

## АЗОТОФІКСУВАЛЬНІ МІКРООРГАНІЗМИ В УМОВАХ ХІМІЧНОЇ ЗАГРОЗИ: РЕАКЦІЯ *AZOTOBACTER SP.* НА ПЕСТИЦИДИ ТА ПРОТИПОЖЕЖНІ ПІНИ

NITROGEN-FIXING MICROORGANISMS UNDER CHEMICAL THREAT:  
RESPONSE OF *AZOTOBACTER SP.* TO PESTICIDES AND FIREFIGHTING FOAMS

**Звір Галина Іванівна**, канд. біол. наук, доцент, Львівський національний університет імені Івана Франка, galynazvir@ukr.net, <https://orcid.org/0000-0001-9047-4418>

<https://doi.org/10.32447/bcet.2026.11>

**Анотація.** У розділі наведено результати дослідження впливу пестицидів (гербіциду Раундапу, фунгіциду Квадрісу, інсектициду Антигусін) та протипожежних плівкоутворювальних піноутворювачів типу AFFF на бактерії роду *Azotobacter*. Актуальність роботи зумовлена зростанням антропогенного навантаження на ґрунтові екосистеми, масштабним застосуванням засобів захисту рослин та збільшенням хімічного забруднення довкілля внаслідок воєнних дій на території України. Чутливість бактерій до дії ксенобіотиків досліджували диско-дифузійним методом, використовуючи паперові диски, імпрегновані різними концентраціями препарату. З метою дослідження впливу пестицидів і протипожежних пін на нагромадження біомаси та утворення іонів амонію, бактерії роду *Azotobacter* вирощували в середовищі Ешбі упродовж 2–3 діб за температури 28 °C та аеробних умов. Досліджуваний препарат додавали в середовище в концентраціях, рекомендованих до використання та вдвічі вищих. З метою перевірки здатності азотофіксувальних бактерій використовувати плівкоутворювальний піноутворювач як джерело карбону, їх вирощували у середовищі Раймонда, в яке вносили піноутворювач як єдине джерело карбону та енергії. Встановлено, що нагромадження біомаси та процес діазотрофії у бактерій роду *Azotobacter* залежать від хімічної природи та концентрації діючої речовини. Токсичний ефект забруднювачів може бути спричинений також допоміжними речовинами у складі препарату. Отримані результати свідчать про адаптаційний потенціал бактерій роду *Azotobacter* в умовах хімічного забруднення та можливість застосування їх з метою біомоніторингу та біоремедіації забруднених ґрунтів. Наголошено на необхідності контролю застосування пестицидів і протипожежних засобів з метою мінімізації їх негативного впливу на мікроорганізми ґрунту, що беруть участь у колообігу нітрогену.

**Ключові слова:** мікробіоценоз ґрунту, азотофіксувальні бактерії, *Azotobacter sp.*, пестициди, водний плівкоутворювальний піноутворювач типу AFFF.

**Abstract.** This section presents the results of a study on the effects of pesticides (the herbicide Roundup, the fungicide Quadris, and the insecticide Antigusin) and aqueous film-forming foams (AFFF) on bacteria of the genus *Azotobacter*. The relevance of this work is associated with increasing anthropogenic pressure on soil ecosystems, the widespread use of plant protection products, and the growing chemical contamination of the environment resulting from military activities in Ukraine. The sensitivity of bacteria to xenobiotics was investigated using the disk diffusion method with paper disks impregnated with different concentrations of the tested compounds. To evaluate the effects of pesticides

and firefighting foams on biomass accumulation and ammonium ion production, *Azotobacter* spp. were cultivated in Ashby medium for 2–3 days under aerobic conditions at 28 °C. The tested compounds were added to the medium at recommended and twofold higher concentrations. To assess the ability of nitrogen-fixing bacteria to utilize AFFF foaming agents as a carbon source, the microorganisms were cultivated in Raymond medium supplemented with the foaming agent as the sole source of carbon and energy. It was established that biomass accumulation and diazotrophic activity in *Azotobacter* bacteria depend on the chemical nature and concentration of the active ingredients. The toxic effects of the pollutants may also be associated with auxiliary components present in the formulations. The obtained results indicate the adaptive potential of *Azotobacter* spp. under chemically contaminated conditions and confirm their potential application in the biomonitoring and bioremediation of polluted soils. Particular emphasis is placed on the necessity of controlling the use of pesticides and firefighting agents in order to minimize their adverse effects on soil microorganisms involved in the nitrogen cycle.

**Keywords:** soil microocenosis, nitrogen-fixing bacteria, *Azotobacter* sp., pesticides, film forming foam (AFFF).

## ВСТУП

Сучасне антропогенне навантаження на довкілля є одним із ключових чинників деградації ґрунтових екосистем та порушення глобальних біогеохімічних циклів. Значну екологічну небезпеку становить інтенсивне застосування пестицидів у сільському господарстві, що супроводжується накопиченням у ґрунтах гербіцидів, фунгіцидів, інсектицидів та продуктів їхньої трансформації. Багато з цих сполук характеризуються токсичністю щодо ґрунтової мікробіоти, здатністю до тривалого збереження у навколишньому середовищі та негативним впливом на процеси біологічної фіксації азоту, мінералізації органічної речовини й підтримання родючості ґрунтів<sup>1,2</sup>. Особливого значення ця проблема набуває в умовах сучасних воєнних дій на території України, які супроводжуються масштабним хімічним забрудненням довкілля внаслідок вибухів, пожеж, руйнування промислових та інфраструктурних об'єктів, а також широкого використання протипожежних засобів.

Ще одним небезпечним джерелом стійкого хімічного забруднення є протипожежні піни, зокрема плівкоутворювальні піни типу AFFF (aqueous film-forming foam), до складу яких входять пер- і поліфторалкільні речовини (PFAS). Ці сполуки характеризуються надзвичайною стабільністю завдяки високій енергії зв'язку C–F, що зумовлює їхню персистентність, мобільність у ґрунтово-водному середовищі та здатність до біоаккумуляції<sup>3</sup>. Відомо, що PFAS можуть змінювати структуру ґрунтових мікробних угруповань, пригнічувати активність ферментів циклу нітрогену, впливати на нітрифікацію, денітрифікацію та функціонування азотофіксувальних мікроорганізмів<sup>4</sup>. Дослідження останніх років свідчать, що компоненти AFFF здатні індукувати оксидативний стрес, порушувати проникність клітинних мембран та змінювати метаболічну активність ґрунтових

---

<sup>1</sup> A Sumbul, RA Ansari, R Rizvi and I Mahmood, 'Azotobacter: A Potential Bio-fertilizer for Soil and Plant Health Management' (2020) 27(12) *Saudi Journal of Biological Sciences* 3634–3640 <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.08.004>.

<sup>2</sup> A Aasfar, A Bargaz, K Yaakoubi, A Hilali, I Bennis, Y Zeroual and IM Kadmiri, 'Nitrogen Fixing *Azotobacter* Species as Potential Soil Biological Enhancers for Crop Nutrition and Yield Stability' (2021) 12 *Frontiers in Microbiology* 628379 <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628379>.

<sup>3</sup> F Li, Y Duan, Y Li and others, 'A Review of Microbial Degradation of Per- and Polyfluoroalkyl Substances (PFAS): Biotransformation Routes and Enzymes' (2023) 859 *Science of the Total Environment* 160010 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.160010>.

<sup>4</sup> Y Wang, R Zhang, J Li and others, 'Fluoroalkylether Compounds Affect Microbial Community Structures and Abundance of Nitrogen Cycle-Related Genes in Soil-Microbe-Plant Systems' (2021) 215 *Ecotoxicology and Environmental Safety* 113033 <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.113033>.

бактерій<sup>5</sup>. Особливо небезпечними вважають довголанцюгові PFAS, які характеризуються високою токсичністю та винятковою стійкістю до природної деградації.

У зв'язку з цим дедалі більшої актуальності набувають біотехнологічні підходи до ремедіації забруднених екосистем із використанням мікроорганізмів-біодеструкторів ксенобіотиків. Ґрунтові бактерії відіграють визначальну роль у трансформації токсичних органічних сполук, забезпечуючи їх часткову або повну деградацію шляхом ферментативного гідролізу, окиснення, відновлення та кометаболічних процесів. Особливий інтерес у цьому контексті становлять бактерії роду *Azotobacter* – вільноживучі аеробні діазотрофи, які є важливими компонентами ґрунтових мікробіоценозів та беруть участь у підтриманні азотного балансу екосистем. Завдяки здатності до фіксації молекулярного азоту, синтезу фітогормонів, вітамінів і інших біологічно активних речовин, а також утворенню екзополісахаридів і цист, *Azotobacter* sp. сприяють покращенню родючості ґрунтів, стимулюють ріст рослин і підвищують їхню стійкість до абіотичних стресів, зокрема посухи, засолення та токсичного впливу забруднювачів<sup>2</sup>. Представники цього роду здатні трансформувати або частково розкласти окремі пестициди, ароматичні вуглеводні та інші ксенобіотики, знижуючи їхню токсичність у ґрунтовому середовищі. Крім того, бактерії *Azotobacter* sp. беруть участь у метаболізмі важких металів шляхом біосорбції, біоаккумуляції та зміни їхньої рухомості й біодоступності завдяки продукції екзополісахаридів та органічних кислот. Це сприяє зменшенню токсичного навантаження на рослини й ґрунтову мікробіоту та створює передумови для відновлення деградованих і техногенно забруднених ґрунтів.

**Метою** цієї роботи є з'ясування особливостей функціонування азотофіксувальних мікроорганізмів роду *Azotobacter* в умовах хімічної загрози, зумовленої впливом пестицидів і протипожежних плівкоутворювальних пін типу AFFF, у контексті їхньої ролі в ґрунтових екосистемах.

У роботі наведено результати експериментальних досліджень впливу пестицидів (гербіциду Раундапу, фунгіциду Квадрісу, інсектициду Антигусін), протипожежних плівкоутворювальних пін типу AFFF, з урахуванням їхніх фізико-хімічних характеристик і біологічної активності, на бактерії роду *Azotobacter*. Отримані результати розширюють сучасні уявлення про адаптаційний потенціал *Azotobacter* sp. в умовах хімічного забруднення та можуть бути використані для розроблення підходів до біомоніторингу й біоремедіації забруднених ґрунтів.

## **1. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ**

У роботі використовували бактерії *Azotobacter chroococcum* ВКМ В-1272, які зберігаються в колекції культур мікроорганізмів кафедри мікробіології ЛНУ імені Івана Франка, та бактерії *Azotobacter chroococcum* А1, виділені з біопрепарату «Азотофіт». Для культивування азотофіксувальних бактерій роду *Azotobacter* використовували середовище Ешбі<sup>6</sup>. Колонії мікроорганізмів, які виростили на середовищі Ешбі, пересівали на щільне селективне середовище для *Azotobacter chroococcum* такого складу (г/л): глюкоза – 20,0; K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> – 0,8; CaCO<sub>3</sub> – 20,0; FeCl<sub>3</sub>×6 H<sub>2</sub>O – 0,1; Na<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub>×2H<sub>2</sub>O – 0,005; агар – 20,0; вода дистильована – 1л. Після отримання чистих культур проводили морфологічну ідентифікацію та досліджували біохімічні властивості бактерій з метою підтвердження їхньої належності до роду *Azotobacter*.

---

<sup>5</sup> X Zhang, Z Chen, S Wang and others, 'Global Distribution of PFAS and Their Impacts on Microbial Greenhouse Gas Emission and Mechanisms' (2026) 393 *Environmental Pollution* 127714 <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2026.127714>.

<sup>6</sup> SP Gudz, SO Hnatysh, HV Yavorska, IS Bilinska and BM Borsukevych, *Praktykum z mikrobiologii* [Workshop on Microbiology] (Lviv Ivan Franko National University Publishing Center 2014) 436.

З метою дослідження впливу пестицидів на бактерії *A. chroococcum* ВКМ В-1272 та *A. chroococcum* А1 їх вирощували в серії пробірок, вносячи досліджувані сполуки у концентраціях, рекомендованих до застосування та вдвічі вищих: гербіцид Раундап – 8,0 та 16,0 мл/л; інсектицид Антигусінь – 1,0 та 2,0 мл/л; фунгіцид Квадріс – 1,2 та 2,4 мл/л. Вихідна біомаса становила 0,05 г/л. Культивували пробірки протягом 2–3 діб за температури 28°C за аеробних умов. У процесі культивування періодично вимірювали біомасу культури, яку визначали за мутністю розведеної суспензії клітин фотометруванням на фотоелектроколометрі КФК-3 (довжина хвилі 390 нм, оптичний шлях 3 мм) і розраховували за формулою:  $C \text{ (г/л)} = E_{390} \times n / K$ , де  $E_{390}$  – екстинкція за довжини хвилі 390 нм;  $n$  – розведення, разів;  $K$  – коефіцієнт перерахунку, отриманий за калібрувальною кривою залежності екстинкції від сухої маси клітин (для *A. chroococcum* ВКМ В-1272  $K = 0,77 \pm 0,08$ , для *A. chroococcum* А1  $K = 0,81 \pm 0,09$ ).

Для оцінювання чутливості азотофіксувальних бактерій до пестицидів та плівкоутворювальних піноутворювачів використовували диско-дифузійний метод, насичуючи паперові диски розчинами тестованих сполук. Для цього готували робочі розчини з концентрату піноутворювачів в концентраціях, рекомендованих для застосування (3 % та 6 %), а також у підвищених концентраціях – 10 %, 15 % і 20 %. Пестициди досліджували у концентраціях, рекомендованих виробником, вдвічі нижчих та вдвічі вищих дозах. Стерильні паперові диски імпрегнували отриманими розчинами. Розплавлене живильне середовище (м'ясо-пептонний агар, МПА) розливали в чашки Петрі, наносили дві-три краплі суспензії бактерій, які розтирали стерильним шпателем по поверхні середовища (посів газоном). Диски, насичені різними концентраціями пестицидів / піноутворювачів поміщали на чашку з МПА за допомогою профламованого пінцета. Чашки культивували в термостаті за температури 28 °С. Чутливість азотофіксувальних бактерій до дії піноутворювачів та пестицидів оцінювали за утворенням зони затримки росту культури навколо дисків.

