

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
Подільський державний аграрно-технічний університет  
Кафедра агрохімії, хімічних та загальнобіологічних  
дисциплін

## **МІКРОБІОЛОГІЯ**

Навчально-методичний посібник для студентів  
факультету агротехнологій і природокористування

Частина 2

(продовження)

**Роль мікроорганізмів у перетворенні речовин в  
природі та ґрунтоутворенні**

Кам'янець-Подільський, 2021

УДК 579.8

**Мікробіологія. Навчально-методичний посібник для студентів факультету агротехнологій і природокористування.** Укладачі: Пустова З.В., Пустова Н.В., Роговик Л.Й., Марек Остафін, Карол Бульські – 2020. – 147 с.

Рецензенти: **Любінська Л.Г.** доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри біології та методики її викладання Кам'янець-Подільського національного університету імені Івана Огієнка.

**Трояновська О.М.** кандидат сільськогосподарських наук, провідний фахівець Хмельницької філії державної установи «Інститут охорони ґрунтів України».

**Вахняк В.С.** кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри землеробства, ґрунтознавства і захисту рослин Подільського державного аграрно-технічного університету.

Розглянуто і рекомендовано до друку на засіданні кафедри агрохімії, хімічних і загальнобіологічних дисциплін 5 квітня 2021 року (прот. № 11).

Розглянуто і рекомендовано до друку на засіданні методичної комісії факультету агротехнологій і природокористування 12 травня 2021 року (прот. № 8).

Розглянуто і рекомендовано до друку на засіданні методичної ради університету 26 травня 2021 року (прот. № 9).

Посібник розроблений згідно робочої програми дисципліни «Мікробіологія» (2021) для студентів факультету агротехнологій і природокористування відповідно з освітньо-кваліфікаційними характеристиками та освітньо-професійними програмами підготовки фахівців відповідно до Стандарту вищої освіти України (бакалавр).

## ЗМІСТ

Вступ	5
Структура навчальної дисципліни	7
<b>Розділ 2. Роль мікроорганізмів у перетворенні речовин в природі та ґрунтоутворенні</b>	
Тема 7. Перетворення мікроорганізмами безазотних органічних речовин	12
Тема 8. Перетворення мікроорганізмами сполук азоту	29
Тема 9. Перетворення мікроорганізмами сполук сірки, фосфору заліза та інших елементів	45
Тема 10. Мікроорганізми у формуванні ґрунту та його властивостей	58
Тема 11. Мікроорганізми в біологічному землеробстві. Мікроорганізми при хімізації землеробства	80
Тема 12. Мікробна біотехнологія в сільському господарстві	96
Лабораторні роботи	
Правила роботи в мікробіологічній лабораторії	106
Лабораторна робота № 5	118
Лабораторна робота № 6	109
Лабораторна робота № 7	111
Лабораторна робота № 8	113

Лабораторна робота № 9	115
Лабораторна робота № 11	117
Лабораторна робота № 12	119
Контрольні питання з дисципліни «Мікробіологія»	121
Тестові питання для самоконтролю з дисципліни «Мікробіологія»	133
Рекомендована література	147

## ВСТУП

Дисципліна «Мікробіологія» є теоретичною основою агрономічних дисциплін і в останні роки досягла значних успіхів у вирішенні проблем загальної біології, біотехнології, імунології, геронтології, генетики, охорони навколишнього середовища та ін.

Мікробіологія вивчає морфологію, систематику, фізіологію і біохімію найдрібніших і найбільш поширених в природі, невидимих для неозброєного ока живих організмів, які за своїми розмірами дістали назву мікроорганізмів, або мікробів. Завдяки діяльності мікроорганізмів відбувається кругообіг речовин у природі, обумовлюється родючість ґрунтів, забезпечується життєдіяльність людей, тварин і рослин.

**Метою курсу** є оволодіння теоретичними основами загальної і сільськогосподарської мікробіології, вивчення найважливіших мікробіологічних процесів, які відбуваються в природі, і зокрема, в ґрунті та при переробці сільськогосподарської сировини для того, щоб навчитися цілеспрямовано керувати діяльністю мікроорганізмів на користь людини; практично впливати на окремі біологічні групи бактерій для підвищення родючості ґрунтів та

продуктивності сільськогосподарських культур.

В результаті вивчення дисципліни студент повинен

**знати:**

-морфологію, ситематику фізіологію і біохімію мікроорганізмів;

-суть найважливіших мікробіологічних процесів, які відбуваються в природі;

-значення мікроорганізмів у виробництві, зберіганні та первинній переробці продукції рослинництва.

**вміти:**

-керувати мікробіологічними процесами, які проходять у ґрунті і впливають на його родючість;

-позитивно впливати на життєдіяльність корисних мікроорганізмів у посівах сільськогосподарських культур та при виробництві різних речовин, які базуються на промисловому використанні мікроорганізмів;

-керувати мікробіологічними процесами при одержанні біологічно активних речовин і енергії;

-застосовувати знання з курсу мікробіології при розробці заходів захисту сільськогосподарських культур від грибкових, бактеріальних і вірусних хвороб.

## Структура навчальної дисципліни (продовження)

Назва теми	Кількість годин	
	денна форма	заочна форма
<b>Розділ 2. Роль мікроорганізмів у перетворенні речовин в природі та ґрунтоутворенні.</b>		
Тема 7. Перетворення мікроорганізмами безазотних органічних речовин.	2	0,5
Тема 8. Перетворення мікроорганізмами сполук азоту.	2	0,5
Тема 9. Перетворення мікроорганізмами сполук сірки, фосфору заліза та інших елементів.	2	0,5
Тема 10. Мікроорганізми у формуванні ґрунту та його властивостей.	2	0,5
Тема 11. Мікроорганізми в біологічному землеробстві. Мікроорганізми при хімізації землеробства.	2	1
Тема 12. Мікробна біотехнологія в сільському господарстві.	4	1
<b>Разом за розділом 2</b>	<b>14</b>	<b>4</b>

## Теми лабораторних занять

№ з/п	Назва теми	Кількість годин	
		денна форма	заочна форма
6	Перетворення мікроорганізмами сполук вуглецю. Збудники процесів бродіння.	2	1
7	Участь мікроорганізмів у кругообігу азоту. Процеси амоніфікації, нітрифікації, денітрифікації, азотфіксації, їх збудники.	2	0,5
8	Мікробіологічний аналіз ґрунту, води, повітря, зернової маси. Техніка посіву мікроорганізмів.	2	0,5
9	Підрахунок кількості мікроорганізмів, ідентифікація їх основних груп.	2	0,5
10	Мікробіологічна оцінка родючості ґрунту. Визначення загальної біологічної та ферментативної активності ґрунту.	2	0,5
11	Взаємовідносини між мікроорганізмами. Бактеріальні добрива, їх характеристика. Мікробні препарати для боротьби з шкідниками і хворобами с.-г. культур.	2	0,5
12	Методи діагностики вірусних захворювань. Захист рослин від вірусних захворювань.	4	0,5
	<b>Разом</b>	<b>16</b>	<b>4</b>



## Самостійна робота

№ з/п	Назва теми	Кількість годин	
		денна форма	заочна форма
1	Значення праць С.М.Виноградського, В.Л.Омелянського, С.П.Костичева, Н.Н.Худякова, В.С.Буткевича, Н.Г.Холодного, М.В.Федорова та інших вчених в розвитку сільськогосподарської мікробіології.	2	8
2	Генетика та селекція мікроорганізмів. Мікроорганізми – об'єкти генетичних досліджень. Практичне використання досягнень генетики та селекції мікроорганізмів у сільському господарстві.	2	8
3	Роль ферментів у життєдіяльності мікроорганізмів.	2	8
4	Взаємовідносини мікроорганізмів між собою та з іншими організмами.	4	8
5	Мікроорганізми, що розкладають клітковину в аеробних й анаеробних умовах. Значення цього процесу в природі та сільському господарстві.	6	8

6	Окислення мікроорганізмами жиру й високомолекулярних кислот жирного ряду та аліфатичних і ароматичних вуглеводів.	4	8
7	Особливості сучасного стану ґрунтової мікробіології – розвиток нового напрямку – ґрунтової біотехнології.	4	9
8	Вплив гербіцидів та інших пестицидів на ґрунтову мікрофлору. Розкладання мікроорганізмами пестицидів.	4	9
9	Інтенсифікація самоочищення ґрунту від паразитичних мікроорганізмів шляхом підбору різних видів рослин у сівозміні.	2	8
	<b>Разом</b>	<b>30</b>	<b>74</b>

### **Форми поточного та підсумкового контролю (залік)**

Поточне тестування та самостійна робота												Сума
Розділ 1						Розділ 2						
T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12	100
5	5	5	5	5	15	15	15	15	5	5	5	

T1, T2,...T12 - теми розділів.

### **Засоби оцінювання**

Засобами оцінювання та методами демонстрування результатів навчання з дисципліни є:

–тести для проміжного контролю;

– виготовлення мікробіологічних препаратів,  
ідентифікація мікроорганізмів (робота з  
мікроскопом).

## **Розділ 2. Роль мікроорганізмів у перетворенні речовин в природі та ґрунтоутворенні.**

### **Тема 7. Перетворення мікроорганізмами безазотних органічних речовин.**

1. Кругообіг вуглецю в природі.
2. Анаеробне перетворення сполук вуглецю в природі. Збудники різних типів бродінь та їх характеристика, значення процесів.
3. Окислення безазотних органічних речовин.

1. Особливо велика роль в кругообігу речовин у природі зелених рослин. Зелені рослини будують органічні речовини із вуглекислого газу та води за рахунок енергії сонячних променів. З допомогою зеленого пігменту хлорофілу зелені рослини синтезують вуглеводи, які потім перетворюються у різні органічні речовини аж до самих складних – білків. *Утворення зеленими рослинами органічних речовин на світлі з вуглекислоти та води називається фотосинтезом.*

Основна реакція фотосинтезу виражається такою формулою:



Використовуючи вуглекислий газ повітря, води або ґрунту, зелені рослини накопичують органічні речовини і одночасно як би зберігають у собі на довгий час сонячну енергію, заново вивільнюючи її при згоранні та гнитті або передаючи її іншим організмам за ланками трофічного ланцюга.

Процес фотосинтезу здійснюється тільки у зелених рослинах, які мають зелений пігмент *хлорофіл* – одну із самих чудових природних сполук. Отже тільки він володіє властивістю вловлювати світлові промені, енергія яких використовується для утворення органічних речовин. До складу хлорофілу входить вуглець, водень, кисень, азот та магній.

Хлорофіл утворюється в клітинах рослин тільки при наявності *пластид*, здатних до позеленіння. Такі пластиди зосереджені головним чином у листках, молодих паростках. Необхідною умовою утворення хлорофілу є наявність світла. Всім відомо, що листки та паростки картоплі, яка проросла у темряві, залишаються майже білими або жовтуватими. Такі рослини називаються *етіольованими*. Якщо їх виставити на світло, то вони стануть зеленими. Роль світла полягає у фотохімічному відновленні

безкольорового пігменту протохлорофілу в хлорофіл. Припускається, що залізо є каталізатором при утворенні хлорофілу. Відсутність заліза викликає ефект, до деякої міри подібний до ефекту, викликаного відсутністю світла: рослини набувають блідо-жовтого кольору, процес асиміляції йде в них слабо. Це явище отримало назву *хлорозу*. Такою хворобою хворіють, наприклад, люпин та тютюн. Далі необхідна наявність вільного кисню, оскільки утворення хлорофілу йде шляхом окислення. Особливе значення має наявність магнію, який займає в молекулі хлорофілу дуже важливе місце: без нього хлорофіл втрачає свої фотохімічні властивості.

Нарешті утворення хлорофілу здійснюється тільки при певній температурі. За спостереженнями фізіологів, перехід етіюльованих паростків у зелені здійснюється при температурі не менше  $+5^{\circ}\text{C}$ . Оптимально для цього процесу є температура  $20\text{--}25^{\circ}\text{C}$ .

Цілий ряд умов впливає на хід процесу фотосинтезу. Це інтенсивність світла і його спектр, кількість вуглекислоти в атмосфері, температура повітря, ступінь насиченості клітин водою, інтенсивність відтоку продуктів дисиміляції, кількості хлорофілу в клітинах,

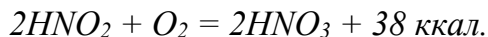
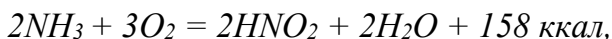
мікроелементів.

Коефіцієнт корисної дії (ККД) процесу фотосинтезу від 0,6 до 7,7%, у середньому складає десь біля 1–2%. На хід процесу фотосинтезу впливає освітленість протягом дня. Звичайно інтенсивність фотосинтезу максимальна у першій половині дня, в похмурі дні фотосинтез може активно протікати на протягом всього дня.

Із сонячного спектру найбільш інтенсивно поглинаються оранжево-червоні та синьо-фіолетові промені, зелені промені відбиваються від поверхні листків, тому ми сприймаємо колір більшості рослин як зелений.

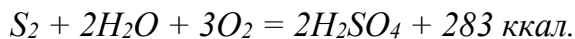
**Хемосинтез.** Фотосинтез є основним і дуже важливим, але не єдиним процесом, при якому проходить синтез органічних речовин. Крім зелених рослин існують організми, яким властивий синтез органічних речовин із мінеральних елементів і які для цього використовують енергію окислення різних неорганічних сполук. Цей процес отримав назву *хемосинтезу*. Він властивий для бактерій, у яких хлорофіл відсутній. Характерним представником цієї групи організмів є *Nitrobacter*, який окислює аміак до солей азотної та азотистої кислот. Виділена при цьому енергія використовується мікроорганізмами для синтезу органічних

речовин із  $\text{CO}_2$  та  $\text{H}_2\text{O}$ . Реакція окислення аміаку йде у дві фази і може бути представлена у такому виді:



Коефіцієнт використання цими бактеріями енергії для синтезу органічних речовин дуже низький і складає всього 6–7%.

Існують організми, які можуть окислювати сірку, сірководень, закисне залізо. Властивість бактерій окислювати сірководень відіграє важливу роль в кругообігу сірки. При гнитті в ґрунті рослинних залишків сірка відщеплюється від білкової молекули у виді сірководню. Сірководень токсичний для коренів рослин і не може бути ними засвоєним. У придатну для засвоєння форму він перетворюється діяльністю сіркобактерій, які окислюють сірководень у сірчану кислоту:



Виділена при цьому енергія витрачається ними для синтезу органічної речовини за формулою:

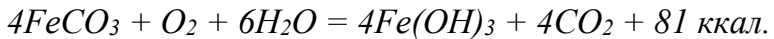


Окислення заліза здійснюється особливими



залізобактеріями. Вони розвиваються у воді, збагаченої іонами закисного заліза, яке бактерії окислюють до окисного, а за рахунок виділеної енергії утворюють органічні речовини.

Реакція у кінцевому виді може бути представлена таким рівнянням:



Джерелом вуглецю для всіх цих бактерій є вуглекислота.

**Кругообіг вуглецю.** Продуценти засвоюють вуглець, будуючи із нього органічні речовини. У подальшому вуглець може мігрувати із одного організму до іншого по трофічному ланцюгу.

Таким чином, вуглекислота, яка поглинається автотрофними організмами у процесі фотосинтезу або хемосинтезу вертається в атмосферу переважно у процесі дихання, а також при розкладанні трупів тварин.

Якщо заміряти вміст двоокисі вуглецю у лісі на різній висоті над поверхнею ґрунту, то можна побачити, що концентрація  $CO_2$  на протязі доби змінюється. Середній вміст двоокисі вуглецю у повітрі має величину  $320 \text{ млн}^{-1}$  (0,03%). Ранком концентрація двоокису вуглецю різко

знижується з початком фотосинтезу (на 10...15 мільйонних часток менше середньодобового вмісту). Після заходу сонця концентрація двоокисі вуглецю збільшується до 400 млн<sup>-1</sup> і більше.

Чиста продуктивність, або сумарна швидкість фіксації двоокису вуглецю, може коливатись у широких межах залежно від типу рослинності. У швидко зростаючих вологих тропічних лісах за рік на 1м<sup>2</sup> землі фіксується від 1 до 2 кг вуглецю (у формі двоокису), що приблизно дорівнює кількості вуглецю у стовпі повітря з основою 1м<sup>2</sup>, який доходить до верхньої межі атмосфери. В арктичній тундрі та в пустелях фіксується всього 1% цієї кількості СО<sub>2</sub>. Поля, які зайняті культурною рослинністю, і ліси у середніх широтах асимілюють 0,2...0,4 кг на 1м<sup>2</sup>. На всій поверхні суші за рік фіксується в органічних сполуках приблизно 20...30 млрд. т вуглецю, а по деяким оцінкам до 100 млрд. т.

Фітопланктон океану споживає за рік до 40 млрд. т вуглецю у формі двоокису, тобто приблизно стільки ж, як і наземна рослинність. Вуглекислий газ і кисень розчинені у воді, тому кругообіг вуглецю цілком автономний: виділений кисень засвоюється морськими тваринами, а

після їх загибелі двоокис вуглецю – продукт розкладання – повертається у розчин.

Вуглець, фіксований у процесі фотосинтезу на суходолі, рано чи пізно повертається в атмосферу при розкладанні мертвих органічних речовин. Листки та інші органічні залишки падають на землю і окислюються в ґрунті завдяки багатьом складним процесам. Швидкість окислення вимірюється десятками років у тропіках і сторіччями у північних лісах.

Ліси не тільки основний споживач вуглецю на суходолі, але й головний резервуар біологічно зв'язаного вуглецю (не враховуючи горючих копалин, які випадають із кругообігу, хоча частина накопиченого у них вуглецю людина повертає у повітря, спалюючи їх). В лісах утримується 400...500 млрд. т вуглецю, тобто приблизно дві третини його атмосферного запасу (700 млрд. т).

Шляхи кругообігу в морі значно відрізняються від його шляхів на суходолі. Родючість ґрунту звичайно лімітується кількістю доступної прісної води та фосфору: інші поживні речовини відіграють меншу роль. В океані головним лімітуючим фактором є неорганічні речовини. Фітопланктон поглинає із середовища життєво важливі

речовини навіть тоді, коли вони знаходяться у дуже низьких концентраціях.

Фітопланктон поїдається зоопланктоном та іншими дрібними тваринами. Основну частину біомаси в океані складають мікроскопічні організми, які живуть лише тижні, тому загальна їх маса не може помітно збільшуватись. Мертві організми, опускаючись вглиб, швидко розкладаються і перетворюються у розчинні органічні речовини. Не всі вони окислюються, частина стає тим «дощем», який збагачує нижчі шари океану та глибоководні організми поживними речовинами.

Це були основні біологічні та екологічні процеси, завдяки яким вуглець обертається в біосфері. Більш глибокі процеси пов'язані з великомасштабним кругообігом вуглецю на протязі всього існування біосфери. Лише декілька десятих відсотка всього величезного запасу вуглецю, який знаходиться на поверхні Землі або поблизу неї (біля  $20 \times 10^{15}$  т), швидко обертається в біосфері. Переважаюча частина запасів вуглецю зосереджена у неорганічних відкладах (в основному, в сланцях, вугіллі, нафті), які накопичились за сотні мільйонів років.

Людина значно змінює геохімічний кругообіг

вуглецю. У першу чергу за рахунок спалення горючих копалин. Крім того великі площі лісів були розчищені й відведені під сільськогосподарські культури. В таких районах значно змінився характер ґрунтового дихання, а це значно змінило би вміст вуглекислого газу в атмосфері, коли б не відбувалось спалення горючих копалин. Динамічна рівновага між головними резервуарами вуглецю – біосферою, атмосферою, гідросферою та ґрунтом – порушена і можна сказати, що зараз система знаходиться у перехідному періоді.

Найбільш згубним є порушення у налагодженій вуглецевій системі – це порушення, які привносить людина. Тому необхідно вивчати це питання, щоб потім виробити стратегію подальшої поведінки.

**2. Бродіння** – це біохімічний процес розкладу вуглеводів, який відбувається під впливом мікроорганізмів або їх ферментів. Наприклад, перетворення цукру на спирт за допомогою дріжджів або виробництво кефіру завдяки використанню бактерій. З його допомогою організми отримують енергію, необхідну для життєдіяльності, без участі кисню. Луї Пастер визначив бродіння як «життя без кисню».

Енергія, яка виділяється в процесі бродіння, акумулюється в макроергічних фосфатних зв'язках переважно молекул АТФ. Кінцеві продукти бродіння зумовлені видом мікроорганізмів, субстратом і умовами ферментації. Науковці виділяють різні види бродіння. Спиртове бродіння здійснюється дріжджами і муковими грибами, молочнокисле – молочнокислими бактеріями, маслянокисле – клостридіями (це теж бактерії), лимоннокисле – грибами, метанове – метановими бактеріями.

