

Н. Б. Пилькевич
А. А. Виноградов
Е. Д. Боярчук

ОСНОВЫ МИКРОБИОЛОГИИ

**Министерство образования и науки Украины
Луганский национальный университет
имени Тараса Шевченко**

**Кафедра анатомии, физиологии человека
и животных**

**Н. Б. Пилькевич , А. А. Виноградов,
Е. Д. Боярчук**

ОСНОВЫ МИКРОБИОЛОГИИ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

**Луганск
«Альма-матер»**

2008

УДК 579.2(075.8)

ББК 28.4я73

П 32

Рецензенты:

И.А. Иванюра – доктор биологических наук, профессор кафедры анатомии, физиологии человека и животных Луганского национального университета имени Тараса Шевченко

С.В. Вовк – кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии Луганского национального университета имени Тараса Шевченко

П 32 Пилькевич Н.Б., Виноградов А.А., Боярчук Е.Д. Основы микробиологии: Учебное пособие для студентов высших учебных заведений. - Луганск: Альма-матер, 2008. - 192 с.

В учебном пособии представлены материалы по таким разделам: таксономия микроорганизмов, морфология, физиология и экология микроорганизмов и др. Раскрывается природа роста и развития бактерий, природа их биохимической активности. Большое внимание уделено изучению взаимоотношений микроорганизмов с человеком.

Будучи учебным пособием, книга дает студентам и аспирантам биологам основные знания предмета, формирует целостное научное мировоззрение о роли микроорганизмов в существовании природы, об их экологическом значении, их роли в патологии человека.

Предназначается для студентов высших учебных заведений.

*Рекомендовано в печать учебно-методическим советом Луганского национального педагогического университета имени Тараса Шевченко;
(протокол № 8 от 2 апреля 2008 г.)*

УДК 579.2(075.8)

ББК 28.4я73

Коллектив авторов, 2008

Альма-матер, 2008

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
ТЕМА 1: МИКРОБИОЛОГИЯ: ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ЗАРОЖДЕНИЯ И РАЗВИТИЯ	10
§ 1. История зарождения микробиологии.....	10
§ 2. Вклад отечественных ученых в развитие микробиологии.....	23
ТЕМА 2: СОВРЕМЕННЫЕ ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ ЖИВЫХ СУЩЕСТВ	28
§ 1. Положение микроорганизмов в системе животного мира.....	28
§ 2. Современные принципы таксономии, номенклатуры, систематики и классификации живых существ.....	30
Вопросы для самоконтроля	36
ТЕМА 3: МОРФОЛОГИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА И ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ БАКТЕРИЙ	37
§ 1. Формы бактерий.....	37
§ 2. Ультраструктура бактерий.....	45
§ 3. Покоящиеся формы бактерий.....	58
§ 4. Особенности строения актиномицетов, риккетсий, хламидий, микоплазм.....	61
§ 5. Модифицированные и инволюционные формы бактерий.....	64
§ 6. Химический состав бактерий.....	66
Вопросы для самоконтроля	70
ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ К ТЕМЕ 3	71
ТЕМА 4: ФИЗИОЛОГИЯ БАКТЕРИЙ	75
§ 1. Физико-химические свойства бактерий.....	75
§ 2. Общая характеристика метаболизма бактерий.....	77
§ 3. Питание бактерий.....	79
§ 4. Ферменты микроорганизмов.....	83
§ 5. Рост и размножение бактерий.....	86
§ 6. Принципы культивирования микроорганизмов.....	90
Вопросы для самоконтроля	93
ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ К ТЕМЕ 4	94
ТЕМА 5: ВАЖНЕЙШИЕ БИОХИМИЧЕСКИЕ	

ПРОЦЕССЫ, ВЫЗЫВАЕМЫЕ МИКРООРГАНИЗМАМИ И ИХ ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ.....	96
§ 1. Превращение безазотистых органических веществ.....	96
Анаэробные процессы.....	96
Аэробные процессы.....	114
§ 2. Превращения азотсодержащих веществ.....	121
<i>Вопросы для самоконтроля.....</i>	129
ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ К ТЕМЕ 5.....	130
ТЕМА 6: ИСТОЧНИКИ ИНФИЦИРОВАНИЯ ПИЩЕВЫХ ПРОДУКТОВ МИКРООРГАНИЗМАМИ.....	132
<i>Вопросы для самоконтроля.....</i>	154
ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ К ТЕМЕ 6.....	154
ТЕМА 7: ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ.....	156
§ 1. Типы экологических связей микроорганизмов.....	156
§ 2. Микрофлора водоемов.....	158
§ 3. Микрофлора грунта.....	161
§ 4. Микрофлора воздуха.....	163
§ 5. Микрофлора продуктов питания.....	165
§ 6. Нормальная микрофлора тела человека.....	166
§ 7. Роль нормальной микрофлоры в жизнедеятельности человека.....	175
<i>Вопросы для самоконтроля.....</i>	181
ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ К ТЕМЕ 7.....	182
ВОПРОСЫ К МОДУЛЮ.....	185
РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА.....	187
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ.....	188
ОТВЕТЫ К ТЕСТОВЫМ ЗАДАНИЯМ.....	191

ПРЕДИСЛОВИЕ

Микробиология – наука о клеточных формах жизни – микроорганизмах.

Микробиология (от греч. *micros* – малый, *bios* – жизнь. *logos* – учение) – отрасль общей биологии, которая изучает микроскопические организмы растительного и животного происхождения. В микробиологии выделяют разделы: общую и частную микробиологию. *Общая микробиология* изучает закономерности строения, физиологии, генетики и экологии микроорганизмов, занимается их систематикой. *Частная микробиология* изучает отдельных представителей микромира в зависимости от их влияния на неживую и живую природу, в том числе и человека. К разделам частной микробиологии относятся: медицинская, ветеринарная, техническая, сельскохозяйственная, пищевая, океаническая и космическая микробиология.

Медицинская микробиология изучает патогенные и условно-патогенные для человека микроорганизмы: бактерии, грибы, простейшие. В зависимости от природы изучаемых патогенов в медицинской микробиологии выделены дисциплины: бактериология, микология, протозоология. Каждая из этих дисциплин изучает морфологию, физиологию, наследственность и изменчивость, отношение к внешним воздействиям среды и экологию патогенных и условно-патогенных бактерий, грибов, простейших; их роль в этиологии и патогенезе инфекционных и соматических заболеваний; разрабатывает методы специфической диагностики, профилактики и лечения инфекционных болезней.

Разделами медицинской микробиологии в зависимости от медицинских нужд являются также клиническая, санитарная и фармакологическая микробиология.

Клиническая микробиология изучает этиологический спектр, биологические свойства, патогенез и иммунитет за-

болеваний, вызванных условно-патогенными микроорганизмами в неинфекционных стационарах, а также распространённость этих возбудителей в антропогенной среде - больничных учреждениях. Клиническая микробиология разрабатывает методы специфической диагностики, профилактики и лечения оппортунистических, ятрогенных инфекций и дисбактериозов.

Санитарная микробиология изучает микрофлору почвы, воды, воздуха, объектов окружающей среды, продуктов питания и прочих объектов для гигиенической характеристики и оценки их как возможных источников и факторов передачи патогенных и условно-патогенных микроорганизмов; разрабатывает методы количественного определения микробов в объектах исследования, методы очистки воды, воздуха, почвы от микроорганизмов, прежде всего, патогенных.

Фармакологическая микробиология – это профессионально ориентированная дисциплина, интегрирующая основы медицинской, санитарной и промышленной микробиологии. Фармацевтическая микробиология изучает: возбудителей инфекционных заболеваний человека и растений, условия микробной порчи лекарственного сырья и контаминации препаратов в процессе изготовления и хранения; правила асептики, антисептики и дезинфекции при промышленном и экспериментальном изготовлении фармацевтических препаратов; технологии получения антимикробных и иммунобиологических препаратов лечебно-профилактического и диагностического назначения.

Техническая или промышленная микробиология занимается разработкой биотехнологии синтеза микроорганизмами биологически активных веществ (витаминов, ферментов, антибиотиков, спиртов, интерферонов и др.).

Сельскохозяйственная микробиология изучает микроорганизмы, которые вызывают заболевания у растений, участвуют в круговороте веществ, в почвообразовательных про-

цессах; разрабатывает методы повышения плодородия почв с помощью микроорганизмов, получения удобрений и кормов для животных.

Ветеринарная микробиология изучает болезнетворные микроорганизмы, вызывающие инфекционные заболевания у животных; разрабатывает методы их диагностики, профилактики и лечения.

Пищевая микробиология разрабатывает методы получения пищевых продуктов с помощью микроорганизмов, а также способы защиты пищевых продуктов от микробной порчи.

Океаническая микробиология изучает микрофлору и микрофауну морей, рек и других водоемов.

Космическая микробиология занимается исследованием микроорганизмов космического пространства и планет.

Микроорганизмы имеют общие с высшими животными и растениями признаки: самоорганизация, самовоспроизведение, саморегуляция и саморазвитие. К специфическим признакам микроорганизмов, как живых существ, относятся: микроскопические размеры, сравнительно простая организация, высокая скорость размножения, исключительная биохимическая активность, пластичность и приспособляемость, повсеместное распространение в биосфере, возможность проявления патогенных свойств. Всех известных представителей микромира подразделяют на патогенные, или болезнетворные (от греч. pathos – болезнь), условно-патогенные (способные вызвать заболевание при определённых условиях) и непатогенные, или сапрофитные (от греч. sapos – гнилой phyton – растение). Как было указано ранее, патогенные и условно-патогенные микроорганизмы являются объектом изучения медицинской микробиологии.

Микробиология как наука, наряду с самостоятельным предметом изучения, располагает собственными методами исследования, основанными на использовании достижений

других наук, таких, как физика, химия, генетика, иммунология. К числу таких методов относят микроскопический, бактериологический, серологический и молекулярно-генетический. Целью этих методов является установление микробной этиологии заболеваний прямым (выделение возбудителей) или косвенным (обнаружение микробных антигенов, антител, нуклеиновых кислот) способом.

Изложение материала у учебном пособии «Основы микробиологии» представлено в соответствии с программой курса и состоит из разделов, которые охватывают вопросы общей микробиологии: систематики микроорганизмов, морфологии, физиологии микроорганизмов, их ультраструктуры, химического состава и размножения, практического значения биохимических процессов, вызываемых микроорганизмами, экологии микроорганизмов.

Для лучшего восприятия учебного материала текст иллюстрируется информативными рисунками и схемами.

Каждая из тем завершается контрольными вопросами и тестовыми заданиями, что позволяет студенту подвести краткий итог изложенному материалу, а также позволит студентам самостоятельно выявить уровень усвоения материала.

Содержащийся материал учебного пособия предусматривает дальнейшую самостоятельную работу студента. Поэтому в конце учебного пособия приводится список рекомендованной литературы.

Курс «Основы микробиологии» изучается на специальности «Гостиничное и ресторанное дело». На изучение курса отводится 14 часов лекций, 12 часов практических занятий и 30 часов самостоятельной работы. После изучения курса студенты сдают зачет.

Индивидуальный рейтинг студента по курсу «Основы микробиологии» определяется путем суммирования баллов

по отдельным видам деятельности. Максимальная сумма рейтинговых баллов с учетом модуля составляет 100 баллов.

Распределение рейтинговых баллов по видам деятельности:

Виды деятельности	Баллы
Модуль	40
Теоретический блок	30
Лабораторный журнал	10
Внеаудиторная, самостоятельная работа	20
Общая сумма	100

Считается, что студент усвоил курс «Основы микробиологии», если его индивидуальная сумма рейтинговых баллов составляет от 61 до 100 баллов.

ТЕМА 1: МИКРОБИОЛОГИЯ: ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ЗАРОЖДЕНИЯ И РАЗВИТИЯ

§ 1. История зарождения микробиологии

Историю зарождения и развития микробиологии целесообразно разделить на 6 этапов: эвристический, морфологический, физиологический, иммунологический, химиотерапевтический и молекулярно-генетический. Каждый из этих этапов имеет своё начало, но не имеет конца, поскольку процесс познания в той или иной области биологии микроорганизмов и патологии вообще бесконечен. Поэтому историю зарождения и развития микробиологии целесообразно представлять не как цепь отдельных периодов, а как пирамиду периодов, в которой каждый из предшествующих является базой для последующего.

Эвристический период (от греч. *heuriskein* – отыскиваю, открываю) – самый ранний и наиболее длительный период микробиологии, который начался во времена становления человеческого общества. Основным приёмом познания истины в этот период были логические умозаключения и предположения, основанные на констатации отдельных фактов из жизни людей и не связанные с научными экспериментами. Эвристический подход применялся человечеством и для решения вопроса о происхождении заразных (морowych) болезней.

Основным итогом эвристического периода явилось формулирование ряда гипотез происхождения инфекционных болезней: астрологической, демонической, гуморальной, теологической, миазматической, контагиозной. Согласно астрологической гипотезе, заразные болезни возникают как следствие неблагоприятного расположения небесных тел. Сторонники демонической гипотезы причиной болезни считали злых духов, демонов, бесов, которые якобы вселяются в

людей. Напротив, сторонники теологической гипотезы утверждали, что заразные болезни являются божьим наказанием за человеческие грехи. Согласно гуморальной гипотезе, причиной моровых болезней является негармоничное соединение и брожение биологических жидкостей организма человека.

Сторонники наиболее прогрессивной контагиозной гипотезы (Демокрит – 460-370 гг. до н.э., Фукидид – 460-395 гг. до н. э., Варрон – 116-27 гг. до н. э., Парацельс – 1493-1541 гг., Джироламо Фракасторо – 1478-1553 гг.), считали, что инфекционные болезни вызываются контагиями – живыми мельчайшими существами, невидимыми невооружённым глазом – *contagium vivum*. По мнению контагионистов, основные положения которых наиболее полно и чётко сформулировал Д. Фракасторо, каждая заразная болезнь вызывается своим специфическим контагием. С целью профилактики заразных болезней Д. Фракасторо предложил ряд противоэпидемических мер: изоляция больных, ношение масок, обработка предметов уксусом, карантин. Вместе с тем, Д. Фракасторо, развивая «контагионистские» взгляды о передаче заразных болезней, частично сохранял представления «миазматиков» - о непосредственном возникновении заразы в воздухе при особом состоянии («конституции») последнего.

Согласно миазматической гипотезе (Гиппократ - 460-377 гг. до н.э., Гален – 130-200 гг. до н.э.), причиной заразных болезней являются миазмы – ядовитые испарения, продукты гниения (от греч. *miasma* – загрязнение, скверна). Считалось, что болезнетворные миазмы, разносимые ветрами и дождями, вызывают массовые заболевания людей и животных.

Между сторонниками контагиозной и миазматической гипотез на протяжении многих веков велась ожесточенная дискуссия.

Дуалистической концепции, признававшей существование как миазм, так и контагиев, придерживались Тит Лукре-

ций Карр (99-55 гг. до н. э.) и Авиценна (980-1037 гг.).

Эвристический период продолжается до настоящего времени, поскольку причина ряда болезней человека (психических, соматических) ещё далека от разрешения.

Морфологический период начинается с 1676 г., когда голландец Антони ван Левенгук (1632-1723 гг.) обнародовал результаты своих наблюдений в Лондонском Королевском обществе об открытии им микроскопических животных, которых он назвал «animalculum vivum». Левенгук сумел изготовить двояковыпуклые линзы с кратностью увеличения 200-270 раз (теоретический предел увеличения двояковыпуклой линзы – 250-300 раз). Из таких линз первооткрыватель микромира сконструировал примитивный микроскоп, посредством которого рассматривал различные объекты: воду из пруда, зубной налёт, фекалии, настои и многое другое. В этих объектах Левенгук обнаружил огромное количество подвижных мельчайших живых существ округлой, овальной, нитевидной, спиралевидной форм. Наряду с описанием открытых им существ, Левенгук проводил их зарисовку, которая была настолько точна, что сохранила своё значение до настоящего времени. Все свои открытия Левенгук обобщил в книге «Тайны природы, открытые Антониом Левенгуком». Сам первооткрыватель бактерий не считал их возбудителями заболеваний у человека, хотя отметил широкое распространение микроскопических обитателей в природе.

Открытия Левенгука привлекли к себе внимание других натуралистов, исследования которых подтвердили повсеместное распространение микроорганизмов. Вместе с тем, немногие из последователей Левенгука считали, что микроскопические существа способны вызвать заболевания. Причинами инфекционных болезней в то время по-прежнему считались миазмы и брожение соков организма.

Морфологические исследования интенсифицировались в XIX в. и продолжаются до настоящего времени.

Физиологический период. В XVII-XVIII вв. среди гипотез, объясняющих причины инфекционных болезней, доминировала гуморальная гипотеза. Ввиду этого основные усилия учёных сосредоточились на изучении брожения, которое считалось химическим процессом.

Физиологический период развития микробиологии начинается в 1793 г. с работ французского химика А.Л. Лавуазье (1743-1794 гг.), посвящённых спиртовому брожению. Своей работой А.Л. Лавуазье показал, что брожение - не химический, а биологический процесс, связанный с жизнедеятельностью дрожжей. В 1793 г. он писал: «Достаточно немного пивных дрожжей, чтобы... дать первый толчок к брожению: оно потом продолжается само собой».

В 1837 г. французский ботаник Ш. Каньяр де Латур (1777-1859 гг.) при микроскопии осадка, образующегося при спиртовом брожении, пришёл к выводу, что он состоит из живых существ, жизнедеятельность которых и является причиной брожения.

Почти одновременно с Ш. Каньяром де Латуром немецкий учёный Ф. Кютцинг (1807-1893 гг.) установил, что причиной уксусного брожения являются микроскопические живые организмы, образующие слизистую плёнку на поверхности жидкости, содержащей спирт. Другой немецкий естествоиспытатель Т. Шванн (1810-1882 гг.) пришёл к аналогичным выводам.

Таким образом, истинная природа брожения независимо друг от друга и почти одновременно была открыта А.Л. Лавуазье, Ш. Каньяром де Латуром, Ф. Кютцингом и Т. Шванном, которые пришли к заключению о связи процессов брожения с жизнедеятельностью микроорганизмов. Основной вывод из этих исследований был чётко сформулирован Ф. Кютцингом: «Мы теперь должны каждый процесс брожения рассматривать иначе, чем до сих пор их рассматривала химия. Весь процесс спиртового брожения зависит от присут-

ствия дрожжей, уксусного – от наличия уксусной матки». Однако идея о биологической природе брожения, высказанная этими исследователями, не получила признания сторонников теории физико-химической природы брожения, в связи с чем последняя оставалась господствующей.

Несмотря на это, передовые учёные продолжали ставить вопрос: если брожение пива вызывают микробы, не могут ли им подобные вызывать брожение в организме человека?

Первое экспериментальное доказательство микробной природы заболеваний было получено в 1827 г. итальянским естествоиспытателем А. Басси (1773-1856 гг.), который, изучая заболевание шелковичных червей, обнаружил передачу болезни при переносе микроскопического грибка от больной особи к здоровой. Позднее, в 1837 г. А. Донне обнаружил во влагалищном отделяемом *Trichomonas vaginalis*; в 1839 г. И. Шенлейн выделил возбудителя фавуса; в 1843 г. Д. Груби обнаружил возбудителя трихофитии; в 1849-54 гг. А. Поллендер, К. Давен и Ф.А. Брауэл выявили бактерии сибирской язвы; в 1859 г. Д.Ф. Лямбль – лямблии; в 1868-73 гг. О. Обермейер - боррелии возвратного тифа. Тем не менее, несмотря на многочисленные доказательства связи микроорганизмов с заболеваниями человека, в целом представление о микробной природе инфекционных болезней в течение долгого времени не получало признания.

Расцвет микробиологии в физиологический период связан с именами выдающихся учёных Л. Пастера и Р. Коха. Их научная деятельность положила начало современной микробиологии. К этому времени наука располагала значительным количеством фактов повсеместного распространения микроорганизмов, однако роль их в патологии человека оставалась недоказанной.

Вклад Луи Пастера (1822-1895 гг.) в микробиологию огромен. Будучи химиком по образованию, Л. Пастер в начале своей научной карьеры установил, то плесневый грибок, рас-

туший в растворе винной кислоты, потребляет правовращающие изомеры данного вещества. Это позволило ему сделать вывод о специфическом воздействии микроорганизмов на субстраты и послужило теоретической основой для последующего изучения физиологии микроорганизмов.

Конкретный вклад Л. Пастера в микробиологию состоит в следующем:

1. Были глубоко изучены различные виды брожения: молочнокислое, спиртовое, масляно-кислое. Установлено, что эти процессы вызываются определёнными видами микроорганизмов и непосредственно связаны с их жизнедеятельностью. Сформулирована в законченном виде физиологическая теория брожений, являющихся результатом «жизни без воздуха, жизни без свободного кислорода».

2. Был открыт анаэробный способ существования микроорганизмов, то есть «жизнь без кислорода». Были введены термины «аэробный» и «анаэробный» для обозначения жизни в присутствии или в отсутствии молекулярного кислорода. Знания об особенностях дыхания микроорганизмов послужили основой для разработки методов выращивания аэробов и анаэробов.

3. Было экспериментально доказано, что причиной «болезней вина и пива», болезней шелковичных червей, болезней животных и человека являются микроорганизмы. Впервые было показано, что микроорганизмы – это активные формы, полезные или вредные, энергично воздействующие на окружающую природу, в том числе и человека.

4. Экспериментально доказана невозможность самозарождения живых существ в современных условиях: всё живое, в том числе и микроорганизмы, возникает из себе подобных.

5. Разработаны способы борьбы с возбудителями заболеваний, в том числе и метод асептики (метод предупреждения попадания микроорганизмов в раны): (а) пастеризация –

дробное прогревание пищевых продуктов при 60-70°C; (б) автоклавирование – прогревание при 120°C с водяным паром под давлением; (в) инактивация возбудителей в парах химических веществ; (г) кипячение; (д) обеззараживание предметов сухим жаром.

6. Был открыт и разработан принцип получения живых вакцин для предупреждения инфекционных болезней животных и человека, заключающийся в аттенуации (ослаблении) вирулентных свойств возбудителей.

7. Созданы и успешно применены первые искусственные вакцины для предупреждения сибирской язвы и бешенства.

Одним из основоположников медицинской микробиологии, наряду с Л. Пастером, является немецкий микробиолог Роберт Кох (1843-1910 гг.). Вклад Р. Коха в микробиологию состоит:

1. В окончательном доказательстве этиологической роли *Bacillus anthracis* при сибирской язве.

2. В открытии возбудителей туберкулёза и холеры.

3. В открытии гиперчувствительности замедленного типа при туберкулёзе.

4. В разработке и введении в практику туберкулина, используемого до настоящего времени при диагностике туберкулёза. Р. Кох предложил и внедрил в микробиологическую практику плотные питательные среды, значительно облегчающие выделение чистых культур возбудителей инфекционных болезней.

5. Впервые применил анилиновые красители для окраски микроорганизмов.

6. Использовал для микроскопии иммерсионную систему и конденсор.

7. Впервые применил фотографирование микроорганизмов.

8. Окончательно сформулировал и экспериментально подтвердил справедливость критериев признания микроорга-

низмов возбудителями конкретного заболевания (триада Генле-Коха). Критерии этой триады таковы: (1) микроорганизмы, предполагаемые в качестве возбудителей определенного заболевания, должны встречаться только лишь при этом заболевании; (2) возбудители заболевания должны быть выделены в чистой культуре; (3) выделенные микроорганизмы должны вызвать соответствующее заболевание в организме экспериментального животного.

В настоящее время триада несколько утратила своё значение, поскольку отдельные возбудители (например, вирусы гепатитов) не выделяются в чистой культуре в связи с трудностями их культивирования. С другой стороны, ряд микроорганизмов (стафилококки, стрептококки, эшерихии и др.) являются возбудителями многих инфекционных заболеваний.

В 1905 г. за исследование туберкулеза Р. Коху была присуждена Нобелевская премия.

Таким образом, трудами Л. Пастера и Р. Коха было неоспоримо доказано, что причиной инфекционных заболеваний являются микроорганизмы. Научный авторитет этих учёных оказал значительное влияние на медицинскую общественность, что привело, в конечном итоге, к признанию роли микроорганизмов в патологии человека. В последующем были открыты многие возбудители инфекционных болезней человека и животных. В числе первых, кто оценил значение открытий Л. Пастера, был английский хирург Д. Листер (1827-1912 гг.). Поняв, что причиной большой частоты смертельных случаев после операций является заражение ран бактериями, Д. Листер впервые в медицинской практике ввёл методы предупреждения подобного заражения ран (асептика), заключающиеся в обработке всех хирургических инструментов карболовой кислотой и разбрызгиванием её в операционной во время операции. Он же использовал повязки, пропитанные карболовой кислотой (антисептика), что, в

целом, существенно уменьшило число смертельных исходов после операций.

Большой вклад в развитие общей микробиологии внесли русский микробиолог Сергей Николаевич Виноградский (1856-1953 гг.) и голландский микробиолог Мартин Бейеринк (1851-1931 гг.), которые являются основоположниками экологического направления микробиологии, связанного с изучением роли микроорганизмов в природных условиях и участием их в круговороте веществ в природе. С.Н. Виноградский ввёл в исследование микроорганизмов микроэкологический принцип, заключающийся в создании специфических (элективных) условий, дающих возможность преимущественного развития определённой группы микроорганизмов. В 1893 г. С.Н. Виноградским были открыты анаэробные азотфиксирующие бактерии, играющие существенную роль в круговороте азота в природе. Им же из почвы выделены микроорганизмы, представляющие собой совершенно новый тип жизни и получившие название хемолитоавтотрофных. В качестве единственного источника углерода для построения всех веществ клетки хемолитоавтотрофы используют углекислоту, а энергию получают в результате окисления неорганических соединений серы, азота, железа, сурьмы или молекулярного водорода. Это было открытие хемосинтеза.

Развивая микроэкологический принцип, М. Бейеринк открыл аэробные азотфиксирующие бактерии. Ему принадлежат работы по исследованию физиологии клубеньковых бактерий, изучению процессов денитрификации и сульфатредукции, работы по изучению ферментов микроорганизмов.

Последующее изучение физиологии отдельных групп микроорганизмов позволило А. Клюйверу (1888-1956 гг.) и К. ван Нилю (род. 1897 г.) сформулировать теорию биохимического единства жизни. Общее основано на единстве 3-х

групп процессов: механизмах передачи информации, энергетических и конструктивных процессах. А. Клейвер доказал 2 последних положения, единство системы передачи информации у всех типов жизни было установлено позднее.

Изучение физиологии микроорганизмов продолжается и в настоящее время.

Иммунологический период. На тот факт, что человек, переболевший инфекционной болезнью, повторно ею, как правило, не болеет, указывал ещё Фукидид (460-395 гг. до н.э.). Однако о механизмах, обеспечивающих такую приобретенную устойчивость (иммунитет), стало известно лишь в результате исследований И.И. Мечникова (1845-1916 гг.) и П. Эрлиха (1854-1915 гг.).

При изучении взаимоотношений хозяина и микроорганизма-паразита русским учёным Ильёй Ильичом Мечниковым была открыта особая группа клеток, обеспечивающих фагоцитоз – поглощение и уничтожение микроорганизмов. Сделанное открытие позволило И.И. Мечникову в 1883 г. сформулировать фагоцитарную (клеточную) теорию иммунитета. Согласно этой теории, иммунитет представляет собой защитную биологическую реакцию, в основе которой лежит способность белых кровяных телец (фагоцитов) захватывать и разрушать попавшие в организм простые тела, в том числе и микроорганизмы.

После установления факта выработки в организме антител против бактерий и их токсинов немецкий учёный Пауль Эрлих предложил гуморальную теорию иммунитета, согласно которой иммунитет является результатом обезвреживающего действия различных антител (антитоксинов, бактериолизин, опсоцинов, агглютининов и т.п.).

Между сторонниками клеточной и гуморальной теорий иммунитета развернулась многолетняя и на редкость плодотворная научная дискуссия, в результате которой были раскрыты многие механизмы иммунитета. И.И. Мечников од-

ним из первых понял, что клеточная и гуморальная теории иммунитета взаимно дополняют друг друга. Обе теории оказались правомочными. За исследования по иммунитету И.И. Мечникову и П. Эрлиху в 1908 г. была присуждена Нобелевская премия.

Идеи гуморальной теории иммунитета легли в основу разработки иммунологических методов диагностики инфекционных заболеваний и серотерапии - способа лечения экзотоксических инфекций при помощи антитоксических сывороток, содержащих защитные антитела. Из учёных, работавших в области серотерапии заразных болезней, достойны упоминания Виктор Бабеш (1854-1926 гг.) и Эмиль Адольф фон Беринг (1854-1917 гг.). В 1889-1890 гг. В. Бабеш при лечении от бешенства людей с укушенными ранами головы, наряду с антирабической вакциной, начал применять и антирабическую сыворотку, им изготовленную. Эта сыворотка явилась первой в мире терапевтической сывороткой.

Клиническое применение противодифтерийной сыворотки было начато Э. А. фон Берингом в декабре 1891 г., после чего способ серотерапии дифтерии получил широкое распространение и поддержку вследствие своей эффективности. В 1901 г. Э. А. фон Беринг совместно с Эмилем Ру (1853-1933 гг.) был удостоен Нобелевской премии.

Существенный вклад в микробиологию в иммунологический период внесли Ж. Борде, О. Жангу (разработали реакцию связывания комплемента), Э. Ру, А. Йерсен (разработали метод получения гетерологичных антитоксических сывороток) и др.

Начало XX в. отмечено интенсивной разработкой проблемы специфической профилактики инфекционных заболеваний: вакцина против туберкулёза (А. Кальметт и Ш. Герен), противочумная вакцина (Г. Жерар и К. Робик), противотуляремийная вакцина (Б.Я. Эльберт, Н.А. Гайский), дифтерийный и столбнячный анатоксины (Г. Рамон).

Химиотерапевтический период является основополагающим в развитии эффективных средств лечения инфекционных заболеваний – создаётся учение о химиотерапевтических препаратах и антибиотиках.

Основоположником научной химиотерапии является русский врач Дмитрий Леонидович Романовский (1861-1921 гг.), установивший в 1891 г. изменения в строении малярийного плазмодия при действии на него хинина.

Мощный толчок к дальнейшему развитию химиотерапии был дан П. Эрлихом, который в 1885 г. сформулировал основную идею химиотерапии и иммунологии – рецепторную теорию. Согласно этой теории, клетки избирательно взаимодействуют с определёнными химическими веществами благодаря наличию у них специфического рецепторного аппарата. Рецепторная теория П. Эрлиха сыграла выдающуюся роль в развитии химиотерапии и иммунологии и в настоящее время является подтверждённой и общепризнанной. Рецепторная теория объясняла причины специфического воздействия на микробные клетки различных химических веществ и служила теоретической предпосылкой для искусственного создания антимикробных препаратов.

Наряду с созданием рецепторной теории, П. Эрлих доказал трипаноцидную активность бензидиновых красителей; предложил метод химических вариаций для создания новых искусственных химиопрепаратов; разработал на основе предложенного им метода первые антиспирохетные химиопрепараты – атоксил, сальварсан и неосальварсан; сформулировал требования, предъявляемые к химическим препаратам; ввёл понятие химиотерапевтического индекса для оценки качества химиопрепаратов.

Следующим важным этапом в развитии химиотерапевтического направления в микробиологии было открытие антибиотиков. В 1928 г. Александр Флеминг (1881-1955 гг.) от-

крыл пенициллин, что возвестило новую эру – эру антибиотикотерапии, вызвавшую подлинную революцию в медицине. В развитии этого направления приняли участие Э.Б. Чейн и Х.У. Флори, которые совместно с А. Флемингом в 1945 г. были удостоены Нобелевской премии за получение пенициллина.

В 1943 г. Селман Абрахам Ваксман (1888-1973 гг.) получил антибиотик стрептомицин, оказавшийся эффективным при лечении туберкулёза, чумы и других инфекционных заболеваний. За открытие стрептомицина С. А. Ваксман в 1952 г. был удостоен Нобелевской премии.

Первый представитель (пронтозил) новой группы антимикробных химиопрепаратов – сульфаниламидов был синтезирован в 1932 г. чешским учёным Герхардом Домагком (1895-1964 гг.). Сульфаниламиды оказались наиболее эффективными при лечении стрептококковых инфекций. За получение пронтозила Г. Домагк стал лауреатом Нобелевской премии в 1939 г.

Дальнейшие исследования в области антимикробных веществ привели к открытию многих новых антибиотиков и химиопрепаратов. Их разработка продолжается до настоящего времени.

Молекулярно-генетический период развития микробиологии начинается с 1940-х гг. в связи с возникновением молекулярной генетики и молекулярной биологии. В 1944 г. в опытах на бактериях О. Эвери, К. Маклеод и М. Маккарти доказали роль дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) в хранении и передаче наследственной информации. Было установлено, что минимальной структурно-функциональной единицей генома является ген - определённый участок ДНК. Была открыта универсальность генетического кода бактерий, растений, животных и человека. Расшифрованы на молекулярном уровне: биологические процессы микробных клеток, обеспечивающие их жизнедеятельность; антигенная

структура бактерий; геномы многих бактерий; основные принципы кодирования генетической информации в ДНК бактерий. Дальнейшее изучение генетики бактерий привело к открытию вне хромосомных факторов наследственности: плазмид, транспозонов, вставок-последовательностей. В 1972 г. Пол Берг впервые получил *in vitro* рекомбинантную ДНК, состоящую из фрагментов разных молекул бактериальной и вирусной ДНК. Это дало возможность искусственного конструирования генов и пересадки отдельных генов из одних клеток в другие. Методы генной инженерии широко используются в настоящее время для получения различных биологически активных веществ (гормонов, витаминов, интерферонов, ферментов и др.). На основе достижений молекулярной генетики и биологии разработаны принципиально новые методы лабораторной диагностики: иммуноферментный, радиоиммунный анализ, полимеразная цепная реакция, гибридизация нуклеиновых кислот.

§ 2. Вклад отечественных учёных в развитие микробиологии.

Существенный вклад в развитие микробиологии внесли отечественные учёные. В предыдущем параграфе была отмечена роль С.Н. Виноградского, И.И. Мечникова, Д.А. Романовского. Рядом с ними по праву можно поставить имена и многих других видных учёных.

Сторонником идеи о живом возбудителе инфекционных заболеваний был русский врач Данила Самойлович Самойлович (Сушинский) (1743-1805 гг.). Высказав мысль, что «чума вызывается особливим и совсем отменным существом», Д.С. Самойлович долгое время пытался обнаружить возбудителя этой болезни, однако технические возможности микроскопов того времени не позволили ему это сделать. В 1792-1793 гг. учёный прививал здоровым людям очень маленькие дозы «слабой чумы», что, по-видимому, явилось

попыткой оригинально адаптировать для профилактики чумы метод вариоляции. Этим Д.С. Самойлович высказал мысль о возможности создания искусственного иммунитета против чумы с помощью прививок. Наибольшего успеха в борьбе с чумой Д.С. Самойлович достиг, применяя противозидемические мероприятия (изоляция больных чумой, карантинные меры).

Украинский протозоолог Мартын Матвеевич Тереховский (1740-1796 гг.) был яростным противником теории самозарождения. Впервые применив экспериментальный метод в микробиологии, М.М. Тереховский в 1775 г. (за 100 лет до Л. Пастера) научно доказал, что «анималькули», возникающие в настоях, происходят из воды, которая была использована для этих настоев. Если же вода, содержащая этих мелких животных, была хорошо прокипячена или даже заморожена, настои остаются стерильными. Опыты М.М. Тереховского доказывали, что «анималькули» не зарождаются внезапно, самопроизвольно, а появляются в колбах с настоями вместе с некипячёной или недостаточно кипячёной водой. Эти опыты предвещали возникновение асептики - системы стерилизации посредством физических факторов. Наряду с этим, М.М. Тереховский изучал влияние на микроорганизмы электрических разрядов разной силы, химических веществ; изучал их дыхание, размножение и т.п. Вследствие малой известности работы М.М. Тереховского большого влияния на развитие микробиологии не оказали.

Георгий Норбертович Габричевский, отечественный микробиолог и эпидемиолог (1860-1907 гг.), известен работами в бактериологии (дифтерия, возвратный тиф, скарлатина) и гематологии; впервые ввёл серотерапию в клиническую практику, сначала для лечения дифтерии, а затем спирохетозов; задолго до супругов Дик доказал роль стрептококков в этиологии скарлатины; внёс большой вклад в изучение эпидемиологии малярии; основал Московский бактериологиче-

ский институт при Московском университете (1895 г.), ныне МНИИЭМ им. Г.Н. Габричевского.

Д.Л. Романовский в 1890-91 гг. изобрёл оригинальный способ дифференцированного окрашивания крови, который позволил легко распознавать плазмодиев малярии в эритроцитах. Благодаря этому стало возможным подробное изучение каждого этапа развития паразитов как в крови человека и высших животных, так и в теле комаров – промежуточных хозяев.

Николай Яковлевич Чистович – отечественный инфекционист (1860-1926 гг.) – известен своей монографией по холере, работами в области эпидемиологии, бактериологии и иммунологии. Н.Я. Чистович в 1899 г. своими исследованиями значительно расширил сферу понятия «антиген», показав, что гетерологические сыворотки могут привести к появлению в организме антисерозных антител.

Лев Семёнович Цинковский – отечественный ботаник и микробиолог (1822-1887 гг.) – изучал простейших, водоросли, грибы; открыл и описал большое число простейших, изучал их морфологию и циклы развития. Это позволило ему сделать вывод об отсутствии резкой границы между миром растений и животных. Л.С. Цинковский является автором первой отечественной вакцины против сибирской язвы (так называемая живая вакцина Цинковского).

В 1869 г. русский врач из Киева Григорий Николаевич Минх (1836-1896 гг.) в опыте по самозаражению впервые доказал заразность крови больных возвратным тифом. Такой же опыт самозаражения кровью больного сыпным тифом повторил одесский врач, профессор Осип Осипович Мочутковский. (1845-1903 гг.). Г.Н. Минх и О.О. Мочутковский выдвинули предположение, что переносчиками возвратного и сыпного тифов являются кровососущие насекомые. Почти за 30 лет до Шарля Николя, лауреата Нобелевской премии, и Станислава Провачека, они утверждали, что платяные вши передают сыпной тиф. На эту тему Г.Н. Минх в 1874-76 гг. опублико-

вал ряд статей, в которых рекомендовал в качестве основного метода предотвращения болезни – уничтожение вшей. В 1878 г. Г.Н. Минх впервые открыл возбудителя чумы.

В 1875 г. профессор Российской военно-медицинской академии Фёдор Александрович Лёш (1840-1903 гг.) открыл возбудителя амёбной дизентерии человека.

Отечественный микробиолог и эпидемиолог Николай Фёдорович Гамалея (1859-1949 гг.), ученик О.О. Мочутковско-го и Л. Пастера, совместно с И.И. Мечниковым и Я.Ю. Барда-хом основал первую бактериологическую станцию в Рос-сии (1886 г.). Гамалея известен работами по эпидемиологии и профилактике бешенства, холеры и чумы; в 1888 г. он вы-делил холероподобный вибрион (*Vibrio metschnikovi*); про-вёл пионерские исследования по бактериофагии и гетеро-морфизму бактерий.

