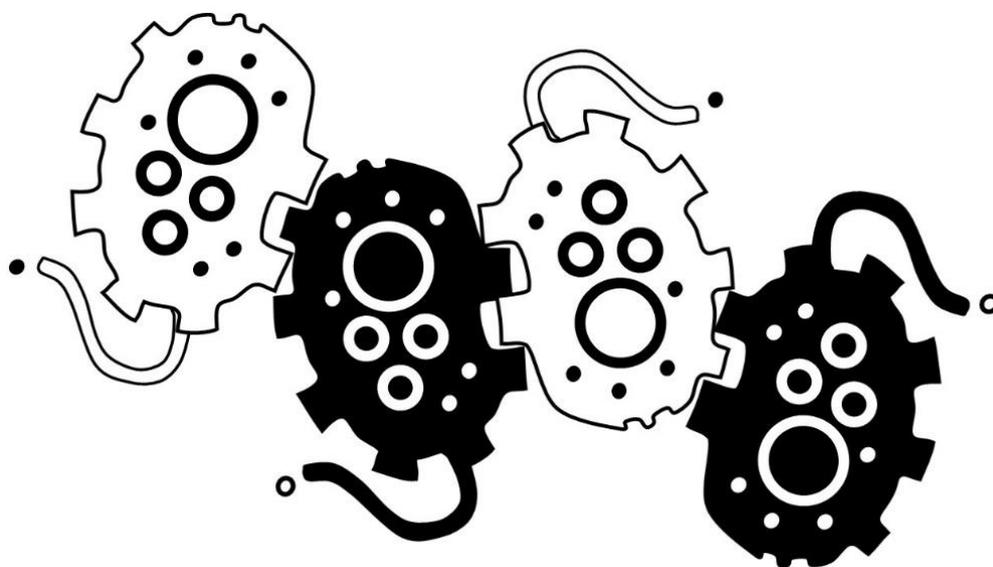


**В.В. Криштоп, М.И. Морозов**

**ОСНОВЫ МОРФОЛОГИИ  
МИКРООРГАНИЗМОВ**



**Санкт-Петербург  
2021**

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ  
ФЕДЕРАЦИИ

УНИВЕРСИТЕТ ИТМО

**В.В. Криштоп, М.И. Морозов**  
**ОСНОВЫ МОРФОЛОГИИ**  
**МИКРООРГАНИЗМОВ**

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ

РЕКОМЕНДОВАНО К ИСПОЛЬЗОВАНИЮ В УНИВЕРСИТЕТЕ ИТМО  
по направлению подготовки 19.03.01. Биотехнология  
в качестве Учебно-методического пособия для реализации основных  
профессиональных образовательных программ высшего образования  
бакалавриата

 УНИВЕРСИТЕТ ИТМО

Санкт-Петербург  
2021

Криштоп В.В., Морозов М.И., Основы морфологии микроорганизмов–  
СПб: Университет ИТМО, 2021. – 98 с.

Рецензент(ы):

Кошель Елена Ивановна, кандидат биологических наук, доцент (квалификационная категория "ординарный доцент") химико-биологического кластера, Университета ИТМО.

В учебно-методическом пособии представлены краткое введение, лекционный материал и приведены схемы, иллюстрирующие основные аспекты морфологии, классификации микроорганизмов, а также истории становления микробиологии как науки. В пособии с позиций системного подхода, неразрывной связи структуры и функции продемонстрированы основы ультрамикроскопического строения микроскопических представителей основных царств прокариот, эукариот и неклеточных форм жизни. Каждое описание включает в себя таксономию, основные особенности ультрамикроскопической организации, функции типичных представителей, а также их значение для жизни человека и биотехнологических производств. Пособие также содержит контрольные вопросы и тестовые задания, решение которых должно способствовать структурированию полученных знаний, усвоению теоретического материала. Учебно-методическое пособие предназначено для студентов-бакалавров Мегафакультета биотехнологий и низкотемпературных систем Университета ИТМО, обучающимся по программе подготовки «Молекулярное питание и пищевые технологии» по направлению подготовки 19.03.03 «Продукты питания животного происхождения» по дисциплине Б1.39 «Общая микробиология», а также может быть рекомендовано студентам-технологам, экологам, биологам и медикам.

 УНИВЕРСИТЕТ ИТМО

**Университет ИТМО** – ведущий вуз России в области информационных и фотонных технологий, один из немногих российских вузов, получивших в 2009 году статус национального исследовательского университета. С 2013 года Университет ИТМО – участник программы повышения конкурентоспособности российских университетов среди ведущих мировых научно-образовательных центров, известной как проект «5 в 100». Цель Университета ИТМО – становление исследовательского университета мирового уровня, предпринимательского по типу, ориентированного на интернационализацию всех направлений деятельности.

© Университет ИТМО, 2021  
© Криштоп В.В., Морозов М.И., 2021

## Содержание

Введение.....	4
Раздел 1. Микробиология как научная дисциплина.....	7
1.1 Предмет и задачи микробиологии.....	7
1.2 Краткая история развития микробиологии.....	8
1.3 Значение микроорганизмов в природе и жизни человека.....	15
1.4 Контрольные вопросы.....	18
1.5 Тестовые задания.....	18
Раздел 2. Положение микроорганизмов в природе. Таксономия.....	25
2.2 Таксономия микроорганизмов .....	26
2.2 Классификация микроорганизмов.....	30
2.3 Различия в строении клеток прокариот и эукариот.....	35
2.4 Контрольные вопросы.....	37
2.5 Тестовые задания.....	37
Раздел 3. Общая морфология и жизненный цикл бактерий.....	47
3.1 Структурная организация бактериальной клетки.....	47
3.2 Жизненный цикл бактериальной клетки.....	59
3.3 Контрольные вопросы.....	61
3.4 Тестовые задания.....	62
Раздел 4. Морфология и жизненный цикл дрожжей.....	70
4.1 Контрольные вопросы.....	73
4.2 Тестовые задания.....	74
Раздел 5. Морфология и жизненный цикл мицелиальных грибов.....	76
5.1 Контрольные вопросы.....	82
5.2 Тестовые задания.....	82
Раздел 6. Морфология и жизненный цикл вирусов.....	85
6.1 Контрольные вопросы.....	91
6.2 Тестовые задания.....	91
Список литературы.....	95

## ВВЕДЕНИЕ

Название научной дисциплины «микробиология» образовано сочетанием трех греческих слов: μικρός – малый, незначительный, βίος – жизнь и λόγος — слово, мысль, смысл, понятие, причина, число. На сегодняшний день эта наука охватывает широкий спектр живых микроскопических объектов – микробов.

Мир микроорганизмов весьма разнообразен. Он включает в себя микроорганизмы - «гиганты», такие как многоклеточная (нитчатая) бактерия *Beggiatoa alba*, морской штамм которой имеет диаметр до половины миллиметра (500 мкм). Диаметр «карликов» микоплазм на три порядка меньше и составляет только 0,1–0,15 мкм. При этом средние размеры микроорганизмов составляют около 0,5–3 мкм. Одной из наиболее существенных особенностей микроорганизмов является высокая пластичность их метаболизма и генотипа, что приводит к быстрой адаптации к воздействию внешних факторов, как негативных, так и положительных.

Принято считать, что в мире существует более миллиона видов бактерий, хотя к настоящему моменту описаны и изучены только около 10 тысяч. Микроорганизмы крайне широко представлены во всех биотопах Земли. Встречаются они повсеместно, кроме магмы в жерлах вулканов. Бактерии деинококки способны выжить в суровых условиях космоса. Продолжительность жизни колоний микроорганизмов толщиной более 0,5 мм на панелях Международной Космической Станции составила от 15 до 45 лет. Также показано, что колония микроорганизмов диаметром около 1 мм потенциально может прожить до восьми лет в условиях безвоздушного пространства космоса под воздействием солнечной радиации. В 1 м<sup>3</sup> воздуха содержится от нескольких микробных клеток до десятков тысяч. Их общая масса в 25 раз превышает массу всех многоклеточных животных. Возраст первых микроорганизмов составляет около 3,7 миллиардов лет, что примерно в 18 тысяч раз длиннее истории человечества.

За несколько веков своего существования микробиология сформировала большое количество дочерних дисциплин. По прикладным целям выделяют биотехнологическую, промышленную, медицинскую, ветеринарную, сельскохозяйственную, геологическую, почвенную, водную, морскую и космическую микробиологию. По типу объектов исследования выделяют бактериологию, вирусологию, микологию, протозоологию. По методологическому подходу, который лежит в основе исследований микроорганизмов выделяют общую и частную микробиологию.

Общая микробиология сфокусирована на поиске и описании закономерностей строения и жизнедеятельности микроорганизмов, синтезе и обобщении данных об их генетике, физиологии, культуральных свойствах, а также их взаимоотношении с окружающей средой.

Частная микробиология, в свою очередь, изучает отдельных представителей микромира, их особенности.

Микроорганизмы, как правило, негативно влияют на внешний вид продуктов питания и их органолептические свойства, изменяют их химический состав, снижают полезные свойства и способны накапливать токсины, становясь причиной пищевых токсикоинфекций. Это не только снижает экономическую эффективность биотехнологических производств, но и представляет прямую опасность для здоровья людей. Чтобы снизить риски микробной контаминации пищевых продуктов необходимо знать, когда и при каких условиях они попадают на продукты, в каких условиях они развиваются и какие факторы внешней среды можно использовать для борьбы с ними. Знание микробиологии пищевых продуктов необходимо для организации хранения продовольственных товаров, сырья и полуфабрикатов, а также создания специальных режимов, при которых возможности развития микроорганизмов будет сведено к минимуму.

С другой стороны, микроорганизмы являются важным и неотъемлемым звеном многих биотехнологических цепочек. Они применяются в хлебопечении, производстве колбас, заквашивании овощей и овощных соков, виноделии, пивоварении, производстве сыра и кисломолочных продуктов, создании ферментных препаратов, пребиотиков, пробиотиков и синбиотиков, а также пищевых ингредиентов, включая витамины и биологически активные добавки [11]. Микроорганизмы являются неотъемлемой частью здорового организма, участвуя в синтезе витаминов и поддержании тонуса иммунной системы, защищая его слизистые от инвазии патогенов. Общая масса бактерий в организме человека составляет от 1,5 до 2,5 кг, а их количество можно сравнить с общим количеством клеток в организме человека. Это гигантское сообщество микроорганизмов называют микробиомом, каждый из которых уникален для конкретного человека.

Таким образом, микробиология интегрировалась с большим числом точных и естественных наук и стала частью биологии как комплекса наук о живой природе. Микробиология внесла значительный вклад в развитие генетики, иммунологии, молекулярной биологии, медицины, биохимии, биофизики. На микробных моделях была установлена генетическая функция нуклеиновых кислот, механизм мутагенеза и генетические рекомбинации, изучено устройство гена - элементарной единицы генетической информации.

Одной из дочерних наук микробиологии стала биотехнология. Это междисциплинарная отрасль знания об использовании биологических процессов в промышленном производстве и технологических процессах. В соответствии с определением Европейской федерации биотехнологов (ЕФБ, 1984) биотехнология базируется на интегральном, междисциплинарном использовании биохимии, микробиологии и инженерных наук в целях промышленной реализации способностей микроорганизмов, культур клеток тканей и их частей.

Таким образом, микробиология вносит существенный вклад в решение многих технологических задач и вызовов современности, проблем здравоохранения и сельского хозяйства. Следует отметить высокий потенциал использования микроорганизмов и их продуктов для расширения и совершенствования биотехнологических процессов. Решение таких современных мировых проблем, как обеспечение растущего человечества доступными и качественными продуктами питания, возобновление энергетических ресурсов, топлива, замена углеводов экологически чистыми источниками органических соединений, охрана окружающей среды, так или иначе будет связано с использованием потенциала микробиологии как междисциплинарной науки.

Учебно-методическое пособие предназначено для самостоятельной подготовки студентов к выполнению текущего контроля по дисциплине «Биотехнологические основы фундаментальной биологии», для подготовки к сдаче экзамена, как дополнительный источник информации для освоения разделов: история микробиологии, структурная организация прокариотной клетки, таксономия и систематика прокариот, морфология и жизненный цикл дрожжей, мицелиарных грибов и вирусов. Учебное пособие также может быть рекомендовано магистрантам, специализирующимся в области микробиологических исследований.

## Раздел 1. Микробиология как научная дисциплина

### 1.1 Предмет и задачи микробиологии

К предметам изучения микробиологии как науки относятся морфология, физиология, биохимия и генетика микроорганизмов (бактерий, простейших, микроскопических грибов и вирусов). Изучается их взаимодействие с живой и неживой природой, практическое использование полезных свойств и устранение их вредного действия.

**Микроорганизмы** – это невидимые невооруженным глазом представители всех царств жизни: эукариоты, бактерии, археи, вирусы и плазмиды.

Основной задачей технической (промышленной) микробиологии является использование потенциала микроорганизмов для создания новых и оптимизации уже известных биотехнологий синтеза продуктов для промышленности и медицины: антибиотиков, вакцин, ферментов, витаминов, спиртов, биоактивных органических веществ и др. Основа современной биотехнологии - генная инженерия.

Основными задачами санитарной микробиологии являются исследование микрофлоры окружающей среды и пищевых продуктов, взаимоотношения микрофлоры с организмом человека, в том числе - прямого и опосредованного влияния на состояние здоровья, разработка мероприятий и санитарных нормативов, предупреждающих неблагоприятное воздействие микроорганизмов на человека.

Основной задачей сельскохозяйственной микробиологии является изучение микроорганизмов, принимающих участие в круговороте веществ в природе. Изучается их польза для приготовления удобрений, улучшения качества почв, или наоборот, потенциальный вред в качестве инфекционного агента, вызывающего заболевания растений и др.

К основным задачам медицинской микробиологии относятся изучение свойств патогенных (способных вызывать заболевания у человека) и условно-патогенных микроорганизмов, а также разработка методов микробиологической диагностики, специфической профилактики и этиотропного лечения вызываемых ими инфекционных заболеваний.

Задачи ветеринарной микробиологии во многом дублируют задачи медицинской микробиологии, но по отношению к животным. В этой области изучаются возбудители заболеваний животных, разрабатываются методы их биологической диагностики, специфической профилактики и этиотропного лечения, направленного на уничтожение возбудителя инфекции в тканях больного животного.

Экология микроорганизмов ставит своей задачей исследование взаимоотношений микроорганизмов с компонентами биоцинозов: микробиоцинозом, зоо- и фитоценозом и компонентами экотопа.

## **1.2 Краткая история развития микробиологии**

Исследование опасных и использование полезных свойств микроорганизмов имеет историю по своей продолжительности сравнимую с историей человечества. Например, десять миллионов лет назад предки человека унаследовали мутацию, позволяющую усваивать этиловый спирт, содержащийся, например, в перезревших фруктах. Это событие принято ассоциировать с переходом к наземным формам жизни. Те особи, чья пищеварительная система в условиях постоянного недостатка калорий оказывалась способной эффективно разлагать алкоголь, получили эволюционное преимущество.

В более позднее время микроорганизмы активно использовались при изготовлении продуктов питания более сложного передела: молочной, хлебопекарной и винодельческой продукции. Так, в основе технологии приготовления хлеба лежат биохимические процессы спиртового и молочнокислого брожений, возбудителями которых являются дрожжи и молочнокислые бактерии. Однако, промышленное развитие раннего периода не опиралось на научную методологию, а достигалось опытным, эмпирическим путем, в связи с этим первый, донаучный этап развития микробиологии принято называть **эмпирическим**.

**Первый** этап развития микробиологии связан с формированием понятийных представлений о микроорганизмах. Они появляются в трудах основоположника медицины Гиппократ (460 - 377 д.н.э.). В частности, возникли первые предположения о материальных источниках инфекций, который автор назвал «миазмами». В трудах Лукреция (95-55 д. н.э.) и Галена (131-211 д.н.э.) появляются более конкретные представления о таких объектах, как о формах живой природы. Авиценна также считал, что причиной заразных болезней являются невидимые существа, передающиеся через воду и воздух.

Важным обобщением и развитием взглядов Гиппократ, Аристотеля, Галена, Авиценны и других ученых стали исследования итальянского врача **Джироламо Фракасторо** (1478—1553). В своем трехтомном труде «О контагии, контагиозных болезнях и лечении», изданном в 1546 году, он изложил свою обобщенную концепцию инфекционного начала. Он считал, что инфекции вызывают маленькие тельца, передающиеся при контакте и сохраняющиеся на вещах больного. Он создал учение о живом «контагии», как о скоплении мельчайших и недоступных осязанию частиц, которые проникают в ткани и вызывают болезнь. Первый том был посвящен теоретическим концепциям, второй – описанию картины заболеваний, третий том – их лечению. Именно благодаря его первому тому в нашей лексиконе сформировалось понятие

«инфекция», которое в переводе с латинского языка означает «внедрение», «проникновение». Отсюда же произошло и понятие «инфекционных болезней».

**Второй этап** развития микробиологии – **морфологический** (описательный). Начало этого этапа принято связывать с именем голландского ученого Антония ван Левенгука (1632-1723). В ряде источников его называют изобретателем простейшего микроскопа. Его приборы были построены на основе одной линзы и позволяли получать увеличенные до 300 крат изображения микрообъектов. Исследователь заинтересовался строением льняного волокна. Это побудило его отшлифовать несколько линз и сделать систему позволявшую их жестко фиксировать. С помощью этих устройств исследователь изучал все что его окружало в повседневной жизни: воду из пруда, зубной налет, слюну, кровь, настой перца и многое другое.

Справедливости ради следует отметить, что первый микроскоп был создан ещё в 1610 году Галилео Галилеем. В 1665 году Роберт Гук впервые увидел эукариотические клетки растений. Однако 30-кратного увеличения его микроскопа не хватило, чтобы увидеть простейших или прокариотов, и уж тем более вирусы. Одним из первых системных исследователей, визуализировавших микроорганизмы и установивших их связь с развитием болезни, стал священнослужитель иезуитского ордена Афанасий Кирхер. Во время эпидемии чумы в Риме (1656 год) он исследовал кровь больных под микроскопом и пришёл к выводу, что причиной болезни являются микроорганизмы («маленькие черви»). Однако сам ученый не придал своему открытию весомого значения, сконцентрировав свои основные усилия на исследовании магнетизма. Труды Кирхера (свыше 30 обширных, богато иллюстрированных изданий на латинском языке) охватывают практически все актуальные в его время сферы знания: математику, физику, химию, астрономию, геологию, географию, биологию, медицину, археологию, библейскую историю, языковедение, музыку.

Антоний ван Левенгук зарисовывал результаты исследований и сообщал Лондонскому королевскому обществу (Рисунок 1). Это позволило ему эффективно популяризировать свои работы. Одним из наиболее известных исследований стало наблюдение простейших в капле загрязненной воды, датированное 24 апреля 1676 года. Вместе с тем он считал открытых им микроскопических существ «очень маленькими животными», «анималкулами», «живыми зверьками» и приписывал им те же особенности строения (ножки, хвостики) и поведения, что и обычным животным.

Открытие А. ван Левенгука привлекло всеобщее внимание, его труды получили большую известность уже при жизни исследователя. Его представления не противоречили общей картине мира той эпохи, однако и не способствовали более глубокому развитию науки в направлении понимания сути выявленных феноменов. Оно явилось основой для сбора фактологии о распространенности микроорганизмов в окружающей среде. В 1698 г. Петр I,

находясь в Голландии, посетил Левенгука и привез образцы его инструментов в Россию.

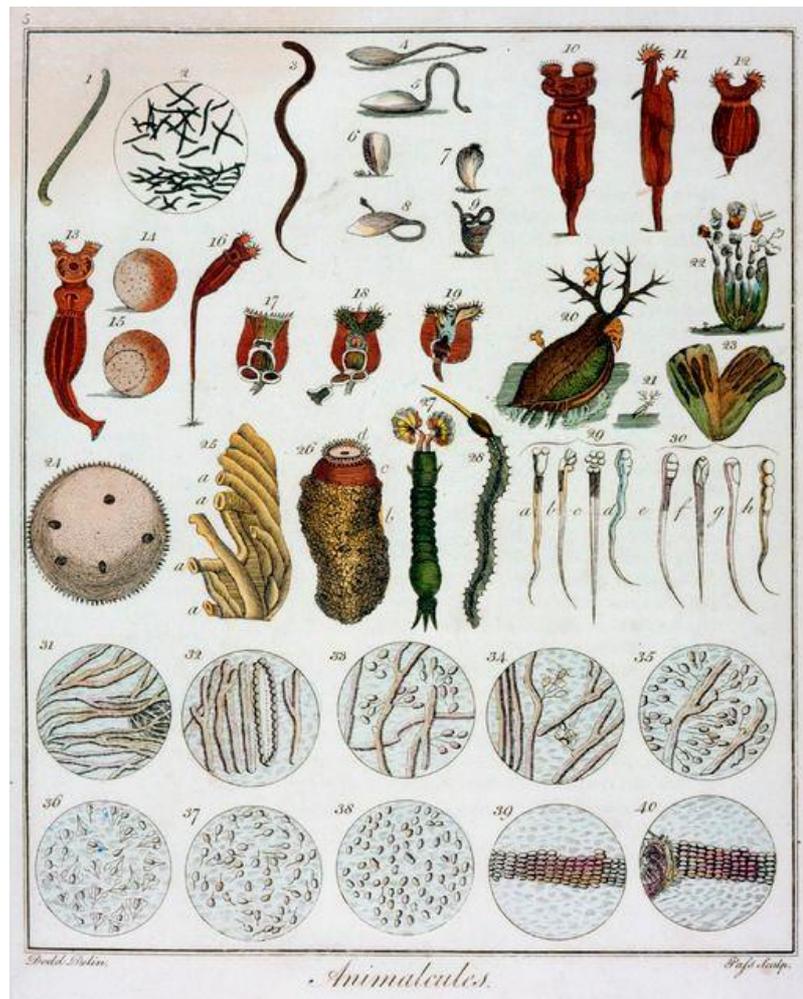


Рисунок. 1. Иллюстрация 1795 года неизвестного художника с анималкулами ван Левенгука.

Другие открытия этого периода, при всей своей значимости, также носили преимущественно случайный характер. Английский врач **Эдвард Дженнер** в 1776 году, во время одной из тяжелых эпидемий натуральной оспы, охватившей всю Европу, случайно сделал великое открытие о предохранительной силе коровьей оспы. Он заметил, что доярки, переболевшие коровьей оспой, никогда не заболевают натуральной оспой, поражающей людей. Это наблюдение легло в основу разработанного им способа вакцинации (слово «вакцина» происходит от латинского «вакка» — «корова»). Этот способ, на тот момент носивший частный характер, был впоследствии обобщен Луи Пастером и на сегодняшний день продолжает спасать сотни миллионов людей от оспы, гриппа, дифтерии, столбняка, коклюша, полиомиелита и других инфекционных заболеваний.

**Третий этап** развития микробиологии – **физиологический период**. Его также называют «**Золотым веком микробиологии**». Начало этого периода

связано с именем выдающегося французского ученого Луи Пастера (1822-1895 гг.). Пастер славен не только своими собственными открытиями, но также тем, что ему удалось внедрить в микробиологию количественный подход и методологию точных наук, тем самым заложив основы микробиологии как самостоятельной науки.

Луи Пастер доказал, что спиртовое брожение, характерное для виноградного сока, является результатом жизнедеятельности микроорганизмов – дрожжей. Это открытие заложило основы представления о метаболизме микроорганизмов, а также оспорило господствующую в то время теорию о химической природе брожения [12].

Большой цикл научно-исследовательских работ Пастера был посвящен изучению причин «болезней» вина и пива. Пастер показал, что такие явления как скисание и прогоркание обусловлены контаминацией микроорганизмов и их последующем развитием в этих продуктах. Чтобы на практике предотвратить порчу продуктов, Пастер предложил кратковременный прогрев до температуры 70-80 градусов Цельсия. Этот прием применяют и в настоящее время и называют пастеризацией.

Пастером также было открыто принципиально новое биологическое явление – анаэробноз. Им впервые были обнаружены бактерии, не способные развиваться в присутствии воздуха. Тем самым было установлено, что жизнь возможна и в бескислородной среде.

Работы Луи Пастера о невозможности самозарождения жизни являются одним из самых важных теоретических открытий, позволивших микробиологии стать наукой. С самых давних времен повседневные наблюдения убеждали людей, что живые организмы могут возникать из неживой природы. Например, свал зерна, оставленный под дождем, как считалось, способен породить мышей, а оставленное на воздухе мясо, по наблюдениям, вскоре порождало личинки мух. С опытами А. ван Левенгука тезис о самозарождении микроорганизмов серьезно обсуждался учеными. К 1860 году споры вокруг самозарождения жизни стали настолько жаркими, что Французская академия предложила премию любому, кто помог бы разрешить этот вопрос. Это и было сделано Луи Пастером в 1864 году. В ходе исследований он сформулировал понятие стерильности, продемонстрировав, что любая самая питательная среда не может быть источником микроорганизмов, если в ней предварительно уничтожить всех аналогичных предшественников. Рост микроорганизмов наблюдается тогда, когда в сосуд с питательной средой попадал воздух, контаминированный микроорганизмами, или питательная среда подвергалась недостаточной термической обработке, при которой устойчивые к температуре споры бактерий не уничтожались полностью.

Таким образом Луи Пастер стал основоположником первого закона микробиологии: **«жизнь происходит от жизни»**.

Пастером установлено, что инфекционные болезни возникают вследствие заражения не любыми возможными, а только специфическими микробами; что клиническая симптоматика также может быть обусловлена каким-либо определенным и характерным микроорганизмом.

Пастер разработал и научно обосновал метод предупреждения заразных болезней (предохраняющие прививки), изготовил вакцины против бешенства и сибирской язвы.