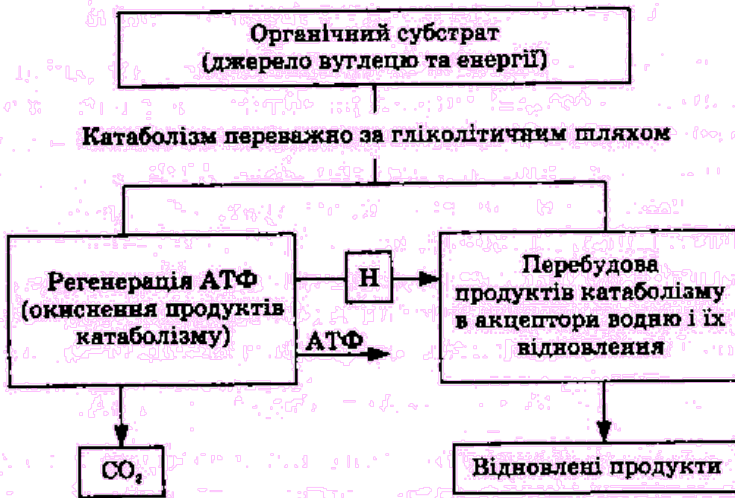
Бродіння є енергетично менш вигідною формою отримання енергії, ніж ті процеси синтезу АТФ, які відбуваються з використанням кисню. У багатьох організмів бродіння є першим етапом енергетичного обміну (гліколіз), після чого продукти, що утворюються (найчастіше піруват), повністю окислюються на кисневому етапі. Більшість мікроорганізмів, які здійснюють бродіння, є облигатними (тобто обов'язковими) анаеробами, деякі – факультативними анаеробами, такими, що здатні жити як за присутності кисню, так і без нього.

Бродіння відіграє велику роль у колообігу речовин у природі і активно використовується людиною в

повсякденній діяльності.

Із трьох принципово можливих способів регенерації АТФ (дихання, бродіння та фотосинтез) бродіння найпростіший.

**Бродіння** — це такий метаболічний процес, у якому регенерується АТФ, а продукти розщеплення органічного субстрату можуть служити одночасно і донорами, і акцепторами водню. Загальна схема бродіння показана на рисунку.



Органічний субстрат є джерелом енергії та вуглецю. Реакції синтезу АТФ є реакціями окиснення. Від окисненого вуглецю клітина позбавляється, виділяючи CO<sub>2</sub>. Окремі етапи окиснення являють собою дегідрування, за

якого водень переноситься на НАД. Акцепторами водню, який міститься у вигляді НАДН, є проміжні продукти розщеплення субстрату. За рахунок НАДН ці проміжні продукти відновлюються, а продукти відновлення виводяться з клітини.

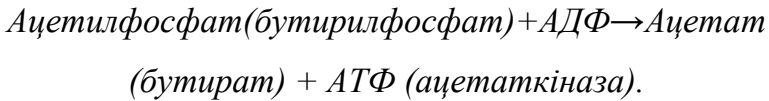
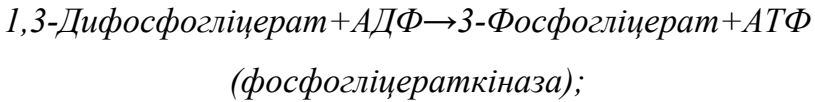
У процесі зброджування вуглеводів та інших субстратів утворюються (окремо чи в суміші) такі продукти, як етанол, лактат (молочна кислота), пропіонат, форміат, бутират, сукцинат, ацетат, н-бутанол, 2,3-бутандіол, ацетон, 2-пропанол,  $\text{CO}_2$  та  $\text{H}_2$ . Залежно від того, які продукти переважно утворюються, розрізняють спиртове, молочнокисле, маслянокисле, пропіоновокисле, мурашинокисле та оцтовокисле бродіння. Молекулярний кисень у процесах бродіння участі не бере. Більшість мікроорганізмів, які здійснюють бродіння, є облигатними анаеробами або факультативними аеробами, здатними рости як у присутності кисню, так і без нього. При цьому кисень пригнічує бродіння, і воно змінюється диханням.

### ***Регенерація АТФ у процесі бродіння***

У процесі зброджування глюкози утворюється від одного до чотирьох молей АТФ. У фосфорилуванні на рівні субстрату беруть участь такі три найважливіші



реакції:



У більшості мікроорганізмів використовуються перші дві реакції. При цьому необхідні акцептори водню утворюються з пірувату або ацетил-КоА. У процесі збродження одного моля глюкози утворюється лише два або три моля АТФ, а продуктами бродиння є лактат, етанол, ацетон, бутират, бутанол, 2-пропанол, 2,3-бутандіол, капронат, ацетат,  $\text{CO}_2$  та  $\text{H}_2$ .

При використанні третьої реакції, яка каталізується *ацетаткіназою*, утворюється додатковий АТФ. Ацетилфосфат утворюється з ацетил-КоА за допомогою *фосфотрансацетилази*:

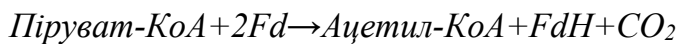


Крім того, можливе утворення ацетилфосфату з фосфорильованих сахаридів (ксилозу-5-фосфату, фруктозо-6-фосфату) за участю *фосфокетолази*.

Здатність бактерій здійснювати третю реакцію

залежить від того, чи можуть вони виділяти молекулярний водень. При перенесенні відновлювальних еквівалентів (електронів) на протони вони можуть виділятися у вигляді молекулярного водню. У цьому разі клітині немає потреби синтезувати акцептори водню. Для того щоб зрозуміти цей механізм, необхідно розглянути механізми вивільнення водню.

Механізми вивільнення водню. Анаеробні бактерії окислюють піруват до ацетил-КоА двома способами:



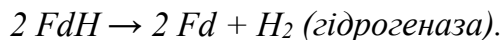
(*Fd*-фередоксин)

(фермент піруват:фередоксин-оксидоредуктаза)



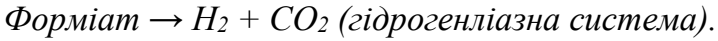
(фермент піруват:форміатліаза).

У першій реакції (є характерною для клостридій) відновлюється фередоксин, окисно-відновний потенціал якого є дуже низьким (-420 мВ), тому за допомогою спеціальної гідрогенази може вивільнюватися водень:



У другій реакції (є характерною для ентеробактерій) утворюється форміат, окисно-відновний потенціал якого теж є низьким, тому він може розщеплюватися з

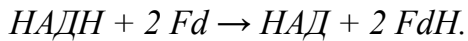
утворенням  $H_2$ :



Враховуючи те, що окисно-відновні потенціали як у FdH, так і у форміату є досить низькими, клітині неважко позбавлятися від відновлювальних еквівалентів, що утворюються при окисненні пірувату до ацетил-КоА.

На відміну від цього, водень, що утворюється у процесі дегідрування гліцеральдегід-3-фосфату у вигляді НАДН, у більшості анаеробних бактерій далі передається на органічні акцептори.

Проте деякі бактерії можуть вивільняти молекулярний водень навіть із НАДН завдяки наявності фермента НАДН *ферредоксиноксидоредуктази*:



Як відомо, за допомогою *гідрогенази* з FdH утворюється водень. Проте ці реакції можуть проходити тільки тоді, коли утворюваний водень безперервно виводиться (споживається). Це зумовлено тим, що такі реакції утворення водню пов'язані з підвищенням потенціалу Н (від -320 мВ для НАДН до -420 мВ для ферредоксину), і їх рівновага є несприятливою для виділення водню. Тому організми, які можуть утворювати водень із

НАДН, можуть використовувати цей елегантний спосіб позбавлення від водню у формі  $H_2$  тільки тоді, коли існують разом з мікроорганізмами, що безперервно споживають водень. Саме так відбувається у природі. Таке явище називають *міжвидове перенесення водню*, що є особливою формою симбіозу у мікробних спільнотах.

Звичайно ж, що бактерії, які здатні позбавлятися від зв'язаного з НАД водню, виділяючи його у вигляді  $H_2$ , можуть обходитись без реакцій перетворення ацетил-КоА на акцептори для НАДН. Тому вони здатні перетворювати ацетил-КоА на ацетил-фосфат і регенерувати додатковий АТФ шляхом ацетаткіназної реакції. Виділяють вони, головним чином, ацетат і здатні регенерувати до чотирьох молей АТФ.

### ***Роль процесів бродіння у балансі природи***

Мікроорганізми, які здійснюють бродіння, відіграють важливу роль у природному кругообігу речовин. Більша частина целюлози, яку споживають жуйні тварини, виводиться з їх організму у неперетравленому вигляді. У разі потрапляння такого целюлозного детриту в анаеробні шари ґрунту або донні осади водойм целюлоза піддається зброджуванню клостридіями і деякими іншими строго

анаеробними бактеріями. При цьому утворюються всі названі продукти бродіння, у тому числі майже завжди молекулярний водень. Водень міститься на початку анаеробного харчового ланцюга, головними продуктами якого є метан та/або сірководень. В осадах прісноводних озер та в рубці жуйних тварин водень перетворюється метаноутворювальними бактеріями на метан, а в морських анаеробних екосистемах сульфатовідновлювальні бактерії перетворюють водень і сульфат на сірководень.

**Спиртове бродіння** – це ферментативний процес неповного окиснення гексоз (глюкоза і фруктоза) з виділенням енергії і утворенням етилового спирту та вуглекислого газу. Він дає можливість отримати дві молекули АТФ на одну молекулу глюкози в анаеробних умовах.

Цей метаболічний шлях характерний для багатьох грибів (наприклад, дріжджів і деяких цвілевих грибів), водоростей, низки бактерій.

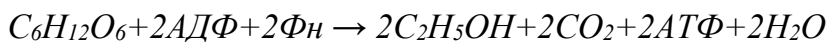
Основними продуцентами етанолу є дріжджі *Saccharomyces cerevisiae* та бактерії (*Zygomonas mobilis*, *Leuconostoc mesenteroides*, *Sarcina ventriculi*).

### **Утворення етанолу дріжджами**

Катаболізм глюкози у процесі зброджування її до етанолу та  $\text{CO}_2$  здійснюється гліколітичним шляхом. Глюкоза окислюється до пірувату. Перетворення пірувату на етанол проходить у два етапи:

- 1) піруват декарбоксилюється *піруватдекарбоксилазою* до ацетальдегіду;
- 2) ацетальдегід відновлюється *алкогольдегідрогеназою* до етанолу за участю НАДН. При цьому переноситься водень, який утворився під час дегідрування триозофосфату. Окисно-відновний баланс, таким чином, зберігається.

Загальне рівняння спиртового бродіння:



**Форми бродінь, відкриті К. Нейбергом.** Якщо до дріжджів, які зброджують глюкозу, додати бісульфіт (він є нетоксичним для дріжджів), то з'явиться новий продукт — гліцерин і одночасно знизиться вихід етанолу та  $\text{CO}_2$ . Ацетальдегід зв'язується бісульфітом з утворенням ацетальдегідсульфіту і тому не може служити акцептором водню — етанол не утворюється. Замість ацетальдегіду таким акцептором водню є діоксиацетонфосфат. Він відновлюється до гліцерин-3-фосфату і дефосфорилується до гліцерину. Бродіння у присутності бісульфіту

використовують у промисловості для одержання гліцерину.  
*Це друга форма бродіння за Нейбергом.*

Якщо у процесі бродіння у розчин додати бікарбонат натрію або двозаміщений фосфорнокислий натрій, також утворюється гліцерин, оскільки ацетальдегід перетворюється в результаті реакції дисмутації на етанол та оцтову кислоту і тому не може служити акцептором водню.

*Це третя форма бродіння за Нейбергом. Першою формою бродіння* є нормальне дріжджове бродіння.

**Ефект Пастера.** Зброджування дріжджами глюкози — процес анаеробний, хоча дріжджі є аеробними мікроорганізмами. В анаеробних умовах бродіння відбувається дуже інтенсивно, але відзначається слабкий ріст. Під час аерації бродіння послаблюється, починається дихання і активний ріст. У деяких дріжджів бродіння можна майже пригнітити посиленою аерацією (ефект Пастера). Л. Пастер відкрив цей ефект понад сто років тому. Він властивий не тільки дріжджам, а й усім факультативно аеробним клітинам, у тому числі й клітинам тканин вищих тварин.

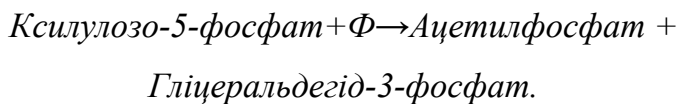
### **Утворення етанолу бактеріями.**

Відомий для дріжджів шлях утворення етанолу

(гліколіз, піруватдекарбоксілазна реакція, відновлення ацетальдегіду) з усіх досліджених бактерій виявлений тільки у *Sarcina ventriculi*.

Бактерія *Zytoponas mobilis* розщеплює глюкозу КДФГ-шляхом, піруват розкладається у піруватдекарбоксілазній реакції на ацетальдегід і CO<sub>2</sub>, ацетальдегід відновлюється до етанолу. Єдиними продуктами бродіння у цьому разі є етанол, вуглекислий газ і невеликі кількості молочної кислоти. У процесі бродіння, що здійснюються деякими видами ентеробактерій і клостридіями, етанол є побічним продуктом. Попередник етанолу — ацетальдегід — утворюється у цьому разі не з пірувату, а шляхом відновлення ацетил-КоА.

Зовсім іншим шляхом утворюють етанол гетероферментативні молочнокислі бактерії *Leuconostoc mesenteroides*. Глюкоза розкладається пентозофосфатним шляхом до пентозо-фосфату. Ксилулозо-5-фосфат за участю *фосфокеттолази* перетворюється на ацетилфосфат і гліцеральдегід-3-фосфат:



**Використання.** Людина використовує спиртове



бродиння у процесі хлібопекарства, тому, що воно спричиняє «сходження» дріжджового тіста. Спиртове бродиння використовується також для виробництва вина і пива. Для пива вихідною сировиною є зерно (ячмінь, пшениця, рис). А ще спиртове бродиння використовують для виробництва біопалива.

**Молочнокисле бродиння** – це процес анаеробного окиснення вуглеводів, кінцевим продуктом є молочна кислота. Саме молочна кислота і дала назву процесу. Молочнокисле бродиння є для молочнокислих бактерій основним джерелом енергії у вигляді АТФ. Також молочнокисле бродиння відбувається у тканинах тварин під час великих навантажень за відсутності кисню. Людина використовує молочнокисле бродиння для консервації продуктів харчування, тому, що молочна кислота перешкоджає росту мікроорганізмів. За допомогою молочнокислого бродиння виготовляються такі кисломолочні продукти, як кефір, ряжанка, йогурт, сметана.

**Метанове бродиння** – це метод біотехнології, завдяки якому здійснюється перетворення більшості полімерних та інших органічних матеріалів на метан і

вуглекислий газ за анаеробними умовами. Метанове бродіння здійснюється біоценозом анаеробних мікроорганізмів. У цьому методі використовуються герметичні резервуари – метантенки. У результаті життєдіяльності біоценозу метантенка знижується концентрація органічних речовин і утворюється екологічно чисте паливо – біогаз. Для отримання біогазу можна використовувати відходи сільського господарства, стоки переробних підприємств, що містять цукор, побутові відходи, стічні води міст тощо.

Молочнокислі бактерії об'єднують у родину *Lactobacillaceae*. Ця група є морфологічно гетерогенною, але має спільні фізіологічні ознаки. Всі бактерії є грампозитивними, не утворюють спор (за винятком *Sporolactobacillus inulinus*), переважно нерухливі. Всі вони використовують вуглеводи як джерело вуглецю та енергії і виділяють молочну кислоту. На відміну від ентеробактерій, які теж виділяють лактат, молочнокислі бактерії здатні тільки до бродіння, вони не містять гемопротеїнів (цитохромів і каталази). Проте представники родини *Lactobacillaceae* можуть рости у присутності кисню, вони все-таки є аеротолерантними.

Ще однією особливістю молочнокислих бактерій є потреба в ростових факторах. Для росту більшості цих бактерій потрібен ряд вітамінів (тіамін, пантотенова, нікотинова, фолієва кислоти, біотин), амінокислот, а також пуринів і піримідинів. Молочнокислі бактерії ніколи не зустрічаються в ґрунті або водоймах. Місця їх існування такі як: молоко й місця його переробки, молочні продукти (*Lactobacillus lactis*, *L.bulgaricus*, *L.casei*, *L.fermentum*, *L.brevis*, *Streptococcus lactis*); рослини й рослинні залишки (*Lactobacillus plantarum*, *L.delbruekii*, *L.fermentum*, *L.brevis*, *Streptococcus lactis*, *Leuconostoc mesenteroides*); кишечник і слизові оболонки людини й тварин (*Lactobacillus acidophilus*, *Bifidobacterium bifidum*, *Streptococcus faecalis*, *S. bouts*, *S.pneumoniae*). Серед стрептококів зустрічаються паразити крові — досить вірулентні збудники захворювань.

Залежно від того, які продукти утворюються у процесі зброджування глюкози (тільки молочна кислота або також і інші органічні продукти та CO<sub>2</sub>), молочнокислі бактерії поділяються на *гомо-* та *гетероферментативні*.

### ***Гомоферментативне молочнокисле бродіння***

Гомоферментативні молочнокислі бактерії утворюють тільки одну молочну кислоту (вона становить

не менше 90 % усіх продуктів бродіння). Глюкоза катаболізується гліколітичним шляхом. Водень, який відщеплюється під час дегідрування гліцеральдегід-3-фосфату у вигляді НАДН, передається на піруват. У присутності *лактатдегідрогенази* піруват відновлюється до лактату. Лише невелика частина пірувату декарбоксілюється та перетворюється на оцтову кислоту, етанол і CO<sub>2</sub>, а також ацетоїн. Гомоферментативне молочнокисле бродіння здійснюють стрептококи, серед лактобацил — *Lactobacillus lactis*, *L.bulgaricus*, *L.delbruckii*, *L.acidophilus*.

**Використання.** Розмножуючись, молочнокислі бактерії сильно знижують рН (до значень, менших за 5,0) і тим самим пригнічують ріст інших анаеробних бактерій. Завдяки такій стерилізувальній і консервувальній дії вони використовуються в домашньому та сільському господарстві, молочній промисловості. У домашньому господарстві, насамперед для квашення капусти, у молочній промисловості — для виготовлення заквасок з метою одержання молочнокислих продуктів (сметана, кефір, йогурти, ряжанка та ін).

Виготовлення силосу. Для виготовлення силосу

використовуються молочнокислі бактерії, які живуть на рослинах та їх залишках. Для цього використовують листя цукрових буряків, кукурудзи, картоплі, трави та люцерни. Рослинну масу пресують, додають мелясу (з метою підвищення співвідношення вуглець: азот), підкислюють з метою створення сприятливих для росту молочнокислих бактерій умов. У таких умовах відбувається контрольоване молочнокисле бродіння.

## **Тема 8. Перетворення мікроорганізмами сполук азоту.**

1. Кругообіг азоту в природі.
2. Перетворення мінеральних сполук азоту.  
Імобілізація сполук азоту.
3. Симбіотична і асоціативна азотфіксація.

1. Людство живе на дні повітряного океану, який на 79% складається з азоту. Цей елемент переважно й визначає запаси рослинної їжі для мешканців цього океану. Всі ми залежимо від наявних ресурсів фіксованого азоту. **“Фіксованим” називають азот, який входить до таких хімічних сполук, які можуть використовуватись рослинами та тваринами.** В атмосфері азот не активний,

але деякі організми все ж можуть його зв'язувати. Менша кількість атмосферного азоту фіксується у природних процесах іонізації: космічними променями, при згоранні метеоритів, електричними розрядами (блискавками), які за короткий період виділяють велику кількість енергії, необхідної для того, щоб азот зумів прореагувати з киснем або воднем води. Азот фіксують деякі морські організми, але самим великим постачальником фіксованого азоту у природі являються ґрунтові мікроорганізми та симбіотичні асоціації між такими організмами та вищими рослинами.

Велике значення має промислова фіксація азоту – найбільш велике втручання людини у природний кругообіг речовин. За деякими оцінками світова промисловість на 2000 рік виробила понад 1000 млн. т азотних добрив.

В природі кругообіг азоту здійснюється декількома шляхами (рис.1).

