УДК 579.821
https://doi.org/10.18524/2307-4663.2026.1(66).353835

ІЗОЛЯЦІЯ ТА МОРФОЛОГІЧНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ МІКСОБАКТЕРІЙ ІЗ БІОТОПІВ ОДЕСЬКОЇ ЗАТОКИ ЧОРНОГО МОРЯ

В. Ю. Іваніца https://orcid.org/0009-0000-0443-7283
М. М. Чабан https://orcid.org/0000-0002-1306-9993
Г. В. Лісютін https://orcid.org/0009-0006-4470-9857
О. О. Ковтун https://orcid.org/0000-0001-8820-5606
І. В. Страшнова https://orcid.org/0000-0002-4264-466X
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
вул. Змієнка Всеволода, 2, м. Одеса, 65082, Україна,
e-mail: fabiyanska@ukr.net

Міксобактерії, виділені із морського середовища, є перспективним природним джерелом унікальних біологічно активних вторинних метаболітів. ***Мета.*** *Виділити у чисті культури міксобактерії із природних біотопів Чорного моря та дослідити їх морфологічні характеристики.* ***Методи.*** *Для виділення міксобактерій використовували зразки морського ґрунту, біологічних обростань пірсу, мідії і макроводорості. Виділення проводили на різних модифікаціях середовища WAT-агар із використанням Escherichia coli як приманки. Очищення культур здійснювали шляхом багаторазових пересівів та термообробки плодових тіл. Культуральні та морфологічні властивості вивчали на щільному середовищі VY/2 і в рідкому середовищі CY/H із використанням світлової мікроскопії.* ***Результати.*** *Із 35 досліджених зразків морських субстратів було отримано 91 ізолят бактерій із ознаками міксобактерій, з яких 35 вдалося одержати у вигляді чистих культур. Найбільшу кількість ізолятів виділено зі зразків макроводоростей. Найефективнішим для ізоляції виявилося середовище WAT-агар на основі відфільтрованої морської води. Досліджені штами характеризувалися значним фенотиповим різноманіттям, що проявлялося у варіабельності морфології колоній, характеру ковзного руху та морфогенезу плодових тіл.* ***Висновки.*** *Отримані результати свідчать про значне різноманіття міксобактерій у морських біотопах Чорного моря та зумовлюють подальше вивчення їх біосинтетичного потенціалу як джерела нових біологічно активних сполук.*

Ключові слова: морські біотопи, Чорне море, міксобактерії, ізоляція, різноманіття, морфологічні характеристики.

Міксобактерії — це непатогенні, сапрофітні, одноклітинні, паличкоподібні, ковзні, грамнегативні бактерії, що належать до філуму *Myxococcota*. Представники цієї групи дуже поширені як у наземних, так і у водних екосистемах та відіграють важливу роль у мікробних трофічних взаємодіях завдяки вираженій хижацькій активності [6, 26]. Вони є прикладом «екзобіотичного» способу бактеріального хижацтва з механізмом «вовчої зграї» і секретуван-

© В. Ю. Іваніца, М. М. Чабан, Г. В. Лісютін, О. О. Ковтун, І. В. Страшнова, 2026
Це стаття відкритого доступу за ліцензією CC BY 4.0.

ням широкого спектру антимікробних молекул у позаклітинне середовище [1, 3].

Міксобактерії характеризуються незвичайним циклом розвитку, характером руху по поверхнях, агрегацією вегетативних клітин у слизову клітинну масу, що має щільну структуру, яка перетворюється на багатоклітинні плодові тіла, всередині яких вегетативні клітини диференціюються у міксоспори. Завдяки координованому руху великої групи клітин міксобактерії утворюють колонії, які поширюються по твердій поверхні субстрату і носять назву шварм, або рій. Рій міксобактерій активно переміщується, змінюючи свій напрям залежно від наявності їжі. На поверхні агару рій виглядає як тонка плівка, що постійно розширюється.

Хоча міксобактерії відомі вже понад 100 років, особливо інтенсивно їх досліджують протягом останніх 3–4 десятиліть у зв'язку з тим, що вони є високоефективними продуцентами унікальних біологічно активних вторинних метаболітів, зокрема літичних ферментів. Наразі остаточно не з'ясовано причини синтезу міксобактеріями великої кількості метаболітів, однак більшість дослідників сходяться на думці, що вони відіграють ключову роль у регуляції міжклітинних взаємодій у популяції та забезпеченні процесів хижацтва [32].

Завдяки здатності синтезувати численні структурно різноманітні вторинні метаболіти з високою біологічною активністю, міксобактерії розглядають як перспективне природне джерело нових фармакологічних агентів і біокаталізаторів для біотехнологічних застосувань і розробок лікарських засобів [13, 26].

Більше того, один штам міксобактерій зазвичай продукує багато структурно різноманітних біоактивних сполук [26]. Ці метаболіти, як правило, є штамоспецифічними, що підкреслює необхідність виділення великої кількості штамів з різних середовищ існування для всебічного вивчення їхньої біологічної активності і скринінгу найактивніших штамів. Особливий інтерес становлять міксобактерії, виділені з екстремальних середовищ, зокрема морського, оскільки адаптація до стресових умов, ймовірно, стимулює синтез «екзотичних» вторинних метаболітів [8]. Галофільні та/або галотолерантні міксобактерії демонструють значний біосинтетичний потенціал і є джерелом структурно унікальних вторинних метаболітів, що відрізняються від наземних аналогів. Така хімічна різноманітність, ймовірно, пов'язана з адаптацією до умов підвищеної солоності та інших стресових факторів морського середовища, що робить ці мікроорганізми перспективними для біотехнологічних розробок [2, 5, 8, 29].

Незважаючи на високий потенціал морських міксобактерій як джерела біоактивних метаболітів, із морських середовищ в чисті культури виділено поки порівняно невелику їх кількість. Це зумовлено певними труднощами, серед яких обмежена кількість клітин і їх повільний ріст, низька щільність колоній, вибагливість до специфічних живильних середовищ та солоності, а також потреба для росту приманки-здобичі, необхідність колективної поведінки клітин для утворення плодових тіл і не завжди ці структури утворюються на живильних середовищах [12, 16, 27]. Усі ці фактори ускладнюють отриман-

ня чистих культур та, як наслідок, обмежують широкомасштабний скринінг і фармакологічну оцінку вторинних метаболітів морських міксобактерій.

Метою роботи було виділити чисті культури міксобактерії із біотопів Чорного моря та дослідити їх морфологічні характеристики.

Матеріали і методи

Ізоляцію міксобактерій здійснювали з природних субстратів прибережної зони Чорного моря в районі м. Одеси (рис. 1).

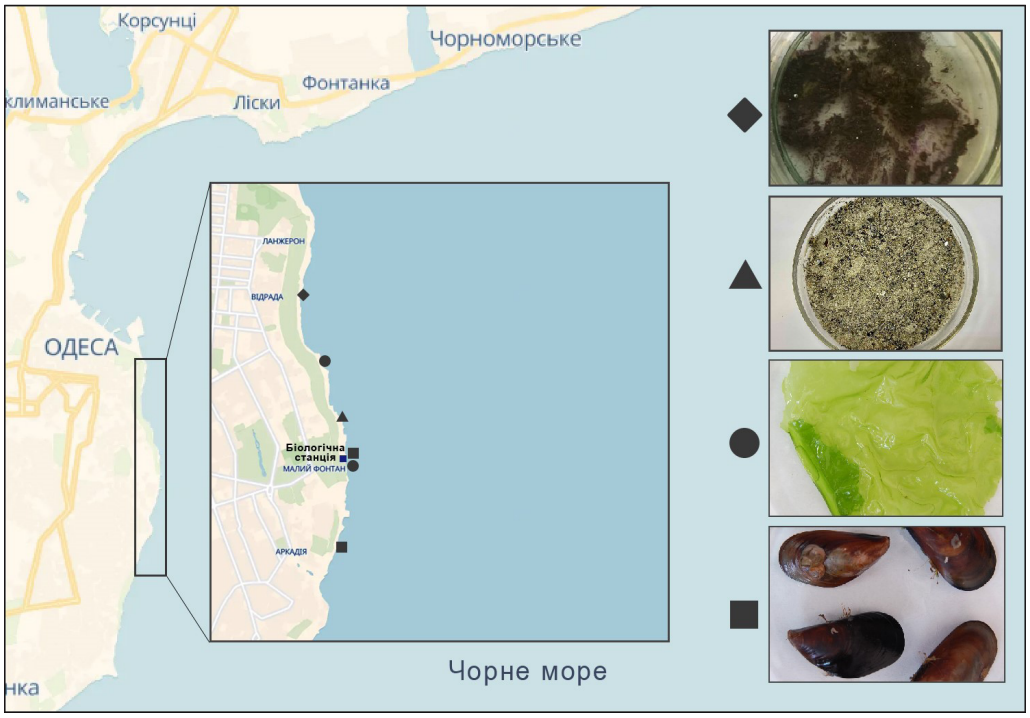


Рис. 1. Місця відбору проб для виділення міксобактерій в Одеській затоці Чорного моря (Одеса, Україна)

◆ – обростання пірсу, ▲ – морський грунт, ● – водорості-макрофіти, ■ – мідії *Mytilus galloprovincialis*

Fig. 1. Sampling sites for myxobacteria isolation in Odesa Bay, Black Sea (Odesa, Ukraine)

◆ – pier fouling, ▲ – seabed, ● – macrophyte algae, ■ – mussels *Mytilus galloprovincialis*

Для виділення міксобактерій використані зразки: біологічних обростань пірсу (3 проби), відібрані весною; морського ґрунту (6 проб), відібрані поблизу узбережжя у весняно-літній період; водорості-макрофіти, зібрані у весняно-осінній період (18 проб), мідій (*Mytilus galloprovincialis*), зібрані у весняно-літній період (8 проб);.