Даниил Кириллович Заболотный, отечественный микро-биолог (1866-1929 гг.), известен исследованиями в области микробиологии и эпидемиологии чумы (открыл природную очаговость чумы); за 2 года до Хоффмана и Ф. Шаудина от-крыл возбудителя сифилиса; автор первого отечественно-го учебника «Основы эпидемиологии»; один их основателей международного общества микробиологов.

В.В. Подвысоцкий ещё в 1908 г. утверждал в своих рабо-тах, что раковые заболевания вызываются «чрезвычайно ма-ленькими ультрамикроскопическими существами».

Павел Феликсович Здродовский, отечественный бакте-риолог и иммунолог (1890-1976 гг.), известен работами по изучению риккетсиозов; разработал оригинальный метод окраски риккетсий.

Зинаида Виссарионовна Ермольева, советский микробио-лог (1898-1974 гг.); основные работы посвящены изучению холеры, иммунных реакций и антибиотиков; предложила оригинальные методы индикации холерных и холероподоб-ных вибрионов; внедрила в практику лизоцим (1931 г.). По-

лучила первые образцы современных антибиотиков – пенициллина (1942 г.), стрептомицина (1947 г.), современные интерферон, экмоновоциллин, бициллины, экмолин, дипасфен.

Сергей Михайлович Минервин (1888 г.) известен трудами по эпидемиологии, микробиологии и инфекционной патологии. Основными направлениями научной деятельности С.М. Минервина были: изучение биологических свойств возбудителей ботулизма, натуральной оспы, скарлатины, а также патогенеза этих заболеваний; разработка лечебно-профилактических препаратов (противочумной вакцины и антиботулинической сыворотки); изучение проблемы изменчивости микроорганизмов. Работы С.М. Минервина имели мировое признание.

Андрей Николаевич Белозерский (1905-1972 гг.) – российский биохимик, из основоположников молекулярной биологии. Заложил основы эволюционной геносистематики. Академик А.Н. Белозерский успешно проводил исследования состава РНК и ДНК микроорганизмов. Результаты этих исследований привели к становлению молекулярной биологии и геносистематики. В 1957 г. академик А.Н. Белозерский и академик А.И. Спирин, исходя из полученных ими данных по составу ДНК и РНК у различных видов бактерий, предсказали существование фракции информационной РНК за несколько лет до ее выделения и идентификации в зарубежных лабораториях.

К когорте видных отечественных микробиологов принадлежат также И.Г. Савченко, В.Н. Шапошников, Н.Д. Иерусалимский, Б.Л. Исаченко, Н.А. Красильников, В.Л. Омелянский, С.П. Костычев, Е.И. Мишустин, В.Д. Тимаков, Е.И. Марцинковский, П.Н. Каликин, Б.П. Первушин, В.С. Деркач, С.Г. Мойнг и многие другие.

Трудами отечественных учёных внесён значительный вклад в развитие мировой науки, в теорию и практику здравоохранения.

ТЕМА 2: СОВРЕМЕННЫЕ ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ ЖИВЫХ СУЩЕСТВ

§ 1. Положение микроорганизмов в системе живого мира.

До открытия Антони ван Левенгуком микроорганизмов биологи делили живой мир согласно Аристотелю (384-322 гг. до н.э.) на 2 царства – растений и животных. Сам Левенгук считал микроскопических живых существ «маленькими живыми зверушками», и все вновь открываемые микроорганизмы до XIX в. относили к царству животных.

В 1767 г. великий шведский натуралист Карл Линней (1707-1778 гг.) попытался создать первую классификацию «анималькулей», открытых Левенгуком. К. Линней поместил их в класс *Chaos infusorium* с 6 видами: *Febrium exanthematicarum contagium*, *Siphilitidis virus humidum*, *Febrium exacerbantium* и т.д. Видовые названия, данные «анималькулям», свидетельствуют о том, что К. Линней видел прямую связь между ними и инфекционными заболеваниями.

Во второй половине XIX в. немецкий биолог Э. Геккель (1834-1919 гг.) – отметив существенные структурные отличия микроорганизмов от представителей царств животных и растений, предложил все микроорганизмы, у которых отсутствует дифференцировка на органы и ткани (бактерии, грибы, водоросли, простейшие) выделить в отдельное царство *Protista* (протисты, первосущества; от греч. *protos*– самый простой).

Накопление данных о протистах привело к делению их на высшие и низшие протисты. К высшим протистам стали относить простейших, микроскопические водоросли (кроме сине-зелёных) и микроскопические грибы (плесени, дрожжи); к низшим – все бактерии и сине-зелёные водоросли. Деление на высшие и низшие протисты основывалось на

эукариотной (высшие протисты) и прокариотной (низшие протисты) основе.

В 1968 г. Р. Меррей предложил все клеточные организмы разделить на 2 группы по типу их клеточной организации: царство *Prokaryotae*, куда вошли все организмы с прокариотным строением клетки, и царство *Eukaryotae*, куда включены все высшие протисты, растения и животные.

В 1969 г. Р. Виттэкер предложил разделить все живые организмы, имеющие клеточное строение, на 5 царств:

1. *Monera* – прокариотные организмы, находящиеся на самом примитивном уровне клеточной организации живых систем.

2. *Protista* – микроскопические, в большинстве своём одноклеточные, недифференцированные формы жизни, сформировавшиеся в результате качественного скачка в процессе эволюции, приведшего к возникновению эукариотных клеток.

3. *Fungi* – многоклеточные грибы.

4. *Plantae* – многоклеточные растения.

5. *Animalia* – многоклеточные животные.

Современное подразделение живого мира включает 4-5 царств:

1. *Plantae* – растения. Царство включает одноклеточные и многоклеточные эукариотические организмы, обладающие двумя способами питания – осмофитным (питание растворёнными неорганическими веществами) и фототрофным (фотосинтез органических веществ).

2. *Animalia* – животные. Простейшие включены в подцарство Protozoa. Царство включает одноклеточные и многоклеточные эукариотические организмы, осуществляющие голозойное питание, заключающееся в захватывании и переваривании твёрдых веществ.

3. *Fugdi (Mycota)* – грибы. Царство включает одноклеточные и многоклеточные эукариотические организмы, об-

ладающие осмотрфным способом питания.

4. *Procariotae* – бактерии. Царство включает одноклеточные или колониальные прокариотические организмы, обладающие осмотрфным способом питания.

5. *Vira* – вирусы. Выделение царства вирусов Международным Комитетом по таксономии и классификации вирусов на 2002 г. не утверждено. Предполагаемое царство вирусов включает доклеточные формы жизни, не обладающие собственными системами метаболизма.

§ 2. Современные принципы таксономии, номенклатуры, систематики и классификации живых существ.

Таксономия (от греческих слов taxis – расположение, строй, порядок и nomos – закон) – это наука о принципах и методах систематизации и классификации сложноорганизованных областей действительности, имеющих обычно иерархическое строение (например, органический мир). Применительно к микробиологии таксономия занимается распределением микроорганизмов в иерархическом плане. Таксономия включает в себя учение о системе таксономических категорий, обозначающих соподчиненные группы объектов – *таксоны*. Основной таксономической единицей в биологии является вид. Более крупными обязательными таксономическими категориями являются: *род, семейство, порядок, класс, отдел, тип, царство*. Дополнительными (необязательными) категориями являются: *подрод, подтриба, триба, подсемейство, подпорядок, подкласс, подотдел, подцарство*.

Номенклатура – это раздел таксономии, устанавливающий правила научных названий таксонов представителей живого мира. Образование и присвоение научных названий микроорганизмов регламентируют Международный кодекс номенклатуры бактерий, Международный кодекс ботанической номенклатуры (для грибов), Междуна-

родный кодекс зоологической номенклатуры (для простейших) и решения Международного комитета по таксономии и номенклатуре вирусов. Все изменения научных названий микроорганизмов возможны лишь решениями соответствующих международных конгрессов и постоянных комитетов по номенклатуре.

Названия таксонов, имеющих ранг рода, трибы, семейства, класса, отдела, типа и царства, унитарны (униноминальны), то есть обозначаются одним словом. Названия видов (за исключением вирусов и некоторых грибов) бинарны (биноминальны), то есть обозначаются 2 словами, первое из которых – название рода, второе – название вида. Например, *Staphylococcus aureus* – стафилококк золотистый.

Систематика – это раздел таксономии, занимающийся всесторонним описанием видов организмов, выяснением степени родственных отношений между ними и объединением их в различные по уровню родства классификационные единицы (таксоны). Для систематики могут быть использованы 2 принципа: феносистематика и геносистематика.

Феносистематика. Её принципом является максимальное использование морфологических и физиологических признаков микроорганизмов для демонстрации степени сходства и предполагаемой эволюционной взаимосвязи. Из морфологических признаков учитываются: величина, форма, характер взаиморасположения, способность к агрегации, ультраструктура клеток микроорганизмов, их химический состав и др. Из физиологических признаков учитываются: подвижность, способы углеродного, азотного питания, тип дыхания, способ размножения, антигенные свойства и пр.

Феносистематика – наиболее ранний принцип систематики представителей живого мира. В основу феносистематики был положен и традиционный принцип: все используемые признаки мысленно распределяли по степени их значимости,

результатом чего являлось субъективное (основанное только на опыте и интуиции исследователя) создание иерархической системы признаков. Затем в зависимости от важности признаков объекты разбивали на таксономические группы. Оттого, в какой последовательности при классификации учитываются признаки, зависит путь, по которому осуществляют разделение микроорганизмов и, в конечном счёте, полученные таксономические группы. Легко видеть, что структура иерархической системы определяется порядком, в котором располагаются признаки, а последний выбирается произвольно.

Разновидностью феносистематики является *нумерическая систематика*, основанная на признании принципов, сформулированных в середине XVIII в. французским ботаником М. Адансоном (1727-1806 гг.): все признаки объекта считаются равноценными; при описании исследуемого объекта используется максимальное количество признаков, которые могут быть изучены и определены; степень сходства устанавливается на основании количества совпадающих признаков и выражается в виде коэффициента сходства. Последний для 2-х сравниваемых объектов получают путём определения отношения числа одинаковых признаков к общему числу изученных признаков. Значение коэффициента сходства меняется в диапазоне от 1 (полная идентичность) до 0 (несовпадение ни по одному изученному признаку).

Нумерическая систематика - весьма трудоёмкий процесс, поэтому своё развитие и практическое применение она получила лишь в последнее время в связи с успехами в области вычислительной техники. Преимущества её заключаются в формальном устранении элемента субъективности, поскольку все признаки объекта принимаются равноценными. Однако очевидны её слабые стороны. Как правило, для оценки сходства прокариот используют порядка 100 признаков, что составляет приблизительно 10 % от количества признаков,

определяющих, бактериальный фенотип. Следовательно, учитывается только незначительная часть признаков классифицируемого объекта.

Нумерическая систематика может быть полезна при оценке степени сходства между таксонами невысокого ранга (виды, роды), но прямого отношения к созданию филогенетической системы микроорганизмов не имеет.

Геносистематика. В 1960-х гг. было установлено, что все свойства организма определяются уникальными химическими молекулами – ДНК, поэтому организмы могут быть классифицированы путём сравнения их геномов. По такому признаку, как генетический материал, оказалось возможным на основании степени сходства делать вывод о степени родства между организмами. Последующие исследования доказали, что аналогичные выводы можно получить также при анализе РНК и молекул белков. В целом, ДНК, РНК и белки, как несущие прямо или косвенно генетическую информацию, были названы информационными молекулами.

Первоначально для таксономических целей сравнивали молярное содержание суммы гуанина и цитозина (Г+Ц) в % от общего количества оснований ДНК у разных объектов. Этот показатель у прокариот колеблется в пределах 25-75 %, у грибов -26-70 %, у водорослей - 37-68 %, у простейших – 22-68 %, у высших растений и животных - 35-45 %. Колебания в составе оснований ДНК вирусов приблизительно такие же, как у прокариот.

Более тонкий метод оценки генетического сходства организмов – сравнение нуклеотидных последовательностей ДНК из разных источников методом ДНК-ДНК-гибридизации. Метод наиболее полезен для классификации на уровне вида, то есть в случае высокой степени гомологии, и мало информативен для классификации объектов на уровне высоких таксонов. Например, диапазон гомологии ДНК у прокариот от 60 % до 100 % свидетельствует о при-

надлежности к одному и тому же виду; степень гомологии от 40 % до 60 % - о принадлежности к разным родам одного семейства. В целом, значение данных о строении ДНК для систематики огромно, так как позволяет перейти от установления степени сходства к выводам о степени родства между организмами.

Помимо анализа молекул ДНК, для установления степени родства между организмами разработаны методические подходы, позволяющие сравнить продукты отдельных генов, выполняющие в клетке одинаковые функции. Это могут быть белки (цитохромы, ферредоксины и др.) или рибосомальные РНК (рРНК). Последние обнаружены у всех клеточных форм жизни, что указывает на их древнейшее происхождение; их функции всегда одинаковы; первичная структура, в целом, характеризуется высокой консервативностью. Особенностью рРНК является нахождение вне сферы действия отбора, поэтому данные молекулы эволюционируют в результате спонтанных мутаций, происходящих с постоянной скоростью, и накопление таких мутаций зависит только от времени. Таким образом, мерой эволюционного расстояния между организмами служит количество нуклеотидных замен в молекулах сравниваемых рРНК.

Известно, что в рибосомах прокариот и эукариот присутствуют 3 типа рРНК, различающихся молекулярной массой и коэффициентом седиментации. Информационная ёмкость крупных молекул больше, но их труднее анализировать. Поэтому наиболее удобным оказался анализ молекул рРНК средней величины: 16S (у прокариот) и 18S (у эукариот), состоящих из 1600 и 2500 нуклеотидов соответственно. К настоящему времени последовательности 16S и 18S рРНК изучены более чем у 400 организмов, принадлежащих к разным царствам живой природы. На основании полученных данных рассчитаны коэффициенты сходства сравниваемых организмов, что привело к неожиданным результатам: выяв-

лены не 2 группы организмов, различающихся прокариотным и эукариотным типом клеточной организации, а 3. Одну образуют, все эукариоты: высшие растения, животные, дрожжи, водоросли и т.п. В эту группу не вошли органеллы эукариот (митохондрии, хлоропласты). Таким образом, первая группа представлена ядерно-цитоплазматическим компонентом эукариотных клеток. Ко второй группе, получившей название «истинных бактерий, или эубактерий» относится подавляющее большинство прокариот. Сюда же вошли на основании степени гомологии 16S рРНК митохондрии и хлоропласты эукариотных клеток. Наконец, в третью группу вошли некоторые мало изученные прокариоты, обитающие в экстремальных условиях: метанообразующие бактерии, экстремальные галофилы и термоацидофилы. Эта группа организмов получила название архебактерий.

Классификация – составная часть систематики, занимающаяся распределением организмов в соответствии с их общими признаками по различным таксонам. Следует различать 2 вида классификаций: естественные (филогенетические) и искусственные.

Целью *естественной, филогенетической классификации* является распределение родственных форм по таксонам в соответствии со степенью их родства и воссоздания на этой основе филогенетического дерева той или иной группы организмов (например, бактерий) или живого мира в целом. Для достижения этой цели основным методом выявления родственных связей между организмами является изучение химических признаков – таких, как последовательность аминокислот в функционально сходных ферментных белках или последовательность нуклеотидов в консервативных нуклеиновых кислотах, например, в рибосомальных РНК (16S-рРНК). Примером филогенетической классификации является «Руководство по систематической бактериологии Берджи» (Bergey's Manual of Systematic Bacteriology, 1994 г.).

Целью *искусственной классификации* является объединение организмов в отдельные группы на основе их фенотипического или функционального сходства для идентификации и определения (распознавания) организмов. Искусственные классификации могут существенно отличаться от филогенетических, примером чего является «Руководство по определительной бактериологии Берджи» (Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, 1994 г.). Созданное для практических целей, указанное руководство не претендует на эволюционные и формально-таксономические построения.

Вопросы для самоконтроля:

1. Современное деление живого мира на царства. 2. Дайте определения: таксономия, номенклатура, систематика, классификация. 3. Какие крупные таксономические категории выделяют? 4. В чем заключается принцип феносистематики? 5. Что такое нумерическая систематика? 6. В чем состоит принцип геносистематики? 7. Какие виды классификаций выделяют? 8. В чем заключается цель естественной классификации? 9. В чем заключается цель искусственной классификации?

ТЕМА 3: МОРФОЛОГИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА И ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ БАКТЕРИЙ

Термин «*бактерия*» (от греч. *bacteria* – палочка) служит для обозначения как всего царства прокариот (*Eubacteria*, *Archebacteria*), так и для названия палочковидных форм бактерий, не образующих спор. Размеры бактерий варьируют от 0,2 мкм до нескольких сотен микрон, диаметр – от 0,4 мкм до 8 мкм. Величина большинства патогенных для человека бактерий составляет 0,2–10 мкм. Размеры бактерий могут изменяться под влиянием различных физико-химических факторов (температура, состав питательной среды, кислотность, антибактериальные препараты и прочее), являясь проявлением модификационной изменчивости.

§ 1. Формы бактерий.

По форме патогенные бактерии бывают: шаровидные (синонимы: сферические, кокковидные, кокки); палочковидные (цилиндрические, палочки); спиралевидные (извитые); нитевидные. Среди сапрофитных видов обнаружены бактерии квадратной, треугольной, звездообразной, тарелкообразной, конусообразной форм.

Шаровидные бактерии, или **кокки** (от греч. *kokkos* – зерно) имеют правильную сферическую форму или форму неправильного шара (овальную, бобовидную, ланцетовидную). Диаметр кокков составляет от 0,3 мкм (*Peptococcus niger*) до 3,5 мкм (*Deinococcus radiodurans*). По характеру деления и взаиморасположению образующихся дочерних клеток кокки подразделяются на монококки (микрোকки), диплококки, тетракокки, стрептококки, сарцины и стафилококки.

Монококки (от лат. *monos* – один), или **микрোকки** – это одиночные кокки, делящиеся в одной плоскости с последу-

ющим отделением образовавшихся клеток друг от друга (рис. 1).

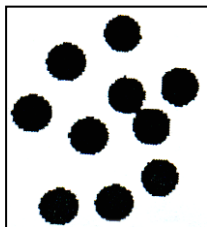


Рис.1.Монококки

Данное условие не является абсолютным, поскольку у представителей родов *Marinosoccus*, *Planosoccus*, для которых характерно одиночное расположение клеток, встречаются их пары, тетрады, а также скопления неправильной формы. Кроме того, одиночное расположение клеток нередко отмечается у сардин, стафилококков, диплококков и тетракокков.

Диплококки

Диплококки (от лат. *diplos* – двойной) – парные кокки, делящиеся в одной плоскости без последующего отделения дочерних клеток друг от друга (рис. 2).

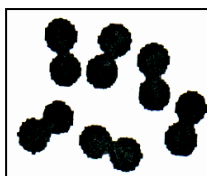


Рис.2.Диплококки

Образование диплококков может происходить 2 способами: (1) перед предшествующим делением диплококки распадаются на монококки, после чего наступает деление каждой клетки, ранее составляющей диплококк; (2) диплококк делится в плоскости, перпендикулярной

линии соединения 2 родительских особей, с образованием тетракокка и последующей его диссоциации на 2 дочерних диплококка. Соприкасающиеся стороны клеток диплококков

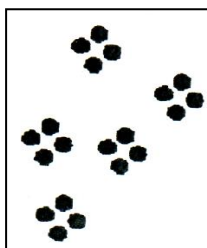


Рис.3.Тетракокки

могут быть сферическими, уплощенными (*Neisseria gonorrhoeae*), вогнутыми (*Neisseria meningitidis*), а сами клетки – шаровидными, бобовидными, либо ланцетовидными (*Streptococcus pneumoniae*) напоминающими пламя свечи.

Тетракокки (от греч. *tetra* – четыре) – это кокки, делящиеся попеременно в 2 взаимно перпендикулярных плоскостях с образованием тетрад (рис. 3). Тетракокками являются преимущественно са-

профитические виды родов *Pediosoccus*, *Microsoccus*, *Deinosoccus*, *Aerococcus*:

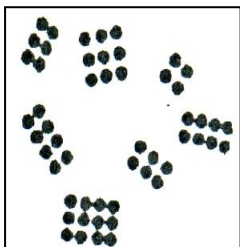


Рис.4.Сарцины

Сарцины (от лат. *sarcina* – связка, тюк) – это кокки, делящиеся в 3 взаимно перпендикулярных плоскостях, и образующие кубические пакеты из 8, 16, 32 или более клеток (рис. 4).

Клетки сферические или почти сферические, диаметром 1,8-3,0 мкм, обычно уплощены в местах контакта с соседними клетками. Некоторые бактериальные тела располагаются одиночно или в парах и тетрадах. Широко распространены в окружающей среде, выявляются в кишечном тракте млекопитающих и на семенах злаков. Болезнетворных видов среди сарцин не установлено. Имеются условно-патогенные представители – *Sarcina ventriculi*, *Sarcina maxima*.

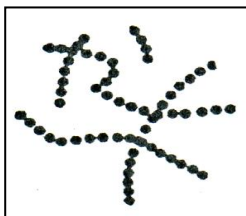


Рис.5.Стрептококки

Стрептококки (от греч. *streptos* – цепочка) – это кокки, делящиеся в одной плоскости и в одном направлении без последующего отделения дочерних особей, образующих цепочки клеток различной длины (рис. 5). Клетки стрептококков – сферические или овальные, диаметром 0,5-2,0 мкм, иногда удлинённые вдоль оси цепочки (ланцетовидной формы). Количество клеток в цепочке – от 2 до нескольких десятков.

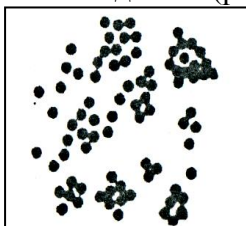


Рис.6.Стафилококки

Стафилококки (от греч. *staphyle* – гроздь винограда) – кокки диаметром 0,5-1,5 мкм, делящиеся в различных плоскостях с образованием неупорядоченных скоплений клеток, напоминающих виноградную гроздь (рис. 6). В пре-

паратах-мазках встречаются одиночные, парные клетки и группы неправильной формы. Стафилококки ассоциированы с кожными покровами и слизистыми оболочками теплокровных позвоночных, но часто могут быть выделены из пищевых продуктов, пыли и воды. Некоторые виды стафилококков (*S. aureus*, *S. epidermidis* и др.) вызывают пищевые токсикоинфекции и гнойно-воспалительные заболевания у человека.

Палочковидные (цилиндрические) бактерии. Общее количество палочковидных бактерий значительно больше, чем кокковидных. К палочковидным бактериям следует относить таких прокариот, которые имеют цилиндрическую форму, превышающую более чем в 1,5 раза диаметр бактериальной клетки и имеющие изгиб по продольной оси менее 1/4 завитка спирали (рис. 7). Бактерии длиной менее или равной 1,5 собственного диаметра следует считать коккобактериями.



Рис.7. Бактерии

По величине палочковидные бактерии подразделяются на:

1) очень короткие – менее 1,0 мкм – в виде коккобактерий (*Francisella tularensis* – возбудитель туляремии, 0,2-0,7 мкм; *Brucella melitensis* – возбудитель бруцеллеза, 0,6-1,5 мкм в длину и 0,5-0,7 мкм в ширину; *Bordetella pertussis* – возбудитель коклюша, 0,2-0,3 и 0,5-1,0 мкм),

2) короткие – 1,5-3,0 мкм (*Escherichia coli* и большинство возбудителей кишечных инфекций),

3) длинные – более 3,0 мкм (*Bacillus anthracis* – возбудитель сибирской язвы, 3-5 мкм; *Clostridium tetani* – возбудитель столбняка, 2,4-5,0 мкм; *Clostridium perfringens* – возбудитель газовой гангрены, 3-9 мкм).

По диаметру палочковидные бактерии подразделяют на: (1) тонкие (*Mycobacterium tuberculosis* – возбудитель тубер-

кулеза, ширина 0,3-0,6 мкм) и (2) толстые (*Bacillus anthracis*, ширина 1-1,2 мкм).

Концы цилиндрических бактерий могут быть: закруглёнными (*Escherichia coli* и др.), утолщёнными (*Corynebacterium diphtheriae* – возбудитель дифтерии), заострёнными (*Fusobacterium necroforum*) и «обрубленными» (*Bacillus anthracis*).

Форма палочек по длине может быть:

- овоидной (*Yersinia pestis* – возбудитель чумы),
- равномерно цилиндрической (большинство патогенных бактерий),
- спирально закрученной (*Seliberia stellata* – сапрофит),
- в виде песочных часов (*Gemmiger formicilis*),
- ветвящейся (*Mycobacterium tuberculosis*).

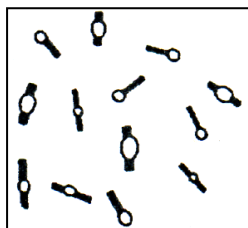


Рис.8.Клостридии

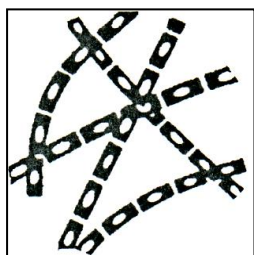


Рис.9.Бациллы

По способности образовывать споры цилиндрические бактерии подразделяются на бактерии, клостридии и бациллы.

Бактерии – это палочки, не образующие спор (например, представители родов *Mycobacterium*, *Corynebacterium*, *Escherichia*, *Salmonella*, *Shigella* и др.).

Клостридии (от лат. *closter* – веретено) – палочковидные бактерии, образующие споры, диаметр которых превышает диаметр палочки (рис. 8). Споры могут располагаться терминально (*Clostridium tetani*), субтерминально (*Clostridium botulini* – возбудитель ботулизма), либо центрально (*Clostridium perfringens*).

Бациллы (от лат. *bacillus* – палочка) – это цилиндрические бактерии, образующие споры, диаметр которых не превышает диаметр бактериальной клетки (*Bacillus anthracis*) (рис. 9).

По взаиморасположению палочковидные бактерии

подразделяются на 3 группы:

- монобактерии – палочки, располагающиеся одиночно без определенной системы (большинство палочковидных форм);

- диплобактерии и диплобациллы – палочки, располагающиеся попарно по длине (*Pseudomonas aeruginosa* – палочка синего гноя, представители рода *Bacillus Klebsiella pneumoniae* – возбудитель пневмонии и других заболеваний человека, *Mobiluncus curtissii* – возбудитель бактериального вагиноза);

- стрептобактерии и стрептобациллы - бактерии и бациллы, располагающиеся по длине цепочкой (*Haemophilus ducreyi* – возбудитель мягкого шанкра, *Bacillus anthracis*).

Спиралевидные (извитые) формы бактерий. В зависимости от вида и количества завитков спиралевидные бактерии подразделяются на 3 группы: вибрионы, спириллы и спирохеты.

Вибрионы (от лат. *vibrio* – изгибаюсь, извиваюсь) – бактериальные клетки, изгиб которых равен 1/4 завитка спирали, имеют вид запятой (рис. 10).

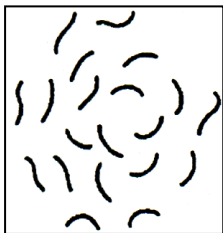


Рис. 10. Вибрионы

Типичными представителями являются *Vibrio cholerae* – возбудитель холеры, *V. parahaemolyticus* – основной возбудитель пищевых отравлений и *V. vulnificus* – возбудитель септицемии. В культурах вибрионов, наряду с изогнутыми формами, встречаются клетки в виде прямых палочек. Вибриоидную форму имеют представители рода *Mobiluncus*, клетки которых часто располагаются парами в форме крыльев чайки (*M. curlissii*, *M. mulieris*).

Спириллы (от лат. *spira* – изгиб и греч. *speira* – завиток) – бактерий, имеющие изгибы с одним или несколькими (2-3) оборотами спирали (рис. 11). К облигатно (от англ. *obligate* – обязательный) патогенным спириллам относится *Spirillum*

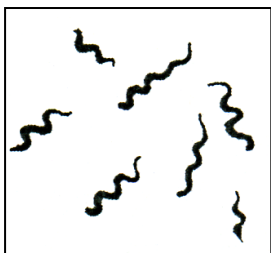


Рис.11.Спириллы

minor – возбудитель содоку (болезнь человека, передающаяся через укусы крыс и других грызунов). Из условно-патогенных спирилл медицинское значение имеют представители рода *Campylobacter* и *Helicobacter* (*Campylobacter jejuni*, *S. coli* и другие возбудители гастроэнтероколитов; *S. fetus*, вызывающий бактериемии и мертворождение; *Helicobacter pylori* – этиологический фактор гастродуоденитов, язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки).

Спирохеты (от греч. *speira* – завиток и *chaite* – волосы) – спирально извитые бактерии в виде изогнутого длинного винта или штопора. Патогенными для человека спирохетами являются представители родов *Borrelia*, *Treponema* и *Leptospira*.

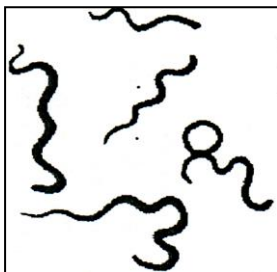


Рис.12. Боррелии и актиномицеты

Боррелии – тонкие спиралевидные бактерии с 3-10 крупными неодинакового диаметра завитками, расположенными друг от друга на разном расстоянии (рис. 12). У человека вызывают эпидемический (вшиный) возвратный тиф (*Borrelia recurrentis*), эндемический (клещевой) возвратный тиф (*B. caucasica*, *B. duttonii* и др.), а также Лаймскую болезнь (*B. burgdorferi*).

Трепонемы – очень тонкие бактерии в виде спиралевидных палочек. Число завитков спирали – от 8 до 12, завитки равномерные, расположены друг от друга на одинаковом расстоянии около 1 мкм, высота завитков по направлению к концам уменьшается (рис. 13). Патогенными для человека трепонемами являются *Treponema pallidum subsp. pallidum* –

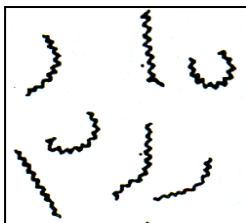


Рис.13.Трепоне́мы

возбудитель сифилиса, *T. pallidum* subsp. *endemicum* – возбудитель арабского (эндемического) сифилиса, *T. pallidum* subsp. *pertenue* – возбудитель фрамбезии, *T. carateum* – возбудитель пинты. Непатогенные трепоне́мы встречаются в ротовой полости и кишечнике человека (*T. denticola*, *T. scoliodontum*).

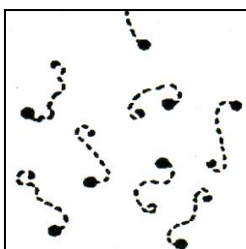


Рис.14.Лептоспи́ры

Лептоспи́ры – гибкие спиралевидные бактерии, имеющие вид плотно правозакрученной пружины, состоящей из 12-18 завитков (завитки первого порядка) (рис. 14). Один или оба конца бактериальной клетки загнуты в виде крючков (завитки второго порядка), что придает вид латинских букв S или C. Различные серовары *Leptospira interrogans* вызывают лептоспироз у животных и человека.

Нитевидные формы бактерий. Нитевидными называются ветвящиеся и неветвящиеся бактерии, длина клеток которых составляет от нескольких десятков до сотен микрометров (рис. 15). Нитевидные бактерии подразделяют на 2 типа: образующие временные и постоянные нити.

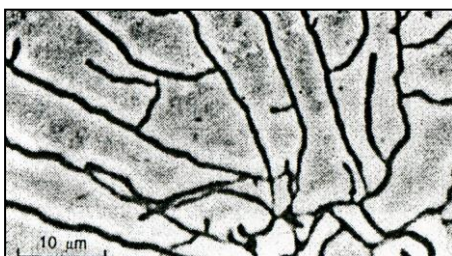


Рис.15.Нитевидные бактерии (актиномицеты)

Временные нитевидные формы бактерий являются проявлением модификационной изменчивости. Они образуются при нарушении

условий их питания, роста регуляции клеточного деления (коринебактерии, микобактерии, риккетсии, микоплазмы,

многие грамположительные и грамотрицательные бактерии). При оптимизации условий питания, роста и размножения нормальные форма и размеры бактерий восстанавливаются.

Постоянные нитевидные формы бактерий могут быть ложными и истинными. Ложные постоянные нити формируются из цепочек бактерий, клетки которых имеют размер 1-12 мкм. Снаружи такие нити бактерий имеют общий чехол. К истинным постоянным нитевидным формам бактерий относятся актиномицеты, нити которых образованы одной сильно удлинённой клеткой, нередко многократно ветвящейся в виде букв V, Y, T.

§ 2. Ультраструктура бактерий.

Любая бактериальная клетка имеет поверхностные структуры (капсула, жгутики, реснички), клеточную оболочку (внешняя мембрана, клеточная стенка, периплазматическое пространство, цитоплазматическая мембрана) и цитоплазму, содержащую генетический материал и органеллы (рис. 16).

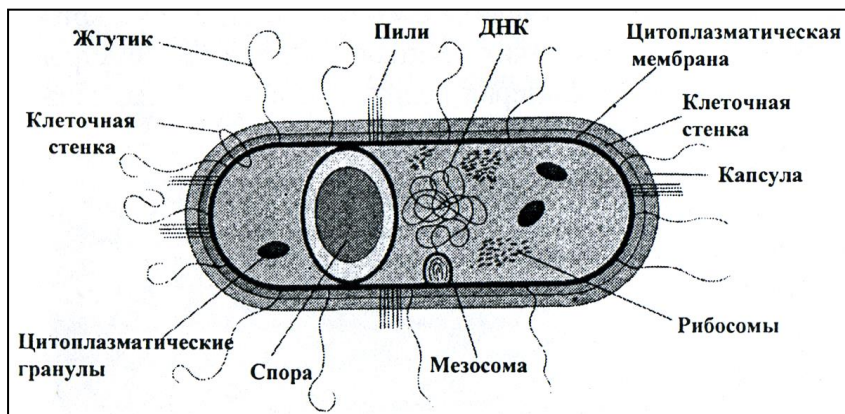


Рис.16.Эмпирическая схема строения бактериальной клетки (указаны все возможные компоненты)

Клеточная оболочка грамположительных и грамотрицатель-

ных бактерий имеет существенные различия.

Поверхностные структуры

Капсула. Это наружный слой бактерии, выполняющий защитную функцию (рис. 17). В зависимости от толщины капсулы и ее структуры различают три вида капсул: микрокапсулы, макрокапсулы и слизистые слои.



**Рис.17.Капсулы бактерий
(*Bacillus megaterium*)**

Микрокапсула выявляется только при электронной микроскопии в виде слоя мукополисахаридных микрофибрилл, расположенных вдоль клеточной стенки или перпендикулярно к ней. Микрокапсулы могут образовывать длинные трубки – чехлы у нитчатых бактерий.

Толщина микрокапсулы менее 0,2 мкм. Микрокапсулу имеют микоплазмы, риккетсии, актиномицеты и другие бактерии.

Макрокапсула имеет толщину более 0,2 мкм и четко обнаруживается при световой микроскопии после негативного окрашивания, так как капсулы плохо удерживают красители. Макрокапсулы имеют гелеобразную консистенцию, не препятствуют обмену веществ между бактериальной клеткой и окружающей средой. Макрокапсулы образованы полисахаридами, полипептидами, или их комбинациями, устойчивыми к протеолитическим и сахаролитическим ферментам фагоцитов. Например, капсула *Bacillus anthracis* состоит из полисахаридов и полипептидов, образованных мономерами D-глутаминовой кислоты, у *Streptococcus ruogenes* – из полигиалуроновой кислоты, у *S. pneumoniae* – из сложных полисахаридов.

Слизистый слой – это малоструктурное, рыхлое, слизистое образование, выделяемое бактерией в значительном количестве и частично отделяющееся от бактериальной клетки.

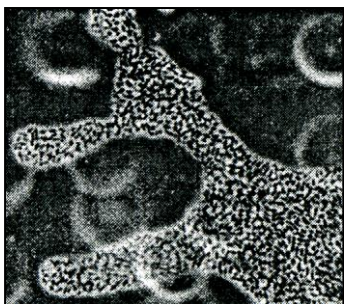


Рис.18. Zoogloea ramigera.
Фазово-контрастная микро-
скопия

Капсула может окружать одну (*Yersinia pestis*), две (*Streptococcus pneumoniae*) или целую цепочку клеток (*Bacillus anthracis*). Скопление бактерий, заключенных в одну общую капсулу называют *зооглеями* (рис. 18).

У одних бактерий (*Klebsiella pneumoniae*, *Streptococcus pyogenes* *Staphylococcus aureus* и др.) капсулы могут образовываться как в организме человека, так и на искусственных питательных средах, у других – только в организме (*Bacillus anthracis*, *Streptococcus pneumoniae*, *Clostridium perfringens* и др.). Капсула защищает бактерии от высыхания, фагоцитоза, содержит запасные питательные вещества, определяет антигенную специфичность и иммуногенные свойства (наиболее эффективные вакцины получают из капсульных форм бактерий). Капсула не является обязательным структурным компонентом бактериальной клетки. Ее утрата может вести к полной потере патогенности, но не жизнеспособности бактерии.

Жгутики. По способности к движению бактерии подразделяются на неподвижные, ползающие (скользящие) и плавающие.

Неподвижные бактерии (шигеллы и др.) перемещаются пассивно с током субстрата, ползающие бактерии (*Mycoplasma*, *Mucosoccus*) – посредством волнообразных сокращений тела вдоль опорной поверхности. Перемещение плавающих бактерий обеспечивается жгутиками, которые можно подразделить на экстрацеллюлярные и интрацеллюлярные (периплазматические).

Экстрацеллюлярные жгутики представляют собой тонкие спиралевидные нити постоянной толщины, совершаю-

щие вращательные движения. Длина жгутиков варьирует от 6 до 90 мкм, диаметр – от 12 до 60 мкм, они также различны по амплитуде и протяженности витков. Жгутики состоят из сократительного белка флагеллина, субъединицы которого продольно или спиралевидно уложены вокруг полой сердцевины, образуя цилиндрическую структуру. Начинаются жгутики от цитоплазматической мембраны и прикрепляются к бактериальной клетке посредством базального тельца,

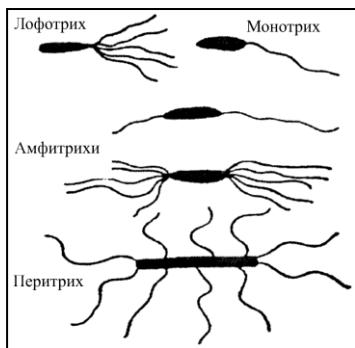


Рис.19. Жгутики бактерий

состоящего из системы дисков, встроенных в клеточную стенку и цитоплазматическую мембрану. Вращение жгутиков обеспечивается за счет энергии трансмембранного градиента ионов водорода или натрия. Жгутики нередко имеют белковый чехол.