З метою перевірки здатності бактерій *A. chroococcum* ВКМ В-1272 використовувати плівкоутворювальний піноутворювач як джерело карбону, використовували середовище Раймонда такого складу (г/л):  $\text{Na}_2\text{CO}_3 - 0,1$ ;  $\text{MgSO}_4 \times 7 \text{ H}_2\text{O} - 0,2$ ;  $\text{FeSO}_4 \times 7 \text{ H}_2\text{O} - 0,02$ ;  $\text{CaCl}_2 - 0,01$ ;  $\text{MnSO}_4 \times 7 \text{ H}_2\text{O} - 0,02$ ;  $\text{K}_2\text{HPO}_4 \times 3 \text{ H}_2\text{O} - 1,0$ ;  $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \times 3 \text{ H}_2\text{O} - 1,5$ ;  $\text{NH}_4\text{Cl} - 3$ ; вода дистильована – 1 л. Як єдине джерело карбону та енергії у середовище вносили піноутворювач у кількості 0,1 % за об'ємом.

Концентрацію іонів амонію вимірювали потенціометричним іон-селективним методом. Концентрацію фторид-іонів у рідкому середовищі у разі розкладання бактеріями флуорсинтетичного плівкоутворювального піноутворювача визначали потенціометричним методом з використанням іон-селективного кристалічного електрода.

Усі дослідження виконували у трьох повторах. Статистичну обробку результатів проводили за допомогою програм Microsoft Excel 2003, Origin Pro 7,0. Вираховували основні статистичні показники за безпосередніми даними (середнє арифметичне –  $M$ ; стандартна похибка середнього арифметичного –  $m$ ).

## 2. РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

### 2.1. Біологічні властивості бактерій роду *Azotobacter*

Бактерії роду *Azotobacter* є одними з найвідоміших представників азотофіксувальних мікроорганізмів, які відіграють важливу роль у колообігу нітрогену та підвищенні родючості ґрунтів. Вони широко розповсюджені у нейтральних і слаболужних ґрунтах, часто входять до

складу ризосферної мікробіоти рослин, що колонізують кореневу зону і беруть участь у трансформації атмосферного азоту в доступні для рослин форми<sup>7,8</sup>.

Рід *Azotobacter* належить до відділу Pseudomonadota, класу Gammaproteobacteria, порядку Pseudomonadales, родини Pseudomonadaceae. За даними сучасних таксономічних баз (NCBI Taxonomy, LPSN, GBIF), рід є відносно невеликим, але таксономічно динамічним через перегляд філогенетичних зв'язків на основі аналізу 16S rRNA та повногеномних даних. За даними актуальних оновлень таксономічних баз (2023–2025 pp.), до роду *Azotobacter* входять приблизно 6–8 видів, хоча їхня кількість може змінюватися залежно від критеріїв класифікації та включення нових ізолятів<sup>9,10</sup>. Найбільш вивченим видом є *A. vinelandii*, який використовують як модельний організм для дослідження механізмів біологічної азотофіксації, енергетичного метаболізму та регуляції експресії генів, пов'язаних із нітрогеназним комплексом<sup>11</sup>.

Бактерії роду *Azotobacter* – Грам-негативні мезофільні облигатно аеробні хемоорганотрофні мікроорганізми. Джерелом енергії та карбону для них є різноманітні органічні сполуки – вуглеводи, спирти, органічні кислоти<sup>12</sup>. Клітини *Azotobacter* sp. є відносно великими серед ґрунтових бактерій (приблизно 1–2 мкм у діаметрі), мають виражений поліморфізм. Вони можуть набувати овальної, кулястої або паличкоподібної форми залежно від умов культивування та віку культури<sup>13</sup>. Під час мікроскопування клітини розташовуються поодинокі, попарно, у вигляді нерегулярних агрегацій або, зрідка, ланцюжків різної довжини. У молодих культурах клітини зазвичай рухливі завдяки перитрихціальним джгутикам. У міру старіння культури рухливість знижується, клітини стають більш округлими та починають продукувати слизовий екзополімерний шар, який формує капсулу, що виконує захисну функцію<sup>14</sup>.

Характерною морфологічною ознакою бактерій роду *Azotobacter* є здатність до утворення цист – спеціалізованих спочиваючих форм із товстою багат шаровою оболонкою. Цисти забезпечують стійкість до висихання, коливань температури, ультрафіолетового та гамма-випромінювання, сонячної радіації, дії ультразвуку тощо. Після відновлення сприятливих умов (значення кислотності, температури і наявності доступного джерела карбону) відбувається екістування клітин і перехід у вегетативний стан. Важливо, що азотобактер не утворює спор, на відміну від деяких інших ґрунтових бактерій<sup>15</sup>.

Для видів роду *Azotobacter* характерна висока метаболічна пластичність, яка додатково підсилює екологічну конкурентоспроможність, та здатність до інтенсивної біологічної фіксації

<sup>7</sup> A Sumbul, RA Ansari, R Rizvi and I Mahmood, 'Azotobacter: A Potential Bio-fertilizer for Soil and Plant Health Management' (2020) 27(12) *Saudi Journal of Biological Sciences* 3634–3640 <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.08.004>.

<sup>8</sup> A Aasfar, A Bargaz, K Yaakoubi, A Hilali, I Bennis, Y Zeroual and IM Kadmiri, 'Nitrogen Fixing Azotobacter Species as Potential Soil Biological Enhancers for Crop Nutrition and Yield Stability' (2021) 12 *Frontiers in Microbiology* 628379 <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628379>.

<sup>9</sup> List of Prokaryotic names with Standing in Nomenclature, <https://lpsn.dsmz.de/> (accessed 22 May 2026).

<sup>10</sup> National Center for Biotechnology Information (NCBI), Taxonomy Browser: Azotobacter (id=352), <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi?id=352> (accessed 22 May 2026).

<sup>11</sup> JS Martín del Campo, J Rigsbee, MB Batista, F Mus, LM Rubio, O Einsle, JW Peters, R Dixon, DR Dean and PC Dos Santos, 'Overview of Physiological, Biochemical, and Regulatory Aspects of Nitrogen Fixation in Azotobacter vinelandii' (2023) 57(5–6) *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology* 492–538 <https://doi.org/10.1080/10409238.2023.2181309>.

<sup>12</sup> A Sumbul, RA Ansari, R Rizvi and I Mahmood, 'Azotobacter: A Potential Bio-fertilizer for Soil and Plant Health Management' (2020) 27(12) *Saudi Journal of Biological Sciences* 3634–3640 <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.08.004>.

<sup>13</sup> A Sumbul, RA Ansari, R Rizvi and I Mahmood, 'Azotobacter: A Potential Bio-fertilizer for Soil and Plant Health Management' (2020) 27(12) *Saudi Journal of Biological Sciences* 3634–3640 <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.08.004>.

<sup>14</sup> J Wünsche and J Schmid, 'Acetobacteraceae as Exopolysaccharide Producers: Current State of Knowledge and Further Perspectives' (2023) 11 *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology* 1166618 <https://doi.org/10.3389/fbioe.2023.1166618>.

<sup>15</sup> A Sumbul, RA Ansari, R Rizvi and I Mahmood, 'Azotobacter: A Potential Bio-fertilizer for Soil and Plant Health Management' (2020) 27(12) *Saudi Journal of Biological Sciences* 3634–3640 <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.08.004>.

атмосферного азоту. Здатність до діазотрофії за допомогою нітрогеназного ферментного комплексу є ключовою фізіологічною властивістю представників роду *Azotobacter*. Біологічна фіксація азоту є енергозалежним процесом, що здійснюється за участі нітрогенази та полягає у відновленні молекулярного азоту ( $N_2$ ) до амоніаку ( $NH_3$ ). У водному середовищі амоніак частково протонується з утворенням іонів амонію ( $NH_4^+$ ), які використовуються в біосинтезі клітинних сполук<sup>11</sup>. Ключову роль у функціонуванні нітрогеназного комплексу відіграють мікроелементи, насамперед молібден, який входить до складу FeMo-кофактора активного центру нітрогенази – ключового ферменту процесу діазотрофії. Цей фермент є високочутливим до кисню, оскільки  $O_2$  призводить до інактивації його метало-сіркових кофакторів. У разі дефіциту молібдену у клітинах бактерій *Azotobacter* sp. може індукуватися синтез альтернативних варіантів нітрогеназного комплексу, зокрема ванадій- та ферумзалежної нітрогенази<sup>2</sup>.

Представники роду *Azotobacter* демонструють широкий спектр фізіолого-біохімічних адаптацій, які забезпечують існування за різних екологічних умов та визначають їхню роль у колообігу нітрогену. За наявності в середовищі нітратів, іонів амонію або амінокислот бактерії роду *Azotobacter* можуть використовувати їх як джерела нітрогену, що супроводжується пригніченням активності нітрогеназного комплексу. У разі дефіциту мінеральних форм азоту основним метаболічним процесом стає біологічна фіксація азоту. Ефективність цього процесу є варіабельною і залежить від штаму та умов культивування; для високоефективних штамів вона може становити приблизно 8–12 мг зв'язаного азоту на 1 г спожитої глюкози, що підтверджується експериментальними та модельними дослідженнями<sup>16</sup>.

Особливістю роду *Azotobacter* є унікальна стратегія забезпечення функціонування чутливої до кисню нітрогенази в умовах облігатно аеробного метаболізму. Це досягається завдяки так званому механізму “respiratory protection”. Його суть полягає в значному підвищенні інтенсивності дихання, внаслідок чого клітини ефективно споживають кисень і підтримують його низьку концентрацію поблизу чутливих внутрішньоклітинних структур. При цьому електронтранспортний ланцюг функціонує переважно в режимі високої швидкості перенесення електронів до термінальних оксидаз, що зменшує внутрішньоклітинне кисневе навантаження. Додатково цьому процесу сприяють утворення слизових екзополісахаридів і формування цист, які виконують захисну та регуляторну функції. Такі адаптації дозволяють представникам роду *Azotobacter* поєднувати аеробне дихання з функціонуванням чутливої до кисню азотофіксувальної системи, що є однією з ключових фізіологічних особливостей цих бактерій<sup>17</sup>.

Оптимальні умови росту та фіксування атмосферного азоту для більшості представників роду *Azotobacter* спостерігаються за нейтральних та слаболужних значень рН, зазвичай у межах 7,0–7,5. Водночас клітини здатні зберігати життєздатність і рости в широкому діапазоні кислотності — від 4,8 до 8,5, проте відхилення від оптимуму призводить до зниження інтенсивності метаболічних процесів і пригнічення активності нітрогеназного комплексу. Така толерантність до змін рН свідчить про високу екологічну пластичність роду та його здатність адаптуватися до різних ґрунтових умов.

## 2.2. Вплив бактерій роду *Azotobacter* на ріст і розвиток рослин

Бактерії роду *Azotobacter* є типовими представниками вільноживучих ґрунтових бактерій, що стимулюють ріст рослин і відіграють важливу роль у підтриманні родючості ґрунтів та підвищенні

<sup>16</sup> MH Plunkett, JL Knopp, AM Barney and others, ‘Key Factors Affecting Ammonium Production by an *Azotobacter vinelandii* Strain Deregulated for Biological Nitrogen Fixation’ (2020) 19 *Microbial Cell Factories* 107 <https://doi.org/10.1186/s12934-020-01362-9>.

<sup>17</sup> A Sumbul, RA Ansari, R Rizvi and I Mahmood, ‘*Azotobacter*: A Potential Bio-fertilizer for Soil and Plant Health Management’ (2020) 27(12) *Saudi Journal of Biological Sciences* 3634–3640 <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.08.004>.

продуктивності агроecosystem. Сучасні дослідження підтверджують, що представники цього роду поєднують кілька механізмів позитивного впливу на рослини, серед яких провідними є біологічна фіксація атмосферного азоту, синтез фітогормонів, утворення сидерофорів та підвищення стійкості рослин до абіотичних стресів<sup>18,19</sup>.

Здатність бактерій роду *Azotobacter* до діазотрофії забезпечує природне збагачення ґрунту сполуками нітрогену, зменшуючи залежність рослин від мінеральних добрив. Найбільш ефективними азотофіксувальними видами є *Azotobacter vinelandii* та *A. chroococcum*, які демонструють високу активність нітрогенази в ризосферних умовах. Зокрема, *A. vinelandii* DJ та *A. vinelandii* OP зазвичай використовують як модельні в біохімічних і молекулярних дослідженнях, тоді як численні ґрунтові ізоляти *A. chroococcum* широко застосовують в агробіотехнології як основу біодобрив<sup>20</sup>.

Окрім азотофіксації, важливою рисою *Azotobacter* sp. є здатність синтезувати широкий спектр біологічно активних речовин. Багато штамів продукують індол-3-оцтову кислоту (IAA), яка належить до ауксинів і стимулює розвиток кореневої системи, збільшуючи площу поглинання поживних речовин. Також описано синтез гібереліноподібних сполук, які сприяють проростанню насіння та росту пагонів. Ці ефекти найбільш виражені у штамів *A. chroococcum* і *A. vinelandii*, виділених із ризосфери зернових культур та бобових рослин<sup>21,22</sup>.