Азот може надходити в ґрунт у зв'язаному вигляді за рахунок азотофіксувальних бактерій, із яких деякі є вільноживучими, а інші знаходяться у симбіозі з вищими рослинами і живуть в бульбочках на коренях або листках рослин, переважно бобових. Із вільноживучих бактерій деякі, які належать до роду азотобактер (*Azotobakter*),

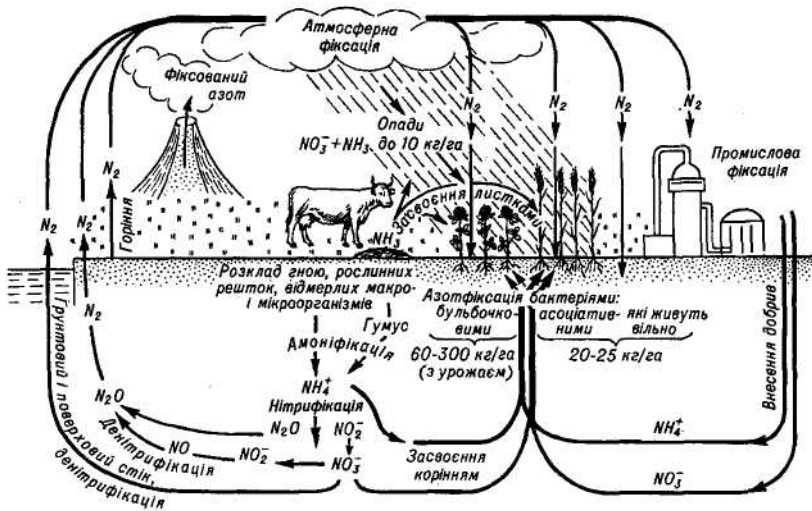


Рис.1. Кругообіг азоту в біосфері

живуть при доступі кисню повітря, тобто є **аеробними**, інші (як клострідіум Пастера), живуть без доступу кисню, тобто є **анаеробними**. Таким чином, фіксація азоту ґрунтовими бактеріями може проходити у кисневому і безкисневому середовищі. В результаті фіксації в доступну для інших мікроорганізмів і для рослин форму може переводитись у середньому 20-30 кг азоту на гектар у рік.

Крім азоту в атмосфері міститься також аміак: у  $1\text{ м}^3$  повітря від 0,02 до 0,04  $\text{ м}^3$  аміаку. Літом та осінню його більше в результаті грозових розрядів; у тропіках більше,

ніж у помірних широтах.

2. В ґрунті безперервно проходить два протилежні процеси: корисний для вищих рослин процес *нітрифікації* (перетворення сполук амонію у солі азотистої, а потім і азотної кислоти) і шкідливий для вищих рослин процес *денітрифікації* (перетворення солей азотної та азотистої кислот у сполуки амонію). Більш докладно це можна побачити із даних табл.1.

Ці процеси викликаються особливими групами нітрифікуючих і, відповідно, денітрифікуючих бактерій.

Сполуки азоту надходять в рослини і служать для утворення органічних речовин. Рослини краще всього засвоюють солі азотної і азотистої кислот, гірше сполуки амонію. Виділяючись з продуктами обміну (сечовини та ін.), або з мертвих тварин та рослин, азотисті речовини піддаються гниттю, а відповідні бактерії переводять азот в сполуки амонію.

Частина азотних сполук надходить у море з поверхневим стоком, з атмосфери. Вміст азоту в морській воді значно коливається – від 10 до 7 000 мг у 1 м<sup>3</sup>. Допускають, що за рік річки виносять в океан біля 10 млн. т азоту у формі нітратів і в два рази більше у формі



органічних речовин, що разом складає біля 30 млн. т.

Таблиця 1

Енергетичні характеристики основних реакцій  
кругообігу азоту

Реакція	Вихід енергії, ккал
<b>Денітрифікація</b>	
1. $C_6H_{12}O_6 + 6KNO_3 \rightarrow 6CO_2 + 3H_2O + 6KOH + 3N_2O$	545
2. $5C_6H_{12}O_6 + 24KNO_3 \rightarrow 30CO_2 + 18H_2O + 24KOH + 12N_2$	570 (на 1 моль глюкози)
3. $3S + 6KNO_3 + 2CaCO_3 \rightarrow 3K_2SO_4 + 2CaSO_4 + 2CO_2 + 3N_2$	132 (на 1 моль сірки)
<b>Дихання</b>	
4. $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + H_2O$	686
<b>Амоніфікація</b>	
5. $CH_2NH_2COOH + 1,5O_2 \rightarrow 2CO_2 + H_2O + NH_3$	176
<b>Нітрифікація</b>	
6. $NH_3 + 0,5O_2 \rightarrow HNO_2 + H_2O$	66
7. $KNO_2 + 0,5O_2 \rightarrow KNO_3$	17,5
<b>Фіксація азоту</b>	
8. $N_2 \rightarrow 2N$ "Активізація" азоту	-160
9. $2N + 3H_2 \rightarrow 2NH_3$	12,8

Азот в морській воді зустрічається у формі нітритів, нітратів і солей амонію. Його багато у берегів в гирлах

річок, а також в глибинах морів, де він підлягає денітрифікації і частково накопичується в осадових породах. У поверхневих горизонтах він використовується мікроскопічними рослинами. Використані сполуки поповнюються за рахунок привнесення річками і надходження з глибин океану за рахунок вертикального переміщення.

3. Біологічна фіксація азоту – процес зв'язування молекулярного азоту повітря азотофіксувальними мікроорганізмами та переведення його у форму, досягну для інших організмів, у першу чергу, для вищих рослин. Фіксація азоту відбувається за участю ферментного комплексу – нітрогенази, який каталізує відновлення  $N_2$  до  $NH_3$ , при цьому джерелом енергії виступає АТФ. Азотофіксувальні мікроорганізми – систематично гетерогенна група, до якої бактерії, які вільно мешкають – спороутворювальні палички (*Bacillus*, *Clostridium*), метилотрофні бактерії (*Methylobacter*, *Methylococcus*), тіонові та сіркобактерії (*Thiobacillus*, *Beggiatoa*), деякі зелені та пурпурні бактерії, більшість ціанобактерій, археї (*Methanolobus*, *Methanosarcina*); симбіотичні (бульбочкові) бактерії групи *Rhizobium*, а також асоціативні

азотофіксувальні бактерії – види родів *Azospirillum*, *Beijerinckia*, які мешкають на поверхні коренів вищих рослин.

Бульбочкові бактерії відносять до роду *Rhizobium*. Вони мають властивість фіксувати азот із атмосферного повітря і синтезувати органічні азотовмісні сполуки. Ці мікроорганізми утворюють на коренях деяких бобових рослин бульбочки, вступаючи в симбіоз. Дані бактерії переводять азот в сполуки, легко доступні для засвоєння рослинами, а квіткові рослини, в свою чергу, є джерелами живильних речовин для бульбочкових бактерій. Також даний вид бактерій є важливою ланкою в процесі збагачення ґрунту азотом.

Після проникнення в кореневий волосок бактерії викликають інтенсивне ділення клітин кореня, внаслідок чого з'являється бульбочка. Самі бактерії розвиваються в цих бульбочках на коренях, беручи участь в асиміляції азоту. Там вони трансформуються в розгалужені форми - бактероїди, що поглинають молекулярний азот, амонійні солі, амінокислоти, нітрати. Як джерело вуглецю бульбочкові бактерії використовують моносахариди, дисахариди, спирти, органічні кислоти.

Бульбочкові бактерії мають розміри від 0,5 до 3 мкм. Вони не утворюють спор, рухомі, грамнегативні, потребують доступу кисню для нормального перебігу обмінних процесів. У лабораторних умовах колонії бульбочкових бактерій добре ростуть при температурі 25 градусів на щільних середовищах. Вони мають характерну округлу форму, слизової консистенції, прозорі.

Бульбочкові бактерії живуть на коренях у 10% рослин із родини бобових. Причому різні види бактерій розвиваються на кореневій системі певних вищих рослин. У віки, кормових бобів, гороху - *Rhizobium leguminosarum*, у буркуну, люцерни - *Rh.meliloti*, у сої - *Rh.japonicum*, у конюшини - *Rh.trifolii*. Якщо коріння бобових відмирають, а бульби руйнуються, бульбочкові бактерії не гинуть, а ведуть спосіб життя сапрофітів.

Ці бактерії поглинають з атмосферного повітря до 300 кг азоту на 1 га, при цьому в ході їх життєдіяльності в ґрунті залишається понад 50 кг азотовмісних сполук. Щоб підвищити кількість бульбочкових бактерій в ґрунті і, відповідно, врожайність культурних бобових рослин, при посадці насіння додають бактеріальний засіб – нітрагін, тобто штучно заражають насіння бобових бульбочковими

бактеріями.

## **Тема 9. Перетворення мікроорганізмами сполук сірки, фосфору заліза та інших елементів.**

1. Окислення та відновлення сполук сірки мікроорганізмами.

2. Участь мікроорганізмів у перетворенні органічних та мінеральних сполук фосфору.

3. Перетворення мікроорганізмами сполук заліза та інших елементів, значення процесів у ґрунтах.

Польські екологи Т. Літинський і Г. Юрковська у своїй фундаментальній праці "Життєвість ґрунту і життєдіяльність рослин" (1982) довели, що практично всі мікроелементи включені в кругообіг біогеоценозів і мають суттєве значення для розвитку рослин і тварин. Людина, в організмі якої присутні всі ці мікроелементи, також включена у ці колообіги.

### **1. Колообіг сірки.**

Кругообіг сірки також тісно пов'язаний з живою речовиною. Сірка у вигляді  $\text{SO}_2$ ,  $\text{SO}_3$ ,  $\text{H}_2\text{S}$  і елементарної сірки викидається вулканами в атмосферу. З іншого боку, в

природі у великій кількості відомі різні сульфідні метали: заліза, свинцю, цинку та ін. сульфідна сірка окислюється в біосфері за участю численних мікроорганізмів до сульфатної сірки  $\text{SO}_4^{2-}$  ґрунтів і водойм. Сульфати поглинаються рослинами. У організмах сірка входить до складу амінокислот і білків, а у рослин, крім того, до складу ефірних олій і т.д. Процеси руйнування залишків організмів у ґрунтах і в мулах морів супроводжуються дуже складними перетвореннями сірки. При руйнуванні білків за участю мікроорганізмів утворюється сірководень. Далі сірководень окислюється або до елементарної сірки, або до сульфатів. У цьому процесі беруть участь різноманітні мікроорганізми, які створюють численні проміжні сполуки сірки. Відомі родовища сірки біогенного походження. Сірководень може знову утворити «вторинні» сульфідні, а сульфатна сірка створює гіпс. У свою чергу сульфідні і гіпс знову підлягають руйнуванню, і сірка відновлює свою міграцію.

Сірка з'являється на земній поверхні як результат вулканічної діяльності у вигляді сполук, крім цього, вода в деяких джерелах теж містить сірководень. Кругообіг сірки проявляється біологічними процесами, які викликаються

мікроорганізмами при гнитті тварин і рослинних залишків. При розкладанні білків, які містять сірковмісні амінокислоти (цистеїн, цистин, метіонін), і розкладанні ефірних масел рослин утворюється сірководень і меркаптан. Сірководень виділяється при відновленні солей сульфїтної (сірчистої), сульфатна (сірчаної) та тіосульфатна ( $H_2S_2O_3$ ) кислот за участю сульфатвідновлювальних бактерій і також втягується в кругообіг сірки.

Сірководень не засвоюється рослинами і тваринами. Сірководень окислюють особливі сіркобактерії, в результаті чого відбувається утворення сірчаноокислих солей, які рослинами засвоюються дуже добре. Синтезовані рослинами сірковмісні сполуки також включаються в кругооборот сірки в природі. Амоніфікуючі і сульфатредуючі бактерії звільняють з них сірководень. Кругообіг сірки відбувається, з іншого боку, за рахунок сіркобактерій, які окислюють сірководень.

Сіркобактерії поділяються на дві групи: безбарвні і пурпурні (зафарбовані).

Безбарвними формами є:

1) види *Beggiatoa* – довгі нитки. Серед них спостерігаються найбільші з усіх бактерій;

2) деякі види *Thiothrix* – це довгі нерухомі нитки, які прикріплюються до підводних предметів;

3) кілька видів бактерій одноклітинних – *Thiophysa*.

Всі бактерії – автотрофи. Кругообіг сірки сприяє її скупченню всередині клітини. У природних умовах сіркобактерії знаходяться тільки в тих місцях, де сірководень утворюється постійно і де є вільне надходження кисню. Рух бактерій відбувається в бактеріальному прошарку. Кругообіг сірки штовхає бактерії вгору за киснем і вниз за сірководнем. Прошарок бактерій в Чорному морі розташовується на глибині близько 200 м.

Окислення сіркобактерій киснем відбувається в два етапи. Спочатку сполуки окислюються до сірки, яка відкладається в протоплазмі клітин і використовується в якості запасного енергетичного матеріалу.

Якщо в середовищі не вистачає сірководню, поступово окислюється в сірчану кислоту запасна сірка. Вона нейтралізується клітинними бікарбонатами і виводиться назовні у формі сірчаної кислоти.

Кругообіг сірки не обходиться без участі пурпурних сіркобактерій, збагачених пігментом бактеріопурпурином,



що додає їм різні відтінки червоного, і фотосинтезуючим пігментом бактеріохлорофілом.

Сіркобактерії в природі широко поширені. Вони живуть у сірчаних джерелах, застійних водах, мулах, ґрунті. Сіркобактерії є автотрофами, асимілюють вуглекислий газ, використовуючи енергію, яка утворюється при окисленні відновлених сірчаних сполук.

До безбарвних сіркобактерій належать тіонові бактерії, такі як *Thiobacillus thioararus*, *Thiobacillus thiooxidans* та інші. Крім сірководню та сірки, вони окислюють також тіосполуки, є автотрофами, знаходяться в солоних і прісних водоймах, у ґрунті.

Кругообіг сірки супроводжується відновними процесами, викликаними сіркобактеріями, які іноді в природі досягають величезних розмірів. У Чорному морі на глибині більше 200 м міститься настільки велику кількість сірководню, що життя там зовсім призупиняється. При накопиченні сірководню в ґрунті, залитим водою, може зупинитися на ньому життя рослин і тварин.

Сульфатвідновлювальні мікроби утворюють цілющу сірчану грязь багатьох озер близько П'ятигорська, лиманів під Одесою і Євпаторією. Ці бактерії при виділенні

сірководню перетворюються на чорну масу гідрату колоїдного сірчастого заліза, який просочує мул водойми. Корозія заліза також відбувається з їхньої вини, через що пошкоджуються труби каналізації та зрошення. Сіркобактерії беруть участь у біологічному очищенню стічних вод і є показниками сильного забруднення ґрунту і води в населених пунктах.

## **2. Колообіг фосфору.**

Джерелом фосфору біосфери є головним чином апатит, зустрічається у всіх магматичних породах. У перетвореннях фосфору більшу роль відіграє жива речовина. Організми витягають фосфор з ґрунту, водних розчинів. Засвоєння фосфору рослинами багато в чому залежить від кислотності ґрунту. Фосфор входить до численних сполук в організмах: білки, нуклеїнові кислоти, кісткова тканина, лецитини, фітин та інші; особливо багато фосфору у складі кісток. Фосфор життєво необхідний тваринним організмам в процесах обміну речовин для накопичення енергії. Після загибелі організмів фосфор повертається в ґрунт і в намули морів. Він концентрується у вигляді морських фосфатних конкрецій, відкладень кісток риб, що створює умови для створення багатих фосфором

порід, які в свою чергу є джерелом фосфору в біогенному циклі.

Вміст фосфору в земній корі становить 0,08-0,09 % її маси. У вільному стані фосфор в природі не зустрічається, так як легко окислюється. У земній корі він знаходиться у вигляді мінералів (фторапатит, хлорапатит, вівіаніт тощо), які входять до складу природних фосфатів – апатитів і фосфоритів. Фосфор має виняткове значення для життя тварин і рослин.

Так як рослини забирають з ґрунту значну кількість фосфору, а природне поповнення фосфорними сполуками ґрунту вкрай незначне, то внесення в ґрунт фосфорних добрив є одним з найважливіших заходів щодо підвищення врожайності. Щороку у світі видобувають приблизно 125 млн. т. фосфатної руди. Більша її частина витрачається на виробництво фосфатних добрив.

Біогеохімічний цикл фосфору істотно відрізняється від циклів вуглецю та азоту. По-перше, джерелом фосфору є не атмосфера, а земна кора; по-друге, фосфор не відіграє ролі одного з найголовніших елементів земних оболонок. Але органічні сполуки фосфору мають дуже важливе значення у процесах життєдіяльності всіх рослин і тварин,

оскільки входять до складу нуклеїнових кислот, складних білків та є основою біоенергетичних процесів. Джерелом фосфору слугує літосфера, зокрема гірські породи, які містять фосфор, - фосфорити, апатити тощо. У процесі вивітрювання гірських порід фосфор переходить у ґрунтовий розчин і стає доступним для рослин.

На суходолі відбувається інтенсивний колообіг фосфору в системі ґрунт - рослини - тварини - ґрунт. Редуценти мінералізують органічні сполуки фосфору у неорганічні форми - фосфати, які знов споживаються коріннями рослин. Фосфати виносяться з річковим стоком, взаємодіють з кальцієм; утворюються фосфорити, поклади яких з часом виходять на поверхню та за допомогою тварин знов включаються до міграційних процесів (рис. 2). Також кругообіг фосфору відбувається і у системі суходіл - Світовий океан. За підрахунками, щорічно у Світовий океан виносяться 6,5 млн. т фосфору, а повертається назад на суходіл (в основному із продуктами морського промислу) приблизно 106 т. Тому проблема дефіциту фосфорного живлення є проблемою практично всіх екосистем.

У природі найчастіше саме нестача фосфору стримує розвиток біоти. З одного боку, фосфорні сполуки швидко

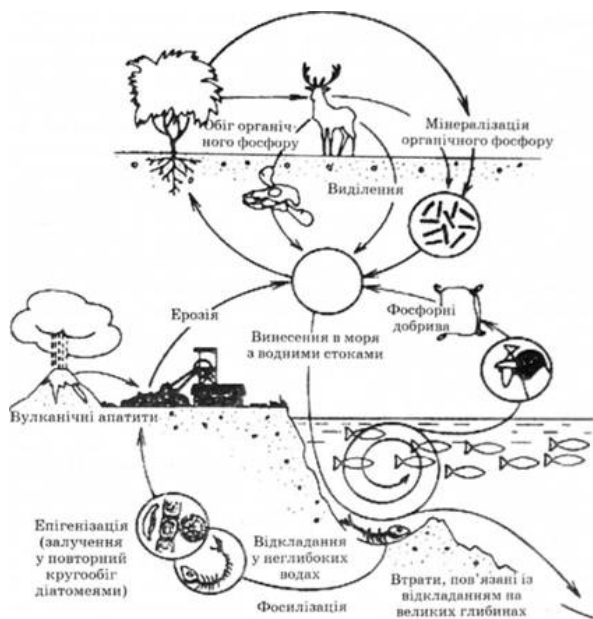


Рис. 2. Кругообіг фосфору в біосфері

вимиваються у Світовий океан внаслідок процесів ерозії ґрунту. Багато фосфору виноситься в океан і з неочищеними стічними водами. В океані цей фосфор частково використовується водоростями, а потім споживається морськими консументами і редуцентами. Деяка частина фосфору може перевідкладатися на суходолі. Наприклад, послід морських рибоїдних птахів, який містить багато фосфору, нагромаджується в пташиних колоніях і на пташиних базарах, утворюючи так зване гуано - корисну копалину, яка інтенсивно добувається в деяких країнах (у

Чилі) і використовується для виробництва фосфатних мінеральних добрив. Але більша частина фосфору нагромаджується на дні з відмерлими рештками морської біоти. Цей фосфор може знову стати доступним для біоти тільки з часом у геологічному вимірі, наприклад, після підняття певних ділянок морського дна (щоправда, сьогодні людина вже почала розробляти й морські родовища фосфоритів). З іншого боку, на суходолі значна частина мінерального фосфору утворює нерозчинні комплекси з ґрунтовими частинками і стає недоступною для продуцентів, а отже, і для інших ланок трофічних ланцюгів. Лише деякі ґрунтові гриби здатні вилучати фосфорні сполуки з цих комплексів.

На відміну від циклів вуглецю, кисню та азоту цикл фосфору в біосфері істотно розімкнений, оскільки значна частина континентального стоку фосфатів потрапляє в глибинні океанічні осадки і накопичується там, виходячи із колообігу. У ґрунті та природних водах фосфор постійно перебуває у дефіциті.

Крім того, в результаті господарської діяльності людини (особливо виробництва фосфорних добрив) ланцюг колообігу фосфору в біосфері порушений. Тому фосфор

вважається найслабкішою ланкою біотичного колообігу біосфери.

### **3. Колообіг заліза.**

Хоча залізо Захсом і Кнопом було віднесено до десятка найважливіших, потреби рослин у цьому елементі є невеликі, і тому його вважають мікроелементом. Загальна кількість заліза в ґрунті може коливатися в межах 0,002-10%, в середньому становить близько 2%. Рослини використовують залізо у формі іонів  $Fe^{2+}$  і  $Fe^{3+}$ , а також хелатів (хелат – стійкий комплекс, утворений металом разом з метаболітом). Наприклад, сільськогосподарські рослини вживають заліза від 2 до 2500 г/га. Одночасно вони виділяють в ґрунт хелатори (наприклад, органічні кислоти), які зв'язують у ньому залізо, утворюючи хелати.

