниками коренових гнилей. Відомо, що потепління ґрунту збільшує частоту горизонтального перенесення генів між бактеріями. Експериментально доведено, що підвищення температури від 20°C до 30°C на порядок збільшує частоту кон'югації та перенесення генів між *E. coli* та *Rhizobium meliloti*.

Численні експериментальні дослідження підтверджують, що глобальне потепління клімату змінює взаємозв'язки між мікроорганізмами та рослинами: високі температури можуть викликати зміни габітусу рослин, руйнування тканин, відмирання органів, а також порушення в метаболізмі РНК, синтезі білка та ферментів. Після стресу рослини стають більш сприйнятливими до хвороб. Температура також може впливати на функції генів вірулентності патогенів та генів стійкості сортів рослин.

У сучасній науковій літературі відсутні однозначні висновки щодо впливу підвищення температури на ферментативну активність у ґрунті. Температура та вологість можуть впливати на загальну швидкість продукування ферментів у ґрунті як через доступність субстрату, так і в результаті активізації мікробіологічної діяльності. Це означає, що зміни в мікрокліматі ґрунту, незалежно від того, відбуваються вони протягом кількох годин, тижнів, сезонів чи десятиліть у відповідь на зміну клімату, беззаперечно впливатимуть на розмір ферментативного пулу ґрунту.

Вологість ґрунту є критичним фактором, що визначає швидкість дифузії субстратів, ферментів та продуктів ферментативної активності. Експериментально доведено, що посуха може суттєво обмежувати дифузійні можливості цих компонентів. Зокрема, у відповідь на потепління клімату спостерігається зниження активності гідролаз, тоді як активність оксидоредуктаз залишається відносно стабільною або, за деякими моделями потепління, навіть демонструє швидку позитивну реакцію порівняно з гідролітичними ферментами.

В умовах кліматичних змін, запаси гумусу значною мірою залежать від температурної чутливості таких ключових ферментів, як поліфенолоксидаза та поліфенолпероксидаза. Ці ферменти відіграють вирішальну роль у деградації лігніну, трансформації та мінералізації органічної речовини ґрунту, а також у процесах гумусоутворення. Залежність потенційної активності цих ферментів від температури визначається фізико-хімічними умовами, зокрема доступністю субстрату та наявністю кисню – чинниками, що є динамічно мінливими.

Мін К. та його колеги пропонують використовувати активність фенолоксидаз як інструмент для моніторингу швидкості розкладання органічної речовини ґрунту з метою

стабілізації органічного карбону в екосистемах. Це пов'язано з тим, що зміни навколишнього середовища (наприклад, підвищена концентрація CO₂, осадження нітрогену, потепління та посухи) впливають на утворення та форми фенольних сполук, що, своєю чергою, змінює динаміку органічної речовини ґрунту.

Глобальні кліматичні моделі часто прогнозують збільшення частоти та інтенсивності посухи, що може вплинути на доступність води в наземних екосистемах та рівень води у водно-болотних угіддях. Більшість експериментальних досліджень показують, що посуха підвищує активність фенолоксидази, що, вказує на інтенсифікацію процесів деструкції органічного матеріалу.

Зі свого боку, мікроорганізми можуть реагувати на потепління зниженням активності синтезу ферментів. Крім того, швидкість денатурації ферментів (зокрема, руйнування позаклітинних протеаз) також може зростати з підвищенням температури, що протидіятиме будь-яким змінам у розмірах ферментативного пулу ґрунту.

Мінливість кліматичних параметрів, а отже, й загальні зміни клімату, неминуче спричиняють глибокі трансформації в структурі, метаболічній активності та біоекології ґрунтових мікроорганізмів.

З огляду на виняткову чутливість мікроорганізмів до факторів навколишнього середовища та значну невизначеність щодо впливу гідротермічних умов на таксономічну та функціональну структуру ґрунтового мікробіоценозу, в контексті глобальних кліматичних змін постає критичне завдання: виявити зміни в структурі мікробного комплексу, що відбуваються під впливом модифікацій гідротермічного режиму та застосованих агротехнічних заходів.

Кліматичні зміни впливають на ґрунтові мікроорганізми двоюко: безпосередньо – через прямі зміни температурного режиму довкілля, та опосередковано – через вплив температурного режиму та підвищеної концентрації CO_2 на фізіологічні та біохімічні процеси в організмі рослин. Всі ці взаємодії потенційно можуть негативно позначитися на органічній складовій ґрунту, активізувати процеси її деструкції та суттєво збільшити обсяги викидів парникових газів. Цим обґрунтовується високе теоретичне та прикладне значення екологічних досліджень мікробних угруповань ґрунту, їхньої структури та активності під впливом абіотичних, біотичних та антропогенних чинників, особливо у контексті поточних та майбутніх змін клімату.

6.2. Мікроорганізми та водне середовище. Водне середовище є однією з найдавніших і найрізноманітніших екосистем на Землі. Його населяють численні мікроорганізми, які відіграють ключову роль у глобальних біогеохімічних циклах, динаміці трофічних мереж та формуванні клімату. Від арктичних льодовиків до гарячих джерел, від прісних озер і річок до солоних океанів, мікроорганізми адаптувалися навіть до екстремальних умов і навчилися ефективно використовувати всі доступні ресурси.

Гідросфера Землі, що охоплює приблизно 71% її поверхні, є домінуючою біогеохімічною системою, яка складається з різноманітних водних біотопів. Ці біотопи варіюються від обширних океанічних басейнів, що містять понад 97% загального обсягу води, до континентальних прісноводних систем, таких як озера, річки та струмки, частка яких становить менш ніж 1%. Безперервний обмін і оновлення води у цих середовищах підтримується глобальним гідрологічним циклом.

Виняткові масштаби та структурна різноманітність водних екосистем підкреслюють їх критичне значення як середовища існування для мікроорганізмів. Мікробні спільноти у гідросфері відіграють ключову роль у підтримці екосистемних функцій. Зокрема, фототрофні мікроорганізми є основними продуцентами, які забезпечують первинну продукцію, що становить основу водних трофічних мереж. Водночас, геотрофні мікроорганізми є ключовими агентами у трансформації органічного вуглецю, здійснюючи його мінералізацію та повторне включення в біогеохімічні цикли. Таким чином, мікробне життя у водних середовищах є фундаментальним для стабільності та динаміки глобальних екосистем.

Ключові екологічні та фізико-хімічні параметри у водних екосистемах демонструють значну гетерогенність, що визначає їхні специфічні мікробні спільноти. Ці відмінності особливо помітні між прісноводними (озера, річки, струмки) та морськими (океани) системами. Гідродинаміка є одним з основних їх факторів диференціації. У проточних водоймах (річки, струмки) домінує односпрямований потік, що призводить до динамічних та менш стабільних умов. Натомість, в озерах і океанах рух води значною мірою залежить від вітрових течій, що створюють поверхневі течії, зони апвелінгу та, у випадку океанів, глобальні глибинні циркуляції. Ці процеси забезпечують перерозподіл біогенних речовин, розчинених газів (включаючи кисень) та тепла. Окрім динаміки, критичну роль відіграють фізико-хімічні фактори такі як, наприклад:

- рН: може варіювати від кислого до лужного, що ілюструють приклади, як-от озеро Моно (унікальне безстічне солоне та лужне озеро, розташоване в однойменному окрузі Моно, що у східній частині штату Каліфорнія, США).

- Солоність: хоча прісноводні системи зазвичай мають низьку солоність, деякі озера, як-от Велике Солоне озеро, можуть бути гіпергалінними. Солоність є основним фактором, що відрізняє морські екосистеми, де вона відносно стабільна.

- Доступність нутрієнтів: концентрації біогенних елементів (C, N, P, S) та мікроелементів є ключовим лімітуючим фактором і варіюються залежно від водозбору та екосистемних процесів.

Мікробні спільноти демонструють адаптацію до цих умов. Дослідження підтверджують суттєві філогенетичні відмінності між мікробними популяціями морських та прісноводних систем. На рівні домену Архей, багато представників є ексклюзивними для океанічних середовищ, де вони становлять значну частку пікопланктону, а їх екологічні функції ще вивчаються. Натомість, серед бактерій, перекриття філогенетичних груп на рівні родин (наприклад, *Alphaproteobacteria*, *Actinobacteria*, *Cytophaga/Flexibacter/Flavobacterium*) є більш вираженим. Однак, на нижчих таксономічних рівнях, таких як роди та види, спостерігається чітке розділення, що свідчить про глибоку еволюційну адаптацію до умов конкретного біотопу.

Еволюція досліджень мікробної екології водних систем перейшла від суто таксономічного опису, спрямованого на ідентифікацію наявних видів, до складніших гіпотетичних досліджень, що розкривають механізми взаємодії, а також екологічні та біологічні фактори, які контролюють розподіл і різноманітність популяцій. Незважаючи на це, відкриття нових таксонів у цих середовищах все ще залишаються актуальними.

Одними з найбільш досліджуваних аспектів водних мікроорганізмів є механізми захисту від хижацтва, яке, поряд з вірусним лізисом, є основним джерелом смертності в

мікробних популяціях. Ці адаптації включають: 1. Секрецію екзополімерних речовин (ЕПР) та капсул, що складаються з полісахаридів. 2. Морфологічні адаптації, що ускладнюють захоплення.

Віруси є повсюдно поширеними у водних екосистемах. Їхня чисельність демонструє незначні варіації між різними типами водойм, що відрізняються лише на один-два порядки. Проте, у прісноводних системах спостерігається виражена сезонна динаміка вірусних популяцій. Механізми, що регулюють чисельність вірусів у воді, є предметом активних досліджень. Оцінки свідчать, що віруси становлять від 5% до 25% бактеріопланктону, а їхня роль як агента смертності стає особливо значущою в аноксичних водах та осадах. Вірусний лізис відіграє критичну роль у регенерації розчиненої органічної речовини (РОР), оскільки він вивільняє вуглець та інші біогенні елементи з клітин жертв, що робить їх доступними для інших організмів у водному середовищі.

6.2.1. Мікробіоценози прісних водойм. Термін «прісноводні середовища існування» зазвичай стосується річок, струмків, озер, ставків та ґрунтових вод. Геологічна служба США (USGS) визначає прісну воду як воду, що містить менше 1000 мг/л розчинених твердих речовин. Зазвичай, згідно з поширеними джерелами, зокрема енциклопедичними та науковими, прісні води – це природні води, мінералізація яких не перевищує 1 проміле (‰), або 1 грам солі на 1 літр (1 дм³) води. Цей критерій допомагає відрізнити прісну воду від солонуватої та солоної (морської) води, де вміст солей значно вищий. Таким чином, ключовим показником для офіційного визначення є концентрація солей, а не її місце розташування чи агрегатний стан. Прісна вода може бути у вигляді льодовиків, айсбергів, річок, озер,

підземних вод та атмосферних опадів. Як зазначалось раніше, різноманітність мікробних спільнот у прісноводних екосистемах демонструє чіткі відмінності порівняно з морськими біотопами. Зазвичай, філогенетичний профіль прісноводних бактерій характеризується домінуванням специфічних груп до яких належать представники *Betaproteobacteria* (наприклад, кластери, асоційовані з родами *Rhodofera* та *Polynucleobacter necessarius*), а також *Actinobacteria*. Крім того, значний внесок у прісноводне бактеріальне угруповання роблять родичі *Haliscomenobacter hydrossis*, які належать до родин *Cytophaga*/*Flexibacter*/*Flavobacterium*. Ця таксономічна специфічність підкреслює глибоку адаптацію мікроорганізмів до унікальних фізико-хімічних умов прісної води.

Прісноводні екосистеми умовно поділяють на такі групи:

- стоячі води – озера, ставки;
- проточні води – джерела, струмки та річки;
- болота та заболочені ділянки з мінливим рівнем води.

Далі на типових представниках цих груп зупинимося трохи детальніше.

Озера. Озера являють собою статичні водні басейни, що утворилися в результаті геологічних процесів, таких як зледеніння, вулканізм або тектонічна діяльність. Ці екосистеми характеризуються наявністю складних градієнтів, які визначають структуру та розподіл мікробних спільнот.

Одним із найважливіших є градієнт кисню та температури. В озерах, що демонструють термічну стратифікацію, формується *епілімніон* – верхній, тепліший і насичений киснем шар, та *гіполімніон* – нижній, холодніший шар, який часто є аноксичним. Ці шари розділені термокліном – зоною різкого температурного градієнта. Сезонні коливання температури можуть спричиняти зміни щільності води, що

призводить до явища озерного перемішування. Цей процес забезпечує перенесення насичених киснем поверхневих вод у глибинні шари, суттєво впливаючи на динаміку мікробних популяцій по всій товщі води.

Екологічний стан озер значною мірою залежить від рівня надходження біогенних речовин з водозбірного басейну. На основі цього показника озера класифікують як:

- Оліготрофні: системи з низьким вмістом поживних речовин і низькою біологічною продуктивністю.

- Евтрофні: системи з високим надходженням поживних речовин, що стимулює надмірну продуктивність. В евтрофних озерах часто спостерігається деградація якості води та гіпоксія, що обмежує видове різноманіття.

Іншим ключовим параметром, що формує мікробні спільноти, є рН. Природна кислотність деяких озер може бути обумовлена геологічними особливостями, тоді як в інших вона є наслідком антропогенного впливу, зокрема кислотних дощів, що утворюються з атмосферних забруднювачів, таких як оксиди сірки та азоту (SO_x , NO_x). Зміни рН безпосередньо впливають на склад і функціонування мікробних угруповань, що підтверджується, наприклад, процесом відновлення озер Північної Америки після наслідків кислотних дощів.

У таких водоймах представлена надзвичайна таксономічна та фізіологічна різноманітність мікроорганізмів, які можна диференціювати за походженням на: алохтонні (занесені ззовні) та автохтонні (резидентні для даної екосистеми). Розподіл цих мікроорганізмів визначається їхніми фізіологічними адаптаціями до специфічних екологічних ніш.

Однією з найбільш виражених мікробіологічних ніш в епілімніоні є поверхнева плівка води (neuston). Ця межа розділу фаз «вода-повітря» є місцем концентрації органічних

речовин, зокрема ліпідів, що надходять як з водної товщі, так і з атмосфери. Завдяки високій концентрації поживних речовин, щільність мікробних популяцій у цій плівці значно перевищує їхню концентрацію в нижніх шарах води. Спільнота мікроорганізмів, що колонізує цю поверхню, відома як *нейстон* (від дав.-гр. νηκτόν – «здатний плавати»), і відіграє важливу роль у первинних процесах обміну речовин на межі двох середовищ.

В епілімніоні водних екосистем ціанобактерії є ключовими первинними продуцентами, демонструючи високу чисельність по всій товщі, з піком розвитку у нижній частині. Частина первинної продукції, що утворюється внаслідок фотосинтетичної активності ціанобактерій та інших фітопланктонних організмів, асимілюється безхребетними консументами. Решта біомаси, що відмирає, стає субстратом для гетеротрофних бактерій та інших мікроорганізмів-деструкторів, що представляють вторинну продукцію.

Процес первинної продукції, що відбувається у верхніх шарах епілімніону завдяки фотосинтезу, підтримується як автохтонною, так і алохтонною органічною речовиною. Відмерлі організми та їхні рештки поступово осідають, накопичуючись у металімніоні та на дні водойми. Тут вони піддаються інтенсивній мінералізації, що призводить до споживання розчиненого кисню і, як наслідок, до розвитку аноксичних умов у придонних шарах, а згодом – і в усьому гіполімніоні.

В умовах аноксії в гіполімніоні створюються сприятливі умови для розвитку анаеробних фототрофних бактерій, зокрема, пурпурних. Їхня первинна продукція, що відбувається без участі кисню, може досягати значних обсягів. Елементарна сірка, що вивільняється як побічний продукт їхнього фотосинтезу, негайно рециклізується

сульфатредукторами, що забезпечує безперервність біогеохімічних циклів у анаеробній частині водойми.

У процесі анаеробної мінералізації органічних речовин у гіполімніоні відбувається утворення та акумуляція газоподібних метаболітів, таких як молекулярний водень (H_2), метан (CH_4), сірководень (H_2S) та вуглекислий газ (CO_2). Ці гази, що утворюються в результаті бродіння та інших анаеробних процесів, піднімаються до поверхні у вигляді бульбашок.

Металімніон, що характеризується вищим вмістом біогенних мінеральних речовин порівняно з епілімніоном, має обмежений розвиток аеробних мікроорганізмів через низьку концентрацію кисню. Проте, ця зона є сприятливою для деяких адаптованих організмів, зокрема ціанобактерій роду *Oscillatoria*. Ці організми демонструють стійкість до сірководню і здатні здійснювати аноксигенний фотосинтез, використовуючи H_2S як донор електронів для відновлення CO_2 . На нижній межі кисневої зони, де умови стають мікроаеробними, можуть активно розвиватися аеробні сіркобактерії, які окислюють сірководень, що надходить з аноксичних шарів.

За рівнем трофності водні екосистеми поділяються на:

- Евтрофні озера, які характеризуються високим вмістом біогенних елементів, що зумовлює інтенсивний розвиток фототрофних організмів, високу біологічну продуктивність та значну концентрацію органічної речовини.

- Оліготрофні озера, що відзначаються низьким вмістом поживних речовин і, відповідно, обмеженою біологічною активністю.

В останні десятиліття набув широкого поширення процес антропогенної евтрофікації водойм – явища, спричиненого збагаченням вод біогенними елементами внаслідок людської діяльності. Це часто призводить до

надмірного розвитку певних груп організмів, зокрема ціанобактерій, здатних до продукування токсинів, що може мати катастрофічні екологічні наслідки.

Особливі умови для мікробних спільнот формуються у мулових відкладеннях, які є специфічним біотопом. Мулова зона характеризується різким градієнтом окисно-відновного потенціалу по вертикалі, високою щільністю мікроорганізмів та множинністю екологічних ніш. Склад мікробних ценозів у поверхневому шарі мулу безпосередньо залежить від кисневого режиму придонних вод. За аноксичних умов: відбувається послідовна сукцесія анаеробних процесів розкладання органічних решток, що осідають. Завершальні стадії цього процесу здійснюються метаногенами та сульфатредукуючими мікроорганізмами. За наявності кисню: у поверхневому шарі мулу формується кілька вузьких мікрозон, кожна з яких має унікальні значення окисно-відновного потенціалу та специфічний склад мікрофлори.

Створення людиною штучних водойм, зокрема водосховищ, протягом останніх десятиліть призвело до формування унікальних гідробіологічних систем. Термічний режим та гідрохімічні характеристики водосховищ значною мірою залежать від конструктивних особливостей гідротехнічних споруд, зокрема від розташування водоскидів. У випадку, коли водоскид є придонним (як на гідроелектростанціях), відбувається специфічна інверсія потоків: експорт – вниз за течією вивільняється холодна, багата на біогенні елементи, але збіднена на кисень вода з глибинних шарів водосховища; акумуляція – теплі, поверхневі води затримуються у водосховищі. Такий режим функціонування кардинально відрізняється від природних озер із поверхневим стоком, де відбувається експорт тепла та акумуляція біогенних елементів. Водосховища з придонним

водоскидом, таким чином, діють як теплові акумулятори та експортери біогенних елементів, що зумовлює унікальні екологічні та мікробіологічні процеси як у самому водосховищі, так і в річкових ділянках нижче за течією.

Проточні водойми. Природна різниця між проточними (річки, струмки) та стоячими (озера) прісноводними екосистемами обумовлена ключовим впливом гідродинаміки, що виступає домінуючим контролюючим та лімітуючим фактором. Річкові системи характеризуються інтенсивнішим обміном із прибережною зоною та водозбором, що надає їм ознаки «відкритих» екосистем.

У малих річках, де цей вплив особливо виражений, метаболізм спільноти є переважно гетеротрофним. На відміну від озер, проточні води зазвичай мають: 1. Вищу концентрацію розчиненого кисню, який розподіляється більш рівномірно по всій товщі. 2. Слабо виражену або повну відсутність термічної стратифікації. Винятком можуть бути великі річки з низькою швидкістю течії, де можуть спостерігатися елементи термічної стратифікації, подібні до озер.

Екосистеми річок і струмків, що характеризуються постійним односпрямованим рухом води, зазнають значного впливу динамічних гідрологічних процесів. Повені та зливи викликають інтенсивний перенос осадових порід, органічного детриту та неорганічних матеріалів, що забезпечує як безперервне надходження поживних речовин для біотичних спільнот, так і регулярні фізичні порушення середовища.

Антропогенний вплив, зокрема надходження стічних вод і різноманітних забруднювачів, є суттєвим фактором, що модифікує річкові екосистеми. Високі органічні навантаження можуть призводити до евтрофікації, що спричиняє інтенсивне споживання кисню мікроорганізмами-деструкторами. Це,

своєю чергою, веде до розвитку аноксичних умов у певних ділянках, особливо в урбанізованих районах, що обмежує видове різноманіття та функціональну структуру мікробних спільнот.

Просторова організація річкових екосистем характеризується складною структурою, яка диференціюється як у горизонтальному, так і у вертикальному напрямках. Горизонтально система поділяється на активне русло, де відбувається постійний або сезонний потік води, та ріпаріанську (прибережну) зону – перехідну екотонічну ділянку, що поєднує наземні та водні елементи. У вертикальному вимірі виділяють поверхневі води, що утворюють основну товщу, гіпорейну зону – підповерхневий шар інтенсивної взаємодії між руслом та ґрунтовими водами, а також фреатичну зону, яка містить власне ґрунтові води, що знаходяться глибше.

Фізико-хімічні властивості цих зон значно відрізняються. Висока каламутність, спричинена зваженими органічними та неорганічними частинками, обмежує проникнення світла у водну товщу. Додатково, затінення від прибережної рослинності знижує інтенсивність сонячного випромінювання. Ці фактори лімітують швидкість фотосинтезу, що здійснюється автотрофними мікроорганізмами. Наприклад, в умовах пустельних струмків з мінімальним затіненням рівень мікробної фотосинтетичної активності значно вищий, ніж у річках помірних і тропічних регіонів. Крім того, річки також демонструють значні коливання солоності, зокрема у пустельних регіонах, де цей показник може бути на порядок вищим.

Болотні екосистеми, що займають приблизно 2% земної поверхні, є відкритими гідрологічними системами, які характеризуються значними коливаннями рівня води.

Незважаючи на їх обмежену площу, вони відіграють непропорційно велику роль у глобальному вуглецевому циклі, акумулюючи, за різними оцінками, від 10% до 14% усього вуглецю, що міститься в біосфері.

Ключовим фактором, що визначає біогеохімічні процеси у болотах, є чітко виражена аеробно-анаеробна стратифікація у їхніх осадах. Ця стратифікація є критично важливою, оскільки саме в ній відбуваються ключові мікробні процеси, що забезпечують рециклінг біогенних елементів – сірки, азоту, фосфору та вуглецю. Таким чином, мікробна декомпозиція органічної речовини в болотних осадах є основним механізмом повернення біогенних елементів у кругообіг.

Болота є одними з найважливіших природних джерел метану (CH_4) через анаеробні умови в ґрунті, де метаногенні археї розкладають органічні речовини. Це є кінцевою стадією мікробної деградації. Декомпозиція органіки відбувається послідовно: у верхніх аеробних шарах торфу діє аеробна декомпозиція, тоді як у глибших анаеробних шарах працюють целюлозолітики, лігнінолітики та ферментативні бактерії, що перетворюють складні полімери на прості кислоти. У болотах, де є сульфати, сульфатредуючі бактерії конкурують з метаногенами, відновлюючи сульфат до сірководню (H_2S). Низький вміст азоту робить фіксаторів азоту критично важливими, тоді як у анаеробних зонах відбувається денітрифікація, що призводить до втрати азоту з системи. Фізико-хімічні фактори, такі як рН (болота можуть бути кислими або лужними), гідрологічний режим, що визначає співвідношення аеробних та анаеробних зон, та температура, що впливає на швидкість мікробних процесів, суттєво впливають на склад мікробних спільнот. Мікроорганізми, особливо в анаеробних умовах, є ключовими для торфоутворення, оскільки неповна деградація рослинних

решток призводить до накопичення органічної речовини. Глобальне значення боліт полягає в тому, що вони є великими сховищами вуглецю, але водночас і джерелом метану, що робить їх динамічними регуляторами клімату.

Гарячі джерела. Геотермально активні джерела, що утворюються внаслідок контакту ґрунтових вод з нагрітими гірськими породами або магмою, є поширеними екстремальними біотопами, що зустрічаються в США, Ісландії, Японії та Новій Зеландії. Ці системи характеризуються надзвичайно високими температурами та, в деяких випадках, екстремальними значеннями рН, а також низькою концентрацією розчиненого кисню, що сприяє домінуванню анаеробних або мікроаерофільних мікроорганізмів.

У гарячих джерелах, де температурні обмеження перешкоджають ефективному фотосинтезу, хемоавтотрофі-гіпертермофіли відіграють ключову роль у первинній продукції. Вони використовують діоксид вуглецю як джерело вуглецю, а як донори електронів – різноманітні відновлені сполуки, що вивільняються з геотермальних газів, зокрема молекулярний водень (H_2), відновлені форми сірки та заліза. Дослідження, проведені в Єллоустоуні, свідчать, що первинна продуктивність значною мірою залежить від окислення H_2 , концентрація якого в цих системах може перевищувати 300 нМ.

Гарячі джерела є одним з найсприятливіших середовищ існування для Архей, де вони представлені значним філогенетичним різноманіттям і відіграють критичну роль у біогеохімічних циклах.

6.2.2. Мікробіоценози солоних водойм.

Мікробіоценози солоних водойм, що включають морські та континентальні солоні озера, становлять унікальну і

еволюційно значущу частину гідросфери. Ці екосистеми характеризуються високою мінералізацією, що зумовлює їхні специфічні фізико-хімічні параметри та глибоко впливає на біологічну адаптацію мікроорганізмів. На відміну від прісноводних систем, мікробні спільноти солоних вод формуються під домінантним впливом високої концентрації солей, що вимагає від їхніх мешканців наявності складних осморегуляційних та фізіологічних механізмів.

Незважаючи на повсюдне поширення мікробного життя у Світовому океані, спостерігається значний градієнт чисельності та біорізноманіття мікроорганізмів, які демонструють вищу концентрацію у прибережних акваторіях, що прилягають до материків та островів. Структура морських екосистем характеризується значною гетерогенністю, яка визначається як географічною відстанню від узбережжя, так і вертикальним градієнтом глибини. Океанічна товща води традиційно поділяється на кілька пелагічних зон: епіпелагічну (0-200 м), мезопелагічну (200-1000 м), батипелагічну (1000-4000 м), абісопелагічну (4000-6000 м) і, найглибшу, хадальну (понад 6000 м). Динаміка морських харчових мереж значною мірою формується такими факторами, як низька доступність та нерівномірний розподіл біогенних елементів, а також градієнтами солоності, температури та тиску. Мікроорганізми є центральними агентами в цих мережах, забезпечуючи трансформацію розчиненого органічного вуглецю в біомасу, що стає доступною для вищих трофічних рівнів.

Метаболізм морських мікроорганізмів, на відміну від прісноводних, критично залежить від присутності іонів натрію (Na^+). Вимоги до концентрації Na^+ є специфічними для різних таксономічних груп і можуть варіювати залежно від хімічного складу середовища. Наприклад, деякі морські бактерії здатні до росту на складних органічних субстратах за відсутності Na^+ ,

проте потребують його для метаболізму на простих синтетичних середовищах.

В якості одного з механізмів осморегуляції, у клітинах морських мікроорганізмів ідентифіковано поліаміни, концентрація яких зростає пропорційно до зниження солоності середовища. Ці сполуки відіграють важливу роль у стабілізації клітинних мембран в умовах гіпотонічного стресу.

Структурна цілісність клітинної стінки також демонструє видову специфічність. У певних грамнегативних морських бактерій, таких як *Alteromonas*, зовнішня мембрана руйнується при обробці розчинами, що містять хлорид натрію та сахарозу, тоді як прісноводні види, наприклад, *E. coli* та *P. aeruginosa*, не проявляють такої чутливості.

Таксономічне різноманіття морської мікрофлори є значним і включає такі роди, як *Alcaligenes*, *Flavobacterium*, *Pseudomonas*, *Vibrio* та інші. Оптимальна концентрація NaCl для більшості цих організмів знаходиться в діапазоні 2,5-5%.

Сучасні дослідження підтверджують домінуючу роль кисневого фотосинтезуючого пікопланктону як основного продуцента в океанічних харчових мережах. Водночас, віруси відіграють ключову екологічну роль, контролюючи динаміку популяцій та видове різноманіття бактерій через вірусний лізис. Роль Архей в океанах, незважаючи на їхню високу чисельність, залишається об'єктом активних досліджень. Попри значний прогрес у розумінні мікробіологічних процесів у морських екосистемах, існують суттєві прогалини у наших знаннях, що потребують подальшого вивчення.

Мікроорганізми та процеси самоочищення води.
Процеси мікробного самоочищення води – це сукупність природних біологічних, хімічних і фізичних механізмів, які призводять до відновлення якості води та її звільнення від

забруднювачів. Мікроорганізми відіграють у цьому ключову роль, розкладаючи органічні та неорганічні речовини.

Процеси самоочищення водойм від забруднюючих речовин є багатокомпонентними та інтегрованими, оскільки залежать від інтенсивної взаємодії численних абіотичних і біотичних факторів. Ключовою особливістю природних водних екосистем є життєдіяльність гідробіонтів – мікроорганізмів, водоростей, вищих водних рослин та безхребетних. Ці біологічні компоненти безпосередньо впливають на якісні характеристики води. Так, видове та кількісне співвідношення водоростей визначає склад і чисельність мікробних спільнот. Крім того хижацтво з боку безхребетних, таких як найпростіші, черв'яки і членистоногі, є значним екологічним фактором, що регулює чисельність та динаміку мікробних популяцій у водних біоценозах.

Мікробне самоочищення водних екосистем є комплексним біогеохімічним процесом, що ґрунтується на інтенсивній метаболічній активності мікроорганізмів. Цей процес починається з мінералізації органічних речовин, яка відбувається як в аеробних умовах, де бактерії окислюють забруднювачі до стабільних неорганічних сполук (діоксиду вуглецю, води, нітратів і сульфатів), так і в анаеробних, де деградація органіки призводить до утворення метану, сірководню та органічних кислот. Крім того, мікроорганізми здійснюють детоксикацію неорганічних сполук, трансформуючи токсичні важкі метали до менш небезпечних або нерозчинних форм. Ключову роль у самоочищенні відіграють мікробні процеси в азотному та сірчаному циклах. Зокрема, відбувається амоніфікація, нітрифікація (окислення амонію до нітратів) і денітрифікація (перетворення нітратів на газоподібний азот), що сприяє видаленню надлишкового азоту з водойм. У сірчаному циклі сіркобактерії окислюють

токсичний сірководень, тоді як сульфатредуючі бактерії відновлюють сульфати. Важливим аспектом є також усунення патогенних мікроорганізмів завдяки конкуренції із резидентною мікробіотою та активності вірусів-бактеріофагів.

Ефективність процесів самоочищення залежить від низки абіотичних факторів, зокрема від кисневого режиму, температури, рН та доступності поживних речовин, а також від освітленості, прозорості, проточності та перемішування. Ці параметри є критично важливими для регуляції швидкості мікробних процесів, які становлять основу для розробки та функціонування сучасних технологій очищення стічних вод. Зокрема, інтенсивність проточних процесів безпосередньо корелює зі швидкістю самоочищення, тоді як температурний режим є ключовим лімітуючим фактором, що визначає швидкість метаболізму мікроорганізмів. Падіння температури води та, як наслідок, зниження швидкості метаболічних процесів не завжди свідчить про уповільнення самоочищення водойм у зимовий період. Насправді, взимку цей процес може бути більш інтенсивним, ніж влітку, що пояснюється надлишком розчиненого молекулярного кисню, який сприяє хімічному окисненню органічних забруднювачів. Отже, швидкість самоочищення від органічних домішок може бути вищою взимку. Однак, за низьких температур та зниженої мікробної активності, процеси елімінації патогенної мікрофлори відбуваються значно повільніше.

Газовий режим водойми відіграє критичну роль у процесах самоочищення, що зумовлено життєдіяльністю гідробіонтів. Кисень, вуглекислий газ та метан є основними газами, що впливають на стан водної екосистеми. Кисень надходить у водойму шляхом дифузії з атмосфери та утворюється в процесі фотосинтетичної аерації, що здійснюється водоростями та вищими водними рослинами.

Розчинений кисень є необхідним для окиснювальних процесів та дихання сапрофітної мікрофлори. Вуглекислий газ, який абсорбується з атмосфери та виділяється мікроорганізмами під час дихання, у надмірних концентраціях є токсичним для гідробіонтів. Сірководень і метан утворюються в результаті анаеробного розкладання органічних речовин гнильними бактеріями в донних відкладеннях. Обидва гази є токсичними та можуть суттєво порушувати процеси самоочищення.

Важливим фактором також є мінералізація води, що визначається вмістом хлоридів, сульфатів, карбонатів кальцію і магнію. Ці мінеральні речовини споживаються водоростями та вищими водними рослинами. Під час своєї вегетації вони виділяють вторинні метаболіти, що мають бактерицидну дію, а також атомарний кисень, який згубно впливає як на патогенну, так і на сапрофітну мікрофлору. Проте, надмірна солоність води призводить до якісного та кількісного збіднення складу гідробіонтів і, як наслідок, до сповільнення процесів самоочищення.

Антагоністичні взаємодії між мікробними спільнотами відіграють важливу роль у процесах самоочищення водних екосистем. Доведено, що продукти метаболізму сапрофітної мікрофлори у річковій воді мають бактерицидну дію щодо патогенних мікроорганізмів. Цей мікробний антагонізм може призводити до повного знищення, наприклад, палички що викликаю черевний тиф. Ефективність цього явища спостерігається не лише у багатих на органічні речовини річках, але й у питній воді, а його інтенсивність зростає із підвищенням температури.

Бактерицидність морської води також пояснюється утворенням у ній антибіотичних сполук (окрім інших важливих факторів таких як, солоність, бактеріофаги, антагонізм тощо).

Існує пряма кореляція між чисельністю мікробної популяції та бактерицидними властивостями морської води, що було підтверджено численними дослідженнями, зокрема, щодо інактивації *E. coli*.

Парадоксально, але в річках з високим вмістом органічних речовин, які сприяють розвитку численної сапрофітної мікрофлори, швидкість загибелі *E. coli* є вищою (2-5 днів) порівняно з чистими річками, де популяція сапрофітів незначна. Це вказує на те, що забруднена вода з високим органічним навантаженням демонструє більшу здатність до мікробного самоочищення від патогенних форм.

У процесах самоочищення водойм ключову роль відіграють не лише мікроорганізми, але й найпростіші, які виступають потужними антагоністами патогенної мікрофлори. Наприклад, одна інфузорія може поглинати велику кількість клітин мікроорганізмів лише за одну годину, що свідчить про їхню значну роль у регуляції чисельності бактерій.

Процеси самоочищення супроводжуються послідовною зміною біоценозів. Гідробіоти, що заселяють певні зони забруднення, мають специфічний ступінь, або індекс сапробності, що відображає їхню адаптацію до умов із різним вмістом органічних речовин. Таким чином, ці організми є біоіндикаторами і використовуються для біологічного аналізу та оцінки якості води.

Для біологічного аналізу та оцінки якості води в різних країнах використовуються різноманітні системи, і в Україні застосовується класифікація за показниками сапробності, що розділяє водойми на чотири основні зони: ксеносапробну, олігосапробну, мезосапробну та полісапробну.

Ксеносапробна зона характеризується надзвичайно високою чистотою води, де практично відсутня сапрофітна мікрофлора, гриби, водорості та найпростіші, а вода є дуже

прозорою. До олігосапробної зони належать водойми з помірним органічним забрудненням, де спостерігається значний розвиток гідробіонтів і сапрофітної мікрофлори, прозорість води зменшена, але не відбувається масового цвітіння. Саме в цій зоні протікають кінцеві процеси самоочищення.

Мезосапробна зона є перехідною зоною, де відбувається найбільш інтенсивний розклад органічних речовин. У цій зоні спостерігається активний розвиток сапрофітної мікрофлори, найпростіших та водоростей. Це призводить до значного помутніння води, а також часто до її «цвітіння».

Полісапробна зона характеризується найбільшим рівнем забруднення органічними речовинами. Тут практично відсутня киснева аерація, а переважають анаеробні процеси розкладання органіки. У цій зоні виживають лише певні види бактерій та грибів, тоді як більшість гідробіонтів гине. Вода має каламутний вигляд та неприємний запах, а процеси самоочищення пригнічені.

Мікробіологічні методи очищення води від побутових відходів є ключовим компонентом сучасних технологій водоочищення, що використовують живі мікроорганізми (переважно бактерії та гриби) для біологічної деградації органічних забруднювачів.

