

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Чеченский государственный университет
имени Ахмата Абдулхамидовича Кадырова»

Дохтукаева А.М., Молочаева Л.Г.

ОСНОВЫ МИКРОБНОЙ ЭКОЛОГИИ

Учебно-методическое пособие для студентов, обучающихся
по экологическим и биологическим направлениям подготовки

Грозный – 2026

Печатается по решению Ученого совета
ФГБОУ ВО «Чеченский государственный университет им. А.А. Кадырова»
протокол №06 от 25.06.2026 г.,
и по решению УМС
ФГБОУ ВО «Чеченский государственный университет им. А.А. Кадырова»
протокол №08 от 16.06.2026 г.

УДК 574:579.26(075.8)

ББК 28.08я73

Д 55

Рецензенты: **Плиева А.М.**, д-р биол. наук, профессор кафедры биологии
Ингушского государственного университета

Ирисханова З.И., доцент кафедры ботаники, зоологии и
биоэкологии ФГБОУ ВО «Чеченский государственный
университет им. А.А. Кадырова»

Дохтукаева А.М. Молочаева Л.Г. Основы микробной экологии. Учебно-методическое пособие: [Текст] / Дохтукаева А.М. Молочаева Л.Г. – Грозный: издательство ФГБОУ ВО «Чеченский государственный университет им. А.А. Кадырова», 2026. – 74 с.

В учебном пособии изложены фундаментальные основы микробной экологии: структура и функционирование микробных сообществ, их взаимодействие с факторами среды и роль в биогеохимических циклах. Рассматриваются современные концепции экологии прокариот, механизмы адаптации и эволюции микроорганизмов в экосистемах.

Учебно-методическое пособие предназначено для студентов, обучающихся по экологическим и биологическим направлениям подготовки, и соответствует требованиям федерального государственного образовательного стандарта высшего образования.

© Дохтукаева А.М., Молочаева Л.Г. 2026 г.

© ФГБОУ ВО «Чеченский государственный университет им. А.А. Кадырова», 2026 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Раздел 1. Общие представления об экологии микроорганизмов	5
1.1. Экология микроорганизмов как наука.....	5
1.2. Предмет, задачи и методы микробной экологии.....	6
1.3. Основные понятия микробной экологии.....	8
1.4. Микробные сообщества и их организация.....	10
1.5. Основные среды обитания микроорганизмов.....	11
1.6. Современные направления микробной экологии.....	12
1.7. Заключение по разделу.....	13
Контрольные вопросы к разделу	14
Раздел 2. Влияние на микроорганизмы факторов окружающей среды	15
2.1. Общая характеристика экологических факторов	15
2.2. Физические факторы	15
2.3. Химические факторы.....	21
2.4. Биологические факторы	24
2.5. Адаптация микроорганизмов к стрессу.....	27
2.6. Заключение по разделу.....	28
Контрольные вопросы к разделу	29
Раздел 3. Экологическая география микроорганизмов.....	30
3.1. Общие закономерности распространения микроорганизмов	30
3.2. Микроорганизмы водных экосистем	30
3.3. Микроорганизмы воздуха	36
3.4. Микроорганизмы почвы.....	39
3.5. Нормальная микрофлора организма человека и животных	44
3.6. Микроорганизмы пищевых продуктов.....	48
3.7. Экстремальные и антропогенно изменённые экосистемы	50
3.8. Заключение по разделу.....	52
Контрольные вопросы к разделу	53
Раздел 4. Глобальная экологическая функция микроорганизмов	54
4.1. Микроорганизмы как движущая сила биогеохимических циклов	54
4.2. Круговорот азота.....	54
4.3. Круговорот углерода	56
4.4. Круговорот серы	58
4.5. Круговороты фосфора, железа и других элементов.....	59
4.6. Прикладное значение микробных процессов	61
4.7. Антропогенное воздействие и устойчивость микробных экосистем	62
4.8. Заключение по разделу.....	62
Контрольные вопросы к разделу	63
Итоговые вопросы для самоконтроля.....	64
Список литературы	65
Приложение 1. Лабораторные работы.....	67
Приложение 2. Темы рефератов и докладов	70
Приложение 3. Глоссарий.....	71

Введение

Микроорганизмы составляют древнейшую и наиболее метаболически разнообразную часть живого мира. Они заселяют практически все среды обитания, участвуют в разрушении и синтезе органического вещества, определяют направленность множества окислительно-восстановительных процессов и обеспечивают устойчивость природных и антропогенных экосистем. Микробные сообщества играют ключевую роль в минерализации органического вещества, формировании плодородия почв, самоочищении вод, поддержании нормальной микробиоты организма и в глобальных круговоротах элементов.

Современная микробная экология изучает не отдельную клетку в условиях лабораторной культуры, а микроорганизмы в составе популяций, консорциумов и сообществ, существующих в естественной среде. Такой подход позволяет выявить реальные экологические связи между структурой сообщества, параметрами среды и функциями, которые выполняют микроорганизмы в экосистемах.

Цель настоящего пособия состоит в формировании у студентов целостного представления об экологии микроорганизмов как о самостоятельной области биологического знания. Задачи пособия включают освоение понятийного аппарата дисциплины, изучение влияния факторов среды на жизнедеятельность микроорганизмов, рассмотрение закономерностей их распространения в различных биотопах и анализ роли микробных процессов в биосфере и прикладных технологиях.

Раздел 1. Общие представления об экологии микроорганизмов

1.1. Экология микроорганизмов как наука

Экология микроорганизмов является разделом общей экологии и микробиологии, изучающим закономерности существования, адаптации, распространения и функционирования микроорганизмов в природных и антропогенно измененных условиях. Центральным объектом этой науки служит не изолированная клетка, а микробное сообщество как функциональная единица экосистемы.

В отличие от классической микробиологии, ориентированной преимущественно на морфологию, физиологию, биохимию и систематику отдельных культур, микробная экология рассматривает микроорганизмы в системе их связей с абиотическими и биотическими факторами. Это делает дисциплину междисциплинарной и связывает ее с почвоведением, гидробиологией, геохимией, биотехнологией, биоинформатикой и медицинской микробиологией.

Историческое развитие микробной экологии связано с переходом от описательного подхода к системному изучению микробных сообществ. Если ранние исследования были сосредоточены главным образом на выделении чистых культур и описании их физиологических свойств, то современные работы все в большей степени ориентированы на анализ структурно-функциональной организации микробиомов и на оценку их роли в поддержании устойчивости экосистем.

Становление экологии микроорганизмов неразрывно связано с именами С.Н. Виноградского и М. Бейеринка. С.Н. Виноградский открыл хемолитоавтотрофию у нитрифицирующих и серобактерий, предложил метод элективных (накопительных) культур и разделил почвенные микроорганизмы на зимогенные, активно развивающиеся при поступлении свежего органического вещества, и автохтонные, медленно разрушающие гумус. М. Бейеринк выделил

клубеньковые бактерии и свободноживущий азотфиксатор *Azotobacter* и сформулировал принцип «всё есть везде, но среда отбирает». Значительный вклад в развитие направления внесли отечественные исследователи В.Л. Омелянский, Н.Г. Холодный, Б.В. Перфильев, Г.А. Заварзин [2].

1.2. Предмет, задачи и методы микробной экологии

Предметом микробной экологии являются закономерности формирования, функционирования и изменчивости микробных популяций и сообществ в различных средах обитания [4]. В отличие от общей микробиологии, которая фокусируется преимущественно на свойствах отдельных культур, экологический подход рассматривает микроорганизмы как неотъемлемый компонент природных систем, активно участвующий в трансформации вещества и энергии [3].

К основным задачам микробной экологии относятся:

- выявление видового и функционального состава микробных сообществ;
- анализ факторов, определяющих их пространственное и временное распределение;
- изучение трофических, конкурентных и симбиотических взаимодействий;
- оценка участия микроорганизмов в биогеохимических циклах;
- исследование реакций микробных систем на природные и антропогенные воздействия;
- разработка способов управления микробными процессами в экологической биотехнологии, сельском хозяйстве и санитарной практике [1, 2].

Методы микробной экологии включают культуральные, микроскопические, физиолого-биохимические, молекулярно-генетические, геохимические и статистические подходы. Современные молекулярные технологии позволяют изучать как культивируемую, так и некультивируемую часть микробиоты, выявлять связи между таксономическим составом

сообщества и его метаболическим потенциалом, а также прогнозировать устойчивость сообщества к изменению условий среды.

Каждый из методов имеет свои возможности и ограничения, поэтому в исследованиях их, как правило, используют в сочетании (табл. 1).

Таблица 1. Основные методы изучения микроорганизмов в природных средах

Метод	Что позволяет оценить	Ограничения
Прямой подсчёт клеток под микроскопом (в том числе люминесцентная микроскопия с красителями DAPI, акридиновым оранжевым)	Общую численность микроорганизмов в пробе	Не позволяет определить видовую принадлежность; часто не различает живые и мёртвые клетки
Посев на плотные и жидкие питательные среды (метод Коха, метод предельных разведений)	Численность культивируемых микроорганизмов, выделение чистых культур	Выявляет лишь малую долю (до 1–10 %) природной микробиоты
Капиллярная микроскопия, стёкла обрастания (Б.В. Перфильев, Н.Г. Холодный)	Естественное пространственное размещение клеток и их ассоциаций	Трудоёмкость, качественный характер результатов
Физиолого-биохимические и изотопные методы (дыхание почвы,	Скорость микробных процессов in situ	Не дают сведений о составе сообщества

ацетиленовый метод, радиоизотопы)		
Молекулярно- генетические методы (ПЦР, секвенирование гена 16S рРНК, метагеномика, FISH)	Таксономический состав и функциональный потенциал сообщества, в том числе некультивируемой части	Высокая стоимость; выявляется ДНК и мёртвых клеток; необходима биоинформатическая обработка

1.3. Основные понятия микробной экологии

В системе биологических наук экологию микроорганизмов можно рассматривать как мост между классической микробиологией и науками о Земле, поскольку она связывает микроуровень (метаболизм отдельной клетки) с макроуровнем (глобальные биогеохимические циклы).

Фундаментальными понятиями микробной экологии являются популяция, сообщество, экологическая ниша, местообитание, биотоп, биоценоз и экосистема. Микробная популяция – совокупность особей одного вида (или близких видов), населяющих определенное пространство и обладающих общим генофондом. В отличие от популяций макроорганизмов, микробные популяции характеризуются огромной численностью, высокой скоростью обновления и способностью к быстрым генетическим изменениям [4].

Микробное сообщество – исторически сложившаяся группа микроорганизмов разных видов, связанных пространственно и метаболически, совместно осуществляющих трансформацию вещества и энергии в экосистеме [8]. Именно сообщество, а не отдельный вид, является основной функциональной единицей в природных микробных экосистемах. В сообществе формируются трофические связи, когда продукты метаболизма одних видов служат субстратом для других.

Экологическая ниша микроорганизма – совокупность условий существования и ресурсов, необходимых для поддержания жизнедеятельности популяции, а также ее роль в экосистеме. Как подчеркивается в современных учебниках по микробной экологии, экологическая ниша микроорганизма неразрывно связана с его метаболизмом: доступ к энергетическим ресурсам и специфика метаболических путей лежат в основе экологически значимой дифференциации микробов [3, 8].

Адаптация – процесс приспособления микроорганизмов к условиям среды, реализующийся на уровнях: молекулярном (изменение ферментных систем), клеточном (изменение структуры мембран, образование спор) и популяционном (отбор наиболее приспособленных генотипов). Механизмы устойчивости микробных популяций к экстремальным условиям обитания представляют особый интерес для понимания границ жизни на Земле [4].

Биогеохимический цикл – круговорот химических элементов (углерода, азота, серы, фосфора, железа и др.) в биосфере, значительная часть которого осуществляется микроорганизмами [1, 2]. Микробные сообщества выступают главными катализаторами этих циклов, обеспечивая сопряжение окислительно-восстановительных реакций в разных частях экосистем.

Местообитанием называют участок среды, в пределах которого организм существует, размножается и реализует свои жизненные функции. Экологическая ниша значительно шире: она включает совокупность условий существования, ресурсов, допустимых пределов факторов среды, а также функциональную роль организма в сообществе. Для микроорганизмов ниша особенно тесно связана с типом питания, энергетическим обменом, отношением к кислороду, температуре, pH и солёности.

Экосистема как основная единица экологического анализа включает биотические и абиотические компоненты, взаимодействующие посредством обмена веществом и энергией. Экосистема определяется как совокупность биоценоза и физических и химических условий среды. В микробной экологии

значение экосистемного подхода особенно велико, поскольку именно микроорганизмы часто обеспечивают конечные стадии минерализации вещества, редокс-превращения элементов и устойчивость системы к внешним воздействиям.

1.4. Микробные сообщества и их организация

Микроорганизмы в природе редко существуют изолированно. Чаще они входят в состав многокомпонентных сообществ, в которых между участниками складываются отношения синергизма, антагонизма, метабиоза, конкуренции и кооперации.

Структура микробного сообщества может оцениваться на таксономическом, трофическом, функциональном и пространственном уровнях. Таксономическая структура отражает видовой состав, трофическая – распределение по типам питания и источникам энергии, функциональная – набор осуществляемых биогеохимических процессов, а пространственная – распределение клеток в толще среды, на поверхности субстратов, в ризосфере, биоплёнках и микроразонах.

Особое место занимают биоплёнки – организованные прикреплённые сообщества микроорганизмов, погружённые в матрикс внеклеточных полимерных веществ. В таких системах повышается устойчивость клеток к стрессам, дезинфектантам, антимикробным препаратам и колебаниям параметров среды. Биоплёночная форма организации имеет большое значение как в природных водных экосистемах, так и в клинической, промышленной и санитарной микробиологии.

