

БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

В. В. Лысак

О. В. Фомина

СИСТЕМАТИКА МИКРООРГАНИЗМОВ

Допущено

*Министерством образования Республики Беларусь
в качестве учебного пособия для студентов
учреждений высшего образования
по специальности «Микробиология»*

МИНСК
БГУ
2014

УДК 579.8(075.8)
ББК 28.4я73
Л88

Рецензенты:
доктор биологических наук *З. М. Алещенкова*
кандидат биологических наук, доцент *Н. А. Белясова*

Лысак, В. В.
Л88 Систематика микроорганизмов : учеб. пособие / В. В. Лысак, О. В. Фомина. –
Минск : БГУ, 2014. – 304 с. : ил.
ISBN 978-985-518-963-4.

В учебном пособии представлена характеристика наиболее интересных с научной и практической точки зрения групп прокариотических и эукариотических микроорганизмов с учетом их систематического положения в современных классификационных схемах.

УДК 579.8(075.8)
ББК 28.4я73

Учебное издание

Лысак Владимир Васильевич
Фомина Ольга Валентиновна

СИСТЕМАТИКА МИКРООРГАНИЗМОВ

Учебное пособие

Редактор *А. А. Федосеева*. Художник обложки *Т. Ю. Таран*.
Технический редактор *Т. К. Раманович*. Компьютерная верстка *Г. И. Василевской*.
Корректор *Е. И. Бондаренко*

Подписано в печать 07.02.2014. Формат 70×100/16. Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 24,51. Уч.-изд. л. 23,72. Тираж 120 экз. Заказ 82.

Белорусский государственный университет. ЛИ № 02330/0494425 от 08.04.2009.
Пр. Независимости, 4, 220030, Минск.

Республиканское унитарное предприятие «Издательский центр
Белорусского государственного университета». ЛП № 02330/0494178 от 03.04.2009.
Ул. Красноармейская, 6, 220030, Минск.

ISBN 978-985-518-963-4

© Лысак В. В.,
Фомина О. В., 2014
© БГУ, 2014

ПРЕДИСЛОВИЕ

Успехи развития биологии во второй половине XX в., обусловленные использованием новых методических подходов в изучении живых организмов, оказали значительное влияние как на классификацию органического мира в целом, так и на систематическое положение отдельных таксонов разного ранга в частности. Существенную ревизию претерпела систематика эукариотических микроорганизмов, классификационные схемы прокариот также подверглись определенным изменениям.

Быстрые темпы развития микробиологии требуют постоянного обновления уже имеющихся учебных изданий и выпуска новых, отражающих не только современное состояние макросистематики микромира, но и различные аспекты существования его важнейших представителей. Цель настоящего учебного пособия – обобщение новейшей информации по систематике, физиологии, биохимии, морфологии, генетике, экологии важнейших групп прокариотических и эукариотических микроорганизмов.

В первых главах книги рассматривается систематика прокариотических микроорганизмов, далее – систематика эукариотических микроорганизмов. Характеризуются основные группы прокариотических и эукариотических микроорганизмов с учетом их систематического положения в современных классификационных схемах. Описывается историческое развитие представлений о системной организации органического мира и филогенетических связях между его составляющими. Издание содержит список использованной при написании и рекомендованной при написании литературы, а так-

же большое количество иллюстраций в виде микрофотографий, схем, таблиц.

Учебное пособие предназначено для студентов биологических факультетов университетов, специализирующихся в области микробиологии. Отдельные разделы могут заинтересовать биологов смежных дисциплин и позволят им расширить круг знаний о многообразной и масштабной деятельности микроорганизмов.

Безусловно, издание не содержит информации обо всех существующих таксономических группах микроорганизмов, так как это вызвало бы неоправданное увеличение его объема. Поскольку подготовка и написание учебного пособия — дело невероятно сложное, возможны разного рода упущения и недочеты. Авторы заранее благодарны за любые критические замечания по поводу содержания, стиля изложения и оформления представленного материала, которые можно направлять на адрес: fominamik@gmail.com.

Глава 1

СИСТЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Попытки классификации живых организмов неоднократно предпринимались на протяжении всей истории развития науки. Большинство древнейших классификаций носили утилитарный характер и были основаны на результатах тривиальных наблюдений. Кроме утилитарных появлялись и другие системы. В IV в. до н. э. в трудах Аристотеля и Теофраста уже приводится достаточно подробная естественная классификация, разделяющая растения на деревья, кустарники, полукустарники и травы, а животных – на группы с «горячей» и «холодной» кровью.

Началом научной систематики стали труды К. Линнея, который разработал правила и принципы классификации и построил иерархическую систему для современных и ископаемых животных и растений. Он разделил всех животных на шесть классов: звери, птицы, гады, рыбы, насекомые, черви, а все растения – на несколько классов по способу размножения. Труды К. Линнея с середины XVIII в. окончательно утвердили применение бинарной номенклатуры. (Принято считать, что понятия «род» и «вид», а также бинарное название вида впервые применил в середине XVI в. К. Геснер, а широко использоваться бинарная номенклатура стала во второй половине XVII в., начиная с работ Дж. Рея, который предложил разделять растения на две большие группы: в современном понимании – однодольные и двудольные.)

Традиционная двухцарственная система Аристотеля – Линнея (царства растений и животных – *Vegetabilia*, *Animalia*) просуществовала до начала XIX в. В 1821 г. Е. Фриз предложил выделить третье царство – Грибы (*Regnum Mucetoideum*), а Бори де Сент-Винсент (1825, 1828) объединил все низшие многоклеточные организмы в царство *Regne Psychodiaire*, однако данные предложения не нашли широкой научной поддержки.

Во второй половине XIX в. также неоднократно предпринимались попытки создать трехцарственную систему. Р. Оуэн в 1860 г. представил третье царство одноклеточных организмов *Acrita*, *Protozoa*, а Дж. Хогг в том же году предложил свою систему царств – *Protoctista* (все низшие организмы), *Vegetabilia* и *Animalia*. Т. Уилсон и Дж. Кессин в 1864 г. выделили низшие организмы в цар-

ство Primalia. В это время большое влияние на многих ученых оказали труды Ч. Дарвина. В 1866 г. Э. Геккель предложил получившую наибольшую поддержку и распространение трехцарственную систему, в которой наравне с животными и растениями выделялось новое царство Protista, объединившее бактерии, водоросли, грибы и одноклеточных животных. Наличие третьего царства протистов Хогга – Геккеля признавалось до середины XX в. Работы Э. Геккеля положили начало новому периоду развития систематики – появлению филогенетики, основанной не на сходстве, а на родстве организмов. Филогенетическая систематика Дарвина – Геккеля заняла господствующее положение в биологии.

В начале XX в. (1905–1910) К. С. Мережковский создал свою трехцарственную систему – микоиды, растения, животные.

Б. Немец (1929), исходя из строения клетки, предложил разделить органический мир на две группы: безъядерные организмы (Akaaryonta, или Prokaryonta) и ядерные организмы (Karyonta). Применение же более точных терминов Prokaryota и Eukaryota связывают с именем Е. Шаттона (1925, 1937), впервые привлечшего внимание к различиям в организации ядерного аппарата разных организмов. Г. Коупленд (1938, 1947, 1956) разработал общепризнанную систему четырех царств, в которой бактерии представлены на уровне царства Monera (Mychota, Prokaryotae) наряду с царствами Plantae (Metaphyta), Animalia (Metazoa), Protoctista.

В. Циммерманн (1959), используя подход Б. Немца, разделил органический мир на два царства: к царству безъядерных организмов он отнес бактерии и синезеленые водоросли, а к царству ядерных организмов – животных и растения.

Л. Диллон (1963, 1964) предложил систему, состоящую из одного царства Plantae, к которому отнес все живые организмы, разделив их на 13 подцарств.

Р. Уиттекер, уделяя большое внимание способам питания для разграничения царств живой природы, выделил три группы организмов: продуценты, консументы (потребители), редуценты (восстановители). В 1959 г. он предложил естественную, по его мнению, четырехцарственную систему органического мира (Fungi, Plantae, Animalia, Protista): наряду с протистами, растениями и животными он ввел новое царство Грибы. В 1969 г. Р. Уиттекер усовершенствовал свою классификацию из четырех царств и предложил новую – из пяти царств. Необходимо отметить, что ученый к этому времени признавал полифилетичность представленных в системе высших таксонов. Между царствами нет четких границ, и они частично перекрывают друг друга. Прокариоты объединены в одно царство Monera. Примитивные эукариоты, не имеющие тканевой дифференциации (простейшие, водоросли, слизевики), объединены в царство Protista. Все, что осталось от растений (мхи, папоротники и семенные растения), составило царство Plantae, все высшие таксоны грибов – царство Fungi, все многоклеточные животные – царство Animalia (рис. 1).

А. Л. Тахтаджян (1973–1976) предложил разделить живые организмы на два надцарства: Prokaryota с одним царством Mychota и Eukaryota с тремя царствами Animalia, Plantae, Fungi. Л. Маргулис (1971, 1978, 1981) представляет уточненную пятицарственную систему Уиттекера, в которой все клеточные организмы также разделены на два надцарства – Prokaryota и Eukaryota.

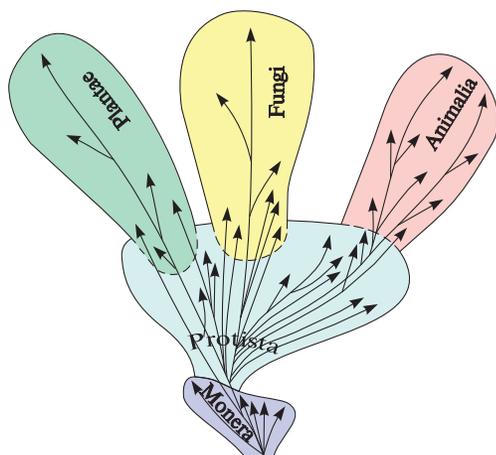


Рис. 1. Система пяти царств Р. Уиттекера (авторский рисунок)
 (<http://www.ebio.ru/sis01.html>)

Со времен Э. Геккеля эволюцию и родственные связи организмов схематически изображают в виде родословного древа. С появлением молекулярной филогенетики стало возможным уточнение структуры многих ветвей филогенетического древа. Наибольшие успехи в этом направлении были достигнуты при сравнительном анализе структуры генов рибосомной РНК малой субъединицы рибосомы, которая содержится во всех организмах. Основой построения нового глобального древа, охватывающего все крупнейшие таксоны биологического мира, является древо 16S – 18S-рибосомных РНК, построенное К. Вёзе и коллегами (рис. 2). В 1977 г. они выделяли уже шесть царств (Eubacteria, Archaeobacteria, Protista, Fungi, Plantae, Animalia). До этого времени считалось, что бактерии составляют единое надцарство Prokaryota, существенно отдаленное от надцарства Eukaryota. Ученые показали, что на основании результатов исследования рРНК прокариот можно разделить на две группы. В одной из них оказались многие виды-экстремофилы (галофилы, термофилы и т. п.), в другой – многие хорошо известные бактерии. Указанные группы существенно различаются не только по первичной структуре рРНК, но и по строению рибосомы, организации и составу компонентов клеточной мембраны и другим признакам. Вторая группа была названа эубактериями или просто бактериями (Bacteria). Предполагалось, что прокариоты первой группы могут быть более древними, чем эубактерии. Поэтому К. Вёзе назвал их архебактериями или археями (Archaea). Однако накопленный в дальнейшем материал показал, что нет оснований считать один из доменов более древним, чем другой. В древе К. Вёзе все три глобальные ветви примерно равно удалены друг от друга. Те же ученые в 1990 г. предложили выделить три домена (надцарства, или империи) – Bacteria, Archaea, Eukarya – на основе сравнительных характеристик рибосомных генов. Большинство биологов принимает трехдоменную систему, однако значительная часть продолжает использовать пятицарственное деление. Некоторые ученые признают археев в виде шестого царства, но не признают доменной системы.

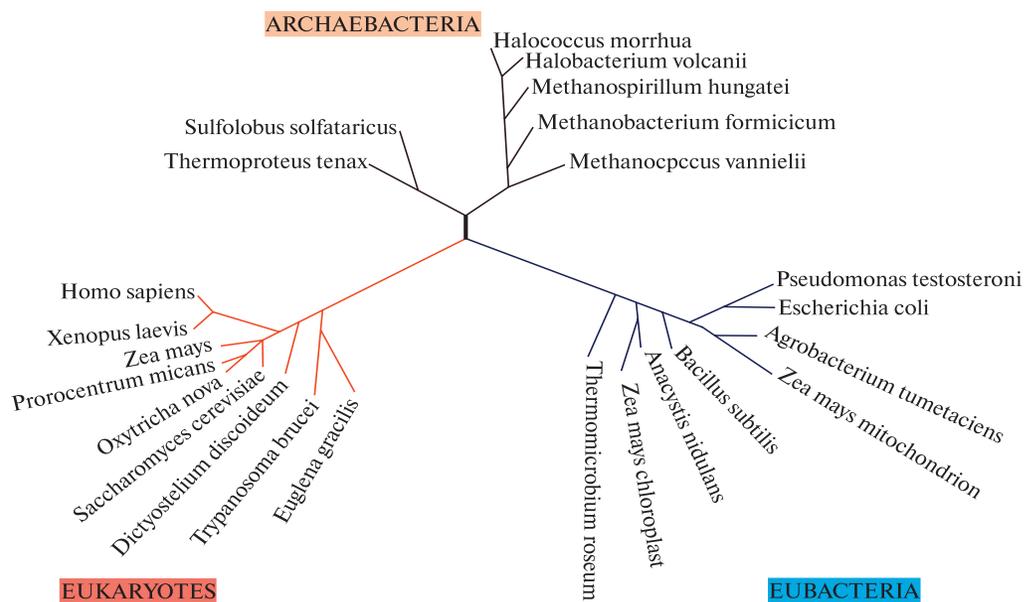


Рис. 2. Глобальное филогенетическое древо 16S – 18S-рибосомных РНК (http://wsyachina.narod.ru/biology/molecular_evolution.html)

Таким образом, системы классификации к началу XXI в. претерпели существенные изменения и усовершенствования (рис. 3).

Э. Геккель (1894)	Уиттекер (1969)	Вёзе (1977)	Вёзе (1990)	Кавалье-Смит (1998)
Три царства	Пять царств	Шесть царств	Три домена	Два домена и семь царств
Животные	Животные	Животные	Эукариоты	Эукариоты
Растения	Грибы	Грибы		Животные
Протисты	Растения	Растения		Грибы
	Простейшие	Простейшие		Растения
	Монеры	Археи		Археи
		Бактерии	Бактерии	Протисты
			Прокариоты	Археи
				Бактерии

Рис. 3. Эволюция систем классификации (<http://ru.wikipedia.org/wiki>)

Следует отметить, что со второй половины XX в. развитие концепции царств в рамках филогенетической систематики отличалось следующими тенденциями:

1) популярность многоцарственных систем. Классические примеры этих систем – 13-царственная система Т. Кавалье-Смита (1978), 19-царственная классификация Дж. Ф. Лидейла (1974) и 26-царственная классификация А. Л. Дроздова (2003);

2) попытки введения таксономических категорий, стоящих над царством: империй, доминионов, надцарств;

3) перевод системы на кладистические рельсы, что выражается прежде всего в полной или частичной отмене рангов (С. Эдл и др., 2005), а значит, и самой проблемы (наличия) царств.

Вершиной такого подхода в настоящее время становится безранговая система на основе идей Т. Кавалье-Смита в виде кладограммы (Bacteria (Archea (Uniconota, Biconota))). Все названия здесь принадлежат кладам, которые, по мнению кладистов, лишь для удобства могут трактоваться как царства.

В последние годы XX в. происходили и другие процессы, которые можно охарактеризовать как попытки вернуть царствам былое исключительное значение:

1) постепенное уменьшение числа признаваемых царств (например, от тринадцати в работе Т. Кавалье-Смита 1978 г. до шести в его же работе 2004 г.);

2) поиск «глобальных дивергенций» (наиболее фундаментальных признаков и «универсальных критериев»), применимых для классификации всего живого;

3) признание «царством де-факто» протистов (Protista), которые не являются, однако, монофилетической группой.

Постепенно на смену филогенетическому пониманию царств приходит новое, основанное на системных принципах. Уже вполне осознана неэквивалентность бактериальной и эукариотической клеток (Ф. Балуска и др., 2004), усилиями Дж. Курлисса (1983, 1984, 1986, 1987) в научный обиход введено представление о «многоклеточных» организмах. С этой точки зрения все разнообразие живого легко разбивается на три группы в соответствии с уровнями структурной сложности: Monera (Bacteria), Protista и два царства «многоклеточных» – Vegetabilia и Animalia, поскольку их ткани не гомологичны (рис. 4).

Разумеется, системная концепция царств в настоящее время не безупречна. Основной вопрос для мегасистематики, как и для филогенетической концепции, – это вирусы.

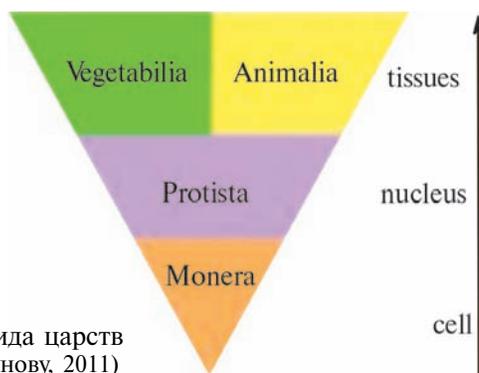


Рис. 4. Пирамида царств (по А. Б. Шипунову, 2011)

В целом смена концепций царств от линнеевской механистической до системной вполне укладывается в идеи Ю. В. Чайковского (1990) о смене познавательных моделей. Поэтому есть надежда, что в будущем биологи, как и во времена К. Линнея, станут опять работать с классификациями, насчитывающими всего несколько царств живой природы (А. Б. Шипунов, 2007).

В течение всего периода развития систематики живых организмов существовало пять основных теорий классифицирования: эссенциализм (типология), номинализм, эмпиризм, кладизм и эволюционизм.

Типологическая систематика (скорее определенная точка зрения на систему организмов, нежели теория классифицирования) берет свое начало от Аристотеля и К. Линнея и имеет глубокую морфологическую основу.

Р. Сокэл и П. Снит в 1963 г. разработали так называемую численную (нумерическую) систематику, в которой сходство между таксонами определяется на основании не филогении, а математического анализа максимально большого количества признаков, имеющих одинаковое значение (вес). В основе нумерической систематики лежат идеи, сформулированные М. Адансоном, который в середине XVIII в. выдвинул так называемый принцип равноправных признаков, состоящий в утверждении, что система должна строиться на основе учета всех сходств и различий таксонов по максимально возможному количеству признаков, имеющих одинаковый вес. Современные нумерические систематики исходят из того, что для группировки необходимо подсчитать коэффициенты сходства между элементарными таксонами, а затем построить «дерево сходств», или дендрограмму, которая, в свою очередь, будет служить основанием для построения нумерической (фенетической) системы.

Кладистика (или филогенетическая систематика) — направление систематики, которое занимается упорядочиванием таксонов в эволюционное дерево — кладограмму, т. е. схему взаимоотношений таксонов. Если таксон включает всех потомков некой предковой формы, он является **монофилетическим**. В. Хенниг в книге «Филогенетическая систематика» (1950) формализовал процедуру выяснения предкового таксона и в своей кладистической систематике положил в основу классификации кладограмму, строящуюся при помощи компьютерных методик. Сегодня это направление является ведущим в странах Европы и США, особенно в сфере геносистематики (сравнительного анализа ДНК и РНК).

Полученные кладистическим методом родословные благодаря эмбриологическим, цитологическим и другим исследованиям достаточно объективно отражают уровни эволюции и степень родства групп. Тем не менее без учета палеонтологических данных, т. е. геохронологии, анализа признаков «предок — потомок» и «братья — сестры», основного звена развития и т. д., построение относительно стабильной филогенетической системы органического мира невозможно.

Обращение систематики к молекулярно-генетическим данным в конечном итоге оформилось в **геносистематику**, в которой родственные отношения реконструируются по строению белка, ДНК, РНК, имеющим большее значение, чем данные классической морфологии.

В настоящее время господствуют три подхода: фенетический, основанный на сходстве исследуемых объектов без учета их родства, филогенетический (кладистический) и эволюционный.

Доминирует подход, который можно назвать «кладистической геносистематикой»: классификации разрабатываются на основе кладистических принципов, примененных к молекулярно-генетическим данным. Несомненное достоинство данного направления — возможность объединять в общей системе таксонов такие отдаленные организмы, как прокариоты, растения и животные, на основании достаточно обоснованных суждений о генетическом родстве между ними. Принятие эволюционного подхода не исключает возможности использования (в качестве исходных данных) результатов применения фенетического подхода, при котором широко используют методы нумерической таксономии.

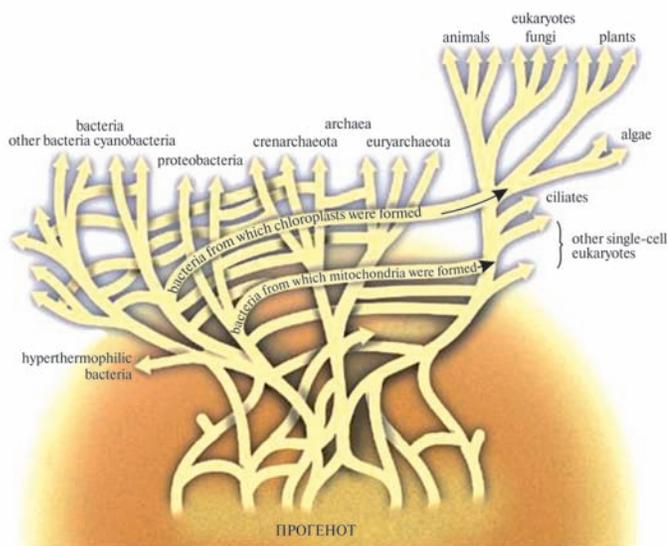


Рис. 5. Эволюционный мицелий
(по Rauchfuss H., 2008; <http://ateist.flybb.ru/topic2862.html>)

С возникновением геномики (термин «геномика» появился в 1987 г.) и началом изучения целых геномов резко изменилось представление о топологических свойствах филогенетического дерева. Стало ясно, что на основании традиционных подходов трудно построить картину генеалогии основных групп организмов из-за недостаточности знаний о путях горизонтальных переносов, особенно на ранних этапах формирования основных ветвей жизни. На этой основе возникла идея Ф. Дулитла (1999) о том, что происходившие на ранних этапах эволюции события базировались не столько на бифуркации, сколько на принципе множественного взаимодействия геномных сетей. Классическая картина филогенетического дерева, основанная на допущении исключительно вертикальной природы наследственности (потомки получают все свои гены только от родителей), согласно которой ветви (клады) эволюционного дерева расходятся и уже не могут сойтись, в настоящее время считается устаревшей. На смену ей приходит картина, скорее соответствующая схеме многокорневого дерева (типа мицелия), где различные клеточные линии возникли в результате переплетения горизонтальных и вертикальных генных переносов (рис. 5).

Глава 2

СИСТЕМАТИКА ПРОКАРИОТИЧЕСКИХ МИКРООРГАНИЗМОВ

В современной систематике бактерий сложилась ситуация, характерная и для классификации других организмов: достигнуты успехи в создании филогенетической системы классификации, отражающей основные направления эволюционного развития и родство представителей определенных таксонов, однако сохраняют свое значение искусственные классификации, более удобные для идентификации микроорганизмов.

В настоящее время отсутствует детализированная эволюционная система прокариот и, скорее всего, решение этой проблемы – дело неблизкого будущего. Особенности прокариот в области морфологической, физиолого-биохимической, генетической организации говорят о неприменимости к ним хорошо разработанных принципов, используемых при построении системы высших организмов.

С момента открытия микроскопических форм жизни постоянно предпринимались попытки отнести их к различным группам живого органического мира. Разнообразные формы (палочки, кокки, вибрионы, спириллы) мельчайших организмов, обнаруженных А. Левенгуком, в системе К. Линнея были расположены как *species dubiosa* среди червей. К. Эренберг (1838) оставил за ними обозначения *Monas* и *Vibrio*, данные О. Мюллером в 1789 г., и добавил названия *Bacterium*, *Spirillum*, *Spirochaeta*. В 1852 г. М. Перти добавил к уже имевшимся новые названия. Ф. Кон впервые предложил на основании морфологических особенностей считать бактерии отдельной группой живых организмов. В 1872 г. он разделил бактерии на группы по морфологическим признакам: кокки, короткие палочки, удлинённые палочки, спирали. Однако вскоре стало понятно, что для объективного распределения бактерий по таксономическим группам этого недостаточно. Первая попытка в данном направлении принадлежит С. Орла-Йенсену, который в 1909 г. в работе «Естественная система бактерий» предложил филогенетическую систему, основанную на физиологических признаках бактерий. В качестве наиболее примитивных он рассматривал хемолитоавтотрофные бактерии и поместил их в начало си-

стемы. Предложенная С. Орла-Йенсенем классификация не являлась истинным «филогенетическим деревом», но послужила стимулом для дальнейших изысканий. Позднее попытки создать естественные системы предпринимались крупнейшими микробиологами А. Ключевым, К. Ван Нилем, Р. Стейниером (1936, 1941).

Поскольку первые предложенные схемы классификации бактерий на основании сведений об их фенотипических признаках были достаточно субъективными (используемые признаки исследователи распределяли по степени их значимости, руководствуясь собственным опытом и интуицией), это привело к использованию в 1957 г. иного подхода для определения степени сходства между прокариотами — нумерической таксономии, согласно принципам которой при описании исследуемого объекта используется максимальное количество изученных и определенных признаков, а степень сходства устанавливается на основании количества совпадающих признаков и выражается коэффициентом сходства (получают путем 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).

Данная классификация обладает преимуществом — формально устраняется элемент субъективности, поскольку все признаки объекта считаются равноценными. Однако ей присущи также и недостатки. Например, для оценки сходства прокариот используют около 100 признаков — только приблизительно 10 % от общего количества признаков, определяющих бактериальный фенотип. Кроме того, в связи с увеличением объема знаний об объектах изучения значение коэффициента сходства может повышаться или понижаться. Нумерическая таксономия полезна при оценке степени сходства между таксонами низкого ранга (виды, роды), но не при создании филогенетической системы прокариот.

На основании известных к этому времени дифференцирующих признаков и результатов исследования организации генетического материала бактерий и других организмов в 1961 г. Р. Стейниер и К. Ван Ниль разработали широко признанную «концепцию бактерий», в которой были использованы термины «прокариоты» и «эукариоты», предложенные еще в 1937 г. Э. Чаттоном.

Принципиально другой, обусловленный успехами молекулярной биологии, подход к классификации бактерий был использован К. Вёзе, предложившим новую основу для создания филогенетического древа бактерий (1977). К этому времени накопилось достаточное количество знаний о химической организации клеток (состав аминокислотных последовательностей белков и нуклеотидных последовательностей нуклеиновых кислот). Оказалось возможным выявлять степень родства между организмами на основании степени сходства их генетического материала.

Вначале для таксономических целей использовали сравнение молярного содержания суммы гуанина и цитозина (ГЦ) в процентах от общего количества оснований ДНК (этот показатель у прокариот колеблется от 25 до 80 %, однако каждый вид бактерий имеет ДНК с характерным средним содержанием

ГЦ-пар, и эту величину можно рассматривать как один из важных признаков вида). Относительное содержание ГЦ-пар в ДНК представляет собой стабильный признак бактерий, не зависящий ни от возраста, ни от условий культивирования, ни от отдельных перестроек генов в хромосоме (т. е. данное свойство практически не изменяется под влиянием большинства мутаций). Однако ГЦ-показатель дает возможность только для грубого сравнения геномов.

Более тонким методом оценки генетического сходства организмов явилась молекулярная гибридизация нуклеиновых кислот, с помощью которой определяют число и степень сходства гомологичных участков в геномах сравниваемых видов. Главное достоинство этого метода — возможность проведения количественной оценки родства микроорганизмов. Однако метод молекулярной гибридизации ДНК не всегда может быть использован для изучения родственных связей между эволюционно далекими группами бактерий. Существует определенный уровень дивергенции нуклеотидных последовательностей ДНК, ниже которого образования гибридных молекул не происходит. В этом случае изучают реассоциацию ДНК — рРНК. Данный метод позволяет значительно расширить список организмов, у которых можно выявить генетическую гомологию благодаря тому, что на относительно небольшом участке бактериального генома, кодирующего рибосомные РНК, исходная последовательность оснований является более консервативной и сохраняется полнее, чем в основной массе хромосомной ДНК. В итоге путем реассоциации ДНК — рРНК часто можно обнаружить довольно высокую гомологию геномов бактерий, у которых реассоциация ДНК — ДНК не выявляет заметной гомологии.

В последующие годы в таксономических исследованиях нашли применение: определение нуклеотидных последовательностей в молекулах ДНК или РНК, использование генетических зондов (ДНК-зондов), рестрикционный анализ ДНК, методы генетического обмена (изучение переноса генов, генетических скрещиваний, картирование хромосом бактерий и др.).

Определение нуклеотидных последовательностей (секвенирование) позволило проводить сопоставительный анализ последовательностей в различных молекулах ДНК и РНК. Поскольку секвенирование всего генома бактерий — трудоемкая и дорогостоящая процедура, то чаще всего анализируются нуклеотидные последовательности рибосомной РНК — 16S-рРНК. Эта РНК универсально распространена, функционально постоянна и, кроме того, достаточно консервативна, чтобы установить глубокие эволюционные связи. Чем больше различий в последовательности нуклеотидов в 16S-рРНК у двух бактерий, тем раньше началось расхождение между ними и, следовательно, тем дальше отстоят они друг от друга в филогенетических отношениях.

На основании рассчитанных коэффициентов сходства 16S-рРНК сравниваемых бактерий в 1990 г. К. Вёзе с сотрудниками предложил выделить две группы (домена, надцарства или империи) — Bacteria и Archaea.

К первой группе, получившей название истинных бактерий или эубактерий, отнесли подавляющее большинство прокариот. Во вторую группу, названную архебактериями, вошли малочисленные и сравнительно малоизученные прокариоты, обитающие в экстремальных условиях (метаногенные бактерии,

экстремальные галофилы и термоацидофилы) и имеющие клетки прокариотического типа с уникальным химическим составом. Следовательно, помимо фундаментальных различий, основанных на несходствах в нуклеотидной последовательности 16S-рРНК, есть биохимические и фенотипические различия между этими двумя группами прокариот. В результате архебактерии, рассматривавшиеся ранее как один из классов бактерий, в настоящее время часто выделяются в отдельное царство или даже надцарство.

Выявление среди прокариот группы архебактерий заставило заново оценить пути клеточной эволюции с момента возникновения гипотетической первичной клетки. Предположение о возникновении эукариотических клеток из прокариотических можно объяснить с позиций теории эндосимбиогенеза. Современное звучание данная теория, предложенная еще в конце XIX в., получила в работах Л. Маргулис. В соответствии с теорией эндосимбиогенеза эукариотическая клетка возникла в результате эндосимбиоза существенно различающихся прокариотических клеток, превратившихся впоследствии в клетку-хозяина и клеточные органеллы – митохондрии и хлоропласты. На основании данных предположений все живые организмы подразделяли на два основных царства – Prokaryotae и Eukaryotae. Благодаря работам К. Вёзе и сотрудников новые представления о клеточной эволюции основаны на существовании трех принципиально различающихся групп клеточных форм жизни: эубактерий, архебактерий и эукариот. Согласно новой схеме путей клеточной эволюции (рис. 6), от общего гипотетического предка, получившего название «прогенот», произошли три различные ветви прокариот: эубактерии, архебактерии и эукариоты (представлены ядерно-цитоплазматическим компонентом эукариотической клетки, включившим в себя в качестве эндосимбионтов представителей разных групп эубактерий, превратившихся в митохондрии и хлоропласты).

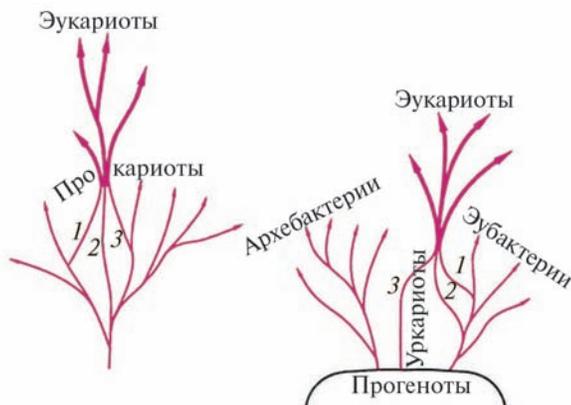


Рис. 6. Пути клеточной эволюции:

тонкими стрелками обозначено эволюционирование разных групп прокариот, в том числе давших начало митохондриям (1), хлоропластам (2), эукариотному ядру и цитоплазме (3); жирными стрелками обозначено эволюционирование разных групп эукариот (<http://medbiol.ru/medbiol/microbiol/000e7603.htm>)

Необходимо отметить, что при определении систематического положения прокариот учитываются критерии не только генетические, но и фенотипические (морфологические, культуральные, физиологические и биохимические), а также серологические признаки.

Сегодня ни одну из предложенных классификаций нельзя считать абсолютно удовлетворительной, поскольку они основываются на оценке ограниченного числа признаков и не учитывают значения горизонтального переноса генов у прокариот.

2.1. СОВРЕМЕННАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ПРОКАРИОТ

В настоящее время наиболее приемлемая филогенетическая система классификации прокариот – система, основанная на сопоставлении последовательности нуклеотидов в 16S-рРНК. Эта система положена в основу второго издания энциклопедии прокариот – *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* (Руководство Берджи по систематической бактериологии), вышедшего в свет в 2001–2007 гг. В этом руководстве при классификации прокариот учитывается также организация их геномов в сочетании с фенотипическими признаками. Классификации прокариот с представлением сведений о выделении их из окружающей среды, свойствах представителей различных групп эубактерий и археобактерий посвящено руководство «Прокариоты», третье издание которого, состоящее из семи томов, вышло в 2006 г.

В соответствии с приведенными выше руководствами по классификации прокариот в настоящее время в составе **домена Bacteria** насчитывается более 80 филогенетических ветвей (групп). Следует отметить, что отдельные ветви содержат эубактерии, которые не выделены в виде чистых культур, а только идентифицированы с использованием секвенирования ДНК и поэтому еще детально не изучены.

Большинство филогенетических ветвей эубактерий представлено грам-отрицательными бактериями, и только две филогенетические ветви – бактериями, имеющими клеточную стенку грамположительного типа.

Самая крупная и разнообразная по составу – ветвь грамотрицательных бактерий Протеобактерии (*Proteobacteria*).

Протеобактерии – очень гетерогенная в морфологическом, физиологическом и биохимическом плане группа грамотрицательных бактерий. Для представителей этой группы характерны все типы энергетического метаболизма и питания. Клетки большинства видов протеобактерий имеют палочковидную, сферическую или вибриоидную форму, размножаются в основном бинарным делением, но для некоторых видов характерно почкование и образование плодовых тел в сложном клеточном цикле. В этой группе имеются как подвижные за счет жгутиков, так и неподвижные бактерии. По отношению к молекулярному кислороду протеобактерии бывают облигатными аэробами,

облигатными и факультативными анаэробами. Группа протеобактерий на основании различий в 16S-рРНК разделена на пять классов: альфа, бета, гамма, дельта и эпсилон. Представители разных классов часто обладают сходными физиолого-биохимическими свойствами, например фототрофные бактерии встречаются в трех классах, нитрифицирующие бактерии – в четырех и т. п. Краткая характеристика протеобактерий, к которым по составу 16S-рРНК наиболее близки митохондрии и хлоропласты большинства эукариот, приведена в табл. 1.

Таблица 1

Грамотрицательные бактерии филогенетической группы Proteobacteria (Протеобактерии)

Основные фенотипические группы	Наиболее распространенные роды
Ферментирующие палочки и вибрионы	Энтеробактерии, <i>Vibrio</i> , <i>Photobacterium</i> , <i>Aeromonas</i> , <i>Zymomonas</i>
Палочки и кокки, обладающие аэробным дыханием	<i>Pseudomonas</i> , <i>Zoogloea</i> , <i>Azotobacter</i> , <i>Beijerinckia</i> , <i>Azomonas</i> , <i>Rhizobium</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Agrobacterium</i> , <i>Acetobacter</i> , <i>Gluconobacter</i> , <i>Legionella</i> , <i>Neisseria</i> , <i>Acinetobacter</i> , <i>Rickettsia</i>
Бактерии, образующие чехлы	<i>Sphaerotilus</i> , <i>Leptothrix</i> , <i>Crenothrix</i>
Бактерии, образующие простеки	<i>Caulobacter</i> , <i>Hyphomicrobium</i>
Паразиты бактерий	<i>Bdellovibrio</i>
Спириллы и магнитоспириллы	<i>Spirillum</i> , <i>Aquaspirillum</i> , <i>Magnetospirillum</i> , <i>Campylobacter</i> , <i>Helicobacter</i>
Миксобактерии	<i>Polyangium</i> , <i>Myxococcus</i>
Бактерии, восстанавливающие сульфаты и серу	<i>Desulfovibrio</i> , <i>Desulfococcus</i> , <i>Desulfosarcina</i> , <i>Desulfuromonas</i>
Нитрифицирующие бактерии	<i>Nitrosomonas</i> , <i>Nitrosospira</i> , <i>Nitrosococcus</i> , <i>Nitrobacter</i> , <i>Nitrococcus</i>
Бактерии, окисляющие серу и железо	<i>Thiobacillus</i> , <i>Thiomicrospira</i> , <i>Thermothrix</i> , <i>Beggiatoa</i> , <i>Thiothrix</i> , <i>Gallionella</i>
Бактерии, окисляющие водород	<i>Alcaligenes</i> , <i>Ancylobacter</i> , <i>Paracoccus</i> , <i>Rhizobium</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Spirillum</i>
Метилотрофные бактерии	<i>Methylomonas</i> , <i>Methylocystis</i> , <i>Methylobacter</i> , <i>Methylococcus</i>
Фотосинтезирующие пурпурные бактерии	Серные: <i>Chromatium</i> , <i>Thiospirillum</i> , <i>Thiocapsa</i> ; Несерные: <i>Rhodobacter</i> , <i>Rhodopseudomonas</i> , <i>Rhodospirillum</i> , <i>Rhodocyclus</i>

Кроме протеобактерий к грамотрицательным относятся следующие основные группы эубактерий: цианобактерии, прохлорофиты, зеленые серные бактерии, зеленые несерные (нитчатые) бактерии, хламидии, флавобактерии, планктомицеты, цитофаги, спирохеты, деинококки, термодесульфобактерии, термотоги, хлорофлексусы, фибробактерии, лептоспириллы, ацидобактерии и др.