Поля фільтрації є одним із найстаріших біологічних методів очищення побутових стічних вод, що ґрунтується на природних процесах. Цей метод передбачає періодичне або постійне пропускання стічних вод через великі ділянки ґрунту, який виконує функцію природного фільтра. Очищення відбувається завдяки комбінації фізичних, хімічних та біологічних процесів: ґрунт механічно фільтрує зважені частинки, а найважливіший етап – біологічне очищення –

здійснюється ґрунтовими мікроорганізмами, які формують біоплівку на поверхні частинок ґрунту та розкладають органічні забруднювачі. У верхньому, аерованому шарі ґрунту переважають аеробні процеси, що забезпечують окиснення органіки до мінеральних сполук, тоді як хімічні процеси включають сорбцію забруднювачів та іонний обмін. Ефективність цього методу залежить від типу ґрунту, найкраще підходять піщані та супіщані ґрунти з високою проникністю. Хоча поля фільтрації є простим і недорогим методом, вони вимагають значних земельних площ і можуть призвести до забруднення ґрунтових вод при перевантаженні, тому сьогодні їх часто замінюють більш сучасними та компактними технологіями.

Поля зрошення є ще одним із біологічних методів очищення стічних вод, що базується на використанні природних процесів у ґрунті. На відміну від полів фільтрації, цей метод поєднує очищення з сільськогосподарською утилізацією стічних вод для зрошення. Механізм очищення відбувається завдяки комбінації фізичних процесів, таких як механічна фільтрація ґрунтом, та біологічних, де мікроорганізми ґрунту та коренева система рослин розкладають органічні забруднювачі. Утворені мінеральні сполуки (азот, фосфор) засвоюються рослинами, що сприяє їхньому росту і дозволяє зменшити потребу в мінеральних добривах. Цей метод вимагає значних земельних площ і підходить для регіонів із посушливим кліматом. Застосування полів зрошення потребує суворого екологічного та санітарного контролю для запобігання накопиченню токсичних речовин і патогенів у ґрунті та рослинах.

Загалом мікробіологічні методи очистки можна розділити на аеробні та анаеробні. Аеробне очищення передбачає насичення стічних вод киснем для стимуляції

аеробних мікроорганізмів, які окислюють органічні речовини, перетворюючи їх на вуглекислий газ, воду та біомасу. Прикладами таких систем є **аеротенки**, де стічні води змішуються з активним мулом та інтенсивно аеруються, та біофільтри, де біоплівка з мікроорганізмів формується на поверхні фільтруючого завантаження. На противагу цьому, анаеробне очищення відбувається без доступу кисню, де анаеробні бактерії розкладають органічні сполуки з утворенням метану та інших простих речовин. Цей процес реалізується в **метантенках**, що є герметичними резервуарами для ферментації осадів, в результаті чого виділяється біогаз, який може бути використаний як джерело енергії. Також існують комбіновані методи, що поєднують аеробні та анаеробні процеси для досягнення максимальної ефективності очищення, оптимізації енергоспоживання та утилізації побічних продуктів.

Активний мул є ключовим компонентом у системах біологічного очищення стічних вод, що являє собою складну біоценотичну спільноту, яка знаходиться у зваженому стані. До її складу входять переважно аеробні бактерії, а також найпростіші, гриби та інші мікроорганізми, які утворюють пластівці (флокули) з високою адсорбційною здатністю.

Процес очищення відбувається у два етапи: спочатку активний мул швидко сорбує органічні забруднювачі з води, а потім мікроорганізми деградують їх, використовуючи як джерело живлення, що призводить до мінералізації органіки та утворення нової біомаси. Для ефективної роботи мулу необхідне постійне підтримання оптимальних умов, зокрема інтенсивна аерація, ретельне перемішування та стабільна температура і рН. Цей метод є основою для роботи аеротенків на очисних спорудах і вирізняється високою ефективністю у

видаленні органічних забруднень, а також можливістю контролювати весь процес.

Активний мул — це складна та динамічна біоценотична система, яка є основою біологічного очищення стічних вод. Його склад не є статичним і залежить від типу стічних вод, умов аерації, температури та інших факторів. Принципове значення у формуванні фізичної структури мулу має утворення полісахаридних гранул, що слугують матрицею для агрегації мікроорганізмів. Зокрема, бактерія *Zooglea ramigera*, що є близькою до псевдомонад, відіграє ключову роль у синтезі цих екзополісахаридів, які утворюють аморфні пластівці. В середині цих флокул містяться численні клітини, що забезпечує високу сорбційну поверхню та ефективну біодеградацію органічних забруднювачів, що є фундаментальним механізмом функціонування активного мулу. Бактерії роду *Zooglea* є ключовим компонентом активного мулу, здатним метаболізувати широкий спектр ароматичних вуглеводнів, включаючи фенол, крезол, бензол та толуол. Здатність до асиміляції толуолу дозволяє використовувати його як селективне середовище для виділення цих мікроорганізмів. Температурний діапазон для їхнього росту є широким (9–37°C), з оптимальною температурою 28°C та нейтральним pH (близько 7). Важливою особливістю є їхня аеробна природа, оскільки вони не ростуть в анаеробних умовах, хоча можуть зберігати життєздатність до 24 діб. У природних водоймах *Zooglea* утворює характерні слизові обростання на занурених поверхнях.

Крім *Zooglea*, інші мікроорганізми, такі як *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Achromobacter*, *Alcaligenes*, *Escherichia* та *Corinebacterium*, також відіграють значну роль у руйнуванні органічних сполук і формуванні пластівців. Роль грибів у

процесах очищення стічних вод не є доведеною, хоча їхня присутність в активному мулі фіксується.

Ефективність очищення побутових стоків активним мулом є високою, однак для промислових стоків часто потрібна попередня підготовка мулу, що включає його адаптацію до специфічних забруднювачів, очищення від неметаболізованих сполук, а також штучне додавання мікробних культур, які мають відповідні ферментативні властивості для деградації певних токсичних компонентів.

Аеробне біологічне очищення стічних вод, хоча і з меншою продуктивністю порівняно з аеротенками, може здійснюватися за допомогою біофільтрів. Ці споруди є резервуарами, заповненими крупнозернистим матеріалом, на якому формується біологічна плівка, що складається з тих самих мікроорганізмів, які знаходяться в активному мулі. Підтримання постійної вологості є критичним для збереження цієї плівки.

Для знезараження органічних відходів також використовується анаеробний метод у спеціалізованих спорудах – метантенках. Це закриті резервуари глибиною 3-5 метрів, оснащені системами для перемішування, підігрівання та завантаження-виведення осаду. Процес анаеробного зброджування, який використовується, зокрема, для очищення промислових стоків, складається з двох послідовних стадій: на першій стадії відбувається гідроліз та ферментація органічного субстрату целюлозолітичними та протеолітичними мікроорганізмами, а на другій – продукти першої стадії розкладаються до метану і вуглекислоти анаеробними бактеріями. Виділений метан (біогаз) може бути використаний для підігріву метантенків, що робить процес енергетично ефективним. За високих температур у метантенку щодоби може бути знезаражено до 7-10 тис. м³

стоків. Склад мікробних ценозів у всіх очисних установках залежить від характеру розкладених речовин.

6.3. Атмосферна мікробіота: динаміка та екологічне значення. Атмосфера є маловивченим, але важливим середовищем для існування мікроорганізмів, що потенційно слугує вектором для перенесення патогенів. Сучасні дослідження підтверджують гіпотезу, висунуту ще в 1935 році, про наявність у повітрі різноманітних мікробних спільнот, хоча їхній склад, життєздатність та екологічна роль залишаються недостатньо вивченими. Мікроорганізми потрапляють в атмосферу, переважно, під час пилових бур, переносячись на частинках ґрунту. Раніше вважалося, що екстремальні умови (УФ-випромінювання, температура, висушування) є летальними для них. Однак, зараз відомо, що багато бактерій, особливо спороутворюючі форми (*Bacillus*), та, зокрема, спори грибів, демонструють високу стійкість до цих стресових факторів, що дозволяє їм виживати на великих відстанях. У складі атмосферного пилу ідентифіковано бактерії, що характерні для ґрунтових екосистем: спороутворюючі види *Bacillus*, представники актинобактерій (*Streptomyces*, *Microbacterium*, *Kocuria*) та α -протеобактерій (*Sphingomonas*).

Серед грибів часто зустрічаються види роду *Aspergillus*, а також інші представники, особливо у регіонах із високою рослинністю та антропогенним впливом. Далекий трансконтинентальний перенос пилу, що містить мікроорганізми, може впливати на морські біоценози через осадження частинок. Хоча роль перенесених патогенів у спалахах захворювань вивчена недостатньо, існує певний ризик для здоров'я людини, пов'язаний з умовно-патогенними мікроорганізмами. Подальші дослідження із

застосуванням культурально-незалежних методів (наприклад, метагеноміки) дозволять отримати більш повну картину складу та функціонального значення атмосферної мікробіоти, а порівняння з даними про міські аерозолі допоможе в оцінці загроз, пов'язаних з біотероризмом.

Перенесена з ґрунту, атмосферна мікробіота існує в унікальному середовищі, яке є одним з трьох основних компонентів біосфери. Атмосфера, як периферійна газова оболонка Землі, що має висоту до 500 км, оточує гідросферу та літосферу, і саме в ній циркулюють ці мікроорганізми. Цей простір, який умовно поділяється на шари – тропосферу, стратосферу, мезосферу та іоносферу, – формує суворі умови для життя, але деякі мікроби, зокрема, спороутворюючі бактерії та спори грибів, здатні виживати в ній, переміщуючись на великі відстані. Тропосфера, що є найнижчим шаром атмосфери, простягається від поверхні Землі на висоту до 16 км у тропіках, 10–12 км у помірних широтах і 8 км біля полюсів. У ній зосереджено приблизно 90% усієї маси повітря, і саме тут відбуваються основні атмосферні явища, такі як турбулентність, формування хмар, циклонів та антициклонів.

Характерною особливістю тропосфери є зниження температури з висотою, що зумовлено механізмом її нагрівання. Короткохвильова сонячна радіація безперешкодно проходить крізь атмосферу і досягає поверхні Землі, де частково поглинається, а частково відбивається у вигляді довгохвильового випромінювання. Саме це довгохвильове випромінювання ефективно поглинається повітрям, що призводить до найбільшого нагрівання приземного шару атмосфери. Тепло потім поширюється вгору, що пояснює поступове зниження температури з висотою. Середній вертикальний градієнт температури

становить близько $0,6^{\circ}\text{C}$ на кожні 100 метрів. Зі збільшенням висоти також знижуються барометричний тиск та щільність повітря, змінюється його вологість.

Вище за тропосферу розташовується стратосфера, яка, на відміну від неї, характеризується низькою температурою, незначною турбулентністю, мінімальним вмістом водяної пари та підвищеною концентрацією озону. Над стратосферою, на висоті 50-80 км, знаходиться мезосфера, де температура знижується від 0°C на нижній межі до приблизно -90°C на верхній. Найвіддаленіший від Землі шар, іоносфера, відзначається високою концентрацією атмосферних іонів і вільних електронів, що зумовлено інтенсивною іонізацією під впливом ультрафіолетового, рентгенівського та космічного випромінювання. Атмосферні гази за їхнім вмістом можна класифікувати на три категорії. До першої належать гази, що становлять основну масу повітря: азот, кисень, аргон та вуглекислий газ. Друга категорія включає гази з концентрацією в межах кількох мільйонних частин: неон, гелій, метан, криптон та закис азоту. Третя категорія об'єднує короткоживучі, реакційноздатні продукти фотохімічних реакцій, такі як хлор і сірководень.

Склад атмосфери є відносно стабільним, за винятком динамічних коливань вмісту водяної пари. Співвідношення ключових для біосфери газів, таких як кисень (21% за об'ємом) і вуглекислий газ ($0,03\%$), є постійним, хоча зростання промислової діяльності призводить до підвищення концентрації CO_2 . Атмосфера вважається найбільш важливим середовищем порівняно з гідросферою та літосферою, і найбільша їхня концентрація спостерігається у приземному шарі (1–2 метри), де вони відіграють ключову роль у підтриманні газового балансу. Мікроорганізми є регулюючою системою, що забезпечує придатні для життя

умови на планеті, і саме наявність кисню та організмів відрізняє біосферу Землі від інших планет. В атмосфері існують як аеробні, так і анаеробні групи мікроорганізмів. Серед аеробів виділяють: водневі, що окислюють водень; нітрифікуючі, які окислюють відновлені сполуки азоту; тіонові (сірчані), що окислюють відновлені сполуки сірки; метаноокиснювальні, що окислюють метан; карбоксидобактерії, які окислюють CO; та залізобактерії, що окислюють двовалентне залізо. Анаеробні мікроорганізми, які використовують інші акцептори електронів, включають: сульфатвідновлюючі бактерії, що відновлюють сірку воднем; метаноутворюючі, що відновлюють CO₂ воднем; та окисно-відновлювальні, які відновлюють оксиди азоту воднем.

Мікроорганізми відіграють ключову роль у регуляції газового складу атмосфери, перебуваючи в динамічній взаємодії з абіотичним середовищем та іншими біологічними організмами (рослинами та тваринами). Вони безперервно змінюють фізико-хімічні властивості інертних речовин, продукуючи нові сполуки та вивільняючи енергію. Кількісний склад мікробної спільноти атмосфери є нестабільним і залежить від сезонних та добових коливань: взимку концентрація мікроорганізмів є нижчою, а співвідношення бактерій і грибів змінюється залежно від температури і вологості. Повітря, на відміну від ґрунту та води, не є постійним середовищем існування для мікроорганізмів, але рівень його мікробного обсіменіння є важливим індикатором екологічного стану. Мікроорганізми існують в атмосфері у вигляді аерозолі – аеродисперсної системи, де мікроби є дисперсною фазою. Мікробний аерозоль може перебувати у краплинній, краплинно-ядерній (зневоднені краплини) та пиловій фазах. У краплинно-ядерній фазі мікроорганізми піддаються фізичним впливам, зокрема випаровуванню.

Втративши шар вільної води, вони переходять у фазу «ядерець», де зберігають адсорбовану, хімічно зв'язану та внутрішньоклітинну воду, що дозволяє їм виживати в екстремальних умовах.

Мікроорганізми існують в атмосфері у вигляді мікробного аерозолі – аеродисперсної системи, де дисперсною фазою є самі мікроби. Їхня життєздатність та поширення залежать від фізичних і біологічних властивостей. На поверхні мікробних клітин можуть осідати різні речовини, такі як суха сіль або білок, які слугують захисним шаром, особливо у краплинах слизу, що утворюються при чханні чи кашлі.

Мікробний аерозоль може існувати в трьох фазах: 1. Краплинна фаза: мікроорганізми знаходяться у краплинах рідини. 2. Краплинно-ядерна фаза: після випаровування води з краплин утворюються «ядерця» – зневоднені мікробні клітини, що зберігають лише адсорбовану та хімічно зв'язану воду. Завдяки малим розмірам ці частинки здатні тривалий час перебувати у повітрі. 3. Пилова фаза: мікробні клітини осідають на частинках пилу. Ця фаза є менш стабільною, і тривалість її перебування в повітрі залежить від дисперсності частинок.

Вживання мікроорганізмів в атмосфері залежить від дії сонячної радіації, температури та вологості. Споріві форми, як правило, демонструють вищу стійкість порівняно з вегетативними клітинами. Швидкість осідання (седиментація) частинок аерозолі прямо пропорційна їхнім розмірам. У деяких випадках мікроорганізми можуть загинути до осідання, тоді аерозоль міститиме лише мертві клітини. Однак, якщо життєздатні мікроби осідають, вони можуть стати джерелом вторинного мікробного аерозолі внаслідок ресуспендування (повторного підняття) частинок пилу в

повітря під впливом зовнішніх факторів. З розвитком мікробіологічних виробництв зростає проблема забруднення повітря виробничими штамми мікроорганізмів та їхніми метаболітами, що може становити загрозу для здоров'я людини та природних біоценозів.

Отже, попри те, що атмосфера не є постійним середовищем для існування мікроорганізмів, вона є важливим компонентом біосфери, що сприяє їхньому поширенню. Завдяки високій стійкості, особливо у спорових форм, мікроорганізми можуть переміщуватися на значні відстані, відіграючи ключову роль у підтриманні газового балансу планети. Водночас, мікробне обсіменіння повітря слугує важливим індикатором екологічного стану і може становити потенційний ризик для здоров'я людини, особливо в контексті вторинного мікробного аерозолі та забруднення повітря промисловими штамми. Таким чином, мікробіота атмосфери є не лише об'єктом екологічних досліджень, а й важливим аспектом моніторингу навколишнього середовища.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. Які особливості роблять ґрунт унікальним середовищем для мікроорганізмів?
2. Що регулює життєдіяльність ґрунтових мікроорганізмів?
3. Опишіть процеси утворення та розкладання гумусу.
4. Які екологічні фактори впливають на мікроорганізми, що приймають участь в декомпозиції рослинних решток?
5. Які особливості мікробних угруповань проявляються в умовах змін клімату?

6. Які основні компоненти утворюють гідросферу?
7. Поясніть процеси стратифікації та евтрофікації у водоймах.
8. Які відмінності існують між мікробіоценозами стоячої та проточної води?
9. Чим різняться мікроорганізми морських та прісних водойм?
10. Яка роль мікроорганізмів у природних процесах самоочищення води?
11. Які ви знаєте мікробіологічні методи очищення води від побутових відходів?
12. Який критерій використовується для стратифікації атмосфери на шари та які їхні основні характеристики?
13. Охарактеризуйте склад атмосфери.
14. Яке екологічне значення мікроорганізмів для атмосфери?
15. Які аеробні мікроорганізми містяться у повітрі?
16. В якому стані перебувають мікроорганізми в повітрі?
17. Від яких факторів залежить тривалість перебування мікроорганізмів у повітрі?

РОЗДІЛ 7. МІКРОБНО-РОСЛИННІ ВЗАЄМОДІЇ

Рослинний покрив Землі є фундаментальним компонентом біосфери, що створює багатогранні екологічні ніші для розвитку різноманітних мікроорганізмів. Ці мікроби формують з рослинами тісні, взаємовигідні асоціації, які мають критичне значення не лише для природних екосистем, а й для сільського господарства (рис. 7.1).

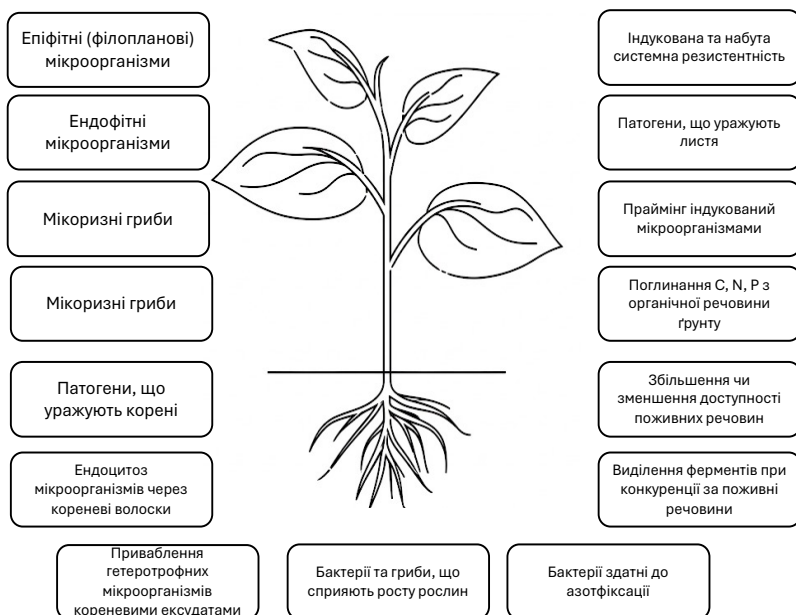


Рис. 7.1. Типи можливих рослинно-мікробних взаємодій
Джерело: авторська розробка та інтерпретація

Хоча патогенна діяльність мікробів може бути очевидною, численні види бактерій та грибів відіграють позитивну роль, зокрема у забезпеченні рослин поживними речовинами, що призводить до стимуляції росту та підвищення врожайності. Ці взаємодії охоплюють широкий спектр відносин – від коменсалізму, де мікроби використовують екsudати рослин у прикореневій зоні (ризосфері) без явної користі для господаря, до високоспеціалізованого мутуалістичного симбіозу, як-от фіксація атмосферного азоту бульбочковими бактеріями або мікоризна асоціація, що сприяє посиленому поглинанню фосфатів.

Таким чином, розуміння та використання цих мікробно-рослинних взаємодій відкриває шлях до розробки екологічно стійких агротехнологій, що дозволяють зменшити залежність від хімічних добрив та підвищити стійкість сільськогосподарських культур до стресових факторів.

7.1. Епіфітні мікроорганізми. Поверхня наземних органів рослин є середовищем існування для різноманітних епіфітних мікроорганізмів, серед яких переважають бактерії, що активно колонізують листя. Це середовище відоме як **філосфера**. Чисельність і склад мікрофлори філосфери є динамічними та залежать від численних факторів, включаючи видову приналежність рослини, кліматичні умови, доступність вологи та поживних речовин, які надходять з рослинних секретів, екsudатів та змивів. Концентрація мікроорганізмів може сягати 10^7 – 10^8 кл./1 г зеленої маси. При цьому, верхня поверхня листя, як правило, багатша на мікрофлору порівняно з нижньою. Особливо висока щільність епіфітної мікрофлори спостерігається на листках рослин, що ростуть у вологому

тропічному кліматі, тоді як у сукулентів та рослин пустель вона значно менша. Виділення з поверхні рослин, такі як роса та змиви дощовою водою, є важливим джерелом поживних речовин для мікрофлори, що колонізує листя. Ці виділення містять широкий спектр органічних (амінокислоти, вуглеводи, органічні кислоти, фенольні сполуки) та неорганічних елементів. Наприклад, листя яблуні може щорічно втрачати до 25-30 кг калію, 9 кг натрію та 10 кг кальцію з гектара, а у бобових, зокрема квасолі, інтенсивні дощі можуть вимивати до 5-6% вуглеводів за добу. Поверхня листя також є місцем накопичення інших поживних субстратів, включаючи частинки пилку, що осідають з повітря, та розчинені у дощовій воді речовини. Ця доступність поживних ресурсів сприяє колонізації не тільки листя, а й інших частин рослин. Так, на поверхні плодів концентрація мікроорганізмів може досягати 10^5 – 10^6 кл., а на насінні – 10^4 – 10^6 кл., що підкреслює універсальність мікробно-рослинних взаємодій у біосфері. Треба зважати також на те, що на активність мікробів у філосфері також впливають такі абіотичні чинники, як інтенсивність освітлення та температура навколишнього середовища.

Взагалі, філосфера, є динамічним і екологічно важливим біотопом, заселеним різноманітними мікроорганізмами та іншими формами життя, такими як мохи та лишайники. Найбільш багаті та складні філосферні спільноти спостерігаються у тропічних лісах, де епіфітні лишайники та мохи, колонізуючи старе листя, не перешкоджають фотосинтезу, але можуть відлякувати травоядних. Важливим компонентом цих асоціацій є азотфіксуючі ціанобактерії, які значно збагачують азотний баланс середовища.

Протеогеномні та метагеномні дослідження підтверджують, що філосфера є середовищем існування для

величезної кількості різноманітних бактерій (до 10^{26}), серед яких домінують роди *Sphingomonas*, *Pseudomonas* та *Methylobacterium*. Археї, зокрема представники мезофільних *Crenarchaeota*, також присутні, хоч і в невеликих кількостях. Особливий інтерес викликає бактерія *Methylobacterium mesophylicum*, що колонізує молоде листя й утилізує метанол, який виділяється рослиною в процесі біосинтезу клітинної стінки. Метаболічна активність цієї бактерії призводить до синтезу цитокініну, фітогормону, що стимулює ріст рослин і запобігає деградації хлорофілу під час старіння листя.

Окрім корисних взаємодій, існують і більш складні. Деякі штами *Pseudomonas*, *Erwinia* або *Xanthomonas* здатні викликати «нуклеацію льоду» на поверхні листя в умовах низьких температур. Цей процес ініціюється специфічним білком на поверхні бактеріальної клітини, що призводить до замерзання рідини, вивільнення поживних речовин з клітин рослини та їх подальшої асиміляції бактеріями. Для запобігання пошкодженню від замерзання використовують мутантні штами *Pseudomonas syringae*, що не мають цього білка і, колонізуючи філосферу, витісняють дикий тип бактерій. Рослини також мають власні механізми захисту, включаючи структурні бар'єри (потовщену клітинну стінку) та секрецію захисних речовин. Таким чином, патогенез виникає лише тоді, коли ці природні системи захисту виявляються неефективними.

Варто враховувати, що не всі органічні речовини, які виділяються рослинами, є сприятливими для мікробіоти. Деякі з них, зокрема фітонциди, мають антимікробні властивості, що пригнічують ріст мікроорганізмів. Як приклад, сосна виділяє сполуки, які інгібують розвиток *Mycobacterium tuberculosis* – збудника туберкульозу.

Склад епіфітних мікроорганізмів є різноманітним, і хоча на різних рослинах можуть домінувати різні види, їхній таксономічний склад є відносно постійним для конкретного виду рослини. Однак, загальна кількість мікроорганізмів у філосфері значно коливається залежно від факторів навколишнього середовища, таких як вологість, клімат, а також від стадії вегетації та ступеня зрілості рослини.

Для багатьох мікроорганізмів, що колонізують рослини, характерний синтез біологічно активних речовин, які відіграють важливу роль в екосистемі. Серед цих мікробів є активні азотфіксатори, які збагачують атмосферним азотом, та види, що утворюють пігменти (меланін, каротиноїди), які захищають їхні клітини від шкідливого впливу сонячної радіації. Типовим прикладом є *Erwinia herbicola*, що продукує жовтий пігмент.

Мешканці філосфери також часто синтезують позаклітинні полісахариди, які слугують для захисту від висихання та посилюють адгезію клітин до поверхні, дозволяючи їм утримуватися навіть під час злив. Корисні бактерії філосфери, включаючи деякі види молочнокислих бактерій, наприклад *Lactobacillus plantarum*, продукують стимулятори росту для рослин. Ці бактерії також мають практичне значення, оскільки з рослинною масою вони потрапляють у силос, забезпечуючи процес його дозрівання, або використовуються для виготовлення квашених продуктів.

Мікроорганізми колонізують не тільки листя, а й інші частини рослин, зокрема плоди, де їхня концентрація може бути особливо високою на субстратах, багатих на цукор, як-от виноград. Характерним представником мікрофлори таких плодів є *Gluconobacter oxidans*, який може зберігатися на муміфікованих фруктах і бути причиною псування соків.

У складі мікрофлори філосфери можуть також персистувати фітопатогенні мікроорганізми, інвазія яких в організм рослини відбувається через наявні ранові пошкодження, продири, нектарники або передається з насінням. Нерідко переносниками патогенів виступають комахи-вектори, що транслюють їх від хворої до здорової рослини, а також можуть слугувати місцем їхньої зимівлі, стаючи джерелом первинної інфекції навесні (наприклад, збудник в'янення огірків *Erwinia tracheifila*, який зимує в кишечнику жуків-листодів).

Для успішного подолання протективних бар'єрів рослини фітопатогени володіють комплексом факторів патогенності, до яких належать ферменти (пектинази, целюлази), токсини, фітогормони та адгезивні чинники (зокрема, лектини). Залежно від поширення інфекції, розрізняють загальні ураження, які призводять до системного ураження та летального наслідку для рослини, та місцеві, що обмежуються зоною проникнення та завдають значної шкоди, але не є фатальними.

Ключову роль у взаємодії між рослиною та мікроорганізмами відіграють рослинні лектини – білкові та глікопротеїдні молекули, що специфічно зв'язуються з вуглеводними залишками на поверхні клітин мікроорганізмів, подібно до реакції антиген-антитіло. Це зв'язування ініціює загибель інфікованих клітин рослини, що призводить до їхнього колапсу та локалізації патогену, запобігаючи його подальшому поширенню по здоровій тканині. Найбільш поширеними серед фітопатогенних мікроорганізмів є бактерії родів *Pseudomonas* і *Erwinia*, а також різні мікрومیцети.

Так, філосфера, як екологічно важливий біотоп, є середовищем існування для різноманітних епіфітних мікроорганізмів, які формують складні та динамічні спільноти.

Ці мікроби не тільки адаптувалися до суворих умов (УФ-випромінювання, висихання), синтезуючи захисні полісахариди та пігменти, але й відіграють значну роль у житті рослин. Їхня метаболічна активність включає фіксацію азоту, синтез стимуляторів росту та інших біологічно активних речовин. Водночас, філосфера може слугувати резервуаром для фітопатогенних мікроорганізмів, інвазія яких призводить до захворювань рослин. Таким чином, мікробні спільноти філосфери є невід'ємною частиною біосфери, що впливає на здоров'я рослин та стабільність екосистем.

7.2. Ризосферні мікроорганізми. Ризосфера є ключовим екологічним біотопом, визначеним як шар ґрунту, що знаходиться в безпосередній близькості (кілька міліметрів) до кореневої системи (рис. 7.2). Кореневі волоски знаходяться в зоні дозрівання, а зона видовження знаходиться між меристематичною областю та областю дозрівання. Стела містить як флоему, так і ксилему. Ризосферні мікроорганізми рясно поширені вздовж цієї області кореня рослини. Цей термін, введений німецьким ботаніком *Лоренцом Гільтнером* у 1904 році, описує високодинамічне мікросередовище, що включає ґрунт та усі біологічні агенти, такі як бактерії, гриби, водорості, найпростіші та ґрунтові тварини. Організми ризосфери формують складну спільноту – **ризосферну мікробіоту**, чисельність та активність якої значно перевищують показники навколишнього ґрунту. Зокрема, концентрація бактерій у ризосфері в 100–1000 разів вища, при цьому грам(-) бактерії домінують над грам(+). Склад мікробіоти є специфічним для конкретного сорту рослини, а її найбільша метаболічна активність спостерігається під час фази цвітіння. Водночас, кількість актиноміцетів, грибів, найпростіших та водоростей у

ризосфері є порівнянню з їхньою чисельністю у ґрунті поза зоною кореневої системи.

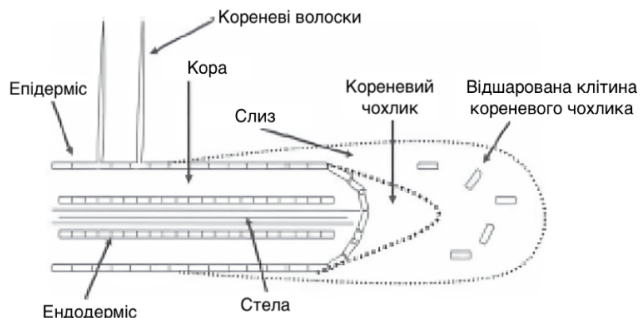


Рис. 7.2. Схема апікальної області кореня

Зона росту кореня є динамічною областю, де відбуваються численні процеси, що впливають на мікробіоту ризосфери. У процесі подовження кореня виділяється слиз, що слугує разом з органічними кислотами (наприклад, лимонною та яблучною) та мертвими клітинами кореня джерелом вуглецю для бактерій і грибів. Цей процес, відомий як *ризодепозиція*, становить значну частину втрат вуглецю рослиною – до 35–40% від чистого фіксованого вуглецю у таких культур, як томати, горох, ячмінь та пшениця. Ці екsudати легко метаболізуються ґрунтовими мікроорганізмами, що підтримує їхню високу метаболічну активність, навіть на певній відстані від кореня. Наприклад, псевдомонади в ризосфері *Pinus radiata* діляться приблизно за 5 годин, тоді як у віддаленому ґрунті цей процес може тривати до 75 годин. Окрім ризодепозиції, відмирання клітин поверхні кореня вивільняє інші органічні речовини, такі як білки, нуклеїнові кислоти та складні вуглеводи, що додатково стимулює ріст мікроорганізмів.

Порівняно з навколишнім ґрунтом, рН ризосфери зазвичай є нижчим (більш кислим), що є наслідком секреції протонів рослиною, і може відрізнятись на дві одиниці рН. У ситуаціях дефіциту фосфору або заліза рослини активно виділяють протони, лимонну або кавову кислоти для підвищення розчинності цих мінералів. Крім посилення кругообігу вуглецевих і азотних сполук, мікроорганізми ризосфери споживають кисень, знижуючи окисно-відновний потенціал, що, своєю чергою, стимулює важливі біохімічні процеси, зокрема азотфіксацію. Кількість мікроорганізмів у ризосфері також залежить від типу ґрунту, рослин та інших факторів і може коливатись від мільйонів до сотень мільярдів клітин на 1 г сухого ґрунту. Дослідження чисельності мікроорганізмів у ризосфері та ризоплані свідчать про їх «хвилеподібний» ріст: зони з вищою щільністю мікроорганізмів чергуються із зонами низької щільності. Таким чином, мікробіота ризосфери не є однорідно розподіленою, а існує у формі мікроколоній на поверхні кореня – в так званій ризоплані, що займає лише 10-30% загальної площі. Ці мікроколонії зосереджені переважно на стиках епідермальних клітин та біля основи кореневих волосків, де інтенсивність ризодепозиції є найвищою. При цьому, розтягування кореня не є основним механізмом поширення мікроорганізмів, оскільки швидкість його росту (наприклад, у сосни *Pinus radiata* – 9 мм/день; у гороху – 10-20 см/тиждень) значно перевищує швидкість руху бактерій (*Pseudomonas fluorescens* – 3 см/тиждень) та грибів (3 мм/день). Крім того, корені просуваються крізь повітряні простори в ґрунті, що фізично перешкоджає міграції мікробів за ростом кореня.

Вплив рослин на мікробні спільноти є особливо вираженим за несприятливих кліматичних умов, наприклад, у

посушливих регіонах, де ґрунт поза межами ризосфери стає практично стерильним.

Склад ризосферної мікробіоти є різноманітним і специфічним для різних видів рослин, хоча жорсткої адаптації певних мікроорганізмів до конкретних рослин не виявлено. У ризосфері більшості рослин домінують гетеротрофні грамнегативні палички. Дослідження показали, що монокультури, такі як злакові, бобові, технічні та деревні рослини, значною мірою впливають на формування мікробних спільнот. Наприклад, у кукурудзи та вівса, окрім загальних представників, були виявлені характерні для них види, такі як *Pseudomonas* та *Mycobacterium* відповідно.

Розвиток багатой ризосферної мікробіоти створює конкурентне середовище за поживні субстрати, що обмежує розвиток випадкових, зокрема фітопатогенних, організмів. Крім того, наявність у ризосфері бактерій, що є антагоністами патогенів, має важливе захисне значення для рослин.

Інтенсивне розмноження бактерій у ризосфері корелює з фазами найбільш активного росту рослин, зокрема перед цвітінням. Після завершення вегетаційного періоду однорічних рослин, їхня коренева система відмирає, стаючи джерелом живлення для різноманітних мікроорганізмів. У цей період зростає чисельність мікроорганізмів, які розкладають пектин та целюлозу, а також збільшується кількість грампозитивних бактерій. У зоні ризосфери небобових рослин також спостерігається процес асоціативної азотфіксації.

Мікроорганізми, що мешкають у ґрунті та ризосфері, можуть не тільки спричиняти бактеріози, а й викликати захворювання рослин внаслідок своєї токсичності. Ці мікроорганізми-інгібітори продукують токсичні речовини, які пригнічують проростання насіння, ріст проростків та

загальний розвиток рослин, що призводить до зниження врожайності. Токсичні форми мікробів, зокрема бактерії родів *Bacillus* і *Pseudomonas*, а також гриби з родів *Penicillium* та *Fusarium*, поширені в усіх типах ґрунтів.

Ключовим механізмом стійкості рослин до фітопатогенів є синтез **фітоалексинів** – низькомолекулярних сполук з бактерицидними властивостями. Ці речовини не присутні у здорових рослинах, але їхній синтез індукується в уражених тканинах у відповідь на інфекцію. Індукторами можуть виступати елементи клітинної стінки мікроорганізмів або сигнальні молекули, що утворюються при деградації рослинних клітинних оболонок. Накопичення в ризосфері умовно-патогенних та фітотоксичних мікроорганізмів може спричинити явище ґрунтовтоми.

Для профілактики захворювань рослин критично важливим є дотримання агротехніки. Тривале вирощування монокультур без сівозміни, особливо за порушення агротехнічних та агрохімічних норм, може сприяти накопиченню в ризосфері фітопатогенів та їхніх токсичних форм. Для захисту рослин використовують як хімічні пестициди (що несуть екологічні ризики), так і мікробні препарати на основі природних штамів-антагоністів.

7.3. Мікориза. Взаємодія наземних грибів у ризосфері залежить від чисельності мікроорганізмів, їхнього таксономічного складу та специфіки корневих ексудатів. Хоча більшість цих взаємодій є тимчасовими, деякі гриби можуть формувати стабільні мутуалістичні асоціації з кореневою системою. Цей симбіотичний зв'язок, названий **мікоризою** Альбертом Бернардом Франком у 1885 році, згодом був класифікований на два основні типи: ектомікориза, що характеризується ростом грибного міцелію

на зовнішній поверхні кореня, утворюючи так звану мантию, та ендомікориза (ендотрофна), яка передбачає проникнення грибкових гіфів всередину корневих клітин, де вони формують внутрішньоклітинні структури, такі як везикули та арбускули. А також існує – везикулярна мікориза, що є формою ендомікоризи, за якої гриб, не утворюючи зовнішньої мантиї на коренях, проникає всередину клітин господаря без спричинення морфологічних змін (рис. 7.3.).