Усі зразки відбирали у стерильні пластикові контейнери, доставляли у лабораторію Наукового центру морської біології та біотехнології ОНУ, де проводили подальшу пробопідготовку.

Зразки морського ґрунту проціджували із дотриманням правил асептики і видаляли грубі частки, залишаючи дрібні фракції, які були використані для посіву. Із зразків мідій стерильними інструментами виймали внутрішні тканини, які до посіву поміщали у стерильні чашки Петрі. Зразки водоростей стерильним скальпелем розрізали на невеликі фрагменти по 2–3 см, для зручності посіву.

Кожен зразок (окрім мідій) було розділено на дві частини, одну з яких відразу наносили на поверхню відповідних щільних середовищ у чашках Петрі [18]. Іншу частину висушували при кімнатній температурі впродовж 1–3 тижнів для мінімізації росту супутньої мікробіоти і потім також робили посіви шляхом накладання відібраного зразка на живильні середовища [12, 25]. Внутрішні тканини мідій відразу висівали на живильні середовища.

Для виділення хижих (бактеріолітичних) міксобактерій використано декілька варіантів базового середовища голодний агар (WAT-агар) і його модифікацій, а також маніпуляційних технік. Середовище WAT-агар: $CaCl_2$ x $2H_2O$ — 0,1%, агар-агар — 1,5%, 20 мМ HEPES (N-2-(гідроксил-етил) піперазин-N'-2-етансульфокислот), дистильована вода [28]. Модифікації середовища WAT-агар полягали у: 1) заміні агар-агару на клерігель (CleriGel) (0,8%); 2) додаванні морської солі (1%); 3) використання клерігелю (0,8% — замість агар-агару) і морської солі (1%); 4) використанні відфільтрованої морської води замість дистильованої; 5) WAT-агар, приготований на штучній морській воді [21] в нашій модифікації: NaCl (1%), $MgSO_4$ (0,8%), H_3BO_3 (0,2%), $FeC_6H_5O_7$ (0,1%), $NaHCO_3$ (0,04%), KI (0,02%), $MnCl_2$ (0,01%), $CoCl_2$ (0,002%), $CuSO_4$ (0,002%). Перед використанням в усі варіанти середовища, розплавлені й остуджені до 50–55 °C вносили циклогексимід із розрахунку 50 мкг/мл для пригнічення росту мікроміцетів.

Як приманку використовували живі й інактивовані бактерії *Escherichia coli* ATCC 25922, які перехресно наносили на поверхню середовища, підсушували в асептичних умовах, після чого периферію або центр перехресного посіву інокулювали аліквотою відповідної проби (рис. 2).

Чашки з посівами культивували у вологих умовах (40–60%) при 28–30 °C впродовж 14–21 днів, оцінюючи візуально та за допомогою мікроскопу Zeiss Primo Star 5 (Німеччина) просвітлення газону з приманкою, поширення колоній міксобактерій (рою) на секторах середовища без приманки та утворення плодових тіл.

Для отримання чистих культур міксобактерій використовували два методичні прийоми [25]. У першому випадку, край колонії, морфологічно подібної до моношарових роїв міксобактерій, вирізали стерильним скальпелем або плодове тіло обережно проколювали стерильною ін'єкційною голкою. У другому випадку, плодове тіло переносили у 1 мл фізіологічного розчину (pH 7,0) та прогрівали при 60 °C упродовж 20 хв. Після цього отриманий матеріал переносили на чашки Петрі зі свіжоприготованим середовищем WAT-агар, що містило циклогексимід, із нанесеною культурою *E. coli* як приманкою [17, 28]. Культивування проводили за тих самих умов, що й первинні посіви. Пересіви міксобактерій проводили декілька разів до отримання чистих культур.

Рис. 2. Приклад нанесення зразків природних субстратів на живильне середовище з приманкою *E. coli*

Fig. 2. Example of natural substrate samples inoculation onto nutrient medium containing *E. coli* as bait

Чистоту культур міксобактерій оцінювали візуально та мікроскопічно за характером росту колоній на WAT-агарі і мікроскопічно за морфологічними ознаками клітин у фіксованих і забарвлених за Грамом препаратах.

Для подальших досліджень чисті культури міксобактерій пересівали на агаризоване середовище VY/2 (дріжджовий екстракт – 0,1%, $CaCl_2$ x $2H_2O$ – 0,1%, агар-агар – 1,5%; перед посівом у розплавлене і остуджене до 50–55 ºС середовище додавали вітамін B_{12} із розрахунку 0,5 мг/л) та в колби з рідким середовищем CY/H (казитон – 0,15%, дріжджовий екстракт – 0,15%, крохмаль – 0,4%, соєве борошно – 0,1%, D-глюкоза – 0,1%, $CaCl_2$ x $2H_2O$ – 0,1%, $MgSO_4$ x $7H_2O$ – 0,05%, Fe-EDTA – 8 мг/л, вітамін B_{12} – 0,5 мг/л, HEPES – 1,2%).

Чисті культури зберігаються при –86 °С в гліцеринових стоках (0,5 мл суспензії культури, що виросла у середовищі CY/H, та 1,0 мл гліцерину, 50% об/об) [4, 18].

У отриманих чистих культур вивчали культуральні і морфологічні ознаки. На агаризованому середовищі VY/2 упродовж 3–21 діб при 28–30 ºС визначали розміри бактерій, форму і пігментацію роїв, характер і швидкість їх руху, здатність і швидкість утворення плодових тіл, а також їх форму та пігментацію. Рух клітин оцінювали методом прямого мікроскопічного спостереження за допомогою тайм-лепс відео (серії знімків, зроблених через рівні проміжки часу для спостереження руху клітин) з відомим інтервалом між кадрами. Використовували програмне забезпечення Zeizz Zen 2 Lite для побудови кривої руху окремих клітин у проміжку між кадрами, після чого обчислювали швидкість руху клітин за формулою $v = d/\Delta t$, де d —переміщення клітини між кадрами, а Δt — часовий інтервал між ними.

У рідкому середовищі CY/H (посіви культивували у 50/100 мл колбах упродовж 3–14 діб, при 180 об/хв, 28–30 ºС) відмічали характер росту – осад,

помутніння, утворення облямівки на стінках колб і плівки на поверхні середовища та інші ознаки росту.

Морфологічні ознаки клітин і спор міксобактерій визначали у прижиттєвих та фіксованих і забарвлених за Грамом препаратах за допомогою мікроскопу Zeiss Primo Star 5 на початку росту культур та впродовж усього терміну культивування, приділяючи увагу фазам (періодам) початку формування та розвитку плодових тіл, і при цьому відзначали розміри, форму клітин та їх розташування, а також утворення і форму міксоспор.