Филогенетические ветви грамположительных бактерий – Actinobacteria и Firmicutes. Группа Actinobacteria («актиномицетная ветвь») представлена следующими родами бактерий, имеющими в ДНК высокое содержание ГЦ-пар: *Geodermatophilus*, *Frankia*, *Streptomyces*, *Arthrobacter*, *Micrococcus*, *Actinomyces*, *Bifidobacterium*, *Propionibacterium*, *Actinoplanes*, *Nocardia*, *Rhodococcus*, *Corynebacterium*, *Mycobacterium* и др. Группа Firmicutes («кlostридиальная ветвь» – главным образом грамположительные бактерии с низким содержанием ГЦ-пар в ДНК) состоит из следующих родов: *Clostridium*, *Lactococcus*, *Pediococcus*, *Streptococcus*, *Enterococcus*, *Leuconostoc*, *Listeria*, *Caryophanon*, *Staphylococcus*, *Sarcina*, *Sporosarcina*, *Bacillus*, *Desulfotomaculum*, *Heliobacterium*, *Mycoplasma*, *Ureaplasma* и др.

В составе домена **Archaea** выделяют две основные филогенетические ветви: Crenarchaeota и Euryarchaeota. Деление археобактерий на ветви подтверждается результатами секвенирования целых геномов этих бактерий. Ветвь Crenarchaeota состоит из экстремально термофильных бактерий. Большинство их представителей относится к хемолитоавтотрофам и осуществляет метаболизм серы, некоторые восстанавливают ионы железа и молибдена. В эту ветвь входят также экстремально галофильные бактерии, метаногенные бактерии, термоацидофильные микоплазмы, анаэробные серовосстанавливающие бактерии, а также некоторые другие малоизученные некультивируемые термофильные археобактерии. Многие ученые считают, что именно эти бактерии были первыми формами жизни на нашей планете.

Ветвь Euryarchaeota филогенетически разнородна. Она представлена экстремально галофильными, гипертермофильными, метаногенными и не содержащими клеточных стенок бактериями, а также некультивируемыми видами археобактерий.

Наиболее признанная и используемая искусственная классификация бактерий – классификация, представленная в девятом издании Определителя бактерий Берджи. В этом издании бактерии на основании строения поверхностных структур клетки разделены на четыре категории (отдела): 1) Gracilicutes (от лат. *cutes* – кожа, *gracilis* – тонкий) – грамотрицательные эубактерии, имеющие клеточные стенки; 2) Firmicutes (от лат. *firmus* – прочный) – грамположительные эубактерии, имеющие клеточные стенки; 3) Tendericutes (от лат. *tener* – мягкий, нежный) – эубактерии, лишенные клеточных стенок; 4) Mendosicutes (от лат. *mendosus* – ошибочный) – археобактерии, клеточные стенки которых отличаются от аналогичных структур других прокариот (рис. 7).

В отдел **Gracilicutes** входят бактерии различной морфологии с грамотрицательной клеточной стенкой. Размножение происходит в основном бинарным

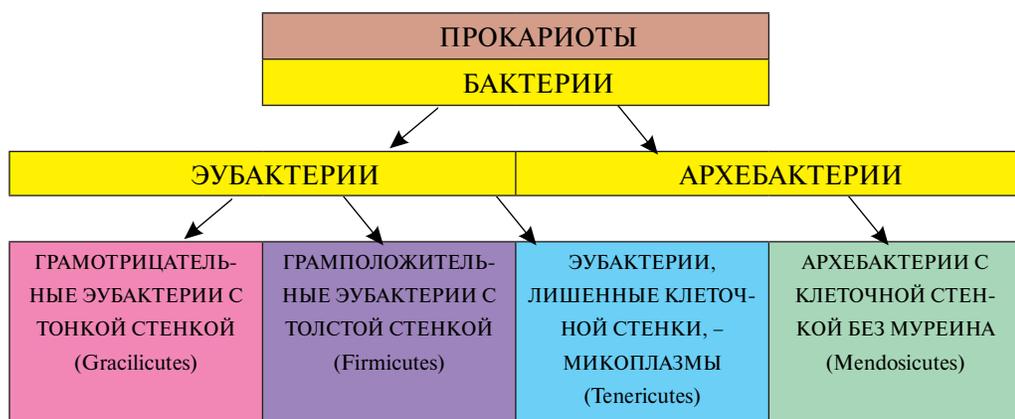


Рис. 7. Основные категории (отделы) бактерий
<http://nsau.edu.ru/images/vetfac/images/ebooks/microbiology/stu/bacter/klassifist.htm>

делением, однако некоторые бактерии размножаются почкованием. Эндоспор не образуют. Большинство подвижны – за счет жгутиков, скольжения, изгибания. Отдел включает аэробные, анаэробные и факультативные анаэробные бактерии; фототрофные и хемотрофные бактерии. Отдел состоит из трех классов: Scotobacteria, Охуриphotobacteria, Анохуриphotobacteria. В класс Scotobacteria входят грамотрицательные бактерии, не использующие световую энергию для обеспечения процессов метаболизма, а получающие ее в результате окислительно-восстановительных реакций. Название класса происходит от греч. *scotos* – темнота. Это самый крупный класс бактерий. В класс Анохуриphotobacteria входят пурпурные и зеленые бактерии, гелиобактерии, осуществляющие аноксигенный фотосинтез (без выделения молекулярного кислорода). Класс Охуриphotobacteria представлен цианобактериями и прохлорофитами, осуществляющими окислительный фотосинтез (с выделением молекулярного кислорода). Этот тип фотосинтеза аналогичен фотосинтезу, протекающему в растениях.

В отдел Firmicutes включены бактерии с грамположительной клеточной стенкой. Клетки в зависимости от формы могут быть палочковидными, кокковидными, нитевидными, ветвящимися. Некоторые представители образуют эндоспоры. Большинство из них неподвижны; подвижные формы имеют перитрихальное жгутикование. В состав отдела входят аэробные, анаэробные и факультативные анаэробные бактерии. Отдел состоит из двух классов: Firmibacteria, Thallobacteria. Класс Firmibacteria включает большое количество «неветвящихся» грамположительных бактерий. Класс Thallobacteria включает бактерии, клетки которых способны «ветвиться».

Отдел Tenericutes представлен бактериями, не имеющими клеточной стенки. В связи с отсутствием клеточной стенки форма клеток непостоянна: в чистой культуре одного вида одновременно присутствуют кокковидные, палочковидные, нитевидные, грушевидные, дисковидные и другие клетки. Размножение бактерий происходит бинарным делением, реже почкованием.

Окрашивание по Граму отрицательное. Характерно образование мелких,растающих в агар колоний. Могут быть сапротрофными, паразитами или патогенами. Отдел состоит из одного класса Mollicutes (микоплазмы).

Отдел Mendosicutes образован бактериями с ригидной клеточной стенкой, не содержащей пептидогликана муреина. Большинство представителей – строгие анаэробы, многие из которых имеют жгутики. Виды характеризуются экологическим и метаболическим разнообразием, способностью жить в экстремальных условиях. Отдел состоит из одного класса – Archaeobacteria.

В составе четырех отделов (основных категорий) выделено 35 групп (или секций) бактерий.

Отдел Gracilicutes:

Группа 1. Спирохеты.

Группа 2. Аэробные (или микроаэрофильные), подвижные, спиралевидные (или вибриоидные) грамотрицательные бактерии.

Группа 3. Неподвижные или редко подвижные грамотрицательные изогнутые бактерии.

Группа 4. Грамотрицательные аэробные (или микроаэрофильные) палочки и кокки.

Группа 5. Факультативно аэробные грамотрицательные палочки.

Группа 6. Грамотрицательные анаэробные прямые, изогнутые или спиралевидные палочки.

Группа 7. Бактерии, осуществляющие диссимиляционное восстановление серы или сульфата.

Группа 8. Анаэробные грамотрицательные кокки.

Группа 9. Риккетсии и хламидии.

Группа 10. Аноксигенные фототрофные бактерии.

Группа 11. Оксигенные фототрофные бактерии.

Группа 12. Аэробные хемолитотрофные бактерии и близкие организмы.

Группа 13. Почкующиеся и (или) образующие выросты бактерии.

Группа 14. Бактерии, имеющие чехлы.

Группа 15. Нефотосинтезирующие скользкие бактерии, не образующие плодовых тел.

Группа 16. Скользящие бактерии, образующие плодовые тела.

Отдел Firmicutes:

Группа 17. Грамположительные кокки.

Группа 18. Грамположительные палочки и кокки, образующие эндоспоры.

Группа 19. Грамположительные палочки правильной формы, не образующие спор.

Группа 20. Грамположительные палочки неправильной формы, не образующие спор.

Группа 21. Микобактерии.

Группы 22–29. Актиномицеты.

Отдел Tenericutes:

Группа 30. Микоплазмы.

Отдел Mendosicutes включает:

Группа 31. Метаногены.

Группа 32. Сульфатредуцирующие археобактерии.

Группа 33. Экстремально галофильные археобактерии (галобактерии).

Группа 34. Археобактерии, лишенные клеточной стенки.

Группа 35. Экстремально термофильные и гипертермофильные археобактерии, метаболизирующие серу.

Заканчивая рассмотрение современных классификаций прокариот, следует отметить, что большинство микроорганизмов природных экосистем еще не выделено в чистые культуры. Считается, что в настоящее время культивировать можно только 0,1 % всего микробного разнообразия, а остальных представителей бактерий вырастить и идентифицировать не удастся, хотя уже в чистую культуру выделены и описаны около 7 тыс. видов прокариот. Детальное изучение некультивируемых представителей прокариот может внести определенные коррективы в существующие системы их классификации.

Глава 3

ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ ГРУПП ПРОКАРИОТИЧЕСКИХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Материал, изложенный в этой главе, сгруппирован и рассмотрен следующим образом: в одних случаях характеризуются отдельные таксономические группы бактерий, а в других – физиологические группы. Это обусловлено тем, что все известные бактерии представляют существенный научный и практический интерес, выполняют свои функции и занимают определенную экологическую нишу.

3.1. ФОТОТРОФНЫЕ БАКТЕРИИ

Физиологическая группа фотосинтезирующих прокариотических организмов представлена пурпурными и зелеными бактериями, большой группой цианобактерий и недавно обнаруженными организмами – гелиобактериями и прохлорофитами. На основании использования энергии света в эту группу могут быть включены и галобактерии. Преобразование световой энергии в энергию химических связей может осуществляться при фотосинтезе трех типов:

- с помощью бактериохлорофиллов без выделения молекулярного кислорода (бескислородный, или аноксигенный, фотосинтез). Этот тип фотосинтеза осуществляют пурпурные и зеленые бактерии, гелиобактерии;
- с помощью хлорофиллов с выделением молекулярного кислорода (кислородный, или оксигенный, фотосинтез). Кислородный фотосинтез, связанный со способностью использовать в качестве донора электронов молекулы воды, присущ большой группе цианобактерий и прохлорофитам;
- с помощью белка бактериородопсина, ковалентно связанного с каротиноидом ретиналем (бесхлорофилльный фотосинтез). Этот процесс не сопро-

вождается выделением молекулярного кислорода. Он характерен для галобактерий, которые относятся к архебактериям.

Способность организмов существовать за счет энергии света в первую очередь связана с наличием у них фотосинтетических пигментов.

Набор пигментов специфичен и постоянен для определенных групп фотосинтезирующих прокариот. Соотношения же между отдельными типами пигментов колеблются в зависимости от вида и условий культивирования. В целом фотосинтетические пигменты прокариот обеспечивают поглощение света с длиной волны 300–1100 нм. Все фотосинтетические пигменты относятся к двум химическим классам соединений: 1) пигменты, в основе которых лежит тетрапиррольная структура (хлорофиллы, фикобилины); 2) пигменты, основу которых составляют полиизопреноидные цепи (каротиноиды).

У фотосинтезирующих прокариот известно более десяти видов хлорофиллов. Хлорофиллы прокариот, осуществляющих бескислородный фотосинтез (пурпурные и зеленые бактерии, гелиобактерии), получили общее название **бактериохлорофиллов**. В настоящее время идентифицировано шесть основных видов бактериохлорофиллов: *a*, *b*, *c*, *d*, *e* и *g*. Клетки пурпурных бактерий в зависимости от вида содержат только одну форму бактериохлорофилла – либо *a*, либо *b*. Клетки зеленых бактерий всегда содержат два типа бактериохлорофилла – основной и минорный. В зависимости от вида бактерий основным может быть бактериохлорофилл *c*, *d* или *e*. Роль основного бактериохлорофилла заключается в поглощении света. Минорным пигментом у всех зеленых бактерий является бактериохлорофилл *a*; он входит в состав фотохимических реакционных центров. Необычный бактериохлорофилл *g* с максимумом поглощения 790 нм обнаружен у облигатных анаэробных фотосинтезирующих гелиобактерий.

Прокариоты, фотосинтез которых сопровождается выделением молекулярного кислорода (цианобактерии и прохлорофиты), содержат хлорофиллы, характерные для фотосинтезирующих эукариотических организмов. У цианобактерий это хлорофилл *a*; в клетках прохлорофит – хлорофиллы *a* и *b*.

К фотосинтетическим пигментам относятся и фикобилины – красные и синие пигменты, содержащиеся только у одной группы прокариот – цианобактерий. Структурные формулы фикобилинов (фикоцианобилина и фикоэритробилина) представлены на рис. 8.

К фикобилинам относится и аллофикоцианин, названный так потому, что его сначала принимали за одну из форм фикоцианина. Фикобилины поглощают свет в широком диапазоне длин волн (450–700 нм) и разделяются по спектрам поглощения на три класса. Два голубых пигмента – аллофикоцианин и фикоцианин, максимумы поглощения которых находятся в области относительно больших длин волн, встречаются у всех цианобактерий. У некоторых представителей этих групп имеется и красный пигмент – фикоэритрин, поглощающий в более коротковолновой области спектра. Фикобилины связаны ковалентной связью с белком, поэтому в клетках цианобактерий они содержатся в виде молекул – фикобилипротеинов. Фикобилипротеины находятся в особых гранулах, называемых **фикобилисомами**, которые расположены на внешней поверхности тилакоидов. Энергия поглощаемого этими пигментами

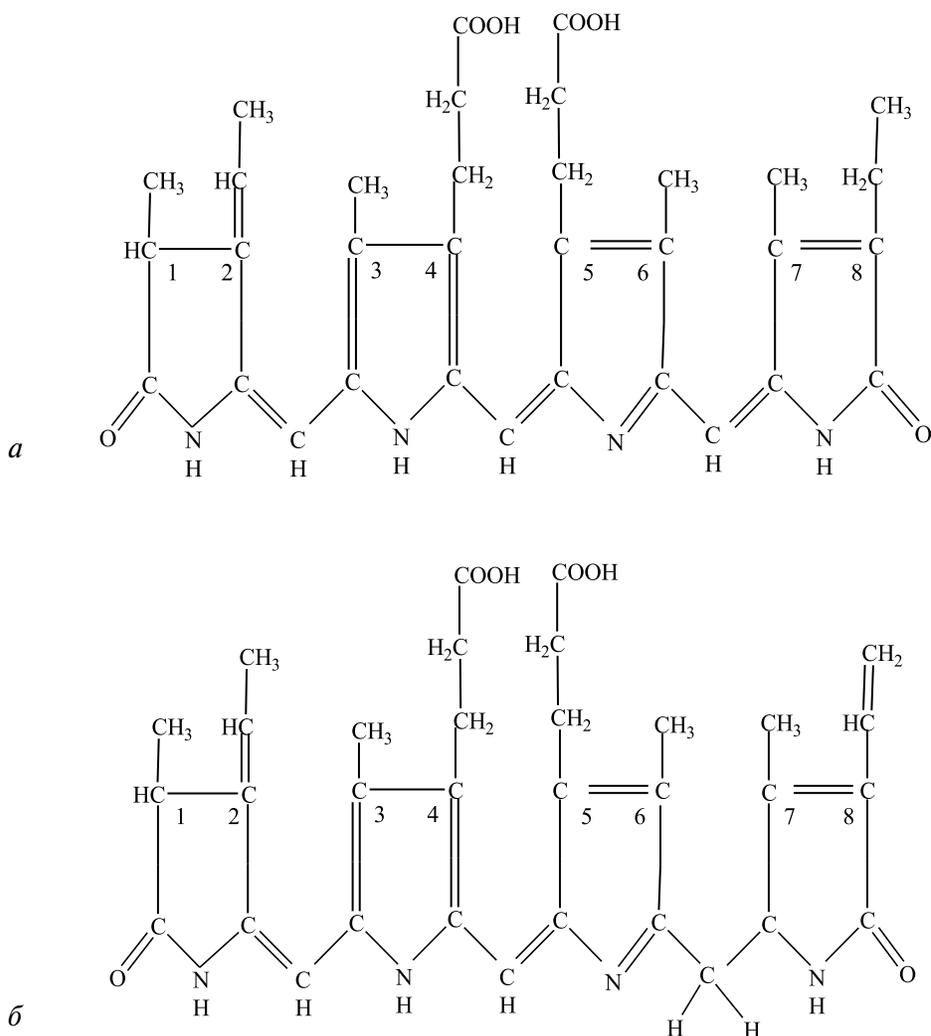


Рис. 8. Фикобилины фикобилипротеинов у цианобактерий:
a – фикоцианобилин (фикоцианин); *b* – фикоэритробилин (фикоэритрин)

света с очень высокой эффективностью переносится в содержащие хлорофилл фотохимические реакционные центры, расположенные в тилакоидах. Эти три класса фикобилинов, различающихся по спектрам поглощения, составляют цепь переноса энергии в фикобилисомах (рис. 9).

К вспомогательным фотосинтетическим пигментам, которые содержат все прокариоты, относятся каротиноиды. Большинство из них построено на основе конденсации восьми изопреноидных остатков. У некоторых каротиноидов полиизопреноидная цепь открыта и не содержит циклических группировок. Такие каротиноиды называются *алифатическими*. У большинства каротиноидов на одном или обоих концах цепи расположено по ароматическому (*ариль-*

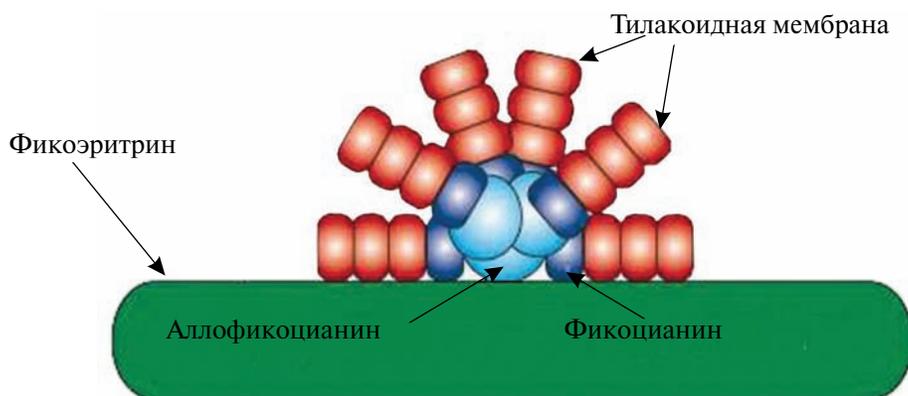


Рис. 9. Схематическое изображение части тилакоида с прикрепленной фикобилисомой

ные) или β -иононовому (*алициклические*) кольцу. Выделяют также каротиноиды, не содержащие в молекуле кислорода, и кислородсодержащие, которые называются *ксантофиллами*.

Состав каротиноидов фотосинтезирующих прокариот весьма разнообразен. Наряду с пигментами, одинаковыми у разных групп, для каждой из них обнаружены уникальные каротиноиды или их наборы. Наиболее неоднороден состав каротиноидных пигментов у пурпурных бактерий, из клеток которых выделено свыше 50 типов каротиноидов. В клетках большинства пурпурных бактерий содержатся только алифатические каротиноиды, многие из них принадлежат к группе ксантофиллов. Зеленые бактерии по составу каротиноидов отличаются от пурпурных. Основные каротиноиды зеленых бактерий — арильные, содержащие одно или два ароматических кольца.

Каротиноидные пигменты поглощают свет в синем и зеленом участках спектра, т. е. в области длин волн 400–550 нм. Как и хлорофиллы, эти пигменты локализованы в мембранах и связаны с мембранными белками без образования ковалентных связей. Функции каротиноидов фотосинтезирующих прокариот многообразны. В качестве вспомогательных фотосинтетических пигментов каротиноиды поглощают кванты света в коротковолновой области спектра, которые затем передаются на хлорофилл. Для некоторых галофильных бактерий показана способность ретиналя в комплексе с бактериородопсином осуществлять особый бесхлорофилльный тип фотосинтеза. Известно участие каротиноидов в осуществлении реакций фототаксиса, а также в защите клетки от токсических эффектов синглетного (атомарного) кислорода.

Рассмотрим структурную организацию фотосинтетического аппарата прокариот.

У каждой из основных групп прокариот фотосинтетический аппарат организован по-своему и определяется тем, какие пигменты входят в его состав, какие вещества являются переносчиками электронов и где локализованы фотохимические реакционные центры.

Фотосинтетический аппарат состоит из трех основных компонентов:

- светособирающих пигментов, поглощающих энергию света и передающих ее в фотохимические реакционные центры;
- фотохимических реакционных центров, где происходит трансформация электромагнитной формы энергии в химическую;
- фотосинтетических электронтранспортных систем, обеспечивающих перенос электронов, сопряженный с запасанием энергии в молекулах АТФ.

Два первых компонента фотосинтетического аппарата состоят из пигментов (табл. 2). Фотосинтетические электронтранспортные системы у разных групп бактерий содержат свои специфические переносчики и будут рассмотрены ниже.

Таблица 2

Функции различных пигментов в фотосинтезе
(по М. В. Гусеву, Л. А. Минеевой, 2003)

Пигменты		Пурпурные бактерии	Зеленые бактерии	Гелиобактерии	Циано-бактерии	Прохлаорофиты
Светособирающие пигменты	Хлорофиллы	Бактериохлорофилл <i>a</i> или <i>b</i>	Бактериохлорофиллы <i>a + c</i> , <i>a + d</i> , <i>a + e</i>	Бактериохлорофилл <i>g</i>	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофиллы <i>a + b</i>
	Фикобилипротеины	Нет	Нет	Нет	Фикоцианин, аллофикоцианин, фикоэритрин	Нет
	Основные каротиноиды	Алифатические и арильные	Арильные и алициклические	Единственный алифатический: нейроспорин	Алициклические	Алициклические
Хлорофиллы, входящие в состав реакционного центра		Бактериохлорофилл <i>a</i> или <i>b</i>	Бактериохлорофилл <i>a</i>	Бактериохлорофилл <i>g</i>	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>a</i>

Фотосинтезирующие бактерии отличаются друг от друга и по расположению в клетке компонентов фотосинтетического аппарата. Два компонента этого аппарата – фотохимические реакционные центры и фотосинтетические электронтранспортные системы – у всех фототрофных бактерий локализованы в цитоплазматической мембране и ее производных (тилакоидах). Локализация же светособирающих пигментов в разных группах фотосинтезирующих прокариот различна. У пурпурных бактерий, гелиобактерий и прохлорофит светособирающие пигменты в виде комплексов с белками интегрированы в мембранах. В клетках зеленых бактерий основная масса светособирающих пигментов находится в хлоросомах, у цианобактерий – в фикобилисомах.

3.1.1. ФОТОСИНТЕЗ У ПРОКАРИОТ

Под **фотосинтезом** понимают происходящее в клетках фототрофных организмов преобразование световой энергии в биохимически доступную энергию (АТФ) и восстановленную форму переносчиков восстановительных эквивалентов (НАДФН), а также связанный с этими процессами синтез клеточных компонентов.

Фотосинтез начинается с поглощения квантов света молекулами хлорофилла, бактериохлорофилла и другими пигментами. Молекула пигмента, воспринявшая квант света, переходит в крайне кратковременное возбужденное состояние ($\leq 10^{-9}$ с), которое заканчивается возвращением ее к исходному, стабильному уровню. Этот переход сопровождается либо передачей возбужденного состояния другой молекуле пигмента, либо потерей сообщенной энергии в виде тепла, флуоресценции или фосфоресценции. Если энергия электронных возбужденных состояний передается по комплексу пигментов, то некоторое ее количество может достигать фотохимических реакционных центров, где происходит превращение световой энергии в химическую (табл. 3).

Таблица 3

Фотохимические реакционные центры фототрофных бактерий (по М. В. Гусеву, Л. А. Минеевой, 2003)

Группы фотосинтезирующих эубактерий		Состав фотохимических реакционных центров		
		Первичный донор электронов	Первичный акцептор электронов	Вторичный акцептор электронов
Пурпурные серные и несерные бактерии		Б/хл <i>a</i> (P_{870}) Б/хл <i>b</i> (P_{960})	Б/феоф <i>a</i> Б/феоф <i>b</i>	Убихинон, менахинон
Зеленые бактерии	нитчатые	Б/хл <i>a</i> (P_{865})	Б/феоф <i>a</i>	Менахинон
	серные	Б/хл <i>a</i> (P_{840})	Б/хл <i>c</i> (P_{663})	FeS
Гелиобактерии		Б/хл <i>g</i> (P_{798})	Б/хл <i>g</i> (P_{670})	Хинон в комплексе с FeS
Цианобактерии	ФС I	Хл <i>a</i> (P_{700})	Хл <i>a</i>	FeS
	ФС II	Хл <i>a</i> (P_{680})	Феоф <i>a</i>	Пластохинон
Прохлорофиты	ФС I	Хл <i>a</i> (P_{700})	Информация отсутствует	Информация отсутствует
	ФС II	Хл <i>a</i> (P_{680})	Информация отсутствует	Информация отсутствует

Примечание: ФС – фотосистема; б/хл – бактериохлорофилл; хл – хлорофилл; б/феоф – бактериофеофитин; феоф – феофитин; П – фотохимически активные формы хлорофилла с указанием длины волны, при которой происходит индуцированное светом изменение поглощения пигмента; FeS – железосеросодержащие белки.

Молекулы хлорофилла или бактериохлорофилла (первичные доноры электронов) фотохимического реакционного центра тесно сопряжены с молекулами первичного акцептора электронов, и поэтому возбужденная молекула хлорофилла или бактериохлорофилла может отдавать им электрон. Отдав электрон, молекула хлорофилла или бактериохлорофилла приобретает способность акцептировать электрон. Чтобы предотвратить возвращение электрона на молекулу донора, вторичный акцептор принимает электрон от первичного акцептора и стабилизирует таким способом разделение зарядов. Реакции обратимого окисления-восстановления хлорофилла под воздействием света происходят в фотохимическом реакционном центре и являются «первичными» химическими реакциями фотосинтеза.

Электрон со вторичного акцептора поступает в фотосинтетическую электронтранспортную цепь и по ее переносчикам может возвращаться на хлорофилл или бактериохлорофилл фотохимического реакционного центра. Последними переносчиками фотосинтетической электронтранспортной цепи, т. е. непосредственными донорами, с которых электроны поступают на хлорофилл или бактериохлорофилл фотохимического реакционного центра, у фотосинтезирующих организмов в большинстве случаев служат цитохромы типа *c*. Возвращение электрона на хлорофилл фотохимического реакционного центра — темновой процесс. Электрон перемещается по цепи переносчиков в соответствии с электрохимическим градиентом. Такой транспорт электронов получил название *циклического*.

Кроме циклического транспорта электронов у фотосинтезирующих прокариот существует нециклический путь переноса электронов. При этом электрон, «оторванный» от молекулы хлорофилла фотохимического реакционного центра (первичного донора), по электронтранспортной цепи, состоящей из переносчиков электронов, не возвращается к молекуле хлорофилла фотохимического реакционного центра, а передается на такие центральные метаболиты клетки, как НАДФ⁺ или окисленный ферредоксин. В итоге электрон, покинувший молекулу хлорофилла, выводится из «системы». Возникает односторонний незамкнутый электронный поток, получивший название *нециклического* пути переноса электронов.

Показано, что у пурпурных и зеленых нитчатых бактерий функционирует только циклический светозависимый поток электронов. У остальных групп фотосинтезирующих прокариот фотоиндуцируется как циклический, так и нециклический перенос электронов.

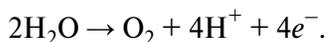
Поток электронов по цепи переносчиков при фотосинтезе на определенных этапах сопряжен с направленным перемещением протонов через мембрану, что приводит к созданию протонного градиента, который при участии фермента АТФ-синтазы используется для синтеза молекул АТФ.

Фосфорилирование, сопряженное с циклическим потоком электронов, получило название *циклического фотофосфорилирования*. Соответственно *нециклическим фотофосфорилированием* называют синтез АТФ, сопряженный с нециклическим электронным транспортом.

Рассмотрим, как происходит кислородный и анакислородный фотосинтез.

Оксигенный фотосинтез характерен для цианобактерий и прохлорофит. При оксигенном фотосинтезе работают две пигментные системы, включающиеся последовательно. Пигментную систему цианобактерий, возбуждаемую более длинноволновым светом ($\lambda < 730$ нм), называют фотосистемой I. Она содержит хлорофилл хл a_1 (P_{700}) – первичный донор электронов в первой фотореакции. Световая энергия, поглощаемая светособирающими пигментами фотосистемы I, передается в фотохимический реакционный центр и переводит в возбужденное состояние хл a_1 . Далее хл a_1 отдает один электрон, при этом он окисляется и превращается в хл a_1^+ . Вторичным акцептором отданного электрона служит железосерный белок. Он обладает еще более отрицательным окислительно-восстановительным потенциалом и способен отдавать электрон ферредоксину, а с восстановленного ферредоксина восстановительный эквивалент может передаваться на НАДФ⁺ или другие акцепторы. Наряду с этим возможен и циклический перенос электронов, при котором электрон от железосеросодержащего белка передается на пластохинон, цитохромы и пластоцианин обратно к хлорофиллу a_1^+ фотохимического реакционного центра.

Фотохимический реакционный центр фотосистемы II содержит хлорофилл a_2 (хл a_2) (P_{680}^*), который служит первичным донором электронов во второй фотосистеме. Получив энергию, поглощенную светособирающими пигментами фотосистемы II, хлорофилл a_2 переходит в возбужденное состояние. Электрон принимает молекула первичного акцептора феофитина a , а затем он передается на молекулу пластохинона, который при этом восстанавливается до семихинона. Донором электронов для фотосистемы II служит вода. «Дырка», образовавшаяся в хл a_2^+ в результате потери электрона, заполняется одним из электронов, освобождающихся в результате образования O_2 при разложении H_2O :



Разложение воды происходит при участии ионов марганца.

Две описанные выше пигментные системы связаны между собой электрон-транспортной цепью. Важное ее звено – пластохинон, который находится в большом избытке и выполняет функцию накопителя (депо) электронов. Этот накопитель может связывать не менее 10 электронов. Окисление пластохинона осуществляет фотосистема I, т. е. электроны «накопителя» расходуются на заполнение «дырок» в хл a_1^+ . От пластохинона электроны передаются последовательно железосерному белку, комплексу b_6/f , затем пластоцианину и, наконец, хлорофиллу a_1^+ . Таким образом, пластохинон выполняет важную функцию накопления и дальнейшей передачи электронов, поступающих из нескольких электронтранспортных цепей. Схематически пространственную ориентацию электронтранспортной системы внутри тилакоидной мембраны можно изобразить следующим образом (рис. 10).

В итоге две фотосистемы вместе со связывающей их электронтранспортной цепью обеспечивают направленный поток электронов от воды (с внутренней стороны тилакоидной мембраны) к НАДФ⁺ (с внешней стороны). В результате происходит восстановление НАДФ⁺ и образование заряда на мембране.

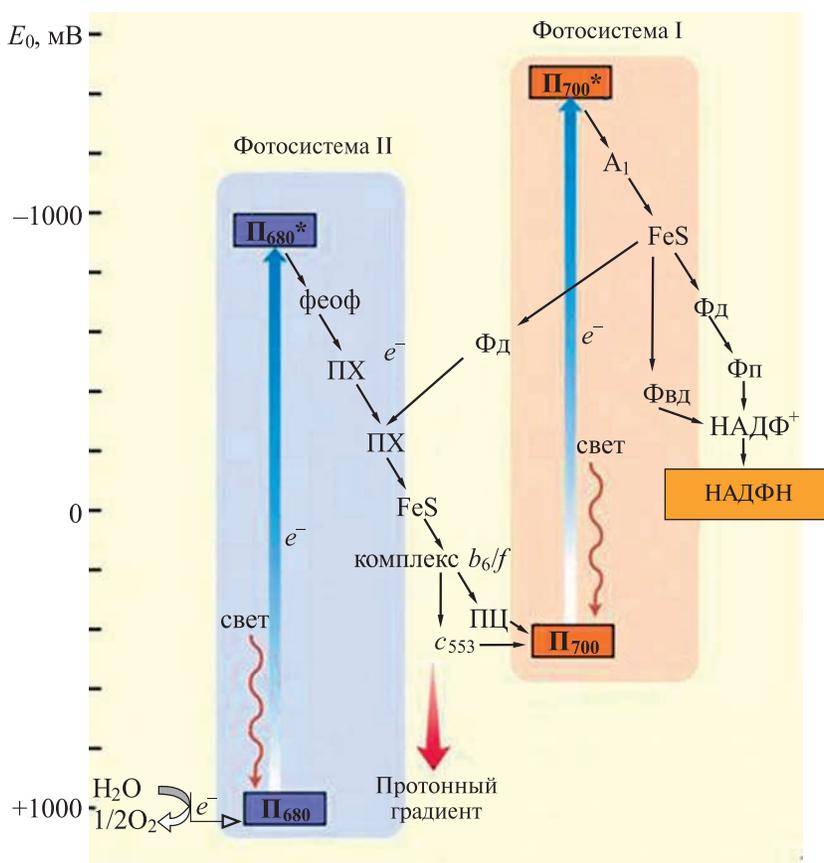


Рис. 10. Организация фотосинтетического аппарата у цианобактерий: феоф – феофитин; FeS – железосеросодержащий белок; Фд – ферредоксин; Фвд – флаводоксин; Фп – флавопротеин; ПХ – пластохинон; ПЦ – пластоцианин; c_{553} , b_6 , f – цитохромы; P_{700}^* – хл a_1 реакционного центра; P_{680}^* – хл a_2 реакционного центра; A_1 – первичный акцептор электрона

Иными словами, световые реакции выступают в роли протонного насоса, который работает за счет энергии света и создает положительный заряд внутри тилакоида, мембрана аккумулирует энергию в форме протонного градиента, и эта энергия используется для синтеза АТФ.

Аноксигенный фотосинтез характерен для пурпурных и зеленых бактерий, гелиобактерий, в клетках которых содержатся пигменты для функционирования только одной фотосистемы, а в процессе фотосинтеза кислород не выделяется, хотя фотореакции у них различаются.

Рассмотрим фотореакции у пурпурных и зеленых нитчатых бактерий. Энергия, поглощенная светособирающими пигментами (бактериохлорофиллом и каротиноидами), передается бактериохлорофиллу фотохимического реакционного центра. Первичным акцептором электронов служит бакте-

риофеофитин *a* или *b*. Далее электроны возвращаются с участием ряда переносчиков электронтранспортной цепи на молекулы бактериохлорофилла фотохимического реакционного центра. В результате такого циклического транспорта электронов синтезируется энергия, аккумулируемая в молекулах АТФ. Восстановленные формы переносчиков восстановительных эквивалентов (НАДН или НАДФН) образуются вследствие обратного транспорта электронов (переноса против электрохимического градиента) по электронтранспортной цепи за счет энергии, генерируемой в процессе циклического транспорта электронов. Это темновой процесс, донорами электронов которого являются экзогенные вещества (H_2S , тиосульфат, молекулярный водород, органические соединения) (рис. 11).