Луи Пастер приложил усилия и имеющуюся у него известность, чтобы основать знаменитый Институт Пастера, где были созданы уникальные возможности для реализации научного потенциала для лучших ученых микробиологов. С 1908 года 8 учёных института стали лауреатами Нобелевской премии в области физиологии и медицины.

Луи Пастер с полным основанием может считаться основоположником общей, промышленной, медицинской и ветеринарной микробиологии.

Одним из современников Луи Пастера, внесшим значительный вклад в микробиологию, стал **Роберт Кох (1843-1910)**. Им был предложен ряд новых методов и общих принципов ведения исследовательской работы.

Роберт Кох впервые ввел в практику плотные питательные среды (до этого использовались только жидкости), позволившие получать отдельные колонии, что значительно повысило эффективность микробиологических исследований [9]. В частности, это позволило определять количество жизнеспособных микроорганизмов в пробе невооруженным глазом, без использования микроскопа. В 1887 году введены в практику чашки Петри (Р. Петри – стажер Р. Коха). Это позволило уверенно характеризовать метаболические свойства микроорганизмов

Кохом были открыты возбудители туберкулёза (*Mycobacterium tuberculosis*) и холеры.

Среди других инноваций Коха наиболее значимыми оказались использование анилиновых красителей для окраски бактерий, применение иммерсионной системы и техники микрофотографии, использование освещения при микроскопировании. Таким образом, Кохом был сформирован полноценный инструментарий для морфологического исследования микроорганизмов, поиска их отличий, а также визуализации специфических микроструктур. Было сформулировано само понятие **чистая культура микроорганизмов**. Благодаря этому микробиологи получили в руки великолепный инструмент для характеристики микроорганизмов. Благодаря работам Коха в микробиологическую практику была внедрена дезинфекция как способ удаления микроорганизмов с поверхностей.

Коху принадлежат также знаменитые постулаты, названные его именем – **«постулаты Коха»**:

1. Возбудитель заболевания должен регулярно обнаруживаться у пациента.

2. Возбудитель должен быть выделен в чистую культуру.
3. Выделенный микроорганизм должен вызывать у подопытных животных те же симптомы, что и у больного человека.

Эти принципы были приняты не только в медицине, но и в экологии – для определения вызывающих те или иные процессы организмов-возбудителей.

**Дмитрий Иосифович Ивановский** (1864—1920) является первооткрывателем одного из представителей царства *vira* – вируса табачной мозаики. Более поздние исследователи обнаружили аналогичные вирусы, поражающие представителей царства животных.

**Илья Ильич Мечников** (1845-1916) является основоположником учения о бактериальном антогонизме. Впоследствии оно позволило развиваться антибиотикотерапии, технологиям создания про- и эубиотиков. Пробиотиками называют живые культуры микроорганизмов (среди них преобладают молочнокислые бактерии), которые вводят в организм, обеспечивая заселение ими кишечного тракта. На принципе микробного антагонизма Илья Мечников обосновал теорию долголетия и предложил для продления человеческой жизни использовать концепцию симбиотических отношений между микроорганизмом и макроорганизмом. Эта идея была практически реализована им в продукте, который в последующем получил название «Мечниковской простокваши»

Илья Мечников открыл явление фагоцитоза и продемонстрировал, что защита организма от болезнетворных микроорганизмов – биологическая реакция, в основе которой лежит способность ряда клеток организма к фагоцитозу – захвату микроорганизма и его перевариванию. Это открытие также интересно тем, что вызвало одно из самых захватывающих научных противостояний между учеными того времени, ставшего примером научного поиска, а также научной этики. В качестве оппонента Ильи Мечникова – создателя фагоцитарной теории иммунитета – выступал Пауль Эрлих.

**Пауль Эрлих** (1854—1915) – создатель гуморальной теории иммунитета. В 1891 году в работе "Экспериментальные исследования иммунитета" Паулем Эрлихом показан рост защитных свойств организма при постепенном увеличении вводимых доз токсинов. Исследовав биологические жидкости, он создал концепцию об активной иммунизации и пассивной передаче защитных сил организма гуморальным путем. Эрлих разработал теорию образования специфических для каждого инфекционного возбудителя антител, а также сформулировал принцип взаимодействия "замок - ключ". Его идеи о циркулирующих в крови и других жидкостях специфических защитных веществах, возникающих у перенесшего инфекцию организма, послужили теоретической основой серотерапии (лечения при помощи сывороток).

Эрлих разработал так называемую "теорию боковых цепей", обосновывающую механизм образования антител к чужеродным веществам экзо- и эндогенного происхождения. Его представления о структурах, распознающих

антигены на поверхности клеток-рецепторов, а также о способности антигенов фиксировать специфические антитела помогли в дальнейшем выявлению антигенного состава бактерий, вирусов, клеток и тканей.

Пауль Эрлих и его концепция гуморального иммунитета быстро получила большое количество сторонников, в число которых вошел и один из учеников Ильи Мечникова – Николай Федорович Гамалея.

На рубеже XIX–XX веков в ходе третьего этапа развития микробиологии происходили следующие ключевые события.

1887 год. На международном гигиеническом конгрессе в Вене мюнхенский бактериолог Рудольф Эммерих сообщает об опытах введения иммунным (предварительно вакцинированным) свиньям микробов краснухи. Бактерии погибали в течение часа без вмешательства фагоцитов. Илья Мечников, уверенный в своих научных предположениях, воспроизводит опыт Эммериха и обнаруживает ошибку: даже через 4 часа микробы оказались живыми. Илья Мечников сообщает результаты своих опытов Эммериху, и в 1891 году Эммерих сам публикует опровержение своей предыдущей работы.

1891 год. Международный гигиенический конгресс в Лондоне. Эмиль Адольф Беринг, создатель противодифтерийной сыворотки, демонстрирует эффект введения сыворотки (фракции крови, лишённой клеток) от иммунного животного к зараженному животному: болезнь не развивается. Таким образом, для реакций фагоцитоза, предполагаемых Мечниковым, «не находится места». Илья Мечников, воспроизводит эксперимент коллеги, а также, проводит ряд дополнительных исследований и демонстрирует, что сыворотка не убивает микроорганизмы, а только обездвиживает их. Гибель микроорганизмов происходит позднее вследствие открытых им реакций фагоцитоза. Таким образом, две изначально альтернативные концепции начинают сближаться.

1894 год. Международный гигиенический конгресс в Будапеште отмечен рядом выступлений Ильи Мечникова. К этому времени ему удалось накопить достаточно фактологического материала для признания фагоцитарного иммунитета. Начинается работа над единой теорией иммунитета.

1908 год. Нобелевская премия присуждена одновременно двум ученым: Илье Мечникову — создателю фагоцитарной теории и Паулю Эрлиху – создателю гуморальной теории.

**Четвертый этап** развития микробиологии – **иммунологический**. Спор между Паулем Эрлихом и Ильей Мечниковым стал тем стимулом, который позволил развиваться науке в новом направлении. Исследования ученых оказались сосредоточены на отношениях микроорганизмов и макроорганизмов. Разрабатываются новые вакцины и сыворотки, уточняется методологический арсенал микробиологов. Представителем этого этапа можно считать британского микробиолога **Александра Флеминга** (1881-1955) – первооткрывателя

лизоцима. Им также впервые выделен антибиотик из плесневых грибов *Penicillium notatum*.

**Пятый этап** развития микробиологии – **молекулярно-генетический** (современный). Он связан с открытиями в генетике и развитием омиксных технологий. В опытах на бактериях была доказана роль ДНК в передаче наследственных признаков, выяснены принципы кодирования наследственной информации, была установлена универсальность генетического кода. Благодаря этому стало возможным конструирование и пересадка генов, а следовательно и появление рекомбинантных (гибридных) продуктов: биологически активных соединений, вакцин, антител и т.д. Основными технологическими принципами, используемыми в биотехнологии, являются:

1. Брожение (ферментация);
2. Биоконверсия (превращение одного вещества в другое);
3. Культивирование бактерий, вирусов, растительных и животных клеток;
4. Генетическая инженерия. К ней относятся и технологии искусственного создания микробов с необходимыми свойствами.

**Перспективы развития.** Современная микробиология сталкивается с новыми вызовами, которых не могло быть в предшествующие эпохи. К наиболее актуальным вызовам, адресованным к микробиологии как науке, можно отнести следующие.

Пересмотр представлений о формах жизни и ее признаках. Например, прионы, не несущие собственного генетического материала, не обладающие обменом веществ, способностью к самостоятельному самовоспроизведению и движению не укладываются в классическое представление о живой природе в целом и микроорганизмах, в частности. Это в свою очередь ставит под сомнение и саму концепцию отождествления генетической информации с живой природой.

Развитие представлений о новых и возвращающихся инфекциях (emerging and reemerging infections). Отмечены множественные примеры реставрации старых патогенов - микобактерии туберкулеза, риккетсии группы клещевой пятнистой лихорадки и ряд других возбудителей природно-очаговых инфекций.

Закат эры антибиотиков из-за появления широкого спектра антибиотико-резистентных микроорганизмов и снижения естественного иммунитета.

Эти ключевые проблемы современной микробиологии определяют новую научную повестку и требуют развития качественно новых подходов и поиска новых решений глобальных и актуальных задач.

### **1.3 Значение микроорганизмов в природе и жизни человека**

Являясь естественным и древнейшим компонентом биосферы, микроорганизмы играют ключевую роль в круговороте азота, кислорода, и углерода. Можно выделить следующие основные функции.

**1. Почвообразующая функция.** Микроорганизмы обеспечивают плодородие почвы. Во-первых, они инициируют почвообразовательные процессы. Микроорганизмы ускоряют выветривание горных пород. Во-вторых, это достигается путём переработки гумуса. Состав гумуса включает в себя:

- a. наименее подверженные разложению остатки органики растительного происхождения;
- b. продукты разложения органики на разных стадиях микробного переваривания;
- c. комплексные вещества, образовавшиеся в результате разложения, в том числе – в результате гидролиза и окисления;
- d. продукты жизнедеятельности микроорганизмов.

Основную роль в утилизации органических соединений и формировании почв играют микроорганизмы, имеющие отношение к природному круговороту железа, серы, кальция, кремния, фосфора и других элементов. Микроорганизмы-редуценты – «санитары» природы [8]. Они осуществляют разложение растительных и животных остатков и превращают их в минеральные вещества.

**2. Участие в формировании полезных ископаемых.** Уголь представляет собой несколько видов гумуса в конечной стадии разложения. Он получается из различных органических остатков растений доисторического периода, которые с течением времени подвергались расслоению и высокому давлению со стороны верхних минеральных пород. Принято считать, что микроорганизмы сыграли решающую роль при формировании угля. Так же они играют большую роль в формировании природного газа, нефти и железных руд.

**3. Фитопланктон – легкие планеты.** 50% кислорода, поступающего в воздух планеты, производят микроорганизмы, входящие в состав планктона морей и океанов. В частности, к таковым относятся сине-зеленые водоросли.

**4. Микроорганизмы – начало пищевой цепочки.** Они включены в бесчётное количество пищевых цепочек в морях и океанах, а также на суше. Они представляют энергию и пластические вещества многим макроорганизмам - от дождевого червя до гренландского кита.

**5. Симбиотическая функция микроорганизмов.** Микроорганизмы-симбионты обеспечивают человека и подавляющее число многоклеточных витаминами, биоактивными веществами, способны стимулировать иммунитет, связывать атмосферный азот и передавать его макроорганизму.

**6. Фактор естественного отбора.** Возбудители инфекционных заболеваний способны оказывать значительное влияние в качестве фактора естественного отбора на формирование видов. Как только какой-то вид становится многочисленным и, достигнув критической популяционной плотности, начинает доминировать над другими видами, ограничивая их доступ к источникам пищи, запускается обратная регулирующая связь: доминирующий вид поражает инфекции, и его популяция уменьшается. При этом освобождается экологическая

ниша, а у конкурирующих видов появляется шанс вытеснить доминирующий вид. Спустя некоторое время такой цикл может повториться. Это явление называется сукцессией.

**7. Горизонтальный перенос генов.** При описании этого феномена часто приводят в пример микроорганизмы и развитие антибиотикорезистентности. Вместе с тем, до 8 % генома человека состоит из генетической информации, которую принесли когда-то в человеческие клетки ретровирусы.

Роль микроорганизмов в жизни человека, можно условно разделить на положительную и отрицательную по отношению к жизни и здоровью человека, а также к его хозяйственной деятельности.

### **Положительная роль микроорганизмов в жизни человека.**

#### **1. В пищевой промышленности:**

а) Бактерии используются для изготовления продуктов питания. Например, бактерии молочнокислого брожения необходимы для изготовления сметаны, кефира, кумыса, сывороток, при квашении продуктов и др.

б) Для изготовления кормовых белков (водородные бактерии).

#### **2. В производстве:**

а) В кожевенной и текстильной промышленности: при выделке кожи или при мочке льна.

б) Синтез органических соединений: органические кислоты (лимонная, молочная, масляная, уксусная, глюконовая), этанол, глицерин, ацетон, бутанол, пропанол, бутандиол, полисахариды (декстраны, ксантаны, пуллулан, альгинаты).

#### **3. В медицине:**

а) Источник, материал, а иногда и способ приготовления вакцин и сывороток.

б) Основа для получения антибиотиков.

с) Источник ферментов (амилазы, пектиназы, протеазы, целлюлазы, липазы, изомеразы, трипсины, стрептокиназы, диастазы)

д) Источник витаминов (В12, рибофлавин)

е) Источник интерферона, инсулина, преднизолона, кортизона, гидрокортизона.

4. В очистке сточных вод, очистка почвы и вод рек и океанов от загрязнения в том числе от разливов нефти, переработка мусора.

5. В научных целях, в качестве модели для исследований.

### **Отрицательная роль микроорганизмов в жизни человека**

1. Микроорганизмы вызывают инфекции, угроза которых постоянно растет.

2. Микроорганизмы вызывают порчу продуктов питания.

3. Микроорганизмы, оказывая негативное влияние на метаболизм человека, способствуют развитию многих неинфекционных заболеваний.

### 1.4 Контрольные вопросы

1. Что является предметом изучения микробиологии как науки?
2. Дайте определение микроорганизмам.
3. Перечислите задачи микробиологии.
4. Перечислите этапы развития микробиологии, укажите их временные характеристики и основные научные достижения, с которыми они связаны.
5. Охарактеризуйте вклад Антония ван Левенгука в развитие микробиологии.
6. Опишите роль Эдварда Дженнера в развитии микробиологии.
7. Сформулируйте роль Луи Пастера в становлении микробиологии как науки.
8. Какую роль сыграл Роберт Кох в развитии микробиологических методов? Перечислите постулаты Коха.
9. Укажите достижения И.И. Мечникова в развитии микробиологии.
10. Какой вклад внес Пауль Эрлих в развитие микробиологии?
11. Опишите основные проблемы, стоящие перед современной микробиологией, а также пути их решения.
12. Перечислите и расшифруйте функции микроорганизмов в природе.
13. В чем заключается положительная роль микроорганизмов в жизни человека?
14. В чем заключается отрицательная роль микроорганизмов по отношению к человеку?

### 1.5 Тестовые задания

1. Выберите правильное определение общей микробиологии:
  - a. Раздел микробиологии, объектом которого является поиск и описание закономерностей строения и жизнедеятельности микроорганизмов, синтез и обобщение данных об их генетике, физиологии, культуральных свойствах, а также их взаимоотношении с окружающей средой.
  - b. Междисциплинарная отрасль знания об использовании биологических процессов в промышленном производстве и технологических процессах
  - c. Раздел биологии, занимающийся исследованием микрофлоры окружающей среды и пищевых продуктов, взаимоотношения микрофлоры с организмом человека, влияния ее и продуктов ее жизнедеятельности на состояние здоровья, разработка мероприятий и санитарных нормативов, предупреждающих неблагоприятное воздействие микроорганизмов на человека.

- d. Самостоятельная наука, сфокусированная на использовании потенциала микроорганизмов, для создания новых и оптимизации уже известных биотехнологий синтеза продуктов для промышленности и медицины: антибиотиков, вакцин, ферментов, витаминов, спиртов, биоактивных органических веществ и др.
  - e. Отрасль знания, связанная с изучением микроорганизмов, принимающих участие в круговороте веществ в природе, их потенциалом для приготовления удобрений, улучшения качества почв, изучением потенциального вреда микроорганизмов как инфекционного агента, вызывающего заболевания растений.
2. Выберите правильное определение биотехнологии как науки:
- a. Раздел микробиологии, объектом которого является поиск и описание закономерностей строения и жизнедеятельности микроорганизмов, синтез и обобщение данных об их генетике, физиологии, культуральных свойствах, а также их взаимоотношении с окружающей средой.
  - b. Междисциплинарная отрасль знания об использовании биологических процессов в промышленном производстве и технологических процессах
  - c. Раздел микробиологии, занимающийся исследованием микрофлоры окружающей среды и пищевых продуктов, взаимоотношения микрофлоры с организмом человека, влияния ее и продуктов ее жизнедеятельности на состояние здоровья, разработка мероприятий и санитарных нормативов, предупреждающих неблагоприятное воздействие микроорганизмов на человека.
  - d. Самостоятельная наука, сфокусированная на использовании потенциала микроорганизмов, для создания новых и оптимизации уже известных биотехнологий синтеза продуктов для промышленности и медицины: антибиотиков, вакцин, ферментов, витаминов, спиртов, биоактивных органических веществ и др.
  - e. Отрасль знания, связанная с изучением микроорганизмов, принимающих участие в круговороте веществ в природе, их потенциалом для приготовления удобрений, улучшения качества почв, изучением потенциального вреда микроорганизмов как инфекционного агента, вызывающего заболевания растений.
3. Укажите правильное определение санитарной микробиологии как науки, решающей одну из задач микробиологии:
- a. Раздел микробиологии, объектом которого является поиск и описание закономерностей строения и жизнедеятельности микроорганизмов, синтез и обобщение данных об их генетике,

- физиологии, культуральных свойствах, а также их взаимоотношении с окружающей средой.
- b. Междисциплинарная отрасль знания об использовании биологических процессов в промышленном производстве и технологических процессах
  - c. Раздел микробиологии, занимающийся исследованием микрофлоры окружающей среды и пищевых продуктов, взаимоотношения микрофлоры с организмом человека, влияния ее и продуктов ее жизнедеятельности на состояние здоровья, разработкой мероприятий и санитарных нормативов, предупреждающих неблагоприятное воздействие микроорганизмов на человека.
  - d. Самостоятельная наука, сфокусированная на использовании потенциала микроорганизмов, для создания новых и оптимизации уже известных биотехнологий синтеза продуктов для промышленности и медицины: антибиотиков, вакцин, ферментов, витаминов, спиртов, биоактивных органических веществ и др.
  - e. Отрасль знания, связанная с изучением микроорганизмов, принимающих участие в круговороте веществ в природе, их потенциалом для приготовления удобрений, улучшения качества почв, изучением потенциального вреда микроорганизмов как инфекционного агента, вызывающего заболевания растений.
4. Выберите правильное определение технической (промышленной) микробиологии как науки, решающей одну из задач микробиологии:
- a. Раздел микробиологии, объектом которого является поиск и описание закономерностей строения и жизнедеятельности микроорганизмов, синтез и обобщении данных об их генетике, физиологии, культуральных свойствах, а также их взаимоотношение с окружающей средой.
  - b. Междисциплинарная отрасль знания об использовании биологических процессов в промышленном производстве и технологических процессах
  - c. Самостоятельная наука, занимающаяся исследованием микрофлоры окружающей среды и пищевых продуктов, взаимоотношения микрофлоры с организмом человека, влияния ее и продуктов ее жизнедеятельности на состояние здоровья, разработка мероприятий и санитарных нормативов, предупреждающих неблагоприятное воздействие микроорганизмов на человека.
  - d. Раздел микробиологии, сфокусированный на использовании потенциала микроорганизмов для создания новых и оптимизации

уже известных биотехнологий синтеза продуктов для промышленности и медицины: антибиотиков, вакцин, ферментов, витаминов, спиртов, биоактивных органических веществ и др.

- е. Отрасль знания, связанная с изучением микроорганизмов, принимающих участие в круговороте веществ в природе, их потенциалом для приготовления удобрений, улучшения качества почв, изучением потенциального вреда микроорганизмов как инфекционного агента, вызывающего заболевания растений.
5. Из приведенных ниже вариантов выберите правильное определение сельскохозяйственной микробиологии как науки, решающей одну из задач микробиологии:
- а. Раздел микробиологии, объектом которого является поиск и описание закономерностей строения и жизнедеятельности микроорганизмов, синтез и обобщении данных об их генетике, физиологии, культуральных свойствах, а также их взаимоотношении с окружающей средой.
  - б. Междисциплинарная отрасль знания об использовании биологических процессов в промышленном производстве и технологических процессах.
  - в. Самостоятельная наука, занимающаяся исследованием микрофлоры окружающей среды и пищевых продуктов, взаимоотношения микрофлоры с организмом человека, влияния ее и продуктов ее жизнедеятельности на состояние здоровья, разработка мероприятий и санитарных нормативов, предупреждающих неблагоприятное воздействие микроорганизмов на человека.
  - г. Раздел микробиологии, сфокусированный на использовании потенциала микроорганизмов для создания новых и оптимизации уже известных биотехнологий синтеза продуктов для промышленности и медицины: антибиотиков, вакцин, ферментов, витаминов, спиртов, биоактивных органических веществ и др.
  - д. Отрасль знания, связанная с изучением микроорганизмов, принимающих участие в круговороте веществ в природе, их потенциалом для приготовления удобрений, улучшения качества почв, изучением потенциального вреда микроорганизмов как инфекционного агента, вызывающего заболевания растений.
6. Из приведенных ниже вариантов ответа, выберите тот, который наиболее полно характеризует роль Джироламо Фракасторо в развитии микробиологии.
- а. Предложил живую природу инфекционных заболеваний.
  - б. Впервые наблюдал бактерии и простейших.

- c. Предложил метод вакцинации.
  - d. Основоположник современной микробиологии как науки.
  - e. Ввел в практику выделение чистых культур и методы окраски микроорганизмов.
  - f. Открыл фагоцитоз и микробный антагонизм.
  - g. Открыл антитоксические антитела.
7. Из приведенных ниже вариантов ответа, выберите тот который наиболее полно характеризует роль Антония ван Левенгука в развитии микробиологии.
- a. Предложил живую природу инфекционных заболеваний.
  - b. Впервые наблюдал бактерии и простейших.
  - c. Предложил метод вакцинации.
  - d. Основоположник современной микробиологии как науки.
  - e. Ввел в практику выделение чистых культур и методы окраски микроорганизмов.
  - f. Открыл фагоцитоз и микробный антагонизм.
  - g. Открыл антитоксические антитела.
8. Из приведенных ниже вариантов ответа выберите тот, который наиболее полно характеризует роль Эдварда Дженнера в развитии микробиологии.
- a. Предложил живую природу инфекционных заболеваний.
  - b. Впервые наблюдал бактерии и простейших.
  - c. Предложил метод вакцинации.
  - d. Основоположник современной микробиологии, как науки.
  - e. Ввел в практику выделение чистых культур и методы окраски микроорганизмов.
  - f. Открыл фагоцитоз и микробный антагонизм.
  - g. Открыл антитоксические антитела.
9. Из приведенных ниже вариантов ответа выберите тот, который наиболее полно характеризует роль Луи Пастера в развитии микробиологии.
- a. Предложил живую природу инфекционных заболеваний.
  - b. Впервые наблюдал бактерии и простейших.
  - c. Предложил метод вакцинации.
  - d. Основоположник современной микробиологии, как науки.
  - e. Ввел в практику выделение чистых культур и методы окраски микроорганизмов.
  - f. Открыл фагоцитоз и микробный антагонизм.
  - g. Открыл антитоксические антитела.
10. Из приведенных ниже вариантов ответа выберите тот, который наиболее полно характеризует роль Роберта Коха в развитии микробиологии.
- a. Предложил живую природу инфекционных заболеваний.
  - b. Впервые наблюдал бактерии и простейших

- c. Предложил метод вакцинации.
  - d. Основоположник современной микробиологии, как науки.
  - e. Ввел в практику выделение чистых культур и методы окраски микроорганизмов.
  - f. Открыл фагоцитоз и микробный антагонизм.
  - g. Открыл антитоксические антитела.
11. Из приведенных ниже вариантов ответа выберите тот, который наиболее полно характеризует роль Ильи Мечникова в развитии микробиологии.
- a. Предложил живую природу инфекционных заболеваний.
  - b. Впервые наблюдал бактерии и простейших.
  - c. Предложил метод вакцинации.
  - d. Основоположник современной микробиологии как науки.
  - e. Ввел в практику выделение чистых культур и методы окраски микроорганизмов.
  - f. Открыл фагоцитоз и микробный антагонизм.
  - g. Открыл антитоксические антитела.
12. Из приведенных ниже вариантов ответа выберите тот, который наиболее полно характеризует роль Пауля Эрлиха в развитии микробиологии.
- a. Предложил живую природу инфекционных заболеваний.
  - b. Впервые наблюдал бактерии и простейших.
  - c. Предложил метод вакцинации.
  - d. Основоположник современной микробиологии как науки.
  - e. Ввел в практику выделение чистых культур и методы окраски микроорганизмов.
  - f. Открыл фагоцитоз и микробный антагонизм.
  - g. Открыл антитоксические антитела.
13. Из приведенного ниже списка выберите несколько функций, характеризующих роль микроорганизмов в природе:
- a. Симбиотическая функция.
  - b. Начало пищевой цепочки.
  - c. Фактор естественного отбора.
  - d. Вызывают молочнокислое брожение, при производстве сметаны, кефира, кумыса, сывороток, и квашении продуктов
  - e. Источник антибиотиков и витаминов, материал для создания вакцин и сывороток.
  - f. Удобная модель для научных исследований.
  - g. Вызывают инфекции, в том числе пандемии, угроза которых постоянно растет.
  - h. Вызывают порчу продуктов питания.

