Дисциплина: «Современные проблемы фотобиотехнологии»

Лекция 1. Введение. Тенденции развития фотобиотехнологии для решения экологических проблем

Биотехнологии в современной науке несет огромную пользу. За счет открытия генной инженерии стало возможным выведения новых сортов растений и пород животных, которые принесут пользу сельскому хозяйству.

Изучения биотехнологии связано не только лишь с науками биологического направления. В микроэлектронике разработаны ион-селективные транзисторы на основе полевого эффекта (HpaI).

Биотехнология необходима для повышения нефтеотдачи нефтяных пластов. Наиболее развитым направлением является использование биотехнологии в экологии для очистки промышленных и бытовых сточных вод.

В развитие биотехнологии внесли свой вклад многие другие дисциплины, именно поэтому биотехнологии стоит отнести к комплексной науке. Еще одной причиной активного изучения и усовершенствования знаний в биотехнологии стал вопрос в недостатке (или будущем дефиците) социально-экономических потребностей.

Тенденцией сегодняшнего дня является сознательное конструирование штаммов микроорганизмов с заданными свойствами на основе ундаментальных знаний о генетической организации и молекулярно-биологических механизмах осуществления основных функций организма.

Микробиологическая промышленность сегодня использует тысячи штаммов из сотен видов микроорганизмов, которые первично были выделены из природных источников на основании их полезных свойств, а затем (в большинстве своем) улучшены с помощью различных методов. В связи с расширением производства и ассортимента выпускаемой продукции в микробиологическую промышленность вовлекаются все новые и новые представители мира микробов.

Л.: №2 Фотосинтезирующие микроорганизмы как объекты биотехнологии. Основные представители, их систематика и биология.

Фотосинтези́рующие бакте́рии (фототрофные бактерии) — тип бактерий, которые способны использовать световую энергию в качестве источника для своей жизнедеятельности. К фотосинтезирующим бактериям относятся пурпурные, зеленые и цианобактерии, или синезеленые водоросли. Способность к фотосинтезу обеспечивается у них наличием бактериохлорофиллов и каротиноидов. Так, например, зеленые и пурпурные бактерии содержат бактериохлорофиллы и каротиноиды, которые при фотосинтезе выделяют не кислород, а сероводород, молекулярный водород, серу или некоторые органические соединения. Цианобактерии при фотосинтезе выделяют кислород, а также некоторые органические соединения и молекулярный азот. В очень соленых водах обитают галофильные организмы, бактерии рода Halobacterium, способные осуществлять особую форму фотосинтеза: в синтезе АТФ у них участвует каротиноид ретиналь, связанный в комплексное соединение с белком — бактериородопсином.

Фототрофы (др.-греч. φῶς, φωτός = свет, τροφή = питание) — это организмы, которые используют свет для получения энергии. Они используют энергию света для поддержания различных метаболических процессов. Существует распространенное заблуждение, что фототрофы должны обязательно фотосинтезировать. Многие, хотя далеко не все, действительно фотосинтезируют: они используют энергию света, чтобы преобразовывать углекислый газ в органический материал, который служит для построения их тела, или в качестве источника для последующих катаболических процессов (например, в виде крахмала, сахаров и жиров). Однако некоторые фототрофы не фотосинтезируют и потребляют исключительно готовые органические вещества. Все фототрофы используют либо электрон-транспортную цепь, либо прямой перенос протонов через мембрану, как это

делают галобактерии, чтобы создать электрохимический градиент, который используется АТФ-синтазой для синтеза АТФ.

Л 3. Основные методы выделения чистых культур микроводорослей из объектов окружающей среды.

Цианобактерии все чаще используются исследователями в качестве объекта для выяснения особенностей таких важных биологических процессов, как фотосинтез, дыхание, азотфиксация, гетеротрофная ассимиляция углерода и другие. Но, прежде чем изучать объект, надо его получить и сохранить для изучения. Поэтому мы неизбежно сталкиваемся с трудностями выделения и поддержания этих организмов в лабораторных культурах.

Широкое распространение цианобактерий в природе делает легкодоступным получение материала для выделения их из самых различных источников. Садовая и лесная почва, речная и озерная вода, болотная жижа и почвенные ко рочки пустынь, налет на камнях и стенках аквариумов могут служить источниками получения многочисленных и разнообразных форм цианобактерий.

В настоящее время существует множество вариаций методики пересева культур в новую среду. Представленный в данном пособии методпрост и позволяет без особых усилий соблюдать необходимую стерильность при работе. Этот способ предполагает наличие ламинарного бокса с вытяжкой, в случае его отсутствия ряд этапов можно пропустить. Кроме того, описанный метод подразумевает использование многоразовых стеклянных пипеток, при использовании одноразовых пипеток или наконечников необходимы небольшие модификации этого метода. Наконец, рекомендации разработаны для праворуких людей, леворукие люди должны внести небольшие коррекции.

Подготовительный этап.

1. Надеть защитную одежду, стерилизованную в УФ-лучах. Если эта

одежда использовалась вне комнаты для пересевов, ее надо занести в комнату и включить УФ-лампу.

2. Выключить УФ-лампу, открыть дверь, стараясь широко не распахивать, медленно войти в комнату и осторожно закрыть дверь.

3. Включить вытяжку в ламинарном шкафу, если в боксе есть газовый кран, открыть его, однако кран горелки Бунзена должен быть закрыт.

4. Протереть рабочую поверхность 70% этанолом.

5. Поместить бунзеновскую горелку в центр.

6. Поставить коробку со стерильными одноразовыми или многоразовыми пипетками слева как можно дальше (рис. 7).

В Китае водоросли выращивают аналогичным образом, но биомассу водорослей, как правило, не высушивают, а вносят в сыром виде на рисовые поля. Планомерно проводимая альгализация способствует повышению плодородия почвы, что выражается в увеличении содержания общего азота, запасов органического вещества, количества подвижных фосфатов, витамина В 12 и в целом биологической активности почвы.

В Индии было подсчитано, что чистая прибыль от альгализацни полей в 10 раз превышает затраты на разведение и применение биоудобреиий на основе цианобактерий. В Египте альгализация ежегодно обеспечивает до 11 фуитов стерлингов прибыли с 1 га обрабатываемых площадей.