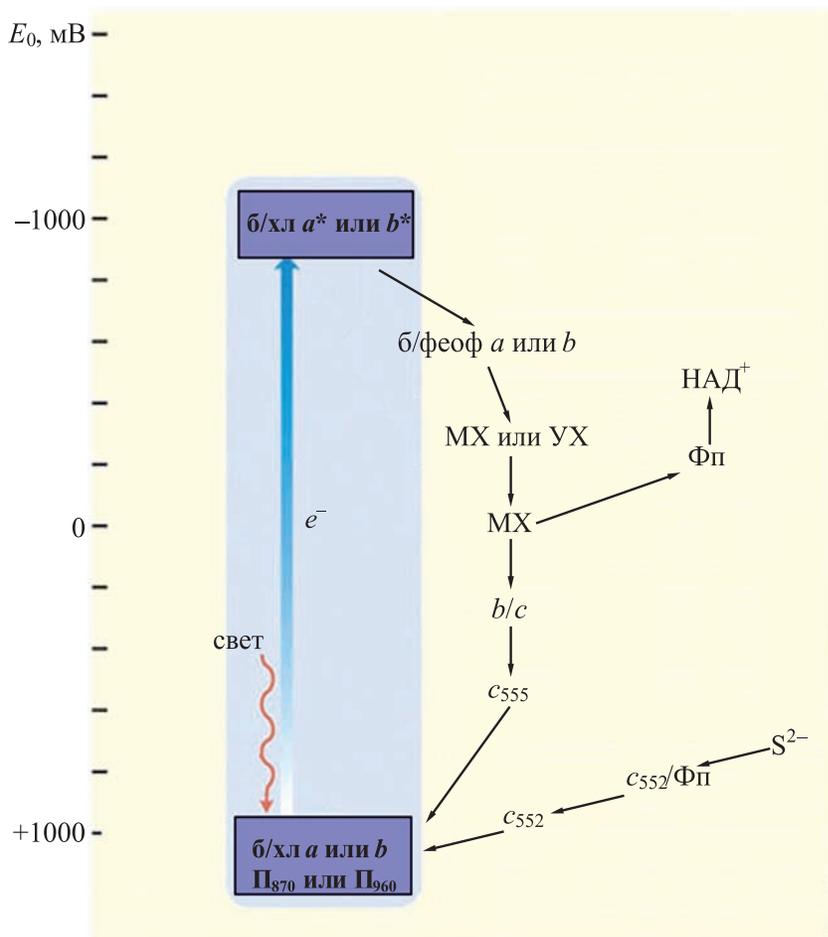


Рис. 11. Организация фотосинтетического аппарата у пурпурных бактерий:
 б/хл – бактериохлорофилл; б/хл *a** или *b** – бактериохлорофилл *a* или *b* реакционного центра; б/феоф – бактериофеофитин; Фп – флавопротеин;
 МХ – менахинон; УХ – убихинон; *b*, *c*, c_{552} , c_{555} – цитохромы

Таким образом, у пурпурных и зеленых нитчатых бактерий имеется циклический транспорт электронов, в процессе которого образуется АТФ, и обратный транспорт электронов, при котором синтезируются восстановленные формы переносчиков восстановительных эквивалентов НАДН или НАДФН.

У зеленых серобактерий и гелиобактерий в результате фотохимической реакции одного типа индуцируется как циклический транспорт электронов, приводящий к образованию АТФ, так и нециклический, при котором образуется восстановитель (рис. 12).

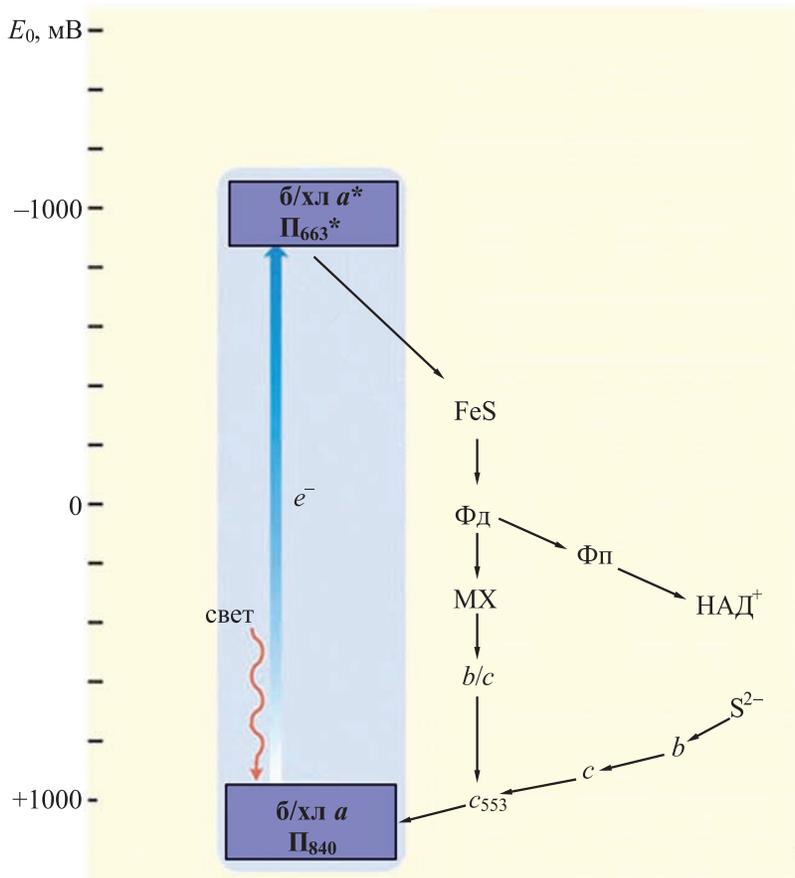


Рис. 12. Организация фотосинтетического аппарата у зеленых серобактерий: б/хл – бактериохлорофилл; б/хл a^* – бактериохлорофилл a реакционного центра; FeS – железосеросодержащий белок; Фд – ферредоксин; Фп – флавопротеин; МХ – менахинон; b , c , c_{553} – цитохромы

Таким образом, в процессе фотохимических реакций у различных представителей фототрофных бактерий образуются молекулы АТФ и восстановленные формы переносчиков восстановительных эквивалентов НАДН или НАДФН. Эти первые стабильные продукты фотосинтеза используются в конструктивном метаболизме бактерий для ассимиляции углекислого газа (фотоавтотрофы) и органических соединений (фотогетеротрофы).

3.1.2. ПУРПУРНЫЕ БАКТЕРИИ

Пурпурные бактерии относятся к протеобактериям и к классу *Анохурphotobacteria*. Общим для всех представителей пурпурных бактерий является то, что компоненты фотосинтетического аппарата находятся в тилакоидах. В большинстве случаев типичным для данной группы бактерий хлорофиллом считается бактериохлорофилл *a*. Все эти бактерии способны фиксировать CO_2 в цикле Кальвина. Многие пурпурные бактерии проявляют способность к азот-фиксации.

Группа пурпурных бактерий в настоящее время насчитывает более 50 видов. Все пурпурные бактерии – одноклеточные микроорганизмы разной морфологии (рис. 13). Размеры их колеблются от 1 до 20 мкм в длину и от 0,3 до 6 мкм в ширину. Среди пурпурных бактерий есть неподвижные и подвижные формы. Движение осуществляется с помощью одного или пучка жгутиков, расположенных обычно полярно. Большинство пурпурных бактерий размножается бинарным делением, некоторые виды – почкованием. Все пурпурные бактерии окрашиваются отрицательно по Граму.

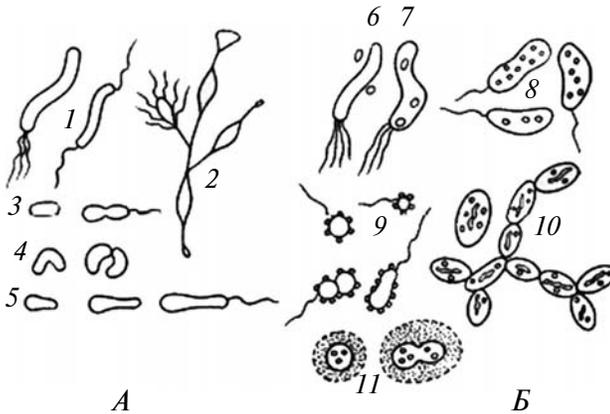


Рис. 13. Основные морфологические типы пурпурных бактерий:
А – несерные пурпурные бактерии: 1 – *Rhodospirillum*; 2 – *Rhodomicrobium*; 3 – *Rhodobacter sphaeroides*; 4 – *Rhodocyclus*; 5 – *Rhodopseudomonas palustris*; Б – пурпурные серобактерии: 6 – *Ectothiorhodospira*; 7 – *Thiospirillum*; 8 – *Chromatium*; 9 – *Thiocystis*; 10 – *Thiodictyon*; 11 – *Thiocapsa* (по В. М. Горленко, Г. А. Дубининой, С. И. Кузнецову, 1977)

По способности использовать в качестве доноров электронов элементарную серу в группе пурпурных бактерий выделяют два семейства: пурпурные серные (*Chromatiaceae*) и пурпурные несерные (*Rhodospirillaceae*) бактерии.

Все представители пурпурных серных бактерий могут расти при освещении в анаэробных условиях на минимальной среде, содержащей в качестве единственного источника углерода CO_2 , используя H_2S в качестве донора электронов. Таким образом, для серных бактерий основной способ существования – фотолитоавтотрофия. Многие виды используют для этой цели молекулярную серу (S^0), сульфит (SO_3^{2-}), тиосульфат ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$), молекулярный водород. Суль-

фид окисляется последовательно до молекулярной серы, далее до сульфата (SO_4^{2-}), при этом капли серы, окруженные белковой мембраной, временно откладываются в периплазматическом пространстве. Это происходит в результате того, что окисление H_2S до S^0 превосходит скорость последующего окисления S^0 до SO_4^{2-} .

Для большинства пурпурных несерных бактерий характерен фотооргано-гетеротрофный образ жизни. Донорами электронов и источниками углерода в процессе фотосинтеза являются жирные кислоты, спирты, углеводы, аминокислоты.

Некоторые пурпурные несерные бактерии растут при освещении на минеральной среде, используя в качестве донора электронов H_2S , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ или S^0 . В большинстве случаев сульфид окисляется только до молекулярной серы, никогда не откладывающейся в клетке, но в отдельных случаях возможно последующее окисление S^0 до сульфата.

В группе пурпурных несерных бактерий обнаружено большое разнообразие метаболических путей, связанных с получением энергии. Многие представители этой группы способны расти в темноте в микроаэрофильных или аэробных условиях, получая энергию в процессе дыхания. У них активно функционирует замкнутый цикл Кребса, гликолитический путь и другие пути катаболизма органических соединений. Представители рода *Rhodobacter* способны к хемолито-автотрофии. Они растут на минеральной среде в темноте при пониженной концентрации O_2 , используя энергию, получаемую при окислении молекулярного водорода, для ассимиляции CO_2 . У представителей рода *Rhodobacter* обнаружена также способность к росту в анаэробных условиях за счет окисления органических соединений в процессе нитратного дыхания. Кроме того, для ряда пурпурных несерных бактерий показана способность расти анаэробно в темноте, осуществляя сбраживание органических субстратов (углеводы, пируват и др.).

Таким образом, можно заключить, что для пурпурных несерных бактерий источниками энергии могут быть фотосинтез, аэробное дыхание, анаэробное дыхание и брожение.

3.1.3. ЗЕЛЕННЫЕ БАКТЕРИИ

Зеленые бактерии в соответствии с современной филогенетической классификацией относятся к отдельной группе грамотрицательных бактерий и к классу *Анохурphotobacteria*. Среди зеленых бактерий выделяют зеленые серные (*Chlorobiaceae*) и зеленые нитчатые (*Chloroflexaceae*).

Все зеленые серные бактерии – одноклеточные неподвижные микроорганизмы (рис. 14). Клетки мелкие ($0,3-1,2 \times 0,5-2,7$ мкм), палочковидные, яйцеобразные или слегка изогнутые. Размножение осуществляется бинарным делением. В качестве запасного вещества зеленые серные бактерии накапливают гликогенподобный полисахарид. Поли- β -гидроксимасляная кислота не обнаружена.

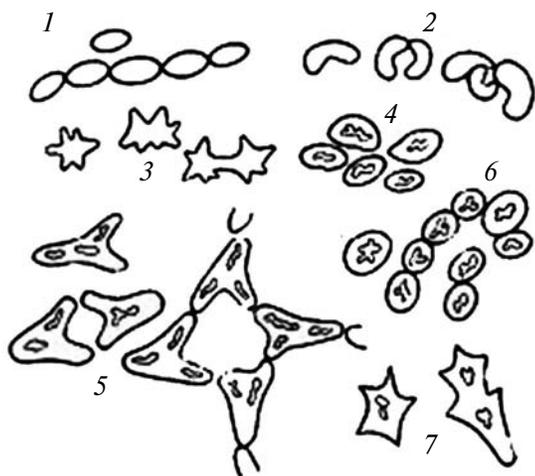


Рис. 14. Основные морфологические формы зеленых серобактерий:
 1 – *Chlorobium limicola*; 2 – *Chlorobium vibrioforme*; 3 – *Prosthecochloris aestuarii*;
 4 – *Pelodictyon lutecium*; 5 – *Pelodictyon clathratiforme*; 6 – *Clathrochloris sulfurica*;
 7 – *Ancalochloris perflievii* (по В. М. Горленко, Г. А. Дубининой, С. И. Кузнецову, 1977)

Зеленые серные бактерии являются строго анаэробными фотолитоавтотрофами. В качестве доноров электронов они используют H_2S или другие восстановленные неорганические соединения серы, а также молекулярный водород. Образующаяся при окислении H_2S элементарная сера, прежде чем окислиться до сульфата, откладывается вне клетки.

Многие из зеленых серных бактерий нуждаются в витамине B_{12} . Как правило, эти бактерии способны фиксировать молекулярный азот. По всем перечисленным свойствам они похожи на пурпурные серные бактерии. Действительно, пурпурные и зеленые серные бактерии обычно сосуществуют в освещенной, богатой сульфидами анаэробной водной среде, и области их распространения в значительной степени перекрываются. Однако эти две группы заметно различаются по используемым источникам углерода. Ни один из видов зеленых серных бактерий не может расти фотогетеротрофно, имея в качестве единственного и основного источника углерода органические соединения, если в среде отсутствуют неорганические восстановители (пурпурные серные бактерии могут использовать и органические источники углерода). Зеленые серные бактерии не имеют рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилазы, поэтому они не могут ассимилировать CO_2 в цикле Кальвина, а фиксируют его в цикле Арнона, в котором CO_2 фиксируется на органических кислотах с образованием конечного продукта – щавелевоуксусной кислоты (для сравнения: конечный продукт цикла Кальвина – глюкоза, гликоген и другие углеводы).

Зеленые нитчатые бактерии представляют собой передвигающиеся путем скольжения организмы, состоящие из множества палочковидных клеток, которые называются **трихомами** и достигают в длину 100–300 мкм (рис. 15). У некоторых видов трихомы окружены слизистым чехлом.

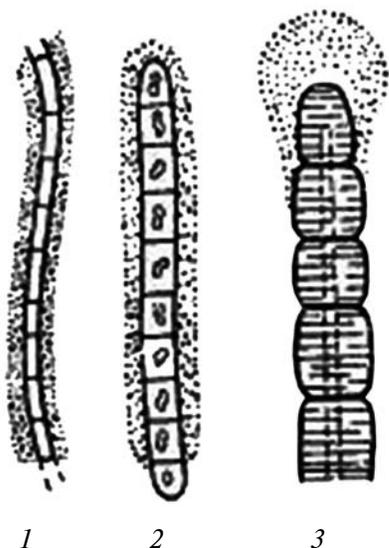


Рис. 15. Основные морфологические формы зеленых скользящих бактерий:
 1 – *Chloroflexus aurantiacus*; 2 – *Chloronema giganteum*;
 3 – *Oscillochloris chrysea*
 (по В. М. Горленко, Г. А. Дубининой,
 С. И. Кузнецову, 1977)

Все описанные представители семейства Chloroflexaceae имеют типичную грам-отрицательную клеточную стенку, но не ригидную, а гибкую, обеспечивающую скользящее движение со скоростью 0,1–0,4 мкм/с. Клетки размножаются поперечным бинарным делением. Кроме того, как и все нитчатые формы, зеленые скользящие бактерии размножаются путем отделения небольшой части трихома.

Физиолого-биохимическая характеристика зеленых нитчатых бактерий основана на данных, полученных для одного из представителей этой группы – *Chloroflexus aurantiacus*, поскольку большинство остальных не выделены к настоящему времени в чистой культуре. Нитчатые зеленые бактерии *C. aurantiacus* являются факультативными анаэробами и фототрофами. На свете они растут в аэробных и анаэробных условиях в присутствии разнообразных органических соединений: углеводов, спиртов, органических кислот и аминокислот. В темноте рост возможен только в аэробных условиях. Таким образом, органические соединения используются этим организмом несколькими путями: в качестве источников углерода, источников энергии и доноров электронов.

Зеленые нитчатые бактерии практически не способны к фототрофному росту на CO_2 и H_2 , и, следовательно, эти бактерии являются, скорее, фотогетеротрофами. Фотоассимиляция CO_2 у *Chloroflexus aurantiacus* происходит в цикле Кальвина, на что указывает обнаруженный у них активный фермент рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилаза. Метаболизм органических углеродных соединений осуществляется в результате функционирования полного цикла трикарбоновых кислот и глиоксилатного цикла. Попытки обнаружить у данных бактерий способность к фиксации молекулярного азота пока не дали положительных результатов.

3.1.4. ГЕЛИОБАКТЕРИИ

Гелиобактерии в соответствии с филогенетической классификацией относятся к кластеру кистриальной ветви грамположительных бактерий. Они осуществляют аноксигенный фотосинтез благодаря наличию в клетках единственного бактериохлорофилла *g*, который не обнаружен у других бактерий с бескислородным типом фотосинтеза.

В клетках гелиобактерий кроме бактериохлорофилла *g* имеется небольшое количество каротиноидов.

Гелиобактерии являются единственными грамположительными фототрофами, способными к образованию настоящих эндоспор. Описаны четыре рода гелиобактерий: *Heliobacterium*, *Heliophilum*, *Heliozestis*, *Heliobacillus*. Все они представлены палочковидными клетками, часто имеющими суженные окончания.

Гелиобактерии – облигатные фототрофы. Рост возможен только на свету в анаэробных условиях. Источниками углерода могут служить некоторые органические кислоты (уксусная, молочная, масляная, пировиноградная). Дыхательный метаболизм отсутствует. Гелиобактерии – активные азотфиксаторы. Они обитают в почвах и содовых озерах.

3.1.5. ЦИАНОБАКТЕРИИ

Цианобактерии еще недавно рассматривали как синезеленые водоросли – особый тип низших растений. Сходство синезеленых водорослей с бактериями было отмечено давно. В 1875 г. Ф. Кон объединил их с бактериями в отдел *Schizophyta* – растения-дробянки, т. е. растения, размножающиеся бинарным делением.

В 1978 г. Н. Гиббонс и Р. Меррей, основываясь на ряде свойств, отнесли синезеленые водоросли к прокариотам, а Р. Стейниер предложил отказаться от названия «синезеленые водоросли» и ввести термин «цианобактерии», что обусловлено рядом специфических свойств:

- наличием клеточной стенки, состоящей из пептидогликана муреина;
- отсутствием мембраны, отделяющей наследственный материал от цитоплазмы;
- наличием рибосом 70S-типа;
- способностью развиваться при температуре выше 55 °С;
- способностью фиксировать молекулярный азот;
- наличием в ряде случаев аэросом и карбоксисом – цитоплазматических включений, встречающихся только у прокариот;
- сходством с другими эубактериями по спектрам чувствительности к антибиотикам.

В настоящее время в соответствии с филогенетической классификацией цианобактерии относятся к отдельной группе грамотрицательных бактерий. Цианобактерии – морфологически разнообразная группа грамотрицательных прокариот, включающая одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы. Клетки могут быть сферическими, палочковидными или изогнутыми.

ми, одиночными или образующими скопления, удерживаемые совместно после ряда делений с помощью окружающего их общего чехла. Многоклеточные формы имеют нитевидное строение. Нити (трихомы или филаменты) бывают простые или ветвящиеся. **Простые нити** состоят из одного ряда клеток, имеющих одинаковые размеры, форму и строение, или клеток, различающихся по этим параметрам. **Ветвящиеся трихомы** возникают в результате нескольких механизмов, в связи с чем различают ложное и истинное ветвление. К **истинному ветвлению** приводит способность клеток трихома делиться в разных плоскостях, в результате возникают многорядные трихомы или однорядные нити с однорядными боковыми ветвями. **Ложное ветвление** трихомов не связано с особенностями деления клеток внутри нити, а является результатом прикрепления или соединения нитей под углом друг к другу.

Для разных представителей этой группы прокариот характерна способность к скользящему движению, осуществляющемуся по твердому субстрату без помощи жгутиков.

Основной способ размножения цианобактерий – последовательное бинарное деление. Однако при определенных условиях вегетативные клетки генетически предрасположены к дифференциации в специализированные репродуктивные структуры: нанноциты, бaeоциты и экзоспоры у одноклеточных представителей и гормогонии и гормоцисты у нитчатых цианобактерий.

Нанноциты образуются в результате ряда последовательных делений материнской клетки, не сопровождающихся ростом дочерних клеток.

Баеоциты образуются путем многократного деления клеток внутри общей дополнительной оболочки-чехла, в результате чего образуется спорангий с мелкими баеоцитами. Последние освобождаются после разрыва оболочки спорангия. Освобождающиеся баеоциты либо окружены только обычной для цианобактерий клеточной стенкой грамотрицательного типа, либо имеют дополнительный внешний чехол. Баеоциты могут быть подвижными и неподвижными.

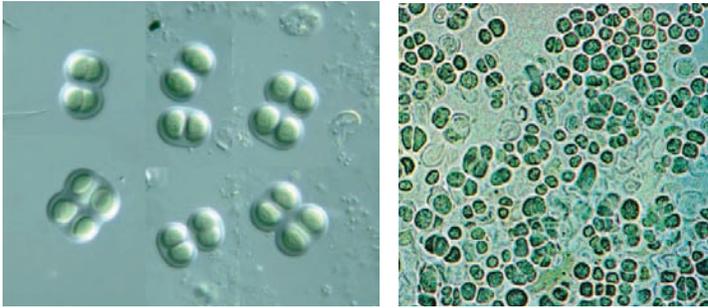
Образование **экзоспор** происходит также путем деления клетки внутри чехла. При этом наблюдается непрерывное последовательное отчленение спор от апикальной части материнской клетки. Базальная часть продолжает расти и, достигнув исходных размеров, делится с образованием экзоспоры.

Гормогонии представляют собой фрагменты трихома, отделившиеся от материнской нити и обладающие подвижностью.

Гормоцисты, или **гормоспоры**, – короткие ряды гранурованных клеток, окруженные самостоятельным плотным толстым слизистым чехлом.

В настоящее время цианобактерии разделены на пять порядков, различающихся морфологическими признаками: Chroococcales, Pleurocapsales (одиночные клетки или колонии), Oscillatoriales, Nostocales и Stigonematales (многоклеточные нитчатые формы).

Одноклеточные формы цианобактерий отличаются друг от друга способом размножения. Размножение бинарным делением в одной или более плоскостях либо почкованием характерно для представителей порядка Chroococcales. Цианобактерии, входящие в порядок Pleurocapsales, размножаются множественным делением или чередованием бинарного и множественного деления (рис. 16).



a

б

Рис. 16. Микрофотографии типичных представителей одноклеточных цианобактерий:
a – Chroococcales; *б* – Pleurocapsales (The Japanese Fresh-water Algae, 1977;
<http://protist.i.hosei.ac.jp/PDB/Images/Prokaryotes/Chroococcaceae/>)

В основе деления на порядки многоклеточных форм цианобактерий лежит способность нитей к ветвлению, а также морфология и строение клеток, из которых они образованы. Цианобактерии, входящие в порядок Oscillatoriales, имеют неветвящиеся трихомы, состоящие из одного ряда только вегетативных клеток. Рост трихома осуществляется делением клеток в одной плоскости. Неветвящиеся трихомы характерны также для цианобактерий порядка Nostocales. Однако их трихомы помимо вегетативных клеток содержат гетероцисты и иногда акинеты. Отличительным признаком цианобактерий порядка Stigonematales является способность вегетативных клеток трихома к делению более чем в одной плоскости, приводящему к появлению многорядных трихомов или трихомов с истинным ветвлением (рис. 17).



a

б



в

Рис. 17. Микрофотографии типичных представителей нитчатых цианобактерий:
a – Oscillatoriales; *б* – Nostocales; *в* – Stigonematales (The Japanese Fresh-water Algae, 1977;
<http://protist.i.hosei.ac.jp/PDB/Images/Prokaryotes/Chroococcaceae/>)

подавляющее большинство цианобактерий являются облигатными фототрофами, т. е. могут расти только за счет энергии солнечного света. При этом для них характерен фотосинтез, основанный на функционировании двух фотосистем с использованием H_2O в качестве донора электронов и сопровождающийся выделением молекулярного кислорода. Образующиеся в процессе фотосинтеза АТФ и НАДФН используются далее в темновых реакциях для фиксации CO_2 в цикле Кальвина. В качестве первого стабильного продукта этого цикла идентифицирован гликоген. Помимо этого пути у цианобактерий обнаружена активность фосфоенолпируваткарбоксилазы, что позволяет им ассимилировать CO_2 путем карбоксилирования фосфоенолпировиноградной кислоты.

В настоящее время у многих представителей цианобактерий обнаружена способность к бескислородному фотосинтезу, когда функционирует только фотосистема I. Активность ассимиляции CO_2 за счет этого процесса низка и составляет несколько процентов от скорости ассимиляции CO_2 в условиях функционирования обеих фотосистем.

Обнаружение у цианобактерий бескислородного фотосинтеза позволяет ликвидировать «разрыв», существующий между фотосинтезом пурпурных и зеленых бактерий, гелиобактерий и кислородным фотосинтезом цианобактерий, прохлорофит и эукариотических организмов. Способность цианобактерий переключаться при изменении условий с одного типа фотосинтеза на другой служит иллюстрацией гибкости их светового метаболизма. Это имеет важное экологическое значение для цианобактерий.

Хотя подавляющее большинство цианобактерий могут расти, используя только энергию света, т. е. являются облигатными фототрофами, в природе они часто находятся в условиях темноты. В темноте у цианобактерий обнаружен активный эндогенный метаболизм, энергетическим субстратом которого служит запасенный на свету гликоген. В качестве основного пути катаболизирования последнего идентифицирован окислительный пентозофосфатный путь. Другой возможный путь получения цианобактериями энергии в темноте – гликолиз.

Цианобактерии, осуществляющие бескислородный фотосинтез, могут получать энергию в темноте в процессе анаэробного дыхания при наличии в среде серы. При этом происходит перенос электронов на молекулярную серу и восстановление ее до сульфида. Установлено, что у таких цианобактерий цикл Кребса «не замкнут» из-за отсутствия α -кетоглутаратдегидрогеназы.

Среди цианобактерий широко распространена способность к азотфиксации. Это обеспечивается наличием нитрогеназной активности, которая, в свою очередь, зависит от содержания в среде связанного азота и молекулярного кислорода. Связанный азот репрессирует синтез и ингибирует активность нитрогеназы, молекулярный кислород быстро инактивирует фермент.

Проблема фиксации молекулярного азота в аэробных условиях у цианобактерий решена путем формирования дифференцированных клеток – *гетероцист*, в которых чувствительный к молекулярному кислороду аппарат фиксации молекулярного азота отделен от кислородовыделяющего фотосинтетического аппарата с помощью определенных ультраструктурных и биохимических перестроек.

При отсутствии в среде связанного азота некоторые клетки нитчатых цианобактерий превращаются в гетероцисты. Образование гетероцист происходит в течение 24 ч и может быть разделено на два этапа:

1. Формирующиеся на первом этапе *прогетероцисты* не способны защитить нитрогеназу от инактивирующего действия O_2 . Процесс дифференцировки на этой стадии обратим: при внесении в среду аммонийного азота прогетероцисты превращаются в вегетативные клетки, способные к делению.

2. На втором этапе процесс дифференцировки становится необратимым. Сформированные гетероцисты не способны к делению и не могут превращаться в вегетативные клетки.

Формирование гетероцист из вегетативных клеток сопровождается значительными ультраструктурными и функциональными перестройками. Зрелые гетероцисты окружены тремя дополнительными слоями, внешними по отношению к клеточной стенке (рис. 18).

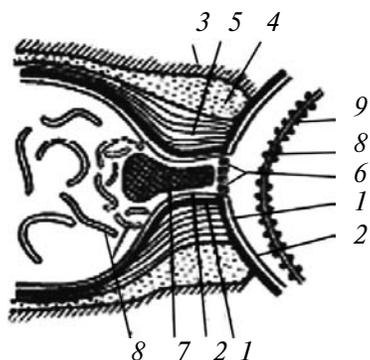


Рис. 18. Схема строения фрагмента гетероцисты:
1 – клеточная стенка; 2 – цитоплазматическая мембрана; 3 – волокнистый слой;
4 – гомогенный слой; 5 – пластинчатый слой; 6 – микроплазмодесмы; 7 – полярная цианофициновая гранула; 8 – тилакоиды;
9 – фикобилисомы
(по М. В. Гусеву, Л. А. Минеевой, 2003)

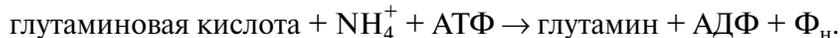
Гомогенный и волокнистый слои состоят из полисахаридов, пластинчатый имеет гликолипидную природу. Гликолипидный пластинчатый слой и полисахаридные слои – барьеры, препятствующие диффузии газов внутрь гетероцисты. Дополнительные слои, окружающие гетероцисту, в местах ее контакта с вегетативной клеткой прерываются. Перегородка, отделяющая гетероцисту от вегетативной клетки, пронизана множеством мелких каналов (микроплазмодесм), соединяющих цитоплазмы обеих клеток и обеспечивающих обмен клеточными метаболитами.

В цитоплазме гетероцист в зонах контакта с вегетативными клетками располагаются светопреломляющие полярные гранулы. Терминальные гетероцисты содержат одну, а интеркалярные – две полярные гранулы. Они имеют гомогенное строение и содержат запасной полипептид цианофицин.

Одновременно с ультраструктурной дифференциацией клетки происходят и биохимические изменения. В гетероцистах синтезируется фермент нитрогеназа, исчезают основные светособирающие пигменты фотосистемы II – фикобилипротеины и содержащие их структуры – фикобилисомы; резко снижается содержание ионов марганца – необходимого компонента системы разложения воды; утрачивается способность фиксировать CO_2 , так как в гетероцистах отсутствует рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилаза в растворимой форме или внутри карбоксисом. Таким образом, в зрелых гетероцистах не функционирует фотосистема II, но сохраняется активность фотосистемы I, так как в них поддерживается значительный уровень хлорофилла и увеличивается количество фотохимических реакционных центров этой системы.

Известно, что для фиксации N_2 необходимы восстановитель в виде молекул восстановленного ферредоксина или НАДФН и химическая энергия в форме АТФ. Так как в гетероцистах отсутствует нециклический транспорт электронов, то они не могут обеспечивать процесс азотфиксации фотохимически образованным восстановителем и зависят в этом отношении от межклеточного переноса метаболитов. Восстановитель может или непосредственно транспортироваться из соседних вегетативных клеток в готовом виде, или же генерироваться в гетероцистах в темновых ферментативных процессах из исходного транспортируемого субстрата. Чаще всего в качестве такого субстрата служит мальтоза, которая является продуктом восстановительного пентозофосфатного цикла (цикла Кальвина). В гетероцистах мальтоза катаболизируется в окислительном пентозофосфатном пути. При этом образуется НАДФН. Далее водород с НАДФН передается на ферредоксин в реакции, катализируемой НАДФ-оксидоредуктазой. Источником АТФ служит зависимое от фотосистемы I циклическое фотофосфорилирование, в темноте – окислительное фосфорилирование.

Нитрогеназная система катализирует восстановление N_2 до аммония (NH_4^+). Последний включается в молекулу глутаминовой кислоты в реакции, катализируемой глутаминсинтетазой:



В таком виде фиксированный азот транспортируется из гетероцист в вегетативные клетки, где с помощью глутаминсинтетазы осуществляется перенос аминогруппы на молекулу α -кетоглутаровой кислоты:



Одна из молекул глутаминовой кислоты возвращается в гетероцисту для очередного акцептирования NH_4^+ , другая используется в метаболических реакциях вегетативной клетки (рис. 19).

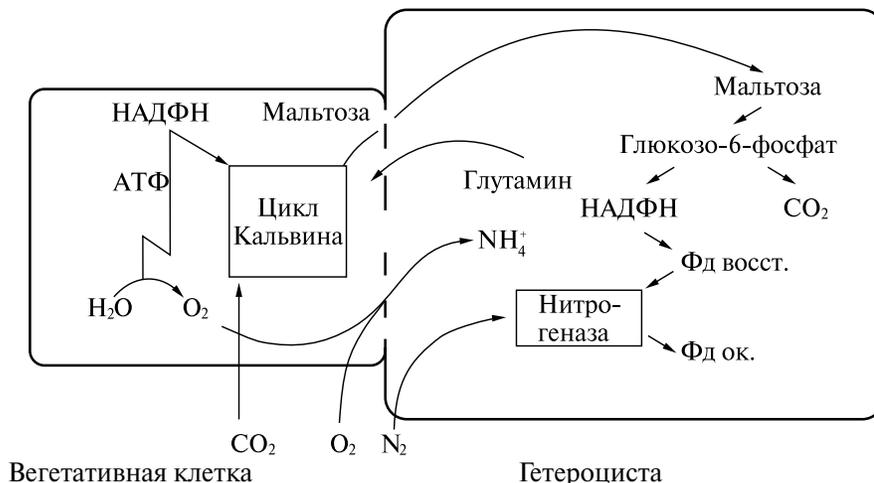


Рис. 19. Схема обмена углеродными и азотными соединениями между гетероцистой и вегетативной клеткой (по М. В. Гусеву, Л. А. Минеевой, 2003)

Таким образом, в гетероцистах создаются специфические условия, при которых снижается парциальное давление молекулярного кислорода и которые необходимы для функционирования нитрогеназы. Соединения углерода поступают из вегетативных клеток, а связанный азот, преимущественно в форме глутамина, возвращается к ним.

3.1.6. ПРОХЛОРОФИТЫ

Это одноклеточные или нитчатые, разветвленные или неразветвленные бактерии, осуществляющие кислородный фотосинтез. От цианобактерий отличаются составом пигментов и организацией фотосинтетического аппарата. Прохлорофиты относятся к порядку *Prochlorales*, который включает три рода: *Prochloron* и *Prochlorococcus* — одноклеточные организмы и *Prochlorothrix* — нитчатые организмы.

Бактерии рода *Prochloron* представлены клетками сферической формы без выраженного слизистого чехла. Это внеклеточные симбионты (экзосимбионты), обитающие на поверхности тела морских животных — колониальных асцидий (главным образом дидемнид). Длительное время не удавалось культивировать данные бактерии в лабораторных условиях. Недавно было обнаружено, что зависимость от хозяина определяется потребностью бактерий рода *Prochloron* в аминокислотах, в частности в триптофане.

Типовой вид — *Prochloron didemni*.

Бактерии рода *Prochlorococcus* обитают в достаточно освещенных зонах океана, диаметр их клеток достигает 0,5–0,8 мкм. Содержание этих бактерий в океанах очень велико (достигает 10^5 /мл), и это делает их весьма важными первичными продуцентами.

К роду *Prochlorothrix* относятся свободноживущие прохлорофиты. Они являются обитателями пресных озер и легко культивируются на минеральных средах. Это нитчатые бактерии, у которых отсутствует клеточная дифференцировка.

Типовой (и единственный) вид — *Prochlorothrix hollandica*.

Прохлорофиты осуществляют фиксацию CO_2 в цикле Кальвина. Конечным продуктом углеродного обмена на свету является полисахарид, сходный с гликогеном цианобактерий. Помимо фотоавтотрофии обнаружена способность прохлорофит к фотогетеротрофии и росту в темноте с получением энергии в процессе дыхания. Для прохлорофит показана способность фиксировать N_2 .

3.1.7. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ФОТОТРОФНЫХ БАКТЕРИЙ

Фототрофные, или фотосинтезирующие, бактерии — в большинстве своем водные микроорганизмы, распространенные в пресных и соленых водоемах. Особенно часто они встречаются в местах, где есть H_2S , как в мелководье, так и на значительной глубине. В почве фототрофных бактерий мало, но при затоплении почвы водой они могут расти весьма интенсивно.

Распространение фототрофных прокариот в природе определяют наличием трех основных факторов: света, молекулярного кислорода и питательных

веществ. Потребности в световой энергии и диапазоне длин поглощаемого света для фотосинтеза определяются набором светособирающих пигментов. Прокариоты с кислородным типом фотосинтеза поглощают свет в том же диапазоне длин волн, что водоросли и высшие растения. Пурпурные и зеленые бактерии, гелиобактерии часто развиваются в водоемах под более или менее плотным поверхностным слоем, состоящим из цианобактерий и водорослей, эффективно поглощающих свет с длиной волны до 750 нм. Фотосинтез пурпурных и зеленых бактерий, гелиобактерий в этих условиях связан со способностью бактериохлорофиллов поглощать свет в красной и инфракрасной области спектра за пределами поглощения хлорофиллов. Крайняя граница этой части спектра определяется способностью бактериохлорофиллов некоторых пурпурных бактерий поглощать свет с длиной волны до 1100 нм. Некоторые фотосинтезирующие прокариоты могут расти в водоемах на глубине до 20–30 м за счет активности другой группы пигментов – каротиноидов.

По отношению к молекулярному кислороду среди фототрофных прокариот встречаются строгие и факультативные анаэробы, микроаэрофилы и организмы, у которых O_2 образуется внутриклеточно.

Значительны также различия в питательных веществах, необходимых для конструктивного и энергетического метаболизма. Они могут варьировать от сложных пищевых потребностей до практически минимального уровня.

Фототрофные прокариоты, особенно цианобактерии, играют значительную роль в круговороте углерода и азота, а серобактерии – и серы. В настоящее время фототрофные бактерии широко используют для исследования фотосинтеза в различных аспектах, особенно его начальных стадий. Кроме того, пурпурные и зеленые бактерии интересны для выяснения организации фотосинтетического аппарата, путей биосинтеза пигментов, метаболизма углерода, эволюции фотосинтеза и фотосинтезирующих форм.