Результати та їх обговорення

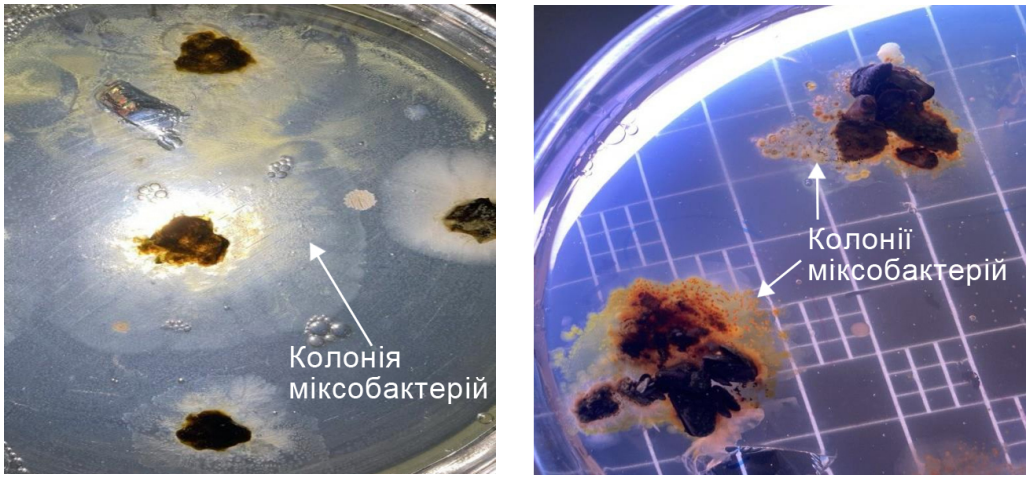
Незважаючи на значущість міксобактерій, як одних із ключових продуцентів біологічно активних метаболітів, їх скринінг є порівняно невисоким через труднощі у процесі виділення, очищення та підтримки в лабораторних умовах. Враховуючи низку чинників: джерела виділення міксобактерій, особливості їх життєвого циклу і швидкість росту, для ізоляції було використано декілька варіантів пробопідготовки, живильних середовищ і технік посіву.

Зважаючи на те, що міксобактерії — «соціальні» бактерії, яким для початку росту (роїння) і формування колоній потрібна певна щільність клітин у точці посадки [19, 24], на живильні середовища з нанесеною приманкою бактеріями *E. coli* накладали невеликі фрагменти відібраних зразків посівного матеріалу.

Оцінюючи результати посіву нативних зразків різних морських субстратів (за винятком зразків мідій), на середовищі WAT-агар спостерігали значну кількість морфологічно різноманітних колоній, переважна більшість яких відрізнялася від колоній, характерних для міксобактерій. Такий результат узгоджується з даними T. F. Schäberle et al. (2010), які зазначають, що повільний ріст і низька щільність клітин морських міксобактерій зумовлюють їх легке витіснення мікроорганізмами, що швидко ростуть [27]. При посіві внутрішніх тканин мідій різноманіття і кількість колоній були меншими.

При посіві на WAT-агар висушених зразків тих самих субстратів виявляли більше колоній, характерних для міксобактерій (рис. 3), бактерії формували характерні «треки» руху всередині рою, що відзначено у роботах інших дослідників [14, 15]. Такий підхід допомагає знизити рівень росту супутньої мікробіоти, сприяє виходу міксобактерій із стану спокою, активує роїння колоній та формування характерних плодових тіл.

З урахуванням специфічних біологічних особливостей та вибагливості міксобактерій до умов культивування в лабораторії для їх виділення було застосовано декілька модифікацій середовища WAT-агар. Отримані результати (таблиця), свідчать, що найбільш придатним для виділення міксобактерій із досліджених зразків морських субстратів виявився варіант WAT-агар, приготовлений на відфільтрованій морській воді, що наближує фізико-хімічні умови середовища до природного біотопу морських міксобактерій, сприяючи їх адаптації, що підвищує ефективність їх ізоляції. На цьому середовищі спостерігали ріст 36 ізолятів, причому найбільшу їх кількість отримано зі зразків макроводоростей (31 ізолят).



а б

Рис. 3. Ріст міксобактерій на WAT-агарі
а — Ізолят A55, виділений із зразка водорості *Cladophora sericea,*
б — Ізолят P2.10, виділений із біообростань пірсу.

Fig. 3. Growth of myxobacteria on WAT agar
а — Isolate A55 obtained from the macroalga *Cladophora sericea,*
б — Isolate P2.10 obtained from pier biofouling.

Таблиця

Кількість ізолятів міксобактерій із морських субстратів, виявлених на різних живильних середовищах

Table

Number of myxobacterial isolates obtained from marine substrates on different culture media

Варіант середовища WAT-агар	Зразки для посіву			
	морський ґрунт	обростання пірсу	мідії	макроводорості
Базове середовище WAT-агар	5	5	4	18
WAT + CleriGel	1	–	–	3
WAT-агар + морська сіль	2	1	1	6
WAT + CleriGel + морська сіль	2	–	2	4
WAT-агар + морська вода	3	–	2	31
WAT-агар + штучна морська вода*	–	–	–	1

Примітка: * Склад штучної морської води: NaCl (1%), $MgSO_4$ (0,8%), H_3BO_3 (0,2%), $FeC_6H_5O_7$ (0,1%), $NaHCO_3$ (0,04%), KI (0,02%), $MnCl_2$ (0,01%), $CoCl_2$ (0,002%), $CuSO_4$ (0,002%)

Note: * Composition of artificial seawater: NaCl (1%), $MgSO_4$ (0,8%), H_3BO_3 (0,2%), $FeC_6H_5O_7$ (0,1%), $NaHCO_3$ (0,04%), KI (0,02%), $MnCl_2$ (0,01%), $CoCl_2$ (0,002%), $CuSO_4$ (0,002%)

На базовому середовищі WAT-агар кількість виділених міксобактерій також була великою (32 ізоляти), при цьому найбільшу кількість, як і в попередньому варіанті, було виділено зі зразків водоростей. Натомість на середовищі WAT-агар + CleriGel було виділено лише чотири представники цієї групи бактерій. Можливо, використання цього альтернативного гелеутворювача призводить до зміни фізико-механічних властивостей поверхні середовища (щільності, структури, водоутримувальної здатності), що може обмежувати ковзний рух клітин, формування рою та плодових тіл міксобактерій. Такі зміни поверхневих характеристик потенційно знижують ефективність їх росту та візуальної ідентифікації під час ізоляції.

Нами встановлено, що живі клітини *E. coli* ефективніше стимулюють ріст і хижацьку поведінку міксобактерій, ніж інактивовані клітини. До такого висновку прийшли також W. Shang et al. (2020) при порівнянні поведінки *Myxococcus xanthus* на живих, термічно чи інактивованих ультрафіолетом клітинах *E. coli* [31]. Показано, що живі клітини більшою мірою стимулюють розмноження та рухливість міксобактерій ніж мертві. Автори пов'язують це з тим, що міксобактерії не лише споживають поживні молекули, а й реагують на сигнали, які надходять від живих клітин здобичі у процесі прямого контакту [31].

Загалом із 35 зразків, відібраних із різних природних субстратів Чорного моря, виділено 91 ізолят бактерій, здатних поширюватися по поверхні живильного середовища ковзанням, при цьому 85 ізолятів формували плодові тіла, що відрізнялися між собою забарвленням і розмірами. Слід звернути увагу, що утворення плодових тіл спостерігали не в усіх ізолятів. Можливо, формування плодових тіл не є універсальною ознакою і чітким маркером морських міксобактерій або склад середовища та умови культивування не є сприятливими для їх формування [1]. Зокрема, відомо, що представники міксобактерій підпорядку *Nannocystineae* часто демонструють спрощений життєвий цикл без формування плодових тіл, що може розглядатися як адаптація до морського середовища [7].

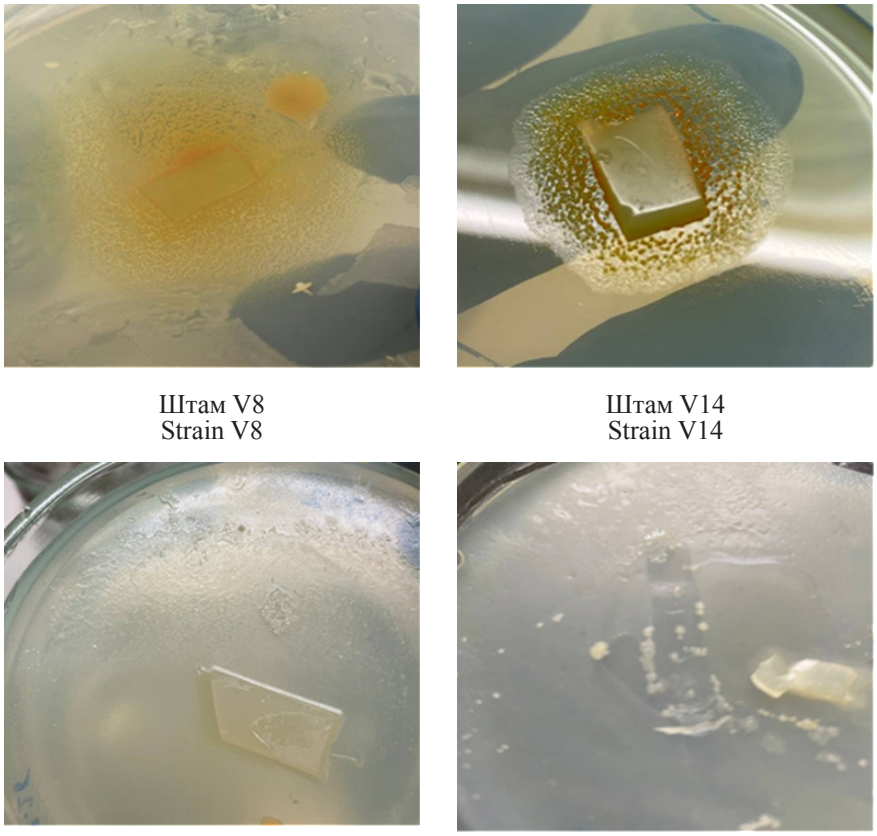
Загалом найбільшу кількість ізолятів отримано зі зразків макроводоростей (таблиця), що може бути пов'язано із наявністю розвиненої поверхні, органічного субстрату для формування епіфітних консорціумів та мікробних біоплівок, які слугують джерелом живлення для міксобактерій.