По количеству и расположению экстрацеллюлярных жгутиков плавающие бактерии подразделяются на 5 групп:

- *Монотрихи* – бактерии с 1 полярно расположенным жгутиком (*Vibrio cholerae*) (рис. 19).

- *Политрихи* – бактерии, имеющие одиночный по виду жгутик, образованный пучком из 2-50 жгутиков.

- *Лофотрихи* – бактерии, на одном конце которых имеется пучок жгутиков (*Helicobacter pylori*).

- *Амфитрихи* – бактерии, имеющие пучки жгутиков на обоих полюсах бактериальной клетки (*Spirillum volutans*).

- *Перитрихи* – бактерии, жгутики которых расположены по всей поверхности бактериальной клетки, то есть перитрихально (*Salmonella typhi*, *Escherichia coli*).

Наличие жгутиков, их количество и расположение являются видовыми признаками. Бактерии с экс-

трацеллюлярными жгутиками могут двигаться с большой скоростью (50-60 мкм/с). Наибольшей подвижностью обладают монотрихи – 200 мкм/с (*Vibrio cholerae*).

Интрацеллюлярные (периплазматические) жгутики



Рис. 20. Интрацеллюлярные жгутики спирохет. Электронная микроскопия. 1 – клеточная мембрана, 2 – интрацеллюлярные жгутики, 3 – клеточная мембрана

а другой конец остается свободным. Из обоих концов клетки выходит одинаковое количество жгутиков (например, у спирохет с двумя жгутиками на каждом конце клетки встроено по одному жгутику). Общее число периплазматических жгутиков на клетку варьирует от 2 до более 100 в зависимости от вида спирохет. Периплазматические жгутики постоянно обвиты вокруг цитоплазматического цилиндра с перекрестом в средней части, и состоят из белка флагеллина. Движения спирохет обусловлены перемещением жгутиков относительно друг друга, что вызывает вращение и сгибание тела этих бактерий. Наличие периплазматических жгутиков позволяет спирохетам перемещаться в средах с довольно высокой вязкостью, тогда как бактерии с экстрацеллюлярным расположением жгутиков в вязких средах теряют подвижность. Наряду с периплазматическими жгутиками спирохеты

имеют спирохеты (рис. 20).

Эти жгутики расположены между наружной клеточной оболочкой и цитоплазматической мембраной, образующей протоплазматический цилиндр. Один конец каждого жгутика закреплён вблизи полюса протоплазматического цилиндра,

могут иметь и экстрацеллюлярные, расположенные на полюсах клетки (например, *Typhlochromatium pallidum* subsp. *pallidum* имеет апикальные пучки из 3-5 жгутиков).

В процесс регуляции подвижности бактерий вовлечено большое количество генов (у *Escherichia coli* – около 50, что составляет 3 % генома). Эти гены кодируют белки, образующие локомоторный аппарат, а также белки и ферменты, участвующие в преобразовании сигналов. Мутации в области *mot*-генов (от англ. *motility* – подвижность) приводят к потере только подвижности, но не к утрате структур жгутиков.

Подвижные бактерии передвигаются беспорядочно или путем направленного перемещения большинства клеток – таксиса (от англ. *taxis* – подвижность). Различают хемотаксис, обусловленный разницей в концентрации химических веществ в среде, аэротаксис, связанный с разницей в содержании кислорода, фототаксис, при котором фактором направленного движения является различие в освещенности. Мутации в *che*-генах, регулирующих хемотаксис, ведут к утрате хемотаксической активности при сохранении структуры жгутиков и их подвижности. Помимо активной подвижности с помощью жгутиков, бактерии способны к пассивному (броуновскому) движению, которое является результатом теплового движения молекул окружающей среды.

Жгутики обладают антигенной активностью (H-антигены, жгутиковые), обусловленной специфичностью белков флагеллинов. Антигенная структура жгутиков может изменяться, что позволяет бактериям на какое-то время избегать направленных эффектов защитных иммунных механизмов. Жгутики не являются жизненно необходимыми структурами, так как существуют безжгутиковые варианты подвижных видов бактерий.

Подвижность бактерий можно определить: (I) бактериологическим методом, при посеве уколом в столбик полу-

жидкого агара: подвижные бактерии дают диффузный рост, а неподвижные – растут только по ходу укола; (2) бактериоскопическим методом (световая микроскопия с приготовлением препарата «висячая капля»; фазово-контрастная микроскопия с приготовлением препарата «раздавленная капля»). Указанные методы позволяют лишь косвенно подтвердить наличие жгутиков у бактерий. Для прямого доказательства наличия экстрацеллюлярных жгутиков применяют метод окраски жгутиков по Леффлеру.

Реснички, микроворсинки, фимбрии (от англ. fimbria – бахрома), пили (от англ. pile – волосок), волоски. Подобно жгутикам, являются поверхностными придатками бактериальной клетки, но локомоторной функции не выполняют. Это короткие волоски, состоящие из белка пиллина, числом от 10 до многих тысяч, диаметром 0,003-0,025 мкм и длиной 0,1-12 мкм, покрывающие бактериальную клетку снаружи. Различают реснички общего типа и половые (конъюгативные).

Основная функция ресничек общего типа – прикрепление бактерии к субстратам. Адгезия обеспечивается наличием на ресничках специальных молекулярных структур (адгезинов), подходящих к рецепторам эукариотических клеток как ключ к замку. Для многих патогенных бактерий реснички являются важным фактором вирулентности, обеспечивающим адгезию, колонизацию и инфицирование. Посредством ресничек происходит увеличение площади поверхности бактерии, что дает ей дополнительные преимущества в утилизации питательных веществ из окружающей среды.

Половые реснички (F-пили, или фактор фертильности, донорные пили, конъюгативные пили) представляют собой малочисленные (1-2 на клетку) полые белковые трубочки длиной 0,5-10 мкм, служащие аппаратом конъюгации. С их помощью происходит соединение донорной и реципиентной бактериальных клеток, а также передача генетического материала (F-, R- и других плазмид). Синтез половых ресничек

контролируется плазмидными генами, локализованными в F-плазмидах.

Реснички, так же, как капсула и жгутики, не являются обязательными структурными компонентами бактериальной клетки.

Клеточная оболочка бактерий

Клеточная оболочка определяет и сохраняет постоянную форму бактериальной клетки, защищает ее внутреннюю часть от внешних воздействий (механических, химических, осмотических); участвует в транспорте веществ и выведении метаболитов через каналы и поры, в регуляции роста и деления клетки; определяет антигенную специфичность бактерий, несет на себе разнообразные рецепторы для различных химических веществ и бактериофагов. Клеточная оболочка обеспечивает поддержание гомеостаза в бактериальной клетке. Являясь высоко упругой структурой, клеточная оболочка способна выдерживать значительное парциальное давление внутриклеточных веществ, достигающее у грамотрицательных бактерий 30 атмосфер.

Структура и химический состав клеточной оболочки бактерий определяет их тинкториальные свойства, то есть способность воспринимать и удерживать красители внутри клетки. Одним из основных принципов дифференциации бактерий является их отношение к окраске по методу Кристиана Грама (1885 г.).

Бактерии, которые воспринимают внутри клетки красящий комплекс генцианового фиолетового с йодом и не теряют его после обработки спиртом, называются *грамположительными* (окрашиваются в фиолетово-пурпурный цвет). Бактерии, которые этот комплекс теряют, называются *грамотрицательными*. Они имеют красный цвет после дополнительного окрашивания фуксином.

Структура клеточной оболочки и ее химический состав у грамположительных и грамотрицательных бактерий суще-

ственно различаются (табл. 1).

Таблица 1. Сравнительная характеристика грамположительных и грамотрицательных бактерий.

Признаки	Грамположительные	Грамотрицательные
Наличие внешней мембраны	-	+
Доля пептидогликана от сухой массы клеточной стенки	30-70%	1-10%
Наличие в пептидогликане уникальных лиаминопимелиновых аминокислот	-	+
Наличие тейхоевых кислот в клеточной стенке	+	-
Ассоциация антигенной специфичности	Тейхоевые и липотейхоевые кислоты	Полисахаридная часть липополисахаридов
Периплазматическое пространство	Одно	Два
Количество слоев пептидогликана	Около 40	1-2
Наличие в клеточной стенке жирных кислот	-	+
Липиды	1-1,6%	2-22,6%

Структура клеточной оболочки грамотрицательных бактерий

Клеточная оболочка грамотрицательных бактерий включает (рис. 21):

- 1) внешнюю мембрану;
- 2) наружное периплазматическое пространство;
- 3) клеточную стенку;
- 4) внутреннее периплазматическое пространство;
- 5) цитоплазматическую мембрану.

Внешняя мембрана. Имеется только у грамотрицательных бактерий: кокков, палочек, спирохет, риккетсий, актиномицетов, хламидий, микоплазм. Снаружи внешняя мембрана может контактировать с капсулой, изнутри – всегда с клеточной стенкой. Внешняя мембрана состоит из 2 фосфолипидных слоев, наружного и внутреннего, в которые мозаично встроены белки, полисахариды и липополисахариды.

Наружный фосфолипидный слой внешней мембраны образован липополисахаридами (ЛПС). Боковые полисахаридные цепи ЛПС, обращенные к капсуле, имеют антигенные специфичности (О-антиген, соматический), иммуногены. Идентификация по О-антигенам у энтеробактерий и других прокариот имеет диагностическое значение. Липидная часть ЛПС обращена внутрь, термостабильна, при освобождении из разрушенной бактерии проявляет свойства эндотоксина. Внутренний слой внешней мембраны образован фосфолипидами, гидрофобные цепи которых обращены кнаружи. Внешняя мембрана содержит трансмембранные каналы, образованные белками поринами. Каналы открываются в наружное периплазматическое пространство, и через них происходит транспорт ионов и гидрофильных соединений из внешней среды внутрь бактериальной клетки, и выведение из нее продуктов жизнедеятельности.

Наружное периплазматическое пространство. Представляет собой узкую щелевидную полость, располагающуюся

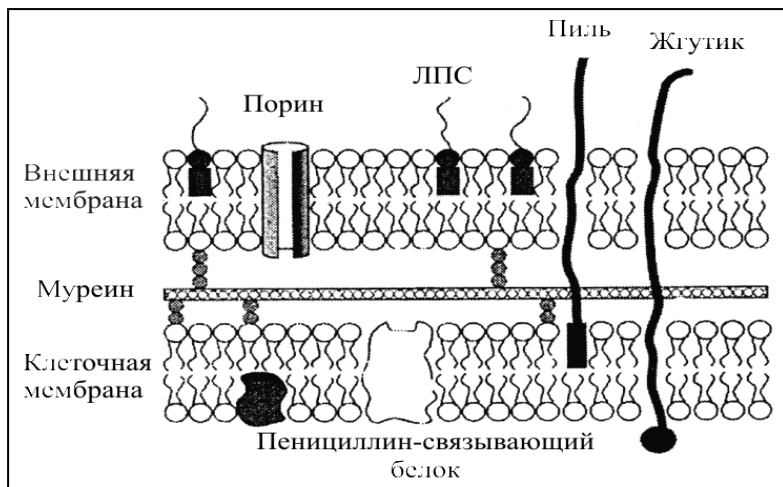


Рис. 21. Строение стенки грамотрицательных бактерий

носятся над всей поверхностью бактерии между внешней мембраной и клеточной стенкой. Пространство содержит раствор веществ, поступающих в клетку и выводимых из нее. Пространство пронизано липопротеинами, соединяющими внешнюю мембрану с клеточной стенкой.

Клеточная стенка. Является обязательным структурным элементом у большинства грамотрицательных бактерий. Исключение составляют микоплазмы. Основным компонентом клеточной стенки как грамотрицательных, так и грамположительных бактерий – пептидогликан (муреин). Пептидогликан является полимерным веществом, состоящим из многократно повторяющихся дисахаридных групп, состоящих из N-ацетилглюкозамина и N-ацетилмурамовой кислоты. Все молекулы последней соединены с олигопептидами, состоящими из 4 аминокислот: L-аланина, D-глутамина, D-аланина и уникальных диаминопимелиновых аминокислот (DAP и D-изомеров глутаминовой кислоты и аланина. Связь между полипептидными цепями пептидогликана осуществляется посредством соединения олигопептидов.

В состав клеточной стенки грамотрицательных бактерий входят также жирные кислоты и липиды. Клеточная стенка грамотрицательных бактерий имеет толщину 10-20 нм, никогда не содержит тейхоевых кислот, имеет 1-2 слоя пептидогликана, доля которого от сухой массы клеточной стенки составляет 1-10%. Клеточная стенка не является жизненно необходимой структурой, её утрата под действием β -лактамовых антибиотиков приводит к образованию L-форм бактерий.

Внутреннее периплазматическое пространство. Расположено между клеточной стенкой и цитоплазматической мембраной. Оно заполнено жидкостью, содержащей различные вещества, продукты метаболизма бактерий и ферменты (рибонуклеазы, фосфатазы, пенициллиназы и др.). Пространство сообщается с цитоплазмой бактериальной клетки

через мезосомы. У спирохет во внутреннем периплазматическом пространстве расположены интрацеллюлярные жгутики.

Цитоплазматическая мембрана отграничивает цитоплазму бактериальной клетки от клеточной стенки и внутреннего периплазматического пространства. Цитоплазматическая мембрана имеет сложную трёхслойную структуру (2 белковых слоя с внутренним липидным слоем). В цитоплазматической мембране содержатся также углеводы и, в незначительном количестве, РНК. С цитоплазматической мембраной связаны различные ферменты, принимающие участие в дыхании и транспорте питательных веществ. Цитоплазматическая мембрана выполняет роль физического, метаболического и осмотического барьера между цитоплазмой бактерий и внешней средой. Во многих, но не у всех бактерий цитоплазматическая мембрана образует сложные инвагинации – мезосомы, с которыми ассоциируется нуклеоид. Функции мезосом полностью не изучены, однако известно, что мезосомы имеют отношение к спорообразованию и к делению клеток.

Структура клеточной оболочки грамположительных бактерий

Клеточная оболочка грамположительных бактерий включает:

- 1) клеточную стенку;
- 2) периплазматическое пространство;
- 3) цитоплазматическую мембрану.

Клеточная стенка грамположительных бактерий составляет по толщине 20-60 нм и состоит приблизительно из 40 слоев пептидогликана, что составляет 30-70 % от сухой массы клеточной стенки. Химическая структура пептидогликана грамположительных бактерий имеет отличия от таковой у грамотрицательных бактерий: пептидные цепочки

связывают свободные аминокруппы лизина перед терминальным D-аланином.

Клеточная стенка содержит уникальные полимеры – тейхоевые кислоты, состоящие из 8-50 остатков глицерина или рибита, и связанные между собой фосфатными мостиками. Известно 2 типа кислот – рибиттейхоевые и глицеринтейхоевые; клетки каждого вида бактерий содержат только 1 тип тейхоевых кислот, за исключением видов *Streptomyces*. Молекулы тейхоевых кислот пронизывают клеточную стенку, соединяясь с цитоплазматической мембраной. Количество липидов в клеточной стенке грамположительных бактерий незначительно – 1-1,6 %. В клеточных стенках бактерий содержатся ферменты, растворяющие пептидогликан – аутолизины. Функция аутолизинов важна для процессов роста клеточной стенки, деления бактерий, спорообразования и достижения состояния компетентности при трансформации.

Периплазматическое пространство и цитоплазматическая мембрана у грамположительных бактерий аналогичны таковым у грамотрицательных прокариот. Грамположительные прокариоты не имеют интрацеллюлярных жгутиков.

Цитоплазма и органеллы бактерий

Цитоплазма бактерий представляет собой неподвижную коллоидную фазу сложной смеси органических веществ, заключённых в цитоплазматическом «мешке». В цитоплазме содержатся: нуклеоид, плазмиды, рибосомы, запасные гранулы, растворимые ферменты и РНК (информационные и транспортные).

Нуклеоид (генофор, хромосома бактерии) не отделён от цитоплазмы ядерной мембраной, фиксирован к цитоплазматической мембране и представляет собой кольцевую нить ДНК с гаплоидным геномом. Нуклеоид гистонов не содержит.

Плазида – это дополнительная молекула ДНК, являющаяся внехромосомным генетическим фактором бактерий.

Плазмиды могут быть автономными (не связанными с нуклеоидом) либо интегрированными в нуклеоид. Автономные плазмиды представляют собой кольцевые молекулы ДНК, содержащие незначительное количество генов, часто определяющих вирулентность бактерий.

Рибосомы бактерий имеют коэффициент седиментации 70S и размеры 16-18 нм. Рибосомы состоят из 2 субъединиц: малой (30S) и большой (50S). Их объединение происходит перед синтезом белка. Рибосомы диффузно распределены в цитоплазме и не связаны с цитоплазматической мембраной. Количество рибосом колеблется от 5000 до 50000 в зависимости от интенсивности роста бактерий.

Запасные гранулы (включения) образуются в цитоплазме многих бактерий в определённых условиях среды: если в питательной среде содержатся соответствующие исходные соединения, но, вместе с тем, рост бактерий ограничен или вообще невозможен из-за недостатка каких-то отдельных компонентов питания или присутствия ингибиторов. Запасные вещества содержатся в клетках в осмотически инертной форме – они нерастворимы в воде. В виде гранул могут запасаться крахмал, гликоген, нейтральные жиры, воска, волютин, белки и др. Эти вещества могут служить источником как энергии, так и углерода, что может продлить время существования клетки, а у спорообразующих видов – создать условия для образования спор даже в отсутствии экзогенных субстратов.

§ 3. Покоящиеся формы бактерий.

Все активно метаболизирующие и размножающиеся бактерии называются вегетативными формами. Немногие бактерии, наряду с вегетативными, могут образовывать покоящиеся формы – споры и цисты.

Спора (от греч. *sporos* — семя) – это покоящаяся форма бактерии, характеризующаяся прекращением метаболизма и

высокой резистентностью к неблагоприятным физико-химическим факторам окружающей среды. Из патогенных для человека бактерий споры образуют бациллы, кластридии и актиномицеты. Поскольку споры у данных микроорганизмов формируются внутри бактериальной клетки, такие споры называются *эндоспорами*. Образование эндоспор известно у сапрофитных метанобразующих бактерий. В вегетирующей бактериальной клетке формируется только 1 спора. Образование спор отнюдь не является обязательной стадией жизненного цикла спорообразующих бактерий. Споры формируются при нехватке питательных веществ и при избыточном накоплении продуктов обмена. Высыхание не стимулирует спорообразование. По объёму споры в 10 раз меньше вегетативных форм бактерий; весьма термоустойчивы (выдерживают кипячение), резистентны к действию химических факторов, радиации, высыханию; могут оставаться жизнеспособными до 200-300 лет (предположительно до 1000 лет). Споры бывают округлыми, овальными, могут иметь «рёбра жёсткости», повышающие устойчивость к механическим воздействиям; характеризуются высоким коэффициентом светопреломления.

Спорообразование. Длительность спорообразования (споруляции) составляет 18-20 ч. Этот процесс контролирует у различных видов бактерий до 70 генов, основным из которых является *spoO*-ген.

Споруляция включает 4 стадии:

- 1) подготовительную;
- 2) предспоры;
- 3) образование оболочки;
- 4) созревание споры.

Подготовительная стадия сопровождается прекращением деления и накоплением специфического для спор вещества – дипиколиновой кислоты.

Стадия предспоры начинается с особого неравного деле-

ния клетки. Впячивание цитоплазматической мембраны отделяет часть цитоплазмы, содержащую нуклеоид и рибосомы. При этом между обеими цитоплазматическими камерами клеточная стенка не образуется.

На *стадии образования оболочки* цитоплазматическая мембрана большой камеры обрастает со всех сторон малую камеру, в результате чего последняя оказывается окружённой 2 цитоплазматическими мембранами, каждая из которых участвует в синтезе стенки споры. Мембрана споры синтезирует снаружи от себя стенку зародышевой клетки, а мембрана, происходящая от материнской клетки, синтезирует внутрь кору споры (кортекс). Кортекс состоит из многослойного пептидогликанового скелета. Наружную оболочку споры, состоящую преимущественно из пептидогликанов, образует материнская клетка. У многих бактерий остатки материнской клетки могут формировать дополнительную оболочку – экзоспорий.

Стадия созревания споры сопровождается снижением метаболической активности клетки и её уплотнением. В зрелой споре содержание воды составляет 15 %, то есть примерно столько же, сколько в шерсти. Низкое содержание воды и высокое – дипиколиновой кислоты обеспечивает терморезистентность зрелых спор.

Прорастание спор. При попадании в благоприятные условия споры прорастают. Это сопровождается поглощением воды и набуханием споры, возобновлением метаболизма (дыхание, ферментативная активность, выделение дипиколиновой кислоты, пептидов). Прорывая оболочку споры, из неё выходит ростовая трубка, окружённая тонкой клеточной стенкой. Разрыв оболочек споры сопровождается освобождением вегетативной формы бактерии.

Циста – это покоящаяся форма неспорообразующих палочковидных и извитых бактерий. Цисты представляют собой шарообразные толстостенные клетки, формирующиеся

при истощении пищевых ресурсов. В цисту превращается вся вегетативная клетка, а не отдельная её часть, как при образовании эндоспоры. Цисты устойчивы к механическим нагрузкам, высушиванию, но не к действию высоких температур. В организме человека цисты способны образовывать возбудители сифилиса – *Treponema pallidum*.

§ 4. Особенности строения актиномицетов, риккетсий, хламидий и микоплазм.

Актиномицеты (от греч. *actis* – луч, *myses* – гриб) – это нитевидные грамотрицательные бактерии, склонные к многократному ветвлению и спорообразованию. Актиномицеты относятся к истинным постоянным нитевидным формам бактерий, поскольку их нити представляют собой 1 сильно удлинённую и разветвлённую клетку. Как и у грибов, 1 клетка актиномицетов именуется гифой (гифа). Совокупность гиф образует сложное сплетение – *мицелий*. В исследуемом материале, взятом от больных актиномикозом людей, мицелий актиномицетов получил специальное название – *друза*. Ширина клеток актиномицетов составляет 0,2-0,5 мкм, длина широко варьирует; могут образовывать микрокапсулу. На плотных питательных средах актиномицеты могут формировать 2 типа мицелия – воздушный и субстратный (прорастающий в питательную среду). Одни актиномицеты могут образовывать одновременно оба типа мицелия, другие – только воздушный или субстратный.

Воздушный мицелий представляет собой свободные гифы, растущие вертикально вверх от поверхности колонии; многократно ветвящиеся и переплетающиеся. Гифы воздушного мицелия первоначально не окрашены, но когда начинается созревание спор, они приобретают различную окраску. Мицелий может быть стабильным или распадающимся. Распадающийся мицелий может быть представлен кокковидными и палочковидными элементами. У актино-

мицетов рода *Oerskovia* образующиеся элементы подвижны за счёт жгутиков. Мицелий актиномицетов может нести интерколлярные везикулы, не содержащие спор, либо содержащие многочисленные споры (хламидоспоры). Концевые участки воздушных гиф могут формироваться в конидии (цепочки спор) или в спорангии (мешки, содержащие споры). Конидии могут быть одиночными, парными, короткими и длинными. Конидии, несущие гифы, могут быть соединены в синемы – пучки гиф, из которых высвобождаются подвижные споры. У многих родов актиномицетов споры неподвижны. Эндоспоры актиномицетов подобны бактериальным, терморезистентны. Некоторые стрептомицеты способны образовывать *склероции* – шаровидные структуры, содержащие не споры, а клетки, наполненные липидами. Склероции прорастает как целое, давая одну ростовую трубку. По сложности морфологии актиномицеты в известном приближении сходны с несовершенными грибами, за которые их и принимали в прошлом.

Актиномицеты отличаются друг от друга химическим составом клеточной стенки. Классификация актиномицетов основывается на морфологических и химических критериях. При идентификации наиболее важно иметь химические данные 2 видов: (1) какая диаминопимелиновая кислота и в какой форме (мезо- или L-) присутствует в составе клеточной стенки определяемого актиномицета; (2) какие диагностические сахара (ксилоза, арабиноза, мадуроза, фукоза, галактоза) содержатся в гидролизате целых клеток.

Патогенные для человека актиномицеты относятся к родам *Nocardia*, *Streptomyces*, *Actinomadura*, *Dermatophilus*, *Saccharopolyspora*. Они вызывают у человека различные формы актинომикозов. Многие стрептомицеты являются продуцентами антибиотиков.

Риккетсии – это мелкие полиморфные граммотрицательные бактерии, для которых характерен облигатный внутри-

клеточный паразитизм. Размеры риккетсии – 0,3-0,6 – 0,4-2,0 мкм. Клетки риккетсии полиморфны в зависимости от фазы развития: они могут быть кокковидными, палочковидными, нитевидными; могут располагаться одиночно и парами. Риккетсии не образуют спор и капсул, не имеют жгутиков. Отдельные виды способны образовывать микрокапсулу. Патогенные для человека риккетсии ассоциированы с ретикуло-эндотелиальными клетками (клетками эндотелия сосудов и часто с различными органами) членистоногих, которые могут служить переносчиками или первичными хозяевами.

Хламидии (от греч. *chlamydis* – плащ, мантия) – это кокковидные грамотрицательные бактерии диаметром от 0,25 до 1,5 мкм. Являются строгими внутриклеточными паразитами со сложным циклом развития, состоящим в превращении мелких элементарных телец в более крупные ретикулярные тельца, которые претерпевают деление. Хламидии неподвижны, не образуют спор и капсул. Клеточная стенка не содержит муравовую кислоту или содержит её в следовых количествах.

Микоплазмы (от греч. *mykes* – гриб, *plasma* – имеющее форму) – бактерии, полностью лишённые клеточных стенок. Клетки ограничены только цитоплазматической мембраной и не способны к синтезу пептидогликана и его предшественников. Вследствие этого микоплазмы устойчивы к пенициллину и его аналогам и чувствительны к лизису, вызванному осмотическим шоком, детергентами, спиртами и специфическими антителами в комплексе с комплементом. Микоплазмы – плеоморфные организмы, варьирующие по форме от сферических или грушевидных клеток (0,3-0,8 мкм в диаметре) до разветвлённых или спиральных нитей, иногда с оформленными прикрепительными структурами. Могут размножаться бинарным делением и почкованием. В последнем случае образуются причудливые почкующиеся формы и цепочки, напоминающие бусы. Как правило, не-

подвижные, однако некоторые виды обладают способностью к скользящему движению по поверхностям, покрытым жидкостью. Клетки других видов, имеющие форму спиральных нитей, обнаруживают подвижность вращательного, изгибабельного и поступательного типов. Покоящиеся стадии неизвестны. Колонии микоплазм на плотных питательных средах очень мелкие, обычно диаметром немного меньше 1 мм, имеют вид яичницы-глазуньи. Все микоплазмы - паразиты, комменсалы или сапрофиты, и многие из них патогенны для человека, животных, насекомых и растений. Размер генома у микоплазм варьирует в пределах от 5×10^8 до 1×10^9 Дальтон, то есть среди наименьших из известных для прокариот. Содержание Г+Ц в ДНК низкое, 23-40 мол.%. Микоплазмы, в отличие от всех других прокариот, содержат холестерин.

§ 5. Модифицированные и инволюционные формы бактерий.

Модифицированные формы бактерий

Факторы внешней среды могут существенно изменять морфологию бактерий, не затрагивая при этом первичной структуры ДНК. Наиболее частыми модифицированными формами бактерий являются протопласты, L-формы бактерий и сферопласты. Они возникают под влиянием веществ, разрушающих клеточные стенки бактерий (лизоцим, β -лактамы формы антибиотиков). Лизоцим гидролизует пептидогликан, расщепляя гликозидные связи между N-ацетилглюкозаминном и N-ацетилмурамовой кислотой. Аналогичное действие оказывают β -лактамы антибиотики.

Протопласты – это чрезвычайно чувствительные к осмотическим условиям округлившиеся бактериальные клетки, у которых нет никаких остатков клеточной стенки, то есть нельзя обнаружить ни мурамовой кислоты, ни специфической аминокислоты клеточной стенки – диаминопимелиновой, не встречающейся в белках. У протопластов лизис

клеточной стенки не приводит к нарушению метаболизма; протопласты способны дышать, образовывать споры, но не адсорбировать фагов. Протопласты остаются стабильными исключительно в изотонических или слабо гипертонических растворах.

L-формы бактерий названы в честь Института им. Джозефа Листера, где их впервые выделила Э. Елинебергер в 1935 г. L-формы способны образовывать грамположительные бактерии (стафилококки, пневмококки) и некоторые грамотрицательные клетки (менингококки, гонококки, энтеробактерии). L-формы возникают под действием пенициллина, и только у растущих бактерий. Пенициллин разрушает клеточную стенку, что приводит к несбалансированному росту бактериальной клетки в длину и в толщину. При этом исходные палочковидные клетки увеличиваются в объёме во много раз. L-формы всегда отличаются от исходных форм и могут иметь вид шара, палочки, нити и т.д. при неизменной тенденции к гигантизму. В изо- и гипертонических средах под влиянием пенициллина палочки превращаются в шаровидные L-формы, получившие название сферопластов. Последние отличаются от протопластов тем, что сохраняют остатки клеточной стенки (следы мурамовой и диаминопимелиновой кислот).

Известны 2 типа L-форм: лабильные L-формы, которые в отсутствие пенициллина вновь превращаются в нормальные клетки, и стабильные L-формы, которые и без пенициллина не образуют клеточных стенок. L-формы бактерий могут возникать в организме человека, что лежит в основе формирования хронических форм инфекции, поскольку бактерии, лишённые клеточной стенки, не распознаются иммунными факторами.

Инволюционные формы бактерий

Наиболее часто образуются при культивировании бактерий на искусственных питательных средах. Непосредствен-

ной причиной инволюции бактерий является истощение в среде питательных ресурсов и накопление продуктов метаболизма. Это ведёт к нарушению условий роста и деления бактерий, в результате чего возникают нитчатые или ветвящиеся структуры. Нитчатые инволюционные формы бактерий могут также возникать путём соединения отдельных клеток с помощью слизи, мостиков или специальных полисахаридных футляров. При нормализации условий существования бактерии реверсируют к исходному фенотипу, то есть восстанавливают, нормальную форму и размеры. Возникновение инволюционных форм бактерий создаёт трудности при их морфологической идентификации.

§ 6. Химический состав бактерий.

В химическом составе бактерий доля углерода составляет 45-55 %, кислорода – 30 %, азота – 8-15 %, водорода – 6-8 %. Группу микроэлементов составляют калий, кальций, магний, натрий, сера, фосфор, хлор; на них приходится от 0,02 до 0,1 %. Ультрамикроэлементы – бор, ванадий, железо, кобальт, кремний, марганец, медь, молибден, цинк – составляют менее 0,001 %. Основные химические элементы, входящие в состав бактерий (углерод, кислород, азот), называют органогенами. Они самые лёгкие среди элементов, способных образовывать прочные ковалентные связи, легко взаимодействуют друг с другом, могут образовывать ординарные, двойные и тройные связи, благодаря которым резко увеличивается число образуемых ими молекул. Углерод может образовывать углерод - углеродные связи, вследствие чего становится возможным формирование бесчисленного количества органических молекул.

В состав бактерий, как и других микроорганизмов, входят вода, нуклеиновые кислоты, белки, углеводы, липиды, минеральные вещества.

Вода. Значение воды в жизнедеятельности бактерий ог-

ромно. Количество воды у разных видов колеблется от 60 до 90 % в спорах – от 15 до 20 %. Количество воды изменяется в зависимости от условий роста и физиологического состояния бактериальной клетки. Внутри бактерий вода может находиться в свободном и связанном состоянии, а также в виде ионной фракции. Связанная вода входит в состав биополимеров структурных элементов бактерий. Свободная вода, в силу своей высокой диэлектрической проницаемости, поверхностного натяжения и теплоёмкости, выступает растворителем для многих веществ, является электростатическим и тепловым буфером. Как диэлектрик, вода растворяет неорганические соли, диссоциирующие на ионы; она растворяет алифатические спирты и кислоты, многие ароматические и гетероциклические производные. Ионная фракция воды в виде гидратных оболочек экранирует противоположно заряженные молекулы и способствует их стабилизации в дисперсной среде. Вода выполняет механическую роль в обеспечении тургора. При потере бактериями воды (высушивание) процессы метаболизма останавливаются, прекращается размножение. Лиофилизация (высушивание в вакууме из замороженного состояния) также прекращает физиологические процессы и способствует длительному сохранению бактерий.

Нуклеиновые кислоты. Бактерии содержат 2 типа нуклеиновых кислот: ДНК и РНК, на долю которых приходится 10 % и 3-4 % соответственно. ДНК бактерий в виде хромосомы (нуклеоида) обуславливает наследственность. В бактериальных хромосомах отсутствуют белки-гистоны. Содержание суммы гуанина и цитозина (Г+Ц) в молярных процентах (мол.%) от общего количества оснований ДНК используется для таксономической характеристики бактерий.

РНК всех бактерий подразделяется на 3 класса: матричная, или информационная (мРНК); рибосомальная (рРНК), транспортная (тРНК). РНК каждого класса отличается раз-

мером, функцией и стабильностью. Все 3 класса РНК бактерий участвуют в биосинтезе белка. От общего количества РНК доля рРНК может составлять 80 %. У бактерий рРНК обычно существует в виде 3 компонентов, имеющих соответственно коэффициенты седиментации: 5S, 16S, 23S. Компоненты 16S и 23S рРНК специфичны для прокариот. У некоторых бактерий в составе РНК обнаружено новое азотистое основание – 5жсиметилаурацил.

Белки (протеины) от сухого вещества бактериальной клетки составляют 40-80 %. В состав клеток бактерий входят как простые, так и сложные белки. Простые белки состоят только из аминокислот, сложные – соединены с небелковыми (простетическими) группами. Из числа сложных белков у бактерий обнаружены нуклеопротеиды, липопротеиды, гликопротеиды. Часть белков содержит геминовые производные. Белки бактерий подразделяют на структурные и функциональные. Структурные белки входят в состав цитоплазматической мембраны и других клеточных структур. Функциональные белки выполняют роль ферментов. Бактерии содержат более 2000 различных белков, находящихся в структурных компонентах и участвующих в процессах метаболизма. Молекулы этих белков обычно состоят из сочетаний 20-ти L- α -остатков обычных аминокислот. Кроме того, в состав бактериальных белков входят уникальные аминокислоты, например, диаминопимелиновая и D-изомеры глутаминовой кислоты и аланина. Белки бактерий обуславливают видовую специфичность, антигенность, иммуногенность и вирулентность.

Кроме белковых молекул, прокариоты содержат достаточно большое количество разнообразных пептидов, включающих от 3 до 100 аминокислотных остатков. Тетра- и пентапептиды входят в состав пептидогликана клеточной стенки грамположительных и грамотрицательных бактерий.

Углеводы составляют 10-30 % сухого остатка, представ-

лены моносахаридами, дисахаридами и полисахаридами. Моносахариды (глюкозамин, галактозамин, мурамовая, или гликолактиловая, кислота) нередко обнаруживаются у микроорганизмов в виде аминсахаров и их производных. Трисахариды (триаозы), тетраозы, пентозы, а также высшие олигозы (с 6-10 остатками моноз) у прокариот не обнаружены. Важнейшими производными моносахаридов у бактерий являются: N-ацетилглюкозамин, входящий во многие компоненты клетки; N-ацетилгалактозиминоуроновая кислота, полимер которой образует Vi-антиген возбудителя брюшного тифа. К числу важнейших полисахаридов относятся пептидогликан, липополисахарид, тейхоевые кислоты. Углеводы бактерий выполняют пластическую, энергетическую функцию; обуславливают агрессивность, токсичность, аллергенность, типовую специфичность бактерий; служат запасными питательными веществами (крахмал, гликоген). При полном гидролизе бактериальные полисахариды образуют глюкозу и глюкуроновую кислоты.

Липиды у большинства бактерий составляют 5-10 %, у микобактерий достигают 40 % сухого остатка. В составе бактерий встречаются простые жиры (высшие жирные кислоты, глицерин, нейтральные жиры) и сложные липиды (фосфолипиды, гликолипиды, липопротеины воска, а также липиды, содержащие изопреновые единицы). Липиды входят в состав клеточных структур, играют роль запасных веществ, энергетического материала; фактора устойчивости прокариот к действию внешней среды (спора, клеточная стенка микобактерий). Липиды играют важную роль в цепи переноса электронов у всех аэробных бактерий (например, убихинон); обуславливают антигенные и токсические свойства.

Минеральные вещества входят в состав различных клеточных структур бактерий и составляют 2-30 % в золе после сжигания клеток. В составе золы бактерий преимущественно определяются оксиды металлов: P_2O_5 (9-50 %), Na_2O (11-33

%), K_2O (7-25 %), MgO (0,1-9 %), CaO (7-12 %) в виде неорганических примесей – Si, Cl, Al, Si, Mn и др. Минеральные вещества участвуют в регуляции осмотического давления, pH среды, окислительно-восстановительного потенциала, активируют ферменты, входят в состав ферментов, витаминов. Фосфор является составной частью нуклеиновых кислот; железо – компонент цитохромоксидазы, каталазы, пероксидазы; медь – составляющая дыхательных ферментов; сера – неорганический компонент белков и аминокислот; магний входит в состав рибосом.

Вопросы для самоконтроля.

1. Какие формы бактерий выделяют? 2. Характеристика шаровидных бактерий. 3. Что собой представляют монококки? 4. Что собой представляют диплококки? 5. Что собой представляют тетракокки? 6. Что собой представляют сарцины? 7. Что собой представляют стрептококки? 8. Что собой представляют стафилококки? 9. Характеристика палочковидных бактерий, их классификация. 10. Дайте характеристику бактерий, клостридий и бацилл? 11. Деление спиралевидных форм бактерий на группы. 12. Характеристика и основные представители группы вибрионов. 13. Характеристика и основные представители группы спирилл. 14. Характеристика и основные представители группы спирохет. 15. Характеристика нитевидных форм бактерий. 16. Особенности строения поверхностных структур бактерий: капсулы, жгутиков, ресничек. 17. Особенности строения клеточной оболочки грамположительных бактерий. 18. Особенности строения клеточной оболочки грамотрицательных бактерий. 19. Назовите особенности цитоплазмы бактерий. 20. Какие органеллы содержатся в цитоплазме бактерий? 21. Дайте характеристику споры бактерий. 22. Дайте характеристику стадий спорообразования. 23. Дайте характеристику цисты бактерий. 24. Характеристика и основные представители актиномицетов. 25. Характеристика и основные представители модифицированных форм бактерий. 26. Характеристика и основные представители

инволюционных форм бактерий. 27. Что входит в химический состав бактерий? 28. Значение воды в жизнедеятельности бактерий. 29. Особенности белков, липидов и углеводов бактерий.

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ К ТЕМЕ 3

1. Перечислите бактерии, которые относятся к шаровидным формам бактерий.

- 1.
- 2.
- 3.
- 4.
- 5.
- 6.

2. Выберите правильный ответ.

Диплококки – это...