- i. Способны вызывать опухолевые заболевания, оказывать негативное влияние на метаболизм человека, способствуя развитию той или иной неинфекционной болезни.

14. Из приведенного ниже списка выберите несколько функций, характеризующих положительную роль микроорганизмов в жизни человека:

- a. Симбиотическая функция.
- b. Начало пищевой цепочки.
- c. Фактор естественного отбора.
- d. Вызывают молочнокислое брожение, при производстве сметаны, кефира, кумыса, сывороток, и квашении продуктов.
- e. Источник антибиотиков и витаминов, материал для создания вакцин и сывороток.
- f. Удобная модель для научных исследований.
- g. Вызывают инфекции, в том числе пандемии, угроза которых постоянно растет.
- h. Вызывают порчу продуктов питания.
- i. Способны вызывать опухолевые заболевания.
- j. Способны оказывать негативное влияние на метаболизм человека, способствуя развитию той или иной неинфекционной болезни.

15. Из приведенного ниже списка выберите несколько функций, характеризующих отрицательную роль микроорганизмов в жизни человека:

- a. Симбиотическая функция
- b. Начало пищевой цепочки
- c. Фактор естественного отбора
- d. Вызывают молочнокислое брожение, при производстве сметаны, кефира, кумыса, сывороток, и квашении продуктов
- e. Источник антибиотиков и витаминов, материал для создания вакцин и сывороток
- f. Удобная модель для научных исследований
- g. Вызывают инфекции, в том числе пандемии, угроза которых постоянно растет.
- h. Вызывают порчу продуктов питания.
- i. Способны вызывать опухолевые заболевания.
- j. Способны оказывать негативное влияние на метаболизм человека, способствуя развитию той или иной неинфекционной болезни.

## Раздел 2 Положение микроорганизмов в природе. Таксономия

### 2.1 Таксономия микроорганизмов

Многообразие микроорганизмов очень велико. Для того, чтобы можно было использовать их в биопроизводстве, передавать и накапливать о них знания, описывать их характеристики, необходимо научиться отличать их друг от друга. Эти вопросы решает такая наука, как систематика.

**Систематика** (греч. *systema* – целое, составленное из частей; *systematicos* – упорядоченный) – биологическая наука, которая занимается всесторонним описанием микроорганизмов, выяснением степени родства между ними и распределением на соподчиненные, иерархически организованные группы. Цель систематики – создать наиболее полную классификацию микроорганизмов.

Как видно из определения систематики, она позволяет не только упорядочить разнообразные микроорганизмы, но и прогнозировать их свойства на основе выявленной степени родства – места микроорганизма по отношению к ближайшим родственным группам.

**Классификация** (лат. *classis* – разряд, группа) – это процесс разделения множества микроорганизмов на основании общих признаков на отдельные таксономические группы.

Таким образом, классификация дает исследователю ценный методологический аппарат для практической работы по выявлению микроорганизмов в различных ситуациях.

**Таксономия** (греч. *taxis* – расположение по порядку, закон) – раздел систематики, изучающий принципы и методы распределения (классификации) организмов в иерархическом порядке.

**Идентификация** (лат. *identifico* – отождествление) – установление принадлежности изучаемого организма к тому или иному таксону.

**Таксон** – однородная группа микроорганизмов, объединенных по определенным свойствам в рамках той или иной таксономической категории.

Выбор свойств, на основании которых формируется таксон, является краеугольным камнем систематики, так как базируется на методологическом аппарате и наиболее весомых научных теориях. Соответственно, выделяют следующие подходы:

1. **Феносистематика** (нумерическая таксономия) – разделение микроорганизмов на однородные группы, основанное на сопоставлении анализе максимального количества признаков (морфологических, физиологических, биохимических, серологических, экологических). Исследователь старается подобрать анализируемые признаки таким образом, чтобы они были альтернативными, противоположными, т. е. чтобы их варианты можно было обозначать знаками «плюс» или «минус» или хотя бы считать

взаимоисключающими. При этом каждый из признаков первого штамма, по очереди сравнивают с каждым признаком второго штамма микроорганизмов. Считается, что сходство между двумя исследуемыми штаммами тем больше, чем больше отношение числа совпадающих признаков к числу всех выбранных исследователем. Для попарного сравнения пользуются коэффициентом сходства (подобия):

$$S = (a + d)/(a+b+c+d),$$

где  $a$  – наличие признака у обоих штаммов,  $b$  – наличие признака у штамма А и отсутствие у штамма В;  $c$  – наличие у В и отсутствие у А;  $d$  – отсутствие у обоих. Коэффициент  $S$  способен изменяться от 0 до 1. В последнем случае предполагается полное сходство между двумя штаммами микроорганизмов по изучаемым параметрам. В том случае когда  $S < 0.2$  предполагается, что штаммы качественно отличаются друг от друга (абсолютное несходство).

Вместе с тем количество исчисляемых признаков, у микроорганизмов огромно, все они имеют разную степень значимости. Выбрать наиболее значимые становится нелегкой, а иногда и очень субъективной задачей. Кроме того, для микроорганизмов очень характерна изменчивость. Поэтому два вида, сходные по многим показателям, могут иметь совершенно разное происхождение.

**2. Геносистематика** предполагает объединение бактерий на основе степени сходства нуклеотидного состава геномов. Несомненным плюсом такого подхода является то, что он позволяет определить не только степень похожести микроорганизмов, но и степень их родства.

Генетическая информация в прокариотическом микроорганизме локализуется в одной бактериальной хромосоме и нескольких плазидах. Генетический код состоит из четырех «букв» — начал названий азотистых оснований: двух пуриновых — аденина (А) и гуанина (Г), двух пиримидиновых — цитозина (Ц) и тимина (Т), позволяет сопоставлять количественное соотношение пуриновых и пиримидиновых оснований, а также последовательность чередования нуклеотидов в ДНК.

Молекулярно-генетические критерии систематики:

А) процентное соотношение Г/Ц. Этот показатель значительно отличается у различных групп микроорганизмов. Он чаще всего используется в качестве таксономического признака для деления микроорганизмы на таксоны;

Б) коэффициент подобия (способен изменяться от 25 до 75 %):

$$(Г + Ц)/(Г + Ц + Т + А)$$

Коэффициент подобия остается постоянным для данного вида. Чем выше коэффициент подобия, тем больше вероятность принадлежности выделенного микроорганизма к определенному виду. При этом исходят из условного допущения, что степень гомологии более 60 % свидетельствует о принадлежности микроорганизмов к одному виду, а выше 40 % — к одному роду;

В) плазмидный профиль — совокупность генетической информации плазмид микроорганизма;

4) секвенирование — определение последовательности нуклеотидов в рибосомной РНК (рРНК) — «золотой стандарт» систематики.

**Филогенетическая таксономия** — принцип учета исторического развития мира и эволюционных преобразований. Филогенетическими маркерами служат рРНК, в первую очередь — 16S-рРНК, а взаимоотношения организмов принято изображать графически в виде филогенетических деревьев (Рисунок 2).

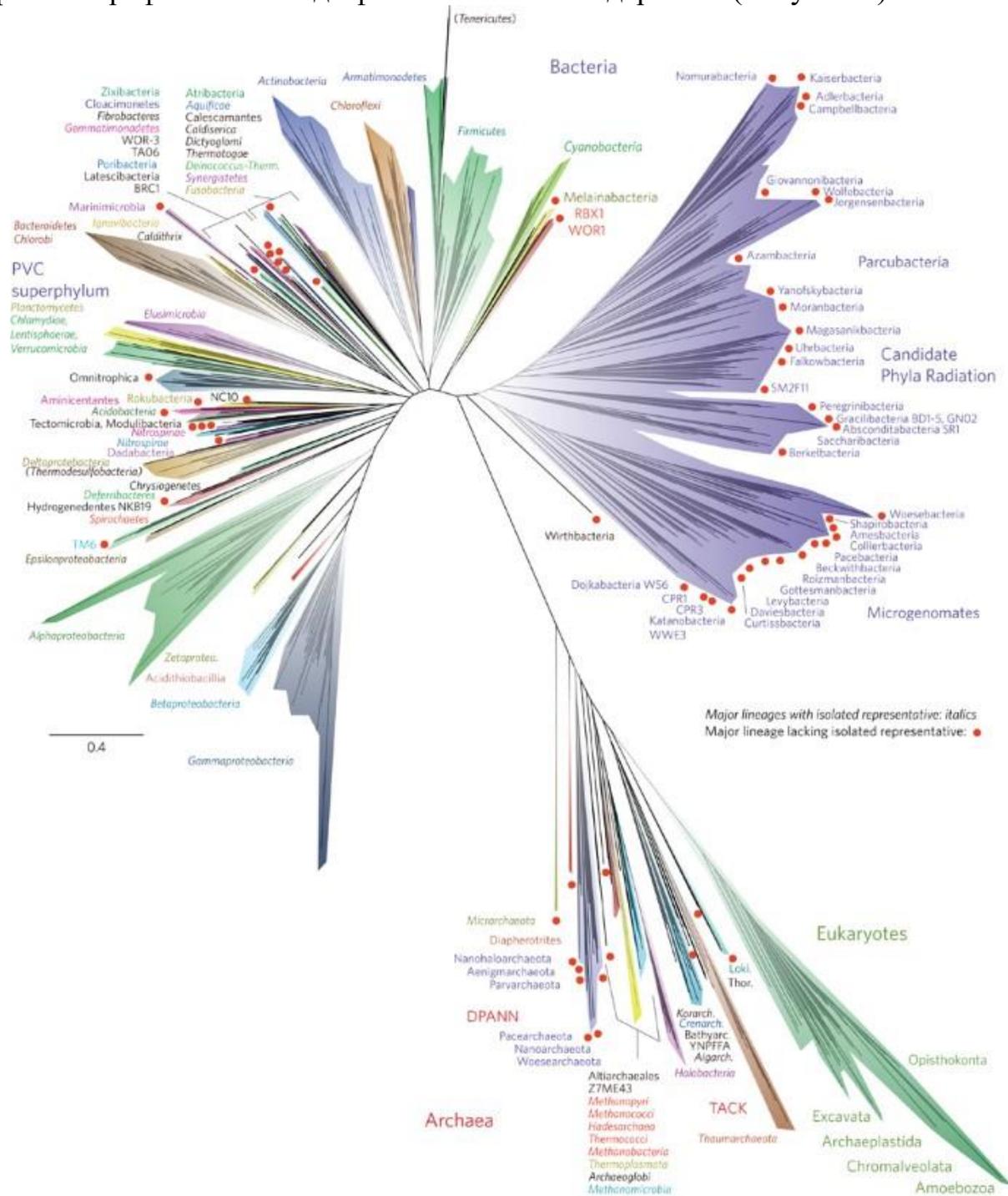


Рисунок 2. Современный взгляд на древо жизни, охватывающий все разнообразие, представленное секвенированными геномами. Hug, L., Baker, B., Anantharaman, K. et al. A new view of the tree of life. Nat Microbiol 1, 16048 (2016). <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2016.48>

Выбор именно рРНК обусловлен тем, что рибосомы имеются во всех клетках и очень консервативны по своим функциям. В особенности это относится к рРНК, так как на последовательность их оснований не может влиять ни вырожденность генетического кода, ни супрессорные мутации. Поэтому, рРНК была выбрана в качестве универсального филогенетического маркера.

В едином древе жизни, охватывающем все живые организмы и обладающие генетической информацией, самыми высокими иерархическими делениями системы являются:

**1. Деление на клеточные и неклеточные формы жизни.** Деление построено на соответствии определению клетки.

Клетка — структурно-функциональная элементарная единица строения и жизнедеятельности всех организмов. Она обладает собственным обменом веществ, способна к самовоспроизведению. Как видно из определения, неклеточные формы жизни не обладают собственным обменом веществ и не способны к самостоятельному воспроизведению.

**2. Деление на надцарства или домены.** Всего существует три **надцарства** (Domain):

- a. Прокариоты (греч. – «доядерные, истинные бактерии или зубактерии) относятся к клеточным формам жизни.
- b. Эукариоты, домен «Eukarya» (греч. «владеющий ядром) также относятся к клеточным формам жизни.
- c. Vira – единственный домен, относящийся к неклеточным формам жизни, включает в себя вирусы, вирионы и прионы.

**3. Царства**

a. Надцарство прокариот включает в себя:

- i. Археи, царство «Archaea» - предковые прокариоты или предковые бактерии (архебактерии), они относятся к клеточным формам жизни. Они значительно отличаются химическим строением клеточных макромолекул и способностью осуществлять уникальные биохимические процессы. Эволюционно домен Археа очень рано отделился от зубактерий; большинство из Архей— прямые потомки тех бактерий, которые научились использовать доступные на заре эволюции неорганические доноры и акцепторы водорода. Архебактерии живут в экстремальных условиях: горячих, кислых, высокосолевых подземных водах.

Вероятно, поэтому среди археобактерий нет возбудителей инфекционных заболеваний. Мендосикуты, имеют неравномерное окрашивание по Граму.

- ii. Бактерии, царство «Bacteria».
  - b. Надцарство Эукариоты, включает в себя четыре царства:
    - i. Животные.
    - ii. Грибы.
    - iii. Растения.
    - iv. Хромисты – произошли от водорослей, утративших пигменты.
    - v. Протисты – разнообразная группа из микроорганизмах, не входящих в состав животных, грибов, растений или хромистов.
- 4. Подцарство.** Подцарством животных являются простейшие (Protozoa), к которым относятся одноклеточные животные, например, амeba. У грибов различают подцарство Низшие грибы и подцарство Высшие грибы. Более низким уровнем классификации бактерий, является их деление на *firmicutes* - грамположительные (клеточная стенка окрашивается) и *gracilicutes* - грамотрицательные (клеточная стенка не окрашивается), а также микоплазмы (клеточной стенки нет). В дальнейшем выделяют:
- 5. **Тип** (отдел, филия).
  - 6. **Класс.**
  - 7. **Порядок (-ales).**
  - 8. **Семейство (-seae)** - совокупность взаимосвязанных родов.
  - 9. **Род (-us)** - совокупность близкородственных видов.
  - 10. **Вид** – эволюционно сложившаяся совокупность особей, имеющих экологическое единство, близкий генотип, который в стандартных условиях проявляется одинаковыми свойствами.
  - 11. **Подвидовые категории (subsp).**

Ниже приведен пример положения микроорганизмов в древе жизни: Прокариоты, домен: Бактерии, тип: Фермикуты, класс: Бациллы, *Lactobacillales*, *Lactobacillaceae*, *Lactobacillus delbrueckii subsp. Vulgaricus* болгарская палочка — подвид *Lactobacillus delbrueckii*, одна из двух бактерий, используемых для производства йогуртов.

**Подвидовые категории (Инфравид).** Для полноценного описания микроорганизмов часто используют более мелкие деления, детализирующие их свойства [14].

- 1. Подвид (инфравид, -вар) – популяция бактерий, отличающихся по какому-либо признаку или групп признаков.

2. Чистая культура - совокупность микроорганизмов, характеризующаяся однородными свойствами.
3. Штамм - чистая культура микроорганизмов, выделенная из определенного источника (среды, субстрата).
4. Клон - совокупность потомков одной бактерии.

## 2.2 Классификация микроорганизмов

Микроорганизмы классифицируются по разным параметрам. Исторически первым и одним из самых практически удобных стал **морфологический подход к классификации**.

### Основные формы бактерий [16]:

1. **Кокки** – микроорганизмы, имеющие шарообразную форму (греч. *coccus* – зерно), диаметром около 1 мкм (0,2-2,5 мкм). Все кокки не способны к самостоятельной подвижности. Более глубокая классификация кокков подразумевает их взаимное расположение. Последнее обусловлено ориентацией плоскости деления клеток, после которого, разделившиеся клетки могут оставаться сцепленными:
  - a. Микрококки – делятся в одной плоскости. После деления утрачивают связь друг с другом, поэтому располагаются хаотично, поодиночке. Входят в состав нормальной микрофлоры, находятся во внешней среде. Заболеваний у людей не вызывают.
  - b. Диплококки (греч. *diploos* — двойной) — делятся в одной плоскости. После первого деления не расходятся, поэтому располагаются парами.
    - i. Пневмококки – имеют ланцетовидную форму.
    - ii. Нейссерии – характеризуются бобовидной формой, их представителями являются гонококки и менингококки.
  - c. Тетракокки – делятся в двух, взаимно перпендикулярных плоскостях. После деления не расходятся, образуя группы по четыре микроорганизма.
  - d. Сарцины - (лат. *sarcina* — связка, тюк) — делятся в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Микроорганизмы не расходятся, формируя пакеты правильной кубоидной формы из 8, 16 или большего количества кокков, расположенных в два яруса, один под другим. Часто обнаруживаются в воздухе.
  - e. Стрептококки (греч. *streptos* — цепочка) — овальные, делятся в одной плоскости, но при этом не отделяются друг от друга и образуют цепочки. Среди стрептококков много патогенных микроорганизмов:

возбудители ангины, скарлатины, гнойных воспалительных процессов, кариеса.

f. Стафилококки (греч. staphylos — гроздь винограда) — хаотично делятся в различных плоскостях, образуя скопления, напоминающие грозди винограда. Вызывают многочисленные заболевания, прежде всего, гнойно-воспалительные.

**2. Палочки.** Могут иметь разную длину. Могут как быть неподвижными, так и обладать самостоятельной подвижностью, благодаря наличию специализированных органелл - жгутиков.

a. Коккобактерии – имеют длину до 1,5 мкм, толщину до 0,2 мкм. (бордетеллы, бруцеллы, франциселлы, гемофилы, риккетсии).

b. Мелкие и средние палочки – микроорганизмы длиной 2–5 мкм, толщиной 0,4–0,8 мкм. Пример: энтеробактерии.

c. Длинные палочки – длиной до 10 мкм, толщиной 0,5–2 мкм. Пример: род бациллы.

По взаимному расположению клеток выделяют:

i. Одиночные.

ii. Соединенные попарно – диплобактерии.

iii. Цепочки по три-четыре и более клеток – стрептобактерии.

**3. Извитые.**

a. Вибрионы - короткие, слегка изогнутые имеют один изгиб. По форме напоминают запятую.

b. Спириллы – имеют форму штопора, два-три изгиба, от одного до нескольких оборотов. Пример – кампилобактерии.

c. Спирохеты – тонкие палочки с многочисленными завитками: трепонемы, лептоспиры, боррелии.

**4. Атипичные (полиморфные).**

a. Бифидобактерии.

b. Коринебактерии (гантелеобразные).

c. Актиномицеты (похожие на гифы грибницы).

**По расположению жгутиков** все микроорганизмы делят на следующие группы:

1. Атрихии. Бактерии, лишенные жгутиков. Пример – все кокки.

2. Монотрихи. Имеют 1 жгутик, на одном из полюсов клетки.

3. Лофотрихи. Имеют 1 пучок жгутиков.

4. Амфитрихи. Имеют жгутики (пучки жгутиков) на противоположных полюсах клетки.

5. Перитрихи. Жгутики равномерно распределены по всей поверхности клетки, число жгутиков достигает тысячи на одну клетку.

**Физиологический подход.** Подразумевает деление микроорганизмов на основании особенностей физиологических процессов.

**По типам дыхания** (по отношению к кислороду):

1. Облигатные аэробы – микроорганизмы, для жизни и роста которых необходим кислород.
2. Капнеические микроорганизмы - микроорганизмы, которые требуют, кроме кислорода, еще и до 10 % углекислого газа.
3. Микроаэрофилы – концентрация кислорода при культивировании этих микроорганизмов должна быть уменьшена до 2%; большие концентрации тормозят их рост.
4. Факультативные анаэробы - микроорганизмы, для роста которых не нужен кислород: они могут размножаться как в его присутствии, так и без него.
5. Облигатные анаэробы - извлекают кислород из органических соединений за счет процессов брожения. Для некоторых разновидностей кислород воздуха оказывает бактерицидный эффект [3].

**По типам питания** (по отношению к углеродсодержащим соединениям):

1. Автотрофы - способны усваивать углерод из углекислого газа. К этой группе относятся многие почвенные микробы и цианобактерии. Автотрофы – это первичные производители органики. Они являются начальным звеном многих цепочек питания.
2. Гетеротрофы - усваивают углерод из органических соединений.
  - a. Сапрофиты - используют органические соединения погибших организмов.
  - b. Паразиты - используют органические соединения в составе живых клеток.

По отношению к температурным условиям роста микроорганизмы разделяют на психрофильные, мезофильные и термофильные (Рисунок 3).

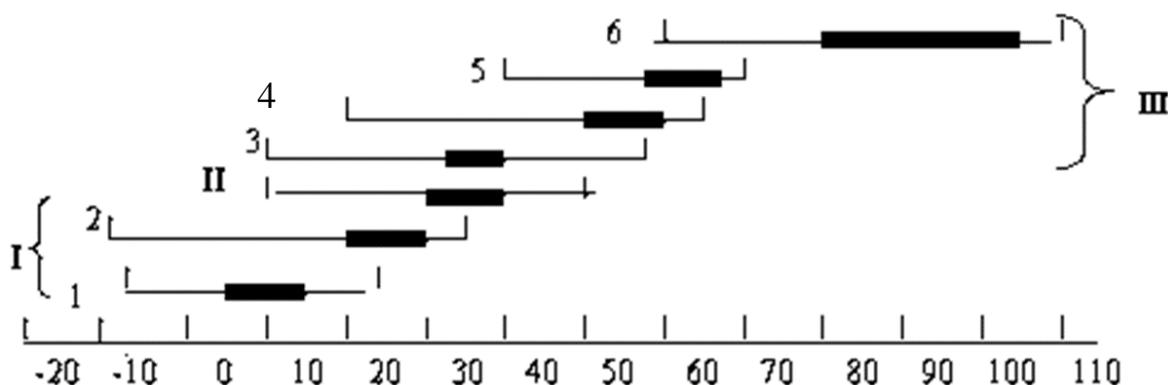


Рисунок 3. Температурные границы и оптимальные зоны роста прокариот и основанная на этом и классификация: I. Психрофилы: 1- облигатные, 2 – факультативные. II. Мезофилы. III. Термофилы. 3 – термотолерантные, 4 – факультативные, 5 – облигатные, 6 – экстремальные. Жирной линией выделены оптимальные температуры роста.

1. Психрофилы — это в основном обитатели холодных источников, северных морей, почв и микроорганизмы, развивающиеся в холодильниках, на охлажденных продуктах и вызывающие их порчу. Облигатные или истинные психрофилы - холодолюбивые микроорганизмы. Оптимальная температура их развития от 10 до 15°C, максимальная не выше 20 °С и минимальная — от минус 10 до 0°C.
2. Психротрофы (факультативные психрофилы) – растут при 0 °С, но температурный оптимум их развития составляет 25-30 °С и максимум – около 35 °С.
3. Термофилы – теплолюбивые микроорганизмы. Оптимальная температура их развития 50-60°C, максимальная – 70-80 °С, минимальная – около 30 °С.
4. Мезофилы (гр. *mesos* – средний, промежуточный) – предпочитают средние температуры. Оптимальная температура их развития 25-40 °С, максимальная – 45-50 °С и минимальная — 5-10 °С. Мезофилы – наиболее широко распространенная в природе группа микроорганизмов, обитающих в воде, воздухе, почве, в живых организмах. Мезофилами являются представители дрожжей, мицелиальных грибов, молочнокислых бактерий, кишечной группы бактерий (стафилококки, фекальные стрептококки) и многие другие. Представители этой группы, как правило, ответственны за порчу пищевых продуктов, пищевые отравления и заболевания. Типичным мезофилом является *E. Coli*: нижняя граница роста составляет +10 °С, верхняя – +37 °С (при росте в обогащенной питательной среде) [2].

При классификации ряда возбудителей инфекционных заболеваний может быть использован **экологический критерий**:

1. Антропонозы – эту группу представляют только возбудители инфекций человека.
2. Зоонозы – возбудители заболевания могут поражать только животных.
3. Сапронозы и сапрозоонозы – инфекции, возбудители которых способны сохраняться и накапливаться во внешней среде.

**Классификация по степени патогенности.**

**Патогенность** – это видовая генетически детерминированная потенциальная способность микроорганизма вызывать у определенного хозяина (человека, животного, растения) инфекционную болезнь при естественных для данного микроба условиях заражения.

1. Патогенные – микроорганизмы, вызывающие инфекционное заболевание у человека.
2. Условно патогенные – микроорганизмы, которые могут вызвать инфекционное заболевание при определенных условиях.
3. Непатогенные – микроорганизмы, не способные вызывать инфекционные заболевания у человека.

Принципиальное значение имеет **классификация микроорганизмов по степени патогенности** (опасности заражения) ГОСТ Р 52905-2007. Она определяет порядок сертификации и работы микробиологических лабораторий и производств, степени доступа и является обязательной к использованию на территории Российской Федерации:

Группа I. Возбудители особо опасных инфекций.

Группа II. Возбудители высококонтагиозных и эпидемических заболеваний человека

Группа III. Возбудители заболеваний человека, способных вызывать специфическое заболевание (выделенные в самостоятельные нозологические формы)

Группа IV. Возбудители вызывают заболевания, лишенные специфики, а также пневмонии, энтериты, менингиты. Также к этой группе относится облигатная непатогенная микрофлора кожи и слизистых человека.