Ще одним важливим механізмом впливу *Azotobacter* spp. на ріст рослин є синтез сидерофорів – низькомолекулярних сполук, що зв'язують іони феруму та підвищують його доступність для рослин. Це особливо важливо у ґрунтах із низькою біодоступністю  $Fe^{3+}$ <sup>23,24</sup>. У представників роду *Azotobacter*, зокрема *A. vinelandii*, сидерофори відіграють важливу роль у забезпеченні клітин залізом, необхідним для функціонування ферменту нітрогенази та процесу фіксації атмосферного азоту. Найбільш дослідженим сидерофором азотобактера є азотобактин – флуоресцентна сполука, подібна до піовердинів роду *Pseudomonas*. Вона утворюється за умов нестачі  $Fe^{3+}$  та характеризується високою спорідненістю до іонів феруму<sup>25,26</sup>. Азотобактин має складну хімічну структуру, до складу якої входять катехольні, гідроксаматні та гідроксикарбоксильні функціональні групи, що забезпечують ефективне хелатування металів. Дослідження показали, що ця молекула здатна утворювати стабільні комплекси не лише з  $Fe^{3+}$ , а й з молібдатом і ванадатом, які необхідні для синтезу металовмісних кофакторів нітрогенази<sup>27</sup>. Окрім азотобактину, в *A. vinelandii* описані

<sup>18</sup> A Sumbul, RA Ansari, R Rizvi and I Mahmood, 'Azotobacter: A Potential Bio-fertilizer for Soil and Plant Health Management' (2020) 27(12) *Saudi Journal of Biological Sciences* 3634–3640 <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.08.004>.

<sup>19</sup> A Aasfar, A Bargaz, K Yaakoubi, A Hilali, I Bennis, Y Zeroual and IM Kadmiri, 'Nitrogen Fixing Azotobacter Species as Potential Soil Biological Enhancers for Crop Nutrition and Yield Stability' (2021) 12 *Frontiers in Microbiology* 628379 <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628379>.

<sup>20</sup> A Aasfar, A Bargaz, K Yaakoubi, A Hilali, I Bennis, Y Zeroual and IM Kadmiri, 'Nitrogen Fixing Azotobacter Species as Potential Soil Biological Enhancers for Crop Nutrition and Yield Stability' (2021) 12 *Frontiers in Microbiology* 628379 <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628379>.

<sup>21</sup> A Sumbul, RA Ansari, R Rizvi and I Mahmood, 'Azotobacter: A Potential Bio-fertilizer for Soil and Plant Health Management' (2020) 27(12) *Saudi Journal of Biological Sciences* 3634–3640 <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.08.004>.

<sup>22</sup> MS Khan, A Zaidi and J Musarrat, 'Microbial Strategies for Plant Growth Promotion and Improved Crop Productivity' (2019) 9(8) *Agronomy* 1–20 <https://doi.org/10.3390/agronomy9080439>.

<sup>23</sup> J Kramer, Ö Özkaya and R Kümmerli, 'Bacterial Siderophores in Community and Host Interactions' (2020) 18(3) *Nature Reviews Microbiology* 152–163 <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0284-4>.

<sup>24</sup> M Saha, S Sarkar, B Sarkar, BK Sharma, S Bhattacharjee and P Tribedi, 'Microbial Siderophores and Their Potential Applications: A Review' (2016) 23 *Environmental Science and Pollution Research* 3984–3999 <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4294-0>.

<sup>25</sup> 'Iron Homeostasis in *Azotobacter vinelandii*' (2023) 12(11) *Biology* 1423.

<sup>26</sup> M Sandy and A Butler, 'Microbial Iron Acquisition: Marine and Terrestrial Siderophores' (2009) 109(10) *Chemical Reviews* 4580–4595 <https://doi.org/10.1021/cr9002787>.

<sup>27</sup> AML Kraepiel, J-P Bellenger, T Wichard and FMM Morel, 'Role of the Siderophore Azotobactin in the Bacterial Acquisition of Nitrogenase Metal Cofactors' (2009) 43(19) *Environmental Science & Technology* 7218–7224 <https://doi.org/10.1021/es8037214>.

також інші сидерофори — азотохелін та амінохелін. Амінохелін є катехоламіновим сидерофором, який зв'язує  $Fe^{3+}$  та сприяє його транспорту в бактеріальну клітину. Його синтез активується в умовах дефіциту заліза та координується разом із синтезом інших катехольних сидерофорів<sup>28</sup>. Таким чином, сидерофори бактерій роду *Azotobacter* беруть участь не тільки у транспорті заліза, а й у забезпеченні клітини іншими важливими мікроелементами.

Сидерофори забезпечують конкурентні переваги *Azotobacter* sp. у ґрунті, оскільки дають змогу ефективно засвоювати іони феруму навіть за наявності інших мікроорганізмів. Крім того, вони можуть пригнічувати розвиток фітопатогенних бактерій і грибів шляхом конкурентного зв'язування заліза, що опосередковано знижує інфекційне навантаження на рослини<sup>2,29,30</sup>. Сидерофори розглядають як перспективні агенти для біотехнології та сільського господарства, оскільки бактерії роду *Azotobacter* використовують як біодобрива і стимулятори росту рослин. Завдяки здатності мобілізувати залізо та інші метали сидерофори покращують мінеральне живлення рослин, підвищують родючість ґрунтів і можуть застосовуватися у біоремедіації забруднених територій.

Сучасні дослідження останнього десятиліття підкреслюють значну роль *Azotobacter* sp. у підвищенні стійкості рослин до абіотичних стресів. Інокуляція насіння або ґрунту штамами *A. vinelandii* та *A. chroococcum* сприяє підвищенню толерантності рослин до посухи, засолення та дефіциту поживних елементів. Це пов'язано як із покращенням мінерального живлення, так і з індукцією антиоксидантних систем рослини та зміною гормонального балансу<sup>30,31</sup>. Деякі ізоляти *A. beijerinckii* та *A. salinestris* мають специфічні властивості, зокрема стійкість до підвищеної солоності, що робить їх перспективними для використання в деградованих або засолених ґрунтах<sup>32</sup>.

У польових умовах застосування інокулянтів на основі бактерій роду *Azotobacter* сприяє підвищенню врожайності різних сільськогосподарських та овочевих культур – пшениці, кукурудзи, рису тощо. При цьому ефективність біопрепаратів залежить від сумісності штаму з рослиною-господарем, типу ґрунту та агрокліматичних умов. Використання *Azotobacter* sp. для інокуляції насіння може підвищувати врожайність у середньому на 10–25% за умов помірного дефіциту сполук нітрогену в ґрунті<sup>33</sup>.

Таким чином, рід *Azotobacter* є важливим компонентом ґрунтової мікробіоти, що забезпечує багатофакторний позитивний вплив на рослини через поєднання азотофіксації, синтезу фітогормонів, мобілізації мікроелементів та індукції стресостійкості. Сучасні дослідження підтверджують перспективність використання як класичних видів (*A. chroococcum*, *A. vinelandii*), так і нових штамів для створення ефективних біодобрив нового покоління, орієнтованих на сталий розвиток агросистем.

<sup>28</sup> AS Cornish, WJ Page and AS Paau, 'Aminochelin, a Catecholamine Siderophore Produced by *Azotobacter vinelandii*' (1988) 134(2) *Journal of General Microbiology* 453–460 <https://doi.org/10.1099/00221287-134-2-453>.

<sup>29</sup> AM Sidebottom and CD Murphy, 'The Siderophore Metabolome of *Azotobacter vinelandii*' (2015) 82(1) *Applied and Environmental Microbiology* 27–39 <https://doi.org/10.1128/AEM.03160-15>.

<sup>30</sup> P Barman, S Dey and S Mukherjee, '*Azotobacter*: A Potential Biofertilizer for Soil and Plant Health Management' (2020) 27(12) *Saudi Journal of Biological Sciences* 3634–3640 <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.08.004>.

<sup>31</sup> R Backer, JS Rokem, G Ilangumaran, J Lamont, D Praslickova, E Ricci, S Subramanian and DL Smith, 'Plant Growth-Promoting Rhizobacteria: Context, Mechanisms of Action, and Roadmap to Commercialization of Biostimulants' (2018) 9 *Frontiers in Plant Science* 1473 <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01473>.

<sup>32</sup> RS Kumar, V Rani and N Tuteja, '*Azotobacter vinelandii* Helps to Combat Chromium Stress in Rice by Maintaining Antioxidant Machinery' (2021) 11 3 *Biotech* 275 <https://doi.org/10.1007/s13205-021-02835-3>.

<sup>33</sup> A Aasfar, A Bargaz, K Yaakoubi, A Hilali, I Bennis, Y Zeroual and IM Kadmiri, 'Nitrogen Fixing *Azotobacter* Species as Potential Soil Biological Enhancers for Crop Nutrition and Yield Stability' (2021) 12 *Frontiers in Microbiology* 628379 <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628379>.

**2.3. Стійкість до пестицидів та біодеградаційний потенціал бактерій роду *Azotobacter*****2.3.1. Толерантність *Azotobacter* sp. до пестицидного навантаження**

Пестициди — це хімічні або біологічні препарати, які застосовують для захисту культурних рослин, запасів сільськогосподарської продукції та контролю шкідливих організмів, зокрема бур'янів, комах, грибів і збудників хвороб. Їх основне призначення полягає у підвищенні врожайності та стабілізації агроecosystem шляхом зменшення втрат від біотичних факторів. Залежно від об'єкта дії пестициди поділяють на гербіциди (контроль бур'янів), інсектициди (захист від комах-шкідників), фунгіциди (пригнічення розвитку грибних патогенів), а також інші групи, такі як родентициди та регулятори росту рослин. Попри агрономічну ефективність, їх широке застосування супроводжується екологічними ризиками, пов'язаними з накопиченням у довкіллі. Потрапляючи у ґрунт, поверхневі та підземні води, пестициди можуть тривалий час зберігатися в екосистемах, порушуючи структуру мікробних угруповань, процеси кругообігу біогенних елементів і функціонування ґрунтової біоти. Особливу небезпеку становить здатність окремих діючих речовин та продуктів їх трансформації акумулюватися в компонентах екосистем і чинити токсичний вплив на нецільові організми<sup>34,35,36</sup>.

Інтенсивне застосування пестицидів у сучасному землеробстві формує постійний селективний тиск на ґрунтову мікробіоту, що призводить до загибелі чи інгібування чутливих мікроорганізмів і селекції стійких штамів. У цьому контексті бактерії роду *Azotobacter* демонструють підвищену толерантність до широкого спектра пестицидів, зокрема органофосфатів (хлорпірифос), карбаматів і хлорорганічних інсектицидів<sup>37,38,39</sup>. Експериментальні дані свідчать, що *A. chroococcum* та *A. vinelandii* зберігають здатність до росту навіть за високих концентрацій хлорпірифосу, які суттєво інгібують ріст більшості ґрунтових бактерій<sup>40</sup>. У контрольованих умовах встановлено, що ці культури не лише витримують токсичне навантаження, але й підтримують інтенсивність дихання та метаболічну активність без значного пригнічення росту.

Механізми такої стійкості є багатофакторними. Провідну роль відіграє антиоксидантна система клітини, зокрема ферменти каталаза та супероксиддисмутаза, які нейтралізують активні форми кисню, індуковані пестицидами<sup>37</sup>. Іншим важливим захисним механізмом є утворення екзополісахаридного матриксу, який створює бар'єр між клітиною та токсичними сполуками<sup>41</sup>. Бактерії роду *Azotobacter* здатні також до перебудови метаболічних процесів у відповідь на стрес, що проявляється зміною інтенсивності дихання та перерозподілом енергетичних потоків у клітині<sup>38</sup>. Це дає змогу бактеріям підтримувати життєздатність у забруднених ґрунтах без істотної втрати функціональної активності.

<sup>34</sup> P Calow, 'Pesticides' (2020) *Encyclopaedia Britannica* <https://www.britannica.com/science/pesticide>.

<sup>35</sup> RL Metcalf, 'Insect Control' (2019) in *Ullmann's Encyclopedia of Industrial Chemistry* <https://doi.org/10.1002/14356007>.

<sup>36</sup> D Pimentel, 'Environmental and Economic Costs of the Application of Pesticides Primarily in the United States' (2005) 21 *Environment, Development and Sustainability* 1–23 <https://doi.org/10.1007/s10668-005-7314-2>.

<sup>37</sup> PN Bhattacharyya and DK Jha, 'Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR): Emergence in Agriculture' (2012) 28(4) *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 1327–1350 <https://doi.org/10.1007/s00253-011-3656-9>.

<sup>38</sup> G Chennappa, MY Sreenivasa and others, 'Azotobacter— A Natural Resource for Bioremediation of Toxic Pesticides in Soil Ecosystems' (2019) in *New and Future Developments in Microbial*.

<sup>39</sup> WK Mousa and others, 'Microbial Degradation of Organophosphate Pesticides: Mechanisms and Environmental Applications' (2021) 268 *Environmental Pollution* 115123 <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.115123>.

<sup>40</sup> V Conde-Ávila and others, 'Growth and Biodegradation Potential of *Azotobacter vinelandii* under Pesticide Stress' (2021) 11 *AMB Express* 78 <https://doi.org/10.1186/s13568-021-01227-5>.

<sup>41</sup> C Gurikar and others, 'Exopolysaccharides in Stress Tolerance and Microbial Survival' (2016) 34(5) *Biotechnology Advances* 728–741 <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2016.03.005>.

### 2.3.2. Біодеградація пестицидів бактеріями роду *Azotobacter*

Окрім стійкості до ксенобіотиків, представники роду *Azotobacter* здатні до трансформації та часткової деградації низки пестицидів. За природних умов ці процеси реалізуються переважно у складі мікробних консорціумів через механізми кометаболізму<sup>42</sup>. Встановлено, що бактерії *Azotobacter sp.* можуть здійснювати гідролітичне розщеплення орґанофосфатних сполук або прискорювати їхню деградацію шляхом індукції позаклітинних ферментних систем<sup>38</sup>. Деградація таких пестицидів відбувається завдяки розриву фосфоефірних зв'язків з подальшою трансформацією проміжних метаболітів до менш токсичних сполук<sup>39</sup>.

Окремі штами *Azotobacter sp.* здатні розкладати такі пестициди, як ліндан, фонат, ендосульфат і пендиметалін<sup>43,44</sup>. При цьому ступінь деградації може сягати високих значень за оптимальних умов культивування, що підтверджує їхній потенціал як біодеструкторів<sup>45</sup>.