1. Парные кокки, делящиеся в одной плоскости без последующего отделения дочерних клеток друг от друга.
2. Кокки, делящиеся попеременно в 2 взаимно перпендикулярных плоскостях с образованием тетрад.
3. Кокки, делящиеся в 3 взаимно перпендикулярных плоскостях, и образующие кубические пакеты из 8, 16, 31 или более клеток.
4. Кокки, делящиеся в одной плоскости и в одном направлении без последующего отделения дочерних особей, образующих цепочки клеток различной длины.
5. Кокки, делящиеся в различных плоскостях с образованием неупорядоченных скоплений клеток, напоминающих виноградную гроздь.
6. Одиночные кокки, делящиеся в одной плоскости с последующим отделением образовавшихся клеток друг от друга.

3. Выберите правильный ответ.

Монококки – это...

1. Парные кокки, делящиеся в одной плоскости без последующего отделения дочерних клеток друг от друга.
2. Кокки, делящиеся попеременно в 2 взаимно перпендикулярных плоскостях с образованием тетрад.
3. Кокки, делящиеся в 3 взаимно перпендикулярных плоскостях, и образующие кубические пакеты из 8, 16, 31 или более клеток.
4. Кокки, делящиеся в одной плоскости и в одном направлении без последующего отделения дочерних особей, образующих цепочки клеток различной длины.
5. Кокки, делящиеся в различных плоскостях с образованием неупорядоченных скоплений клеток, напоминающих виноградную гроздь.
6. Одиночные кокки, делящиеся в одной плоскости с последующим отделением образовавшихся клеток друг от друга.

4. Выберите правильный ответ.

Тетракокки – это...

1. Парные кокки, делящиеся в одной плоскости без последующего отделения дочерних клеток друг от друга.
2. Кокки, делящиеся попеременно в 2 взаимно перпендикулярных плоскостях с образованием тетрад.
3. Кокки, делящиеся в 3 взаимно перпендикулярных плоскостях, и образующие кубические пакеты из 8, 16, 31 или более клеток.
4. Кокки, делящиеся в одной плоскости и в одном направлении без последующего отделения дочерних особей, образующих цепочки клеток различной длины.
5. Кокки, делящиеся в различных плоскостях с образованием неупорядоченных скоплений клеток, напоминающих виноградную гроздь.
6. Одиночные кокки, делящиеся в одной плоскости с последующим отделением образовавшихся клеток друг от друга.

5. Выберите правильный ответ.

Сарцины – это...

1. Парные кокки, делящиеся в одной плоскости без последующего отделения дочерних клеток друг от друга.
2. Кокки, делящиеся попеременно в 2 взаимно перпендикулярных

плоскостях с образованием тетрад.

3. Кокки, делящиеся в 3 взаимно перпендикулярных плоскостях, и образующие кубические пакеты из 8, 16, 31 или более клеток.

4. Кокки, делящиеся в одной плоскости и в одном направлении без последующего отделения дочерних особей, образующих цепочки клеток различной длины.

5. Кокки, делящиеся в различных плоскостях с образованием неупорядоченных скоплений клеток, напоминающих виноградную гроздь.

6. Одиночные кокки, делящиеся в одной плоскости с последующим отделением образовавшихся клеток друг от друга.

6. Выберите правильный ответ.

Стрептококки – это...

1. Парные кокки, делящиеся в одной плоскости без последующего отделения дочерних клеток друг от друга.

2. Кокки, делящиеся попеременно в 2 взаимно перпендикулярных плоскостях с образованием тетрад.

3. Кокки, делящиеся в 3 взаимно перпендикулярных плоскостях, и образующие кубические пакеты из 8, 16, 31 или более клеток.

4. Кокки, делящиеся в одной плоскости и в одном направлении без последующего отделения дочерних особей, образующих цепочки клеток различной длины.

5. Кокки, делящиеся в различных плоскостях с образованием неупорядоченных скоплений клеток, напоминающих виноградную гроздь.

6. Одиночные кокки, делящиеся в одной плоскости с последующим отделением образовавшихся клеток друг от друга.

7. Выберите правильный ответ.

Стафилококки – это...

1. Парные кокки, делящиеся в одной плоскости без последующего отделения дочерних клеток друг от друга.

2. Кокки, делящиеся попеременно в 2 взаимно перпендикулярных плоскостях с образованием тетрад.

3. Кокки, делящиеся в 3 взаимно перпендикулярных плоскостях, и образующие кубические пакеты из 8, 16, 31 или более клеток.

4. Кокки, делящиеся в одной плоскости и в одном направлении без последующего отделения дочерних особей, образующих цепочки клеток различной длины.

5. Кокки, делящиеся в различных плоскостях с образованием неупорядоченных скоплений клеток, напоминающих виноградную гроздь.

6. Одиночные кокки, делящиеся в одной плоскости с последующим отделением образовавшихся клеток друг от друга.

8. Какие из перечисленных бактерий относятся к палочковидным формам бактерий?

1. вибрионы

5. бациллы

2. спириллы

6. боррелии

3. клостридии

7. спирохеты

4. трепонемы

8. лептоспиры

9. Какие из перечисленных бактерий относятся к спиралевидным формам бактерий?

1. вибрионы

5. бациллы

2. спириллы

6. боррелии

3. клостридии

7. спирохеты

4. трепонемы

8. лептоспиры

10. На какие группы в зависимости от количества и расположения экстрацеллюлярных жгутиков делятся плавающие бактерии?

1.

2.

3.

4.

5.

11. Перечислите стадии спорообразования.

1.

2.

3.

4.

ТЕМА 4: ФИЗИОЛОГИЯ БАКТЕРИЙ

Физиология – раздел микробиологии, изучающий функции клеток микроорганизмов. Предметом изучения физиологии являются питание, метаболизм, рост и размножение микроорганизмов, их отношение к факторам окружающей среды и пр. Физиология даёт представление о взаимосвязи структуры и функции клеток, о закономерностях их жизнедеятельности. Знания физиологии микроорганизмов являются научной базой для решения вопросов культивирования, идентификации прокариот и эукариот, промышленного получения биологических препаратов (вакцин, эубиотиков, антибиотиков, аминокислот, ферментов, витаминов и т.д.).

§ 1. Физико-химические свойства бактерий.

Наряду с размерами, бактерии обладают рядом физико-химических свойств, знание которых существенно для создания оптимальных условий культивирования микроорганизмов и их идентификации.

Для разных видов бактерий характерен определённый *показатель преломления света*. В жидкостях с показателем преломления, тождественным этому же показателю исследуемого вида бактерий, при световой микроскопии соответствующие бактерии становятся невидимыми. Принцип темнопольной микроскопии основан на разнице показателей преломления среды и микроорганизмов.

Удельный вес бактериальных клеток составляет, в среднем, 1,147. Удельный вес бактерий видоспецифичен, варьирует в зависимости от состава среды и возраста бактериальной клетки. Удельный вес молодых клеток меньше, чем у старых.

Вязкость цитоплазмы бактерий переменна и превышает вязкость воды в 10-800 раз. Внешние факторы – темпе-

ратура, рН, концентрация солей – значительно изменяют вязкость цитоплазмы. Молодые бактерии обладают меньшей вязкостью, чем старые клетки. Повышение вязкости ведёт к увеличению окрашиваемости бактериальных клеток.

Бактерии обладают *эластичностью*, вследствие чего способны подвергаться временным деформациям под влиянием различных препятствий и возвращаться к нормальной форме после прекращения действия, оказываемого причинным фактором. Бактерии весьма резистентны к давлению, к напряжению и скручиванию. Сальмонеллы, например, утрачивают способность размножаться лишь после воздействия давлением 5 атмосфер. Бактерии - борофилы способны выдерживать давление 700-20000 атмосфер.

Осмотическое давление у бактерий в 2 раза меньше, чем у животных клеток. В молодых клетках грамотрицательных бактерий оно достигает 20-25 атмосфер, в старых - 2-3 атмосферы. Гипертонические и гипотонические растворы, изменяя внутриклеточное осмотическое давление, способны вызвать обезвоживание и деформации бактерий либо их набухание и разрыв. Галофильные бактерии адаптированы к существованию в весьма высоких концентрациях соли (28 % NaCl). Эти данные используются в практике приготовления питательных сред, которые должны быть изотоническими. Гипертонические питательные среды используются для выявления галофильных бактерий, например, стафилококков.

Проницаемость бактериальных оболочек характеризуется выраженной избирательностью. Эта способность позволяет бактериям препятствовать проникновению вредных веществ внутрь клетки, адсорбировать питательные вещества и экскретировать продукты метаболизма. Проницаемость более высока у молодых клеток и зависит от состава окружающей среды. Проницаемость клеточных оболочек для ряда веществ (калий, глюкоза, аминокислоты и пр.) является комплексным процессом, что следует учитывать при

приготовлении питательных сред. В целом, проницаемость бактериальной клетки выше, чем у животных.

Электрический заряд бактерий. В растворах с нейтральным значением рН подавляющее большинство бактерий (стафилококки, микобактерии, шигеллы, бруцеллы, сальмонеллы, стрептококки, коринебактерии и др.) обладают отрицательным зарядом. Напротив, спирохеты имеют положительный электрический заряд. Значительное влияние на электрический потенциал бактерий оказывает в окружающей среде концентрация ионов. Добавление в среду кислот или катионов снижает электрический заряд бактерий до 0, вследствие чего происходит спонтанная флокуляция клеток (флокуляция – это вид иммунопреципитации, при которой преципитат имеет вид хлопьев). Электрический заряд поверхности бактерий обуславливает их тинкториальные особенности, объясняет действие детергентов и имеет практическое значение для промышленного осаждения бактериальной массы.

Смачиваемость бактерий. Установлено, что грамотрицательные бактерии обладают значительно большим числом гидрофильных групп (-ОН, -Н₂N, -SO₃, -COOH, -NH₃, =C=O), расположенных на поверхности клетки. Наименьшим числом гидрофильных групп обладают кислотоустойчивые бактерии и споры. У них имеет место избыток гидрофобных неполюсных отталкивающих воду групп: -СН₃, -С₆Н₅ и др. Эта физико-химическая особенность лежит в основе тинкториальных свойств бактерий.

§ 2. Общая характеристика метаболизма бактерий.

Жизненная стратегия бактерий состоит в постоянном воспроизведении своей биомассы за счёт интенсивного метаболизма (обмена веществ). Клеточный метаболизм складывается из 1 потоков реакций разной направленности: конструктивного и энергетического метаболизма. *Конструк-*

тивный метаболизм (анаболизм) – поток реакций, в результате которых за счёт поступающих извне веществ образуется вещество клетки. Этот процесс связан с потреблением свободной энергии, запасённой в химической форме в молекулах АТФ или других макроэргических соединениях. *Энергетический метаболизм (катаболизм)* – это поток реакций, сопровождающийся разрушением веществ, высвобождением энергии, преобразованием её в химическую (АТФ) или электрохимическую форму, которая затем может использоваться во всех энергозависимых процессах.

Метаболические пути конструктивной и энергетической направленности состоят из множества последовательных ферментативных реакций и могут быть разделены на 3 этапа:

1) периферический метаболизм (превращение субстрата под действием экзоферментов микроорганизмов);

2) промежуточный метаболизм (ряд ферментативных реакций, приводящих к образованию промежуточных продуктов - метаболитов);

3) конечный метаболизм (использование конечных продуктов конструктивного метаболизма для построения вещества клеток и выведение в окружающую среду конечных продуктов энергетических путей).

Конструктивные и энергетические процессы протекают в клетке одновременно и тесно связаны между собой. В результате такой взаимосвязи образуются амфиболиты – промежуточные соединения, которые могут быть использованы в каждом из метаболических путей.

Метаболизм прокариот отличается большим разнообразием, что проявляется в использовании в качестве источников исходных субстратов и энергии самого широкого набора органических и неорганических веществ. Такая способность обусловлена различиями в наборе клеточных экзоферментов, воздействующих на исходные субстраты и видоизме-

няющих их молекулы в направлении, позволяющем им далее метаболизировать по каналам промежуточного метаболизма. Промежуточный метаболизм бактерий не отличается значительным разнообразием, хотя и более вариабелен, чем у прокариот.

§ 3. Питание бактерий.

Под питанием бактериальной клетки следует понимать процесс поглощения и усвоения пластического материала и энергии в результате преобразовательных реакций. Типы питания прокариот сложны и разнообразны. Они различаются в зависимости от способа поступления питательных веществ внутрь бактериальной клетки, источников углерода и азота, способа получения энергии, природы доноров электронов.

По способу поступления питательных веществ бактерии подразделяются на голофиты и голозои.

Бактерии-голофиты (от греч. holos – полноценный и rhyticos – относящийся к растениям) неспособны выделять в окружающую среду ферменты, расщепляющие субстраты, вследствие чего потребляют питательные вещества исключительно в растворённом, молекулярном виде.

Бактерии-голозои (от греч. holos – полноценный и zoikos – относящийся к животным), напротив, имеют комплекс экзоферментов, которые обеспечивают внешнее питание – расщепление субстратов до молекул вне бактериальной клетки. После этого молекулы питательных веществ поступают внутрь бактерий-голозоев.

По источнику углерода среди бактерий выделяют автотрофы и гетеротрофы. *Автотрофы* (от греч. Autos – сам, trope – пища) в качестве источника углерода используют углекислый газ (CO_2), из которого синтезируют все углеродсодержащие вещества. Для *гетеротрофов* (от греч. geteros – другой и trope – пища) источником углерода являются раз-

личные органические вещества в молекулярной форме (углеводы, многоатомные спирты, аминокислоты, жирные кислоты). Наибольшая степень гетеротрофности присуща прокариотам, которые могут жить только внутри других живых клеток (например, риккетсии и хламидии).

По источнику азота прокариоты подразделяются на 3 группы: 1) азотфиксирующие бактерии (усваивают молекулярный азот из атмосферного воздуха); 2) бактерии, потребляющие неорганический азот из солей аммония, нитритов или нитратов; 3) бактерии, которые ассимилируют азот, содержащийся в органических соединениях (аминокислоты, пурины, пиримидины и др.).

По источнику энергии бактерии делят на фототрофы и хемотрофы. *Бактерии-фототрофы*, как и растения, способны использовать солнечную энергию. Фототрофные прокариоты заболеваний у человека не вызывают. *Бактерии-хемотрофы* получают энергию при окислительно-восстановительных реакциях.

По природе доноров электронов бактерии-хемотрофы подразделяются на *литотрофы* (от греч. litos - камень) и *органотрофы*. У литотрофов (хемотитотрофов) в качестве доноров электронов выступают неорганические вещества (H_2 , H_2S , NH_3 , сера, CO , Fe^{2+} и др.). Донорами электронов у органотрофов (хемотрганотрофов) являются органические соединения – углеводы, аминокислоты и др.

Большинство патогенных для человека бактерий обладает хемотрганотрофным (хемотретотрофным) типом питания; реже встречается хемотитотрофный (хемотравтотрофный) тип.

По способности синтезировать органические соединения бактерии-хемотрофы подразделяются на прототрофы, ауксотрофы и гипотрофы. *Бактерии-прототрофы* синтезируют из глюкозы и солей аммония все необходимые органические вещества. Бактерии называются *ауксотрофами*, если они неспособны синтезировать какое-либо органическое

вещество из указанных соединений. Крайняя степень утраты метаболической активности называется гипотрофией. *Гипотрофные* бактерии обеспечивают свою жизнедеятельность, реорганизуя структуры или метаболиты хозяина.

Кроме углерода и азота, для полноценной жизнедеятельности бактериям необходимы сера, фосфор, ионы металлов. Источниками серы являются аминокислоты (цистеин, метионин), витамины, кофакторы (биотин, липоевая кислота и др.), сульфаты. Источниками фосфора служат нуклеиновые кислоты, фосфолипиды, фосфаты. В достаточно высоких концентрациях бактериям нужны магний, калий, кальций, железо; в значительно меньших – цинк, марганец, натрий, молибден, медь, никель, кобальт.

Факторы роста – это вещества, которые бактерии самостоятельно синтезировать не могут, но крайне в них нуждаются. В качестве факторов роста могут выступать аминокислоты, азотистые основания, витамины, жирные кислоты, железопорфирины и другие соединения. Для создания оптимальных условий жизнедеятельности бактерий факторы роста должны быть добавлены в питательные среды.

Транспорт питательных веществ внутрь клетки может осуществляться 3 механизмами: пассивной диффузией, облегчённой диффузией и активным транспортом.

Пассивная диффузия является неспецифическим энергозависимым процессом, осуществляемым по Градиенту концентрации веществ (вещество из среды с большей своей концентрацией пассивно, согласно законам осмоса, поступает в среду с меньшей концентрацией). Пассивной диффузией внутрь бактериальной клетки поступает ограниченное количество веществ, некоторые ионы, моносахара. Скорость переноса веществ при пассивной диффузии незначительна и зависит от липофильности и размеров транспортирующихся молекул.

Облегчённая диффузия представляет собой энергонезависимый транспорт веществ по градиенту концентрации при помощи ферментов пермеаз. Пермеазы – это специфические мембранные белки, способствующие прохождению веществ через цитоплазматическую мембрану. Пермеаза фиксирует на себе молекулу переносимого вещества, вместе с которым преодолевает цитоплазматическую мембрану, после чего комплекс «вещество - пермеаза» диссоциирует. Освободившаяся пермеаза используется для проведения других молекул. У прокариотов облегчённой диффузией внутрь клетки поступает только глицерин. При этом внутриклеточная концентрация глицерина соответствует таковой вне клетки. Облегчённая диффузия наиболее характерна для микроорганизмов - эукариот.

Активный транспорт – это энергозависимый перенос веществ внутрь клетки против градиента концентрации при помощи специфических ферментов. Активным транспортом в бактериальную клетку поступает подавляющее большинство веществ (ионы, углеводы, аминокислоты, липиды и др.). Активный транспорт может осуществляться: (1) без химической модификации переносимого вещества; (2) с химической модификацией.

В первом случае молекула питательного вещества образует комплекс с белком периплазматического пространства, который взаимодействует со специфической пермеазой цитоплазматической мембраны. После энергозависимого проникновения через цитоплазматическую мембрану комплекс «субстрат - белок периплазмы - пермеаза» диссоциирует с освобождением молекулы субстрата.

При активном транспорте с химической модификацией переносимого вещества цепь событий включает:

- 1) фосфорилирование мембранного фермента-2 со стороны цитоплазмы фосфоенолпируватом;
- 2) связывание на поверхности цитоплазматической мем-

браны фосфорилированным ферментом-2 молекулы субстрата;

3) энергозависимый транспорт молекулы субстрата в цитоплазму;

4) перенос фосфатной группы на молекулу субстрата;

5) диссоциация комплекса «субстрат - фермент» в цитоплазме. За счёт фосфорилирования молекулы субстрата аккумулируются в цитоплазме клеток и не способны выйти из них.

§ 4. Ферменты микроорганизмов.

Ферменты (от лат. *fermentum* – закваска) или энзимы (от греч. *enzyme* – дрожжи или закваска) – специфические белки, выполняющие роль биологических катализаторов химических реакций. Ферменты значительно ускоряют последние, не расходуясь при этом и не входя в состав конечных продуктов. Ферменты в клетках находятся в очень малых концентрациях, но все они обладают высокими числами оборачиваемости, которые указывают на то, что молекула фермента может катализировать следующие одна за другой реакции тысяч молекул субстрата в минуту. Каждый фермент катализирует только 1 реакцию, что обуславливает специфичность фермента. Активность ферментов зависит от температуры, рН и других факторов. У микроорганизмов обменные процессы, протекают с помощью ферментов, набор которых генетически детерминирован и специфичен для каждого вида.

Микроорганизмы располагают ферментами, относящимися ко всем 6 известным классам:

- оксидоредуктазы – окислительно-восстановительные ферменты, переносящие электроны (к ним относятся дегидрогеназы, оксидазы, пероксидазы, каталазы);

- трансферазы – переносят отдельные радикалы и атомы от одних соединений к другим;

- гидролазы – ускоряют реакции гидролиза, то есть расщепление веществ на более простые с присоединением молекулы воды (фосфатазы, эстеразы, глюкозидазы и др.);

- лиазы – катализируют реакции присоединения групп по двойным связям и обратные реакции таких групп;

- изомеразы – превращают химические вещества в их изомеры (рацемазы, эпимеразы, цис-транс-изомеразы и др.);

- лигазы (синтетазы) – катализируют реакции соединения 2 молекул (глутаминсинтетаза, аспарагинсинтетаза и др.).

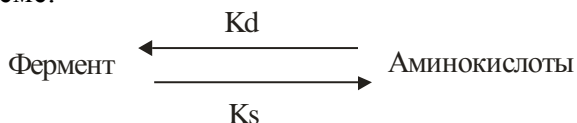
Ферменты микроорганизмов подразделяют на экзоферменты и эндоферменты. *Экзоферменты* представлены преимущественно гидролазами, которые способны поступать в окружающую среду, где вызывают расщепление различных субстратов до молекулярной формы. *Эндоферменты* постоянно находятся внутри клетки: в цитоплазме, на цитоплазматической мембране в периплазматическом пространстве. Часть эндоферментов функционирует автономно, тогда, как другая часть может составлять мультиферментные комплексы, например, ферменты дыхательной цепи, локализованные на цитоплазматической мембране.

Ферменты, концентрация которых в клетках микроорганизмов поддерживается независимо от условий среды на строго определённом уровне, называются *конститутивными* (например, ферменты гликолиза). Ферменты, концентрация которых значительно увеличивается при наличии соответствующего субстрата, называются *индуцибельными*. При отсутствии субстрата такие ферменты находятся в клетке в следовых количествах (например, β -галактозидаза, β -лактамаза). *Репрессибельными* называются ферменты, синтез которых блокируется конечным продуктом.

Приспособляемость микроорганизмов к изменяющимся условиям среды обитания сопровождается согласованными изменениями процессов анаболизма и катаболизма. У микроорганизмов регуляция обменных процессов осуществля-

ются с помощью ферментов. Регуляторные (амфиболические) ферменты воспринимают различные метаболические сигналы и в соответствии с ними изменяют свою каталитическую активность. Выделяют 3 уровня регуляции ферментативных реакций с учётом потребности клеток в энергии: (1) изменение абсолютного количества конкретного фермента; (2) изменение фонда реагирующих веществ, исключая фермент; (3) изменение каталитической активности фермента.

Абсолютное количество конкретного фермента определяется скоростью его синтеза (K_s) и скоростью распада (K_d) по схеме:



Количество фермента может увеличиваться за счёт возрастания K_s либо уменьшения K_d или того и другого вместе. Напротив, уменьшение количества фермента может происходить за счёт снижения K_s или возрастания K_d либо за счёт того и другого вместе.

Изменение каталитической активности фермента могут вызвать:

- ингибирование по типу обратной связи (когда тормозится активность фермента в начале биосинтетического пути конечным продуктом);
- аллостерическая активация (когда конечный или промежуточный продукт активирует другой, включающий синтез нового вещества);
- воздействие регуляторных белков (последние присоединяются к ферменту, изменяя – усиливая или ослабляя – его активность).

Изменение ферментативной активности микроорганизмов лежит в основе их фенотипической идентификации. Для использования спектра ферментов у прокариот широко ис-

пользуются дифференциально-диагностические питательные среды.

§ 5. Рост и размножение бактерий.

Рост – это координированное увеличение размеров и массы клетки. Рост сопровождается воспроизведением всех клеточных структур и компонентов, что обусловлено достаточным поступлением в клетку веществ, необходимых для конструктивного и энергетического обменов. Особенно велика, как источников азота и углерода, роль аминокислот и углеводов.

В процессе роста происходит развитие и дифференцировка бактериальной клетки.

Развитие – это совершенствование во времени структур и функций клетки, унаследованных потомками от родительских форм.

Дифференцировка – это дифференцированное проявление генов, содержащихся в геноме клетки. Развитие протекает фазово, в связи с чем, в растущей популяции чистой культуры прокариот клетки могут находиться в разной степени зрелости. Однофазное развитие бактерий получают методом синхронизации роста культуры. Так, например, выдерживая клетки *Streptococcus pneumoniae* вначале при 25°C в течение 15 мин, а затем при 37°C, удаётся достичь синхронизированного (одновременного) удвоения числа клеток и во времени тем меньшем, чем продолжительнее период генерации культуры.

Рост бактерий не всегда завершается их делением. Задержку деления способны вызвать различные физические и химические факторы (ультрафиолетовое облучение, антибиотики, соли жёлчных кислот, детергенты). В результате их действия образуются нитевидные формы бактерий, превышающие по размерам исходные клетки.

Размножение – это увеличение количества клеток в

популяции. Прокариоты размножаются бесполом способом. Размножение прокариот может проходить путём поперечного деления, фрагментации (дробления), почкования и бесполого спорообразования. У некоторых прокариот (хламидии) имеет место сложный цикл развития, включающий деление. Типы и формы деления прокариот генетически детерминированы и сохраняются в последующих генерациях.

Поперечное (бинарное) деление характерно для большинства бактерий, в том числе и для спирохет. При этом клетки удлинняются, формируются поперечная клеточная мембрана и новая клеточная стенка, растущие внутрь. В этом процессе участвуют перегородочные лизосомы. Нуклеоид перед делением удваивается и поровну распределяется в 2 образующиеся клетки. На завершающемся этапе дочерние клетки, как правило, отделяются друг от друга. В ряде случаев межклеточные связи могут сохраняться, что ведёт к образованию цепочек или других ассоциированных форм (стрептококки, стафилококки и пр.). Бинарное деление называют изоморфным, если дочерние клетки имеют равные размеры, или гетероморфным – при образовании клеток, по размеру неодинаковых. Продолжительность собственно деления может составлять от 20-45 мин (у кишечной палочки) до 14 ч (у микобактерий туберкулёза).

Фрагментация (дробление) – одновременное образование из материнской 3 и более дочерних клеток, содержащих в полном объёме генетический материал и часть протоплазмы. Фрагментация присуща микоплазмам, риккетсиям, актиномицетам.

Почкование – это предварительное возникновение на материнской клетке шаровидных выпячиваний, которые в последующем увеличиваются и отделяются. Почкованием способны размножаться микоплазмы; у них же, наряду с фрагментацией, наблюдается поперечное деление.

Бесполое спорообразование характерно для бактерий ак-

тиномицетов. При этом происходит фрагментация концевых отделов спораносцев с образованием бесполой спор, которые у некоторых актиномицетов могут быть подвижны и заключены в спорангии. Кроме спорообразования, актиномицеты способны размножаться дроблением и поперечным делением.

Циклическое размножение наблюдается у облигатных внутриклеточных паразитических бактерий – хламидий. Они проходят своеобразный цикл размножения и развития. Проникнув в клетку путём эндоцитоза, хламидий или элементарные тельца в вакуолях клетки трансформируются в вегетирующие формы – инициальные, или ретикулярные тельца, потенциально способные к делению. После ряда делений они превращаются в промежуточные формы, дающие начало очередному поколению хламидий. Описанный цикл роста, размножения и развития длится 40-48 ч.

Размножение бактерий в жидких питательных средах характеризуется незначительной специфичностью. В жидких питательных средах бактерии могут образовывать осадок, поверхностную плёнку, кольцо по стенкам сосуда на поверхности среды, равномерную суспензию (муть).

При засеве бактерий в жидкие питательные среды с последующим периодическим определением числа клеток в I мл наблюдается фазная закономерность, представленная на рис. 22.

В динамике изменений биомассы бактерий, культивируемых в жидкой питательной среде, выделяют несколько фаз:

I – исходная стационарная фаза,

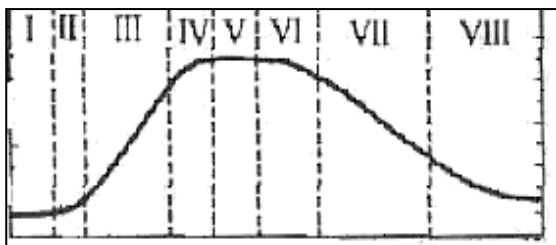


Рис.22. Динамика размножения бактерий

составляет время от момента внесения бактерий в среду до начала их роста. Длительность фазы зависит от особенностей бактерий, их возраста и потенциальных возможностей, от качества среды и других факторов. Продолжительность её 1-2 ч.

II – лаг-фаза, или фаза задержки размножения, характеризуется увеличением частоты клеточного деления и нарастанием числа клеток.

III – логарифмическая (экспоненциальная) фаза размножения свидетельствует о максимальной постоянной скорости размножения бактерий и увеличении их численности в геометрической прогрессии. Длительность фазы 5-6 ч.

IV – фаза отрицательного ускорения характеризуется уменьшением скорости размножения бактерий, удлинением периода их генерации. Скорость размножения падает из-за истощения компонентов питательной среды, появления лимитирующих факторов роста, накопления продуктов обмена. Фаза составляет около 2 ч.

V – максимальная стационарная фаза отражает динамическое равновесие между покоящимися, делящимися и отмирающими клетками. Длительность фазы 2 ч.

VI – фаза ускорения гибели характеризует уменьшение клеток, в основном, за счёт аутолитических процессов. Она продолжается 3 ч.

VII – фаза логарифмической гибели отражает максимальную постоянную скорость отмирания бактерий с последующим их аутолизом. Длительность фазы 5 ч.

VIII – фаза уменьшения скорости отмирания характеризуется переходом оставшихся в живых особей в состояние покоя.

Указанные фазы характерны для культуры бактерий, развивающейся в стационарных условиях, когда питательная среда в процессе культивирования не обновляется. Получаемые при этом культуры бактерий называются периодиче-

скими. Использование проточных питательных сред с постоянной концентрацией питательных веществ позволяет бактериям длительное время находиться в определённой фазе роста (экспоненциальной). Такие культуры бактерий называются непрерывными. Благодаря сохранению неизменных условий среды непрерывная культура постоянно находится в наиболее желательной фазе роста, при которой обеспечивается максимальный выход биомассы (при получении вакцин) или биологически важных соединений (при получении антибиотиков, витаминов, ферментов, аминокислот и т.п.).

§ 6. Принципы культивирования микроорганизмов.

Культивированием микроорганизмов называется их выращивание в искусственных условиях.

Основными целями культивирования являются:

- 1) изучение биологических свойств (химического состава, физиологии и биохимии и т.п.);
- 2) выделение микроорганизмов в чистой культуре для их видовой идентификации и установления этиологической значимости при конкретном заболевании;
- 3) получение вакцин и биологически активных препаратов.

Принципы культивирования основаны на изучении физиологических потребностей микроорганизмов и призваны обеспечить оптимальные условия обитания тому или иному виду. Успешное культивирование микроорганизмов возможно при обеспечении (с учётом видовой индивидуальности) всеми необходимыми факторами роста, энергией, оптимальными температурным, осмотическим и рН режимами; создании оптимальных условий для дыхания. Таким образом, питательные вещества, аэрация, температура, концентрация водородных ионов (рН), ионный состав и осмотическое давление являются факторами, ограничивающими рост

и размножение микроорганизмов.

Питательные вещества. Для нормальной жизнедеятельности микроорганизмы должны быть обеспечены следующими веществами:

- донорами и акцепторами водорода (около 2 г/л);
- источниками углерода (около 1 г/л);
- источниками азота (около 1 г/л);
- минералами: серой, фосфором (каждого около 50 мг/л), микроэлементами (0,1-1 мг/л каждого);
- факторами роста: аминокислотами, пуринами, пиримидинами (около 50 мг/л каждого), витаминами (0,1-1 мг/л каждого).

Указанные компоненты с учётом видовой индивидуальности микроорганизмов должны в обязательном порядке содержаться в питательных средах, используемых для культивирования. Для многих организмов 1 компонент, например аминокислота, может служить одновременно источником энергии, углерода и азота, тогда как другие микроорганизмы нуждаются для этих целей в разных компонентах.

Концентрация водородных ионов (рН). В процессе эволюции каждый вид микроорганизмов приспособился к существованию в определённых границах рН, за пределами которых жизнедеятельность его невозможна. Многие организмы имеют очень узкие границы оптимального уровня рН (например, менингококки – рН=7,2-7,5; клостридии ботулизма – рН=7,4-7,6). Сапрофиты могут жить в диапазоне рН от 2 до 8,5. Концентрация водородных ионов влияет на функциональную активность ферментов и степень диссоциации слабых кислот и оснований, что имеет большое значение в метаболизме. Для поддержания оптимального значения рН питательные среды должны содержать буферные соединения – фосфаты, карбонаты.

Ионная сила и осмотическое давление. По отношению к концентрации солей, преимущественно к натрию хлориду, в

среде обитания микроорганизмы подразделяют на негаллофилы и галофилы. *Негаллофильные микроорганизмы*, к которым относится большинство патогенов человека, предпочитают изотонические питательные среды, хотя способны существовать в интервале концентраций NaCl от 0,0 до 4 % (например, кишечная палочка). *Галофильные организмы* выдерживают концентрации натрия хлорида в диапазоне от 5 до 36 % (например, золотистый стафилококк). Микроорганизмы обладают механизмами поддержания внутри клетки постоянной ионной силы, что крайне важно в физиологическом отношении. Длительное воздействие высоких концентраций солей на негаллофильные микроорганизмы приводит к их гибели вследствие обезвоживания.

Температура. В зависимости от требований к температурному режиму, микроорганизмы разделяют на психрофилы, мезофилы и термофилы. Психрофилы способны существовать в диапазоне температур от 0 до 20°C, мезофилы – от 20 до 40°C, термофилы – от 50-60°C и выше. Большинство патогенных для человека микроорганизмов относится к мезофильным с оптимумом роста 30-37°C. Верхний предел температуры, переносимой каким-либо видом организма, коррелирует с общей термостабильностью белков этого вида. Для создания оптимального температурного режима при культивировании микроорганизмов используется специальный прибор-термостат.

Аэрация. облигатные аэробы хорошо растут при свободном доступе атмосферного кислорода и не могут расти при концентрации O₂ более 20 об.%, превышающей концентрацию O₂ в атмосферном воздухе. Культивирование облигатных аэробов в больших объёмах жидкой питательной среды должно сопровождаться её аэрацией.

Микроаэрофильные организмы способны размножаться при концентрации O₂ от 2 до 10 об.%. Для обеспечения этого условия используют приборы – анаэрометры. Для культиви-

рования облигатных анаэробов создаются бескислородные условия, поскольку даже незначительное содержание кислорода в среде культивирования угнетает рост и размножение этих организмов.

Вопросы для самостоятельного контроля:

1. Чему равен удельный вес бактериальной клетки? 2. Характеристика осмотического давления у бактерий. 3. Характеристика электрического заряда поверхности бактерий. 4. Основные этапы метаболизма бактерий. 5. Что понимают под питанием бактериальной клетки? 6. Деление бактерий по типу питания. 7. Что такое факторы роста? 8. В чем заключается пассивная диффузия питательных веществ? 9. В чем заключается облегченная диффузия питательных веществ? 10. В чем заключается активный транспорт питательных веществ? 11. Назовите основные классы ферментов микроорганизмов. 12. Виды ферментов по способу поступления и содержанию. 13. Уровни регуляции ферментативных реакций. 14. Дайте определения: рост, развитие, дифференцировка и размножение бактерий. 15. Типы и формы деления бактерий. 16. Основные фазы изменения биомассы бактерий. 17. Какие принципы культивирования микроорганизмов вы знаете? 18. Значение питательных веществ в культивировании бактерий. 19. Значение концентрации водородных ионов в культивировании бактерий. 20. Значение осмотического давления в культивировании бактерий. 21. Значение температуры в культивировании бактерий. 22. Значение аэрации в культивировании бактерий.

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ К ТЕМЕ 4

1. На какие группы делятся бактерии в зависимости от способа поступления питательных веществ?

- 1.
- 2.

2. Как делятся бактерии по источнику энергии?

- 1.
- 2.

3. С помощью каких механизмов осуществляется транспорт веществ внутрь бактериальной клетки?

- 1.
- 2.
- 3.

4. Выберите правильный ответ.

Конститутивные ферменты – это ферменты...

1. Синтез которых блокируется конечным продуктом.
2. Воспринимают различные метаболические сигналы и в соответствии с ними изменяют свою каталитическую активность.
3. Концентрация которых значительно увеличивается при наличии соответствующего субстрата.
4. Концентрация которых в клетках микроорганизмов поддерживается независимо от условий среды на строго определенном уровне.

5. Выберите правильный ответ.

Индукцибельные ферменты – это ферменты...

1. Синтез которых блокируется конечным продуктом.
2. Воспринимают различные метаболические сигналы и в соответствии с ними изменяют свою каталитическую активность.
3. Концентрация которых значительно увеличивается при наличии соответствующего субстрата.
4. Концентрация которых в клетках микроорганизмов поддерживается независимо от условий среды на строго определенном уровне.

6. Выберите правильный ответ.

Репрессибельные ферменты – это ферменты...

1. Синтез которых блокируется конечным продуктом.
2. Воспринимают различные метаболические сигналы и в соответствии с ними изменяют свою каталитическую активность.
3. Концентрация которых значительно увеличивается при наличии соответствующего субстрата.
4. Концентрация которых в клетках микроорганизмов поддерживается независимо от условий среды на строго определенном уровне.

7. Выберите правильный ответ.

Регуляторные ферменты – это ферменты...

1. Синтез которых блокируется конечным продуктом.
2. Воспринимают различные метаболические сигналы и в соответствии с ними изменяют свою каталитическую активность.
3. Концентрация которых значительно увеличивается при наличии соответствующего субстрата.
4. Концентрация которых в клетках микроорганизмов поддерживается независимо от условий среды на строго определенном уровне.

8. Как подразделяются микроорганизмы по способу дыхания?

- 1.
- 2.
- 3.

ТЕМА 5: ВАЖНЕЙШИЕ БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ, ВЫЗЫВАЕМЫЕ МИКРООРГАНИЗМАМИ, И ИХ ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Микроорганизмы обладают высокой биохимической активностью. В процессе обмена веществ они осуществляют самые разнообразные химические реакции, в результате которых образуются ценные вещества: спирты, кислоты, эфиры, витамины и др. Эти продукты жизнедеятельности микробов используются в медицине, промышленности, быту. Многие биохимические процессы, вызываемые микроорганизмами, применяются в пищевой и легкой промышленности; велика их роль и в круговороте веществ в природе.

Ниже рассматриваются преимущественно микробиологические процессы, используемые при переработке пищевого сырья или обуславливающие порчу пищевых продуктов. Другие процессы описываются кратко.

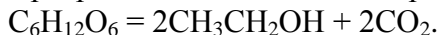
§ 1. Превращение безазотистых органических веществ

Анаэробные процессы

Спиртовое брожение

Спиртовым брожением называется процесс превращения микроорганизмами сахара в этиловый спирт и углекислый газ:

Превращение безазотистых органических веществ



Возбудителями спиртового брожения являются дрожжи. Спиртовое брожение могут вызвать некоторые мицелиальные грибы, однако при этом образуется значительно меньше спирта (5-7%). Брожение с образованием спирта и углекислого газа вызывают и некоторые бактерии, но по ко-

личественному соотношению между конечными и побочными продуктами, а также – характеру побочных продуктов бактериальное спиртовое брожение отличается от брожения, вызываемого дрожжами.