Кроме того, существует **классификация патогенности Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ)**. Однако следует учитывать, что она руководствуется иными принципами и имеет обратный порядок опасности. В этой связи, на территории России она используется только в научных целях:

Группа риска I. Отсутствие или низкая индивидуальная и общественная опасность - непатогенные микробы.

Группа риска II. Умеренная индивидуальная опасность, низкая общественная опасность. Риск распространения ограничен. Серьезной опасности для здоровья человека и домашних животных не представляет.

Группа риска III. Высокий индивидуальный и низкий общественный риск. Высокая индивидуальная опасность, низкая вероятность заражения человека. Существуют эффективные лечебные и профилактические процедуры.

Группа риска IV. Вызывает тяжелые, опасные для жизни заболевания у человека. Легко распространяется от больного к здоровому, или опосредованно – за счет переносчиков. Эффективные лечебные и профилактические мероприятия отсутствуют.

### 2.3 Различия в строении клеток прокариот и эукариот

Данные о различии в строении клеток прокариот и эукариот приведены в Таблице 1.

Таблица 1. Различия в строении клеток прокариот и эукариот

Признак	Прокариотическая клетка	Эукариотическая клетка
<b>Общие характеристики</b>		
Наименьший размер клетки	0,05 мкм	0,5 мкм
Микроорганизмы	Бактерии	Грибы, дрожжи, водоросли, простейшие
<b>Организация генетического материала</b>		
Локализация ДНК	Нуклеотид и плазмиды	Ядро, митохондрии и пластиды
Структура ДНК	Двойная, кольцевая замкнутая ДНК	ДНК линейной формы
Плоидность	Одна гаплоидная (непарная) хромосома	Несколько диплоидных (парных) хромосом
Ядерная оболочка	Ядерная мембранная оболочка отсутствует	Кариолемма представляет собой двойную мембрану с белками
Ядрышки и гистоны	Ядрышки и гистоны отсутствуют	Хромосомы содержат гистоны. Имеется ядрышковый организатор
<b>Мембранная система</b>		
Мембранные органеллы	Единая общая цитоплазматическая мембрана	Отдельно существуют мембранные органеллы: комплекс Гольджи, эндоплазматическая сеть, лизосомы, хлоропласты
Стеролы в составе мембран	Есть только у микоплазм	Стеролы находятся в составе мембран
Включения	Полифосфаты, внутри	Питательные вещества

	клетки могут находиться газоподобные пузырьки, так же могут быть питательные вещества	и пигменты, отгороженные мембраной
Клеточная стенка. Химический состав	Пектин. Мууреин	Растения – целлюлоза. Животные – нет. Грибы – хитин.
Не мембранные органеллы		
Центриоли, цитоскелет	Нет	Присутствует
Рибосомы	Цитоплазматические 70S, не имеют связи с цитоплазматической мембраной	Митохондриальные 70S, цитоплазматические 80S
Жгутики	Состоят из одной или нескольких белковых фибрилл (сократительный белок флагеллин), образующих спираль, имеет субмикроскопические размеры. Строение простое.	Каждый жгутик состоит из 20 фибрилл-микротрубочек, собранных в группы, имеет микроскопические размеры Строение сложное
Физиологические особенности		
Способ поглощения веществ клеткой	Голофитный. Путем диффузии.	Голофитный и голозойный. Путем диффузии, а также пино- и фагоцитоз.
Экзоцитоз	Пассивный – путем диффузии	Пассивный и активный, с затратой АТФ, с использованием цитоскелета и мембранных органелл
Движение цитоплазмы	Нет	Часто встречается
Размножение	Бинарное деление	Митоз и мейоз
Анаэробизм	Факультативный и облигатный	Факультативный
Температурная	75-90	40-60

устойчивость (верхняя граница)		
Устойчивость к гамма-облучению	Очень высокая	Низкая

#### 2.4. Контрольные вопросы

1. Дайте определение систематике микроорганизмов как науке. Что такое Таксономия и идентификация?
2. Опишите основные принципы феносистематики.
3. Опишите основные принципы геносистематики.
4. Что такое филогенетическая таксономия? Каковы её основные принципы?
5. Дайте определение клетке. Каким образом это понятие участвует в таксономии микроорганизмов? Приведите примеры.
6. Перечислите и охарактеризуйте известные вам царства эукариотов и прокариотов.
7. Дайте определения рода и вида как категорий иерархической организации жизни.
8. Перечислите известные вам подвидовые категории, дайте им определение.
9. Опишите основные формы кокков. Какой механизм обуславливает разные формы микроорганизмов?
10. Опишите основные варианты микроорганизмов, имеющих форму палочки.
11. Опишите основные формы микроорганизмов, имеющих извитую и полиморфную форму.
12. Изложите классификацию микроорганизмов по расположению жгутиков.
13. Какова классификация микроорганизмов согласно физиологическим особенностям их типа дыхания, по отношению к кислороду и углеродсодержащим соединениям?
14. Какова классификация микроорганизмов по отношению к температурным условиям? Укажите температурные оптимумы.
15. Какова классификация микроорганизмов по экологическому критерию?
16. Укажите три классификации микроорганизмов по степени их патогенности.
17. Опишите различия в строении клеток прокариот и эукариот.

#### 2.5. Тестовые задания

1. Из приведенных ниже вариантов выберите правильное определение систематики как науки:
  - а. Биологическая наука, которая занимается всесторонним описанием микроорганизмов, выяснением степени родства между ними и распределением на соподчиненные и иерархически организованные группы.

- b. Это наука, изучающая принципы и методы распределения (классификации) организмов в иерархическом порядке.
  - c. Это методология установления принадлежности изучаемого организма к тому или иному таксону.
2. Из приведенных ниже вариантов выберите правильное определение классификации микроорганизмов как науки:
- a. Биологическая наука, которая занимается всесторонним описанием микроорганизмов, выяснением степени родства между ними и распределением на соподчиненные, иерархически организованные группы.
  - b. Это наука, изучающая принципы и методы распределения (классификации) организмов в иерархическом порядке.
  - c. Это методология установления принадлежности изучаемого организма к тому или иному таксону.
3. Из приведенных ниже вариантов выберите правильное определение таксономии:
- a. Биологическая наука, которая занимается всесторонним описанием микроорганизмов, выяснением степени родства между ними и распределением на соподчиненные, иерархически организованные группы.
  - b. Это раздел систематики, изучающий принципы и методы распределения (классификации) организмов в иерархическом порядке.
  - c. Это методология установления принадлежности изучаемого организма к тому или иному таксону.
4. Что такое таксон?
- a. Однородная группа микроорганизмов, объединенных по определенным свойствам в рамках той или иной таксономической категории.
  - b. Структурно-функциональная элементарная единица строения и жизнедеятельности всех организмов.
  - c. Это эволюционно сложившаяся совокупность особей, имеющих экологическое единство и близкий генотип, которые в стандартных условиях проявляются одинаковыми свойствами.
  - d. Это совокупность близкородственных видов.
5. Что такое клетка?
- a. Однородная группа микроорганизмов, объединенных по определенным свойствам в рамках той или иной таксономической категории.
  - b. Структурно-функциональная элементарная единица строения и жизнедеятельности всех организмов.

- c. Эволюционно сложившаяся совокупность особей, имеющих, экологическое единство, близкий генотип, который в стандартных условиях проявляется одинаковыми свойствами.
  - d. Совокупность близкородственных видов.
- 6. Что такое вид микроорганизмов?
  - a. Однородная группа микроорганизмов, объединенных по определенным свойствам в рамках той или иной таксономической категории.
  - b. Структурно-функциональная элементарная единица строения и жизнедеятельности всех организмов.
  - c. Эволюционно сложившаяся совокупность особей, имеющих, экологическое единство, близкий генотип, который в стандартных условиях проявляется одинаковыми свойствами.
  - d. Совокупность близкородственных видов.
- 7. Что такое род микроорганизмов?
  - a. Однородная группа микроорганизмов, объединенных по определенным свойствам в рамках той или иной таксономической категории.
  - b. Структурно-функциональная элементарная единица строения и жизнедеятельности всех организмов.
  - c. Эволюционно сложившаяся совокупность особей, имеющих, экологическое единство, близкий генотип, который в стандартных условиях проявляется одинаковыми свойствами.
  - d. Совокупность близкородственных видов.
- 8. Какая особенность деления лежит в основе формирования микрококков?
  - a. Делятся в одной плоскости. После деления утрачивают связь друг с другом.
  - b. Делятся в одной плоскости. После первого деления не расходятся.
  - c. Делятся в двух, взаимно перпендикулярных плоскостях. После деления не расходятся.
  - d. Делятся в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Микроорганизмы не расходятся формируя пакеты правильной формы.
  - e. Овальные, делятся в одной плоскости, но при этом не отделяются друг от друга и образуют цепочки.
  - f. Хаотично делятся в различных плоскостях.
- 9. Какая особенность деления лежит в основе формирования диплококков?
  - a. Делятся в одной плоскости. После деления утрачивают связь друг с другом.
  - b. Делятся в одной плоскости. После первого деления не расходятся.
  - c. Делятся в двух, взаимно перпендикулярных плоскостях. После деления не расходятся.

- d. Делятся в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Микроорганизмы не расходятся формируя пакеты правильной формы.
  - e. Овальные, делятся в одной плоскости, но при этом не отделяются друг от друга и образуют цепочки.
  - f. Хаотично делятся в различных плоскостях.
10. Какая особенность деления лежит в основе формирования тетракокков?
- a. Делятся в одной плоскости. После деления утрачивают связь друг с другом.
  - b. Делятся в одной плоскости. После первого деления не расходятся.
  - c. Делятся в двух, взаимно перпендикулярных плоскостях. После деления не расходятся.
  - d. Делятся в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Микроорганизмы не расходятся формируя пакеты правильной формы.
  - e. Овальные, делятся в одной плоскости, но при этом не отделяются друг от друга и образуют цепочки.
  - f. Хаотично делятся в различных плоскостях.
11. Какая особенность деления лежит в основе формирования сарцин?
- a. Делятся в одной плоскости. После деления утрачивают связь друг с другом.
  - b. Делятся в одной плоскости. После первого деления не расходятся.
  - c. Делятся в двух, взаимно перпендикулярных плоскостях. После деления не расходятся.
  - d. Делятся в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Микроорганизмы не расходятся формируя пакеты правильной формы.
  - e. Овальные, делятся в одной плоскости, но при этом не отделяются друг от друга и образуют цепочки.
  - f. Хаотично делятся в различных плоскостях.
12. Какая особенность деления лежит в основе формирования стрептококков?
- a. Делятся в одной плоскости. После деления утрачивают связь друг с другом.
  - b. Делятся в одной плоскости. После первого деления не расходятся.
  - c. Делятся в двух, взаимно перпендикулярных плоскостях. После деления не расходятся.
  - d. Делятся в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Микроорганизмы не расходятся формируя пакеты правильной формы.
  - e. Овальные, делятся в одной плоскости, но при этом не отделяются друг от друга и образуют цепочки.
  - f. Хаотично делятся в различных плоскостях.
13. Какая особенность деления лежит в основе формирования стафилококков?
- a. Делятся в одной плоскости. После деления утрачивают связь друг с другом.

- b. Делятся в одной плоскости. После первого деления не расходятся.
  - c. Делятся в двух, взаимно перпендикулярных плоскостях. После деления не расходятся.
  - d. Делятся в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Микроорганизмы не расходятся, формируя пакеты правильной формы.
  - e. Овальные, делятся в одной плоскости, но при этом не отделяются друг от друга и образуют цепочки.
  - f. Хаотично делятся в различных плоскостях.
14. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее вибрионы.
- a. Короткие, слегка изогнутые имеют 1 изгиб. По форме напоминают запятую.
  - b. Имеют форму штопора, 2-3 изгиба, от 1 до нескольких оборотов.
  - c. Тонкие палочки с многочисленными завитками.
15. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее спираиллы.
- a. Короткие, слегка изогнутые имеют 1 изгиб. По форме напоминают запятую.
  - b. Имеют форму штопора, 2-3 изгиба, от 1 до нескольких оборотов.
  - c. Тонкие палочки с многочисленными завитками.
16. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее спирохеты.
- a. Короткие, слегка изогнутые имеют 1 изгиб. По форме напоминают запятую.
  - b. Имеют форму штопора, 2-3 изгиба, от 1 до нескольких оборотов.
  - c. Тонкие палочки с многочисленными завитками.
17. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее атрихии.
- a. Бактерии, лишенные жгутиков.
  - b. Имеют 1 жгутик, на одном из полюсов клетки.
  - c. Имеют 1 пучок жгутиков.
  - d. Имеют жгутики (пучки жгутиков) на противоположных полюсах клетки.
  - e. Жгутики равномерно распределены по всей поверхности клетки.
18. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее монотрихи.
- a. Бактерии, лишенные жгутиков.
  - b. Имеют 1 жгутик, на одном из полюсов клетки.
  - c. Имеют 1 пучок жгутиков.
  - d. Имеют жгутики (пучки жгутиков) на противоположных полюсах клетки.

- е. Жгутики равномерно распределены по всей поверхности клетки.
19. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее лофотрихи.
- а. Бактерии, лишённые жгутиков.
  - б. Имеют 1 жгутик, на одном из полюсов клетки.
  - в. Имеют 1 пучок жгутиков.
  - г. Имеют жгутики (пучки жгутиков) на противоположных полюсах клетки.
  - е. Жгутики равномерно распределены по всей поверхности клетки.
20. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее атрихии.
- а. Бактерии, лишённые лофотрихи.
  - б. Имеют 1 жгутик, на одном из полюсов клетки.
  - в. Имеют 1 пучок жгутиков.
  - г. Имеют жгутики (пучки жгутиков) на противоположных полюсах клетки.
  - е. Жгутики равномерно распределены по всей поверхности клетки.
21. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее амфитрихи.
- а. Бактерии, лишённые жгутиков.
  - б. Имеют 1 жгутик, на одном из полюсов клетки.
  - в. Имеют 1 пучок жгутиков.
  - г. Имеют жгутики (пучки жгутиков) на противоположных полюсах клетки.
  - е. Жгутики равномерно распределены по всей поверхности клетки.
22. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее перитрихи.
- а. Бактерии, лишённые жгутиков.
  - б. Имеют 1 жгутик, на одном из полюсов клетки.
  - в. Имеют 1 пучок жгутиков.
  - г. Имеют жгутики (пучки жгутиков) на противоположных полюсах клетки.
  - е. Жгутики равномерно распределены по всей поверхности клетки.
23. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее облигатные аэробы.
- а. Микроорганизмы, для жизни и роста которых необходим кислород.
  - б. Микроорганизмы, которые требуют кроме кислорода, еще и до 10% углекислого газа.
  - в. Концентрация кислорода при культивировании этих микроорганизмов должна быть уменьшена до 2%, большие концентрации тормозят их рост.

- d. Микроорганизмы, для роста которых не нужен кислород: могут размножаться как в его присутствии, так и без него.
  - e. Извлекают кислород из органических соединений за счет процессов брожения. У некоторых кислород воздуха вызывает бактерицидный эффект.
24. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее факультативные анаэробы.
- a. Микроорганизмы, для жизни и роста которых необходим кислород.
  - b. Микроорганизмы, которые требуют, кроме кислорода, еще и до 10 % углекислого газа.
  - c. Концентрация кислорода при культивировании этих микроорганизмов должна быть уменьшена до 2%, большие концентрации тормозят их рост.
  - d. Микроорганизмы, для роста которых не нужен кислород: могут размножаться как в его присутствии, так и без него.
  - e. Извлекают кислород из органических соединений за счет процессов брожения. У некоторых кислород воздуха вызывает бактерицидный эффект.
25. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее облигатные анаэробы.
- a. Микроорганизмы, для жизни и роста которых необходим кислород.
  - b. Микроорганизмы, которые требуют, кроме кислорода, еще и до 10 % углекислого газа.
  - c. Концентрация кислорода при культивировании этих микроорганизмов должна быть уменьшена до 2%, большие концентрации тормозят их рост.
  - d. Микроорганизмы, для роста которых не нужен кислород: могут размножаться как в его присутствии, так и без него.
  - e. Извлекают кислород из органических соединений за счет процессов брожения. У некоторых кислород воздуха вызывает бактерицидный эффект.
26. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее облигатные автотрофы.
- a. Способны усваивать углерод из углекислого газа.
  - b. Используют органические соединения погибших организмов.
  - c. Используют органические соединения в составе живых клеток.
27. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее облигатные сапрофиты.
- a. Способны усваивать углерод из углекислого газа.
  - b. Используют органические соединения погибших организмов.
  - c. Используют органические соединения в составе живых клеток.

28. Из приведенных ниже определений, выберите правильно характеризующее облигатные паразиты.
- Способны усваивать углерод из углекислого газа.
  - Используют органические соединения погибших организмов.
  - Используют органические соединения в составе живых клеток.
29. Что представляет из себя Группа I микроорганизмов согласно классификации микроорганизмов по степени патогенности (опасности заражения) ГОСТ Р 52905-2007?
- Микроорганизмы, вызывающие инфекционное заболевание у человека.
  - Микроорганизмы, не способные вызывать инфекционное заболевание у человека.
  - Возбудители особо опасных инфекций.
  - Микроорганизмы, вызывающие заболевания, лишенные специфических для конкретного вида микроорганизмов проявлений.
  - Отсутствие или низкая индивидуальная и общественная опасность - непатогенные микробы.
  - Вызывает тяжелое, опасное для жизни заболевание у человека. Легко распространяется от больного здоровому, в том числе - опосредовано - за счет переносчиков. Эффективные лечебные и профилактические мероприятия отсутствуют.
30. Что представляет из себя Группа IV микроорганизмов согласно классификации микроорганизмов по степени патогенности (опасности заражения) ГОСТ Р 52905-2007?
- Микроорганизмы, вызывающие инфекционное заболевание у человека.
  - Микроорганизмы, не способные вызывать инфекционное заболевание у человека.
  - Возбудители особо опасных инфекций.
  - Микроорганизмы, вызывающие заболевания, лишенные специфических для конкретного вида микроорганизмов проявлений.
  - Отсутствие или низкая индивидуальная и общественная опасность - непатогенные микробы.
  - Вызывает тяжелое, опасное для жизни заболевание у человека. Легко распространяется от больного здоровому, в том числе - опосредовано - за счет переносчиков. Эффективные лечебные и профилактические мероприятия отсутствуют.
31. Что представляет из себя Группа риска I микроорганизмов согласно патогенности Всемирной организации здравоохранения?
- Микроорганизмы, вызывающие инфекционное заболевание у человека.

- b. Микроорганизмы, не способные вызывать инфекционное заболевание у человека.
  - c. Возбудители особо опасных инфекций.
  - d. Микроорганизмы, вызывающие заболевания, лишенные специфических для конкретного вида микроорганизмов проявлений.
  - e. Отсутствие или низкая индивидуальная и общественная опасность - непатогенные микробы.
  - f. Вызывает тяжелое, опасное для жизни заболевание у человека. Легко распространяется от больного здоровому, в том числе опосредовано – за счет переносчиков. Эффективные лечебные и профилактические мероприятия отсутствуют.
32. Что представляет из себя Группа риска IV микроорганизмов согласно патогенности Всемирной организации здравоохранения?
- a. Микроорганизмы, вызывающие инфекционное заболевание у человека.
  - b. Микроорганизмы, не способные вызывать инфекционное заболевание у человека.
  - c. Возбудители особо опасных инфекций.
  - d. Микроорганизмы, вызывающие заболевания, лишенные специфических для конкретного вида микроорганизмов проявлений.
  - e. Отсутствие или низкая индивидуальная и общественная опасность - непатогенные микробы.
  - f. Вызывает тяжелое, опасное для жизни заболевание у человека. Легко распространяется от больного здоровому, в том числе – опосредовано – за счет переносчиков. Эффективные лечебные и профилактические мероприятия отсутствуют.
33. Что представляют из себя патогенные микроорганизмы?
- a. Микроорганизмы, вызывающие инфекционное заболевание у человека.
  - b. Микроорганизмы, не способные вызывать инфекционное заболевание у человека.
  - c. Возбудители особо опасных инфекций.
  - d. Микроорганизмы вызывающие заболевания, лишенные специфических для конкретного вида микроорганизмов проявлений.
  - e. Отсутствие или низкая индивидуальная и общественная опасность - непатогенные микробы.
  - f. Вызывает тяжелое, опасное для жизни заболевание у человека. Легко распространяется от больного здоровому, в том числе – опосредовано – за счет переносчиков. Эффективные лечебные и профилактические мероприятия отсутствуют.
34. Что представляют из себя непатогенные микроорганизмы?

- a. Микроорганизмы, вызывающие инфекционное заболевание у человека.
- b. Микроорганизмы, не способные вызывать инфекционное заболевание у человека.
- c. Возбудители особо опасных инфекций.
- d. Микроорганизмы вызывающие заболевания, лишенные специфических для конкретного вида микроорганизмов проявлений.
- e. Отсутствие или низкая индивидуальная и общественная опасность - непатогенные микробы.
- f. Вызывает тяжелое, опасное для жизни заболевание у человека. Легко распространяется от больного здоровому, в том числе -опосредовано - за счет переносчиков. Эффективные лечебные и профилактические мероприятия отсутствуют.

## Раздел 3 Общая морфология и жизненный цикл бактерий

### 3.1. Структурная организация бактериальной клетки

Клетки прокариотов, к которым относятся бактерии, характеризуются принципиальными особенностями ультраструктуры. Компарментализация бактерии обусловлена наличием единственного билипидного слоя – цитоплазматической мембраны (у грамотрицательных бактерий таких билипидных мембраны две). Относительно цитоплазматической мембраны можно выделить надмембранные структуры и цитоплазму. Ультраструктуры могут быть **облигатными** – характерными для всех бактерий, поскольку они обеспечивают базовые метаболические потребности микроорганизма. **Факультативные** структуры обеспечивают адаптацию микроорганизма к специфическим условиям существования. Ниже приведен список основных структур по направлению снаружи - внутрь бактериальной клетки:

1. Поверхностные структуры.
  - a. Капсула.
  - b. Наружная мембрана (только у грамотрицательных).
  - c. Клеточная стенка (пептидогликан).
  - d. Периплазматическое пространство.
  - e. Жгутики.
  - f. Пили.
2. Цитоплазматическая мембрана.
3. Цитоплазма.
  - a. Цитозоль.
  - b. Нуклеотид.
  - c. Плазмиды.
  - d. Рибосомы.
  - e. Включения.
  - f. Эндоспора.

#### 1. Поверхностные структуры.

**Капсула.** Капсула – факультативный слизистый компонент бактериальной клетки, располагающийся снаружи от клеточной стенки. Наличие ее зависит от штамма микроорганизма и условий его существования. Бактерии, образующие капсулу, могут легко превращаться в бескапсульные формы.

Химический состав капсул родо- или видоспецифичен. Основными компонентами макрокапсул являются вода и полимеры, обычно – полисахариды. Экзополисахариды образуются при действии внеклеточных ферментов микроорганизмов на дисахариды; конечными продуктами ферментации являются декстраны и леваны, обеспечивающие прилипание бактерий к разным поверхностям, часто гладким. По степени выраженности различают:

1. Макрокапсулы - истинные капсулы, представляют собой выраженный слизистый слой, имеющий фибриллярное строение и толщину, превышающую типичный размер окружающей бактериальной клетки (~0.2 мкм), с четко очерченными внешними границами и прочной связью с клеточной стенкой. Макрокапсулу можно видеть в обычный световой микроскоп.

2. Микрокапсулы – слизистое образование из мукополисахаридных фибрилл, толщина которого сопоставима либо не превышает характерного диаметра окружающей бактериальной клетки (~0.2 мкм). Большинство бактерий имеет микрокапсулу, но рассмотреть её можно только при электронной микроскопии.

3. Слизистые слои (чехлы) – состоят из мукополисахаридов, формирующую аморфную, бесструктурную и легко отделяющуюся от поверхности бактерии массу

Капсулы – результат синтеза бактериями органических полимеров и их отложения вокруг клеток. Интенсивность и характеристики этого процесса может быть разной, поэтому между макрокапсулами, микрокапсулами и слизистыми слоями существует множество переходных форм.

Полисахариды микроорганизмов применяются в текстильной, химической, пищевой, кормовой, фармацевтической промышленности, в гидрометаллургии, при добыче нефти и газа, для разметки дорожных покрытий, при очистке воды, для мытья танкеров, в медицине – для лечения, диагностики и профилактики ряда заболеваний, в сельском хозяйстве и других областях.

Капсула выполняет следующие функции:

1. Механическая защита.
2. Защита от высыхания.
3. Запас питательных веществ.
4. Адгезивная.
5. Защита от фагоцитоза, антител и антибиотиков.
6. Защита от бактериофагов.

**Клеточная стенка.** Клеточная стенка – обязательный структурный элемент подавляющего большинства бактериальных клеток (кроме микоплазм). Она покрывает всю поверхность бактериальной клетки. Клеточная стенка располагается под капсулой или непосредственно контактирует с окружающей средой.

В клеточной стенке бактерий содержатся структуры и вещества, которых нет у человека, животных и растений:

- N-ацетилглюкозамин;
- N-ацетилмурамовая кислота;
- мезо-диаминопимилиновая кислота;
- D-аланин;
- D-глутаминовая кислота.

Это мишени, используемые в борьбе с инфекцией. Благодаря их специфичности направленные на них лекарственные средства не затрагивают метаболические процессы эукариотических клеток человека и животных. Например, пенициллины и цефалоспорины блокируют отдельные стадии биосинтеза основного компонента клеточной стенки – пептидогликана.