Формирование биоплёнки проходит несколько стадий: обратимое, а затем необратимое прикрепление клеток к поверхности, образование микроколоний, созревание с синтезом внеклеточного матрикса (полисахаридов, белков, внеклеточной ДНК) и, наконец, отделение части клеток, которые колонизируют новые поверхности. Внутри зрелой биоплёнки создаются градиенты кислорода,

питательных веществ и pH, поэтому на расстоянии нескольких десятков микрометров могут сосуществовать аэробные и анаэробные микроорганизмы.

Согласованное поведение клеток в сообществе во многом обеспечивается системой межклеточной сигнализации, получившей название «чувство кворума» (quorum sensing). Клетки выделяют низкомолекулярные сигнальные молекулы (у грамотрицательных бактерий – ацилгомосеринлактоны, у грамположительных – короткие пептиды); при достижении пороговой концентрации, зависящей от плотности популяции, сигнал запускает экспрессию генов, контролирующих образование биоплёнок, синтез антибиотиков, ферментов, факторов вирулентности, биолюминесценцию.

По характеру использования ресурсов среди микроорганизмов выделяют r-стратегов, быстро размножающихся при изобилии легкодоступных субстратов (зимогенная микрофлора по С.Н. Виноградскому), и K-стратегов, медленно растущих, но эффективно использующих трудноразлагаемые соединения в условиях их дефицита (автохтонная микрофлора). Смена r- и K-стратегов лежит в основе микробных сукцессий при разложении органических остатков.

1.5. Основные среды обитания микроорганизмов

Микроорганизмы населяют практически все известные среды Земли. К основным средам их обитания относят почву, воду, воздух, организмы растений, животных и человека, а также экстремальные местообитания.

Почва характеризуется высокой гетерогенностью, значительной концентрацией органического вещества, наличием твёрдой, жидкой и газовой фаз, поэтому считается одной из наиболее богатых по разнообразию микробиоты сред. Водные экосистемы отличаются изменчивостью гидрологических и химических параметров, а воздух рассматривается преимущественно как среда переноса и расселения микроорганизмов. В организмах растений, животных и человека формируются специализированные микробиоценозы, тесно связанные с физиологией хозяина.

Особый интерес представляют экстремальные местообитания: горячие источники, кислые шахтные воды, соленые озера, глубоководные гидротермы, вечная мерзлота. В этих условиях обитают специализированные группы микроорганизмов – экстремофилы, демонстрирующие уникальные адаптации и расширяющие наши представления о границах биосферы. Изучение экстремофилов расширяет представления о пределах жизни и имеет биотехнологическое значение.

1.6. Современные направления микробной экологии

Методологический арсенал экологии микроорганизмов претерпел существенные изменения в последние десятилетия. Традиционные методы, основанные на выделении чистых культур, дополнились молекулярно-биологическими подходами, позволяющими изучать микроорганизмы непосредственно в природных образцах, минуя этап культивирования [7].

Культуральные методы сохраняют свое значение для изучения физиологии и метаболизма выделенных микроорганизмов, однако их ограничение связано с тем, что подавляющее большинство природных микробов (до 99%) не культивируется в лабораторных условиях [8].

Молекулярные методы, включающие анализ маркерных генов (прежде всего гена 16S рРНК), метагеномику, метатранскриптомику и метапротеомику, позволяют получить представление о таксономическом составе и функциональном потенциале микробных сообществ без выделения чистых культур. Эти подходы позволили показать, что некультивируемая часть микробного мира значительно превосходит по разнообразию ту его долю, которая доступна классическим лабораторным методам.

Примером эффективности такого подхода служат исследования кислых торфяников, в которых с помощью метатранскриптомного анализа удалось установить, какие именно популяции бактерий осуществляют разложение биополимеров (целлюлозы, хитина, пектина) в природных условиях [6]. Для быстрой оценки состава сообществ по метагеномным данным разработаны

специальные программы, позволяющие реконструировать последовательности гена 16S рРНК непосредственно из «сырых» прочтений [7].

Современные исследования направлены на изучение микробиомов человека, животных и растений, экологических сетей, обмена сигналами между клетками, горизонтального переноса генов, устойчивости к антибиотикам в природных экосистемах, микробной деградации ксенобиотиков и роли микробных процессов в климатической системе Земли. Таким образом, микробная экология сегодня находится на стыке микробиологии, экологии, биоинформатики, геохимии и биотехнологии.

1.7. Заключение по разделу

Экология микроорганизмов изучает микроорганизмы как важнейший компонент биосферы, обеспечивающий устойчивость экосистем и реализацию ключевых биогеохимических процессов. Микробные сообщества, обладая колоссальным метаболическим потенциалом, выступают главными агентами трансформации вещества и энергии в экосистемах, замыкают биогеохимические циклы и поддерживают условия, пригодные для существования других форм жизни [2]. Понимание общих закономерностей экологии микроорганизмов и современных методических подходов создаёт основу для дальнейшего изучения факторов среды, распределения микроорганизмов в различных экосистемах и их глобальных функций.

Контрольные вопросы к разделу:

1. Что изучает микробная экология как самостоятельная научная дисциплина?
2. В чем состоит отличие микробно-экологического подхода от классической микробиологии?
3. Какие задачи относятся к основным задачам микробной экологии?
4. Какие методы наиболее информативны при исследовании микробных сообществ?
5. Чем различаются понятия «местообитание» и «экологическая ниша»?
6. Какие уровни организации можно выделить в микробном сообществе?
7. Каково значение биопленок в экологии микроорганизмов?

Раздел 2. Влияние на микроорганизмы факторов окружающей среды

2.1. Общая характеристика экологических факторов

Все факторы окружающей среды, влияющие на микроорганизмы, условно подразделяют на физические, химические и биологические. В природных условиях действие факторов всегда комплексно: температура изменяет растворимость газов, влажность влияет на активность ферментов, а состав микробных ассоциаций может усиливать или ослаблять влияние химических параметров среды.

Для каждого вида микроорганизмов существует диапазон толерантности по отдельным факторам и набор оптимальных условий, обеспечивающих наибольшую скорость роста и размножения. Выход за пределы оптимума сначала приводит к стресс-ответу и замедлению метаболизма, а затем – к угнетению роста, переходу в покоящиеся формы или гибели клеток.

2.2. Физические факторы

Температура.

Температура является одним из важнейших факторов, определяющих скорость ферментативных реакций, текучесть мембран, транспорт веществ и устойчивость белков. Для каждого микроорганизма различают три кардинальные температурные точки: минимум, оптимум и максимум. По отношению к температуре микроорганизмы делят на психрофилов, психротрофов, мезофилов, термофилов и гипертермофилов (табл. 2).

Таблица 2. Группы микроорганизмов по отношению к температуре

Группа	Минимум, °С	Оптимум, °С	Максимум, °С	Типичные местообитания и примеры
Психрофилы	ниже 0	10–15	около 20	Полярные моря, ледники, глубинные воды (<i>Psychrobacter</i> , <i>Polaromonas</i>)

Психротрофы	0–5	20–30	35–40	Почва и вода умеренных широт, охлаждённые продукты (<i>Pseudomonas fluorescens</i> , <i>Listeria monocytogenes</i>)
Мезофилы	5–15	25–40	43–45	Почва, водоёмы, организм человека и животных (<i>Escherichia coli</i> — оптимум 37)
Термофилы	35–45	50–70	75–80	Компосты, саморазогревающиеся субстраты, горячие источники (<i>Geobacillus stearothermophilus</i>)
Гипертермофилы	60–70	80–105	до 113–122	Гидротермы, вулканические источники (<i>Pyrolobus fumarii</i> , <i>Methanopyrus kandleri</i>)

Мезофильные формы преобладают в почве, организме человека и животных, а также в большинстве природных и искусственных экосистем умеренного пояса. Психрофильные и психротрофные микроорганизмы характерны для холодных вод, снежных и ледовых экосистем, а термофилы и гипертермофилы – для горячих источников, компостов, гидротермальных систем и других высокотемпературных биотопов.

Высокие температуры вызывают денатурацию белков, нарушение мембран и инактивацию ферментов, тогда как низкие температуры замедляют метаболизм и уменьшают подвижность воды. Многие микроорганизмы вырабатывают специальные адаптации: синтез термостабильных белков, изменение жирнокислотного состава мембран, образование спор, накопление криопротекторов.

Излучение.

Лучистая энергия оказывает на микроорганизмы как повреждающее, так и регулирующее действие. Солнечный свет способствует жизнедеятельности группы фототрофных микроорганизмов, которые нередко называют фотофильными. У этих микроорганизмов различные биохимические реакции происходят под влиянием солнечной энергии. Большинство микроорганизмов являются фотофобными, т.е. боящимися света. Прямой солнечный свет губительно действует на микробов. Губительное действие солнечного света связано, в первую очередь, с воздействием ультрафиолетового излучения с длиной волны 200–300 нм (максимум бактерицидного действия – 254–265 нм), которое поглощается ДНК и вызывает образование пиримидиновых, прежде всего тиминовых, димеров. Это действие ультрафиолетовых лучей используется для обезвреживания воздуха в различных помещениях, больницах, операционных, палатах и т. д.

Воздействие излучений на микроорганизмы зависит от длины волны и дозы излучения, т.е. энергии и количества поглощенных квантов (табл. 3).

Таблица 3. Биологические эффекты излучения разной длины волны
(по М.В. Гусеву, Л.А. Минеевой [9], с дополнениями)

Диапазон излучения	Длина волны	Энергия фотона	Основные биологические эффекты
Инфракрасное (ИК)	780 нм – 1 мм	Низкая	Тепловое действие. Ближний ИК-свет (до 1000–1100 нм) поглощается бактериохлорофиллами и используется для фотосинтеза пурпурными и зелёными бактериями. При высокой интенсивности –

			перегрев и денатурация белков.
Видимый свет	400–780 нм	Средняя	Фотосинтез цианобактерий и водорослей (хлорофилл а поглощает синий и красный свет); фототаксис. В присутствии пигментов-фотосенсибилизаторов – фотодинамический эффект с образованием синглетного кислорода.
Ультрафиолет А (длинноволновый)	315–400 нм	Высокая	Слабо поглощается ДНК; действует опосредованно – через образование активных форм кислорода; повреждает мембраны и белки, обладает слабым мутагенным действием.
Ультрафиолет В (средневолновый)	280–315 нм	Высокая	Частично поглощается ДНК, вызывает образование пиримидиновых димеров; выраженное мутагенное и летальное действие.
Ультрафиолет С (коротковолновый)	100–280 нм	Очень высокая	Максимум поглощения нуклеиновыми кислотами (около 260 нм) и белками (около 280 нм); сильнейшее бактерицидное и мутагенное действие. Используется для

			обеззараживания воздуха, воды и поверхностей (лампы с излучением 254 нм).
--	--	--	---

Пояснение к терминам:

ИК-излучение и видимый свет вызывают в основном тепловые и фотохимические реакции без прямого повреждения генетического аппарата (за исключением фотодинамического эффекта).

Ультрафиолет А действует преимущественно опосредованно – через активные формы кислорода.

Ультрафиолет В и особенно ультрафиолет С наиболее опасны для клеток, так как непосредственно поглощаются ДНК и белками.

Коротковолновое УФ-излучение (менее 240 нм) расщепляет молекулы кислорода в верхних слоях атмосферы, что приводит к образованию озона (O₃) – так называемого озонового экрана. Озоновый слой поглощает бóльшую часть излучения с длиной волны 200–300 нм, поэтому до поверхности Земли доходит лишь небольшая доля ультрафиолета В и практически не доходит ультрафиолет С. Излучение с длиной волны более 300 нм используется организмами для фототаксиса и фотосинтеза, причём фототрофные прокариоты благодаря бактериохлорофиллам способны использовать и ближний инфракрасный свет, недоступный растениям и водорослям.

Ионизирующая радиация (рентгеновское и γ-излучение) также губительно действует на микроорганизмы, однако по сравнению с многоклеточными организмами микробы значительно более радиоустойчивы. Гибель большинства вегетативных клеток наступает при дозах порядка 10⁴–10⁵ Р (примерно 0,1–1 кГр), бактериальные споры устойчивее, а бактерия *Deinococcus radiodurans* сохраняет жизнеспособность после облучения в дозах 5–15 кГр благодаря высокоэффективным системам репарации ДНК. Для сравнения: смертельная доза для человека составляет около 5 Гр. Ионизирующее излучение применяют

для стерилизации медицинских изделий однократного применения и некоторых пищевых продуктов.

Некоторые микроорганизмы обладают пигментами, системами репарации ДНК и антиоксидантной защитой, повышающими устойчивость к излучению. Фототрофные прокариоты, напротив, используют свет как энергетический ресурс. Следовательно, значение излучения определяется не только дозой и длиной волны, но и физиолого-биохимическими особенностями конкретной группы микроорганизмов.

Влажность и высушивание.

Вода необходима для протекания всех основных метаболических процессов. Высушивание регулирует содержание микроорганизмов во внешней среде, причём вегетативные формы страдают значительно сильнее, чем споры. Потеря воды ведёт к снижению активности ферментов, уплотнению цитоплазмы, повреждению мембран и денатурации белков.

Устойчивость к обезвоживанию особенно выражена у спорообразующих бактерий, актиномицетов, грибов и ряда кокковых форм. Некоторые микроорганизмы способны переходить в состояние анабиоза, а в лабораторной практике используется лиофильная сушка для длительного сохранения культур.

Давление и механические воздействия.

Гидростатическое давление особенно существенно в глубоководных экосистемах: на каждые 10 м глубины давление возрастает примерно на 0,1 МПа (1 атм). Большинство микроорганизмов переносит давление до 20–30 МПа, однако барофильные (пьезофильные) бактерии глубоководных впадин, например представители родов *Shewanella*, *Colwellia*, *Moritella*, растут оптимально при повышенном давлении и способны размножаться при 70–100 МПа. Адаптация к высокому давлению обеспечивается особенностями мембран (повышенным содержанием ненасыщенных жирных кислот), ферментных систем и белковых комплексов.