Связь спиртового брожения с жизнедеятельностью дрожжей была отмечена еще в начале XIX в., но окончательно установлена Л. Пастером в 1857 г.

Большое значение в изучении спиртового брожения имело открытие "бесклеточного" брожения – соком из дрожжей, не содержащим дрожжевых клеток. На основании этого был сделан вывод, что в дрожжевом соке содержится какое-то активное вещество – фермент, которое еще Бухнер предложил назвать *зимазой*. Дальнейшие исследования показали, что зимаза является комплексом ферментов.

Химизм спиртового брожения. Приведенное выше уравнение спиртового брожения выражает его лишь в общем суммарном виде. Спиртовое брожение для дрожжей является процессом получения энергии в анаэробных условиях.

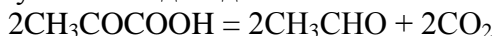
Любое брожение протекает как бы в две стадии:

- *первая* – окислительная – включает превращение глюкозы до пировиноградной кислоты с образованием двух молекул восстановленного НАД x H₂, - промежуточного акцептора водорода:



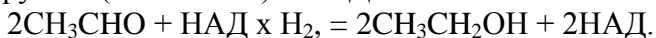
- *вторая* – восстановительная – НАД x H₂ передает водород конечному акцептору, который превращается в основной конечный продукт брожения.

Дрожжи обладают ферментом пируватдекарбоксилазой, который катализирует реакцию декарбоксилирования пировиноградной кислоты с отщеплением CO₂, и образованием уксусного альдегида:



Углекислый газ является одним из конечных продуктов спиртового брожения. Уксусный альдегид играет роль ко-

нечного акцептора водорода. Вступая во взаимодействие с НАД x H₂, он при участии фермента алкогольдегидрогеназы восстанавливается в этиловый спирт, а НАД x H₂, регенерируется (окисляется) в НАД:



Реакция восстановления уксусного альдегида в этиловый спирт завершает спиртовое брожение.

С энергетической точки зрения брожение – процесс малоэкономичный; выше указывалось, что при сбраживании грамм-молекулы глюкозы синтезируется всего 2 моля АТФ. Недостаток выделяющейся при брожении энергии дрожжи возмещают за счет переработки большого количества сахара.

Наряду с главными продуктами брожения в небольшом количестве образуются побочные продукты: глицерин (1 – 3%), уксусный альдегид, уксусная и янтарная кислоты, сивушные масла – смесь высших спиртов (изоамилового, изобутилового, амилового, n-пропилового и др.) и некоторые другие вещества.

Образование дрожжами высших спиртов связано с азотным и углеводным обменами дрожжевых клеток. Высшие спирты участвуют в формировании аромата и вкуса напитков спиртового брожения.

Общие условия спиртового брожения. На развитие дрожжей и ход брожения влияют многие факторы: химический состав среды, ее концентрация и кислотность, температура и др.

Не все сахара сбраживаются дрожжами. Большинство дрожжей способны сбраживать моносахариды, а из дисахаридов – преимущественно сахарозу и мальтозу. Пентозы могут использовать лишь некоторые виды дрожжей.

Крахмал дрожжи не сбраживают, так как они не имеют амилолитических ферментов.

Наиболее благоприятная концентрация сахара в среде для большинства дрожжей от 10 до 15%. При повышении кон-

центрации сахара энергия брожения снижается, а при 30-35% брожение обычно почти прекращается, хотя в природе встречаются дрожжи, способные вызвать медленное брожение сахара даже при концентрации его до 60% и выше.

Хорошим источником азота для большинства дрожжей являются аммонийные соли; используются также аминокислоты и пептиды.

Нормально брожение протекает в кислой среде при pH, равной 4-5. В щелочной среде направление брожения изменяется в сторону увеличения выхода глицерина.

Наибольшая скорость брожения наблюдается при температуре около 30°C, а при 45-50°C оно прекращается, так как дрожжи отмирают. При снижении температуры брожение замедляется, но полностью не прекращается даже при температурах, близких к 0°C.

По характеру брожения дрожжи подразделяют на верховые и низовые.

Брожение, вызываемое верховыми дрожжами, протекает бурно и быстро при температуре 20-28°C. На поверхности бродящей жидкости образуется много пены, и под действием выделяющегося углекислого газа дрожжи выносятся в верхние слои субстрата. По окончании брожения дрожжи оседают на дно бродильных сосудов рыхлым слоем.

Брожение, вызываемое низовыми дрожжами, протекает спокойнее и медленнее, особенно если оно протекает при сравнительно низких температурах – 4-10°C. Газ выделяется постепенно, пены образуется меньше, дрожжи не выносятся на поверхность сброживаемой среды и быстро оседают на дно бродильных емкостей.

Этиловый спирт, накапливающийся в процессе брожения, неблагоприятно влияет на дрожжи. Его угнетающее действие проявляется уже при концентрации 2-5% в зависимости от вида и расы дрожжей. В большинстве случаев брожение прекращается при 12-14% (объемных) спирта. Не-

которые расы дрожжей более спиртоустойчивы и образуют 16-18% спирта. Получены расы, продуцирующие до 20% спирта.

Спиртовое брожение протекает нормально в анаэробных условиях, при этом дрожжи почти не размножаются. В среде, богатой кислородом, дрожжи ведут себя как аэробные организмы и активно размножаются.

Практическое, значение спиртового брожения. Процесс спиртового брожения лежит в основе виноделия, пивоварения, хлебопечения, производства этилового спирта и глицерина. Совместно с молочно-кислым брожением оно используется при получении некоторых кисло-молочных продуктов (кумыса, кефира), при квашении овощей. Однако спонтанно (самопроизвольно) возникающее спиртовое брожение в сахаросодержащих продуктах (фруктовых соках, сиропах, компотах, варенье и др.) вызывает их порчу – забраживание.

Производство этилового спирта. При производстве этилового спирта для пищевых целей используют крахмалосодержащее сырье – картофель, зерно злаков, отходы крахмало-паточных заводов и сахаросодержащее сырье – мелассу (черную патоку) – отход свеклосахарного производства, а также сахарную свеклу. Для получения технического спирта используют гидролизаты древесины и сульфитные щелока – отходы бумажных производств.

Из крахмалосодержащего сырья путем разваривания готовят затор, который подвергают осахариванию. Источником осахаривающих (амилолитических) ферментов служит солодовое молоко, изготовляемое из проросших зерен ячменя, или грибной солод – ферментный препарат из грибов рода *Aspergillus*.

В зерновом и грибном солоде, кроме амилаз, содержатся протеолитические ферменты, вызывающие частичное превращение белков затора в растворимые азотсодержащие ве-

щества. В результате получается жидкий сахаристый субстрат, называемый суслон, содержащий помимо сахара и другие питательные вещества для дрожжей.

При использовании мелассы, сульфитных щелоков и гидролизатов древесины для улучшения питательной ценности в них вносят источники фосфора и азота. Мелласу, кроме того, разводят водой для снижения в ней концентрации сахара, солей и других веществ и подкисляют серной кислотой. Подготовленные сахаристые заторы подвергают брожению.

Применяемые дрожжи предварительно выращивают в аэробных условиях на стерильных питательных сахаросодержащих заторах, подкисленных серной кислотой или заквашенных молочно-кислыми бактериями (обычно палочкой Дельбрюка).

В производстве спирта, как и в других, основанных на спиртовом брожении производствах, подбирают специальные расы дрожжей, обладающие необходимыми для данного производства свойствами.

Применяют расы верховых дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*, быстро размножающиеся, спиртоустойчивые, с высокой энергией брожения, устойчивые к высокому содержанию в среде сухих веществ.

По окончании процесса брожения дрожжи отделяют от сброженного затора (бражки), а спирт отгоняют на специальных перегонных аппаратах. Получается спирт-сырец и остается отход производства – барда. Барду используют как питательную среду для выращивания кормовых дрожжей, а спирт-сырец – для технических целей или подвергают очистке от примесей, т. е. ректификации. Отработанные дрожжи выпускают в виде жидких и сухих кормовых дрожжей, а в отдельных производствах – в виде прессованных пекарских.

В процессе сбраживания заторов совместно с культурными (производственными) дрожжами могут развиваться попадающие извне (из воздуха, сырья, аппаратуры) пост-

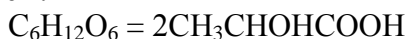
ронные микроорганизмы. Специфические условия – кислая реакция заторов, анаэробность, наличие образующегося при брожении спирта – неблагоприятны для развития многих микробов, однако молочно-кислые бактерии и некоторые дикие дрожжи способны развиваться в этих условиях. Они используют питательные вещества среды, угнетают производственные дрожжи продуктами своего обмена, при этом выход спирта снижается.

Молочно-кислое брожение

Молочно-кислое брожение – это превращение сахара молочнокислыми бактериями в молочную кислоту. Наряду с этим основным продуктом брожения в большем или меньшем количестве образуются побочные продукты.

По характеру брожения различают две группы молочно-кислых бактерий: гомоферментативные и гетероферментативные.

Гомоферментативные (однотипно-бродящие) бактерии образуют в основном (не менее 85-90%) молочную кислоту и очень мало побочных продуктов. Этот тип молочно-кислого брожения можно представить следующим общим уравнением:

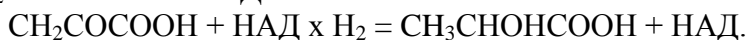


Гетероферментативные (разнотипно-бродящие) бактерии – менее активные кислотообразователи. Наряду с молочной кислотой они образуют значительное количество других веществ – этиловый спирт, углекислый газ, некоторые еще уксусную кислоту; есть и такие, которые, кроме того, продуцируют четырехуглеродные соединения – ацетон ($CH_3CHONCOCH_3$) и диацетил ($CH_3COCOSCH_3$), обладающий своеобразным приятным ароматом.

В зависимости от условий развития (рН, температуры, степени азробности и др.) характер конечных продуктов брожения может меняться у одного и того же вида молочных бактерий.

Химизм молочно-кислого брожения. Процесс превращения глюкозы до пировиноградной кислоты у гомоферментативных молочно-кислых бактерий протекает по гликолитическому пути. Далее, ввиду отсутствия у этих бактерий фермента пируватдекарбоксилазы, пировиноградная кислота не подвергается расщеплению: в этом брожении она является конечным акцептором водорода;

Пировиноградная кислота при участии фермента лактикодегидрогеназы восстанавливается в молочную, а НАД x H₂ окисляется в НАД:



Превращение глюкозы гетероферментативными бактериями происходит по-иному, что обуславливается своеобразием комплекса ферментов у этих бактерий. Из-за отсутствия у них фермента альдолазы изменяется начальный путь превращения глюкозы. После фосфорилирования гексоза окисляется (отщепляется водород) и декарбоксилируется (отщепляется CO₂), превращаясь в пентозофосфат. Последний расщепляется на фосфоглицериновый альдегид и ацетилфосфат. Фосфоглицериновый альдегид, как и у гомоферментативных молочно-кислых бактерий, превращается в пировиноградную кислоту, которая затем восстанавливается в молочную. Ацетилфосфат дефосфорилируется и превращается в уксусную кислоту или восстанавливается (через уксусный альдегид) в этиловый спирт. Таким образом, конечным акцептором водорода в этом типе брожения служат пировиноградная кислота и уксусный альдегид.

Возбудители молочно-кислого брожения. Молочно-кислые бактерии имеют круглую, слегка овальную или палочковидную форму. Диаметр кокков варьируется у отдельных видов от 0,5 до 1,5 мкм. Кокки располагаются попарно или цепочками (стрептококки) различной длины. Размеры палочковидных бактерий колеблются от 1 до 8 мкм. Клетки одиночные или объединены в цепочки.

Все молочно-кислые бактерии неподвижны, не образуют спор, грамположительны, не имеют фермента каталазы, являются факультативными анаэробами, есть микроаэрофилы. Палочковидные бактерии в большей степени, чем стрептококки, предпочитают анаэробные условия. Молочно-кислые бактерии сбраживают моно- и дисахариды, однако используют не любой дисахарид. Некоторые из них не сбраживают сахарозу, другие – мальтозу, существуют не использующие лактозу. Крахмал и другие полисахариды молочно-кислые бактерии не сбраживают. Некоторые, преимущественно гетероферментативные, бактерии используют пентозы и лимонную кислоту.

Различные виды молочно-кислых бактерий образуют неодинаковое количество кислоты, что обусловлено различной их кислотоустойчивостью. Преобладающее большинство гомоферментативных палочковидных бактерий продуцирует кислоты больше (до 2-3,5%), чем стрептококки (около 1%). Поэтому палочковидные молочные бактерии могут развиваться при рН 4,0-3,8; кокковые формы при такой кислотности среды не развиваются. Наилучшая бродильная активность палочковидных бактерий проявляется при рН 5,5-6,0.

Большинство молочно-кислых бактерий, особенно гомоферментативные палочковидные, очень требовательны к составу питательной среды и хорошо развиваются только при наличии различных аминокислот или еще более сложных органических соединений азота. Только немногие могут усваивать соли аммония. Большинство нуждается и в витаминах (в частности, В₂, В₆, В₁₂, РР, пантотеновой и фолиевой кислотах). Поэтому выращивают молочно-кислые бактерии на сложных питательных средах.

Благодаря высокой чувствительности к отдельным аминокислотам и витаминам молочно-кислые бактерии используют в качестве "живых реактивов" при определении со-

держания этих веществ в различных субстратах.

Молочно-кислые бактерии обладают, протеолитической активностью. У разных видов эта способность проявляется в неодинаковой степени; более активны палочковидные формы. Молочно-кислые бактерии легко переносят высушивание, устойчивы к CO_2 и этиловому спирту; многие виды существуют при содержании в среде до 10-15% и более спирта. Некоторые молочно-кислые бактерии устойчивы к NaCl , выдерживая концентрацию до 7-10%; более того, из мясных рассолов выделены (Л. Л. Мельниченко) солеустойчивые штаммы, размножающиеся при 20%-ной концентрации NaCl .

По отношению к температуре молочно-кислые бактерии можно подразделить на мезофильные – с оптимумом роста 25-35 °С и термофильные – около 40-45°С. Отдельные молочно-кислые бактерии холодоустойчивы и могут развиваться при относительно низких положительных температурах (5°С и ниже). При нагревании до 60-80°С они гибнут в течение 30-10 мин, но имеются и термоустойчивые формы, сохраняющиеся при нагревании до 85°С в течение нескольких минут.

Молочно-кислые мезофильные бактерии довольно хорошо переносят замораживание, при этом стрептококки более устойчивы, чем палочковидные формы.

Некоторые молочно-кислые бактерии образуют слизь, при их развитии жидкие субстраты становятся тягучими.

Установлено, что проявляемые молочно-кислыми бактериями антагонистические по отношению ко многим сапрофитным и болезнетворным бактериям (возбудителям кишечных заболеваний, стафилококкам) свойства обусловлены не только продуцированием кислот, но и выделяемыми ими специфическими антибиотическими веществами.

В природных условиях молочно-кислые бактерии встречаются на различных растениях, на разлагающихся расти-

тельных остатках, на многих пищевых продуктах (плодах, овощах, в молоке, квашеной капусте и др.). В больших количествах обнаруживаются они в желудочно-кишечном тракте животных и человека. Кишечные кокковые формы называют энтерококками или фекальными стрептококками.

Кокковые формы молочнокислых бактерий относятся к семейству Streptococcaceae, родам Streptococcus и Pediococcus (гомоферментативные) и Leuconostoc (гетероферментативные), а палочковидные формы – к семейству Lactobacillaceae, роду Lactobacillus.

Наиболее важными в техническом отношении представителями гомоферментативных молочнокислых бактерий являются следующие:

1) *Молочно-кислый стрептококк* (*Streptococcus lactis*) – кокки, соединенные попарно или короткими цепочками (рис. 23, а). Это мезофилы, при температуре 25-30°C молоко свертывается через 10-12 ч. В среде накапливают до 1% кислоты. Минимальная температура развития 10°C, максимальная – от 40 до 45°C. Некоторые расы образуют антибиотик низин.

Близкий по свойствам к *S.lactis* его подвида *S.lactis*, subsp. *diacetylactis* способен, кроме сахаров, сбразивать соли лимонной кислоты с образованием ацетоина и диацетила, что обуславливает ароматичность продуктов, в которых развивается этот стрептококк.

2) *Сливочный стрептококк* (*S.cremoris*) – сферические клетки, образующие длинные цепочки. Этот мезофильный стрептококк – неактивный кислотообразователь. Лучше растет при 25°C; минимальная температура развития 10°C, максимальная – 36-39°C. Некоторые штаммы вырабатывают антибиотик диплококцин.

3) *Термофильный стрептококк* (*S.thermophilus*) – длинные цепочки кокков (см. рис. 23, б), хорошо развивается при 40-45°C; минимальная температура роста 15°C.

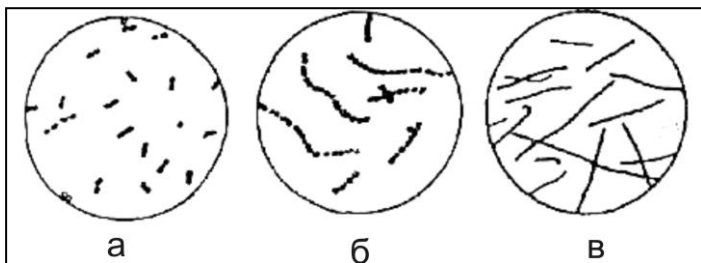


Рис. 23. Молочно-кислые бактерии: а – *Streptococcus lactis*; б – *Str. thermophilus*; в – *Lactobacillus acidophilus*

Эти виды молочно-кислых стрептококков широко используются при приготовлении разнообразных кисло-молочных продуктов.

4) *Болгарская палочка* (*Lactobacillus bulgaricus*) – крупные палочки (иногда зернистые), часто образующие длинные цепочки. Не сбраживают сахарозу. Термофильная бактерия, оптимальная температура развития 40-45°C, минимальная – 20°C. Это активный кислотообразователь, накапливающий в молоке 2,5-3,5% молочной кислоты. Используется при изготовлении южной простокваши, кумыса.

5) *Ацидофильная палочка* (*L. acidophilus*) – термофильная бактерия (см. рис. 23, в). Температурный оптимум роста 37-40°C, минимум – около 20°C. При сквашивании в молоке накапливается до 2,2% кислоты. Некоторые способны к слизиобразованию. Используется в производстве ацидофильных кисло-молочных продуктов.

Ацидофильные палочки вырабатывают антибиотические вещества, активные в отношении возбудителей кишечных заболеваний. Из чистых культур ацидофильных бактерий изготавливают биопрепараты, применяемые в медицинской практике, а также в животноводстве для профилактики и лечения желудочно-кишечных заболеваний сельскохозяйственных животных.

б) *Дельбрюковская палочка* – зерновая термофильная па-

лочка (*L.delbrueckii*), встречается поодиночке и цепочками. Не сбраживает лактозу, поэтому в молоке не развивается, образует в субстрате до 3,5% кислоты. Применяется в производстве молочной кислоты и в хлебопечении.

7) *Молочно-кислая мезофильная палочка* (*L.plantarum*) — небольшие палочки, часто сцепленные попарно или цепочкой. Температурный оптимум около 30°C. Накапливают до 1,3% кислоты. Это основной возбудитель брожения при квашении овощей и силосовании кормов.

Из гетероферментативных молочно-кислых бактерий к технически важным следует отнести следующие.

Lactobacillus brevis — палочковидные бактерии, сбраживающие сахара при квашении капусты и огурцов с образованием кислот (молочной и уксусной) и этилового спирта.

Leuconostoc cremoris — удлиненные кокки одиночные, парами или короткими цепочками. При сбраживании лимонной кислоты образуют диацетил. Температурный оптимум 20-25°C. Этот лейконосток вводится в закваски для ароматизации продуктов.

Некоторые виды *Leuconostoc* являются активными слизеобразователями. В субстратах, содержащих сахарозу, образует много «клейкого» полисахарида декстрина; при этом субстрат приобретает густую слизистую консистенцию.

Нетипичное (гетероферментативное) молочно-кислое брожение осуществляют также бактерии рода *Bifidobacterium*, относящиеся к актиномицетам (ранее их относили к молочно-кислым бактериям) Они сбраживают глюкозу с образованием молочной и уксусной кислот. Это прямые или разветвленные палочки, не образующие спор, неподвижные, строгие анаэробы.

Бифидобактерии — обитатели кишечника человека и животных. Они способны продуцировать органические кислоты и антибиотические вещества и являются антагонистами гнилостной и болезнетворной кишечной микрофлоры человека.

Практическое значение молочно-кислого брожения. Молочно-кислые бактерии широко применяются в различных отраслях промышленности, но особенно велика их роль в молочной промышленности.

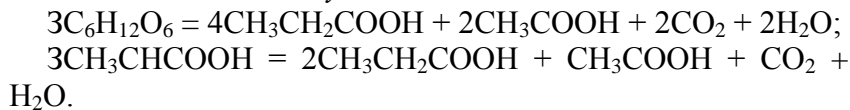
Большое значение эти бактерии имеют при квашении овощей, силосовании кормов (растительной массы) для животных, в хлебопечении, особенно при изготовлении ржаного хлеба. Положительные результаты дают исследования по использованию молочно-кислых бактерий при изготовлении некоторых сортов колбас, солено-вареных мясных изделий, а также при созревании слабосоленой рыбы для ускорения процесса и придания продуктам новых ценных качеств (вкуса, аромата, консистенции и др.).

Промышленное значение имеет также применение молочно-кислых бактерий для получения молочной кислоты, которую используют в консервной, кондитерской промышленности и в производстве безалкогольных напитков.

Спонтанно (самопроизвольно) возникающее молочно-кислое брожение в продуктах (молоке, вине, пиве, безалкогольных напитках и др.) приводит к их порче (прокисанию, помутнению, ослизнению).

Пропионово-кислое брожение

Пропионово-кислое брожение – это превращение сахара или молочной кислоты и ее солей в пропионовую и уксусную кислоты с выделением углекислого газа и воды:



Некоторые пропионово-кислые бактерии образуют, кроме того, немного других кислот (муравьиную, янтарную, изовалериановую).

При пропионово-кислом брожении превращение глюкозы до пировиноградной кислоты протекает также по гликолитическому пути. В дальнейшем пировиноградная кислота,

претерпевая ряд превращений, восстанавливается в пропионовую. Брожение вызывают бактерии, относящиеся к семейству Propionibacteriaceae, роду Propionibacterium. Это неподвижные, бесспоровые, грамположительные палочки, слегка искривленные. В неблагоприятных условиях развития клетки нередко принимают булавовидную форму (рис. 24).



Рис. 24. Пропионово-кислые бактерии

Пропионово-кислые бактерии требовательны к пище (источнику азота и витаминов). Большинство не развиваются при pH среды ниже 5,0 – 4,5. Они факультативные анаэробы, но могут переносить лишь низкое парциальное давление кислорода. Оптимальная температура их развития 30 – 35°C; отмирают при температуре 60 – 70°C.

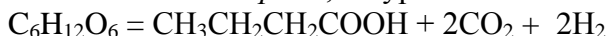
Эти бактерии, помимо сахаров и молочной кислоты, способны сбрасывать пировиноградную кислоту, глицерин и некоторые другие вещества. Они разлагают (дезаминируют) аминокислоты, при этом выделяются жирные кислоты.

Пропионово-кислое брожение является одним из важных процессов при созревании сычужных сыров.

Пропионовая кислота и ее соли служат ингибиторами мицелиальных грибов и могут быть использованы для предотвращения плесневения продуктов. Некоторые виды, например *P. freudenreichii* subsp. *shermanii*, применяют для получения витамина B₁₂.

Масляно-кислое брожение

Масляно-кислое брожение представляет собой сложный процесс превращения сахара масляно-кислыми бактериями в анаэробных условиях с образованием масляной кислоты, углекислого газа и водорода, по уравнению:



В качестве побочных продуктов брожения при этом получают бутиловый спирт, ацетон, этиловый спирт, уксусная кислота.

Химизм масляно-кислого брожения. При этом брожении сахар претерпевает те же превращения, что и при спиртовом и гомоферментативном молочно-кислом брожениях, вплоть до образования пировиноградной кислоты. Пировиноградная кислота при участии кофермента А(КоА) расщепляется до ацетилКоА (CH_3COCoA), CO_2 , H_2 . Две молекулы образовавшегося двууглеродного соединения конденсируются при участии фермента карболигазы. Из синтезированного четырехуглеродного соединения (ацетоацетилКоА) в сложном цикле последовательных превращений образуется масляная кислота.

Возбудители масляно-кислого брожения. Маслянокислые бактерии представляют собой подвижные довольно крупные грамположительные палочки, они образуют споры, которые располагаются центрально или ближе к концу палочки, придавая ей форму веретена или теннисной ракетки (рис. 25). Споры довольно термоустойчивы, выдерживают кипячение в течение нескольких минут.

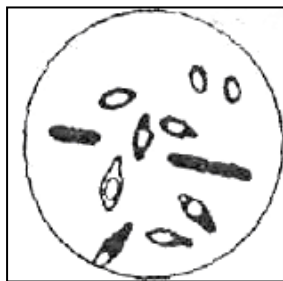


Рис. 25. Маслянокислые бактерии

Особенностью этих бактерий является наличие в клетках запасного вещества – крахмалоподобного полисахарида гранулемы (в виде зернышек-гранул), окрашиваемого йодом в синеватый или коричневато-фиолетовый цвет.

Эти бактерии – строгие анаэробы. Оптимальная температура их развития $30-40^\circ\text{C}$, но есть и термофильные, у которых оптимум 70°C . Они чувствительны к кислотности среды: оптимум рН 6,9-7,4, а при рН ниже 4,5-4,9 развитие прекращается.

Масляно-кислые бактерии относятся к семейству Bacillaceae рода Clostridium. Типичным их представителем является Cl.butyricum.

Многие из них способны сбраживать не только простые сахара, но и более сложные соединения – декстрины, крахмал, пектиновые вещества, глицерин, соли молочной кислоты. По отношению к источникам азота эти бактерии неприхотливы. Они могут усваивать азот как белковый и аминокислотный, так и аммонийный; некоторые виды используют даже свободный азот из воздуха.

Масляно-кислые бактерии широко распространены в природе. Постоянные места обитания: почва, илистые отложения на дне водоемов, скопления разлагающихся растительных остатков. Встречаются они в различных пищевых продуктах.

Практическое значение масляно-кислого брожения. В природе это брожение имеет положительное значение как звено в цепи многообразных превращений органических веществ. В народном хозяйстве оно часто приносит значительный ущерб. Масляно-кислые бактерии могут вызвать массовую гибель картофеля и овощей, вспучивание сыров, порчу консервов (бомбаж), прогоркание молока, масла, увлажненной муки и т. д. Они вызывают порчу квашеных овощей при замедленном молочно-кислом брожении; образующаяся при этом масляная кислота придает продукту острый прогорклый вкус, резкий и неприятный запах.

Масляно-кислое брожение применяют для производства масляной кислоты, которую широко используют в промышленности. Сырьем в этом производстве служат сахар или крахмалосодержащие отходы различных отраслей промышленности.

Масляная кислота представляет собой бесцветную жидкость с неприятным резким запахом. Слабые растворы этой кислоты обладают специфическим запахом. Эфиры масля-

ной кислоты отличаются приятным ароматом, например, метиловый эфир имеет яблочный запах, этиловый – грушевый, амиловый – ананасовый. Их используют как ароматические вещества в кондитерской и парфюмерной промышленности, а также при изготовлении фруктовых напитков.

Брожение пектиновых веществ

В тканях растений пектины входят в состав клеточных стенок и срединных пластинок между отдельными клетками. Под воздействием пектолитических ферментов микроорганизмов, развивающихся в растительном пищевом сырье, протопектин превращается в растворимый пектин. Пектин разлагается с образованием галактуроновых кислот, углеводов (ксилозы, галактозы, арабинозы), метилового спирта и других веществ. Сахара сбраживаются бактериями по типу масляно-кислого брожения с образованием кислот уксусной и масляной, CO_2 и водорода. Все эти процессы приводят к мацерации (распаду) пораженных объектов и другим видам повреждений.

Возбудителями брожения являются спорообразующие анаэробные, подвижные бактерии, рода *Clostridium*.

В природе (в воде, почве) пектинразрушающие бактерии играют большую роль в процессе разложения растительных остатков.

Пектиновое брожение лежит в основе процесса мацерации лубоволокнистых прядильных растений (льна, конопли и др.) при их водяной мочке на льнозаводах. Цель брожения – отделение находящихся в стеблях этих растений пучков целлюлозных волокон от других тканей, с которыми они склеены пектином.

Брожение клетчатки

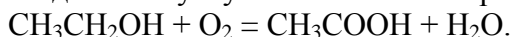
Клетчатка (целлюлоза) является основным веществом клеточных стенок растений. Брожение клетчатки состоит в разложении ее в анаэробных условиях палочковидными спорообразующими бактериями рода *Clostridium*. Обладая

ферментами целлюлазой и целлобиазой, они гидролизуют клетчатку до глюкозы. Глюкозу они сбраживают с образованием кислот (уксусной, молочной, муравьиной), этилового спирта, CO_2 и H_2 . Среди этих бактерий есть мезофилы и термофилы. Биохимическая деятельность бактерий имеет большое значение в круговороте углерода в природе.

Аэробные процессы

Окисление этилового спирта до уксусной кислоты

Уксусная кислота образуется из этилового спирта в процессе дыхания уксусно-кислых бактерий:



Химизм процесса. Уксусно-кислые бактерии обладают ферментом алкогольдегидрогеназой. Окисление этилового спирта протекает в две стадии: первым промежуточным соединением является уксусный альдегид, который затем окисляется в уксусную кислоту.

Возбудители процесса – уксусно-кислые бактерии – бесспорные палочки, грамтрицательные, строгие аэробы. Среди них есть подвижные и неподвижные формы. Они кислотоустойчивы и некоторые могут развиваться при рН среды около 3,0; оптимальное значение рН – 5,4-6,3.

Уксусно-кислые бактерии отнесены к двум родам: *Gluconobacter* (*Acetomonas*) – палочки с полярными жгутиками, не способные окислять уксусную кислоту, и *Acetobacter* – перитрихи, способные окислять уксусную кислоту до CO_2 и воды.

Уксусно-кислые бактерии различаются размерами клеток, устойчивостью к спирту, способностью накапливать в среде большее или меньшее количество уксусной кислоты и другими признаками. Например, *A. aceti* накапливает в среде до 6% уксусной кислоты, *A. aceti* subsp. *orleanensis* – до 9,5%, *A. aceti* subsp. *xylum* — до 4,5%. *A. aceti* выдерживают довольно высокую концентрацию спирта – до 9-11%, а *A. aceti*

subsp. xylinum – лишь 5-7%.

Растут уксусно-кислые бактерии в интервале температур 5-40⁰С, оптимум – около 30⁰С. Некоторые из них способны синтезировать витамины – В₁, В₂, В₁₂, однако многие сами нуждаются в витаминах.

Уксусно-кислые бактерии часто встречаются в виде длинных нитей и многие образуют пленки на поверхности субстрата. Например, для *A. pasteurianus* характерна сухая морщинистая пленка, для *A. aceti* subsp. *xylinum* – мощная хрящевидная пленка, в состав ее входит клетчатка. Некоторые бактерии образуют лишь островки пленки на поверхности жидкости или кольцо около стенок сосуда.

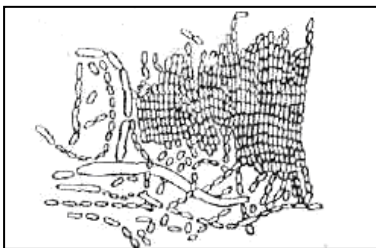


Рис 26. Пленка уксусно-кислых бактерий

Уксусно-кислым бактериям свойственна изменчивость формы клеток. Так, в неблагоприятных условиях развития бактерии приобретают необычную форму – толстые длинные нити, иногда раздутые, уродливые клетки (рис. 26).

Уксусно-кислые бактерии широко распространены в природе, они встречаются на поверхности растений, в зрелых плодах, ягодах, в квашеных овощах, вине, пиве, квасе.

Практическое значение процесса. Процесс окисления этилового спирта до уксусной кислоты лежит в основе получения уксуса для пищевых целей.

Процесс осуществляют в специальных башневидных чанах-генераторах, внутри которых неплотно заложены буковые стружки. В верхней части генератора имеются приспособления для равномерного орошения стружек перерабатываемым спиртосодержащим субстратом. Исходным сырьем служит уксусно-спиртовой раствор с питательными (для бактерий) солями или разбавленное подкисленное вино.

Подкисление субстрата необходимо для предотвращения развития вредителей производства – пленчатых дрожжей и слизиобразующих непродуцируемых видов уксуснокислых бактерий, которые могут попасть извне. Производственной культурой чаще всего служит *A. aceti*. В стенках генератора имеются отверстия для засасывания (или вдувания) воздуха. Чем лучше аэрация, тем активнее протекает процесс. По мере протекания субстрата по стружкам уксуснокислые бактерии, обильно заселяющие стружки, окисляют спирт в уксусную кислоту, и в нижней части аппарата накапливается готовый уксус, который периодически сливают.

Уксусно-кислые бактерии могут при недостатке спирта окислять уксусную кислоту до CO_2 и воды. Этот процесс называется переокислением, он опасен для производства.

В настоящее время процесс производства уксуса ведут "глубинным" способом в герметически закрытых аппаратах, в которых спиртсодержащий субстрат с введенными в него уксусно-кислыми бактериями аэрируется и перемешивается непрерывно подаваемым в аппарат стерильным воздухом. Этот метод имеет ряд преимуществ: требуется меньше производственных площадей, процесс автоматизирован и протекает значительно быстрее, исключено попадание инфекции извне.

Окисление многоатомных спиртов и сахара уксуснокислыми бактериями

Уксусно-кислые бактерии окисляют многоатомные спирты до кетонов, они могут окислять и сахара. Некоторые из этих процессов неполного окисления спиртов и сахаров имеют промышленное использование. Примерами их могут служить:

- окисление глицерина в диоксиацетон, являющийся ценным продуктом для химической промышленности;
- окисление шестиатомного спирта сорбита в сорбозу, которая применяется для синтеза аскорбиновой кислоты;

- окисление глюкозы в глюконовую кислоту, применяемую в фармацевтической промышленности, медицине и ветеринарии.

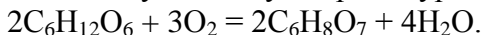
Самопроизвольное развитие уксусно-кислых бактерий в вине, пиве, квасе, безалкогольных напитках и других продуктах приводит к их порче (прокисанию, помутнению).

Образование органических кислот грибами

Мицелиальные грибы в процессе дыхания нередко окисляют углеводы лишь до органических кислот. Некоторые из этих процессов неполного окисления имеют промышленное использование.

Окисление углеводов до лимонной кислоты

Окисление глюкозы в лимонную кислоту можно представить следующим суммарным уравнением:



Химизм этого процесса окончательно не установлен. Большинство исследователей считают, что до образования пировиноградной кислоты он протекает, как и у других аэробных микроорганизмов. Далее превращение пировиноградной кислоты в лимонную сходно с ее образованием в цикле Кребса.

Промышленным способом лимонную кислоту получают с использованием гриба *Aspergillus niger*. Технические приемы биохимического получения кислоты в нашей стране были разработаны С. П. Костычевым и В. С. Буткевичем.

Основным сырьем служит меласса – черная патока. Раствор ее, содержащий около 15% сахара, в который добавляют необходимые для гриба питательные вещества (различные минеральные соли), стерилизуют, наливают слоем 8-12 см в плоские сосуды-кюветы и засевают спорами гриба. Кюветы помещают в растительные камеры, которые хорошо аэрируются. Процесс продолжается 8-10 дней при температуре 30°C. Гриб развивается на поверхности питательной среды, рН которой 2,5-3,5.

Выход лимонной кислоты достигает 60-70% израсходованного сахара. По окончании процесса раствор из-под пленки гриба сливают. Лимонную кислоту выделяют из раствора, подвергают очистке и кристаллизации. Под мицелий гриба можно снова подвести свежий раствор.

Описанный метод (поверхностный) производства лимонной кислоты заменяется в настоящее время "глубинным" методом, при котором предварительно выращенный (в виде гранул) мицелий вносят в стерильную мелассную жидкость, помещенную в герметично закрывающийся танк (ферментатор). Жидкость в танке непрерывно аэрируют и перемешивают стерильным воздухом. Процесс длится 5-7 сут при температуре 30-32°C. Этот способ позволяет повысить производительность труда, избежать заражения обрабатываемого субстрата посторонними микроорганизмами, ускорить процесс, облегчить его автоматизацию и механизацию.

Лимонную кислоту используют в кондитерской промышленности, производстве безалкогольных напитков, сиропов, в кулинарной практике и медицине.

С помощью грибов рода *Aspergillus* и *Penicillium* получают глюконовую кислоту из глюкозосодержащих субстратов. Интенсивность образования кислоты зависит от состава среды, интенсивности аэрации, штамма гриба и др. Глюконовую кислоту применяют в медицине, фармацевтической промышленности.

Разложение клетчатки и пектиновых веществ

Разложение клетчатки и пектиновых веществ в аэробных условиях происходит под действием микроорганизмов, которые обладают пектолитическими ферментами и целлюлазой. Сначала микроорганизмы гидролизуют клетчатку и пектиновые вещества, а затем окисляют продукты гидролиза в основном до CO_2 и H_2O . Такой способностью обладают многие грибы и некоторые бактерии.

Целлюлозоразлагающие бактерии (цитофаги, миксобак-

терии, актиномицеты) и пектинразлагающие (многие виды рода *Bacillus*) обитают в почве.

Аэробное разложение клетчатки и пектиновых веществ широко распространено в природе и имеет огромное значение в процессах минерализации растительных остатков.

Однако при спонтанном развитии целлюлозо- и пектинразлагающих микроорганизмов может значительно снизиться качество различных промышленных материалов, содержащих клетчатку, а также растительного пищевого сырья (плодов и овощей).

Гидролиз пектиновых веществ приводит к разрыхлению мякоти плодов и овощей, вплоть до распада тканей (появляется "мокрая гниль"), а гидролиз клетчатки – к разрушению стенок клеток мякоти и внедрению в них микроорганизмов.

Разрушение древесины

Древесина содержит в основном клетчатку (до 50-55%), инкрустированную лигнином, которого может быть до 30%. Кроме клетчатки и лигнина, в древесине имеется до 15%" гемицеллюлозы и некоторое количество смолистых и других веществ. Сухая древесина стойка и может длительно сохраняться без изменения, но во влажном состоянии древесина сравнительно легко поражается различными грибами, преимущественно трутовыми.

Все трутовые грибы обладают экзоферментом целлюлазой и вызывают деструктивное разрушение древесины, при этом она крошится, темнеет, растрескивается. Некоторые трутовики имеют, кроме того, ферменты, воздействующие на лигнин. Они вызывают коррозионное разрушение древесины, которая при этом размягчается, становится волокнистой. Есть также грибы, действующие одновременно на лигнин и целлюлозу.