3.2. ХЕМОЛИТОТРОФНЫЕ БАКТЕРИИ

Хемолитотрофы – это сборная группа микроорганизмов, у которых источником энергии служат процессы окисления неорганических соединений. Такой способ жизни встречается только у прокариот. Его открыл русский микробиолог С. Н. Виноградский. Хемолитотрофы могут использовать довольно широкий круг неорганических соединений в качестве источников энергии. На основании специфичности хемолитотрофов в отношении субстратов их можно разделить на пять основных групп (табл. 4).

1. **Нитрифицирующие бактерии.** Используют в качестве источника энергии восстановленные неорганические соединения азота.

2. **Железобактерии.** Окисляют восстановленное железо или марганец.

3. **Бактерии, окисляющие соединения серы (серные бактерии).** Используют в качестве источника энергии H_2S , элементарную серу (S^0) или ее частично восстановленные окислы.

4. **Водородные бактерии.** Используют в качестве источника энергии молекулярный водород.

Группы хемолитотрофных прокариот

Группа прокариот	Характеристика энергетического процесса			Способность к автотрофии
	донор электронов	акцептор электронов	конечные продукты	
Нитрифицирующие бактерии	NH_4^+ NO_2^-	O_2	NO_2^- NO_3^-	+
Железобактерии	Fe^{2+}	O_2	Fe^{3+}	+
Бактерии, окисляющие соединения серы (серные бактерии)	H_2S , S^0 , SO_3^{2-} , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$, $\text{S}_3\text{O}_6^{2-}$, $\text{S}_4\text{O}_6^{2-}$	O_2 NO_3^-	SO_2^{2-} SO_4^{2-} , NO_2^- , N_2	+
Водородные бактерии	H_2	O_2 NO_3^- , NO_2^-	H_2O H_2O , NO_2^- , N_2	+
Карбоксидобактерии (карбокситрофные бактерии)	CO	O_2	CO_2	+
Сульфатвосстанавливающие (сульфатредуцирующие) бактерии	H_2	SO_4^{2-}	H_2S	– (у отдельных видов) +
Метаногенные бактерии	H_2	CO_2	CH_4	+
				(у большинства видов) –

5. **Карбоксидобактерии (карбокситрофные бактерии).** Используют окись углерода в качестве единственного источника углерода и энергии.

К хемолитотрофам можно отнести сульфатвосстанавливающие (сульфатредуцирующие) и метаногенные бактерии. **Сульфатвосстанавливающие бактерии** могут получать энергию путем окисления в анаэробных условиях молекулярного водорода, используя в качестве конечного акцептора электронов сульфат (SO_4^{2-}). **Метаногенные бактерии** могут использовать CO_2 в качестве конечного акцептора электронов при окислении молекулярного водорода.

Для большинства этих бактерий характерно использование в процессе окисления неорганических веществ в качестве конечного акцептора электронов молекулярного кислорода.

Для многих хемолитотрофов при окислении неорганических веществ единственным или основным источником углерода является CO_2 . Такие бактерии называются **облигатными хемолитоавтотрофами**. Это узкоспециализированная группа бактерий. Однако в настоящее время известны роды нитрифицирующих, водородных и бесцветных серобактерий, включающие факультативно хемолитоавтотрофные и хемолитогетеротрофные виды. **Факультативные**

хемолитоавтотрофные бактерии обладают более широкими метаболическими возможностями и способны расти как автотрофно, так и гетеротрофно. Иногда их называют **миксотрофами**, поскольку в определенных условиях они используют смесь субстратов, и осуществляемый ими тип питания получил название **миксотрофии**. Обычно миксотрофия имеет место при низких концентрациях неорганических и органических субстратов в среде, тогда как при высоких концентрациях субстратов может наблюдаться диауксия — последовательное использование двух субстратов. **Хемолитогетеротрофные бактерии** могут использовать восстановленные неорганические соединения как дополнительный источник энергии, но не способны фиксировать CO_2 , т. е. при любых условиях нуждаются в органическом источнике углерода.

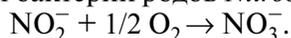
3.2.1. НИТРИФИЦИРУЮЩИЕ БАКТЕРИИ

Нитрифицирующие бактерии получают энергию в результате окисления восстановленных соединений азота (аммиак, азотистая кислота, гидроксилламин и другие неорганические соединения азота). Нитрифицирующие бактерии относятся к протеобактериям и входят в семейство Nitrobacteriaceae, которое состоит из восьми родов.

В природе процесс нитрификации идет в две фазы, за каждую из которых ответственны свои возбудители. Первую фазу — окисление солей аммония до солей азотистой кислоты — осуществляют нитрозобактерии, к которым относятся представители родов *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*, *Nitrosolobus*, *Nitrospira* и *Nitrosovibrio*:



Вторую фазу — окисление нитритов в нитраты — осуществляют нитробактерии, к которым относятся бактерии родов *Nitrobacter*, *Nitrospina*, *Nitrococcus*:



Нитрифицирующие бактерии — это грамотрицательные микроорганизмы, различающиеся формой и размером клеток. К ним относятся бактерии с палочковидной, сферической, спиралевидной, грушевидной формой клеток. Все нитрифицирующие бактерии, кроме представителей рода *Nitrobacter*, размножаются бинарным делением. Бактерии, принадлежащие к роду *Nitrobacter*, размножаются почкованием. Среди нитрифицирующих бактерий есть подвижные (с полярным или перитрихиальным жгутикованием) и неподвижные.

Все нитрифицирующие бактерии — облигатные аэробы; большинство — облигатные автотрофы, рост которых ингибируется органическими соединениями в концентрациях, обычных для гетеротрофных прокариот. Ассимиляция CO_2 осуществляется в цикле Кальвина.

Оптимальные условия для роста нитрифицирующих бактерий — 25–30 °С и рН 7,5–8,0.

Процесс нитрификации происходит в цитоплазматической мембране. Ему предшествует поглощение NH_4^+ и перенос его через цитоплазматическую мембрану с помощью медьсодержащей транслоказы.

Как мы уже отметили, процесс нитрификации состоит из двух фаз:

- окисление аммиака до нитрита;
- окисление нитрита до нитрата.

Окисление аммиака в нитрит осуществляется в несколько этапов. На первом этапе аммиак окисляется до гидроксилamina с помощью фермента монооксигеназы. Этот фермент катализирует присоединение к молекуле аммиака одного атома кислорода; второй атом кислорода взаимодействует с НАДН, что приводит к образованию H_2O :



Этот этап окисления является эндергоническим, так как здесь происходит потребление энергии.

Далее гидроксилamin с помощью гидроксилamиноксидоредуктазы окисляется до нитрита:



В качестве промежуточного продукта предполагается образование нитроксила:



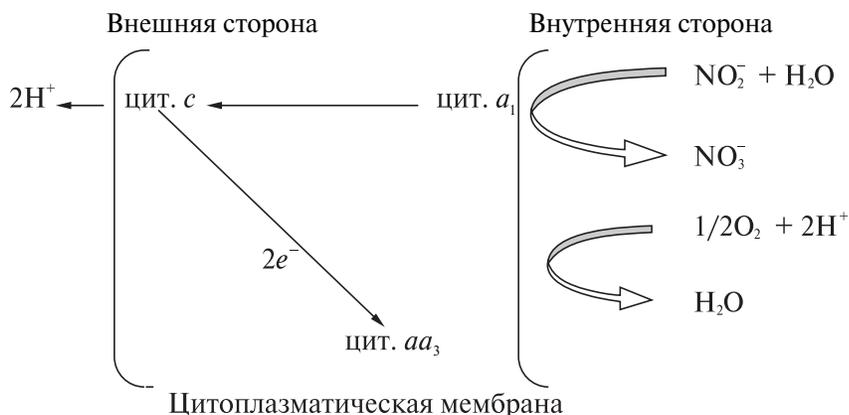
Электроны от NH_2OH поступают в дыхательную цепь на уровне цитохрома c и далее на терминальную оксидазу и конечный акцептор – молекулярный кислород.

Транспорт электронов по электронтранспортной цепи, расположенной в цитоплазматической мембране, сопровождается переносом двух протонов через мембрану. Это приводит к созданию протонного градиента и в конечном итоге к синтезу молекул АТФ (в этом процессе участвует фермент АТФ-синтаза).

Вторая фаза нитрификации – окисление нитрита до нитрата – катализируется молибденсодержащим ферментом нитритоксидазой. Это происходит по следующему уравнению:



Электроны поступают на цитохром a_1 и через цитохром c на терминальную оксидазу aa_3 , где акцептируются молекулярным кислородом. При этом происходит перенос через мембрану двух протонов, что приводит к синтезу АТФ. Схематически вторую фазу нитрификации, осуществляемую нитробактериями, можно представить следующим образом:



Таким образом, суммарно процесс окисления аммиака можно представить в следующем виде:

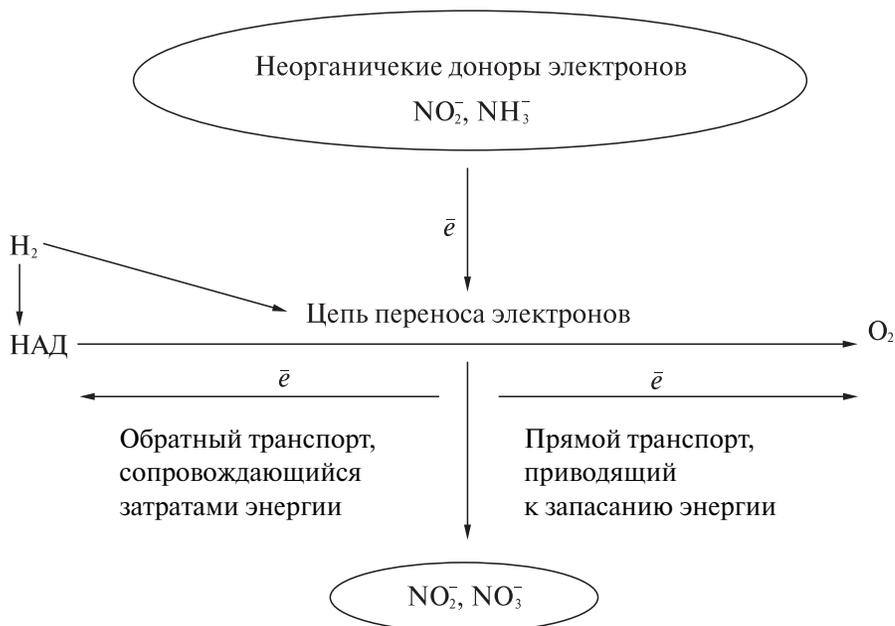


Энергетически выгодными являются только стадии окисления гидроксил-амин в нитрит и нитрита в нитрат, так как в результате образуются молекулы АТФ.

Каким же образом у нитрифицирующих бактерий происходит образование восстановленной формы переносчиков восстановительных эквивалентов НАДН, необходимых для ассимиляции CO_2 в цикле Кальвина?

Поскольку субстраты (аммиак, нитриты), окисляющие нитрифицирующие бактерии, обладают сильно положительным окислительно-восстановительным потенциалом, который для пары $\text{NH}_4^+ / \text{NH}_2\text{OH}$ составляет +899 мВ, для пары $\text{NO}_2^- / \text{NO}_3^-$ — +420 мВ, а окислительно-восстановительный потенциал $\text{НАД}^+ / \text{НАДН}$ имеет отрицательную величину –320 мВ, то окисление NH_4^+ или NO_2^- по термодинамическим причинам не может быть прямо связано с восстановлением НАД^+ . Образование НАДН в таком случае происходит за счет функционирования обратного транспорта электронов, который имеется у нитрифицирующих бактерий наряду с прямым транспортом по дыхательной цепи. Обратный транспорт электронов сопровождается затратой энергии.

Схематически перенос электронов у нитрифицирующих бактерий можно представить следующим образом:



Нитрифицирующие бактерии обнаружены в водоемах разного типа (озера, моря, океаны) и в почвах, где они, как правило, развиваются совместно с бактериями, жизнедеятельность которых приводит к образованию исходного субстрата нитрификации — аммиака.

Процесс нитрификации, являясь важным звеном в круговороте азота в природе, имеет как положительные, так и отрицательные стороны. Переведение азота из аммонийной формы в нитратную способствует обеднению почвы азотом, потому что нитраты как весьма растворимые соединения легко вымываются из почвы. В то же время известно, что нитраты — это хорошо используемый растениями источник азота. Кроме того, связанное с нитрификацией подкисление почвы улучшает растворимость и, следовательно, доступность некоторых жизненно необходимых элементов, в первую очередь фосфора и железа.

Нитрифицирующие бактерии косвенно участвуют в разрушении разного рода сооружений, для которых строительным материалом служат известь и цемент (различные здания, автострасы и т. д.). Это связано с тем, что нитрифицирующие бактерии окисляют аммиак, присутствующий в атмосфере или выделяющийся из фекалий животных, до азотной кислоты.

3.2.2. БАКТЕРИИ, ОКИСЛЯЮЩИЕ СОЕДИНЕНИЯ СЕРЫ (СЕРНЫЕ БАКТЕРИИ)

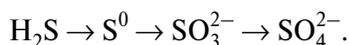
Способность окислять восстановленные соединения серы обнаружена у многих прокариот. Это фототрофы, осуществляющие бескислородный фотосинтез, некоторые типичные гетеротрофные бактерии родов *Bacillus*, *Pseudomonas* и др. В данную группу входят и хемолитотрофные бактерии, такие как тионовые бактерии и бесцветные серобактерии.

К **тионовым бактериям** относятся бактерии родов *Thiobacillus*, *Thiomicrospira*, *Thiodendron* и *Sulfolobus*. Они представляют собой одноклеточные организмы разной морфологии (палочковидные, близкие к сферическим, вибриоидные, спиралевидные) и размеров (от 0,2–0,3 до 3–4 мкм), неподвижные или подвижные (жгутикование полярное), бесспорные. Размножаются бинарным делением или почкованием. Все известные тионовые бактерии, за исключением представителей рода *Sulfolobus*, имеют клеточную стенку грамотрицательного типа (протеобактерии). Клеточная стенка бактерий рода *Sulfolobus* не содержит муреина, а построена из белково-липидного комплекса, что дает основание относить их к архебактериям.

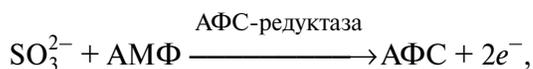
Тионовые бактерии способны окислять с получением энергии, помимо молекулярной серы, многие ее восстановленные соединения: сероводород (H_2S), тиосульфат ($S_2O_3^{2-}$), сульфит (SO_3^{2-}), тритионат ($S_3O_6^{2-}$), тетратионат ($S_4O_6^{2-}$), тиоцианат (CNS^-), диметилсульфид (CH_3SCH_3), диметилдисульфид (CH_3SSCH_3), а также сульфиды тяжелых металлов. Там, где в качестве промежуточного продукта образуется S^0 , она всегда откладывается вне клетки.

Полное ферментативное окисление тионовыми бактериями молекулярной серы и различных ее восстановительных соединений приводит к образованию сульфата (SO_4^{2-}).

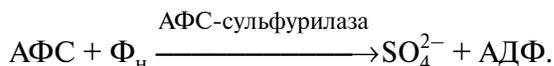
Окисление H_2S до сульфата сопровождается потерей восьми электронов, поступающих в дыхательную цепь, при этом в качестве промежуточных продуктов образуется молекулярная сера и сульфит:



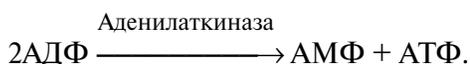
На этапе окисления сульфита до сульфата образуется промежуточное соединение аденозинфосфосульфат (АФС):



которое в результате субстратного фосфорилирования превращается в сульфат. При этом также образуется молекула аденозиндифосфата (АДФ), в которой запасается высвобождающаяся энергия:



Далее с помощью аденилаткиназы из АДФ синтезируется АТФ.



Основное же количество энергии тионовые бактерии получают в результате переноса образующихся при окислении восстановленной серы электронов, поступающих в дыхательную цепь, вероятнее всего, на уровне цитохрома *c*.

В большинстве случаев конечным акцептором электронов служит молекулярный кислород, т. е. они являются аэробами и энергия у них образуется в процессе аэробного дыхания. Некоторые тионовые бактерии принадлежат к факультативным анаэробам; они могут использовать в качестве конечного акцептора электронов не только O_2 , но и нитраты, восстанавливая их до N_2 . Описаны тиобациллы, которые способны расти в анаэробных условиях на средах, содержащих органические соединения, но на минеральных средах их рост возможен только в аэробных условиях.

Большинство тионовых бактерий относится к облигатным хемолитоавтотрофам. Все компоненты клетки они способны строить из CO_2 , ассимилируя его в цикле Кальвина. Для таких тионовых бактерий CO_2 служит основным источником углерода, а окисление неорганических восстановленных соединений серы – единственным источником энергии.

Некоторые тионовые бактерии могут расти как в хемолитоавтотрофных, так и в хемоорганогетеротрофных условиях, используя в последнем случае в качестве источника углерода и энергии ряд органических соединений (углеводы, кислоты, спирты, аминокислоты). Описаны тионовые бактерии, которые могут расти, используя в качестве источника углерода только органические вещества, а энергию получать за счет окисления восстановленных соединений серы, это значит, они являются хемолитогетеротрофами.

У тионовых бактерий функционирует система обратного переноса электронов для синтеза НАДН (так же, как и у нитрифицирующих бактерий).

Тионовые бактерии широко распространены в природе благодаря своей приспособленности к условиям обитания. Среди них встречаются выражен-

ные, или облигатные, ацидофилы. Например, бактерии *Thiobacillus thiooxidans* способны расти в кислой среде с рН приблизительно 0,6; оптимальным рН для их развития является область 2–4, при рН 7,0 этот организм расти не может. Бактерии *Thiobacillus denitrificans*, наоборот, развиваются в нейтральной и щелочной среде. Большинство тиобацилл относится к мезофилам с оптимальной температурой роста около 30 °С. В последнее время описаны термофильные штаммы, растущие при 60–70 °С.

Бесцветные серобактерии относятся также к протеобактериям и на основании морфологических признаков делятся на две группы:

- 1) одноклеточные формы;
- 2) нитчатые организмы.

Одноклеточные бесцветные серобактерии в свою очередь можно разделить на две подгруппы:

- 1) бактерии с крупными клетками (роды *Achromatium*, *Thiovulum* и др.);
- 2) бактерии с мелкими клетками (роды *Thiospira*, *Thiobacterium* и др.).

И те и другие бактерии могут быть неподвижными и передвигающимися с помощью перитрихальных или полярных жгутиков. Форма клеток сферическая, овальная, спиралевидная или слегка изогнутая.

Нитчатые организмы представлены неподвижными (*Thiothrix*) или способными к скользящему движению (*Beggiatoa*, *Thioploca*) формами.

Единственным общим признаком бесцветных серобактерий является способность откладывать серу в периплазматическом пространстве клеток.

Из бесцветных серобактерий достаточно хорошо изучены виды нитчатых скользящих бактерий рода *Beggiatoa*. Большинство описанных к настоящему времени видов *Beggiatoa* — это хемолитогетеротрофные бактерии, или хемоорганогетеротрофы, не использующие энергию окисления сульфидов. Однако немногочисленные морские виды *Beggiatoa* способны расти хемолитоавтотрофно, получая энергию при окислении сульфидов и фиксируя CO₂ в цикле Кальвина. В лабораторных условиях эти микроорганизмы удается культивировать на агаризованной среде с градиентом сульфидов и кислорода, где они растут в виде тонкого слоя на границе раздела зон сульфид — кислород. Обычное природное местообитание бактерий рода *Beggiatoa* — граница раздела сульфидной и кислородной зон у поверхности донных отложений. Благодаря скользящему движению их нити могут перемещаться вслед за сдвигом этой границы в ходе суточного и приливного циклов.

В то же время показано, что нитчатые бесцветные серобактерии рода *Thiothrix* растут только хемолитоавтотрофно с использованием тиосульфатов, CS₂ и некоторых производных тиофена.

Недавно описаны гигантские нитчатые серобактерии рода *Thioploca*, образующие плотные маты в осадочных отложениях на морском дне вдоль побережья Чили. Эти бактерии образуют нити длиной до 7 см, состоящие из клеток диаметром 15–40 мкм и длиной до 60 мкм. Нити образуют покрытые чехлом из слизистого полимерного вещества тяжи размерами 1,5 × 100–150 мм. Об-

разующийся в процессе сульфатредукции в донных осадках сульфид эффективно окисляется бактериями рода *Thioploca* до сульфата. В этом процессе в качестве конечных акцепторов электронов используются нитраты, а не молекулярный кислород, так как они с избытком присутствуют в омывающей маты морской воде, а количества O_2 в придонном слое недостаточно.

Хемотрофные бактерии, окисляющие неорганические восстановленные соединения серы, широко распространены в природе. Они обитают в морских и пресных водах, содержащих O_2 , в аэробных слоях почв разного типа. Представителей этой группы можно встретить в кислых горячих серных источниках, в кислых шахтных водах, в водоемах со щелочной средой и высокой концентрацией хлорида натрия, в зонах глубоководных гидротерм. Кроме свободноживущих бактерий, окисляющих восстановленные неорганические соединения серы, существуют и симбиотические. Они обнаружены в зонах глубоководных гидротерм. В этих условиях серные бактерии образуют симбиоз с трубчатыми червями, моллюсками и другими беспозвоночными животными, причем если моллюски, например, питаются на обильно образующейся бактериальной биомассе, то полутораметровые трубчатые черви потребляют непосредственно сульфид, который затем используют серные бактерии, обитающие внутри клеток их тела. Симбиотические серные бактерии широко распространены и в других экосистемах, например симбионты мелких моллюсков, морских ежей и других беспозвоночных животных, обитающих на границе кислородной и бескислородной зон в иле литералей. Симбиозы этих бактерий с беспозвоночными животными обнаружены и в мангровых, и в травяных соленых болотах, у мест просачивания нефти, в районах сброса сточных вод. Число видов беспозвоночных, в которых найдены такие эндосимбионты, достаточно велико, и список этот постоянно растет.

Окисление восстановленных соединений серы до сульфатов, осуществляемое серными бактериями, приводит к подкислению окружающей среды. При подкислении почвы некоторые соединения, например фосфаты, переходят в растворимую форму, что делает их доступными и для растений. Окисление нерастворимых сульфидных минералов сопровождается переводом металлов в растворимую форму, и это облегчает их добычу. Однако наряду с положительными последствиями активности серных бактерий наблюдаются и отрицательные, вызывающие экологические проблемы и экономический вред. К ним можно отнести сильное закисление почв, содержащих нерастворимые сульфиды и серу. Например, на территориях, отвоеванных у моря, окисление серными бактериями присутствующего в такой почве пирита (FeS_2) может привести к снижению в ней pH до 1, т. е. сделать ее непригодной для сельскохозяйственного использования. Другой пример — это окисление серы в составе бетона, из которого изготавливают канализационные трубы. Образующаяся при этом серная кислота растворяет входящие в состав бетона карбонаты, вызывая интенсивное разрушение канализационных систем.

В настоящее время серные бактерии нашли практическое применение. Они используются при очистке сточных вод и выщелачивании сульфидных руд. Из них в основном состоит бактериальная популяция активного ила, ос-

вобождающего сточные воды от сульфидов путем превращения их в относительно безвредные сульфаты.

3.2.3. ЖЕЛЕЗОБАКТЕРИИ

Впервые термин «железобактерии» применил русский микробиолог С. Н. Виноградский в отношении прокариот, использующих энергию окисления Fe^{2+} до Fe^{3+} для ассимиляции CO_2 , т. е. способных существовать хемолитоавтотрофно.

Железобактерии с энергетическим метаболизмом хемолитотрофного типа можно разделить на две группы: ацидофильные и микроаэрофильные, растущие при нейтральном pH (нейтрофильные).

Основными представителями *ацидофильных железобактерий* являются *Thiobacillus ferrooxidans* и *Leptospirillum ferrooxidans*. Железобактерии вида *Thiobacillus ferrooxidans* – граммотрицательные, бесспорные, палочковидные с полярным жгутикованием бактерии. Они относятся к тионовым бактериям, так как способны окислять не только Fe^{2+} , но и различные восстановленные соединения серы.

Облигатно ацидофильные бактерии *Leptospirillum ferrooxidans* в отличие от *Thiobacillus ferrooxidans* способны окислять только Fe^{2+} , восстановленные соединения серы они не окисляют.

Бактерии *Leptospirillum ferrooxidans* и большинство изученных штаммов *Thiobacillus ferrooxidans* являются облигатными хемолитоавтотрофами. Некоторые штаммы *T. ferrooxidans* могут расти на средах с органическими соединениями и являются факультативными хемолитоавтотрофами. Кроме того, среди ацидофильных железобактерий имеются термофильные представители (например, *Acidianus brierleyi*, *Metallosphaera sedula*, *Sulfolobus solfataricus* и др.), которые получают энергию в результате окисления Fe^{2+} и нуждаются для роста в органических соединениях, т. е. осуществляют метаболизм хемолитогетеротрофного типа.

Механизм окисления Fe^{2+} подробно исследован у *T. ferrooxidans*. Окисление железа в клетках этих бактерий, приводящее к получению энергии, происходит по уравнению:



Установлено, что данный процесс осуществляется в периплазматическом пространстве (в цитоплазму через мембрану Fe^{2+} не проникает) и сопровождается выделением Fe^{3+} во внешнюю среду. Электроны, оторванные от Fe^{2+} с помощью цитохромсодержащей Fe^{2+} -оксидазы, акцептируются особым медьсодержащим растворимым белком рустицианином (РЦ), локализованным в периплазматическом пространстве. Затем с рустицианина они передаются на цитохром *c*, локализованный на внешней стороне цитоплазматической мембраны, а с него на цитохром a_1 , расположенный на внутренней стороне мембраны. Перенос электронов с цитохрома a_1 на $1/2 O_2$, сопровождающийся

поглощением из цитоплазмы двух протонов, приводит к восстановлению молекулярного кислорода до H_2O :



Особенностью дыхательной цепи бактерий *Thiobacillus ferrooxidans* является отсутствие переноса через мембрану протонов, происходит перенос только электронов. Градиент H^+ по обе стороны цитоплазматической мембраны у *Thiobacillus ferrooxidans* поддерживается как за счет поглощения протонов из цитоплазмы, так и в результате низкого рН внешней среды, в которой обитают эти бактерии. Синтез АТФ происходит в результате движения H^+ из внешней среды в цитоплазму с помощью АТФ-синтазы. Движущей силой служит в основном разность рН снаружи и внутри клетки. Для синтеза одной молекулы АТФ необходимо окислить как минимум две молекулы Fe^{2+} . Образование восстановителя происходит в результате энергозависимого обратного переноса электронов. В целом для фиксации одной молекулы CO_2 в цикле Кальвина необходимо окислить более 22 молекул Fe^{2+} .

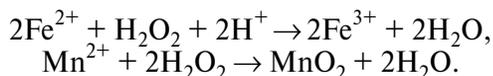
Ацидофильные железобактерии широко распространены в природе и могут существовать в различных условиях: в подземных водах сульфидных месторождений, кислых водах железистых источников, кислых озерах с высоким содержанием закисного железа и др. Они в большом количестве обнаруживаются в сульфидных минералах, таких как пирит и сульфиды других металлов. При доступе кислорода и воды эти бактерии сильно подкисляют среду обитания, что часто наблюдается, например, в угольных шахтах. Если кислые шахтные воды попадают в грунтовые воды, имеющие нейтральный рН, происходит выпадение в осадок основных сульфатов Fe^{3+} -ярозитов, которые снижают плодородие почвы и вызывают засорение дренажных труб. Закисление почвы при этом приводит к гибели многих живых организмов.

Ацидофильные железобактерии находят практическое применение – на их использовании основаны методы бактериального выщелачивания меди, марганца, урана, золота и других драгоценных и редких металлов из бедных руд.

Наиболее известными представителями **нейтрофильных железобактерий** являются бактерии вида *Gallionella ferruginea* и виды рода *Leptotrix*. Они участвуют в образовании ржавых осадков (охры) в болотах и заболоченных почвах с нейтральной и слабощелочной реакцией среды. Стебельковые бактерии *Gallionella ferruginea* имеют клеточную стенку грамотрицательного типа и палочковидную форму. Обитая в железистых водах, они образуют коллоидный гидроксид железа (ферригидрит), из которого формируют стебельки разной длины. На концах стебельков располагаются клетки. Бактерии *Gallionella ferruginea* относятся

к типичным хемолитотрофам, так как используют энергию аэробного окисления Fe^{2+} для фиксации CO_2 в цикле Кальвина. Нитчатые, имеющие трубковидный чехол бактерии рода *Leptotrix* окисляют Fe^{2+} с образованием вокруг нитей в большом количестве хлопьев и налетов оксидов железа (Fe^{3+}). В массовом количестве нейтрофильные железобактерии находятся в дренажных трубах и железосодержащих ручьях; в системах водоснабжения образуют отложения, служащие причиной загрязнения питьевой воды и засорения коммуникаций.

Кроме охарактеризованных хемолитотрофов окислять железо и/или марганец способны и другие железобактерии, принадлежащие к разным таксономическим группам. Среди них встречаются как факультативные хемолитотрофы, так и хемоорганотрофы. Установлено, что некоторые представители железобактерий окисляют железо или марганец для детоксикации перекиси водорода, которая может образовываться в их клетках при окислении органических веществ. Окисление железа у таких бактерий протекает в капсулах, чехлах, слизистых выделениях, на поверхности клеточной стенки, где концентрируются все компоненты реакции: восстановленные формы железа или марганца, перекись водорода, каталаза в соответствии с уравнениями:



Магниточувствительные бактерии откладывают сульфид железа в магнитосомах, обеспечивая магнитотаксис.

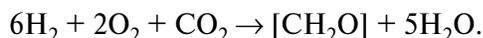
Однако следует отметить, что ни в одном из приведенных примеров окисление железа и марганца не связано с получением энергии в отличие от рассмотренных ранее механизмов окисления у представителей ацидофильных и нейтрофильных хемолитоавтотрофных железобактерий.

3.2.4. ВОДОРОДНЫЕ БАКТЕРИИ

К водородным бактериям относятся прокариоты, способные получать энергию путем окисления молекулярного водорода с участием O_2 , а все вещества клетки строить из углерода CO_2 . Это хемолитоавтотрофы, растущие при окислении H_2 в аэробных условиях:



Помимо окисления для получения энергии молекулярный водород используется в конструктивном метаболизме. Соотношение между потреблением растущей культурой водородных бактерий H_2 , O_2 и CO_2 и синтезом вещества клеток $[\text{CH}_2\text{O}]$ соответствует следующему уравнению:



Из уравнения видно, что на пять молекул H_2 , окисленного в процессе дыхания, приходится одна молекула H_2 , затрачиваемого на синтез биомассы.

Водородные бактерии, окисляющие H_2 в присутствии O_2 , — весьма гетерогенная с таксономической точки зрения группа. Она включает преимуще-

ственно грамотрицательные бактерии (протеобактерии), среди которых наиболее распространены представители рода *Alcaligenes* (*A. eutrophus*, *A. paradoxus*) и *Pseudomonas* (*P. facilis*, *P. saccharophila*, *P. carboxidovorans*, *P. carboxidoflava* и др.). Эти бактерии имеют сходную морфологию и являются неспорообразующими палочками размером $0,3-0,7 \times 0,8-2,9$ мкм. Окислять водород в аэробных условиях способны среди грамотрицательных бактерий представители родов *Aquaspirillum*, *Xanthobacter*, *Hydrogenobacter*, *Hydrogenophaga*, *Paracoccus*, *Derxia*, *Rhizobium*, среди грамположительных – *Nocardia*, *Mycobacterium*, *Bacillus*, *Rhodococcus*. Окислять водород могут также архебактерии вида *Aquifex pyrophilus*.

Водородные бактерии – факультативные хемолитоавтотрофы, использующие в качестве источника углерода и энергии также разнообразные органические соединения. Ассимиляция CO_2 у большинства водородных бактерий происходит в цикле Кальвина. Исключение из этого правила составляют бактерии видов *Hydrogenobacter thermophilus*, *Aquifex pyrophilus*, которые ассимилируют CO_2 через восстановительный цикл трикарбоновых кислот. Водородные бактерии, растущие на органических соединениях, имеют тот же метаболический аппарат, что и хемоорганогетеротрофные прокариоты. Метаболизм органических соединений у разных представителей этой группы осуществляется с помощью гликолитического, окислительного пентозофосфатного и Энтнера – Дудорова путей, а также цикла Кребса и глиоксилатного шунта.

Водородные бактерии способны потреблять аммиак, многие представители – мочевины, нитраты, нитриты, разные аминокислоты и азотистые основания. Некоторые штаммы способны к фиксации молекулярного азота.

Большинство водородных бактерий относится к облигатным аэробам. Однако среди них преобладают виды, тяготеющие к низким концентрациям O_2 в среде. Особенно чувствительны к O_2 водородные бактерии, растущие хемолитоавтотрофно, а также в условиях фиксации молекулярного азота. Это объясняется инактивирующим действием молекулярного кислорода на гидрогеназу и нитрогеназу – ключевые ферменты метаболизма H_2 и фиксации N_2 .

Водородные бактерии, как правило, мезофилы с температурным оптимумом для роста $30-35$ °С. Некоторые виды – термофилы, растущие при температуре 50 °С и даже 70 °С, нейтрофилы с оптимальным рН для роста $6,5-7,5$.

Окисление водорода связано с наличием гидрогеназ, которые в клетке могут находиться в растворимом или связанном с мембранами состоянии. Большинство водородных бактерий содержит только одну форму фермента – мембраносвязанную. Однако есть виды, имеющие обе формы или только водорастворимую (цитоплазматическую) гидрогеназу.

Оба типа гидрогеназ детально исследованы у бактерий вида *Alcaligenes eutrophus*. Мембраносвязанный фермент состоит из большой (67 кДа) и малой (35 кДа) субъединиц, соединенных с мембраной через цитохром *b*-подобный якорный белок. Большая субъединица фермента содержит Ni-Fe-активный центр, малая – несколько FeS-кластеров, через которые электроны, полученные при окислении водорода в Ni-Fe-активном центре, передаются на цитохром *b* и далее в дыхательную цепь. Водорастворимая гидрогеназа также относится к классу Ni-Fe-гидрогеназ. Она состоит из двух функциональных димерных частей – гидрогеназы и НАДН-оксидоредуктазы (диафоразы). Ги-

дрогеназная часть высокомолекулярна мембраносвязанной гидрогеназе, диафоразный комплекс – НАДН: убихинон-редуктазе дыхательных цепей. Установлено, что гены, ответственные за синтез обеих гидрогеназ, локализованы в конъюгативной мегаплазмиде (450 т. п. н.), и это создает возможность их горизонтального переноса в микробных сообществах. Таким межвидовым переносом генов может частично объясняться широкое распространение среди микроорганизмов способности окислять водород.

Если водородные бактерии содержат обе формы гидрогеназ, то функции между ними четко разделены. Мембраносвязанная гидрогеназа, катализирующая реакцию поглощения H_2 , передает электроны в дыхательную цепь на уровне цитохрома *b* и, таким образом, имеет непосредственное отношение к энергетическим процессам. Водорастворимая гидрогеназа переносит электроны на молекулы $НАД^+$, которые участвуют далее в различных биосинтетических реакциях. Показано, что у бактерий, обладающих гидрогеназами обоих типов, выход биомассы при окислении водорода выше, чем у микроорганизмов только с мембраносвязанным ферментом.

Водородные бактерии, имеющие только мембраносвязанную гидрогеназу, восстанавливают $НАД^+$ путем обратного транспорта электронов с затратой энергии. Если же водородные бактерии содержат только водорастворимую гидрогеназу, то она выполняет обе функции: часть восстановительных эквивалентов с НАДН поступает в дыхательную цепь, другая расходуется по каналам конструктивного метаболизма.

Таким образом, из всех хемолитоавтотрофных прокариот только водородные бактерии с помощью растворимой гидрогеназы могут осуществлять непосредственное восстановление $НАД^+$ окислением неорганического субстрата. У всех остальных групп НАДН образуется с использованием механизма обратного транспорта электронов.

Водородные бактерии играют незаменимую роль в природе, участвуя в круговороте водорода. Они также рассматриваются как перспективные объекты биотехнологии, поскольку способны на дешевых минеральных субстратах с высокой эффективностью образовывать биомассу, а также синтезировать органические кислоты, аминокислоты, витамины, ферменты и др. Белки водородных бактерий полноценны по аминокислотному составу, легко усваиваются животными и могут использоваться в качестве кормовых белков. Представители рода *Alcaligenes*, кроме того, способны синтезировать из H_2 и CO_2 и накапливать в клетках большие количества поли- β -гидроксипутирата – пластичного природного полимера.

3.2.5. КАРБОКСИДОБАКТЕРИИ (КАРБОКСИТРОФНЫЕ БАКТЕРИИ)

Это аэробные бактерии, способные расти, используя оксид углерода (CO) в качестве единственного источника углерода и энергии. Такое свойство характерно для некоторых представителей родов *Pseudomonas*, *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Azomonas*, *Azotobacter*, *Rhizobium*, *Streptomyces*, *Hydrogenophaga* и др.

Карбоксидобактерии – факультативные хемолитоавтотрофы, так как они могут расти автотрофно, ассимилируя CO_2 в цикле Кальвина, а также исполь-

зовать в качестве единственного источника углерода и энергии различные органические соединения.

При выращивании на среде с CO_2 в качестве единственного источника углерода многие карбоксибактерии могут получать энергию, окисляя молекулярный водород. В большинстве случаев рост таких бактерий на среде с $\text{CO}_2 + \text{H}_2$ происходит активнее, чем на среде с CO . Поэтому карбоксибактерии рассматривают как особую физиологическую подгруппу водородных бактерий.