Пептидогликан (муреин) выполняет в составе клеточной стенки опорную функцию. Этот мукопептид специфичен для бактериальных клеток и отсутствует у эукариотов. Остов молекулы пептидогликана— дисахарид. Его образуют N-ацетилглюкозамин и N-ацетилмурамовая кислота, соединённые через р-гликозидные связи. К молекуле N-ацетилмурамовой кислоты присоединяются олигопептиды, образующие боковые цепочки. Цепочки пептидогликана в составе клеточной стенки расположены параллельно, благодаря наличию в своем составе двух типов связей – гликозидных и пептидных муреин имеет структуру молекулярной сети. Гигантские сетчатые молекулы пептидогликана образуют жесткий чехол вокруг бактериальной клетки, который поддерживает ее форму и защищает бактерию от разрушения при механических и осмотических воздействиях (Рисунок 4).

Некоторые прокариоты имеют клеточную стенку, состоящую из пептидогликана, имеющего существенные отличия от вышеприведенных характеристик. Они принадлежат к группе архебактерий. Клеточные стенки метанобразующих архебактерий имеют пептидогликан особого химического строения. У других представителей этой группы клеточная стенка состоит исключительно из кислого гетерополисахарида, а у некоторых экстремально галофильных, метанобразующих и ацидотермофильных архебактерий — только из белка. Архебактерии с клеточной стенкой белковой природы не окрашиваются по Граму, остальные типы архебактериальной клеточной стенки дают грамположительную реакцию. В связи с этим группа получила название – **мендосикуты**.

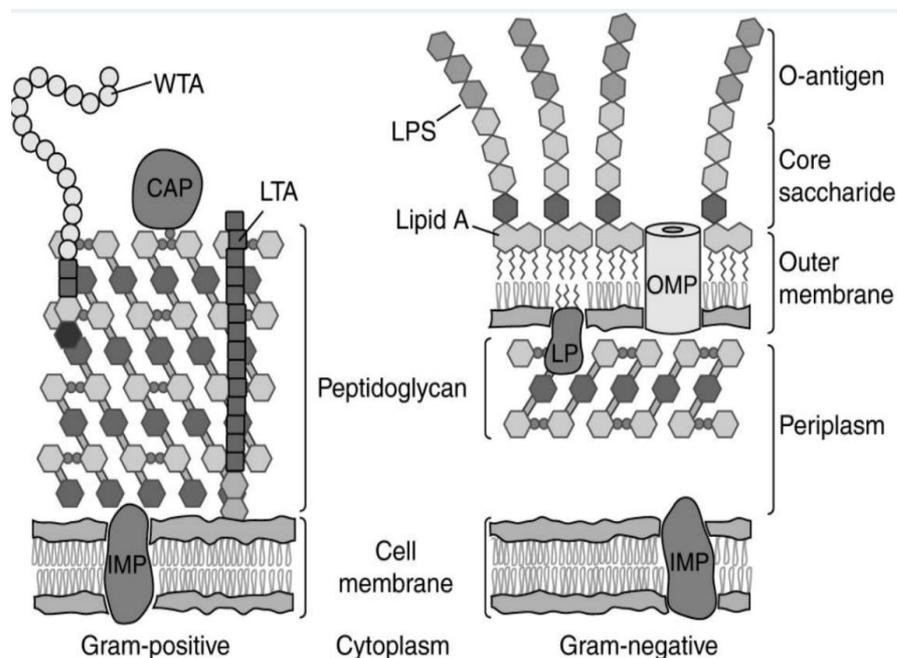


Рисунок 4. Оболочка грамположительной и грамотрицательной бактерии. По Silhavy TJ, Kahne D, Walker S. The bacterial cell envelope. Cold Spring Harb Perspect Biol. 2010;2(5):a000414. IMP – Интегральный мембранный протеин (белок); CAP – ковалентно связанный протеин (белок); LPS – липополисахариды, ковалентно связанные с Lipid A – компонентом внешней мембраны (Outer membrane); O-антиген – часть липополисахарида, защищающая бактерию от гидрофобных антибиотиков; Core saccharide – центральный олигосахарид; LTA – липотейхоевая кислота; WTA – тейхоевая кислота; OMP – белок внешней мембраны.

Пептидогликаном инкрустируют добавочные вещества, на основании которых микроорганизмы принято делить на грамположительных и грамотрицательных (Таблица 2).

Таблица 2 Отличия Грамположительных и грамотрицательных бактерий

Свойство	Грамположительные <b>Фермикуты</b>	Грамотрицательные <b>Грациликеты</b>
Общая характеристика	Клеточная стенка толще и проще устроена	Клеточная стенка тоньше и сложнее устроена
Химический состав клеточной стенки	Пептидогликан (80%), липопротеины (20%).	Пептидогликан (20%), липопротеины (80%).
Антибиотики	Чувствительны к пенициллину	Устойчивы к пенициллину, но чувствительны к

		эритромицину и тетрациклину.
Тейхоевая кислота	Есть	Отсутствует
Наружная мембрана	Нет	Есть
Токсины	Продуцируют экзотоксины	Продуцируют экзотоксины и эндотоксины (связаны с наружной мембраной)
По форме	Преимущественно кокки, неинкапсулированные	Преимущественно палочки, имеют выраженную капсулу
Примеры	Staphylococcus, Listeria, Streptococcus, Clostridium	Salmonella, Escherichia, Pseudomonas

Принцип окраски по Граму. Более 100 лет назад (1884) Кристиан Грам разработал процедуру окрашивания, которая позволила разделить почти все бактерии на две большие группы, и это одноименное окрашивание до сих пор широко используется (Рисунок 5). Одна группа бактерий сохраняет окраску по Граму (грамположительные), а другая - нет (грамотрицательные). В основе окрашивания по Граму лежат фундаментальные структурные различия в клеточной оболочке этих двух групп бактерий.

Функции клеточной стенки:

1. Механическая защита.
2. Формообразующая, опорная.
3. Транспортная.
4. Содержит родо- и видо-специфичные антигены.
5. У патогенных микроорганизмов оказывает повреждающее действие на организм хозяина и вызывает иммунный ответ.
6. Несет рецепторы.
7. Участвует в делении клетки.
8. Обеспечивает межклеточные взаимодействия.

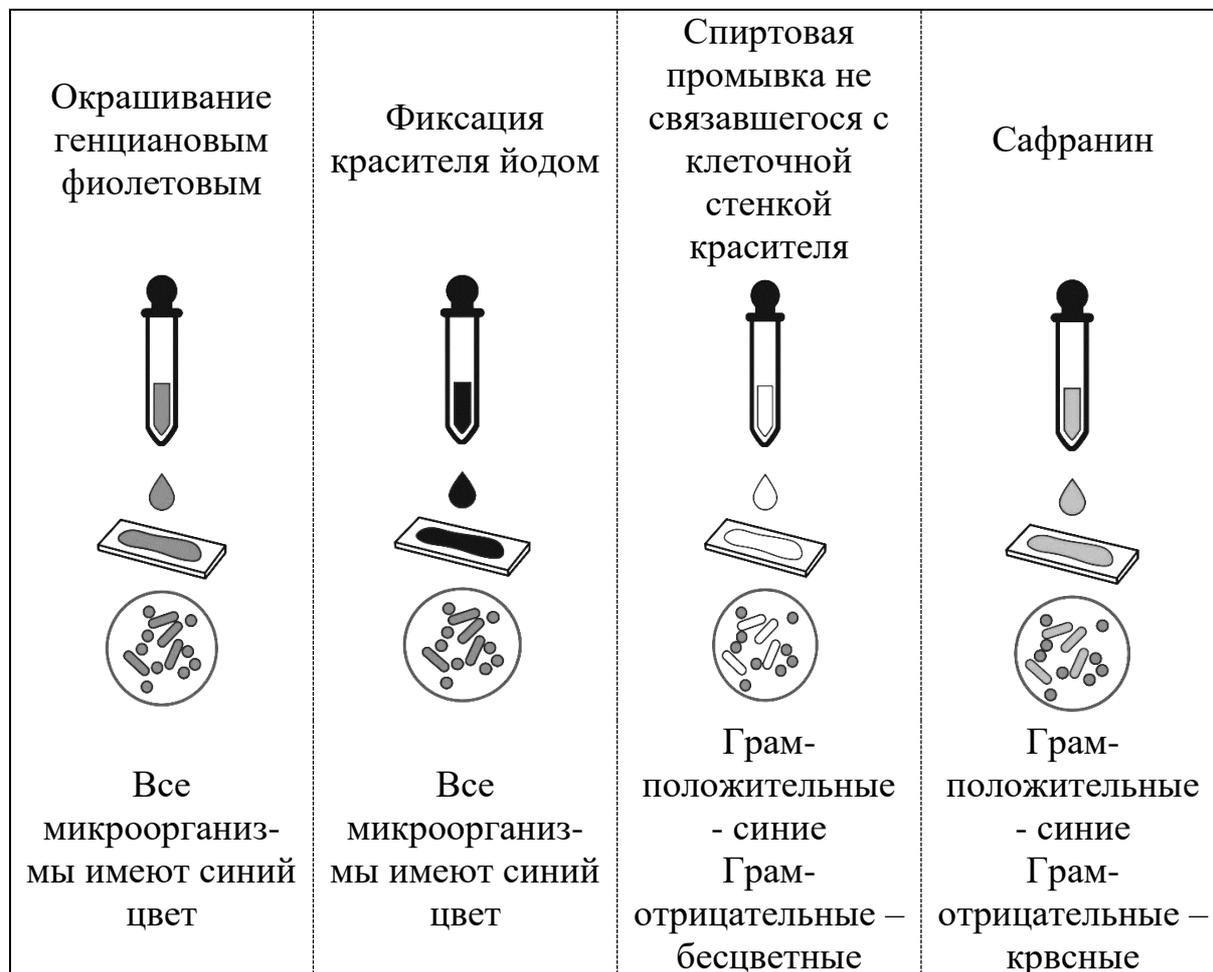


Рисунок 5. Принципиальная схема окраски по Граму.

Ряд исследований показал, что образование клеточной стенки можно искусственно тормозить. По признаку отсутствия либо нарушенной целостности клеточной стенки различают:

1. Протопласты – формы бактерий, полностью лишённые клеточной стенки, образуются обычно у грамположительных бактерий.

2. Сферопласты – формы бактерий с частично разрушенной клеточной стенкой. Независимо от исходной морфологической классификации имеют грушевидную или шарообразную форму. Образуются в следствие нарушение разрушения пептидогликанового слоя литическими ферментами: например, лизоцимом или блокирования биосинтеза пептидогликана антибиотиками, например, пенициллином [15]. Наблюдаются чаще у грамотрицательных бактерий, реже у грамположительных.

Прокариоты не содержащие клеточной стенки, обнаружены и в природе. Это группа микоплазм, сапрофитов и внутриклеточных паразитов растений, животных и человека.

Протопласты и сферопласты имеют сферическую, полусферическую или грушевидную форму и в 3-10 раз крупнее исходных клеток, поскольку

формообразующая, противоосмотическая функция клеточной стенки у них отсутствует или снижена. Образуются под влиянием антибиотиков (пенициллина, стрептомицина, полимиксина и др.), аминокислот (глицина, лейцина и др.), фермента лизоцима, ультрафиолетовых и рентгеновских лучей. Бактериофаги и бактериоцины не адсорбируются на поверхности сферопластов.

Существовать протопласты и сферопласты могут только в условиях, когда осмотическое давление питательной среды сбалансировано с осмотическим давлением внутри клетки (изотонический или гипертонический раствор). В обычных условиях наступает осмотический лизис, и они погибают. В благоприятных условиях протопласты проявляют определенную метаболическую активность, но утрачивают способность к размножению.

При снятии действующего на муреин фактора сферопласты превращаются в нормальные бактериальные клетки, отмирают или преобразуются в L-формы.

L-формы бактерий – это фенотипические модификации или мутанты бактерий, частично или полностью утратившие способность синтезировать пептидогликан клеточной стенки. Они получили название в честь института Листера в Англии, где в 1935 г. были впервые выделены и описаны. В отличие от протопластов и сферопластов L-формы обладают относительно высокой жизнеспособностью и выраженной способностью к репродукции.

L-формам придается большое значение в развитии хронических рецидивирующих инфекций, носительстве возбудителей, длительной персистенции в организме человека.

**Жгутики бактерий** – факультативные локомоторные нитеобразные органеллы, в основе которых лежат тонкие, спирально закрученные нити сократительного белка **флагеллина**, которые могут активно осуществлять вращательные движения. Длина жгутиков составляет 3-12 мкм, а толщина настолько мала (10-20 нм), что при помощи оптического микроскопа их можно увидеть только после специальной обработки клетки.

Жгутик состоит из трех компонентов – спиральной жгутиковой нити (филамента) постоянной толщины, крючка (колена) и базального тельца (Рисунок 6). Крючок, к которому присоединена жгутиковая нить, имеет длину 30-45 нм и состоит из отличающегося от флагеллина белка. Он соединен с базальным тельцем, которое располагается в оболочке (в клеточной стенке и в цитоплазматической мембране). Нити жгутиков приводят в движение мембранный шарнироподобный базальный крюк. Базальное тельце состоит из центрального стержня, заключенного в систему особых колец. Кольца выполняют роль «приводного диска» или «подшипника» на внутренней поверхности пептидогликанового слоя. Вся конструкция выполняет функцию хемомеханического преобразователя (флагеллиновый мотор) (рисунок 6).

Жгутики грамположительных бактерий, имеющих более толстую гомогенную клеточную стенку, содержат только одну пару колец – S (в

периплазматическом пространстве) и М (в цитоплазматической мембране или под ней).

У грамотрицательных бактерий появляется добавочная пара колец: внешняя (кольца L и P) и внутренняя (кольца S и M). Кольца L и P расположены внутри клеточной стенки (кольцо L в липополисахаридах наружной мембраны, а кольцо P – в слое пептидогликана). Они, очевидно, выполняют роль втулки для стержня.

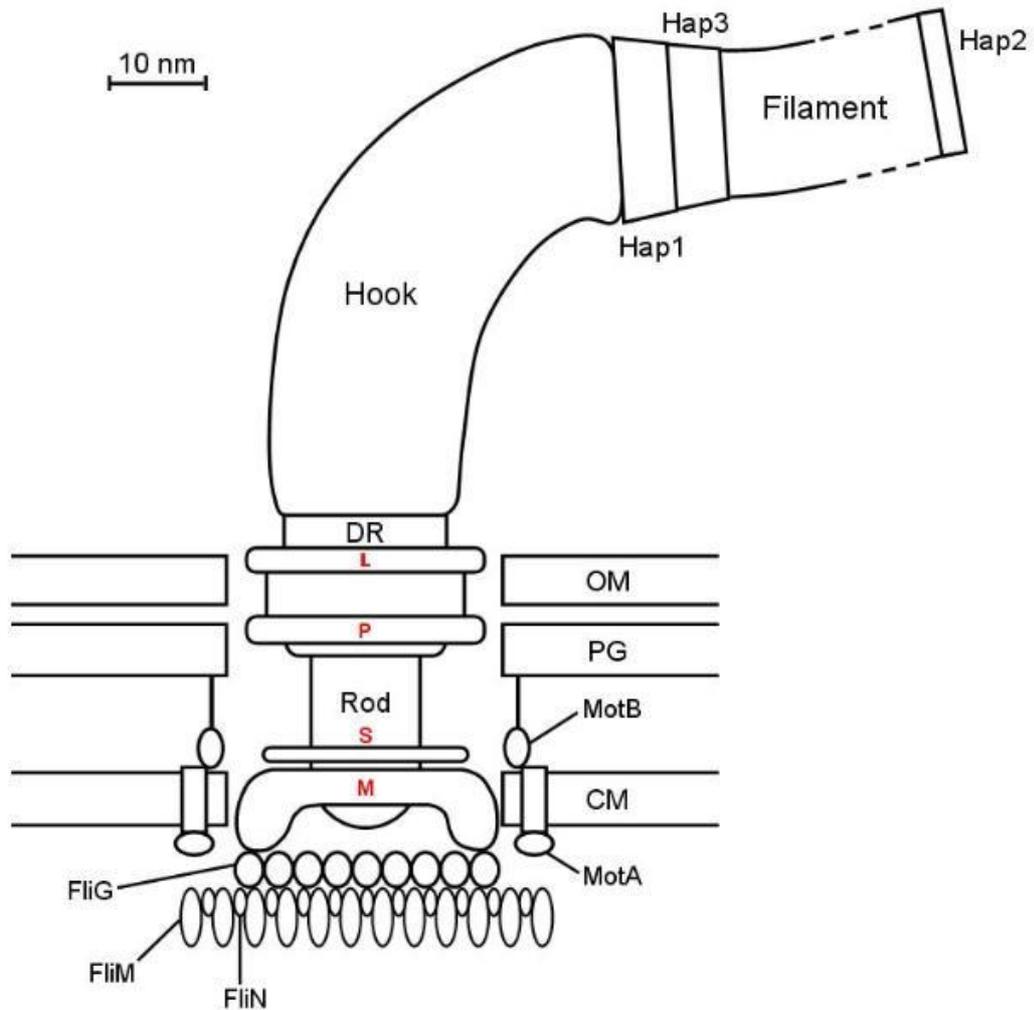


Рисунок 6. Жгут бактерий (флагеллиновый мотор). Filament – филамент; Hook – крючок; Rod – стержень; L, P, S, M – белковые кольца; CM – цитоплазматическая мембрана; PG – пептидогликан; OM – наружная мембрана. МоТВ, MotA – белки ионного канала, преобразующего транспорт ионов водорода по градиенту концентрации в вращение стержня; FliG, FliM, FliN – белки, выполняющие роль «подшипника».

Вращение жгутика в клеточной стенке происходит из-за вращательного движения колец S и M относительно друг друга и обеспечивается за счет энергии трансмембранного градиента ионов водорода или натрия. Жгутиковый аппарат обладает особым бинарным переключателем, который позволяет менять

направление вращения жгутиков против часовой стрелки на противоположное. Таким образом, бактерии, получив сигнал из окружающей среды, изменяют направление движения и выбирают оптимальные условия обитания. Благодаря такому вращению происходит движение бактерий в наиболее благоприятном для них направлении - таксис. **Таксис** бактерий (генетически детерминированные целенаправленные перемещения) различается по направлению, вектору движения:

1. Хемотаксис – движение по градиенту концентрации химического вещества в жидкости.
2. Аэротаксис – движение в сторону повышения концентрации кислорода у аэробов, в обратную сторону — у анаэробов.
3. Фототаксис – движение к источнику света.
4. Термотаксис – движение бактерий в зону температурного оптимума.

**Пили** (син. фимбрии, реснички, ворсинки) - необязательная нитевидная белковая поверхностная структура, обеспечивающая взаимодействие бактерии с окружающей средой.

Пили состоят из белка пилина. Их принято делить на два типа:

*Пили 1 типа* (часто называют фимбриями) – множественные структуры, число которых достигает несколько сот - несколько тысяч на клетку. Они носят постоянный характер. Их основная функция связана с увеличением площади поверхности, что способствует всасыванию питательных веществ и большей адгезии микроорганизма.

*Пили 2 типа* (син. Конъюгативные пили или секс-пили) единичные временные структуры, в количестве 1-4 на клетку. Обеспечивают перенос генетической информации из клетки-донора в клетку реципиента. Для приобретения способности формировать пили, а как следствие - приобрести статус донорской клетки, в цитоплазме бактерии должна находиться соответствующая плазида. Под конъюгацией понимают перенос ДНК между бактериальными клетками при их непосредственном контакте. При конъюгации имеет место однонаправленный перенос генетического материала плазмид от клетки-донора к клетке-реципиенту, но у некоторых организмов передаваться может и хромосомная ДНК.

**2. Цитоплазматическая мембрана** – облигатная структура бактерии, представленная билипидным слоем с встроенными белками: поверхностными, полуинтегральными и интегральными. При нарушении её целостности клетка теряет жизнеспособность. На её долю приходится 8-15% сухого вещества клетки. В мембране содержится до 70-90% липидов клетки, её толщина составляет 7-10 нм. При электронной микроскопии цитоплазматическая мембрана визуализируется в виде трехслойной структуры – одного липидного слоя и двух примыкающих к нему с обеих сторон белковых слоев. В ней находятся

различные белки, часть которых выполняет функцию ионного обмена либо является ферментами. Благодаря своей липидной природе цитоплазматическая мембрана проницаема для жирорастворимых соединений, а белковый компонент обеспечивает проницаемость для ионов и водорастворимых веществ.

**Мезосома** - инвагинация цитоплазматической мембраны внутрь клетки. Долгое время рассматривалась в качестве самостоятельной структуры, ответственной за энергетический обмен, репликацию ДНК и участие в делении клетки. В 1980-х годах было показано, что она является **артефактом** химической фиксации [17,19]. Однако мнение об их наличии до сих пор можно встретить в учебной литературе. Артефакт фиксации – структура, отсутствующая в клеточных и неклеточных формах жизни, однако возникающая в процессе изучения, как следствие исследовательских действий. Её возникновение связано с исследованием живого объекта. В данном случае – это инвагинация (впячивание) цитоплазматической мембраны внутрь бактериальной клетки под влиянием химической фиксации (в большинстве случаев необходимой для подготовки образца к микроскопии).

**Цитоплазматическая мембрана** представляет из себя билипидный слой, содержащий структурные и функциональные белки.

Она выполняет следующие функции:

1. Структурная. Нарушение целостности цитоплазматической мембраны приводит к потере жизнеспособности клетки.
2. Барьерная – создает и поддерживает осмотическое давление.
3. Интегрирующая: играет координирующую роль в пространственной организации и упорядочении ферментных систем и органелл клетки.
4. Транспортная. Обеспечивает избирательное поступление в клетку веществ и ионов с использованием разных механизмов мембранного транспорта.
5. Ферментативная. Является местом локализации пермеаз и окислительно-восстановительных ферментов.
6. Экскреторная. Участвует в выделении из клетки продуктов обмена.
7. Энергетическая. Участвует в процессах дыхания, так как содержит ферменты цепи переноса электронов.
8. Синтетическая. Участвует в биосинтезе ряда компонентов клеточной стенки и капсулы.
9. Участвует в делении и репликации ДНК, а также её последующем расхождении по дочерним клеткам.
10. Участвует в инициации и формирования поперечной перегородки при делении.
11. Участвует в спорообразовании.

### **3. Цитоплазма.**

**Цитозоль** – бесструктурный компонент цитоплазмы, в котором протекают биохимические реакции и располагаются нуклеотид, плазмиды, споры и т.д.

**Нуклеотид** - дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), в форме двойной спирали, замкнутой в кольцо; («бактериальная хромосома»). В центре нуклеотида ДНК формирует 20 -100 суперспирализованных петель, соответствующих неактивным генам. Синтез и-РНК происходит на периферии в деспирализованных участках. Нуклеотид не отделен собственной мембраной. Функция - хранение и передача наследственной информации, необходимой для жизнедеятельности клетки.

**Плазмиды** — факторы внехромосомной наследственности в виде дополнительных автономных кольцевых, реже – линейных молекул двунитевой ДНК с меньшей по сравнению с нуклеотидом молекулярной массой. Плазмиды располагаются свободно в цитоплазме. Выделяют несколько типов плазмид, среди которых:

**R-плазмиды** - плазмиды устойчивости к антибиотикам, что достигается или заменой чувствительного к антибиотику фермента на альтернативный, или изменением в метаболических цепочках бактерий, или изменением транспорта антибиотика.

**F-плазмиды** - половые плазмиды. Содержат генетическую информацию о формировании пили второго типа, делая клетку донором ДНК и запуская конъюгацию.

**Эндоспора** - единичная, факультативная, дегидратированная структура в цитоплазме, возникающая у ряда бактерий из дополнительного нуклеотида под влиянием неблагоприятных факторов окружающей среды.

Строение споры включает в себя следующие компоненты:

1. Нуклеотид, с неактивным ДНК.
2. Спорогенная зона — уплотненный, дегидратированный участок цитоплазмы с ферментами и рибосомами.
3. Оболочки споры.
  - a. Внутренняя мембрана, аналогичная клеточной стенке.
  - b. Кортекс - синтезируется из особых молекул пептидогликана, обеспечивает защиту от литических ферментов.
  - c. Внешняя плотная споровая оболочка, в состав которой входят белки, липиды и кальциевая соль дипиколиновой кислоты, необходимые для инициации прорастания споры.
  - d. Экзоспориум, состоит из полипептида и является необязательной оболочкой. Экзоспориум обеспечивает дополнительную защиту подлежащих слоев. Механическое удаление экзоспориума не изменяет способность спор к прорастанию.

Размер и положение спор позволяют классифицировать бактериальные клетки - споропродуценты (Рисунок 7).

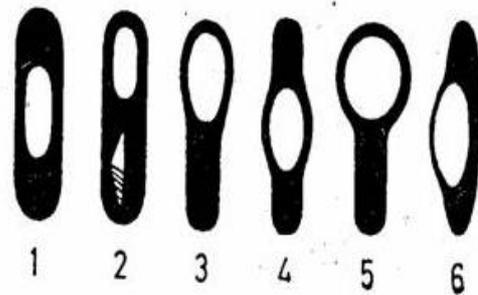


Рисунок 7. Типичные формы спорообразующих клеток. 1. Спора расположена в центре; материнская клетка не увеличена (*Bacillus megaterium*). 2. Спора расположена терминально, материнская клетка не увеличена; заметны белковые включения (*Bacillus thuringiensis*). 3. Спора расположена терминально, материнская клетка раздута в форме булавы (*Bacillus polymyxa*). 4. Спора расположена в центре; материнская клетка деформирована и приобрела форму веретена - кластридиальная форма (*Bacillus polymyxa*). 5. Спора расположена терминально; круглая материнская клетка имеет форму барабанной палочки - плектридиальная форма (*Bacillus sphaericus*). 6. Спора расположена латерально; материнская клетка приобрела веретенообразную форму (*Bacillus laterosporus*) (Шлегель Г. Общая микробиология Мир 1987 г. 567 стр).