Продукты ферментативного разрушения древесины являются для грибов источником питания и энергии.

Наиболее активными, поражающими заготовительную

древесину в складских помещениях и обработанную, используемую в постройках, а также тару, являются грибы семейств пориевых и кониофоровых. Из последних особо опасен настоящий домовый гриб (*Serpula lacrymans*). Борьба с ним основана на применении профилактических мероприятий и обработке антисептиками.

Разложение жиров и жирных кислот

Под действием различных физико-химических факторов внешней среды, а также микроорганизмов жиры могут подвергаться значительным изменениям.

Воздействие микроорганизмов на жир начинается обычно с гидролиза его при участии ферментов липаз на глицерин и свободные жирные кислоты. Продукты гидролиза подвергаются дальнейшим превращениям. Глицерин используется многими микроорганизмами и может быть полностью окислен до CO_2 и H_2O .

Жирные кислоты окисляются медленнее, но и они, в первую очередь ненасыщенные, постепенно окисляются. Некоторые микроорганизмы, помимо липолитических ферментов (липаз), обладают окислительным ферментом – липоксигеназой, катализирующей процесс окисления кислородом воздуха некоторых ненасыщенных жирных кислот. В результате образуются перекиси жирных кислот, легко подвергающиеся дальнейшему окислению с образованием различных промежуточных продуктов кето- и оксикислот, альдегидов, кетонов и других, придающих жиру специфические неприятные вкус (прогорклость) и запах.

Промежуточные продукты окисления жирных кислот в свою очередь могут быть использованы микроорганизмами в процессах их метаболизма и в конечном счете могут превратиться в CO_2 и H_2O .

Возбудителями процессов разложения жира и жирных кислот являются различные палочковидные бактерии, а также микрококки, многие мицелиальные грибы, некоторые

дрожжи и актиномицеты. Из бактерий очень активны бактерии рода *Pseudomonas*, особенно продуцирующие пигменты. Из мицелиальных грибов значительной липолитической активностью обладают *Oidium lactis*, *Cladosporium herbarum*, многие виды *Aspergillus* и *Penicillium*. Многие жирорасщепляющие микроорганизмы являются психротрофами, способными развиваться при низких положительных температурах.

Порча пищевых жиров и жира, содержащегося в различных продуктах (молочных, рыбных, крупяных и др.), очень распространена и нередко наносит большой ущерб народному хозяйству.

При длительным хранении жиров в условиях, не допускающих развития микробов, порча жира может быть результатом химических процессов под влиянием света, кислорода, воздуха.

§ 2. Превращения азотсодержащих веществ

Гнилостные процессы

В метаболизме микроорганизмов азотсодержащие вещества подвергаются разнообразным превращениям.

Гниение – это процесс глубокого разложения белковых веществ микроорганизмами. Продукты разложения белков микроорганизмы используют для синтеза веществ клетки, а также в качестве энергетического материала.

Химизм разложения белковых веществ. Гниение – сложный, многоступенчатый биохимический процесс, характер и конечный результат которого зависят от состава белков, условий процесса и видов вызывающих его микроорганизмов.

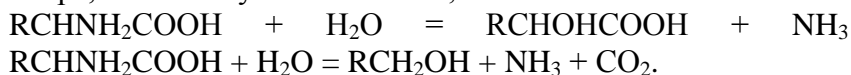
Белковые вещества не могут поступать непосредственно в клетки микроорганизмов, поэтому использовать белки могут только микробы, которые обладают протеолитическими ферментами – экзопротеазами, выделяемыми клетками в окружающую среду.

Процесс распада простых белков начинается с их гидролиза. Первичными продуктами гидролиза являются пептиды. Они поступают в клетку и гидролизуются внутриклеточными протеазами до аминокислот.

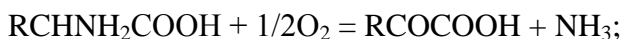
Такие белки, как нуклеопротеиды, под действием гнилостных микробов расщепляются на белковый комплекс и нуклеиновые кислоты. Затем белки разлагаются до аминокислот, а нуклеиновые кислоты распадаются на фосфорную, кислоту, углеводы и смесь азотсодержащих оснований.

Аминокислоты непосредственно используются микроорганизмами на синтез клетки или подвергаются ими дальнейшим изменениям, например дезаминированию, в результате чего образуются аммиак и разнообразные органические соединения. Различают дезаминирование гидролитическое, окислительное и восстановительное.

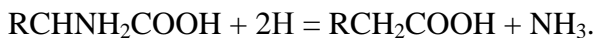
Гидролитическое дезаминирование сопровождается образованием оксикислот и аммиака. Если при этом происходит и декарбоксилирование аминокислоты, то образуются спирт, аммиак и углекислый газ;



При окислительном дезаминировании образуются кетокислоты и аммиак:



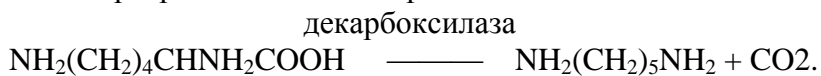
При восстановительном дезаминировании образуются карбоновые кислоты и аммиак:



Из приведенных уравнений видно, что среди продуктов разложения аминокислот в зависимости от строения их радикала (R) обнаруживаются различные органические кислоты и спирты. Так, при разложении аминокислот жирного ряда могут накапливаться муравьиная, уксусная, пропионовая, масляная и другие кислоты; пропиловый, бутиловый, амиловый и другие спирты. При разложении аминокислот

ароматического ряда промежуточными продуктами являются характерные продукты гниения: фенол, крезол, скатол, индол – вещества, обладающие очень неприятным запахом. При распаде аминокислот, содержащих серу, получается сероводород или его производные – меркаптаны (например, метилмеркаптан – CH_3SH). Меркаптаны обладают запахом тухлых яиц, который ощущается даже при ничтожно малых концентрациях.

Образующиеся при гидролизе белка диаминокислоты могут подвергаться декарбоксилированию без отщепления аммиака, в результате получают диамины и CO_2 . Например, лизин превращается в кадаверин:



Аналогично этому орнитин превращается в путресцин.

Кадаверин, путресцин и другие амины, образующиеся при гниении, часто объединяют под общим названием птомаины (трупные яды). Некоторые производные птомаинов (нейрин, мускарин и др.) обладают ядовитыми свойствами.

Дальнейшая судьба азотистых и безазотистых органических соединений, получающихся при распаде различных аминокислот, зависит от окружающих условий и состав микрофлоры. Под воздействием аэробных микроорганизмов эти соединения подвергаются окислению, так что могут быть полностью минерализованы. В этом случае конечными продуктами гниения являются аммиак, углекислый газ, вода, соли серной и фосфорной кислот. В анаэробных условиях не происходит полного окисления промежуточных продуктов распада аминокислот. В связи с этим кроме NH_3 и CO_2 накапливаются различные, указанные выше органические соединения, в числе которых могут быть вещества, обладающие ядовитыми свойствами, и вещества, сообщающие гниющему материалу отвратительный запах.

Возбудители гниения. Наиболее активными возбуди-

телями гнилостных процессов являются бактерии. Среди них есть спорообразующие и бесспорные, аэробные и анаэробные. Многие из них мезофилы, но есть холодоустойчивые; и термостойкие. Большинство их чувствительно к кислотности среды и повышенному содержанию в ней поваренной соли. Наиболее распространенными гнилостными бактериями являются следующие.

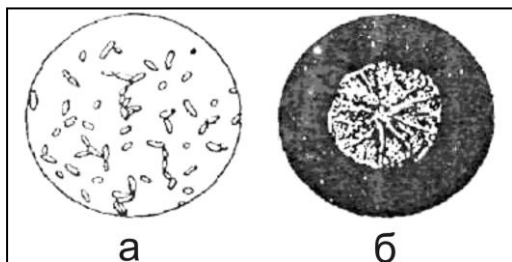


Рис. 27. *Bac.subtilis*: а — палочки и овальные споры; б — колония

Сенная и картофельная палочки — аэробные, подвижные, грамположительные, спорообразующие бактерии (рис. 27). Споры их отличаются высокой термоустойчивостью. Температурный оптимум развития этих бактерий лежит в пределах 35-45°C, максимум роста — при температуре 55-60°C; при температуре ниже 5°C они не размножаются. Помимо разложения белков эти бактерии способны разлагать пектиновые вещества, полисахариды растительных тканей, сбраживать углеводы. Сенная и картофельная палочки широко распространены в природе и являются возбудителями порчи многих пищевых продуктов,

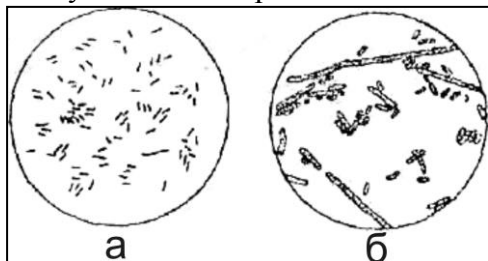


Рис. 28: а — *Pseudomonas*; б — *Proteus vulgaris*

Бактерии рода *Pseudomonas* — аэробные подвижные палочки с полярным жгутиком, не образующие спор, грамотрицательные (рис. 28, а). Некоторые виды синтезируют пигменты,

их называют флуоресцирующими псевдомонасами. Есть холодоустойчивые виды, минимальная температура роста которых может быть от -2 до -5°C . Многие псевдомонасы, помимо протеолитической, обладают и липолитической активностью; они способны окислять углеводы с образованием кислот, выделять слизь. Развитие и биохимическая активность этих бактерий значительно тормозятся при pH ниже 5,5 и 5-6%-ной концентрации NaCl в среде. Псевдомонасы широко распространены в природе, являются антагонистами ряда бактерий и мицелиальных грибов, так как образуют антибиотические вещества. Некоторые виды *Pseudomonas* являются возбудителями болезней (бактериозов) культурных растений, плодов и овощей.

Протей (*Proteus vulgaris*) – мелкие граммотрицательные, бесспорные палочки с резко выраженными гнилостными свойствами. Белковые субстраты при развитии в них протей приобретают сильный гнилостный запах. В зависимости от условий жизни эти бактерии способны заметно менять форму и размеры (рис. 28, б).

Протей – факультативный анаэроб; сбраживает углеводы с образованием кислот и газа. Он хорошо развивается как при температуре 25°C , так и при 37°C , прекращает размножаться при температуре около $5-10^{\circ}\text{C}$, но может сохраняться и в замороженных продуктах.

Особенностью протей является его очень энергичная подвижность. Это свойство лежит в основе метода выявления протей в пищевых продуктах и отделения его от сопутствующих бактерий. Некоторые виды выделяют токсические для человека вещества.

Clostridium putrificum (рис. 29, а) – анаэробная подвижная, спорообразующая палочка. Относительно крупные споры ее располагаются ближе к концу клетки, которая при этом приобретает сходство с барабанной палочкой. Споры довольно термоустойчивы. Углеводы эта бактерия не сбра-

живает. Белки разлагает с образованием большого количества газа (NH_3 , H_2S). Оптимальная температура развития 37-43°C, минимальная - 5°C.

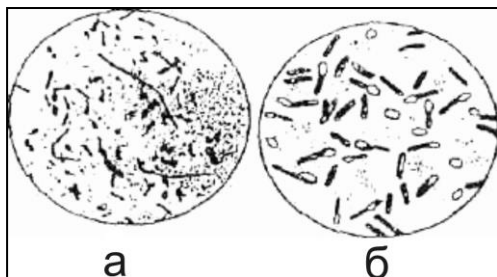


Рис. 29.: а – *Clostridium putrificum*;
б – *Clostridium sporogenes*

Clostridium sporogenes (рис. 29, б) – анаэробная подвижная, спороносная палочка. Споры термоустойчивы, в клетке они расположены центрально. Характерным является очень быстрое образование спор. Эта бактерия сбраживает углеводы с

образованием кислот и газа, обладает липолитической способностью. При разложении белков обильно выделяется сероводород. Оптимальная температура развития 35-40°C, минимальная – около 5°C.

Оба вида клостридий известны как возбудители порчи баночных консервов (мясных, рыбных и др.).

Кроме бактерий белки могут разлагать и грибы.

Практическое значение процессов гниения. Гнилостные микроорганизмы нередко наносят большой ущерб народному хозяйству, вызывая порчу ценнейших, богатых белками продуктов питания, например мяса и мясопродуктов, рыбы и рыбопродуктов, яиц, молока и др. Но эти же микроорганизмы играют большую положительную роль в круговороте азота в природе, минерализуя белковые вещества, попадающие в почву, воду.

Нитрификация

Процесс последовательного окисления аммиака до азотистой и азотной кислот называется нитрификацией, а возбудители ее нитрифицирующими бактериями. Сущность этого процесса была вскрыта и изучена С. Н. Виноградским,

Процесс нитрификации протекает в две фазы, каждая из которых обусловлена деятельностью специализированных бактерий. Возбудители первой фазы – нитрозные бактерии – окисляют аммиак до солей азотистой кислоты (нитритов). Возбудители второй фазы – нитратные бактерии – окисляют соли азотистой кислоты в соли азотной кислоты (нитраты).

Нитрифицирующие бактерии имеют разнообразную форму клеток. Есть подвижные и неподвижные. Они грамотрицательные, облигатные аэробы, хемолитоавтотрофы. Органические вещества тормозят их развитие. Они чувствительны к кислой среде, развиваются при рН среды от 6,0 до 9,0; живут в почве, природных йодах.

Денитрификация

Процесс восстановления окисленных форм азота (нитратов, нитритов) до окислов азота или молекулярного азота называется денитрификацией, а бактерии, осуществляющие его, - денитрифицирующими бактериями.

Большинство из них мезофилы, но есть термофилы. Они являются факультативными анаэробами. В аэробных условиях в процессе их дыхания конечным акцептором водорода выступает кислород. В анаэробных условиях в качестве окислителя органических веществ вместо молекулярного кислорода служат нитраты или нитриты, которые при этом восстанавливаются.

Денитрифицирующие бактерии широко распространены в почве, водоемах. Деятельность этих бактерий в почве отрицательна, так как азот нитратов, усваиваемый растениями, переход в неиспользуемый ими свободный азот. Аэрация почвы задерживает денитрификацию.

Фиксация молекулярного азота

Запасы молекулярного азота в атмосфере огромны, но им не могут воспользоваться ни растения, ни животные.

Однако существуют микроорганизмы (некоторые бактерии, актиномицеты, цианобактерии), способные фикси-

ровать свободный атмосферный азот, т. е. переводить его в связанное состояние. Они восстанавливают азот до аммиака; часть его используют для синтеза веществ клетки, часть выделяют в окружающую среду.

В качестве источника азота азотфиксирующие микроорганизмы могут использовать также соли аммония, нитриты, нитраты, аминокислоты.

Одни азотфиксирующие бактерии живут свободно в почве и в воде, другие в симбиозе с высшими растениями, в частности с бобовыми, поселяясь в бородавчатых вздутиях (клубеньках) корней этих растений. Отсюда произошло и название этих бактерий – клубеньковые. Величина и форма клубеньковых бактерий подвержены значительным изменениям в зависимости от их возраста и условий жизни.

Среди свободно живущих азотфиксирующих бактерий наибольшее значение имеют:

- Аэробные бактерии рода азотобактер (*Azotobacter*), открытые М. Бейеринком.

- Анаэробные бактерии *Clostridium pasteurianum*, открытые С. Н. Виноградским, - подвижные спорообразующие палочки, способные сбраживать углеводы по типу маслянокислого брожения.

Азотфиксирующие бактерии имеют большое значение. В результате их деятельности почва обогащается доступной для растений формой азотистого питания.

В практике сельского хозяйства для повышения урожайности растений используют препарат нитрагин (из культур клубеньковых бактерий) и земледобritельный препарат азотобактерин (из культур азотобактера).

Патенты. В последние годы в различных странах мира осуществляется патентование микроорганизмов и различных объектов и процессов, с ними связанных. Объектами авторского права являются: новые виды бактерий, дрожжей и мицелиальных грибов, их композиции, эффективные для прак-

тических целей; продукты жизнедеятельности отдельных и нескольких видов микроорганизмов; технология выращивания микроорганизмов и получения биопродукции, новые питательные среды и ряд других процессов и объектов.

Вопросы для самоконтроля.

1. Роль биохимической активности микроорганизмов. 2. Что является возбудителем спиртового брожения? 3. Раскройте химизм спиртового брожения. 4. Назовите общие условия спиртового брожения. 5. В чем состоит практическое значение спиртового брожения. 6. Что такое молочно-кислое брожение? 7. Раскройте химизм молочно-кислого брожения. 8. Что является возбудителем молочно-кислого брожения? 9. Какие молочно-кислые бактерии являются наиболее важными? 10. В чем состоит практическое значение молочно-кислого брожения? 11. Что такое пропионово-кислое брожение? 12. Характеристика пропионово-кислого брожения. 13. Что такое масляно-кислое брожение? 14. Раскройте химизм масляно-кислого брожения. 15. Что является возбудителем масляно-кислого брожения? 16. В чем состоит практическое значение масляно-кислого брожения? 17. Какие процессы относятся к аэробным? 18. Дайте характеристику и значение уксусно-кислых бактерий. 19. Раскройте процесс окисления углеводов до лимонной кислоты. 20. В чем заключается механизм разложения клетчатки? 21. В чем заключается механизм разложения древесины? 22. В чем заключается механизм разложения жиров? 23. Какие процессы относятся к превращениям азотсодержащих веществ? 24. В чем заключается химизм разложения белковых веществ? 25. Какие бактерии являются возбудителями гниения? 26. Роль микроорганизмов в процессах нитрификации. 27. Роль микроорганизмов в процессах денитрификации. 28. Роль микроорганизмов в фиксации молекулярного азота.

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ К ТЕМЕ 5

1. Какие из перечисленных процессов превращения безазотистых органических веществ относятся к анаэробным?

1. Окисление этилового спирта до уксусной кислоты.
2. Спиртовое брожение.
3. Молочно-кислое брожение.
4. Окисление многоатомных спиртов и сахара уксусно-кислыми бактериями.
5. Окисление углеводов до лимонной кислоты.
6. Пропионово-кислое брожение
7. Масляно-кислое брожение.
8. Разложение клетчатки и пектиновых веществ.
9. Брожение пектиновых веществ.
10. Брожение клетчатки.
11. Разложение жиров и жирных кислот.

2. Какие из перечисленных процессов превращения безазотистых органических веществ относятся к аэробным?

1. Окисление этилового спирта до уксусной кислоты.
2. Спиртовое брожение.
3. Молочно-кислое брожение.
4. Окисление многоатомных спиртов и сахара уксусно-кислыми бактериями.
5. Окисление углеводов до лимонной кислоты.
6. Пропионово-кислое брожение
7. Масляно-кислое брожение.
8. Разложение клетчатки и пектиновых веществ.
9. Брожение пектиновых веществ.
10. Брожение клетчатки.
11. Разложение жиров и жирных кислот.

3. В каком году была окончательно установлена Л. Пастером связь спиртового брожения с жизнедеятельностью дрожжей?

- | | |
|------------|------------|
| 1. 1720 г. | 4. 1857 г. |
| 2. 1795 г. | 5. 1869 г. |
| 3. 1804 г. | 6. 1901 г. |

4.Какая наиболее благоприятная для брожения концентрация сахара в среде для большинства дрожжей?

- | | |
|-----------------|----------------|
| 1.от 5 до 10% | 4.от 30 до 35% |
| 2.от 10 до 15% | 5.до 60% |
| 3. от 15 до 25% | 6.свыше 60% |

5.При какой температуре наблюдается наибольшая скорость спиртового брожения?

- | | |
|---------------------------|---------------------------|
| 1.около 0 ⁰ С | 4.около 30 ⁰ С |
| 2.около 10 ⁰ С | 5.от 45-50 ⁰ С |
| 3.около 20 ⁰ С | 6.около 60 ⁰ С |

6.На какие группы по характеру брожения делятся молочнокислые бактерии?

- 1.
- 2.

ТЕМА 6: ИСТОЧНИКИ ИНФИЦИРОВАНИЯ ПИЩЕВЫХ ПРОДУКТОВ МИКРООРГАНИЗМАМИ

Источников возможного инфицирования пищевых продуктов микроорганизмами немало. Основной из них – внешняя среда: почва, воздух, вода. Опасность представляют все объекты, контактирующие с продуктами: оборудование, тара, упаковочные материалы, руки и спецодежда рабочих и др.

Микрофлора окружающей среды в большой мере зависит от антропогенных факторов.

Антропогенные факторы и природная окружающая среда

Антропогенные факторы – это изменения, происходящие в природе, т. е. окружающей среде в результате хозяйственной деятельности человека.

Под загрязнением окружающей среды понимается поступление в нее любых твердых, газообразных или жидких веществ, микроорганизмов или тепловой, электромагнитной, радиационной, звуковой энергий. Виды загрязнений многообразны. Основные из них: выбросы загрязняющих веществ в атмосферу; попадание в водную среду всевозможных производственных и коммунально-бытовых отходов; нефтепродуктов, минеральных солей; засорение ландшафтов мусором и твердыми отходами; широкое применение пестицидов; повышение уровня ионизирующих излучений; накопление тепла в атмосфере и гидросфере.

Интенсификация промышленного и сельскохозяйственного производства шла до недавнего времени по экстенсивному пути без учета экологических последствий.

Химическое загрязнение – основной фактор неблагоп-

приятного антропогенного воздействия на окружающую среду и ее обитателей, в том числе на микроорганизмы. В окружающую среду выбрасывается большое количество различных химических веществ, в том числе и неприродных соединений.

Ежегодно производятся десятки миллионов тонн неизвестных синтетических материалов, в почвы сельскохозяйственных угодий вносится огромное количество минеральных удобрений и пестицидов (химические вещества для защиты растений от вредителей, болезней и сорняков).

Одни из этих соединений не разлагаются естественным путем или же разлагаются частично, другие очень медленно (радиоактивный изотоп стронция имеет период распада около 200 лет). Неразложившиеся остатки радиоактивных и органических соединений накапливаются в различных объектах внешней среды. Возникает опасность их попадания в пищевые продукты, а с ними в организм человека (Ю. И. Скурлатов и др.).

Сейчас в атмосферу ежегодно выбрасываются сотни миллионов тонн оксидов азота и серы, углекислоты, твердых и жидких взвешенных частиц (аэрозолей), миллионы тонн газообразных органических веществ. Загрязнение атмосферы приобретает глобальный характер, что приведет к возможному изменению климата, увеличению потока жесткой УФ-радиации на поверхности земли, увеличению числа заболеваний среди людей.

Антропогенное загрязнение почв связано с твердыми и жидкими отходами промышленности, строительства, городского хозяйства и сельскохозяйственного производства.

Человечество активно использует около 55% суши и 50% ежегодного прироста леса. В результате строительства и горных разработок ежегодно перемещается более 4 тыс. км: породы, сжигается 7 млрд. т топлива.

Из всех сред обитания (атмосфера, почва, вода) наи-

большим воздействиям со стороны человека подвержена вода. Загрязнения, выбрасываемые в атмосферу или вносимые почву в трансформированном или неизменном виде, поступают в водоемы.

За счет выпадения осадков и в период весеннего половодья вместе с поверхностным стоком в воду попадают загрязняющие вещества. Загрязнение природных вод связано также с использованием водных ресурсов в промышленности и сельском хозяйстве, в энергетике, на хозяйственно-бытовые нужды, в связи с развитием водного транспорта, мелиоративных преобразований и т. д.. После использования вода возвращается в природные водные объекты, неся в себе следы воздействия в виде изменения химического состава, температуры, биологического загрязнения (множество микроорганизмов, в том числе и патогенных).

Для ирригации, промышленного производства, бытового снабжения отбирается более 13% речного стока и сбрасывается в водоемы ежегодно сотни миллиардов кубических метров промышленных и коммунальных стоков. Их нейтрализация требует 5-10-кратного, а в отдельных случаях и более разбавления природной чистой водой.

Способы и пути борьбы с антропогенным загрязнением окружающей среды разнообразны. Среди них строительство очистных сооружений, установка пылегазоулавливающих фильтров, создание безотходных и малоотходных технологий, утилизация отходов, использование их в качестве вторичного сырья для получения полезной продукции, применение замкнутых циклов водоиспользования, применение биологических методов борьбы с вредителями и болезнями сельскохозяйственных и лесных растений, оптимизация режима использования техники, улучшение конструкций двигателей внутреннего сгорания, поиски новых видов топлива и источников энергии.

Роль микроорганизмов в охране окружающей среды от загрязнения

Микроорганизмы могут осуществлять разрушение и обезвреживание целого ряда загрязнений воды и почвы.

Примером значимости микроорганизмов могут служить биологические методы очистки сточных вод. Перед спуском в открытые водоемы сточные воды должны подвергаться очистке. Степень очистки зависит от количества и химического состава вод, а также характера водоема, в который они могут быть спущены.

Биологические методы очистки делятся на аэробные и анаэробные. Эти методы очистки основаны на использовании биохимической деятельности аэробных и анаэробных микроорганизмов – их способности перерабатывать органические и минеральные вещества в процессах конструктивного и энергетического объемов клетки.

Аэробная биологическая очистка проводится в естественных и искусственных условиях.

В естественных условиях очистка сточных вод осуществляется путем их фильтрации через слои почвы на специальных земельных участках, называемых полями фильтрации и полями орошения, а также в биологических (очистных) прудах.

Почвенные микроорганизмы окисляют органические вещества просачивающейся воды, превращая их в неорганические соединения, т. е. минерализуя их, очищают воду. Помимо органических соединений в почве задерживается до 99% находившихся в сточной воде бактерий. Прошедшая через почву очищенная сточная вода поступает в сборные дренажные трубы, по которым отводится в открытый водоём.

Поля орошения отличаются от полей фильтрации тем, что одни и те же земельные участки используются одновременно для очистки сточных вод и для выращивания сель-

скохозяйственных культур (трав, овощей, плодовых деревьев и др.). На полях орошения очищается значительно меньше сточной воды, чем на полях фильтрации, но зато используются растениями цепные вещества, получающиеся при минерализации органических веществ сточной жидкости.

Биологические пруды – это искусственные последовательно соединенные водоемы, в которые отводится сточная разбавленная вода. Очистка воды в них сходна с процессами естественного самоочищения водоемов.

В месте спуска сточных вод, которые содержат загрязнения, развивается множество сапрофитных микроорганизмов (до нескольких миллионов в 1 см^3 воды) и в воде активно протекают вызываемые ими процессы гниения и брожения. По мере минерализации органических веществ уменьшается и количество сапрофитных бактерий, число их составляет 10^5 - 10^4 в 1 см^3 воды. В загрязненной зоне водоема начинают развиваться и другие водные организмы (простейшие, коловратки, водоросли и др.).

Сапрофитные бактерии отмирают в результате недостатка пищи, под воздействием выделяемых некоторыми водорослями антибиотических веществ. Коловратки и простейшие поедают бактерии, лизируются они и бактериофагом. Число сапрофитных бактерий снижается до 10^2 - 10^4 клеток в 1 см^3 воды.

Кроме естественной, используется очистка сточных вод в искусственных условиях на специальных очистных сооружениях – биологических фильтрах и в аэротенках. Биологической очистке предшествует механическая.

Биологические фильтры (биофильтры) представляют собой резервуары, заполненные крупнозернистым материалом (шлаком, щебнем или пластмассовыми пористыми блоками). Через толщу этого загрузочного материала фильтруют сточную воду. Подача воздуха (аэрация) в биофильтры может

быть естественной и искусственной (принудительной), когда воздух продувается через толщу загрузки вентиляторами. Такие биофильтры называют аэрофильтрами. На поверхности загрузочного материала обильно развиваются разнообразные организмы (микроорганизмы, простейшие и др.), образуя более или менее мощную пленку, называемую биологической.

Процесс очистки сточной воды под влиянием микроорганизмов биологической пленки состоит из двух фаз. Сначала окисляются углерод содержащие органические вещества и идет аммонификация азотсодержащих органических веществ. После окисления главной массы органических веществ окислению подвергают образовавшиеся аммиачные соли, которые переходят в соли азотистой и азотной кислот (процесс нитрификации). Первая фаза протекает главным образом в самых поверхностных слоях загрузочного материала, вторая – в более глубоких его слоях.

Аэротенки представляют собой бассейны, в которые вместе с отстаиванной сточной водой вводят определенное количество так называемого активного ила (в виде хлопьев), основная масса которого состоит из различных микроорганизмов. Смесь сточной воды с илом, протекая через аэротенк, подвергается активной аэрации. Поступающий в аэротенк воздух – источник кислорода – поддерживает ил во взвешенном состоянии и осуществляет энергичное перемешивание жидкости, что способствует постоянному и быстрому контакту организмов активного ила с питательными веществами сточной воды и кислородом.

В аэротенках происходит такой же процесс, как и в биофильтрах, - последовательное биохимическое окисление органических веществ сточной жидкости. Однако в аэротенках процесс протекает значительно интенсивнее, чем в биофильтрах, из-за лучшей аэрации сточной жидкости. Качественный состав микронаселения биопленки и активного ила

может служить индикатором работы очистного сооружения.

После прохождения через биофильтр и аэротенк вода поступает в отстойники для освобождения от био пленки и активного ила, а затем сбрасывается в водоем. Иногда вода перед выпуском дезинфицируется хлором или хлорной известью.

Анаэробная биологическая очистка. В процессе очистки сточных вод накапливается большое количество осадков, содержащих много органических веществ, микроорганизмов, в том числе и патогенных. Обработка и обезвреживание осадков проводится в метантенках, септиктенках и двухъярусных отстойниках.

Независимо от типа очистного сооружения в них происходят разнообразные микробиологические процессы. Сложные органические соединения осадка (белки, жиры, клетчатка и др.) в результате брожения и гниения превращаются в жирные кислоты, спирты и газообразные продукты (углекислый газ, аммиак, метан, водород). Среди газообразных продуктов 60—65% составляет метан, который может быть использован как горючий газ. Сброженный осадок обезвреживают, сушат и вывозят на сельскохозяйственные поля в качестве удобрения, а в брикетированном виде он может быть использован и как топливо.

Аналогичные процессы, осуществляемые микроорганизмами, протекают и при естественном самоочищении от загрязнений природных водоемов и почвы.

Одним из путей предотвращения загрязнения окружающей среды является утилизация отходов промышленности на основе биотехнологии, с помощью штаммов промышленных микроорганизмов. Например, в настоящее время известны способы получения с использованием микроорганизмов различных продуктов из молочной сыворотки (отхода пищевой промышленности), превосходящих по своей пищевой и биологической ценности затраченное сырье. Получены заме-

нителю растительных масел из плодово-ягодных выжимок с помощью дрожжей-липидообразователей.

С появлением в нашей стране гидролизного производства отходы после брожения и отделения спирта стали использовать для выращивания кормовых дрожжей.

Разработаны и внедряются процессы культивирования дрожжей и бактерий, потребляющих в качестве субстрата метанол, этанол, метан, отходы органического синтеза или селективно извлекающих n-алканы непосредственно из дизельной фракции прямой перегонки нефти. Исследования в этой области продолжаются.

Микрофлора почвы

Почва является естественной средой обитания микроорганизмов. Они находят в почве все условия, необходимые для развития: пищу, влагу и защиту от губительного влияния солнечных лучей и высушивания.

Микрофлора почвы по количественному и видовому составу значительно колеблется в зависимости от региональных и климатических условий, химического состава и физических свойств почвы, реакции (рН), температуры, влажности, степени аэрации. Существенно влияют также время года, агротехнические мероприятия, характер растительного покрова и многие другие факторы.

Микроорганизмы распространены по горизонтам почвы неодинаково. Меньше всего микроорганизмов содержится обычно в самом поверхностном слое почвы толщиной несколько миллиметров, где они подвергаются неблагоприятному воздействию солнечного света и высушиванию. Особенно обильно населен следующий слой почвы толщиной до 5-10 см. По мере углубления число микроорганизмов уменьшается. На глубине 25-30 см количество их в 10-20 раз меньше, чем в поверхностном слое толщиной 1-2 см (А. С. Разумов). Изменяется с глубиной и видовой состав микрофлоры. В верхних слоях почвы, содержащих много орга-

нических веществ и подвергающихся хорошей аэрации, преобладают аэробные сапрофитные организмы, способные разлагать сложные органические соединения. Чем глубже почвенные горизонты, тем беднее они органическими веществами, доступ воздуха в них затруднен, поэтому здесь численность анаэробных бактерий увеличивается.

Микрофлора почвы представлена разнообразными видами бактерий, актиномицетов, грибов, водорослей и простейших животных.

К постоянным обитателям почвы относятся различные гнилостные, преимущественно спорообразующие, аэробные и анаэробные бактерии; бактерии, разлагающие клетчатку; нитрифицирующие, денитрифицирующие, азотфиксирующие, серо- и железобактерии.

Деятельность почвенных микроорганизмов играет большую роль в формировании плодородия почвы. Последовательно сменяя друг друга, микроорганизмы осуществляют процессы, определяющие круговорот веществ в природе. Органические вещества, попадающие в почву в виде остатков растений, трупов животных и с другими загрязнениями, постепенно минерализуются, и происходит самоочищение почвы. Соединения углерода, азота, фосфора и других элементов, недоступных для растений форм, преобразуются микробами в усваиваемые ими вещества.

Наряду с обычными обитателями в почве встречаются и болезнетворные микроорганизмы, преимущественно спорообразующие бактерии: например, возбудители столбняка, газовой гангрены, пищевого отравления (ботулизма) и др. Поэтому загрязнение пищевых продуктов почвой представляет опасность для здоровья человека.

Патогенные бесспорные бактерии (например, брюшнотифозные, дизентерийные), попадая в почву, сохраняются в ней неделями и месяцами, споры бактерий и некоторые аспорогенные виды – годами.

Санитарно-микробиологические исследования почвы проводят с целью выявления бактерий группы кишечных палочек, общего числа сапрофитных бактерий, бактерий рода *Proteus*, анаэробов (*Cl. perfringens*) и термофильных микроорганизмов, определяющих характер загрязнения ее.

Микрофлора воды

Природные воды являются, как и почва естественной средой обитания многих микроорганизмов, где они способны жить, размножаться, участвовать в процессах круговорота углерода, азота, серы, железа и других элементов. Численный и видовой состав микрофлоры природных вод разнообразен.

Состав микрофлоры подземных вод (артезианской, ключевой, грунтовой) зависит главным образом от глубины залегания водоносного слоя, его защищенности от попадания загрязнений извне. Артезианские воды, находящиеся на больших глубинах, содержат очень мало микроорганизмов, Подземные воды, добываемые через обычные колодцы из некоторых водоносных слоев, куда могут просачиваться поверхностные загрязнения, содержат обычно значительные количества бактерий, среди которых могут быть и болезнетворные. Чем ближе к поверхности расположены грунтовые воды, тем обильнее их микрофлора.

Поверхностные воды – воды открытых водоемов (рек, озер, водохранилищ и др.) – характеризуются большим разнообразием видов микрофлоры в зависимости от химического состава воды, характера использования водоема, заселенности прибрежных районов, времени года, метеорологических и других условий. Помимо постоянных обитателей, в открытые водоемы попадает много микроорганизмов извне. Например, в реке, протекающей в районе крупных населенных пунктов или промышленных предприятий, вода может содержать сотни тысяч и миллионы бактерий в 1 см^3 , а выше этих пунктов – всего лишь сотни или тысячи бактерий

в таком же объеме.

В воде прибрежной зоны водоемов, особенно стоячих, микроорганизмов больше, чем вдали от берега. Больше микроорганизмов содержится также в поверхностных слоях воды, но особенно много их в иле, главным образом в его верхнем слое, где образуется как бы пленка из бактерий, играющая большую роль в процессах превращения веществ в водоеме. Значительно возрастает число бактерий в открытых водоемах во время весеннего половодья или после обильных дождей, а также при сбрасывании хозяйственно-бытовых и промышленных сточных вод. С различными органическими и минеральными загрязнениями сточных вод в водоемы попадают как сапрофитные, так и патогенные микроорганизмы.

Хотя вода и не является благоприятной средой для размножения болезнетворных микроорганизмов, многие из них в ней длительно сохраняют жизнеспособность и вирулентность. Например, бруцелла – 72 дня, туберкулезная палочка – 6 мес., некоторые патогенные вирусы – более 100 дней.

Для хозяйственно-питьевых целей в качестве источников водоснабжения используют, кроме открытых водоемов, и подземные (артезианские, родниковые) воды.

Питьевая вода по составу и свойствам должна быть безопасной и в эпидемиологическом отношении, безвредной по химическому составу и иметь хорошие органолептические показатели.

Наиболее удовлетворяют этим требованиям артезианские воды, многие из них не нуждаются в очистке. Воду из открытых водоемов подвергают на водопроводных станциях обработке с целью улучшения ее физических и химических свойств и обеззараживания – освобождения от микроорганизмов, главным образом болезнетворных.

Обеззараживают (дезинфицируют) воду обычно методом хлорирования. В практику водоснабжения внедряются но-

вые методы дезинфекции воды – озонирование и облучение бактерицидными ультрафиолетовыми лучами и др. Ультрафиолетовое облучение может быть применено только для обработки воды с незначительной цветностью и мутностью. Озонирование, кроме бактерицидного действия, улучшает органолептические свойства воды.

Санитарно-микробиологическое исследование воды, поступающей в систему централизованного водоснабжения, осуществляется в районных и городских центрах санитарно-эпидемиологического надзора. В воде определяют содержание мезофильных аэробов и факультативных анаэробов (МА-ФАМ), бактерий группы кишечных палочек, фекальных кишечных палочек, энтерококков, сальмонелл, бактерий рода *Proteus Clostridium perfringens*, энтеровирусов.

Оценку качества питьевой воды проводят по комплексу химических, органолептических и бактериологических показателей. В соответствии с ГОСТ 2874-82 общее число бактерий (МАФАМ) не должно превышать 100 клеток в 1 см³, количество кишечных палочек должно быть не более 3 в 1 л, а коли-титр – не менее 300 см³.

Вода колодцев и открытых водоемов признается доброкачественной при коли-титре не менее 100 см³ общее число бактерий должно быть не выше 1000 в 1 см³.

В отдельных случаях при санитарной оценке воды в качестве санитарно-показательного микроорганизма наряду с бактериями группы кишечных палочек используют энтерококк.

В Международном Европейском стандарте на питьевую воду энтерококк введен как дополнительный показатель фекального загрязнения воды.

Санитарно-гигиенические нормы для воды, используемой в торговле, в пищевой промышленности и на предприятиях общественного питания, такие же, как и нормы для питьевой воды централизованного водоснабжения.

Микрофлора воздуха

В атмосферный воздух микроорганизмы попадают из почвы, с растений, тела человека и животных. Попадают они и с пылью, поднимающейся с различных объектов.

Воздух не является благоприятной средой для развития многих видов микроорганизмов из-за отсутствия в нем капельно-жидкой влаги. В воздухе микроорганизмы сохраняют жизнеспособность лишь определенное время, а некоторые из них довольно быстро погибают под влиянием солнечной радиации и частично обезвоживания клетки.