К физическим факторам относят также ультразвук, вибрацию и механическое разрушение клеток. При обработке микроорганизмов ультразвуком наблюдается гибель клеток вследствие их дезинтеграции. Полагают, что при действии ультразвука в клетке образуются кавитационные полости, в которых создается высокое давление, что ведет к разрушению структур клетки. Эти явления используются как в санитарной практике, так и в экспериментальной биотехнологии.

2.3. Химические факторы

Кислород. Отношение к кислороду является одним из ключевых экологических признаков микроорганизмов. Микроорганизмы по-разному относятся к молекулярному кислороду и в зависимости от этого принято выделять ряд групп микроорганизмов: строгие аэробы, микроаэрофилы, строгие анаэробы, аэротолерантные формы и факультативные анаэробы. Это деление основано на особенностях энергетического обмена и наличии ферментных систем защиты от активных форм кислорода.

Аэробные микроорганизмы используют молекулярный кислород как конечный акцептор электронов, тогда как анаэробные формы применяют другие акцепторы либо получают энергию в процессах брожения. Кислородная стратификация среды приводит к формированию различных микроразнообразий, в пределах которых поселяются сообщества с разной физиологией.

Устойчивость к кислороду определяется наличием ферментов, обезвреживающих его токсичные производные: супероксиддисмутазы, разрушающей супероксид-анион, и каталазы или пероксидазы, разлагающих перекись водорода. Характеристика групп микроорганизмов по отношению к кислороду приведена в таблице 4.

Таблица 4. Группы микроорганизмов по отношению к молекулярному кислороду

Группа	Отношение к кислороду	Ферменты защиты	Примеры

Облигатные аэробы	Нуждаются в кислороде как конечном акцепторе электронов	Супероксиддисмутаза, каталаза	<i>Pseudomonas</i> , <i>Micrococcus</i> , <i>Mycobacterium</i> , нитрифицирующие бактерии
Микроаэрофилы	Нуждаются в кислороде, но растут при его пониженном содержании (2–10 %)	Ферменты защиты малоактивны	<i>Campylobacter</i> , <i>Helicobacter</i> , <i>Azospirillum</i>
Факультативные анаэробы	Растут как в присутствии, так и в отсутствие кислорода, переключаясь между дыханием и брожением	Супероксиддисмутаза, каталаза	<i>Escherichia coli</i> , <i>Staphylococcus</i> , дрожжи <i>Saccharomyces</i>
Аэротолерантные анаэробы	Не используют кислород, но переносят его присутствие	Супероксиддисмутаза; каталазы нет	<i>Lactobacillus</i> , <i>Streptococcus</i>
Облигатные анаэробы	Кислород токсичен даже в низких концентрациях	Ферменты защиты отсутствуют или малоактивны	<i>Clostridium</i> , <i>Bacteroides</i> , метаногенные археи, сульфатредуцирующие бактерии

Реакция среды. Концентрация ионов водорода оказывает существенное влияние на активность ферментов, проницаемость мембран и транспорт метаболитов. Для большинства микроорганизмов оптимальна нейтральная или слабощелочная среда, однако существуют ацидофилы и алкалифилы. В природных условиях рН тесно связан с геохимическими особенностями местообитания и составом метаболических процессов.

Ацидофильные формы распространены в кислых почвах, торфяниках, шахтных водах и некоторых биотехнологических системах, а алкалифилы характерны для содовых озёр и щелочных почв. Поддержание внутриклеточного рН в допустимых пределах обеспечивается транспортными системами мембран, буферными соединениями и перестройкой метаболизма.

По отношению к реакции среды выделяют ацидофилов (оптимум рН ниже 5,5), нейтрофилов (рН 5,5–8,0) и алкалифилов (оптимум рН 8,5–11). Большинство бактерий – нейтрофилы, тогда как грибы, как правило, предпочитают слабокислую среду (рН 4–6). Крайние ацидофилы, например, архея *Picrophilus torridus*, растут при рН около 0,7, а хемолитотрофная бактерия *Acidithiobacillus ferrooxidans*, окисляющая железо и серу, – при рН 1,5–2,5.

Солёность, газовый состав и химические соединения. Солёность определяет осмотическое давление среды и доступность воды. Галофильные микроорганизмы обитают в морях, солёных озёрах, засоленных почвах и солеварнях, накапливая совместимые осмолиты или используя специальные ионные механизмы стабилизации белков и мембран. В свою очередь, газовый состав среды, включая концентрацию углекислого газа, также может быть лимитирующим фактором.

В зависимости от потребности в хлориде натрия различают слабых галофилов (1–6 % NaCl, большинство морских бактерий), умеренных галофилов (6–15 %) и экстремальных галофилов (15–30 %), к которым относятся галоархеи рода *Halobacterium*, окрашивающие солёные озёра и солеварни в красный цвет. От галофилов следует отличать галотолерантные микроорганизмы, которые не

нуждаются в соли, но переносят её высокие концентрации; так, *Staphylococcus aureus* растёт при 7,5–10 % NaCl, что используется при его выделении на желточно-солевом агаре.

Важную роль играют и разнообразные химические вещества природного и антропогенного происхождения: минеральные соли, тяжёлые металлы, детергенты, пестициды, углеводороды, фенолы и другие ксенобиотики. Для части микроорганизмов они токсичны, тогда как другие способны использовать их как источники энергии или углерода.

2.4. Биологические факторы

Жизнедеятельность микроорганизмов в естественных условиях осуществляется при тесных взаимодействиях как с высшими организмами (растения, животные, человек), так и друг с другом. Все эти факторы могут быть объединены общим понятием биологические факторы.

Высшие организмы оказывают воздействие на многие микробы различными механизмами. При взаимодействии с организмом человека или животного микробы испытывают влияние, прежде всего, иммунной системы организма, направленной, в первую очередь, против патогенных микроорганизмов. Такое действие осуществляют неспецифические факторы защиты, обладающие антимикробным действием (лизоцим, бета-лизины, пропердиновая система и др.); клетки, обладающие фагоцитарной активностью; специфические агенты – антитела.

Микроорганизмы находятся с высшими организмами в симбиотических взаимоотношениях. Под симбиозом в широком смысле понимают различные формы совместного существования разноименных организмов. Этот термин был предложен в 1879 г. А. Де Бари. Нередко под симбиозом понимают лишь сожительство организмов, из которого оба извлекают пользу. Выделяют различные формы симбиоза. При комменсализме один из участников симбиоза извлекает для себя пользу, не нанося вреда другому участнику. Примером может

служить нормальной микрофлора организма. При мутуализме продукты жизнедеятельности одного организма используются другим, как например, при симбиозе клубеньковых бактерий с бобовыми растениями. Паразитизм представляет собой форму симбиоза, при которой микроорганизм использует для своего существования высший организм, нанося ему вред. Эта форма симбиоза наблюдается у большинства патогенных микробов.

Паразитизм может быть факультативным, когда микроорганизм может существовать и самостоятельно, и облигатным, как это наблюдается у вирусов, риккетсий, хламидий.

При сожительстве микроорганизмов разных видов встречаются также различные формы этого взаимодействия. Синергизм наблюдается, когда у микробов, входящих в ассоциацию, происходит усиление жизнедеятельности, как например, у входящих в закваски молочнокислых бактерий и дрожжей. Метабиоз – форма симбиоза, когда один вид использует продукты жизнедеятельности другого вида, как бы продолжая начатые биохимические процессы. Так, аммонифицирующие бактерии вызывают превращения азотсодержащих соединений в аммиак, а нитрифицирующие бактерии окисляют аммиак до нитритов и нитратов. Сателлизм отмечается, когда один из сожителей стимулирует рост другого (дрожжи продуцируют витамины, аминокислоты, являющиеся ростовыми факторами для других бактерий). Антагонизм, или конкуренция, приводит к борьбе микробов за кислород, питательные вещества, в результате чего угнетается жизнедеятельность одного или обоих сожителей. Нередко антагонизм обусловлен образованием одним из микробов веществ, губительно действующих на другой микроб - антибиотиков, бактериоцинов.

Наконец, в природе существуют микроорганизмы, способные уничтожать другие микроорганизмы. Так, вирусы способны развиваться и приводить к гибели грибов, актиномицетов, бактерии, некоторые простейшие, спирохеты.

Многообразие взаимоотношений микроорганизмов удобно классифицировать по их влиянию на каждого из участников: положительному (+), отрицательному (–) или нейтральному (0) (табл. 5).

Таблица 5. Типы взаимодействий в микробных сообществах

Тип взаимодействия	Влияние на партнёров	Пример
Нейтрализм	0 / 0	Микроорганизмы, использующие разные субстраты и не влияющие друг на друга
Мутуализм	+ / +	Клубеньковые бактерии и бобовые растения; компоненты лишайника
Протокооперация (синергизм)	+ / +, необязательное	Молочнокислые бактерии и дрожжи в кефирных грибках
Комменсализм (в том числе метабиоз, сателлизм)	+ / 0	Аммонификаторы и нитрификаторы; рост гемофильных бактерий возле колоний стафилококка
Аменсализм (антагонизм)	0 / –	Подавление бактерий антибиотиками, продуцируемыми актиномицетами и грибами
Конкуренция	– / –	Борьба за источники углерода, азота, железа, кислород
Паразитизм и хищничество	+ / –	Бактериофаги и бактерии; <i>Bdellovibrio bacteriovorus</i> ; простейшие, поедающие бактерий

У инфузорий *Paramecium aurelia* были обнаружены своеобразные убийцы – так называемые «каппа-частицы», способные убивать клетки парамеций. Эти

частицы оказались бактериями, от которых можно избавиться обработкой антибиотиками. Более того, каппа-частицы оказывались пораженными фагами.

В 1962 г. были обнаружены бактерии *Bdellovibrio bacteriovorus*, способные паразитировать в других бактериях. Эти клетки имеют малые размеры и один жгутик. При встрече с бактерией – хозяином *Bdellovibrio* прикрепляется к ней жгутиком, проникает в клетку, где растёт до тех пор, пока не будут использованы питательные вещества хозяина. Клетка хозяина растворяется, а паразит освобождается и снова может поражать бактерии. Обычно *Bdellovibrio* поражает грамотрицательные бактерии – псевдомонады и энтеробактерии. Паразитизм *Bdellovibrio* можно рассматривать как приспособление к жизни в бедной питательными веществами среде.

2.5. Адаптация микроорганизмов к стрессу

В ответ на неблагоприятные воздействия микроорганизмы реализуют широкий спектр адаптивных реакций. Они могут изменять экспрессию генов, состав клеточной стенки и мембран, синтезировать защитные белки, переходить в покоящиеся формы, образовывать споры и биоплёнки. Эти реакции позволяют сохранять жизнеспособность даже при резких колебаниях параметров среды.

Экологическая пластичность микроорганизмов является одной из причин их широкого распространения в биосфере. Чем богаче адаптивный арсенал вида или сообщества, тем выше вероятность сохранения функциональной активности экосистемы при изменении внешних условий.

На молекулярном уровне адаптация обеспечивается специализированными системами стресс-ответа. При повышении температуры в клетках синтезируются белки теплового шока (шапероны), восстанавливающие правильную укладку повреждённых белков. Повреждение ДНК ультрафиолетом или химическими мутагенами индуцирует SOS-ответ – систему репарации, включающую более 40 генов. При голодании и переходе в стационарную фазу у грамотрицательных бактерий активируется альтернативная сигма-субъединица

РНК-полимеразы (RpoS), которая включает гены общей устойчивости к окислительному, осмотическому и кислотному стрессу.

Особыми формами переживания неблагоприятных условий являются эндоспоры бацилл и клостридий, сохраняющие жизнеспособность десятки и сотни лет, цисты азотобактера, экзоспоры и конидии актиномицетов и грибов. Многие неспорообразующие бактерии при стрессе переходят в жизнеспособное, но некультивируемое состояние: клетки сохраняют метаболическую активность, но перестают расти на питательных средах, что существенно затрудняет их обнаружение. Небольшая часть клеток в любой популяции представлена так называемыми персистерами — клетками в состоянии покоя, переживающими действие антибиотиков и дезинфектантов без приобретения генетической устойчивости.

2.6. Заключение по разделу

Факторы среды определяют численность, активность, распространение и структуру микробных сообществ. В разделе последовательно рассмотрены физические, химические и биологические факторы как основные регуляторы существования микроорганизмов. Понимание действия этих факторов необходимо как для интерпретации природных микробных процессов, так и для практического управления ими в медицине, сельском хозяйстве, биотехнологии и охране окружающей среды.

Контрольные вопросы к разделу:

1. Какие группы факторов среды влияют на микроорганизмы?
2. Как температура воздействует на клетки микроорганизмов?
3. Какие группы микроорганизмов выделяют по отношению к кислороду?
4. Каково значение рН и солености для распределения микробов?
5. Какие формы биотических взаимодействий характерны для микробных сообществ?
6. Какие механизмы обеспечивают устойчивость микроорганизмов к стрессу?
7. Почему действие факторов среды следует рассматривать комплексно?

Раздел 3. Экологическая география микроорганизмов

3.1. Общие закономерности распространения микроорганизмов

Микроорганизмы распространены повсеместно, однако их численность, разнообразие и функциональная активность существенно различаются в зависимости от климата, типа среды, содержания органического вещества, влажности, температуры, кислотности и множества других факторов. Даже внутри одного биотопа существуют микрозоны, резко различающиеся по физико-химическим характеристикам, что обуславливает мозаичность распределения микробных сообществ.

Современные исследования показывают, что географическое распределение микроорганизмов определяется не только возможностью расселения, но и локальным экологическим отбором, свойствами субстрата, историей экосистемы и воздействием экстремальных событий. В почвенных системах ответ микробиомов на засуху, затопление, замораживание и тепловой стресс носит предсказуемый характер и связан с типом нарушения и исходными свойствами среды.