Помимо прямого положительного влияния цианобактерий, связанного с усилением процессов азотфиксации, в последнее время стали обращать особое внимание на фнтосанитарные свойства цианобактерий, обусловленные их способностью продуцировать антибиотические вещества широкого спектра действия. Сейчас ведутся исследования по получению лизатов из биомассы цианобактерий под воздействием бактериофагов. Установлено, что лизаты цианобактерий столь же активны, как и сами бактери!^ и могут быть использованы в качестве бактерицидного средства и для дегельминтизации. Внесение

лизатов цианобактерий под корень огурца значительно снижает образование галлов нематодой.

Контрольные вопросы

1. Указать основные факторы среды, влияющие на жизнедеятельность цианобактерий.
2. Каково влияние органических и минеральных удобрений, а также средств химизации на жизнедеятельность и уровень азотфиксации у цианобактерий?
3. Перечислить основные методы разведения цианобактерий.

Л 4. Биотехнология пищевых добавок и биологически активных веществ на основе цианобактерий и микроводорослей.

Настоящая работа посвящена современным применениям эукариотических микроводорослей, а также некоторых прокариот (цианобактерий) в биотехнологических целях. Данная тематика была в центре интереса международного научного сообщества на протяжении последних десятилетий.

Клетки микроводорослей содержат белки, витамины группы В, липиды, полисахариды, пигменты (табл. 1). Белки микроводорослей содержат все незаменимые аминокислоты. Как источник белка и витаминов микроводоросли используются в производстве пищевых добавок, кормах, а также в качестве удобрений и стимуляторов роста растений.

Цианобактерии широко используются для решения фундаментальных и практических научных задач, что связано с легкостью их культивирования и высокой скоростью роста. Они выступают в качестве модельных организмов для изучения процесса фотосинтеза, фиксации атмосферного азота, клеточного деления, в генетических исследованиях, из-за их способности к генетической трансформации экзогенной ДНК. В настоящее время доступна информация о геномных последовательностях большого числа видов и штаммов цианобактерий, что позволяет проводить исследования генной экспрессии на транскрипционном и трансляционном уровнях.

Цианобактерии нашли широкое применение в биотехнологии – в производстве красителей, пищевых добавок, в биоиндикации, в производстве биопластика, в качестве биоудобрения и кормов для животных, для очистки сточных вод, в нанобиотехнологиях, в качестве альтернативного источника энергии

Полисахариды, полученные из различных видов спирулины, особенно из Spirulina platensis, проявляют противовирусную активность в отношении оболочечных вирусов.

Существует множество других цианобактериальных метаболитов, которые здесь не рассмотрены, поскольку механизмы их действия еще следует изучить.

В исследованиях было показано, что загрязненные нефтью участки океана богаты цианобактериальными консорциумами, которые способны разлагать нефтяные компоненты, используя нефть и н-алканы в качестве источников углерода и энергии. Методы молекулярной генетики позволяют получать штаммы цианобактерий с повышенной деградирующей активностью.

Липиды, содержащие омега-3 полиненасыщенные жирные кислоты, применяются в качестве нутрицевтиков и являются одним из основных ингредиентов в рационе питания человека. Жирные кислоты используются для производства биодизеля, а также при производстве альтернативного реактивного топлива из биомассы клеток. Полисахариды микроводорослей находят применение в качестве косметических средств для ухода за кожей (экзополисахариды), для производства биоэтанола (внутриклеточный крахмал). Каротиноиды (β-каротин, астаксантин, лютеин) используются в качестве нутрицевтиков, в составе косметических средств, для обогащения кормов. Жирные кислоты, полисахариды, белковые соединения и каротиноиды, выделяемые микроводорослями в процессе культивирования, обладают антибиотическим действием.

Другая группа широко распространенных и экологически значимых метаболитах включает в себя небелковые аминокислоты. Эти молекулы не кодируются геномами живых

организмов и не принимают участия в синтезе белков. Многие из них являются аналогами белковых аминокислот и некоторые существуют как вторичные метаболиты в клетках различных организмов. Синтез всех этих метаболитов требует затрат клеточной энергии и, вероятно, нужен продуцирующим их организмам

Вторичные метаболиты заметно действуют на фотосинтез в клетках микроводорослей несколькими путями , среди них уменьшение содержания фотосинтетических пигментов,уменьшение скорости выделения кислорода, изменение кинетики первичных реакций фотосинтеза в ходе поглощения и распределения энергии, нарушение процесса переносаэлектронов между фотосистемами и внутри фотосистем. В этом обзоре будут рассмотреныэкспериментальные результаты, демонстрирующие эффекты нескольких широко распространенных метаболитов (ЛОС, небелковых аминокислот) на процесс фотосинтеза в клетках микроводорослей.

Л 5. Современные тенденции развития применения фототрофных организмов в качестве биоудобрения для сельского хозяйства. Фиксация молекулярного азота цианобактериями.

Формирование органического вещества почвы происходит при непосредственном участии микроорганизмов, многостороннее действие которых на растительные и животные остатки описывается множеством биохимических реакций. Заполняя пространства незанятые высшими растениями, ЦБ служат фактором дополнительной ассимиляции солнечной энергии и источником дополнительной биомассы**.**

Роль азотфиксации в почве велика и заключается в трансформировании молекулярного азота в доступную для других организмов форму и включении его в биологический круговорот. Среди многообразия биоты фиксировать молекулярный азот могут исключительно прокариотические формы. Азотфиксация связана с активностью ферментного комплекса нитрогеназы, инактивация которого происходит в присутствии молекулярного кислорода. Нитрогеназа у большинства азотфиксирующих ЦБ локализована в специализированных клетках – гетероцитах; выделение водорода, катализируемое этим ферментом, способствует инактивации кислорода в околоклеточном пространстве. Благодаря этому процесс азотфиксации у гетероцитных ЦБ происходит в анаэробных условиях, а образующиеся соединения связанного азота передаются через микроплазмодесмы соседним вегетативным клеткам, от которых в гетероциты поступает органический субстрат, необходимый для фиксации азота. Безгетероцитные ЦБ, у которых отсутствуют механизмы защиты нитрогеназы от кислорода, способны к фиксации азота только в анаэробных или микроаэрофильных условиях. Важно отметить, что фермент инициируется только при недостатке азотистых соединений в клетке, а не от наличия молекулярного азота в субстрате (Кондратьева, 1996; Давыдов, 2010). В качестве источников азота ЦБ используют аммоний, нитраты и мочевину.