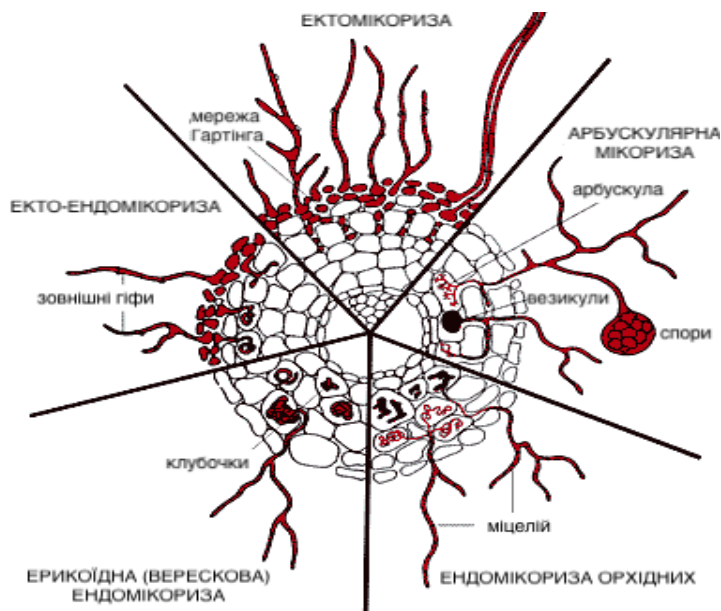


Рис. 7.3. Форми мікоризи (за Д. Гайнріхом, М. Гергтом, 2001): 1 - ектотрофна; 2 - ендотрофна; 3 - везикулярно-арбускулярна

Ці гриби є облігатними симбіонтами і не здатні рости без рослини-господаря. Вони утворюють невелику кількість крупних спор і, що найважливіше, їхній міцелій ефективно

поглинає фосфати з ґрунту. У ґрунтах з низьким вмістом фосфору утворення везикулярної мікоризи значно підвищує концентрацію фосфору в рослині, тим самим стимулюючи її ріст.

Мікоризна активність, як детально описано у працях Davet (2004) та Adl (2003), є ключовим фактором, що сприяє росту та стійкості рослин, особливо в умовах низького вмісту поживних речовин у ґрунті. Рослини, що утворюють мутуалістичні асоціації з мікоризними грибами (як енто-, так і екто-), демонструють підвищену нутритивну абсорбцію та вищу резистентність до патогенів. Це обумовлено значним розширенням зони поглинання поживних речовин: якщо кореневі волоски функціонують лише в межах кількох міліметрів, то міцелій ектомікоризи може простягатися на відстань до 20 см, а ентомікоризи – до 8 см від кореня. Ініціація симбіозу, імовірно, відбувається за допомогою механізмів хімічної сигналізації, які сприяють росту грибових клітин на поверхні кореня. Термінологічно, «мікориза» є однією, тоді як «мікоризи» або «мікоризи» є формою множини, що позначає ці специфічні асоціації.

Окрім широко відомих енто- та ентомікориз, існують й інші морфологічні типи мікоризних асоціацій. До них належать:

Ектентомікоризи: характеризуються помірно розвиненою грибною оболонкою, наявністю розгалуженої сітки Хартіґа та проникненням грибних гіфів у клітини кореня. Це скоріше фізіологічна реакція, ніж специфічна асоціація, оскільки одні й ті самі партнери можуть формувати енто- або ектентомікоризу залежно від умов середовища.

Ерикоїдні мікоризи: симбіоз, що зустрічається у рослин родини *Ericales*. Гриби, зазвичай аскоміцети або базидіоміцети, колонізують кореневі волоски, утворюючи

внутрішньоклітинні клубки гіф. Ця асоціація сприяє росту та плодоношенню рослин.

Орхідні мікоризи: є різновидом ендомікоризи, критично важливим для проростання та розвитку орхідей. На відміну від інших мікориз, де рослина живить гриб, тут грибний партнер, який є сапрофітним базидіоміцетом зі здатністю розкладати лігнін і целюлозу, постачає орхідеї вуглеводи. Ця взаємодія може бути тристоронньою, де гриб-партнер отримує поживні речовини від іншої рослини, а потім передає їх орхідеї. Контрольоване перетравлення грибів клітинами орхідеї є ключовим для підтримки цього симбіозу, оскільки дисбаланс може призвести до загибелі одного з партнерів.

Ектомікориза є симбіотичною асоціацією, що зазвичай формується на коренях голонасінних та деревних покритонасінних рослин, таких як хвойні, дуб, бук, евкаліпт і гікорі. Грибними партнерами виступають переважно базидіоміцети, а також деякі аскоміцети (зокрема, трюфелі), загальна кількість яких сягає близько 6000 видів. У ґрунтах з дефіцитом поживних речовин, що характерно для лісових екосистем, ектомікориза відіграє критичну роль у виживанні та зростанні рослин, оскільки їхній міцелій значно збільшує площу поглинання мінералів та води.

Інфікування кореня грибом обмежується проникненням між епідермальними клітинами, утворюючи сітку Хартіга — міжклітинну асоціацію в корі. На поверхні молодого кореня грибовий міцелій формує щільну павутиноподібну мантию (оболонку) товщиною до 40 мкм, яка може становити до 40% сухої маси кореня. Ця мантия пригнічує розвиток кореневих волосків, беручи на себе їхню функцію поглинання. Характерною морфологічною зміною, індукованою грибом, є дихотомічне розгалуження, потовщення та вкорочення

коренів, що є наслідком секреції фітогормонів, зокрема гіберелінів та цитокінінів.

Гіфи мікоризних грибів, що поширюються в ґрунті, є ключовим механізмом поглинання таких поживних речовин, як фосфор, азот, сірка, кальцій, цинк, залізо та інші мінерали. У разі дефіциту мінералів у рослині або відмирання грибових клітин, іони передаються безпосередньо до кореневої системи. Рослина, зі свого боку, забезпечує гриб цукрами, що становлять значну частку (5-20%) вуглецю, зафіксованого під час фотосинтезу.

Крім цього, мікоризна мантия відіграє важливу роль у запобіганні втратам поживних речовин, іммобілізуючи їх у своїй структурі до того, як вони будуть вимиті з кореневої зони дощами. Цікаве дослідження Simard (1997) продемонструвало, що ектомікоризні гіфи можуть з'єднувати окремі рослини, створюючи двонаправлену мережу для транспорту іонів. Зокрема, було виявлено, що поживні речовини переміщуються від рослини, що перебуває під впливом сонячного світла (з високою інтенсивністю фотосинтезу), до затіненої рослини, де фіксація CO₂ є менш ефективною.

Розвиток ектомікоризної асоціації відбувається на ранніх етапах проростання насіння. Проростання спор ектомікоризних грибів, що формуються на гіфах, які поширюються в ґрунт, залежить від хімічної сигналізації, зокрема від виділень коренів, таких як вітаміни групи В, терпеноїди, стероли та флавоноїди. Дефіцит азоту, фосфору, калію та кальцію в ґрунті, у поєднанні з достатньою інтенсивністю світла для фотосинтезу, стимулює виділення рослиною цукрів та інших сполук, що є каталізатором для встановлення симбіозу.

У родючих ґрунтах, де саджанці не відчують дефіциту поживних речовин, потреба в мікоризних грибах є мінімальною. Ектомікоризні гриби не здатні розкласти складні вуглеводи (лігнін, целюлозу) і для росту потребують простих цукрів, органічних кислот, амінокислот та вітамінів (особливо тіаміну), що робить їх менш конкурентоспроможними порівняно з сапрофітними мікроорганізмами. Багато видів ектомікоризних грибів можна культивувати в лабораторних умовах, проте деякі вимагають облігатного зв'язку з рослинними ексудатами. Важливою особливістю є те, що однодольні рослини не утворюють ектомікоризи.

Ендомікориза, що є найпоширенішим типом мікоризних асоціацій, зустрічається у переважної більшості трав'янистих рослин, включаючи нижчі судинні, такі як папороті та мохоподібні, а також у деяких дерев (ялівець, ясен, клен). Цей мутуалістичний зв'язок еволюційно давній, про що свідчать скам'янілості віком близько 400 мільйонів років, і, як припускається, саме він сприяв колонізації рослинами суші. На відміну від ектомікориз, ці гриби (близько 120 видів) не мають жорсткої специфічності до господаря і характеризуються обмеженим сапрофітним метаболізмом, що ускладнює їх культивування в лабораторних умовах. Проростання спор, що мають товсту стінку, вимагає асоціації з коренем для подальшого росту. Грибні гіфи проникають у корінь між епідермальними клітинами або через кореневі волоски, інвазуючи клітини кори без утворення мантиї чи сітки Гартіга. Всередині клітин вони формують специфічні внутрішньоклітинні структури: везикули (овальні утворення, що слугують для накопичення ліпідів, глікогену та білків) і деревоподібні розгалужені арбускули, що є основним місцем інтенсивного обміну поживними речовинами. Саме тому

ендомікоризу також називають везикулярно-арбускулярною мікоризою. Грибна біомаса може становити до 10% від сухої ваги кореня, а гіфи здатні поширюватися на кілька сантиметрів у ґрунт, де вони ефективно поглинають мінеральні іони, передаючи їх рослині в обмін на органічні сполуки. На кінці цих гіфів у ґрунтовій матриці також можуть утворюватися хламідоспори, що є стійкою формою для подальшого розмноження.

7.4. Рослини та азотфіксувальні мікроорганізми. У природі існує два основних механізми фіксації молекулярного азоту: фізико-хімічний та біологічний. Фізико-хімічна фіксація, спричинена електричними розрядами під час грози, є незначною, тоді як біологічна фіксація, здійснювана мікроорганізмами, має ключове значення для підтримки родючості ґрунтів і живлення рослин. Дефіцит біодоступного азоту в ґрунті є лімітуючим чинником для продуктивності рослин, оскільки вони асимілюють цей елемент виключно у формі мінеральних сполук: іонів амонію (NH_4^+) або нітратів (NO_3^-). Натомість, мікроорганізми мають унікальну біохімічну здатність до біологічної азотфіксації, перетворюючи газоподібний атмосферний азот (N_2) на біодоступні форми. Внесок цього процесу у забезпечення рослин азотом може сягати 60–90% від загальної потреби. Азотфіксувальні мікроорганізми (діазотрофи) класифікуються на дві основні групи: несимбіотичні та симбіотичні. Несимбіотичні форми, у свою чергу, поділяються на вільноіснуючі, які не утворюють безпосередніх асоціацій із кореневими системами рослин, та асоціативні, що колонізують кореневу зону (ризосферу) або епіфітну поверхню рослин (фітоплан).

Вільноіснуючі азотфіксатори: До цієї групи належать автотрофні ціанобактерії та гетеротрофні бактерії, такі як рід

Azotobacter. Вони фіксують N_2 незалежно від рослин-господарів, відіграючи значну роль в ініціальному етапі освоєння ґрунтів з низьким вмістом органічних речовин.

Асоціативні азотфіксатори: Ці мікроорганізми, представлені родами *Azospirillum*, *Enterobacter*, *Klebsiella* та іншими, колонізують ризосферу рослин, формуючи асоціативні зв'язки. Вони не утворюють бульбочок, але їхня активність сприяє покращенню росту рослин не тільки за рахунок фіксації N_2 , а й через синтез фітогормонів.

Симбіотичні азотфіксатори: Це високоспеціалізована група бактерій, зокрема *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium* та *Allorhizobium*. Вони формують мутуалістичний симбіоз з бобовими культурами, утворюючи кореневі бульбочки – структури, в яких забезпечується оптимальне середовище для ефективної роботи ферменту нітрогенази та інтенсивної фіксації азоту.

Усі ці групи є невід'ємними компонентами біосфери, їхня діяльність має вирішальне значення для кругообігу азоту та є об'єктом пріоритетних досліджень у рамках сталого землеробства та біотехнології.

7.4.1. Симбіотичні бактерії. Враховуючи ключову роль у живленні рослин, симбіотичні азотфіксуючі бактерії є центральним об'єктом для вивчення в контексті взаємин «рослина-мікроорганізм». На відміну від вільноіснуючих форм, ці мікроорганізми утворюють високоспеціалізовані та глибоко інтегровані асоціації з рослинами-господарями, які виражаються у формуванні анатомічних структур (кореневих бульбочок). Цей мутуалістичний симбіоз є свідченням складної еволюційної адаптації та біохімічної взаємозалежності, яка дозволяє не лише ефективно фіксувати атмосферний азот, а й безпосередньо забезпечувати ним

рослину. Таким чином, детальний аналіз симбіотичних взаємин є критично важливим для розуміння механізмів біологічної азотфіксації.

Система азотфіксації притаманна винятково прокаріотам, і в контексті симбіотичних відносин з рослинами цей процес демонструє високу специфічність між бобовими рослинами та певними штамми бактерій (табл. 7.1.). Азотфіксуючі бульбочки різних видів бобових рослин демонструють різноманітну морфологію, що проявляється у відмінностях їхньої форми, розміру та локалізації на кореневій системі (рис. 7.2., 7.3., 7.4., 7.5.).



*Рис. 7.2. Азотфіксуючі бульбочки на коренях сої Glycine
Max*

Джерело: авторське фото



Рис. 7.3. Азотфіксуючі бульбочки на коренях нуту *Cicer arietinum*

Джерело: авторське фото



Рис. 7.4. Типові ефективні бульбочки, утворені *Ensifer meliloti* (раніше *Sinorhizobium meliloti*) на коренях люцерни *Medicago sativa*)

Джерело: Štrbanović, R., Stanisavljević, R., Đukanović L., Dobrivoj P., Marković, J., Gavrilović V., Dolovac N. (2017).

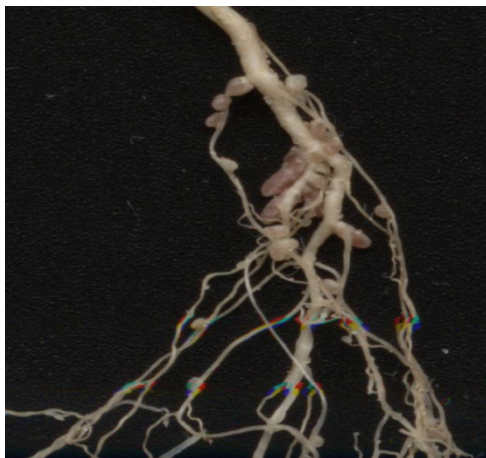


*Рис. 7.5. Азотфіксувальні ульбочки на коренях люцерни
Medicago sativa*

Джерело: авторське фото

Ця взаємодія, де бактерії колонізують кореневі волоски або корені рослин, є взаємовигідною (мутуалістичною). Рослина забезпечує бактерії джерелом вуглецю та енергією, необхідними для їхнього росту, тоді як бактерії фіксують атмосферний азот, перетворюючи його на амінокислоти, які є критично важливими для розвитку рослини.

Бульбочкові бактерії. Історія дослідження корневих асоціацій, зокрема, симбіозу між бобовими рослинами та азотфіксуючими бактеріями, є однією з основоположних в мікробній екології (рис. 7.6.). Вже в кінці XVII століття Марчелло Мальпігі візуалізував і задокументував наявність бульбочок на коренях бобових, що стало першим спостереженням цього унікального феномену. Однак, лише у 1888 році Мартінус Бейєрінк здійснив революційне відкриття, виділивши з цих структур бактерії та продемонструвавши їхню здатність до фіксації атмосферного азоту в умовах симбіозу з

рослинами. Ці бактерії, що отримали загальну назву ризобії, наразі класифікуються в чотири роди.

Таблиця 7.1.

Бактерії симбіонти бобових рослин

РОСЛИНА	Бактерія-симбіонт
Соя	<i>Bradyrhizobium japonicum</i>
Горох	<i>Rhizobium leguminosarum</i>
Люпин	<i>Bradyrhizobium sp.</i>
Нут	<i>Mesorhizobium ciceri</i>
Сочевиця	<i>Rhizobium leguminosarum</i>
Квасоля	<i>Rhizobium phaseoli</i>
Люцерна	<i>Sinorhizobium meliloti (Ensifer meliloti)</i>
Конюшина	<i>Rhizobium trifolii</i>
Козлятник	<i>Rhizobium galegae</i>
Лядвенець	<i>Mezorhizobium loti</i>
Еспарцет	<i>Rhizobium simplex</i>

Процес формування кореневих бульбочок вимагає від бактерій не лише здатності конкурувати в ризосфері, але й встановлювати складні та специфічні симбіотичні відносини з кореневою системою рослини-господаря. Одним з ключових аспектів, що забезпечує успішну взаємодію, є ефективне живлення бактерій залізом, що досягається за рахунок синтезу спеціальних хелатуючих агентів – сидерофорів.

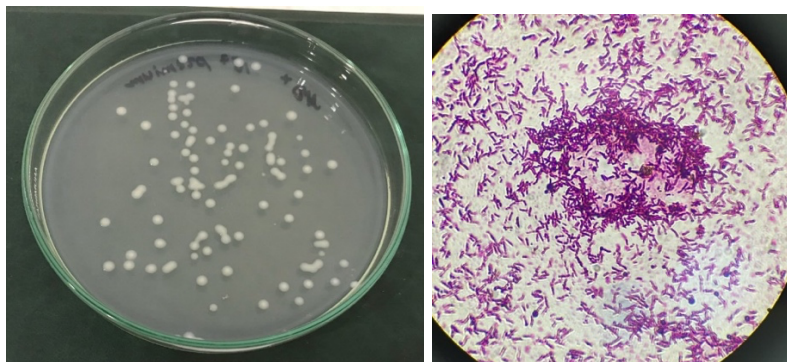


Рис. 7.6. Колонії Bradyrhizobium japonicum на твердому поживному середовищі YMA та під мікроскопом (забарвлення фуксином Циля; Об.×100, Ок.×10)

Джерело: авторське фото

Формування бульбочки є результатом складної диференціації тканин кореня, яка включає низку етапів: від інфікування кореневих волосків до утворення повноцінної азотфіксуючої бульбочки.

Формування азотфіксуючих корневих бульбочок — це складний, багатоступеневий процес, що починається з хімічної комунікації між рослиною та бактерією:

1. *Виділення специфічних хімічних речовин.* Корінь бобової рослини синтезує та екскретує в ризосферу специфічні флавоноїди. Ці молекули виступають як хемоаттрактанти, що приваблюють і стимулюють ріст ризобій.

2. *Активація бактеріальних генів.* У присутності флавоноїдів відбувається індукція транскрипції *nod*-генів у геномі ризобій, що призводить до синтезу ліпохітинових олігосахаридів, відомих як *Nod*-фактори.

3. *Розпізнавання та активація кореня.* Рослина розпізнає унікальну хімічну структуру *Nod*-факторів за

допомогою рецепторних кіназ на поверхні кореневих волосків.

Це розпізнавання активує кореневі волоски, змінюючи їхню форму, і є ключовим механізмом специфічності взаємодії «господар-симбіонт».

4. *Колонізація.* Бактерії прикріплюються до поверхні кореневих волосків і починають процес інвазії.

5. *Формування інфекційної нитки.* Ризобії, захищені ліпополісахаридною капсулою, долають захисні механізми рослини та проникають усередину кореня, утворюючи структуру, відому як інфекційна нитка. Ця нитка слугує каналом для подальшого поширення бактерій у корінь.

6. *Виділення фітогормонів.* Процес утворення бульбочок продовжується стимуляцією клітинного поділу кореня за допомогою фітогормонів, що синтезуються бактеріями. Це призводить до швидкого розростання кореневої тканини і формування бульбочки.

7. *Утворення бактероїдів.* Після формування бульбочки мікроорганізми всередині неї проходять морфологічну та фізіологічну адаптацію до середовища з низьким парціальним тиском кисню та низьким рівнем азоту. Наслідком цієї адаптації є диференціація бактеріальних клітин у бактероїди – спеціалізовані клітинні форми (округлої або Y-подібної конфігурації), які є основним біохімічним центром, відповідальним за азотфіксуючу активність.

Як було зазначено, азотфіксуюча активність у кореневих бульбочках відбувається завдяки бактероїдам – спеціалізованим клітинам ризобій, що містяться в симбіосомах. Оскільки фермент нітрогеназа, який каталізує фіксацію азоту, є високочутливим до кисню, бульбочки синтезують специфічний білок лег-гемоглобін. Він ефективно знижує концентрацію вільного O₂ до рівня, що дозволяє

ферменту активно функціонувати. Кінцевим продуктом фіксації азоту є глутамін, який транспортується до вегетативних тканин рослини для синтезу білків.

Процес формування кореневих бульбочок на бобових рослинах є високорегульованим і залежить від концентрації доступного азоту в ґрунті. За надлишку мінерального азоту утворення бульбочок інгібується, що пояснюється необхідністю рослини балансувати між отриманням азоту та високими енергетичними витратами (фотосинтатами) на підтримку симбіотичного апарату.

Мутуалістичний симбіоз із ризобіями – це висококонтрольована система, де бактерії фіксують атмосферний азот, перетворюючи його на іони амонію, а рослина інвестує у відповідь значні ресурси. Для оптимізації цього процесу рослини використовують складні системи регуляції, що базуються на позитивному та негативному зворотньому зв'язку. Це дозволяє контролювати кількість бульбочок у відповідь на інфекцію ризобіями та наявність поживних сполук у ґрунті.

Важливо зазначити, що ініціація та розвиток бульбочок суворо контролюються рослиною через механізми, які мають спільні риси з реакціями на фітопатогенні бактерії, включаючи синтез етилену та фенолів. Однак, у цьому випадку, ці механізми не інактивують мікроорганізм, а регулюють його розмноження. Отже, при високій концентрації азотних сполук у ґрунті спрацьовує *механізм азотного зондування*, що діє локально у коренях, дозволяючи рослині мінімізувати витрати на формування бульбочок. Це пояснює, чому внесення великих доз азотних добрив запобігає утворенню бульбочок, навіть за умови наявності якісного біопрепарату. Таким чином, взаємодія є багатоступеневим процесом, що викликає глибокі фізіологічні та метаболічні зміни в обох симбіонтах.

Загалом, взаємини між бульбочковими бактеріями та бобовими рослинами є класичним прикладом мутуалізму – типу симбіозу, де обидва організми отримують взаємну вигоду. Рослина забезпечується біологічно фіксованим азотом, тоді як бактерії отримують від рослини вуглеводи та мінеральні солі. Крім безпосередньої фіксації азоту, деякі штами ризобій також продукують фізіологічно активні речовини, що стимулюють ріст рослин. До таких речовин належать індол-3-оцтова кислота (ІОК), цитокиніни, гібереліни, рибофлавін і Nod-фактори, які, окрім сигнальної функції, можуть впливати на розвиток рослини. Таким чином, симбіоз з ризобіями надає рослинам множинні переваги, що виходять за рамки забезпечення азотом, і включають синтез різноманітних метаболітів та ферментів, що сприяють загальному росту та розвитку.

Взаємодія між ризобіями та бобовими рослинами характеризується дуже високим рівнем специфічності. Однак, існує гіпотеза про можливість формування бульбочок на кількох видах бобових деякими штамами ґрунтових ризобій. Це може бути обумовлено горизонтальним переносом Nod-факторів, які відіграють ключову роль у розпізнаванні «господар-симбіонт», між різними видами бактерій.

Окрім бобових, кореневі бульбочки, що фіксують азот, можуть формуватися і на деяких небобових рослинах, зокрема на вільсі, де їх утворюють актиноміцети роду *Frankia*. Ці структури також є центрами активної азотфіксації.

На інших рослинах можна виявити різні мікроорганізми, які утворюють подібні структури, проте природа цих симбіозів та механізми їхньої регуляції ще недостатньо вивчені. Зокрема, у тропічному кліматі на коренях деяких рослин формують бульбочки бактерії роду *Phyllobacterium*. Зовнішньо філобактерії схожі на ризобії, однак особливості

їхньої взаємодії з рослинами-господарями наразі мало досліджені.

7.4.2. Асоціативне азотфіксування. В угрупованнях небобових рослин також спостерігається асоціативна азотфіксація – процес споживання молекулярного азоту, що властивий багатьом грам-позитивним і грам-негативним мікроорганізмам. До 75% ґрунтової мікробіоти мають здатність до цього, причому склад спільнот бактерій-ендофітів є специфічним для кожного виду рослин. На відміну від симбіозу з бульбочковими мікроорганізмами, при взаємодії з асоціативними азотфіксаторами (представники родів *Achromobacter*, *Agrobacterium*, *Azotobacter*, *Azospirillum* та інші) на коренях рослин відсутні виражені морфологічні структури (рис. 7.9.)

Дослідники припускають, що асоціативні діазотрофи можуть мігрувати з кореневої зони до внутрішніх тканин стебла, листя та навіть насіння, що є основою гіпотези про існування еволюційного механізму відбору мікроорганізмів, які передаються майбутнім поколінням. Цей феномен свідчить про глибоку інтеграцію рослини з мікробіотою, що дозволяє забезпечувати стабільне постачання азоту навіть у мінливих умовах. Особливий інтерес викликають асоціативні азотфіксатори, зокрема представники роду *Azospirillum*, які є важливим джерелом біологічного азоту.

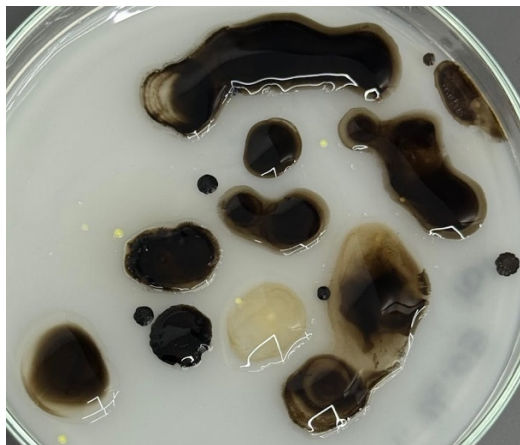


Рис. 7.9. Бактерії роду Azotobacter chroococcum на твердому поживному середовищі Ешбі

Джерело: авторське фото

Їхня діяльність значно поліпшує азотне живлення рослин, сприяючи підвищенню вмісту білка в урожаї. Крім того, асоціативні взаємодії з азоспірилами стимулюють синтез фітогормонів та підвищують імунітет рослин, роблячи їх більш стійкими до фітопатогенів. Інтенсивність асоціативної азотфіксації безпосередньо залежить від фотосинтетичної активності рослини: у помірному кліматі в угрупованнях лугових і зернових злаків за вегетаційний період може фіксуватися до 30-40 кг/га азоту, тоді як у ґрунті без рослин цей показник значно нижчий. Загальна кількість фіксованого азоту є високо варіабельною і залежить від виду рослини, сорту, типу ґрунту та агротехнічних умов.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. Які ви знаєте типи взаємодії мікроорганізмів та рослин.

2. Що таке епіфітна мікрофлора?
 3. Які мікроорганізми відносяться до ризосферних мікроорганізмів?
 4. Які існують форми мікоризи?
- Чим відрізняються симбіотичні азотфіксатори від асоціативних?
5. Для чого існує механізм азотного зондування у бобових рослин?

РОЗДІЛ 8. ВЗАЄМОВІДНОСИНИ МІКРООРГАНІЗМІВ І ТВАРИН

Взаємовідносини між мікроорганізмами та тваринами є складним і багатогранним явищем, що охоплює весь спектр симбіотичних взаємодій – від мутуалізму до паразитизму. Ці взаємовідносини формують основи здоров'я, розвитку та еволюції тварин, відіграючи критичну роль у фізіології та екології. Мікроорганізми, що населяють організми тварин (так званий мікробіом), є невід'ємною частиною їхнього метаболізму, впливаючи на травлення, імунну відповідь та загальну гомеостатичну регуляцію.

8.1. Мікроорганізми симбіонти безхребетних.

Симбіотичні відносини між мікроорганізмами та найпростішими є повсюдним явищем, де мікроорганізми, як правило, існують як ендобіонти всередині клітин найпростіших. Функції цих симбіонтів різноманітні: вони можуть синтезувати ферменти та ростові речовини, необхідні для метаболізму господаря, як це спостерігається в амеб (*Amoeba*) та інфузорій (*Paramecium*). Особливим випадком є метаногенні бактерії, які часто зустрічаються в клітинах прісноводних та морських найпростіших. Ці бактерії, асоційовані з гідрогеносомами та використовують продукти метаболізму господаря (водень, CO₂, ацетат) для утворення метану, слугуючи кінцевими акцепторами електронів, що забезпечує енергетичну ефективність метаболізму найпростіших.

Симбіотичні асоціації також виявлені у складніших організмів, зокрема у черв'яків, молюсків та морських губок. У глибоководних безхребетних поширений симбіоз з

автотрофними бактеріями, що окислюють сірководень, які еволюційно близькі до кишкових бактерій і псевдомонад. Морські губки, у свою чергу, часто містять ціанобактерії, які розвиваються в освітлених зонах і забезпечують губки продуктами фотосинтезу та фіксації азоту.

Взаємодія безхребетних ґрунтових тварин з мікробіотою є двосторонньою. Безхребетні, такі як дощові черв'яки, активно впливають на фізико-хімічні властивості ґрунту: вони подрібнюють органічну речовину, перемішують її з мінеральною частиною та сприяють аерації, що стимулює аеробні мікробіологічні процеси. Водночас, мікроорганізми є джерелом живлення для безхребетних, які можуть поїдати їх вибірково.

Подальша доля мікроорганізмів, поглинутих тваринами, залежить від наявності ферментів у травній системі безхребетних. Якщо такі ферменти відсутні, мікроорганізми можуть зберігати життєздатність, а іноді й інтенсивно розмножуватися в кишківнику, як це спостерігається у *Streptomyces* і *Corinebacterium* у дощового черв'яка (*Eisenia foetida*). Деякі мікроорганізми, наприклад, псевдомонади, здатні швидко розмножуватися в кишківнику безхребетних, що дозволяє їм підтримувати стабільну чисельність популяції за відсутності сприятливих умов у навколишньому середовищі. Таким чином, взаємодія між безхребетними та мікроорганізмами є ключовим фактором, що впливає на динаміку та структуру ґрунтових мікробних спільнот.

Мешкаючи в акваторіях, мікроорганізми є важливим джерелом живлення для багатьох водних безхребетних. У водних екосистемах, на відміну від ґрунтових, поїдання бактерій безхребетними є ключовим фактором, що впливає на чисельність бактеріальних популяцій. У членистоногих

(комахи) бактерії-симбіонти часто розташовані в спеціалізованих органах – *міцетомах*, або в окремих клітинах – *міцетоцитах*. Ці симбіотичні відносини є спадковими, передаючись потомству через яйця або, рідше, через сперму. Так, у тарганових симбіонти забезпечують хазяїна необхідними ферментами азотного обміну, що особливо важливо для личинок, а також постачають вітаміни групи В та інші біологічно активні сполуки, які визначають життєздатність яєць. Взаємодія між симбіонтами та хазяїном є високорегульованою: гормони комах контролюють активність бактерій. Унікальним прикладом є терміти, у кишечнику яких мешкають мікроорганізми, що перетравлюють клітковину. Життєвий цикл цих симбіонтів точно скоординовано з життєдіяльністю термітів, що дозволяє їм виживати під час линьки, коли викидається вистилка кишечника. Ще тісніші взаємозв'язки можуть виникати у формі метаболічних альянсів, де мікроорганізми функціонують поза тілом господаря. Яскравим прикладом є тропічні мурашки, які вирощують гриби на субстраті з листя. У цій монокультурі мурашки забезпечують гриби необхідними ферментами (наприклад, протеолітичними) через свої виділення, що дозволяє ефективно розкласти білки, яких бракує грибам. Це приклад інтеграції вуглецевого та азотного обміну двох організмів, що забезпечує стабільність їхнього співіснування.

Симбіотичні мікроорганізми безхребетних тварин відіграють ключову роль у їхній фізіології та еволюції, часто утворюючи високоінтегровані системи. Ці взаємодії можна деталізувати на конкретних прикладах:

Симбіоз для перетравлення. Терміти: Кишківник термітів є унікальною екосистемою, де бактерії та найпростіші джгутикові є obligatними симбіонтами. Найпростіші (наприклад, з роду *Trichonympha*) містять у собі

ендосимбіотичні бактерії, що продукують фермент целюлазу. Цей фермент необхідний для гідролізу клітковини — основного компонента раціону термітів. Без цих мікроорганізмів терміти не можуть засвоювати деревину, що робить цей симбіоз критично важливим для їхнього виживання.

Нутритивний симбіоз. Попелиці: Ці комахи харчуються рослинним соком, який бідний на незамінні амінокислоти. Цей дефіцит компенсує їхній первинний ендосимбіонт — бактерія *Buchnera aphidicola*. Ця бактерія мешкає в спеціалізованих клітинах (бактеріоцитах) і забезпечує попелиць усіма необхідними амінокислотами. За тисячоліття спільної еволюції геном *Buchnera* спростився, втративши гени, які стали непотрібними, що робить її повністю залежною від хазяїна.

Захисний симбіоз. Корали: У тканинах коралів мешкають симбіотичні одноклітинні водорості – зооксанти (з роду *Symbiodinium*). Ці фотосинтезуючі мікроорганізми забезпечують корали енергією у вигляді вуглеводів, а також допомагають у формуванні коралового скелета. У свою чергу, корали захищають водорості та забезпечують їх доступом до сонячного світла і поживних речовин. Зникнення зооксантел через стрес (підвищення температури) призводить до так званого знебарвлення коралів.

Механізми передачі симбіонтів. Передача симбіонтів між поколіннями відбувається двома основними шляхами: 1. Вертикальна (спадкова) передача. Симбіонти передаються безпосередньо від батьків до потомства. Це може відбуватися під час формування яйцеклітини, коли мікроорганізми інкорпорується в цитоплазму, або через спеціалізовані клітини (міцетоцити), що є частиною ембріона. 2. Горизонтальна передача. Потомство отримує симбіонтів із

навколишнього середовища, наприклад, через їжу або контакт із іншими особинами. Прикладом цього є терміти, які повторно інфікуються, поїдаючи виділення інших термітів.

Ці приклади ілюструють, що симбіоз з мікроорганізмами є критичним для адаптації та виживання безхребетних тварин у різноманітних екологічних нішах.

Описані взаємини наприклад між мікроорганізмами та морськими безхребетними тваринами можна класифікувати за їхніми функціональними особливостями, що відображає адаптаційні стратегії для виживання в різних екологічних нішах. Так можна виокремити такі функціональні типи морського симбіозу з мікроорганізмами: 1. Фотосинтетичний симбіоз. Цей тип характерний для коралів, актиній та інших безхребетних, які формують асоціації з фотосинтезуючими мікроорганізмами, такими як зооксанти (*Symbiodinium*). Вони забезпечують хазяїв поживними речовинами, що є основою енергетичного балансу коралових рифів. 2. Хемосинтетичний симбіоз. Поширений у глибоководних тварин, наприклад, трубчастих черв'яків (*Riftia pachyptila*). У повній відсутності сонячного світла їхні симбіотичні хемоавтотрофні бактерії окислюють сірководень, виробляючи органічні речовини, які є єдиним джерелом живлення для хазяїна. 3. Симбіоз для біолюмінесценції. Деякі морські організми, як-от глибоководні кальмари (*Euprymna scolopes*), використовують симбіотичні бактерії (*Vibrio*) для випромінювання світла. Ця функція допомагає їм уникнути хижаків, спілкуватися та приваблювати здобич. 4. Симбіоз для травлення. Багато морських тварин, включаючи молюсків і морських огірків, мають у травному тракті мікроорганізми, які допомагають у розщепленні складних полімерів (наприклад, целюлози та хітину), що є незасвоюваними для ферментів хазяїна.

Ці різноманітні функціональні типи симбіозу є ключовими адаптаційними механізмами, що дозволяють морським тваринам виживати в екстремальних умовах і ефективно використовувати обмежені ресурси.

8.2. Мікроорганізми та хребетні тварини. Взаємодія мікроорганізмів і хребетних тварин є фундаментальним аспектом їхньої біології та екології. Організм хребетних надає численні екологічні ніші, які колонізують різноманітні мікробні спільноти, формуючи їх *мікробіом*. Цей симбіотичний зв'язок є багатограним і відіграє вирішальну роль у фізіології та еволюції обох партнерів, впливаючи на травлення, імунну систему та гомеостаз. Вивчення цих взаємовідносин має ключове значення для розуміння здоров'я та виживання макроорганізму.