Важливо підкреслити, що *Azotobacter sp.* часто не є первинним біодеградантом, а виконує роль функціонального модифікатора ґрунтового мікробного середовища. Завдяки фіксації молекулярного азоту та синтезу ауксиноподібних сполук зростає загальна метаболічна активність ризосфери, що опосередковано прискорює деградацію пестицидів іншими мікроорґанізмами<sup>37</sup>.

Гліфосат є одним із найпоширеніших гербицидів фосфонатної природи, деградація якого у ґрунті відбувається головно за участі мікроорґанізмів. Основним продуктом первинного розщеплення є амінометилфосфонові кислота (АМРА), яка далі розкладається до вуглекислого газу та інших неорґанічних сполук<sup>46,47</sup>. Хоча основними біодеструкторами гліфосату є представники родів *Pseudomonas*, *Bacillus* та *Ochrobactrum*, окремі дослідження підтверджують участь *Azotobacter* у процесах його трансформації<sup>39</sup>. Зокрема, показано, що бактерії роду *Azotobacter* здатні здійснювати кометаболічну деградацію гліфосату у складі ґрунтових мікробних асоціацій.

Крім прямої трансформації, роль *Azotobacter sp.* полягає у підтриманні умов для активної деградації гербициду іншими мікроорґанізмами. Це реалізується через фіксацію атмосферного азоту, що підвищує доступність поживних елементів у ризосфері, а також через виділення біологічно активних метаболітів, які стимулюють ферментативну активність ґрунтових мікроорґанізмів<sup>37,48</sup>. Таким чином, участь *Azotobacter* у трансформації гліфосату слід розглядати як опосередкований, але екологічно значущий механізм прискорення його біодеградації у ґрунтових системах.

### 2.3.3. Вплив пестицидів на бактерії роду *Azotobacter*

Досліджено чутливість до дії низки пестицидів (гербициду Раундапу, інсектициду Антигусін та фунгіциду Квадрісу) та особливості росту азотофіксувальних бактерій роду *Azotobacter* у рідкому

---

<sup>42</sup> RM Atlas and R Bartha, *Microbial Ecology: Fundamentals and Applications* (4th edn, Benjamin/Cummings 2005).

<sup>43</sup> N Anupama and S Paul, 'Biodegradation of Organochlorine and Organophosphate Pesticides by Bacteria' (2009) 30(3) *Journal of Environmental Biology* 323–327.

<sup>44</sup> KS Anupama and S Paul, 'Ex Situ and In Situ Biodegradation of Lindane by *Azotobacter chroococcum*' (2010) 45(1) *Journal of Environmental Science and Health, Part B* 58–66 <https://doi.org/10.1080/03601230903433542>.

<sup>45</sup> G Chennappa and others, 'Pesticide Degradation Potential of *Azotobacter* spp. Isolated from Agricultural Soils' (2018) 7(5) *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* 1234–1245.

<sup>46</sup> MC Zabaloy, JL Garland and MA Gómez, 'An Assessment of Glyphosate Impact on Soil Microbial Communities' (2008) 39(2) *Applied Soil Ecology* 176–183 <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.09.008>.

<sup>47</sup> M Kuznietsova and VD Chmil, 'Glyphosate: Behaviour in the Environment and Residue Levels' (2010) 48(1) *Modern Problems of Toxicology* 87–95.

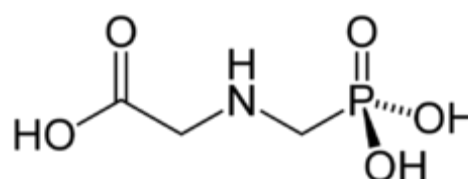
<sup>48</sup> L Gianfreda and MA Rao, 'Potential of Extracellular Enzymes in Remediation of Polluted Soils: A Review' (2008) 35(4) *Enzyme and Microbial Technology* 339–354 [https://doi.org/10.1016/S0141-0229\(03\)00110-9](https://doi.org/10.1016/S0141-0229(03)00110-9).

живильному середовищі за їхнього впливу. Усі пестициди за класифікацією ВООЗ належать до III класу небезпечності (малонебезпечні сполуки)<sup>49,50</sup>.

Гербицид Раундап (рис. 1) – універсальний засіб для боротьби з багаторічними та однорічними бур'янами не лише в сільському господарстві, а й у лісівництві, його використовують для контролю небажаної рослинності на залізничних коліях та смугах відведення, на присадибних ділянках тощо. Діюча речовина – гліфосат (рис. 2) є інгібітором ферменту рослин 5-енолпірувіл-шикимат-3-фосфатсинтази (5-enolpyruvylshikimate-3-phosphate synthase – EPSP synthase, EPSPS), який бере участь у шикиматному шляху біосинтезу ароматичних амінокислот (фенілаланіну, тирозину та триптофану) у рослин, грибів і бактерій. Інгибування EPSPS гліфосатом призводить до зниження інтенсивності біосинтезу вторинних метаболітів та структурних білків, що обумовлює порушення білкового обміну в клітинах рослин. Після потрапляння гліфосату на рослину він швидко розноситься по судинній системі до точок росту та коренів, зумовлюючи поступове пожовтіння, відмирання надземної маси та повну загибель рослини.



**Рисунок 1.** Препаративні форми гербициду Раундапу



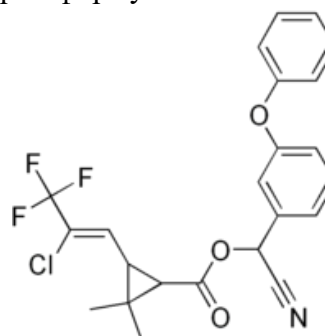
**Рисунок 2.** Структурна формула гліфосату (*N*-(фосфометил)-гліцин),  $C_3H_8NO_5P$ <sup>51</sup>

У зв'язку з відсутністю персистентності (залишкової дії в ґрунті), гліфосат є ідеальним компонентом для інтегрованих програм застосування гербицидів. Завдяки швидкій інактивації мікроорганізмами та міцному зв'язуванню з ґрунтом він не накопичується і не шкодить наступним культурам у сівозміні.

Інсектицид Антигусінь – поширений засіб для боротьби з комахами-шкідниками рослин (рис. 3). Діюча речовина – цигалотрин – існує у вигляді суміші ізомерів, серед яких найбільшою активністю вирізняється лямбда-цигалотрин, структурна формула якого наведена на рис. 4.



**Рисунок 3.** Препаративні форми інсектициду. Антигусінь



**Рисунок 4.** Структурна формула лямбда-цигалотрину,  $C_{23}H_{19}ClF_3NO_3$ <sup>52</sup>

<sup>49</sup> Hygienic Classification of Pesticides by Hazard Level (DSP 8.8.1.2.002-98) <https://zakon.rada.gov.ua/rada/show/va002282-98#Text>.

<sup>50</sup> Insecticides' Agrolife <https://agrolife.ua/ua/szr-sredstva-zaschity-rasteniy/insekticydy.html>.

<sup>51</sup> Y Hrynko, 'Features of Desiccation: When, Why and How?' *Agronom* (2021) <https://www.agronom.com.ua/>.

<sup>52</sup> 'Agrarii Razom Portal' <https://agrarii-razom.com.ua/>.

Антигусінь – це контактно-кишковий інсектицид, який паралізує нервову систему комах-шкідників на всіх стадіях розвитку. Препарат проникає в організм комах разом із соком чи листям або ж крізь покриви комах (унаслідок контакту з обробленою рослиною). Діюча речовина (лямбда-цигалотрин) порушує обмін кальцію в синапсах та роботу натрій-калієвих каналів. Це блокує передачу нервових імпульсів, унаслідок чого у шкідника миттєво настає м'язовий параліч, після чого він перестає харчуватися і швидко гине<sup>53</sup>.

Квадріс (рис. 5) – системний фунгіцид широкого спектру дії для захисту овочевих культур від комплексу хвороб, який належить до нового класу препаратів – стробілуринів. Діюча речовина – азаксистробін ( $C_{22}H_{17}N_3O_5$ ) (рис. 6).

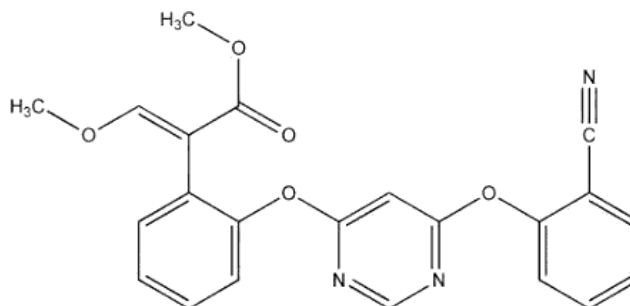


Рисунок 5. Препаративні форми фунгіциду Квадрісу

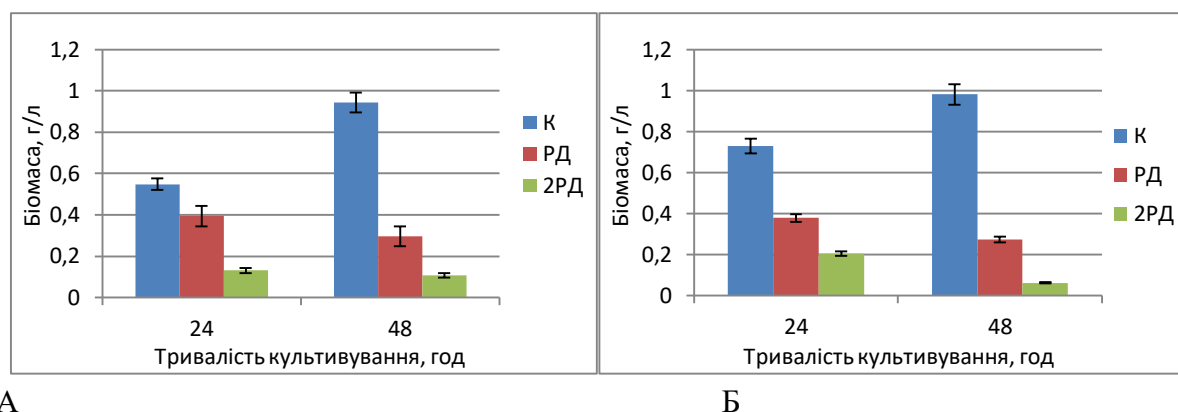
Рисунок 6. Структурна формула азаксистробіну<sup>54</sup>

Механізм дії препарату ґрунтується на блокуванні мітохондріального дихання у клітинах патогенів, що призводить до негайної зупинки розвитку гриба та його загибелі. Квадріс блокує проростання спор, утворення міцелію, запобігаючи подальшому поширенню хвороби на здорові рослини.

Ґрунтові мікроорганізми є дуже чутливими до дії пестицидів, оскільки ці сполуки можуть порушувати ключові метаболічні процеси, зокрема дихання, синтез ферментів і клітинних структур. Навіть низькі концентрації токсикантів здатні змінювати структуру мікробних угруповань. У процесі адаптації до таких змінених умов мікроорганізми можуть набувати стійкості або ж змінювати свої фізіолого-біохімічні властивості, що потенційно впливає на загальний рівень родючості ґрунту. Найбільш вразливою до токсичних сполук зазвичай є логарифмічна фаза росту, коли клітини інтенсивно діляться та активно синтезують білки, нуклеїнові кислоти й структурні компоненти клітин. У випадку азотофіксуючих бактерій навіть низькі концентрації ксенобіотиків можуть істотно впливати на нагромадження біомаси та процес діазотрофії. Додавання Раундапу до рідкого середовища Ешбі спричинило зниження нагромадження біомаси обома штамми азотофіксуючих бактерій упродовж першої доби росту (рис. 7).

<sup>53</sup> 'SuperAgronom Portal' <https://superagronom.com>.

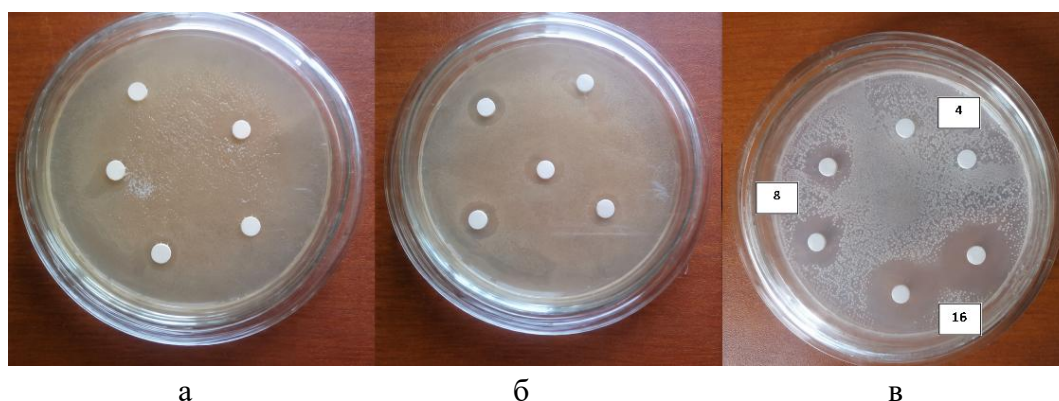
<sup>54</sup> 'Growex Market: Azoxystrobin Information' <https://growex.market/>.



**Рисунок 7.** Нагромадження біомаси азотофіксувальними бактеріями за впливу гербіциду Раундапу у різних концентраціях: А – *Azotobacter chroococcum* ВКМ В-1272, Б – *Azotobacter chroococcum* А1 (К – контроль; РД – рекомендована доза; 2РД – подвійна доза)

На другу добу культивування у середовищі без гербіциду виявлено зростання біомаси азотофіксувальних бактерій, натомість за дії рекомендованої дози Раундапу спостерігали пригнічення росту обох штамів – у 3,16 раза для *A. chroococcum* ВКМ В-1272, майже у 3,6 раза – для *A. chroococcum* А1. За подвійної концентрації Раундапу біомаса обох досліджуваних культур знижувалася у 8,7 та 15,6 раза, відповідно.