3.2. Микроорганизмы водных экосистем

Водная среда представляет собой важнейшее место обитания микроорганизмов. Вода содержит растворённые органические и минеральные вещества, а численность и состав микрофлоры зависят от степени чистоты водоёма, температуры, pH, аэрации и других факторов. Микроорганизмы участвуют в минерализации органического вещества, самоочищении вод и формировании трофических связей.

В морских и пресноводных экосистемах микроорганизмы распределены неравномерно. Они концентрируются на взвешенных частицах, в поверхностных плёнках, в донных отложениях и в прибрежных зонах. Концентрация питательных веществ в воде зависит от степени чистоты водоема. В связи с этим находится численность и состав микрофлоры воды.

Питательные вещества, растворенные в воде, имеют тенденцию накапливаться на каких-либо плотных поверхностях – например, на трубах, находящихся в воде, в расщелинах и углублениях. Исходя из этого, микроорганизмы обычно располагаются вблизи этих мест. Больше всего микробов скапливается на дне, в придонной зоне, у берегов.

В воде водоемов, особенно закрытых, часто содержатся вещества, препятствующие развитию микробов, как например, сбросы промышленных предприятий. На содержание микроорганизмов воды оказывает существенное влияние наличие в воде других живых существ, в частности планктона. Организмы, входящие в его состав, способны уничтожать бактерии. В воде могут находиться также бактериофаги, антибиотические вещества, продуцируемые разными микроорганизмами.

В озёрах и прудах важное значение имеет стратификация водной толщи, формирование аэробных и анаэробных зон, сезонное перемешивание и цветение воды. В водной толще выделяют эпилимнион, металимнион (термоклин) и гиполимнион, различающиеся по температуре, содержанию кислорода и характеру микробных процессов. В анаэробных зонах усиливаются процессы брожения, сульфатредукции и метаногенеза, тогда как в аэробных слоях преобладают процессы окисления и фотосинтетическая активность.

Проточные водоёмы обычно характеризуются меньшей численностью микроорганизмов по сравнению с застойными системами, что связано с постоянным движением воды. Сточные воды, напротив, служат примером сильно загрязнённых водных систем с высокой микробной активностью. Ниже рассмотрены этапы биологической очистки сточных вод и роль активного ила, биофильтров и анаэробной переработки осадка.

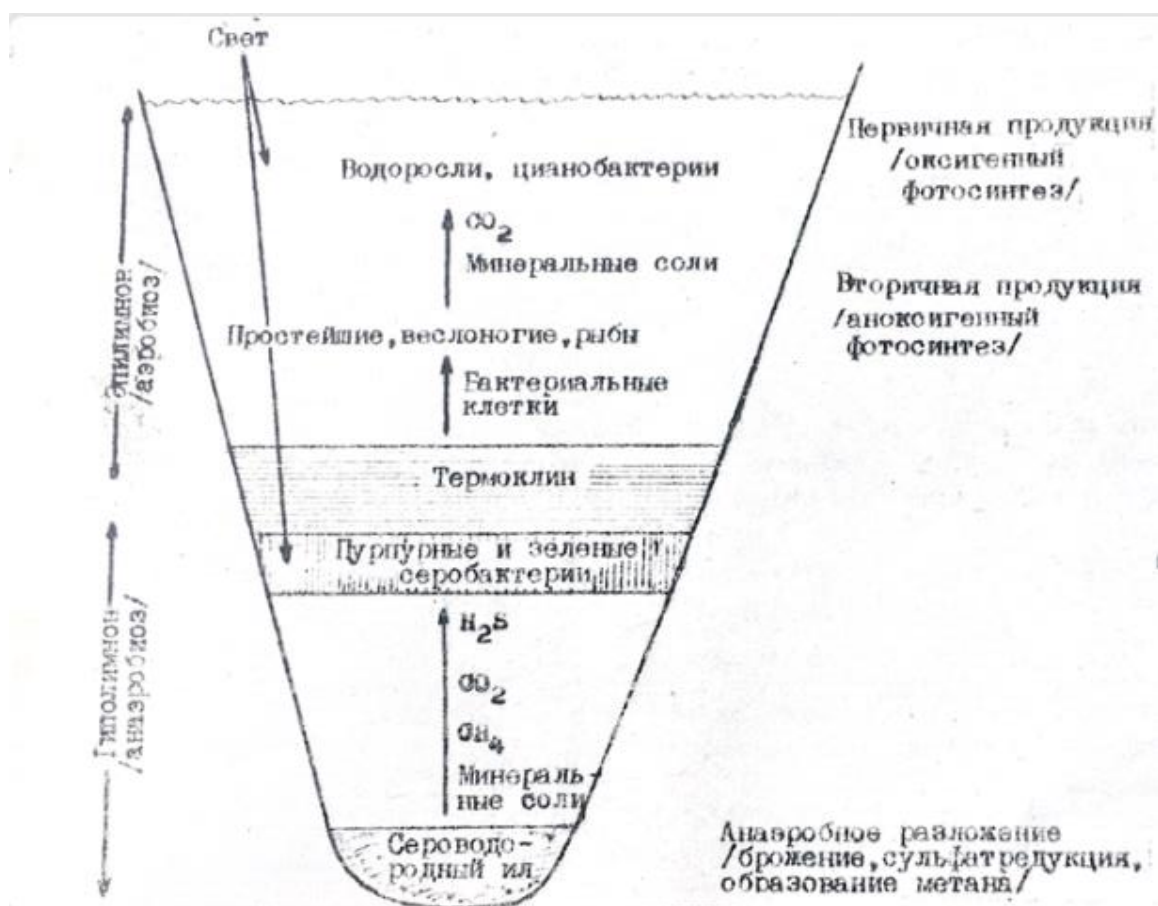


Рис. 1. Схематический вертикальный разрез озера – пример водной экосистемы (по Г. Шлегелю [10]).

Слоистость озерных вод связана с временем года. Так, весной холодная вода озера прогревается солнцем и поверхностный слой воды становится теплым – слой эпилимниона. Более глубоко располагается слой гиполимниона. Переходная зона, разделяющая слои, называется термоклином, или металимнионом. Растворенный в воде кислород в результате процессов аэробного распада расходуется, начиная с придонного слоя и в гиполимнионе создаются анаэробные условия (анаэробная зона). В то же время в эпилимнионе развиваются аэробные условия (аэробная зона) в результате контакта с кислородом воздуха и перемешивания с помощью ветра. Осенью эпилимнион охлаждается, и, если его температура становится ниже, чем температура гиполимниона, оба слоя перемешиваются. Глубинные слои, более богатые питательными веществами, поднимаются вверх, обогащаются кислородом и вносят в верхние слои воды питательные вещества. При попадании их на

поверхность воды может происходить массовое размножение цианобактерий и зеленых водорослей, так называемое «цветение воды».

Для слоев воды характерна своя микрофлора. Так, в анаэробной зоне обитают сульфатредуцирующие бактерии, метанобактерии, серобактерии, бактерии, вызывающие брожения. В аэробной зоне преобладают водоросли, цианобактерии, простейшие, различные аэробные и факультативно анаэробные бактерии (рис. 1).

Микрофлора озер и прудов периодически обновляется: с дождевой водой, пылью микроорганизмы заносятся в воду, поддержание их происходит за счет постоянных обитателей водоемов – растений и животных. В незагрязненных водоемах концентрация питательных веществ невысока и содержание микрофлоры также невысокое – несколько десятков клеток в 1 мл воды. В основном в таких водоемах обитают почвенные сапрофиты. На поверхности камней растут бактерии, напоминающие водоросли – каулобактерии, хламидобактерии.

Микрофлора водоемов может быстро меняться. При попадании в воду деревьев начинают интенсивно размножаться бактерии, расщепляющие клетчатку. Количество их быстро нарастает.

Проточные водоемы.

Проточными водоемами являются реки и ручьи. Вода таких водоемов, как правило, содержит мало микроорганизмов вследствие ее постоянного движения.

Это, в первую очередь, касается высокогорных водоемов, которые образуются за счет таяния снегов и имеют очень низкую температуру воды.

Состав микрофлоры и микрофауны воды может служить индикатором ее загрязнения. Так, наличие в воде дафний свидетельствует о чистоте воды, тогда как присутствие грибов – наоборот, о ее загрязнении. Микроскопические водоросли *Scenedesmus* высоко чувствительны к фенолу и метанолу и могут служить объектом для оценки уровня загрязнения воды.

Сточные воды.

Особое место среди водоемов принадлежит сточным водам, которые могут рассматриваться как особо загрязненные проточные водоемы. В сточных водах могут находиться представители различных микроорганизмов в зависимости от того, что сбрасывается в них – фекалии и бытовые отходы, навоз и стоки боен, промышленные отходы и т.д. Наряду с органическими веществами сточные воды содержат значительные количества минеральных солей, детергентов и других примесей.

Сточные воды подвергаются очистке, целью которой является освобождение их от твердых и жидких минеральных и органических веществ до попадания в реки и ручьи. Для минерализации органических веществ сточных вод используются микробиологические методы. Для оценки разложения микробами органических веществ используется понятие «биохимическое потребление кислорода» (БПК). Оно представляет собой количество кислорода, необходимое микроорганизмам для окисления органического материала в процессе дыхания; чаще всего определяют БПК₅ – потребление кислорода за 5 суток при 20 °С. «Химическое потребление кислорода» (ХПК) – это количество кислорода, необходимое для полного химического окисления органических веществ до CO₂ и H₂O. Очистка сточных вод производится различными технологиями, но основные этапы этого процесса постоянные:

1. удаление легко осаждаемых твердых частиц;
2. микробиологическое окисление растворенных органических веществ с использованием активного ила или биофильтров;
3. инкубация осадка в анаэробных условиях, где образуется метан и выпадает осадок.

Осадок обезвоживается и может использоваться в качестве удобрения либо сжигаться. Очищенная осветленная вода сбрасывается в реки либо используется для орошения полей или удобрения лесных почв.

В биологической очистке промышленных сточных вод большое значение придается специально селекционированным микроорганизмам – деструкторам. В настоящее время показано, что способность некоторых микроорганизмов разлагать химические вещества контролируется плазмидами. Такие плазмиды деструкции выявлены для ряда соединений, в первую очередь, ароматических.

Усиленно изучаются возможности деградации микроорганизмами различных чужеродных для организма химических соединений (ксенобиотиков). Например, бактерии *Brevundimonas diminuta* (прежнее название *Pseudomonas diminuta*) способны разлагать 3-хлорбензойную, 3,4-дихлорбензойную и 3,5-дихлорбензойную кислоты в концентрации 0,2 г/л, а также 3,4-дихлоранилин. *Pseudomonas fluorescens* кометаболизирует 4-хлорфенол (0,1 г/л за 12–15 ч). Бактерии рода *Rhodococcus* могут являться биодеструкторами нефти.

В последнее время в различных регионах мира происходят катастрофы, приводящие к загрязнению морской воды нефтью. Отсюда возникает серьезная проблема микробиологического разрушения углеводов путем активирования способности бактерий окислять углеводороды. Перспективным является симбиоз нефтеокисляющей микрофлоры и фототрофных организмов.

Микроорганизмы морей и океанов.

Мировой океан – крупнейшая на Земле среда обитания микроорганизмов. В 1 мл морской воды содержится в среднем 10^5 – 10^6 клеток бактерий и архей и примерно в 10 раз больше вирусных частиц. Фотосинтезирующие цианобактерии *Prochlorococcus* и *Synechococcus* обеспечивают значительную часть первичной продукции океана. Растворённое органическое вещество, выделяемое фитопланктоном, потребляется гетеротрофным бактериопланктоном, который, в свою очередь, поедается простейшими; этот путь возврата углерода в пищевые цепи получил название «микробной петли». Вирусы, лизируя до 20–40 % бактериальных клеток в сутки, ускоряют круговорот питательных веществ в океане.

Санитарно-микробиологическая оценка воды.

Прямое обнаружение возбудителей кишечных инфекций в воде затруднено, поэтому качество воды оценивают по санитарно-показательным микроорганизмам, постоянно обитающим в кишечнике человека и животных и выделяющимся во внешнюю среду в больших количествах. Основными показателями служат общее микробное число (ОМЧ) — количество колоний, вырастающих при посеве 1 мл воды на питательный агар при 37 °С за 24 ч, обобщённые колиформные бактерии (ОКБ), *Escherichia coli*, энтерококки, колифаги и споры сульфитредуцирующих клостридий. Наличие *E. coli* и энтерококков свидетельствует о свежем фекальном загрязнении, а обнаружение только спор клостридий — о давнем загрязнении. Нормативы для питьевой воды приведены в таблице 6.

Таблица 6. Микробиологические показатели безопасности питьевой воды централизованного водоснабжения (по СанПиН 1.2.3685-21 [14])

Показатель	Единицы измерения	Норматив
Общее микробное число (37 °С)	КОЕ в 1 мл	не более 50
Обобщённые колиформные бактерии	КОЕ в 100 мл	отсутствие
<i>Escherichia coli</i>	КОЕ в 100 мл	отсутствие
Энтерококки	КОЕ в 100 мл	отсутствие
Колифаги	БОЕ в 100 мл	отсутствие
Споры сульфитредуцирующих клостридий	КОЕ в 20 мл	отсутствие

3.3. Микроорганизмы воздуха

Воздух не является средой, благоприятной для развития микробов: в нем нет питательных веществ, действует солнечная радиация, содержание влаги резко колеблется в зависимости от погодных условий и т.д. Исходя из этого, в воздухе отсутствует постоянная микрофлора. Микроорганизмы попадают в воздух из почвы либо из верхних дыхательных путей людей и животных. В воздухе микроорганизмы быстро погибают, дождь быстро очищает воздух от

микробов. Поэтому в воздухе чаще находятся споры бактерий, грибов, актиномицетов как более устойчивые к высыханию.