Известно более 200 родов азотфиксирующих гетероцитных нитчатых ЦБ: Anabaena, Anabaenopsis, Aulosira, Calothrix, Cylindrospermum, Fischerella, Haplosiphon, Mastigocladus, Nostoc, Scytonema, Scytonematopsis, Stigonema, Tolypothrix, Westiella, Westiellopsis и другие. Среди одноклеточных и колониальных форм фиксировать азот способны Aphanothece, Chroococcidiopsis, Cyanothece, Dermocarpa, Gloeothece, Myxosarcina, Synechococcus, Synechocystis, Xenococcus. Способность к фиксации азота отмечена и у ЦБ, не образующих гетероциты, например, у некоторых представителей родов Oscillatoria, Pseudanabaena, Lyngbya и др. (Кондратьева, 1996; Prasanna et al., 2014). По некоторым данным, за счет азотфиксации ЦБ накопление азота для почв умеренной зоны составляет от 2 до 51 кг/га в год

Азотфиксирующие представители родов Nostoc и Anabaena могут быть симбионтами некоторых мхов, имеющих на листьях наполненные слизью поло сти, в которые цианобактерии проникают и там поселяются. Известен единственный случай симбиоза цианобактерий с папоротником это тропический папоротник Azolla и цианобактерия

Anabaena, которая поселяется в специальных полостях на листьях папоротника и за счет азотфиксации может обеспечить азотом как свое развитие, так и рост папоротника. Цианобактерии из родов Nostoc или Anabaena образуют клубеньки на корнях некоторых цикадовых, причем клубеньки образуются только около поверхности земли, так что цианобакте рии могут осуществлять фотосинтез. Nostoc образует клубеньки на листьях или стеблях некоторых видов Gunnera покрытосеменного растения, обитающего в южном полушарии. В данном случае развитие цианобактерий происходит внутри клеток растения хозяина. В морск ой среде известны случаи симбиоза цианобактерий и губок или асцидий. Цианобактерии живут внутри клеток некоторых водорослей и жгутиконосцев. В этом случае симбиозможет быть облигатным, то есть обязательным, цианобактерии уже не могут жить самостоятельно, и тогда их называют цианеллами. Цианелла это нечто среднее между цианобактерией и клеточной органеллой. В эволюции биосферы способность цианобактерий к симбиозу имела чрезвычайно большое значение.

Л 6. Биотопливо на основе фототрофных микроорганизмов: применение фотосинтеза для производства возобновляемых видов топлива.

Цианобактерии, фототрофные микроорганизмы, в последнее время привлекают большое внимание как перспективный источник для экологически устойчивого производства биотоплива. Однако барьеры для коммерческих рынков биотоплива на основе цианобактерий касаются экономической целесообразности. Таким образом, были разработаны различные стратегии повышения эффективности производства цианобактерий. Среди них исследуются простые специальные стратегии, приводящие к неспособности полностью оптимизировать рост клеток в сочетании с желаемым выходом продукта. С развитием геномики и системной биологии была признана новая парадигма системной метаболической инженерии. В частности, реконструкция и моделирование метаболических сетей в масштабе генома является важнейшим системным инструментом для исследования и прогнозирования в масштабах всей клетки. В этом обзоре описаны метаболические модели в масштабе генома цианобактерий, которые предлагают понимание метаболизма цианобактерий на системном уровне. Кратко описаны основные процессы реконструкции метаболических сетей и моделирования цианобактерий. Стратегии и разработки в области сетей и моделирования в масштабе генома с использованием системного метаболического инженерного подхода усовершенствованы и используются для эффективного производства биотоплива на основе цианобактерий.

Сегодня в мире разрабатывается значительное количество различных технологий использования биомассы в качестве энергетических или сырьевых источников. Поиски новых нетрадиционных источников сырья для возобновляемой энергетики выдвигают в разряд перспективных источников биомассу микроводорослей и цианобактерий, которая может быть переработана с получением различных видов биотоплив, в том числе метана. Для получения метана можно использовать не только биомассу микроводорослей, но и отходы ее переработки, получаемые после выделения из клеток липидной части при производстве биодизеля или ценных биологически активных веществ (каротиноидов, антиоксидантов и др.).

200 тысяч гектаров прудов могут производить топливо, достаточное для годового потребления 5% автомобилей США. 200 тысяч гектаров — это менее 0,1% земель США пригодных для выращивания водорослей. Однако, водоросли, содержащие большее количество масла, растут медленнее. Например, водоросли, содержащие 80% нефти вырастают раз в 10 дней, в то время как, водоросли, содержащие 30% -3 раза в день.

Производство водорослей привлекательно еще и тем, что в ходе биосинтеза поглощается углекислый газ из атмосферы. Однако, основная технологическая трудность заключается в том, что водоросли чувствительны к изменению температуры, которая вследствие этого должна поддерживаться на определенном уровне (резкие суточные колебания недопустимы). Также коммерческому применению водорослей в качестве

топлива препятствует на сегодняшний день отсутствие эффективных инструментов для сбора водорослей в больших объемах. Также необходимо определить наиболее эффективные для сбора масла виды.

Микроводоросли растут в пластиковом цилиндре диаметром в 70 см и длиной в 3 м. Водоросли размножаются делением. Они делятся каждые 12 часов, и постепенно вода в цилиндре превращается в зеленую плотную массу. Один раз в день содержимое цилиндра подвергается центрифугированию. Остаток представляет собой практически стопроцентное биотопливо. Насыщенная жирами часть этой массы преобразуется в биодизель, а углеводороды — в этанол.

Испанская фирма Bio-Fuel-Systems планирует не только изготовлять из водорослей горючее, но и снижать уровень двуокиси углерода, который образуется при производстве электроэнергии с использованием органических видов топлива. В 2008 году запланировано строительство подобной установки в районе города Аликанте.

Компании Shell и HR Biopetroleum намерены построить на Гавайских островах опытный завод по получению растительного масла из микроводорослей и его дальнейшей переработке в биотопливо.

Микроводоросли будут выращивать на месте, в специальном открытом бассейне с морской водой. Виды микроводорослей будут отобраны для дальнейшего использования из местных образцов морских организмов, в качестве критерия отбора будут использованы быстрый рост водорослей и максимальный выход растительного масла

Специалисты Боинга считают, что оптимальным сырьем для производства **биотоплива** станут морские водоросли, из которых получают в 150 — 300 раз больше масла, чем из сои. По их мнению, биотопливо из водорослей — это будущее для авиации. Так, если бы весь флот авиалиний мира по состоянию на 2004 год использовал 100% биотопливо, полученное из морских водорослей, понадобилась бы 322 млрд. литров масла.