Застосування диско-дифузійного методу показало дещо відмінний результат щодо чутливості азотофіксувальних бактерій до дії Раундапу: у рекомендованій концентрації (8 мл/л) гербіцид не впливав на ріст музейної культури азотофіксувальних бактерій. За вдвічі вищої концентрації Раундапу унаслідок дифузії в агар спостерігали незначне інгібування росту бактерій *A. chroococcum* ВКМ В-1272, про що свідчить утворення стерильних зон навколо індикаторних дисків, діаметр яких становив 8–10 мм (рис. 8).



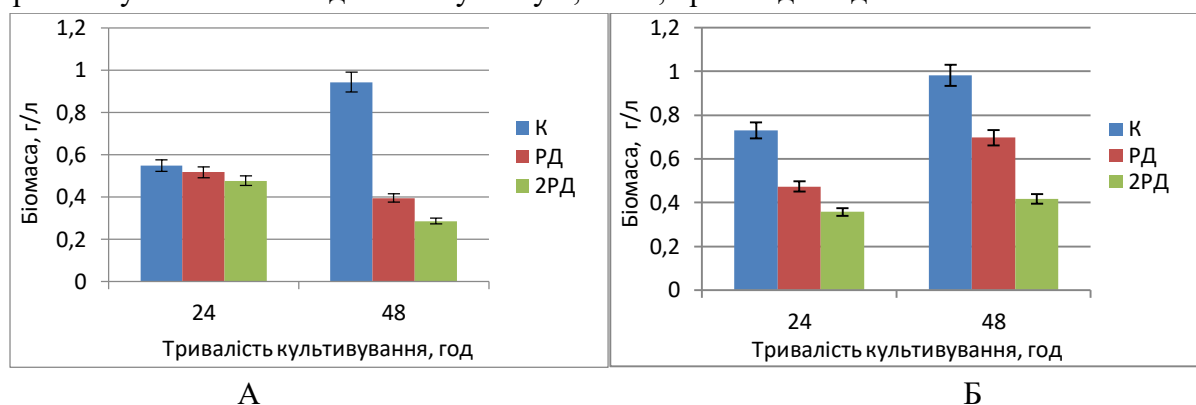
**Рисунок 8.** Чутливість бактерій *Azotobacter chroococcum* ВКМ В-1272 (А – 8 мл/л; Б – 16 мл/л) та *Azotobacter chroococcum* А1 (В) до дії гербіциду Раундапу

Бактерії *A. chroococcum* А1 виявилися більш чутливими до дії гербіциду – навіть за вдвічі нижчої за рекомендовану (4 мл/л) дози Раундапу спостерігали появу стерильних зон навколо дисків. За рекомендованої до використання дози гербіцид інгібував ріст бактерій – діаметр зони затримки росту становив 11–14 мм, за подвійної (16 мл/л) діаметр стерильної зони сягав 16–17 мм.

Відмінності чутливості азотофіксувальних бактерій до Раундапу у в рідкому та на щільному живильних середовищах можуть бути зумовлені як фізико-хімічними властивостями самого

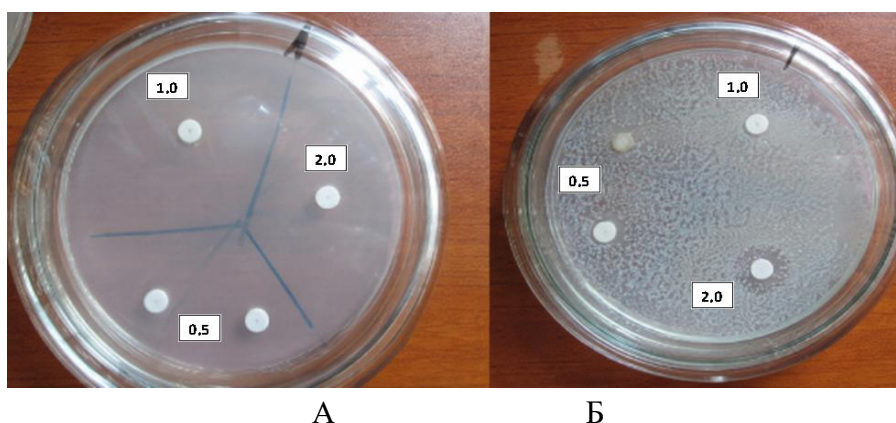
гербіциду, так і особливостями фізіологічного стану бактеріальних клітин. У рідкому середовищі гліфосат перебуває у розчиненому стані та безпосередньо контактує з планктонними клітинами, що може посилювати його інгібувальний вплив на нагромадження біомаси та метаболічні процеси. Натомість на щільному агаризованому середовищі дифузія гліфосату може бути обмеженою через його адсорбцію компонентами середовища, тоді як ріст бактерій у складі колоній або біоплівкоподібних структур підвищує їхню толерантність до дії токсиканта<sup>55</sup>.

За впливу інсектициду Антигусінь спостерігали зниження нагромадження біомаси обох штамів азотофіксувальних бактерій відповідно до концентрації інсектициду (рис. 9). Бактерії *A. chroococcum* A1 виявилися менш чутливими до дії інсектициду: на другу добу культивування Антигусінь у рекомендованій дозі пригнічувала нагромадження біомаси бактеріями *A. chroococcum* ВКМ В-1272 у 2,4 раза, у подвійній дозі – у 3,8 раза; у випадку *A. chroococcum* A1 біомаса порівняно з контролем була нижчою за дії Антигусені у 1,4 та 2,4 раза відповідно.



**Рисунок 9.** Нагромадження біомаси азотофіксувальними бактеріями за впливу інсектициду Антигусінь у різних концентраціях: А – *Azotobacter chroococcum* ВКМ В-1272, Б – *Azotobacter chroococcum* A1 (К – контроль; РД – рекомендована доза; 2РД – подвійна доза)

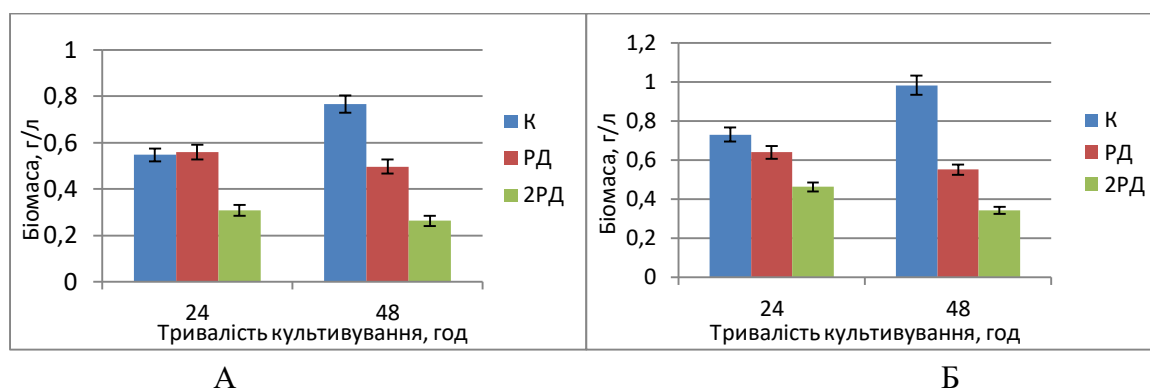
Використовуючи диско-дифузійний метод, виявлено незначне інгібування росту досліджуваних бактерій за подвійної дози Антигусені: діаметр зони затримки росту для *A. chroococcum* ВКМ В-1272 становив 7–8 мм, а для *A. chroococcum* A1 – 9–12 мм. Отже, досліджувані культури азотофіксувальних бактерій малочутливі до інсектициду Антигусінь (рис. 10).



**Рисунок 10.** Чутливість *Azotobacter chroococcum* ВКМ В-1272 (А) та *Azotobacter chroococcum* A1 (Б) до дії інсектициду Антигусінь у концентраціях 0,5 мл/л; 1,0 мл/л та 2,0 мл/л

<sup>55</sup> F Burul, K Barić, J Lakić and A Milanović-Litre, 'Herbicides effects on symbiotic nitrogen-fixing bacteria' (2022) 23(1) *Journal of Central European Agriculture* 89–102 <https://doi.org/10.5513/JCEA01/23.1.3320>.

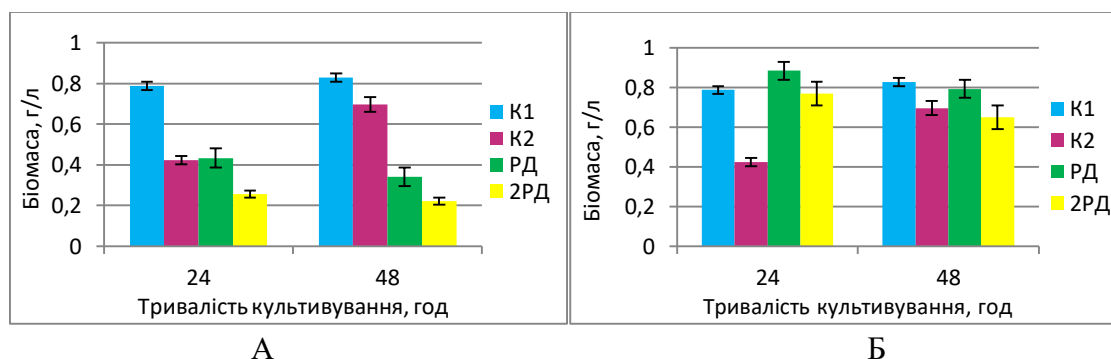
Фунгіцид Квадріс у рекомендованій до використання дозі упродовж першої доби суттєво не впливав на нагромадження біомаси обома штамми азотофіксувальних бактерій. На другу добу виявлено пригнічення росту азотофіксувальних бактерій за дії рекомендованої та подвійної доз фунгіциду Квадріс: нагромадження біомаси бактеріями *A. chroococcum* ВКМ В-1272 знизилося у 1,5 та 2,9 раза порівняно з контролем, бактеріями *A. chroococcum* А1 – у 1,8 та 2,9 раза відповідно (рис. 11).



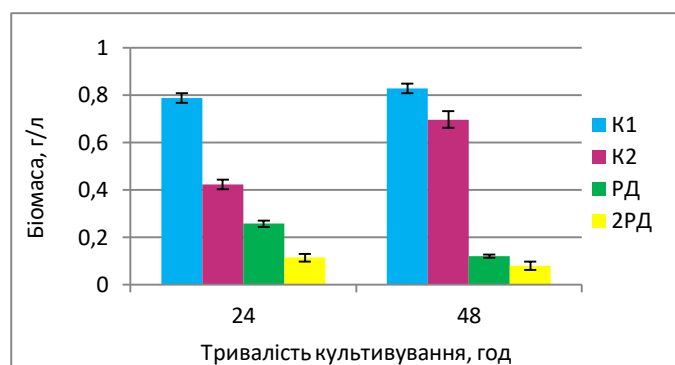
**Рисунок 11.** Нагромадження біомаси азотофіксувальними бактеріями за фунгіциду Квадрісу у різних концентраціях: А – *Azotobacter chroococcum* ВКМ В-1272, Б – *Azotobacter chroococcum* А1 (К – контроль; РД – рекомендована доза; 2РД – подвійна доза)

У результаті проведених досліджень встановлено, що пестициди пригнічують нагромадження біомаси азотофіксувальними мікроорганізмами *Azotobacter* sp. Серед досліджених препаратів найсильніший інгібувальний ефект виявив гербіцид Раундап, який є чи не найпопулярнішим в Україні препаратом для боротьби з небажаною рослинністю.

Відомо, що деякі пестициди, зокрема, на основі гліфосату, проявляють високу здатність до зв'язування частинками ґрунту. Це так звана залишкова токсикація ґрунтів. Також у сільськогосподарській практиці з метою контролю забур'яненості посівних площ та підвищення врожайності застосовують повторні обробки ділянок гербіцидами (проти так званої другої хвилі сходів). Оскільки гліфосат може акумулюватися в ґрунті і має тривалий період напіврозпаду (до 100 днів), ми дослідили нагромадження біомаси азотофіксувальними бактеріями *A. chroococcum* А1, попередньо вирощеними на середовищі з Раундапом (8 мл/л), за впливу вище згаданих пестицидів. Результати дослідження показано на рис. 12.



**Рисунок 12.** Нагромадження біомаси бактеріями *Azotobacter chroococcum* А1, попередньо вирощеними у середовищі з гербіцидом Раундапом, за впливу пестицидів Раундапу (А), Антигусені (Б) та Квадрісу (В) у різних концентраціях (К1 – вихідна культура; К2 – культура, вирощена за впливу Раундапу; РД – рекомендована доза; 2РД – подвійна доза)



В

**Продовження рисунка 12.** Нагромадження біомаси бактеріями *Azotobacter chroococcum* A1, попередньо вирощеними у середовищі з гербіцидом Раундапом, за впливу пестицидів Раундапу (А), Антигусені (Б) та Квадрісу (В) у різних концентраціях (К1 – вихідна культура; К2 – культура, вирощена за впливу Раундапу; РД – рекомендована доза; 2РД – подвійна доза)

Згідно з результатами досліджень, нагромадження біомаси бактеріями *A. chroococcum* A1, попередньо вирощеними на середовищі з гербіцидом, змінювалося неоднаково за повторної обробки пестицидами. Найменше біомаси нагромаджували бактерії за повторного вирощування у середовищі з фунгіцидом Квадрісом. Натомість вирощені попередньо у середовищі з Раундапом азотофіксувальні бактерії нагромаджували у середовищі з інсектицидом Антигусень біомасу, яка достовірно не відрізнялася від біомаси вихідної культури. Можна припустити, що попереднє культивування бактерій за дії гербіциду підвищує їхню чутливість до препарату, водночас сприяючи формуванню адаптаційних механізмів чи активуванню ферментних систем за умов дефіциту джерел нітрогену.