Количество микробов в воздухе различно, в нижних слоях их больше. Так, на высоте 500 м над уровнем моря в 1 м³ воздуха обнаруживается около 2000 микробных клеток, на высоте 2000 м - всего несколько бактерий. В закрытых помещениях количество микробов в воздухе значительно большее - в 1 м³ обнаруживается несколько десятков тысяч бактерий.

Количество микробов в зонах зеленых насаждений значительно меньше, чем в городах, в зонах усиленного уличного движения – 10-30 тыс. клеток в 1 м³ против 50-60 тыс. клеток.

Содержание микробов в воздухе колеблется в зависимости от сезона. Зимой в воздухе содержится в 1,5-2 раза меньше микробов, чем в другие сезоны, так как основной источник микробов – почва – покрыт снегом.

Микроорганизмы в воздухе обычно фиксируются на частицах пыли, дыма, слюны, слизи, с которыми могут перемещаться в различных направлениях. На каждой частице пыли или дыма может адсорбироваться большое число микробных клеток. Отсюда, содержание микробов в воздухе будет тем больше, чем больше в нем содержится пыли. В 1 г пыли обнаруживается около 1 млн. микробных клеток. С частицами пыли, влаги микробы могут проникать в дыхательные пути людей. Обычно крупные частицы, диаметром более 5 мкм, задерживаются в верхних дыхательных путях и удаляются при чихании или со слезью. В легкие попадают частицы диаметром до 2 мкм.

Состав микрофлоры воздуха самый разнообразный – чаще всего это представители сапрофитной микрофлоры. Но в воздух могут попадать и патогенные микроорганизмы. Особенно опасны устойчивые к внешним воздействиям микробы. Например, микобактерии туберкулеза, которые из-за содержания в клетках воскообразных веществ хорошо переносят высушивание. Большую опасность могут представлять респираторные вирусы, попадающие в воздух из дыхательных путей больных, например, гриппом. Для оценки

санитарного состояния воздуха используют определение в нем общего количества микробов (микробного числа), а также санитарно-показательных микробов, которыми являются стафилококки и стрептококки.

Допустимые значения содержания микробов в воздухе представлены в таблице 7.

Для обеззараживания воздуха используют прежде всего вентиляцию помещений. В операционных, перевязочных, палатах новорожденных, других больничных помещениях, в лабораторных боксах и др. для обеззараживания воздуха используют облучение ультрафиолетовым излучением с помощью бактерицидных ламп БУВ-30, БУ-60, передвижных кварцевых ламп.

Иногда производят распыление химических веществ в парообразном состоянии, например, пропиленгликоля, триэтиленгликоля.

Таблица 7. Допустимые санитарно-бактериологические показатели для атмосферного воздуха и воздуха закрытых помещений (по Л.Б. Борисову [11])

Исследуемые пробы	Микробное число	Содержание бактерий в 1 м ³	
		α - и β гемолитические стрептококки	<i>Staphylococcus aureus</i>
Атмосферный воздух зеленой зоны (среднегодовые данные)	До 250	—	—
Воздух жилых вентилируемых помещений:			
зимой	До 4500	До 36	—
летом	До 1500	До 16	—
Воздух больничных палат:			
зимой	< 5000	< 36	< 52

летом	< 3500	< 16	< 24
Воздух операционных:			
до работы	До 500	—	< 4
после работы	До 1000	—	< 4

При определении микробного загрязнения воздуха важнейшим этапом является отбор проб воздуха. Он проводится седиментационным либо аспирационным методами.

Седиментационный метод, предложенный еще Р. Кохом, состоит в том, что микроорганизмы, находящиеся в воздухе, оседают на поверхность открытой чашки Петри с питательной средой. После соответствующей экспозиции чашки инкубируются и подсчитывается число выросших колоний. Метод позволяет ориентировочно определить содержание бактерий в 1 м³ воздуха, пользуясь коэффициентами В.Л. Омелянского (см. лабораторную работу 1 в приложении).

Аспирационные методы заключаются в пропускании определенного количества воздуха через адсорбент, которым могут служить вата, песок, питательный бульон, буферные растворы и т. п. Происходит осаждение микробных клеток на адсорбенте в результате инерционных, турбулентных, электростатических процессов. Количество этих клеток затем определяется при высевах на питательных средах. Используя различные питательные среды можно определить виды бактерий и рассчитать их количество в 1 м³ воздуха.

3.4. Микроорганизмы почвы

Почва является хорошей средой для обитания микробов. В ней всегда содержатся разнообразные органические и минеральные вещества, могущие быть источниками питания микроорганизмов, в почве постоянно имеется какое-то количество воды, и она непрерывно получает новые питательные вещества с

продуктами жизнедеятельности человека, животных и растений. Все это приводит к обилию микроорганизмов почвы. В почве встречаются как сапрофиты, так и патогенные микробы. Из последних лучше всего в почве могут сохраняться микробы, образующие споры (возбудители сибирской язвы, столбняка, ботулизма, анаэробной газовой инфекции).

Содержание микробов в почве велико – от 100–200 млн до 5–6 млрд клеток в 1 г. Количество микробов в почве можно определить прежде всего путем прямого подсчета. Используется также капиллярный метод Б.В. Перфильева (глубина капилляра – 30-40 мкм, ширина – поле зрения микроскопа), подсчет в электронном микроскопе. Таким путем можно определить общее число микробов в почве, независимо от того, живые они или мертвые. Качественный состав микроорганизмов почвы может быть определен при посевах различных количеств почвы на селективные питательные среды.

На долю микробов в почве приходится всего 0,1-1% органического вещества. Однако, роль почвенных микробов чрезвычайно велика, так как они обладают очень большой поверхностью соприкосновения с почвой (на 1 га пахотного слоя почвы приходится несколько сот га микробной поверхности). Микробы выделяют в окружающую среду ферменты, продукты жизнедеятельности, которые влияют на почву, изменяют ее состав.

В почве встречаются различные микроорганизмы: бактерии, грибы, актиномицеты, микроскопические водоросли, простейшие.

На количественный и качественный состав микробов почвы оказывают влияние различные факторы, в том числе и климатические условия. В целом численность микроорганизмов возрастает от северных подзолистых почв к чернозёмам и вновь снижается в почвах сухих степей и пустынь. В различных типах почв содержится разное количество микроорганизмов. Так, в черноземах обнаруживается 4–5 млрд микробных клеток в 1 г, тогда как в подзолистых почвах – 0,8–0,9 млрд в 1 г.

На содержание микроорганизмов в почве оказывает влияние температура – в почве в основном встречаются мезофильные микробы. Существенная роль в формировании микрофлоры почвы принадлежит влажности. В почве обнаруживаются две группы микробов: с высоким осмотическим давлением клеточного содержимого (200–250 атм – грибы и актиномицеты), способные развиваться в относительно сухой почве, и с более низким осмотическим давлением (30–50 атм – бактерии), которым требуется большая влажность. На микроорганизмы почвы влияет также воздух – почвенный воздух по своему составу несколько отличается содержанием повышенных количеств углекислого газа. Определенное влияние на микробов почвы оказывает ее кислотность. Важное значение в составе микрофлоры почвы принадлежит механическому составу почвы. В культивируемых почвах количество микроорганизмов значительно больше, чем в невозделываемых почвах.

На поверхности почвы микробов сравнительно немного, что можно объяснить действием солнечной радиации и высушиванием. Больше всего содержится микроорганизмов в верхних слоях почвы на глубине 20-30 см от поверхности. По данным посева на питательные среды, на такой глубине в 1 г почвы обнаруживается 600-700 тыс. микробных клеток, на глубине 50 см – 500 тыс., 100 см – 30-40 тыс., а на глубине 140 см – до 1000 клеток, тогда как на глубине 165 см обнаруживаются лишь единичные клетки. С изменением глубины меняется и состав микрофлоры: на большей глубине преобладают анаэробные микробы.

Микроорганизмы почвы играют важную роль в процессах почвообразования, в частности в образовании перегноя (гумуса), они активно участвуют в процессах расщепления остатков погибших животных и растений /гниение/, велика их роль в круговороте различных веществ в природе.

Исходя из функций почвенных микробов среди них можно выделить ряд физиологических групп, участвующих в конкретных процессах.

1. Гнилостные (аммонифицирующие) бактерии (*Bacillus*, *Clostridium*, *Proteus*, *Pseudomonas*) – разлагают белки до аммиака, сероводорода, углекислого газа, индола, скатола и других продуктов.
2. Нитрифицирующие бактерии – окисляют аммиак до нитритов (*Nitrosomonas*) и нитриты до нитратов (*Nitrobacter*, *Nitrospira*).
3. Денитрифицирующие бактерии (*Pseudomonas*, *Paracoccus*, *Bacillus*) – в анаэробных условиях восстанавливают нитраты через нитриты и оксиды азота до молекулярного азота, который уходит в атмосферу.
4. Азотфиксирующие бактерии – свободноживущие (*Azotobacter*, *Clostridium pasteurianum*) и симбиотические (*Rhizobium* и др.) – усваивают атмосферный азот, переводя его в аммиак.
5. Целлюлозоразрушающие микроорганизмы (миксобактерии, *Cytophaga*, *Clostridium*, грибы, актиномицеты) – разлагают клетчатку растительных остатков.
6. Маслянокислые бактерии (*Clostridium butyricum* и др.) – сбраживают углеводы с образованием масляной кислоты, углекислого газа и водорода.

На примере плодородной почвы можно проследить за развитием и изменением микробных биоценозов. В результате усиленного развития гетеротрофных микробов (бацилл, энтеробактерий, псевдомонад), обладающих высокой ферментативной активностью, реакция среды меняется в кислую сторону. Это приводит к интенсивному размножению молочнокислых бактерий, плесневых грибов. В результате их развития происходит усвоение кислых продуктов, и реакция среды переходит в нейтральную или слабощелочную. Происходит обеднение почвы соединениями азота, фосфора, кальция, в результате чего снижается количество вегетативных форм и увеличивается число спор. Происходит смена биоценоза, в котором преобладают грибы, актиномицеты, микобактерии. Это может быть нарушено своевременным внесением в почву соответствующих минеральных и органических удобрений.

Ризосфера.

Особой экологической зоной почвы является ризосфера – слой почвы толщиной в несколько миллиметров, непосредственно прилегающий к корням растений, а также поверхность корня – ризоплана. Корни выделяют в почву сахара, аминокислоты, органические кислоты, витамины (корневые экссудаты), на долю которых приходится до 10–20 % продуктов фотосинтеза растения. Поэтому численность микроорганизмов в ризосфере в десятки и сотни раз выше, чем в остальной почве; отношение численности микробов в ризосфере к их численности в почве вне корней (R/S) называют ризосферным эффектом.

Ризосферные бактерии выполняют для растений важные функции: фиксируют азот, переводят труднорастворимые фосфаты в доступную форму, синтезируют фитогормоны (ауксины, гиббереллины), подавляют фитопатогенные грибы и бактерии за счёт антибиотиков и сидерофоров. Микроорганизмы, стимулирующие рост растений, – *Azospirillum*, *Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus subtilis*, *Bacillus megaterium* — используют для создания биоудобрений и биологических средств защиты растений. Значительная часть наземных растений вступает также в симбиоз с грибами, образуя микоризу, улучшающую минеральное питание растения [12].

Существенно меняется микробиота почв под влиянием урбанизации. Городские почвы отличаются уплотнением, подщелачиванием, загрязнением тяжёлыми металлами и нефтепродуктами; в их бактериальных сообществах возрастает доля актиномицетов и устойчивых к загрязнению форм, а также условно-патогенных бактерий [5].

Почва может быть важным источником распространения патогенных и условно-патогенных микробов. Эти микробы попадают в почву с выделениями людей и животных. Сохраняясь в почве, они могут служить источником заражения домашних животных, питьевой воды, людей. В почве микроорганизмы могут сохраняться достаточно долго, что зависит от вида

микробов. Исходя из этого, по наличию в почве тех или иных представителей можно судить о давности загрязнения почвы фекалиями (табл. 8).

Таблица 8. Характеристика загрязнения почвы и воды по результатам комплексного определения санитарно-показательных бактерий

(по Л.Б. Борисову [11])

Тип загрязнения	Санитарно-показательные бактерии			
	<i>E. coli</i> , <i>Citrobacter</i> , <i>Enterobacter</i>	<i>Enterococcus faecalis</i>	<i>Clostridium perfringens</i>	Термофильные микробы
Свежее фекальное загрязнение	+	+	+	Δ
Давнее фекальное загрязнение	-	-	±	Δ

Обозначения:

+ присутствие бактерий; - отсутствие бактерий;

± непостоянное присутствие бактерий;

Δ отсутствие бактерий или обнаружение их в незначительном количестве.

Так как прямое определение в почве патогенных микроорганизмов связано с известными трудностями, для оценки загрязнения используют обнаружение санитарно-показательных микробов, которыми являются прежде всего *E. coli*, *Enterococcus faecalis* и *Clostridium perfringens*.

3.5. Нормальная микрофлора организма человека и животных

В организме человека и животного присутствуют самые разнообразные микробы. В одних частях организма в норме их нет вовсе (кровь, внутренние органы), в других имеется огромное количество, например, в толстом кишечнике. При этом для каждой области тела характерна определенная микрофлора. Таким образом, органы, системы, участки тела человека и

животного могут рассматриваться как биотопы, для которых характерны соответствующие биоценозы. Совокупность всех этих микробиоценозов и составляет нормальную микрофлору организма, или эумикробиоз. Нормальная микрофлора организма сформировалась в процессе эволюции взаимоотношений микроба и макроорганизма и носит в основном симбиотический характер – комменсализм.