Мікроорганізми – симбіонти морських тварин. Морські екосистеми є ареною для надзвичайно різноманітних симбіотичних відносин між мікроорганізмами та тваринами. Ці асоціації відіграють критичну роль у виживанні, живленні та адаптації господарів. Мікроорганізми є облігатними компонентами мікробіому морських і прісноводних риб, утворюючи з ними різноманітні симбіотичні взаємини. Зокрема, у деяких морських риб існують бактерії-біолюмінесценти, які, крім здатності до випромінювання світла, можуть продукувати ферменти для розщеплення *хітину* – полімеру, що не засвоюється ферментними системами хазяїна. Таким чином, ці бактерії сприяють підвищенню ефективності травлення. Унікальність цього симбіозу полягає в тому, що після виділення з фекаліями, мікроорганізми завдяки біолюмінесценції можуть знову потрапляти до травного тракту риб, відновлюючи свою екологічну нішу. Крім цього, бактерії-біолюмінесценти

формують високоспеціалізовані симбіотичні системи, не пов'язані з травленням. У деяких глибоководних риб та головоногих молюсків вони мешкають у спеціалізованих органах, що світяться – **фотофорах** (бактеріофотофорах). Ці структури є порожнистими органами ектодермального походження, з'єднаними з навколишнім середовищем протоками. Через ці протоки відбувається первинна інокуляція бактерій, а також видалення продуктів їхнього метаболізму та відмерлих клітин. Функціональна тканина фотофорів, організована у крипти, демонструє структурну конвергенцію з кишковими залозами, що свідчить про глибоку фізіологічну адаптацію хазяїна до симбіотичної взаємодії.

Крипти фотофорів, розділені щілинами, вистелені епітелієм, який демонструє високу секреторну активність. Секреторні продукти хазяїна, що виділяються в порожнину фотофора, забезпечують життєдіяльність симбіотичних бактерій. Сама порожнина заселена бактеріями, що світяться, в надзвичайно високій концентрації (до 10^9 – 10^{11} клітин/мл).

Біоломінесценція відбувається внаслідок метаболізму бактерій, при цьому необхідною умовою є наявність молекулярного кисню, який надходить із кровоносної системи риби. Змінюючи тонус судин, риба може регулювати інтенсивність світіння, що є прикладом тонкої фізіологічної регуляції симбіотичної взаємодії. Припускається, що біоломінесценція використовується рибами для маскування, приваблення здобичі, комунікації та освітлення найближчого простору. Важливо, що в одному організмі риби зазвичай розвивається лише один специфічний вид бактерій з роду *Photobacterium*.

Взаємини між мікроорганізмами та хребетними морськими тваринами також можна класифікувати за їхніми

функціональними особливостями. Хоча деякі типи симбіозу, що характерні для безхребетних, не зустрічаються у риб, існують унікальні та високоспеціалізовані форми взаємодії. 1. *Симбіоз для біолюмінесценції*. Цей тип симбіозу є найбільш виразним у глибоководних риб. Наприклад, риби-вудильники та риби-ліхтарі мають спеціалізовані світлові органи – фотофори, які населяють біолюмінесцентні бактерії (*Vibrio fischeri*, *Photobacterium*). Риби використовують світло для маскування (контр-освітлення), приваблення здобичі та внутрішньовидової комунікації. 2. *Симбіоз для травлення*. Подібно до наземних ссавців, риби мають складний мікробіом кишечника, який допомагає у перетравленні їжі. Зокрема, у риб, що харчуються панцирними безхребетними, бактерії здатні виробляти ферменти, що розщеплюють хітин, який не може бути засвоєний власними ферментами хазяїна. Мікрофлора також відіграє роль у розкладанні інших складних органічних полімерів і синтезі вітамінів. 3. *Симбіоз для детоксикації*. Деякі види морських риб, що мешкають у забруднених середовищах, можуть мати симбіотичні мікроорганізми, які допомагають у деградації токсичних сполук, що потрапляють в організм риби. 4. *Відсутність фотосинтетичного та хемосинтетичного симбіозу*. На відміну від безхребетних, таких як корали чи трубчасті черв'яки, хребетні морські тварини не формують прямих фотосинтетичних чи хемосинтетичних симбіозів, оскільки вони, як правило, є консументами, а не первинними продуцентами, і їхня енергетична залежність від мікробів має іншу природу.

Мікробіота ссавців. Існування хребетних тварин у природних умовах нерозривно пов'язане з їхнім мікробіомом – сукупністю мікроорганізмів, що колонізують організм хазяїна. Хоча експериментально можна отримати

гнотобіотів – тварин, вирощених у стерильних умовах без мікробів – вони демонструють недорозвинену імунну систему та підвищену чутливість до умовно-патогенних мікроорганізмів, які є безпечними для звичайних тварин. Це підтверджує критичну роль *нормальної мікрофлори (аутофлори)* у формуванні імунітету та підтримці фізіологічного гомеостазу. Особливо важливе значення має кишкова мікрофлора, яка забезпечує антагоністичні властивості щодо збудників, бере участь у синтезі вітамінів та ферментів, а також стимулює імунну систему.

Характер взаємодії між мікроорганізмами та хребетними тваринами визначається особливостями харчування хазяїна. Хижі тварини – у їхньому травному тракті, де їжа має високу поживну цінність, відносини з мікроорганізмами є конкурентними. Хазяїн обмежує розвиток мікробів за допомогою секреції кислоти та дії травних ферментів, забезпечуючи максимальне засвоєння поживних речовин. Травоїдні тварини – цей тип взаємодії є прикладом ефективного мутуалізму. Перетравлення целюлози, яка є основним компонентом їхнього раціону, відбувається завдяки мікроорганізмам, що населяють травний тракт. Тварини отримують енергію не лише з продуктів деградації целюлози (наприклад, летких жирних кислот), а й асимілюючи самі мікробні клітини як джерело білка.

Найбільш досконалий приклад мутуалістичного симбіозу спостерігається у жуйних тварин, де багатокамерний шлунок, зокрема рубець, слугує як ферментаційна камера. Тривала затримка їжі в рубці дозволяє мікроорганізмам ефективно руйнувати рослинні волокна, що робить енергію, недоступну для тварин, біодоступною. Попри те, що мікроорганізми споживають значну частину рослинного білка, такий симбіоз є критично важливим, оскільки забезпечує

жуйних основною часткою енергії, необхідною для існування. Таким чином, мікроорганізми отримують стабільне поживне середовище, а хазяїн — можливість існувати на раціоні, який без їхньої допомоги був би незасвоєваним. Організм хребетних є складним мікробіоценозом, де найбільш активна життєдіяльність мікроорганізмів спостерігається в дистальних відділах травного тракту, зокрема у прямій кишці. Тут домінують анаеробні бактерії, які здійснюють процеси бродіння, продукуючи коротколанцюгові жирні кислоти, такі як оцтова, пропіонова та масляна. Ці кислоти не лише слугують джерелом енергії для хазяїна, але й мають бактерицидні властивості, що допомагають регулювати склад мікробіоти.

На склад і функціонування кишкової мікрофлори впливають численні фактори. Накопичення жовчних кислот, а також оцтової і масляної кислот, інгібує ріст багатьох бактерій, сприяючи адаптації та спеціалізації мікробів. Цінна з біохімічної точки зору мікробна біомаса, що виноситься з організму, пояснює феномен *копрофагії* у деяких тварин.

Кишкова мікрофлора різних видів тварин має специфічні особливості. Наприклад, у ссавців часто зустрічаються целюлозолітичні бактерії родів *Bacteroides* та *Ruminococcus*, а також види *Eubacterium*, які здатні розщеплювати не лише клітковину, а й білкові субстрати. У людини нормальна кишкова мікрофлора (близько 60 видів) складається переважно з неспороутворюючих анаеробів, серед яких домінують біфідобактерії (*Bifidobacterium*). Ці мікроорганізми сприятливо впливають на організм хазяїна, синтезуючи вітаміни та антибіотики, що забезпечують захист від патогенів. Серед аеробної мікрофлори найбільш характерними є стрептококи та кишкова паличка (*E. coli*), кількість якої у фекаліях може досягати до 10^8 кл./г.

Нормальна мікрофлора (або аутофлора) хребетних тварин і людини є невід’ємною частиною їхніх захисних систем, колонізуючи слизові оболонки ротової порожнини, дихальних шляхів та шкіру. Склад і щільність мікробіоми шкіри є гетерогенними: найвищі концентрації мікроорганізмів спостерігаються на зволжених та волосистих ділянках. Наприклад, у пахвовій западині їхня чисельність сягає 10^5 – 10^6 кл./см², тоді як на спині – лише кілька сотень. Переважно мікрофлора шкіри представлена грам-позитивними мікроорганізмами, такими як *Staphylococcus*, *Micrococcus*, *Corinebacterium*, *Propionibacterium* та *Brevibacterium*. Коринебактерії становлять до 70% мікробного угруповання шкіри, і продукти їхнього метаболізму відповідають за специфічний запах поту. На шкірі ніг, у свою чергу, домінують бревібактерії, які утворюють сірковмісний газ метантіол, що має характерний специфічний запах. Мікрофлора організму є відносно стабільною, але її склад може змінюватися під впливом таких факторів, як вік, харчування, пора року та географічне розташування. Будь-які зміни в організмі хазяїна, спричинені стресом, переохолодженням, радіаційним ураженням або впливом хімічних речовин (наприклад, хлору у питній воді), можуть порушити стабільну рівновагу між окремими групами мікроорганізмів, призводячи до стану, відомого як дисбіоз. Однією з ключових причин дисбіозу є широке використання антибіотиків, які порушують біологічну рівновагу, селекціонуючи антибіотикостійкі мікробні популяції. Наслідком порушення нормальної мікрофлори є розлади в роботі організму, оскільки відсутність певних мікробів може залишати поверхневі рецептори слизових оболонок незахищеними, що створює сприятливі умови для колонізації та розмноження патогенних мікроорганізмів.

Стресові чинники можуть призводити до значних змін у мікробіомі, впливаючи на стан здоров'я. Зокрема, у людини психоемоційний стрес може активувати протеази, які руйнують білкові компоненти на поверхні епітелію глотки. Це створює сприятливі умови для адгезії та колонізації таким відомим умовно-патогенним мікроорганізмом, як *P. aeruginosa*, що витісняє представників нормальної мікрофлори і в подальшому може спричиняти ураження легень. Багато мікроорганізмів, які є нешкідливими в одній екологічній ніші, можуть стати патогенними при потраплянні в іншу частину організму. Наприклад, *Staphylococcus aureus* – поширений резидент шкіри – за певних умов може спричиняти гнійничкові захворювання (рис. 8.1.). Аналогічно, представники фекальної мікрофлори при проникненні в сечостатеву систему можуть викликати запалення. Цей принцип також спостерігається у тварин. Наприклад, анаеробна бактерія *Fusobacterium necrophorum*, що є частиною нормальної мікрофлори рубця жуйних, може стати патогенною, якщо цілісність стінки рубця порушується (наприклад, через надмірне нагромадження кислот). У такому випадку мікроорганізми проникають у печінку, спричиняючи некротичні запалення. Проникнення представників нормальної мікрофлори в невласливі для них ділянки особливо часто відбувається при ослабленні імунної системи внаслідок хронічних захворювань, опіків або травм.

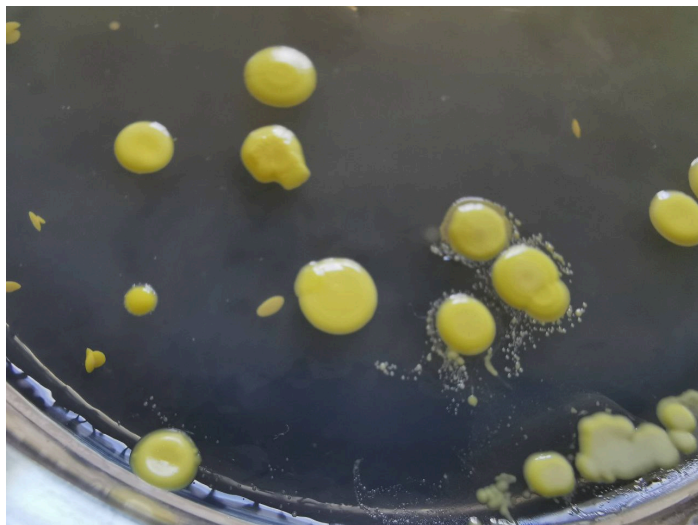


Рис. 8.1. Колонії бактерії Staphylococcus aureus
Джерело: авторське фото

Симбіотичні відносини між мікроорганізмами та ссавцями є складним та динамічним явищем, що має вирішальне значення для здоров'я і виживання обох організмів. Мікробіота, особливо кишкова, є невід'ємною частиною фізіологічних процесів, впливаючи на травлення, метаболізм, імунну систему та навіть поведінку хазяїна. Вона не лише допомагає в перетравленні важкозасвоюваних речовин, але й захищає організм від патогенів, синтезує вітаміни та модулює імунну відповідь.

Однак ця рівновага є крихкою і може бути порушена такими факторами, як стрес, неправильне харчування або вживання антибіотиків, що призводить до дисбіозу. Розуміння цих взаємодій є ключовим для подальшого розвитку медицини, ветеринарії та біології, оскільки воно відкриває

нові можливості для підтримки здоров'я ссавців і лікування захворювань, пов'язаних з порушеннями мікробіоми.

8.3. Фактори патогенності мікроорганізмів.

Патогенність мікроорганізму – це його потенційна здатність викликати специфічне захворювання в макроорганізмі, що є генетично закріпленою видовою ознакою. Серед мікроорганізмів розрізняють облігатні патогени, які існують виключно як паразити (наприклад, *Treponema pallidum* – збудник сифілісу), та умовно-патогенні, які можуть переходити до паразитизму за сприятливих умов, особливо при ослабленні імунної системи хазяїна. Патогенність визначається комплексом властивостей, які називають факторами патогенності: інфекційністю (здатністю викликати інфекційний процес), інвазивністю (здатністю проникати в тканини хазяїна) та токсичністю (здатністю виробляти токсини). Для інвазії мікроорганізми використовують різноманітні механізми: капсульна речовина та поверхневі білки для захисту від фагоцитозу, а також ферменти, такі як гіалуронідаза та нейрамінідаза, для руйнування тканинних бар'єрів. Інвазивні ферменти часто мають аналогії у сапрофітів, що підкреслює розмитість межі між цими екологічними групами. Захист від імунної системи забезпечується поверхневими структурами бактерій, а також синтезом ферментів, що руйнують антитіла, наприклад, IgA-специфічних протеаз.

Третьою групою факторів патогенності є токсичність (токсигенність) мікроорганізмів, тобто їхня здатність втручатися в метаболічні процеси хазяїна за допомогою токсичних продуктів — екзо- та ендотоксинів. До найбільш ефективних і високоспеціалізованих білкових токсинів належать токсини ботулізму, холери та дифтерії. Іншими

факторами патогенності є адгезини, які забезпечують прикріплення мікроорганізмів до клітин хазяїна, а також структури, що імітують його макромолекули (явище імунологічної мімікрії), що дозволяє уникнути імунної відповіді. Кожен з цих факторів є відносно самостійним і може змінюватися незалежно від інших. Однак, потенціал мікроорганізму спричинити захворювання залежить не лише від його патогенних властивостей, а й від сприйнятливості та захисних механізмів самого макроорганізму.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. Дайте визначення поняття «мікробіом» та поясніть його роль у фізіології та імунній системі ссавців.
2. Охарактеризуйте основні функціональні типи симбіозу, що спостерігаються у морських безхребетних і хребетних тварин, та наведіть по одному прикладу для кожного типу.
3. Чим відрізняються «облігатні патогени» від «умовно-патогенних мікроорганізмів»?
4. Поясніть, що таке дисбіоз, та назвіть ключові фактори, які можуть спричинити його виникнення.
5. Охарактеризуйте основні фактори патогенності мікроорганізмів (інфекційність, інвазивність, токсичність) та наведіть приклади механізмів, які їх забезпечують.
6. Поясніть, як мікробіом рубця жуйних тварин дозволяє їм ефективно перетравлювати целюлозу. Які групи мікроорганізмів беруть у цьому участь?
7. Опишіть, як біolumінесцентні бактерії, що населяють фотофори глибоководних риб, сприяють їхньому виживанню.

8. Яку роль відіграє мікрофлора шкіри людини у формуванні її специфічного запаху? Наведіть приклади бактерій.
9. Поясніть, чому деякі мікроорганізми, які є частиною нормальної мікрофлори, можуть стати патогенними.
10. Які основні фактори патогенності у мікроорганізмів?

РОЗДІЛ 9. Внесок мікроорганізмів у кругообіг елементів

Біогеохімічні цикли є ключовим аспектом функціонування екосистем, і мікроорганізми відіграють у них вирішальну роль. Розглядаючи ці цикли, можна оцінити складну взаємодію між біологічними системами та кругообігом хімічних елементів у атмосферному, наземному та водному середовищах. Швидкість кругообігу поживних речовин значно варіюється залежно від умов. Завдяки своєму різноманітному метаболізму мікроорганізми мають глибокий вплив на хімічний склад навколишнього середовища, зокрема на елементи, необхідні для біосинтезу клітинних біополімерів, таких як водень, кисень, вуглець, азот, фосфор і сірка (рис. 9.1.).

Колективна активність мікроорганізмів стимулює циркуляцію елементів завдяки окисно-відновлювальним реакціям. Важливість таких елементів, як водень, кисень, вуглець, азот, фосфор та сірка в клітинах водоростей та бактерій відображається в кількості, що міститься їх біомасі, так як ці елементи є основними структурними компонентами живих організмів і визначають їхній хімічний склад (табл. 9.1.). Мікроорганізми засвоюють ці елементи з навколишнього середовища для утворення органічних молекул, а після їхньої загибелі – вивільняють назад. Цей процес є одним із компонентів кругообігу поживних речовин. Однак мікроорганізми також мають унікальну здатність поєднувати метаболізм неорганічних сполук (азоту та сірки) з виробництвом енергії.



Рис. 9.1. Мікробні взаємодії з різними біогеохімічними циклами

Джерело: авторська адаптація

Гетеротрофи отримують енергію з органічних сполук, тоді як хемолітотрофи використовують неорганічні сполуки як донори чи акцептори електронів. Ця універсальність дає бактеріям значний вплив на глобальні цикли вуглецю, азоту та сірки як в аеробних, так і в анаеробних умовах.

Множинні ступені окислення азоту (-3 , 0 , $+1$, $+3$, $+5$) та сірки (-2 , 0 , $+2$, $+4$, $+6$) дають можливість різним фізіологічним групам бактерій отримувати енергію зі специфічних окисно-відновних реакцій (рис. 9.2.).

Таблиця 9.1.

Основні елементи, присутні в клітинах мікроорганізмів
(Джерело: Barton et al. 2007)

Елемент	Кількість (г/100 г сухої ваги клітин)	
	Водорості	Бактерії
Водень	7,2	8,0
Кисень	48,3	20,0
Вуглець	33,6	50,0
Азот	6,2	15,0
Сірка	1,1	1,1
Фосфор	0,8	3,2

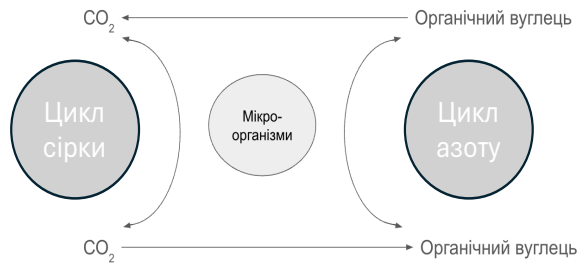


Рис. 9.2. Мікроорганізми у циклі сірки, вуглецю та циклі азоту
Джерело: авторська схема

Крім того, деякі хемолітотрофні бактерії, використовуючи залізо та марганець у своїх системах транспорту електронів, сприяють кругообігу металів. Утворення летких сполук мікробами також забезпечує перерозподіл елементів на регіональному та глобальному рівнях. Усе це підкреслює фундаментальну роль

мікроорганізмів у біогеохімічних циклах, що є критично важливим для функціонування біосфери.

Продовжуючи аналіз глобального впливу мікроорганізмів на біогеохімічні цикли, слід підкреслити, що вони є головними агентами деструкції та мінералізації органічної речовини. Ця функція забезпечує безперервність біологічних циклів та стабільне функціонування екосистем.

Мікроорганізми відіграють вирішальну роль у трансформації біомаси, що є основою цих циклів. Щорічно на суходолі продукується близько 10^{11} т фітомаси, значна частина якої (включно з кореневими системами та їхніми виділеннями) піддається мікробній деградації. Завдяки високій метаболічній активності, мікроорганізми ефективно перетворюють рослинні залишки, продукти життєдіяльності та рештки тварин на доступні для рослин мінеральні сполуки або на леткі гази, які повертаються до основних геосфер Землі – ґрунту, гідросфери та атмосфери. Наприклад, в аеробних умовах гриби та бактерії відповідають за утворення вуглекислого газу, забезпечуючи, відповідно, 2/3 та 1/3 його мікробної продукції. Таким чином, мікроорганізми не тільки забезпечують обмін газоподібних продуктів, а й сприяють взаємодії органічних сполук з первинними та вторинними мінералами ґрунту, замикаючи цикли біогенних елементів.

Універсальність біогеохімічних циклів зумовлена безперервною циркуляцією **біогенних елементів** – ключових компонентів для життєдіяльності організмів. Таким чином, **біогеохімічні цикли** – це замкнені шляхи циркуляції хімічних елементів, які необхідні для життя (біогенні елементи), між живими організмами (біотичні компоненти) та неживою природою (абіотичні компоненти) в атмосфері, гідросфері та літосфері. Ці елементи, включаючи макроелементи (азот, вуглець, фосфор, сірка, кисень) та мікроелементи (Na, K, Ca,

Mn, Zn), переміщуються із зовнішнього середовища до організмів і навпаки. Термін «біогеохімія», запроваджений Вернадським В. І., позначає науку, що вивчає цей кругообіг між біотичними та абіотичними компонентами біосфери.

Біогеохімічні цикли поділяються на два основні типи, які різняться за активністю та рухливістю резервних фондів:

1. Газоподібні цикли. До них належать цикли вуглецю, азоту та кисню, основні резервуари яких знаходяться в атмосфері та гідросфері. Завдяки значній рухомості цих фондів, такі цикли відносно стійкі до локальних порушень, оскільки надлишок елемента швидко розсіюється і компенсується. 2. Осадкові цикли. До цієї групи входять цикли заліза та фосфору, основний резервний фонд яких зосереджений у земній корі. Ці цикли є менш рухомими та стійкими, тому більш схильні до порушень.

Таким чином, усі елементи, що циркулюють між різними геосферами, є невід'ємною частиною біогеохімічних циклів, що забезпечує підтримку життя на планеті.

9.1. Кругообіг кисню та вуглецю. Кисень, що утворює аеробну атмосферу Землі, походить переважно з фотосинтезу, де вода слугує джерелом O_2 . Транспортування кисню в екосистемах відбувається здебільшого у формі хімічних сполук, таких як двоокис вуглецю (CO_2), вода (H_2O) та вуглеводні. Споживання молекулярного кисню (O_2) відбувається переважно під час дихання, яке є ключовим процесом для отримання енергії шляхом окислення органічних молекул. Існує динамічна рівновага між його виробництвом у процесі фотосинтезу та споживанням під час дихання (рис. 9.3.). Суцільні лінії вказують на відновлення; пунктирні лінії вказують на окислення.



Рис. 9.3. Кругообіг кисню

Джерело: авторська адаптація

Гетеротрофні та хемолітотрофні мікроорганізми, пов'язані з використанням кисню як термінального акцептора електронів. Ціанобактерії були пов'язані з фотосинтетичним вивільненням молекулярного кисню з води.

Цей цикл тісно взаємопов'язаний з циклом вуглецю, оскільки кисень входить до складу органічних сполук та вуглекислого газу. Мікроорганізми відіграють ключову роль у всіх аспектах циклу вуглецю (рис. 9.4.). Ці процеси є фундаментальними для обміну речовин в екосистемах.



Рис. 9.4. Окисно-відновні реакції, що відбуваються в рамках вуглецевого циклу та вимагають постійного потоку електронів, оскільки одні елементи окислюються, а інші – відновлюються.

Джерело: авторська схема

Вони є основними первинними продуцентами у водних екосистемах (водорості, ціанобактерії), фіксуючи вуглекислий газ, подібно до рослин на суходолі. Хоча нефотосинтетична фіксація вуглекислого газу хемолітотрофами та гетеротрофами є незначною, вона все ж сприяє перенесенню вуглецю з атмосфери до біомаси. Значна кількість вуглецю розчинена в океанах у формі бікарбонатів, і первинна продуктивність у морських та наземних системах є порівнянною.

Різні мікробні групи відповідають за кругообіг вуглецю як в аеробних, так і в анаеробних умовах (рис. 9.5.).

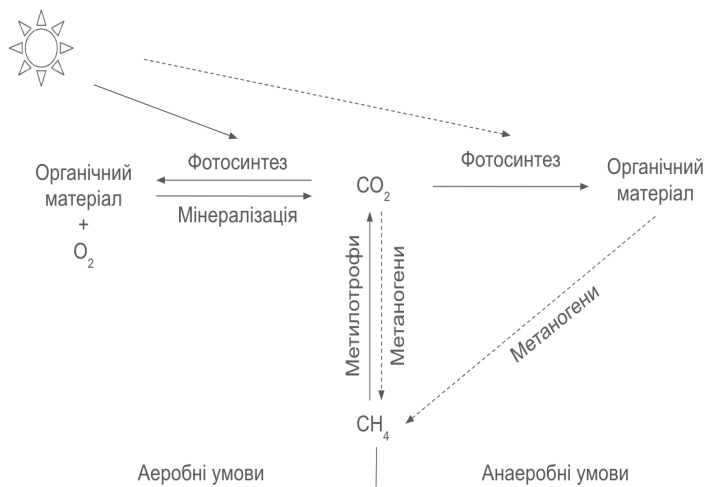


Рис. 9.5. Мікробний метаболізм вуглецю в анаеробних та аеробних умовах.

Джерело: авторська схема

Ґрунт є важливим резервуаром вуглецю, де стабільний органічний матеріал, відомий як гумус, повільно розкладається. Мікроорганізми забезпечують не лише вивільнення вуглекислого газу в атмосферу під час розкладання органічних речовин, а й утворення інших сполук. Наприклад, анаеробні археї виробляють метан (CH₄), який у вигляді метангідратів може становити значну частину запасів вуглецю на Землі. Аеробні бактерії, у свою чергу, окислюють метан до вуглекислого газу. Таким чином, мікроорганізми регулюють склад атмосферних газів, забезпечуючи стабільність біогеохімічних циклів.

Як вже частково згадувалося раніше, кругообіг вуглецю в біосфері відбувається завдяки двом ключовим біологічним процесам: фотосинтезу і диханню. Атмосферний і розчинений

у воді двооксид вуглецю є єдиним джерелом неорганічного вуглецю для фотосинтезу, в результаті якого синтезуються органічні речовини та виділяється молекулярний кисень. Дихання, будучи процесом, протилежним фотосинтезу, забезпечує розкладання органічних речовин, що супроводжується виділенням вуглекислого газу.

Залежно від наявності кисню, дихання може бути аеробним або анаеробним. *Аеробне* дихання відбувається за наявності кисню і є типовим для більшості організмів, включаючи вищі рослини, тварини та більшість мікроорганізмів. В аеробних умовах органічна речовина повністю розкладається до вуглекислого газу та води з вивільненням енергії. Мікроорганізми-сапрофіти відіграють тут ключову роль у мінералізації рослинних і тваринних решток. Виділення вуглекислого газу в процесі їхнього дихання також сприяє розчиненню мінералів, наприклад, фосфатів, утворюючи доступні для рослин сполуки. *Анаеробне* дихання відбувається за відсутності кисню, де окиснювачем слугують інші неорганічні або органічні сполуки. Цей тип дихання характерний для мікроорганізмів, наприклад, метаногенних бактерій, які відновлюють вуглець з органічних сполук або карбонатів, утворюючи метан (CH_4). Таким чином, ці два процеси, що здійснюються різними групами організмів, забезпечують безперервний кругообіг вуглецю в екосистемах.

Окрім дихання, існує ще один анаеробний шлях розкладання органічних речовин – ферментація, яка відбувається в анаеробних умовах і призводить до часткового розкладання субстратів з виділенням вуглекислого газу.

У ґрунті цикл вуглецю часто уповільнюється завдяки утворенню **гумусу** – складної, стабільної субстанції, яка є кінцевим продуктом мікробіологічної гуміфікації органічних решток. Ця бура маса, разом з глинистими частинками,

формує ґрунтовий поглинаючий комплекс, що відіграє ключову роль у циркуляції та утриманні мінеральних солей. Мінералізація гумусу залежить від структури ґрунту та активності його мікробіоти, швидкість якої варіюється залежно від характеру екосистеми.

Неповна мінералізація органічних сполук може призвести до **стагнації** або блокування кругообігу вуглецю. Прикладами таких процесів є сучасне утворення торфу або формування величезних покладів нафти та інших вуглеводнів у минулому, що свідчить про довготривалі наслідки неповного мікробного розкладання.

Кругообіг вуглецю у водному середовищі є значно складнішим, ніж на суходолі, оскільки його повернення у формі CO_2 залежить від надходження кисню у верхні шари води як з атмосфери, так і з нижніх шарів. Річний кругообіг маси вуглецю у Світовому океані майже вдвічі менший, ніж на суші, але відбувається постійний обмін і міграція цього елемента між океаном, атмосферою та сушею.

До індустріальної епохи кругообіг вуглецю був майже збалансованим: кількість CO_2 , що виділялася під час дихання, компенсувалася його поглинанням в процесі фотосинтезу. Однак протягом останнього століття вміст CO_2 в атмосфері почав стрімко зростати внаслідок антропогенних чинників, таких як спалювання викопного палива та інтенсивне сільське господарство. Це призводить до порушення екологічної рівноваги, зміни клімату та поступового потепління.

Окрім CO_2 , в атмосфері присутні й інші вуглецеві сполуки, зокрема окис вуглецю (CO) та метан (CH_4). CO утворюється внаслідок неповного згоряння органічних матеріалів, зокрема від вихлопних газів транспорту, і в атмосфері швидко окислюється до CO_2 бактеріями, що запобігає його надмірному накопиченню. Натомість, метан,

що утворюється в болотах і мілководних морях, відіграє корисну функцію, підтримуючи стабільність озонового шару та блокуючи небезпечне ультрафіолетове випромінювання.

9.2. Кругообіг азоту. Кругообіг азоту є одним із найскладніших і найідеальніших біогеохімічних циклів, що забезпечує швидку циркуляцію цього елемента в різних екосистемах. Азот є фундаментальним біогенним елементом, який становить близько 10% клітинного складу мікроорганізмів і визначає первинну продуктивність.

Основним резервуаром азоту є атмосфера, яка містить 80% його загальної маси в біосфері. Однак молекула азоту (N_2) є хімічно інертною через високу міцність потрійного зв'язку, тому з усіх живих організмів її можуть використовувати лише певні мікроорганізми. Існують два шляхи зв'язування молекулярного азоту: небіологічний (розряди блискавки, ультрафіолетове випромінювання, двигуни внутрішнього згоряння, синтез добрив) та біологічний, який відбувається за участі мікроорганізмів. Щорічно азотфіксуючі прокаріоти (вільноживучі або симбіотичні бактерії) перетворюють близько 1.7×10^{14} г N на NH_3 , що значно перевищує обсяги фіксації від блискавок (1.9×10^{13} г N на рік). Згідно з глобальним кругообігом, час перебування молекули азоту в органічній формі становить приблизно 370 років.

Діяльність бактерій має значний вплив на кругообіг азоту. Газоподібний азот постійно надходить в атмосферу і повертається в кругообіг завдяки діяльності денітрифікуючих та азотфіксуючих бактерій або ціанофітів, які поглинають його, перетворюючи на нітрати. Утворення нітратів в атмосфері під час грози відіграє другорядну роль порівняно з діяльністю нітрифікуючих мікроорганізмів. Загальна кількість органічного

азоту в наземних організмах становить близько 5×10^{15} г N, у ґрунті – 6.5×10^{15} г N, а в океанах – 8×10^{17} г N.

Ключова роль у кругообігу сполук азоту належить мікроорганізмам: **азотфікаторам**, **амоніфікаторам**, **нітрифікаторам** і **денітрифікаторам** (рис. 9.6.).

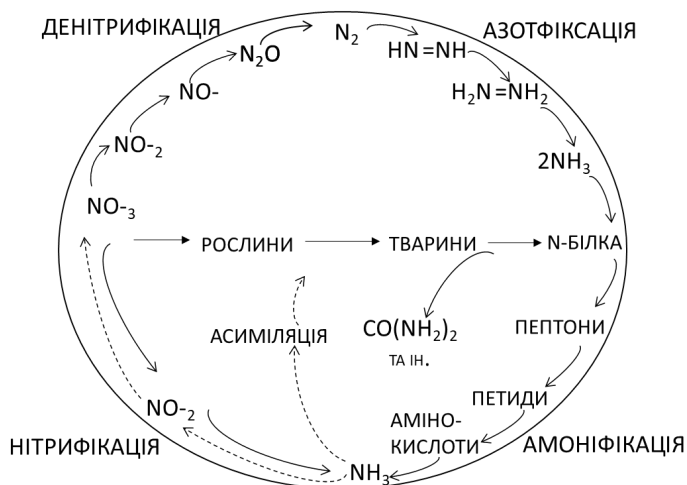


Рис. 9.6. Основні етапи кругообігу азоту

Джерело: авторська адаптація

Як вже було детально описано раніше, фіксація атмосферного азоту здійснюється широким спектром мікроорганізмів, які класифікуються на вільноживучі, симбіотичні та асоціативні. Ці мікроорганізми, що представлені родами *Azotobacter*, *Clostridium*, *Rhizobium* та ін., відіграють ключову роль у перетворенні інертного молекулярного азоту на біодоступні сполуки. Вільноживучі азотфіксатори (наприклад, більшість видів роду *Clostridium*) є широко розповсюдженими в ґрунті. Їхня активність може бути як періодичною (залежно від фотосинтезу та корневих

виділень рослин), так і відносно постійною (завдяки доступності рослинних решток і гумусових сполук як джерела енергії). Ця група включає як аеробні, так і анаеробні та факультативні анаеробні мікроорганізми (*Bacillus polymyxa*, *Klebsiella pneumonia*). Симбіотичні азотфіксатори є найактивнішими. Прикладом є бактерії родів *Rhizobium* та *Bradyrhizobium*, які формують специфічні взаємини з бобовими рослинами. Проникаючи через корені, ці мікроорганізми стимулюють утворення корневих бульбочок, де вони живуть у симбіозі з клітинами паренхіми. Рослина постачає бактеріям вуглеводи, а бактерії, у свою чергу, фіксують атмосферний азот, перетворюючи його на доступні для рослини органічні сполуки. Асоціативні азотфіксатори утворюють менш тісні зв'язки з рослинами, ніж симбіотичні. Їхній внесок у фіксацію азоту також важливий, особливо в деяких сільськогосподарських культурах.

Азотфіксуючі бактерії, що асоціюються з бобовими рослинами, забезпечують збагачення азотом не лише надземної частини рослин, що підвищує вміст протеїну та поживну цінність, а й ґрунту. Надлишок нітратів дифундує в кореневу сферу, а після загибелі рослини розкладання бульбочок вивільняє значну кількість органічного азоту в ґрунт.

Ефективність біологічної азотфіксації значно перевищує абіотичні процеси. Наприклад, надходження нітратного азоту з атмосфери не перевищує 10 кг/га на рік, тоді як вільноживучі бактерії фіксують близько 25 кг/га, а симбіоз *Rhizobium* з бобовими – в середньому 200 кг/га на рік.

Здатність до фіксації азоту також властива пурпурним бактеріям (*Rhodospirillum*) та іншим фотосинтезуючим бактеріям. У деяких не бобових деревних рослин, таких як вільха, азот фіксують актиноміцети у корневих бульбочках. Ці

актиноміцети є настільки ж ефективними, як і *Rhizobium* у бобових. Це відкриває можливості для збільшення продуктивності лісів шляхом висаджування вільхи разом із промисловими породами дерев.

Фіксація атмосферного азоту відбувається і у водному середовищі, де ключову роль у цьому процесі відіграють ціанобактерії (синьо-зелені водорості). Вони можуть фіксувати азот як у вільноживучому стані, так і в симбіозі з іншими організмами, наприклад, з грибами, мохами чи папоротями. Яскравим прикладом є водяна папороть *Azolla*, мікроскопічні пори якої населяють симбіотичні ціанобактерії. Протягом століть у країнах Сходу цю папороть використовували для підвищення врожайності рису на заливних полях, оскільки вона фіксує достатню кількість азоту для його повноцінного росту без необхідності внесення мінеральних добрив.

Також значну роль у фіксації азоту відіграють так звані асоціативні азотфіксатори – вільноживучі діазотрофи (наприклад, родів *Azospirillum* та *Achromobacter*), що поширені в ризосфері небобових рослин. У таких спільнотах мікроорганізми отримують взаємну вигоду: одні засвоюють азот, а інші – вуглець.

Процес фіксації азоту є високоенергетичним, оскільки потребує значних затрат для розриву потрійного зв'язку в молекулі N_2 . Наприклад, бактерії в бульбочках бобових витрачають близько 10 г глюкози на фіксацію 1 г азоту. Завдяки взаємовигідним асоціаціям з вищими рослинами, ефективність фіксації значно посилюється: рослина забезпечує мікроорганізми захистом від надлишку кисню (що інгібує процес) та високоякісним джерелом енергії, а натомість отримує легкозасвоюваний азот.