Вплив пестицидів на ґрунтові мікроорганізми має комплексний характер – як на нагромадження біомаси, так і на ключові метаболічні процеси, зокрема біологічну фіксацію азоту. Зокрема, для представників роду *Azotobacter* показано, що гербіциди, включно з гліфосатом, здатні інгібувати активність нітрогеназного комплексу, що призводить до зниження інтенсивності відновлення молекулярного азоту до амонійних форм і, відповідно, до зменшення їх накопичення у середовищі культивування. Експериментально встановлено, що навіть за відносно низьких доз гліфосату спостерігається істотне зниження азотфіксувальної активності *A. chroococcum* та *A. vinelandii*, тоді як підвищення концентрацій призводить до вираженого інгібування росту та метаболічної активності клітин. Це узгоджується з даними про чутливість процесу діазотрофії до дії ксенобіотиків, які порушують активність нітрогенази і пов'язаних з нею ферментних систем<sup>56,57,58,59</sup>.

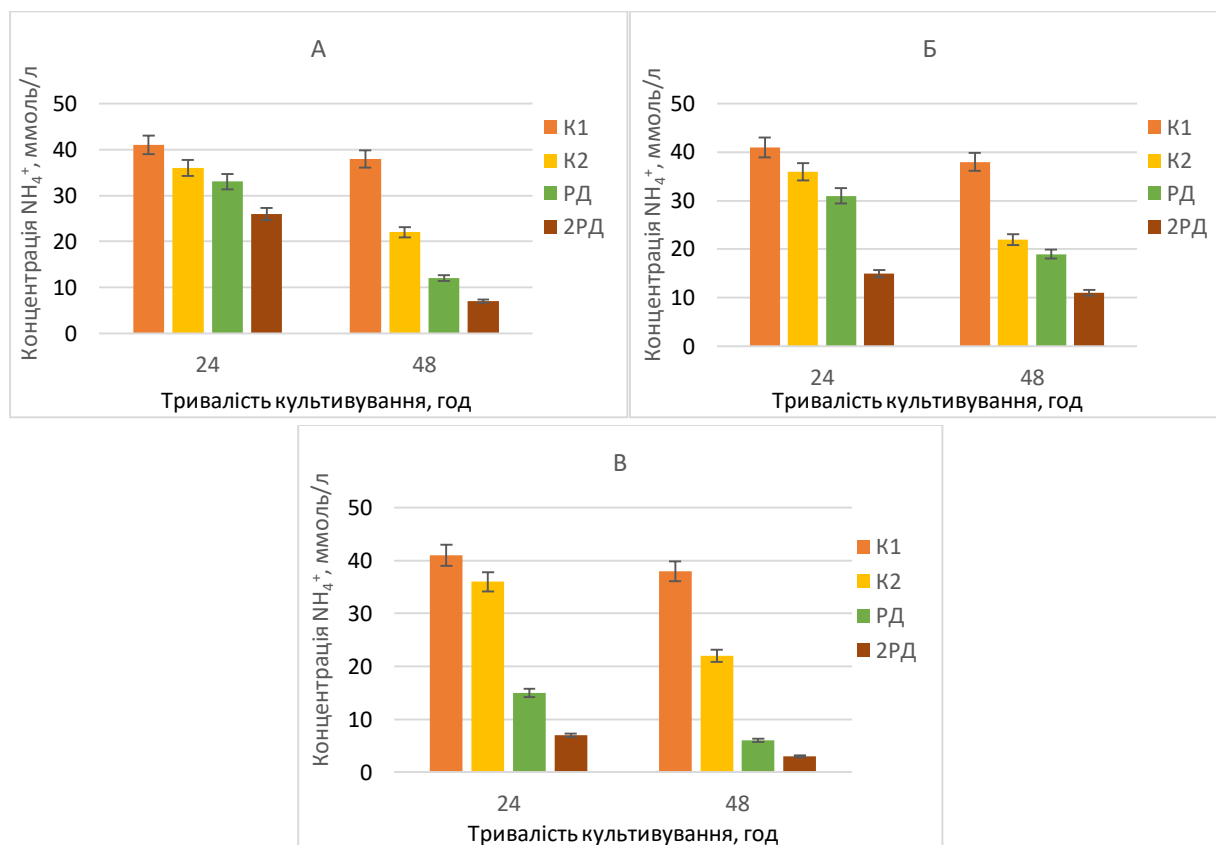
<sup>56</sup> H Chen, H Wang, J Yang, Y Yuan, W Tang, X Wu, Q Zhong and ST Yang, 'Growth inhibition and activity stimulation of non-target nitrogen-fixing bacterium *Azotobacter vinelandii* by herbicide florasulam' (2025) 495 *Journal of Hazardous Materials* 138828 <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2025.138828>.

<sup>57</sup> T Alcarria Vllora, 'Efecto de la aplicación del glifosato y un herbicida comercial basado en glifosato sobre bacterias fijadoras de nitrógeno *Azotobacter chroococcum*' (2025) Universidad Politécnica de Valencia <https://riunet.upv.es/handle/10251/221451>.

<sup>58</sup> HI Zvir and GM Rizun, 'Vplyv herbicydu Wang, J Yang, Y Yuan, W Tang, X Wu, Q Zhong and ST Yang, 'Growth inhibition and activity stimulation of non-target nitrogen-fixing bacterium *Azotobacter vinelandii* by herbicide florasulam' (2025) 495 *Journal of Hazardous Materials* 138828 <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2025.138828>.

<sup>59</sup> T Alcarria Vllora, 'Efecto de la aplicación del glifosato y un herbicida comercial basado en glifosato sobre bacterias fijadoras de nitrógeno *Azotobacter chroococcum*' (2025) Universidad Politécnica de Valencia <https://riunet.upv.es/handle/10251/221451>.

Відновлення молекулярного азоту до амоніаку вільноживучими азотофіксувальними бактеріями *A. chroococcum* A1 пригнічували усі досліджувані пестициди залежно від фізико-хімічних властивостей токсиканта, його концентрації у середовищі, фази росту культури та попереднього вирощування за впливу гербіциду Раундапу (рис. 13). Найвищі концентрації іонів амонію виявлено в середовищі з інсектицидом Антигусін – як у культури, виділеної з препарату «Азотофіт», так і у вирощених попередньо за впливу Раундапу бактерій *A. chroococcum* A1. Бактерії *A. chroococcum* A1, попередньо вирощені у середовищі з гербіцидом, за впливу рекомендованої та подвійної дози фунгіциду Квадрісу нагромаджували найменше іонів амонію порівняно з іншими пестицидами.



**Рисунок 13.** Вплив пестицидів Раундапу (А), Антигусені (Б) та Квадрісу (В) у різних концентраціях на утворення іонів амонію бактеріями *Azotobacter chroococcum* A1, попередньо вирощеними у середовищі з гербіцидом Раундапом (K1 – контроль; K2 – культура, вирощена за впливу Раундапу; RD – рекомендована доза; 2RD – подвійна доза)

Таким чином, за дії пестицидів спостерігається не лише пригнічення росту мікроорганізмів і зменшення нагромадження біомаси, але й порушення азотофіксувальної функції, що проявляється зниженням концентрації іонів амонію в середовищі культивування. Це свідчить про вплив ксенобіотиків на ключові елементи циклу нітрогену в мікробних системах.

## 2.4. Вплив плівкоутворювальних піноутворювачів на бактерії *A. chroococcum* ВКМ В-1272

### 2.4.1. Пожежі та засоби пожежогасіння

Пожежі здавна були одним з найбільших стихійних лих, що забирали безліч людських життів і завдавали величезних матеріальних збитків. Незважаючи на технічний прогрес у галузі пожежної

безпеки та захисту, великого асортименту засобів пожежогасіння, проблема пожежогасіння залишається актуальною і сьогодні.

Пожежа є складним комплексом фізичних та хімічних процесів, серед яких основним є процес горіння. За своєю природою горіння є хімічною реакцією між речовиною, що горить, та окисником, і супроводжується виділенням тепла. Утворене тепло затрачається на нагрівання горючих матеріалів та підтримання горіння, на нагрівання продуктів горіння в ході хімічних реакцій. Практика та досвід гасіння пожеж показують, що горіння більшості горючих матеріалів припиняється за умови зниження концентрації кисню у повітрі приміщення до 14–16%<sup>60</sup>.

Основними причинами пожеж є необережне поводження з вогнем; порушення правил встановлення, монтажу та експлуатації печей, теплогенераторів, електромереж та електроустаткування; порушення режимів технологічних процесів; підпали умисні чи ненавмисні; порушення протипожежних вимог під час проведення вогневих робіт; ігри дітей з сірниками; післяжнивне спалювання рослинних решток; природні явища (блискавка, посуха) тощо.

Причиною лісових пожеж та пожеж на об'єктах промисловості та інфраструктури в Україні стала війна, яку розпочала російська федерація у лютому 2022 р. Обстріли та ракетні удари по об'єктах промисловості та інфраструктури призводять до пожеж, які спричиняють забруднення повітря, ґрунту та води. Продукти горіння, що потрапляють у повітря, містять токсичні гази та тверді частки, що спричинює забруднення ґрунту та води. Пожежа на нафтобазі у Василькові Київської області 26 лютого 2022 р. визнана масштабною техногенною екологічною катастрофою, яку спричинили попадання ракет та подальше спалахування нафтопродуктів. Унаслідок детонування артилерійських снарядів та ракет виникають пожежі з виділенням у довкілля токсичних органічних речовин, забрудненням ґрунтів, водойм з непоправними втратами для різноманіття організмів.

Процес горіння припиняють усуненням або обмеженням одного з чинників, необхідних для підтримання полум'я. До основних методів пожежогасіння належать: зниження концентрації кисню в зоні горіння, ізоляція осередку пожежі від доступу повітря, охолодження горючих матеріалів до температури, нижчої за температуру займання, а також розбавлення горючих речовин негорючими компонентами. Крім того, ефективними способами є введення інертних газів, які зменшують вміст окисника у повітрі, інгібування хімічних реакцій горіння спеціальними речовинами та механічне збивання полум'я струменем води, порошку або газу. Вибір способів і методів гасіння пожеж, а також вогнегасних речовин (рис. 14) та їх носіїв визначають у кожному конкретному випадку залежно від масштабу займання, природи горючих речовин і матеріалів, а також стадії розвитку пожежі<sup>61</sup>. Від правильності вибору вогнегасних речовин і засобів пожежогасіння залежить ефективність гасіння пожежі.

---

<sup>60</sup> JL Torero, JI Gerhard, MF Martins, MAB Zanoni, TL Rashwan, JKBrown and others, 'Processes Defining Smouldering Combustion: Integrated Review and Synthesis' (2020) 81 *Progress in Energy and Combustion Science* 100869 <https://doi.org/10.1016/j.pecs.2020.100869>.

<sup>61</sup> Derzhavna sluzhba Ukrainy z nadzvychainykh sytuatsii, 'Osnovy pozhezhnoi bezpeky' (2024) <https://nmc.dsns.gov.ua/upload/1/2/2/8/1/sait-pdf-faili-1-opr-kons-zag-p-ki.pdf>.

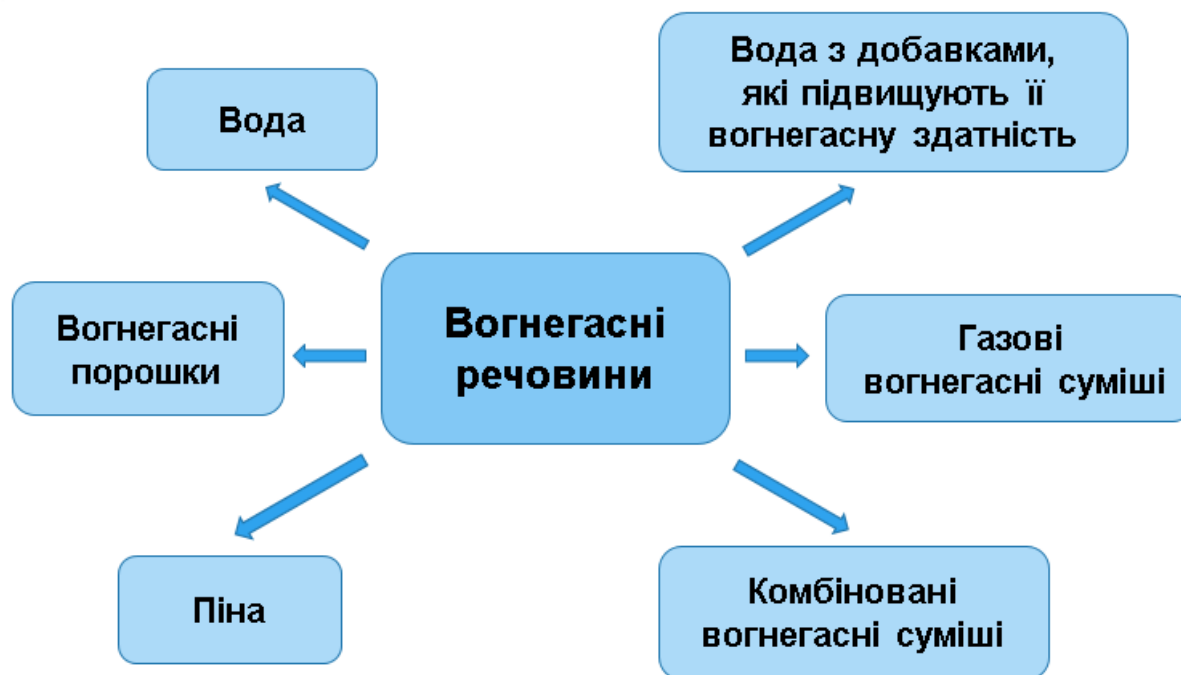


Рисунок 14. Види вогнегасних речовин

Застосування піни для гасіння пожеж запропонував у 1904 р. інженер А. Г. Лоран. Він висунув ідею отримання повітряно-механічної піни та застосування її для пожежогасіння, проте перші спроби застосування цього методу були реалізовані наприкінці XIX – на початку XX ст. для гасіння нафти і нафтопродуктів<sup>62</sup>.