На засвоєння заліза рослинами впливає багато чинників, зокрема, кислотність ґрунту, концентрація деяких катіонів, які сильно погіршують всмоктуваність заліза (наприклад, мідь, висока концентрація якої часто пов'язана з використанням мідного купоросу для захисту рослин). Доброму всмоктуванню заліза перешкоджає концентрація важких металів – Ni, Mo, Zn, Co, V.

Залізо бере участь у важливих фізіологічних

процесах рослин. Нестача заліза призводить до зменшення кількості хлорофілу. Типовим виявом нестачі цього елемента є поява хлорозу молодого листя, яке стає ясно-зеленим, жовтуватим або навіть повністю білим. Старе листя може залишатися зеленим, а згодом теж змінює забарвлення, або ж зеленими на листовій пластинці залишаються лише прожилки.

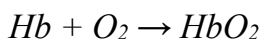
Явище хлорозу навело дослідників на думку, що саме залізо є одним з творців хлорофілу. Однак виявилось, що тим чинником є магній, а залізо допомагає лише синтезу магнезопрофірину – складової хлорофілових зерен. Впливаючи позитивно на синтез хлорофілу, залізо опосередковано бере участь у процесі фотосинтезу. Вже в 1843 р. Овене і Галс відкрили, що за допомогою заліза можна лікувати хлороз рослин, а через рік Гріс встановив, що цей елемент просто необхідний рослині. Схильність рослин до хлорозу, зумовлена нестачею заліза, є неоднаковою для різних видів. Особливо часто це явище спостерігається в азалії, рододендронів, клена ясенелистого, бобових, а також в кукурудзи і помідорів.

В окремих випадках, коли в ґрунті концентрується велика кількість  $Fe^{2+}$ , рослини можуть проявляти ознаки



отруєння. Наприклад, на землях рисових плантацій, а також на землях з високим рівнем засвоюваності заліза на листках з'являються бронзові плями, а згодом усі вони стають бронзовими.

Залізо є поживним мікроелементом не лише для рослин, але й для людей і тварин. Більша половина заліза тваринного організму знаходиться в гемоглобіні – червоному барвнику крові. Цей елемент присутній у білках, таких, як міоглобін, трансферин, ферритин та інші, а також у деяких ферментах (каталази, пероксидази, цитохром). Гемоглобін відіграє важливу роль в організмі тварин, переносячи кисень в тканини:



*гемоглобін    оксигемоглобін*

Під час переходу гемоглобіну в оксигемоглобін ферум переходить у форму іона  $Fe^{2+}$ . Оксигемоглобін є нетривкою сполукою і швидко звільнює кисень. Значно краще зв'язується з гемоглобіном вуглекислий газ, утворюючи вуглекислогемоглобін. Шкідливість вуглекислого газу полягає в тому, що він перешкоджає перенесенню кисню через гемоглобін. У випадку, коли в організмі зв'язані 50-80 % гемоглобіну з вуглекислим

газом, настає смерть внаслідок задухи. Отже, відпрацьовані гази автомобілів шкідливі і небезпечні для життя людей.

Нестача заліза в процесі утворення гемоглобіну, в свою чергу, призводить до анемії – недокрів'я. Справа в тому, що тварини, поїдаючи рослинну їжу, використовують лише декілька відсотків заліза, яке там знаходиться.

## **Тема 10. Мікроорганізми у формуванні ґрунту та його властивостей.**

1. Роль м.-о. у первинному ґрунтоутворенні.
2. Ризосферна і епіфітна мікрофлора.
3. Гумус і мікроорганізми.

1. Первинний, або примітивний, ґрунтотворний процес у найтипівішому прояві відбувається на виходах гірських масивно-кристалічних порід за участю живих організмів. Поверхня цих порід, яка розбита тріщинами на блоки, густо заселена бактеріями, нижчими рослинами і тваринними організмами. До таких літофільних організмів належать так звані скельні мікроорганізми: бактерії, мікробактерії, актиноміцети, водорості, гриби, а також лишайники, мохи, найпростіші тваринні організми.

Мікроорганізми відзначаються винятковою пристосованістю до суворих умов зовнішнього середовища. Деякі з них мають здатність засвоювати атмосферний азот і синтезувати органічні азотні сполуки (автотрофні бактерії, сіркобактерії, залізобактерії нітрифікатори тощо). Особливою пристосованістю відзначаються діатомові, синьо-зелені і зелені водорості, які є фотосинтезуючими організмами. Безліч синьо-зелених водоростей здатна фіксувати азот з атмосфери. Відмерла маса мікроорганізмів містить 10-12% азоту, 2-5% фосфору, 1-2,5% калію, 0,3-0,8% магнію і кальцію. У незначних кількостях містяться сполуки заліза, кремнію, сірки, міді та інших елементів. Зольність одноклітинних водоростей сягає 20-40% і в складі золи водоростей міститься значна кількість кальцію, натрію, сірки, хлору, фосфору, а у діатомових водоростей багато кремнію. Утворюється специфічний стійкий мікробний ценоз. Виявлено, що такі мікробні ценози утворюють гумусові кислоти, близькі до фульвокислот, і дуже активізують процеси вивітрювання порід і мінералів.

Механізм впливу мікроорганізмів полягає в тому, що низка мікроорганізмів у процесі життєдіяльності виділяє речовини з кислотними або лужними властивостями, які

роз'їдають і розчиняють мінерали. Вуглекислота, яка виділяється при диханні мікроорганізмів та розкладенні мікробних тіл, розчиняючись у воді, також прискорює розкладення мінералів, з'єднуючись з катіонами мінералів вона утворює вуглекислі солі.

Після відмирання мікроорганізмів у процесі їхнього розкладення утворюються близькі до гумусових речовини, що також сприяє розкладенню первинних мінералів і синтезу вторинних органо-мінеральних сполук. Зрештою на масивно-кристалічних породах формується деяка кількість мікробного органо-мінерального пилу, який ще не можна розглядати як ґрунт, але він являє собою поєднання органічних азотистих і мінеральних сполук і слугує субстратом для поселення більш високорозвинених організмів, якими є гриби і лишайники.

З поселенням лишайників на скельних породах швидкість первинного ґрунтотворного процесу значно збільшується. Лишайники - симбіотичні організми, які складаються з синьо-зелених або зелених водоростей і грибів.

Лишайники пристосовуються до дуже суворих умов існування на поверхні скельних порід, зокрема в арктичних

і високогірних областях, в безводних гарячих пустелях. На скелях спочатку поселяються ендолітичні лишайники, які живуть всередині субстрату гірської породи. На гірських породах, змінених діяльністю мікроорганізмів і ендолітичних лишайників, з часом поселяються епілітичні або поверхневі лишайники, які поділяють на накипні, листові та кущові.

Вплив лишайникової флори на поверхню гірських порід різноманітний і складний. Він поєднується з впливом механічних, фізичних і хімічних чинників вивітрювання гірських порід і мінералів. Ріст і життєдіяльність лишайників дуже прискорює процес вивітрювання і зумовлює виникнення нової розвинутої форми ґрунотворного процесу, який створює значні маси ґрунтового дрібнозему, що володіє елементами родючості.

Механічна дія лишайників на гірську породу полягає у тому, що за допомогою мікроскопічних тонких, простих чи розгалужених ниток-гіфів вони проникають у породу, розщеплюють мінеральні зерна по площині спайки і втягують у свої тіла уламки мінералів, які поступово розкладаються. Лишайники часто механічним шляхом відривають від породи часточки завдяки здатності різко

змінювати свій об'єм при зволоженні і висушуванні.

У різних умовах клімату і гірських порід, на певних стадіях розвитку лишайників їхня дія відрізняється. Вклинюючись у гірську породу по тріщинах, гіфи лишайників діють не тільки фізично, але й біохімічно. Лишайники утворюють органічні кислоти (лишайникові, лимонну, щавлеву та інші), тим самим сприяють руйнуванню мінералів, зокрема кварцу.

У таломі (тілі) лишайника, крім синьо-зелених і зелених водоростей, знаходиться чимало різних мікроорганізмів. У складі цієї мікрофлори є і целюлозоруйнуючі мікроорганізми, які беруть участь у гуміфікації і мінералізації відмерлих частин лишайникових тіл.

Зольність різних лишайників є в межах від 0,7 до 1-2%. У масі сухої органічної речовини в покриві, зайнятому лишайниками, може міститися до 50 кг/га зольних речовин. Однак, оскільки лишайники живуть відносно довго, можна констатувати, що річний колообіг зольних речовин незначний. Лишайники є концентраторами сірки, фосфору і калію. Часто в їхній золі міститься значна кількість кальцію. Завжди в золі лишайників є в невеликих

кількостях кремній, залізо, алюміній.

Утворений під впливом лишайників дрібнозем накопичується у тріщинах і нішах гірських порід (2-3 см), а також у підніжжі мікросхилів у вигляді делювію. У масі дрібнозему міститься значна кількість уламків вивітрілих гірських порід і первинних мінералів, а також досить помітна кількість вторинних мінералів. У примітивних ґрунтах під лишайниками на Кавказі міститься до 35% вторинних мінералів. У результаті життєдіяльності і відмирання лишайників і супутніх їм мікроорганізмів у дрібноземі накопичується значна кількість органічної речовини - 3-10%, а в умовах високогір'я Кавказу - до 30-40%. У дрібноземі лишайників міститься значна кількість азоту, яка сягає 1% в гірських умовах Кавказу. В складі гумусу дрібнозему під лишайниками міститься значна кількість гумінових кислот (20-25%) і фульвокислот (31-35%). Процес формування примітивного ґрунту під лишайниками супроводжується глибокими хімічними змінами біомаси лишайників. Мінералізація біомаси лишайників супроводжується вилуговуванням і винесенням кальцію і фосфору та водночас значним відносним накопиченням алюмінію, кремнію, заліза, магнію.

Залишкове накопичення кремнію, алюмінію, заліза, магнію зумовлює синтез мінералів, включно з мінералами групи монтморилоніту.

Побічне значення мають лишайники як джерело органічної речовини для більшості видів літофільних грибів. Гриби, будучи сапрофітами, потребують хоча б у мінімальних кількостях органічної речовини. Головним джерелом органічної речовини для грибів у первинному ґрунтотворному процесі є лишайники. Поселення грибів ще більше прискорює процес вивітрювання і ґрунтоутворення, оскільки у результаті життєдіяльності грибів продукується велика кількість фульвокислот. У золі грибів провідна роль належить сполукам фосфору ( $P_2O_5$  сягає 40-50%). Гриби з роду *Penicillium* виключно сильно руйнують граніт і мінерали, які його складають: мусковіт, біотит, ортоклаз, епідот.

Так на гірських скельних породах за сукупної дії бактерій, лишайників і грибних мікроорганізмів утворюється первинний ґрунтовий дрібнозем, який докорінно відрізняється від гірської породи.

На підготовленому лишайниками шарі дрібнозему з'являються мохи. Мохи - це високоорганізовані рослинні



організми, їх налічують до 16 тисяч видів. Разом з мохами у ґрунтоутворенні продовжують брати участь лишайники, гриби, бактеріальна флора, а також діатомові водорості. Долучаються до процесу і безхребетні тварини. Під моховим покривом розвивається досить добре сформована мохова дернина потужністю до 10-20 см. У моховому дрібноземі збільшується вміст вторинних мінералів і дещо зменшується вміст уламкового матеріалу вихідної гірської породи. Зольність мохів сягає 6-12%. У золі моху переважає сірка, кальцій, калій, фосфор і магній, натрій, марганець і найменше міститься кремнію та алюмінію. У процесі мінералізації мохів відбувається винесення кальцію, калію і натрію і залишкове накопичення алюмінію, кремнезему, заліза і магнію.

Вміст гумусу в моховому дрібноземі становить 10-40%. Переважання бактерій у складі мікрофлори мохового дрібнозему зумовлює переважання в гумусі гумінових кислот. Вбирна здатність мохового дрібнозему становить 30-45 ммоль, переважно в складі вбирних катіонів є і водень.

Мохи і лишайники утворюють щільну, ледь оторфовану дернину, яка закріплює верхню частину

гумусованого горизонту. Під дерниною, яка складається з живих і відмерлих частин рослин, а також темнозбарвленого дрібнозему, залягає малопотужний (5-10 см) шар ґрунтового дрібнозему, який містить невеликі уламки гірської породи і значну кількість органічних залишків. Формується профіль примітивного ґрунту, який набуває інтенсивного яскравого буро-коричневого забарвлення. У ньому вже можна вирізнити генетичні горизонти.

Так мохи, замінюючи лишайники, підготовлюють відносно високородючий субстрат для поселення вищих рослин. Водночас з мохами дрібноземисту мохову дернину і примітивний ґрунт починають заселяти трав'янисті і дерев'янисті рослини. Утворення пухкої мінеральної ґрунтової маси є найсуттєвішим результатом первинного, або примітивного, ґрунтоутворного процесу. Оскільки процес відбувається на поверхні гірської породи або всередині ґрунту на межі з породою, він має важливе значення для всього подальшого ґрунтоутворення загалом, а також формування осадових порід і пухких відкладів. Матеріал первинних ґрунтів постійно піддається змиву і перевідкладенню і бере участь в утворенні осадових порід,

формуючи їхню мінеральну частину.

Серед природних середовищ ґрунт краще забезпечує розвиток і життєдіяльність мікроорганізмів, і, разом з тим, найбільше змінюється під їхнім впливом. Ґрунт є місцем існування для незчисленної кількості макро- і мікроорганізмів. Для макроорганізмів ґрунт виступає як цілісне місце існування. Для мікроорганізмів ґрунт слід розглядати як складну гетерогенну систему з різко різними умовами мешкання в кожному окремому мікролокусі. Переважна маса мікроорганізмів ґрунту (до 80-90%) знаходяться в адсорбованому стані на поверхні ґрунтових агрегатів, коренів рослин або речовинах органічного опаду. Велика частина мікроорганізмів перебуває в ґрунті в неактивному стані - у вигляді ендоспор, мікроцист, вегетативних клітин, що ведуть нерухомий спосіб життя, або переживають несприятливі умови. Уся маса мікроорганізмів складає так званий пул ґрунту або мікробний запас. Роль пулу ґрунту полягає в підтримці гомеостазу - рівноважного стану цього мікролокуса за змістом органічних і мінеральних речовин, гумусу, фізіологічно активних речовин і тому подібне.

Кількість мікроорганізмів у різних ґрунтах

коливається в широких межах. Так, 1 г чорнозему містить до 3 млрд. клітин, підзолистого ґрунту - від 300 млн. до 2 млрд. клітин, піщаних ґрунтів - до 100 тис. клітин.

Мікроорганізми поширені в усіх типах ґрунтів, оскільки ґрунт є ідеальним місцем їх існування порівняно з усіма іншими природними середовищами. Велика кількість органічних решток: опале листя, трава, труп тварин, які потрапили в ґрунт і багато іншого складають джерело енергії для мікроорганізмів, що знаходяться в ґрунті.

Мікрофлора ґрунту представлена грибами, актиноміцетами, переважно гнильними, маслянокислими, азотофіксувальними, нітрифікуючими, денітрифікуючими, целюлорозкладаючими, сірко- та залізобактеріями. У меншій кількості знаходяться водорості, дріжджі, бактеріофаги. У ґрунті можуть зустрічатися такі патогенні бактерії, як збудники правцю, газової гангрени, бруцельозу, сибірської виразки, бутулізму, шлунково-кишкових хвороб. Ці мікроорганізми потрапляють ґрунт з органічними викидами, стічними водами. Вони, як правило, у ґрунті не живуть, але зберігаються тривалий час. У ґрунті виявлено гриби, які викликають токсичну алейкію, ерготизм, аспергільоз, хромомікоз та інші захворювання.

## 2. Ризосферна мікрофлора.

Вищі рослини, являючись основним джерелом живильних речовин для переважного числа мікробного населення ґрунтів – гетеротрофів – впливають на мікробні ценози. Зони, що безпосередньо примикають до корінь живих рослин, є областями активного розвитку мікроорганізмів. Це пов'язано насамперед з виділеннями з коріння (екзоосмосом) органічних речовин, синтезованих рослинами. Сукупність мікроорганізмів, які втримуються у великій кількості у вузькій зоні навколо кореня, називають ризосферною мікрофлорою, а саму зону – *ризосферою*. Крім того, існує поняття *ризоплане* – безпосередньої поверхні кореня, заселеної мікробами. Ясно, що метаболізм (обмін речовин) кореня дуже впливає на ґрунтове середовище, що прилягає до коріння. Вважають, наприклад, що коріння збільшує кислотність мікрошарів ґрунту, які примикають до нього, за рахунок виділення вуглекислоти та  $H^+$  іонів. Такі зміни можливі в межах декількох міліметрів навколо кореня. Важливим джерелом стимуляції ґрунтового мікронаселення є виділення корінням живильних речовин. Патогенні й симбіотичні мікроорганізми залежать від них, тому здатні розчиняти

стінку клітин кореня й проникати усередину цитоплазми. Екзосмос органічних речовин з коріння рослин обумовлений активними процесами, пасивною дифузією або виділеннями із клітин, які відмирають.

Молоді корінці зазвичай покриті слизуватими чохликами, рясно заселеними мікробами. У продуктах екзоосмоса коріння виявлена велика кількість різних речовин, у тому числі 10 різних цукрів, 23 амінокислоти, 10 вітамінів, полісахаридні слизи, органічні кислоти й ін. Характер виділень залежить від виду й віку рослин. На жаль, ще немає достатніх відомостей про процеси кореневого екзосмоса й використання речовин мікроорганізмами в умовах природного нестерильного середовища. Сфера впливу коріння на мікрофлору ґрунту визначається лише приблизно за збільшенням числа мікробів у міру наближення до поверхні кореня. Більша кількість груп мікроорганізмів виявляється в ризосфері (Р), ніж в оточуючому ґрунту (П), що можна виразити відношенням: Р/П.

Не всі бактерії однаково реагують на стимулюючу дію коріння. Так, грамнегативні бактерії краще розвиваються в ризосфері, ніж грампозитивні

неспороутворюючі. Здатність бактерій заселяти зону кореня пов'язана не тільки з виділеною речовиною, але й з відношенням до фізичних факторів, антагонізму. Багато дослідників виявили, що бактерії, здатні розкласти целюлозу, розчинити фосфати, використовувати білки й цукри, синтезувати вітаміни й бактеріальні полісахариди – є типовими мешканцями ризосфери. Вдається також відзначити деяку кореляцію між таксономічними й фізіологічними групами бактерій у ризосфері. Так, наприклад, види *Pseudomonas* домінують у ризосфері, а види *Arthrobacter* – у навколишньому ґрунті. Представники обох родин помітно вирізняються в потребах у ростових факторах.

Менше уваги приділялося актиноміцетам, хоча їхня приналежність до ризосфери встановлена. Можливо, що в цих умовах вони утворюють активні речовини (антибіотики), які пригнічують розвиток патогенів на корінні. За видовим складом й особливостями фізіології види актиноміцетів, які живуть у ризосфері й у ґрунті, не відрізняються.

На ризосферну мікрофлору впливає вид, вік рослин й їхній стан, положення й характер розподілу коріння, тип

грунту й оточення. Коріння рослин стимулює або гнітить мікроби різною мірою. Бобові рослини найчастіше стимулюють розвиток мікробів. У ризосфері конюшини, наприклад, виявлено значно більше мікроорганізмів, ніж у зоні коріння злаків і дерев. Кореневі виділення рослин у випадку тривалого вирощування одних й тих же культур (монокультур) на тих самих площах призводить до так званого «грунтового стомлення». Така стан в поєднанні з однотипним за складом рослинним опадом викликає селекцію окремих груп і навіть видів мікроорганізмів й їхній надмірний розвиток у ґрунтах. Наслідком цього є стійкі захворювання рослин (при розвитку патогенних для рослин мікробів), зменшення врожайності. У межах поверхні одного корінця мікрофлора виявляється різною й кількість мікроорганізмів зростає до кінчиків коріння, де, наприклад, відзначений найбільший екзоосмос амінокислот.

Ризосферний ефект збільшується після проростання насіння й досягає максимуму в період цвітіння й плодоношення рослин. Таким чином, вік і старіння рослин відіграє більшу роль у формуванні й діяльності ризосферної мікрофлори. Ступінь освітленості й температура повітря



також впливають на кореневі виділення а, отже, на мікроорганізми.

Ризосферний ефект більш яскраво виражений на піщаних ґрунтах і менш – на гумусних. У пустельних районах ризосфера є, очевидно, єдиною зоною, де активно розвивається мікрофлора. У будь-якому ґрунті зміни навколишнього середовища, включаючи агротехнічні заходи, впливають на мікроорганізми в ризосфері порівнянно з мікрофлорою ґрунту. Ризосферна зона являє собою своєрідну «буферну» систему, яка перешкоджає впливу середовища на мікрофлору.