Внутриутробное развитие плода происходит обычно в стерильных условиях и до начала родов плод лишен микроорганизмов. При прохождении через родовые пути поверхность плода начинает заселяться микрофлорой, присутствующей в этих путях. Микрофлора воздуха проникает в рот и дыхательные пути при первом вдохе и крике ребенка. С первым заглатыванием содержимого рта микробы заносятся в желудочно-кишечный тракт. Попавшие в организм микробы либо погибают, либо приживаются в нем. Сапрофитные микроорганизмы не способны проникать в ткани и органы из-за отсутствия у них соответствующих механизмов (факторов патогенности) и благодаря защитным реакциям организма. На протяжении жизни микрофлора организма может меняться, она может ухудшаться при заболеваниях и улучшаться при выздоровлении.

Качественный и количественный состав нормальной микрофлоры зависит от многих обстоятельств – условий существования, возраста, пола, характера питания, быта, сезонности и т.д.

В состав нормальной микрофлоры входят различные сапрофитные или условно-патогенные микроорганизмы: кокковые, палочковидные, спирохеты и т.д. Следует отметить, что к нормальной микрофлоре организма не могут относиться патогенные микробы.

Микрофлора организма может быть постоянной, специфической для данного биотопа – аутохтонной. Аллохтонная микрофлора включает виды, происходящие из других биотопов. Наконец, микрофлора организма может быть

временной, транзиторной. Это заносная микрофлора, попадающая в организм из окружающей среды.

Нормальная микрофлора организма имеет двойное значение. Положительная сторона ее деятельности состоит в том, что она обладает антагонистическими свойствами в отношении ряда патогенных, а также гнилостных микробов. Так, кишечная палочка действует антагонистически на возбудителей дизентерии, тифопаратифозные микробы, стафилококки, стрептококки и другие бактерии. Одним из механизмов такого действия является выработка некоторыми штаммами кишечной палочки бактериоцинов. Таким действием обладает, в частности, штамм М-17, из которого готовится колибактерин. Существенное значение для организма имеет витаминообразующая функция представителей нормальной микрофлоры, синтезирующих витамины В1, В2, В6, В12, пантотеновую, никотиновую кислоту, витамин К и др. Большую роль играет также ферментативная функция нормальной микрофлоры, способствующая расщеплению остатков пищи. Немаловажное значение имеют и иммунизирующие свойства нормальной микрофлоры.

Вместе с тем, может наблюдаться и вредное действие нормальной микрофлоры. Оно может состоять в том, что при определенных условиях эта микрофлора может быть источником эндогенной инфекции, вызывать заболевания, а также продуцировать некоторые вещества, способствующие внедрению патогенных микробов.

В ряде случаев в организме наблюдаются нарушения в количественных и качественных соотношениях между членами микробиоценоза какого-либо биотопа организма. Такое состояние получило название дисбактериоза. При дисбактериозе происходит подавление антагонистической функции нормальной микрофлоры организма, в результате чего усиленно размножаются условно-патогенные бактерии, гнилостные микробы, дрожжеподобные грибы из рода *Candida* и др. Это может привести к возникновению патологических процессов.

Состав и численность нормальной микрофлоры существенно различаются в разных биотопах организма человека (табл. 9). Наиболее густо заселён толстый кишечник, где обитает несколько сотен видов микроорганизмов, а их суммарная масса у взрослого человека достигает 1–2 кг. Совокупность генов кишечной микробиоты (микробиом) в десятки раз превышает число генов человека, что позволяет рассматривать микробиоту как своеобразный «дополнительный орган», участвующий в пищеварении, синтезе витаминов, формировании иммунитета и защите от патогенов.

Таблица 9. Нормальная микрофлора основных биотопов организма человека

Биотоп	Численность микроорганизмов	Преобладающие представители
Кожа	10^3 – 10^4 на 1 см ² , на влажных участках до 10^6	<i>Staphylococcus epidermidis</i> , <i>Cutibacterium acnes</i> , коринебактерии, дрожжи <i>Malassezia</i>
Полость рта	10^8 – 10^9 в 1 мл слюны	Стрептококки (<i>Streptococcus mutans</i> , <i>S. salivarius</i>), вейллонеллы, актиномицеты, фузобактерии
Верхние дыхательные пути	Высокая в носоглотке; бронхи и альвеолы в норме практически стерильны	Стафилококки, стрептококки, нейссерии, коринебактерии
Желудок	Менее 10^3 в 1 мл содержимого	Лактобациллы, стрептококки, <i>Helicobacter pylori</i> (у части людей)
Тонкая кишка	10^4 – 10^8 в 1 г содержимого (нарастает к подвздошной кишке)	Лактобациллы, энтерококки, бифидобактерии, энтеробактерии

Толстая кишка	10^{11} – 10^{12} в 1 г содержимого	Бактероиды, бифидобактерии, клостридии, эубактерии; кишечная палочка — менее 1 %
Влагалище	10^7 – 10^9 в 1 мл отделяемого	Лактобациллы (палочки Дёдерлейна), поддерживающие кислую среду (рН 3,8–4,5)

3.6. Микроорганизмы пищевых продуктов

Пищевые продукты представляют собой благоприятную среду для развития разнообразных микроорганизмов, в том числе патогенных, которые являются нередко причиной заболеваний людей и животных. Многие микробы-сапрофиты, развиваясь в пищевых продуктах, вызывают их порчу.

С экологической точки зрения пищевые продукты являются искусственными субстратами, на которых реализуются процессы брожения, гниения, окисления и конкуренции между микробами. Одни микроорганизмы используются человеком в технологии ферментированных продуктов, другие вызывают порчу сырья и готовой продукции, третьи представляют эпидемиологическую опасность. Поэтому микробиология пищевых систем тесно связана с экологией микроорганизмов.

Многие пищевые продукты имеют свою специфическую микрофлору. Так, молочнокислые продукты содержат возбудителей этих процессов — молочнокислые бактерии, стрептококки, дрожжи и т.д. В сыром молоке вначале развивается молочнокислый стрептококк (*Lactococcus lactis*), а по мере нарастания кислотности его вытесняют более кислотоустойчивые молочнокислые палочки (лактобациллы). Пастеризация предохраняет молоко от патогенных микробов.

При забое здоровых животных глубокие слои мяса практически не содержат микроорганизмов, однако при забое ослабленных и больных животных может происходить инфицирование мяса за счет проникновения бактерий из

кишечника в кровь (прижизненное инфицирование). При нарушении санитарных правил при забое и хранении мяса может происходить посмертное инфицирование его.

Порча пищевых продуктов имеет разный характер в зависимости от их состава. В белковых продуктах (мясе, рыбе, яйцах) преобладает гниение, вызываемое псевдомонадами, протеем, бациллами и клостридиями; в продуктах, богатых углеводами (фруктах, соках, хлебе), – брожение и плесневение под действием дрожжей, молочнокислых бактерий и микроскопических грибов. Продукты с низкой активностью воды (сухофрукты, крупы, мука) портятся главным образом под действием ксерофильных плесневых грибов, часть которых (*Aspergillus flavus*, *Penicillium*, *Fusarium*) образует опасные микотоксины.

Для предотвращения порчи используют факторы, неблагоприятные для микроорганизмов: высокие (пастеризация, стерилизация) и низкие (охлаждение, замораживание) температуры, снижение активности воды (сушка, посол, засахаривание), подкисление (маринование, квашение), консерванты, вакуумную упаковку и модифицированную газовую среду. Сочетание нескольких таких факторов, каждый из которых по отдельности недостаточен для подавления микрофлоры, называют «барьерной технологией».

Микробиологическую безопасность пищевых продуктов оценивают в соответствии с Техническим регламентом Таможенного союза ТР ТС 021/2011 «О безопасности пищевой продукции» по следующим группам показателей: количество мезофильных аэробных и факультативно-анаэробных микроорганизмов (КМАФАнМ), бактерии группы кишечных палочек (БГКП, колиформы), *Staphylococcus aureus*, патогенные микроорганизмы, в том числе сальмонеллы и *Listeria monocytogenes*, а также дрожжи и плесневые грибы.

3.7. Экстремальные и антропогенно изменённые экосистемы

Особое место в экологической географии микроорганизмов занимают экстремальные и техногенно нарушенные местообитания. К ним относятся горячие источники, солёные озёра, кислые шахтные воды, нефтезагрязнённые почвы, отвалы, хвостохранилища, полигоны отходов и зоны промышленного загрязнения.

В подобных системах формируются специализированные сообщества, устойчивые к повышенным концентрациям токсикантов, солей, экстремальным значениям pH и температуры. Изучение таких сообществ имеет не только теоретическое, но и практическое значение, поскольку именно они являются источником штаммов-деструкторов, биосорбентов, продуцентов устойчивых ферментов и других полезных объектов для биотехнологии и экологической инженерии.

Микроорганизмы, не только выдерживающие, но и нуждающиеся для роста в экстремальных значениях факторов среды, называют экстремофилами. Многие из них относятся к археям [13]. Характеристика основных групп экстремофилов приведена в таблице 10.

Таблица 10. Основные группы экстремофильных микроорганизмов

Группа	Экстремальный фактор	Местообитания	Примеры
Гипертермофилы	Температура выше 80 °C (до 113–122 °C)	Гидротермальные источники, «чёрные курильщики»	<i>Pyrolobus fumarii</i> , <i>Methanopyrus kandleri</i> , <i>Thermococcus</i>
Психрофилы	Температура ниже 15 °C, рост при	Полярные моря, морской лёд, вечная мерзлота	<i>Psychrobacter</i> , <i>Colwellia psychrerythraea</i>

	минусовых температурах		
Ацидофилы	pH ниже 3	Кислые шахтные воды, сольфатары	<i>Acidithiobacillus ferrooxidans, Picrophilus torridus</i>
Алкалифилы	pH 9–11	Содовые озёра, щелочные почвы	<i>Natronomonas pharaonis, алкалифильные бациллы</i>
Экстремальные галофилы	NaCl 15–30 %	Солёные озёра, солеварни	<i>Halobacterium salinarum, Haloferax</i>
Пьезофилы (барофилы)	Давление выше 40–50 МПа	Глубоководные впадины	<i>Shewanella benthica, Moritella yayanosii</i>
Радиорезистент ные	Ионизирующее излучение в дозах свыше 5 кГр	Сухие почвы, облучённые материалы	<i>Deinococcus radiodurans</i>

Ферменты экстремофилов (экстремозимы) широко применяют в биотехнологии. Классическим примером служит термостабильная ДНК-полимераза бактерии *Thermus aquaticus* (Taq-полимераза), сделавшая возможной полимеразную цепную реакцию. Щелочные протеазы и липазы алкалифилов входят в состав моющих средств, а холодоактивные ферменты психрофилов используют в пищевой промышленности.

3.8. Заключение по разделу

Распределение микроорганизмов в биосфере определяется сочетанием географических, физико-химических и биологических факторов. В разделе рассмотрена микробиота воды, воздуха, почвы, организма человека, пищевых продуктов и экстремальных местообитаний. Понимание специфики этих сред необходимо для оценки экологического состояния экосистем, санитарного мониторинга и разработки прикладных биотехнологий.

Контрольные вопросы к разделу:

1. Какие факторы определяют географию микроорганизмов?
2. Каковы особенности микробиоты водных экосистем?
3. Почему воздух рассматривается преимущественно как среда переноса микроорганизмов?
4. Какие функции выполняют микроорганизмы почвы?
5. Какие свойства характерны для нормальной микрофлоры человека?
6. Почему пищевые продукты можно рассматривать как особые микробные экосистемы?
7. Каково значение изучения экстремальных местообитаний?

Раздел 4. Глобальная экологическая функция микроорганизмов

4.1. Микроорганизмы как движущая сила биогеохимических циклов

Одной из важнейших глобальных функций микроорганизмов является участие в биогеохимических циклах элементов. Микроорганизмы вместе с растениями и животными обеспечивают непрерывные превращения химических веществ в природе. Благодаря многообразию типов метаболизма именно микроорганизмы способны катализировать широкий спектр окислительно-восстановительных реакций.

Микробы связывают атмосферный азот, минерализуют органическое вещество, окисляют и восстанавливают соединения серы, железа, марганца, углерода и других элементов. Они действуют во всех основных средах биосферы и часто определяют направление и скорость превращений веществ в тех участках экосистем, где высшие организмы не могут выполнять аналогичные функции.

4.2. Круговорот азота

Азот является жизненно важным элементом, входящим в состав аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и других биомолекул. Мировое потребление азота непрерывно растет. В круговороте его принимает участие ежегодно 10^8 – 10^9 т азота. Запасы азота в природе достаточно велики. Воздух содержит в своем составе 78,08 % азота (по объёму). Однако, в свободном, или молекулярном состоянии азот не может усваиваться ни растениями, ни животными, которые требуют этот элемент в связанном состоянии. Цикл превращений азота состоит из 3 процессов:

1. фиксации азота
2. окисления соединений азота и
3. восстановления соединений азота.

Биологическая фиксация азота осуществляется микроорганизмами, синтезирующими нитрогеназу – ферментный комплекс, восстанавливающий

молекулярный азот до аммиака с затратой 16 молекул АТФ на одну молекулу N_2 . Нитрогеназа чувствительна к кислороду, поэтому у азотфиксаторов имеются механизмы её защиты: интенсивное дыхание у *Azotobacter*, гетероцисты у нитчатых цианобактерий, леггемоглобин в клубеньках бобовых. К таким микроорганизмам относятся симбиотические клубеньковые бактерии рода *Rhizobium*, свободноживущие формы родов *Azotobacter*, *Azospirillum*, цианобактерии и некоторые другие микроорганизмы. Симбиотическая фиксация особенно важна для бобовых растений, поскольку обогащает почву соединениями азота и повышает её плодородие.

Следующим этапом является аммонификация органических соединений азота с образованием аммиака. Затем происходит нитрификация – аэробное окисление аммиака до нитритов и нитратов. Участвуют в этих процессах бактерии родов *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*, *Nitrosolobus* (первая фаза — окисление аммиака до нитритов) и *Nitrobacter*, *Nitrospira* (вторая фаза — окисление нитритов до нитратов).