Для выращивания этих водорослей необходима земля площадью 3,4 млн. га. В расчете принято, что с одного гектара получается 6 500 литров ежегодно. Для этих целей, возможно, использовать земли, которые не пригодны для выращивания пищевых сельхозкультур.

Л 7. Фототрофные микроорганизмы как объекты в биомониторинге водных экосистем.

Поиск эффективных биоиндикаторов биологического мониторинга при изучении состояния природных сред и объектов обеспечивался исследованием:

– атмосферного воздуха по показателям: лихенофлоры (доля деревьев, покрытых лишайниками, степень проективного покрытия); количество индикаторных видов; изменения фитоаккумуляции загрязняющих веществ;

– почв по показателям: биомасса, видовое разнообразие почвенных водорослей, микрогрибов, активность ферментов, групповой анализ альго-цианобактериальных комплексов, соотношение микромицетов с окрашенным и бесцветным мицелием, активность почвенных ферментов: каталазы, уреазы, инвертазы;

– состояния водных объектов по показателям макрозообентоса (общая численность макрозообентоса; обшая биомасса зообентоса; количество видов макрозообентоса; численность и биомасса основных групп макрозообентоса; биотический индекс Вудивисса; соотношение численности олигохет и общей численности донных организмов, %; индекс Балушкиной; индекс видового разнообразия Шеннона).

Мониторинг растительного и животного мира рассматривается на некоторых конкретных видах и их индикаторных признаках техногенного воздействия. При проведении биологического мониторинга большое значение имеет корректная оценка точности и достоверности получаемых результатов.

Биомониторинг позволяет сделать прямую оценку качества среды и является первым уровнем последовательного процесса изучения здоровья экосистемы. В этом заключается приоритет биологической оценки в общей системе мониторинга окружающей среды.

Структура биологического мониторинга довольно сложна. Он проводится по показателям состояния живых объектов на разных уровнях их организации – суборганизменном, организменном и надорганизменном. Так генетический мониторинг соответствует субклеточному уровню, экологический мониторинг – популяционному и биоценотическому. Каждому из них соответствует свой набор биологических переменных.

Именно биомониторинг является теоретически методологической основой экологического мониторинга. Как известно, мониторинг принято делить (Реймерс, 1990) на *базовый (или фоновый), глобальный, региональный, локальный, импактный*.

- *Базовый (фоновый)* – слежение за общебиосферными, в основном природными, явлениями без наложения на них региональных антропогенных влияний.

- *Глобальный мониторинг* – слежение за общемировыми процессами и явлениями в биосфере Земли, включая все её экологические компоненты и предупреждение о возникающих экстремальных ситуациях.

- *Региональный мониторинг* – слежение за процессами и явлениями в пределах определённого региона, где эти процессы и явления могут отмечаться и по природному характеру, и по антропогенным воздействиям от базового фона, характерного для всей биосферы. Региональный мониторинг даёт оценку антропогенного влияния на природную среду в ходе обычной хозяйственной деятельности человека, которая обязательно предполагает тот или иной вид взаимодействия с природой (градострои- тельство, сельское хозяйство, энергетика и т. д.), даёт характеристику общего нарушения природной среды, привноса и выноса из природных систем веществ и энергии.

- *Локальный мониторинг* осуществляет контроль за содержанием токсичных для человека химических веществ и других загрязнителей в атмосфере, природных водах, растительности, почве, подверженных воздействию конкретных источников загрязнения. При локальном мониторинге состояние окружающей среды оценивается с точки зрения здоровья человека, что служит самым важным, ёмким и комплексным показателем состояния окружающей среды.

- *Импактный мониторинг* (мониторинг источников антропогенного воздействия) – мониторинг региональных и локальных антропогенных воздействий в особо опасных зонах и местах. Под источником антропогенного воздействия следует понимать источники эмиссии (выделения) веществ, энергии и излучений в природные среды, а также изъятие природных ресурсов, нарушение естественной структуры и их составляющих.

Единственной реальной системой широкомасштабного мониторинга, как отмечает А.Б. Стрельцов, может стать система биологического мониторинга. Рассматривая организационные уровни экологического мониторинга, в качестве наиболее реализуемых выделяют локальный и региональный уровни их организации.

Л 8. Биоремедиация загрязненных экосистем на основе фототрофных микроорганизмов.

Биологическая очистка

1) Биоремедиация (в классическом понимании) – это управляемый или спонтанный процесс разложения (до конечных продуктов: CO_2 , NH_3, H_2O и др.) или трансформации загрязнителей до менее токсичных или нетоксичных соединений микроорганизмами,

который приводит к восстановлению нарушенной экосистемы или элиминации (удалению) загрязнения.

2) Фиторемедиация (фитобиоремедиация) – комплекс мер биологической очистки,

предусматривающий использование растений и ассоциированных с ними микроорганизмов.

3) Вермирекультивация (вермитрансформация) – очистка / восстановление загрязненных сред или переработка отходов с помощью дождевых червей.

Сточные воды – это воды, отводимые после использования в бытовой и производственной деятельности:

1) бытовые (хозяйственно-фекальные),
2) производственные,
3) атмосферные,
4) городские (коммунальные),
5) иногда выделяют также сельскохозяйственные.

Л 9. Биотестирование различных экосистем с помощью фотосинтезирующих микроорганизмов.

Лабораторией биотестирования Регионального центра государственного экологического контроля и мониторинга по Кировской области проведены эксперименты по определению токсичности водных вытяжек из почвы по изменению оптической плотности тест-культуры зелёной протококковой водоросли хлорелла *Chlorella vulgaris.*

Как всем зелёным растениям, хлорелле для роста и в лабораторных условиях, и в природе необходимы свет, определённая температура, углекислый газ, вода и минеральное питание. Культиваторы, используемые для суточного выращивания (КВ–05) и 22-часовой экспозиции (КВМ–05), а также среда Тамия, создают оптимальные условия для интенсивного роста культуры (4-6 делений в сутки). Критерием токсичности пробы по стимуляции является увеличение оптической плотности на 30% и более, по подавлению – уменьшение оптической плотности на 20% и более по сравнению с её ростом на контрольной среде, приготовленной на дистиллированной воде.