**Епіфітна мікрофлора.** Відомо, що поверхня рослин заселена різноманітними мікроорганізмами, які живуть і розмножуються на них. Значна кількість мікробів заноситься на рослини та насіння із повітрям, пилом, дощем та ін. Видовий склад цих мікроорганізмів залежить від рослини-живителя та умов навколишнього середовища. Епіфітна мікрофлора здатна інтенсивно розвиватися за рахунок численних органічних та мінеральних речовини, які виділяються рослиною. Встановлено, що мікрофлору насіння за способом потрапляння на нього та за типом проникнення можна розділити на декілька груп. Епіфітна

мікрофлора — це екологічна група мікроорганізмів, які заселяють поверхню вегетуючих рослин і зерна. Вони живляться продуктами життєдіяльності рослинних клітин, які виділяються ними на поверхню насіння, і різними поверхневими забруднювачами. За нормальних умов вони не проникають у рослину і не спричиняють шкоди. Нерідко ці мікроорганізми відіграють позитивну роль як антагоністи ряду патогенних мікроорганізмів. З епіфітних мікроорганізмів в основному складається мікрофлора свіжозібраного за нормальних умов доброякісного зерна. Але за умов зниження життєздатності насіння, а також умови підвищеної вологості епіфітна мікрофлора здатна спричинити велику шкоду, оскільки вона сприяє процесу самозігрівання зерна внаслідок виділення великої кількості тепла під час дихання. Мікрофлора, яка зустрічається на насінні, може бути сапротрофною і паразитною. Перша присутня практично на всіх партіях зерна та насіння. Деякі сапротрофи за певних умов здатні переходити до паразитичного способу життя і частково чи повністю руйнувати зерно, змінюючи при цьому його фізичні властивості і хімічний склад. За таких умов вони дуже шкодять під час зберігання насіння, знижуючи його якість і

життєздатність.

Видовий склад епіфітної мікрофлори досить специфічний і одноманітний. Вона складається в основному із неспоротворювальних бактерій, які становлять 80–99 % загальної кількості мікроорганізмів, а також грибів, представлених деякими видами родів *Alternaria*, *Mucor*, *Cladosporium* та іншими; 1–2 % мікрофлори припадає на частку пліснявих грибів родів *Penicillium* та *Aspergillus*. Джерелами епіфітних мікроорганізмів є ґрунт і проростаюче насіння.

Ендоефітна (фітопатогенна) мікрофлора складається із мікроорганізмів, здатних проникати в середину рослини, розвиватися там, викликати захворювання насіння і пророслих із нього рослин. Ці мікроорганізми призводять до значних втрат урожаю внаслідок пригнічення, загибелі рослин і погіршення якості зерна. До цієї групи належать сажкові гриби, гриби родів *Fusarium*, *Drechslera*, *Septoria* та інші.

3. Заходи, проведені людиною, впливають на мікробні асоціації. Серед них найбільш істотне застосування хімічних засобів боротьби з бур'янами (гербіциди), протруйників насіння, мінеральних добрив.

Усе це в сполученні з різними типами обробітку ґрунтів (оранка, зрошення, меліорація) змінює мікробні ценози, часто непоправно й не завжди в сприятливому для господарювання напрямку. У цьому плані в усім світі ведеться велика дослідницька робота.

Широко розповсюджене, навіть серед деякої частини фахівців, думка про ґрунт, як живильне середовище, який можна заселити будь-якими мікроорганізмами, глибоко невірна. Колонізація мікробами окремих ділянок (як було показано, часто дуже дрібних) може мати місце протягом нетривалого часу. Потім вступають у дію ті або інші регуляторні механізми і інокуляції «прибульців» виявляються зведеними до мінімуму. Наполегливі спроби протягом багатьох років застосувати бактеризацію (внесення) ґрунту мікроорганізмами з корисними для рослин властивостями (фіксаторів азоту, активних мінералізаторів фосфорсодержащих речовин) виявилися неуспішними.

Колонізація ґрунту мікроорганізмами (які не втримуються в асоціаціях у даній ділянці) все-таки обмежено можлива, якщо не лімітується наступними умовами:

а) наявністю придатного місця в цей момент (у реальних мікронах перебування мікроорганізмів, а не взагалі в ґрунті);

б) присутністю в достатній кількості субстрату, який забезпечує тривалий розвиток даного організму;

в) здатністю використати багато джерел енергії і їжі в екосистемі, і причому більш ефективно, ніж аборигенна мікрофлора;

г) високою толерантністю (витривалістю) організму, який потерпляє, до мікроекологічних факторів – коливанням рН і температури, осмотичному тиску, змісту кисню, окислювально-відновному потенціалу, вологості й іншим, що забезпечує вегетативний ріст;

д) наявністю механізмів активного впливу на інші організми – утворенням фізіологічно активних метаболітів, здатністю до антагонізму й стійкістю до продуктів життєдіяльності інших організмів.

Недотримання зазначених умов і навіть деяких з них унеможливує активне поселення мікроорганізмів у ґрунті. Більше того, як ми вже відзначали, мікроби, які входять до складу ценоза, при відсутності можливостей пристосуватися до умов середовища, що змінилися,

випадають із активної участі в діяльності ценоза, переходячи в стан, анабіозу.

Кожен вид мікроорганізму здатний рости, розвиватися й розмножуватися в рамках зовнішніх умов, які відбивають їхній рівень толерантності або екологічну амплітуду. Ці рамки визначені критичними величинами факторів. Окремі організми здатні існувати при крайніх (екстремальних) значеннях факторів середовища й часто стають вузькоспеціалізованими – облігатними (обов'язковими) стосовно рівня діючого фактора. Такими є облігатні галофіли (рід *Halobacterium*), які ростуть у насичених розчинах солей, багато хто облігатні термофіли, глибоководні барофільні бактерії (стійкі до високого тиску), які витримують тиск 1400 атм, облігатні анаероби, які гинуть при незначних домішках кисню в атмосфері (рід *Selenomonas* й ін.). Ряд бактерій і грибів здатні розмножуватися при 0°C, якщо водяний розчин не замерзає (розчини солей, на відміну від чистої води, замерзають при більшій низькій температурі).

Є численні приклади винятковості мікробного світу стосовно факторів середовища в екстремальному (крайньому) вираженні. Так, наприклад, небезпечною

температурною межею для тварин, включаючи найпростіших, є 50°C, максимум для грибів 56-60°C. Синьо-зелені водорості (рід *Synechococcus*) активні в гарячих джерелах при 73-75°C, а деякі флексібактерии активно розмножуються в гарячих гейзерах (90°C). Зона толерантності мікробного світу грандіозна, її границі часто перебувають на граничних значеннях окремих факторів. Ця особливість мікроорганізмів забезпечує ним практично безмежний розвиток на нашій планеті.

Більшість же мікроорганізмів обмежена більш вузькими рамками, і їхній розвиток або затримується, або в результаті впливу окремих факторів настає загибель і руйнування клітин. Більшу роль у виживанні мікроорганізмів в умовах, які можуть виявитися згубними, грають «фактори компенсації». Так, наприклад, температурний бар'єр переборюється мікробами, не пристосованими до цього, при наявності живильних елементів. Термофільна бактерія *Bacillus stearothermophilus* розвивається при низькій температурі при наявності в середовищі ростових факторів. *Arthrobacter globiformis* толерантний до високої й низької температури в присутності солей (NaCl). Низька температура надає

*Bacillus stearothermophilus* нечутливість до токсинів, не заважаючи її росту.

Немає практично жодної речовини (яка містить вуглець), що не могла би бути розкладеною мікроорганізмами. Самі стійкі сполуки – асфальти, бітуми й нові синтезовані хімічним шляхом сполуки, які не зустрічаються в природі, також атакуються мікробами.

Всі викладені вище наукові матеріали, становлять лише фрагменти того, що відомо сучасній мікробіології, дають підставу зробити висновок, про величезну й виняткову роль мікроорганізмів у круговороті речовин у природі.

## **Тема 11. Мікроорганізми в біологічному землеробстві. Мікроорганізми при хімізації землеробства.**

1. Основи ґрунтової та сільськогосподарської мікробіології.
2. Мікробіологічні процеси при зберіганні гною.
3. Обробітки ґрунту і мікроорганізми.

1. Серед природних середовищ ґрунт краще



забезпечує розвиток і життєдіяльність мікроорганізмів, і, разом з тим, найбільше змінюється під їхнім впливом. Кількість мікроорганізмів у різних ґрунтах коливається в широких межах. Так, 1 г чорнозему містить до 3 млрд. клітин, підзолу – від 300 млн. до 2 млрд. клітин, піщаних ґрунтів – до 100 тис. клітин.

Ґрунти містять достатню кількість води, повітря та поживних речовин. У складі ґрунтів виділяють три фази: тверду, рідку і газоподібну.

Тверда фаза утворена мінеральними та органічними речовинами. На твердих частинках ґрунту зосереджені основні поживні речовини: гумус, органо-мінеральні колоїди, іони  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  тощо. Більшість ґрунтових мікроорганізмів знаходиться на поверхні частинок ґрунту, на органічних залишках та живих коренях рослин, при цьому вони розміщені у вигляді колоній в окремих зонах.

Рідка фаза - ґрунтовий розчин, що заповнює капіляри ґрунту і утворює навколо твердих частинок плівки різної товщини. Вміст води у ґрунті визначає його аерацію. Великі маси води знижують аерацію ґрунту, сприяють розвитку анаеробних процесів. У складі ґрунтових розчинів виявлено мінеральні, органо-мінеральні та органічні

речовини в молекулярно-розчиненому або колоїдному станах. Вміст цих речовин неоднаковий в ґрунтах різних типів і залежить від горизонту ґрунту та сезону року. Так, найбільша кількість органічних речовин виявлена в підзолах та болотяних ґрунтах; у чорноземі співвідношення органічних та мінеральних речовин приблизно однакове; в каштанових ґрунтах та сіроземах більше мінеральних речовин, ніж органічних. Верхні шари ґрунту містять більше органічних речовин, ніж нижні.

Газоподібна фаза - повітря ґрунту, що становить 25-70% його загального об'єму. Повітря ґрунту відрізняється від атмосферного значним зростанням вмісту  $\text{CO}_2$  (1,5-3,0% і вище проти 0,03% в атмосферному повітрі) і зменшенням кисню, що відбувається за рахунок мінералізації органічних речовин. Повітря ґрунту збагачене метаном, воднем, азотом, оксидами азоту та вуглецю, леткими органічними сполуками.

Отже, ґрунт – це динамічна, гетерогенна система, яка забезпечує для розвитку мікроорганізмів різні умови аерації, вологості, рН, різну концентрацію поживних речовин тощо.

Ґрунт – не тільки середовище для існування

мікроорганізмів, але й продукт їхньої життєдіяльності. Всі ґрунти нашої планети утворилися з материнських гірських порід внаслідок взаємодій двох процесів - вивітрювання та ґрунтоутворення.

Вивітрювання – початковий етап руйнування гірських порід при одночасній дії фізичних, хімічних та біологічних факторів. Важливу роль у деструкції мінералів відіграють нітрифікуючі та тіонові бактерії, гриби, актиноміцети. Для руйнування кристалічної решітки мінералів і переходу хімічних елементів у рухомий стан важливе значення мають ферментні системи цих мікроорганізмів і продукти їхньої життєдіяльності (органічні і мінеральні кислоти, хелатуючі агенти, слизи). Під впливом мікроорганізмів, фізичних та хімічних факторів гірська порода перетворюється у дрібнозем.

Паралельно з вивітрюванням проходять процеси ґрунтоутворення, в результаті яких формуються різні типи ґрунтів.. Найважливішими серед них є мінералізація рослинних і тваринних решток, утворення гумусу та його руйнування.

Різноманітний за хімічним складом опад рослин мінералізують численні неспорові і спорові бактерії родів

Pseudomonas, Arthrobacter, Cytophaga, Mycobacterium, Bacillus, Clostridium тощо, гриби родів Penicillium, Fusarium, Mucor, Aspergillus тощо, актиноміцети. Швидкість руйнування залежить від хімічної будови речовини. Деструкція простих вуглеводів, білків, крохмалю здійснюється за короткий час. Найповільніше за усіх мінералізуються клітковина і лігнін.

Продукти розпаду органічних речовин (феноли, хінони, ароматичні альдегіди, пептиди, амінокислоти, уринові кислоти тощо) використовуються мікроорганізмами у процесах синтезу гумусу (перегною), який є комплексом складних високомолекулярних сполук (гумусові кислоти, гуміни та прогумінові речовини). Нагромадження гумусу – довготривалий процес, і саме гумус забезпечує особливу властивість ґрунтів – родючість.

Завдяки особливостям хімічної структури і здатності утворювати комплекси з мінеральною частиною ґрунту, гумус забезпечує його гідрофільні та іонообмінні властивості, зокрема, фіксацію та вивільнення кальцію, заліза, фосфору, алюмінію та інших елементів. Гумус впливає на структуру ґрунту, його повітряний, водний та тепловий режими. Він служить джерелом енергії та

поживних речовин для мікроорганізмів-деструкторів гумусу. Мінералізація гумусу мікроорганізмами збагачує ґрунти на вуглець та азотовмісні сполуки, які засвоюються рослинами.

Здійснюючи різноманітні процеси у ґрунті, мікроорганізми взаємодіють між собою та з іншими живими організмами. У природних угрупованнях при взаємодії з рослинами і тваринами виникають певні трофічні та метаболічні зв'язки (симбіоз, антагонізм, коменсалізм, аменсалізм, паразитизм та хижацтво). У зоні коренів рослин (ризосфера) розвиваються азотфіксатори, амоніфікатори, а також патогенні бактерії. Багато мікроорганізмів продукує фітогормони, ауксини, цитокініни, деякі синтезують інгібітори росту рослин.

Складні симбіотичні зв'язки виникають між мікроорганізмами та безхребетними тваринами ґрунтів. Мікроби служать їжею для мікрофауни ґрунту.

Мікрофлора ґрунту дуже різноманітна і залежить від його структури, хімічного складу, аерації, освітлення, наявності вологи, поживних речовин тощо. На склад мікрофлори ґрунту мають вплив кліматичні фактори, пори року, характер рослинного покриву, методи обробки

грунту, глибина.

Поверхневий шар ґрунту досить бідний на мікроорганізми. Це пояснюється постійною дією ультрафіолетових променів та підсушуванням.

Найбільше бактерій знаходиться у верхньому шарі ґрунту на глибині 5-15 см. На глибині 25 см їх кількість у 10-20 разів менша. У більш глибоких шарах (2,0-6,0 м) зустрічаються поодинокі бактерії.

Мікрофлора ґрунту представлена грибами, актиноміцетами, переважно гнильними, маслянокислими, азотфіксуючими, нітрифікуючими, денітрифікуючими, целюлозоруйнуючими, сірко- та залізобактеріями. У меншій кількості знаходяться водорості, дріжджі, бактеріофаги. У ґрунті можуть зустрічатися такі патогенні бактерії, як збудники правцю, газової гангрени, бруцельозу, сибірської язви, ботулізму, шлунково-кишкових хвороб. Ці мікроорганізми потрапляють ґрунт з органічними викидами, стічними водами. Вони, як правило, у ґрунті не живуть, але зберігаються тривалий час. У ґрунті виявлено гриби, які викликають токсичну алейкію, ерготизм, аспергильоз, хромомікоз та інші захворювання.

Ґрунти, які містять патогенні мікроорганізми, завжди

становлять потенційну загрозу в епідеміологічному відношенні. Забруднення мікроорганізмами харчових продуктів є небезпечним для здоров'я людини.

Показником санітарного стану ґрунту є загальна кількість у ньому сапрофітів, термофільних мікроорганізмів, бактерій групи кишкових паличок, протею, анаеробів (*Clostridium perfringens*). Ґрунт досліджують на наявність патогенних мікроорганізмів (сальмонели, шигели, ентеровіруси), спор правця, сибірської язви та ін. Якщо в 1 г ґрунту міститься 1,5-2,0 млн. бактерій його вважають чистим, якщо 2,0-2,5 млн. бактерій - мало забрудненим, якщо 2,5-3,0 млн. бактерій - помірно забрудненим, якщо 3,0-5,0 млн. бактерій - сильно забрудненим.

Важливе значення санітарно-бактеріологічні обстеження ґрунту мають при плануванні та будівництві населених пунктів, обстеженні територій дитячий закладів, шкіл, місць для ігор, лікарень, харчових підприємств.

Дослідження мікрофлори ґрунту будь-яким методом дає надійні результати тільки тоді, коли правильно відібрано ґрунтові зразки. При дослідженні оранки знімають верхній двосантиметровий шар і відбирають з

глибини всього орного шару. При вивченні мікрофлори ґрунтового профілю роблять ґрунтовий розріз і відбирають проби з генетичних горизонтів (знизу на верх).

Рекомендується використовувати стерильній бур, лопату та ніж. Відібрані зразки вміщують у стерильні скляні колби або в стерильні поліетиленові мішечки з етикетками, де позначено місце відбору зразка, горизонту тощо. Аналіз зразків необхідно проводити в той же день. Допускається витримання зразків у холодному приміщенні не більше двох діб. При висушуванні зразків кількість мікробів різко зменшується.

Для одержання середньої проби ґрунту необхідно змішати окремі зразки, кількість яких залежить від рельєфу та площі, звідки їх відібрано. Рекомендується з площі 100 м<sup>2</sup> відбирати проби у трьох місцях, понад 100 м<sup>2</sup> - у п'яти, а з 1 га й більшої площі — у 15 місцях. Підготовлену середню пробу використовують для проведення аналізів, залежно від мети досліджу використовують той чи інший метод дослідження.

1. Бактеріоскопічний метод С. М. Виноградського (в модифікації О. Г. Шульгіної). Виготовляють мікропрепарати з ґрунтової суспензії і фарбують



еритрозином. Кількість бактерій у ґрунті визначають прямим підрахунком під мікроскопом.

Із середньої проби ґрунту відважують 5 г, розтирають у ступці та вносять у конічну колбу об'ємом 250—300 мл, додають 50 мл стерильної водогінної води і збовтують протягом 5 хв. на спеціальному апараті. Після осідання великих частинок (протягом 3—5 сек) стерильною градуйованою мікропіпеткою відбирають 0,01 мл суспензії та наносять її на знежирене предметне скло. До суспензії на склі додають краплю 0,01 %-го розчину агару (агар заздалегідь промивають і виготовляють на дистильованій воді). Суспензію перемішують з агаром і стерильним накривним скельцем розподіляють по предметному склу за допомогою трафарету на площі 4 см<sup>2</sup>. Після цього препарат підсушують, фіксують 96 %-м спиртом і фарбують карболовим еритрозином (занурюють скло в розчин барвника і витримують протягом 30 хв., а при потребі й до 24 год.). Залишок фарби змивають, занурюючи препарат у воду (тильною стороною), підсушують і вивчають під мікроскопом за допомогою імерсійної системи.

2. Метод підрахунку на агарових пластинках. Цей метод за своєю точністю значно поступається перед

методом С. М. Виноградського та дає тільки орієнтовні дані, переважно про кількість аеробних мікробів у ґрунті. Проте внаслідок простоти і доступності його дуже часто застосовують у навчальних мікробіологічних лабораторіях. Згідно з цим методом ґрунтову суспензію висівають на тверді поживні середовища, вирощують на них колонії, підраховують та аналізують вирощені мікроорганізми.

Колонізація ґрунту мікроорганізмами (у тому числі не втримуються в асоціаціях у даній ділянці) все-таки обмежено можлива, якщо не лімітується наступними умовами:

а) наявністю придатного місця в цей момент (у реальних мікрозонах перебування мікроорганізмів, а не взагалі в ґрунті);

б) присутністю в достатній кількості субстрату, що забезпечує тривалий розвиток даного організму;

в) здатністю використати багато джерел енергії і їжі в екосистемі, і причому більш ефективно, ніж аборигенна мікрофлора;

г) високою толерантністю (витривалістю) організму, що попадає, до мікроекологічних факторів - коливанням рН і температури, осмотичному тиску, змісту кисню,

окислювально-відновному потенціалу, вологості й іншим, що забезпечує вегетативний ріст;

д) наявністю механізмів активного впливу на інші організми -- утворенням фізіологічно активних метаболітів, здатністю до антагонізму й стійкістю до продуктів життєдіяльності інших організмів.

Недотримання зазначених умов і навіть деяких з них унеможливує активне поселення мікроорганізмів у ґрунті. Більше того, як ми вже відзначали, що входять до складу ценозу мікроби при відсутності можливостей пристосуватися до умов, що змінилися, середовища випадають із активної участі в діяльності ценозу, переходячи в стан, що переживає.