Використання здатності ґрунтових мікроорганізмів засвоювати атмосферний азот має значні екологічні та економічні переваги. Розробка біопрепаратів на основі активних штамів дозволяє поповнювати запаси азоту в ґрунті без ризику забруднення водойм та атмосфери, як це відбувається при використанні хімічних добрив. Крім того, застосування біологічного азоту сприяє значній економії, оскільки виробництво хімічних азотних добрив становить значну частину витрат у сільському господарстві.

Азот, що надходить у ґрунт у нітратній формі, асимілюється рослинами, де відновлюється до амонію та включається до складу амінокислот і протеїнів. Після загибелі організмів ці сполуки піддаються **амоніфікації** – процесу, що здійснюється мікроорганізмами-амоніфікаторами (*Pseudomonas*, *Bacillus*). Вона перетворює органічний азот на аміак (NH_3), інтенсивність утворення якого залежить від вмісту гумусу, вологості та температури. Аміак, у свою чергу, використовується нітрифікуючими мікроорганізмами (*Nitrosomonas*, *Nitrobacter*, мікроміцети, актиноміцети) для отримання енергії в процесі **нітрифікації**, під час якого він послідовно окислюється до нітритів (NO_2^-) та нітратів (NO_3^-). Паралельно відбувається **денітрифікація** – анаеробний процес відновлення нітратів до газоподібного азоту (N_2), який повертається в атмосферу. Його здійснюють такі мікроорганізми, як *Pseudomonas*, *Bacillus* та *Micrococcus*, особливо в умовах дефіциту кисню, що існують навіть у добре аерованих ґрунтах. Надмірне внесення хімічних добрив може призвести до втрати азоту через вилугування та денітрифікацію, а також до накопичення нітратів, що є небезпечним для здоров'я людини. Попри ці локальні порушення, кругообіг азоту в масштабах біосфери є відносно досконалим завдяки механізмам саморегуляції, які, зокрема,

компенсують виключення азоту з кругообігу (наприклад, у глибоководних відкладеннях) надходженням його з вулканічними газами та промисловими викидами.

9.3. Кругообіг фосфору. Кругообіг фосфору (P) є відносно простим порівняно з циклами вуглецю та азоту, оскільки цей елемент трапляється в небагатьох хімічних формах. Фосфор – це життєво важливий компонент біологічних систем, що входить до складу нуклеїнових кислот, складних білків, фосфоліпідів клітинних мембран та є основою для біоенергетичних процесів. Концентрація фосфору в живих організмах майже в 10 разів вища, ніж у земній корі. На суходолі він інтенсивно циркулює за схемою ґрунт → рослини → тварини → ґрунт, де він поступово переходить з органічних сполук у фосфати, які знову стають доступними для рослин. Таким чином, фосфор як ключовий елемент протоплазми є невід’ємною частиною цього кругообігу (рис. 9.7.).

На відміну від кругообігу азоту та вуглецю, резервуаром фосфору є не атмосфера, а літосфера. Основні запаси цього елемента зосереджені у важкорозчинних мінеральних сполуках, що робить його малодоступним для рослин. Тому живі організми використовують переважно легкорозчинні форми фосфору, що утворюються в результаті розкладання органічних решток.

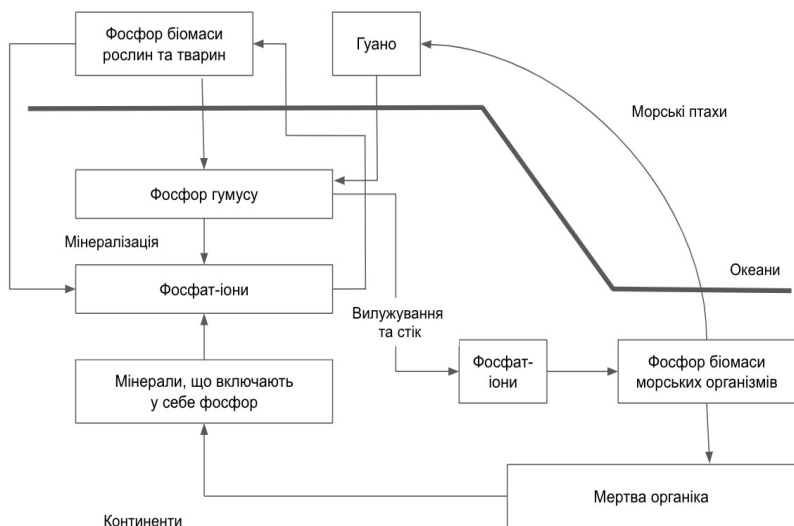


Рис. 9.7. Ключові етапи кругообігу фосфору

Джерело: авторська схема

Основними джерелами фосфору на Землі є гірські породи, які внаслідок ерозії поступово вивільняють фосфати в екосистеми. Значна частина фосфору виноситься річковими стоками в моря та океани, де він осідає у відкладеннях. У водних екосистемах фосфор також надходить із протічними водами, що сприяє розвитку фітопланктону та інших організмів. Проте, незважаючи на постійне надходження, механізми повернення фосфору з океанів на сушу є недостатньо ефективними.

Наприклад, за підрахунками, у Світовий океан щороку потрапляє близько 1.4×10^7 т. фосфору, а повертається лише близько 105 т., переважно через продукти морського

промислу. Крім того, велика частина фосфору, що осідає на великих глибинах (85% площі океанів), виключається з кругообігу на мільйони років. Таким чином, природні процеси не можуть компенсувати втрати фосфору, що підкреслює його унікальну динаміку в біосфері. Кругообіг фосфору є незамкненим, що кардинально відрізняє його від циклів вуглецю та азоту. Оскільки запаси фосфору, що є критично важливим елементом для функціонування екосистем, обмежені, будь-який антропогенний вплив на його біогеохімічний кругообіг може мати значні негативні наслідки. Щорічно млн т фосфоровмісних порід видобуваються для виробництва добрив.

Фосфор є основним лімітуючим фактором для росту автотрофних організмів як у наземних, так і у водних екосистемах. Деякі вчені, зокрема Ю. Одум, вважають фосфор головним регулятором усіх біогеохімічних кругообігів, оскільки рівень нітратів у воді та кисню в атмосфері залежить від його доступності. Це підкреслює виняткове екологічне значення фосфору, який, однак, є найслабшою ланкою в ланцюгу, що забезпечує існування людини.

Особливо важливим є співвідношення азоту і фосфору. Експерименти Шиндлера Д., представлені в журналі «Science» у 1977 році, показали, що в озерних екосистемах, де співвідношення N:P було знижене, домінували азотфіксуючі ціанобактерії, які компенсували дефіцит азоту, але не фосфору. Це свідчить про те, що природні механізми саморегуляції можуть компенсувати нестачу вуглецю та азоту (які мають газоподібні форми), але не фосфору, що підтверджує тісний зв'язок первинної продукції з доступними запасами фосфору.

Фосфор відіграє ключову роль у мікробних системах, будучи необхідним компонентом для таких життєво важливих

молекул, як цукрофосфати, РНК, ДНК та високоенергетичні сполуки. Оскільки багато неорганічних фосфатних солей мають низьку розчинність, фосфор часто є лімітуючим елементом у природних екосистемах. Бактерії адаптувалися до цих умов, розробивши ефективні механізми його засвоєння. Одним із основних механізмів є використання систем транспорту для поглинання неорганічного фосфату. Крім того, бактерії можуть розчиняти нерозчинні мінерали (наприклад, фосфати заліза та кальцію) шляхом вироблення кислих продуктів метаболізму. Органічні сполуки фосфору, такі як фосфатні ефіри, що утворюються в результаті розкладання біологічних матеріалів, можуть бути джерелом неорганічного фосфату завдяки дії ферментів фосфатаз. Ці ферменти поділяються на дві основні групи – кислі та лужні – залежно від оптимального рН для їхньої активності. Організми, що мешкають у ґрунті та воді, як правило, використовують лужні фосфатази, тоді як внутрішньоклітинні патогени – кислі.

Крім того, деякі органічні молекули містять прямий зв'язок С-Р (фосфонати), які можуть бути розщеплені до неорганічного фосфату за допомогою ферментів фосфонази або С-Р ліази. У періоди надлишку фосфату, багато бактерій зберігають його всередині клітини у вигляді поліфосфатних гранул, які потім використовуються, коли зовнішній фосфат стає обмеженим. У природному середовищі карбонати, а не фосфати, виконують основну буферну функцію для підтримки оптимального рН.

Існує тонко налаштована регуляторна система, яка контролює експресію ферментів, необхідних для утилізації фосфатів, що є ключовим механізмом виживання бактерій у навколишньому середовищі. Коли доступність неорганічного фосфату достатня для росту, він транспортується в клітину за

допомогою низькоафінних систем, при цьому синтез фосфатаз (кислих і лужних) та фосфонази (C-P ліази) пригнічується. Однак, коли неорганічний фосфат стає лімітуючим фактором, бактерії активують вироблення відповідних ферментів, що дозволяє їм вивільняти фосфор з органічних сполук, таких як фосфатні ефіри та фосфонати. Цей адаптивний механізм забезпечує бактеріям доступ до фосфору за змінних умов навколишнього середовища.

Фітинова кислота, або інозитолгексафосфат, є основним депо фосфатів у насінні рослин. Вона являє собою гексозу, до якої естерифіковано шість залишків фосфату. Ферментативний гідроліз фітинової кислоти здійснюється за допомогою ферменту фітази за наступною реакцією:



Фітаза є позаклітинним ферментом, який продукується різними штамами бактерій і грибів, що містяться в ґрунті, а також у шлунках жуйних тварин (корів, овець). Моногастричні тварини (люди, свині, кури) не мають необхідної мікробної флори для вироблення фітази, тому фітинова кислота в їхньому організмі не розкладається, а виводиться з кишковими відходами. У ґрунті або водному середовищі фітинова кислота легко метаболізується мікроорганізмами.

Таким чином, значну роль у кругообігу фосфору відіграють фосформобілізуючі мікроорганізми за рахунок їх здатності перетворювати важкорозчинні фосфати ґрунту в легкорозчинні, доступні рослинам сполуки. На основі таких мікроорганізмів розроблені ефективні та водночас екологічно безпечні біопрепарати для сільського господарства.

9.4. Кругообіг сірки. Сірка, елемент з кількома ступенями окислення, є життєво необхідною для біологічних систем, зокрема для синтезу сірковмісних амінокислот, причому 1 грам бактерій потребує близько 11 мг сірки. Поверхня Землі містить приблизно 0,1% сірки, а її цикл відображає кругообіг сірковмісних сполук у навколишньому середовищі (рис. 9.8.).

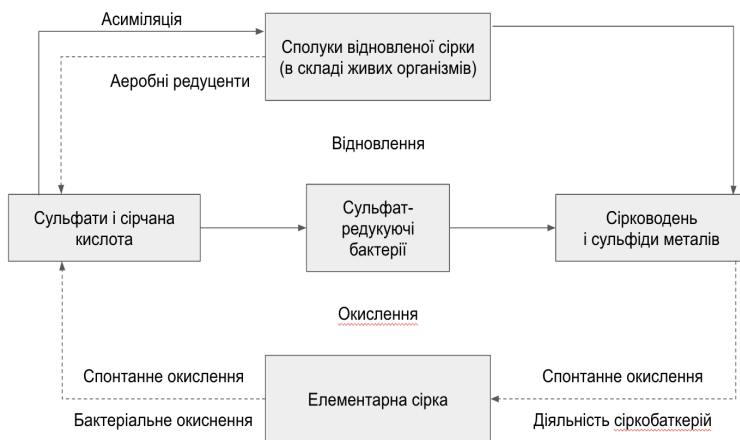


Рис. 9.8. Ключові етапи циклу сірки
Джерело: авторська схема

За оцінками, значна кількість сірки, близько 90 мільйонів тонн на рік, надходить в атмосферу з біологічно утворених сполук (H_2S , CS_2 , COS та $(\text{CH}_3)_2\text{S}$). Водночас антропогенні та геологічні джерела, такі як спалювання викопного палива та вулканічна активність, викидають відповідно 50 та 0,7 мільйона тонн сірки.

У атмосфері сірководень (H_2S) окислюється до діоксиду сірки (SO_2), який утворює сірчасту кислоту (H_2SO_3) під час

дощу. Окислення H_2S до триоксиду сірки (SO_3) також відбувається в атмосфері, що призводить до утворення сірчаної кислоти (H_2SO_4). За підрахунками, щорічно до Землі може надходити до 10^{14} г сірки у вигляді кислотних дощів.

Основним джерелом сірки, доступним для живих організмів, є сульфати (SO_4^{2-}), висока розчинність яких у воді полегшує її доступність в екосистемах. Як і нітрати з фосфатами, сульфати асимілюються автотрофами, які відновлюють їх і включають до складу сірковмісних амінокислот (метіоніну та цистеїну).

Ключову роль у швидкому кругообігу сірки відіграють спеціалізовані мікроорганізми, які здійснюють як окиснення, так і відновлення сірковмісних сполук. Наприклад:

- Безколірні, зелені або пурпурні сіркобактерії окислюють сірководень (H_2S) до елементарної сірки (S), а потім до сульфатів (SO_4^{2-}).

- Анаеробні бактерії роду *Desulfovibrio* відновлюють сульфати до сірководню.

- Тіобацили здійснюють аеробне окиснення сірководню до сульфатів.

- Аеробні та анаеробні гетеротрофні мікроорганізми перетворюють органічну сірку на діоксид сірки (SO_2) і сірководень.

Таким чином, завдяки діяльності цих мікроорганізмів, сірка постійно циркулює між різними хімічними формами, забезпечуючи її доступність для біологічних систем.

Гетеротрофні бактерії розкладають органічні викиди, утворюючи сірководень (H_2S) із сульфопротеїнів, що містяться в ґрунті. Деякі анаеробні мікроорганізми роду *Desulfovibrio* також відновлюють сульфати до сірководню в глибоководних або безкисневих середовищах, використовуючи їх як акцептори електронів для отримання енергії. На дні озер та

морів, зокрема Чорного, чорні мули багаті на такі мікроорганізми. Сірководень, що виділяється, піднімається у верхні шари, де може бути використаний фотосинтезуючими бактеріями.

Існують також хемосинтезуючі мікроорганізми (наприклад, зелені та пурпурні сіркобактерії *Thiobacillus*), які здатні окислювати сірководень до сульфатів, використовуючи енергію цієї реакції для фіксації вуглекислого газу та синтезу клітинних компонентів. Хоча в більшості озер ці облигатні анаероби становлять лише 3-5% загальної первинної продукції, у стоячих озерах, багатих на сірководень, їхня частка може сягати 25%.

Кругообіг сірки тісно пов'язаний з іншими біогеохімічними циклами. Наприклад, утворення сульфідів заліза в осадах робить фосфор із нерозчинної форми доступним для організмів. Це підкреслює взаємне регулювання біогеохімічних циклів, що особливо виражено в анаеробних осадах водно-болотних угідь, які відіграють важливу роль також у кругообігу азоту та вуглецю.

9.5. Кругообіг заліза. Більшість біологічних систем можуть каталізувати окисно-відновні реакції заліза, оскільки залізо функціонує як $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$ у цитохромах. Залізо також використовується мікробними системами для інших цілей, зокрема у деяких хемолітотрофних бактерій воно є важливим елементом для виробництва енергії. У цих бактерій Fe^{2+} може виступати як донор електронів для цитохромної системи дихання, при цьому він окислюється до Fe^{3+} . І навпаки, Fe^{3+} може слугувати акцептором електронів, відновлюючись до Fe^{2+} .

Бактеріям-хемолітотрофам, які окислюють Fe^{2+} за допомогою молекулярного кисню, потрібна система для

поглинання Fe^{3+} для клітинного метаболізму. Було виявлено, що ці бактерії вивільняють позаклітинний рибофлавін, хоча механізм його участі у засвоєнні заліза ще потребує додаткових досліджень.

Залізо, будучи четвертим за поширеністю елементом у земній корі, часто є лімітуючою поживною речовиною для росту мікроорганізмів та рослин. Це пов'язано з низькою розчинністю солей Fe^{3+} при нейтральному pH. Для анаеробних організмів залізо рідко є лімітуючим фактором, оскільки солі Fe^{2+} добре розчинні при pH, близькому до 7.

Аеробні організми реагують на обмеження заліза різноманітними адаптивними стратегіями.

У рослин існують дві основні стратегії: однодольні рослини виробляють **фітосидерофори** для поглинання Fe^{3+} з ґрунту, тоді як дводольні підкислюють кореневу зону, відновлюючи Fe^{3+} до розчинного Fe^{2+} на поверхні кореня.

Аеробні бактерії та гриби виробляють **сидерофори** – унікальні молекулярні структури, що хелатують Fe^{3+} , розчиняючи його з навколишнього середовища та транспортуючи в клітину. На сьогодні ідентифіковано понад 500 різних мікробних сидерофорів.

Сидерофори є не лише необхідними для росту бактерій, а й вважаються важливими факторами вірулентності для бактеріальних патогенів. У наземному середовищі Fe^{3+} знаходиться у вигляді нерозчинних оксидів, фосфатів, карбонатів та гідроксидів, тоді як в організмах тварин він зв'язаний з такими білками, як *феритин*, *трансферин* або *лактоферин*. Деякі бактерії набули здатності поглинати декілька типів сидерофорів, що, ймовірно, є результатом латерального переносу генів.

Захоплення заліза мікроорганізмами має бути жорстко регульованим, щоб запобігти накопиченню надмірної

кількості розчинного заліза в цитоплазмі, що є токсичним. Коли Fe^{3+} транспортується в аеробну бактеріальну клітину, він відновлюється до Fe^{2+} за допомогою NADH або NADPH на плазматичній мембрані. Вільний внутрішньоклітинний Fe^{2+} може бути шкідливим, оскільки реагує з низькими рівнями H_2O_2 , утворюючи токсичний гідроксильний радикал ($\text{HO}\cdot$) за наступною реакцією:



Для запобігання цій токсичності клітини секвеструють іонне залізо, зв'язуючи його з феритином. У бактерій, як і у вищих організмів, молекула феритину складається з білка та тисяч атомів іонного заліза. Залізо може бути вивільнене з феритину, коли його рівень у навколишньому середовищі стає обмеженим, але основна функція феритину – запобігання накопиченню вільного іонного заліза в цитоплазмі.

Біогеохімічні цикли є результатом складної взаємодії геохімічних, метеорологічних та біологічних процесів, у яких мікроорганізми відіграють ключову і незамінну роль. Кожен елементарний цикл складається з послідовності окремих кроків, де кінцевий продукт одного типу бактерій слугує субстратом для іншого, що створює ефективний обмін речовинами.

Прикладом цього є мініелементний цикл, де один вид бактерій окислює або відновлює елемент, а інший виконує зворотну реакцію, що забезпечує збереження енергії та поживних речовин у природі. Це є відображенням загального принципу, що природа переробляє, який також спостерігається в метаболічних процесах, таких як цикл трикарбонових кислот (цикл Кребса). Незважаючи на можливість накопичення кінцевих продуктів, як, наприклад, утворення кисню під час аеробного фотосинтезу, різні

механізми постійно взаємодіють для стабілізації циклів поживних речовин у біосфері.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. Поясніть роль гумусу в циклі вуглецю та як діяльність мікроорганізмів впливає на швидкість цього процесу.
2. Назвіть основні групи мікроорганізмів, що беруть участь у кругообігу азоту, та опишіть їхні функції.
3. Чому фосфор вважається лімітуючим фактором для росту організмів, і як мікроорганізми долають це обмеження?
4. Поясніть, що таке фосформобілізуючі мікроорганізми та яку роль вони відіграють у сільському господарстві.
5. Опишіть, як відбувається окиснення та відновлення сірки в біосфері, за участю яких груп мікроорганізмів.
6. Поясніть, що таке сидерофори та яку важливу функцію вони виконують для бактерій.
7. Чому накопичення вільного Fe^{2+} в клітині є токсичним, і як клітини запобігають цьому процесу?
8. Що таке біогенні елементи? Назвіть їх.
9. Назвіть типи біогеохімічних циклів.

РОЗДІЛ 10. ВПЛИВ ГЕНЕТИЧНО МОДИФІКОВАНИХ МІКРООРГАНІЗМІВ НА БІОЛОГІЧНУ РІВНОВАГУ ЕКОСИСТЕМ

Генетично модифіковані мікроорганізми (ГММ) є потужним інструментом сучасної біотехнології, що відкриває безпрецедентні можливості у різних галузях, від промислового виробництва біологічно активних речовин до біоремедіації та сільського господарства. Однак їхнє застосування викликає зростаюче занепокоєння щодо потенційного впливу на природні біоценози. Введення в навколишнє середовище організмів з новими генетичними характеристиками може призвести до складних та непередбачуваних наслідків для існуючих екосистем, включаючи зміни у структурі мікробних спільнот, порушення трофічних зв'язків та вплив на біогеохімічні цикли. Розуміння потенціалу та ризиків використання ГММ у відкритих системах є критично важливим для забезпечення екологічної безпеки та сталого розвитку.

Екологія мікроорганізмів приділяє значну увагу генетичному моніторингу – систематичному аналізу стану генофонду популяцій, що дає змогу оцінити динаміку мутаційного процесу та прогнозувати його зміни.

У рамках сучасної біотехнології, генетична інженерія дозволяє цілеспрямовано модифікувати мікроорганізми для надання їм нових, корисних властивостей. Це досягається шляхом конструювання рекомбінантної ДНК – комбінацій

генетичного матеріалу, що не існують у природі. Ці нові генетичні структури здатні до відтворення та функціонування в клітині-господарі, що дозволяє створювати організми з унікальними генними комбінаціями.

У цьому контексті важливо розрізнити терміни «генетично модифікований» та «трансгенний». Хоча ці поняття часто вживаються як синоніми, вони не є тотожними. Поняття генетично модифікований (ГМ) є ширшим і охоплює будь-який організм, чий генетичний матеріал був змінений за допомогою методів генної інженерії, включаючи додавання, видалення або зміну генів у межах одного виду. У свою чергу, трансгенний є окремим випадком ГМ-організму, який містить ген або гени, перенесені з іншого, неспорідненого виду. Отже, кожен трансгенний організм є генетично модифікованим, але не кожен генетично модифікований організм є трансгенним.

Молекули ДНК, що є універсальним носієм спадкової інформації та являють собою сукупність генів, кожен з яких детермінує певну ознаку, можуть бути цілеспрямовано модифіковані. Методи генної інженерії дозволяють фрагментувати ДНК у визначених ділянках та інтегрувати ці фрагменти, що містять окремі гени, у ДНК іншого організму. Цей процес дозволяє долати міжвидові біологічні бар'єри, змішуючи, наприклад, рослинні та тваринні гени.

Типовими прикладами такого втручання є:

Інтродукція гена риби в геном рослини, що надає їй стійкості до низьких температур;

Вбудовування гена людського інсуліну в геном бактерії *E. coli*, що дозволяє виробляти великі кількості цього гормону для лікування діабету;

Вбудовування в ДНК картоплі гена бактерії *Bacillus thuringiensis* (Bt-ген), який кодує білок, що є летальним для

колорадського жука, забезпечуючи рослині стійкість до цього шкідника.

Такі методи рекомбінації ДНК можуть бути застосовані до всіх форм життя, від мікроорганізмів до тварин, що призводить до створення генетично модифікованих організмів (ГМО). Серед них виділяють генетично модифіковані мікроорганізми (ГММ).

Американський фітопатолог Стівен Е. Ліндоу (Steven E. Lindow) увійшов в історію науки як дослідник, який провів перші в США польові випробування генетично модифікованих бактерій (*P. syringae*) для захисту сільськогосподарських культур від заморозків. Його дослідження, що стосувалися так званих

«ice-minus» бактерій, стали прецедентом і продемонстрували критичну важливість оцінки життєздатності та поведінки генетично модифікованих мікроорганізмів у реальних умовах навколишнього середовища.

На початковому етапі розвитку технологій рекомбінантної ДНК домінувала думка, що ці організми не несуть більшої загрози, ніж ті, що отримані традиційними методами селекції. Однак з часом ця позиція змінилася. Зростання обережності серед наукової спільноти було спричинене побоюваннями щодо потенційних екологічних ризиків, пов'язаних з непередбачуваними взаємодіями інтродукованих генів з біоценозами та їх можливим впливом на навколишнє середовище.

Питання екологічної безпеки генетично модифікованих мікроорганізмів (ГММ) залишаються відкритими. Ступінь їхньої адаптації та виживання в природних умовах, а також потенційний вплив на порушення екологічної рівноваги, залишаються предметом інтенсивних наукових дискусій. Однією з головних проблем є неконтрольоване введення

генів у геном організму-господаря, що може спричинити **плейотропні ефекти** — непередбачуване порушення функціонування всього геному. Крім того, існує невизначеність щодо можливого *горизонтального переносу генів* від ГММ до їх немодифікованих аналогів, а також щодо змін, які можуть виникнути на генетичному та фізіологічному рівнях ГММ під впливом факторів навколишнього середовища. Початкові припущення, що ГММ швидко відмиратимуть у природі через знижену конкурентоспроможність, були спростовані експериментальними даними. Наприклад, дослідження, що вивчали виживання генетично модифікованих *Pseudomonas* з геном розщеплення гербіциду, показали, що, попри тимчасове зникнення, ці мікроорганізми здатні тривалий час існувати в ґрунті, що підтверджує стійкість модифікованих штамів у природних умовах.

Припущення про те, що ДНК мертвих клітин генетично модифікованих мікроорганізмів (ГММ) швидко гідролізується ґрунтовими та водними ДНК-азами, було спростовано. Дослідження показали, що ДНК, адсорбована на частинках ґрунтової глини, набуває стійкості до ферментативної деградації та може тривалий час існувати в іммобілізованому стані. Це створює потенційну загрозу горизонтального переносу генів до інших мікроорганізмів навіть через значний проміжок часу після їх вивільнення в біоценоз.

З часом, деяким науковцями, було виявлено, що привнесені гени можуть зберігатися і переноситися в ґрунтових та водних екосистемах. Наслідком цього може стати зміна структури мікробних спільнот, що, у свою чергу, вплине на біорізноманіття та стабільність екосистеми. З огляду на загальне визнання недостатньої доведеності біологічної безпеки ГМО, включно з ГММ, існує нагальна

потреба у проведенні комплексних фундаментальних та прикладних досліджень. Оскільки інтродуковані організми не обмежені державними кордонами, необхідною є розробка міжнародного «кодексу правил» для регулювання їх випуску у навколишнє середовище.

Необхідно відзначити, що Україна активно бере участь у міжнародному регулюванні ГМО. Так, було підписано та ратифіковано декілька ключових міжнародних документів, що регулюють поводження з ГМО. Зокрема, у 2002 році Україна приєдналася до Картахенського протоколу про біобезпеку до Конвенції про біологічне різноманіття, який спрямований на захист біорізноманіття від потенційних ризиків, пов'язаних з транскордонним переміщенням живих змінених організмів. Крім того, Україна є стороною Організації про доступ до екологічної інформації, і нещодавно ратифікувала поправку до неї, яка забезпечує участь громадськості в процесі прийняття рішень щодо вивільнення ГМО в навколишнє середовище. Важливим також є зобов'язання України в рамках Ці зобов'язання, а також гармонізація законодавства з нормами ЄС, підкреслюють усвідомлення країною екологічних ризиків, пов'язаних з ГМО.

З наукової точки зору, вивільнення генетично модифікованих організмів у навколишнє середовище є предметом інтенсивних дискусій. Попри значний потенціал ГМО для вирішення глобальних проблем, їх використання пов'язане з непередбачуваними екологічними наслідками. Це вимагає проведення комплексних досліджень для оцінки довгострокового впливу на біорізноманіття, біогеохімічні цикли та стабільність екосистем. Таким чином, міжнародне співробітництво та нормативні акти мають вирішальне значення для забезпечення біобезпеки і сталого розвитку.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. У чому полягає відмінність між поняттями «генетично модифікований організм» (ГМО) та «трансгенний організм»?
2. Які основні екологічні ризики пов'язані з вивільненням генетично модифікованих мікроорганізмів у навколишнє середовище?
3. Чому початкове припущення про швидке відмирання ГММ та їхньої ДНК у природі було спростовано?
4. Що таке горизонтальний перенос генів і яку потенційну загрозу він становить для біологічної рівноваги екосистем?
5. Які міжнародні документи та протоколи регулюють використання ГМО, і чому їхня розробка є критично важливою?
6. Які наукові та регуляторні питання необхідно розв'язати, щоб забезпечити біобезпеку та стале використання біотехнологій?

РОЗДІЛ 11. ЗАБРУДНЕННЯ ТА ЙОГО ВПЛИВ НА МІКРОБНІ ЕКОСИСТЕМИ

Забруднення є одним із ключових факторів, що істотно впливають на мікробні екосистеми, спричиняючи зміни в їхньому складі, структурі та функціонуванні. Мікроорганізми є першими, хто реагує на надходження забруднювачів, оскільки вони відіграють центральну роль у біогеохімічних циклах та процесах самоочищення довкілля. Забруднюючі речовини, такі як важкі метали, пестициди та нафтопродукти, діють як селективний тиск, що призводить до виживання лише стійких мікроорганізмів, здатних метаболізувати або нейтралізувати токсини. Це спричиняє зниження загального біорізноманіття та спрощення мікробної спільноти, що може порушити її стабільність. З іншого боку, мікроорганізми мають дивовижну здатність до біодеградації та адаптації, використовуючи забруднювачі як джерело живлення, що є основою для технологій біоремедіації. Однак не всі забруднювачі легко розщеплюються, а їх накопичення може мати токсичний ефект. Крім того, існує ризик, що стійкість до забруднювачів може передаватися іншим мікроорганізмам, іноді разом із генами стійкості до антибіотиків, що створює потенційну загрозу для довкілля та здоров'я людини.

Аналіз деградації навколишнього середовища свідчить про небажані зміни його фізичних, хімічних та біологічних параметрів. Ці зміни спричиняють несприятливі наслідки для біологічних систем та антропогенних процесів, а також призводять до виснаження природних ресурсів. Таким чином, у сфері екології мікроорганізмів, **забруднення** можна визначити як інтродукцію в мікробні екосистеми будь-яких фізичних, хімічних або біологічних агентів, які спричиняють

зміни в їхній структурі, біорізноманітті та функціональній активності, тим самим порушуючи біогеохімічну рівновагу та стабільність.

Так, за природою забруднювальних агентів виділяють такі категорії – фізичні, хімічні та біологічні. Фізичні, включають неіонні випромінювання (теплові, світлові) та механічні фактори (шум, вібрація, радіаційне випромінювання). Хімічні, охоплюють широкий спектр синтетичних і природних сполук, таких як пестициди, ксенобіотики, важкі метали, полімерні матеріали та атмосферні газові забруднювачі. Біологічні, зумовлені патогенними мікроорганізмами, органічними відходами сільського господарства та промисловості, а також біомасою відмерлих організмів.

З погляду екологічних наслідків, забруднювачі поділяють на два основні типи: 1. Стійкі забруднювачі. Це персистентні речовини, які не піддаються ефективній біодеградації з тією ж швидкістю, з якою вони надходять в екосистеми. Прикладами є важкі метали та радіонукліди. Для їхнього видалення необхідні спеціалізовані методи, такі як фізичне вилучення або захоронення, що підкреслює необхідність суворого контролю їхнього надходження. 2. Нестійкі забруднювачі. Включають органічні сполуки та біогенні елементи (фосфати, карбонати), які можуть підвищувати первинну продуктивність екосистем за умов низьких концентрацій. Однак, перевищення порогових значень їхнього надходження призводить до екологічного дисбалансу, відомого як «отруєння від надміру благ», що спричиняє стрес і дестабілізацію екосистеми.

Аналіз динаміки поширення антропогенних забруднювачів свідчить, що їхня дисперсія не обмежується локальним джерелом емісії. Після викиду в атмосферу,

гідросферу чи літосферу, ці речовини піддаються міжсередовищному переносу, що призводить до їхнього глобального розповсюдження.

Зокрема, промислові викиди у вигляді аерозолів, що містять важкі метали (свинець, ртуть, кадмій, молібден) та радіоактивні елементи, з часом осідають на поверхню ґрунту (літосфери). Звідти вони можуть потрапляти в гідросферу, роблячи ґрунт ключовим резервуаром і проміжним ланцюгом у глобальному циклі забруднення. Ця роль ґрунту підкреслює його значення як центрального компонента, що регулює обмінні процеси між повітряним та водним середовищами.

11.1. Забруднення у сільськогосподарському виробництві. Сільськогосподарське виробництво є одним із значних джерел забруднення навколишнього середовища, оскільки воно включає інтенсивне використання ресурсів та виділення відходів, які можуть мати несприятливий вплив на екосистеми.

Інтенсифікація сільськогосподарського виробництва, що є відповіддю на зростаючу потребу в продуктах харчування, стає основним чинником деградації ґрунтових екосистем. Хоча промислове забруднення повітря більш характерне для міських зон, воно опосередковано впливає на сільськогосподарські угіддя, осідаючи на ґрунт разом з атмосферними опадами. Це призводить до накопичення в ґрунті таких токсичних елементів, як важкі метали (свинець, ртуть), що порушує мінеральний баланс і згубно діє на мікробні спільноти. Наприклад, монооксид вуглецю (CO) у типових для промисловості концентраціях значно знижує активність азотфіксуючих мікроорганізмів, а сірчистий газ (SO₂) після окислення до сірчаної кислоти змінює pH ґрунту,

що також є інгібуючим фактором для мікроорганізмів, які відіграють ключову роль у кругообігу азоту.

Прямий вплив сільського господарства також суттєвий. Масштабне застосування хімічних добрив, регуляторів росту та пестицидів порушує біохімічні цикли та призводить до дисбалансу мікробіоценозів. Крім того, на відміну від традиційного землеробства, значні обсяги органічних відходів (рослинні рештки, гній) не повертаються в ґрунт, а накопичуються на звалищах. Анаеробне бродіння цих відходів вивільняє токсичні сполуки, такі як сірководень та аміак, що посилює хімічне забруднення. Таким чином, сучасна інтенсифікація сільськогосподарського виробництва спричиняє незворотну деградацію родючості культивованих земель.

11.1.1. Забруднення ґрунту пестицидами та мікроорганізми. Серед різноманітних забруднювачів пестициди посідають особливе місце, оскільки, на відміну від інших антропогенних агентів, вони цілеспрямовано вносяться в довкілля для боротьби з організмами, що вважаються шкідниками. Застосування цих хімічних речовин (від лат. *pestis* – «зараза») невинно зростає, щорічно збільшуючись на 15%. Сучасне інтенсивне сільськогосподарське виробництво є ключовим споживачем пестицидів, що, незважаючи на їхню ефективність у мінімізації втрат урожаю, становить значну екологічну загрозу. Ці хімічні речовини можуть спричинити фітотоксичність для рослин і, потрапляючи в ґрунт, порушують баланс мікробних спільнот, що є критично важливими для процесів розкладання органічних речовин та ґрунтоутворення. За функціональним призначенням пестициди класифікуються на: інсектициди – для знищення шкідливих комах; родентициди – для боротьби з

мишоподібними гризунами; нематоциди – для знищення нематод; фунгіциди – для боротьби з фітопатогенними грибками; гербіциди – для знищення бур'янів.

Найбільш небезпечними є органічні та неорганічні пестициди, які, на відміну від біологічних, є більш стійкими та чинять довготривалий системний вплив. Наприклад, такі сполуки, як ДДТ, залишаються в ґрунті десятиліттями після заборони їх використання.

Останні десятиліття відзначені значним зростанням кількості пестицидів, що стало можливим завдяки їхній здатності швидко і радикально вирішувати проблему захисту рослин. Сучасні пестициди, що за своєю структурою поділяються на хлорорганічні, фосфорорганічні та карбамати, є високотоксичними. Найбільше серед них виробляється гербіцидів, широке застосування яких не лише забезпечує економічну вигоду, а й значно скорочує потребу в ручній праці; наприклад, один робітник, що використовує гербіциди, може замінити 100 робітників, зайнятих ручним прополюванням.

Попри очевидні вигоди, пестициди мають низку негативних наслідків: вони є високотоксичними, спричиняють глибокі зміни в екосистемах, призводять до загибелі багатьох видів рослин і тварин та впливають на мікробні ценози. Особливо виражений їхній вплив на ґрунтові мікроорганізми, з якими вони безпосередньо контактують. Ґрунтові мікроорганізми, будучи ключовим компонентом біогеоценозів, зазнають різнопланового впливу, який може призвести до незворотного порушення екологічної рівноваги.

Ґрунтові мікроорганізми, як інтегральна частина біогеоценозів, зазнають багатовекторного впливу пестицидів, одночасно функціонуючи як ланка трофічних ланцюгів, що сприяє їхній передачі до вищих організмів, включаючи

людину. На противагу цьому, ці мікроорганізми є ключовими агентами в процесах трансформації та мінералізації пестицидів, використовуючи їх як джерело вуглецю та енергії, що є основою для детоксикації агрохімікатів у навколишньому середовищі.

Вплив пестицидів на мікробні спільноти є неоднозначним. Спостерігається вибіркове пригнічення чисельності чутливих організмів, що може призводити до їх елімінації із забруднених едафотопів. Зокрема, відзначається виражене зниження популяцій нітрифікаторів під дією фунгіцидів, тоді як бактерії та актиноміцети виявляють меншу чутливість.