Не тільки виділення, але й очищення і отримання чистих культур міксобактерій є також доволі складною і затратною процедурою. З урахуванням різного рівня контамінації ізолятів супутньою мікробіотою для отримання чистих культур міксобактерій застосовано диференційований підхід очищення. Стратегію підбирали індивідуально залежно від ступеня забруднення, морфології колоній та їх розташування, а також наявності плодових тіл. Для ізолятів із помірною контамінацією використовували багаторазові пересіви з периферичної зони краю колоній або окремих плодових тіл на середовище WAT-агар із живою приманкою *E. coli* та додаванням циклогексиміду для пригнічення росту мікроміцетів.

Пересіви проводили до отримання морфологічно однорідного росту. Для ізолятів із високим рівнем мікробного забруднення застосовували корот-

кочасну термообробку суспензій плодових тіл у фізіологічному розчині з подальшим висівом на поверхню WAT-агару з приманкою та циклогексимідом. Згідно з літературними даними, така обробка дає змогу селективно знизити кількість контамінантів при збереженні життєздатності міксоспор [25]. Однак, у проведених нами дослідженнях зазначений підхід виявився малоефективним: із застосуванням попередньої термообробки плодових тіл виділено лише один штам міксобактерій. Послідовні багаторазові пересіви дали змогу отримати 34 штами. Імовірно, низька ефективність методу термообробки плодових тіл може бути пов'язана з особливостями досліджуваних ізолятів, зокрема з недостатньою стійкістю до температури 60 °C міксоспор морських бактерій. Крім того, не можна виключати, що супутня мікробіота, у першу чергу мікроміцети, адаптована до умов морського середовища, характеризується підвищеною стійкістю до короткочасного нагрівання, що знижує селективний ефект процедури термообробки. Із 35 штамів один виділено із мідій, два — із морського ґрунту, п'ять — із обростань пірсу, решта — із водоростей.

Вивчення культуральних і морфологічних властивостей штамів міксобактерій показало їх значне фенотипове різноманіття (рис. 4).



Штам V8
Strain V8

Штам V14
Strain V14

Штам V1
Strain V1

Штам V2
Strain V2

Рис. 4. Ріст міксобактерій на середовищі VY/2

Fig. 4. Growth of myxobacteria on VY/2 medium

Форма, розмір і забарвлення колоній, характер та швидкість їх радіального поширення по поверхні живильних середовищ, а також здатність до формування плодових тіл, їх морфологія й колір варіювали залежно від штаму, віку культури, умов культивування та складу середовищ.

Частина штамів на середовищі VY/2 формувала безбарвні рої (штами V1 і V2; рис. 4), однак більшість утворювала пігментовані колонії (наприклад, штами V8, V14; рис. 4), інтенсивність забарвлення яких посилювалася і ставала виразнішою у процесі старіння культури. Це, ймовірно, пов'язано з активацією біосинтезу каротиноїдів, меланіноподібних сполук та полікетидних пігментів у пізніших фазах росту, що узгоджується із даними сучасних досліджень, які свідчать, що міксобактерії здатні синтезувати різноманітні пігментні вторинні метаболіти [22, 30]. Аналіз їхніх геномів та метаболомів демонструє наявність численних біосинтетичних генних кластерів, що кодують продукцію каротиноїдів та інших пігментних сполук, які можуть виконувати фотопротекторні й антиоксидантні функції, забезпечувати адаптацію до стресових умов середовища і покращувати виживання клітин [22, 30].

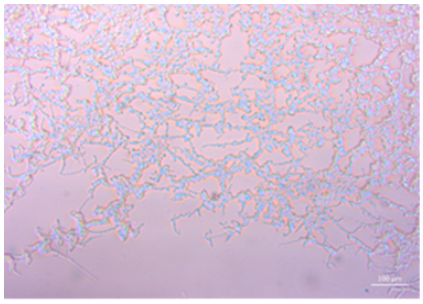
Окремі штами проявляли агаролітичну активність (штам V2; рис. 4), що супроводжувалося частковою деградацією щільного агарового середовища. У результаті колонії спричиняли локальне прогинання шару агару та частково занурювалися в нього, що, ймовірно, зумовлено синтезом агаролітичних екзоферментів.

Колонії міксобактерій при рості на живильних середовищах поширювалися, утворюючи характерні концентричні зони, хвилясті краї або дендритоподібні структури (рис. 4). Їх утворення, як описано в літературних джерелах, пов'язано із «соціальною» поведінкою, що полягає у колективному і скоординованому ковзному русі клітин, який супроводжується інтенсивним продукуванням екзополіцукридів [23, 24].

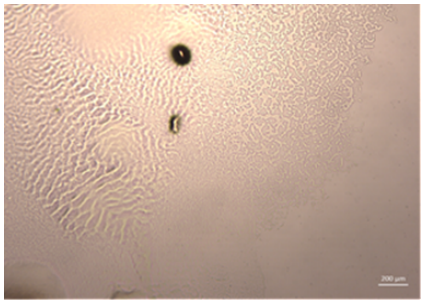
Екзополіцукриди формують слизовий матрикс і забезпечують як ковзання клітин по поверхні субстрату, так і підтримання цілісності рою через локальні контактні взаємодії та спільні впорядковані траєкторії руху (патерни) сусідніх клітин у колонії [23]. Така кооперативна поведінка (S-ковзання) є характерною для міксобактерій і пояснює утворення складних мультиклітинних візерунків під час росту на поверхні живильних середовищ, що найбільш яскраво проявляється у різноманітті країв шварму (рис. 5).

Частина штамів формували рої, край яких характеризувався наявністю масивної структури, утвореної щільно агрегованими клітинами (наприклад, штам V18; рис. 5). Подібні структури є типовою морфологічною ознакою активного ковзного росту (так званим фенотиповим маркером) міксобактерій, що належать до підпорядку *Nannocystineae*, для яких характерні великі, щільні скупчення клітин і помітні вузли або «горбки» на периферії колоній при рості на живильних середовищах [5, 28].

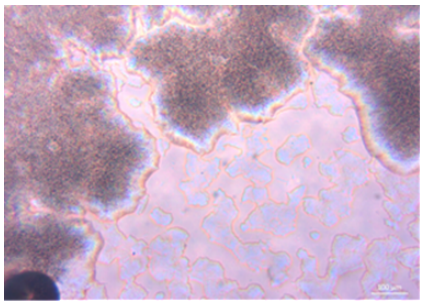
Рухливість досліджених міксобактерій мала виражений штамоспецифічний характер. Швидкість ковзання окремих клітин становила в середньому 40–75 нм/с, при цьому в межах одного рою відзначали значну варіабельність цього показника. Навіть у межах однієї колонії спостерігалася виражена неоднорідність характеру руху клітин.