Согласно методике качество водной вытяжки устанавливается на основе её токсикологических характеристик через величину биологически безопасного разбавления.

Однако в экспериментах по определению острой токсичности водных вытяжек из почвы хлорелла получает дополнительное минеральное и органическое питание. Содержание в почве подвижных форм элементов питания, переходящих в водную вытяжку, – дополнительный фактор роста и развития водоросли. Это приводит к тому, что даже при разбавлении до 33-, 11-, 3,7-, 1,2%-ных концентраций отмечается стимуляция роста и увеличение оптической плотности культуры водоросли.

Пробы почв отобраны с пробных площадок мониторинга в различных фитоценозах в зоне влияния объекта по уничтожению химического оружия «Марадыковский» в Кировской области. Проведён анализ отобранных проб для определения возможного влияния свойств почвы на оценку степени токсичности водной вытяжки из почв, определённой по тест-культуре зелёной протококковой водоросли хлорелла Chlorella vulgaris.

Все пробы показали стимуляцию роста численности клеток водоросли в опытных вариантах по сравнению с контролем. Как и следовало ожидать, наиболее токсичными (по шкале – от токсичных до гипертоксичных) являются верхние органогенные горизонты в подзолистых почвах. Именно в них происходят процессы разложения органических остатков с высвобождением биогенных элементов, стимулирующих развитие водорослей. В нижележащих песчаных подзолистых горизонтах идёт активное вымывание катионов вниз по профилю, отмечается резкое снижение содержания гумуса и элементов питания, что, естественно, отражается на результатах биотестиро вания. Стимуляция роста водоросли значительно ниже, и степень токсичности по этому показателю оценивается на уровне от нетоксичной до среднетоксичной. Пробы из дерновых горизонтов дерново-подзолистых и аллювиальных почв – от слабо- до среднетоксичных. Эти горизонты богаты специфическим органическим веществом – гумусом, который связывает элементы питания растений прочно, часть из них не переходит в водную вытяжку, и, соответственно, уровень стимуляции развития тест-культуры ниже.

Сравнение результатов экотоксикологического анализа проб почвы по проценту гибели дафний (*Daphnia magna*), индексу токсичности по инфузориям (*Paramecium caudatum*), результатов химического анализа с данными, полученными с использованием культуры Chlorella vulgaris (увеличение оптической плотности во всех пробах: от

слаботоксичных до гипертоксичных) не согласуются. Для оценки качества водной вытяжки из почвы по тест-культуре *Chlorella vulgaris* можно использовать критерий токсичности только по подавлению-уменьшению оптической плотности.

Л 10. Коммерческое использование микроводорослей в фармацевтике. Фотобиотехнология в медицине.

Бактериохлорофи́ллы, разновидность фотосинтетических пигментов – аналогов хлорофилла, обнаружены у фототрофных бактерий, осуществляющих аноксигенный (бескислородный) фотосинтез. Бактериохлорофиллы названы в соответствии с порядком их открытия. Бактериохлорофиллы a и b были выделены из пурпурных бактерий; бактериохлорофиллы a, c, d, e и f – из зелёных бактерий; бактериохлорофиллы g – из гелиобактерий.

В клетках бактерий бактериохлорофиллы локализованы на плазматической мембране и/или в хлоросомах. С помощью бактериохлорофиллов бактерии избирательно улавливают энергию света, передают резонансную энергию, фотохимически преобразовывают энергию возбуждённого состояния в химическую энергию.

Строение бактериохлорофиллов

В основе молекулы бактериохлорофиллов, как и у хлорофиллов, лежит тетрапиррольная структура с системой сопряжённых двойных связей, образованной делокализованными (подвижными) p-электронами. Известные бактериохлорофиллы различаются между собой наличием или отсутствием двойной связи между C7–C8 у пиррольного кольца II, структурой боковых заместителей тетрапиррольного макроцикла, а также присутствием этерифицирующего спирта.

Многие цианобактерии образуют витамины групп A, B, C, D и E, в том числе, витамин B12, который считается особенно ценным продуктом. Он не синтезируется растениями, но необходим для стабильной работы нервной системы человека. Количество витаминов зависит от генотипа, стадии роста цианобактерий, интенсивности освещения и других факторов, оказывающих влияние на их рост и обмен веществ. Хотя продуктивность таких процессов может быть достаточно высокой, сведения о коммерческом использовании цианобактерий в производстве витаминов отсутствуют.

Л 11. Фотобиотехнология в производстве органической косметики и талассотерапии.

«Биотехнология дает возможности для успешного развития отечественной косметической индустрии, обладая необходимыми ресурсами, применяя передовые исследовательские платформы, современные аналитические методики и новейшее оборудование. Наука и индустрия красоты тесно связаны между собой: мы, ученые, даем технологическую и сырьевую базу, а коллеги в отрасли — практическое применение нашим разработкам, их выход на рынок. Важно, что мы вместе можем дать россиянам высококачественные продукты даже в такое сложное время, обеспечивая тем самым национальную безопасность страны и ее статус в технологической сфере», — подвел итог работы секции Алексей Федоров, доктор биологических наук, научный руководитель Центра НТИ, директор ФИЦ Биотехнологии РАН. Информация взята с портала «Научная Россия» (https://scientificrussia.ru/)

Биотехнология в косметическом производстве стала применяться недавно, и только

несколько фирм в мире производят свою продукцию с помощью биотехнологий. Один из самых распространенных методов биотехнологии - ферментация. Микроорганизмы растут и размножаются в больших котлах – ферментаторах в специальной питательной среде. Они производят разнообразные продукты обмена, в том числе и ценные, например,

гиалуроновую кислоту, без неё кожа человека становится сухой и вялой. Добывают её сложным способом в ограниченном количестве из соединительной ткани животных и из человеческой пуповины. Другие продукты ферментации – гамма-линолевая кислота и

полисахарид, состоящий из галактозы и галактуроновой кислоты, также являются хорошими увлажнителями кожи [4]. Ещё один метод биотехнологии – использование клеточных культур. Вместо микроорганизмов применяют клеточный растительный, животный, человеческий материал. Таким способом производят терминальный планктон, в косметике ценится его способность питать, увлажнять, регенерировать кожу.

Преимущества биотехнологии:

-бактерии действует эффективнее, производя активные субстанции в больших количествах.

-концентрацию биотехнологических компонентов в косметическом препарате можно строго дозировать.

-меньше загрязняет окружающую среду, отходы биотехнологий легко утилизируются.