Свойства и функции спор:

1. Споры могут находиться в жизнеспособном состоянии сотни и даже тысячи лет.
2. Споры устойчивы к действию высокой температуры и других неблагоприятных факторов.
3. В благоприятных условиях спора прорастает в вегетативную клетку; этот процесс обычно длится несколько часов.
4. Порчу пищевых продуктов вызывают лишь вегетативные клетки.

Споруляция – сложный процесс дифференцировки бактериальной клетки, направленный на образование в цитоплазме эндоспоры, под контролем комплекса специализированных генов – спорулонов (Рисунок 8). Длительность споруляции составляет 18–20 часов.

У бактерий споруляция не является способом размножения по двум причинам. Во-первых, потому что одна вегетативная бактериальная клетка формирует только одну спору. Во-вторых, при прорастании споры не происходит увеличения числа бактерий.



Рисунок 8. Процесс спорообразования и прорастания споры

### 3.2. Жизненный цикл бактериальной клетки

Поперечное деление, бинарное деление – основной способ размножения подавляющего числа микроорганизмов (для актиномицетов характерно почкование). Бинарное деление характеризуется рядом особенностей:

1. Бактерии, как правило, существуют в виде более или менее многочисленных популяций, поэтому их рост связан с ростом популяции.
2. Высокая скорость повторного деления: у кишечной палочки от деления до деления проходит 25 минут [6], в то время как у клеток человека – не менее 8 часов, обычно – 24 часа.
3. Распределение цитоплазмы у делящихся клеток происходит неравномерно с формированием материнской клетки, цитоплазма которой обогащена недоразрушенными продуктами метаболизма, перекисного окисления липидов и шлаками, и дочерней. Цитоплазма последней характеризуется отсутствием продуктов «старения». Спустя 10-17 делений материнская клетка постепенно зашлаковывается и лизируется.

Для запуска деления необходимо сочетание двух факторов: во-первых, достаточное количество питательных веществ, а во-вторых, низкая концентрация бактерий (не более М-концентрации). После этого запускается процесс деления клетки. Делению предшествует усиленный синтез структурных белков и ферментов, а также компонентов клеточной стенки. Последним этапом становится удвоение ДНК нуклеотида и плазмид. Впоследствии происходит расхождение генетического материала к разным полюсам клетки. На внутренней поверхности экватора цитоплазматической мембраны бактерии происходит сборка белковых структур Z-кольца. Механизм сокращения кольца до сих пор не известен, но известно, что он сопровождается усиленным синтезом пептидогликана. В результате клеточная оболочка увеличивается и инвагинирует, формируется перетяжка и в течение 1-3 минут происходит разделение двух новых клеток.

В росте и развитии бактериальной популяции выделяют 4 фазы (Рисунок 9):

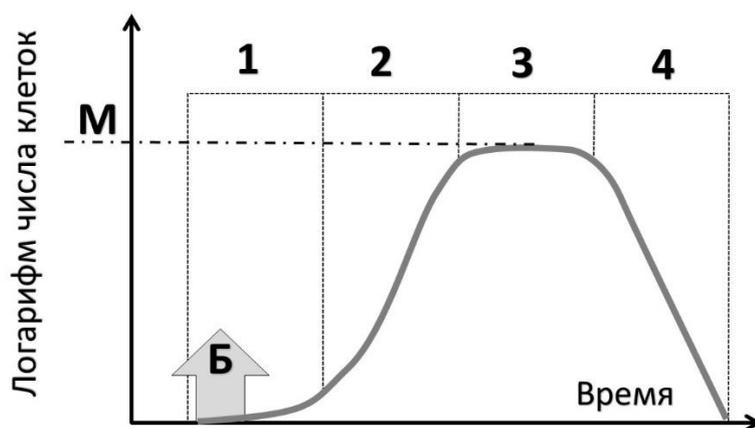


Рисунок 9. Рост популяции бактерий. 1. Лаг-фаза. 2. Лог-фаза. 3. Стационарная фаза. 4. Фаза отмирания. М – предельная концентрация (максимальная за время жизни популяции). Б – максимальный рост синтеза белков, ферментов и продуктов метаболизма микроорганизмов.

**1 фаза** – начальная, или лаг-фаза. Фаза задержки размножения. Она характеризуется началом интенсивного синтеза белков, как материального субстрата адаптации микроорганизмов. В последующем эти метаболические цепочки обеспечивают взрывной рост популяции, однако на начальном этапе скорость деления микроорганизмов остается невысокой. Продолжительность этой фазы зависит от того насколько близки окружающие условия оптимальным для данного штамма микроорганизмов, насколько долго ему нужно адаптироваться.

**2 фаза** – логарифмическая, или лог-фаза, экспоненциальная фаза. Она характеризуется максимальной скоростью деления клеток, значительным увеличением числа клеток в популяции. Скорость деления и продолжительность этой фазы связана с видовыми особенностями микроорганизма и с тем насколько богата питательными веществами окружающая среда. В этой фазе происходит максимальное накопление продуктов метаболизма микроорганизмов.

**3 фаза** – стационарная фаза. Она наступает тогда, когда количество клеток в популяции перестает увеличиваться. Это связано с комплексом факторов: накоплением метаболитов, истощением питательных веществ, и т.д. Для этой фазы характерно равновесие между числом вновь образующихся и гибнущих клеток. Число живых бактериальных клеток в популяции на единицу объема питательной среды в стационарной фазе обозначается как М-концентрация. Этот показатель является характерным признаком для каждого вида бактерий. Для этой фазы характерно максимальное количество биомассы микроорганизмов за все время.

**4 фаза** – фаза отмирания (логарифмической гибели) — характеризуется преобладанием в популяции числа погибших клеток и прогрессивным снижением числа жизнеспособных клеток популяции.

### 3.3 Контрольные вопросы

1. Общий план строения бактерий. Облигатные и факультативные микроструктуры.
2. Капсулы бактерий. Строение капсул. Классификация бактерий по строению капсул. Функции капсулы.
3. Клеточная стенка бактерий. Химические особенности строения. Пептидогликан (муреин). Строение клеточной стенки. Классификация бактерий по строению клеточной стенки на грамположительные и грамотрицательные. Функции клеточной стенки.
4. Особенности грамположительных и грамотрицательных бактерий. Принципы окраски по Граму.
5. Сферопласты, протопласты и L-формы. Причины возникновения. Особенности строения. Функции.

6. Жгутики бактерий. Строение. Особенности строения у грамположительных и грамотрицательных бактерий. Понятие и виды таксиса.
7. Пили (фимбрии, реснички, ворсинки). Типы ворсинок. Особенности строения и функции.
8. Мезосома – причины возникновения. Понятие об артефактах.
9. Строение и функции цитоплазматической мембраны бактерий.
10. Генетический материал бактериальной клетки. Ультрамикроскопические структуры, включающие его. Особенности классификации этих структур. Функции.
11. Строение эндоспоры. Классификация клеток в связи с морфологическими особенностями эндоспор. Функции спор.
12. Этапы споруляции и её функции.
13. Фазы бинарного деления бактериальной клетки, их содержание. Особенности деления бактерий.
14. Фазы роста бактериальной колонии, их содержание.

### **3.4 Тестовые задания**

1. Из приведенных ниже структур выберите те, которые относятся к поверхностным структурам бактерий.
  - a. Капсула
  - b. Пили
  - c. Нуклеотид
  - d. Плазмиды
  - e. Ядро
  - f. Гранулярная эндоплазматическая сеть
2. Из приведенных ниже структур выберите те, которые относятся к цитоплазме бактерий.
  - a. Капсула
  - b. Пили
  - c. Нуклеотид
  - d. Плазмиды
  - e. Ядро
  - f. Гранулярная эндоплазматическая сеть
3. Из приведенных ниже структур выберите те, которые не характерны для бактерий.
  - a. Капсула
  - b. Пили
  - c. Нуклеотид
  - d. Плазмиды
  - e. Ядро
  - f. Гранулярная эндоплазматическая сеть

4. Из приведенных ниже определений выберите соответствующее бактериальной капсуле.
- a. Факультативный слизистый компонент бактериальной клетки, располагающийся снаружи от клеточной стенки.
  - b. Обязательный структурный элемент подавляющего большинства бактериальных клеток (кроме микоплазма), покрывает всю поверхность бактериальной клетки.
  - c. Облигатная структура бактерии, представленная билипидным слоем со встроенными белками: поверхностными, полуинтегральными или интегральными.
  - d. Факультативная структура из тонких, спирально закрученных нитей сократительного белка флагеллина, которые могут активно осуществлять вращательные движения.
  - e. Необязательная нитевидная белковая поверхностная структура, обеспечивающая взаимодействие бактерии с окружающей средой.
  - f. Инвагинация цитоплазматической мембраны внутрь клетки, возникшая в результате химической фиксации (артефакт).
5. Из приведенных ниже определений выберите соответствующее бактериальной клеточной стенке.
- a. Факультативный слизистый компонент бактериальной клетки, располагающийся снаружи от клеточной стенки.
  - b. Обязательный структурный элемент подавляющего большинства бактериальных клеток (кроме микоплазма), покрывает всю поверхность бактериальной клетки.
  - c. Облигатная структура бактерии, представленная билипидным слоем со встроенными белками: поверхностными, полуинтегральными или интегральными.
  - d. Факультативная структура из тонких, спирально закрученных нитей сократительного белка флагеллина, которые могут активно осуществлять вращательные движения.
  - e. Необязательная нитевидная белковая поверхностная структура, обеспечивающая взаимодействие бактерии с окружающей средой.
  - f. Инвагинация цитоплазматической мембраны внутрь клетки, возникшая в результате химической фиксации (артефакт).
6. Из приведенных ниже определений выберите соответствующее бактериальной цитоплазматической мембране.
- a. Факультативный слизистый компонент бактериальной клетки, располагающийся снаружи от клеточной стенки.
  - b. Обязательный структурный элемент подавляющего большинства бактериальных клеток (кроме микоплазма), покрывает всю поверхность бактериальной клетки.

- c. Облигатная структура бактерии, представленная билипидным слоем со встроенными белками: поверхностными, полуинтегральными или интегральными.
  - d. Факультативная структура из тонких, спирально закрученных нитей сократительного белка флагеллина, которые могут активно осуществлять вращательные движения.
  - e. Необязательная нитевидная белковая поверхностная структура, обеспечивающая взаимодействие бактерии с окружающей средой.
  - f. Инвагинация цитоплазматической мембраны внутрь клетки, возникшая в результате химической фиксации (артефакт).
7. Из приведенных ниже определений выберите соответствующее бактериальным жгутикам.
- a. Факультативный слизистый компонент бактериальной клетки, располагающийся снаружи от клеточной стенки.
  - b. Обязательный структурный элемент подавляющего большинства бактериальных клеток (кроме микоплазма), покрывает всю поверхность бактериальной клетки.
  - c. Облигатная структура бактерии, представленная билипидным слоем со встроенными белками: поверхностными, полуинтегральными или интегральными.
  - d. Факультативная структура из тонких, спирально закрученных нитей сократительного белка флагеллина, которые могут активно осуществлять вращательные движения.
  - e. Необязательная нитевидная белковая поверхностная структура, обеспечивающая взаимодействие бактерии с окружающей средой.
  - f. Инвагинация цитоплазматической мембраны внутрь клетки, возникшая в результате химической фиксации (артефакт).
8. Из приведенных ниже определений выберите соответствующее термину бактериальные пили.
- a. Факультативный слизистый компонент бактериальной клетки, располагающийся снаружи от клеточной стенки
  - b. Обязательный структурный элемент подавляющего большинства бактериальных клеток (кроме микоплазма), покрывает всю поверхность бактериальной клетки.
  - c. Облигатная структура бактерии, представленная билипидным слоем со встроенными белками: поверхностными, полуинтегральными или интегральными.
  - d. Факультативная структура из тонких, спирально закрученных нитей сократительного белка флагеллина, которые могут активно осуществлять вращательные движения.

- e. Необязательная нитевидная белковая поверхностная структура, обеспечивающая взаимодействие бактерии с окружающей средой.
  - f. Инвагинация цитоплазматической мембраны внутрь клетки, возникшая в результате химической фиксации (артефакт).
9. Из приведенных ниже определений выберите соответствующее мезосомам.
- a. Факультативный слизистый компонент бактериальной клетки, располагающийся снаружи от клеточной стенки.
  - b. Обязательный структурный элемент подавляющего большинства бактериальных клеток (кроме микоплазма), покрывает всю поверхность бактериальной клетки.
  - c. Облигатная структура бактерии, представленная билипидным слоем со встроенными белками: поверхностными, полуинтегральными или интегральными.
  - d. Факультативная структура из тонких, спирально закрученных нитей сократительного белка флагеллина, которые могут активно осуществлять вращательные движения.
  - e. Необязательная нитевидная белковая поверхностная структура, обеспечивающая взаимодействие бактерии с окружающей средой.
  - f. Инвагинация цитоплазматической мембраны внутрь клетки, возникшая в результате химической фиксации (артефакт).
10. Из приведенных ниже особенностей выберите те, которые специфичны для фермикутов.
- a. Химический состав клеточной стенки: пептидогликан (80%), липопротейны (20%).
  - b. Химический состав клеточной стенки: пептидогликан (20%), липопротейны (80%).
  - c. Химический состав клеточной стенки включает в себя кислый гетерополисахарид или исключительно белок.
  - d. Чувствительны к пенициллину
  - e. Устойчивы к пенициллину
  - f. Наружная мембрана отсутствует.
  - g. Характерна наружная мембрана.
  - h. Продуцируют экзотоксины
  - i. Продуцируют эндотоксины
  - j. По Граму окрашиваются положительно
  - k. По Граму окрашиваются отрицательно
  - l. Характеризуются разной окраской по Граму
11. Из приведенных ниже особенностей выберите те, которые специфичны для грациликутов.
- a. Химический состав клеточной стенки: пептидогликан (80%), липопротейны (20%).

- b. Химический состав клеточной стенки: пептидогликан (20%), липопротейны (80%).
  - c. Химический состав клеточной стенки включает в себя кислый гетерополисахарид или исключительно белок.
  - d. Чувствительны к пенициллину.
  - e. Устойчивы к пенициллину.
  - f. Наружная мембрана отсутствует.
  - g. Характерна наружная мембрана.
  - h. Продуцируют экзотоксины.
  - i. Продуцируют эндотоксины.
  - j. По Граму окрашиваются положительно.
  - k. По Граму окрашиваются отрицательно.
  - l. Характеризуются разной окраской по Граму.
12. Из приведенных ниже особенностей выберите одну, характерную для менингококков.
- a. Химический состав клеточной стенки: пептидогликан (80%), липопротейны (20%).
  - b. Химический состав клеточной стенки: пептидогликан (20%), липопротейны (80%).
  - c. Химический состав клеточной стенки включает в себя кислый гетерополисахарид или исключительно белок.
  - d. Чувствительны к пенициллину.
  - e. Устойчивы к пенициллину.
  - f. Наружная мембрана отсутствует.
  - g. Характерна наружная мембрана.
  - h. Продуцируют экзотоксины.
  - i. Продуцируют эндотоксины.
  - j. По Граму окрашиваются положительно.
  - k. По Граму окрашиваются отрицательно.
  - l. Характеризуются разной окраской по Граму.
13. Из приведенных ниже определений выберите правильные для сферопластов.
- a. Формы бактерий с частично разрушенной клеточной стенкой.
  - b. Формы бактерий, полностью лишенные клеточной стенки, образуются обычно у грамположительных бактерий.
  - c. Фенотипические модификации, или мутанты бактерий, частично или полностью утратившие способность синтезировать пептидогликан клеточной стенки.
14. Из приведенных ниже определений выберите правильные для протопластов.
- a. Формы бактерий с частично разрушенной клеточной стенкой.

- b. Формы бактерий, полностью лишенные клеточной стенки, образуются обычно у грамположительных бактерий.
  - c. Фенотипические модификации, или мутанты бактерий, частично или полностью утратившие способность синтезировать пептидогликан клеточной стенки.
15. Из приведенных ниже определений выберите правильные для L-форм бактерий.
- a. Формы бактерий с частично разрушенной клеточной стенкой.
  - b. Формы бактерий, полностью лишенные клеточной стенки, образуются обычно у грамположительных бактерий.
  - c. Фенотипические модификации, или мутанты бактерий, частично или полностью утратившие способность синтезировать пептидогликан клеточной стенки.
16. Из приведенных ниже определений выберите те, которые соответствуют явлению хемотаксиса.
- a. Движение по градиенту химического вещества в жидкости.
  - b. Движение в сторону увеличения концентрации кислорода проявляется у аэробов, в обратную сторону — у анаэробов.
  - c. Движение к источнику света.
  - d. Движение бактерий в зону температурного оптимума.
17. Из приведенных ниже определений выберите те, которые соответствуют явлению аэротаксиса.
- a. Движение по градиенту химического вещества в жидкости.
  - b. Движение в сторону увеличения концентрации кислорода проявляется у аэробов, в обратную сторону — у анаэробов.
  - c. Движение к источнику света.
  - d. Движение бактерий в зону температурного оптимума.
18. Из приведенных ниже определений выберите те, которые соответствуют явлению фототаксиса.
- a. Движение по градиенту химического вещества в жидкости.
  - b. Движение в сторону увеличения концентрации кислорода проявляется у аэробов, в обратную сторону — у анаэробов.
  - c. Движение к источнику света.
  - d. Движение бактерий в зону температурного оптимума.
19. Из приведенных ниже определений выберите те, которые соответствуют явлению термотаксиса.
- a. Движение по градиенту химического вещества в жидкости.
  - b. Движение в сторону увеличения концентрации кислорода проявляется у аэробов, в обратную сторону — у анаэробов.
  - c. Движение к источнику света.
  - d. Движение бактерий в зону температурного оптимума.

20. Из приведенных ниже определений выберите то, которое соответствует R-плазмидам.
- Плазмиды устойчивости к антибиотикам.
  - Половые плазмиды.
21. С какого клеточного процесса начинается споруляция?
- Удвоение нуклеотида.
  - Формирование спорогенной зоны цитоплазмы.
  - Синтез кортекса.
  - Экзоспориум
22. Какая структура споры формируется путем дегидратации?
- Нуклеотид.
  - Спорогенная зона цитоплазмы.
  - Кортекс.
  - Экзоспориум
23. Какая структура нуклеотида состоит из пептидогликана и обеспечивает защиту от литических ферментов?
- Нуклеотид.
  - Спорогенная зона цитоплазмы.
  - Кортекс.
  - Экзоспориум.
24. Выберите необязательную структуру споры.
- Нуклеотид.
  - Спорогенная зона цитоплазмы.
  - Кортекс.
  - Экзоспориум.
25. Каким способом происходит размножение бактерий?
- Поперечное бинарное деление.
  - Споруляция.
  - Митоз.
  - Мейоз.
26. Какой фазе роста бактериальной колонии соответствует максимальный рост синтеза ферментов микроорганизмов?
- Лаг-фаза.
  - Лог-фаза.
  - Стационарная фаза.
  - Фаза отмирания.
27. В какой фазе отмечается максимальная скорость деления микроорганизмов?
- Лаг-фаза.
  - Лог-фаза.
  - Стационарная фаза.

- d. Фаза отмирания.
28. В какой фазе достигается М-концентрация микроорганизмов?
- a. Лаг-фаза.
  - b. Лог-фаза.
  - c. Стационарная фаза.
  - d. Фаза отмирания.
29. В какой фазе накапливается максимальная биомасса колонии микроорганизмов?
- a. Лаг-фаза.
  - b. Лог-фаза.
  - c. Стационарная фаза.
  - d. Фаза отмирания.

## Раздел 4. Морфология и жизненный цикл дрожжей

Дрожжи представляют собой одноклеточные неподвижные эукариотические микроорганизмы, относящиеся к классу аскомицеты (*Ascomycetes*). Дрожжи являются широко распространенными в природе: они встречаются в почве, на плодах (особенно перезрелых) и листьях растений.

По признакам вегетативного размножения дрожжи принято делить на три семейства:

1. Семейство *Saccharomycetaceae*. Размножаются почкованием. К этому семейству относится самый распространённый и самый широко используемый в биотехнологии род *Saccharomyces*, виды которого обеспечивают синтез этилового спирта. В дальнейшем повествовании мы будем описывать строение и размножение дрожжей на его примере. Остальные роды (*Pichia*, *Hansenula*, *Zygosaccharomyces*) относятся к вредной микрофлоре.

2. Семейство *Schizosaccharomycetaceae*. Размножаются делением. Главный, наиболее распространённый род *Schizosaccharomyces*.

3. Семейство *Saccharomycodaceae*. Размножаются вначале почкованием, затем делением. Главные роды этого семейства — *Saccharomyces* и *Hanseniaspora* — вредители виноделия. При неблагоприятных условиях клетки этих дрожжей превращаются в аски (сумки) с 1-4 гладкими шаровидными бесцветными спорами.

Класс дрожжеподобных (несовершенных) грибов размножается только почкованием и спор не образует. Дрожжеподобные грибы являются вредителями виноделия и представлены тремя родами: *Candida*, *Torulopsis* и *Brettanomyces*.

Практическая классификация дрожжей включает в себя:

1. Культурные дрожжи – сахаромицеты. Они используются в хлебопечении, производстве вина, пива, спирта. Для них не характерно спорообразование.
2. Дикie дрожжи. Они не способны участвовать в брожении теста. Ключевой их особенностью является то, что они выступают в роли антагонистов культурных дрожжей.

### Строение дрожжей

Дрожжи являются клетками эукариотов, цитоплазма которых состоит из ядра, ряда мембранных органелл (вакуолей, митохондрий, комплекса Гольджи, эндоплазматического ретикулума) и немембранных органелл (рибосом, центросом и цитоскелета). Отличительной особенностью дрожжей является строение внешней части дрожжевой клетки. Она состоит из клеточной стенки и плазматической мембраны. Пространство между ними заполнено периплазмой. Клеточная стенка так же, как и в случае с грамположительными бактериями,

может быть ферментативно удалена с помощью смеси глюканаз и протеиназ, что приведет к возникновению сферопласта. Получение новых штаммов дрожжей возможно путем слияния сферопластов.

Клеточная стенка сформирована двумя основными компонентами:  $\beta$ -глюканами и маннопротеинами, которые составляют соответственно, около 50–60% и 40–50% массы клеточной стенки. Третий компонент – хитин. Несмотря на его небольшую долю в строении клеточной оболочки, он играет важную функцию, формируя **рубец (шрам)**. При почковании на материнской клетке формируется рубец почкования, а на дочерней – рубец рождения (Рисунок 10). Шрамы почкования (или почечные рубцы) сохраняются на материнской клетке весь период ее жизни, а шрамы рождения со временем становятся малозаметными.

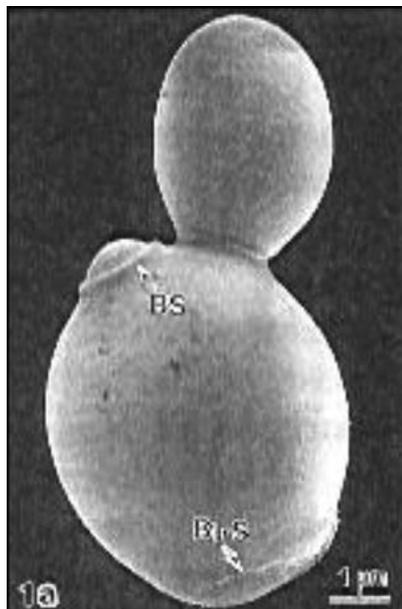


Рисунок 10. Дрожжевые почки и родовые рубцы со слоями хитина. Zlotnik H, Fernandez MP, Bowers B, Cabib E (1984) *Saccharomyces cerevisiae* mannoproteins form an external cell wall layer that determines wall porosity. *J Bacteriol* 159:1018–1026

Стенка клетки дрожжей состоит из нескольких слоев. В состав ее входят полисахариды, липиды, азотсодержащие вещества. Оболочка клетки у некоторых дрожжей может в той или иной степени ослизняться, вследствие чего клетки склеиваются друг с другом и при развитии в жидких средах образуют оседающие на дно сосуда хлопья. Такие дрожжи называют хлопьевидными. В отличие от пылевидных, оболочки таких клеток не ослизняются; пылевидные дрожжи в жидкости находятся во взвешенном состоянии.

Цитоплазматическая мембрана расположена непосредственно под клеточной стенкой. Основная её функция - регулирование проникновения в клетку питательных веществ и выведения наружу продуктов обмена. Поэтому

подавляющее число белков, расположенных на её поверхности, являются ферментами, а не структурными белками, что обеспечивает биосинтез ряда веществ прямо на наружной цитоплазматической мембране.

Молодые клетки имеют гомогенную цитоплазму, иногда небольшую вакуоль. С возрастом клетки появляется зернистость, вакуоль увеличивается. **Центральная вакуоль** также является отличительной особенностью дрожжевой клетки. Она занимает центральное положение и оттесняет ядро ближе к периферии, деформируя его. Из-за этого ядро приобретает полусферическую сплюснутую форму. Вакуоль заполнена клеточным соком. Центральная вакуоль участвует в осмотическом регулировании и является местом протекания различных окислительно-восстановительных процессов. Вакуоли увеличиваются по мере старения дрожжевой клетки. В вакуоли содержатся питательные вещества, продукты жизнедеятельности и гранулы запасных веществ: валютина, гликогена, трегалозы, жира.