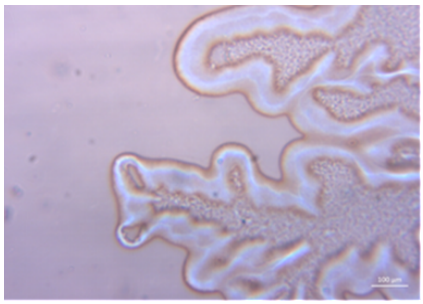
Штам V1 на середовищі WAT
Strain V1 on WAT medium



Штам V8 на середовищі VY/2
Strain V8 on VY/2 medium



Штам V2 на середовищі WAT
Strain V2 on WAT medium



Штам V18 на середовищі WAT
Strain V18 on WAT medium

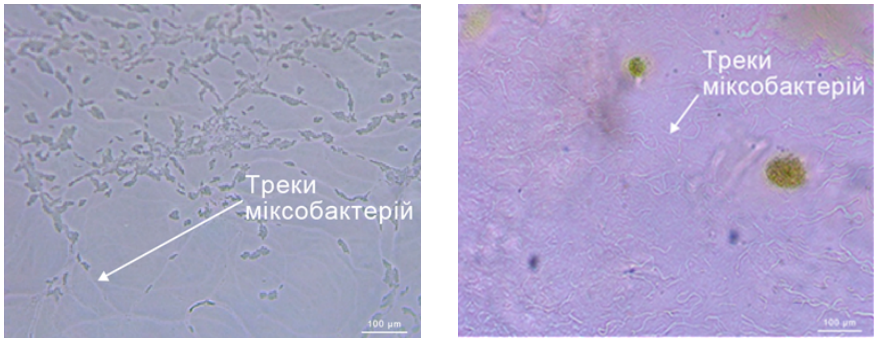
Рис. 5. Краї колоній міксобактерій на поверхні живильних середовищ
(зображення отримані за допомогою Axiocam 503, мікроскоп Zeiss Primo star 5, збільшення x100)

Fig 5. Margins of myxobacterial colonies on the surfaces of nutrient media
(images captured using Axiocam 503, Zeiss Primo Star 5 microscope, magnification ×100)

Частина клітин демонструвала індивідуальне ковзання (A-рухливість), що переважно проявлялося на периферії рою, тоді як інші клітини брали участь у координованому колективному русі (S-рухливість), який переважав у центральній зоні колонії. Клітини переміщувалися з різною швидкістю та в різних напрямках, із варіабельною частотою реверсій (періодичних змін напрямку руху клітини на протилежний), формуючи індивідуальні траєкторії руху (рис. 6).

Це узгоджується з сучасними дослідженнями рухливості *M. xanthus*, які показали, що варіабельність швидкості ковзання, частоти реверсій і ступеня залучення до колективного руху зумовлена співвідношенням механізмів A- та S-рухливості, функціонуванням пілі IV типу, продукцією екзополіцукридів, впливом локальних сигналів і мікроградієнтів поживних речовин, фенотиповою гетерогенністю клітин у межах рою [10, 11, 20, 24].

Через 14–18 діб інкубації в умовах обмеження живильних речовин усі досліджені штами міксобактерій формували морфологічно зрілі плодові тіла. Незважаючи на те, що здатність до утворення плодових тіл, швидкість їх появи і дозрівання, морфологія та інтенсивність пігментації мали специфічний характер, у досліджених штамів простежувалися спільні ознаки. Поява пло-



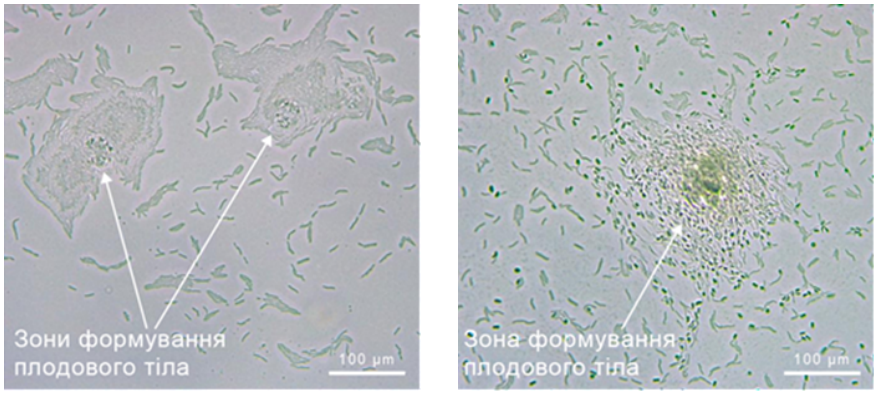
Штам V8
Strain V8

Штам V34
Strain V34

Рис. 6. Треки, що утворюють міксобактерії, ковзаючи по поверхні середовища VY/2 (зображення отримані за допомогою Axiocam 503, мікроскоп Zeiss Primo star 5, збільшення x400)

Fig. 6. Tracks formed by myxobacteria gliding on the surface of VY/2 medium (images obtained using Axiocam 503, Zeiss Primo Star 5 microscope, magnification ×400)

дових тіл супроводжувалася чітко вираженими ознаками клітинної диференціації та переходу частини вегетативної популяції у стан спокою (утворення міксоспор). У процесі морфогенезу міксобактерій спостерігали послідовні етапи. Спочатку відбувалася поступова агрегація і формування локальних щільних зон із клітин внаслідок їх координованого ковзного руху (рис. 7).



Штам V3
Strain V3

Штам V10
Strain V10

Рис. 7. Локації формування плодових тіл міксобактеріями (зображення отримано за допомогою Axiocam 503, мікроскоп Zeiss Primo star 5, збільшення x400)

Fig. 7. Sites of fruiting body formation by myxobacteria (images obtained using Axiocam 503, Zeiss Primo Star 5 microscope, magnification ×400)

Потім відбувалося ущільнення, збільшення об’єму і підняття агрегату, що супроводжувалося диференціацією клітин, частина із яких зменшувалася у розмірах, частина, зменшуючись, перетворювалася у міксоспори.

Сформовані плодові тіла мали щільну будову та окреслені межі, були сферичними, куполоподібними, мали чітку локалізацію на поверхні живильного середовища без глибокого занурення в агар і зберігали стабільну форму протягом подальшого періоду спостережень (рис. 8). Два штами утворювали деревоподібні плодові тіла.

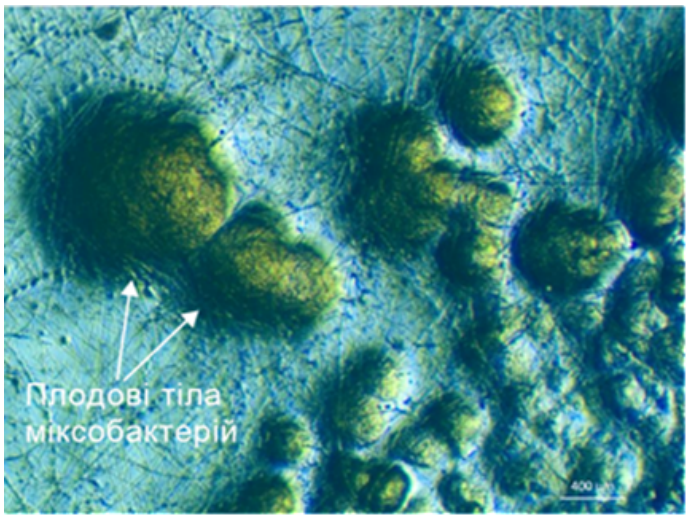


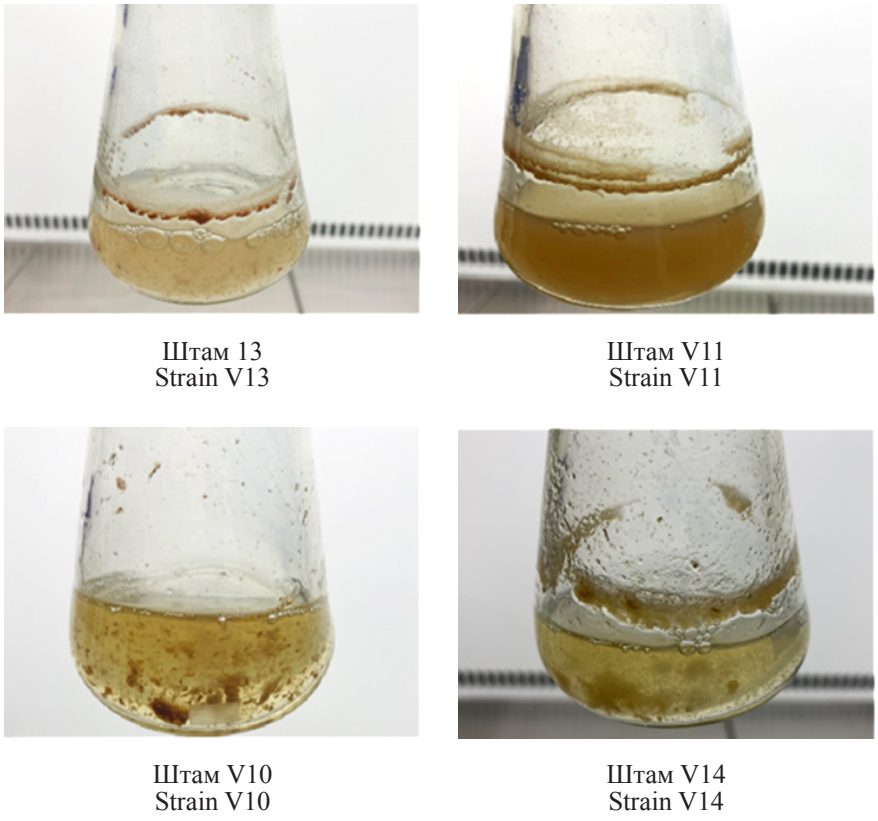
Рис. 8. Плодові тіла штаму V6 на поверхні середовища VY/2 (зображення отримано за допомогою Axiocam 105, стереомікроскоп, збільшення x56)

Fig. 8. Fruiting bodies of strain V6 on the surface of VY/2 medium (images obtained using Axiocam 503, stereomicroscope, magnification ×56)

Всередині зрілих плодових тіл міксоспори мали округлу або овальну форму. Щодо пігментації – у випадках, коли вегетативні клітини у роях синтезували пігменти, сформовані плодові тіла зберігали відповідні колірні відтінки, інтенсивність яких із часом посилювалася.