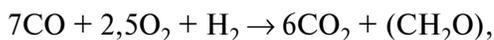
Некоторые виды карбоксибактерий (в частности, некоторые виды рода *Rhizobium*) способны окислять CO , используя в качестве альтернативных акцепторов электронов нитраты, и осуществлять денитрификацию.

Для карбоксибактерий вида *Hydrogenophaga pseudoflava* установлен миксотрофный рост с использованием H_2 или CO как доноров электронов и пирувата в качестве органического субстрата.

Окисление CO карбоксибактериями осуществляется в соответствии с уравнением:



CO_2 далее ассимилируется в цикле Кальвина. Суммарное уравнение окисления CO и синтеза клеточной биомассы карбоксибактерий можно представить в следующем виде:



где (CH_2O) – символ биомассы.

Окисление CO карбоксибактериями осуществляется с помощью специфического фермента – CO -дегидрогеназы. Этот фермент хорошо изучен у типичного представителя карбоксибактерий *Pseudomonas carboxydovorans*. CO -дегидрогеназа имеет молекулярную массу 230–300 кДа и содержит в качестве кофактора молибденсодержащий птерин (бактоптерин). CO -дегидрогеназа бактерий *P. carboxydovorans*, локализованная внутри цитоплазматической мембраны, передает электроны от CO в дыхательную цепь на уровне цитохрома *b*. Поскольку CO инактивирует обычные цитохромоксидазы, при его окислении используется особая, не чувствительная к CO цитохромоксидаза, на которую электроны передаются через цитохром b_{563} . Перенос двух электронов от CO на цитохромоксидазу сопровождается транслокацией через цитоплазматическую мембрану четырех протонов. Образование НАДН происходит путем обратного переноса электронов. При окислении карбоксибактериями H_2 используется энергетически более эффективная ветвь дыхательной цепи: электроны с участием цитохрома *c* передаются на цитохромоксидазу типа *a*. При этом перенос двух электронов сопровождается транслокацией через мембрану шести протонов.

Карбоксибактерии приносят существенную пользу, улучшая экологическую ситуацию благодаря своей способности очищать атмосферу от токсичной окиси углерода, которая в больших количествах присутствует в составе выхлопных газов, выбросах многих промышленных предприятий.

3.3. ПСЕВДОМОНАДЫ И ДРУГИЕ РОДСТВЕННЫЕ ИМ БАКТЕРИИ

В данную группу входят бактерии родов *Pseudomonas*, *Comamonas*, *Ralstonia*, *Burkholderia*, *Xanthomonas*, *Zoogloea*, *Zymomonas* и др. Это сапротрофные и патогенные бактерии. Сапротрофы распространены в почвенных и водных экосистемах, а также являются обычными обитателями «активного» ила аэротенков. Патогенные штаммы включают как фитопатогенных (вызывающих заболевания растений), так и патогенных для человека и животных представителей.

Общие признаки представителей группы – грамотрицательные, аэробные, не образующие споры, в большинстве своем хемоорганотрофные бактерии. Метаболизм у них дыхательный, никогда не бывает бродильный. Растут при температуре от 4 до 43 °С. По морфологии это прямые или изогнутые палочки, передвигающиеся с помощью полярно расположенных жгутиков (большинство – лофотрихи).

Важным систематическим признаком является то, что представители группы катаболизируют углеводы по пути Энтнера – Дудорова с образованием пировиноградной кислоты. Гликолиза и окислительного пентозофосфатного пути у них не обнаружено. Содержание ГЦ-пар в ДНК находится в пределах 58–71 %.

Типовым для данной группы является род *Pseudomonas* как самый многочисленный и уникальный. Интерес исследователей во всем мире к этим бактериям постоянно растет. К бактериям рода *Pseudomonas* относятся и сапротрофы, и патогены. Бактерии способны утилизировать в качестве источника углерода и энергии разнообразные природные и неприродные соединения. Они являются продуцентами большого числа биологически активных соединений, таких как пигменты, антибиотики, аминокислоты, полисахариды, токсины, витамины, а также другие органические вещества, используемые в иммунологии, медицине и сельском хозяйстве. Наибольший интерес с практической точки зрения представляют пигменты и антибиотики, синтезируемые этими бактериями.

Пигменты бактерий рода *Pseudomonas* относятся к разным химическим группам соединений. Способность к синтезу пигментов в значительной степени зависит от условий культивирования клеток-продуцентов: состав среды, степень аэрации, температура влияют на этот процесс.

У бактерий рода *Pseudomonas* наиболее разнообразно представлена группа **феназиновых пигментов**. Эти пигменты синтезируются по метаболическому пути биосинтеза ароматических аминокислот. Производными феназина являются следующие пигменты: пиоцианин, йодинин, хлорорафин, оксихлорорафин, аэругинозин А, аэругинозин В, феназин-1-карбоновая кислота. Феназиновые пигменты синтезируются многими флуоресцирующими псевдомонадами. Например, разные штаммы бактерий *P. aeruginosa* продуцируют аэругинозин А, аэругинозин В, оксихлорорафин, хлорорафин и синий пигмент – пиоцианин; *P. aureofaciens* – феназин-1-карбоновую кислоту; *P. iodinitum* – пурпурный пигмент йодинин.

В определенных условиях некоторые представители рода *Pseudomonas* (*P. fluorescens*, *P. putida*, *P. aeruginosa*, *P. chlororaphis* и др.) синтезируют водорастворимые флуоресцирующие желто-зеленые пигменты, названные **пиовердинами**. Молекула пиовердина состоит из хинолинового хромофора, связанного с циклическим пептидом, и короткой алифатической цепи. Пиовердины являются железохелатами (сидерофорами) и выполняют специфическую роль в транспорте Fe^{3+} . Синтез пиовердинов происходит при недостатке железа в среде. Появились сообщения, что эти пигменты имеют полезные свойства, так как при обработке семян растений культуральной жидкостью, содержащей флуоресцирующие пигменты, или после полива ею вегетирующих растений наблюдается существенная прибавка урожая. Стимулирующий и защитный эффект флуоресцирующих пигментов можно объяснить следующим: пигменты связывают железо почвы, в результате чего находящиеся в ризосфере растения фитопатогенные микроорганизмы не размножаются, так как их рост ограничивается недостатком железа. Вследствие этого растение более здоровое и лучше плодоносит.

Третья группа пигментов, продуцируемых бактериями рода *Pseudomonas*, – каротиноидные пигменты **меланины**. Эти пигменты не растворимы в воде и остаются связанными с клетками, придавая колониям желтый или оранжевый цвет. Каротиноидные пигменты продуцируют представители видов *P. mendocina*, *P. flava*, *P. palleronii*, *P. radiora*, *P. aeruginosa*, *P. rodos* и др.

Большинство бактерий рода *Pseudomonas* синтезируют вещества **антибиотической природы**. Эти вещества составляют обширную группу различных соединений, объединяемых общей функцией. Антибиотиков, синтезируемых бактериями рода *Pseudomonas*, более 50. По этому свойству псевдомонады почти равны бациллам и уступают лишь актиномицетам. По химической природе антибиотики псевдомонад принадлежат к феназинам, пирролам, производным индола и являются промежуточными или конечными продуктами метаболизма ароматических соединений.

Антибиотики, синтезируемые бактериями *Pseudomonas*, делятся на следующие группы.

1. Антибиотики ациклического строения, например:

- псевдомоносовая кислота (мупиноцин) – действует на грамположительные и грамотрицательные бактерии, дрожжи. Обладает гемолитическими свойствами. Продуцент – *P. fluorescens*;

- тиоформин – высокоактивен против грамположительных и грамотрицательных бактерий, клеток раковых опухолей, однако *in vivo* токсичен. Продуцент – *P. fluorescens*.

2. Антибиотики циклического строения, например:

- салициловая кислота. Продуценты – *P. fluorescens*, *P. aeruginosa*, *P. denitrificans*;

- флюороглуцины – высокоактивны против грамположительных бактерий. Продуцент – *P. aurantiaca*.

3. Антибиотики гетероциклического строения, например:

- феназиновые антибиотики – действуют на грамположительные и грамотрицательные бактерии. Продуценты – *P. chlororaphis*, *P. aureofaciens*, *P. fluorescens*.

4. Антибиотики – производные пиррола, например:

• пирролнитрин – активен против большинства плесневых грибов и дрожжей. На его основе приготовлен медицинский препарат, используемый в медицине для лечения различных дерматомикозов. Продуценты – *P. aureofaciens*, *P. fluorescens*, *P. azotoformans* и др.

5. Антибиотики-аминогликозиды, например:

• сорбистины – угнетают рост грамположительных и грамотрицательных бактерий. Продуценты – *P. fluorescens*, *P. sorbistini*.

6. Антибиотики-пептиды, например:

• сирингомицин. Продуцент – *P. syringae*;

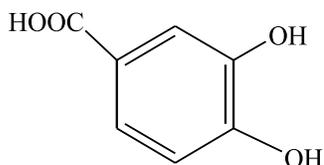
• микроцины. Продуцент – *P. aeruginosa*.

7. β -Лактамные антибиотики, например:

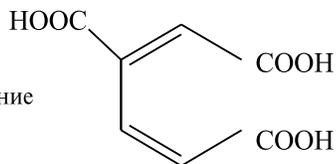
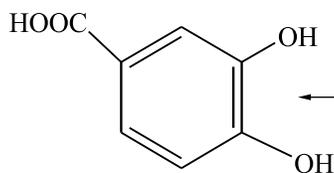
• табтоксины – высокотоксичны для бактерий, водорослей, высших растений и млекопитающих. Продуцент – *P. tabaci*;

• сульфазецин – высокоактивен в отношении грамотрицательных бактерий, на грамположительные бактерии действует слабо. Продуцент – *P. acidophila*.

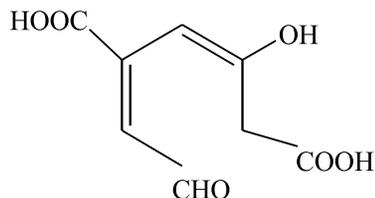
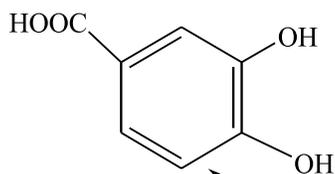
Бактерии рода *Pseudomonas* обладают редкой способностью использовать широкий круг источников питания – до 150 наименований природных и синтетических соединений. Уникальной особенностью псевдомонад является использование в качестве источника углерода и энергии ароматических соединений, таких как фенол, камфора, салицилат, нафталин, толуол и другие, не утилизируемых большинством микроорганизмов. Первым этапом катаболизма ароматических соединений является образование катехола:



Затем происходит разрыв ароматического кольца в *орто*- или *мета*-положении:



орто-расщепление



мета-расщепление

Показано, что бактерии *P. putida* расщепляют ароматические соединения по *ortho*-пути. Некоторые другие бактерии рода *Pseudomonas*, такие как *P. testosteroni*, *P. fluorescens* и *P. acidovorans*, расщепляют ароматические соединения по *meta*-пути.

Бактерии рода *Pseudomonas* могут деградировать большую группу токсических соединений (гербициды, инсектициды, пестициды), содержащих в своем составе атомы хлора, фтора, ртути, брома. Некоторые представители псевдомонад способны расщеплять поверхностно-активные вещества (сульфанол, алкилсульфонат, додецилсульфат натрия и др.), синтетические полимеры (капролактан, тринитротолуол, *n*-нитроанилин и др.). Установлено, что генетические детерминанты утилизации неприродных углеродсодержащих соединений находятся в плаزمидах, которые относятся к плазмидам биodeградации, или D-плазмидам.

Таким образом, можно сделать вывод, что большинство бактерий рода *Pseudomonas* – типичные хемоорганогетеротрофы. Вместе с тем в составе рода *Pseudomonas* имеются виды, способные к хемолитотрофному росту за счет окисления молекулярного водорода. Это бактерии видов *P. facilis*, *P. saccharophila*, *P. flava*, *P. palleronii* и др.

Некоторые виды бактерий рода *Pseudomonas* способны к денитрификации, в их число входят *P. aeruginosa*, *P. denitrificans*, *P. fluorescens*, *P. mendocina* и др. В процессе денитрификации нитраты и нитриты восстанавливаются до NO, N₂O или N₂.

В последние годы получены данные о том, что некоторые бактерии рода *Pseudomonas*, обитающие в ризосфере различных растений, способны фиксировать молекулярный азот. Азотфиксирующие свойства выявлены у штаммов *P. saccharophila*, *P. delafieldii*, *P. aurantiaca* и др. Имеются также данные, свидетельствующие в пользу того, что бактерии одних и тех же видов микроорганизмов могут осуществлять два диаметрально противоположных процесса – азотфиксацию и денитрификацию.

Бактерии рода *Pseudomonas* широко распространены в природе: в почве; морских и пресноводных водоемах; илах; сточных водах; пластовых водах нефтяных месторождений; почвах, загрязненных нефтью; почве около горячих источников; филосфере и ризосфере растений; в рудных месторождениях и т. д. Широкая распространенность псевдомонад обеспечивается их способностью развиваться в самых разных условиях в природе, используя различные соединения углерода и азота в энергетическом и конструктивном обмене.

Среди псевдомонад много сапротрофов (*P. fluorescens*, *P. putida* и др.), но есть виды, патогенные для человека, животных и растений. Например, бактерии *P. aeruginosa* могут вызывать воспаление среднего уха, раневую инфекцию с образованием сине-зеленого гноя. Это один из основных возбудителей очаговых и генерализованных процессов у людей с ослабленным иммунитетом, особенно в условиях стационарных отделений в клиниках. Развиваются внутрибольничные инфекции у больных с ожогами, заболеваниями мочеполовых путей, у больных, которых длительно лечат антибиотиками. К фитопатогенным псевдомонадам относится, например, *P. syringae* – возбудитель некрозов листьев плодовых деревьев.

Много патогенных бактерий имеется и в составе других родов, входящих в эту группу. Так, *Burkholderia cepacia* вызывает циститы, *B. mallei* (специализированный патоген лошадей) — сап лошадей, *B. pseudomallei* — мелиоидоз (паралич у людей и животных в тропических странах), *Ralstonia solanacearum* — кольцевую гниль картофеля, *Xanthomonas campestris* — черную гниль крестоцветных и др.

Метаболическое разнообразие псевдомонад позволяет широко использовать их в народном хозяйстве:

- для борьбы с загрязнением окружающей среды, утилизации ксенобиотиков (выступают как детоксиканты);
- производства микробного белка при выращивании бактерий на дешевых субстратах (спирты, ароматические соединения, углеводороды и др.);
- производства аминокислот и витаминов на дешевых субстратах;
- производства капсульных полисахаридов (альгинатов, желатинов, ксантанов и др.);
- производства уникальных антибиотиков и изыскания новых антимикробных, противоопухолевых и противовирусных соединений;
- извлечения остаточной нефти из скважин и месторождений;
- защиты сельскохозяйственных растений от фитопатогенов. Бактерии-антагонисты из рода *Pseudomonas* используются в качестве средства биологической борьбы с заболеваниями растений бактериальной и грибной этиологии.

3.4. СЕМЕЙСТВО ENTEROBACTERIACEAE

Семейство Enterobacteriaceae объединяет бактерии, которым присущи следующие признаки:

- отрицательная окраска по Граму;
- прямые палочки (0,3–1,8 мкм), подвижные за счет перитрихальных жгутиков или неподвижные, не образующие споры;
- оксидазоотрицательные и каталазоположительные (за исключением *Shigella dysenteriae*);
- катаболизм углеводов с образованием кислоты и газа или только кислоты;
- факультативные анаэробы, обладающие метаболизмом дыхательного и бродильного типа;
- способность восстанавливать нитраты в нитриты (кроме ряда видов родов *Erwinia*, *Yersinia*, *Pantoea* и *Dickeya*);
- хемоорганогетеротрофы, хорошо растущие на обычных питательных средах;
- отсутствие цитохромоксидазы;
- некислотоустойчивость;
- оптимальная температура для роста 37 °С у большинства видов (однако представители некоторых видов лучше осуществляют жизнедеятельность при 25–30 °С).

Семейство получило название Enterobacteriaceae, так как некоторые типичные его представители являются постоянными обитателями толстого кишечника млекопитающих и человека (от греч. *entero* — кишечник).

Семейство Enterobacteriaceae насчитывает более 30 родов и более 100 видов. Наибольший интерес для человека представляют роды *Escherichia*, *Shigella*, *Salmonella*, *Citrobacter*, *Klebsiella*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Pectobacterium*, *Dickeya*, *Pantoea*, *Serratia*, *Hafnia*, *Proteus*, *Yersinia*, *Edwardsiella*, *Providencia*, *Morganella*.

Энтеробактерии распространены повсеместно: их можно обнаружить в почве, воде, на фруктах, овощах, зерне, растениях, в организмах животных (от червей и насекомых до млекопитающих) и человека. Входящие в это семейство микроорганизмы весьма разнообразны по особенностям экологии, кругу хозяев, а также патогенности для человека, животных и растений.

Энтеробактерии с их типичным представителем *E. coli*, часто рассматриваемым как прототип бактерий вообще, являются объектами интенсивного исследования, так как имеют медицинское и экономическое значение.

Ряд видов энтеробактерий вызывает желудочно-кишечные заболевания, включая брюшной тиф и бактериальную дизентерию. Кроме того, большинство видов энтеробактерий могут быть возбудителями разнообразных внекишечных инфекций, таких как бактериемия, менингит, инфекции мочевыводящих и дыхательных путей, а также раневые инфекции. Бактерии семейства Enterobacteriaceae являются причиной 50 % случаев внутрибольничных инфекций; наиболее часто их вызывают *E. coli*, представители родов *Klebsiella*, *Enterobacter*, *Proteus*, *Providencia* и вида *Serratia marcescens*.

Фитопатогенные виды бактерий родов *Erwinia*, *Pectobacterium* и *Dickeya* наносят значительный ущерб продукции сельского хозяйства, приводя к заболеваниям картофеля, капусты, огурцов, арбузов и др. Установлено, что в отдельных случаях при хранении картофеля 20–50 % урожая гибнет от поражения «мягкими» гнилями, возбудителями которых являются данные микроорганизмы. Они также вызывают заболевания вегетирующих растений, снижая урожайность сельскохозяйственных культур. Однако эти бактерии могут не только наносить вред. Они способны выступать в качестве продуцентов пектолитических ферментов, которые могут найти широкое применение в пищевой промышленности для осветления фруктовых и овощных соков, в промышленной мочке льна и др.

Энтеробактерии быстро растут и размножаются. Например, время генерации бактерий *E. coli* в оптимальных условиях составляет 20 мин. Они не требуют для роста сложных сред, удобны для проведения генетических манипуляций, для них разработаны и осуществлены все способы генетического обмена.

Род *Escherichia* получил свое название по имени немецкого ученого Т. Эшериха, который в 1885 г. выделил из кишечника детей бактерии *E. coli*. Это типовой род семейства Enterobacteriaceae. Основные признаки рода: прямые палочки (1,1–1,5 × 2,0–6,0 мкм); перитрихи (или неподвижные); образование капсул или микрокапсул для многих представителей; оптимальная температура для роста 37 °С; способность ферментировать лактозу с образованием кислоты и газа (или не сбраживать лактозу); цитратотрицательные; отрицательная реакция Фогеса – Проскауэра (определяется продукция ацетона – промежуточного соединения при синтезе 2,3-бутандиола); положительная проба с метиловым красным (определяется количество кислоты, обра-

зуемой из углевода); не образуют H_2S ; не гидролизуют мочевины; не обладают липазной активностью.

Бактерии рода *Escherichia* входят в состав нормальной микрофлоры толстого кишечника теплокровных животных, рыб и пресмыкающихся, а представители вида *E. blattae* обитают в кишечнике тараканов. Вместе с содержимым кишечника они могут попадать во внешнюю среду.

Род *Escherichia* представлен семью видами. Типовой вид – *Escherichia coli* (кишечная палочка).

Бактерии *E. coli* – факультативные анаэробы, хорошо растут на обычных питательных средах. Температурный оптимум для роста $37\text{ }^\circ\text{C}$, но способны к росту в диапазоне температур от 10 до $45\text{ }^\circ\text{C}$ с оптимальным значением pH $7,2\text{--}7,5$. Используют ацетат в качестве единственного источника углерода. Образуют индол из триптофана. Ферментируют лактозу с образованием кислоты и газа. На дифференциально-диагностических средах, содержащих лактозу, формируют окрашенные колонии (на среде Эндо – темно-малиновые с металлическим блеском; на среде Левина – темно-синие с металлическим блеском; на среде ЕМВ – фиолетовые с металлическим блеском) (рис. 20). Не нуждаются в дополнительных факторах роста.



Рис. 20. Рост бактерий *E. coli* на среде ЕМВ

Бактерии *E. coli* используются в международных стандартах как санитарный показатель фекального загрязнения питьевой воды и пищевых продуктов. В фекалиях вместе с кишечной палочкой могут присутствовать и патогенные микроорганизмы, поэтому, чтобы не применять специальных трудоемких методов для их выявления, пользуются показателем общего загрязнения. Таким индикатором служат бактерии *E. coli* – постоянные обитатели толстого кишечника. Их обнаружение указывает на то, что среда загрязнена содержимым кишечника и кишечными бактериями, среди которых могут быть и патогенные формы. Санитарными показателями питьевой воды и пищевых продуктов служат коли-титр и коли-индекс. **Коли-титром** называется наименьший объем воды в миллилитрах, содержащий одну клетку кишечной палочки. Для водопроводной воды коли-титр должен быть не менее 333 мл. **Коли-индекс** – количество клеток бактерий *E. coli* в 1 л. Для водопроводной воды коли-индекс составляет не более $2\text{--}3$ кл/л.

Бактерии *E. coli*, являясь условно-патогенными микроорганизмами, в определенных условиях могут вызывать различные заболевания: кишечные инфекции (диареи), поражения мочевыводящих путей, бактериемии, менингиты, гнойные воспаления и др. Факторами вирулентности патогенных бактерий *E. coli* являются ворсинки, или фимбриальные факторы, которые облегчают адгезию к эпителию и способствуют колонизации нижних отделов тонкого кишечника, а также термолабильный и термостабильный энтеротоксины (стимулируют гиперсекрецию клетками кишечника жидкости, содержащей ионы Na^+ , K^+ , Cl^- , бикарбонаты, что приводит к нарушению водно-солевого обмена и развитию диареи) и эндотоксины (являются причиной эндотоксикоза).

Род *Shigella* назван в честь К. Шига, впервые описавшего типовой вид *Shigella dysenteriae*, который является возбудителем дизентерии. Позже были обнаружены и другие возбудители дизентерии: *Shigella flexneri* (выделены С. Флекснером), *Shigella sonnei* (выделены К. Зонне), *Shigella boydii* (выделены Дж. Бойдом).

Бактерии рода *Shigella* представляют собой короткие неподвижные палочки, не образующие споры и капсулы. Шигеллы не образуют H_2S , глюкозу и другие углеводы ферментируют с образованием кислоты без газа; как правило, не ферментируют лактозу (за исключением шигелл Зонне); реакция Фогеса – Проскауэра отрицательная. Температурный оптимум для роста шигелл 37°C , выше 45°C они не растут. Оптимальное значение рН для роста 6,7–7,2.

Международная классификация шигелл построена с учетом биохимических признаков и особенностей антигенной структуры. Чтобы отличить от других шигелл бактерии вида *S. sonnei*, часто достаточно провести биохимические тесты (табл. 5).

Однако различить виды *S. dysenteriae*, *S. flexneri* и *S. boydii* только по биохимическим признакам невозможно. Для надежной идентификации видов шигелл необходимо типирование по соматическим антигенам. У шигелл обнаружены различные по специфичности соматические антигены (О-антигены): общие для семейства Enterobacteriaceae, родовые, видовые, групповые и типоспецифические. В классификации шигелл учитываются в основном групповые и типоспецифические О-антигены. В соответствии с этими признаками род *Shigella* включает более 44 серотипов.

Таблица 5

Биохимические отличия *Shigella sonnei* от других шигелл

Тест	<i>S. sonnei</i>	Другие шигеллы
Образование индола	–	<i>d</i>
Орнитиндекарбоксилаза	+	–
Образование кислоты из раффинозы	–	<i>d</i>
Образование кислоты из L-рамнозы	+	–
о-нитрофенил-β-D-галактопиранозид	+	–

Примечание: *d* – 25–75 % штаммов положительные.

Бактериальная дизентерия распространена повсеместно. Единственным природным резервуаром шигелл является человек. Источник инфекции — больные люди и бактерионосители. Никакие животные в природе дизентерией не болеют. Основные способы передачи шигелл — фекально-оральный и контактно-бытовой (через воду, пищевые продукты, грязные руки и предметы обихода). Определенную роль играют насекомые (мухи, тараканы и др.), переносящие возбудителей на пищевые продукты.

Факторами вирулентности бактерий рода *Shigella* можно считать наличие ворсинок; специфические свойства белков и липополисахаридов наружной мембраны; образование ферментов, разрушающих слизь, — нейраминидазы, гиалуронидазы; синтез муциназы (обеспечивает адгезию и колонизацию на клетках слизистой оболочки толстого кишечника — фактор инвазивности); продукцию экзотоксинов (цитотоксинов Шига), вызывающих гибель клеток и приток жидкости в очаг поражения; образование эндотоксинов, обеспечивающих интоксикацию организма.

Под Salmonella назван в честь ученого Д. Сальмона, который выделил одного из возбудителей пищевой токсикоинфекции, известного в настоящее время как *Salmonella choleraesuis*.

Ключевые признаки рода *Salmonella*: короткие прямые палочки с закругленными концами ($0,7-1,5 \times 2-5$ мкм); в большинстве случаев подвижны (перитрихи); спор и капсул не имеют; образуют при ферментации глюкозы (и ряда других углеводов) кислоту и газ (за исключением *S. typhi* и некоторых других серотипов); в основном образуют H_2S ; дают отрицательную реакцию Фогеса — Проскауэра; не ферментируют лактозу (кроме *S. arizonae* и *S. diarizonae*).

Род *Salmonella* состоит из двух видов — *S. bongori* и *S. choleraesuis*. Типовой вид *S. choleraesuis* объединяет бактерии подвидов *choleraesuis*, *salamae*, *arizonae*, *diarizonae*, *houtenae* и *indica*.

Сальмонеллы различаются по антигенной структуре. Они имеют различные соматические и жгутиковые антигены. В настоящее время количество серотипов сальмонелл достигло более 2500. Большая часть известных серотипов включает подвид *choleraesuis*. Для удобства дальнейшего изложения материала будем пользоваться исторически сложившейся таксономией бактерий, которая рассматривает серотипы (серовары) как виды (например, *S. typhi* вместо *S. choleraesuis* подвид *choleraesuis* серовар *typhi*).

Сальмонеллы обладают достаточно высокой устойчивостью к факторам внешней среды и поэтому могут длительно сохраняться в природе. В воде открытых водоемов и питьевой воде они могут жить 11–120 суток, в морской воде — 15–30, на овощах и фруктах — 5–10 суток, в масле, сыре — до 3 месяцев, в яйцах и замороженном мясе — до 13, в почве — до 9 месяцев, в комнатной пыли — 80–540 суток. Нагревание при температуре 70 °С сальмонеллы выдерживают в течение 30 мин.

Основные заболевания, вызываемые сальмонеллами (сальмонеллезы), можно условно разделить на три группы: брюшной тиф и паратифы, гастроэнтериты (пищевые токсикоинфекции) и септицемии. Брюшной тиф (возбудитель — *S. typhi*) и паратиф А (возбудитель — *S. paratyphi A*) — типичные

антропонозные инфекции (заболевания, характерные только для человека). Остальные заболевания, вызываемые сальмонеллами, характерны как для человека, так и для животных. Возбудители паратифа В – бактерии *S. schotmulleri*, паратифа С – *S. hirschfeldii*, гастроэнтеритов – *S. enteritidis*, *S. typhimurium*, *S. gallinarum*, *S. pullorum* и др.

Источником брюшного тифа и паратифа А является только человек – больной или бактерионоситель. Источником паратифов В и С кроме человека могут быть и животные, в том числе птицы. Механизм заражения – фекально-оральный. Наиболее опасные источники пищевых токсикоинфекций – животные, страдающие сальмонеллезом. Вспышки токсикоинфекций чаще всего связаны с употреблением мяса, инфицированного сальмонеллами (до 70–75 %). У ослабленных животных сальмонеллы легко проникают из кишечника в кровь, а через нее – в мышцы, обуславливая прижизненное инфицирование мяса. Большую роль в эпидемиологии сальмонеллезом играют водоплавающие птицы и их яйца, а также куры, их яйца и продукты из птицы. Сальмонеллы могут попасть в яйцо непосредственно во время его развития, но могут легко проникнуть и через неповрежденную скорлупу. На долю яиц и продуктов из птицы приходится более 10 % вспышек сальмонеллезом, молока и молочных продуктов – около 10 % и на долю рыбопродуктов – около 3–5 %.

В настоящее время наблюдается рост заболеваемости сальмонеллезом людей и животных. Основная причина этого – инфицирование пищевых продуктов при производстве в результате широкого распространения сальмонелл на объектах внешней среды и на перерабатывающих предприятиях, куда поступают животные, у которых сальмонеллез протекает в скрытой форме. Одной из главных причин широкой циркуляции сальмонелл среди животных является корм, содержащий переработанные побочные продукты животного происхождения и очень часто зараженный сальмонеллами.

Как факторы вирулентности возбудителей брюшного тифа и паратифов рассматриваются их способность противостоять фагоцитозу и размножаться в клетках лимфоидной системы, наличие антигена вирулентности (Vi-антиген, состоящий из трех фракций, основная из которых – N-ацетилгалактозаминуриновая кислота с молекулярной массой 10 МД), образование эндотоксина.

Факторами вирулентности сальмонелл – возбудителей пищевых токсикоинфекций являются адгезия и колонизация на клетках слизистой оболочки кишечника, эндотоксин, термолабильные и термостабильные энтеротоксины, шигаподобные цитотоксины.

Название *rody Klebsiella* дано в честь немецкого бактериолога Э. Клебса, впервые обнаружившего эти бактерии в тканях больных, погибших от пневмонии. Бактерии рода *Klebsiella* в отличие от представителей подавляющего большинства родов энтеробактерий обладают способностью образовывать макрокапсулу. Клетки клебсиелл имеют форму толстых коротких палочек с закругленными концами размером $0,3-1,0 \times 0,6-6,0$ мкм и расположены одиночно, в парах или коротких цепочках. Жгутики отсутствуют, споры не образуют.

Клебсиеллы ферментируют углеводы с образованием кислоты или кислоты и газа, восстанавливают нитраты до нитритов. По образованию индо-

ла, пробе с метиловым красным, реакции Фогеса — Проскауэра, а также по способности расти на среде Симмонса с цитратом виды клебсиелл варьируют. Некоторые штаммы бактерий вида *K. pneumoniae* способны фиксировать молекулярный азот.

Бактерии рода *Klebsiella* широко распространены в природе: в почве, воде, на овощах, фруктах, в фекалиях человека и клиническом материале. Их постоянно обнаруживают на коже и слизистых оболочках человека и животных. Клебсиеллы находят в почвах пустынь, воде антарктических озер, древесине деревьев, стоках текстильной промышленности, сахарном тростнике и др. Такое широкое распространение бактерий рода *Klebsiella* связывают с наличием полисахаридной капсулы.

В настоящее время род *Klebsiella* включает четыре вида — *K. planticola*, *K. terrigena*, *K. oxytoca* и типовой вид *K. pneumoniae*, который подразделяется на три подвида: *K. pneumoniae* subsp. *pneumoniae*, *K. pneumoniae* subsp. *ozaenae* и *K. pneumoniae* subsp. *rhinoscleromatis*. Основную роль в патологии человека играет вид *Klebsiella pneumoniae*, остальные виды мало изучены, и роль их в патологии человека уточняется. Штаммы вида *K. pneumoniae* известны как возбудители заболеваний дыхательных путей: пневмонии, озены (поражение и атрофия слизистой оболочки носа и его придаточных пазух, сопровождающиеся выделением вязкого зловонного секрета), риносклеромы (поражение не только слизистой оболочки носа, но и трахеи, бронхов, глотки, гортани, при этом в пораженной ткани развиваются специфические гранулемы с последующим склерозированием и развитием хрящевых инфильтратов). Кроме того, клебсиеллы вызывают заболевания суставов, мозговых оболочек, позвоночника, глаз, мочеполовых органов, а также желудочно-кишечные заболевания, сепсис и гнойные послеоперационные осложнения. Клебсиеллы — возбудители внутрибольничных инфекций, заболеваний новорожденных. Они вызывают также маститы, септицемии и пневмонии у крупного рогатого скота, свиней, лошадей и обезьян.

Заражение клебсиеллами возможно как экзогенным, так и эндогенным путем. Наиболее частые пути передачи — пищевой, воздушно-капельный и контактно-бытовой. Факторами передачи чаще всего являются пищевые продукты (особенно мясные и молочные), вода, воздух. В последние годы частота клебсиеллезов возросла, одна из причин этого — повышение патогенности возбудителя в связи со снижением резистентности организма человека. Этому способствует также широкое использование антибиотиков, изменяющих нормальное соотношение микроорганизмов в естественном биоценозе, иммунодепрессантов и т. д.

Основными факторами вирулентности клебсиелл являются К-антиген (капсульный антиген), подавляющий фагоцитоз, и эндотоксин. Помимо них бактерии *K. pneumoniae* могут продуцировать термолабильный энтеротоксин — белок, по механизму действия подобный токсину энтеротоксигенной кишечной палочки. Определенный вклад в патогенность клебсиелл вносит их сидерофорная активность, в результате чего связываются ионы Fe^{2+} и снижается их содержание в тканях. У клебсиелл выявлены хелаторы железа энтеробактин (энтерохелин) и аэробактин. Факторами адгезии клебсиелл к эпителиаль-

ным клеткам являются фимбрии и поверхностные белки, синтез которых детерминируется плазмидными генами.

Род *Yersinia* назван в честь французского ученого А. Иерсена, который открыл возбудителя чумы в 1894 г. Бактерии рода *Yersinia* – прямые палочки, иногда приобретающие сферическую форму, диаметром 0,5–0,8 и длиной 1–3 мкм. Неподвижны при 37 °С, но при температуре ниже 30 °С подвижны за счет перитрихальных жгутиков; исключение составляют некоторые штаммы бактерий вида *Y. ruckeri* и вид *Y. pestis*, представители которого всегда неподвижны. У бактерий рода *Yersinia* проба с метиловым красным обычно положительная, реакция Фогеса – Проскауэра отрицательная; H₂S не образуют. Восстанавливают нитраты.

Иерсинии широко распространены в природе; некоторые из них – паразиты различных животных (особенно грызунов и птиц) и человека; их также выделяют из почвы, воды, молочных и других пищевых продуктов.

Род *Yersinia* включает 11 видов, три из них патогенны для человека: *Y. pestis* (типовой вид), *Y. pseudotuberculosis* и *Y. enterocolitica*; патогенность остальных видов бактерий пока еще не ясна.

Бактерии *Y. pestis* – возбудители чумы, болезни, главным образом, диких грызунов. Переносчиками бактерий *Y. pestis*, распространяющими возбудителей среди диких грызунов, служат блохи, в которых бактерии размножаются, закупоривая пищевод и глотку. При очередном кровососании блохи отрыгивают бактерии и при этом могут передавать возбудителей, если не находят других хозяев, человеку. В результате укуса инфекционными блохами у человека развивается типичная бубонная форма чумы и может возникнуть вторичная пневмония. При воздушно-капельной передаче инфекции возможно появление первичной легочной чумы.

Бактерии *Y. pestis* обладают высокой инвазивностью, агрессивностью и токсигенностью, поэтому вызывают тяжелое заболевание. Факторами вирулентности являются ворсинки адгезии, капсула (угнетает активность макрофагов), «мышиный» токсин (блокирует процесс переноса электронов в митохондриях сердца и печени, поражает тромбоциты и сосуды и нарушает их функции), эндотоксин и другие компоненты клеточной стенки (обладают токсическим и аллергенным действием), фибринолизин, плазмокоагулаза, нейраминидаза, аденилатциклаза, аминопептидазы, термоиндуцибельные белки наружной мембраны (Yop-белки – подавляют активность фагоцитов) и др. Значительная часть факторов вирулентности бактерий *Y. pestis* контролируется генами, локализованными в рYР-плазидах.

Бактерии *Y. pseudotuberculosis* патогенны для многих видов животных (грызунов, оленей, домашних животных и птиц). Заболевания человека наблюдаются сравнительно редко. Большая часть случаев зарегистрирована в Европе у подростков; пик заболеваемости – зимние месяцы. Бактерии *Y. pseudotuberculosis* вызывают лимфаденит, хроническое желудочно-кишечное расстройство и тяжелую септицемию.

Основное поражение, вызываемое бактериями *Y. enterocolitica*, – иерсиниоз, инфекция, сопровождающаяся диареей, энтеритом, псевдоаппендицитом и

(иногда) септицемией или острым артритом. Возбудитель широко распространен в природе, его выделяют от насекомых, моллюсков, ракообразных, птиц, грызунов, собак, кошек, домашних сельскохозяйственных животных (основные хозяева). Бактерии *Y. enterocolitica* можно также обнаружить в воде многих рек и озер. Инфицирование человека происходит фекально-оральным путем. Подъем заболеваемости отмечают в осенне-зимний сезон. В Европе основной резервуар — свиньи, большинство достоверных случаев заражения связано с употреблением недостаточно термически обработанной свинины. Большинство случаев, зарегистрированных в Японии, связано с употреблением в пищу рыбы и ракообразных.

Бактерии *Y. ruckeri* вызывают «болезнь красного рта» у рыб (основной хозяин — радужная форель).