**Размножение дрожжей** может происходить двумя путями [6].

1. **Вегетативное размножение** (почкование) – протекает в благоприятных условиях. При этом клетка проходит через ряд сменяющих друг друга фаз.
  - a. G1 — предсинтетическая фаза. Она начинается с синтеза ферментов, необходимых для синтеза почки и дубликации ДНК. Образованию почки предшествуют сложные внутриклеточные процессы: гидролиз полисахаридов клеточной стенки и ее размягчение, активация фермента хитинсинтетазы и биосинтез хитина, который входит в состав материнского рубца. Фаза заканчивается наклеиванием почки.
  - b. S — интерфаза (синтетическая фаза). В это время почка еще соединена с клеткой, но постепенно образуется сужение — перетяжка. По достижении размера почки примерно 1/3 размера материнской клетки ядро материнской клетки перемещается в горлышко почки – в область перетяжки.
  - c. G2 — постсинтетическая фаза. В течение этой фазы почка увеличивается в размерах, происходит распределение ядерного материала между материнской и дочерней клетками.
  - d. M — митоз. Ядро делится; одно из ядер остается в материнской клетке, другое переходит в почку.
  - e. (C) — цитокинез (расхождение цитоплазмы). Перетяжка еще больше сужается, заканчивается образование хитинового рубца, и только тогда происходит отделение дочерней клетки от материнской, оставляя почковый рубец. Весь этот процесс занимает около 2 часов.

- f. Отшнуровка дочерней клетки с формированием рубца рождения на дочерней клетке. Отшнуровка не всегда сопровождается отхождением от материнской. Это приводит к формированию псевдогифов – последовательности отдельных дрожжевых клеток, визуальнo напоминающих гифы грибов.

Долгое время считалось, что при почковании дрожжей клетка делится ровно пополам. Исследования группы ученых из Кембриджа и Сан-Франциско, США (Neurohr G.E., et al., 2018) показали, что при делении дочерней клетке отходит меньший объем цитоплазмы, но при этом большее количество митохондрий. «Перекачка» дополнительных митохондрий происходит при участии белков цитоскелета. В результате неравномерного расхождения цитоплазмы спустя 10-20 митозов наблюдается гибель материнской клетки. Данные об этом представлены в работе Neurohr GE, Terry RL, Sandikci A, Zou K, Li H, Amon A. Deregulation of the G1/S-phase transition is the proximal cause of mortality in old yeast mother cells. *Genes Dev.* 2018; 32(15-16): 1075-1084. (doi:10.1101/gad.312140.118).

2. **Образование спор** (половое) – протекает в неблагоприятных условиях (голодание). В благоприятных условиях споры прорастают в гаплоидные клетки, которые далее размножаются почкованием. Быстрое прорастание наблюдается только в среде, содержащей легкодоступные источники углерода, такие как глюкоза или фруктоза. Спорообразование у дрожжей во многом является аналогом бактериального спорообразования, но при этом имеет ряд отличий:

- a. Диплоидное ядро делится путем **мейоза** на 4-8 частей.
- b. Клетка превращается в аск (сумку), как правило, с 4 **аскоспорами**.
- c. Аскоспоры довольно устойчивы к неблагоприятным внешним факторам (температуре, высушиванию, pH и др.), но менее термостабильны по сравнению с бактериальными спорами и погибают при температуре 80 °С.
- d. У дрожжей спорообразование является способом размножения.

#### 4.1 Контрольные вопросы

1. Дайте определение дрожжам как микроорганизмам. Какими семействами они представлены? Практическая классификация дрожжей.
2. Опишите строение дрожжевой клетки, укажите структуры характерные для всех эукариот и опишите специфические, характерные только для дрожжей.
3. Перечислите фазы вегетативного размножения дрожжей, их содержание, условия при которых наступает вегетативное размножение и его значение.

4. Перечислите фазы размножения дрожжей путем споруляции, охарактеризуйте их содержание, условия при которых наступает вегетативное размножение, охарактеризуйте их значение.

#### 4.2 Тестовые задания

1. К какому домену относятся дрожжи?
  - a. Прокариоты.
  - b. Эукариоты.
  - c. Vira.
2. К какому царству относятся дрожжи?
  - a. Археи.
  - b. Животные.
  - c. Грибы.
  - d. Растения.
  - e. Хромисты.
  - f. Протисты.
3. Из перечисленных ниже утверждений выберите те, которые имеют отношение к рубцу почкования.
  - a. Состоит из полисахаридов.
  - b. Состоит из хитина.
  - c. Состоит из муреина.
  - d. Сохраняется все время жизни клеток.
  - e. Со временем становится малозаметным.
  - f. Располагается на материнской клетке.
  - g. Располагается на дочерней клетке.
4. Из перечисленных ниже утверждений выберите те, которые имеют отношение к рубцу рождения.
  - a. Состоит из полисахаридов.
  - b. Состоит из хитина.
  - c. Состоит из муреина.
  - d. Сохраняется все время жизни клеток.
  - e. Со временем становится малозаметным.
  - f. Располагается на материнской клетке.
  - g. Располагается на дочерней клетке.
5. Какие внутриклеточные процессы имеют отношения к G1 — предсинтетической фазе вегетативного размножения дрожжей?
  - a. Синтез ферментов для дупликации ДНК.
  - b. Значительный рост почки.
  - c. Распределение ядерного материала между материнской и дочерней клетками.
  - d. Деление ядра. Формирование отдельно двух ядер. Одно из которых находится в почке.

- e. Цитокинез.
  - f. Формирование рубца рождения.
6. Какие внутриклеточные процессы имеют отношения к S — интерфазе вегетативного размножения дрожжей?
- a. Синтез ферментов для дупликации ДНК.
  - b. Значительный рост почки.
  - c. Распределение ядерного материала между материнской и дочерней клеткам.
  - d. Деление ядра. Формирование отдельно двух ядер. Одно из которых находится в почке.
  - e. Цитокинез.
  - f. Формирование рубца рождения.
7. Какие внутриклеточные процессы имеют отношения G2 — постсинтетическая фаза вегетативного размножения дрожжей?
- a. Синтез ферментов для дупликации ДНК.
  - b. Значительный рост почки.
  - c. Распределение ядерного материала между материнской и дочерней клетками.
  - d. Деление ядра. Формирование отдельно двух ядер, одно из которых находится в почке.
  - e. Цитокинез.
  - f. Формирование рубца рождения.
8. Какие внутриклеточные процессы имеют отношения к M фазе (митозу) вегетативного размножения дрожжей?
- a. Синтез ферментов для дупликации ДНК.
  - b. Значительный рост почки.
  - c. Распределение ядерного материала между материнской и дочерней клетками.
  - d. Деление ядра. Формирование отдельно двух ядер. Одно из которых находится в почке.
  - e. Цитокинез.
  - f. Формирование рубца рождения.
9. Выберите утверждения, справедливые в отношении образования спор у дрожжей.
- a. Протекает в благоприятных условиях.
  - b. Протекает в неблагоприятных условиях.
  - c. Полностью аналогично бактериальному спорообразованию.
  - d. Не является способом размножения.
  - e. Представляет из себя один из вариантов размножения.

## Раздел 5. Морфология и жизненный цикл мицелиальных грибов

**Строение грибов.** Грибы — это гетеротрофные эукариотические организмы, обладающие исключительно осмотрофным (то есть всасывающим) типом питания. Структурно-функциональной единицей строения грибов является гифа (в переводе с греческого означает ткань, паутина). **Гифа** – это многоядерная нитевидная надклеточная структура. Отдельные клетки в её составе, могут объединяться при помощи **септ** (перегородок), в таком случае говорят о многоклеточной гифе. В том случае, если септы в составе гифы отсутствуют, то понятия гифа и клетка отождествляются, то есть вся гифа является многоядерной клеткой. В поперечнике гифа обычно составляет 5-10 мкм, а в длину может достигать десятков метров, ограничиваясь только объемом питательного субстрата.

**Мицелий** – совокупность гифов гриба. Гифы отдельных грибов могут плотно переплетаться и даже срастаться между собой.

Такое строение обусловлено типом питания грибов. Грибы всасывают питательные вещества всей поверхностью гифы, поскольку не имеют специализированных структур для оптимизации этого процесса. Это заставляет гифу вытягиваться и погружаться внутрь субстрата, чтобы увеличить площадь всасывания. Для этого грибы выделяют в окружающую среду пищеварительные ферменты – гидролазы и деполимеразы. Эти ферменты разрушают органические соединения до мономеров, которые, в свою очередь, всасываются клеточной стенкой.

Именно поэтому гифы должны располагаться достаточно «рыхло», чтобы каждая из них контактировала с субстратом. Это приводит к тому, что мицелий, постепенно разрастаясь, получает приток питательных веществ по периферии, а в центре субстрат со временем оказывается обедненным питательными веществами, как следствие, со временем, мицелий в центре отмирает, приобретая кольцеобразный характер [10].

Необходимость тесного контакта с субстратом порождает еще одну проблему – проблему захвата новых территорий. Для её решения ряд гифов приобретает специализацию и возвышаясь над субстратом запускает процесс спорообразования.

Часть мицелия, находящуюся в субстрате, называют **вегетативным телом** – ризомицелий, субстратный мицелий (**вегетативные гифы**). Гифы, возвышающиеся над субстратом и выполняющие репродуктивную функцию - производящие споры, называются **генеративными гифами** (воздушный мицелий). Они имеют форму в виде пушистых, паутинообразных или тонких налетов, пленок. Генеративные гифы увеличиваются за счет растяжения, а для вегетативных более характерен апикальный рост и деление концевой гифы.

Макроскопическая структура, соответствующая генеративным гифам, называется **плодовым телом**.

В развитии грибов различают первичный и вторичный метаболизм. Первичный характерен для вегетативной стадии развития, в которой происходит нарастание биомассы мицелия. Как результат этого процесса, происходит изменение свойств субстрата в контактной зоне, ее закисление и засорение продуктами обмена. Это приводит к неэффективности первичного метаболизма и индуцирует переход ко вторичному метаболизму. Вегетативная фаза завершается, и начинается развитие репродуктивной. С одной стороны – изменяется функционирование органов, необходимых для дальнейшего питания организма, с другой стороны – начинают формироваться репродуктивные структуры. Внешне это проявляется образованием генеративных гиф.

**Строение гифы.** Основными компонентами гифы являются:

1. Клеточная оболочка, состоящая в основном из хитина.
2. Цитоплазма.
  - a. Плазмиды.
  - b. Митохондрии.
  - c. Включения (в качестве источника энергии используются включения гликогена как у животных, а не крахмала как у растений).
  - d. Комплекс Гольджи.
  - e. Эндоплазматическая сеть.
3. Ядра.

Поверхность клеточной оболочки гиф бывает с шипами, гладкой, сетчатой, волокнистой, местами складчатой.

Плазмиды грибов – это линейные или кольцевые молекулы ДНК, которые могут локализоваться в ядре клетки, митохондриях и цитоплазме грибной клетки. Большинство плазмид грибов присутствуют в митохондриях, не вызывая фенотипических проявлений. Одной из особенностей плазмид грибов является отсутствие видоспецифичности. Это позволяет использовать их в генной инженерии в качестве векторов переноса.

Известны плазмиды, связанные с патогенностью штаммов, так называемые killer-плазмиды и плазмиды, вызывающие старение колонии. Killer-плазмиды отвечают за синтез определённых токсинов и одновременно за устойчивость к этим токсинам, то есть клетки, имеющие такие плазмиды, убивают клетки, не имеющие их. Плазмиды могут передаваться через анастомозы мицелия (горизонтально) и через споры (вертикально).

**Септы** (поперечные перегородки) у одних грибов представляют собой простой диск с порами – отверстиями в перегородках. У других (главным образом базидиомицетов) — часть диска, примыкающая к отверстию (к краю поры). Пора ежегодно утолщается, возвышаясь над перегородкой и формируя

долипору, а септа в этом случае называется долипоровой. В третьем случае рядом с долипорой формируется парентосома (поровой колпачек) – утолщение септы в виде полусферы, охватывающей всю долипору. Вместе с тем, диаметр поры настолько большой, что позволяет ядрам и компонентам цитоплазмы перемещаться через неё.

Растущие в длину гифы разветвляются ниже конца, и протоплазма непрерывно движется к молодому, активно распространяющемуся участку гифы. Более старые отрезки гиф в колонии могут отделяться перегородкой, возникающей в результате врастания оболочки гифы. При этом образуются так называемые «гифальные тела». Отрезки гиф дают начало новой колонии грибов. Многоядерность гифов связана с тем, что формирование новых клеток (цитокинез) происходит в мицелии грибов независимо от деления ядер (кариокинеза). Цитоплазма клеток молодой части гифы – плотная, гомогенная, с ядрами и митохондриями, а в клетках более старой части — вакуолизирована. Молодые части гифы характеризуются активностью биохимических процессов, в том числе связанных с синтезом клеточной стенки растущего конца гифы.

Гифы могут получать специализацию, это называется формированием **псевдотканей**. Параплектенхима представлена клетками одинакового диаметра и внешне очень напоминает паренхиму растений. Прозоплектенхима состоит из удлиненных клеток, расположенных более рыхло, чем в параплектенхиме. Иногда покровные ткани плодовых тел сложены более или менее одинаковыми клетками удлиненной формы, наподобие изгороди. Такая ткань носит название палисадной.

Ловчие гифы — это петли, образуемые особыми гифами, покрытые клейкими выделениями и мгновенно сокращающиеся в ответ на прикосновение. Жертвами этих гиф становятся преимущественно нематоды и простейшие. После «удачной охоты» в тело добычи внедряются боковые гифы ловчих органов и распространяются внутри него.

**Инфекционные и перфорационные гифы.** Их основная функция связана с внедрением в клетки и ткани хозяина. Внутри инфицированной клетки они ветвятся или формируют клубок, чтобы увеличить площадь соприкосновения.

Ризоморфы — пучки гиф значительного диаметра с более или менее выраженной внутренней дифференциацией: более прочные внешние слои клеток защищают внутренние гифы, служащие для накопления и транспорта веществ. Ризоморфы некоторых дереворазрушающих базидиомицетов могут прорасти через необычные для грибов субстраты типа каменных стен, достигая в длину нескольких метров

Размножение грибов происходит:

1. Частями мицелия.
2. Специализированными образованиями, возникающими в крайне неблагоприятных условиях в качестве защитного механизма при распаде

мицелия на части - артроспорами (оидиями) с тонкими стенками или хламидиоспорами с толстыми стенками.

3. Посредством спор. В зависимости от способа образования различают эндогенные и экзогенные споры.
  - a. Эндогенные споры (спорангиоспоры) характерны для низших грибов. Они образуются внутри особых клеток, называемых спорангиями.
  - b. Экзогенные споры обычно называют конидиями (от др.-греч. *κονία* — пыль, *εἶδος* — вид), они имеются у высших и у некоторых низших грибов. Споры образуются на вершинах или сбоку специальных генеративных гиф — конидиеносцев, ориентированных вертикально. Покрываются плотной оболочкой, поэтому довольно устойчивы, но неподвижны. Могут подхватываться воздушными потоками или животными и переноситься на значительные расстояния. При прорастании дают ростовую трубку, а затем гифы.
4. Почкованием гиф или отдельных клеток.

**Основные принципы классификации грибов.** Царство грибов делится на два отдела:

1. Оомикота (слизевые грибы).
2. Эумикота (настоящие грибы).

Отделы делятся на типы на основании типа органов размножения и ряда признаков строения вегетативного тела грибов.

К отделу оомикота принадлежат только два типа (оомицеты и гифохитриомицеты). Они отличаются числом жгутиков и составом клеточных оболочек.

Подавляющее большинство грибов (96%) относится к отделу Эумикота, в котором различают пять классов [5]:

1. Хитридиомицеты – микроскопические, одноклеточные организмы, паразиты водорослей, растений, беспозвоночных животных.
2. Зигомицеты – одноклеточные, наземные, разлагают органику, встречаются паразиты.
3. Аскомицеты – многоклеточные, формируют аскоспоры. Разлагают органику, встречаются паразиты (Дрожжи, спорынья, сморчки)
4. Базидиомицеты – многоклеточные. Органы плодоношения – базидии. Разлагают органику. Вегетативное тело – погружено в почву. Плодовое тело располагается на поверхности. Пример: Шляпочные грибы.
5. Дейтеромицеты (несовершенные грибы) – многоклеточные. Бесполое размножение. Разлагают органику, встречаются паразиты. Пример: Пеницилл.

Иногда выделяют группу макромицетов – грибы с плодовыми телами крупных размеров, хорошо различимыми без микроскопа. Это представители двух классов грибов – базидиомицетов и аскомицетов.

Также существуют дополнительные классификации.

В зависимости от условий произрастания различают грибы дикорастущие и культивируемые (шампиньоны, вешенка и др.).

По медико-биологическим свойствам (содержанию токсических веществ) грибы делят на съедобные (белые грибы, шампиньоны и др), условно съедобные (валуи, гладыши, серушки и др.), несъедобные (желчный гриб, перечный гриб и др.) и ядовитые (бледная поганка и др.).

По экологическим признакам (условиям роста и питания) грибы делят на ксилотрофы (дереворазрушающие грибы), микоризообразователи (грибы, развивающиеся на корнях деревьев с пользой для обоих организмов) и сапротрофы (разлагающие отмершие растительные остатки).

**Грибы аскомицеты.** Аскомикоты, или Аскомицеты, или Сумчатые грибы (Ascomycota) — отдел (тип) в царстве грибов, объединяющий организмы с септированными гифами специфическими органами полового спороношения — сумками (асками), содержащими чаще всего по 8 аскоспор. Аскомицеты включают около 6400 родов, состоящих из более 64 000 видов. Среди них — многие дрожжи, рассмотренные ранее. К Аскомицетам относится ряд макромицетов — съедобные (сморчки, трюфели, алеврия) и ядовитые (строчки). Многие аскомицеты являются паразитами высших растений, вызывающими у последних ряд заболеваний. Это представители родов тафрина (*Taphrina*), вентурия (*Venturia*), подосфера (*Podosphaera*), эризифе (*Erysiphe*), ботритис (*Botrytis*), гибберелла (*Gibberella*), спорынья (*Claviceps*) и др. Представители рода кордицепс (*Cordyceps*) паразитируют на членистоногих.

**Грибы базидиомицеты.** Отличительной особенностью является специфический булабовидный орган спороношения — базидий. Базидии представляют собой утолщённые терминальные отделы генеративных гиф. Основное отличие базидий от асков — экзогенное (наружное) образование спор (базидиоспор), в то время как аски формируют аскоспоры эндогенно (внутри). Базидиоспоры образуются на концах узких выростов — стеригм, а после созревания отрываются от них.

Гифы мицелия базидиомицетов септированы, каждая клетка содержит по два гаплоидных ядра. Обычно ядра расположены рядом посередине клетки, их пара носит название дикарион. Возле септы на гифах большинства базидиомицетов формируется пряжка, участвующая в делении клетки. Пряжка — тонкий вырост из одной клетки гриба, примыкающий к другой соседней клетке.

При делении клетки ядра синхронно удваиваются, и прядка позволяет оказаться в одной клетке ядрам, сформировавшимся из разных исходных.

Наибольшее распространение базидиомицеты имеют в лесных почвах и подстилке. Многие базидиомицеты выступают в качестве симбионтов растений (лишайники, микориза), другие – в качестве паразитов растений (опёнок, трутовик, головня, ржавчинные грибы).

К базидиальным грибам относят многие паразитические грибы. Большинство этих грибов не имеет плодовых тел. Важнейшими их представителями являются головневые и ржавчинные грибы.

Головневые грибы – паразиты цветковых растений. Наиболее вредоносны грибы, поражающие зерновые культуры, а также вызывающие болезнь, называемую головней. Мицелий поражает ткани цветочных органов (метелки, колос), со временем он превращается в пылящую массу темных спор. Пораженные грибом растения выглядят обуглившимися, обгорелыми, что породило название грибов и болезни. В почве споры головневых грибов могут сохраняться жизнеспособными в течение нескольких лет, формируя постоянный источник инфекции [7].

Ржавчинные грибы – широко распространенные паразиты высших растений, в том числе и злаков. Название они получили в связи с появлением пятен или полос ржавого цвета на пораженных растениях. Цвет пятен обусловлен наличием в мицелии и спорах этих грибов капель масла оранжевой окраски. Поражение злаковых растений ржавчиной приводит к снижению зеленой массы, задержке образования колосьев и, как следствие, к гибели урожая [7].

**Несовершенные грибы** (или дейтеромицеты) имеют многоклеточный разветвленный мицелий. Для них характерны бесполое размножение, в том числе бесполое спороношение при помощи особых спор - конидий. У одних видов конидиеносцы образуются просто на гифах, у других – на плотном сплетении гиф, образуя спороноше. Кондии могут располагаться как открыто, так внутри особых вместилищ — пикнид.

Дейтеромицеты достаточно широко распространены в природе и встречаются в различных экологических группах: как почвенные сапротрофы, сапротрофы на растительных субстратах, реже на субстратах животного происхождения. Они могут вызывать плесневение пищевых продуктов и различных промышленных изделий, могут паразитировать на растениях, грибах, насекомых, а также вызывать болезни у животных и человека [1].

Ряд видов вызывают болезни сельскохозяйственных культур (роды *Botrytis*, *Verticillium*, *Cladosporium*), порчу пищевых продуктов (роды *Fusarium*, *Trichothecium*). Ряд дейтеромицетов активно используются в промышленности для получения антибиотиков и ферментов — *Aspergillus*, *Penicillium*. Некоторые

представители являются патогенами человека, другие выделяют различные токсины — *Aspergillus*, *Fusarium*.

### 5.1 Контрольные вопросы

1. Определение гифы. Их виды. Особенности питания грибов.
2. Строение гифы. Особенности плазмид грибов. Строение септ.
3. Специализация гифы.
4. Общие закономерности размножения грибов – частями мицелия, при помощи спор, почкованием гиф.
5. Основные принципы классификации грибов. Принципы классификации грибов по отделам и классам. Примеры.
6. Классификации грибов в зависимости от условий произрастания, по медико-биологическим свойствам и по экологическим признакам.
7. Грибы аскомицеты. Особенности отдела. Примеры. Значение представителей.
8. Грибы базидомицеты. Особенности отдела. Примеры. Значение представителей.
9. Несовершенные грибы, или дейтеромицеты. Особенности отдела. Примеры. Значение представителей.

### 5.2 Тестовые задания

1. Какие особенности имеют гифы грибов?
  - a. Многоядерные.
  - b. Содержат нуклеотид.
  - c. Содержат плазмиды.
  - d. Содержат хлоропласты.
  - e. Содержат митохондрии.
  - f. Содержат комплекс Гольджи.
  - g. Содержат включения крахмала.
  - h. Содержат включения гликогена.
2. Часть мицелия грибов находящийся в субстрате называется:
  - a. Вегетативное тело.
  - b. Гифа.
  - c. Плодовое тело.
  - d. Псевдоткань.
3. Ток цитоплазмы в мицелии направлен:
  - a. От молодых клеток к старым.
  - b. От старых клеток к молодым.
  - c. От периферии мицелия к центру.
  - d. От септы к ядрам.
4. Особенностью питания грибов является:

- a. Наличие специализированных тканей, ответственных за захват и всасывание пищи.
  - b. Подвижность гифов.
  - c. Отсутствие специализированных структур, всасывание питательных веществ всей поверхностью гифы.
  - d. Способность к фотосинтезу.
5. К макромицетам относят:
- a. Аскомицеты, базидомицеты и дейтеромицеты.
  - b. Зигомицеты, базидомицеты и дейтеромицеты.
  - c. Аскомицеты и базидомицеты.
  - d. Зигомицеты и базидомицеты.
  - e. Базидомицеты и дейтеромицеты.
  - f. Зигомицеты и дейтеромицеты.
  - g. Аскомицеты и дейтеромицеты.
  - h. Аскомицеты и зигомицеты.
6. Какие из нижеперечисленных особенностей характерны для класса аскомицетов?
- a. Специфическими органами полового спороношения являются «сумки», содержащими чаще всего по 8 спор.
  - b. Имеют специфический булавовидный орган спороношения — в виде утолщённого терминального отдела генеративных гиф.
  - c. Каждая клетка содержит по два гаплоидных ядра.
  - d. Возле септы на гифах большинства базидомицетов формируется утолщение - «пряжка», участвующая в делении клетки.
  - e. Размножаются при помощи особых спор – кондий.
  - f. Могут вызывать плесневение пищевых продуктов и различных промышленных изделий.
7. Какие из нижеперечисленных особенностей характерны для класса базидомицетов?
- a. Специфическими органами полового спороношения являются «сумки», содержащими чаще всего по 8 спор.
  - b. Имеют специфический булавовидный орган спороношения — в виде утолщённого терминального отдела генеративных гиф.
  - c. Каждая клетка содержит по два гаплоидных ядра.
  - d. Возле септы на гифах большинства базидомицетов формируется утолщение - «пряжка», участвующая в делении клетки.
  - e. Размножаются при помощи особых спор – кондий.
  - f. Могут вызывать плесневение пищевых продуктов и различных промышленных изделий.
8. Какие из нижеперечисленных особенностей характерны для класса дейтеромицеты?

- a. Специфическими органами полового спороношения являются «сумки», содержащими чаще всего по 8 спор.
  - b. Имеют специфический булавовидный орган спороношения — в виде утолщённого терминального отдела генеративных гиф.
  - c. Каждая клетка содержит по два гаплоидных ядра.
  - d. Возле септы на гифах большинства базидиомицетов формируется утолщение - «пряжка», участвующая в делении клетки.
  - e. Размножаются при помощи особых спор – кондий.
  - f. Могут вызывать плесневение пищевых продуктов и различных промышленных изделий.
9. К какому классу относятся головневые грибы?
- a. Аскомицеты.
  - b. Базидомицеты.
  - c. Дейтеромицеты.
10. К какому классу относятся грибы рода *Penicillium*?
- a. Аскомицеты.
  - b. Базидомицеты.
  - c. Дейтеромицеты.