Водночас, зафіксовано випадки гормезису, коли внесення деяких пестицидів стимулює ріст мікроорганізмів. Наприклад, капан і паратіонметил сприяють збільшенню чисельності різних груп бактерій, актиноміцетів і сапротрофних грибів, а атразин – нітрифікуючих бактерій. Це свідчить про наявність адаптаційних механізмів у мікробних популяцій до антропогенних навантажень.

Також відзначається індиферентна реакція деяких мікроорганізмів, наприклад, целюлозоруйнуючі бактерії не реагують на триазинові гербіциди в робочих дозах.

Взаємодія пестицидів із симбіотичними системами також є критично важливою. Наприклад, гербіциди, що інгібують фотосинтез, не впливають на утворення корневих бульбочок у бобових, але пригнічують азотфіксацію через нестачу асимілятів. Це підкреслює необхідність ретельного підбору агрохімікатів для оптимізації продуктивності та екологічної безпеки сільськогосподарських систем. Таким чином, реакція мікроорганізмів на пестициди є складною і залежить від багатьох факторів, що проявляється у

пригніченні, стимуляції або індіферентності, навіть за однакових умов.

Таким чином, типи реакції ґрунтових мікроорганізмів на пестициди є надзвичайно варіативними, залежать від багатьох чинників, включаючи хімічні властивості препаратів, їхню розчинність у воді, дозу, спосіб внесення, а також від характеристик самого ґрунту та агротехнічних прийомів. Ця різноманітність впливу проявляється у змінах чисельності, біорізноманіття та життєдіяльності мікробних спільнот. Дія пестицидів має вибірковий характер, пригнічуючи певні групи мікроорганізмів, тоді як інші можуть залишатися стійкими. Наприклад, базудин є токсичним для грибів, тоді як ТМТД впливає на гриби та актиноміцети, а рогор – на нітрифікаторів. Довготривале застосування гербіцидів (симазин, атразин) призводить до значного зниження чисельності олігонітрофілів, нітрифікаторів і денітрифікаторів. Підвищені дози фунгіциду ридомілу пригнічують гриби та актиноміцети, але не впливають на азотфіксуючі мікроорганізми родів *Azotobacter* і *Rhizobium*. На молекулярному рівні токсичність пестицидів обумовлена їхньою ліпофільністю, що дозволяє їм легко проникати через клітинні мембрани. Всередині клітини ці сполуки змінюють фізико-хімічні властивості цитоплазми, руйнують мембрани органел і порушують функціонування клітинних білків, особливо ферментів. Інгібування навіть одного ферменту може призвести до пригнічення або загибелі організму. Також існує опосередкований вплив, коли пестициди у виробничих дозах не мають прямої токсичної дії на бульбочкові бактерії, але у симбіозі з рослинами пригнічують їхній фотосинтез і азотний обмін, що негативно позначається на процесі симбіотрофної азотфіксації. Загалом, незважаючи на здатність мікробного ценозу до певної адаптації та біодеградації пестицидів, зростання

пестицидного навантаження створює довгострокові ризики для стабільності та родючості ґрунтових екосистем.

Таким чином, прямий вплив пестицидів на ґрунтові мікроорганізми визначається їхньою вибірковою токсичністю. Однак, навіть якщо пестицид не має прямої інгібувальної дії, його опосередкований вплив може бути значним. Ця непряма дія зумовлена змінами умов живлення та енергетичного забезпечення мікроорганізмів, а також порушенням рівноваги в екосистемі.

Наприклад, застосування гербіцидів значно зменшує біомасу бур'янів, які є ключовим джерелом органічних решток для сапротрофної мікробіоти. Зниження кількості фітомаси призводить до загального падіння біологічної активності ґрунту, функціональної перебудови вуглецевого живлення мікроорганізмів і, як наслідок, може спричинити інтенсивну втрату гумусу. Дослідження з атразином показали, що хоча його токсичні концентрації значно перевищують виробничі дози, опосередкований вплив через зменшення фітомаси призвів до зниження вмісту гумусу після трирічного застосування.

Водночас, деякі пестициди у виробничих дозах можуть, навпаки, стимулювати певні мікробіологічні процеси. Наприклад, каптан і паратіонметил збільшують чисельність багатьох груп бактерій та актиноміцетів, а атразин може стимулювати нітрифікуючі бактерії. Однак, існує частина мікробних спільнот, так звані індикаторні мікроорганізми, які є надзвичайно чутливими до пестицидів і можуть бути використані для моніторингу забруднення ґрунтів, хоча цей метод не набув широкого практичного застосування.

11.1.2. Забруднення ґрунту мінеральними добривами та мікробна біота. Мінеральні добрива є вагомим фактором антропогенного забруднення, що застосовується з метою інтенсифікації агровиробництва та компенсації вилучених з урожаєм поживних елементів. Їх внесення різко інтенсифікує мікробіологічні процеси в ґрунті, що за певних умов може розглядатися як позитивний ефект для підвищення продуктивності. Однак нерегламентоване та надмірне застосування цих препаратів, зумовлене прагненням до максимальних врожаїв, призводить до екологічного дисбалансу. Це проявляється в перенасиченні ґрунтів хімічними сполуками, забрудненні гідросфери та атмосфери, а також зміні хімічного складу сільськогосподарської продукції, що становить загрозу для здоров'я людини.

Особлива увага має бути приділена азотним добривам, оскільки вони є найбільш небезпечними для екосистем. Їхнє надмірне використання деструктивно впливає на мікробні угруповання, що беруть участь у ключових біогеохімічних циклах, зокрема азотфіксації, амоніфікації, нітрифікації та денітрифікації. Підвищення доз добрив призводить до суттєвого зменшення чисельності та біомаси ґрунтової мікрофлори, викликаючи загибель значної її частини.

У відповідь на зміну умов життєдіяльності в мікробних ценозах порушується природна рівновага між представниками різних еколого-трофічних угруповань. Це супроводжується зниженням активності ключових ферментів, які є біоіндикаторами ґрунтового здоров'я. Хоча характер впливу мінеральних добрив залежить від комплексу екологічних факторів (типу ґрунту, його вологості, температури, агротехніки), важливо враховувати не лише кількісні, а й якісні зміни у мікробних спільнотах. Внесення

добрих може призвести до істотної модифікації видового складу, зокрема серед спороутворювальних бактерій роду *Bacillus*, що свідчить про глибинні порушення в екосистемі.

Окрім прямого впливу на мікроорганізми, надлишок азотних і фосфорних добрив призводить до евтрофікації водойм, стимулюючи надмірний ріст водоростей, що виснажує кисень і спричиняє масову загибель водних організмів. Таким чином, раціональне використання мінеральних добрив вимагає комплексного підходу, що включає ретельні мікробіологічні дослідження для мінімізації негативних наслідків та збереження екологічної стійкості агросистем.

Підвищення рН ґрунту призводить до зменшення чисельності неспороутворювальних бактерій, тоді як відносний вміст спорових мікроорганізмів та грибів зростає. Зниження рН до 4 інгібує діяльність бактерій роду *Nitrobacter*, що спричиняє накопичення нітритів у ґрунті. Це також порушує структуру спільноти мікроорганізмів, які розкладають целюлозу, пригнічуючи гриби роду *Aureobasidium* і стимулюючи деякі міксоміцети. При цьому спостерігається зменшення видового різноманіття ґрунтових грибів, оскільки перевагу отримують види з високою метаболічною активністю та здатністю виділяти токсичні речовини. Розвиток фітотоксичних грибів пов'язаний із явищем токсикозу ґрунтів, яке проявляється у зниженні схожості насіння та інтенсивності розвитку рослин, зокрема, у дерново-підзолистих ґрунтах це *Penicillium funiculosum* та *Penicillium vermiculatum*, у сіроземі – *Aspergillus ustus* та *Stachybotrys*, а у чорноземі – *Aspergillus ustus*. Також зменшується кількість ціанобактерій, причому в першу чергу витісняються види-азотфіксатори. Вапнування цих ґрунтів,

навпаки, позитивно впливає на чисельність амоніфікаторів, азотфіксаторів і нітрифікаторів.

Високі дози NPK призводять до збільшення чисельності фітопатогенних бактерій, зокрема *Verticillium* і *Fusarium*, що є причиною масового захворювання злаків. Негативний вплив високих доз азотних, калійних та повного мінерального добрива, а також їх тривале застосування, проявляється в активізації токсиноутворювальних мікроорганізмів та збільшенні їх вмісту в ґрунті, що спричиняє мікробний токсикоз.

Внесення високих доз азотних добрив призводить до збільшення концентрації нітратів і нітритів, які потрапляють у ґрунтові води. Споживання питної води та їжі з високим вмістом цих сполук може спричинити отруєння та специфічні захворювання. Потрапляючи в кров, нітрати окислюють двовалентне залізо в гемоглобіні до тривалентного, утворюючи метгемоглобін, який не здатен переносити кисень. При заміщенні 20% гемоглобіну у людей спостерігається анемія, а при 80% – можлива смерть. За даними Всесвітньої організації охорони здоров'я (ВООЗ), вміст нітратів у воді та їжі впливає на захворюваність на злоякісні пухлини, тому встановлено допустимі норми споживання: для нітратів – до 200 мг/добу, для нітритів – до 10 мг. Гранично допустима концентрація (ГДК) нітратів у питній воді становить 22 мг/л у помірних широтах і 10 мг/л у тропіках.

Крім того, велику тривогу викликає збільшення надходження в атмосферу газоподібних сполук азоту внаслідок денітрифікації та нітрифікації, що пов'язано з гіпотезою про руйнування озонового шару через їхню реакцію з озоном. Руйнування озонового шару може спричинити збільшення

УФ-опромінення, що негативно вплине на людину та біосферу в цілому. Внесення калійних і фосфорних добрив не має настільки значних негативних наслідків, як азотні, проте калійні добрива можуть опосередковано впливати на процес нітрифікації, а фосфорні спричиняти евтрофікацію водойм та порушувати баланс мікроелементів, наприклад цинку.

11.2. Мікроорганізми та важкі метали. Важкі метали – це група хімічних елементів, що характеризуються високою відносною атомною масою та густиною, яка зазвичай перевищує 5 г/см³. До них відносять як метали (наприклад, свинець, ртуть, кадмій, цинк, мідь, нікель, хром, кобальт), так і деякі металоїди, такі як арсен.

Різні сполуки важких металів по-різному впливають на ґрунтову мікробіоту. Як правило, їхня токсичність залежить від розчинності: що вища розчинність, то вища біологічна активність. Найбільш токсичними для мікроорганізмів є ртуть та кадмій, тоді як цинк та свинець є менш токсичними. Більшість дослідників сходяться на думці, що порівняльна токсичність металів зменшується в такому порядку: Cd > Pb > Zn.

Низка важких металів, зокрема Zn, Cu, Mn, Co, Mo, є важливими мікроелементами, необхідними для нормального функціонування живих організмів. У природних умовах ці метали перебувають у розсіяному стані, але можуть утворювати локальні накопичення, де їхні концентрації у сотні й тисячі разів перевищують природні рівні, створюючи загрозу для існування живих організмів. Ці акумуляції можуть утворюватися внаслідок антропогенної діяльності, зокрема певних видів промисловості.

Критична група важких металів, таких як ртуть, свинець, кадмій і мідь, є одними з найнебезпечніших забруднювачів

навколишнього середовища. Їхня небезпека полягає в здатності закріплюватися в біологічному кругообігу, накопичуватися в біомасі мікроорганізмів і рослин, а також через трофічні ланцюги надходити в організми тварин і людини, негативно впливаючи на їхню життєдіяльність. Кадмій, наприклад, належить до найтоксичніших елементів, тоді як цинк і мідь вважаються менш токсичними для людини та тварин. Антропогенний вплив на глобальне забруднення довкілля важкими металами значно перевищує природне надходження, наприклад, внесок кадмію втричі більший за його природні джерела.

Основними джерелами надходження важких металів у навколишнє середовище є:

- Застосування пестицидів
- Викиди в атмосферу
- Стічні води промислових підприємств
- Використання палива та транспортні викиди (зокрема, етилованого бензину)
- Міські відходи (рідкі та тверді)
- Родовища важких металів.

Особливо забрудненими є ґрунти поблизу великих автомагістралей (свинець, мідь, цинк, кадмій) та промислових об'єктів. Потрапляючи в ґрунт, важкі метали акумулюються переважно в гумусових горизонтах (від 6 до 85%), де вони можуть вступати в різні хімічні реакції. Накопичення цих металів призводить до зміни фізико-хімічних властивостей ґрунту: зменшується його агрегованість і пористість, порушуються процеси новоутворення мінералів і змінюється якісний склад гумусу.

Важкі метали суттєво пригнічують біохімічну активність ґрунтових мікроорганізмів і змінюють їхню загальну чисельність. Забруднення ґрунту цими елементами спричиняє

зміни у видовому складі мікробного комплексу, що за сильного забруднення може призвести до зниження видового різноманіття та домінування невеликої кількості стійких видів.

Стійкість мікроорганізмів до високих концентрацій важких металів є різною: бактерії, як правило, чутливіші, ніж гриби. Найстійкішими є мікроміцети, стійкість яких пояснюється здатністю акумулювати ці елементи всередині своїх клітин. Найбільш вразливими вважаються представники роду *Azotobacter*. Відносно висока стійкість властива також целюлозолітичним бактеріям та грибам, особливо темнопігментованим.

У воді важкі метали переходять у колоїдний та іонообмінний стан, при цьому в кислому середовищі вони є більш рухомими, ніж у лужному.

Важливу роль у міграції та трансформації важких металів відіграють ґрунтові мікроорганізми завдяки їхній здатності до мінералізації органічних решток. Однак, за перевищення певних концентрацій, що виходять за межі їх функціонування як мікроелементів, важкі метали виявляють токсичну дію. Це призводить до зниження інтенсивності ключових біогеохімічних процесів, таких як амоніфікація, нітрифікація, денітрифікація, розкладання клітковини та гуміфікація. Дослідження показують, що при забрудненні ґрунту важкими металами чисельність бактерій та актиноміцетів зменшується, тоді як для бацил і ґрунтових грибів спостерігається зворотний ефект. Серед механізмів стійкості мікроорганізмів до дії важких металів виділяють біологічну трансформацію та часткову детоксикацію.

Проблема забруднення ґрунтів важкими металами вимагає розробки методів їх рекультиватії. Для цього пропонуються різні прийоми, спрямовані на зниження

концентрацій рухомих форм металів: внесення органічних речовин для комплексоутворення токсичних іонів або вапнування ґрунту для підвищення рН. Деякі автори також пропонують використовувати інактивовану або живу біомасу мікроорганізмів для зв'язування металів.

Основними напрямками мікробної трансформації вважають окисно-відновну біотрансформацію та трансформацію неорганічних сполук в органічні. Окиснення відновлених сполук металів деякі мікроорганізми використовують як джерело енергії. При відновленні окиснених сполук мікроорганізми здійснюють процес, який є формою дихання, де окиснені сполуки металів слугують кінцевим акцептором електронів. Ці реакції окиснення та відновлення можуть мати фундаментальне значення для перерозподілу елементів у біосфері, однак ці питання залишаються недостатньо вивченими.

Найбільш небезпечним наслідком мікробної трансформації є перетворення неорганічних сполук важких металів на органометалеві сполуки, особливо у випадку ртуті. Під дією деяких аеробних та анаеробних бактерій і грибів сполуки ртуті можуть переходити в надзвичайно токсичну форму — метилртуть. Результатом цього процесу є утворення моно- та диметилртуті, співвідношення яких залежить від ґрунтово-екологічних умов. Встановлено, що мікроорганізми також відіграють роль у трансформації ртуті до її елементарної форми. Утворені сполуки можуть потрапляти в біологічні об'єкти та накопичуватися в трофічних ланцюгах, що становить загрозу для людини і тварин. Наприклад, акумуляція ртуті спостерігається в їстівних грибах, особливо в регіонах із значним промисловим та транспортним забрудненням.

Накопичення важких металів у біологічних об'єктах і трофічних ланцюгах є одним з основних наслідків мікробної трансформації. Американський еколог Ю. Одум вважав, що навіть за умов припинення забруднення ґрунтів ртуттю, її концентрація зменшиться лише на 20% протягом 100 років, при цьому забруднення вод продовжуватиметься.

Багато мікроорганізмів здатні або сорбувати іони металів, або осаджувати їх. Процес вивільнення металів використовується у біогідрометалургії для їх видобування з руди. За допомогою мікроорганізмів можна вилучити близько 100% таких металів, як Cu, Pb, Hg, Co, Cr, Mn, Zn та інші, з розведених розчинів. Наприклад, з розчину, що містить 8,6 г/л міді, мікроорганізми дозволили добути 98,5% металу. Механізм сорбції металів пов'язаний з клітинною стінкою мікроорганізмів, причому для мікроскопічних грибів особливу роль у цьому процесі відіграють хітин та хітозан.

Останнім часом велика увага приділяється вивченню акумуляції важких металів ґрунтовими мікроорганізмами. Встановлено, що мікроміцети можуть концентрувати ці елементи як усередині клітин, так і на поверхні. Окремі види мікроміцетів здатні накопичувати до 13,4% міді та 16,8% цинку відносно їх початкового вмісту в ґрунті. Представники родів *Penicillium* і *Trichoderma* можуть вилучати з ґрунтового розчину до 70-80% міді. Також здатністю до акумуляції Zn та Pb володіють *Bacillus megaterium*, *B. cereus*, *B. mesentericus*, *Pseudomonas sp.* та *Streptomyces indigocolor*. При цьому кінцева концентрація металу всередині клітини може на кілька порядків перевищувати його концентрацію в навколишньому середовищі. За даними досліджень, стрептоміцети, асимілюючи певну кількість металів, можуть тимчасово виключати їх з кругообігу і зменшувати токсичну

дію не лише на інші компоненти мікробного ценозу, а й на рослини.

На поглинання іонів важких металів мікроорганізмами впливає їхній фізіологічний стан та умови навколишнього середовища, зокрема структура та тип ґрунту, його вологість, а також вид і доза забруднення. Пом'якшення токсичної дії важких металів у ґрунті може відбуватись завдяки їхній взаємодії з продуктами метаболізму мікроорганізмів, наприклад, з екзополісахаридами. Ці сполуки, з одного боку, виконують захисну функцію для мікробних клітин, а з іншого – зв'язують іони металів, виводячи їх із середовища. Тому використання ґрунтових мікроорганізмів як агентів біоремедіації для очищення ґрунтів і промислових стоків є перспективним і вже застосовується у світовій практиці.

11.3. Забруднення біосфери нафтопродуктами та його вплив на мікробіоту. Забруднення біосфери нафтопродуктами є однією з найсерйозніших екологічних проблем, що має довготривалий вплив на всі компоненти екосистем, особливо на мікробні спільноти. Нафтопродукти – це складна суміш вуглеводнів, що включає алкани, циклоалкани, ароматичні вуглеводні (зокрема, поліциклічні ароматичні вуглеводні), смоли та асфальтени.

Забруднення нафтопродуктами набуло глобального характеру, спричиняючи екологічні катастрофи як у водному середовищі, так і на суші. Першочергово, нафтопродукти змінюють фізико-хімічні властивості ґрунтів: просочуючись, вони витісняють повітря з пор, створюючи мікрозони з обмеженим доступом кисню та збільшуючи концентрацію натрію і хлору, що може призвести до засолювання.

Вплив нафти на ґрунтову біоту значною мірою залежить від її концентрації. У малих дозах нафта може стимулювати

мікроорганізми, слугуючи для них джерелом енергії, оскільки містить органічні речовини. З іншого боку, масоване забруднення має токсичну дію на живі організми. Це порушує умови існування мікроорганізмів, що призводить до пригнічення їхньої життєдіяльності та порушення рівноваги мікробного ценозу. У забрудненому ґрунті спостерігається зменшення загальної чисельності мікроорганізмів, зниження вмісту азотобактера, актиноміцетів і грибів, а також падіння активності гідролітичних та окисно-відновних ферментів.

Негативний ефект нафтопродуктів найбільш виражений у початковий період забруднення, що пов'язано з наявністю токсичних та летких вуглеводнів (толуол, ксилол, бензол) та нафталінів, які є розчинними у воді. Ці сполуки швидко вивітрюються або руйнуються, тому період гострої токсичної дії є відносно коротким.

Найчутливішими до надмірного вмісту нафти в ґрунті є нітрифікуючі мікроорганізми. Водночас, чисельність і активність мікроорганізмів, які беруть участь в процесах азотфіксації, амоніфікації та денітрифікації, може, навпаки, зростати. Таким чином, нафтове забруднення може спричиняти порушення кругообігу азоту.

Характер і ступінь впливу нафтового забруднення на ґрунтову мікрофлору залежить від складу нафти, її кількості, кліматичних умов та типу ґрунту. Внесення добрив у забруднений ґрунт може дещо знизити негативний вплив, оскільки це підвищує інтенсивність «дихання», мінералізації, активізує ферменти дегідрогеназу та уреазу, і посилює процес окиснення вуглеводнів.

Довготривала дія нафти на ґрунт проявляється у зміні його мікробіологічних властивостей. У всіх типах ґрунтів міститься велика кількість мікроорганізмів, здатних окислювати різні вуглеводні (алкани, ароматичні вуглеводні),

зокрема представники родів *Bacillus*, *Arthrobacter*, *Pseudomonas* та ін. Нафта також пригнічує фотосинтетичну активність, що негативно впливає на розвиток рослин, водоростей та ціанобактерій, аж до їх повної загибелі.

Здатність мікроорганізмів окислювати вуглеводні робить їх основними агентами для очищення ґрунтів від нафтового забруднення. Однак, слід враховувати, що в процесі біодеградації частина сполук може трансформуватись у канцерогенні речовини, наприклад, 3,4-бензпірен. Тому обов'язковим є контроль за мікробіологічними процесами під час рекультивації.

Отже, забруднення нафтопродуктами має двоякий вплив на ґрунтову мікробіоту: з одного боку, токсичні фракції нафти пригнічують життєдіяльність мікроорганізмів, а з іншого — багато видів мікробів здатні використовувати вуглеводні як джерело енергії. Ця здатність є основою біоремедіації, однак у процесі розкладання можуть утворюватися канцерогенні речовини, що вимагає обов'язкового контролю. Таким чином, нафтове забруднення спричиняє значні зміни в мікробних спільнотах, порушуючи біогеохімічні цикли та екологічну рівновагу.

11.4. Забруднення водних екосистем. Це процес надходження у водойми (океани, моря, річки, озера, підземні води) речовин та енергії, що змінюють їхні фізичні, хімічні та біологічні властивості, роблячи воду непридатною для життя або використання. Це одна з найгостріших екологічних проблем сучасності, яка загрожує біорізноманіттю та здоров'ю людини.

Забруднення водних екосистем можна класифікувати за походженням та типом забруднювачів.

Промислові відходи. Неочищені стічні води промислових підприємств містять важкі метали (свинець, ртуть, кадмій), феноли, ціаніди, нафтопродукти та інші токсичні речовини. Ці сполуки є стійкими, не піддаються біологічному розкладанню та мають здатність біоакумулюватися в організмах, що рухаються по харчовому ланцюгу.

Сільськогосподарські забруднення. Надмірне використання мінеральних добрив (нітрати, фосфати) і пестицидів (інсектициди, гербіциди, фунгіциди) призводить до їх вимивання з полів у водойми. Це спричиняє **евтрофікацію** – надмірне збагачення водойм біогенними елементами. В результаті відбувається інтенсивний ріст водоростей і ціанобактерій («цвітіння» води), що призводить до виснаження розчиненого кисню та масової загибелі риб та інших водних організмів.

Комунально-побутові стічні води. Неочищені або недостатньо очищені побутові стоки містять органічні речовини, фосфати, патогенні мікроорганізми (бактерії, віруси) і побутові хімікати, що можуть спричинити спалахи інфекційних захворювань.

Транспорт та енергетика. Аварії танкерів, скидання баластних вод та витіки нафтопроводів призводять до нафтового забруднення. Нафтова плівка на поверхні води порушує газообмін, інгібує фотосинтез і спричиняє загибель водних організмів. Крім того, теплові електростанції скидають нагріту воду, що призводить до термального забруднення, змінюючи температурний режим водойм та видовий склад їх біоценозів.

Забруднення водних екосистем призводить до таких серйозних наслідків, як 1. *Зниження біорізноманіття.* Зміна фізико-хімічних параметрів води та токсична дія

забруднювачів призводять до зникнення чутливих видів, порушення трофічних ланцюгів і загального спрощення структури екосистем. 2. *Руйнування біогеохімічних циклів.* Забруднення впливає на мікробні спільноти, що відповідають за ключові біогеохімічні процеси (азотний, вуглецевий цикли), порушуючи природну здатність водойм до самоочищення. 3. *Загроза для здоров'я людини.* Споживання забрудненої води або продуктів, що містять токсичні речовини, може спричинити інтоксикацію, онкологічні та інші захворювання.

Проблема забруднення водних екосистем є значно складнішою, ніж забруднення ґрунту чи атмосфери, оскільки забруднювальні речовини можуть розчинятися у воді або переноситися на великі відстані у зваженому стані. Внаслідок гомогенності водного середовища токсичні речовини впливають на всі організми, що в ньому мешкають. Процеси самоочищення у водному середовищі відбуваються повільніше, ніж у повітрі, що робить його забруднення особливо небезпечним. Ще однією особливістю є відносно низький вміст розчиненого кисню у воді, концентрація якого знижується з підвищенням температури та скиданням теплих стічних вод. Цей дефіцит кисню негативно впливає на процеси самоочищення.

Особливе занепокоєння викликає стан малих річок, багато з яких перетворилися на водостоки для відпрацьованих стічних вод або деградували внаслідок зарегулювання та замулення. Зниження проточності та швидкості течії створює застійні зони, де погіршується кисневий режим, що уповільнює процеси природного очищення. Крім того, скидання органічних речовин, що містять біогенні елементи, зокрема азот і фосфор, призводить до інтенсивного розмноження мікроорганізмів, зокрема патогенних. Це, своєю чергою, сприяє поширенню

інфекційних захворювань, таких як гепатит, сальмонельози та інші кишкові інфекції.

Процес евтрофікації є наслідком надмірного накопичення біогенних елементів у водоймах, спричиненого антропогенними або природними факторами. Це призводить до інтенсивного розмноження організмів фітопланктону, зокрема бурих і синьо-зелених водоростей, а також вищих водних рослин. Відмирання цих організмів різко збільшує масу органічної речовини у водному об'єкті. Оскільки ці організми є аеробними, їхнє масове розмноження призводить до дефіциту кисню, що робить воду непридатною для життя аеробних організмів і сприяє переважанню анаеробних процесів, які є формою вторинного забруднення. Причинами евтрофікації також є злив з полів азотних і фосфорних добрив.

Ступінь органічного забруднення зазвичай оцінюють за показником Біохімічного споживання кисню за 5 діб (БСК₅), який відображає кількість кисню, необхідну мікроорганізмам для повної мінералізації органічної речовини в одному літрі води. Відсутність кисню стимулює розвиток анаеробних бактерій, наприклад сульфобактерій (*Desulfovibrio*), які відновлюють сульфати до сірководню, що надає воді характерного запаху. Ці мікроорганізми також сприяють утворенню чорного сірчастого заліза, що забарвлює мул у чорний колір. Інші види анаеробних мікроорганізмів розкладають азотні сполуки з виділенням аміаку. У природних умовах евтрофікація є повільним процесом, що відбувається в масштабі геологічних епох, проте діяльність людини значно прискорює його.

11.5. Екологічні аспекти біотехнологічного виробництва. Біотехнологія – це технологія, що використовує біологічні системи, живі організми або їхні похідні для створення або модифікації продуктів і процесів. У промисловому виробництві широко застосовуються мікроорганізми (бактерії, дріжджі, гриби), які функціонують як «біологічні фабрики» для синтезу різноманітних цінних речовин, таких як антибіотики, ферменти, біопаливо та органічні кислоти.

Незважаючи на потенціал біотехнологічного виробництва для вирішення екологічних проблем, воно також може стати джерелом біологічного забруднення. Це пов'язано з ризиком неконтрольованого вивільнення в навколишнє середовище мікроорганізмів, які були модифіковані для виробничих цілей.

Виокремлюють такі ключові механізми біологічного забруднення: 1. *Генетичне забруднення.* Однією з найсерйозніших загроз є горизонтальний перенос генетичного матеріалу від генетично модифікованих організмів (ГМО) до аборигенних видів у природі. Цей процес може призвести до розповсюдження нових, непередбачуваних властивостей, наприклад, резистентності до антибіотиків чи гербіцидів, що порушує екологічний баланс. 2. *Конкурентне витіснення.* Штами мікроорганізмів, що оптимізовані для високої продуктивності, можуть виявитися надзвичайно конкурентоспроможними поза лабораторними умовами. Їх потрапляння в екосистеми може призвести до витіснення місцевих видів, зниження біорізноманіття та зміни структури природних мікробних спільнот. 3. *Токсичні метаболіти.* Деякі біотехнологічні процеси можуть генерувати побічні продукти, які є токсичними для навколишнього середовища. Їх

неконтрольоване потрапляння у стічні води або ґрунт може мати негативний вплив на екосистеми, що потребує ретельного моніторингу та очищення стоків.

Для мінімізації цих ризиків в біотехнологічному виробництві впроваджуються суворі заходи біобезпеки, що включають як фізичні (герметизація систем), так і біологічні (використання спеціальних штамів, які не можуть виживати поза контрольованими умовами) методи.

Мікробна біотехнологія набула особливого значення завдяки унікальним властивостям мікроорганізмів, які дають змогу отримувати широкий спектр речовин. Ці біоагенти характеризуються надзвичайно високою швидкістю розмноження, що не має аналогів серед інших форм життя, здатністю синтезувати та екскретувати цінні речовини, а також ефективно утилізувати різноманітну, часто дешеву сировину (наприклад, відходи переробки рослин, харчової та нафтової промисловості). Крім того, мікроорганізми мають найвищий вміст білка в біомасі.

Біотехнологічні процеси застосовуються в широкому спектрі галузей, включаючи харчову (виробництво пива, йогуртів, дріжджів), фармацевтичну (синтез антибіотиків, ферментів, інсуліну), нафтодобувну та нафтопереробну промисловості. Їх також використовують для утилізації відходів, очищення стічних вод, у біоенергетиці, біометалургії, виробництві засобів захисту рослин, мікробіологічних добрив та стимуляторів росту. У цих процесах задіюються спеціально виведені *виробничі штами* мікроорганізмів, або *штами-продуценти*, які оптимізовані для синтезу конкретних речовин або продуктів.

У біотехнологічних процесах використовуються виключно непатогенні штами мікроорганізмів, оскільки на відміну від хімічних речовин, мікроорганізми є живими

об'єктами, що можуть зберігати життєздатність і розмножуватись поза виробничими умовами. Хоча біотехнологічні продукти, що містять виробничі штами або їхні продуценти, зазвичай нетоксичні, вони можуть спричиняти дисбіотичну, сенсibilізуючу або імунomodуючу дію. Це вимагає ретельного вивчення їхнього впливу на організм теплокровних тварин та навколишнє середовище.

Донедавна для виробництва біопрепаратів використовували природні штами, але з розвитком генної інженерії почали застосовувати також генетично модифіковані мікроорганізми, що значно розширило можливості виробництва.

Технологічний процес виготовлення препаратів мікробного синтезу включає кілька етапів: від вирощування інокуляту та посівного матеріалу до ферментації, сепарації та кінцевого фасування. Специфічною особливістю таких виробництв є наявність біологічного фактору – живих клітин мікроорганізмів-продуцентів, а також білкового пилу, які можуть забруднювати не лише виробничі приміщення, а й атмосферне повітря, воду та ґрунт, що створює значні екологічні ризики.

Найбільш забрудненими ділянками мікробіологічних виробництв є ферментери, де виготовляють кормовий білок, антибіотики та засоби захисту рослин. Масоване надходження аерозолів у повітря робочої зони відбувається в результаті інтенсивної аерації поживного середовища та викидів з розпилювальних сушильних установок.

Рівні запиленості білковим пилом на таких підприємствах можуть значно перевищувати гранично допустимі концентрації (ГДК), що створює значний ризик. Цей пил не є інертним, оскільки містить велику кількість життєздатних мікроорганізмів, продукти їхньої

життєдіяльності та інші біологічно активні сполуки. Наприклад, у виробничих приміщеннях ферментних заводів концентрація спор пліснявих грибів може сягати 10^4 – 10^5 спор/м³, а на гідролізно-дріжджових – до 2×10^5 кл./м³. Викиди великотоннажних заводів мікробіологічного синтезу можуть поширюватися на відстань до 2,5 км від джерела, впливаючи на навколишні біоценози.

Мікробне забруднення спостерігається і в менших обсягах у біолабораторіях, де рівень мікробного забруднення може коливатися від десятків до десятків тисяч клітин на см³. Причинами такого забруднення є недостатня герметизація обладнання, порушення технологічного процесу та низька санітарна культура. Це створює загрозу як для здоров'я працівників і населення, що проживає поблизу підприємств, так і для екологічної стабільності.

З огляду на те, що продукти мікробіологічної промисловості та її відходи можуть забруднювати довкілля, моніторинг і оцінка рівня такого забруднення є критично важливими. Ці дані необхідні для прогнозування наслідків та розробки ефективних заходів, спрямованих на запобігання небажаним ситуаціям, наприклад, через впровадження очисних споруд, або для швидкої ліквідації забруднення.

Захист навколишнього середовища від продуктів біотехнологічного виробництва базується на вдосконаленні технологій. Створення замкнених технологічних циклів і перехід до безвідходного виробництва дозволяє значно скоротити або повністю виключити надходження забруднювальних речовин у довкілля.

Враховуючи потенційну небезпеку нових штамів мікроорганізмів, питання їх промислового використання не може бути вирішене без достатньої наукової оцінки можливих негативних впливів на людину та природні біоценози. Жива

природа цих об'єктів вимагає особливої обережності в оцінках. З огляду на це, міжнародні та національні організації, такі як ВООЗ і FAO, рекомендують проводити вивчення ефективності та економічності мікробіологічних препаратів лише після доведення їхньої повної безпеки для людини та навколишнього середовища.

11.6. Радіоактивне забруднення та мікроорганізми.

Радіоактивне забруднення є одним із найсерйозніших видів техногенного впливу на біосферу, оскільки іонізуюче випромінювання має пряму руйнівну дію на живі клітини, зокрема на мікроорганізми. Втім, мікробіота демонструє унікальні адаптаційні механізми до таких екстремальних умов.

Основний механізм ураження радіацією полягає в іонізації атомів і молекул, що входять до складу клітини, що призводить до пошкодження ДНК, білків та інших біомолекул. Це може викликати мутації, порушення метаболічних процесів та загибель клітин. Однак, мікроорганізми демонструють значно вищу радіостійкість порівняно з багатоклітинними організмами. Летальні дози для більшості бактерій коливаються в діапазоні 300–2000 Гр (для людини летальна доза становить близько 5 Гр). Це пояснюється кількома факторами. 1. Ефективні системи репарації ДНК. Деякі види бактерій, зокрема *Deinococcus radiodurans*, відомі своєю надзвичайною здатністю відновлювати пошкоджену ДНК. Цей організм може вижити при дозах до 10 000 Гр, що робить його одним із найбільш радіаційностійких на Землі. 2. Особливості клітинної будови. Простіша організація клітини, висока швидкість розмноження та наявність кількох копій хромосоми дозволяють мікроорганізмам швидше відновлювати популяцію після ушкодження. 3. Формування

спор. Спороутворюючі бактерії в стані спокою значно стійкіші до іонізуючого випромінювання.

Також відома здатність мікроорганізмів до виживання в умовах радіаційного забруднення робить їх важливим інструментом для біоремедіації – процесу очищення довкілля. Деякі мікроорганізми здатні, наприклад:

поглинати радіонукліди – під час метаболічних процесів мікроорганізми можуть адсорбувати та накопичувати іони радіоактивних елементів (наприклад, Cs-137 і Sr-90) у своїй клітинній біомасі, що сприяє їхньому вилученню з ґрунту та води.

змінювати валентність радіонуклідів – бактерії можуть змінювати хімічний стан радіоактивних речовин, перетворюючи їх на менш рухливі, нерозчинні форми. Це запобігає їхній міграції в підземні води та рослини.

Таким чином, мікроорганізми є не лише об'єктами, що страждають від радіаційного забруднення, але й потенційними агентами для його ліквідації, що відкриває нові перспективи для відновлення забруднених територій.

Зазвичай, радіоактивні речовини (радіонукліди), потрапляючи в навколишнє середовище, стають джерелом зовнішнього опромінення, а при споживанні забруднених продуктів – внутрішнього. *Радіонукліди поділяють на природні* (наприклад, U-238, Th-232-232, K-40), що існують з моменту утворення Землі, і *штучні*, які є наслідком техногенної діяльності, зокрема роботи атомних електростанцій, випробувань ядерної зброї та застосування ядерних технологій. Найпоширенішими забруднювачами є радіоактивні ізотопи стронцію, цезію, йоду та урану.