При культивуванні у бульйоні CY/H всі штами демонстрували різноманітний характер росту. Упродовж 3–14 діб спостерігали формування великих пластівців, зернисті скупчення, щільні макроскопічні клітинні агрегати або клітини були диспергувані у товщі середовища. Для всіх штамів було характерно утворення слизового шару на стінках колб (рис. 9), що пов'язують зі здатністю клітин міксобактерій до продукції екзополіцукридів, які беруть участь в адгезії клітин та формуванні біоплівкоподібних структур у рідких культурах міксобактерій, зокрема, *M. xanthus* [9].

Вивчення морфологічних ознак вегетативних клітин рідкої культури у прижиттєвих та фіксованих і забарвлених за Грамом препаратах показало, що на початкових етапах росту це гнучкі з рівномірною товщиною по всій довжині грамнегативні палички, середні розміри яких 3–10 мкм (рис. 10а). У фазі активного росту клітини мали паличкоподібну форму, але спостерігалася варіабельність довжини і рухливості. У цей період формувалися щільні клітинні агрегати (рис. 10б), добре помітні при мікроскопії, завдяки адгезивним властивостям клітин та продукції екзополіцукридів, які забезпечують міжклітинні контакти та стабілізацію клітинних скупчень.



Штам 13
Strain V13

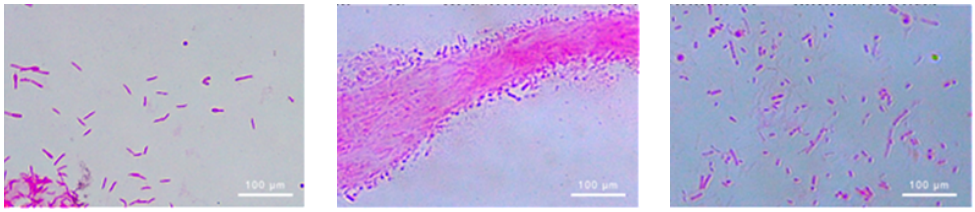
Штам V11
Strain V11

Штам V10
Strain V10

Штам V14
Strain V14

Рис. 9. Ріст міксобактерій у рідкому середовищі CY/H

Fig. 9. Growth of myxobacteria in liquid CY/H medium



а б в

Рис. 10. Морфологія клітин міксобактерій штамуV8: а) через 5 діб; б) через 8 діб; в) через 14 діб (забарвлення за Грамом, мікроскоп Zeiss Primo star 5, збільшення х1000)

Fig. 10. Morphology of myxobacteria cells of strain V8: a) after 5 days; b) after 8 days; c) after 14 days (Gram stain, Zeiss Primo star 5 microscope, magnification x1000)

На пізніх стадіях розвитку, під час формування плодових тіл, клітини ставали коротшими і товстішими, знижувалася їх рухливість, відзначали варіативність інтенсивності забарвлення що проявлялася у частковій невиразності кольору та появі нерівномірно забарвлених клітин, частина клітин трансформувалася в округлі або овальні міксоспори (рис. 10в). Отже, у процесі культивування міксобактерій спостерігаються послідовні зміни морфології

клітин – від рухливих паличкоподібних вегетативних клітин на початкових етапах росту до формування клітинних агрегатів і подальшої диференціації частини клітин у міксоспори на пізніх стадіях розвитку.

У природних біотопах Одеської затоки Чорного моря виявлено та виділено представників міксобактерій, що свідчить про важливу роль чорноморської екосистеми як джерела цієї групи бактерій. Ефективність ізоляції міксобактерій значною мірою визначається типом субстрату та складом живильного середовища; найбільш результативним джерелом виявилися зразки макроводоростей і використання WAT-агару на основі морської води.

Виділені штами характеризуються значним різноманіттям культуральних і морфологічних ознак, включаючи варіабельність морфології колоній і клітин, характер ковзного руху та формування плодових тіл.

Дослідження проведені за фінансової підтримки в рамках виконання завдань НДР (номер держреєстрації 0125U001707). Дослідження мікроскопічних зразків проводили з використанням обладнання Центру колективного користування науковим обладнанням ОНУ за напрямом «Морська біологія, екологія та біотехнологія».

ISOLATION AND MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF MYXOBACTERIA FROM BIOTOPES OF THE ODESA BAY, BLACK SEA

V. Y. Ivanitsa https://orcid.org/0009-0000-0443-7283
M. M. Chaban https://orcid.org/0000-0002-1306-9993
G. V. Lisiutin https://orcid.org/0009-0006-4470-9857
O. O. Kovtun https://orcid.org/0000-0001-8820-5606
I. V. Strashnova https://orcid.org/0000-0002-4264-466X
Odesa I. I. Mechnikov National University, 2 Zmiienka Vsevoloda St, Odesa, 65082, Ukraine, e-mail: fabiyanska@ukr.net

Summary
Myxobacteria isolated from marine environments represent a promising natural source of unique biologically active secondary metabolites. ***Aims.*** *To isolate myxobacteria in pure cultures from natural biotopes of the Black Sea and to investigate their morphological characteristics.* ***Methods.*** *Samples of marine sediment, pier biofouling, mussels, and macroalgae were used for the isolation of myxobacteria. Isolation was carried out on different modifications of WAT agar using Escherichia coli as bait. Culture purification was carried out by repeated subculturing and heat treatment of fruiting bodies. Cultural and morphological characteristics were studied on VY/2 agar and in CY/H broth using light microscopy.* ***Results.*** *From 35 examined samples of marine substrates, 91 bacterial isolates exhibiting characteristics typical of myxobacteria were obtained, of which 35 were successfully purified to pure cultures. The highest number of isolates was recovered from macroalgae samples. The most effective isolation medium was WAT agar prepared with filtered seawater. The studied strains exhibited considerable phenotypic diversity manifested in variability of colony morphology,*

gliding motility, and fruiting body morphogenesis. ***Conclusions.*** *The obtained results indicate a considerable diversity of myxobacteria in marine biotopes of the Black Sea and justify further investigation of their biosynthetic potential as a source of novel biologically active compounds.*

Keywords: marine biotopes, Black Sea, myxobacteria, isolation, diversity, morphological characteristics.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Іваніца В. Ю., Страшнова І. В. Морські міксобактерії – унікальна група з високим біосинтетичним потенціалом. *Мікробіологія і біотехнологія*. 2025. № 3(65). С. 78–111. https://doi.org/10.18524/2307-4663.2025.3(65).344039
2. Albataineh H., Stevens D. C. Marine myxobacteria: a few good halophiles. *Mar. Drugs*. 2018. Vol. 16(6). Article 209. https://doi.org/10.3390/md16060209
3. Arakal B. S., Rowlands R. S., Maddocks S. E., Whitworth D. E., James P. E., Livingstone P. G. Myxobacteria from soil can substantially reduce the bacterial load in a wound infection model. *Journal of Applied Microbiology*. 2025. Vol. 136, iss. 1. Article lxae315. https://doi.org/10.1093/jambio/lxae315
4. Charousová I., Medo J., Javoreková S. Isolation, antimicrobial activity of myxobacterial crude extracts and identification of the most potent strains. *Arch Biol Sci*. 2017. Vol. 69, iss. 3. P. 561–568. https://doi.org/10.2298/ABS161011132C
5. Dávila-Céspedes A., Hufendiek P., Crüsemann M., Schäberle T.F., König G.M. Marine-derived myxobacteria of the suborder Nannocystineae: an underexplored source of structurally intriguing and biologically active metabolites. *Beilstein J. Org. Chem*. 2016. Vol. 12. P. 969–984. https://doi.org/10.3762/bjoc.12.96
6. Dawid W. Biology and global distribution of myxobacteria in soils. *FEMS Microbiol. Rev*. 2000. Vol. 24(4). P. 403–427. https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2000.tb00548.x
7. Garcia R., La Clair J.J., Müller R. Future directions of marine myxobacterial natural product discovery inferred from metagenomics. Mar Drugs. 2018. Vol. 16(9). Article 303. https://doi.org/10.3390/md16090303
8. Gemperlein K., Zaburannyi N., Garcia R., La Clair J.J., Müller R. Metabolic and biosynthetic diversity in marine myxobacteria. *Mar Drugs*. 2018. Vol. 16, iss. 9. Article 314. https://doi.org/10.3390/md16090314
9. Hu W., Wang J., McHardy I., Lux R., Yang Z. et al. Effects of exopolysaccharide production on liquid vegetative growth, stress survival, and stationary phase recovery in *Myxococcus xanthus*. *J Microbiol*. 2012. Vol. 50, iss. 2. P. 241–248. https://doi.org/10.1007/s12275-012-1349-5
10. Hu W., Gibiansky M. L., Wang J., Wang C., Lux R., Li Y., Wong G. C. L., Shi W. Interplay between type IV pili activity and exopolysaccharides secretion controls motility patterns in single cells of *Myxococcus xanthus*. *Sci Rep*. 2016. Vol. 6. Article 17790. https://doi.org/10.1038/srep17790