Род *Enterobacter* объединяет прямые подвижные (за счет перитрихальных жгутиков) палочки размером $1,2-3,0 \times 0,6-1,0$ мкм. Бактерии вида *E. asburiae* неподвижны. Клетки бактерий рода *Enterobacter* имеют полисахаридную капсулу.

Бактерии рода *Enterobacter* ферментируют глюкозу и некоторые другие углеводы с образованием кислоты и газа. Индол, H_2S не образуют. У большинства штаммов реакция Фогеса — Проскауэра положительная. Проба с метиловым красным варьирует. Утилизируют цитраты.

Род насчитывает 13 видов. Типовой вид — *E. cloacae*. Бактерии рода *Enterobacter* широко распространены в природе: встречаются в пресной воде, почве, сточных водах, на растениях, овощах, а также в фекалиях человека и животных. Доказана патогенность энтеробактеров для некоторых насекомых (например, саранчи). Вопрос о патогенности энтеробактеров для человека длительное время оставался открытым. Однако в 1970–1980-х гг. было установлено, что они редко вызывают самостоятельные инфекции, но часто поражают пациентов, особенно получающих антибиотики широкого спектра, в стационарах. Показано, что энтеробактеры вызывают до 10–15 % госпитальных бактериемий. Несколько реже они инфицируют ожоговые и хирургические раны, а также вызывают поражения мочеполовой и дыхательной системы. Установлено, что из шести видов энтеробактеров, выделяемых из организма человека (*E. cloacae*, *E. aerogenes*, *E. sakazakii*, *E. gergoviae*, *E. amnigenus*, *E. tayloraе*), поражения наиболее часто вызывают два первых вида. Основные факторы вирулентности — наличие микроворсинок, облегчающих колонизацию, и эндотоксина.

Бактерии **рода *Citrobacter*** — прямые подвижные (перитрихи) палочки размером $2-6 \times 1,0$ мкм. Род объединяет группу родственных бактерий, названных так благодаря их способности утилизировать цитрат натрия в качестве единственного источника углерода и образовывать триметиленгликоль из глицерина. Цитробактеры катаболизируют глюкозу и другие углеводы с образованием кислоты и газа. Дают положительную реакцию с метиловым красным и отрицательную реакцию Фогеса — Проскауэра. Восстанавливают нитраты. Утилизируют соли органических кислот — мукаты и тартраты.

Род *Citrobacter* включает три вида: *C. amolonaticus*, *C. diversus* и *C. freundii* (типовой вид).

Цитробактеры выделяют из воды, почвы, фекалий животных и человека. Некоторые виды входят в состав нормальной кишечной микробиоты. Большинство представителей цитробактеров не патогенны для человека, но некоторые способны вызывать вспышки гастроэнтеритов и пищевых токсикоинфекций. У людей чаще обнаруживают бактерии вида *C. freundii*. Механизмы передачи возбудителя – фекально-оральный и контактный. Тем не менее наибольшую значимость приобрели госпитальные поражения желче- и мочевыводящих путей, отиты и остеомиелиты, особенно у ослабленных пациентов и новорожденных, обусловленные горизонтальной передачей через руки медперсонала. Нередко наблюдают бактериемии, эндокардиты и поражения дыхательных путей. Кроме того, бактерии вида *C. diversus* являются частыми возбудителями менингитов и абсцессов центральной нервной системы. Основные факторы вирулентности цитробактеров – микроворсинки, поверхностный белок адгезии (факторы инвазивности) и эндотоксин.

Бактерии *рода Proteus* впервые выделены в 1885 г. из гниющего мяса. В основу названия рода легла способность его представителей менять внешнее проявление роста на плотных средах (в честь сына Посейдона – водяного божества Протея, способного менять свой облик).

Бактерии рода *Proteus* – прямые подвижные (перитрихи) палочки размером $1-3 \times 0,4-0,8$ мкм, капсул не имеют (рис. 21).

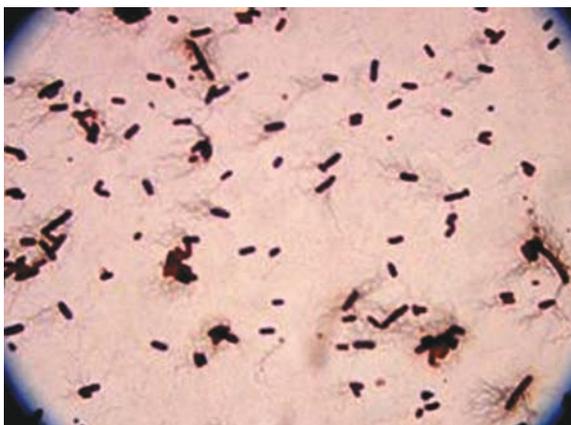


Рис. 21. Микрофотография бактерий *Proteus vulgaris*
(http://biology.clc.uc.edu/fankhauser/Labs/Microbiology/Prepared_Slides/)

Протеям в наибольшей степени (по сравнению с другими энтеробактериями) свойственен полиморфизм с образованием нитевидных и кокковидных форм. Подвижность более выражена при температуре 20–22 °С. Для большинства штаммов рода *Proteus* характерен «феномен роения» на плотных питательных средах (образование концентрических колец роста по периферии центральной колонии или однородной пленки на влажной поверхности питательной среды) (рис. 22). «Феномен роения» можно подавить добавлением в питательную среду NaCl, мочевины, карболовой кислоты, солей желчных кислот и др.



Рис. 22. Рост бактерий *Proteus mirabilis* на питательной среде

Протеи катаболизируют глюкозу и некоторые другие углеводы с образованием кислоты и газа. Восстанавливают нитраты, гидролизуют мочевины, расщепляют тирозин, растут на средах с KCN, дезаминируют фенилаланин и триптофан. По образованию индола, реакции Фогеса – Проскауэра виды различаются. Обычно образуют H_2S . Малонат не используют.

Род *Proteus* включает четыре вида: *P. mirabilis*, *P. mxyofaciens*, *P. penneri*, *P. vulgaris* (типовой вид).

Бактерии рода *Proteus* обитают в кишечнике многих видов позвоночных и беспозвоночных животных (например, *P. mxyofaciens* в кишечнике гусениц шелкопряда непарного), в почве, сточных водах и разлагающихся органических остатках. Патогенны для человека и вызывают инфекции мочевыводящих путей, а также вторичные септические поражения у пациентов с ожогами и после хирургических вмешательств. Факторы вирулентности многочисленны, важнейшие из них – способность к «роению», наличие ворсинок, гемолизинов, гемагглютининов, ферментов протеаз и уреаз.

Бактерии *рода Providencia* раньше относили к роду *Proteus*, но выявленные биохимические отличия (неспособность образовывать H_2S , ферментировать глюкозу с образованием газа, инертность к различным углеводам – мальтозе, трегалозе, сахарозе, ксилозе и др.), а также исследования ДНК послужили основанием для выделения бактерий в отдельный род.

Бактерии рода *Providencia* – прямые подвижные (перитрихи) палочки размером $0,6-0,8 \times 1,5-2,5$ мкм.

Температурный оптимум для роста бактерий рода *Providencia* – $37^\circ C$. Глюкозу и другие углеводы они катаболизируют с образованием кислоты. Образуют индол (за исключением *P. heimbachae*), обычно дают положительную реакцию с метиловым красным и отрицательную Фогеса – Проскауэра. Малонат не используют. Не образуют лизин- и орнитиндекарбоксилазу, а также аргининдегидролазу. Осуществляют окислительное дезаминирование триптофана. Разлагают тирозин, вызывая просветление агаризованной среды, содержащей эту нерастворимую аминокислоту.

Род *Providencia* состоит из пяти видов: *P. alcalifaciens* (типовой вид), *P. heimbachae*, *P. rettgeri*, *P. rustigianii*, *P. stuartii*.

До 25 % изолятов бактерий вида *P. stuartii* и до 40 % штаммов вида *P. rettgeri* могут давать «феномен роения». Установлено, что значительно большее число штаммов способно к роению после инкубирования при температуре 30 °С или при снижении плотности агара (до 1,3 %). Для роения провиденций характерно образование полиморфных структур (в виде деревьев, протуберанцев), но не классических концентрических кругов.

Природный резервуар провиденций – человек (основной) и пингвины. Все виды выделяют из фекалий при диарее, из мочи при инфекциях мочевыводящих путей, из гнойного отделяемого ран, ожоговых поражений, а также из крови. Считается, что практически все провиденции проявляют патогенность, хотя ее степень достаточно низка.

Бактерии *рода Morganella* открыл Х. Морган, раньше они входили в род *Proteus*, однако некоторые биохимические свойства и особенности гомологии ДНК послужили основанием для выделения их в отдельный род. Признаки, отличающие бактерии рода *Morganella* от родов *Proteus* и *Providencia*, приведены в табл. 6. Род *Morganella* образуют прямые подвижные (перитрихи) палочки размером 1,0–1,7 × 0,6–0,7 мкм, «феномен роения» не дают.

Таблица 6

**Отличительные признаки бактерий группы
*Proteus – Providencia – Morganella***

Тест	<i>Proteus</i>	<i>Providencia</i>	<i>Morganella</i>
Образование H ₂ S	+ Кроме <i>P. myxofaciens</i>	–	–
Образование индола	– Кроме <i>P. vulgaris</i>	+	+
«Феномен истинного роения»	+	–	–
Гидролиз желатины	+	–	–
Гидролиз мочевины	+	+ Кроме <i>P. stuartii</i>	+
Липазная активность	+	–	–
Образование кислоты из маннозы и ксилозы	+	+	+

Температурный оптимум для роста бактерий рода *Morganella* – 37 °С. Глюкозу и другие углеводы катаболизируют с образованием кислоты и обычно газа. Реакция Фогеса – Проскауэра отрицательная. Образуют индол, не образуют лизиндекарбоксилазу и аргининдегидролазу, но синтезируют орнитиндекарбоксилазу. Дезаминируют фенилаланин и триптофан (что сближает их с бактериями родов *Proteus* и *Providencia*), синтезируют уреазу, H₂S не образуют, восстанавливают нитраты, растут на средах с KCN.

Род *Morganella* состоит из одного вида — *M. morganii* с подвидами *morganii* и *sibonii*.

Бактерии вида *M. morganii* выделяют из фекалий различных млекопитающих (включая человека) и рептилий, а также из воды. Ассоциированы с желудочно-кишечными заболеваниями у человека, но как возбудители не определены.

Род *Hafnia* включает один вид — *Hafnia alvei*. Это прямые подвижные (перитрихи) палочки размером $2-5 \times 0,5-1$ мкм (также существуют и неподвижные штаммы).

Температурный оптимум для роста бактерий рода *Hafnia* составляет $30-37$ °С. Глюкозу и некоторые углеводы сбраживают с образованием кислоты и газа. Индол, H_2S и уреазу не образуют. Большое число изолятов дают положительные реакции с метиловым красным и Фогеса — Проскауэра при температуре 22 °С. Растут на средах с KCN, гидролизуют эскулин. По лизин- и орнитиндекарбоксилазе положительные; по аргининдегидролазе отрицательные. Восстанавливают нитраты. Некоторые изоляты (до 30 %) продуцируют бактериоцины.

Бактерии рода *Hafnia* обнаруживают в сточных водах, почве, воде и пищевых продуктах, фекалиях человека, различных животных и птиц. У ослабленных пациентов могут вызывать спорадические оппортунистические инфекции, локализованные обычно в крови, мочевых путях или ранах.

Название **рода *Serratia*** связывают с именем лопмана Серафино Соррати. Род образуют прямые подвижные (перитрихи) палочки размером $0,9-2,0 \times 0,5-0,8$ мкм, отдельные штаммы имеют капсулу.

Температурный оптимум для роста сerratий составляет $25-30$ °С. Глюкозу и другие углеводы ферментируют с образованием кислоты и часто газа. Образуют индол из триптофана (исключая некоторые штаммы вида *S. adorifera*), дают положительную реакцию Фогеса — Проскауэра (исключая представителей вида *S. fonticola*). Образуют лизин- и орнитиндекарбоксилазу, но не синтезируют аргининдегидролазу. Не выделяют H_2S , не утилизируют малонат. Восстанавливают нитраты.

Род *Serratia* состоит из 11 видов. Типовой вид — *Serratia marcescens*. Бактерии этого вида называют «чудесной палочкой» или «палочкой чудесной крови» из-за ярко-красного пигмента продиגיозина, который они синтезируют (рис. 23).



Рис. 23. Рост бактерий *Serratia marcescens* на питательной среде

Бактерии рода *Serratia* широко распространены в окружающей среде. Их выделяют из почвы, воды, воздуха, с поверхности растений, а также из испражнений насекомых и грызунов. Серрации, особенно *S. marcescens*, ранее считали непатогенными. Однако в 1960-х гг. была установлена их способность вызывать бактериемии у пациентов стационаров и у наркоманов. Позднее выяснилось, что у взрослых людей бактерии чаще колонизируют мочевыводящие и воздухоносные пути, а у детей — желудочно-кишечный тракт. Бактерии вида *S. marcescens* вызывают до 10 % случаев госпитальных бактериемий и пневмоний, 5 % инфекций мочевыводящих путей, хирургических ран и гнойничковых поражений кожи. Важный момент — способность данных бактерий к горизонтальной передаче через руки медицинского персонала. Наиболее часто серрации проникают в организм через постоянные катетеры, а также через препараты и растворы для внутривенных вливаний. У наркоманов, вводящих препараты внутривенно, часто наблюдают септические артриты, эндокардиты и остеомиелиты. Серрации также вызывают мастит у коров и другие инфекции у животных.

Факторы вирулентности бактерий рода *Serratia* изучены плохо. Ими являются фимбрии, гемолизины (присутствуют у штаммов, колонизирующих почечную ткань), внеклеточные протеазы (вызывают появление кровоизлияний на коже и слизистых оболочках, поражения глаз), термолабильный цитотоксин. Определенный вклад в патогенез вносит сидерофорная система (представлена энтеробактином и реже — аэробактином), обуславливающая поглощение ионов Fe^{2+} из крови и тканей.

Род Edwardsiella объединяет мелкие подвижные (перитрихи) палочки размером $1 \times 2-3$ мкм. Температурный оптимум — $37^\circ C$, исключая бактерии вида *E. ictaluri*, теряющие подвижность при $37^\circ C$ (подвижны при $25^\circ C$). По сравнению с другими энтеробактериями эдвардсиеллы проявляют большую инертность к углеводам, но ферментируют глюкозу, арабинозу, маннит, трегалозу, мальтозу и маннозу с образованием кислоты и газа. Реакция Фогеса — Проскауэра отрицательная. Восстанавливают нитраты, проявляют лизин- и орнитиндекарбоксилирующую активность.

Род *Edwardsiella* включает три вида: *E. hoshinae*, *E. ictaluri*, *E. tarda*. Типовой вид — *E. tarda*.

Эдвардсиеллы имеют ограниченное распространение в природе и сравнительно небольшую группу хозяев. Чаще они встречаются в кишечнике у пойкилотермных животных и в их среде обитания, особенно в пресной воде, но обнаружены также и у гомойотермных животных и человека. Патогенны для угрей, зубаток и других животных. Большая часть поражений у человека обусловлена контактами с пресной и соленой водой, а также с животными, обитающими в этих водоемах либо использующими их в качестве водопоя. Патогенными для человека являются лишь бактерии вида *E. tarda*. Их естественным резервуаром могут быть различные моллюски, морские ежи, рыбы, рептилии, птицы и млекопитающие (включая коров, свиней, собак, обезьян, леопардов и т. д.). У человека бактерии *E. tarda* способны вызывать гастроэнтериты, бак-

териемии, раневые инфекции и реже — перитониты, поражения желче- и мочевыводящих путей.

Основными факторами вирулентности бактерий *E. tarda* являются инвазивные свойства, β -гемолизин и термостабильный энтеротоксин (продуцируется только некоторыми штаммами и обуславливает развитие диарейных синдромов).

Под *Erwinia* назван в честь американского фитопатолога Эрвина Смита, сыгравшего выдающуюся роль в создании учения о бактериозах.

Бактерии рода *Erwinia* — прямые палочки размером $0,5-1,0 \times 1,0-3,0$ мкм, одиночные, в парах и иногда в коротких цепочках. Подвижные за счет перитрихальных жгутиков.

Оптимальная температура для роста бактерии рода *Erwinia* составляет 27–30 °С. Катаболизируют глюкозу и другие углеводы с образованием кислоты; газ большинство видов не образуют. Реакция Фогеса — Проскауэра положительная. По лизин- и орнитиндекарбоксилазе, а также аргининдегидролазе отрицательные. Нитраты большинство видов не восстанавливают. Как источники углерода и энергии используют ацетат, глюконат, малат, сукцинат и фумарат, но не бензоат, оксалат или пропионат.

Количество видов, входящих в род *Erwinia*, постоянно уточняется, так как часть их реклассифицируется в новые роды *Pectobacterium*, *Brenneria*, *Dickeya*, *Pantoea*. Типовой вид — *Erwinia amylovora* (возбудитель бактериального ожога плодовых). Бактерии этого вида нуждаются для роста в никотиновой кислоте.

Представители рода *Erwinia* являются паразитами, сапротрофами или составной частью эпифитной микробиоты растений. Фитопатогенные бактерии этого рода могут вызывать некрозы, ожоги и увядания, а также типичные «мокрые» или «мягкие» гнили, которые относятся к паренхиматозным, сосудистым и гиперпластическим заболеваниям. Например, бактерии вида *E. ananas* вызывают гниль плодов ананасов; *E. rhapontici* — гниль ревеня и гиацинтов, порчу зерна пшеницы; *E. nigrifluens* — некрозы грецкого ореха; *E. quercina* — ожог листьев дубовых; *E. maelotivora* — опадание листьев малотуса японского (сем. Молочайные); *E. tracheiphila* — сосудистое увядание тыквенных; *E. rubrifaciens* — некрозы флоэмы грецкого ореха; *E. uredovora* — уничтожение плодовых тел ржавчинных грибов.

Факторы вирулентности фитопатогенных бактерий рода *Erwinia* — пектолитические, целлюлолитические ферменты, экзотоксины и слизистые вещества полисахаридной природы.

Под *Pantoea* образуют бактерии, ранее относившиеся к видам *Enterobacter agglomerans*, *Erwinia herbicola*, *Erwinia milletiae*, *Erwinia stewartii*.

Бактерии рода *Pantoea* — прямые палочки размером $0,5-1,0 \times 1,0-3,0$ мкм. Подвижные за счет перитрихальных жгутиков. Большинство образуют желтый внутриклеточный нерастворимый в воде пигмент.

Оптимальная температура для роста бактерий рода *Pantoea* — 30 °С. Катаболизируют глюкозу и другие углеводы с образованием кислоты, но не газа. Реакция Фогеса — Проскауэра положительная. H_2S не образуют. Не синтезируют лизиндекарбоксилазу. Восстанавливают нитраты.

Род *Pantoea* состоит из трех видов: *P. agglomerans* (типовой вид; ранее — *Enterobacter agglomerans*, *Erwinia herbicola*, *Erwinia milletiae*), *P. dispersa*, *P. stewartii* (ранее — *Erwinia stewartii*).

Бактерии рода *Pantoea* выделены с поверхности растений, семян, из почвы и воды, а также из отделяемого ран, конъюнктивы, абсцессов, крови и дыхательных путей человека и животных. Патогенные свойства изучены плохо.

Под *Pectobacterium* выделен из рода *Erwinia* после изучения нуклеотидного состава 16S-р РНК. В основу названия рода легла способность его представителей продуцировать пектолитические ферменты, которые являются у них основными факторами вирулентности.

Бактерии рода *Pectobacterium* — прямые палочки размером $0,5-1,0 \times 1,0-3,0$ мкм, подвижные за счет перитрихально расположенных жгутиков. Оптимальная температура для роста $27-30$ °С. Катаболизируют глюкозу и другие углеводы с образованием в большинстве случаев только кислоты без газа. Реакция Фогеса — Проскауэра положительная.

Количество видов, входящих в род *Pectobacterium*, ежегодно уточняется благодаря использованию современных молекулярно-биологических методов исследований. Представителями этого рода являются следующие виды: *P. carotovorum* (типовой вид, ранее *Erwinia carotovora*), *P. atrosepticum* (ранее *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica*), *P. wasabiae*, *P. cypripedii*, *P. cacticida*, *P. betavascularum* и др.

Бактерии рода *Pectobacterium* — почвенные микроорганизмы, вызывающие заболевания у растений. Например, бактерии *P. carotovorum* вызывают «мягкую» и «мокрую» гниль клубней, корнеплодов у большого количества растений, *P. atrosepticum* — кроме того, увядание вегетирующих растений картофеля (заболевание «черная ножка»), *P. cypripedii* — коричневую гниль орхидей и др.

Под *Dickeya* выделен из рода *Erwinia* и назван в честь американского фитопатолога Р. Диккея.

Бактерии рода *Dickeya* — прямые палочки размером $0,5-1,0 \times 1,0-3,0$ мкм с закругленными концами. Клетки, как правило, одиночные, в парах, но иногда образуют короткие цепочки. Подвижные за счет перитрихально расположенных жгутиков.

Катаболизируют глюкозу ферментативным путем. Способны использовать арабинозу, инозитол, малат, малонат, маннозу, мукат, сахарат, тартрат, но не трегалозу, арабитол или сорбитол. Продуцируют индол и восстанавливают нитраты до нитритов. Оптимальная температура для роста 36 °С. Содержание ГЦ-пар оснований в ДНК от 56,4 до 59,5 мол. %.

В соответствии с филогенетической классификацией, основанной на определении последовательностей нуклеотидов в 16S-р РНК, в род *Dickeya* входят шесть видов: *D. chrysanthemi* (типовой вид), *D. dadantii*, *D. dianthicola*, *D. dieffenbachiae*, *D. zeae* и *D. paradisiaca*.

Бактерии рода *Dickeya* вызывают у различных растений такие заболевания, как увядание, некрозы, ожоги, гнили. Факторы вирулентности этих бактерий — пектолитические ферменты, токсины, слизистые полисахариды.

В заключение следует отметить, что энтеробактерии наряду с псевдомонадами являются наиболее типичными представителями протеобактерий.

3.5. СПИРОХЕТЫ

Спирохеты — это грамтрицательные спирально завитые одноклеточные бактерии с одним или большим числом полных витков спирали (рис. 24). Могут встречаться в цепочках, объединенных внешней оболочкой. Клеточная стенка спирохет не ригидная, а чрезвычайно гибкая. В сравнении с длиной толщина клетки мала, и поэтому спирохеты проходят через мелкопористые фильтры (диаметр пор 0,2–0,45 мкм), задерживающие большинство бактерий. Используя фильтрование, можно получать накопительные культуры спирохет.



Рис. 24. Микрофотография бактерий *Borrelia burgdorferi* (<http://dwb.unl.edu/.../Bact303/MajorGroupsOfProkaryotes>)

Клетки спирохет состоят из спирально извитого протоплазматического цилиндра, обвитого нитями, которые по отдельности называются **аксиальными** или **осевыми фибриллами**, а в совокупности — **аксостилем**. Протоплазматический цилиндр благодаря пептидогликану имеет постоянную спиралевидную форму, образуя первичные завитки. Их число, тип, шаг, высота, угол наклона варьируют у разных видов и играют важную систематическую роль. Вторичные завитки у спирохет образуются в результате изгиба всего тела. Каждая аксиальная фибрилла одним концом прикреплена к протоплазматическому цилиндру, другой ее конец свободен. Протоплазматический цилиндр и аксостиль снаружи окружены клеточной стенкой. Аксиальные фибриллы тянутся до полюса клетки, противоположного тому, к которому они прикреплены, и перекрывают друг друга. Неприкрепленные концы аксиальных фибрилл могут выходить за пределы клетки, создавая впечатление наружных полярных жгутиков. С помощью фибрилл спирохеты передвигаются.

Размножаются спирохеты поперечным делением. Эндоспоры не образуют. Аэробы, факультативные анаэробы или анаэробы; хемоорганогетеротрофы.

Среди спирохет встречаются свободноживущие аэробные водные виды, анаэробные виды, представители нормальной микробиоты животных и паразитические виды. Их обнаруживают в кишечнике млекопитающих, на поверхности жгутиковых животных, в рубце жвачных животных, в кристаллическом стебельке моллюсков, в кишечнике термитов, переваривающих древесину, тараканов и др.

Порядок Spirochaetales включает два семейства: Spirochaetaceae и Leptospiraceae. Семейство Spirochaetaceae содержит семь родов: *Spirochaeta*, *Cristispira*, *Treponema*, *Borrelia*, *Brachyspira*, *Leptonema*, *Serpulina*. Для человека патогенны только боррелии и трепонемы.

Представители *рода Spirochaeta* – непаразитические, свободноживущие бактерии. Встречаются в иле, содержащем сероводород, в сточных и загрязненных водах.

Бактерии *рода Cristispira* широко распространены у морских и пресноводных видов двусторчатых и других моллюсков, обычно находятся в кристаллическом стебельке или в жидкости пищеварительного тракта.

Бактерии *рода Treponema* встречаются в полости рта, пищеварительном тракте и половых органах человека и животных. Некоторые виды патогенны, в частности *Treponema pallidum* subsp. *pallidum* – возбудитель сифилиса, *Treponema pallidum* subsp. *pertenue* – возбудитель тропической болезни фрамбезии (тропическая гранулема, невенерический сифилис).

К *роду Borrelia* относятся анаэробные спирохеты, паразиты различных членистоногих, а также возбудители болезней человека и других позвоночных. Например, *Borrelia recurrentis* – возбудитель эпидемического возвратного тифа (переносчик бактерий – вши), *B. burgdorferi*, *B. garinii*, *B. afzelii* – возбудители болезни Лайма (названа по городу Лайм в США, где впервые были отмечены заболевания детей с развитием мигрирующей эритемы и артрита), передающейся через укусы клещей. Болезнь Лайма – хроническая природно-очаговая инфекция с поражением кожи (мигрирующая эритема), суставов (артриты), сердечно-сосудистой и нервной системы.

В семейство Leptospiraceae включен один *род Leptospira*. К нему относятся самые мелкие аэробные спирохеты. Некоторые штаммы паразитируют на позвоночных животных и могут быть патогенными для них, другие – свободноживущие. К свободноживущим сапротрофам относится *Leptospira biflexa*, обитающая в пресной воде. Патогенными для многих животных и человека являются бактерии *L. interrogans*. Они вызывают лептоспирозы – зоонозные инфекции, сопровождающиеся поражением капилляров печени, почек, центральной нервной системы, развитием желтухи и лихорадки. Резервуар – грызуны, свиньи, собаки, крупный рогатый скот; возбудители выделяются с мочой в воду и почву. Пути передачи – водный, алиментарный и контактный.

3.6. РИККЕТСИИ И ХЛАМИДИИ

Риккетсии получили свое название по имени американского исследователя Х. Риккетса, впервые описавшего возбудителя болезни *Rickettsia rickettsii*, известной как пятнистая лихорадка Скалистых гор, и погибшего при его исследовании. Риккетсии относятся к семейству Rickettsiaceae. По размерам риккетсии сравнимы с некоторыми вирусами, но отличаются от них тем, что содержат в клетке как ДНК, так и РНК. В клетке риккетсий имеются рибосомы и ферменты, принимающие участие в метаболизме, а в состав окружающей ее клеточной стенки входит муреин. Глюкозу риккетсии не используют;

они способны усваивать некоторые другие соединения, главным из которых является глутамат, окисляющийся через образование дикарбоновых кислот. Способны синтезировать АТФ, их дыхательная цепь во многих отношениях сходна с дыхательной цепью других прокариот. Риккетсии не могут синтезировать НАД и в этом отношении зависимы от хозяина.

Большинство видов риккетсий – палочковидные, кокковидные и часто плеоморфные микроорганизмы с типичными грамтрицательными бактериальными клеточными стенками. Эндоспоры не образуют. Размножаются бинарным делением только внутри живых клеток хозяина. Их можно культивировать в куриных эмбрионах или культурах клеток позвоночных животных. Некоторые представители могут быть выращены на умеренно сложных бактериологических средах, содержащих кровь.

Все виды риккетсий – облигатные паразиты. Природными носителями риккетсий являются членистоногие (клещи, блохи, вши), в которых эти микроорганизмы обитают, по-видимому, как безвредные паразиты. Попав в организм других хозяев – животных или человека (при укусе насекомого, расчесывании кожи или с вдыхаемым воздухом), риккетсии могут вызывать тяжелые патологические явления.

Заболевания, вызываемые риккетсиями, называются *риккетсиозами*. Важное значение в проявлении патогенных свойств риккетсий имеет способность образовывать токсин, тесно связанный с клеткой, который в чистом виде трудно получить. Этим он отличается от экзотоксинов. В то же время он не похож на эндотоксины, так как термолабилен и инактивируется формалином.

Самые известные возбудители риккетсиозов принадлежат к бактериям группы сыпного тифа. В эту группу входят представители двух основных видов риккетсий: *Rickettsia prowazekii* (риккетсия Провачека) – возбудитель эпидемического сыпного тифа и *Rickettsia typhi* – возбудитель эндемического, или крысиного сыпного тифа.

Источником эпидемического сыпного тифа является больной человек, переносчиком возбудителя – платяная вошь. Насосавшись крови сыпнотифозного больного, платяная вошь на третьи – десятые, чаще четвертые – пятые сутки становится заразной. Риккетсии развиваются при температуре 30 °С в кишечнике вшей. Вместе с испражнениями попадают на кожу, белье и т. д. Заражение сыпным тифом происходит не через укус вшей, а при втирании риккетсий, которые выделяются с испражнениями или при раздавливании вшей и проникают в ссадины, царапины на коже и повреждения слизистых оболочек.

Основным источником возбудителя крысиного сыпного тифа в природе являются крысы и мыши, которые инфицируются друг от друга посредством укусов блох и вшей, люди же заражаются крысиным тифом от грызунов, т. е. это зоонозная инфекция.

Заболеваемость крысиным сыпным тифом среди людей обычно носит эндемический и спорадический характер. Болезнь характеризуется сезонностью, наибольшее количество заболеваний приходится на август – ноябрь.

Сыпной тиф относится к кровяным инфекциям. Возбудитель болезни в период заболевания находится в крови, в лейкоцитах, в эндотелии сосудов кожи, мозга и других органов.

Вторая группа возбудителей риккетсиозов – возбудители клещевой пятнистой лихорадки. В эту группу входят следующие виды: *Rickettsia rickettsii* (возбудитель пятнистой лихорадки Скалистых гор), *Rickettsia conorii* (возбудитель марсельской, или средиземноморской, лихорадки), *Rickettsia sibirica* (возбудитель клещевого сыпного тифа Северной Азии), *Rickettsia australis* (северо-австралийский клещевой сыпной тиф), *Rickettsia acari* (возбудитель осповидного, или везикулезного, риккетсиоза), *Rickettsia tsutsugamushi* (возбудитель японской речной лихорадки цуцугамуши) и др. Природными носителями этих возбудителей являются клещи.

Хламидии относятся к семейству Chlamydiaceae, которое включает один род *Chlamydia*. Это неподвижные кокковидные грамотрицательные бактерии. Размножаются только внутри связанных с мембраной вакуолей в цитоплазме клеток человека, млекопитающих и птиц.

Клеточные стенки хламидий сходны по строению со стенками грамотрицательных бактерий, но не содержат мурамовую кислоту или содержат ее в следовых количествах. Хламидии не имеют цитохромов, не способны окислять глюкозу и синтезировать собственные высокоэнергетические соединения, такие как АТФ. Поэтому они являются «энергетическими паразитами» и не способны размножаться вне живой клетки.

Жизненный цикл хламидий внутри эукариотических клеток сложен, включает образование трех основных форм и обычно завершается в течение 40–72 ч. Основные его стадии:

- образование элементарных телец – мелких (0,2–0,5 мкм) электронноплотных шаровидных структур, имеющих компактный нуклеоид и ригидную клеточную стенку;
- образование инициальных, или ретикулярных, телец – больших (в диаметре 0,8–1,5 мкм) сферических образований, имеющих сетчатую структуру с тонкой клеточной стенкой и фибриллярным нуклеоидом;
- формирование промежуточных телец – стадии между элементарными и ретикулярными тельцами.

Элементарные тельца являются инфекционной формой хламидий, т. е. передают заболевание от человека (животного) к человеку (животному). **Ретикулярные тельца** – вегетативная форма хламидий. Вегетативные формы размножаются путем бинарного деления внутриклеточно, но они не инфекционны, когда выделяются из клетки-хозяина. Жизненный цикл хламидий начинается с того, что элементарные тельца адсорбируются на чувствительных эпителиальных клетках и проникают в них посредством эндоцитоза. В течение последующих нескольких часов элементарные тельца реорганизуются, увеличиваются в размерах и превращаются в ретикулярные формы, которые размножаются путем бинарного деления. Образующиеся дочерние формы также размножаются бинарным делением. Жизненный цикл заканчивается, когда возникающие промежуточные формы реорганизуются (уплотняются), уменьшаются в

размерах и превращаются в элементарные тельца. Размножаясь внутри цитоплазматических везикул, хламидии формируют микроколонии, окруженные мембраной, образующейся из впячивания мембраны клетки при фагоцитозе элементарного тельца. В составе микроколоний обнаруживаются все три стадии развития хламидий. В одной клетке может быть несколько микроколоний, возникающих в результате фагоцитоза нескольких элементарных телец. После разрыва стенки везикулы и мембраны клетки-хозяина вновь появившиеся хламидии высвобождаются, и элементарные тельца, инфицируя другие клетки, повторяют цикл развития.

В настоящее время род *Chlamydia* включает три патогенных вида: *C. trachomatis* (типовой вид рода), *C. psittaci* и *C. pneumoniae*. Установлено, что многие штаммы патогенных хламидий вызывают генерализованные инфекции у разных хозяев, некоторые – резко выраженные воспаления в одной или нескольких тканях или органах только определенных видов позвоночных. Штаммы хламидий обнаружены у птиц, млекопитающих (включая приматов) и людей. У людей они вызывают заболевания глаз, мочеполовой и дыхательной системы, у птиц – респираторные болезни и генерализованную инфекцию, у млекопитающих – заболевания дыхательных путей, суставов, плаценты и кишечные болезни. Некоторые штаммы хламидий патогенны и для человека, и для птиц (табл. 7).

Таблица 7

Заболевания, вызываемые патогенными хламидиями

Вид	Вызываемые заболевания	Способы передачи
<i>C. trachomatis</i>	Трахома (кератоконъюнктивит) – хроническое заболевание глаз	Прямым контактом: с больных глаз на здоровые (занос грязными руками) или через загрязненные предметы
	Конъюнктивит новорожденных	Во время родов от матерей, у которых хламидии имеются в эпителиальных клетках слизистой оболочки мочеполовой системы
	Урогенитальный хламидиоз, венерическая лимфогранулема	Половой
<i>C. psittaci</i>	Орнитозы	При уходе за птицами (больными и носителями), при употреблении в пищу без достаточной термической обработки мяса и яиц инфицированных птиц
<i>C. pneumoniae</i>	Пневмония, бронхиальная астма, катар верхних дыхательных путей	Контактный (от больного человека). Механизм заражения – воздушно-капельный

3.7. МИКСОБАКТЕРИИ И ЦИТОФАГИ

Миксобактерии и цитофаги – это грамтрицательные скользящие бактерии, относящиеся соответственно к порядкам Muxobacteriales и Cytophagales.

Миксобактерии имеют относительно крупные клетки ($0,6-1,2 \times 2-10$ мкм) двух морфологических типов: тонкие гибкие палочки с более или менее суженными концами и относительно толстые палочки цилиндрической формы с закругленными концами. Клетки миксобактерий обычно окрашены в желтый, оранжевый или красный цвет за счет каротиноидных пигментов.

Миксобактерии передвигаются путем скольжения по твердой поверхности, также способны проникать в субстрат, продвигаясь внутри, например, 1,2–1,5 %-ных агаровых гелей. Скользящие клетки всегда оставляют за собой слизистые треки. В результате скользящего движения клеток колонии миксобактерий распространяются по поверхности субстрата и поэтому называются *швармами*. Внутри шварма клетки обычно распределены неравномерно, концентрируясь в радиальных тяжах, а иногда в массивных складках по периферии шварма. В условиях голодания клетки скапливаются и агрегируют в определенных участках шварма, образуя крупные глобулярные или гребневидные массы, которые затем дифференцируются в структуры, называемые *плодовыми телами* (рис. 25).

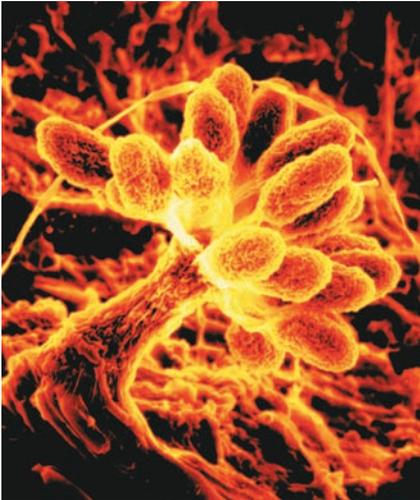


Рис. 25. Микрофотография плодовых тел бактерий *Stigmatella aurantiaca* (Photo by David White colored by Yves Brun using NIH Image)

Плодовые тела варьируют в размерах от 100 до 600 мкм и хорошо заметны благодаря яркой окраске и блестящей поверхности. Они имеют разную форму: от микроскопического бугорка до сложных древоподобных структур, могут располагаться концентрическими кругами или радиальными тяжами. Внутри созревающего плодового тела вегетативные клетки превращаются в покоящиеся *миксоспоры*, которые устойчивы к высыханию и в значительной степени к нагреванию: выживают при температуре 58–60 °С в течение 10–60 мин. Миксоспоры могут иметь сферическую или овальную (например, у представителей родов *Muxococcus*, *Nannocystis* и др.) и палочковидную (например,

у представителей родов *Cystobacter*, *Polyangium*, *Stigmatella* и др.) форму. Миксобактерии – облигатные аэробы. Большинство из них мезофилы; оптимальная температура для роста 30–35 °С. Все представители – хемоорганотрофы, способные использовать самые разнообразные органические вещества в качестве источников энергии и углерода. В зависимости от источников питания различают бактериолитические и целлюлозолитические виды. К **бактериолитическим видам** относятся миксобактерии, входящие в род *Mухосoccus*. Представители этого рода за счет синтеза различных экзоферментов могут разрушать клетки бактерий, дрожжей и других микроорганизмов и использовать полученные вещества в качестве источников энергии и углерода. Такой тип взаимоотношений между микроорганизмами относится к хищничеству. **Целлюлозолитические виды** содержит род *Polyangium*, так как его представители способны гидролизовать целлюлозу. Следует отметить, что некоторые миксобактерии могут синтезировать в значительных количествах стеролы (например, рода *Nannocystis*).