Численный и видовой состав микрофлоры воздуха существенно изменяется в зависимости от географических и климатических особенностей региона, времени года, метеорологических условий, санитарного состояния местности и ряда других факторов.

Единичные клетки микроорганизмов в 1 м^3 обнаружены над морями, океанами, льдами Арктики, высоко в горах, в тайге. В воздухе населенных пунктов (особенно крупных промышленных городов) содержится значительно больше микроорганизмов. Особенно много их в местах скопления отходов, свалок. По мере удаления от населенных мест количество микроорганизмов в воздухе снижается.

Большую роль в снижении численности микробов в воздухе играют зеленые насаждения. Листья деревьев и кустарников обладают значительной пылезадерживающей способностью. Кроме того, фитонциды растений оказывают на микроорганизмы губительное воздействие.

В воздухе находятся обычно микрококки, сарцины, различные спорозоносные и бесспорные бактерии, дрожжи, споры грибов. Встречаются патогенные микроорганизмы: вирусы, туберкулезная палочка, пневмококки, возбудители стрептококковых и стафилококковых инфекций.

Основными источниками инфицирования воздуха патогенными микроорганизмами являются больные люди и жи-

вотные, различные отходы и отбросы.

Численный и видовой состав микрофлоры воздуха жилых и производственных помещений изменяется в широких пределах в зависимости от скопления людей, санитарно-гигиенического состояния помещений, периодичности их уборки и вентилирования, а также вида перерабатываемой продукции и характера технологических операций. Так, в 1 м^3 воздуха холодильных камер (при $1-0^\circ\text{C}$), где хранились корнеплоды, число спор мицелиальных грибов достигало нескольких десятков тысяч, дрожжей и бактерий – несколько тысяч, а в 1 м^3 воздуха холодильной камеры с яблоками были обнаружены лишь единичные споры мицелиальных грибов, несколько десятков дрожжей и сотен бактерий (А. А. Кудряшова). При сортировке и расфасовке овощей число микробов в воздухе помещения увеличивается в сотни тысяч раз, а в местах складирования отходов их еще больше.

Существенное влияние на численный и видовой состав микрофлоры воздуха камер хранения оказывает их санитарное состояние (степень обсеменения микробами стен, потолка, пола). При наличии на стенах и потолке визуального обнаруженного роста микроорганизмов количество их в 1 м^3 воздуха помещения составляет сотни тысяч и даже миллионы клеток. Воздух таких помещений является источником инфицирования микроорганизмами хранящихся в них пищевых продуктов.

Развиваются на стенах и потолке чаще грибы родов *Penicillium*, *Cladosporium*, *Aspergillus*. Встречаются и представители родов *Mucor*, *Botrytis*, *Rhizopus*.

Микрофлора воздуха, стен, потолка камер хранения изменяется в зависимости от температуры, вида продукции и длительности ее хранения. Чем ниже температура, тем меньше микроорганизмов; с увеличением срока хранения число их возрастает, при этом изменяется и видовой состав микрофлоры – он становится менее разнообразным.

Для предотвращения развития микробов в камерах хранения необходимо регулярно проводить побелку и окраску стен и потолков, а также систематически мыть и дезинфицировать пол. В побелку целесообразно добавлять дезинфицирующие средства. Обрабатывать производственные помещения следует до закладки продукции на хранение, а также непосредственно после освобождения складов от длительно хранившейся продукции.

При санитарно-гигиенической оценке помещений определяют в воздухе общую бактериальную обсемененность (в 1 м^3), содержание санитарно-показательных микроорганизмов, наличие патогенных форм, дрожжей и мицелиальных грибов. Санитарно-показательными микроорганизмами служат гемолитические (растворяющие эритроциты крови) стрептококки.

Воздух закрытых помещений считается чистым, если количество микроорганизмов в 1 м^3 его не превышает 2000 клеток, содержание гемолитических стрептококков не более десяти (Е. И. Гончурк).

На предприятиях пищевой промышленности основное внимание должно быть уделено выявлению санитарно-показательных микроорганизмов, возбудителей пищевых заболеваний, а также микроорганизмов, вызывающих порчу пищевых продуктов. Считается, что в воздухе пищевых производственных цехов должно содержаться не более 100—500 бактерий в 1 м^3 в зависимости от характера производства.

Воздух помещений цехов, например, на предприятиях молочной промышленности оценивается на "хорошо", если в посевах (5 мин оседания микрофлоры воздуха) на поверхности питательной среды в чашке Петри вырастает: колоний бактерий – 20-50, дрожжей и мицелиальных грибов – до 5; "удовлетворительно" – соответственно 50-70 и до 5 (Н. С. Королева, В. Ф. Семенихина).

Воздух холодильных камер исследуют на загрязненность спорами мицелиальных грибов.

Для холодильников мясной и молочной промышленности ВНИКТИ - холодпромом разработаны санитарные требования (табл. 2), которые изложены в Инструкции ВНИКТИ-холодпрома (1986 г.).

Таблица 2.

Оценка санитарного состояния холодильной камеры	Воздух	Стены
		общее количество спор и мицелиальных грибов, осевших на чашку Петри за 5 мин (среднее по 5 чашкам)
Хорошо	0—10	0—20
Удовлетвор.	11—50	21 — 100
Плохо	Более 50	Более 100

Для обеззараживания воздуха пищевых производственных помещений, холодильных камер, технологических цехов пропускают через специальные фильтры, задерживающие микроорганизмы. Применяют также дезинфицирование воздуха химическими веществами, безвредными для человека, продукции и оборудования. Используют озонирование воздуха, ультрафиолетовое облучение и др.

Первая попытка применения озона для дезинфицирования воздуха холодильных камер была сделана еще в 1901 г. (в г. Кельне) с целью увеличения сроков хранения пищевых продуктов. В СССР в 1938 г. в Ленинграде М. В. Тухнайдом проводилось озонирование холодильных камер с плодами, яйцом, мясом при концентрациях озона 3-5 мг/м³.

Эффективность озонирования существенно зависит от концентрации озона, продолжительности обработки, численности и видового состава микрофлоры объекта.

В результате озонирования камеры хранения в течение -

3,5-4 ч при концентрации озона 10 мг/м³ количество микроорганизмов резко снижается не только в воздухе, но и на полу и стенах. Количество мицелиальных грибов на поверхности стен уменьшается на 97-98%, бактерий – на 87-88%, а дрожжи почти все погибают; в воздухе гибнет до 99% всех видов микроорганизмов (А. А. Кудряшова).

Высокий бактерицидный и фунгицидный эффект дает даже непродолжительная (в течение 10 мин) обработка воздуха производственных помещений двуокисью азота, которая, как и озон, обладает сильными окислительными свойствами, что и обуславливает широкий антимикробный спектр действия и высокий эффект.

Обработку двуокисью азота и озоном осуществляют в соответствии с санитарными правилами только в камерах, имеющих хорошую герметизацию

Молочная кислота в виде аэрозоля также дает положительные результаты при дезинфицировании воздуха производственных помещений.

Микрофлора тары и упаковочных материалов

Тара и упаковочные материалы непосредственно контактируют с пищевыми продуктами на всех этапах их продвижения к потребителю. Поэтому санитарное состояние их, степень обсемененности микробами имеют большое значение, особенно при хранении продукции.

Численный и видовой состав микрофлоры существенно изменяется в зависимости от вида тары и упаковочных материалов, структуры их поверхности, степени использования, санитарного состояния, условий содержания и других факторов. Так, по данным А. А. Кудряшовой, новая, чистая, не бывшая в употреблении деревянная тара содержит обычно десятки спор мицелиальных грибов и сотни клеток дрожжей и бактерий на 1 см², бактерии группы кишечных палочек на ней отсутствуют. На бывшей в употреблении таре численность спор мицелиальных грибов достигает милли-

онов, клеток дрожжей – сотен тысяч, бактерий – десятков миллионов на 1 см^2 , обнаруживается также большое количество бактерий группы кишечных палочек. Нередко на поверхности и не бывшей в употреблении тары содержится значительное число микроорганизмов, что свидетельствует о нарушении правил ее хранения.

Обсемененность тары микробами резко увеличивается, при затаривании немытых овощей с почвой на поверхности.

При затаривании плодов обсемененность микроорганизмами поверхности чистой деревянной тары существенно не возрастает, так как микрофлора плодов обычно немногочисленна. Однако микрофлора плодов может значительно увеличиваться в зависимости от загрязненности тары и древесной стружки. На 1 см^2 поверхности древесной стружки может содержаться от десятков до тысяч спор мицелиальных грибов и клеток дрожжей, от сотен до десятков тысяч бактерий в зависимости от вида стружки, влажности, степени запыленности и длительности хранения. Помимо этого стружка вызывает механические повреждения плодов, что способствует их инфицированию.

На деревянной таре и древесной стружке часто встречаются грибы родов *Penicillium*, *Sclerotinia*, *Rhizopus*, *Alternaria*, *Aspergillus*; многие виды дрожжей. Среди бактериальной флоры преобладают споровые формы.

Особо опасно затаривание продукции во влажные тару и упаковочные материалы. На них могут быстро и активно, даже при температуре около 0°C , развиваться мицелиальные грибы, что приводит к инфицированию затаренной продукции.

На 1 см^2 применяемой упаковочной бумаги обнаруживаются обычно сотни и тысячи микроорганизмов (споры мицелиальных грибов, бактерии, дрожжи).

На поверхности новых тканевых и полимерных материалов встречаются многочисленные виды микроорганизмов в

разных количествах в зависимости от природы и вида материала. При этом на поверхности тканевых материалов микроорганизмов в 10-100 раз больше, чем на полимерных пленках, и видовой состав микрофлоры более разнообразен. Это различные дрожжи, спорообразующие и бесспорные, слизиобразующие и кислотообразующие бактерии.

На тканевых и полимерных упаковочных материалах и упаковочной бумаге встречаются грибы рода *Penicillium*, *Aspergillus*, *Mucor*, *Fusarium*, *Allernaria*, *Rhizopus*; среди них преобладают виды рода *Penicillium*.

Тару, бывшую в употреблении, необходимо мыть и дезинфицировать. Мойка тары позволяет на 2-4 логарифмических порядка снизить численность микроорганизмов на ее поверхности. Степень снижения численности микроорганизмов в процессе мойки зависит от санитарного состояния и характера поверхности тары, температуры воды и степени ее обсемененности микроорганизмами.

Дезинфицируют тару химическими веществами, горячей водой или паром, ионизирующим излучением, озоном и др.

Так, эффективна обработка деревянной тары двуокисью азота, имеет ряд преимуществ: при кратковременном воздействии достигается высокий фунгицидный и бактерицидный эффекты, тара после обработки не оказывает отрицательного влияния на товарное качество пищевых продуктов, не приобретает постороннего запаха и не претерпевает нежелательных изменений. Двуокись азота, как и озон, не адсорбируется поверхностью тары.

Эффективна обработка деревянной, жестяной, полимерной, стеклянной тары, древесной стружки, полимерных и тканевых упаковочных материалов стандартным и разбавленным раствором йодиола. Разбавленные растворы (1:10, 1:25) йодиола эффективны при невысокой (10^3 - 10^4 клеток на 1 см^2) степени обсемененности объектов.

Тару с шероховатой поверхностью и неровностями, где

могут накапливаться микроорганизмы, а также тюки и рулоны тканевых и полимерных материалов возможно подвергать радиационной обработке.

Для некоторых видов тары может применяться термическая обработка водой (98-100°C) или перегретым паром.

Дезинфицируют тару в специальных камерах фумигационного типа, удаленных от основных производственных помещений, в соответствии с действующей нормативной документацией.

Микрофлора тела человека

Люди, соприкасающиеся с пищевыми продуктами, также являются источником их инфицирования микроорганизмами.

Микрофлора тела человека представлена постоянными обитателями, составляющими "нормальную" микрофлору организма, и временными микробами, попадающими из воздуха, с одежды, с водой, пищевыми продуктами и с других объектов.

Микрофлора кожи. На поверхности тела человека общее количество микроорганизмов может достигать больших количеств. Постоянные обитатели кожи – сарцины, стафилококк, стрептококки, некоторые виды дрожжей и мицелиальных грибов – могут присутствовать патогенные и условно-патогенные микроорганизмы. Микроорганизмы кожи питаются выделениями потовых и сальных желез и слущенными клетками эпителия. Временная (непостоянная) микрофлора тела человека разнообразна и находится в инертном состоянии.

При наличии на теле фурункулов и абсцессов запрещается контакт работника с пищевыми продуктами.

Микрофлора полости рта. Численный и видовой состав микрофлоры полости рта зависит от возраста человека, особенностей питания, состояния зубов, десен и миндалин. При заболевании зубов, десен и миндалин количество микроор-

ганизмов в полости рта значительно увеличивается. Разрушение плотной ткани зубов вызывают *Spirochaeta microdentium* и некоторые другие микробы, а заболевание десен и миндалин – патогенные стафилококки и стрептококки. В полости рта постоянно обитают микрококки, диплококки, стафилококк, стрептококки, кислотообразующие палочки, вибрионы, спириллы, спирохеты. Среди случайной микрофлоры могут быть разнообразные вирусы, бактерии, актиномицеты, дрожжи и др.

Микрофлора дыхательных путей. Она изменяется в зависимости от состава микрофлоры вдыхаемого воздуха,

Большинство микроорганизмов задерживается в полости носа, но небольшое количество их проникает в верхние отделы дыхательных путей. Бронхиолы и альвеолы не содержат микроорганизмов.

Несмотря на то, что слизистая оболочка носа продуцирует бактерицидные вещества (муцин, лизоцим), в полости носа всегда присутствуют стрептококки, микрококки, стафилококки, диплококки, а также капсульные грамотрицательные бактерии. На слизистой оболочке верхних дыхательных путей микрофлора беднее, так как осевшие микробы погибают под действием бактерицидных свойств слизи, содержащей лизоцим. Помимо кокковых форм бактерий встречаются микроплазмы, аденовирусы.

Микрофлора желудочно-кишечного тракта. Она значительно различается по численному и видовому составу на разных его участках. При этом имеют значение возраст человека, состояние его здоровья. При нормальном функционировании желудка микрофлора его относительно бедна вследствие высокой кислотности и бактерицидных свойств желудочного сока,

В тонком отделе кишечника микроорганизмов содержится немного больше, чем в желудке (несмотря на щелочную среду), что обусловлено бактерицидными свойствами сек-

рета. В этом отделе кишечника содержатся в основном кислотообразующие бактерии и энтерококки.

В толстом отделе кишечника и в прямой кишке находится очень большое количество разнообразных микроорганизмов. В 1 г экскрементов человека насчитывается несколько миллиардов микробных клеток. Масса выделяемых человеком во внешнюю среду микробов составляет более 30% сухого вещества испражнений. Среди этой микрофлоры преобладают грамположительные анаэробные бактерии – бифидобактерии (близкие к молочнокислым), кишечная палочка (*Escherichia coli*) и родственные ей формы. Постоянно обнаруживаются энтерококки, лактобациллы, протей, споровые анаэробные бактерии *Clostridium perfringens*, *Cl. sporogenes*.

Микрофлора кишечника активно участвует в пищеварении, разложении пектиновых веществ и клетчатки, в синтезе витаминов (В₁₂, К, Е, Н и др.). *E.coli* и молочнокислые бактерии обладают антибиотическими свойствами по отношению к патогенным и гнилостным бактериям.

При избыточном употреблении антибиотиков, неправильном питании, снижении иммунитета нередко происходит изменение состава нормальной микрофлоры – вытеснение ее неспецифическими видами микроорганизмов (дисбактериоз).

При несоблюдении правил личной гигиены больной человек и бациллоноситель могут послужить источником инфицирования пищевых продуктов условно-патогенными и патогенными микроорганизмами.

Вопросы для самоконтроля:

1. Дайте определение – антропогенные факторы. 2. Что понимается под загрязнением окружающей среды? 3. Что такое химическое загрязнение? 4. Что такое антропогенное загрязнение? 5. В чем суть аэробной биологической очистки? 6. Что собой представляют биологические пруды? 7. Что собой представляют аэротенки? 8. В чем анаэробной биологической очистки? 9. Роль почвенных микроорганизмов? 10. Каков состав микрофлоры подземных вод? 11. Численный и видовой состав микрофлоры воздуха. 12. Способы обеззараживания воздуха. 13. Численный и видовой состав тары и упаковочных материалов. 14. Способы обеззараживания тары и упаковочных материалов. 15. Что понимают под микрофлорой тела человека?

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ К ТЕМЕ 6

1. Какие методы биологической очистки сточных вод Вы знаете?

- 1.
- 2.

2. Выберите правильный ответ.

Биологические фильтры – ...

1. Представляют собой бассейны, в которые вместе с отстоянной сточной водой вводят определенное количество активного ила (в виде хлопьев), основная масса которого состоит из различных микроорганизмов.
2. Представляют собой резервуары, заполненные крупнозернистым материалом (шлаком, щебнем или пластмассовыми пористыми блоками).

3. Выберите правильный ответ.

Аэротенки – ...

1. Представляют собой бассейны, в которые вместе с отстоянной сточной водой вводят определенное количество активного ила (в

виде хлопьев), основная масса которого состоит из различных микроорганизмов.

2. Представляют собой резервуары, заполненные крупнозернистым материалом (шлаком, щебнем или пластмассовыми пористыми блоками).

4. В каком году проводилась первая попытка применения озона для дезинфицирования воздуха холодильных камер?

1. 1900 г.

4. 1915 г.

2. 1903 г.

5. 1920 г.

3. 1909 г.

6. 1928 г.

5. Выберите правильный ответ.

Коли-индекс – это...

1. Количество бактерий группы кишечной палочки в 1000 мл воды – не более 5.
2. Количество бактерий группы кишечной палочки в 1000 мл воды – не более 7.
3. Количество бактерий группы кишечной палочки в 1000 мл воды – не более 3.
4. Количество бактерий группы кишечной палочки в 100 мл воды – не более 10.
5. Количество бактерий группы кишечной палочки в 10 мл воды – не более 5.
- 6.

6. В каком слое почвы меньше всего содержится микроорганизмов?

1. На глубине 25-30 см.

2. На глубине 5-10 см.

3. Поверхностный слой почвы толщиной несколько миллиметров.

ТЕМА 7: ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ

Экология микроорганизмов – раздел общей микробиологии, изучающий взаимоотношения микроорганизмов между собой и с окружающей средой. В медицине объектом изучения экологической микробиологии является комплекс взаимоотношений микроорганизмов с человеком, а также поведение патогенных и условно-патогенных микроорганизмов на путях и факторах передачи от больного человека к здоровому.

§ 1. Типы экологических связей микроорганизмов.

Биосфера – это живая оболочка планеты, являющаяся совокупностью всех существующих экологических систем. К экологическим системам относятся геосфера, гидросфера, атмосфера и онтосфера, каждая из которых состоит из биотопа и биоценоза. *Биотоп* – это территориально ограниченный участок биосферы с относительно однородными условиями жизни. *Биоценоз* (микробиоценоз) – это сообщество популяций микроорганизмов, обитающих в определённом биотопе. Популяцией называется совокупность особей одного вида, обитающих в пределах определённого биотопа. Популяции микроорганизмов, являющиеся постоянными, обычными обитателями биоценоза, называются *автохтонными* (от греч. autos – свой, chthon – местность). Микроорганизмы, нетипичные для данного биоценоза, считаются *аллохтонными* (от греч. allos – другой). В биоценозах возможны следующие взаимоотношения между популяциями микроорганизмов: нейтрализм, симбиоз, антагонизм, паразитизм.

Нейтрализм – форма межвидовых отношений, при которой обитающие в одном биотопе популяции не оказывают друг на друга ни подавляющего, ни стимулирующего дей-

ствия.

Симбиоз – форма межвидовых отношений, при которой взаимодействующие в биотопе популяции извлекают для себя пользу. Разновидностями симбиотических отношений являются мутуализм, комменсализм, метабиоз и сателлизм. *Мутуализм* – взаимовыгодные симбиотические отношения, при которых симбионты выполняют разные дополняющие друг друга жизненные функции. Например, жизнедеятельность анаэробных бактерий в ротовой полости возможна только в результате снижения окислительно-восстановительного потенциала, осуществляемого аэробными бактериями, которые, в свою очередь, используют органические кислоты, образуемые анаэробными микроорганизмами. *Комменсализм* – взаимоотношения особей разных видов, при которых выгоду из симбиоза извлекает один вид, не причиняя вреда другому. Комменсалами являются аутохтонные микроорганизмы тела человека. *Метабиоз* характеризуется последовательной сменой одних групп микроорганизмов другими на основе использования продуктов жизнедеятельности предшествующих групп. Так, аммонифицирующие бактерии образуют аммиак, который затем окисляют до нитратов нитрифицирующие бактерии. *Сателлизм* – взаимоотношения стимуляции одного вида микроорганизмов другим. Например, дрожжевые грибы, стафилококки, сарцины, выделяя в питательную среду продукты жизнедеятельности, стимулируют рост микроорганизмов, более требовательных к питательным средам вокруг, например, бактерий рода *Naemophilus*.

Антагонизм – форма межвидовых отношений, при которых происходит подавление жизнедеятельности одной популяции другой. Антагонистические взаимоотношения возникают в борьбе за питательные вещества, использование молекулярного кислорода и пр. Антагонисты способны выделять в среду обитания вещества, которые подавляют рост

и размножение конкурентных видов или даже вызывают их гибель. К таким веществам относятся бактериоцины, антибиотики, жирные кислоты и др. Из группы бактериоцинов известны колицины (продуцируются *Escherichia coli*), стафилоцины (*Staphylococcus* sp.), пиоцины (*Pseudomonas aeruginosa*) и др. Антибиотики продуцируют актиномицеты, плесневые грибы. Открытие антагонизма принадлежит Л. Пастеру, описавшему гибель сибиреязвенных бацилл при совместном культивировании с *Pseudomonas aeruginosa*.

Паразитизм – такая форма межвидовых отношений, при которых одна популяция (паразит), извлекая для себя пользу, наносит вред другой популяции (хозяину). Микроорганизмы-паразиты способны использовать хозяина как источник пластического материала, энергии или систем метаболизма. Паразитические виды существуют за счёт живых тканей, тогда как сапрофитические виды используют отмершие органические субстраты. Внутриклеточный паразитизм характерен для вирусов, риккетсий, хламидий, тогда как большинство бактерий, грибов и простейших являются внеклеточными паразитами. Микроорганизмы, которые полностью утратили жизненно важные метаболические возможности, и живущие за счёт разрушения тканей хозяина, называются облигатными паразитами. Микроорганизмы, которые в зависимости от внешних условий способны вести как сапрофитический, так и паразитический образы жизни, называются факультативными паразитами. Облигатные и факультативные паразиты, проникая в организм хозяина, могут вызвать у него заболевание.

§ 2. Микрофлора водоёмов.

Вода – древнейшая естественная среда обитания микроорганизмов. Численный и видовой состав микрофлоры природных вод разнообразен и зависит от состава и концентрации органических и минеральных веществ, физико-

химического состояния, температуры, рН, концентрации кислорода и углекислого газа, от массивности поступления хозяйственно-фекальных и промышленных сточных вод. Микрофлору водоемов образуют собственно водные (автохтонные) и попадающие извне при загрязнении (аллохтонные) микроорганизмы. Из числа аллохтонных обитателей водоёмов медицинский интерес вызывают патогенные и условно-патогенные микроорганизмы, способные переживать в воде определённое время. Сроки выживания болезнетворных микробов в воде зависят от их вида, контаминирующей (загрязняющей) дозы, температуры воды и других физико-химических параметров. В течение ряда лет в воде не теряют жизнеспособность споры возбудителей сибирской язвы, столбняка, ботулизма, многие месяцы переживают энтеровирусы, лептоспиры, сальмонеллы, туберкулёзная палочка, бруцеллы; в течение нескольких дней и недель способны сохраняться холерные вибрионы, шигеллы, эшерихии и аспорогенные условно-патогенные бактерии.

Загрязненность воды болезнетворными микроорганизмами неодинакова в зависимости от типа водоёма. Состав микрофлоры подземных вод (артезианской, ключевой, грунтовой) определяется глубиной залегания водоносного слоя, его защищённостью от попадания загрязнений извне. Наименьшее количество микроорганизмов содержится в артезианской воде. По мере приближения водоносного слоя к поверхности количественный состав микрофлоры возрастает, увеличивается доля болезнетворных организмов. Поверхностные воды – воды открытых водоёмов (рек, озёр, водохранилищ и др.) характеризуются большим разнообразием видов микрофлоры. Микроорганизмов больше в стоячих водоёмах, в воде прибрежной зоны, в поверхностных слоях воды, но особенно их много в иле. Значительное увеличение количества бактерий происходит после обильных дождей, во время весеннего половодья, а также при сбрасывании хозяй-

ственно-бытовых и примышленных сточных вод.

Для характеристики степени загрязнённости природных водоёмов в экологии применяют понятие *сапробности* (от греч. *sargos* – гнилой). *Под сапробностью понимают совокупность живых существ в воде, содержащей определённое количество органических и неорганических веществ.* При загрязнённости различают полисапробные, мезосапробные и олигосапробные зоны. *Полисапробная зона* воды характеризуется наибольшим загрязнением, бедна кислородом, содержит большое количество органических веществ. В 1 мл воды содержание микроорганизмов достигает 1 млн. и более, преобладают кишечные палочки и анаэробные бактерии, вызывающие процессы брожения и гниения. *Мезосапробная зона* воды считается умеренно загрязнённой, в ней интенсивно протекают процессы минерализации, окисления и нитрификации органических веществ. Содержание микроорганизмов в 1 мл воды сотни тысяч бактерий, количество кишечных палочек значительно меньше. *Олигосапробная зона* воды – зона чистой воды, количество микроорганизмов в 1 мл от 10 до 1000; кишечные палочки отсутствуют или встречаются в количестве нескольких клеток на 1 л воды.

Для хозяйственно-питьевых целей в качестве источников водоснабжения используют как открытые водоёмы, так и подземные (артезианские, родниковые воды). Питьевая вода по своему составу и свойствам должна быть безопасной в эпидемиологическом отношении, безвредной по химическому составу и иметь хорошие органолептические показатели. Санитарно-микробиологическое исследование воды, поступающей в систему централизованного водоснабжения, осуществляется в районных и городских центрах санитарно-эпидемиологического надзора. В воде определяют содержание санитарно-показательных бактерий, свидетельствующих о фекальном загрязнении воды. К санитарно-показательным бактериям относятся эшерихии – кишечные палочки, бакте-

рии группы кишечной палочки (протеи, клебсиеллы, цитробактеры, энтеробактеры и др.), энтерококки, стафилококки, а также патогенные микроорганизмы, (холерный вибрион, сальмонеллы, шигеллы, лептоспиры, энтеровирусы).

В соответствии с ГОСТом, *питьевая водопроводная вода должна отвечать следующим требованиям:*

1) отсутствие в питьевой воде патогенных микроорганизмов;

2) общее микробное число – количество мезофильных хемоорганотрофных бактерий в 1 мл – не более 100;

3) коли-индекс – количество бактерий группы кишечной палочки в 1000 мл воды – не более 3;

4) отсутствие в 1000 мл воды эшерихии (показатель свежего фекального загрязнения);

5) отсутствие в 1000 мл воды коли-фагов;

6) отсутствие в 25 л питьевой воды патогенных простейших (цист лямблий, дизентерийных амёб, балантидий) и яиц гельминтов.

Поскольку энтерококки выживают во внешней среде относительно недолго, их обнаружение, как и обнаружение кишечных палочек, служит показателем свежего фекального загрязнения. Санитарно-гигиенические нормы для воды, используемой в торговле, пищевой промышленности и на предприятиях общественного питания, такие же, как и нормы для питьевой воды централизованного водоснабжения.

§ 3. Микрофлора почвы.

Почва является крупнейшим резервуаром и естественной средой обитания огромного количества микроорганизмов, принимающих участие в процессах её формирования и самоочищения, а также в круговороте веществ в природе. Микроорганизмы почвы обитают в водных и коллоидных плёнках, обволакивающих почвенные частицы. Количе-

ственный и видовой состав микрофлоры почвы значительно колеблется в зависимости от региональных и климатических условий, химического состава и физических свойств почвы, реакции (рН), температуры, влажности, степени аэрации и других факторов. В 1 г песчаных почв содержится до 100000 микроорганизмов, в глинистых почвах до 200 млн., в чернозёмной почве до 5 млрд. Неодинаково распространены микроорганизмы по горизонтами почвы. Наименьшее их количество содержится в самом поверхностной слое почвы толщиной несколько миллиметров, где микроорганизмы подвергаются неблагоприятному воздействию высушивания и солнечного света. Особенно обильно населён слой почвы до 5-10 см. На глубине 25-30 см количество микроорганизмов в 10-20 раз меньше, чем в поверхностном слое толщиной 1-2 см. На глубине 5-6 м почва может быть уже стерильной, так как распространению микробов в глубину препятствует высокая поглотительная способность почвы. В верхних почвенных слоях, содержащих много органических веществ и имеющих хорошую аэрацию, преобладают аэробные сапрофитные организмы; в глубоких слоях почвы доминируют анаэробные виды. К автохтонным обитателям почвы относятся различные гнилостные, преимущественно спорообразующие аэробные и анаэробные бактерии; бактерии, разлагающие клетчатку; нитрифицирующие, денитрифицирующие, азотфиксирующие, серо- и железобактерии. Автохтонными представителями почвы являются грибы, водоросли и простейшие.

Наряду с обычными обитателями, в почве встречаются болезнетворные организмы, преимущественно спорообразующие бактерии – возбудители ботулизма, столбняка, газовой гангрены, сибирской язвы. В благоприятных условиях споры возбудителей газовой гангрены, столбняка и ботулизма прорастают и бактерии размножаются, поддерживая тем самым своё существование в почве. Патогенные беспло-

ровые бактерии, такие, как сальмонеллы брюшного тифа, шигеллы, возбудители чумы, холеры, бруцеллёза, туляремии, туберкулёза могут оставаться жизнеспособными в почве от нескольких часов до нескольких месяцев. Загрязнение почвой воды, пищевых продуктов и воздуха представляет опасность для здоровья человека. К санитарно-показательным бактериям, указывающим на фекальное загрязнение почвы, относятся: бактерии группы кишечной палочки (*Escherichia coli*, *Enterobacter* sp., *Citrobacter* sp), энтерококки (*Enterococcus faecalis*), клостридии (*Clostridium perfringens*), термофильные и нитрифицирующие бактерии. На свежее фекальное загрязнение указывает присутствие в почве *Escherichia coli* и *Enterococcus faecalis*, на несвежее – бактерии родов *Enterobacter*, *Citrobacter*, *Klebsiella*, *Proteus*, на давнее – *Clostridium perfringens*. При свежем фекальном загрязнении количество нитрифицирующих и термофильных бактерий уменьшается.

Санитарно-микробиологическое состояние почвы оценивают по:

- 1) общей численности нитрифицирующих и термофильных бактерий в 1 г почвы;
- 2) коли-индексу – количеству бактерий кишечной группы, содержащемуся в 1 г почвы;
- 3) перфрингенс-титру – массе почвы (в граммах), в которой обнаружена 1 особь *Clostridium perfringens*.

Почва считается чистой, если количество термофильных бактерий в 1 г почвы составляет 100-1000, титр нитрифицирующих бактерий - 0,1 и выше, титр кишечной палочки – 1,0 и выше, перфрингенс-титр – 0,01 и выше.

§ 4. Микрофлора воздуха.

Воздух является неблагоприятной средой для обитания микроорганизмов ввиду недостаточности влаги, отсутствия питательных веществ и микробицидного действия солнеч-

ных лучей. Вегетативные формы микроорганизмов в воздухе остаются жизнеспособными в течение непродолжительного времени, тогда как споры сохраняются живыми весьма длительно. В атмосферный воздух микробы попадают из почвы, с растений, тела человека и животных, с продуктами отходов некоторых производств. Видовой и численный состав микрофлоры воздуха малочисленный, вариабельный и динамичный. Он существенно изменяется в зависимости от географических и климатических особенностей региона, времени года, метеорологических условий, санитарного состояния местности и ряда других факторов. Наименьшее количество микроорганизмов в 1 м^3 обнаруживается над морями, ледниками, высоко в горах, в хвойных лесах. Значительно больше микроорганизмов содержится в воздухе населённых пунктов, особенно крупных промышленных городов. В воздухе находятся обычно сарцины, микрококки, различные споровые и бесспорные бактерии, дрожжи, споры грибов. Из числа патогенных микроорганизмов встречаются вирусы гриппа, парагриппа, кори, риновирусы, возбудители туберкулёза, дифтерии и пневмонии, стафилококковых и стрептококковых инфекций. Количество микроорганизмов существенно возрастает в жилых помещениях, в воздух которых микробы попадают с дыхательных путей и кожи человека. Возбудители многих инфекционных заболеваний сохраняют жизнеспособность в воздухе в течение времени, достаточного для инфицирования восприимчивых людей. Самоочищение воздуха закрытых помещений не происходит.

Оценка санитарно-микробиологического состояния воздуха закрытых помещений проводится по общему микробному числу – количеству особей, содержащихся в 1 м^3 воздуха, наличию санитарно-показательных бактерий (гемолитические стрептококки, золотистый стафилококк). Воздух закрытых помещений считается чистым, если количество микроорганизмов в 1 м^3 его не превышает 2000 клеток, со-

держание гемолитических стрептококков не более 10. В 1 м³ воздуха операционных залов, послеоперационных палат, перевязочных, отделений реанимации, родильных залов гемолитические стрептококки и золотистые стафилококки должны отсутствовать. При исследовании воздуха аптек дополнительно определяют содержание в 1 м³ грибов. При повышении запылённости и отсутствии влажной уборки обнаруживаются спорообразующие бактерии, при повышенной влажности – плесневые грибы, при плохой освещённости – отсутствуют пигментообразующие формы бактерий.

§ 5. Микрофлора пищевых продуктов.

Многие пищевые продукты являются благоприятной средой для размножения микроорганизмов. Особенно обильно они размножаются в продуктах с жидкой и полужидкой консистенцией; в плотных и сухих продуктах размножение микробов затруднено и носит гнёздный характер. Ряд пищевых продуктов (кефир, йогурт, сыр, сметана и др.) содержат специфические виды, которые используют в технологическом производстве. Например, дрожжи, молочнокислые бактерии. Эти микроорганизмы для человека не опасны. Однако в пищевые продукты из внешней среды могут попасть болезнетворные виды, такие, как стафилококки, кишечные палочки, шигеллы, сальмонеллы, бруцеллы, возбудители ботулизма и др. Употребление в пищу продуктов, инфицированных патогенными и условно-патогенными микроорганизмами, может вызвать у человека пищевые токсикоинфекции, интоксикации и ряд других инфекционных заболеваний.

Санитарно-микробиологическая оценка пищевых продуктов включает определение:

- 1) общего микробного числа – количества живых мезофильных аэробных и факультативно анаэробных микроорганизмов в 1 г (1 см³) продуктов;
- 2) коли-титра – наименьшего объёма продукта, в кото-

ром не допускается наличие бактерий группы кишечной палочки;

- 3) условно-патогенных микроорганизмов - энтерококков, стафилококков, клостридий и др.;
- 4) патогенных бактерий, прежде всего, сальмонелл и шигелл;
- 5) микроорганизмов, вызывающих порчу продуктов – дрожжевых и плесневых грибов.

Санитарные показатели ряда продуктов нормированы ГОСТами. Например, для кисломолочных продуктов детского питания не допускается наличие в массе 3 см³ продукта – бактерий группы кишечной палочки; в 10 см³ – кишечных палочек и золотистых стафилококков; в 50 см³ – патогенных бактерий, в том числе сальмонелл.

§ 6. Нормальная микрофлора тела человека (эумикробиоценоз).

Человек является сложной экологической системой, в которой его организм представляет совокупность биотопов, населённых разнообразными эволюционно сложившимися микробиоценозами. Играя важную роль в поддержании здоровья человека, качественный и количественный состав микробиоценозов регулируется сложными антагонистическими и синергическими отношениями между отдельными представителями в составе биоценозов, а также контролируется физиологическими факторами микроорганизма в динамике его развития. Общая численность микроорганизмов, обитающих в различных биотопах человеческого организма, достигает 10^{15} , то есть примерно на 2 порядка превышает число собственных клеток макроорганизма.

Нормальная микрофлора тела человека (эумикробиоценоз) – это совокупность микробных биоценозов, наиболее часто встречающихся в организме здоровых людей. Для каждого биотопа тела человека характерна своя микрофлора.

Различают автохтонную, факультативную и транзиторную микрофлору. *Автохтонная (индигенная) микрофлора* (от англ. indigenous – врождённый) – постоянно присутствующая стабильная по составу и обнаруживаемая в определённом биотопе одной возрастной группы людей. Высеивается у 90-100 % здоровых индивидуумов в количестве $10^3 - 10^{12}$ КОЕ на 1 мл исследуемого материала. Для автохтонной микрофлоры характерна постоянная и интенсивная колонизация биотопов при отсутствии выраженного влияния возрастного, сезонного и социального факторов.

Факультативная микрофлора – временная, необязательная, поступающая из окружающей среды, высеивается у 30-50 % здоровых людей, колонизация достигает $10^1 - 10^4$ КОЕ/мл; характерна выраженная зависимость частоты и интенсивности колонизации от возрастного, сезонного и социального факторов. *Транзиторная микрофлора* (от англ. transitory – переходный) характеризуется малой частотой высеиваемости – от 2 до 20 % и низкой степенью обсеменённости – $10^1 - 10^2$ КОЕ/мл. В эту группу входят роды *Candida*, *Moraxella*, *Escherichia*, *Klebsiella*, *Enterobacter*, *Citrobacter*, *Hafnia*, *Proteus*, *Pseudomonas*, *Acinetobacter*. Автохтонная, факультативная и транзиторная микрофлора представлена сапрофитными или условно-патогенными микроорганизмами. Критериями автохтонности считаются: постоянное присутствие в определённом биотопе, высокая численность популяции, способность размножаться в анаэробии, тесная связь с эпителием слизистых оболочек или кожи.

Нормальную микрофлору имеют следующие биотопы тела человека: кожа, слизистые оболочки глаз, верхних дыхательных путей, пищеварительного тракта, наружных половых органов. Внутренние органы, не сообщающиеся с внешней средой, кровь, спинномозговая жидкость, носовые пазухи, плод в периоде беременности стерильны. Неспецифические и специфические факторы защиты препятствуют про-

никновению микроорганизмов в полость матки, мочевого пузыря; крайне мало микробов в лёгких.