Тенденция, последовавшая за этими изменениями, стала популярной благодаря термину Biotech Beauty. Имеется в виду синергия науки и природы. Термин «биотехнологическая красота» широко используется для описания выращенных в лаборатории косметических ингредиентов, которые сочетают натуральные ингредиенты с синтетическими химическими веществами или создают синтетические, устойчивые альтернативы натуральным ингредиентам.

Как упоминалось выше, традиционная биотехнология поддерживает потенциал микробов посредством ферментации, а также современная биотехнология контролирует генетический материал и широко используется в генной инженерии. Во время ферментации микробы или ферменты используются в качестве биокатализаторов в биореакторах для крупномасштабного производства белков, вторичных метаболитов и косметических компонентов, и процесс дополнительно оптимизируется для повышения эффективности и производительности.

Ферментированные продукты, а именно кимчи, сыри т.д., хорошо усваиваются организмом и приносят много пользы. Точно так же ферментированные ингредиенты для косметики, такие как ферментированный кокос, ферментированные перец чили смогли заменить традиционные синтетические консерванты.

Л 12. Воздействие токсичных веществ и нефти на рост фототрофных микроорганизмов.

Основным источником загрязнения и засорения водоемов являются недостаточно очищенные сточные воды промышленных и коммунальных предприятий, крупных животноводческих комплексов; отходы производства при разработке рудных ископаемых; воды шахт, рудников; сбросы водного и железнодорожного транспорта; стоки сельскохозяйственной промышленности и т.д. Загрязняющие вещества, попадая в природные водоемы, приводят к качественным изменениям воды, проявляющимся в изменении физических свойств воды (появление неприятных запахов, привкусов и т.д.); в изменении химического состава воды (появление в ней вредных веществ), в наличии плавающих веществ на поверхности воды и откладывании их на дне водоемов.

Нефть и нефтепродукты на современном этапе являются основными загрязнителями внутренних водоемов, рек, морей и мирового океана. Попадая в водоемы, они создают разные формы загрязнения: плавающую на воде нефтяную пленку, растворенные или эмульгированные в воде нефтепродукты, осевшие на дно тяжелые фракции и т.д. При этом изменяются запах, вкус, окраска, поверхностное натяжение, вязкость воды, уменьшается количество кислорода, появляются вредные органические вещества, вода приобретает токсические свойства и представляет угрозу не только для человека После попадания нефти в водную экосистему ее состав подвергается постоянным изменениям под действием физико-химических и биологических факторов: растворения, испарения, адсорбции, фотоокисления, биодеградации и других. В водной среде нефть находится в различных миграционных формах: поверхностных пленках (сликах); эмульсиях (типа «нефть в воде» и «вода в нефти»); нефтяных агрегатах и комочках; в растворенной форме; сорбированной

взвесями и донными осадками; аккумулированной водными организмами. Количественное соотношение этих форм нахождения нефти в воде определяется множеством факторов и зависит как от состава и свойств самой нефти, так и условий ее поступления в водоем и его гидрологических особенностей.

Общепризнано, что ведущая роль в процессах самоочищения принадлежит микроорганизмам. В то же время рассматривать эти процессы как чисто бактериальные не правомочно, т.к. известно, что процесс естественного биологического самоочищения водоема имеет две фазы: фазу абсорбции (поглощения) загрязняющих веществ биологическими агентами (организмами, нуждающи мися в органическом питании бактериями, грибами, миксотрофами) и минерализации (разрушения) загрязняющих компонентов в процессе метаболизма тех же биологических агентов за счет окислительных процессов. Таким образом, в процессе самоочищения природных водоемов принимают участие как бактерии, дрожжи и микромицеты, так и микроводоросли, простейшие, ракообразные, высшие водные растения.

Микробиальные процессы самоочищения обычно ассоциируют в основном с гетеротрофными аэробными бактериями, но роль бактерий в процессах деградации загрязнений далеко не ограничивается лишь этой группой организмов. Представители практически всех основных групп бактерий участвуют в процессах, важных для деструкции органического вещества и самоочищения водоемов.

Цианобактерии, являющиеся оксигенными фототрофами и первичными продуцентами водных экосистем, обладают удивительной способностью противостоять различного рода стрессовым условиям за счет своей способности вступать в прочные связи с разнообразной микрофлорой. Это позволяет цианобактериальным сообществам заселять экстремальные экологические ниши, где эукариоты не выдерживают сложившихся условий окружающей среды. Существование ассоциаций нефтеокисляющих бактерий и цианобактерий в условиях нефтяного загрязнения не только возможно, но и необходимо. При изучении цианобактериальных матов загрязненных вод Персидского залива отмечено наличие в составе мата гетеротрофных бактерий, использующих нефть в качестве единственного источника углерода и энергии.

Установлено, что микробные сообщества на основе цианобактерий могут активно вовлекаться в деградацию нефти и ее производных. Цианобактериальные сообщества, наблюдаемые вблизи нефтяных пятен Аравийского залива, а также в загрязненном районе Суэцкого канала, демонстрировали интенсивную деградацию нефтяных углеводородов.

Доминирующими родами цианобактерий являлись Phormidium, Oscillatoria, Synechococcus, Synechocystis, Pleurocapsa. При этом выявлено, что клетки цианобактерий могут аккумулировать углеводороды из среды, и впоследствии превращать их в соединения, более доступные для использования бактериями При исследовании роли цианобактериальных сообществ, выделенных из вод северного Каспия, эдификаторами которых являются *Osc. Pseudo geminata и Osc. tambi*, установлена способность активизации процессов биодеградации нефтяных углеводородов в солоноватоводных экосистемах на 81,2-86,7%.

Л 13. Методы оптимизации промышленного производства ценных биопродуктов на основе микроводорослей.