Миксобактерии присутствуют повсеместно. Особенно обильно встречаются в теплых, полусухих и сухих местах обитания, таких как степи и полупустыни субтропического и умеренного пояса. Типичные места обитания миксобактерий – почвы с нейтральным рН и нормальным содержанием солей, разлагающийся органический материал, включая помет травоядных животных и гниющую древесину, кора живых и отмерших деревьев, а также пресная вода.

В отличие от миксобактерий **цитофаги** не образуют плодовые тела и имеют другой нуклеотидный состав ДНК. Содержание ГЦ у цитофаг 30–50 %, у миксобактерий значительно выше – 67–71 %. Группа цитофаг включает восемь родов, представители которых могут обитать в почве, пресноводных и морских водоемах (например, роды *Cytophaga*, *Flexibacter*), в полости рта (например, род *Capnocytophaga*), в горячих источниках (например, род *Thermonema*).

Цитофаги – облигатные аэробы или факультативные анаэробы; хемоорганотрофы; метаболизм дыхательного, или бродильного, типа. Глюкозу сбраживают с образованием ацетата, пропионата, сукцината и некоторых других органических кислот. Отдельные представители могут осуществлять нитратное дыхание, используя в качестве конечного акцептора электронов NO_3^- . Для бактерий рода *Cytophaga* характерна способность разлагать целлюлозу, агар, хитин, пектин и крахмал, рода *Flexibacter* – хитин и крахмал, рода *Sporocytophaga* – целлюлозу и целлобиозу, рода *Microscilla* – карбоксиметилцеллюлозу.

Веретенообразные вегетативные клетки бактерий родов *Sporocytophaga* и *Chitinophaga* способны превращаться в длительно сохраняющиеся круглые клетки, окруженные капсулой, – в микроцисты (стадия покоя). Бактерии рода *Flexithrix* могут образовывать чехлы, которые окружают длинные многоклеточные нити с односторонним расположением клеток.

Среди цитофаг встречаются патогенные представители. Например, бактерии рода *Capnocytophaga* выделяют из полости рта, очагов поражения в легких, крови и абсцессов. Бактерии вида *Flexibacter columnaris* – возбудители заболеваний у рыб и часто являются причиной их массовой гибели в рыбозаводных прудах.

3.8. МОЛОЧНОКИСЛЫЕ БАКТЕРИИ

Молочнокислые бактерии относятся к семействам Lactobacillaceae и Streptococcaceae. Это морфологически гетерогенная группа бактерий, поскольку включает палочковидные и сферические организмы. Все молочнокислые бактерии грамположительны, не образуют эндоспоры (за исключением *Sporolactobacillus inulinus*) и в подавляющем большинстве неподвижны. Это факультативные анаэробы, использующие в качестве источника энергии углеводы и образующие молочную кислоту. Однако они не способны синтезировать АТФ за счет дыхания, так как не содержат цитохромы и другие ферменты, имеющие гем. Таким образом, молочнокислые бактерии способны только к брожению, дыхание у них отсутствует.

У всех молочнокислых бактерий обнаруживаются сложные потребности в факторах роста: витаминах группы В, аминокислотах, а также в пуринах и пиримидинах. Следовательно, молочнокислые бактерии – это своего рода «метаболические инвалиды», которые, вероятно, в результате специализации (рост в молоке и в других средах, богатых питательными и ростовыми веществами) утратили способность к синтезу многих метаболитов.

Отличительная физиологическая особенность молочнокислых бактерий – высокая устойчивость к кислоте, что является следствием энергетического метаболизма. Способность молочнокислых бактерий образовывать и переносить довольно высокие концентрации молочной кислоты имеет важное селективное значение, так как это свойство дает им возможность успешно конкурировать с большинством других бактерий в средах, богатых питательными веществами.

Молочнокислые бактерии можно разделить на две физиолого-биохимические подгруппы, различающиеся по продуктам, которые образуются из глюкозы в результате брожения.

Гомоферментативные молочнокислые бактерии образуют практически только одну молочную кислоту. К ним относятся бактерии видов *Lactococcus lactis*, *Streptococcus thermophilus*, *Lactobacillus bulgaricus*, *L. lactis*, *L. helveticus*, *L. plantarum*, *Enterococcus faecalis* и др.

Гетероферментативные молочнокислые бактерии образуют смесь молочной кислоты, этанола и CO_2 , а иногда и уксусной кислоты. К ним относятся *Leuconostoc mesenteroides*, *L. dextranicum*, *Lactobacillus brevis*, *L. fermentum*, *L. cellobiosus* и др.

Распространение в природе молочнокислых бактерий определяется их сложными потребностями в питательных веществах и способом получения энергии. Они почти никогда не обнаруживаются в почве или водоемах. В естественных условиях они встречаются:

- в молоке, молочных продуктах, в местах переработки молока (*Lactobacillus bulgaricus*, *L. lactis* и другие лактобациллы; *Lactococcus lactis*);
- на поверхности растений как эпифитная микробиота и на разлагающихся растительных остатках (*Lactobacillus plantarum*, *L. brevis*, *Leuconostoc mesenteroides* и др.);

- в кишечнике и на слизистых оболочках человека и животных как представители нормальной микрофлоры (*Lactobacillus acidophilus*, *Bifidobacterium bifidum*, *Streptococcus pneumoniae*, *S. bovis*, *Enterococcus faecalis* и др.).

Молочнокислые бактерии используются для приготовления:

- силоса;
- квашеной капусты, огурцов и др. (*Leuconostoc mesenteroides*, *Lactobacillus plantarum* и др.);

- молочнокислых продуктов. Стерилизованное или пастеризованное молоко либо сливки сбраживают, прибавляя в качестве закваски чистые культуры молочнокислых бактерий. Для приготовления различных молочнокислых продуктов берут соответствующие микробные закваски. Например, для приготовления йогурта используют пастеризованное молоко, сквашенное с помощью бактерий *Streptococcus thermophilus* и *Lactobacillus bulgaricus*, для приготовления кефира – *Lactococcus lactis*, *Lactobacillus kefir*, *L. kefiranofaciens*; сметаны – *Lactococcus lactis* subsp. *cremoris*, *Leuconostoc lactis* и *L. mesenteroides* subsp. *cremoris* (но сквашиваются пастеризованные сливки);

- сырокопченых колбас. Образующаяся при брожении молочная кислота придает определенный вкус, а также снижает pH, что предохраняет от порчи те виды колбас, которые не подвергаются варке;

- кислого теста в хлебопечении. Молочная кислота используется для подъема теста, а также придает хлебу специфический кислый вкус;

- чистой молочной кислоты, которая применяется в кожевенной, текстильной, фармацевтической, пищевой промышленности и для получения биодegradуемых полилактоидов, используемых для упаковки пищевых продуктов.

Молочнокислые бактерии могут играть и отрицательную роль, вызывая порчу пива, фруктовых соков, мяса и других продуктов. В эту группу входят и патогенные для человека и животных бактерии. Они растут на средах сложного состава с сывороткой или эритроцитами или на сывороточном либо кровяном агаре.

В практике широко распространена классификация, основанная на способности стрептококков вызывать гемолиз эритроцитов, согласно которой они делятся на три группы:

- β -гемолитические стрептококки, образующие β -гемолизин и дающие на кровяном агаре зону гемолиза вокруг колоний;

- α -гемолитические, или зеленящие, стрептококки, синтезирующие α -гемолизин и дающие на кровяном агаре вокруг колоний позеленение среды и частичный гемолиз (позеленение обусловлено превращением оксигемоглобина в метгемоглобин);

- γ -гемолитические стрептококки, не изменяющие кровяного агара.

Патогенные стрептококки образуют различные по своему действию экзотоксины:

- β -гемолизин (гемотоксин, O-стрептолизин и S-стрептолизин), инактивирующийся при температуре 55 °C в течение 30 мин. Обуславливает разрушение эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов, макрофагов;

- лейкоцидин, разрушающий лейкоциты;
- летальный (диализабельный) токсин, обладающий некротическим действием;
- эритрогенный термостабильный токсин, обладающий способностью вызывать воспалительную реакцию кожи у животных и людей, в крови которых отсутствуют антитоксины;
- α -гемолизин, секретируемый в питательную среду. Действует, как β -гемолизин.

Болезнетворные свойства стрептококков обусловлены, помимо продукции экзотоксинов, и образованием термостабильных эндотоксинов.

Кроме того, патогенные стрептококки образуют ферменты вирулентности: гиалуронидазу, дезоксирибонуклеазу, рибонуклеазу, нейраминидазу, протеиназу, стрептококкиназу, амилазу, липазу и др.

Возможно экзогенное и эндогенное заражение стрептококками.

Экзогенное заражение стрептококками (от больных людей, животных, инфицированных продуктов и предметов) происходит через наружные кожные покровы и слизистые оболочки, а также при проникновении вместе с пищей стрептококков в кишечник. Основной путь заражения – воздушно-капельный.

Эндогенная инфекция оппортунистическими (условно-патогенными) стрептококками – обитателями человеческого тела возможна в результате ослабления естественной сопротивляемости организма (иммунитета).

Стрептококковые инфекции подразделяют на нагноительные и ненагноительные. К **нагноительным заболеваниям**, вызываемым стрептококками, относятся острые инфекции верхних дыхательных путей (в частности, пневмония), рожистое воспаление, или рожа (воспаление кожи и слизистых путей), ангина (воспаление слизистых оболочек зева и миндалин). При проникновении в кровяное русло стрептококки вызывают тяжело протекающий септический процесс. В группу ненагноительных болезней входят скарлатина, ревматизм и др.

К патогенным относятся зеленышщие стрептококки вида *Streptococcus pneumoniae*. Они чаще вызывают пневмонию, бронхит, трахеит, ангину, гайморит, отит и другие заболевания. У детей до 5 лет могут вызывать менингит.

Бактерии вида *Streptococcus pyogenes* вызывают фарингит, скарлатину, рожистые воспаления и абсцессы при раневых инфекциях. Относятся к β -гемолитическим стрептококкам.

Бактерии вида *Streptococcus viridans* – постоянные обитатели полости рта и глотки здоровых людей. Относятся к зеленышщим стрептококкам. Проявляют слабую вирулентность для человека и животных. Они обладают уникальной способностью адгезии к эмали зуба и поэтому первыми образуют зубной налет. Способствуют развитию кариеса: разлагая сахарозу и глюкозу, они образуют кислоту, которая нейтрализуется за счет вымывания солей кальция из эмали и дентита.

Бактерии вида *Enterococcus faecalis* (ранее – *Streptococcus faecalis*) (энтерококки) обитают в кишечнике человека и теплокровных животных. Наличие их свидетельствует о фекальном загрязнении воды, сточных вод, пищевых продуктов.

3.9. БАКТЕРИИ, ОБРАЗУЮЩИЕ ЭНДОСПОРЫ

К данной группе относятся бактерии разной морфологии (клетки в форме палочек, кокков и иногда нитей), большинство из них окрашивается по Граму положительно. Клетки обычно подвижные за счет перитрихальных жгутиков, образуют устойчивые к нагреванию, сильно преломляющие свет эндоспоры. В группу входят пять основных родов: *Bacillus*, *Sporosarcina*, *Sporolactobacillus*, *Clostridium* и *Desulfotomaculum*.

Первичное таксономическое деление на роды основано на отношении бактерий к молекулярному кислороду. Роды *Bacillus* и *Sporosarcina* включают облигатные аэробы и факультативные анаэробы. Представители рода *Bacillus* – грамположительные палочковидные бактерии, рода *Sporosarcina* – грамположительные кокковидные бактерии.

Представители родов *Clostridium* и *Desulfotomaculum* являются облигатными анаэробами, однако отличаются друг от друга по характеру энергетического метаболизма и грампринадлежности. Бактерии рода *Clostridium* окрашиваются по Граму положительно и синтезируют энергию в основном за счет брожения. Бактерии рода *Desulfotomaculum* по Граму окрашиваются отрицательно, хотя имеют клеточную стенку грамположительного типа, энергию получают путем анаэробного сульфатного дыхания, используя в качестве конечных акцепторов электронов сульфаты.

Бактерии рода *Sporolactobacillus* – микроаэрофилы. Клетки палочковидные, подвижные (жгутикование перитрихальное), грамположительные. Метаболизм бродильный, осуществляют гомоферментативное молочнокислое сбраживание гексоз с образованием молочной кислоты. Клетки не содержат каталазу и цитохромы. Типовой (и единственный) вид *Sporolactobacillus inulinus*.

К широко распространенным и имеющим значительный практический интерес относятся бактерии родов *Bacillus* и *Clostridium*.

К роду *Bacillus* принадлежат аэробные или факультативно-анаэробные палочковидные бактерии, большинство из них подвижны. Хемоорганотрофы. Метаболизм строго дыхательный, строго бродильный или дыхательный и бродильный одновременно, с использованием различных субстратов. Некоторые представители способны получать энергию за счет нитратного дыхания. Для большинства представителей рода *Bacillus* характерно брожение с образованием 2,3-бутандиола, глицерина и CO_2 , а также небольших количеств молочной кислоты и этанола. Бутандиоловое брожение, осуществляемое бактериями рода *Bacillus*, можно представить следующим образом:



Бактерии рода *Bacillus* можно разделить на три группы, различающиеся по морфологии и внутриклеточной локализации эндоспор:

1. Споры овальные, расположение их в материнской клетке центральное, растяжение клетки спорой не происходит. Таковы споры у большинства бацилл (*B. subtilis*, *B. cereus*, *B. megaterium*, *B. anthracis*, *B. thuringiensis*).

2. Споры овальные, имеющие толстую оболочку с выростами, расположение их в материнской клетке центральное. Они «растягивают» клетки изнутри в ходе споруляции (*B. polymyxa*, *B. stearothermophilus*).

3. Споры сферические, расположение их в материнской клетке полярное. Эндоспоры «растягивают» клетку в ходе споруляции (*B. pasteurii*).

Большинство представителей рода *Bacillus* являются сапротрофами, широко распространены в природе, особенно в почвах, богатых органическими веществами (*B. subtilis*, *B. megaterium*, *B. polymyxa*, *B. stearothermophilus*, *B. licheniformis*). *B. megaterium* считаются «гигантами» среди эубактерий, так как их клетки имеют размер 2×5 мкм. Вид *B. subtilis* является типовым для рода *Bacillus*, называется «сенной палочкой» (так как накопительные культуры данных бактерий получают из настоя сена). Бактерии *B. polymyxa* названы так потому, что они образуют большое количество слизи. *B. stearothermophilus* – выраженный термофил (температурный оптимум для роста 50–65 °С).

Представителями патогенных бацилл являются *B. anthracis* и *B. thuringiensis*. *B. anthracis* – возбудитель сибирской язвы. Это нуждающиеся в факторах роста неподвижные бактерии с пептидной капсулой, содержащей в большом количестве D- и L-формы глутаминовой кислоты.

B. thuringiensis – возбудитель паралитического заболевания у гусениц многих чешуекрылых насекомых. Клетки этих бактерий подвижны, зависят от наличия факторов роста. Каждая спорулирующая клетка бактерий *B. thuringiensis* образует примыкающий к споре кристалл, состоящий из Сгу-белков (молекулярная масса 60–140 кД) или из Сyt-белков (молекулярная масса 28 кД). Кристаллы высвобождаются вместе со спорами при аутолизе материнских клеток и попадают в почву, на растения. Личинки насекомых, питающиеся растениями, заглатывают кристаллы вместе со спорами. Кристаллики растворяются в кишечнике только чувствительных личинок, и Сгу-белки разрушают клетки их средней кишки, что приводит к выходу содержимого кишечника в гемолимфу и гибели насекомых. Споры при этом прорастают и дают начало новой популяции бактерий, развивающейся в организме погибшего насекомого. Специфичность действия Сгу-белков очень высока. В настоящее время известно более 30 классов таких белков, они токсичны для большого числа чешуекрылых насекомых, но не для позвоночных животных. В связи с этим препараты спорообразующих клеток бактерий *B. thuringiensis* нашли широкое применение в сельском хозяйстве в качестве инсектицида. Включения токсичных для насекомых белков известны и у других бацилл, например у *B. laterosporus*, *B. sphaericus*, *B. popilliae*.

Бактерии рода *Bacillus* являются активными продуцентами различных антибиотических веществ. В настоящее время известно около 200 антибиотиков, синтезируемых этими бактериями. Наиболее продуктивные – бактерии вида *B. subtilis*, для них описано более 70 различных антибиотиков. Около 30 антибиотиков продуцируют культуры *B. brevis*. Различные антибиотики синтезируют также бактерии видов *B. polymyxa*, *B. cereus*, *B. circulans*, *B. megaterium*, *B. licheniformis* и др. Большинство антибиотиков бактерий рода *Bacillus* – полипептиды, активные против грамположительных и грамотрицательных бак-

терий, а также дрожжей и микроскопических грибов. Однако антибиотики бактерий рода *Bacillus* могут относиться и к другим классам химических соединений. Так, антибиотик бутирозин, продуцируемый бактериями *B. circulans*, является аминогликозидом, а антибиотик протидин бактерий *B. licheniformis* – фосфорсодержащим триеном. Некоторые антибиотики бактерий рода *Bacillus* широко используются в медицине, сельском хозяйстве и пищевой промышленности. К ним относятся полимиксины, колистин, бацитрацин, грамицидин С, субтилин, эдеин, бутирозин и др.

Анаэробные спорообразующие бактерии рода *Clostridium* – палочки с закругленными или иногда заостренными концами, часто расположенные в парах или коротких цепочках. Большинство из них подвижны за счет перитрихальных жгутиков. Образуют овальные или сферические эндоспоры, располагающиеся субтерминально, центрально или терминально. Как правило, диаметр спор больше диаметра вегетативной клетки, поэтому палочка со спорой приобретает сходство с веретеном, отсюда и произошло название рода. Большинство штаммов рода *Clostridium* – облигатные анаэробы, хотя некоторые могут расти в присутствии воздуха. Хемоорганотрофы. Энергию получают в основном за счет маслянокислого брожения. Возбудителями классического маслянокислого брожения являются *C. butyricum*, *C. pasteurianum*, *C. rubrum* и др. В качестве основных продуктов они образуют масляную и уксусную кислоту, углекислый газ и молекулярный водород. Другие представители (*C. acetobutyricum*, *C. felsineum*, *C. sporogenes* и др.) осуществляют ацетонобутиловое брожение, при котором кроме масляной кислоты образуются нейтральные продукты: ацетон, бутиловый, этиловый, изопропиловый спирты.

Клостридии сбраживают большое число субстратов, включая полисахариды, белки, аминокислоты, пурины и др. В зависимости от вида сбраживаемого субстрата выделяют несколько физиологических групп клостридий:

- сахаролитические, использующие в качестве субстратов моносахара, крахмал, пектин, целлюлозу и другие вещества углеводной природы (*C. pasteurianum*, *C. butyricum*, *C. acetobutyricum*, *C. felsineum*);
- протеолитические, сбраживающие белки, пептиды, аминокислоты (*C. botulinum*, *C. tetani*, *C. putrificum*, *C. sporogenes*, *C. histolyticum* и др.);
- пуринолитические, сбраживающие гетероциклические азотсодержащие соединения – пурины и пиримидины (*C. acidurici*, *C. cylindrosporum*).

Потребности клостридий в питательных веществах весьма разнообразны. Как правило, они могут расти только на сложных, богатых органическими соединениями средах. Они нуждаются в определенных витаминах и наборе аминокислот.

Для многих сахаролитических клостридий характерна способность фиксировать атмосферный азот. Первый анаэробный азотфиксатор был выделен из почвы русским микробиологом С. Н. Виноградским и назван им в честь Л. Пастера *Clostridium pasteurianum*.

Клостридии широко распространены в природе. Естественной средой их обитания является почва, особенно ее глубокие слои, ил различных водоемов, сточные воды, кишечный тракт травоядных животных и человека. Среди кло-

стридий выделяют как сапротрофные, так и патогенные формы. К сапротрофным относятся *C. pasteurianum*, *C. acetobutyricum*, *C. butyricum* (типовой вид). Патогенные клостридии: *C. tetani* – возбудитель столбняка; *C. botulinum* – возбудитель ботулизма; *C. histolyticum*, *C. septicum*, *C. perfringens*, *C. novyi*, *C. sordelli* – возбудители газовой гангрены. Патогенные клостридии, как правило, относятся к протеолитическим.

Бактерии рода *Clostridium* играют важную роль в круговороте веществ в природе, особенно азота и углерода, осуществляя процессы гниения, брожения и фиксации молекулярного азота. Некоторые представители клостридий используются для промышленного получения масляной кислоты, бутанола, ацетона (*C. butyricum*, *C. acetobutyricum*). Анаэробные клостридии применяются также при мочке льна, конопли и других лубоволокнистых растений. Под влиянием бактериальных ферментов пектиназ расщепляются пектиновые вещества, склеивающие паренхимные клетки и лубяные пучки между собой. Этот процесс используется при получении волокна, необходимого для текстильной промышленности. Кроме того, анаэробные спорообразующие бактерии используются для трансформации стероидных гормонов, а также для получения липаз, амилаз, коллагеназ и пектиназ. Так как при выращивании анаэробов воздух (кислород) в ферментеры подавать не нужно, производственный процесс облегчается, а стоимость продуктов ферментации значительно снижается по сравнению с аналогичными аэробными процессами.

3.10. АЗОТФИКСИРУЮЩИЕ БАКТЕРИИ

Среди процессов, от которых зависит биологическая продуктивность на земном шаре, один из важнейших – фиксация микроорганизмами азота атмосферы (азотфиксация). **Азотфиксация** – процесс связывания молекулярного азота атмосферы и перевод его в азотистые соединения, которые могут использовать все растительные, а через них и животные организмы. Азотфиксация осуществляется азотфиксирующими бактериями (**азотфиксаторами**), или дiazотрофами, способными использовать как N_2 , так и связанные формы азота.

Азотфиксирующие бактерии подразделяют на три группы:

- симбиотические – бактерии, которые усваивают азот атмосферы, только находясь в симбиозе с растением;
- несимбиотические (свободноживущие) – бактерии, свободно живущие в почве и усваивающие азот воздуха;
- ассоциативные – бактерии, обитающие в ризоплане, ризосфере и филлосфере растений, т. е. живущие в ассоциации с высшими растениями.

Симбиотические азотфиксирующие бактерии выделены М. Бейеринком в 1888 г. из корневых клубеньков бобовых растений. Поэтому их называли **клубеньковыми бактериями**. Позже Б. Франк предложил родовое название клубеньковых бактерий – *Rhizobium* (от лат. *rhizo* – корень + *bio* – жизнь – жизнь на корнях). Видовое название клубеньковых бактерий обычно соответству-

ет латинскому названию того растения, из клубеньков которого выделены бактерии. Например, *Rhizobium trifolii* – растение-хозяин – клевер, *Rhizobium phaseoli* – растение-хозяин – фасоль, *Rhizobium leguminosarum* – растение-хозяин – горох, кормовые бобы, вика, чина и т. д. (рис. 26).

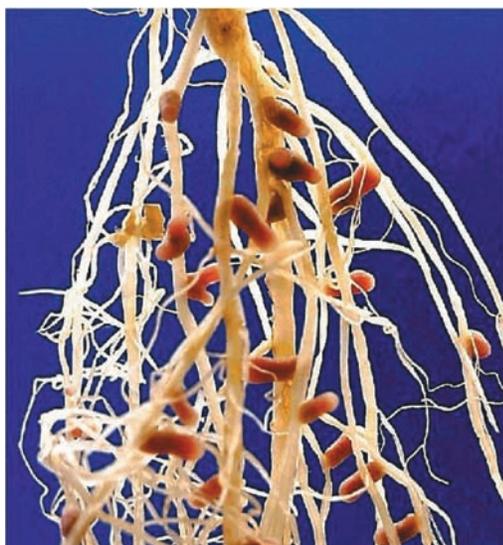


Рис 26. Клубеньки на корнях бобовых растений (симбиоз с *Rhizobium* sp.)

Клубеньковые бактерии – это грамотрицательные подвижные палочки. Они относятся к микроаэрофильным микроорганизмам, способным развиваться при низком парциальном давлении кислорода в среде. Оптимальная температура для роста клубеньковых бактерий – 24–26 °С. Клубеньковые бактерии – хемоорганогетеротрофы, т. е. в качестве источника углерода и энергии используют органические вещества, часто нуждаются в некоторых витаминах – тиамине, пантотеновой кислоте, биотине. Они обычно свободно существуют в почве, их количество зависит от характера почвы и ее предшествующей сельскохозяйственной обработки. При свободном существовании в почве используют связанный азот, т. е. утрачивают способность фиксировать азот атмосферы.

Клубеньковые бактерии обладают выраженной специфичностью в отношении бобовых растений: каждый их вид вызывает образование клубеньков на корнях одного или группы близких видов бобовых. В основе специфичности такого симбиоза лежит способность бобовых растений синтезировать лектины – гликопротеины, обладающие свойством обратимо и избирательно связывать углеводы и углеводные детерминанты биополимеров без образования ковалентной связи и изменения их структуры. Лектины находятся на наружной поверхности корневых волосков. Видоспецифичные же углеводы входят в состав наружной мембраны клеточной стенки клубеньковых бактерий. Взаимодействие поверхностных лектинов корневого волоска с углеводами мембраны бактерий рода *Rhizobium* определяет процесс дальнейшего инфицирования корневого волоска, т. е. будет инфицировано растение данными клубеньковыми бактериями или нет.

Симбиоз устанавливается при прорастании семян бобовых растений. В процессе их развития корни выделяют органические питательные вещества, которые стимулируют размножение ризосферных микроорганизмов, в том числе и клубеньковых бактерий. Из почвы клубеньковые бактерии проникают через корневые волоски в корень. Процесс инфицирования начинается с адгезии клеток бактерий на поверхности корневых волосков. В клетках корневых волосков бобовых синтезируются особые вещества — хемоаттрактанты для бактерий. К таким соединениям, в частности, относятся флавоноиды и изофлавоноиды. В процессе распознавания принимают также участие уже упоминавшиеся лектины, способствующие прикреплению бактерий к корневым волоскам. Флавоноиды и изофлавоноиды индуцируют экспрессию бактериальных *nod*-генов, которые отвечают за синтез Nod-факторов (белков-нодулинов), обеспечивающих межвидовое взаимодействие.

В корневой волосок проникает сразу несколько клеток клубеньковых бактерий. Проникновение сопровождается инвагинацией мембраны корневого волоска, образуется трубка, выстланная целлюлозой, вырабатываемой клетками хозяина. В этой трубке, называемой инфекционной нитью, находятся интенсивно размножающиеся бактерии. Инфекционная нить проникает в кору корня, проходя прямо через ее клетки, а не между ними. Развитие собственно клубенька начинается, когда инфекционная нить достигает тетраплоидной клетки ткани коры. При этом происходит усиленная пролиферация как самой тетраплоидной клетки, так и соседних диплоидных клеток. Индуцирует пролиферацию индолилуксусная кислота — растительный гормон, который синтезируют клубеньковые бактерии.

В молодых клубеньках большинство бактерий представляют собой палочковидные клетки, однако в дальнейшем они приобретают неправильную форму и становятся разветвленными, булавовидными или сферическими и называются *бактероидами*. На стадии бактериоидов происходит фиксация молекулярного азота. В конце периода роста растения бактерии часто полностью исчезают из клубеньков; они отмирают, а вещества клеток поглощает растение-хозяин.

У клубеньковых бактерий за фиксацию атмосферного азота ответственен *nif*-оперон, который локализован в *Sym*-плазмидах (от англ. *symbiosis inducing*). В *Sym*-плазмидах также находятся *hos*-гены, обуславливающие узнавание хозяина, и *nod*-гены, определяющие способность образовывать клубеньки. Гены *nif*-оперона детерминируют синтез *нитрогеназы* — основного фермента, участвующего в фиксации молекулярного азота. Нитрогеназа состоит из двух компонентов: Fe-белка и FeMo-белка. Fe-белок, содержащий $[Fe_4S_4]$ -центр, служит окислительно-восстановительной системой, которая принимает электроны от ферредоксина и передает их на второй компонент — FeMo-белок. Этот молибденсодержащий белок переносит электроны на N_2 , в результате чего через ряд промежуточных стадий синтезируется аммиак. Часть восстановительных эквивалентов переносится в побочной реакции на H^+ , поэтому наряду с аммиаком всегда образуется большое количество молекулярного водорода. Нитрогеназа очень чувствительна к наличию молекулярного кис-

лорода и инактивируется им, поэтому в клубеньках бобовых растений синтезируется защитное вещество — пигмент *леггемоглобин*, обладающий высоким сродством к кислороду. Образование леггемоглобина — это специфический результат симбиоза: простетическая группа (протогем) синтезируется бактериоидами, а белковый компонент — при участии растения. Благодаря связыванию избытка кислорода леггемоглобином бактериоиды снабжаются им в количестве, достаточном для роста клеток и получения энергии, не препятствуя при этом фиксации азота.

Клубеньки с леггемоглобином имеют розовый цвет и способны фиксировать молекулярный азот. При разрушении леггемоглобина образуются зеленые пигменты биливердины, а клубеньки, содержащие такие пигменты, молекулярный азот не фиксируют.

Значение клубеньковых бактерий в сельском хозяйстве очень велико. За вегетационный период на 1 га поля, засеянного многолетними бобовыми растениями (клевер, люцерна), связывается 150–220 кг атмосферного азота, однолетними бобовыми (фасоль, соя, бобы, горох, чечевица) — 40–110 кг. Часть азота выделяется из клубеньков во время вегетации, в основном в виде аминокислот. Остающиеся после уборки урожая корни, особенно у многолетних бобовых, также содержат много азота. Эти остатки подвергаются аммонификации, благодаря чему происходит обогащение почвы доступными для растений соединениями азота.

Для обогащения почвы клубеньковыми бактериями в промышленных масштабах производятся препараты нитрагин, ризоторфин, сапронин, ризофос и СояРиз, которые используются для предпосевной обработки семян бобовых. Эти удобрения содержат естественные почвенные бактерии и позволяют увеличить накопление биомассы высшими растениями. Перспективность такой технологии состоит в том, что она дает возможность частично заменить минеральные удобрения и таким образом снизить уровень загрязнения, вызванный их интенсивным использованием. Использование достижений генной инженерии открывает новые перспективы для увеличения эффективности азотфиксации и улучшения азотного питания растений. В настоящее время практически решена проблема увеличения дозы *nif*-генов у клубеньковых бактерий рода *Rhizobium*. Выполнены работы по переносу *nif*-генов в другие организмы, так как они локализируются на плаزمиде.

К симбиотическим азотфиксаторам относятся также бактерии рода *Bradyrhizobium*. Все штаммы брадиризовий обладают выраженной специфичностью к определенному кругу растений-хозяев. Например, *Bradyrhizobium japonicum* инфицирует сою, *Bradyrhizobium lupine* — люпин, *Bradyrhizobium vigna* — вигну, маш и арахис и т. д. На корневых волосках растений-хозяев образуются клубеньки, в которых клетки брадиризовий имеют раздутую форму (бактероиды) и продуцируют фермент нитрогеназу, с помощью чего и осуществляется фиксация азота атмосферы.

Существуют азотфиксирующие бактерии, которые вступают в симбиоз с небобовыми растениями, как древесными и кустарниковыми, так и травянистыми. В большинстве случаев симбионтами деревьев и кустарников служат

актиномицеты рода *Frankia*. Хозяевами актиномицетов-симбионтов могут быть более 200 видов двудольных древесных растений, принадлежащих к 8 семействам, среди которых ольха (*Alnus*), облепиха (*Hippophae*), стланник (*Dryas*), казуарина (*Casuarina*), восковница (*Myrica*), лох (*Elaeagnus*), шефердия (*Shepherdia*), куропаточья трава (*Dryas*) и др. Накопление азота в почве при участии таких растений может составлять 150–300 кг/га в год и потому имеет большое хозяйственное значение. На корнях растений в результате симбиоза с актиномицетами рода *Frankia* образуются клубеньки, которые могут достигать в диаметре 5 см. Актиномицеты проникают в корни через корневые волоски. В клубеньках, так же как и у бобовых, образуется леггемоглобин, защищающий нитрогеназу от избыточного количества молекулярного кислорода. Химизм фиксации азота у *Frankia* аналогичен таковому у клубеньковых бактерий, однако он более экономичен с точки зрения потребления АТФ. Следует отметить, что бактерии рода *Frankia* способны к азотфиксации и в свободноживущем состоянии, т. е. без контакта с растением.

Клубеньки обнаружены у большой группы травянистых растений – злаковых, осоковых, лютиковых и др. В них выявлены микробные ассоциации, состоящие из двух-трех видов микроорганизмов, которые представлены грамположительными и грамотрицательными бактериями. Установлено, что в клубеньках осуществляется азотфиксация, однако роль отдельных бактерий в ней пока не определена.

В последнее время из клубеньков на растениях, не относящихся к бобовым, – тропическом кустарнике *Trema orientalis* (семейство крапивных) и близком к нему *Parasponia parviflora* – выделены бактерии, близкие к клубеньковым бактериям бобовых. Эти бактерии, способные заражать бобовые растения и образовывать на них клубеньки, относят к роду *Rhizobium*. Из клубеньков на листьях тропических кустарников *Pavetta* и *Psychotria* выделены азотфиксирующие бактерии, отнесенные к роду *Klebsiella* (*Klebsiella rubacearum*). Листовые клубеньки также обогащают растение азотом. Поэтому в Индии, Шри-Ланке и других странах листья кустарника *Pavetta* используют как зеленое удобрение.

Азотфиксирующие представители встречаются и среди цианобактерий, способных образовывать симбиозы с широким кругом растений, включающим покрытосеменные, голосеменные, папоротники, мхи и даже одноклеточные морские диатомовые водоросли. Наиболее изучены эндосимбиозы цианобактерий *Anabaena azollae* с водным папоротником *Azolla*. У папоротника цианобактерии содержатся в полостях листьев. Папоротник *Azolla* растет на поверхности затопленных рисовых полей и может при надлежащей агротехнике полностью удовлетворять потребность риса в азоте. Накопление азота в почве в результате симбиоза цианобактерий с водным папоротником составляет около 300 кг/га в год. Сходный симбиоз обнаружен между печеночниками (*Blasia pusilla*, *Anthoceros punctatus*, *Peltigera sp.*) и цианобактериями рода *Nostoc*. У тропического кустарника *Gunnera macrophylla* симбиотические цианобактерии *Nostoc punctiforme* находятся в нижней части ствола, в специальных железах у мест отхождения листовых черешков. Эти цианобактерии также имеют гетероцисты и синтезируют фермент нитрогеназу.

Первый *свободноживущий азотфиксатор* *Clostridium pasteurianum* был выделен С. Н. Виноградским в 1893 г. Это анаэробные спорообразующие палочковидные с перитрихиаально расположенными жгутиками бактерии, вызывающие маслянокислое брожение. Источником азотного питания для этих бактерий могут служить соли аммония, азотной кислоты и многие содержащие азот органические соединения. При отсутствии указанных соединений бактерии фиксируют молекулярный азот. Источником углерода для *C. pasteurianum* могут быть моносахариды, дисахариды, некоторые полисахариды (декстрин, крахмал) и органические кислоты. Развиваясь на питательных средах, содержащих углеводы, *C. pasteurianum* разлагает их с образованием масляной и уксусной кислоты, диоксида углерода и водорода. Освобождающаяся при сбраживании углеводов энергия частично идет на фиксацию молекулярного азота атмосферы. Бактерии *C. pasteurianum* на питательных средах, наиболее отвечающих их физиологическим потребностям, способны связать 10–12 мг азота на 1 г сброженного углевода.

Способность фиксировать азот атмосферы характерна и для других видов рода *Clostridium* (*C. butyricum*, *C. acetobutyricum*, *C. pectinovorum*, *C. felselinum* и др.).

К свободноживущим азотфиксаторам относятся также бактерии родов *Azotobacter*, *Azomonas*, *Beijerinckia* и *Derxia*, которые являются представителями семейства *Azotobacteriaceae*.

Молодые клетки бактерий *рода Azotobacter* представляют собой палочки размером 2–3 × 4–6 мкм с перитрихиаальным жгутикованием. Впоследствии они превращаются в крупные кокки диаметром 6 мкм. Кокковидные клетки обычно покрыты капсулой, утрачивают жгутики и содержат цитоплазматические включения (жиры, крахмал, поли-β-гидроксимасляную кислоту и др.). У кокковидных клеток некоторых видов азотобактеров синтезируется толстая оболочка, и они превращаются в цисты.

В настоящее время наиболее изучены виды *A. chroococcum*, *A. beijerinckia*, *A. vinelandii*, *A. paspali*. Бактерии этих видов отличаются по размерам и форме клеток, а также по некоторым другим признакам, в частности пигментации образуемых ими колоний. Так, колонии *A. chroococcum* имеют бурый, почти черный цвет за счет синтеза темных пигментов меланинов. Бактерии вида *A. vinelandii* синтезируют желтый пигмент с зеленой флуоресценцией, *A. paspali* также продуцируют желтый пигмент.