Кожен вид мікроорганізму здатний рости, розвиватися й розмножуватися в рамках зовнішніх умов, які відбивають їхній рівень толерантності або екологічну амплітуду. Ці рамки визначені критичними величинами факторів. Окремі організми здатні існувати при крайніх (екстремальних) значеннях факторів середовища й часто стають вузькоспеціалізованими – облігатними (обов'язковими) стосовно рівня діючого фактора. Такими є облігатні галофіли (рід *Halobacterium*), які ростуть у

насичених розчинах солей, багато хто облигатні термофіли, глибоководні барофільні бактерії (стійкі до високого тиску), що витримують тиск 1400 атм, облигатні анаероби, що гинуть при незначних домішках кисню в атмосфері (рід *Selenomonas* й ін.). Ряд бактерій і грибів здатні розмножуватися при 0°C, якщо водяний розчин не замерзає (розчини солей, на відміну від чистої води, замерзають при більше низькій температурі).

Є численні приклади винятковості мікробного миру в цілому стосовно факторів середовища в екстремальному (крайньому) вираженні. Так, наприклад, небезпечною температурною межею для тварин, включаючи найпростіших, є 50°C, максимум для грибів 56-60°C. Синьо-зелені водорості (рід *Synechococcus*) активні в гарячих джерелах при 73-75°C, а деякі флексібактерії активно розмножуються в гарячих гейзерах (90°C). Зона толерантності мікробного світу грандіозна, її границі часто перебувають на граничних значеннях окремих факторів. Ця особливість мікроорганізмів забезпечує ним практично безмежний розвиток на нашій планеті.

Більшість же мікроорганізмів обмежено більше вузькими рамками, і їхній розвиток або затримується, або в

результаті впливу окремих факторів настає загибель і руйнування кліток. Більшу роль у виживаності мікроорганізмів в умовах, які можуть виявитися згубними, грають «фактори компенсації». Так, наприклад, температурний бар'єр переборюється мікробами, не пристосованими до цього, при наявності живильних елементів. Термофільна бактерія *Bacillus stearothermophilus* розвивається при низькій температурі при наявності в середовищі ростових факторів. *Arthrobacter globiformis* толерантний до високої й низької температури в присутності солей (NaCl). Низька температура надає *Bacillus stearothermophilus* нечутливість до токсинів, не заважаючи її росту.

Немає практично жодної речовини (у першу чергу, які містять вуглець), що не могло б бути розкладено мікроорганізмами. Самі стійкі з'єднання - асфальти, бітуми й нові синтезовані хімічним шляхом з'єднання, що не зустрічаються в природі, також атакуються мікробами.

Всі викладені вище відомості, що становлять лише фрагменти того, що відомо сучасної мікробіології, дають підставу зробити висновок про величезну й виняткову роль мікроорганізмів у кругообігу речовин у природі.



Колекція мікроорганізмів Інституту сільськогосподарської мікробіології УААН є спеціалізованою колекцією в якій підтримуються культури непатогенних ґрунтових мікроорганізмів, що мають наукову та практичну цінність.

Колекція організована в 1998 році як сектор типових культур мікроорганізмів при лабораторії ґрунтової мікробіології (керівник - к.с.-г.н. Токмакова Л.М.). З 2002 року колекція успішно працює на базі лабораторії біологічного азоту (керівник - д.б.н. Надкернична О.В.). Колектив співробітників колекції:- к.б.н. Ковалевська Т.М., Горбань В.П., Романова І.М.

Всього в фондах колекції зберігається 634 культури мікроорганізмів: 502 штами бактерій та 132 штами грибів. Вона об'єднує спеціалізовані колекції мікроорганізмів, які були сформовані в лабораторіях протягом 40 років існування Інституту та його Південного відділення (Південна дослідна станція ІСГМ УААН). Колекція є результатом багаторічних досліджень ролі мікроорганізмів у процесах формування родючості ґрунту, живлення

рослин, регулювання фітосанітарного стану довкілля. Велику цінність для колекції мають типові штами, що використовуються в систематиці як еталони відповідних видів мікроорганізмів. В 2002 році постановою Кабінету Міністрів України колекція внесена в реєстр наукових об'єктів, що становлять національне надбання України.

Основні завдання та напрями роботи колекції:

- поповнення фондів новими штамми, розширення видового різноманіття мікроорганізмів, що зберігаються в колекції;
- гарантоване довгострокове зберігання мікроорганізмів;
- ідентифікація виділених штамів;
- надання штамів мікроорганізмів зацікавленим установам та організаціям для наукових досліджень.

Інститут і його колекція є монопольним утримувачем культур мікроорганізмів, які слугують основою таких мікробних препаратів як: агробактерин, альобактерин, бацилотурінг, біогран, біополіцид, діазобактерин, мікрогумін, поліміксобактерин, ризобофіт, ризогумін, хетомік, фосфоентерин та інших. Розроблені препарати є високоефективними засобами підвищення продуктивності рослин, захисту їх від хвороб, поліпшення родючості

грунту.

В колекції систематизуються дані щодо джерел виділення штамів мікроорганізмів, історія їх руху та вивчення, видано каталог культур мікроорганізмів:Каталог культур мікроорганізмів / (авт.-упоряд. Волкогон В.В., Надкернична О.В., Ковалевська Т.М.) -Чернігів: ЦНТЕІ, 2007. - 46с.

## **Тема 12. Мікробна біотехнологія в сільському господарстві.**

1. Мікробні землеудобрювальні препарати.
2. Захист посівів сільськогосподарських культур від шкідників та хвороб за допомогою мікробів-антагоністів та їх метаболітів.
3. Симптоми вірусних захворювань та захист рослин від вірусних хвороб.

**Азотобактерин** – чиста культура вільноживучого *Azotobacter chroococcum*, які виростили на агарових поживних середовищах, або на стерильному ґрунті.

**Призначений** для покращення азотного режиму ґрунту оскільки фіксує атмосферний азот. А також виділяє



в ґрунт фізіологічно активні речовини (ауксини, гібереліни, вітаміни), які стимулюють ріст рослин. Ці речовини підсилюють життєдіяльність та фізіологічну активність багатьох ґрунтових мікроорганізмів, які беруть участь в мінералізації органічних речовин в ґрунті.

**Вирощують** на рідких поживних середовищах, сепарують на центрифугах, сушать в сушильних шафах, змішують з каоліном.

Сухим азотобактерином опудрюють насіння.

**Застосовують** під зернові, технічні, картоплю в день висіву опудрюючи насіння.

**Норма витрат.** 3-6 кг на гектарну норму насіння.

**Нітрагін** – чиста культура бульбочкових бактерій вирощена на поживному середовищі і змішана з ґрунтом або торфом.

**Призначений** для покращення врожайності бобових культур.

**Вирощують** на рідких поживних середовищах з цукром та відваром з бобових рослин сепарують на центрифугах, сушать в сушильних шафах, змішують з каоліном.

**Застосовують** під бобові культури, пам'ятаючи про

специфічність бульбочкових бактерій в день висіву опудрюючи насіння.

**Норма витрат.** 500 г на гектарну норму насіння.

**Фосфоробактерин** – виготовляють із чистих культур бактерій *Bacillus megaterium*.

**Призначений** для активізації мінералізації органічних фосфоровмісних сполук.

**Вирощують** на мінеральних середовищах з мелясою та екстрактами рослин. Після утворення клітинами спор, бактерії на сепараторних центрифугах відокремлюють від рідини. Утворену пасту висушують при температурі –20-25°C, змішують з каоліном і розфасовують.

**Застосовують** під зернові культури, кукурудзу, картоплю, овочі опудрюючи насіння за декілька місяців до посіву, або в день посіву, або одночасно з обробкою насіння отрутохімікатами.

**Норма витрат.** 5-15 кг на гектарну норму насіння.

Взаємовідносини між мікроорганізмами. Продукти метаболізму мікроорганізмів і їх використання для боротьби з хворобами і шкідниками сільськогосподарських рослин (антибіотики, стимулятори росту).

## **2. Препарати для захисту рослин на основі**

## мікроорганізмів

### бактеріальні препарати

**Лепідоцид.** Виготовлений на основі спорово-кристалічного комплексу *Bacillus thuringiensis* var *Kurstaki*. Випускається в формі концентрованого сухого та стабілізованого порошоків.

#### Застосування: (обприскування)

- на капусті та овочевих культурах – проти яблуневої та плодової молей (1 кг/га);
- на смородині, малині, агрусі – проти гусениць листокрутки, вогнівки, личинок агрусового пильщика (1-1,5 кг/га);
- на буряку цукровому, столовому, кормовому, люцерні, соняшнику,  
моркві – проти лучного метелика (0,5-1 кг/га);

**Новодор.** Біопрепарат на основі *Bacillus thuringiensis* var *tenebrionis*

#### Застосування: (обприскування)

- застосовують проти личинок колорадського жука (3-5 кг/га).

**Гаупсин.** Рідкий бактеріальний препарат на основі неспорової бактерії роду *Pseudomonas aureophaciens*.

**Застосування:** (обприскування)

- проти гусениць яблуневої плодожерки (5-7 л/га);
- стримує розвиток парші, борошнистої роси, плодової гнилі на яблуні, груші (5-10 л/га).

**грибні препарати**

**Боверин.** Сухий порошок гриба *Beauveria bassiana*.

**Застосування:** (обприскування)

- проти личинок колорадського жука (2,4-3 кг/га);
- на яблуні – проти гусениць яблуневої плодожерки (2-3 кг/га);
- на огірках у закритому ґрунті – проти оранжерейної білокрилки (3,6-7,2 кг/га);
- на огірках в теплицях – проти трипсів (3-9 кг/га).

**Метарізін.** На основі спор гриба метарізіум.

**Застосування:** (внесення в ґрунт)

- проти бурякового та люцернового довгоносиків, дротяників (30 кг/га).

**Мікоафідін.** Препарат на основі спор гриба ентомофтори.

**Застосування:** (обприскування)

- проти горохової, баштанної та персикової попелиць (3-6 кг/га).

## **вірусні препарати**

**Вірин-ЕКС.** На основі вірусу ядерного поліедрозу капустиної совки.

**Застосування:** (обприскування)

- на капусті та інших овочах – проти гусениць капустиної совки (0,1-0,15 л/га);

**Вірин-ЕНШ.** На основі вірусу ядерного поліедрозу шовкопряда-непарки.

**Застосування:** (обприскування)

- на плодкових культурах, в лісосмугах – проти шовкопряда-непарки (0,2 мл /га).

**Вірин-ОС.** На основі гранульози з домішкою вірусу поліедрозу капустиної совки.

**Застосування:** (обприскування)

- на овочевих та баштанних культурах – проти гусениць озимої совки (0,2-0,3 кг /га).

Діагностика вірусних хвороб рослин полягає в визначенні вірусу, який викликає дане захворювання. До основних методів діагностики фітопатогенних вірусів відносять наступні:

***Візуальний метод.***

Діагностика вірусних хвороб по зовнішнім ознакам.

Це є самий швидкий метод в зв'язку з тим, що симптоми вірусних хвороб можуть залежно від ряду факторів (штаму вірусу, сорту рослини-господаря, зовнішніх умов), а при поєднанні відповідних умов вони можуть щезати (т. б. маскуватися).

### ***Встановлення інфекційності.***

Встановлення інфекційності рослини в багатьох випадках теж є попереднім методом при вивченні захворювання. Він може бути використаний тільки для вірусів, які поширюються контактно-механічним шляхом. Суть його полягає в тому, що сік захворілої рослини повинен потрапити в контрольну рослину. Це можна зробити різними методами: контактно-механічним шляхом, за допомогою комах-переносників, щепленням, за допомогою повитиці. Після того, як встановлена інфекційність, т.б. вірусна природа хвороби, необхідно ідентифікувати вірус.

### ***Серологічний метод.***

Серологічний метод найбільш поширений при діагностиці рослинних вірусів. Суть його в наступному. При введенні тварині стороннього білку в її організмі утворюються і потрапляють в кров специфічні білкові тіла,

або антитіла, які здатні зв'язувати чужий білок та переводити його в нешкідливий для організму стан. На цій важливій властивості оснований імунітет тварин до інфекційних захворювань. Речовини, які при введенні тваринам викликають в них утворення антитіл, одержали назву антигенів, а реакція між антигеном та антитілом сироватки крові має назву серологічної реакції (лат. Serum – сироватка).

До антигену (сік досліджуваної рослини) додають сироватку в якій знаходяться антитіла, які реагують на певний вірус. І якщо в сокові досліджуваної рослини знаходиться вірус, то в результаті реакції антигена та антитіла утворюється осад, який має вигляд пластівців і називається преципітатом. Цей метод широко використовується в ряді країн для визначення зараженості с.-г. тварин.

### ***Метод рослин-індикаторів.***

Метод рослин-індикаторів оснований на використанні видів рослин, які реагують на зараження вірусами добре помітними ознаками. Його використовують для всіх відомих вірусів, які заражають культурні рослини.

Суть цього методу в тому, що рослину-індикатор

заражають соком досліджуваної рослини шляхом натирання її листя. І потім стежать за цією рослиною протягом певного часу.

Індикаторний метод найбільш чутливий при діагностиці вірусів, але він потребує значних затрат на вирощування рослин-індикаторів, адже вони повинні бути максимально здорові.

### ***Метод електронної мікроскопії.***

Отримати швидко інформацію про присутність вірусних частинок в рослині можна шляхом аналізу препаратів під електронним мікроскопом.

При діагностиці фітовірусів під електронним мікроскопом встановлюють форму та розмір віріонів і на основі цих показників ідентифікують вірус.

### ***Метод внутрішньоклітинних включень.***

Деякі вірусні інфекції супроводжуються утворенням в клітинах специфічних відкладень – так би мовити включень. Це явище використовують для діагностики вірусів по внутрішньоклітинним включенням. Включення добре видно в світловий мікроскоп, вони локалізовані головним чином в клітинах паренхіми листків та стебел, можуть мати форму паракристалів (голки, ромби), ниток,



аморфних тіл. Зроблено опис 64 вірусним захворюванням, які можна діагностувати по включенням.

Наприклад, ВТМ знаходять в клітинах дозрілих плодів томату в вигляді безкольорових голкоподібних паракристалів.

# **ЛАБОРАТОРНІ РОБОТИ**

## **(продовження)**

### **ПРАВИЛА РОБОТИ**

#### **В МІКРОБІОЛОГІЧНІЙ ЛАБОРАТОРІЇ**

1. У приміщенні лабораторії необхідно підтримувати зразкову чистоту і порядок.
2. Студенти, які не мають білих халатів, до занять не допускаються.
3. В приміщенні лабораторії забороняється їсти, пити, палити, не дозволяються зайві розмови та переміщення по лабораторії.
4. Студенти несуть повну відповідальність за закріплені за ними на робочому місці мікроскопи, обладнання, реактиви та посуд.
5. При роботі з мікроскопами не можна без потреби їх переносити з місця на місце. Категорично забороняється без потреби крутити макро- і мікрогвинтами. Пам'ятайте, що найголовніша частина мікроскопу – це його оптика, яку понад усе слід берегти.
6. Слід суворо дотримуватись правил користування хімічними реактивами, фарбами, легкозаймистими

речовинами.

7. Щоб запобігти опікам, посуд з гарячими речовинами при перенесенні обгортають рушником, пам'ятаючи правила безпеки при користуванні з електроприладами.
8. Для попередження розсіювання мікроорганізмів не можна залишати відкритими пробірки, колби, чашки з культурами мікроорганізмів.
9. Після роботи металеві інструменти (пінцети, скальпелі, мікробіологічні петлі) необхідно прожарити на вогні.
10. Після користування скляні піпетки, предметні і покривні скельця з живими препаратами, шпателі ретельно миють з дезінфікуючою рідиною.
11. У кінці заняття студенти миють посуд, прибирають робоче місце.

## ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 5

### (продовження)

Перетворення мікроорганізмами сполук вуглецю. Збудники процесів бродіння при квашенні овочів і фруктів, в виноробстві, при виготовленні оцту.

Література: 1 – с. 129-152. 2 – с. 86-108.

*Ключові слова:* бродіння, окислення, спирт, молочна кислота, масляна кислота, оцтова кислота, ацетон, бутиловий спирт, гліцерин.

#### Мета роботи.

1. Вивчити та спостерігати збудників спиртового бродіння.
2. Вивчити морфологію дріжджових грибів в мазках, зафарбованих метиленою синькою.
3. Провести якісні реакції на етиловий спирт.
4. Вивчити морфологію молочнокислих бактерій в мазковій, виготовленого з кислого молока та розсолу капусти.
5. Проведення якісних реакцій на молочну кислоту.
6. Приготувати мазки, зафарбувати їх за Грамом та вивчити морфологію маслянокислих бактерій. Провести якісні реакції на масляну кислоту.

## КОНТРОЛЬНІ ПИТАННЯ

1. Охарактеризуйте збудників спиртового бродіння.
2. Які умови вважаються елективними для спиртового бродіння.
3. Що стане з дріжджами, якщо через середовище пропускати повітря.
4. Назвіть та охарактеризуйте відомі вам типи молочнокислого бродіння.
5. Назвіть збудників молочнокислого бродіння.
6. Чи утворюють вони спори.
7. Де поширені та де використовуються молочнокислі бактерії.
8. Охарактеризуйте збудників маслянокислого бродіння.
9. Які органічні сполуки зброджують маслянокислі бактерії, які кінцеві продукти утворюють.

Мікроскопічна картина збудників різних видів бродінь (малюнок і підпис до нього):

## ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 6

Участь мікроорганізмів у кругообігу азоту. Перетворення азотних добрив. Процеси амоніфікації,

нітрифікації, денітрифікації, їх збудники.

Література: 1 – с. 155-167. 2 – с. 110-120.

*Ключові слова:* кругообіг азоту, амоніфікація, нітрифікація, денітрифікація, аміак, азотиста та азотна кислоти.

#### Мета роботи.

1. Виявити продукти амоніфікації білків та розглянути збудників процесу.
2. Виявити процес нітрифікації в ґрунті. Вивчити морфологію збудників амоніфікації сечовини та білкових сполук.
3. Виявити процес нітрифікації в ґрунті. Вивчити хімізм процесу та морфологію збудників процесу нітрифікації. Якісні реакції на нітрати.
4. Виявити процес денітрифікації в ґрунті. Вивчити хімізм процесу та морфологію збудників процесу денітрифікації.

#### КОНТРОЛЬНІ ПИТАННЯ

1. Який процес називається амоніфікацією.
2. Назвіть найбільш поширені мікроорганізми-амоніфікатори.
3. Перелічіть продукти амоніфікації та поясніть,

чому цей процес має велике значення в агрономії.

4. Що називаються нітрифікацією. Значення процесу.
5. Назвіть збудників першої та другої фаз нітрифікації.
6. В чому суть метабіотичних відносин між нітрифікаторами першої та другої фаз.
7. Які умови в ґрунті сприяють процесу денітрифікації.
8. Назвіть найбільш відомих збудників денітрифікації
9. Як запобігти процесу денітрифікації у ґрунті та при збереженні гною.

Мікроскопічна картина збудників процесів перетворення сполук азоту (малюнок і підпис до нього)

## ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 7

Азотфіксація. Вільноживучі і асоціативні азотфіксатори та їх мікроскопічне дослідження.

Література: 1 – с. 169-189. 2 – с. 120-122.

*Ключові слова:* фіксація азоту, вільноживучі азотфіксатори (*Clostridium*, *Azotobacter*), симбіотичні

азотфіксатори, бульбочкові бактерії (Rizobium).

Мета роботи.

1. Ознайомитися з формою бульбочок у різних бобових рослин на гербарному матеріалі. Замалювати.
2. Вивчити морфологічні особливості бульбочкових бактерій різних бобових рослин в гістозрізах або в мазках, виготовлених з бульбочок.
3. Виділити бульбочкові бактерії в чисту культуру.
4. Виявити збудників фіксації молекулярного азоту в анаеробних та аеробних умовах.

КОНТРОЛЬНІ ПИТАННЯ

1. Що називається азотфіксацією.
2. Яких вільноживучих азотфіксаторів ви знаєте.
3. Які особливості морфології та фізіології вільноживучих азотфіксаторів.
4. Які умови сприяють поширенню та життєдіяльності азотобактера.
5. За рахунок енергії якого процесу фіксує азот *Azotobakter*, *Clostridium pasteurianum*.
6. Які умови необхідні для ефективного використання азотобактерину.



7. В чому суть симбіозу між бобовими рослинами та бульбочковими бактеріями.
8. Що таке специфічність бульбочкових бактерій.
9. Що таке активні та неактивні штами бульбочкових бактерій.

## ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 8

Перетворення мікроорганізмами сполук сірки, заліза, фосфору. Збудники процесів та їх мікроскопічне дослідження.

Література: 1 – с. 193-201. 2 – с. 130-138.

*Ключові слова:* сіркобактерії (Desulfovibrio, Thiobacillus), залізобактерії (Leptothrix, Galionella), фосфорні бактерії (Pseudomonas, Bacillus).