Фикоцианин – водорастворимый, нетоксичный флуоресцентный белок, пигментированный компонент антенной структуры фотосистемы II с выраженными антиоксидантными, противововспалительными, противоопухолевыми свойствами – может быть очищен непосредственно из цианобактерий или синтезирован в клетках E.coli при использовании вектора экспрессии. Недорогим источником его является Spirulina. С-фикоцианин применяется в пищевой промышленности, биотехнологии, диагностике и медицине. Цианобактерии Spirulina platensis и S. maxima отличаются высоким содержанием белка, до 70% сухой массы и могут использоваться в качестве диетических пищевых

добавок. Nostoc flagelliforme и другие цианобактерии используются в пищу в Китае, Индии, на Филиппинах

Актуальной проблемой сельского хозяйства на настоящий момент является утилизация жидкого навоза, помета и сточных вод, характеризующихся высокой санитарно-эпидемиологической опасностью из-за высокой концентрации в них органических веществ и биогенных элементов – аммонийного и нитратного азота и фосфора. Цианобактерии обладают уникальными природными механизмами изъятия связанного азота и фосфора из среды, в том числе из животноводческих стоков. Методология использования цианобактерий и других микроводорослей разрабатывается уже не первый десяток лет и не потеряла актуальности в настоящее время из-за ряда преимуществ. Высокая скорость роста и эффективность извлечения биогенных элементов, фотосинтетическая аэрация, благодаря которой происходит окисление органических соединений и поддерживается жизнедеятельность гетеротрофных организмов, утилизирующих органические компоненты отходов. Все это снижает затраты энергии на очистку, устраняется потребность в аэрации и механическом перемешивании.

В то же время цианобактерии синтезируют широкий спектр ценных соединений. Обогащенная липидами и углеводами биомасса микроводорослей может быть переработана в биотопливо-биодизель, метан, биоводород.

Таким образом, использование цианобактерий может обеспечить глубокую переработку отходов животноводства с попутным получением продуктов с более высокой добавленной стоимостью. Биологическая очистка с применением микроводорослей – одно из наиболее перспективных направлений биотехнологии очистки сточных вод, характеризующееся высокой эффективностью, простотой, экологичностью.

Проблемой остается получение штаммов, толерантных к высоким концентрациям углекислого газа и эвтофным условиям культивирования на животноводческих стоках. Сложность представляет также интеграция биотехнологий на основе цианобактерий в цикл очистки и переработки отходов животноводства. Работа в этом направлении в настоящее время продолжается.

Л 14. Особенности и значение в биотехнологии токсичных видов фототрофных микрооганизмов.

Массовое развитие токсинообразующих ци-анобактерий негативно влияет на водные экоси-стемы, приводит к изменению трофическойструктуры сообщества, гибели рыб, обедниютолщи воды кислородом и снижению ее качества. Цианоток-сины представляют реальную угрозу для здоровьячеловека, животных, многих представителейпланктона, поэтому особое значение приобрета-ют исследования потенциального синергетиче-ского действия различных биотических и абиоти-ческих факторов, оказывающих влияние на ин-тенсивность распространения цианобактерий,образование токсинов, на соотношение токси-генных и нетоксигенных видов в пресноводномпланктоне.

С цианобактериями связаны серьезные эконо-мические и социальные проблемы. Основныеэкономические потери от цианобактериальных цветений” определяются расходами на очисткуводы от токсинов и устранение неприятного вку-са и запаха питьевой воды. Многие авторы отмечают, что в глобальном мас-штабе эти проблемы со временем будут только уси-ливаться. Несмотря на сложный характер данного при-родного явления, его интенсивно исследуют вовсем мире. Уже достигнуты определенные успе-хи, однако многие вопросы, которые важны дляэффективной защиты от негативных последствиймассового развития цианобактерий, пока не ре-шены. Настоящий обзор по-священ глобальному распространению ци-анобактерий в пресноводных водоемах, возмож-ным причинам этого явления и его последствиям.

Токсины, выделяемые пресноводными и морскими водорослями, могут до некоторой степени накапливаться в некоторых водных организмах, особенно в рыбе, моллюсках и морепродуктах. Биоаккумуляция этих соединений может серьезно повлиять на здоровье

домашних животных, людей и дикой природы, вызывая тем самым ряд токсикологических эффектов, таких как токсичность внутри клетки (цитотоксичность), кожи (дерматотоксичность), гепатотоксичность и нейротоксичность. Наиболее распространенные токсины пресноводных водорослей, такие как анатоксин-а, цилиндроспермопсин, микроцистины и сакситоксины, получают из штаммов цианобактерий, а именно *Anabaena, Microcystis, Nostoc и Oscillatoria sp*. Цилиндроспермопсин - это еще один токсин, который является алкалоидом, продуцируемым (при специфической для штамма продукции в штаммах цианобактерий Aphanizomenono valisporum (в Австралии и Израиле), цилиндроспермопсиса рациборского (в Австралии, Венгрии и Соединенных Штатах), Umezakia natans (в Японии) и Anabaena сп.. Нейротоксины были классифицированы на три основных класса анатоксин-а, первый мощный цианотоксин сакситоксин из Anabaena circinalis (цианобактерия) в Австралии и Aphanizomenon flosaquae (цианобактерия) в Северной Америке, которые вызывают широко распространенную смертность животных; и анатоксина(ы), который действует как мощный необратимый ингибитор ацетилхолинэстеразы.

Метаболиты цианобактерий необходимы для осуществления аллелопатических функций, выступают в роли цианотоксинов, хелаторных агентов, ингибиторов протеаз, защищают клетки от ультрафиолета [4]. Токсины цианобактерий можно отнести к двум основным группам – биотоксины, среди которых выделяют гепатотоксины (микроцистины, нодулярины, цилиндроспермопсин) и нейротоксины (анатоксины, сакситоксины), вызывающие гибель лабораторных животных, и цитотоксины.

Синтезируемые нерибосомально и продуцируемые представителями родов *Anabaena, Microcystis, Nostoc, Phormidium, Synechococcus* и др., микроцистины накапливаются при цветении водоемов и, распространяясь по трофическим сетям живых организмов, вызывают отравления. Цитотоксины, в отличие от биотоксинов, влияют на отдельные функции клеток, не вызывая гибели многоклеточного организма, и могут использоваться в фармакологии.

Для вторичных метаболитов цианобактерий показано широкое разнообразие видов биологической активности – антибактериальная, противовирусная, противогрибковая, противопаразитарная, противотуберкулезная, иммуносупрессивная, противовоспалительная, антиоксидантная, противоопухолевая, что привлекает высокий интерес биотехнологии и фармацевтический промышленности и делает их перспективными объектами поиска новых лекарственных препаратов.

Л 15. Потенциальные способы изменения интенсивности и эффективности протекания процессов жизнедеятельности фототрофных микроорганизмов при различных технологических условиях

Интенсивность протекания процессов жизнедеятельности микроводорослей и цианобактерий зависит от комбинации различных условий роста клеток микроорганизмов: температуры, pH, интенсивности и длины световых волн, состава и количества питательных веществ.