11. Khan T. T., Murphy P., Zhang J., Igoshin O. A., Welch R. D. Genetic and environmental determinants of streaming and aggregation in *Myxococcus xanthus*. *Sci Rep*. 2025. Vol. 15, iss. 1. Article 30673. https://doi.org/10.1038/s41598-025-15915-8
12. Li Y. Z., Hu W., Zhang Y. Q., Qiu Z. J., Zhang Y., Wu B. H. A simple method to isolate salt-tolerant myxobacteria from marine samples. *J Microbiol Methods*. 2002. Vol. 50, iss. 2. P. 205–209. https://doi.org/10.1016/S0167-7012(02)00029-5
13. Li Z., Zgang L., Ye X., Huang Y., Ji Y., Li Y., Wall D., Cui Z. Myxobacteria: Versatile cell factories of novel commercial enzymes for bio-manufacturing. *Biotechnology Advances*. 2025. Vol. 82. Article 108594. https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2025.108594
14. Liu L, Xu F, Lei J, Wang P, Zhang L, Wang J, Zhao J, Mao D, Ye X, Huang Y, Hu G, Cui Z and Li Z. Genome analysis of a plasmid-bearing myxobacterim Myxococcus sp. strain MxC21 with salt-tolerant property. *Front Microbiol*. 2023. Vol. 14. Article 1250602. https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1250602
15. Meng K., Jiang W., Cai H., Yang Z., Yuan Y., Su Z. Diversity of myxobacteria isolated from Weizhou Island, Guangxi, and their potential biological activities. *Arch Biol Sci*. 2025. Vol. 77, iss. 5. P. 123–136. https://doi.org/10.2298/ABS250324010M
16. Moghaddam A. J., Crüsemann M., Alanjary M., Harms H., Dávila-Céspedes A., Blom J., Poehlein A., Ziemert N., König G. M., Schäberle T. F. Analysis of the genome and metabolome of marine myxobacteria reveals high potential for biosynthesis of novel specialized metabolites. *Sci Rep*. 2018. Vol. 8, iss. 1. Article 16600. https://doi.org/10.1038/s41598-018-34954-y
17. Mohr K. I., Stechling M., Wink J., Wilharm E., Stadler M. Comparison of myxobacterial diversity and evaluation of isolation success in two niches: Kiritimati Island and German compost. *Microbiologyopen*. 2016. Vol. 5, iss. 2. P. 268–278. https://doi.org/10.1002/mbo3.325
18. Mohr K. I., Zindler T., Wink J., Wilharm E., Stadler M. Myxobacteria in high moor and fen: an astonishing diversity in a neglected extreme habitat. *Microbiologyopen*. 2017. Vol. 6, iss. 4. Article e00464. https://doi.org/10.1002/mbo3.464
19. Muñoz-Dorado J., Marcos-Torres F. J., García-Bravo E., Moraleda-Muñoz A., Pérez J. Myxobacteria: moving, killing, feeding, and surviving together. *Front Microbiol*. 2016. Vol. 7. Article 781. https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00781
20. Murphy P., Comstock J., Khan T., Zhang J., Welch R., Igoshin O.A. Cell behaviors underlying *Myxococcus xanthus* aggregate dispersal. *mSystems*. 2023. Vol. 8 (5). Article e0042523. https://doi.org/10.1128/msystems.00425-23
21. Nguyen T. V. Preparation of artificial sea water (ASW) for culturing marine bacteria. 2018. ResearchGate Lab. https://doi.org/10.13140/RG.2.2.20641.71528

22. Padmanabhan S., Monera-Girona A. J., Pérez-Castaño R., Bastida-Martínez E., Pajares-Martínez E., Bernal-Bernal D., Galbis-Martínez M. L., Polanco M. C., Iniesta A. A., Fontes M., Elías-Arnanz M. Light-triggered carotenogenesis in *Myxococcus xanthus*: new paradigms in photosensory signaling, transduction and gene regulation. *Microorganisms*. 2021. Vol. 9, iss. 5. Article 1067. https://doi.org/10.3390/microorganisms9051067
23. Pérez-Burgos M., García-Romero I., Jung J., Schander E., Valvano M. A., Søgaard-Andersen L. Characterization of the exopolysaccharide biosynthesis pathway in *Myxococcus xanthus*. *J Bacteriol*. 2020. Vol. 202, iss. 19. Article e00335-20. https://doi.org/10.1128/jb.00335-20
24. Ritchie L. J., Curtis E. R., Murphy K. A., Welch R. D. Profiling *Myxococcus xanthus* swarming phenotypes through mutation and environmental variation. *J Bacteriol*. 2021. Vol. 203, iss. 23. Article e0030621. https://doi.org/10.1128/jb.00306-21
25. Rouhizohrab N., Mohammadipanah F. Suppression of predominant interfering bacteria in the purification process of myxobacteria. *Iran J Microbiol*. 2022. Vol. 14, iss. 5. P. 721–729. https://doi.org/10.18502/ijm.v14i5.10968
26. Saggu S. K., Nath A., Kumar S. Myxobacteria: biology and bioactive secondary metabolites. *Research in Microbiology*. 2023. Vol. 174, iss. 7. Article 104079. https://doi.org/10.1016/j.resmic.2023.104079
27. Schäberle T. F., Goralski E., Neu E., Erol Ö., Hölzl G., Dörmann P., Bierbaum G., König G. M. Marine myxobacteria as a source of antibiotics – comparison of physiology, polyketide-type genes and antibiotic production of three new isolates of *Enhygromyxa salina*. *Mar Drugs*. 2010. Vol. 8, iss. 9 P. 2466–2479. https://doi.org/10.3390/md8092466
28. Shimkets L. J., Dworkin M., Reichenbach H. The Myxobacteria. *The Prokaryotes* / eds.: M. Dworkin, S. Falkow, E. Rosenberg, K. H. Schleifer, E. Stackebrandt. Springer : New York, NY, 2006. P. 31–115. https://doi.org/10.1007/0-387-30747-8_3
29. Sun Y., Feng Z., Tomura T., Suzuki A., Miyano S., Tsuge T., Mori H., Suh J.-W., Iizuka T., Fudou R., Ojika M. Heterologous production of the marine myxobacterial antibiotic haliangicin and its unnatural analogues generated by engineering of the biochemical pathway. *Sci Rep*. 2016. Vol. 6. Article 22091. https://doi.org/10.1038/srep22091
30. Wang C.-Y., Hu J.-Q., Wang D.-G., Li Y.-Z., Wu C. Recent advances in discovery and biosynthesis of natural products from myxobacteria: an overview from 2017 to 2023. *Nat. Prod. Rep*. 2024. Vol. 41. P. 905–934. https://doi.org/10.1039/D3NP00062A
31. Zhang W., Wang Y., Lu H., Liu Q., Wang C., Hu W., Zhao K. Dynamics of solitary predation by Myxococcus xanthus on Escherichia coli observed at the single-cell level. *Appl Environ Microbiol*. 2020. Vol. 86, iss. 3. Article e02286-19. https://doi.org/10.1128/AEM.02286-19
32. Zhang L., Bao L., Li S., Liu Y., Liu H. Active substances of myxobacteria against plant diseases and their action mechanisms. *Front Microbiol*. 2024. Vol. 14. Article 1294854. https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1294854