### Мета роботи.

1. Вивчити хімізм та збудників окислення та відновлення сполук сірки.
2. Виготовити накопичувальну культуру сіркобактерій та дослідити їх. Зробити замальовки.
3. Хімічні реакції та збудники окислення та відновлення сполук фосфору.

4. Виготовити поживне середовище для вирощування фосфорних бактерій та дослідити їх культури. Замалювати.
5. Вивчити хімізм реакцій перетворення сполук заліза.
6. Дослідити та замалювати залізобактерії при виготовленні препаратів з залізопретворюючими мікроорганізмами.

### КОНТРОЛЬНІ ПИТАННЯ

1. Збудниками яких перетворень є сіркобактерії.
2. Пояснити позитивні та негативні сторони цих процесів для агронома.
3. Морфологічні особливості збудників перетворень сполук фосфору.
4. Практичне значення перетворень сполук фосфору в природі та агрономії.
5. Назвіть збудників процесів перетворення сполук заліза. Їх морфологічні особливості.
6. Екологічні особливості збудників кругообігу сірки та заліза.

## ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 9

Мікробіологічний аналіз ґрунту, води, повітря, зернової маси. Підрахунок кількості мікроорганізмів, ідентифікація їх основних груп. Виділення чистої культури мікроорганізмів.

Література: 1 – с. 76-88. 2 – с. 66-78.

*Ключові слова:* сапрофітна мікрофлора, метод розведень, культуральні ознаки мікроорганізмів.

### Мета роботи.

1. Вивчити порядок проведення схеми розведень для здійснення посіву мікроорганізмів з ґрунту на основі ґрунтової суспензії.
2. Визначити бактеріальну забрудненість повітря учбової кімнати методом седиментації за Кохом.
3. Провести розведення та посів з річкової води та водопровідної.
4. Визначити в річковій та водопровідній воді коли-титр.
5. Провести на основі змиву з зерна посів мікроорганізмів та визначити переваги сапрофітів та паразитів.

### КОНТРОЛЬНІ ПИТАННЯ

1. Що таке сапрофітна мікрофлора і які мікроорганізми до неї відносяться.
2. Як впливає мікрофлора ґрунту на рослини, які в ньому ростуть.
3. Для чого визначають в воді колі-титр.
4. Як визначити якісний склад мікрофлори ґрунту.
5. Звідки потрапляє в повітря найбільша частина мікроорганізмів.
6. Яке середовище найкраще для визначення кількості мікроорганізмів ґрунту.

## **ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 10**

Мікроорганізми і родючість ґрунту. Визначення загальної біологічної активності ґрунту методом аплікацій. Визначення “дихання” ґрунту за виділенням вуглекислого газу. Визначення ферментативної активності ґрунту.

Література: 1 – с. 226-234. 2 – с. 141-175.

*Ключові слова:* біологічна активність ґрунту, “дихання” ґрунту, пейзаж ґрунту, педоскоп.

### Мета роботи.

1. Визначити загальну біологічну активність ґрунту методом аплікацій.

2. Визначити дихання ґрунту за виділенням вуглекислого газу.
3. Визначити ферментативну активність ґрунту.
4. Визначення нітрифікаційної здатності ґрунту.

### КОНТРОЛЬНІ ПИТАННЯ

1. Як мікроорганізми впливають на родючість ґрунту та ґрунтоутворні та ґрунторуйнівні процеси.
2. Порядок визначення загальної біологічної активності ґрунту методом аплікацій.
3. Послідовність етапів визначення дихання ґрунту за виділенням вуглекислого газу.
4. Особливості визначення ферментативної активності ґрунту.
5. Що означає поняття пейзаж ґрунту.

### ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 11.

Гуміфікація органічних рештків та мінералізація гумусу і роль в цих процесах мікроорганізмів. Мікробні препарати для підвищення родючості ґрунтів.

Література: 1 – с. 259-297, 319-329. 2 – с. 177-181.

*Ключові слова:* бактеріальні добрива, азотобактерин, нітрагін, фосфоробактерин.

Мета роботи.

1. Вивчити роль мікроорганізмів в гуміфікації органічних решток та мінералізації гумусу.
2. Засвоїти мікробіологічні основи та техніку виготовлення бактеріальних добрив.
3. Ознайомитися з технологією використання бактеріальних добрив.
4. Ознайомитися з морфологією культур, які використовуються для виготовлення бактеріальних добрив. Виготовити препарат мазок. Зробити замальовки.
5. Визначити кількість живих клітин в азотобактерині, нітрагіні та фосфоробактерині.

КОНТРОЛЬНІ ПИТАННЯ

1. Пояснити роль мікроорганізмів в гуміфікації органічних решток та мінералізації гумусу.
2. Як виробляють та застосовують бактеріальні добрива.
3. Які культури мікроорганізмів використовують для виробництва бактеріальних землеудобрюючих

препаратів.

4. Які ви знаєте бактеріальні землеудобряючі препарати та під які культури вони застосовуються.

## ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 12

Взаємовідносини між мікроорганізмами. Продукти метаболізму мікроорганізмів і їх використання для боротьби з хворобами і шкідниками сільськогосподарських рослин (антибіотики, стимулятори росту).

Література: 1 – с. 330-338, 349-360. 2 – с. 188-190.

*Ключові слова:* типи взаємовідносин мікроорганізмів, продукти метаболізму мікроорганізмів, антибіотики, стимулятори росту.

### Мета роботи.

1. Вивчити мікробіологічні основи та техніку виготовлення бактеріальних та вірусних препаратів, які використовуються для боротьби з хворобами і шкідниками сільськогосподарських рослин.
2. Ознайомитися з технологією використання біологічних препаратів для захисту рослин від

шкідників та хвороб.

3. Визначити титр нітрагіну.
4. Визначити титр вирину-ЕКС.

#### КОНТРОЛЬНІ ПИТАННЯ

1. На чому базується класифікація біологічних препаратів для захисту рослин від шкідників та хвороб.
2. Особливості бактеріальних препаратів захисту рослин.
3. Грибні препарати, особливості виробництва та застосування.
4. Особливості виробництва та застосування вірусних біологічних препаратів.
5. На яких типах взаємовідносин мікроорганізмів базується виробництво біологічних препаратів для захисту рослин від шкідників та хвороб.



## Контрольні питання з дисципліни

### «Мікробіологія»

1. Роль праць Івановського Д.Й. у розвитку вірусології.
2. Фізична структура та хімічна будова вірусів та фагів. Малюнок.
3. Проникнення вірусів та фагів в живі організми, їх репродукція, методи досліджень.
4. Фази росту бактеріальної культури на поживному середовищі. Вказати назви, надати малюнок.
5. Вплив на мікроорганізми факторів оточуючого середовища. Відношення мікроорганізмів до температури.
6. Класифікація мікроорганізмів за відношенням до кисню. Наведіть приклади.
7. Вплив на мікроорганізми хімічних речовин: лугів, кислот, спиртів, фенолів, солей важких металів та використання їх для захисту рослин від хвороб.
8. Вплив на мікроорганізми факторів реакції середовища (рН) та використання цих знань при консервації продуктів, в квашенні овочів та силосуванні кормів.

9. Симбіоз, метабіоз. Суть цих відносин. Приклади цих взаємовідносин серед мікроорганізмів та між мікробами та рослинами.
10. Антагонізм. Його суть. Конкретні приклади. Використання антагоністів в сільському господарстві.
11. Сучасні досягнення мікробіології та введення їх до практичного використання в сільське господарство.
12. Фізіологічний період розвитку мікробіології. Відкриття Л. Пастера.
13. Значення мікробіології для сільського господарства та практичної діяльності агронома.
14. Розвиток мікробіологічної науки в Україні. Значення праць Мечнікова І.І, Виноградського С.М., Омелянського В.Л., Заболотного Д.К., Гамалії М.Ф.
15. Основні групи мікроорганізмів, їх класифікація. Особливості будови клітин прокариот та еукариот.
16. Гриби, морфологічні особливості, будова та розмноження. Класи грибів, їх характеристика. Малюнки.
17. Використання продуктів метаболізму грибів у

виробництві та сільському господарстві.

18. Особливості будови, роль та значення структур прокаріотичної клітини. Малюнок.
19. Класифікація бактерій за формою, розміщенням спор у клітинах, типами розташування джгутиків. Малюнок.
20. Способи розмноження прокаріотичних мікроорганізмів, їх характеристика.
21. Паразитизм. Хижацтво. Їх конкретні приклади. Використання цих знань в захисті рослин.
22. Взаємостосунки мікроорганізмів з рослиною. Епіфітна та ризосферна мікрофлора.
23. Хімічний склад клітин мікроорганізмів.
24. Механізми надходження поживних речовин в мікробну клітину.
25. Класифікація мікроорганізмів за способами живлення. Суть автотрофного та гетеротрофного живлення.
26. Фотоавтотрофи. Пурпурові та зелені бактерії. Їх будова та фізіологічні особливості. Значення.
27. Хемоавтотрофи. Основні представники. Їх

морфологічні та фізіологічні особливості. Значення. Роль робіт Виноградського С.М. у вивченні цих мікроорганізмів.

28. Гетеротрофний тип живлення. Сапрофіти та паразити. Навести приклади.
29. Висвітлити суть обміну речовин у мікроорганізмів, його основних складових анаболізму та катаболізму.
30. Участь мікроорганізмів у кругообігу вуглецю в природі. Процеси, в яких вони беруть участь.
31. Спиртове бродіння. Збудники (малюнок). Їх морфологічні та фізіологічні особливості. Динаміка та значення процесу.
32. Молочнокисле бродіння. Хімізм Морфологічні та фізіологічні особливості збудників (малюнок). Значення.
33. Готероферментативне молочнокисле бродіння. Хімізм. Збудники, використання їх для виготовлення кисло-молочних продуктів.
34. Маслянокисле бродіння. Характерні особливості та властивості збудників (малюнок). Хімізм процесу. Значення.

35. Пектинове бродіння. Характеристика збудників (малюнок). Хімізм процесу. Значення в первинній переробці луб'яних культур.
36. Мікроорганізми, які руйнують клітковину та лігнін. Особливості процесу в аеробних та анаеробних умовах. Характеристика збудників. Значення цих процесів для сільського господарства.
37. Неповне окислення вуглеводів до оцтової та інших органічних кислот. Збудники, їх характеристика. Використання цих процесів в народному господарстві.
38. Окислення вуглеводів. Збудники, їх характеристика. Використання для приготування мікробного білку.
39. Амоніфікація білкових речовин. Мікроорганізми. Характеристика збудників. Хімізм. Методи регулювання процесу в ґрунті та при зберіганні гною.
40. Амоніфікація сечовини. Хімізм. Характерні особливості збудників. Значення.
41. Процес нітрифікації. Морфологічні та фізіологічні особливості збудників. Значення нітрифікації в

грунті та при зберіганні гною.

42. Динаміка процесу нітрифікації, збудники. Значення робіт Виноградського<sup>o</sup>С. М. Позитивна та негативна роль цього процесу в землеробстві.
43. Процес денітрифікації. Хімізм. Збудники. Особливості їх енергетичного обміну. Значення цього процесу.
44. Біологічна фіксація молекулярного азоту. Історія вивчення цього питання.
45. Аеробні вільноживучі азотфіксуючі мікроорганізмами. Їх біологічні особливості. Значення та практичне використання.
46. Анаеробні азотфіксуючі мікроорганізми (на прикладі *Clostridium pasterianum*). Морфологічні та фізіологічні властивості. Вплив ґрунтових факторів на їх життєдіяльність.
47. Симбіотичні азотфіксуючі мікроорганізми. Суть симбіозу. Вплив зовнішніх факторів на їх розвиток. Значення.
48. Бульбочкові бактерії. Специфічність, вірулентність, активність (ефективність), конкурентоспроможність.

- Цикл розвитку. Значення в сільському господарстві.
- 49.Мобілізація та іммобілізація азоту. Методи регулювання трансформації азотних сполук в ґрунті.
- 50.Участь мікроорганізмів в кругообігу сірки. Етапність процесу. Збудники. Значення перетворень сірки в природі та для сільського господарства.
- 51.Сульфюфікація. Характеристика збудників, умови, які визначають їх розвиток.
- 52.Десульфюфікація. Морфологічні та фізіологічні особливості збудників. Прийоми призупинення цього процесу в ґрунті.
- 53.Перетворення мікроорганізмами органічних сполук фосфору. Значення цього процесу для землеробства.
- 54.Роль мікроорганізмів в перетворенні недоступних мінеральних сполук фосфору в розчинні, доступні для рослин.
- 55.Роль мікроорганізмів в перетворенні сполук заліза. Морфологічні та фізіологічні особливості збудників. Значення.
- 56.Використання мікроорганізмів для одержання кормового білку і незамінних амінокислот.

57. Синтез мікроорганізмами вітамінів та ферментів.
58. Організація генетичного апарату у мікроорганізмів.
59. Мутації, їх різновиди. Мутагенні фактори.
60. Методи селекції мікроорганізмів. Одержання цінних форм мікроорганізмів для сільського господарства.
61. Основні напрями досліджень ґрунтової мікробіології.
62. Загальна характеристика методів вивчення складу та чисельності ґрунтового мікронаселення.
63. Роль мікроорганізмів в ґрунтоутворювальному, процесі, зокрема в формуванні та руйнуванні перегною.
64. Фактори середовища, які визначають формування мікробних асоціацій ґрунту.
65. Характеристика основних груп ґрунтового мікронаселення.
66. Вплив обробітку ґрунту на життєдіяльність ґрунтових мікроорганізмів та ступінь мінералізації органічних речовин.
67. Якісний та кількісний склад мікроорганізмів гною та мікробіологічні процеси, які проходять при заготівлі



органічних добрив.

68. Вплив пестицидів на ґрунтову мікрофлору. Фактори, які визначають швидкість руйнування пестицидів в ґрунті.
69. Коренева та прикоренева мікрофлора і її вплив на рослину.
70. Мікробні ґрунтоудобрювальні препарати та їх ефективність.
71. Мікробіологічні засоби захисту рослин. Переваги мікробіологічного методу боротьби перед хімічним.
72. Мікробіологічні процеси, які відбуваються при силосуванні кормів, та їх регулювання.
73. Сінажування кормів. Мікробіологічні процеси при дозріванні сінажу.
74. Поширення мікроорганізмів у воді. Мікробіологічні показники забруднення води. Способи знезараження води.
75. Мікрофлора повітря, шляхи забруднення повітря мікроорганізмами.
76. Роль вітчизняних вчених у розвитку мікробіології (С.Н. Виноградського, Д.К. Заболотного та інших).

77. Роль зарубіжних вчених у розвитку мікробіології (роботи А. Левенгука, Л. Пастера, Р. Коха, Е. та інших).
78. Класифікація живильних середовищ.
79. Методи стерилізації.
80. Типи рухливості у бактерій.
81. Принципи систематики мікроорганізмів.
82. Морфологічні типи прокаріотів.
83. Особливості організації прокаріотичної клітини.
84. Спороутворення у бактерій.
85. Роль праць Івановського Д.Й. у розвитку вірусології.
86. Фізична структура та хімічна будова вірусів та фагів.  
Малюнок.
87. Проникнення вірусів та фагів в живі організми, їх репродукція, методи досліджень.
88. Фази росту бактеріальної культури на поживному середовищі. Вказати назви, надати малюнок.
89. Вплив на мікроорганізми факторів оточуючого середовища. Відношення мікроорганізмів до температури.
90. Класифікація мікроорганізмів за відношенням до кисню.  
Наведіть приклади.
91. Вплив на мікроорганізми хімічних речовин: лугів,

- кислот, спиртів, фенолів, солей важких металів та використання їх для захисту рослин від хвороб.
92. Вплив на мікроорганізми факторів реакції середовища (рН) та використання цих знань при консервації продуктів, в квашенні овочів та силосуванні кормів.
93. Симбіоз, метабіоз. Суть цих відносин. Приклади цих взаємовідносин серед мікроорганізмів та між мікробами та рослинами.
94. Антагонізм. Його суть. Конкретні приклади. Використання антагоністів в сільському господарстві.
95. Сучасні досягнення мікробіології та введення їх до практичного використання в сільське господарство.
96. Фізіологічний період розвитку мікробіології. Відкриття Л. Пастера.
97. Значення мікробіології для сільського господарства та практичної діяльності агронома.
98. Розвиток мікробіологічної науки в Україні. Значення праць Мечнікова І.І, Виноградського С.М., Омелянського В.Л., Заболотного Д.К., Гамалії М.Ф.
99. Основні групи мікроорганізмів, їх класифікація. Особливості будови клітин прокариот та еукаріот.
100. Гриби, морфологічні особливості, будова та

розмноження. Класи грибів, їх характеристика. Малюнки.

101. Використання продуктів метаболізму грибів у виробництві та сільському господарстві.
102. Особливості будови, роль та значення структур прокаріотичної клітини. Малюнок.
103. Класифікація бактерій за формою, розміщенням спор у клітинах, типами розташування джгутиків. Малюнок.
104. Способи розмноження прокаріотичних мікроорганізмів, їх характеристика.
105. Паразитизм. Хижацтво. Їх конкретні приклади. Використання цих знань в захисті рослин.
106. Взаємостосунки мікроорганізмів з рослиною. Епіфітна та ризосферна мікрофлора.
107. Хімічний склад клітин мікроорганізмів.
108. Механізми надходження поживних речовин в мікробну клітину.
109. Класифікація мікроорганізмів за способами живлення. Суть автотрофного та гетеротрофного живлення.
110. Фотоавтотрофи. Пурпурові та зелені бактерії. Їх будова та фізіологічні особливості. Значення.
111. Хемоавтотрофи. Основні представники. Їх

морфологічні та фізіологічні особливості. Значення. Роль робіт Виноградського С.М. у вивченні цих мікроорганізмів.

112. Гетеротрофний тип живлення. Сапрофіти та паразити. Навести приклади.
113. Висвітлити суть обміну речовин у мікроорганізмів, його основних складових анаболізму та катаболізму.

### **Тестові питання для самоконтролю з дисципліни «Мікробіологія»**

- 1. Бульбочкові бактерії при симбіозі від бобових рослин одержують...**
1. Продукти фотосинтезу рослин.
  2. Сполуки азоту.
  3. Біологічно-активні речовини.
  4. Воду.
- 2. Бактерії, які беруть участь в азотфіксації.**
1. Clostridium.
  2. Azotobacter.
  3. Nitrobakter.
  4. Залізобактерії.

5. Rhizobium.

**3. Заходи регулювання процесу нітрифікації в ґрунті.**

1. Внесення органічних добрив.
2. Прикочування ґрунту.
3. Розпушення ґрунту.
4. Внесення інгібіторів.

**4. До іммобілізації азоту відносять...**

1. Розкладання білків.
2. Відновлення нітратів.
3. Окислення аміаку в нітрати.
4. Перехід мінеральних форм азоту ґрунту в білок плазми клітин мікроорганізмів.

**5. Галузі використання молочнокислого бродіння:**

1. Виробництво спирту.
2. Виробництво молочнокислих продуктів.
3. Квашення овочів та фруктів.
4. Виробництво молочної кислоти.
5. Виробництво оцтової кислоти.

**6. Субстратом для процесу амоніфікації служать...**

1. Білкові речовини.

2. Сечовина.
3. Гумусні речовини.
4. Клітковина.
5. Пектинові речовини.

## **7. Процеси кругообігу азоту, які бажані в агрономії.**

1. Амоніфікація.
2. Денітрифікація.
3. Нітрифікація.
4. Азотфіксація.

## **8. Мікроорганізми, які беруть участь в перетворенні азоту.**

1. Молочнокислі бактерії.
2. Уробактерії.
3. Віруси.
4. Бульбочкові бактерії.
5. Нітрифікатори.

## **9. Однаковими серед названих процесів є...**

1. Амоніфікація.
2. Нітрифікація.
3. Мінералізація органічного азоту.
4. Денітрифікація.

**10. Процес силосування кормів базується на бродінні...**

1. Спиртовому.
2. Молочнокислому.
3. Масляно-кислому.
4. Оцтовокислому.

**11. Продукти, які утворюються при молочнокислому бродінні:**

1. Гомоферментативному. а) Молочна кислота.
2. Гетероферментативному. б) Оцтова кислота.  
в) Етиловий спирт.  
г) Вуглекислий газ.

**12. Молочнокислі бактерії за відношенням до кисню є...**

1. Облігатні аероби.
2. Факультативні аероби.
3. Факультативні анаероби.
4. Облігатні анаероби.

**13. Речовини, які є джерелом енергії для молочнокислих бактерій:**

1. Целюлоза.



2. Глюкоза.
3. Пектинові речовини.
4. Лактоза.
5. Нітрати.

**14. Продукти, які утворюються при спиртовому бродінні:**

1. Етиловий спирт.
2. Молочна кислота.
3. Масляна кислота.
4. Оцтова кислота.
5. Вуглекислий газ.