Вплив радіонуклідів на живі організми залежить від їхньої біологічної складності: високоорганізовані організми, як-от ссавці, є найбільш чутливими, тоді як мікроорганізми

демонструють значно вищу стійкість. Летальна доза (ЛД) для мікроорганізмів може сягати мільйонів рад, тоді як для ссавців — лише кількох сотень. Серед мікроорганізмів найбільшу радіорезистентність виявляють бактерії, а найменшу – гриби. Утім, пігментовані гриби, особливо ті, що містять меланін, є стійкішими (рис. 11.1).



Рис. 11.1. Пігментовані мікроміцети (Alternaria alternata)
Джерело: авторське фото

Висока радіостійкість деяких бактерій була зафіксована навіть у радіоактивних джерелах, що свідчить про їхню унікальну адаптацію. Однак, попри цю стійкість, радіація може порушувати процеси деструкції органічних речовин, що впливає на екосистеми. Основний спосіб боротьби з радіоактивним забрудненням – це його запобігання.

ПИТАННЯ ДО РОЗДІЛУ

1. На які основні групи поділяються забруднення навколишнього середовища?
2. Які є основні забруднення сучасного сільськогосподарського виробництва?
3. Які наслідки для сільського господарства має забруднення пестицидами та мінеральними добривами?
4. У чому полягає вплив нафтопродуктів на ґрунтову мікробіоту, і які мікроорганізми є найбільш чутливими до такого забруднення?
5. Які особливості водного середовища роблять його більш уразливим до забруднення порівняно з ґрунтом і атмосферою, та які наслідки має дефіцит кисню у водоймах?
6. Охарактеризуйте процес евтрофікації: що його спричиняє, як він впливає на водні екосистеми?
7. Які основні ризики біологічного забруднення навколишнього середовища, спричиненого біотехнологічним виробництвом?
8. Поясніть, чому мікроорганізми є набагато стійкішими до радіації, ніж ссавці, і які механізми забезпечують цю радіорезистентність?
9. Опишіть, у чому різниця між природними та штучними радіонуклідами, і які джерела техногенних радіонуклідів становлять особливу небезпеку?

РОЗДІЛ 12. РОЛЬ МІКРООРГАНІЗМІВ У БІОДЕГРАДАЦІЇ КСЕНОБІОТИКІВ

Дослідження біоремедіації та біодеградації є надзвичайно важливим для сучасності, оскільки вони відіграють ключову роль у розробці стійких та екологічно безпечних методів боротьби із забрудненням довкілля.

Хоча терміни часто використовують як взаємозамінні, між ними є важлива відмінність: біодеградація – це природний біохімічний процес, під час якого мікроорганізми руйнують органічні речовини, а біоремедіація – це цілеспрямована, контрольована технологія, яка використовує біодеградацію для очищення забруднених територій.

Біоремедіація не є новітнім підходом. Хоча її часто сприймають як сучасний метод, історія біологічного очищення сягає 1891 року, коли в Сассексі (Велика Британія) запрацювала перша біологічна станція очищення стічних вод. З того часу біоремедіація перетворилася на важливий інструмент для детоксикації середовища, забрудненого різними небезпечними речовинами, як-от органічні матеріали та важкі метали.

Особливою перевагою біоремедіації є можливість проводити її *in situ*. Це усуває потребу в транспортуванні токсичних матеріалів, що є безпечнішим та економічно вигіднішим порівняно з традиційними методами. Хоча хімічна обробка забезпечує швидкі результати, вона є значно дорожчою. Біоремедіація, хоча й є відносно повільним процесом, дозволяє досягти мети з меншими витратами. У деяких випадках, забруднений матеріал видаляють з ділянки та обробляють *ex situ* в спеціальних резервуарах або на відвалах.

Метод використання мікроорганізмів для очищення довкілля від органічних хімічних забруднень має значний потенціал, як зазначено в наукових публікаціях (наприклад, у роботах Wise and Trantolo, 1994). Біоремедіація є специфічним для кожного конкретного місця процесом, оскільки на швидкість мікробного метаболізму впливають унікальні хімічні та фізичні характеристики середовища. Хоча існують загальні принципи, кожен забруднений об'єкт має свої обмежувальні фактори для росту мікробів.

Для деградації органічних забруднювачів бажаним є аеробний мікробний метаболізм, який повністю окислює речовину до вуглекислого газу. Анаеробний ріст, навпаки, є неповним і може призвести до утворення потенційно токсичних спиртів або кислот. Крім того, детоксикація може відбуватися завдяки кометаболізму, коли один вид бактерій руйнує хімічний зв'язок у забруднювачі, не отримуючи від цього користі, а інший штам використовує звільнену сполуку. Цей процес, що часто пов'язаний з ферментами з низькою субстратною специфічністю, є формою синергії. Ще один вид синергії — кокультивування, при якому два неспоріднених штами бактерій, працюючи разом, можуть метаболізувати молекулу, хоча окремо вони на це не здатні.

У контексті екології мікроорганізмів, біодеградація (також відома як біодеструкція або біоруйнування) – це фундаментальний процес, що забезпечує кругообіг речовин у природі. Вона полягає в перетворенні складних органічних сполук на простіші за допомогою біологічних агентів. Це поняття охоплює три основні рівні: трансформацію (незначні зміни в молекулі), фрагментацію (розпад на простіші сполуки) та повну мінералізацію, що призводить до утворення кінцевих неорганічних продуктів (H_2O , CO_2 , NH_4 тощо).

Основними агентами біодеградації є мікроорганізми. Завдяки надзвичайній різноманітності їхніх ферментних систем та метаболічній лабільності, мікроорганізми здатні руйнувати широкий спектр хімічно стійких сполук, включаючи ті, що були штучно синтезовані людиною. Ці чужорідні для біосфери речовини, які не мають природних аналогів, і не входять до складу природних біогеохімічних циклів класифікуються як **ксенобіотики**. Їх створення (пестициди, гербіциди, промислові реагенти) забезпечило певні технологічні переваги, але одночасно призвело до появи нових екологічних загроз. Мікроорганізми є ключовим механізмом, що дозволяє біосфері адаптуватися до цих антропогенних навантажень, повертаючи біогенні елементи в кругообіг.

Мікроорганізми використовують різноманітні метаболічні шляхи для руйнування ксенобіотиків, що залежить від хімічної структури речовини та умов навколишнього середовища. Наприклад такі як:

- мінералізація, це повний розпад ксенобіотика до простих неорганічних сполук, таких як вуглекислий газ, вода та неорганічні солі. Цей процес є найбільш бажаним, оскільки повністю усуває забруднювач.

- кометаболізм, у цьому процесі мікроорганізм не отримує енергії від розкладання ксенобіотика, але руйнує його, використовуючи ферменти, призначені для метаболізму інших, споріднених субстратів.

- синтрофія, це взаємодія між різними видами мікроорганізмів, де один вид частково деградує ксенобіотик, а інший – використовує проміжні продукти для свого метаболізму, завершуючи процес.

Деякі ксенобіотики є стійкими до біодеградації через свою хімічну структуру, низьку розчинність або зв'язування з

глинистими частинками ґрунту. Однак, мікроорганізми також мають здатність детоксикувати довкілля, перетворюючи розчинні токсичні неорганічні сполуки у менш токсичні та нерозчинні форми. Поява токсичних речовин у навколишньому середовищі є селективним тиском, що сприяє росту та відбору мікробних популяцій, які виробили механізми резистентності до цих сполук.

Вивчення ролі мікроорганізмів у біодеградації ксенобіотиків є критично важливим для забезпечення екологічної безпеки. Ця міждисциплінарна галузь, що інтегрує мікробіологію, екологію, хімію та інженерію, має фундаментальне значення для розробки сталих стратегій захисту довкілля. Її розвиток є ключовим для збереження біорізноманіття, забезпечення здоров'я людини та сталого майбутнього планети.

З погляду екології мікроорганізмів, до ксенобіотиків належать чужорідні для біосфери сполуки, які можуть мати як антропогенне походження, так і природне, але перенесені в невластиві їм екологічні ніші у надзвичайно великих кількостях (наприклад, нафта). Їх поширення і накопичення призводять до забруднення навколишнього середовища та порушення біоценотичних процесів, що робить використання мікроорганізмів для очищення довкілля першочерговим завданням.

Деградація ксенобіотиків залежить від їхньої хімічної структури та умов навколишнього середовища. У природі цей процес відбувається як в аеробних, так і в анаеробних умовах, а активність біодеструкції визначається метаболічною лабільністю мікробних спільнот.

Найактивнішими деструкторами в аеробних умовах є бактерії родів *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Flavobacterium* та гриби родів *Penicillium*, *Aspergillus*, *Fusarium*. Їхня здатність до

розкладання складних сполук забезпечується специфічними ферментними системами, такими як діоксигенази у бактерій та пероксидази у грибів (рис. 12.1, рис. 12.2.). Серед анаеробних деструкторів відомі представники родів *Clostridium*, *Desulfovibrio* та *Methanobacterium*.

Здатність мікроорганізмів до руйнування складних органічних сполук є основою біоре mediaції — процесу усунення забруднювальних агентів з навколишнього середовища за допомогою їхньої біологічної активності.

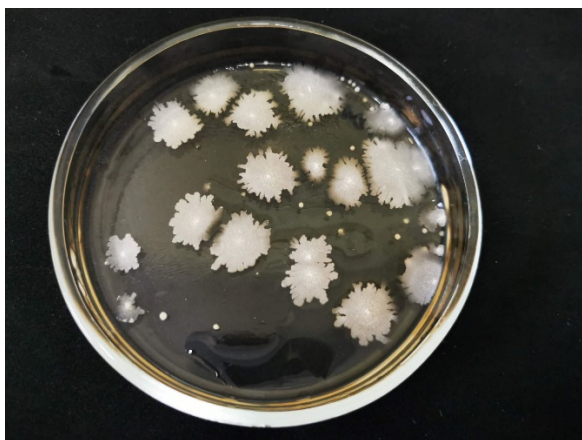
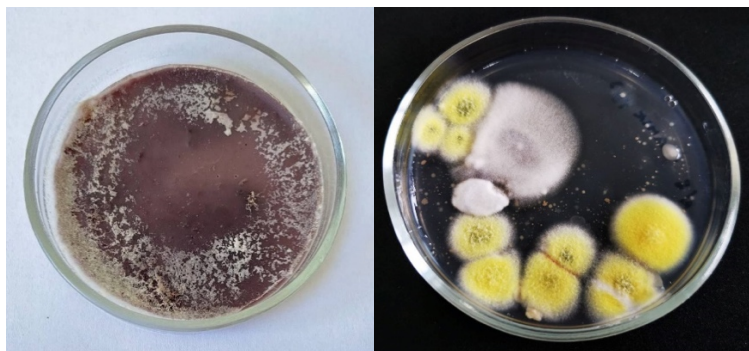


Рис. 12.1. Бактерії роду *Bacillus* на твердому поживному середовищі МПА

Джерело: авторське фото



1

2

Рис. 12.2. Мікроміцети родів *Fusarium* (1) та *Aspergillus* (2)
Джерело: авторське фото

12.1. Типи біодеградації пестицидів мікроорганізмами.

Ксенобіотики, зокрема пестициди, є найбільш поширеними чужорідними для біосфери сполуками. Їхня токсична дія охоплює мутагенні, канцерогенні, алергенні та тератогенні ефекти. За оцінками багатьох дослідників, обсяги надходження пестицидів у довкілля значно перевищують природну здатність екосистем до самоочищення.

Незалежно від способу застосування, основна маса пестицидів накопичується в ґрунті, який стає своєрідним депо та джерелом вторинного забруднення води, повітря і рослин. Деякі пестициди можуть зберігатися в біосфері до 40 років, спричиняючи довготривалі порушення природних біогеохімічних циклів.

З огляду на ці обставини, наукова проблема взаємодії біосфери з пестицидами вимагає двостороннього підходу: з одного боку, необхідності подальшої хімізації сільського господарства, а з іншого – невідкладного розвитку досліджень та впровадження практичних заходів для запобігання

негативним змінам у біоценозах. Ключовим завданням охорони природи є швидке й повне розкладання залишкових кількостей пестицидів.

Провідну роль у деструкції пестицидів, як і інших ксенобіотиків, відіграють мікроорганізми. Вивчення біохімічних і фізіологічних механізмів цього процесу в лабораторних умовах дає цінну інформацію, яка дозволяє використовувати мікроорганізми як біоіндикатори стану екосистем. Залежно від хімічної структури, *біодеградація може відбуватися двома основними шляхами.*

За першого типу, мікроорганізми використовують органічні забруднювачі як основне джерело вуглецю та енергії, що забезпечує їхній ріст і поділ клітин. Це призводить до нарощування мікробної біомаси. Прикладами є бактерії родів *Pseudomonas* та *Flavobacterium*, що можуть використовувати симазин як єдине джерело вуглецю. Подібним чином, деякі види *Pseudomonas*, *Trichoderma* та *Penicillium* здатні метаболізувати пестицид делалон, а численні гриби та стрептоміцети – використовувати пестициди як джерело азоту.

За другого типу, пестициди не є джерелом живлення, але підлягають біодеградації через кометаболізм. Цей процес залежить від індукції синтезу ферментів, структура яких подібна до ферментів, що розщеплюють природні сполуки. Зміна хімічної структури молекули пестициду може значно впливати на її стабільність і здатність до кометаболізму. Якщо ксенобіотик не здатний індукувати синтез необхідних ферментів, його розкладання можливе лише у присутності інших індукторів (природних або синтетичних). В такому разі трансформація має «випадковий» характер.

Окрім цього, пестициди можуть взаємодіяти з продуктами життєдіяльності мікроорганізмів, вступаючи в

хімічні реакції, такі як гідроксилювання, розрив ароматичного кільця, дезалкілювання, дезамінування, окиснення, відновлення та гідроліз.

Хоча більшість пестицидів не є аналогами природних сполук, різноманітність ґрунтових мікробних асоціацій дозволяє їм адаптуватися. Вважається, що ферменти для деградації ксенобіотиків виникли шляхом мутацій та природного добору. Здатність до біодеградації властива багатьом таксономічним групам: бактерії родів *Flavobacterium*, *Nocardia* та *Arthrobacter* розкладають гербіцид 2,4-Д, а триазинові гербіциди – гриби родів *Aspergillus*, *Penicillium*, *Trichoderma*, *Fusarium* та інші мікроорганізми.

У природних екосистемах біодеградація ксенобіотиків, включно з пестицидами, відбувається переважно завдяки гетерогенним мікробним угрупованням, які формують складні трофічні ланцюги. Однак, поодинокі активні мікробні культури, як правило, не здатні забезпечити повну деструкцію забруднювачів. Вважається, що ефективне руйнування складних сполук вимагає участі мікробних консорціумів, де різні види мікроорганізмів здійснюють послідовну деградацію. Це пояснюється тим, що на різних стадіях розкладання беруть участь різні групи мікроорганізмів, де трансформована одним видом сполука стає субстратом для іншого.

Швидкість біодеградації залежить від абіотичних факторів, таких як температура, вологість, вміст органічних речовин у ґрунті та біомаса мікроорганізмів.

Важливим фактором, що обмежує мікробну трансформацію, є токсичність самих пестицидів. У певних концентраціях вони можуть пригнічувати ріст клітин та блокувати активність відповідних ферментів.

Активна взаємодія мікроорганізмів із хімічними компонентами середовища є ключовою передумовою їхньої адаптації до умов існування. Мікробна клітина здійснює первинну атаку на чужорідну речовину, що може призвести до її асиміляції, накопичення менш токсичного продукту або, в окремих випадках, утворення і акумуляції сполуки, яка є більш токсичною, ніж вихідна.

Ці особливості пояснюють відносно низькі темпи накопичення мікроорганізмів-деструкторів та високу персистентність пестицидів у довкіллі. Особливу екологічну проблему становлять проміжні продукти трансформації, які за токсичністю можуть перевищувати початкові пестициди. Наприклад, біодеградація ліндану може призвести до утворення канцерогенного ізомеру, а деградація гербіциду ордрам — до формування більш токсичних кетопохідних.

Проміжні продукти трансформації пестицидів можуть накопичуватися в навколишньому середовищі за відсутності необхідних кофакторів, ферментів або додаткових джерел енергії. Ці метаболіти можуть проявляти токсичність, що пригнічує мікроорганізми і може перервати процеси очищення від ксенобіотиків. Наприклад, сим-триазинові гербіциди (атразин, симазин, прометрин) піддаються інтенсивному руйнуванню (до 75%) протягом перших трьох місяців, але їхня повна деструкція не відбувається. Залишкові кількості (3–6%) можуть зберігатися до одного року, а при багаторазовому застосуванні в ґрунті накопичуються продукти деструкції, які, хоч і мають низьку гербіцидну дію, негативно впливають на розвиток ґрунтової мікрофлори.

Ефективна деградація ксенобіотиків зазвичай відбувається не завдяки одному мікроорганізму, а в рамках послідовної трансформації за участю гетерогенних мікробних спільнот. У такому консорціумі один вид ініціює зміни в

молекулі пестициду, а інший вид атакує трансформований метаболіт, завершуючи процес. Це підкреслює складність практичного вирішення проблеми мікробної деградації пестицидів.

12.2. Мікробна деградація нерозчинних у воді пестицидів. Мікробна деградація нерозчинних у воді пестицидів є складним процесом, що ускладнюється їхньою низькою розчинністю та гідрофобністю. Такі сполуки, як фосфорорганічні пестициди, сим-триазини та тіокарбамати, потрапляючи в ґрунт, утворюють мікрочастинки та тонкі плівки на поверхні ґрунтових агрегатів. Це призводить до їхньої адгезії та стабілізації, що обмежує доступ для мікроорганізмів.

Прямі мікроскопічні дослідження показують, що навколо цих частинок формуються специфічні мікробні спільноти, що активно розмножуються і утворюють біоплівки. Деградація нерозчинних пестицидів може відбуватися трьома основними шляхами:

1. Деградація за участі екзоферментів. Через низьку розчинність і специфічний хімічний склад, пестициди не завжди можуть індукувати синтез ферментів. У таких випадках їхнє розкладання каталізується ферментами з широкою субстратною специфічністю, але для цього необхідна наявність додаткових індукторів та джерел енергії.

2. Розкладання під дією продуктів життєдіяльності мікроорганізмів. Мікроорганізми виділяють агресивні метаболіти, такі як органічні кислоти, вуглекислий газ, аміак і перекис водню. Наприклад, каталаза розкладає перекис водню з виділенням атомарного кисню — потужного окисника. Виділення аміаку призводить до підлугування

середовища, що сприяє гідролізу багатьох сполук, зокрема фосфорорганічних пестицидів.

3. Розкладання за допомогою розчинників. Деякі мікроорганізми (дріжджі, гриби, бактерії) продукують органічні розчинники (спирт, ацетон). Ці речовини локально впливають на поверхню пестицидів, сприяючи їх переходу в розчин, перерозподілу в ґрунті та подальшій мікробній деградації.

Для ініціювання деструкції слабorozчинних пестицидів часто потрібна наявність органічних речовин, які слугують джерелом живлення та енергії для мікроорганізмів. У процесі їхньої утилізації синтезуються відповідні ферменти та органічні розчинники. Існує пряма залежність між вмістом органічної речовини в ґрунті та швидкістю деградації пестицидів.

Кометаболізм є ключовим явищем, при якому здатність мікроорганізмів трансформувати складну молекулу забруднювача зумовлюється наявністю легкодоступного джерела енергії. Споживаючи ці доступні сполуки, мікроорганізми перетворюють пестициди на нетоксичні продукти.

На ефективність деградації пестицидів у ґрунті також впливають його тип, вміст глинистих мінералів та органічної речовини, а також система агротехнічних заходів. Наприклад, високі дози мінеральних добрив можуть знижувати коефіцієнт сорбції та збільшувати рухомість пестицидів, тоді як компост і гній, навпаки, сприяють їхній іммобілізації.

Важливу роль у деструкції відіграють також автотрофні мікроорганізми, які окислюють відновлені мінеральні сполуки азоту та сірки.

Багаторічне та беззмінне застосування пестицидів може призвести як до їхнього накопичення, так і до прискорення

деградації. Це залежить від хімічного складу препарату, його стабільності, дози, а також від таких факторів середовища, як температура, вологість, тип мікробного угруповання та вид рослин.

12.3. Екологічні стратегії мінімізації пестицидного навантаження. Токсична дія пестицидів на людину є ключовим аргументом на користь скорочення їхнього використання. Небезпека цих хімікатів полягає не лише в безпосередньому забрудненні ґрунту, а й у їхній здатності до біоаккумуляції та переміщення по трофічних ланцюгах, де вони можуть досягати летальних концентрацій.

Саме тому регулювання персистентності пестицидів у довкіллі має першочергове значення. Оскільки ґрунт функціонує як основне депо для цих речовин, першочерговим завданням є обмеження їхньої міграції в інші компоненти екосистеми. Це вимагає розробки методів їхньої детоксикації безпосередньо в ґрунті. Проте, ця проблема ускладнюється необхідністю нейтралізації не лише самих пестицидів, а і їхніх метаболітів, що може бути ще більш токсичними.

Проектування природоохоронних заходів починається з обґрунтованого вибору пестициду, що ґрунтується на повній інформації про його метаболізм. Ідеальний підхід передбачає використання таких препаратів і технологій, які б виключали їхнє накопичення та міграцію. Однак на практиці все ще виникають ситуації, що потребують втручання людини в природні процеси очищення ґрунту, що може бути реалізовано кількома шляхами.

1. Інтродукція мікроорганізмів у ґрунт, які здатні руйнувати ці забруднювачі. Цей підхід передбачає два основні сценарії: *Стимуляція місцевої мікрофлори* - Полягає у створенні оптимальних умов (наприклад, додавання

поживних речовин) для розвитку мікроорганізмів, які вже існують у забрудненому середовищі. *Внесення спеціалізованих штамів* - Передбачає інтродукцію в ґрунт мікроорганізмів із відомою деструктивною активністю, виділених і культивованих у лабораторних умовах.

Проте, інтродукція лабораторних штамів часто є неефективною, оскільки вони, як правило, менш конкурентоспроможні та не завжди здатні адаптуватися до фізико-хімічних умов природного середовища. Їхня ефективність залежить від біодоступності пестицидів у конкретному едафотопі.

Найбільш успішним цей метод виявився в локальних масштабах, таких як очисні споруди, склади агрохімікатів або в аварійних ситуаціях. Окремим перспективним напрямком є використання мікроорганізмів, іммобілізованих на сорбентах, що дозволяє швидко видалити пестицид із водного розчину та забезпечити високу концентрацію субстрату для ефективного розкладання.

Сучасні розробки включають генетичне конструювання мікроорганізмів, здатних до кометаболізму пестицидів. Такі генно-інженерні штами можуть цілеспрямовано та ефективно руйнувати ксенобіотики без негативного впливу на себе.

2. Культивування рослин на забруднених ґрунтах.

Рослини відіграють важливу роль у формуванні мікрофлори. У їхній ризосфері (ґрунті, що оточує корені) чисельність мікроорганізмів, зокрема активних деструкторів, значно вища. Крім того, самі рослини можуть акумулювати та розкладати пестициди.

3. Внесення органічних добрив. Органічні добрива є важливим джерелом живлення для мікроорганізмів і значно збагачують ґрунт сапрофітною мікрофлорою. Завдяки високій сорбційній здатності, вони поглинають пестициди, знижуючи

їхню токсичність і рухливість. Свіжі рослинні залишки та компост можуть слугувати джерелом ростових субстратів і ферментів, що каталізують процеси трансформації пестицидів. Поєднання цього методу з вирощуванням рослин дає найкращий ефект для самоочищення ґрунту.

4. Внесення мінеральних добрив. Застосування мінеральних добрив у поєднанні з пестицидами може суттєво впливати на їхню персистентність у ґрунті. Це відбувається за рахунок стимуляції метаболічної активності ґрунтових мікроорганізмів. Наприклад, трансформація фізіологічно кислих добрив мікрофлорою призводить до локальних змін рН та окисно-відновного потенціалу, що, у свою чергу, прискорює гідролітичне розщеплення пестицидів. Відповідно, при одночасному внесенні добрив і пестицидів необхідно враховувати функціональні особливості мікробних угруповань для оптимізації процесів детоксикації.

У довгостроковій перспективі тривале застосування пестицидів призводить до адаптації мікробних спільнот. Однак, формування резистентності у шкідників спонукає до пошуку нових, ще більш токсичних препаратів, що є екологічно та економічно невиправданим. Найкращим підходом є комплексне управління, яке поєднує агротехнічні, хімічні, біологічні та генетичні методи, спрямовані на зниження чисельності шкідливих організмів до економічно невідчутного рівня, а не на їх повне знищення.

12.4. Біопестициди як екологічна альтернатива хімічним препаратам. Один із ключових аспектів сучасної стратегії захисту рослин – це перехід від хімічно інтенсивних методів до більш екологічно безпечних. Ця тенденція зумовлена негативним впливом пестицидів на навколишнє середовище. Важливим резервом для підвищення

екологічної безпеки є використання біологічних препаратів (біопрепаратів), створених на основі мікроорганізмів, які є природними антагоністами збудників хвороб і шкідників.

Мікробіологічний метод боротьби з шкідливими організмами ґрунтується на природних взаємовідносинах між патогенними мікроорганізмами і чутливими до них макроорганізмами. Це забезпечує високу вибірковість методу. Для цього використовуються ентомопатогени – інфекційні агенти, здатні спричиняти епізоотії в популяціях шкідників, знижуючи їх чисельність до економічно безпечного рівня, при цьому не завдаючи шкоди іншим організмам. Прикладом є використання специфічних патогенів для боротьби з мишоподібними гризунами.

Біопрепарати на основі антагоністів фітопатогенів, відомі як мікробні фунгіциди, ефективно запобігають розвитку хвороб рослин.

Тактика застосування біопрепаратів значно відрізняється від хімічних пестицидів, і їх використання за аналогією з останніми знижує ефективність біологічної боротьби. Біопрепарати діють повільніше, але їхня основна перевага — це висока видова специфічність. Наприклад, мікробні інсектициди впливають на харчування шкідника, а мікробні родентициди викликають епізоотії, що призводить до повільного, але масового вимирання шкідників.

Оскільки біопрепарати створені на основі природних мікроорганізмів, вони є відносно безпечними для біосфери, не завдаючи шкоди нецільовим організмам. Найбільш відомими мікробними інсектицидами є препарати на основі *Bacillus thuringiensis*, що продукує ендотоксини (білкові кристали) і екзотоксини.

Обробка рослин суспензіями, що містять *B. thuringiensis*, спричиняє токсичну дію на травну систему комах. Токсичні

кристали, потрапляючи в кишечник, викликають парез, що призводить до припинення харчування і подальшої загибелі шкідників, переважно личинок. Цей механізм є високоспецифічним і діє лише в лужному середовищі кишечника комах, не впливаючи на ссавців та інших тварин. Навіть при сублетальних дозах можуть спостерігатися порушення розвитку або зниження плодючості наступних поколінь. Інші мікробні препарати, такі як бактороденцид на основі *Salmonella enteritidis*, викликають епізоотії серед мишоподібних гризунів, що має як агрономічне, так і важливе протиепідемічне значення. Гриби *Beauveria bassiana* та *Trichoderma lignorum* також використовуються для створення біопрепаратів. На відміну від хімічних пестицидів, біопрепарати слугують не для повного знищення, а для регуляції чисельності шкідників до економічно безпечного рівня, підвищуючи при цьому чисельність корисної фауни та стабілізуючи біоценотичні зв'язки в екосистемі. Це є їхньою основною екологічною перевагою.

Перевага мікробіологічного методу полягає в його довготривалому ефекті, оскільки одноразово внесені мікроорганізми продовжують розмножуватися та функціонувати в навколишньому середовищі без додаткових витрат. Цей підхід є також економічно вигідним, оскільки розробка та реєстрація біопрепаратів відбувається значно швидше, ніж синтетичних пестицидів. Завдяки високій видовій специфічності, мікроорганізми не становлять загрози для нецільових організмів, включно з корисною ентомофауною та людиною, що підтверджує їхню екологічну безпеку. Однак, суттєвим недоліком біопрепаратів є обмежена життєздатність їхнього активного інгредієнта через чутливість до ультрафіолетового випромінювання, світла та

висихання. Для мінімізації цього впливу застосовуються технології інкапсулювання та додавання стабілізаторів.

У рамках біологізації сільського господарства мікроорганізми є не лише альтернативою хімічним пестицидам, а й виступають заміниками мінеральних добрив та стимуляторів росту рослин. Цей підхід ґрунтується на використанні специфічних груп мікроорганізмів, які покращують живлення рослин і підвищують їхню стійкість до стресів. Препарати на основі азотфіксуючих мікроорганізмів, таких як *Azotobacter*, *Flavobacterium*, *Agrobacterium*, *Azospirillum* та *Rhizobium*, здатні здійснювати діазотрофію – фіксацію атмосферного азоту, перетворюючи його на біодоступні для рослин форми амонію. Це забезпечує екологічно безпечне та економічно ефективне джерело азотного живлення, що суттєво відрізняється від енергоємного та екологічно обтяжливого виробництва мінеральних добрив.

Водночас, фосфатмобілізуючі мікроорганізми, зокрема *Paenibacillus polymyxa* та *Achromobacter album*, допомагають перетворювати важкорозчинні форми фосфатів у ґрунті (які є недоступними для рослин) в розчинні. Вони досягають цього шляхом виділення органічних кислот та ферментів, таких як фосфатази, що розчиняють мінерали, роблячи фосфор доступним для кореневої системи. Більшість сучасних біопрепаратів цієї групи демонструють поліфункціональну дію: вони не лише поліпшують живлення рослин, а й виступають як біостимулятори, продукуючи фітогормони (ауксини, цитокініни), та підвищують резистентність рослин до патогенів. Такий комплексний підхід сприяє не тільки зростанню продуктивності агроєкосистем, а й їхній стабілізації.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. Визначте поняття ксенобіотики в контексті екології.
2. Розмежуйте терміни біодеградація та біоремедіація.
3. Надайте класифікацію та характеристики основних типів мікробної біодеградації пестицидів.
4. Які фізіологічні механізми адаптації мікроорганізмів до токсичних субстратів?
5. Охарактеризуйте проміжні метаболіти трансформації пестицидів та їхню екологічну значущість.
6. Проаналізуйте ключові абіотичні та біотичні фактори, що регулюють швидкість біодеградації пестицидів.
7. Опишіть можливі шляхи детоксикації гідрофобних пестицидів у ґрунтовому середовищі.
8. Поясніть сутність кометаболізму та його роль у розкладанні ксенобіотиків.
9. Які стратегії та методи використовуються для мінімізації пестицидного навантаження на довкілля?
10. Назвіть та охарактеризуйте основні біологічні підходи до очищення ґрунту від пестицидів.
11. Аргументуйте переваги біометоду як екологічної альтернативи хімічним пестицидам.
12. Опишіть біохімічні взаємодії мікроорганізмів із важкими металами.
13. Сформулюйте основні напрями мікробної іммобілізації важких металів.

СЛОВНИК ТЕРМІНІВ (ГЛОСАРІЙ)

АБІОТИЧНЕ СЕРЕДОВИЩЕ. Сукупність неорганічних умов (чинників) існування організмів (сонячне світло, тепло, вода тощо).

АВТОТРОФИ. Організми здатні утворювати органічні речовини свого тіла із неорганічних сполук навколишнього середовища (тобто такі що живляться самостійно).

АВТОХТОННА МІКРОБІОТА. Еколого-трофічна спільнота мікроорганізмів, здатних розкласти гумусові сполуки ґрунту.

АГРОЕКОСИСТЕМА. Змінені людиною біогеоценози, основу яких становлять штучно створені біотичні спільноти для отримання сільськогосподарської продукції.

АДАПТАЦІЯ МІКРООРГАНІЗМІВ. Сукупність морфологічних та інших особливостей певного виду, яка забезпечує здатність мікроорганізмів до змін умов існування. Це здатність мікроорганізму або системи реагувати на дію зовнішніх факторів, забезпечуючи собі найстійкіший у певних умовах стан.

АЕРОБНЕ ДИХАННЯ. Біологічне окиснення, що дає енергію, за якого акцептором (окиснювачем) електронів є газоподібний (молекулярний) кисень.

АДГЕЗІЯ. Це фізичне явище, що виражається у взаємодії між поверхнями двох різнорідних або однорідних тіл, які перебувають у контакті. Цей процес відбувається завдяки міжмолекулярним силам, що призводять до зчеплення поверхонь. Цей термін використовується для опису здатності

мікроорганізмів, наприклад, бактерій, прилипати до клітин-господарів або до поверхонь.

АЗОТФІКСУВАННЯ. Також називається діазотрофією, азотфіксацією, біологічною фіксацією азоту. Процес відновлення атмосферного азоту до аміаку, що здійснюється різними бактеріями та археями з метою постачання азоту для побудови білків та нуклеїнових кислот.

АКТИНОМІЦЕТИ. Група хемоорганотрофних ґрунтових бактерій, які можуть рости у вигляді ниток та демонструвати розгалуження.

АЛЕЛОПАТІЯ. Це біологічний феномен, при якому один організм виробляє біохімічні речовини, що впливають на ріст, виживання або репродукцію іншого організму. Ці речовини, відомі як алелохімікати, можуть мати як позитивний, так і негативний вплив. Цей процес широко розповсюджений у рослин, мікроорганізмів, грибів та водоростей, де вони використовують алелохімікати для конкуренції або взаємодії з іншими видами.

АМЕНСАЛІЗМ. Різновид антагоністичних взаємовідносин, за яких одна популяція завдає шкоди іншій, сама ж при цьому не страждає.

АНАЕРОБНІ МІКРООРГАНІЗМИ. Бактерії, археї або дріжджі, що ростуть за відсутності кисню.

АНАММОКС-РЕАКЦІЯ. Бактеріальна реакція, що включає анаеробне окислення амонію з відновленням нітриту з утворенням N_2 .

АНОКСИГЕННИЙ. Що стосується активності, яка сприяє анаеробному середовищу.

АНТАГОНІЗМ. Стан, при якому один організм пригнічує ріст іншого організму.

АНТРОПОГЕННИЙ. Посилається на хімічні речовини, що виникають в результаті впливу людини, на відміну від хімічних речовин, що виникають в результаті природних процесів.

АРТРОПОДИ. Членистоногі тварини з екзоскелетами, сегментованими тілами та членистими придатками. До них належать Акари – павукоподібні, до яких належать кліщі та голки; Кільчасті черви – сегментовані черви, такі як дощові черви та нематоди – несегментовані черви.

АРЕАЛ. Частина простору або поверхні, в межах якої розповсюджується і відбувається повний цикл розвитку певного таксону (вид, рід, родина).

АСИМІЛЯЦІЯ. Включення сполук у клітинні матеріали.

АСОЦІАТИВНА АЗОТФІКСАЦІЯ. Біологічний та екологічний зв'язок ґрунтових бактерій, ціанобактерій зі злаковими та іншими рослинами, завдяки якому формується мікробно-рослинне угруповання і зв'язується атмосферний азот повітря.

АСОЦІАЦІЯ. Спільнота (об'єднання) двох або більше видів мікроорганізмів, що виникають в природі в однорідних умовах існування або створюються штучно в експерименті.

АЦИДОФИЛИ. Організми (переважно бактерії) здатні жити і розвиватися за умов значної кислотності.

АУГУМЕТАЦІЯ. Це процес, що передбачає збільшення чисельності популяції певних мікроорганізмів, які є

корисними для досягнення бажаної мети. В екології та біотехнології є стратегією для посилення природних процесів. У контексті біоремедіації, це додавання бажаних бактерій до біореактора або на забруднену ділянку.

БАКТЕРІОМ. Це сукупність бактерій, що мешкають у певному середовищі. Цей термін використовується для опису мікробіоти, яка колонізує, наприклад, тіло людини (шкіра, травний тракт), ґрунт, або океан. Дослідження бактеріому допомагають зрозуміти взаємодію бактерій з їхнім середовищем та їхній вплив на здоров'я, екологію та інші процеси.

БАКТЕРІОФАГИ. Віруси, що інфікують бактерії.

БАКТЕРІОСТАЗ. Пригнічення або повне припинення росту і розмноження бактерій, спричинене впливом несприятливих абіотичних чи біотичних чинників.

БЕНТОСНИЙ. Стосується місць існування на дні водних середовищ.

БІОГЕННІ ЕЛЕМЕНТИ. Елементи без яких не можлива життєдіяльність живого організму.

БІОГЕОХІМІЧНИЙ ЦИКЛ. Шлях, який проходить поживна речовина або елемент під час руху через біосферу, гідросферу, літосферу та атмосферу.

БІОГЕОЦЕНОЗ. Сукупність на певній території земної поверхні однорідних природних абіотичних і біотичних компонентів (рослин, тварин, мікроорганізмів, ґрунту тощо) які мають певний тип обміну речовин і енергії між собою та з іншими природними компонентами.

БІОДИЗЕЛЬ. Це біологічне паливо, яке виробляється з рослинних олій, тваринних жирів або відпрацьованої олії. Хімічно він являє собою суміш метилових ефірів жирних кислот. Його перевага полягає в тому, що він є відновлюваним джерелом енергії, має менший вміст сірки та ароматичних вуглеводнів, ніж традиційне дизельне паливо, і є біорозкладним. Часто це екстракт клітин водоростей, що містить олії; придатний для використання в двигунах.