В анаэробных условиях осуществляется денитрификация – восстановление нитратов и нитритов до газообразных форм азота. Это важный процесс, поддерживающий баланс азота в биосфере, но при избыточной интенсивности он может приводить к потерям доступного для растений азота из почвы. Денитрификация происходит при участии денитрифицирующих бактерий, которыми являются многие представители рода *Pseudomonas*. Денитрификация имеет важное значение в поддержании постоянной концентрации азота в воздухе. Способностью восстанавливать нитраты до нитритов обладают многие бактерии семейства *Enterobacteriaceae*.

В конце XX века был открыт ещё один процесс азотного цикла – анаэробное окисление аммония нитритом до молекулярного азота (анаммокс), осуществляемое бактериями порядка *Brocadiales*. По современным оценкам, на анаммокс приходится значительная доля потерь азота в Мировом океане, а сам процесс используется в технологиях удаления азота из сточных вод.

Обнаружены также бактерии рода *Nitrospira*, способные в одиночку окислять аммиак до нитрата (полная нитрификация, комаммокс).



Рис. 2. Схема круговорота азота в природе

4.3. Круговорот углерода

Круговорот углерода обеспечивает связь между фотосинтетическим связыванием углекислого газа и его возвратом в атмосферу в результате дыхания, разложения органического вещества и брожений. Значительная часть углекислого газа возвращается в окружающую среду при минерализации растительных и животных остатков, осуществляемой микроорганизмами.

Гетеротрофные микроорганизмы разрушают сложные органические соединения до более простых, а затем до CO_2 и H_2O в аэробных условиях либо до органических кислот, спиртов, водорода, метана и углекислого газа в анаэробных условиях. Метаногены, метанотрофы, целлюлозоразлагающие, лигнинолитические и другие функциональные группы играют особую роль в глобальном углеродном цикле. От их активности зависят скорость разложения

органического вещества, накопление гумуса, эмиссия парниковых газов и устойчивость экосистем к климатическим изменениям (рис. 3).

Особое место в цикле углерода занимает метан. В анаэробных условиях – в болотах, на рисовых полях, в донных отложениях, рубце жвачных животных – сообщество микроорганизмов последовательно разлагает органическое вещество: гидролитические и бродильные бактерии образуют органические кислоты, спирты, водород и углекислый газ, ацетогенные бактерии превращают их в ацетат, а метаногенные археи (*Methanobacterium*, *Methanosarcina*) образуют из ацетата, водорода и CO₂ метан. Значительная часть метана, поднимающегося к поверхности, окисляется метанотрофными бактериями (*Methylococcus*, *Methylocystis*) и не попадает в атмосферу. Поскольку метан – парниковый газ, более активный, чем CO₂, баланс процессов метаногенеза и метанотрофии имеет большое значение для климата планеты.

Наиболее устойчивые к разложению компоненты растительных остатков – целлюлоза и особенно лигнин. Целлюлозу в аэробных условиях разрушают миксобактерии, цитофаги, актиномицеты и грибы, в анаэробных – клостридии; лигнин эффективно разлагают лишь базидиальные грибы белой гнили. Продукты неполного разложения этих веществ участвуют в образовании гумуса.

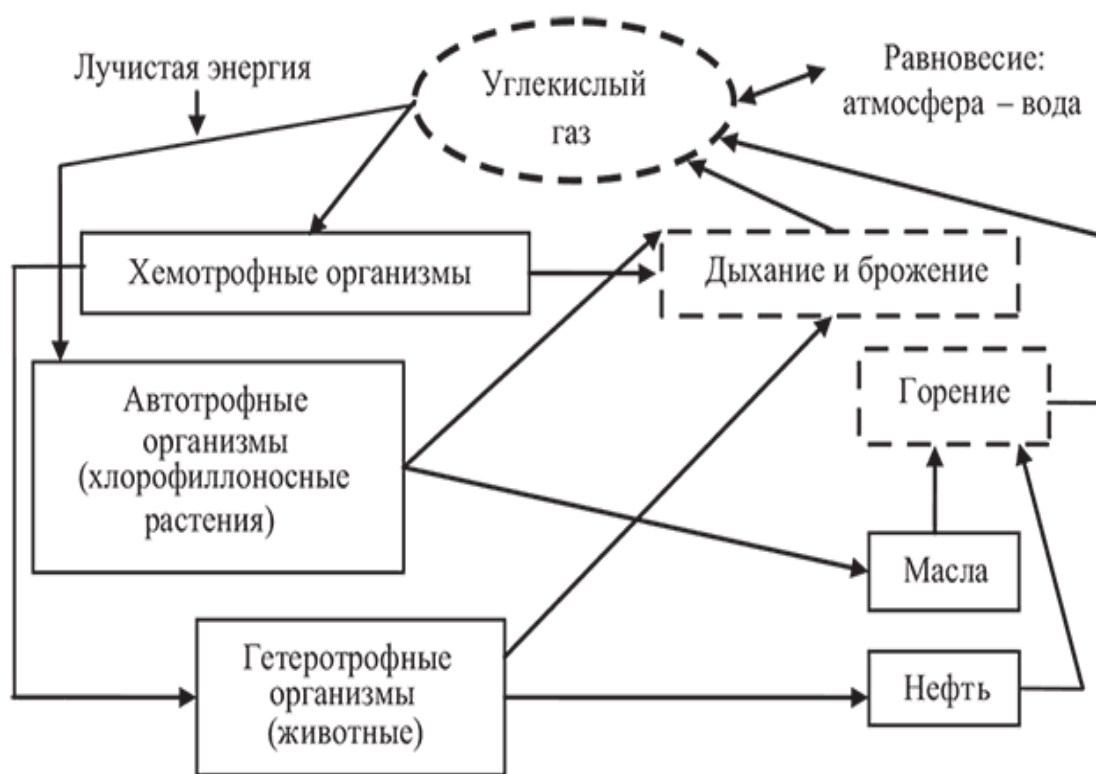


Рис. 3. Схема круговорота углерода в природе

4.4. Круговорот серы

Сера входит в состав серосодержащих аминокислот, коферментов и ряда других биомолекул. Сера накапливается в почве, куда она попадает с минеральными удобрениями в виде элементарной серы или сульфатов, а также при гибели растений и животных. Часть ее уходит с урожаем, часть вымывается. Эти потери восполняются за счёт круговорота серы.

Окисление восстановленных соединений серы до сульфатов осуществляют бесцветные серобактерии (*Beggiatoa*, *Thiothrix*, *Thiobacillus*) и фототрофные пурпурные и зелёные серобактерии. У пурпурных серобактерий (род *Chromatium*) и у *Beggiatoa* сера откладывается внутри клеток, у зелёных серобактерий (род *Chlorobium*) – вне клеток. Восстановление сульфатов до сероводорода связано с деятельностью сульфатредуцирующих бактерий, среди которых выделяется род *Desulfovibrio*. Сероводород образуется также при

разложении серосодержащих аминокислот гнилостными бактериями (десульфуризация).

Серный цикл имеет большое значение для водных и почвенных экосистем, особенно в анаэробных зонах, донных отложениях, болотах, морских лиманах и загрязнённых сульфатами биотопах (рис.4). Нарушения этих процессов могут приводить к накоплению токсичных восстановленных соединений серы и изменению редокс-потенциала среды.

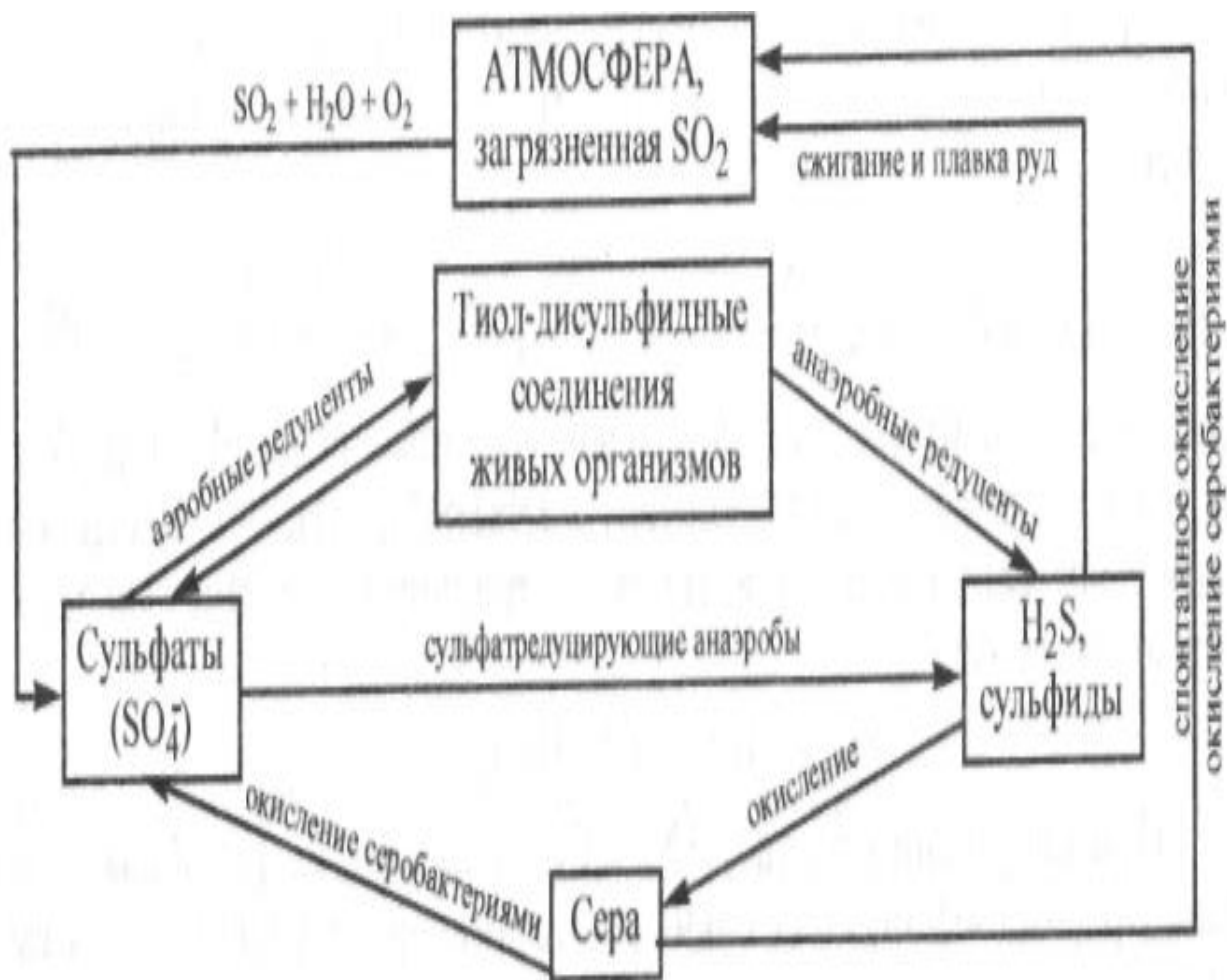


Рис. 4. Схема круговорота серы в природе

4.5. Круговороты фосфора, железа и других элементов

Круговороты фосфора и железа также имеют существенное микробиологическое измерение. Микроорганизмы участвуют в мобилизации и

минерализации органических фосфатов, растворении труднорастворимых минеральных соединений фосфора, а также в окислении и восстановлении железа и марганца.

Фосфатмобилизующие бактерии и грибы повышают доступность фосфора для растений, а железобактерии и железоредуцирующие микроорганизмы влияют на миграцию железа, формирование осадков и сорбцию других элементов. В инженерных и природоохранных системах эти процессы учитываются при рекультивации почв, очистке вод и управлении биогеохимическим состоянием среды.

Фосфор, в отличие от азота и углерода, не имеет значимой газообразной фазы, поэтому его круговорот незамкнут: значительная часть фосфора выносится в океан и накапливается в донных осадках. В почве до 50–70 % фосфора находится в составе органических соединений (фитатов, нуклеиновых кислот, фосфолипидов), которые минерализуются микроорганизмами с помощью фосфатаз. Минеральные фосфаты кальция, железа и алюминия растворяются под действием органических кислот, выделяемых бактериями родов *Bacillus*, *Pseudomonas* и грибами *Aspergillus*, *Penicillium*; на основе таких микроорганизмов созданы фосфатмобилизующие биоудобрения.

Железобактерии (*Gallionella*, *Leptothrix*, *Acidithiobacillus ferrooxidans*) окисляют двухвалентное железо до трёхвалентного, участвуя в образовании болотных и озёрных железных руд. В анаэробных условиях железоредуцирующие бактерии (*Geobacter*, *Shewanella*) используют оксиды трёхвалентного железа в качестве акцептора электронов. Сходные превращения претерпевает марганец. Для поглощения малорастворимого железа многие микроорганизмы выделяют сидерофоры – низкомолекулярные хелатирующие соединения.

4.6. Прикладное значение микробных процессов

Глобальные экологические функции микроорганизмов лежат в основе многих прикладных технологий. Микробные процессы связаны с очисткой сточных вод, разрушением органических загрязнителей и биodeградацией синтетических соединений. Эти направления входят в область биоремедиации, экологической биотехнологии и инженерной микробиологии.

Микроорганизмы используются для очистки сточных вод, переработки осадков, компостирования, деградации нефти и нефтепродуктов, биовыщелачивания металлов, восстановления загрязнённых почв, производства биогаза и биоудобрений. Эффективность этих процессов определяется подбором устойчивых и функционально активных сообществ, адаптированных к конкретным условиям среды.