## Раздел 6. Морфология и жизненный цикл вирусов

**Вирус** – неклеточная форма жизни, обладающая геномом (РНК или ДНК), но лишенная собственного синтезирующего аппарата и поэтому способная к воспроизведению лишь в клетках.

Особенности вирусов:

1. Содержат только один тип нуклеиновых кислот (или ДНК или РНК).
2. Облигатные внутриклеточные паразиты.
3. Модифицируют метаболические цепочки клетки-хозяина в соответствии со своим геномом.
4. Способ размножения – дизъюнктивный.
5. Не чувствительны к антибиотикам.
6. Чувствительны к интерферону.
7. Имеют субмикронные размеры – от нескольких десятков до нескольких сот нанометров.

Различают две формы существования вирусов - внеклеточную (покоящуюся) и внутриклеточную (репродуцирующую, вегетативную). Внеклеточная форма – вирусная частица или **вирион**. Внутриклеточная форму – собственно вирус. Строго говоря во внеклеточной форме вирус не обладает собственным метаболизмом и способностью к самовоспроизведению, поэтому не подпадает под определение живого объекта. Размеры вириона: от 20–30 нм (пикорна-, парвовирусы) до 150–250 нм (герпес-, рабдовирусы) и даже 350–400 нм (поксвирусы).

**Таксономия.** Царство *Vira* делится на два подцарства: дезоксивирусы (ДНК-вирусы) и рибовирусы (РНК-вирусы). Подцарства подразделяются на семейства (имеют окончание –*viridae*). Семейства подразделяются на роды (имеют окончание –*virus*). Виды определены не для всех вирусов и могут устанавливаться дополнительными классификациями.

Пример: *Herpesviridae. Simplexvirus. Human alphaherpesvirus 1* (Вирус простого герпеса первого типа). Группа по Балтимору Класс I: вирусы, содержащие двуцепочечную ДНК.

**Строение вириона.**

1. Обязательные структуры:
  - а. нуклеиновая кислота (в виде спирали).
2. Необязательные структуры:
  - а. Капсид.
  - б. Суперкапсид или пеплос (от греч. накидка).
  - с. Пепломеры – шипы.

**Нуклеиновая кислота.** Бывает двунитчатой, однонитчатой, линейной, кольцевой, фрагментированной. Среди РНК-содержащих вирусов различают

вирусы с положительным (плюс-нить РНК) геномом. Плюс-нить РНК этих вирусов выполняет наследственную функцию и функцию информационной РНК (иРНК). Имеются также РНК-содержащие вирусы с отрицательным (минус-нить РНК) геномом. Минус-нить РНК этих вирусов выполняет только наследственную функцию.

**Капсид** – белковая оболочка вириона, окружающая нуклеиновую кислоту и состоящая из повторяющихся субъединиц – капсомеров, расположенных в определенной симметрической последовательности, определяющей форму вириона.

**Суперкапсид** – это модифицированная мембрана клетки-хозяина, в которую встроены шипики – вирусные белки. Вирус с суперкапсидом называют сложным вирусом или говорят, что он в оболочке или окружен дополнительной мембраной. При отсутствии суперкапсида вирус называют «голым» или «раздетым». В капсид могут быть встроены шипы или шипики (пепломеры, суперкапсидные белки) – это липопротеиновые или гликопротеиновые выступы. Внутренние структуры вирусов называются сердцевинной.

**Шипы** выполняют функцию взаимодействия вирусных частиц с чувствительными к ним клеткам. Если шипы удалить с помощью детергента, то вирус теряет способность инфицировать клетку-хозяина. Суперкапсид используется для облегчения проникновения вируса в клетку-хозяина. Гликопротеины на поверхности оболочки служат для идентификации и связи вируса со специфическим клеточным рецептором на мембране клетки-хозяина. Позже вирусная оболочка сливается с мембраной клетку-хозяина, давая возможность капсиду и вирусному геному проникнуть внутрь и заразить хозяина.

#### **Функции капсида и суперкапсида:**

1. Отвечает за защиту генома от воздействия агрессивных факторов окружающей среды (химических, механических или физических).
2. Осуществляет взаимодействие вируса с восприимчивой клеткой.
3. Обуславливает проникновение вирусного генома в цитоплазму чувствительной клетки.
4. Определяет антигенные и иммуногенные свойства вируса.

Сложность строения вируса обычно пропорциональна размеру его генома, который варьируется в пределах от сотен до сотен тысяч пар оснований и кодирует от одного до нескольких сотен различных белков. Так, фаг Т4 содержит в геноме около 230 генов, тогда как геном сателлитного вируса некроза табака (СВНТ) кодирует всего лишь один белок [4].

Описанный выше перечень структур в редких случаях может быть модифицирован. Ряд вирусов (например, бактериофаг Т4 – вирус бактерий, инфицирующий *Escherichia coli*) имеют очень сложное строение и содержат несколько структурных элементов, таких, как фибриллы, отвечающие за

распознавание клетки-хозяина и сократимый хвост, обеспечивающий инъекцию вирусной ДНК в клетку.

### **Классификация вирусов.**

#### **По размеру вириона.**

1. Мелкие (17-25 нм). Пример: Вирус полиомиелита.
2. Средние (80-120 нм). Пример: Вирус гриппа.
3. Крупные (300-400 нм). Пример: Вирус оспы.

**По виду и количеству цепочек нуклеиновой кислоты** (классификация предложена Дэвидом Балтимором в 1971 году):

Класс I: вирусы, содержащие двуцепочечную ДНК.

Класс II: вирусы, содержащие одноцепочечную ДНК.

Класс III: вирусы, в которых РНК способна к репликации (редупликации).

Классы IV и V: вирусы, содержащие одноцепочечную РНК.

Класс IV: вирусы, содержащие одноцепочечную (+)РНК.

Класс V: вирусы, содержащие одноцепочечную (-)РНК.

Класс VI: вирусы, содержащие одноцепочечную (+)РНК, реплицирующиеся через стадию ДНК.

Класс VII: вирусы, содержащие двуцепочечную ДНК, реплицирующуюся через стадию одноцепочечной РНК.

#### **По форме капсида:**

1. Спиральная. В таких капсидах нуклеиновая кислота приобретает спиральную или винтообразную форму. Капсомеры укладываются вокруг нее по спирали, образуя трубчатый капсид. При такой форме капсида также принято указывать шаг спирали. Пример: вирион. Нитевидные вирионы (род *Potexvirus*, род *Potyvirus*, род *Closterovirus*) имеют спираль с шагом от 3,3 до 3,6 нм.
2. Кубическая (Икосаэдрическая). При таком типе симметрии вирусная нуклеиновая кислота уложена плотно (свернута в клубок), белковые молекулы окружают ее, формируя многогранник (икосаэдр). Пример: вирус огуречной мозаики (род *Cucumovirus*). Белковая оболочка этого вируса составлена из 180 субъединиц, сгруппированных в 32 капсомера (12 пентамеров и 20 гексамеров).
3. Смешанная (комбинированная симметрия). В этом случае их форму определяют как бациллоидную (удлиненные вирионы с закруглением на обоих концах) или пулевидную (вирионы закруглены только на одном конце).

Многие вирионы инактивируются при нагревании до 60 °С в течение 10 мин, другие выдерживают температуру 90 °С в течение 10 мин. Благодаря отсутствию метаболизма, и низкому содержанию воды вирионы довольно легко

переносят высушивание и низкие температуры, но мало устойчивы ко многим антисептикам, ультрафиолетовым лучам, радиоактивному излучению.

**Фаги** (пожиратели) – это вирусы микроорганизмов, вызывающие гибель – распад (лизис) их клеток.

Бактериофаги (или просто фаги) – вирусы бактерий.

Актинофаги - вирусы актиномицетов.

Микофаги - вирусы грибов.

Цианофаги – вирусы синезеленых водорослей (цианобактерий).

Вирусы-сателлиты – вирусы, использующие для размножения другие вирусы. В их геномах нет информации о белках собственного капсида. Для размножения вирусу-сателлиту необходимо заражение клетки-хозяина другим вирусом. После этого вирус-сателлит начинает использовать ферменты или структурные белки, синтезируемые на основе генома другого вируса, чтобы создавать свои собственные вирионы.

Вирофаг - вирус-сателлит. Подавляет синтез вирионов вируса-хозяина. Таким образом, вирофаг становится паразитом паразита, то есть суперпаразитом. Пример: Вирофаг Спутник (Mimivirus-dependent virus Sputnik) — вирус-сателлит, размножающийся в амёбах, заражённых мимивирусом (*Acanthamoeba polyphaga mimivirus*).

Размеры фагов колеблются от 2 до 200 нм, т.е. в тех же пределах, что и размеры отдельных вирусов. Как правило, бактериофаги имеют кубическую, нитевидную форму или форму головастика (Рисунок 11). Головка бактериофага содержит нуклеиновую кислоту (1), заключённую в белковый капсид (2). Ниже расположен хвостовой отросток, включающий в себя внутренний стержень (3) и сократительный чехол (4). Это позволяет чехлу сокращаться, обнажая часть стержня. На конце отростка у многих бактериофагов имеется базальная пластинка (5) с несколькими шиловидными выступами, от которой отходят тонкие длинные нити, способствующие прикреплению фага к бактерии (6).

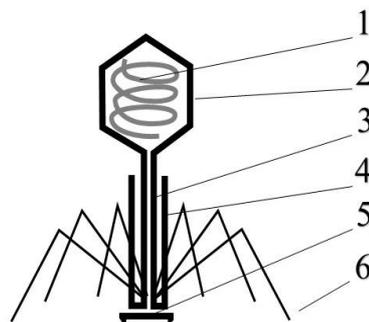


Рисунок 11. Схема строения бактериофага.

По степени специфичности бактериофаги составляют 3 группы:

1. Полифаги – бактериофаги, способные поражать несколько родственных видов бактерий.

2. Монофаги – бактериофаги, способные поражать только один вид бактерий.
3. Типовые фаги – бактериофаги, способные поражать только определенные подвиды одного вида бактерий.

Бактериофаг способен мутировать в необычных условиях существования и передавать мутации по наследству. Например, монофаг способен адаптироваться к паразитированию на другом виде бактерий при многократных пересевах с клетками данного вида, но при этом не может лизировать культуру, на которую действовал ранее.

Размножение бактериофага может происходить двумя альтернативными путями: литический цикл лизогенный цикл. Многие фаги могут переходить от литического цикла к лизогенному и обратно.

**Литический цикл бактериофагов.** Первая стадия литического цикла – адсорбция фага на фагоспецифических рецепторах бактериальной клетки. Этот процесс происходит посредством специфических рецепторов, располагающихся на кончике нити, хвостика или шипа фага, а также бактериальных белков в липопротеидном слое клеточной стенки, в липосахаридном слое, или на пиллях или жгутиках. Базальная пластинка с шипами прикрепляется к стенке бактериальной клетки. В месте контакта с помощью фермента бактериофага, расположенного на шипах и базальной пластинке, вызывается локальный лизис клеточной стенки. Ионы кальция активируют АТФ-азу, содержащуюся в белках чехла, что приводит к его сокращению в два раза. В результате внутренний стержень прокалывает клеточную стенку и цитоплазматическую мембрану на участке с разрушенным муреином. Адсорбция фага является пусковым моментом его жизненного цикла и отличается специфичностью. Это дает возможность использовать бактериофаги для идентификации бактерий.

Вторая стадия развития по литическому пути – инъекция нуклеиновой кислоты бактериофага в клетку-хозяина. Около 10% нуклеиновой кислоты бактериофага активно впрыскивается при сокращении чехла хвоста. Остальная часть втягивается в бактериальную клетку благодаря притягивающему эффекту транскрипции и работе трансляционного аппарата. Белки капсида, чехла и стержня остаются снаружи клеточной стенки и внутрь клетки не попадают.

После внедрения одного фагового генома в клетку, у нее возникает состояние иммунитета к суперинфекции данным фагом и проникновению других фаговых геномов становится невозможным.

Третья стадия – совместная репликация нуклеиновой кислоты бактериофага и бактериальной клетки. Нуклеиновая кислота бактериофага встраивается в геном клетки-хозяина. Репликация геномной ДНК или РНК бактериофага не отличается от общего механизма репликации. Крупные фаги производят репликацию независимо от бактериальных генов, средние – частично используют генетический аппарат бактерии. Мелкие бактериофаги почти

полностью зависимы от хромосомных генов клетки-хозяина в построении собственных белков.

Четвертая стадия – морфогенез фагов. Этот процесс представляет собой сборку вновь синтезированных вирионов (заключение нуклеиновой кислоты в белковую оболочку). Нуклеиновая кислота и белковые элементы капсида синтезируются отдельно и собираются вместе только на заключительных этапах. Такой уникальный способ размножения вирусов называется дисъюнктивным (от лат. *disjunctus* — разобщенный). У крупных фагов морфогенез протекает под контролем генетического аппарата, который регламентирует очередность присоединения разнообразных белков, одновременно для нескольких белковых структур бактериофага. Не многочисленные белки мелких фагов собираются по принципу самосборки.

Пятая стадия развития – лизис бактерии. Клетка высвобождает от 200 до 1000 новых фаговых частиц, способных инфицировать другие бактерии.

**Лизогенный цикл бактериофагов.** Первая стадия и вторая стадии. Лизогенный цикл запускается при блокировке литического цикла, поэтому первые две стадии у литического и лизогенного циклов совпадают.

Третья стадия. Геном бактериофага не приступает к транскрипции, а встраивается в бактериальную хромосому, причем всегда в одном и том же месте. Выбор между двумя путями развития зависит от скорости накопления регуляторных белков. Если преобладает индуктор литического цикла, то он запускается. При проявлении функции репрессорного белка литический цикл тормозится и вирус вступает в лизогенный цикл.

Четвертая стадия. На этой стадии клетка-хозяин может делиться неограниченное количество раз, каждый раз при этом воспроизводя вирус в своей ДНК. Однако, это состояние неустойчивое и поддерживается благодаря постоянному синтезу репрессорного белка. При снижении его концентрации вирус выходит из лизогенного цикла и запускает литический цикл с третьей стадии.

Развитие бактериофагов в культурах промышленных микроорганизмов приводит к тому, что клетки культуры погибают, не успев синтезировать необходимые вещества. Так нередко лизируются молочнокислые бактерии, входящие в состав заквасок для кисломолочных продуктов, что делает закваски не пригодными для употребления.

Бактериофаги, лизирующие зараженные ими бактерии (полностью и одномоментно разрушающие бактерию ввиду массивного одномоментного выхода вирионов), называют **вирулентными**.

Некоторые фаги, однако, инфицируют бактерии, но не вызывают их лизиса; такие фаги называются **умеренными** или профагами [13]. В клетке бактерии-хозяина они встраиваются в геном или существуют в виде плазмид, поэтому при делении бактерии передаются дочерним клеткам. У многих видов бактерий

профаги играют существенную роль в трансформации непатогенных штаммов в патогенные. Источниками данных фенотипических изменений являются токсины, кодируемые профагами.

#### **Значение бактериофагов:**

1. Контролируют численность микробных популяций.
2. Участвуют в горизонтальном переносе бактериальных генов, выступая в качестве векторных «систем».
3. Применяются в медицине для лечения и профилактики некоторых заболеваний (дизентерия, холера).
4. Используются в научных целях, например, как модели для изучения общебиологических систем, а также исследований в области молекулярной биологии, генетики, медицины.

### **6.1 Контрольные вопросы**

1. Перечислите особенности вирусов. Почему их относят к формам жизни?
2. Формы существования вирусов. Их особенности.
3. Строение вириона. Функции его структурных компонентов.
4. Приведите классификации вирусов: по размеру вириона, по виду и количеству цепочек нуклеиновой кислоты, по форме капсида.
5. Приведите классификацию вирусов, паразитирующих на микроорганизмах.
6. Строение бактериофага. Функции его основных компонентов.
7. Приведите классификации бактериофагов: по степени специфичности, по способности вызывать лизис в популяции бактерий.
8. Перечислите и охарактеризуйте стадии литического цикла.
9. В чем заключаются отличия лизогенного цикла от литического? Как осуществляется переключение с одного цикла на другой?
10. Какое значение имеют бактериофаги для человека?

### **6.2 Тестовые задания**

1. Какие из перечисленных ниже особенностей имеют отношение к вирусам?
  - a. Содержат только один тип нуклеиновых кислот (или ДНК или РНК).
  - b. Obligатные внутриклеточные паразиты.
  - c. Модифицируют метаболические цепочки клетки-хозяина, в соответствии со своим геномом.
  - d. Являются облигатными анаэробами.
  - e. Относятся к аэробам.
  - f. Обладают хемотаксисом.
2. Какие из перечисленных ниже особенностей имеют отношение к вирусам?
  - a. Дизъюнктивный способ размножения.
  - b. Используют спороношение как способ размножения.

- c. Делятся мийозом.
  - d. Не чувствительны к антибиотикам.
  - e. Чувствительны к интерферону.
  - f. Чувствительны к пенициллину.
  - g. Находятся в субмикронном диапазоне размеров.
3. Какие формы существования характерны для вирусов?
- a. Вирион.
  - b. Внутриклеточная форма.
  - c. Спора.
  - d. Кондий.
4. Из приведенного ниже списка выберите формы нуклеиновых кислот, характерные для вирусов.
- a. Двунитчатые.
  - b. Однонитчатые.
  - c. Линейные.
  - d. Кольцевые.
  - e. Фрагментированные.
5. Из приведенного ниже списка выберите правильное определение капсида.
- a. Это белковая оболочка вириона, окружающая нуклеиновую кислоту и состоящая из повторяющихся субъединиц – капсомеров, расположенных в определенной симметрической последовательности, определяющей форму вириона.
  - b. Это липидная оболочка вириона, окружающая нуклеиновую кислоту и состоящая из повторяющихся субъединиц – капсомеров, расположенных в определенной симметрической последовательности, определяющей форму вириона.
  - c. Это липидная оболочка вируса, окружающая нуклеиновую кислоту и состоящая из повторяющихся субъединиц – капсомеров, расположенных в определенной симметрической последовательности, определяющей форму вируса.
  - d. Это модифицированная мембрана клетки-хозяина, в которую встроены шипики – вирусные белки.
  - e. Это модифицированная мембрана клетки-хозяина, в которую встроены капсомеры – вирусные белки.
6. Из приведенного ниже списка выберите правильное определение суперкапсида.
- a. Это модифицированная мембрана клетки-хозяина, в которую встроены шипики – вирусные белки.
  - b. Это модифицированная мембрана клетки-хозяина, в которую встроены капсомеры – вирусные белки.

- c. Это белковая оболочка вириона, окружающая нуклеиновую кислоту и состоящая из повторяющихся субъединиц – капсомеров, расположенных в определенной симметрической последовательности, определяющей форму вириона.
  - d. Это липидная оболочка вириона, окружающая нуклеиновую кислоту и состоящая из повторяющихся субъединиц – капсомеров, расположенных в определенной симметрической последовательности, определяющей форму вириона.
  - e. Это липидная оболочка вируса, окружающая нуклеиновую кислоту и состоящая из повторяющихся субъединиц – капсомеров, расположенных в определенной симметрической последовательности, определяющей форму вируса.
7. Из приведенного ниже списка выберите правильное определение вирусов, поражающих бактерии.
- a. Бактериофаги.
  - b. Актинофаги.
  - c. Микофаги.
  - d. Цианофаги.
  - e. Вирусы-сателлиты.
  - f. Вирофаги.
8. Из приведенного ниже списка выберите правильное определение вирусов, поражающих грибы.
- a. Бактериофаги.
  - b. Актинофаги.
  - c. Микофаги.
  - d. Цианофаги.
  - e. Вирусы-сателлиты.
  - f. Вирофаги.
9. Из приведенного ниже списка выберите правильные определения вирусов, поражающих вирусный геном в клетке-хозяине.
- a. Бактериофаги.
  - b. Актинофаги.
  - c. Микофаги.
  - d. Цианофаги.
  - e. Вирусы-сателлиты.
  - f. Вирофаги.
10. Из приведенного ниже списка выберите пункты, соответствующие механизмам литического цикла бактериофагов:
- a. Адсорбция фага на фагоспецифических рецепторах бактериальной клетки.
  - b. Инъекция нуклеиновой кислоты бактериофага в клетку-хозяина.

- c. Репликация нуклеиновой кислоты бактериофага
- d. Морфогенез фагов.
- e. Споруляция.
- f. Удвоение геномов бактериофагов при размножении пораженных ими бактерий.

11. Из приведенного ниже списка выберите пункты, соответствующие механизмам лизогенного цикла бактериофагов:

- a. Адсорбция фага на фагоспецифических рецепторах бактериальной клетки.
- b. Инъекция нуклеиновой кислоты бактериофага в клетку-хозяина.
- c. Совместная репликация нуклеиновой кислоты бактериофага и бактериальной клетки.
- d. Морфогенез фагов.
- e. Споруляция.
- f. Удвоение геномов бактериофагов при размножении пораженных ими бактерий.

12. Из приведенного ниже списка выберите значение бактериофагов для человека.

- a. Контролируют численность микробных популяций.
- b. Вызывают ряд заболеваний у человека и животных.
- c. Участвуют в горизонтальном переносе бактериальных генов, выступая в качестве векторных «систем».
- d. Их токсины вызывают порчу продуктов питания.
- e. В медицине используются для лечения и профилактики некоторых заболеваний, (дизентерия, холера).
- f. Вызывают болезни высших растений.
- g. Используются для научных целей как модели для решения общебиологических задач, исследований в области молекулярной биологии, генетики, медицины.

## Список литературы

1. Ганина В.И., Королева Н.С., Фильчакова С.А. Техническая микробиология продуктов животного происхождения: Учебное пособие. – М.: ДеЛи принт, 2008. – 352 с.
2. Гольден; пер. с англ. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014.– 886 с.
3. Джей. Дж. М. Современная пищевая микробиология /Дж. М. Джей, М. Дж. Лёсснер, Д.А.
4. Костюченко В. А., Месянжинов В. В. Архитектура сферических вирусов Успехи биологической химии, т. 42, 2002, с. 177—192 177
5. Кузнецов А.Ф. Ветеринарная микология. 2-е изд., испр. и доп. Учебное пособие для вузов – М.: Юрайт, 2019. – 417 с.
6. Лаушкина, Т.А. Основы микробиологии, физиологии питания, санитарии и гигиены: Учебник / Т.А. Лаушкина - 3-е изд.. - М.: Academia, 2018. - 384 с.
7. Лухменёв В.П. Фитопатология. Учебное пособие для студентов вузов, обучающихся по специальности агрономии. Оренбург, 2012. – 299 с.].
8. Лысак В.В. Микробиология : учеб. пособие / В. В. Лысак. – Минск: БГУ, 2007 – 430 с
9. Микробиология: культивирование и рост бактерий. Практическое руководство для студ. биологич. спец. вузов /И. И. Концевая; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Чернигов: Десна Полиграф, 2017. – 44 с.
- 10.Морфология грибов: Учеб. пособие. 2-е изд., испр. и доп. — Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2003. — 215 с.
- 11.Мудрецова-Висс К.А. Микробиология, санитария и гигиена: учебник. / К.А. Мудрецова-Висс, В.П. Дедюхина. – 4-е изд., испр. и доп. – М.: ИД «ФОРУМ»: ИНФРА-М, 2010. – 400с.
- 12.Основы микробиологии, санитарии и гигиены в пищевой промышленности: учебник для нач. проф. образования /Л.В.Мармузова. — 8-е изд., стер. — М. : Издательский центр «Академия», 2014. — 160 с.
- 13.Основы микробиологии: учебник / К.А. Мудрецова-Висс, В.П. Дедюхина, Е.В. Масленникова; Владивостокский университет экономики и сервиса. – 5-е изд., исправленное, пересмотренное и дополненное. – М.: ИНФРА-М, 2014. – 354 с.
- 14.Подколзина В.А. Медицинская микробиология: конспект лекций для вузов, Издательство: «Научная книга», 2009 – 240 стр.
- 15.Франклин Т . Сноу Дж , Биохимия антимикробного действия, пер с англ М . 1984. Schleifer K. H.. "Methods Microbiol.". 1985, v 18, p. 123 56.
- 16.Шлегель Г. Общая микробиология Мир 1987 г. 567 стр.

17. Dubochet J, McDowell AW, Menge B, Schmid EN, Lickfeld KG. Electron microscopy of frozen-hydrated bacteria. *J Bacteriol.* 1983;155(1):381-390. doi:10.1128/JB.155.1.381-390.1983
18. International Journal of Food Microbiology. Publisher Elsevier on behalf of the International Union of Microbiological Societies Committee on Food Microbiology and Hygiene
19. Matias VR, Al-Amoudi A, Dubochet J, Beveridge TJ. Cryo-transmission electron microscopy of frozen-hydrated sections of *Escherichia coli* and *Pseudomonas aeruginosa*. *J Bacteriol.* 2003;185(20):6112-6118. doi:10.1128/jb.185.20.6112-6118.2003
20. Silhavy TJ, Kahne D, Walker S. The bacterial cell envelope. *Cold Spring Harb Perspect Biol.* 2010;2(5):a000414. doi:10.1101/cshperspect.a000414

Криштоп Владимир Владимирович  
Морозов Максим Игоревич

## **Основы морфологии микроорганизмов**

**Учебно-методическое пособие**

В авторской редакции

Редакционно-издательский отдел Университета ИТМО

Зав. РИО

Н.Ф. Гусарова

Подписано к печати

Заказ №

Тираж

Отпечатано на ризографе

**Редакционно-издательский отдел**  
**Университета ИТМО**  
197101, Санкт-Петербург, Кронверкский пр., 49, литер А