Микрофлора кожи. Колонизация кожи взрослого здорового человека составляет, в среднем, 1000 КОЕ/см^2 ; в зависимости от гигиенического режима микробная обсеменённость может колебаться от нескольких единиц до сотен тысяч КОЕ/см^2 . Автохтонными микроорганизмами кожи являются следующие. Стафилококки, преимущественно коагулазонегативные. Доминирующими видами являются *S. epidermidis* и *S. hominis*, суммарно составляющие 70-90 % от всех стафилококков кожи. К минорным видам стафилококков относятся *S. capitis*, *S. warneri*, *S. haemolyticus*, *S. saprophyticus*, *S. cohnii*, *S. xylosus*, *S. simulans*, *S. aureus*. Наибольшая обсеменённость *S. aureus* отмечается на коже, окружающей ноздри (25 % от видового состава стафилококков), на других участках кожи удельный вес золотистого стафилококка составляет 1-5 %. Среди других коагулазопозитивных стафилококков встречается *S. intermedius*. Стрептококки, в том числе и серогруппы А. *Propionibacterium asnes* обитают в потовых железах и волосяных фолликулах. Аэробные коринеформные бактерии, включая *Corynebacterium* sp. и другие (*C. xerosis*, *C. lipophylicum*, *C. pseudodiphthericum*). Микрококки, которые никогда не вызывают заболеваний (*M. luteus*, *M. sedentarium*). Представители рода *Bacillus* (*B. subtilis*). Грибы – *Candida albicans*, *Pityrosporum ovale* (дрожжевые грибы, вызывающие себорейный дерматит или фолликулит у некоторых людей с дефектами Т-клеточного иммунитета; для большинства людей непатогенны), *Malassezia furfur* (липофильные дрожжевые грибы), мицелиальные грибы. Возле естественных отверстий на коже могут быть бактериальные ассоциации, характерные для других органов. Наибольшее количество микроорганизмов определяется на открытых участках кожи и в кожных складках (руки, лицо, шея, ушные раковины, промежность).

Субстратом для питания микробам служат секрет потовых и сальных желез, десквамированный эпителий. Местами постоянного обитания микроорганизмов являются эпидермис, протоки сальных желез, верхние отделы волосяных фолликулов.

Микрофлора конъюнктивы глаз в количественном отношении немногочисленна, поскольку лизоцим, антитела и другие гуморальные факторы защиты обеспечивают бактерицидный эффект. На нормальной конъюнктиве глаз здорового человека могут быть обнаружены коагулазонегативные стафилококки, микрококки, нейссерии, коринебактерии, анаэробные бактерии, *Moraxella catarrhalis*, *Propionibacterium asnes*, и другие пропионобактерии, *Candida albicans*. Доминирующими микроорганизмами конъюнктивы глаз являются коагулазонегативные стафилококки (преимущественно *S. epidermidis*) и микрококки.

Микрофлора уха. Внутреннее и среднее ухо в норме микроорганизмов не содержат. Наружное ухо является местом обитания коагулазонегативных стафилококков (преимущественно *S. epidermidis*, *S. auricularis*), коринебактерии; реже встречаются бактерии родов *Pseudomonas*, *Bacteroides*, дрожжевые грибы (*Candida albicans*) и плесневые грибы (*Aspergillus* sp).

Микрофлора дыхательных путей. Верхние отделы дыхательных путей (носоглотка, ротоглотка) заселены весьма обильно: колонизация микроорганизмами составляет 10^8 /мл. Преобладают а-гемолитические и анаэробные стрептококки, а также нейссерии (*N. sicca*, *N. lactamica*). Нередко встречаются коагулазонегативные стафилококки, преимущественно эпидермальные (90 %), реже – золотистый стафилококк (20-85 %). К типичным представителям микрофлоры верхних дыхательных путей относятся *Stomatococcus mucilaginosus*, *Veillonella* spp., *Corynebacterium* spp.(5-80 %), в качестве транзитной микрофлоры у здоровых людей мо-

гут быть: *Haemophilus influenzae* (12 %) и *H. parainfluenzae*, *Streptococcus pneumoniae*, *Candida* spp., *Enterobacteriaceae*, *Enterococcus* spp.

Гортань служит резервуаром большого количества штаммов микроорганизмов: чаще *S. aureus* (35-40 %), *S. epidermidis* (30-70 %), α -гемолитических и негемолитических стрептококков (25-99 %), *S. pneumoniae* (0-50 %) и дифтерийных палочек (50-90 %), *Maraxella catarrhalis* (10-97 %), *Haemophilus influenzae* (5-20 %), *H. parainfluenzae* (20-35 %), *Neisseria meningitidis* (0-15 %). Бронхиолы и лёгкие в норме стерильны.

Ротовая полость и слюна представляют собой идеальный для существования микроорганизмов биотоп, содержащий достаточное количество питательных веществ и имеющий оптимальную влажность и температуру. Несмотря на то, что со слюной в ротовую полость поступают гуморальные факторы противомикробной защиты, здесь обитает более 100 видов микроорганизмов, а колонизация ими ротовой полости составляет 10^8 /мл. Основная масса микроорганизмов локализуется в зубном налёте, 70 % объёма зубного налёта составляют микробы. В 1 мг его сухой массы содержится около 250 микроорганизмов. Видовой состав и колонизация полости рта динамичны и зависят от гигиенического режима, питания, состояния иммунной системы макроорганизма, пола, возраста и других факторов. Разделение микрофлоры полости рта на нормальную и условно-патогенную весьма условно, поскольку любой, даже непатогенный микроорганизм, при сниженном иммунитете может приобретать патогенные свойства. В ротовой полости здоровых взрослых людей обитают следующие микроорганизмы, считающиеся автохтонными: стафилококки, стрептококки, энтерококки, нейссерии, моракселлы, коринебактерии, гемофилы, лактобациллы, актиномицеты, пептококки, пептострептококки, фузобактерии, вейлонеллы, превотеллы, пор-

фиромонады, бактериоиды, актинобациллы, лептотрихии, трепонемы, селеномонады, эйкенеллы, волинеллы, кампилобактеры, капноцитофаги, зубактерии, микоплазмы, грибы рода *Candida*, простейшие *Trichomonas tenax* и *Entamoeba gingivalis*. Нередко в ротовой полости здоровых людей в качестве факультативной микрофлоры встречаются представители семейства *Enterobacteriaceae* (эшерихии, клебсиллы, энтеробактеры, протеи). В норме в ротовой полости имеет место преобладание грамположительной микрофлоры над грамотрицательной, а также низкий уровень кариесогенных бактерий в слюне. Составляющий, например, для стрептококков группы *S.mutans* (*S. mutans*, *S. sobrinus*, *S. cricetus*, *S. rattus*, *S. ferrus*, *S. downei*, *S. macacae*) менее 10^5 мл слюны, для лактобацилл – менее 10^4 /мл слюны, среди всех микроорганизмов доминируют стрептококки, составляющие 30-60 % всей микрофлоры ротовой полости. Более аэрируемые участки ротовой полости колонизируют аэробы и факультативные анаэробы (лактобациллы, стрептококки и др.), менее аэрируемые участки колонизируют анаэробы. В слюне здоровых людей могут обнаруживаться адено- и герпесвирусы.

Сразу же после рождения полость рта человека колонизируют множество различных видов микроорганизмов: стрептококки, лактобациллы, нейссерии, вейлонеллы, актиномицеты. До начала развития зубов микрофлора полости рта младенца представлена, в основном, аэробами или факультативными анаэробами. С появлением первых зубов в тканях дёсен начинает размножаться анаэробная флора: бактериоиды, фузобактерии и др.

Десневые щели представляют собой особый биотоп с очень низким окислительно-восстановительным потенциалом; некоторые микроорганизмы обнаруживаются только здесь, другие вымываются отсюда и продолжают выживать и размножаться в других участках, ротовой полости. Возбу-

дители заболеваний периодонта и эндодонта являются нормальной микрофлорой для здоровых людей. Определённые качества организма хозяина (полностью не изученные) предрасполагают к развитию болезней десен, и кариесу. В десневых щелях встречаются: спирохеты рода *Treponema*, анаэробные грамотрицательные бактерии (*Wolinella* sp., *Prevotella* spp., *Porphyromonas*, образующие чёрный пигмент), α -гемолитические стрептококки (включая *Streptococcus mutans* – этиологический агент кариеса), *Actinomyces* spp., *Actinobacillus actinomycetemcomitans* (факультативный грамотрицательный микроорганизм, вызывающий болезни периодонта), лактобациллы, фузобактерии, пептострептококки, *Eikenello corrodens*, *Campilobacter sputorum*, *Selenomonas* spp, *Carnocytophaga* spp, *Leptotrichia*. Общая колонизация десневых карманов составляет 10^{12} /мл экссудата, преобладают анаэробы.

Микрофлора пищеварительного тракта. У здоровых людей в зависимости от условий жизни в пищеварительном тракте насчитывается около 400-500 видов различных микроорганизмов, большую часть которых составляют представители автохтонной микрофлоры (бифидобактерии, лактобациллы, непатогенные кишечные палочки и др.). Обязательные анаэробы составляют 92-95 % микрофлоры кишечника. Её состав меняется под влиянием различных экзогенных факторов: при изменении социально-экологических условий, характера питания, стрессов и др.

Желудок здорового человека из-за присутствия соляной кислоты стерилен. Обнаружение в желудочном соке клинически здоровых людей незначительного количества микроорганизмов (не более 10^3 /мл), таких как дрожжевые грибы, лактобактерии, *Helicobacter pylori* и др. свидетельствует о снижении кислотообразующей функции желудка, что расценивается как состояние предболезни.

Двенадцатиперстная кишка здоровых людей стерильна.

Возможно бессимптомное носительство *H. pylori*, но у большинства людей развивается дуоденит.

Проксимальный отдел *тонкого кишечника* на некотором протяжении стерилен, что объясняется влиянием ферментов. Далее отмечается наличие лактобацилл, бифидобактерии, энтерококков, количество которых составляет 10^2 - 10^3 /мл; лактобациллы и энтерококки преобладают.

Дистальный отдел тонкого кишечника содержит 10^6 бактерий на 1 мл; соотношение анаэробов к аэробам - 1000:1. Состав микрофлоры этого отдела кишечника приближается к характеристикам толстого кишечника. В дистальной части тонкого кишечника обитают бифидобактерии (превалируют), бактероиды (преимущественно группы *B. fragilis*), фузобактерии, превотеллы и другие грамотрицательные анаэробные бактерии, анаэробные кокки, представители семейства энтеробактерий (эшерихии, энтеробактеры, протеи), энтерококки, лактобациллы, клостридии.

Толстый кишечник. Концентрация бактерий в 1 г фекалий составляет 10^6 . Микрофлора толстого кишечника подразделяется на просветную и пристеночную. Пристеночная микрофлора представлена 500 видами микроорганизмов, 99 % из которых составляют облигатные анаэробы (75 % - бактероиды, бифидобактерии, эубактерии; 25 % - клостридии, анаэробные кокки и лактобациллы), 1 % составляют факультативные анаэробы (энтеробактерии и энтерококки) и дрожжи. Соотношение анаэробов и аэробов постоянно и составляет в норме 10:1 - независимо от локализации. Транзиторная микрофлора представлена *Pseudomonas spp.*, *Bacillus spp.*, дрожжами, трихомонадами (*T. hominis*) и другими простейшими (*Endolimax nana*, *Iodamoeba butschlii*, *Chilomastix mesnili*, *Retortomonas intestinalis*, *Entamoeba coli*, *Blastocystis hominis*).

Из числа грамотрицательных анаэробных бактерий в 100 % случаев в толстом кишечнике встречаются *Bacteroides*

fragilis, Prevotella melaninogenicus, P. oralis, Fusobacterium nucleatum, F. necrophorum. Из числа грамположительных бактерий частота встречаемости Lactobacillus sp. составляет 20-60 %, Clostridium perfringens – 25-35 %, Eubacterium limosum – 30-70 %, Bifidobacterium bifidum – 30-70 %, Peptostreptococcus spp. – 100 %, Enterococcus faecalis – 100 %, Escherichia coli – 100 %, Klebsiella spp. – 40-80 %, Enterobacter spp. – 40-80 %, Proteus spp. – 5-50 %, Candida albicans – 15-30 %.

У детей, находящихся на грудном вскармливании, микрофлора толстого кишечника на 99 % состоит из анаэробных грампозитивных бактерий рода бифидобактерий. Это происходит по тому, что материнское молоко содержит лактозу и уксусную кислоту, возникающий в результате этого уровень рН=5,0-5,5 является для данных бактерий оптимальным.

Микрофлора мочевого выделительной системы. На слизистой оболочке передней уретры обитают бактерии Bacteroides spp., Fusobacterium spp., Prevotella spp., Peptostreptococcus spp., Clostridium spp., неспорообразующие анаэробные грамположительные бактерии, коагулазонегативные стафилококки, коринеформные бактерии, Mycobacterium smegmatis, M. gordonae,

Acinetobacter calcoaceticus, Mycoplasma hominis, M. genitalium, Candida spp. Концентрация их в моче составляет 10^2 - 10^4 /мл. У здоровых людей почки, мочеточники и мочевой пузырь от микроорганизмов свободны.

Половая система. Микрофлора наружных половых органов сходна с таковой кожи, однако здесь превалирует флора тонкого кишечника в связи близостью заднего прохода и повышенной температурой данных участков. Микрофлора обычно представлена: коагулазонегативными стафилококками, α -гемолитическими стрептококками, Peptostreptococcus spp, коринеформными факультативными анаэробными и аэробными бактериями, Enterococcus spp, энтеробактериями, Mycobacterium smegmatis, бактериями группы Bacteroides

fragilis, *Fusobacterium* spp., *Mycoplasma genitalium*, *M. hominis*, *Candida* spp.

Влагалище при рождении стерильно, однако спустя всего несколько часов в нём начинает развиваться грамположительная флора, состоящая из стрептококков, микрококков и коринеформных бактерий. Эстроген в крови (из крови матери) стимулирует эпителиальные клетки влагалища к секреции гликогена, который способствует росту лактобацилл, исчезающих через несколько недель, а грамположительная флора остается до периода полового созревания. В период полового созревания эндогенная продукция гликогена стимулирует развитие «взрослой» флоры, состоящей преимущественно из анаэробов. Считается, что определённая часть влагалищной микрофлоры имеет фекальное происхождение и мигрирует от заднего прохода к влагалищу. Микрофлора влагалища представлена: лактобациллами (преимущественно), анаэробными грамотрицательными бациллами (*Prevotella bivia*, *P. disiens*, *Porphyromonas* spp., бактериями группы *Bacteroides fragilis*, *Fusobacterium* spp.), *Peptostreptococcus* spp., *Veillonella* spp., анаэробными грамотрицательными бациллами (*Propionibacterium* spp., *Actinomyces* spp., *Eubacterium* spp., *Bifidobacterium* spp.), *Clostridium* spp., транзитной аэробной флорой (энтеробактериями и другими грамотрицательными бациллами), β -гемолитическими стрептококками (особенно группы В по Р. Ленсфильд - *S. agalactiae*), стафилококками (включая *S. aureus* и микрококки), коринеформными бактериями, *Mycoplasma* spp., *Candida cdc334*.

Матка и маточные трубы от микроорганизмов свободны.

§ 7. Роль нормальной микрофлоры в жизни человека.

Нормальная микрофлора играет важную роль в жизнедеятельности человека. Она выполняет защитную, метаболическую, иммуностимулирующую и трофокинетическую функ-

ции, а также потенциально способна при определённых условиях вызвать ряд инфекционных заболеваний.

Защитная функция нормальной микрофлоры тела человека состоит в её антагонистическом отношении к конкурентным микроорганизмам. Нормальная микрофлора участвует в формировании колонизационной резистентности - состояния, препятствующего заселению патогенными микробами кожных и слизистых покровов тела человека. Колонизационная резистентность обеспечивается следующими механизмами.

Формирование гликокаликса. Например, пристеночная микрофлора кишечника колонизирует слизистую оболочку, образуя своеобразную биологическую плёнку, состоящую из микробных тел и экзополисахаридного матрикса. Экзопполисахариды микроорганизмов, называемые гликокаликсом, защищают как микробные клетки, так и слизистую оболочку кишечника от разнообразных физико-химических и биологических воздействий.

Избирательная блокада клеточных рецепторов, необходимых для фиксации микроорганизмов к чувствительным тканям. Представители нормальной микрофлоры, расселяясь (колонизируя) кожу и слизистые оболочки, специфически взаимодействуют с клеточными рецепторами, не оставляя тем самым патогенным микроорганизмам возможности для взаимодействия с этими рецепторами. Блокаду последних могут вызвать низкомолекулярные метаболиты нормальной микрофлоры.

Продукция и секреция бактериоцинов, антибиотиков, лизоцима, кислот, спиртов и других веществ, подавляющих жизнедеятельность конкурентных патогенных микроорганизмов, в том числе и выделение ими токсинов. Это свойство наиболее ярко выражено у бифидобактерий и лактобацилл. Обеспечение кислой реакции среды препятствует развитию опухолевых клеток, подавляет развитие гнилостной

микрофлоры, образующей вредные продукты при расщеплении белка. Бактериостатический эффект лактата и летучих жирных кислот не распространяется на нормальную микрофлору.

Нормальная микрофлора тела человека способна приобретать рецепторы эпителия хозяина (Fc-рецепторы к константным участкам иммуноглобулинов, C₃-рецепторы к компоненту комплемента), что обеспечивает способность перехватывать и выводить из организма человека вирусы, обладающие соответствующими антирецепторами.

Метаболическая функция нормальной микрофлоры тела человека разнообразна и состоит в участии в процессах всасывания, пищеварения, обмене витаминами и минеральными веществами, в синтезе белков и других веществ, в катаболизме токсинов. Основная роль в указанных процессах принадлежит кишечной микрофлоре.

Обеспечение всасывания. Кишечные бактерии способствуют усилению процессов всасывания ионов железа, натрия, кальция, витамина D, предотвращая тем самым развитие рахита. Микроорганизмы секретируют в просвет кишечника такие ферменты, как глюкуронидазы и сульфатазы, отщепляющие остатки глюкуроновой и серной кислот от некоторых половых гормонов и солей жёлчных кислот, выводимых из печени в виде глюкуронатов и сульфатов, неспособных к обратному всасыванию. Микрофлора кишечника участвует в водно-солевом обмене и рециркуляции холестерина.

Участие в пищеварении. Экзоферменты кишечной микрофлоры принимают участие в процессах пищеварения. Так, козвдазы анаэробов-сахаролитиков отщепляют моносахаридные фрагменты слизи, гликокаликса и продуктов экзогенного происхождения с последующим брожением этих сахаров. При расщеплении полисахаридов и гликопротеинов гликозидазами микробного происхождения образуются моносахариды - глюкоза, галактоза и т.д., при окислении кото-

рых в окружающую среду выделяется в виде тепла не менее 60 % их свободной энергии. Ферменты бактерий участвуют в переваривании липидов, белков и нуклеиновых кислот.

Синтез витаминов и других биологически активных веществ. Некоторые энтеробактерии, например, *Escherichia coli*, способны синтезировать витамины К, В₁, В₂, рибофлавин, пантотеновую, фолиевую и никотиновую кислоты, в которых нуждается макроорганизм. Микробиота способна вырабатывать различные нейротрансмиттеры - в первую очередь, гамма-аминомасляную кислоту (ГАМК) - антистрессорный медиатор. ГАМК продуцируется не только в соответствующих синаптических соединениях ЦНС, но ее в больших количествах выделяет микрофлора. ГАМК бактериального происхождения попадает в кровяное русло и проникает через гематоэнцефалический барьер, образуя единый пул с эндогенной фракцией ГАМК. Уменьшение продукции ГАМК бактериями ведёт к снижению порога возбуждения, повышенной тревожности, к повышению болевой чувствительности по сравнению со здоровыми.

Участие в детоксикации веществ. Процессы детоксикации осуществляет исключительно микрофлора кишечника. Попавшие из внешней среды в организм ксенобиотики и образующиеся токсические продукты метаболизма подвергается биосорбции или трансформации в нетоксические продукты. Детоксикация различных веществ в кишечнике происходит под действием микробных ферментов в анаэробных условиях в реакциях декарбоксилирования, восстановления и гидролиза.

Иммуностимулирующая функция нормальной микрофлоры. Микрофлора тела человека оказывает значительное влияние на формирование и поддержание иммунитета. Только в кишечнике содержится около 1,5 кг микроорганизмов, антигены которых специфически стимулируют иммунную систему. Бактериальные антигены контактируют с пей-

еровыми бляшками толстого кишечника, являющимися важным источником плазмоцитов, которые синтезируют иммуноглобулины класса А практически для всех слизистых оболочек и железистых органов. Аналогичный контакт нормальной микрофлоры с лимфоидной тканью имеет место в ротоглотке. Информация о бактериальных антигенах заносится иммунокомпетентными клетками в тимус – центральный орган иммунной системы, что способствует полноценному развитию как последнего, так и иммунной системы в целом. У гнотобионтов – безмикробных лабораторных животных не только подавлен иммунитет, но и происходит инволюция иммунокомпетентных органов – пейеровых бляшек, тимуса, лимфатических узлов. Попав в микробное окружение, гнотобионты погибают от инфекционных процессов, вызываемых у них микрофлорой, которая считается нормальной для тех же животных, выросших в обычных условиях.

К неспецифическим стимуляторам иммунной системы относятся бактериальные липополисахариды, тейхоевые кислоты, пептидогликан и другие субстанции, которые могут высвобождаться при разрушении бактерий под действием лизоцима и антибиотиков. Эти бактериальные вещества, действуя на клетки иммунной системы, стимулируют выработку ими интерлейкинов, фактора некроза опухолей, макрофагального колониестимулирующего фактора и других медиаторов иммунитета.

Трофокинетическая функция нормальной микрофлоры состоит в участии в питании тканей макроорганизма, в обеспечении условий нормального функционирования его органов.

Участие в трофике тканей. Образуемые в процессе метаболизма нормальной микрофлорой низкомолекулярные летучие жирные кислоты (уксусная, пропионовая, масляная) способны утилизироваться эпителием тканей в рамках цикла

Кребса. Указанные кислоты в значительной степени удовлетворяют энергетические потребности клеток эпителия толстого кишечника. При этом эпителиоциты в энергетическом плане становятся совершенно независимыми от эндогенных метаболитов кровяного русла. Снижение энергообеспечения эпителия толстой кишки летучими жирными кислотами является одним из звеньев патогенеза некоторых заболеваний - неспецифического язвенного колита, синдрома «разражённой кишки» и др.

Участие в кинетике органов. Кислоты и газы, образующиеся в процессе жизнедеятельности кишечных бактерий, оказывают благоприятное действие на перистальтику, топографию кишечника и своевременное его опорожнение.

Негативный потенциал нормальной микрофлоры тела человека. При определённых условиях нормальная микробиота может стимулировать канцерогенез. Например, бактериальные ферменты сульфатазы способны преобразовывать искусственный подсластитель цикламат в канцерогенный продукт циклогексамин, вызывающий злокачественные трансформации эпителия мочевого пузыря. Кроме того, некоторые микроорганизмы, участвуя в расщеплении белков мяса до аминокислот, взаимодействуют с нитратом, который часто используется в качестве консерванта, превращают его в нитрит. Аминокислоты и нитрит спонтанно взаимодействуют друг с другом в кислой среде желудка, превращаясь в нитрозамины – облигатные канцерогены.

Автофлора человека представляет собой природный резервуар плазмидных и хромосомных генов, кодирующих устойчивость к различным химическим веществам, в том числе к антибиотикам и химиопрепаратам. Это способствует приобретению множественной лекарственной устойчивости патогенными микроорганизмами путём генетических обменов с представителями автофлоры.

При соответствующих условиях (необычной локализации,

снижении защитных сил организма) нормальная микрофлора может быть причиной эндогенной инфекции. Так, автохтонные обитатели ротовой полости – спирохеты, фузобактерии и прево телш – при микротравмах миндалин размножаются в некротизированных тканях, вызывая фузоспирохетоз. Травматизация слизистых и кожных покровов может способствовать развитию гнойно-воспалительных заболеваний автохтонными стафилококками и стрептококками. Бактероиды – обычные обитатели толстого кишечника при проникновении в брюшную полость способны вызывать перитонит.

Вопросы для самоконтроля:

1. Что изучает экологическая микробиология? 2. Дайте определения: биосфера, биотоп, популяция. 3. Какие виды взаимоотношений между популяциями микроорганизмов выделяют? 4. Характеристика микрофлоры водоемов. 5. Что понимают под сапробностью? 6. Каким требованиям должна отвечать питьевая вода? 7. Характеристика микрофлоры почвы. 8. Какие группы бактерий относятся к санитарно-показательным? 9. Критерии санитарно-микробиологического состояния почвы. 10. Характеристика микрофлоры воздуха. 11. Как проводится оценка санитарно-микробиологического состояния воздуха? 12. Характеристика микрофлоры пищевых продуктов. 13. Критерии санитарно-микробиологической оценки пищевых продуктов. 14. Что понимают под нормальной микрофлорой тела человека? 15. Что такое автохтонная микрофлора? 16. Что такое факультативная микрофлора? 17. Что такое транзиторная микрофлора? 18. Характеристика микрофлоры кожи. 19. Характеристика микрофлоры конъюнктивы глаз. 20. Характеристика микрофлоры дыхательных путей. 21. Характеристика микрофлоры ротовой полости и слюны. 22. Характеристика микрофлоры пищеварительного тракта. 23. Характеристика микрофлоры мочеполовой системы. 24. В чем состоит защитная функция нормальной микрофлоры тела человека? 25. Назовите механизмы колонизационной резистентности. 26. В чем состоит метаболическая функ-

ция нормальной микрофлоры тела человека? 27. В чем состоит иммуностимулирующая функция нормальной микрофлоры тела человека? 28. В чем состоит трофокинетическая функция нормальной микрофлоры тела человека? 29. В чем состоит негативный потенциал нормальной микрофлоры тела человека?

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ К ТЕМЕ 7

1. Выберите правильный ответ.

Нейтрализм – это...

1. Форма межвидовых отношений, при которой взаимодействующие в биотопе популяции извлекают для себя пользу.
2. Форма межвидовых отношений, при которой обитающие в одном биотопе популяции не оказывают друг на друга ни подавляющего, ни стимулирующего действия.
3. Форма межвидовых отношений, при которых одна популяция (паразит), извлекает для себя пользу, наносит вред другой популяции (хозяину).
4. Форма межвидовых отношений, при которых происходит подавление жизнедеятельности одной популяции другой.

2. Выберите правильный ответ.

Симбиоз – это...

1. Форма межвидовых отношений, при которой взаимодействующие в биотопе популяции извлекают для себя пользу.
2. Форма межвидовых отношений, при которой обитающие в одном биотопе популяции не оказывают друг на друга ни подавляющего, ни стимулирующего действия.
3. Форма межвидовых отношений, при которых одна популяция (паразит), извлекает для себя пользу, наносит вред другой популяции (хозяину).
4. Форма межвидовых отношений, при которых происходит подавление жизнедеятельности одной популяции другой.

3. Выберите правильный ответ.

Антагонизм – это...

1. Форма межвидовых отношений, при которой взаимодействующие в биотопе популяции извлекают для себя пользу.
2. Форма межвидовых отношений, при которой обитающие в одном биотопе популяции не оказывают друг на друга ни подавляющего, ни стимулирующего действия.
3. Форма межвидовых отношений, при которых одна популяция (паразит), извлекает для себя пользу, наносит вред другой популяции (хозяину).
4. Форма межвидовых отношений, при которых происходит подавление жизнедеятельности одной популяции другой.

4. Выберите правильный ответ.

Паразитизм – это...

1. Форма межвидовых отношений, при которой взаимодействующие в биотопе популяции извлекают для себя пользу.
2. Форма межвидовых отношений, при которой обитающие в одном биотопе популяции не оказывают друг на друга ни подавляющего, ни стимулирующего действия.
3. Форма межвидовых отношений, при которых одна популяция (паразит), извлекает для себя пользу, наносит вред другой популяции (хозяину).
4. Форма межвидовых отношений, при которых происходит подавление жизнедеятельности одной популяции другой.

5. Перечислите зоны загрязненности природных водоемов.

- 1.
- 2.
- 3.

6. Выберите правильный ответ.

Автохтонная микрофлора – это...

1. Характеризуется малой частотой высеваемости – от 2 до 20% и низкой степенью обсемененности.
2. Временная, необязательная, поступающая из окружающей среды, высевается у 30-50% здоровых людей, характерная зависимость частоты и интенсивности колонизации от возрастного, сезонного и социального факторов.

3. Постоянно присутствующая стабильная по составу и обнаруживаемая в определенном биотопе одной возрастной группы людей, высевается у 90-100% здоровых индивидуумов.

7. Выберите правильный ответ.

Факультативная микрофлора – это...

1. Характеризуется малой частотой высеваемости – от 2 до 20% и низкой степенью обсемененности.
2. Временная, необязательная, поступающая из окружающей среды, высевается у 30-50% здоровых людей, характерная зависимость частоты и интенсивности колонизации от возрастного, сезонного и социального факторов.
3. Постоянно присутствующая стабильная по составу и обнаруживаемая в определенном биотопе одной возрастной группы людей, высевается у 90-100% здоровых индивидуумов.

8. Выберите правильный ответ.

Транзиторная микрофлора – это...

1. Характеризуется малой частотой высеваемости – от 2 до 20% и низкой степенью обсемененности.
2. Временная, необязательная, поступающая из окружающей среды, высевается у 30-50% здоровых людей, характерная зависимость частоты и интенсивности колонизации от возрастного, сезонного и социального факторов.
3. Постоянно присутствующая стабильная по составу и обнаруживаемая в определенном биотопе одной возрастной группы людей, высевается у 90-100% здоровых индивидуумов.

9. Перечислите функции нормальной микрофлоры человека.

- 1.
- 2.
- 3.
- 4.

ВОПРОСЫ К МОДУЛЮ

1. Предмет микробиологии. Разделы микробиологии.
2. Основные исторические периоды развития микробиологии.
3. Место бактерий в царствах живого мира.
4. Дать основные понятия: таксономия, номенклатура, систематика, классификация.
5. Классификация бактерий по форме.
6. Характеристика шаровидных бактерий.
7. Характеристика палочковидных бактерий.
8. Характеристика спиралевидных бактерий.
9. Характеристика нитевидных бактерий.
10. Поверхностные структуры бактериальной клетки.
11. Особенности клеточной оболочки грамотрицательных бактерий.
12. Особенности клеточной оболочки грамположительных бактерий.
13. Спора. Спорообразование.
14. Характеристика актиномицетов.
15. Химический состав бактерий.
16. Физические свойства бактерий.
17. Понятие питания бактерий.
18. Типы питания бактерий.
19. Понятие фактора роста.
20. Ферменты микроорганизмов. Классификация.
21. Типы размножения бактерий.
22. Характеристика циклического размножения бактерий.
23. Понятие культивирования микроорганизмов.
24. Классификация анаэробных биохимических процессов.
25. Классификация аэробных биохимических процессов.
26. Понятие гниения, химизм, возбудители.
27. Понятие загрязнения окружающей среды, виды за-

грязнений.

28. Методы биологической очистки.
29. Микрофлора почвы.
30. Микрофлора воды.
31. Микрофлора воздуха.
32. Микрофлора упаковочных материалов.
33. Микрофлора тела человека.
34. Типы экологических связей микроорганизмов.
35. Санитарно-гигиенические требования к микрофлоре водоемов.
36. Санитарно-гигиенические требования к микрофлоре почвы.
37. Санитарно-гигиенические требования к микрофлоре воздуха.
38. Санитарно-гигиенические требования к микрофлоре пищевых продуктов.
39. Нормальная микрофлора тела человека.
40. Функции нормальной микрофлоры в жизни человека.

РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Борисов К.Б. Медицинская микробиология. – М.: Медицина, 1994. – 348 с.
2. Гайдаш И.С., Флегонтова В.В. Медицинская микробиология, вирусология и иммунология. –
3. Медицинская микробиология. Ч.1./ Под ред. А.М. Корамона. – СПб, 2002. – 267 с.
4. Мудрецова-Висс К.А., Кудряшова А.А. Дедюхина В.П. Микробиология, санитария и гигиена. – М.: Издательство «Деловая литература», 2001. – 437 с.
5. Пяткин Ю.С. Микробиология. – М.: Медицина, 1980. – 512 с.
6. Тимаков В.Д., Левашов В.С., Борисов Л.Б. Микробиология. – М.: Медицина, 1983. – 234 с.
7. Шендеров Б.А., Медицинская микробная экология и функциональное питание. В 2-х томах. – М.: Издательство «ГРАНТЪ», 1998. – 288 с.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Автотрофы 79

- Активный транспорт 82
- Актиномицеты 61
- Амфитрихи 48
- Анаэробные процессы 96
- Антагонизм 157
- Антропогенные факторы 132
- Ауксотрофы 80
- Аэрация 92
- Аэробные процессы 111
- Аэротенки 137

Бактерии 37, 41

- грамтрицательные 52, 53, 168
- грамположительные 52, 56, 168
- молочно-кислые 102
- нитевидные 44
- палочковидные 40
- спиралевидные 42
- уксусно-кислые 114
- шаровидные 37
- Бациллы 41, 168
- Белки 68
- Биологическая очистка 135, 138
- Биологический пруд 136
- Биологический фильтр 136
- Биосфера 156
- Биотоп 156
- Бифидобактерии 108
- Брожение 96
 - клетчатки 113
 - масляно-кислое 110
 - молочно-кислое 102
 - пектиновое 113
 - пропионово-кислое 109
 - спиртовое 96
- Боррелии 43

Вибрионы 42

- Вода 66
- Вязкость цитоплазмы 75

Геносистематика 33

- Гетеротрофы 79
- Гипотрофы 80
- Гниение 121
- Голозои 79
- Голофиты 79

Деление поперечное 87

- Денитрификация 127
- Диплококки 38
- Дифференцировка 86
- Диффузия 81
 - облегченная 82
 - пассивная 81
- Друза 61

Жгутики 47

Загрязнение 132

- антропогенное 133
- химическое 132
- Запасные гранулы 58
- Зоогель 47

Иммунологический период 19

- Ионная сила 91

Капсула 46

- Классификация 35
- Клеточная оболочка 52
- Клостридии 41, 113, 125
- Коменсализм 157
- Культивирование 90

Лептостиры 44

- Липиды 69

Лофотрихи 48
L-форма 65

Макрокапсула 46

Метабиоз 157
Метаболизм 77
Микоплазмы 63, 174
Микробиология 5
- ветеринарная 7
- клиническая 5
- космическая 7
- медицинская 5
- океаническая 7
- пищевая 7
- санитарная 6
- сельскохозяйственная 6
- техническая 6
- фармакологическая 6
Микрокапсула 46
Микрофлора 135, 167
- воды 141, 158
- воздуха 144, 163
- пищевых продуктов 165
- почвы 139, 161
- тары 148
- человека 151, 166
Минеральные вещества 69
Мицелий 61
Молекулярно-генетический период 22
Монококки 37
Монотрихи 48
Морфологический период 12
Мутуализм 157

Негативный потенциал 180

Нейтрализм 156
Нитрификация 126
Номенклатура 30
Нуклеиновые кислоты 67
Нуклеоид 57

Нумерическая систематика 32

Органеллы 57

Осмотическое давление 76, 91

Палочки 107, 124

Паразитизм 158
Перитрихи 48
Питание 79
Питательные вещества 81, 91
Плазмида 57
Политрихи 48
Почкование 87
Проницаемость 76
Протей 125, 161
Протопласты 64
Прототрофы 80

Развитие 86

Разложение 118
- древесины 119
- жиров 120
- клетчатки 118
Размножение 86
Реснички 51
Рибосомы 58
Рикетсии 62
Рост 86

Сапробность 160

Сарцины 39, 151
Сателлизм 157
Симбиоз 157
Систематика 31
Склероций 62
Смачиваемость 77
Спириллы 42
Спирохеты 43
Спора 58
- образование 59, 87
- проростание 60

Стафилококки 39, 166, 168
Стрептококки 39, 106, 168

Таксон 30

Таксономия 30
Температура 92
Тетракокки 38
Трепонема 43

Углеводы 68

Удельный вес 75

Фактор роста 81

Феносистематика 31
Ферменты 83
Физиологический период 13
Форма бактерий 37, 64
- инволюционные 65
- модифицированные 64
Фототрофы 80
Фрагментация 87
Функции микрофлоры 176
- защитная 176
- иммуностимулирующая 178
- метаболическая 177
- трофокинетическая 179

Хемотробы 80

Химиотерапевтический период 20
Хламидии 63

Царства 29

Циклическое размножение 88
Циста 60

Эвристический период 10

Эластичность 76
Электрический заряд 77
Эндоспора 59

ОТВЕТЫ К ТЕСТОВЫМ ЗАДАНИЯМ

<p style="text-align: center;">ГЛАВА 2</p> <p>1.1. Монококки; 2. Диплококки; 3. Тетракокки; 4. Стрептококки; 5. Сарцины; 6. Стафилококки.</p> <p>2. 1 3. 6 4. 2 5. 3 6. 4 7. 5 8. 3, 5 9. 1, 2, 4, 6, 7, 8 10. 1. Монотрихи; 2. Политрихи; 3. Лофотрихи; 4. Амфитрихи; 5. Перитрихи. 11. 1. Подготовительная; 2. Предспоры; 3. Образование оболочки; 4. Созревание споры.</p> <p style="text-align: center;">ГЛАВА 3</p> <p>1. 1. Голофиты; 2. Голозои; 2. 1. Фототрофы; 2. Хемотрофы. 3. 1. Пассивная диффузия; 2. Облегченная диффузия; 3. Активный транспорт.</p>	<p>4. 4 5. 3 6. 1 7. 2 8. 1. Облигатные аэробы; 2. Облигатные анаэробы; 3. Факультативные анаэробы.</p> <p style="text-align: center;">ГЛАВА 4</p> <p>1. 2, 3, 6, 7, 9, 10 2. 1, 4, 5, 8, 11 3. 4 4. 2 5. 4 6. 1. Гомоферментативные; 2. Гетероферментативные.</p> <p style="text-align: center;">ГЛАВА 5</p> <p>1. 1. Аэробный; 2. Анаэробный. 2. 2 3. 1 4. 3 5. 3 6. 3</p> <p style="text-align: center;">ГЛАВА 6</p> <p>1. 2 2. 1 3. 4 4. 3</p>
--	--

<p>5. 1. Полисапробная зона; 2. Мезосапробная зона; 3. Олигосапробная зона.</p> <p>6. 3</p> <p>7. 2</p> <p>8. 1</p> <p>9. 1. Защитная; 2. Метаболическая; 3. Иммуностимулирующая; 4. Трофокинетическая.</p>	
--	--

Учебное издание

ПИЛЬКЕВИЧ Наталия Борисовна
ВИНОГРАДОВ Александр Анатолиевич
БОЯРЧУК Елена Дмитриевна

ОСНОВЫ МИКРОБИОЛОГИИ

*Учебное пособие для студентов
высших учебных заведений*

Редактор - Пилькевич Н.Б.
Компьютерный макет – Боярчук Е.Д.
Корректор – Пилькевич Н.Б.

Сдано в набор 3.03.2008г. Подписано к печати 2.04.2008г. Формат
60x84 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times New Roman.
Печать ризографическая. Усл. печ. л. 11,16.
Тираж 100 прим. Заказ №46.

Издательство ЛНУ имени Тараса Шевченко
„Альма-матер”
ул. Оборонная, 2, г. Луганск, 91011.
Тел./факс. (0642) 58-03-20