Биоремедиация загрязнённых почв и вод может осуществляться двумя способами: стимуляцией аборигенной микрофлоры путём внесения биогенных элементов, аэрации и регулирования влажности (биостимуляция) или внесением активных штаммов-деструкторов (биоаугментация). Для очистки почв от нефти применяют биопрепараты на основе бактерий родов *Rhodococcus*, *Pseudomonas*, *Acinetobacter*, иммобилизованных на сорбентах.

В сельском хозяйстве широко используют микробные препараты: азотфиксирующие (на основе клубеньковых бактерий и *Azospirillum*), фосфатмобилизующие, ростстимулирующие и биологические средства защиты растений на основе *Bacillus thuringiensis*, *Bacillus subtilis*, *Trichoderma*. Их применение позволяет снизить дозы минеральных удобрений и пестицидов и повысить плодородие почв. Анаэробное сбраживание навоза и органических отходов в метантенках даёт биогаз, состоящий на 50–70 % из метана, и обеззараженное органическое удобрение.

4.7. Антропогенное воздействие и устойчивость микробных экосистем

Хозяйственная деятельность человека существенно трансформирует естественные микробные процессы. Промышленность, сельское хозяйство, сжигание топлива и загрязнение среды оказывают большое влияние на круговороты веществ. Антропогенное давление может изменять структуру микробных сообществ, интенсивность редокс-процессов, темпы разложения органического вещества и баланс парниковых газов.

В то же время микробные сообщества обладают высокой восстановительной способностью и часто первыми реагируют на изменение условий среды. Это делает микроорганизмы удобными биоиндикаторами экологического состояния экосистем и перспективными объектами для управляемой рекультивации нарушенных территорий.

4.8. Заключение по разделу

Микроорганизмы играют ключевую роль в поддержании биогеохимического равновесия биосферы. Они участвуют в круговоротах азота, углерода, серы, фосфора, железа и других элементов и составляют основу глобальной экологической функции микробного мира. Осмысление этих процессов необходимо для понимания устойчивости экосистем и разработки научно обоснованных подходов к решению экологических проблем современности.

Контрольные вопросы к разделу:

1. Какие этапы включает круговорот азота и какие микроорганизмы в них участвуют?
2. Как устроена нитрогеназа и каким образом азотфиксаторы защищают её от кислорода?
3. Что такое анаммокс и каково его значение?
4. Какие группы микроорганизмов участвуют в образовании и окислении метана?
5. Чем различаются функции бесцветных, пурпурных и зелёных серобактерий?
6. Почему круговорот фосфора называют незамкнутым?
7. Чем биостимуляция отличается от биоаугментации?

Итоговые вопросы для самоконтроля

1. Каковы объект, предмет и задачи экологии микроорганизмов?
2. Чем экологический подход к изучению микроорганизмов отличается от классической общей микробиологии?
3. Что понимают под микробной популяцией, микробным сообществом, экологической нишей и экосистемой?
4. Какие среды обитания микроорганизмов являются основными и чем они различаются?
5. Как температура, влажность, излучение и давление влияют на жизнедеятельность микроорганизмов?
6. Какие группы микроорганизмов различают по отношению к кислороду, температуре, pH и солёности?
7. Какие формы взаимодействия между микроорганизмами и макроорганизмами выделяют в микробной экологии?
8. Каковы экологические особенности микробиоты воды, воздуха и почвы?
9. Какие функции выполняет нормальная микрофлора организма человека?
10. В чём состоит роль микроорганизмов в круговороте азота, углерода и серы?
11. Почему микроорганизмы считаются важнейшим фактором самоочищения вод и почв?
12. Каковы основные направления прикладного использования микробных процессов в экологической биотехнологии?

Список литературы

1. Емцев В.Т., Мишустин Е.Н. Микробиология: учебник для вузов. М.: Дрофа, 2005. 445 с.
2. Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2003. 348 с.
3. Чернявская М.И. [и др.] Экологическая микробиология: учебно-методическое пособие для студентов, обучающихся по специальности 1-31 01 03 «Микробиология». Минск: БГУ, 2016.
4. Экология микроорганизмов: учебник для бакалавров / А.И. Нетрусов, Е.А. Бонч-Осмоловская, В.М. Горленко [и др.]; под общ. ред. А.И. Нетрусова. 2-е изд. М.: Юрайт, 2015. 268 с.
5. Лысак Л.В., Лапыгина Е.В. Разнообразие бактериальных сообществ городских почв // Почвоведение. 2018. № 9. С. 1108–1114.
6. Ivanova A.A., Wegner C.E., Kim Y., Liesack W., Dedysh S.N. Identification of microbial populations driving biopolymer degradation in acidic peatlands by metatranscriptomic analysis // Molecular Ecology. 2016. Vol. 25. P. 4818–4835.
7. Gruber-Vodicka H.R., Seah B.K.B., Pruesse E. phyloFlash: rapid small-subunit rRNA profiling and targeted assembly from metagenomes // mSystems. 2020. Vol. 5. e00920-20. DOI: 10.1128/mSystems.00920-20.
8. Нетрусов А.И. Экология микроорганизмов: учебник для бакалавров. 2-е изд. М.: Юрайт, 2025. 267 с.
9. Гусев М.В., Минеева Л.А. Микробиология: учебник. М.: Академия, 2003. 464 с.
10. Шлегель Г. Общая микробиология / пер. с нем. М.: Мир, 1987. 567 с.
11. Борисов Л.Б. Медицинская микробиология, вирусология, иммунология: учебник. М.: Медицинское информационное агентство, 2016.
12. Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 2005. 445 с.

13. Madigan M.T., Aiyer J., Buckley D.H., Sattley W.M., Stahl D.A. Brock Biology of Microorganisms. 16th ed. Pearson, 2021.
14. СанПиН 1.2.3685-21. Гигиенические нормативы и требования к обеспечению безопасности и (или) безвредности для человека факторов среды обитания: санитарные правила и нормы: утверждены постановлением Главного государственного санитарного врача Российской Федерации от 28.01.2021 № 2: издание официальное / Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека. – Москва: Роспотребнадзор, 2022. – 667, [1] с.: ил. – (Санитарные правила и нормы. 1.2. Общие вопросы. Гигиена, токсикология, санитария). – ISBN 978-5-7508-1904-1.

Приложение 1. Лабораторные работы

Лабораторная работа 1. Определение микробного загрязнения воздуха седиментационным методом

Цель работы: освоить седиментационный метод отбора проб воздуха и рассчитать содержание микроорганизмов в 1 м³ воздуха.

Материалы и оборудование: чашки Петри с мясопептонным агаром (МПА) и с кровяным агаром, термостат, линейка, лупа.

Ход работы. Чашки Петри с питательной средой открывают и оставляют на горизонтальной поверхности на высоте 1 м от пола в разных точках помещения (у окна, в центре, у двери) на 5–10 мин. Затем чашки закрывают, подписывают и инкубируют при 37 °С в течение 24 ч, после чего ещё 24 ч выдерживают при комнатной температуре для развития пигментированных колоний. Подсчитывают число выросших колоний и описывают их морфологию.

Расчёт. По правилу В.Л. Омелянского на поверхность площадью 100 см² за 5 мин оседает столько микроорганизмов, сколько их содержится в 10 л воздуха. Содержание микроорганизмов в 1 м³ воздуха (X) рассчитывают по формуле: $X = (a \times 100 \times 5 \times 1000) / (S \times T \times 10)$, где а – число колоний на чашке; S — площадь чашки, см² ($S = \pi r^2$); T – время экспозиции, мин.

Оформление результатов. Результаты заносят в таблицу (место отбора пробы, время экспозиции, число колоний, микробное число воздуха) и сравнивают с нормативами (см. табл. 7). Делают вывод о санитарном состоянии воздуха помещения.

Лабораторная работа 2. Определение численности микроорганизмов почвы методом посева

Цель работы: определить численность культивируемых бактерий, актиномицетов и микроскопических грибов в почве.

Материалы и оборудование: почвенный образец, стерильная водопроводная вода в колбах (90 мл) и пробирках (9 мл), стерильные пипетки, чашки Петри с МПА, крахмально-аммиачным агаром (КАА) и средой Чапека, шпатели, термостат.

Ход работы. Навеску почвы массой 10 г помещают в колбу с 90 мл стерильной воды и встряхивают 10 мин (разведение 10^{-1}). Из полученной суспензии готовят серию последовательных десятикратных разведений до 10^{-6} . Из разведений 10^{-4} – 10^{-6} по 0,1 мл суспензии высевают на МПА (бактерии), из разведений 10^{-3} – 10^{-4} – на КАА (актиномицеты), из разведений 10^{-2} – 10^{-3} – на среду Чапека (грибы) и распределяют шпателем по поверхности среды. Посевы на МПА инкубируют при 28–30 °С 3–5 сут, на КАА и среде Чапека – 7–10 сут.

Расчёт. Число колониеобразующих единиц (КОЕ) в 1 г почвы вычисляют по формуле: $N = (a \times 10^n) / V$, где a – среднее число колоний на чашке; 10^n – коэффициент разведения; V – объём посеянной суспензии, мл. Для расчёта используют чашки, на которых выросло от 30 до 300 колоний. Результат пересчитывают на 1 г абсолютно сухой почвы с учётом её влажности.

Оформление результатов. Сравнивают численность и соотношение бактерий, актиномицетов и грибов в разных почвенных образцах (например, в ризосфере и вне корней растений, в верхнем и нижнем горизонтах) и объясняют полученные различия.

Лабораторная работа 3. Определение общего микробного числа воды

Цель работы: оценить санитарно-микробиологическое состояние воды по общему микробному числу.

Материалы и оборудование: проба воды (водопроводной, из открытого водоёма), стерильные пипетки и пробирки с 9 мл стерильной воды, стерильные чашки Петри, расплавленный и остуженный до 45–50 °С питательный агар, термостат.

Ход работы. Водопроводную воду высевают без разведения, воду открытых водоёмов – в разведениях 10^{-1} – 10^{-3} . В стерильную чашку Петри вносят 1 мл воды (или разведения) и заливают 10–12 мл расплавленного агара, осторожно перемешивая круговыми движениями. После застывания среды чашки инкубируют вверх дном при 37 °С в течение 24 ч.

Расчёт и выводы. Подсчитывают колонии, выросшие в толще и на поверхности агара, и пересчитывают на 1 мл воды с учётом разведения. Полученное значение сравнивают с нормативом для питьевой воды (не более 50 КОЕ в 1 мл, см. табл. 6) и делают заключение о качестве воды.

Приложение 2. Темы рефератов и докладов

1. Вклад С.Н. Виноградского в становление экологии микроорганизмов.
2. Биоплёнки: строение, формирование и значение в природе и медицине.
3. Чувство кворума как механизм коммуникации бактерий.
4. Экстремофилы и границы жизни на Земле.
5. Микробиом человека и его роль в поддержании здоровья.
6. Микроорганизмы ризосферы и их использование в сельском хозяйстве.
7. Анаммокс и современные представления о круговороте азота.
8. Метаногенез и метанотрофия: роль микроорганизмов в балансе парниковых газов.
9. Биоремедиация почв, загрязнённых нефтью и нефтепродуктами.
10. Микробиологические показатели безопасности питьевой воды.
11. Молекулярно-генетические методы в экологии микроорганизмов.
12. Микроорганизмы как биоиндикаторы состояния окружающей среды.

Приложение 3. Глоссарий

Аммонификация – разложение азотсодержащих органических соединений микроорганизмами с образованием аммиака.

Анаммокс – анаэробное окисление аммония нитритом до молекулярного азота.

Аутохтонная микрофлора – постоянные, характерные для данного биотопа микроорганизмы.

Аллохтонная микрофлора – микроорганизмы, занесённые из других биотопов.

Биоплёнка – сообщество микроорганизмов, прикреплённых к поверхности и заключённых в матрикс внеклеточных полимерных веществ.

Биоремедиация – восстановление загрязнённых сред с помощью микроорганизмов.

Биотоп – участок среды с однородными условиями, заселённый определённым сообществом организмов.

БПК (биохимическое потребление кислорода) – количество кислорода, израсходованное микроорганизмами на окисление органических веществ в воде.

Денитрификация – восстановление нитратов и нитритов до газообразных оксидов азота и молекулярного азота.

Дисбактериоз (дисбиоз) – нарушение качественного и количественного состава нормальной микрофлоры.

Колиформные бактерии – граммотрицательные неспорообразующие палочки семейства *Enterobacteriaceae*, сбраживающие лактозу; санитарно-показательные микроорганизмы.

Метаногенез – образование метана археями-метаногенами в анаэробных условиях.

Микробиом – совокупность микроорганизмов определённой среды и их генов.

Микробное число – количество микроорганизмов в единице объёма или массы исследуемого материала.

Нитрификация – окисление аммиака до нитритов и нитратов хемолитоавтотрофными бактериями.

Ризосфера – слой почвы, прилегающий к корням растений и находящийся под их влиянием.

Санитарно-показательные микроорганизмы – микроорганизмы, присутствие которых указывает на загрязнение объекта выделениями человека и животных.

Сидерофоры – низкомолекулярные соединения, связывающие железо и обеспечивающие его поглощение клеткой.

Сукцессия – последовательная смена сообществ микроорганизмов в одном местообитании.

Чувство кворума (quorum sensing) – регуляция экспрессии генов в зависимости от плотности популяции с помощью сигнальных молекул.

Экологическая ниша – совокупность условий и ресурсов, необходимых виду, и его функциональная роль в экосистеме.

Экстремофилы – микроорганизмы, растущие при экстремальных значениях факторов среды.

ОСНОВЫ МИКРОБНОЙ ЭКОЛОГИИ
Учебно-методическое пособие

Подписано в печать 05.10.2026 г. Формат 60х84/16
Бумага офисная. Печать-ризография.
Уч.-изд. л. 2,4. Тираж 100 экз.

Издательство Чеченского государственного университета им. А.А. Кадырова
Адрес: 364037 ЧР, г. Грозный, ул. Субры Кишиевой, 33