Піни широко використовують для ліквідації пожеж твердих матеріалів і горючих рідин, оскільки вони забезпечують одночасний вплив на декілька механізмів припинення горіння. Вогнегасний ефект піни полягає в охолодженні поверхні пального, ізоляції осередку горіння від доступу кисню повітря, зменшенні теплового випромінювання від полум'я до поверхні горючої речовини, а також у розбавленні газового середовища водяною парою, яка утворюється під час випаровування рідкої фази піни. Це забезпечує ефективне припинення процесів тепло- та масообміну, необхідних для підтримання горіння<sup>63</sup>.

Піноутворювачі класифікують за сферою застосування на засоби загального та спеціального призначення. Піноутворювачі загального призначення використовують головно для гасіння пожеж твердих горючих матеріалів і неполярних легкозаймистих рідин. Зазвичай вони містять синтетичні або природні поверхнево-активні речовини і є концентрованими водними композиціями, які перед використанням розбавляють водою у визначених пропорціях для утворення вогнегасної піни.

Піноутворювачі спеціального призначення створюють на основі флуорвмісних поверхнево-активних речовин або їх комбінацій з іншими компонентами. Їхньою особливістю є здатність формувати на поверхні горючої рідини тонку водну плівку, яка перешкоджає випаровуванню пального та може самовідновлюватися після механічного пошкодження. Завдяки цьому знижується надходження парів горючої речовини у зону горіння та підвищується ефективність пожежогасіння.

<sup>62</sup> JL Scheffey, 'Fire Fighting Foam Systems' (2016) in *SFPE Handbook of Fire Protection Engineering* (5th edn, Springer / NFPA).

<sup>63</sup> VM Kovalov, OV Kostenko and VV Taran, 'Zastosuvannia pinnykh vohnehasnykh rehovyn dlia hasinnia pozhezh klasiv A i B' (2020) 35 *Problemy Pozheznoi Bezpeky* 58–64.

За хімічною природою поверхнево-активних компонентів піноутворювачі спеціального призначення поділяють на протеїнові (protein, P), флуорпротеїнові (fluoroprotein, FP), плівкоутворювальні флуорпротеїнові (film-forming fluoroprotein, FFFP), синтетичні (synthetic, S) та флуорсинтетичні плівкоутворювальні піноутворювачі типу AFFF (aqueous film-forming foam). Останні характеризуються високою здатністю до швидкого розтікання по поверхні горючих рідин і формування стабільної ізолювальної плівки<sup>64,65,66</sup>.

Флуорсинтетичні плівкоутворювальні піноутворювачі спеціального призначення (aqueous film forming foam AFFF) використовують головно для гасіння пожеж, спричинених займанням неполярних (водонерозчинних) легкозаймистих рідин (нафти, бензину, гасу, мазуту, мастильних матеріалів, бензолу, циклогексану тощо) та полярних (водорозчинних) горючих рідин (етилового, метилового та інших спиртів, а також органічних кислот, альдегідів, кетонів, полярних розчинників для лакофарбової промисловості тощо)<sup>67</sup>. Серед основних місць використання AFFF є навчальні заклади, транспортні засоби протипожежної підготовки, кораблі, берегові та військові споруди.

Поверхнево-активні речовини, що входять до складу піни, представлені пер- та поліфторалкільними речовинами (PFAS). Тисячі цих речовин були розроблені ще у 1950-х роках, їх використовували як гідроізоляційні засоби, антипригарне покриття для посуду, волого- і плямостійке покриття для текстилю, упаковки харчових продуктів, змазки тощо завдяки їхній високій хімічній стабільності. Протягом останніх п'яти десятиліть AFFF відігравав важливу роль у військових і цивільних аеропортах у гасінні пожеж, у навчаннях з аварійних ситуацій та вогневої підготовки, реагуванні на пожежі або розливи палива та у реагуванні на надзвичайні ситуації<sup>68</sup>.

Однією з ключових екологічних проблем пер- та поліфторалкільних речовин є їх надзвичайна стійкість до біотичного та абіотичного розкладання, що зумовлено високою енергією зв'язку C–F. У природних умовах більшість PFAS практично не зазнають повної мінералізації, а лише повільно трансформуються або мігрують між компонентами екосистем. Завдяки високій розчинності у воді значна частина PFAS є мобільною у водних системах і може переноситися поверхневими та підземними водами, потрапляючи у джерела питного водопостачання. Крім того, класичні процеси очищення стічних вод (біологічні та фізико-хімічні) зазвичай не забезпечують їх повного видалення, що зумовлює нагромадження цих сполук у навколишньому середовищі<sup>69</sup>.

До складу багатьох AFFF входять перфлуоркарбонові кислоти (PFCA), які залежно від довжини вуглецевого ланцюга поділяють на коротколанцюгові та довголанцюгові<sup>70,71</sup>. До довголанцюгових PFCA належать сполуки з вісьмома і більше атомами карбону, зокрема

<sup>64</sup> I Ross and J Hurst, 'Aqueous Film-Forming Foams (AFFF): Environmental Occurrence, Persistence and Impacts' (2019) 21(10) *Environmental Science: Processes & Impacts* 1809–1829 <https://doi.org/10.1039/C9EM00239F>.

<sup>65</sup> JB Tuovinen and M Blomqvist, 'Extinguishment Performance of Firefighting Foams' (2019) 32 *Fire Technology* 1457–1478 <https://doi.org/10.1007/s10694-019-00852-4>.

<sup>66</sup> IA National Foam, 'Aqueous Film Forming Foam (AFFF) Technical Manual' (2020) <https://nationalfoam.com>.

<sup>67</sup> FM Williams, 'Firefighting Foams and Their Environmental Impacts' (2022) 46 *Journal of Hazardous Materials* 130–144 <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.127299>.

<sup>68</sup> I Ross and J Hurst, 'Aqueous Film-Forming Foams (AFFF): Environmental Occurrence, Persistence and Impacts' (2019) 21(10) *Environmental Science: Processes & Impacts* 1809–1829 <https://doi.org/10.1039/C9EM00239F>.

<sup>69</sup> IT Cousins, JC DeWitt, J Glüge, G Goldenman, D Herzke, R Lohmann, M Miller, CA Ng, M Scheringer and Z Wang, 'The high persistence of PFAS is sufficient for their management as a chemical class' (2020) 22 *Environmental Science: Processes & Impacts* 2307–2312 <https://doi.org/10.1039/D0EM00355G>.

<sup>70</sup> RC Buck, J Franklin, U Berger, JM Conder, IT Cousins, P de Voogt, AA Jensen, K Kannan, SA Mabury and SPJ van Leeuwen, 'Perfluoroalkyl and polyfluoroalkyl substances in the environment: terminology, classification, and origins' (2011) 7 *Integrated Environmental Assessment and Management* 513–541 <https://doi.org/10.1002/ieam.258>.

<sup>71</sup> J Wang, G Chen, Y Sun, Y Zhang, S Li, X Wang and others, 'Occurrence, transformation and environmental behaviour of per- and polyfluoroalkyl substances (PFAS) in aqueous film-forming foams (AFFF)' (2021) 752 *Science of the Total Environment* 141838 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141838>.

перфлуороктанова, перфлуорнонанова та перфлуордеканова кислоти, тоді як до коротколанцюгових відносять перфлуорбутанову та перфлуоргексанову кислоти), які почали активно використовувати як альтернативу токсичнішим довголанцюговим аналогам<sup>72,73</sup>.

Довголанцюгові PFAS характеризуються більшою гідрофобністю, схильністю до сорбції на органічній речовині та біоаккумуляцією в живих організмах, тоді як коротколанцюгові PFAS є мобільнішими у водному середовищі, легше мігрують у ґрунтових водах, але мають меншу здатність до біоаккумуляції<sup>74</sup>. Водночас їх екологічна небезпека не зникає, оскільки вони можуть демонструвати високу стійкість і тривале перебування в гідросфері. У мікробних системах PFAS можуть пригнічувати ріст, змінювати структуру мікробіоценозів ґрунту, знижувати ферментативну активність та впливати на процеси біогеохімічних циклів, зокрема нітрогену та карбону<sup>75</sup>. Це пов'язує як із прямою мембранотоксичною дією, так і з індукцією окисного стресу, який викликають ці сполуки.

#### **2.4.2. Вплив флуорсинтетичних плівкоутворювальних піноутворювачів типу AFFF на бактерії роду *Azotobacter***

Мікроорганізми здатні метаболізувати широкий спектр органічних сполук, що зустрічаються в природному середовищі. Ця властивість значною мірою зумовлена наявністю індукцибельних ферментних систем, які активуються у відповідь на появу відповідного субстрату в середовищі. Завдяки такому механізму регуляції бактерії швидко адаптуються до нових ксенобіотиків. Висока швидкість росту та короткий час генерації клітин дають їм змогу оперативно реагувати на дію різних екологічних чинників.

Водночас механізми взаємодії азотофіксувальних бактерій із PFAS та компонентами AFFF залишаються недостатньо вивченими. Сучасні дані свідчать, що більшість мікроорганізмів не здатна до повного руйнування PFAS через високу стабільність фторованих ланцюгів, а спостережувані процеси переважно обмежуються частковою трансформацією прекурсорів або кометаболізмом<sup>76</sup>. Проте висока адаптаційна здатність ґрунтових діазототрофів дає підстави розглядати їх як перспективні об'єкти для дослідження стійкості мікробних угруповань до PFAS та потенційної участі у процесах біоремедіації.

З метою дослідження впливу протипожежних плівкоутворювальних піноутворювачів на нагромадження біомаси бактеріями *A. chroococcum* ВКМ В-1272 культуру вирощували у селективному для *A. chroococcum* середовищі, додаючи піноутворювачі у концентраціях 3 % та 6 %, культивували 2-3 дні, періодично вимірюючи біомасу. Контроль – середовище без піноутворювача. Результати досліджень наведено на рис. 15.

---

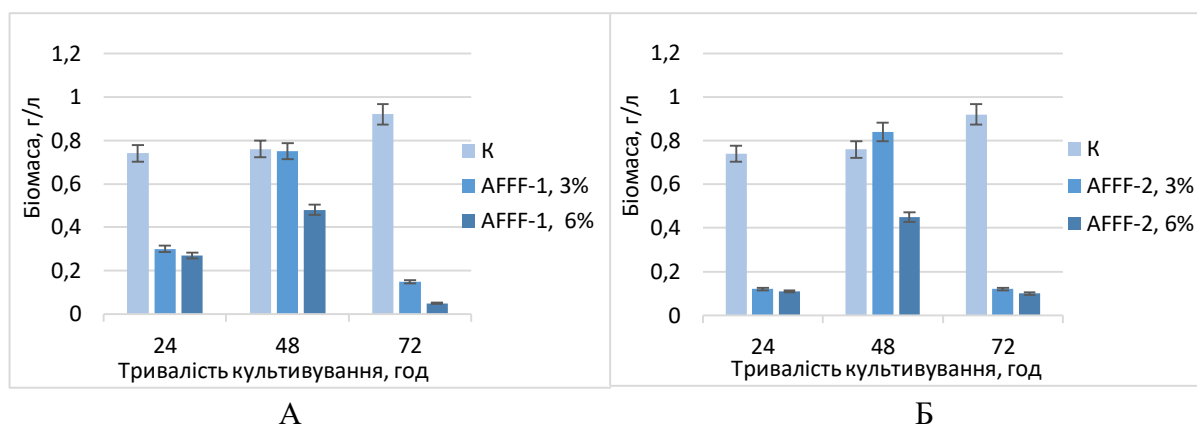
<sup>72</sup> X Zhang, Y Zhang, S Taniyasu, LWY Yeung, PKS Lam and J Wang, 'Short-chain and long-chain perfluoroalkyl substances: environmental distribution, bioaccumulation and toxicological implications' (2022) 806 *Science of the Total Environment* 150545 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150545>.

<sup>73</sup> US Environmental Protection Agency (US EPA), 'Per- and Polyfluoroalkyl Substances (PFAS)' (2025) <https://www.epa.gov/pfas>.

<sup>74</sup> IT Cousins, JC DeWitt, J Glüge, G Goldenman, D Herzke, R Lohmann, M Miller, CA Ng, M Scheringer and Z Wang, 'The high persistence of PFAS is sufficient for their management as a chemical class' (2020) 22 *Environmental Science: Processes & Impacts* 2307–2312 <https://doi.org/10.1039/D0EM00355G>.

<sup>75</sup> European Environment Agency (EEA), 'PFAS pollution in Europe: current status, risks and policy response' (2024) <https://www.eea.europa.eu>.

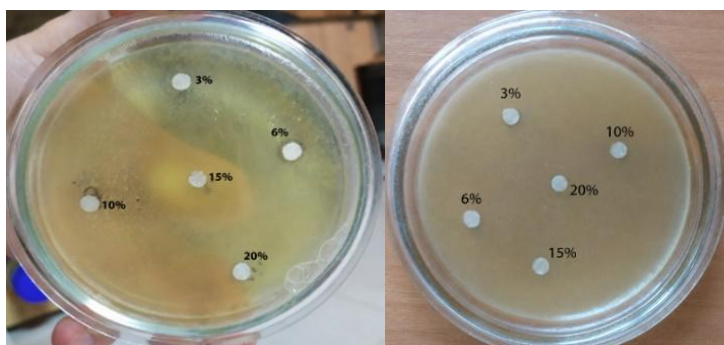
<sup>76</sup> M Shahid and Z Shafi, 'Microbial and molecular approaches for PFAS transformation in soils: prospects and limitations' (2026) 16 *RSC Advances* 4184–4203 <https://doi.org/10.1039/D5RA07508D>.