REFERENCES

1. Ivanitsa VY, Strashnova IV. Morski miksobakterii – unikalna grupa z vysokym biosyntetychnym potentsialom [Marine myxobacteria – a unique group withhigh biosynthetic potential]. *Microbiology and biotechnology*. 2025;3(65):78–111. https://doi.org/10.18524/2307-4663.2025.3(65).344039 [in Ukrainian].
2. Albataineh H, Stevens DC. Marine myxobacteria: a few good halophiles. Mar. Drugs. 2018;16(6):209. https://doi.org/10.3390/md16060209
3. Arakal BS, Rowlands RS, Maddocks SE, Whitworth DE, James PE, Livingstone PG. Myxobacteria from soil can substantially reduce the bacterial load in a wound infection model. Journal of Applied Microbiology. 2025;136(1):lxae315. https://doi.org/10.1093/jambio/lxae315
4. Charousová I, Medo J, Javoreková S. Isolation, antimicrobial activity of myxobacterial crude extracts and identification of the most potent strains. Arch Biol Sci. 2017;69(3):561–568. https://doi.org/10.2298/ABS161011132C
5. Dávila-Céspedes A, Hufendiek P, Crüsemann M, Schäberle TF, König GM. Marine-derived myxobacteria of the suborder Nannocystineae: an underexplored source of structurally intriguing and biologically active metabolites. Beilstein J. Org. Chem. 2016;12:969–984. https://doi.org/10.3762/bjoc.12.96
6. Dawid W. Biology and global distribution of myxobacteria in soils. FEMS Microbiol. Rev. 2000;24(4):403–427. https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2000.tb00548.x
7. Garcia R, La Clair JJ, Müller R. Future directions of marine myxobacterial natural product discovery inferred from metagenomics. Mar Drugs. 2018;16(9):303. https://doi.org/10.3390/md16090303
8. Gemperlein K, Zaburannyi N, Garcia R, La Clair JJ, Müller R. Metabolic and biosynthetic diversity in marine myxobacteria. Mar Drugs. 2018;16(9):314. https://doi.org/10.3390/md16090314
9. Hu W., Wang J., McHardy I., Lux R., Yang Z. et al. Effects of exopolysaccharide production on liquid vegetative growth, stress survival, and stationary phase recovery in *Myxococcus xanthus*. J Microbiol. 2012;50(2):241–248. https://doi.org/10.1007/s12275-012-1349-5
10. Hu W., Gibiansky M. L., Wang J., Wang C., Lux R., Li Y., Wong G. C. L., Shi W. Interplay between type IV pili activity and exopolysaccharides secretion controls motility patterns in single cells of *Myxococcus xanthus*. Sci Rep. 2016;6:17790. https://doi.org/10.1038/srep17790
11. Khan TT, Murphy P, Zhang J, Igoshin OA, Welch RD. Genetic and environmental determinants of streaming and aggregation in *Myxococcus xanthus*. Sci Rep. 2025;15(1):30673. https://doi.org/10.1038/s41598-025-15915-8
12. Li YZ, Hu W, Zhang YQ, Qiu ZJ, Zhang Y, Wu BH. A simple method to isolate salt-tolerant myxobacteria from marine samples. J Microbiol Methods. 2002;50(2):205–209. https://doi.org/10.1016/S0167-7012(02)00029-5

13. Li Z, Zgang L, Ye X, Huang Y, Ji Y et al. Myxobacteria: Versatile cell factories of novel commercial enzymes for bio-manufacturing. Biotechnology Advances. 2025;82:108594. https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2025.108594
14. Liu L, Xu F, Lei J, Wang P, Zhang L et al. Genome analysis of a plasmid-bearing myxobacterim *Myxococcus* sp. strain MxC21 with salt-tolerant property. Front Microbiol. 2023;14:1250602. https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1250602
15. Meng K, Jiang W, Cai H, Yang Z, Yuan Y, Su Z. Diversity of myxobacteria isolated from Weizhou Island, Guangxi, and their potential biological activities. Arch Biol Sci. 2025;77(5):123–136. https://doi.org/10.2298/ABS250324010M
16. Moghaddam A. J., Crüsemann M., Alanjary M., Harms H., Dávila-Céspedes A., Blom J., Poehlein A., Ziemert N., König G. M., Schäberle T. F. Analysis of the genome and metabolome of marine myxobacteria reveals high potential for biosynthesis of novel specialized metabolites. Sci Rep. 2018;8(1):16600. https://doi.org/10.1038/s41598-018-34954-y
17. Mohr KI, Stechling M, Wink J, Wilharm E, Stadler M. Comparison of myxobacterial diversity and evaluation of isolation success in two niches: Kiritimati Island and German compost. Microbiologyopen. 2016;5(2):268–278. https://doi.org/10.1002/mbo3.325
18. Mohr KI, Zindler T, Wink J, Wilharm E, Stadler M. Myxobacteria in high moor and fen: an astonishing diversity in a neglected extreme habitat. Microbiologyopen. 2017;6(4):e00464. https://doi.org/10.1002/mbo3.464
19. Muñoz-Dorado J, Marcos-Torres FJ, García-Bravo E, Moraleda-Muñoz A, Pérez J. Myxobacteria: Moving, killing, feeding, and surviving together. Front Microbiol. 2016;7:781. https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00781
20. Murphy P, Comstock J, Khan T, Zhang J, Welch R, Igoshin OA. Cell behaviors underlying *Myxococcus xanthus* aggregate dispersal. mSystems. 2023;8(5):e0042523. https://doi.org/10.1128/msystems.00425-23
21. Nguyen TV. Preparation of artificial sea water (ASW) for culturing marine bacteria. 2018. https://doi.org/10.13140/RG.2.2.20641.71528
22. Padmanabhan S, Monera-Girona AJ, Pérez-Castaño R, Bastida-Martínez E, Pajares-Martínez E, Bernal-Bernal D, Galbis-Martínez ML, Polanco MC, Iniesta AA, Fontes M, Elías-Arnanz M. Light-triggered carotenogenesis in *Myxococcus xanthus*: new paradigms in photosensory signaling, transduction and gene regulation. Microorganisms. 2021;9(5):1067. https://doi.org/10.3390/microorganisms9051067
23. Pérez-Burgos M, García-Romero I, Jung J, Schander E, Valvano MA, Søgaard-Andersen L. Characterization of the exopolysaccharide biosynthesis pathway in *Myxococcus xanthus*. J Bacteriol. 2020;202(19):e00335-20. https://doi.org/10.1128/jb.00335-20
24. Ritchie LJ, Curtis ER, Murphy KA, Welch RD. Profiling *Myxococcus xanthus* swarming phenotypes through mutation and environmental variation. J Bacteriol. 2021;203(23):e0030621. https://doi.org/10.1128/jb.00306-21

25. Rouhizohrab N, Mohammadipanah F. Suppression of predominant interfering bacteria in the purification process of myxobacteria. Iran J Microbiol. 2022;14(5):721–729. https://doi.org/10.18502/ijm.v14i5.10968
26. Saggu SK, Nath A, Kumar S. Myxobacteria: biology and bioactive secondary metabolites. Research in Microbiology. 2023;174(7):104079. https://doi.org/10.1016/j.resmic.2023.104079
27. Schäberle TF, Goralski E, Neu E, Erol O, Hölzl G et al. Marine myxobacteria as a source of antibiotics – comparison of physiology, polyketide-type genes and antibiotic production of three new isolates of *Enhygromyxa salina*. Mar Drugs. 2010;8(9):2466–2479. https://doi.org/10.3390/md8092466
28. Shimkets LJ, Dworkin M, Reichenbach H. The Myxobacteria. In: Dworkin M, Falkow S, Rosenberg E, Schleifer KH, Stackebrandt E, editors. The Prokaryotes. Springer: New York, NY; 2006. p. 31–115. https://doi.org/10.1007/0-387-30747-8_3
29. Sun Y, Feng Z, Tomura T, Suzuki A, Miyano S, Tsuge T, Mori H, Suh J.-W, Iizuka T, Fudou R, Ojika M. Heterologous production of the marine myxobacterial antibiotic haliangicin and its unnatural analogues generated by engineering of the biochemical pathway. Sci Rep. 2016;6:22091. https://doi.org/10.1038/srep22091
30. Wang C-Y, Hu J-Q, Wang D-G, Li Y-Z, Wu C. Recent advances in discovery and biosynthesis of natural products from myxobacteria: an overview from 2017 to 2023. Nat. Prod. Rep. 2024;41:905–934. https://doi.org/10.1039/D3NP00062A
31. Zhang W, Wang Y, Lu H, Liu Q, Wang C, Hu W, Zhao K. Dynamics of solitary predation by *Myxococcus xanthus* on *Escherichia coli* observed at the single-cell level. Appl Environ Microbiol. 2020;86(3):e02286-19. https://doi.org/10.1128/AEM.02286-19
32. Zhang L, Bao L, Li S, Liu Y, Liu H. Active substances of myxobacteria against plant diseases and their action mechanisms. Front Microbiol. 2024;14:1294854. https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1294854

Стаття надійшла до редакції 19.03.2026
Стаття затверджена до друку 08.04.2026
Стаття опублікована 29.05.2026