**15. До якого роду належить збудник спиртового бродіння.**

1. Clostridium.
2. Saccharomyces.
3. Azotobacter.
4. Penicillum.

**16. Дріжджі роду Saccharomyces розмножуються:**

1. Спорами.
2. Діленням.
3. Брунькуванням.

4. Конідіями.

**17. При якому рН утворюється не спирт, а гліцерин.**

1. 2 – 3.

2. 4 – 5.

3. 5 – 6.

4. 8.

**18. За відношенням до кисню дріжджі:**

1. Аероби.

2. Анаероби.

3. Факультативні анаероби.

4. Облігатні анаероби.

**19. Галузі виробництва, в яких використовується спиртове бродіння:**

1. Виноробство.

2. Виробництво оцту.

3. Пивоваріння.

4. Виробництво спирту.

5. Виготовлення кефіру.

**20. Продукти, які одержують при маслянокислому бродінні.**

1. Масляна кислота.

2. Вуглекислий газ.
3. Молочна кислота.
4. Гліцерин.
5. Ацетон.

**21. На практиці маслянокисле бродіння використовується при:**

1. Одержанні масляної кислоти.
2. Силосуванні кормів.
3. Квашенні овочів.
4. Виробництві пива.

**22. Мікроорганізми, які викликають процес амоніфікації білкових речовин:**

1. Bacillus.
2. Pseudomonas.
3. Azotobacter.
4. Streptococcus.
5. Clostridium.

**23. Продукти, які утворюються при розкладанні сечовини:**

1. Вуглекислий газ.
2. Азотна кислота.

3. Аміак.

4. Вода.

#### **24. Роль амоніфікації в ґрунті:**

1. Недоступні для рослин форми азоту переходять в доступну.
2. Мінеральний азот закріплюється в ґрунті в формі недоступній для рослин.
3. Доступна для рослин форма азоту переходить в недоступну.

#### **25. Процес нітрифікації це...**

1. Окислення аміаку до азотної кислоти.
2. Асиміляція атмосферного азоту.
3. Відновлення нітратних сполук до аміачних.

#### **26. Значення процесу денітрифікації.**

1. Сприяє накопиченню мінерального азоту в ґрунті.
2. Призводить до накопичення органічного азоту.
3. Призводить до втрат мінерального азоту з ґрунту.
4. Викликає перехід нітратів в молекулярний азот.

#### **27. За відношенням до кисню денітрифікатори це:**

1. Облігатні аероби.

2. Факультативні аероби.
3. Факультативні анаероби.
4. Облігатні анаероби.

## **28. Вільноживучі азотфіксатори:**

1. Nitrosomonas.
2. Azotobakter.
3. Rhizobium.
4. Clostridium.

## **29. Ознаки, властиві бульбочковим бактеріям:**

1. Вірулентність.
2. Азотфіксуюча активність.
3. Розміри клітин.
4. Специфічність.
5. Здатність утворювати спори.

## **30. Бактерії, які перетворюють сполуки:**

- |             |                         |
|-------------|-------------------------|
| 1. Сірки.   | а) Bacillus megaterium. |
| 2. Фосфору. | б) Beggiatoa.           |
| 3. Заліза.  | в) Gallionella.         |
|             | г) Lactobacillus.       |
|             | д) Thiobacillus.        |
|             | е) Leptothrix.          |

**31. Фактори, які сприяють одержанню силосу доброї якості з кукурудзи.**

1. Достатній вміст цукрів в рослинах.
2. Аеробні умови.
3. Анаеробні умови.
4. Невисока буферність.

**32. Процеси перетворення азоту, які сприяють одержанню гною доброї якості:**

1. Нітрифікація.
2. Амоніфікація білкових речовин.
3. Азотфіксація.
4. Амоніфікація сечовини.
5. Денітрифікація.

**33. Причини зниження вмісту мікроорганізмів у ґрунтах з глибиною:**

1. Підвищення вологості ґрунту.
2. Зменшення аерації ґрунту.
3. Зниження вмісту органіки.
4. Нейтралізація кислотності.

**34. Спосіб використання Азотобактерину.**

1. Обробка насіння бобових культур.
2. Обробка коріння розсади.

3. Обробка насіння злакових культур.
4. Обробка сходів в полі.

**35. Мікроорганізми, які беруть участь в утворенні гумусу.**

1. Автохтонні.
2. Оліготрофи.
3. Сапрофіти.
4. Хемоавтотрофи.

**36. Розвитку маслянокислих бактерій в сінажі запобігають:**

1. Кислотність.
2. Низька вологість маси.
3. Анаеробні умови.
4. Наявність цукрів.

**37. Показники, які характеризують активність мікрофлори в ґрунтах:**

1. Виділення вуглекислого газу.
2. Ферментативна активність.
3. Вміст гумусу.
4. Вміст азоту.
5. рН ґрунту.

**38. Препарати виготовлені на основі бактерій *Rhizobium***

**використовують для посилення процесу:**

1. Нітрифікації.
2. Азотфіксації.
3. Бродіння.
4. Амоніфікації.

**39. Дія препаратів, виготовлених на основі мікробів-антагоністів спрямована на:**

1. Фітопатогенні організми.
2. Покращення родючості ґрунту.
3. Посилення аерації ґрунту.
4. Перетворення сполук азоту.

**40. Біологічні інсектициди виготовляють на основі мікроорганізмів.**

1. Бактерій.
2. Нематод.
3. Грибів.
4. Антибіотиків.
5. Вірусів.

**41. Біопрепарати для покращення поживного режиму ґрунтів.**

1. Лепідоцид.
2. Азотобактерин.



3. Боверин.
4. Мікоафідін.
5. Нітрагін.

**42. Максимальна температура при “холодному” способі зберігання гною.**

1. 30-40°C.
2. 60-70°C.
3. 50-60°C.
4. 70-80°C.

**43. В бідних органічною речовиною ґрунтах переважає мікрофлора...**

1. Сапрофітна.
2. Амоніфікатори.
3. Оліготрофна.
4. Хемоавтотрофна.

**44. Дія мікробних препаратів для підвищення родючості ґрунту спрямована на:**

1. Підвищення вмісту гумусу.
2. Покращення умов зволоження.
3. Покращення умов поживного режиму ґрунту.
4. Розпушення ґрунту.

**45. Мікрофлора, яка розкладає відмерлі рослини**

**рештки.**

1. Ризосферна.
2. Автохтонна.
3. Сапрофітна.
4. Епіфітна.

**46. Мікроорганізми, які беруть участь в розкладанні гумусу.**

1. Автохтонні.
2. Оліготрофи.
3. Сапрофіти.
4. Хемоавтотрофи.

**47. В рослинництві вірусні препарати використовують для...**

1. Удобрення ґрунту.
2. Захисту рослин від шкідників.
3. Захисту рослин від хвороб.
4. Мобілізації елементів живлення.
5. Активізації процесу азотфіксації.

**48. Максимальна температура при “гарячому” способі зберігання гною.**

1. 30-40°C.
2. 60-70°C.

3. 50-60°C.

4. 70-80°C.

**49. Біопрепарати для захисту рослин від хвороб та шкідників.**

1. Азотобактерин.

2. Гаупсин.

4. Фосфобактерин.

5. Вірин-ОС.

6. Нітрагін.

7. Боверин.

**50. Заходи, які сприяють збереженню азоту в гної:**

1. Ущільнення гною.

2. Використання для підстилки соломи.

3. Використання для підстилки торфу.

4. Вкриття гною плівкою.

5. Розпушення гною.

**Рекомендована література**

**Основна**

1. Іутинська Г.О. Грунтова мікробіологія: Навчальний посібник. - К.: Арістей, 2006. - 284 с.

3. Емцев В.Т., Шильникова В.К. Мікробіологія. – М.:

Агропромиздат, 1990. – 191 с.

4. Мишустин Е.Н., Емцев В.Т. Микробиология М.:Колос,1987.

5. Теппер Е.З.,Шильникова В.К.,Переверзева Г.И. Практикум по микробиологии.-М.:Колос,1987.

6. Харченко С.М. Мікробіологія. – К.: Сільгоспосвіта, 1994.

7. Пирог Т.П. Загальна мікробіологія. – К.: НУХТ, 2004. – 471 с.

8. З.В. Пустова, Н.В. Пустова, Л.Й. Роговик, Марек Остафін, Карол Бульські Мікробіологія. Навчально-методичний посібник для студентів факультету агротехнологій і природокористування. Частина 1. Класифікація та будова мікроорганізмів. -2020.- 147 с.

<http://188.190.33.55:7980/jspui/handle/123456789/7667>

### **Додаткова**

1. Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. - М. :Изд-во МГУ,1991.

2. Биологические основы плодородия почв. /Под ред. Берестецкого О.А. - М.:Колос,1984.

3. Ежов Г.И. Руководство к практическим занятиям по

сельскохозяйственной микробиологии М.: Высшая школа, 1981.

4. Емцев В.Т, Микробы, почва, урожай.- М.:Колос,1980.

5. Круглов Ю.В. Микрофлора почвы и пестициды. М.: Агропромиздат, 1991.

6. Муромцев П.С. и др. Основы сельскохозяйственной биотехнологии М.: Агропромиздат, 1990.

7. Основи біологічного методу захисту рослин. / За ред. М.П.Дяченка.-К.:Урожай,1990.

8. Пустова З.В., Яворов В.М., Вахняк В.С., Хомовий М.М. Макалюк В.В.

No-till технологія: передумови впровадження, успіхи і проблеми Збірник матеріалів міжнародної науково-практичної інтернет-конференції: Актуальні проблеми ґрунтознавства, землеробства та агрохімії – 9-13 червня 2014 року, Львів. – С. 176-185.

[http://www.lnau.edu.ua/lnau/attachments/1967\\_%D0%97%D0%B1%D1%96%D1%80%D0%BD%D0%B8%D0%BA%20%D0%BA%D0%BE%D0%BD%D1%84%D0%B5%D1%80%D0%B5%D0%BD%D1%86%D1%96%D1%97.pdf#page=176](http://www.lnau.edu.ua/lnau/attachments/1967_%D0%97%D0%B1%D1%96%D1%80%D0%BD%D0%B8%D0%BA%20%D0%BA%D0%BE%D0%BD%D1%84%D0%B5%D1%80%D0%B5%D0%BD%D1%86%D1%96%D1%97.pdf#page=176)

9. Пустова З.В., Яворов В.М., Вахняк В.С., Хомовий М.М. Макалюк В.В. No-till як альтернатива традиційній

технології вирощування сільськогосподарських культур на чорноземах південно-західного Лісостепу. Корми і кормовиробництво. Міжвідомчий тематичний збірник. м. Вінниця. 2014 р. Випуск 79. ст. 42-48.  
[http://fri.vin.ua/download\\_materials/catalogues/79.pdf](http://fri.vin.ua/download_materials/catalogues/79.pdf)

10. Пустова З.В., Яворов В.М., Вахняк В.С. Мікрофлора ґрунту при no-till технології. Матеріали Міжнародної науково-практичної Інтернет-конференції "Національне виробництво й економіка в умовах реформування: стан і перспективи інноваційного розвитку та міжрегіональної інтеграції". м. Кам'янець-Подільський. 30 жовтня 2015 року  
[http://sophus.at.ua/publ/2015\\_10\\_30\\_kampodilsk/sekcija\\_section\\_1\\_2015\\_10\\_30/mikroflora\\_runtu\\_pri\\_no\\_till\\_tekhnologiji/102-1-0-1534](http://sophus.at.ua/publ/2015_10_30_kampodilsk/sekcija_section_1_2015_10_30/mikroflora_runtu_pri_no_till_tekhnologiji/102-1-0-1534)

11. Z. Pustova, K. Bulski, M. Ostafin, J. Czuszkiewicz, T. Kurek, M. Falkiewicz-Dulik, T. Suprovych The microbiological air quality in the st. benedict church in Cracow Podilian bulletin: agriculture, engineering, economics. International scientific journal. 2016. Issue 25. 9-13. Подільський вісник - випуск 25  
<http://188.190.33.56:7980/jspui/handle/123456789/266/simple-search?filterquery=Bulski%2C+K.&filtername=author&filterty>

pe>equals

12. Zoya Pustova, Karol Bulski, Marek Ostafin, Krzysztof Frączek, Maria J. Chmiel, Tatiana Suprovych The microbiological air quality at the fruit and vegetable processing facility Scientific achievements in agricultural, engineering, agronomy and veterinary medicine. 2017. Scientific monograph Vol. 1, Krakov. 54-64.

<http://188.190.33.56:7980/jspui/bitstream/123456789/17/1/Microbiological%20Basis%20Of%20Methanogenesis.pdf>

13. Karol Bulski, Marek Ostafin, Krzysztof Frączek, Maria J. Chmiel, Tatiana Suprovych, Zoya Pustova Microbiological basis of methanogenesis Scientific achievements in agricultural, engineering, agronomy and veterinary medicine. 2017. Scientific monograph Vol. 1, Krakov. 108-150.

<http://188.190.33.56:7980/jspui/bitstream/123456789/17/1/Microbiological%20Basis%20Of%20Methanogenesis.pdf>

14. Яворов В.М, Вахняк В.С., Пустова З.В., Хомовий М.М., Макалюк В.В. No-Till чи оранка: вибирає кожен Техніка і технології АПК 2014 р. – С. 27-31.

[https://scholar.google.com/citations?hl=en&user=iQ9FRwEAAAJ&view\\_op=list\\_works&sortby=pubdate&gmla=AJsN-F7vfDuFY9G0Koh7OrrUS1H\\_pipwxUvWc8O4CnWw8ZzQF](https://scholar.google.com/citations?hl=en&user=iQ9FRwEAAAJ&view_op=list_works&sortby=pubdate&gmla=AJsN-F7vfDuFY9G0Koh7OrrUS1H_pipwxUvWc8O4CnWw8ZzQF)

KJNVd-Lo9y5iqpo-  
tyshFBjH4jGGiPrEmh1B6FYQ04KWBKe3RTf4G19IeUuXpg  
3ZQu7UQk&sciund=10972889026894496630#d=gs\_md\_cita-  
d&u=%2Fcitations%3Fview\_op%3Dview\_citation%26hl%3De  
n%26user%3DiQ9FRwEAAAAJ%26sortby%3Dpubdate%26cit  
ation\_for\_view%3DiQ9FRwEAAAAJ%3ATyк-  
4Ss8FVUC%26tzom%3D-180

15. Пустова З.В., Случик Т.А., Фідейчук В.О. Екологізація технологій вирощування зернобобових культур Збірник матеріалів наукової інтернет-конференції: Інноваційні технології в рослинництві 15 травня 2018 р. 153-155.

<https://mail.google.com/mail/u/0/#inbox/16363231c04236ff?projector=1&messagePartId=0.1>

16. Пустова З.В., Фідейчук В. О. Екологічна система обробітку ґрунту - no-till технологія. Збірник матеріалів наукової інтернет-конференції: Інноваційні технології в рослинництві 2019 р.

<http://188.190.33.55:7980/jspui/bitstream/123456789/2387/1/ITVR-2018-153-154.pdf>

17. Zoya Pustova, Natalia Pustova, Serhii Komarnitskyi, Oleg Tkach, Stepan Zamoiskyi, Alexander Olenyuk Influence of biopreparations on biomass yield and grain efficiency of energy



corn E3S Web of Conferences 154, 01008

<https://www.e3s->

[conferences.org/articles/e3sconf/pdf/2020/14/e3sconf\\_icores2020\\_01008.pdf](https://www.e3s-conferences.org/articles/e3sconf/pdf/2020/14/e3sconf_icores2020_01008.pdf)

18. Прокопчук Л.М. Водорості як відновлюване джерело енергії Матеріали доповідей V міжнародного науково-практичного семінару розвиток біоенергетичного потенціалу в сільському господарстві 7 - 8 лютого 2020 р. НУБІП С. 127-129

<http://188.190.33.55:7980/jspui/bitstream>

19. Faten Al Nadzhar, Zoya Pustova, Natalia Pustova, Iryna Horetska, Taras Hutsol, Sergii Slobodian The straw of millet as a source of energy Transition to Knowledge Economy. Challenges, Smart Opportunities and Innovation 2020 p. 39

<http://188.190.33.55:7980/jspui/handle/123456789/7722>

20. З.В. Пустова, О.В. Ростоцький, В.О. Чапай, О.М. Трояновська, У.І. Недільська Вплив препаратів мікробіологічного походження на врожайність озимої пшениці та ярого ячменю. Матеріали міжнародного семінару (онлайн) з нагоди Міжнародного року здоров'я рослин – 2020. Перспективи розвитку регіонального виробництва і застосування біологічних засобів захисту

рослин від шкідників і хвороб.

[https://d1wqtxts1xzle7.cloudfront.net/64807257/zbirnik\\_seminar\\_biotekhnika\\_2020\\_1\\_.pdf?1604052644=&response-content-disposition=inline%3B+filename%3D64807257.pdf&Expires=1620391097&Signature=Xlw-4lCyUPeeybLxKnvshbZ2nQCIKYpxoIcnvyIsOvCXWjpm4y2Ut28rfrJ6Q-ImLHe1fPrdjFxlDl9XGu1ResasYaWt-sXu7VjeJE24wX~ki7cQhy-YMk5QuO6SF4haLqDSX6qQ5GQ8HGDkl0dBuOJOmdoER2uuZTX6tSZI-1PYHp4EQ03pJRePjidCi-HcNBnGGPd9MrwlpK0jD92Fa864SN755ei5t-S7d8M3RSmLyLn-s~yjvmpA3fzflkApe9DBtubgiKrdQVktNyOVRkuiSJzWnduBZdG~dSWLswMBfJ7zvzhz7GIL9k~MOX0K0QC8oGQ47QDw~BZTLX0PYbw\\_&Key-Pair-Id=APKAJLOHF5GGSLRBV4ZA#page=152](https://d1wqtxts1xzle7.cloudfront.net/64807257/zbirnik_seminar_biotekhnika_2020_1_.pdf?1604052644=&response-content-disposition=inline%3B+filename%3D64807257.pdf&Expires=1620391097&Signature=Xlw-4lCyUPeeybLxKnvshbZ2nQCIKYpxoIcnvyIsOvCXWjpm4y2Ut28rfrJ6Q-ImLHe1fPrdjFxlDl9XGu1ResasYaWt-sXu7VjeJE24wX~ki7cQhy-YMk5QuO6SF4haLqDSX6qQ5GQ8HGDkl0dBuOJOmdoER2uuZTX6tSZI-1PYHp4EQ03pJRePjidCi-HcNBnGGPd9MrwlpK0jD92Fa864SN755ei5t-S7d8M3RSmLyLn-s~yjvmpA3fzflkApe9DBtubgiKrdQVktNyOVRkuiSJzWnduBZdG~dSWLswMBfJ7zvzhz7GIL9k~MOX0K0QC8oGQ47QDw~BZTLX0PYbw_&Key-Pair-Id=APKAJLOHF5GGSLRBV4ZA#page=152)

21. З.В. Пустова, О.В. Ростоцький, В.О. Чапай, О.М. Трояновська, У.І. Недільська Використання мікробіологічних препаратів при вирощуванні озимої пшениці та ярого ячменю. Інноваційні технології в рослинництві III всеукраїнська наукова інтернет-конференція. С 93-95

[https://scholar.google.com/citations?hl=en&user=iQ9FRwEAAAJ&view\\_op=list\\_works&sortby=pubdate&gmla=AJsN-F7vfDuFY9G0Koh7OrrUS1H\\_pipwxUvWc8O4CnWw8ZzQFKJNVD-Lo9y5iqpo-tyshFBjH4jGGiPrEmh1B6FYQ04KWBKe3RTf4G19IeUuXpg3ZQu7UQk&sciund=10972889026894496630#d=gs\\_md\\_cita-d&u=%2Fcitations%3Fview\\_op%3Dview\\_citation%26hl%3Den%26user%3DiQ9FRwEAAAJ%26sortby%3Dpubdate%26citation\\_for\\_view%3DiQ9FRwEAAAJ%3AZph67rFs4hoC%26tzm%3D-180](https://scholar.google.com/citations?hl=en&user=iQ9FRwEAAAJ&view_op=list_works&sortby=pubdate&gmla=AJsN-F7vfDuFY9G0Koh7OrrUS1H_pipwxUvWc8O4CnWw8ZzQFKJNVD-Lo9y5iqpo-tyshFBjH4jGGiPrEmh1B6FYQ04KWBKe3RTf4G19IeUuXpg3ZQu7UQk&sciund=10972889026894496630#d=gs_md_cita-d&u=%2Fcitations%3Fview_op%3Dview_citation%26hl%3Den%26user%3DiQ9FRwEAAAJ%26sortby%3Dpubdate%26citation_for_view%3DiQ9FRwEAAAJ%3AZph67rFs4hoC%26tzm%3D-180)