**Рисунок 15.** Нагромадження біомаси азотофіксувальними бактеріями *Azotobacter chroococcum* VKM B-1272 за впливу флуорсинтетичних плівкоутворювальних піноутворювачів AFFF-1 (А) та AFFF-2 (Б)

У ході експерименту виявлено зростання нагромадження біомаси бактеріями *A. chroococcum* VKM B-1272 під час росту у селективному для *A. chroococcum* середовищі без додавання плівкоутворювального піноутворювача. Внесення у середовище росту бактерій плівкоутворювальних піноутворювачів для гасіння пожеж пригнічувало ріст бактерій впродовж першої доби. Упродовж другої доби синтетичні плівкоутворювальні піноутворювачі за концентрації 3 % вірогідно не впливали на нагромадження біомаси дослідженими бактеріями. За концентрації 6 % спостерігали зниження нагромадження біомаси бактеріями *A. chroococcum* VKM B-1272. Подальше культивування азотофіксувальних бактерій у середовищі з AFFF призвело до зниження нагромадження біомаси *A. chroococcum* VKM B-1272.

Результати диско-дифузійного методу з використанням паперових дисків, імпрегнованих різними концентраціями синтетичних плівкоутворювальних піноутворювачів типу AFFF, не виявили інгібувальної дії пін стосовно *A. chroococcum* VKM B-1272, про що свідчила відсутність стерильних зон навколо дисків (рис. 16). Отримані дані не можуть інтерпретуватися як доказ відсутності біологічної активності AFFF, оскільки обмежена дифузія флуорвмісних поверхнево-активних речовин в агарі та їх сорбція матриксом середовища призводять до суттєвого зниження експозиції мікроорганізмів до діючих компонентів, проте можуть свідчити про адаптаційний потенціал бактерій азотофіксувальних бактерій в умовах хімічного забруднення<sup>58, 77</sup>.

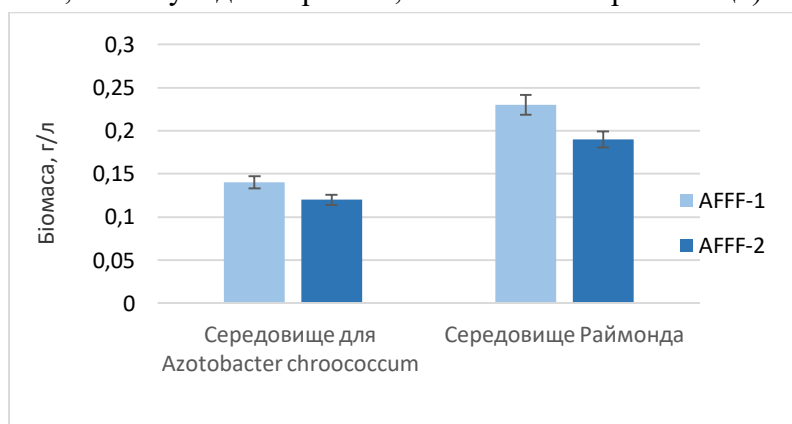


**Рисунок 16.** Чутливість бактерій *Azotobacter chroococcum* VKM B-1272 до дії плівкоутворювальних піноутворювачів AFFF-1 (А) та AFFF-2 (Б)

<sup>77</sup> YuO Khanyk, HI Zvir and NM Hrynchyshyn, 'Influence of firefighting fluorosynthetic film forming foam on soil microbocenosis' (2023) 34(2) *Ecology and Noospherology* <https://sci.ldubgd.edu.ua/jsptui/handle/123456789/12576>.

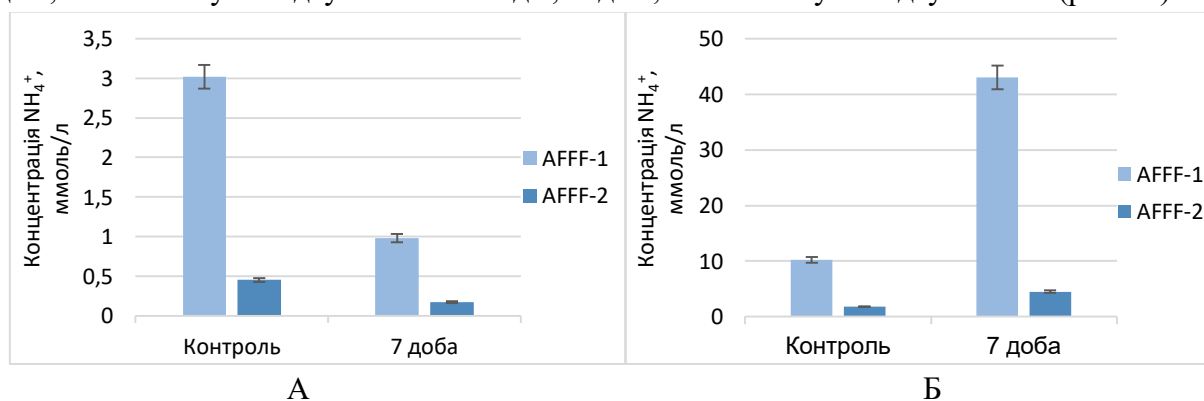
Для дослідження здатності бактерій *A. chroococcum* ВКМ В-1272 використовувати флуорсинтетичні плівкоутворювальні піноутворювачі типу AFFF як джерело карбону ми вносили їх у кількості 0,1% (за обсягом) у рідке середовище Раймонда та середовище, селективне для *A. chroococcum* (замість глюкози), культивували упродовж тижня, після чого вимірювали біомасу, а також концентрацію іонів амонію та фторид-іонів потенціометричним методом з використанням іоноселективних кристалічних електродів. (Оскільки перфторовані сполуки, що входять до складу піноутворювачів типу AFFF, важко піддаються біодеструкції, бактеріям необхідний тривалий період адаптації до субстрату). У селективне середовище *A. chroococcum* як джерело карбону замість глюкози вносили флуорсинтетичні плівкоутворювальні піноутворювачі як описано вище. Вихідна біомаса становила 0,1 г/л.

Результати досліджень свідчать про те, що бактерії *A. chroococcum* ВКМ В-1272 не здатні до росту у середовищах з додаванням флуорсинтетичних плівкоутворювальних піноутворювачів як джерел карбону (рис. 17). Біомаса, нагромаджена бактеріями упродовж 7 діб, достовірно не відрізнялася від вихідної. Незначне зростання біомаси, можливо, пов'язане з наявністю у складі цих пін інших джерел карбону, які додають з метою покращення властивостей засобам піногасіння (для підвищення стабільності, захисту від замерзання, запобігання корозії тощо).



**Рисунок 17.** Нагромадження біомаси бактеріями *Azotobacter chroococcum* ВКМ В-1272 на 7 добу за впливу флуорсинтетичних плівкоутворювальних піноутворювачів як джерела карбону

Концентрація іонів амонію у селективному для *A. chroococcum* середовищі на сьому добу росту бактерій *A. chroococcum* ВКМ В-1272 за умови внесення флуорсинтетичних плівкоутворювальних піноутворювачів як джерела карбону знизилася порівняно з контролем (середовище без бактерій) від 3,02 до 0,98 ммоль/л у випадку AFFF-1 та від 0,44 до 0,16 ммоль/л у випадку AFFF-2 (рис. 18).

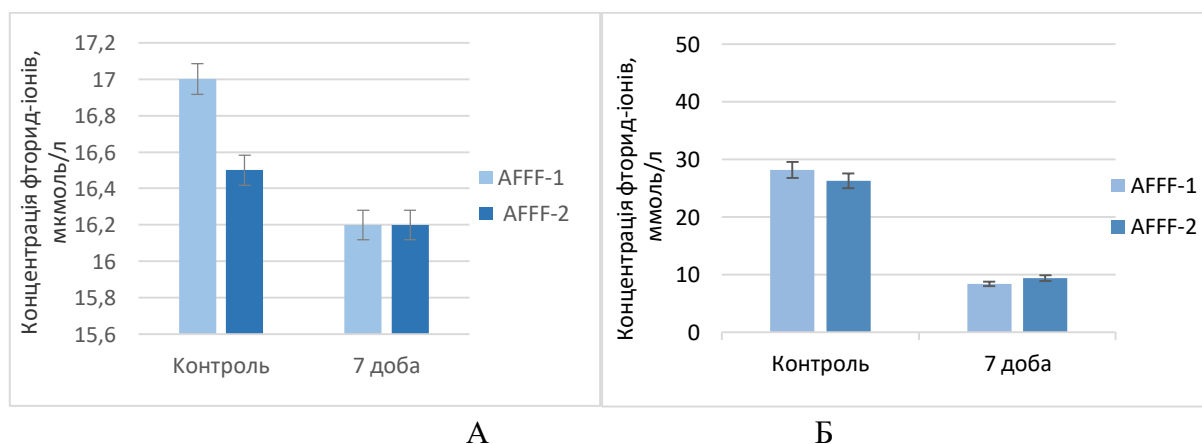


**Рисунок 18.** Концентрація іонів амонію на сьому добу росту бактерій *Azotobacter chroococcum* ВКМ В-1272 за впливу флуорсинтетичних плівкоутворювальних піноутворювачів: А – у середовищі для *Azotobacter chroococcum*; Б – у середовищі Раймонда

Оскільки селективне для *A. chroococcum* середовище не містить сполук нітрогену, припускаємо, що флуорсинтетичні піноутворювачі містять у своєму складі деякі концентрації іонів амонію (амонійні солі підвищують розчинність, стабілізують поверхнево-активні властивості). У середовищі Раймонда, яке містить у своєму складі  $\text{NH}_4\text{Cl}$  (3 г/л), після внесення у нього протипожежних флуорсинтетичних плівкоутворювальних піноутворювачів у кількості 0,1 %, вихідна концентрація іонів амонію становила 10,20 та 1,87 ммоль/л відповідно. Після 7 діб культивування спостерігали тенденцію до зростання концентрації іонів амонію у випадку обох протипожежних піноутворювачів. Отримані результати свідчать про необхідність детального аналізу хімічного складу досліджених піноутворювачів, зокрема щодо наявності азотовмісних компонентів. Ймовірно, виявлене підвищення концентрації іонів амонію може бути зумовлене саме внесеними флуорсинтетичними піноутворювачами, а не метаболічною активністю азотфіксувальних бактерій, ріст яких за даних умов був обмеженим.

Флуорсинтетичні плівкоутворювальні піноутворювачі містять у своєму складі перфторовані сполуки, яким притаманна висока хімічна стабільність, що робить їх ідеальними матеріалами для широкого застосування. Виняткова стабільність цих сполук бажана з точки зору застосування, але є причиною небезпеки для довкілля. Перфторовані сполуки дуже важко піддаються біодеструкції, тому розщеплення їх мікроорганізмами має важливе екологічне значення.

З метою дослідження здатності бактерій *A. chroococcum* ВКМ В-1272 до біодеградації флуорсинтетичних плівкоутворювальних піноутворювачів визначали концентрацію фторид-іонів у культуральному середовищі як один із можливих індикаторів трансформації флуорвмісних компонентів піноутворювачів. Результати досліджень наведено на рис. 19.



**Рисунок 19.** Концентрація фторид-іонів на сьому добу росту бактерій *Azotobacter chroococcum* ВКМ В-1272 за впливу флуорсинтетичних плівкоутворювальних піноутворювачів: А – у селективному для *Azotobacter chroococcum* середовищі; Б – у середовищі Раймонда

Отримані результати узгоджуються з відомими даними щодо високої хімічної та біологічної стійкості флуорвмісних органічних сполук, зокрема компонентів синтетичних плівкоутворювальних піноутворювачів. Наявність міцного зв'язку C–F у пер- та поліфторалкільних сполук значно ускладнює їх ферментативне розщеплення, оскільки відсутні специфічні ферментні системи, здатні ініціювати ефективне мікробне дефторування. У зв'язку з цим відсутність зміни концентрації фторид-іонів у культуральному середовищі свідчить не лише про відсутність

біодеградації досліджених піноутворювачів штамом *A. chroococcum* ВКМ В-1272, але й про загальну низьку біодоступність та хімічну інертність цих сполук.

### **ВИСНОВКИ**

Вплив досліджених ксенобіотиків на бактерії роду *Azotobacter* має комплексний характер і визначається хімічною природою діючих речовин та компонентним складом препаратів. Встановлено, що гербіцид Раундап, фунгіцид Квадріс, інсектицид Антигусінь, а також флуорсинтетичні плівкоутворювальні піноутворювачі типу AFFF по-різному впливають на нагромадження біомаси та інтенсивність процесів діазотрофії, що підтверджує високу чутливість азотофіксувальних мікроорганізмів до хімічного навантаження ґрунтового середовища. Встановлено, що виявлені ефекти можуть бути зумовлені не лише дією активних інгредієнтів препаратів, але й впливом допоміжних компонентів, зокрема поверхнево-активних речовин, стабілізаторів. Такі сполуки здатні модифікувати проникність клітинних мембран, порушувати ферментативну активність та впливати на функціонування ключових метаболічних систем, включаючи нітрогеназний комплекс, що підкреслює необхідність врахування повного хімічного складу препаратів під час оцінювання їх екотоксикологічного впливу.

Водночас представники роду *Azotobacter* зберігають здатність до виживання та часткової функціональної активності навіть за умов повторного хімічного забруднення, що свідчить про їх адаптаційний потенціал до антропогенно змінених ґрунтових екосистем. Поєднання високої толерантності бактерій роду *Azotobacter* до дії пестицидів із здатністю до участі у трансформації окремих ксенобіотиків визначає їх як важливий функціональний компонент стабілізації ґрунтових екосистем. У забруднених агроценозах ці бактерії забезпечують підтримання базових мікробіологічних процесів навіть за умов хімічного стресу, що свідчить про їхнє значення у збереженні функціональної стійкості ґрунтової біоти і визначає перспективність їх використання як модельних організмів для біомоніторингу та як потенційних агентів біоремедіації агроекосистем, забруднених ксенобіотиками.