Температура рассматривается как один из критических факторов для роста микроорганизмов и биохимического состава клеток. При повышенных и пониженных относительно оптимальной температурах наблюдается снижение физиологической активности за счёт изменения вязкости цитоплазмы, текучести и проницаемости мембран, ферментативной активности, ингибирования процессов репликации, транскрипции и трансляции. Большинство видов микроводорослей и цианобактерий лучше всего растут при оптимальной температуре от 15 до 30 °C (для микроводорослей) и от 20 до 35 °C (для цианобактерий).

Значительное повышение температуры за пределы диапазонов отрицательно влияет на многие аспекты роста и метаболизма микроорганизмов: эффективность поглощения и использования питательных веществ, активность ферментов и скорость фиксации CO2. В

недавнем исследовании скорость фиксации CO2 Arthrospira sp. увеличилась с 25,5 до 51,3 г/(м2·в сутки), когда температура культивирования была повышена с 23,8 до 33 °C, но впоследствии снизилась до 39,0 г/(м2·в сутки) при дальнейшем повышении температуры до 38 °C. Кроме того, растворимость CO2 снижается при температурах выше 20 °C.

Кислотность (pH) культур очень важна, так как pH определяет доступность CO2 и питательных веществ для микроводорослей и цианобактерий, что сильно влияет на метаболизм микроорганизмов. При низких значениях pH (<5) существует высокая концентрация катионов H+, растворённых в воде, что приводит к образованию угольной кислоты. При высоких значениях pH (>11) концентрация того же катиона в культуральной среде низкая, и реакция имеет тенденцию к образованию карбоната, что ограничивает доступность CO2 и, следовательно, подавляет рост клеток и производство биомассы.

Оптимальный pH для производства биомассы варьируется для каждого вида в узком диапазоне и обычно зависит от штамма. Свет является решающим фактором для роста клеток и накопления метаболитов в клетках микроорганизмов. В условиях высокой освещённости основную массу клеток составляют липиды и углеводы. Содержание каротиноидов, таких как β-каротин и зеаксантин, также значительно повышается в условиях высокой освещённости.

Синтез органических соединений за счёт процесса фотосинтеза – основной способ питания микроводорослей, при этом данные микроорганизмы способны легко переключаться в определённых условиях с фотоавтотрофного способа питания на ассимиляцию различных органических соединений и осуществлять гетеротрофный или фотогетеротрофный тип питания, либо сочетать эти способы питания с фотосинтезом. Способность клеток микроводорослей усваивать органические вещества в процессе гетеротрофного питания зависит от генетических свойств вида, например, для большинства микроводорослей Chlorella наилучшим источником углерода является глюкоза. При этом важно учитывать, что гетеротрофный тип питания клеток микроводорослей в темноте обеспечивает значительно более медленный рост, чем автотрофный рост на свету. При использовании освещения и питательных сред с глюкозой для культивирования микроводорослей, но без подачи углекислого газа, наблюдается повышение скорости роста клеток и усвоения глюкозы. Обеспечение же клеток микроводорослей углекислым газом позволяет клеткам перейти к миксотрофному типу питания: скорость роста клеток микроводорослей, которые культивируются при таких условиях, превышает их скорость роста при автотрофном питании.

Биомасса микроводорослей и цианобактерий активно использует CO2 в процессе автотрофного роста в качестве предшественника для множества макромолекул, метаболитов и других биохимических соединений, включая липиды, белки, полисахариды, пигменты, целлю- лозу, РНК (рибонуклеиновая кислота) и ДНК (дезоксирибонуклеино- вая кислота). Поскольку углерод является наиболее распространенным элементом в биомассе микроводорослей, при использовании света в качестве источника энергии автотрофные микроорганизмы на выходе производят биомассу и кислород. На каждую тонну биомассы микроводорослей требуется до 2 т углекислого газа, 0,1 т водорода, 0,010 т фосфора и 0,015 т калия, при этом во время процесса также выделяется до 2 т кислорода. Выделенный кислород может накапливаться до высоких концентраций, что отрицательно сказывается на продуктивности биомассы, подавляя рост клеток микроводорослей.

Увеличение выбросов CO2 в атмосферу провоцирует экологический кризис, поскольку CO2 считается основной причиной парникового эффекта и, следовательно, глобального потепления. Постоянный поиск эффективных систем для улавливания CO2 выявил потенциал культур микроводорослей и цианобактерий для выполнения этой задачи. Микроводоросли и цианобактерии являются фотосинтетическими микроорганизмами, способными поглощать CO2 как из атмосферы, так и из выбросов дымовых газов, трансформируя их в биомассу или другие органические соединения.

Для улучшения диффузии CO2 в культуральной среде можно использовать различные подходы:

− оптимизация существующих фотобиореакторов для улучшения массопереноса CO2;

− разработка и тестирование новых фотобиореакторов;

− оценка влияния различных параметров на диффузию CO2 микроводорослями [88].

Для снижения затрат, связанных с производством биомассы микроводорослей и цианобактерий, такие процессы, как улавливание CO2, очистка сточных вод и получение продуктов с высокой добавленной стоимостью из биомассы микроводорослей в товарные продукты, должны быть объединены для получения устойчивого и экономически выгодного процесса. Несколько ключевых факторов влияют на эффективность фотосинтеза микроводорослей и усвоение CO2, включая тепло, свет и массообмен CO2 и питательных веществ. В этом отношении физико-химические факторы (например, pH, температура, соленость, мутность), свойства дымовых газов (например, концентрация CO2, температура, токсичные соединения), интенсивность освещения, конструкция фотобиореактора и выбор видов микроводорослей значительно влияют на биофиксацию CO2.

Контрольные вопросы

1. Перечислите факторы, влияющие на интенсивность протекания процессов жизнедеятельности микроводорослей и цианобактерий.

2. Назовите интервалы оптимальных температур для роста микроводорослей и цианобактерий.

3. При каких оптимальных значениях pH осуществляется культивирование биомассы микроводорослей и цианобактерий?

4. Какие основные макро- и микроэлементы необходимы для питания микроводорослей и цианобактерий?

5. Перечислите отличия автотрофного и гетеротрофного способов питания микроводорослей и цианобактерий.

6. Какие основные процессы могут происходить при высокой концентрации растворённого кислорода у фототрофных микроорганизмов в процессе фотосинтеза?