БІОКОРОЗІЯ. Корозія під впливом мікроорганізмів, процес, за допомогою якого мікроорганізми руйнують метал.

БІОМАЙНІНГ. (біовилуговування або бактеріальне вилуговування). Використання мікроорганізмів для сприяння видобутку та відновлення металів з руд.

БІОМІНЕРАЛІЗАЦІЯ. Процес утворення неорганічних мінеральних структур живими організмами, який відбувається в результаті біологічно контрольованих процесів, що включають кристалізацію мінералів усередині або зовні клітин.

БІОПАЛИВО. Біологічний продукт (етанол, метан, H_2 тощо), який можна використовувати як паливо для двигунів.

БІОПЛІВКА. Плівка, що містить мікробні клітини різних родів, локалізовані на поверхні за допомогою позаклітинного матриксу.

БІОРЕМЕДІАЦІЯ. Застосування мікроорганізмів (або біологічного матеріалу) для детоксикації органічних речовин або неорганічних сполук.

БІОТОП (БІОГЕОЦЕНОЗ). Ділянка земної поверхні, яка характеризується певними абіотичними умовами і на якій існує біоценоз. Синонім місця мешкання.

БІОСОРБЦІЯ. Процес пасивного поглинання та зв'язування певних речовин, таких як іони металів, барвників, радіонуклідів або органічних забруднювачів, біомасою мікроорганізмів, водоростей, грибів або рослин.

БІОСФЕРА. Глобальна екосистема, що охоплює всі живі організми на Землі, а також їхнє середовище існування. Вона включає частини атмосфери, гідросфери та літосфери, які взаємодіють з живими істотами та підтримують життя. Біосфера є найвищим рівнем організації життя, де відбувається постійний обмін речовин та енергії між живою та неживою природою.

БІОЦЕНОЗ. Будь-яка сукупність взаємопов'язаних популяцій мікроорганізмів, рослин, тварин, що населяють певну територію, біотоп. Це система, яка функціонує як єдине ціле, завдяки взаємопов'язаним метаболічним перетворенням.

БРОДІННЯ. Анаеробний метаболічний процес бактерій та дріжджів, що призводить до утворення бажаних кінцевих продуктів, включаючи етанол та молочну кислоту.

ВЕГЕТАТИВНА КЛІТИНА. Будь-яка клітина живого організму, що не бере участі у статевому розмноженні. У мікробіології цей термін зазвичай використовується для позначення активної, метаболічно активної клітини бактерій, яка здатна до поділу та росту.

ВЕРТИКАЛЬНА ПЕРЕДАЧА. Процес, в якому ендосимбіонти передаються від матері до яйця або ембріона.

ВИД ІНДИКАТОР. Рослина, тварина чи мікроорганізм, наявність, кількість або зміна стану яких указує на характер або зміну властивостей довкілля.

ВИД МІКРООРГАНІЗМУ. Група особин мікроорганізмів, які мають однакові морфологічні, фізіолого-біохімічні, генетичні та інші ознаки.

ВИСНАЖЕННЯ ҐРУНТУ. Зниження родючості ґрунту через неправильну агротехніку, сівозміну тощо.

ГАЛОФІЛЬНІ МІКРООРГАНІЗМИ. Мікроорганізми, які ростуть у середовищах з високими концентраціями солей.

ГЕМІЦЕЛЮЛОЗА. Речовина, що екстрагується з клітинних стінок рослин, що складається з полімерів ксилози-глюкози або полімерів глюкози-арабінози-ксилози.

ГЕННА ІНЖЕНЕРІЯ. Сукупність методів та технологій, що дозволяють цілеспрямовано змінювати генетичний матеріал організму, включаючи перенесення генів із одного виду в інший. Основна мета генної інженерії — надання організмам нових, бажаних властивостей.

ГЕНОМІКА. Вивчення генного складу організму.

ГЕНОТИП. Генний склад організму.

ГЕРБИЦИДИ. Хімічні речовини, що використовуються для знищення рослин.

ГЕТЕРОТРОФИ (або ХЕМООРГАНОТРОФИ) — організми, що використовують органічні сполуки як джерела енергії та для отримання вуглецю для клітинних процесів.

ГЕТЕРОЦИСТА. Спеціалізована клітина, що зустрічається в деяких нитчастих ціанобактеріях, що забезпечує безкисневе середовище, в якому може відбуватися азотфіксація.

ГІДРОГЕЛЬ. Речовина, в якій полімер біоплівки гідратований водою, утворюючи в'язку желеподібну матрицю.

ГІДРОГЕНАЗА. Фермент, який розщеплює молекулярний водень на два протони та два електрони.

ГІДРОГЕНОСОМИ. Організми, що зустрічаються в деяких анаеробних мікробних еукаріотах; ферментують піруват, утворюючи вуглекислий газ, водень та ацетат. Як і мітохондрії, гідрогеносоми генерують енергію у формі АТФ.

ГІДРОЛІТИЧНА РЕАКЦІЯ. Ферментативний процес, під час якого вода додається через ковалентний зв'язок для утворення мономерних ланок з димеру або полімеру.

ГІПЕРТЕРМОФІЛИ. Організми, що живуть за температури вище 80°C.

ГІПОЛІМНІОН. Нижній шар озер, який холодніший, щільніший і темніший за епілімніон.

ГІФИ. Ниткоподібні, розгалужені структури, що складають основу тіла більшості грибів, актиноміцетів та деяких водоростей. Вони утворюють так званий міцелій, або грибницю, який забезпечує поглинання поживних речовин з навколишнього середовища.

ГЛУТАТІОН. Пептид, що складається з трьох амінокислот (гліцину, цистеїну та глутамату); виконує функцію захисту клітин від різних токсичних речовин.

ГОМЕОСТАЗ. Відносна постійність складу і властивостей внутрішнього середовища організму. Для мікроорганізмів життєво важливе значення має гомеостаз величини рН, концентрації іонів, молекул у клітині тощо, які забезпечують передусім функціонування цитоплазматичної мембрани.

ГОРИЗОНТАЛЬНА ПЕРЕДАЧА. Процес, під час якого ендосимбіонти переносяться від однієї особини виду хазяїна до іншої або навіть до іншого виду.

ГОРИЗОНТАЛЬНИЙ ПЕРЕНОС ГЕНІВ. Переміщення генів між різними організмами, а не вертикальна передача під час поділу клітин.

ГРАМНЕГАТИВНІ/ГРАМПОЗИТИВНІ БАКТЕРІЇ. Бактерії, які можна розрізнити під мікроскопом за допомогою процедури диференціального забарвлення. Зазвичай грамнегативні бактерії мають більш різноманітний метаболізм і ростуть швидше, ніж грампозитивні бактерії.

ГУМІФІКАЦІЯ. Фізико-біохімічний процес перетворення переважно ґрунтовими мікроорганізмами органічних решток у специфічні гумусові речовини.

ГУМУС. Головний компонент органічної речовини ґрунту, що складається із гумусових речовин, органічних сполук і проміжних продуктів їхньої мінералізації та гуміфікації.

ДЕГІДРОГЕНАЗА. Фермент, який окислює молекули шляхом перенесення електронів на електрононосій NAD або цитохроми.

ДЕНІТРИФІКАЦІЯ. Перетворення нітратів на атмосферний азот.

ДИСИМІЛЯЦІЙНА РЕДУКЦІЯ. У мікробіології це перенесення великої кількості електронів до акцептора електронів, що призводить до утворення великої кількості продукту дихання.

ДИСИМІЛЯЦІЙНЕ СУЛЬФАТВІДНОВЛЕННЯ. Використання сульфату як кінцевого акцептора електронів хемолітотрофними організмами з продукуванням H_2S .

ДИСИМІЛЯЦІЯ. Діяльність, що призводить до перетворення акцептора електронів на кінцевий продукт метаболізму; не пов'язана з включенням хімічних речовин у клітинну біомасу.

ЕВТРОФІЯ. Підвищення рівня первинної продукції водойм внаслідок збільшення в них концентрації біогенних елементів, насамперед азоту і фосфору.

ЕКОЛОГІЯ УГРУПОВАННЯ. Вивчення взаємодій між видами, що живуть разом у визначеній фізичній області, а також біогеографії, чисельності та розподілу співіснуючих популяцій.

ЕКОТИП. Група особин (популяція або підвид), які адаптувалися до певної екологічної ніші, в якій вони живуть, ставши генетично схожими.

ЕКСТРЕМОФІЛИ. Організми, що живуть в екстремальних умовах з різними рівнями рН, температури або солоності та адаптувалися до них.

ЕНДОСПОРА. Надзвичайно стійка, неактивна форма клітини, що утворюється всередині деяких бактерій (наприклад, родів *Bacillus* та *Clostridium*) у відповідь на

несприятливі умови навколишнього середовища. Ендоспора не є формою розмноження.

ЕПІЛІМНІОН. Поверхневий шар озер, який є теплішим, менш щільним і освітленим сонцем.

ЕПІФІТ. Мікроорганізм, що росте на поверхні рослини, зазвичай на листках.

ЕУКАРІОТИ. Один із трьох філогеномістких доменів дерева життя; містить усіх еукаріотів. До них відносяться клітини або організми, що мають справжнє ядро та внутрішні мембрани.

ЗОНИ СУЛЬФУРЕТА. Зони у водному середовищі, де сіркобактерії ростуть разом із сульфатвідновлювальними бактеріями.

КОЕФІЦІЄНТ РЕДФІЛДА. Наші океани демонструють співвідношення C: N: P = 106 : 16 : 1, що відповідає середньому співвідношенню, що спостерігається в морському фітопланктоні; це називається коефіцієнтом Редфілда.

КОЛОНІЗАЦІЙНА СТІЙКІСТЬ. Здатність кишечника хазяїна запобігати колонізації немісцевими мікроорганізмами, що, принаймні частково, зумовлена діями місцевої мікробіоти.

КОМЕНСАЛІЗМ. Форма симбіотичних відносин між двома організмами, при якій один організм, коменсал, отримує вигоду, а інший організм не отримує ані вигоди, ані шкоди. Це взаємодія, що є нейтральною для одного з учасників, але не є взаємовигідною, як у випадку мутуалізму.

КОМПОСТ. Органічне добриво, що утворюється в результаті керованого біологічного розкладання органічних

відходів, таких як рослинні рештки, харчові залишки, гній тощо. Цей процес відбувається завдяки діяльності мікроорганізмів, які перетворюють складні органічні сполуки на стабільну, багату на поживні речовини масу.

КОН'ЮГАЦІЯ. Генетичний обмін, що виникає в результаті міжклітинного контакту; відбувається як у прокаріотичних, так і у еукаріотичних мікроорганізмів.

КОНКУРЕНЦІЯ. Діяльність, за участю двох або більше мікроорганізмів, які шукають одну й ту саму нішу або поживні речовини.

КОПРОФІЛЬНИЙ. Стосується організмів, які віддають перевагу росту на екскрементах.

КСЕНОБІОТИК. Хімічна речовина, що виробляється в лабораторії та не виробляється жодною живою системою.

ЛАТЕРАЛЬНИЙ ПЕРЕНОС ГЕНІВ. Термін, який часто застосовується до горизонтального переносу генів.

ЛІАЗА. Клас ферментів, що вивільняють малу молекулу з великої сполуки.

ЛІГНІН. Аморфний полімер, присутній у деревній тканині, який виконує функцію з'єднання целюлозних фібрил.

МАГНІТОСОМИ. Магнітні структури, що знаходяться в клітинах певних видів бактерій.

МАГНІТОТАКСИС. Здатність магнітотаксичних бактерій вирівнюватися та плавати вздовж ліній магнітного поля.

МЕЛАНІН. Органічна молекула зі складною структурою, яка відповідає за коричневу або чорну пігментацію.

МЕТАБІОМІКА. Галузь науки, яка вивчає сукупність метаболітів, що виробляються організмами, зокрема

мікробними спільнотами, в певному середовищі та фокусується на кінцевих продуктах обміну речовин, які безпосередньо відображають функціональну активність мікробної спільноти.

МЕТАГЕНОМІКА. Наука що вивчає сукупність генетичного матеріалу (метагеном) мікроорганізмів, взятих безпосередньо з природного середовища (наприклад, ґрунту, води, організму людини) без попереднього виділення та культивування окремих видів. На відміну від традиційної мікробіології, що фокусується на вивченні окремих мікробних культур, метагеноміка дає змогу дослідити генетичний потенціал усієї мікробної спільноти.

МЕТАНОБАКТЕРІЇ. Бактерії, що ростуть, отримуючи енергію від окислення метану.

МЕТАНОТРОФ. Мікроорганізм, що росте з метаном як донором електронів.

МЕТИЛОБАКТЕРІЇ. Бактерії, що ростуть з метанолом як донором електронів.

МІКОБІОНТ. Грибний партнер у симбіотичних стосунках (наприклад, гриби в лишайниках).

МІКРОБІОЛІТИ. Мікробно утворені органо-осадові бентосні відкладення.

МІКРОБІОМІКА. Вивчення всіх мікроорганізмів та їхньої взаємодії в навколишньому середовищі.

МІКРОКОПАЛИНИ. Скам'янілості, що містять ціанобактерії або інші мікроорганізми.

МІКРООРГАНІЗМИ. Прокаріотичні, еукаріотичні та інші організми, що мають мікроскопічну природу.

МІСЦЕВІ БАКТЕРІЇ. Бактерії, які зазвичай присутні у певному навколишньому середовищі.

МІТОСОМИ. Подвійні мембранні мішечки, що містять скупчені мітохондріально-подібні білки.

МІЦЕЛІЙ. Вся маса, що утворюється в результаті агрегації грибних гіф.

МУЛ. Твердий матеріал, що містить високу концентрацію мікроорганізмів, неорганічних осадів та неперетравлених органічних твердих речовин.

МУТУАЛІЗМ. Стан, коли обидва партнери отримують користь від взаємодії.

НАНОБАКТЕРІЇ. Організми певного виду, які мають нормальний розмір росту 0,2–0,4 мкм.

НЕЙТРАЛІЗМ. Стан двох мікроорганізмів, що ростуть поблизу один одного без будь-якого впливу (позитивного чи негативного) один на одного.

НІТРИФІКАЦІЯ. Виробництво нітратів з нітритів або інших відновлених азотистих сполук.

НІТРОГЕНАЗА. Фермент, який перетворює атмосферний азот на аміак.

НУКЛЕОЇД. Ядерний матеріал у прокаріотичному організмі.

ОКСИГЕНАЗА. Фермент, який безпосередньо вбудовує молекулярний кисень у субстрат.

ОЛІГОТРОФИ. Еколого-трофічна група мікроорганізмів, характерною особливістю яких є здатність розмножуватись у середовищах з низьким вмістом вуглецю (до 0,1 мг у л/добу),

тобто здатність до використання джерел енергії в низьких концентраціях.

ПАЗАРИТИЗМ. Форма антагоністичних відносин двох різних організмів, за якої один з них (паразит) використовує іншого (хазяїна) як середовище існування або джерело живлення, покладаючи на нього регуляцію своїх відносин із зовнішнім середовищем.

ПЕКТІН. Суміш розгалужених гетерогенних полісахаридів, що містять галактуронову кислоту, причому полісахарид утримується в клітинній стінці за допомогою Ca^{2+} .

ПЕЛАГІЧНИЙ. Термін, що стосується середовищ існування над дном водних середовищ.

ПЕСТИЦИД. Хімічна речовина, ефективна для знищення небажаних агентів у навколишньому середовищі.

ПІКОПЛАНКТОН. Дуже дрібні організми (<2 мкм), що вільно плавають у товщі води.

ПІЛІ. Лінійні структури білка, що простягаються від поверхні грамнегативних бактерій.

ПЛАНКТОННІ ОРГАНІЗМИ. Організми, які не прикріплені до поверхонь.

ПЛОДОВЕ ТІЛО. Безстатева репродуктивна структура, що утворюється ґрунтовими грибами та кількома бактеріями.

ПОЗАКЛІТИННА ПОЛІМЕРНА МАТРИЦЯ. Полісахаридний матеріал, що оточує бактеріальні клітини разом з іншим полімерним матеріалом.

ПОЛІАРОМАТИЧНИЙ ВУГЛЕВОДЕНЬ. Нерозчинна у воді молекула, що складається з кількох кільцевих структур.

ПРОКАРІОТ. Мікроорганізм, який не має справжнього ядра, але в якому ДНК розподілена в цитоплазмі клітини.

ПРОТЕОМІКА. Комплексна наукова дисципліна, що займається широкомасштабним вивченням усіх білків (протеому) в певному організмі, клітині або біологічній системі. На відміну від геноміки, що вивчає гени, протеоміка зосереджується на білках, які є безпосередніми виконавцями біологічних функцій.

РИЗОСФЕРА. Шар ґрунту (2-3 мм), який безпосередньо оточує коріння та кореневі волоски рослин.

СЕНСОРНІ СИСТЕМИ. Системи, що складаються з каскаду білків, що дозволяють клітинам реагувати на фізичні або хімічні подразники.

СИДЕРОФОРИ. Невеликі органічні сполуки, що виробляються бактеріями або грибами; ці сполуки сприяють клітинному поглинанню Fe^{3+} .

СИМБІОГЕНЕЗ. Явище, яке виникає, коли нові фізіологічні процеси, тканини або органи розвиваються в результаті симбіотичних стосунків.

СИМБІОЗ. Сумісне існування організмів двох різних видів в умовах тісного просторового контакту за отримання з цього взаємної користі.

СИНТРОФІЗМ. Тип симбіотичної взаємодії між двома або більше видами мікроорганізмів, де один вид отримує поживні речовини, що є кінцевими продуктами метаболізму іншого, і навпаки. Ця взаємодія часто відбувається в умовах, де жоден з видів не може існувати самотійно, але разом вони створюють сприятливе середовище.

СОРБЦІЯ. Термін, що використовується для включення адсорбції та абсорбції; процес, коли хімічна речовина переходить з розчинної фази в нерозчинну.

СПІЛЬНОТА. Асоціація видів, які взаємодіють та живуть у фізичному середовищі.

СПОРА. Репродуктивна або неактивна клітина, яка здатна розвиватися в новий організм (часто використовуючи цей термін мають на самі ендоспори).

СТАБІЛЬНІСТЬ. Здатність спільноти повернутися до свого попереднього видового складу, різноманітності та чисельності та зберегти свої генетичні ознаки після порушення.

СТІЙКІСТЬ. Здатність екосистеми повертатися до свого попереднього стану після порушення.

СУКЦЕСІЯ. Заміна однієї спільноти іншою з часом.

ТАКСОН. Група окремих об'єктів, що пов'язані тим чи іншим ступенем спільності властивостей та ознак і завдяки цьому дають підставу для присвоєння їм певної таксономічної категорії.

ТАЛОМ. Структура або тіло лишайника, великого гриба або водорості.

ТЕРМОФІЛИ. Мікроорганізми, які адаптувалися до життя та розмноження за високих температур, зазвичай від 45°C до 80°C або вище. Вони процвітають в екстремальних середовищах, таких як гарячі джерела, гейзери, глибинні гідротермальні джерела та компостні купи.

ТРАНСКРИПТОМІКА. Дослідження, що оцінює наявність специфічної мРНК, що виробляється організмом.

ФАКУЛЬТАТИВНІ АЕРОБИ. Мікроорганізми, які можуть виживати та рости як у присутності дуже малої кількості кисню (за допомогою аеробного дихання), так і за його відсутності (за допомогою бродіння або анаеробного дихання). Вони є найбільш універсальними в плані використання кисню.

ФАКУЛЬТАТИВНІ АНАЕРОБИ. Мікроорганізми, які можуть отримувати енергію та рости як у присутності кисню, так і за його відсутності.

ФЕНОТИП. Характеристики організму, які легко спостерігаються, які є результатом взаємодії його спадкової інформації (генотипу) з чинниками навколишнього середовища.

ФЕРИТИН. Білок, що складається з 24 субодиниць; використовується для зберігання заліза в цитоплазмі тварин і деяких бактерій.

ФЕРОМОНИ. Низькомолекулярні сполуки, що виділяються клітинами, важливі для спарювання.

ФІКОБІЛІН. Світлозахоплюючі молекули в червоних водоростях і ціанобактеріях, які передають світлову енергію хлорофілам.

ФІЛОГЕНЕТИКА. Розділ еволюційної біології, який вивчає еволюційні зв'язки та історію розвитку організмів. Основна мета філогенетики – побудова філогенетичних дерев, що відображають еволюційну родовідну лінію груп організмів або генів.

ФІТИНОВА КИСЛОТА. Загальна назва інозитолгексафосфату, основної сполуки, що зберігає фосфор у рослинах.

ФІТОПЛАНКТОН. Морський фітопланктон включає мікроскопічні водорості та діатомові водорості, що плавають в океані та відповідають за основну частину морського фотосинтезу.

ФІТОХЕЛАТОР. Цитоплазматичний білок, що міститься в рослинних клітинах, містить кілька залишків цистеїну та зв'язує токсичні іони металів.

ФОСФОНАТ. Сполука з фосфором, ковалентно зв'язаним з атомом вуглецю.

ФОТОБІОНТ. Фотосинтетичний партнер у симбіотичних стосунках.

ФОТОСИНТЕЗ. Процес, в якому сонячна енергія використовується для відновлення вуглекислого газу до вуглеводів.

ФОТОТРОФІЯ. Тип метаболізму, в якому енергія світла перетворюється на хімічну енергію.

ХАРЧОВА МЕРЕЖА. Система, що відображає харчові взаємовідносини в межах спільноти та зв'язки між харчовими ланцюгами.

ХАРЧОВИЙ ЛАНЦЮГ. Зображення потоку енергії всередині харчового ланцюга від одного рівня до наступного, що показує послідовність того, що ким з'їдається.

ХЕМОАВТОТРОФІЯ. Процес, у якому вуглекислий газ використовується як джерело вуглецю.

ХЕМОЛІТОТРОФИ. Мікроорганізми, що пов'язують потік електронів з окисненням або відновленням неорганічних матеріалів.

ХЕМОЛІТОТРОФІЯ. Процес окислення неорганічних сполук для отримання енергії для організмів.

ХЕМООРГАНОТРОФИ. Організми, що використовують органічні сполуки як джерела енергії.

ХИЖАЦТВО. Полювання одного мікроорганізму на інший.

ЦЕЛЮЛОЗА. Біополімер, що складається з кількох десятків ланцюгів мікрофібрил, де кожен ланцюг глюкози утримується β -1,4-глюкозидними зв'язками.

ЦЕЛЮЛОЗОМА. Структура, що містить ферменти для перетравлення целюлози; може знаходитися на поверхні деяких бактеріальних клітин.

ЦЕНОЗ. Певна біотична спільнота, сукупність організмів в середовищі мешкання з більш-менш однорідними умовами існування.

ЦИСТА. Клітина спокою, що утворюється кількома видами бактерій або протестуючих організмів; ця структура менш стійка, ніж бактеріальна ендоспора.

ЦІАНОБІОТИ. Внутрішньоклітинні або позаклітинні асоціації ціанобактерій з діатомовими водоростями.

ШТАМ-ПРОДУЦЕНТ. Штам мікроорганізму, що продукує ту чи іншу речовину і використовується для одержання кінцевого продукту (фермент, антибіотик, фітогормон, пігмент тощо).

ЩІЛЬНІСТЬ ПОПУЛЯЦІЇ. Кількість особин у популяції, що припадає на одиницю площі або об'єму в певний момент часу. Це ключовий показник для оцінки стану популяції.

ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Agumas, B., Blagodatsky, S., Balume, I., Musyoki, M.K., Marhan, S., Rasche, F. (2021). Microbial carbon use efficiency during plant residue decomposition: Integrating multi-enzyme stoichiometry and C balance approach. *Applied Soil Ecology* 159, 103820. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103820>
2. Anderson T.H., Domsch K.H. (1989). Rations of microbial biomass to total organic carbon in arable soils. *Soil Biol. Biochem*, 21(4), 471–479.
3. Atlas R.M., Bartha R. (1998). *Microbial Ecology: Fundamentals and Applications*. Benjamin Cummings.
4. Barton L.L., Northup D.E. (2011). *Microbial Ecology*. John Wiley & Sons.
5. Bonner, M.T.L., Shoo, L.P., Brackin, R., Schmidt, S. (2018). Relationship between microbial composition and substrate use efficiency in tropical soil. *Geoderma* 315, 96–103. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.11.026>
6. Camenzind, T., Philipp Grenz, K., Lehmann, J., Rillig, M.C., 2021. Soil fungal mycelia have unexpectedly flexible stoichiometric C:N and C:P ratios. *Ecology Letters* 24, 208–218. <https://doi.org/10.1111/ele.13632>
7. Classen A.T., Sundqvist M.K., Henning J.A. et al. (2015). Direct and indirect effects of climate change on soil microbial and soil microbial-plant interactions: What lies ahead? *Ecosphere*, 6, 1–21.

- 8.** Curtin, T. R. C. (2009). Climate Change and Food Production. *Energy & Environment*, 20(7), 1099-1116.
<https://doi.org/10.1260/095830509789876781>
- 9.** Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F.T., Reich, P.B., Jeffries, T.C., Gaitan, J.J., Encinar, D., Berdugo, M., Campbell, C.D., Singh, B. K. (2016). Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications* 7, 10541.
<https://doi.org/10.1038/ncomms10541>
- 10.** Demyanyuk O., Symochko L., Hosam E.A.F. Bayoumi Hamuda, Symochko V., Dmitrenko O. Carbon pool and biological activities of soils in different ecosystems. *International Journal of Ecosystems and Ecology Science (IJEES)*. 2019. 9(1). P. 189–200.
- 11.** Demyanyuk O., Symochko L., Mostoviak I.I. (2020). Soil microbial diversity and activity in different climatic zones of Ukraine. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2020. 11(2), 338–343. <https://doi.org/10.15421/022051>
- 12.** Demyanyuk O.S., Patyka V.P., Sherstoboeva O.V., Bunas A.A. (2018). Formation of the structure of microbiocenoses of soils agroecosystems depending on trophic and hydrothermic factors. *Biosystems diversity*, 26(2), 103–110.
<https://doi.org/10.15421/011816>
- 13.** Dermody O.I., Weltzin J.F., Engel E.C. et al. (2007). How do elevated [CO₂], warming, and reduced precipitation interact to affect soil moisture and LAI in an old field ecosystem? *Plant Soil*, 301, 255–266.
- 14.** Domeignoz-Horta, L.A., Pold, G., Liu, X.J.A., Frey, S.D., Melillo, J. M., DeAngelis, K.M., 2020. Microbial diversity drives

carbon use efficiency in a model soil. Nature Communications 11, 3684. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17502-z>

15. Fritsche W.(1998). Umwelt-Mikrobiologie: Grundlagen und Anwendungen.-Jena; Stuttgart; Lubeck; Ulm: Gustav Fischer.

16. Gschwendtner S., Tejedor J., Bimuller C. et al.(2014). Climate change induces shifts in abundance and activity pattern of bacteria and archaea catalyzing major transformation steps in nitrogen turnover in a soil from a mid-European beech forest. PLoS One.

17. Gumeniuk I., Levishko A., Sherstoboeva O., Shchetina S., Polunina O., Bondar V., Demyanyuk O. (2025). Biological control of phytophages by different strains of *Bacillus thuringiensis* in apple orchards. Ecological Engineering & Environmental Technology (EEET), 26 (5). <https://doi.org/10.12912/27197050/202368>

18. Gumeniuk I.I., Levishko A.S., Demyanyuk, O.S., Sherstoboeva O.V. Properties of microorganisms isolated from soils under conventional and organic farming. Mikrobiologichny zhurnal, (2022). 84(2), 12-23. <https://doi.org/10.15407/microbiolj84.02.012>

19. Gumeniuk I., Levishko A., Demyanyuk O. (2021). Efficiency of formation and functioning of the symbiotic soybean system with glyphosate treatment. Biological systems: theory and innovation, 12(1), 75-89. <https://doi.org/10.31548/biologiya2021.01.008>

20. Khan, M. T., Supronienė, S., Žvirdauskienė, R., & Aleinikovienė, J. (2025). Climate, Soil, and Microbes: Interactions

Shaping Organic Matter Decomposition in Croplands. *Agronomy*, 15(8), 1928. <https://doi.org/10.3390/agronomy15081928>

21. Larry L. Barton, Diana E. Northup. (2011). *Microbial Ecology* Hoboken, NJ: John Wiley & Sons.

22. Li, J., Chen, L., Zhang, J., Zhou, Y. (2019). Relationship between soil organic carbon and microbial community in lime concrete black soil. *Soils* 51, 488–494.

23. Maier R.M., Pepper I.L., Gerba C.P. (2009). *Environmental Microbiology*. Academic Press.

24. Madigan, M. T., Martinko, J. M., Bender, K. S., Buckley, D. H., Stahl, D. A. (2015). *Brock Biology of Microorganisms*, 1088–1093

25. Min K., Freeman C., Kang H. et al. (2015). Regulation by phenolic compounds of soil organic matter dynamics under a changing environment. *BioMed Research International*.

26. Nannipieri P., Ascher J., Ceccherini M.T. et al. (2017). Microbial diversity and soil functions. *European Journal of Soil Science*, 68(1), 12–26.

27. Nev, O.A., Lindsay, R.J., Jepson, A., Butt, L., Beardmore, R.E., Gudelj, I., 2021. Predicting microbial growth dynamics in response to nutrient availability. *PLoS Computational Biology* 17, e1008817. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1008817>

28. Odum, E. P.: *Grundlagen der Ökologie*. 2. Aufl. 2 Bde. Stuttgart: Thieme, 1983.

29. O'Rourke S.M., Angers D.A., Holden N.M., McBratney A.B. (2015). Soil organic carbon across scales. *Global Change Biology*, 21, 3561–3574.

- 30.** Rousk, J., Baath, E., Brookes, P.C., Lauber, C.L., Lozupone, C., Caporaso, J.G., Knight, R., Fierer, N., 2010. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *ISME Journal* 4, 1340–1351. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.58>
- 31.** Saleem, M., Hu, J., Jousset, A., 2019. More than the Sum of Its Parts: Microbiome Biodiversity as a Driver of Plant Growth and Soil Health. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 50, 611–624. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062605>
- 32.** Schlesinger, W.H., Andrews, J.A., 2000. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry* 48, 7–20. <https://doi.org/10.1023/A:1006247623877>
- 33.** Schulz S., Brankatschk R., Domig A. (2013). The role of microorganisms at different stages of ecosystem development for soil formation. *Biogeosciences*, 10(6), 3983–3996.
- 34.** Silva-Sanchez, A., Soares, M., Rousk, J., 2019. Testing the dependence of microbial growth and carbon use efficiency on nitrogen availability, pH, and organic matter quality. *Soil Biology & Biochemistry* 134, 25–35. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.03.008>
- 35.** Special information seminar on climate change and genetic resources for food and agriculture: State of knowledge, risks and opportunities and thirteenth session of the UN Food and Agriculture Organization (FAO) Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture (CGRFA 13) (Headquarters, Rome, Italy 16–22 July 2011). *CGRFA Bulletin*. 2011.
- 36.** Štrbanović, R., Stanisavljević, R., Đukanović L., Dobrivoj P., Marković, J., Gavrilović V., Dolovac N. (2017). Variability and

correlation of yield and forage quality in alfalfa varieties of different origin. *Tarim Bilimleri Dergisi*. 23. 128-137.

37. Vries F.T., Shade A. (2013). Controls on soil microbial community stability under climate change. *Front. Microbiol.* <http://dx.doi.org/10.3389/fmicb.2013.00265>

38. Widder S., Allen R. J., Pfeiffer T., Curtis T.P., Wiuf C., Sloan W. T., Soyer O.S. (2016). Challenges in microbial ecology: building predictive understanding of community function and dynamics. *The ISME Journal*, 10(11), 2557–2568. <https://doi.org/10.1038/ismej.2016.45>

39. Андріюк К.І., Валагурова О.В. (1992). *Основи екології ґрунтових мікроорганізмів*. К.: Наук, думка.

40. Андріюк К.І., Іутинська Г.О., Антипчук А.Ф. (2001). *Функціонування мікробних ценозів ґрунту в умовах антропогенного навантаження*. К.: Обереги.

41. Бедернічек Т.Ю., Гамкало З.Г. (2014). *Лабільна органічна речовина ґрунту: теорія, методологія, індикаторна роль: моногр.* К.: Кондор.

42. Волкогон В. В. (1999). Азотфіксувальні мікроорганізми кореневої системи та насіння злакових трав. *Бюл.Інституту с.-г. мікробіології*. 4, 6-11.

43. Гудзь С.П., Гнатуш С.О., Білінська І.С. *Мікробіологія*. Вид. центр ЛНУ імені Івана Франка, 2009.

44. Гунчак М.В., Грищенко О.М., Маменко П.М., Колодяжний О.Ю., Турчина К.П. (2024). Економічна ефективність застосування біологічних препаратів для захисту яблуні проти борошнистої роси. *Вісник Національного університету водного господарства та природокористування*

(НУВГП). Серія «Сільськогосподарські науки» Випуск 4(108), 77-89. <https://doi.org/10.31713/vs420246>

45. Гунчак М.В., Маменко П.М., Колодяжний О.Ю., Ліхо О.А. (2024). Біологічний метод захисту яблуні проти сірої яблуневої попелиці. Вісник Національного університету водного господарства та природокористування (НУВГП). Серія «Сільськогосподарські науки». 4(108), 90-101, <https://doi.org/10.31713/vs420247>

46. Дем'янюк О.С., Бунас О.А., Шерстобоева О.В. (2016). Вплив погодних умов на функціональну структуру мікробіоценозу дерново-підзолистого ґрунту. Науковий вісник НЛТУ України. 26(7), 186–194.

47. Дем'янюк О.С., Шерстобоева О.В., Крижанівський А.Б. (2016). Таксономічна структура мікробіоценозу ґрунту за різних погодних умов. Вісник Сумського НАУ. 2(31), 228–234.

48. Іутинская Г.О., Петруша З.В. (1999). Резистентність ґрунтових мікроорганізмів до забруднення ґрунтів важкими металами, Мікробіол. журн., 5, 72-77.

49. Іутинська Г.О. (2006). Ґрунтова мікробіологія. К.: Арістей.

50. Кривцова М.В., Ніколайчук М.В. (2011). Екологія мікроорганізмів. Навчальний посібник.

51. Левішко А.С., Маменко П.М. (2025). Мікробні добрива та шляхи оптимізації ефективності їх застосування у рослинництві. Агроекологічний журнал, 1, 109-123. <https://doi.org/10.33730/2077-4893.2.2025.333832>

52. Левішко А.С., Маменко П.М., Колодяжний О.Ю. (2024). Ефект поєднання хімічних і біологічних компонентів суміші

для обробки насіння сої (*Glycine max* L.) Агроекологічний журнал, 4, 150-160. <https://doi.org/10.33730/2077-4893.4.2024.317167>

53. Левішко А.С., Гуменюк І.І. Мікробні препарати для контролю чисельності фітофагів: механізми дії та переваги застосування. Агроекологічний журнал, (2024). 3, 120–133. <https://doi.org/10.33730/2077-4893.3.2024.311186>

54. Лобова О.В., Левішко А.С., Гуменюк І.І. (2021). Біотехнології. Навчальний посібник. Київ, Редакційно-видавничий відділ НУБіП України. <https://www.researchgate.net/publication/368961149> **BIOTEN NOLOGII Navcalnij posibnik Biotechnologies Course Book**

55. Надкерничний С.П., Надкернична О.В. (1999). Бактерії *Azospirillum brasilense* як фактор підвищення імунітету рослин до збудників коренових гнилей// Бюл. Інституту с.-г. мікробіології, 4, 14-17.

56. Патика В.П., Омелянець Т.Г., Гриник І.В., Петриченко В.Ф. Екологія мікроорганізмів. К.: Основа, 2007.

57. Патика В.П., Тихонович І.А., Філіп'єв Д. та ін. Мікроорганізми і альтернативне землеробство. К.: Урожай, 1993.

58. Патика В.П., Омелянець Т.Г., Гриник І.В. Екологія мікроорганізмів: посіб. / за ред. В.П. Патики. К.: Основа, 2007.

59. Шерстобоева О.В., Дем'янюк О.С. Мікроорганізми ґрунту в умовах змін клімату. Вісник Дніпропетровського держ. аграрно-економічного ун-ту. 2016. № 3(41), 28-33.

Навчальне видання

**І.І. Гуменюк, А.С. Левішко, В.О. Цвігун
С.О. Мазур, О.С. Дем'янюк,
П.М. Маменко**

ЕКОЛОГІЯ МІКРООРГАНІЗМІВ

Підписано до друку 15.07.2025. Формат 60×84\16
Ум. друк. арк 18,83. Наклад 100 прим. Зам. № 302095

Видавець: Національний університет біоресурсів і природокористування України,
Вул. Героїв Оборони, 15, м. Київ, 03041.
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи
ДК №4097 від 17.06.2011

Виготовлювач: ТОВ «Видавництво Ліра-К»
Свідоцтво № 3981, серія ДК.
03115, м. Київ, вул. С. Чобану, 24
тел.: (050) 462-95-48; (067) 820-84-77
Сайт: lira-k.com.ua, редакція: zv_lira@ukr.net