Все виды азотобактеров являются аэробами. Источником азота для них могут служить соли аммония, нитриты, нитраты и аминокислоты. В отсутствие связанных форм азота азотобактеры фиксируют молекулярный азот. Показано, что активные культуры азотобактеров связывают 15–20 мг азота на 1 г потребленного органического вещества.

Бактерии рода *Azotobacter* способны использовать большой набор органических соединений — моно- и дисахариды, некоторые полисахариды (декстрин, крахмал), многие спирты, органические кислоты, в том числе ароматические. Характерная особенность этих бактерий — высокая потребность в

органических веществах. Поэтому они в больших количествах встречаются в хорошо удобренных почвах.

Для роста бактерии рода *Azotobacter* нуждаются в фосфоре, кальции и микроэлементах, особенно в молибдене и железе, которые входят в состав фермента нитрогеназы.

Азотфиксирующие бактерии рода *Azotobacter* обитают в высокоплодородных, достаточно влажных почвах с нейтральной или близкой к ней реакцией среды. Кислая реакция среды неблагоприятно действует на их развитие. Из кислых почв выделяются неактивные формы азотобактеров, утратившие способность фиксировать молекулярный азот.

Азотфиксирующие бактерии *рода Azomonas* – аэробы, представленные овальными клетками разных размеров с перитрихияльными или полярными жгутиками. В отличие от бактерий рода *Azotobacter* они могут фиксировать азот при рН 4,6–6,9 и даже 4,3.

Наиболее распространенные виды бактерий рода *Azomonas* – *A. agilis*, *A. insignis*, *A. macrocytogenes*. Все представители этого рода обитают в тропических почвах.

Бактерии рода *Azomonas* фиксируют 15–18 мг молекулярного азота на 1 г использованного энергетического вещества.

Впервые бактерии *рода Beijerinckia* были выделены в 1939 г. из кислых почв рисовых полей в Индии. Г. Деркс (1950) предложил назвать их в честь М. Бейеринка – одного из первых исследователей фиксаторов азота.

Клетки бактерий рода *Beijerinckia* имеют круглую, овальную или палочковидную форму; палочки иногда искривлены. Размеры молодых клеток 0,5–2,0 × 1,0–4,5 мкм. Встречаются подвижные и неподвижные формы. Цисты и споры не образуют. Культуры характеризуются медленным ростом. Типичные колонии формируются обычно через три недели при температуре 30 °С. Большинство культур *Beijerinckia* формируют на безазотистом агаре с глюкозой выпуклые, нередко складчатые, блестящие слизистые колонии очень вязкой консистенции. При старении культуры, как правило, образуют темно-красенный пигмент.

На 1 г использованного энергетического материала бактерии рода *Beijerinckia* фиксируют 16–20 мг молекулярного азота. Спектр углеродсодержащих соединений, доступных бейеринкиям, значительно уже, чем у азотобактеров. Хорошо используются моно- и дисахариды, хуже – крахмал, органические кислоты; ароматические вещества не усваиваются.

Основные отличия бейеринкий от азотобактеров – высокая кислотоустойчивость (могут расти даже при рН 3,0), кальцефобность (ничтожные дозы кальция подавляют рост), устойчивость к высоким концентрациям железа, алюминия.

Описан ряд видов данного рода – *B.indica*, *B. mobilis*, *B. fluminensis*, *B. dextrii*.

Бактерии рода *Beijerinckia* широко распространены в почвах южной и тропической зоны, реже встречаются в зоне умеренного климата. *Beijerinckia* часто обитают на поверхности листьев тропических растений в Индонезии.

Раньше считалось, что бактерии рода *Beijerinckia* могут существовать только в кислых почвах. Сейчас установлено, что они неплохо развиваются в нейтральных и щелочных почвах. Тем не менее следует полагать, что *Beijerinckia* играют значительную роль в азотном балансе, главным образом кислых почв (латеритов, красноземов).

Бактерии *рода Derxia* распространены в почвах тропической зоны – Индии, Индонезии, тропической Африки, Южной Америки – с рН 4,5–6,5. Это медленно растущие на безазотистых средах палочковидные бактерии со слизистыми капсулами, обладающие на определенной стадии развития жгутиками. Колонии могут быть пленочными или слизистыми, при старении приобретают желтовато-коричневый цвет. Бактерии рода *Derxia* используют разные источники углерода – моно-, ди-, полисахариды, спирты, органические кислоты, в среде без связанного азота фиксируют 12–15 мг молекулярного азота на 1 г использованного энергетического материала.

Использование изотопного метода ($^{15}\text{N}_2$), а также ацетиленового метода (реакция восстановления ацетилена в этилен), выявляющего у бактерий нитрогеназу, позволило установить, что способностью фиксировать молекулярный азот обладают и многие другие бактерии, в том числе большинство аноксигенных фототрофных бактерий, многие цианобактерии, факультативные анаэробы (*Klebsiella pneumoniae*, *Bacillus polymyxa*), хемолитоавтотрофные бактерии (*Xanthobacter autotrophicus*, *Alcaligeus latus*), метилотрофные (бактерии родов *Methylomonas*, *Methylobacterium* и *Methylococcus*), сульфатредуцирующие (бактерии родов *Desulfotomaculum* и *Desulfovibrio*) и метаногенные бактерии.

Фиксация азота свободноживущими бактериями имеет существенное значение в природных субстратах, в частности в почвах, так как приводит к накоплению в них азота. Установлено, что в пахотные почвы зоны умеренного климата за счет свободноживущих азотфиксаторов ежегодно поступает от 26 до 86 кг/га азота, в почвы тропической зоны – до 100 кг/га и более.

Изучение **ассоциативной азотфиксации** начато в 1974–1976 гг. бразильским ученым Дж. Доберейнером, впервые обнаружившим спиралевидные грам-отрицательные аэробные (микроаэрофильные) бактерии азоспириллы, развивающиеся в почве, окружающей корни (ризосфере), и на поверхности корней (ризоплане) тропических травянистых растений, обладающие способностью к азотфиксации и вступающие в ассоциативные взаимоотношения с растениями. В настоящее время выделено несколько видов этих бактерий: *Azospirillum lipoferum*, *A. brasilense*, *A. amazonense*, *A. halopraeferans*.

Рост и развитие ассоциативных азоспирилл связаны с поступлением к ним от растений легкодоступных источников углерода и энергии в виде корневых выделений (углеводов, органических кислот и других органических веществ), а также корневого опада и опада. Последующие наблюдения показали, что бактерии рода *Azospirillum* встречаются в ризоплане разных растений и более северной зоны, хотя доминируют в зоне южных почв.

Ассоциативная азотфиксация протекает практически во всех почвах в ризосфере или ризоплане различных небобовых растений. Достаточно высокий уровень азотфиксации обнаружен в ризосфере тропических растений – сор-

го, кукурузы, сахарного тростника, паспалума и др. В почвах зоны умеренного климата азотфиксация выявлена в ризосфере разнообразных небобовых растений — зерновых, корне- и клубнеплодных, овощных культур, пастбищных и дикорастущих злаков, растений влажных и суходольных лугов, лесных трав. В частности, изучение микробиоты корневой системы овощных культур показало, что азотфиксация в ризоплане данных растений осуществляется главным образом факультативно анаэробными бактериями, среди которых доминируют энтеробактерии, относящиеся к роду *Klebsiella*. Активным азотфиксатором оказался вид *Klebsiella planticola*. В ризосфере кукурузы, сорго и риса обнаружен новый вибриоидный организм — *Herbaspirillum seropedicae*, способный к фиксации азота в условиях ассоциативного симбиоза. На корнях злаковых и других небобовых растений распространены представители рода *Pseudomonas*, среди которых имеется ряд азотфиксаторов. Например, ассоциативный азотфиксатор *P. paucimobilis* часто встречается под рисом.

При таком практически повсеместном распространении ассоциативной азотфиксации эффективность ее далеко не одинакова под разной растительностью. Так, в хорошо окультуренных почвах под рисом азотфиксация достигает особенно высокого уровня и протекает в среднем со скоростью 45–80 кг/га азота в год, а иногда даже до 330 кг/га азота в месяц. В то же время под пшеницей и под кукурузой, культивируемыми на красноземных почвах, фиксируется соответственно около 20 и 10 кг/га азота в год.

Ассоциативная азотфиксация может также осуществляться в филлосфере или филлоплане, т. е. на поверхности растений (листьев, стеблей). Здесь обитают *эпифитные* (от греч. *epi* — вокруг + *phitos* — растение) бактерии, среди которых широко распространены азотфиксаторы. Доминируют бактерии вида *Pantoea agglomerans*. Микробы-эпифиты питаются веществами (углеводами, аминокислотами, органическими кислотами, витаминами и другими соединениями), выделяемыми растениями.

Количество азота, фиксированного ассоциативными бактериями в филлосфере растений, зависит как от вида растения, так и от ряда внешних факторов (температура, влажность, солнечная радиация и др.).

3.11. СТАФИЛОКОККИ

Стафилококки относятся к «кlostридиальной ветви» грамположительных бактерий семейства *Micrococaceae*. Клетки стафилококков имеют форму правильных шаров диаметром 0,5–1,5 мкм. Они располагаются поодиночке, парами, но чаще в результате характерного деления более чем в одной плоскости образуют группы клеток, напоминающие гроздь винограда. Неподвижны, споры не образуют, грамположительны; хемоорганотрофы, факультативные анаэробы.

При выращивании в аэробных условиях стафилококки нуждаются в аминокислотах и витаминах, в анаэробных условиях, кроме того, им необходим

урачил. Хорошо растут на мясопептонных средах, образуя круглые, с ровными краями, возвышающиеся над поверхностью агаризованной среды пигментированные (белые, золотистые, лимонно-желтые) колонии. Цвет пигмента колоний может быть различен у разных штаммов одного и того же вида, в связи с чем не является дифференцирующим признаком. Пигменты стафилококков – каротиноидные пигменты, не растворяющиеся в воде, но растворяющиеся в эфире, бензине, ацетоне, этаноле.

Характерное свойство стафилококков – способность большинства штаммов расти на питательных средах, содержащих 15 % NaCl или 40 % желчи. Если патогенные стафилококки выращивать на кровяном агаре, то вокруг колоний образуются зоны гемолиза.

Энергетический метаболизм у стафилококков может быть двух типов: аэробное дыхание и брожение. Углеводы сбраживают с образованием органических кислот (главным образом, молочной), ацетоина и небольшого количества CO₂. Диагностическое значение имеет способность сбраживать глюкозу и маннит в анаэробных условиях, которой обладают патогенные стафилококки.

Под Staphylococcus включает более 20 видов, которые подразделяются на две группы – коагулазоположительные и коагулазоотрицательные стафилококки. К коагулазоположительным относятся *S. aureus* (золотистый стафилококк), *S. intermedius*, *S. hyicus*. Коагулазоотрицательными стафилококками являются *S. saprophyticus*, *S. hominis*, *S. saccharolyticus* (строгие анаэробы), *S. capitis*, *S. chromogenes*, *S. simulans* и др. Среди патогенных видов коагулазоположителей лишь *S. aureus*, остальные патогенные виды относятся к коагулазоотрицательным. Основные поражения человека вызывают *S. aureus*, *S. epidermidis* и *S. saprophyticus* (табл. 8).

Таблица 8

Основные инфекции человека, вызываемые патогенными стафилококками

Вид	Заболевания
<i>S. aureus</i>	Кожные гнойничковые инфекции, раневые инфекции, бактериемия, эндокардиты, пневмонии, артриты суставов, остеомиелиты, перитониты, инфекции мочевыводящей системы, синдром «ошпаренной кожи», синдром токсического шока, пищевые токсикоинфекции
<i>S. epidermidis</i>	Бактериемия, эндокардиты, глазные инфекции, инфекции мочевыводящей системы, артриты суставов
<i>S. saprophyticus</i>	Инфекции мочевыводящей системы

Стафилококки – уникальные микроорганизмы. Они могут вызывать более 100 различных заболеваний, относящихся к 11 классам по Международной классификации, и поражать любую ткань, любой орган. Это свойство стафи-

лококков обусловлено наличием у них большого комплекса факторов вирулентности. К ним относятся:

1. Факторы адгезии – прикрепление стафилококков к клеткам тканей – обусловлены их гидрофобностью (чем она выше, тем сильнее проявляются адгезивные свойства), а также адгезивными свойствами полисахаридов микрокапсулы и способностью связывать фибронектин (рецептор некоторых клеток).

2. Разнообразные ферменты, способствующие проникновению и распространению стафилококков в организме: плазмокоагулаза (главный фактор вирулентности), гиалуронидаза, фибринолизин, ДНКаза, лизоцимоподобный фермент, лецитиназа, фосфатаза, протеиназа и т. д.

3. Комплекс секретируемых экзотоксинов:

- мембраноповреждающие токсины – α , β , δ и γ . Повреждая мембраны, каждый из этих токсинов разрушает эритроциты, лейкоциты, макрофаги, тромбоциты, клетки культур тканей, протопласты и сферопласты бактерий. Мембраноповреждающие токсины отличаются по антигенным свойствам, спектру лизируемых эритроцитов, скорости наступления летального исхода и некоторым другим признакам;

- эксфолиативные токсины А и В. Они различаются по антигенным свойствам, отношению к температуре (А – термостабилен, В – термолабилен), локализации генов, контролирующих их синтез (А контролируется хромосомным геном, В – плазмидным). С этими токсинами связана способность стафилококков вызывать пузырчатку у новорожденных и скарлатиноподобную сыпь;

- истинный лейкоцидин. Избирательно действует на лейкоциты, разрушая их;

- экзотоксин, вызывающий синдром токсического шока. Для синдрома характерны повышение температуры, снижение артериального давления, кожные высыпания с последующими шелушениями на кистях и стопах, иногда диарея, поражение почек и др.

4. Сильные аллергизирующие свойства, которыми обладают как компоненты структуры клеток, так и экзотоксины и другие секретируемые бактериями продукты жизнедеятельности.

5. Факторы, угнетающие фагоцитоз, – микрокапсула, белок А, пептидогликан, тейхоевые кислоты, токсины. Кроме того, стафилококки индуцируют синтез некоторыми клетками организма супрессоров фагоцитарной активности.

6. Энтеротоксины А, В, С1, С2, С3, Д, Е. Они характеризуются антигенной специфичностью, термостабильностью, устойчивостью к действию формалина и пищеварительных ферментов (трипсина и пепсина), устойчивы в диапазоне рН 4,5–10,0. Энтеротоксины являются низкомолекулярными белками с молекулярной массой 26–34 кД. С синтезом энтеротоксинов связана способность стафилококков вызывать пищевые отравления типа интоксикации. Все типы стафилококковых энтеротоксинов приводят к сходной картине отравления: тошнота, рвота, диарея, головная боль, повышение температуры, мышечный спазм. Отравление чаще связано с употреблением инфицированных стафилококками продуктов (молоко, мороженое, пирожные, торты, сыр, творог, сметана и т. п.) и консервов с маслом.

Стафилококки обладают повышенной устойчивостью к факторам внешней среды: хорошо переносят высыхание и остаются жизнеспособными и вирулентными неделями и месяцами в сухой мельчайшей пыли, являясь источником пылевой инфекции. Стафилококки устойчивы к высокой температуре — нагревание до 80 °С выдерживают до 30 мин, сухой жар (110 °С) — до 2 ч; низкие температуры также переносят хорошо. Прямой солнечный свет убивает их в течение многих часов, а рассеянный действует очень слабо.

Стафилококки являются постоянными обитателями кожи и слизистых оболочек человека и теплокровных животных, встречаются в воздухе и почве. Поэтому заболевания, вызываемые ими, могут иметь характер либо аутоинфекции (при различных повреждениях кожи и слизистых оболочек, в том числе и при микротравмах), либо экзогенной инфекции, обусловленной контактно-бытовым, воздушно-капельным, воздушно-пылевым или алиментарным (при пищевых отравлениях) способом заражения.

Стафилококки играют большую роль при смешанных инфекциях: их обнаруживают вместе со стрептококками при раневых инфекциях, дифтерии, туберкулезе, ангине, гриппе и других острых респираторных заболеваниях.

В связи с широким использованием антибактериальных препаратов и особенно антибиотиков, обуславливающих селекцию резистентных штаммов, произошли значительные изменения тяжести и степени распространенности стафилококковых поражений. Во всех странах мира отмечается рост внутрибольничных заболеваний в акушерских, хирургических и детских стационарах, а также среди медицинского персонала и населения.

Распространение стафилококковых инфекций связано с тем, что многие люди (в хирургических и родильных отделениях, в закрытых коллективах и т. п.) являются носителями патогенных стафилококков. Носительство может иметь временный характер, но особую опасность для окружающих представляют лица, у которых оно постоянное (резидентные носители). У таких людей стафилококки длительное время и в большом количестве персистируют на слизистых оболочках носа и зева.

3.12. ГРАМОТРИЦАТЕЛЬНЫЕ КОККИ

Семейство Neisseriaceae названо в честь А. Нейссера, впервые обнаружившего в 1879 г. возбудителя гонореи. К семейству Neisseriaceae в настоящее время отнесены четыре рода: *Neisseria*, *Moraxella*, *Acinetobacter* и *Kingella*.

Род *Neisseria* включает 14 видов, в том числе два патогенных: *N. meningitidis* (менингококк) — возбудитель менингококковых инфекций и *N. gonorrhoeae* (гонококк) — возбудитель гонореи (табл. 9). Остальные представители этого рода (*N. sicca*, *N. flavescens*, *N. mucosa*, *N. lactamica* и др.) являются сапротрофами и обитают на слизистой оболочке верхних дыхательных путей человека. Типовой вид рода — *N. gonorrhoeae*.

Патогенные бактерии рода *Neisseria* и их свойства

Вид	Источник заболевания	Основные заболевания	Основной способ заражения
<i>N. meningitidis</i>	Человек	Менингококковый назофарингит, менингококкцемия (менингококковый сепсис), менингококковый менингит (гнойное воспаление мозговых оболочек спинного и головного мозга)	Воздушно-капельный
<i>N. gonorrhoeae</i>	Человек	Гонорея (инфекционное венерическое заболевание с воспалительными проявлениями в мочеполовых органах), бленнорея (конъюнктивит у новорожденных)	Половой; возможно инфицирование плода при прохождении через родовые пути матери. Отмечены случаи заражения через предметы обихода

Представители рода *Neisseria* являются сферическими, формирующими пары или скопления бактериями размером 0,6–1,0 мкм. Благодаря делению в двух плоскостях бактерии некоторых видов образуют тетрады. Неподвижны, некоторые виды имеют капсулу и фимбрии (ворсинки). Эндоспоры не образуются. Представители некоторых видов рода *Neisseria* синтезируют зелено-желтые каротиноидные пигменты.

Нейссерии – хемоорганотрофы, каталазоположительные (за исключением *N. elongata*) и оксидазоположительные. Патогенные нейссерии не растут на обычных питательных средах, но хорошо культивируются на средах, содержащих цельную кровь, сыворотку, асцитическую жидкость. Непатогенные виды менее прихотливы. Каждый вид нейссерий избирательно ферментирует углеводы с образованием уксусной кислоты. Установлено, что представители видов *N. gonorrhoeae* и *N. meningitidis* способны расщеплять глюкозу по пентозофосфатному пути и пути Энтнера – Дудорова. Большинство представителей рода *Neisseria* (кроме видов *N. gonorrhoeae* и *N. canis*) восстанавливают нитраты. Оптимальная температура для роста 35–37 °С. Величины оптимума pH у различных штаммов варьируют, но для большинства находятся в пределах 6,0–8,0.

Основные факторы вирулентности патогенных бактерий *N. gonorrhoeae* – продукция эндотоксинов, а также наличие ворсинок, с помощью которых осуществляются адгезия и колонизация эпителиальных клеток слизистой оболочки мочеполовых путей. Экзотоксины у гонококков не обнаружены.

Основным фактором вирулентности патогенных менингококков можно считать образование полисахаридной капсулы, защищающей их от различных воздействий, в первую очередь от поглощения фагоцитами. Факторами, способствующими адгезии и колонизации, являются ворсинки и белки наружной

мембраны, факторами инвазивности – гиалуронидаза и другие ферменты, деполимеризующие субстраты ткани хозяина. Токсичность менингококков обусловлена наличием у них липополисахаридов, которые обладают пирогенным, некротическим и летальным действием. В качестве факторов вирулентности можно рассматривать и наличие у них таких ферментов, как нейраминидаза, плазмокоагулаза, некоторых протеаз, фибринолизина, а также проявление гемолитической и антилизоцимной активности.

К *роду Moraxella* относятся граммотрицательные бактерии, которые обычно имеют форму очень коротких и толстых округлых палочек ($1,0-1,5 \times 1,5-2,5$ мкм), часто приобретают форму кокков, располагающихся преимущественно парами или короткими цепочками. В культурах может наблюдаться изменчивость по признакам размеров и форм клеток; плеоморфизм усиливается при отсутствии кислорода и при температуре выше оптимальной. Споры не образуют, жгутиков не имеют. Клетки могут быть окружены капсулой. Строгие аэробы. Моракселлы – хемоорганотрофы с окислительным метаболизмом. Для большинства видов характерны сложные потребности в питательных веществах, но конкретные ростовые потребности неизвестны. Моракселлы являются паразитами слизистых оболочек людей и теплокровных животных; возможно, существуют и сапротрофы. Некоторые моракселлы являются патогенными. Например, бактерии вида *M. catarrhalis* нередко обнаруживаются на слизистой оболочке шейки матки и уретры у здоровых людей и могут вызывать воспаление слизистых оболочек самостоятельно или в ассоциации с другими бактериями. Имеется сообщение о том, что они могут быть причиной менингита. Бактерии видов *M. lacunata* и *M. bovis* нередко вызывают у людей, живущих в плохих санитарно-гигиенических условиях, конъюнктивит. Некоторые виды (например, *M. osloensis* и *M. phenylpyruvica*) являются потенциальными возбудителями септицемий, менингита или гноеродных заболеваний.

Род Acinetobacter включает в себя граммотрицательные палочки, обычно очень короткие и округлые, размеры их в логарифмической фазе роста составляют $1,0-1,5 \times 1,5-2,5$ мкм. В стационарной фазе роста они приобретают преимущественно форму кокков, располагающихся парами или в виде коротких цепочек. Споры не образуют, жгутиков не имеют. Аэробы; метаболизм чисто дыхательного типа с использованием молекулярного кислорода в качестве конечного акцептора электронов. Оптимальная температура для роста $30-32$ °С, рН около 7,0. Акинетобактерии являются свободноживущими сапротрофами, распространены повсеместно, их часто выделяют из почвы, воды, сточных вод, загрязненных пищевых продуктов, со слизистых оболочек животных (включая рыб) и людей. Они могут быть причиной многих инфекционных процессов, включая менингиты, пневмонии, гнойные раневые инфекции и септицемии у людей, а также септицемии и аборт у животных.

Род *Acinetobacter* включает шесть видов, типовой вид – *A. calcoaceticus*.

Род Kingella включает три вида, типовой вид – *K. kingae*. Клетки кокковидные или в форме коротких палочек с закругленными или квадратно очерченными концами, в парах и иногда в коротких цепочках. Жгутиков не имеют.

Аэробы или факультативные анаэробы. Оптимальная температура для роста 33–37 °С. Хемоорганотрофы. Сбраживают глюкозу и ограниченное число углеводов с образованием кислоты, но не газа. Кингеллы часто выделяют из глоточной слизи, а также со слизистых оболочек мочеполовых путей, носа, из абсцессов при повреждении костей, заболевании суставов и т. п. Основным местом обитания кингелл является слизистая оболочка глотки. Патогенность для человека выясняется.

3.13. МИКОБАКТЕРИИ

Семейство *Mycobacteriaceae* содержит один род – *Mycobacterium*. Микобактерии – это кислото- и спиртоустойчивые, аэробные, хемоорганотрофные, неподвижные, неспорообразующие, грамположительные прямые или изогнутые палочковидные бактерии. Иногда они образуют (особенно в старых культурах) нитевидные или мицелиальные структуры, фрагментирующиеся при легком механическом воздействии на палочки или кокковидные элементы. Кислотоустойчивость микобактерий объясняется высоким содержанием в клеточных стенках особых липидов – миколовых кислот, связанных с пептидогликано-арабиногалактановым комплексом. Миколовые кислоты – это разветвленные 3-гидроксикислоты, которые в положениях 2 и 3 замещены алифатическими цепями. В миколовых кислотах микобактерий 78–95 атомов углерода (установлено, что только кислоты с очень длинными цепями придают клеткам кислотоустойчивость). Содержание липидов и восков в микобактериях может составлять до 60 % сухого остатка клеток. Некоторые виды микобактерий синтезируют каротиноидные недиффундирующие в среду пигменты. Микобактерии растут на питательных средах медленно или очень медленно; видимые колонии появляются через 14–40 суток при оптимальной температуре. Колонии часто розовые, оранжевые или желтые, особенно при росте на свету; поверхность колоний обычно матовая или шероховатая. Представители некоторых видов микобактерий требовательны к составу среды, нуждаются в специальных добавках к среде (например, *M. paratuberculosis*) или не поддаются культивированию (*M. leprae*). Многие из них могут хорошо расти на средах с парафинами, ароматическими и гидроароматическими углеводородами. Каталазоположительные, арилсульфатазоположительные, устойчивые к лизоциму.

Микобактерии широко распространены в природе: они встречаются в почве, воде, в организмах теплокровных и холоднокровных животных. Род *Mycobacterium* включает более 40 видов. Среди микобактерий есть сапротрофные, условно-патогенные (потенциально патогенные) и патогенные виды. Патогенные микобактерии вызывают заболевания, получившие общее название *микобактериозов*. К патогенным или потенциально патогенным относятся 24 вида микобактерий, но основные патогены человека – *M. tuberculosis*, *M. bovis* и *M. leprae* (табл. 10).

Основные патогенные для человека микобактерии и их свойства

Вид	Резервуар	Основное заболевание	Возможность передачи от человека человеку	Основной способ заражения
<i>M. tuberculosis</i>	Человек	Туберкулез	Да	Воздушно-капельный и воздушно-пылевой, реже через кожу и слизистые оболочки, иногда возможно трансплацентарное инфицирование плода
<i>M. bovis</i>	Животные	Туберкулез	Редко	При контакте с больными животными, при употреблении сырого молока или плохо обработанного мяса
<i>M. leprae</i>	Человек	Проказа	Да	При непосредственном контакте с больным человеком, а также воздушно-капельным путем

Патогенность туберкулезных микобактерий определяется не синтезом экзотоксинов, она связана с высоким содержанием липидов в их клетках. Входящие в состав липидов фтиоидная, миколовая и другие жирные кислоты оказывают своеобразное токсическое действие на клетки ткани макроорганизма. Например, фосфатидная фракция, содержащая фтиоидную кислоту, наиболее активная из всех липидов, обладает способностью вызывать в нормальном организме специфическую тканевую реакцию с образованием эпителиоидных клеток, жировая фракция – туберкулоидной ткани. Восковая фракция, содержащая миколовую кислоту, вызывает реакции с образованием многочисленных гигантских клеток. Таким образом, с липидами, состоящими из нейтральных жиров, восков, стеринов, фосфатидов, сульфатидов и содержащими такие жирные кислоты, как фтиоидная, миколовая, туберкулостеариновая, пальмитиновая и другие, связаны патогенные свойства туберкулезных палочек. Однако главным фактором вирулентности является токсический гликолипид (корд-фактор), который располагается на поверхности и в толще клеточной стенки. По химической природе он представляет собой полимер, состоящий из одной молекулы дисахарида трегалозы и связанных с ней в эквимолярных соотношениях высокомолекулярных жирных кислот ($C_{186}H_{366}O_{117}$). Корд-фактор не только оказывает токсическое действие на ткани, но и защищает туберкулезные палочки от фагоцитоза, блокируя окислительное фосфорилирование в митохондриях макрофагов и вызывая их гибель.

Факторы вирулентности бактерий, вызывающих проказу (*M. leprae*), определяются также химическим составом их клеток; продукция экзотоксинов не установлена.

3.14. ПРОПИОНОВОКИСЛЫЕ БАКТЕРИИ

Пропионовокислые бактерии объединены в *под Propionibacterium*, который входит в состав семейства Propionibacteriaceae.

В целом пропионовокислые бактерии характеризуются как грамположительные, каталазоположительные, неспорообразующие, неподвижные, факультативные анаэробы или аэротолератные. Клетки часто булавовидной формы с одним концом закругленным и другим суженным; некоторые клетки могут быть кокковидными, раздвоенными или разветвленными, но нитчатые формы отсутствуют. Расположение клеток одиночное, в парах, коротких цепочках, V- или Y-конфигурациях, а также группами в виде «китайских иероглифов».

Бактерии содержат менахиноны, C₁₅-насыщенную жирную кислоту мембранных липидов и образуют пропионовую кислоту при брожении, откуда и получили свое название. В слабоаэрируемых условиях пропионовокислые бактерии могут осуществлять аэробное дыхание. Содержание ГЦ-пар в ДНК 53–67 %. Оптимум температуры для роста 30–37 °С. Формируют колонии кремового, желтого, оранжевого, красного, коричневого цвета.

На основании высокой степени гомологии нуклеотидных последовательностей 16S-рРНК в род *Propionibacterium* включены три подгруппы пропионовокислых бактерий: классические, кожные и *Propionibacterium propionicus*.

Классические бактерии обитают главным образом в молоке, сырах (отсюда и другое название – молочные пропионовые). Кожные бактерии обитают на коже человека, в рубце жвачных животных. Их рассматривают как биологическую защиту человека и полезную естественную микробиоту рубца животных. Они усиливают иммуностимулирующие реакции, благотворно влияют на сельскохозяйственных животных и птиц и поэтому нашли применение как компоненты лечебных и профилактических препаратов. Кожные пропионовые бактерии живут не только на поверхности нормальной кожи людей, их выделяют также из угрей, реже из содержимого желудка, ран, крови, гнойных и мягких тканевых абсцессов, хотя вопрос о причастности этих бактерий к возникновению заболеваний утвердительного ответа не имеет. Таким образом, классические и кожные пропионовокислые бактерии различаются, прежде всего, по характерным местам их обитания в природе. Кроме того, классические пропионовокислые бактерии, в отличие от кожных, не образуют индол и не способны к гидролизу желатины.

Третья подгруппа пропионовокислых бактерий включает только один вид – *Propionibacterium propionicus*. Бактерии этого вида обитают в почве.

К **классическим пропионовокислым бактериям** относятся четыре вида: *P. freudenreichii*, *P. thoenii*, *P. jensenii*, *P. acidipropionici*.

К **кожным пропионовокислым бактериям** относятся три вида: *P. acnes*, *P. avidum*, *P. granulosum*.

Типовой вид – *Propionibacterium freudenreichii*.

Синтетические способности пропионовокислых бактерий хорошо развиты, хотя и различаются у разных видов и штаммов. Установлено, что некото-

рые пропионовокислые бактерии способны фиксировать молекулярный азот, использовать углеводороды, самостоятельно синтезировать витамины. Все пропионовокислые бактерии синтезируют витамин В₁₂, принимающий участие в брожении, синтезе белка, ДНК, в регуляции синтеза ДНК и некоторых других реакциях.

Продукты, выделяемые бактериями при брожении, – пропионовую и уксусную кислоту, а также биомассу бактерий – широко применяют на практике. В зависимости от целей производства используют энзиматически неактивную или энзиматически активную биомассу.

Энзиматически неактивная биомасса применяется в животноводстве как белок одноклеточных организмов, богатый у пропионовокислых бактерий серосодержащими аминокислотами, особенно метионином, а также треонином и лизином, витаминами группы В. В корм животных рекомендуют добавлять биомассу бактерий *P. freudenreichii*, положительный эффект которой обусловлен обогащением корма микроэлементами, находящимися в биологически активной форме, витаминами и белком. Биомасса неживых (термически обработанных) бактерий служит источником витамина В₁₂, поскольку он выдерживает нагревание. Убитые нагреванием кожные бактерии (*P. acnes* и *P. granulosum*) рекомендованы для производства иммуностимулирующего препарата. Показано, что эти бактерии индуцируют образование антител, обладают антивирусными и антибактериальными свойствами. Кроме того, в ряде лабораторий установлено, что бактерии *P. acnes* способны замедлять рост различных (включая злокачественные) опухолей, а также инвазию опухолей за счет усиления защитных реакций организма. Еще более поразительный факт заключается в том, что *P. acnes* ингибирует распространение метастазов в организме. Иммунотерапия рака наиболее эффективна после операций, поскольку при этом удаляются источники диссимилиации опухолевых клеток, а также при химиотерапевтической ремиссии лейкемии. Наблюдения проводились не только на животных, но и на людях: они подтвердили безопасность убитых *P. acnes* для клинического применения.

Убитые бактерии *P. granulosum* являются источником порфиринов. Порфирины и металлокомплексы используют как красители и пигменты, включая красители для пищевых целей, а также как катализаторы реакций окисления – восстановления; катализаторы реакций окисления углеводов, меркаптанов в нефти, нефтепродуктах и т. д. Они могут применяться как диагностические и лечебные препараты.

Вторая категория производств основана на выращивании и получении **энзиматически активной биомассы**. Это производство:

- заквасок для сыроделия. Твердые сычужные сыры, в изготовлении которых обязательно принимают участие пропионовокислые бактерии, производят повсеместно;
- витамина В₁₂. Витамин В₁₂ с использованием ферментации пропионовокислых бактерий выпускают в России, Великобритании, Венгрии и других странах мира. Производство витамина В₁₂ методом химического синтеза практически невозможно;

- заквасок для хлебопечения. Пропионовокислые бактерии наряду с дрожжами и молочнокислыми бактериями вводят в некоторые закваски для теста с целью образования в процессе ферментации помимо молочной и уксусной кислоты еще и пропионовой. Такой хлеб содержит до 0,28 % пропионовой кислоты, срок его хранения увеличивается в связи с ингибирующим действием пропионовой кислоты на рост плесневых грибов. Кроме того, такой хлеб обогащен витамином В₁₂; это особенно важно для вегетарианцев и лиц, страдающих различными заболеваниями, причиной которых служит дефицит витамина В₁₂ в организме;

- заквасок для силосования кормов;

- пропионовой кислоты как фунгицида. Известно, что вредители уничтожают 15 % мирового урожая во время хранения. При влажности более 14 % зерно начинает нагреваться и плесневеть. Такие способы сохранения зерна, как сушка, хранение при низкой температуре или в герметических условиях, в реальной жизни труднодостижимы. Но существует еще один способ, который уже применяется в некоторых странах, предусматривающий обработку (опрыскивание) зерна слабым раствором (0,5–1,0 %) пропионовой кислоты. Пропионовая кислота останавливает рост семян, убивает микроорганизмы, и прежде всего плесневые грибы. Питательные качества такого корма повышаются, а вероятность заболевания животных микозом и микотоксикозом снижается.

Кроме того, энзиматически активную биомассу пропионовокислых бактерий можно использовать для обессахаривания белка куриных яиц. Эта проблема возникла в связи с хранением сухого яичного белка. В свежем белке имеется активный лизоцим, обладающий бактерицидным действием, однако в процессе хранения активность его снижается и белок становится уязвимым для многих, прежде всего гнилостных, бактерий, вызывающих порчу. Вследствие накопления продуктов разложения и окислительных процессов белок оказывается непригодным для употребления в пищу. Предложен способ консервации белка с использованием пропионовокислых бактерий, основанный на их способности расти в жидком курином белке, сбрасывая за 24 ч углеводы с образованием консервантов пропионовой и уксусной кислоты.

3.15. КОРИНЕФОРМНЫЕ БАКТЕРИИ

Коринеформные бактерии – сводная группа грамположительных неспорообразующих палочковидных бактерий неправильной формы. В состав группы входят следующие роды: *Corynebacterium*, *Arthrobacter*, *Brevibacterium*, *Cellulomas*, *Clavibacter*, *Microbacterium* и др.

К *роду Corynebacterium* относятся бактерии с булавовидной формой клеток (от греч. *coryne* – булава). В развивающейся культуре одновременно могут находиться клетки палочковидной, конусообразной и булавовидной формы. Размер клеток 0,3–0,8 × 1,5–8,0 мкм. Неподвижны. Помимо плеоморфизма для представителей этого рода характерно «защелкивание» клеток при делении. Оно про-

исходит из-за того, что соединяющая дочерние клетки перегородка расслаивается на разных сторонах с разной скоростью, так что клетки оказываются под углом друг к другу (V-сочетания клеток). Некислотоустойчивые. Внутри клеток, как правило, образуются метакроминовые гранулы полиметафосфата. В клеточной стенке имеются арабиногалактановый полимер и мезо-диаминопимелиновая кислота, а также специфические липиды – эфиры коринмиколовой и коринмиколоеновой кислоты, димиколат трегалозы, фосфаты маннозы и инозита.

Коринебактерии – аэробы и факультативные анаэробы, хемоорганотрофы. Метаболизм смешанный – бродильный и дыхательный. Основным продуктом при сбраживании углеводов является пропионовая кислота. Большинство представителей коринебактерий имеют сложные пищевые потребности и нуждаются в витаминах группы В и в биотине. На питательных средах формируют в основном пигментированные колонии (желтые, розовые, коричневые и др.).

Среди коринебактерий имеются паразиты человека и животных и патогенные для них, а также сапротрофные виды. Типовым видом сапротрофных коринебактерий является *C. glutamicum* – продуцент глутаминовой кислоты. Бактерии сапротрофного вида *C. mediolaneum* способны осуществлять биологическую трансформацию стероидов. Сапротрофные коринебактерии широко распространены в почвах, пресных водоемах, на овощах и фруктах. Многие условно-патогенные виды являются нормальными обитателями кожи, слизистых оболочек зева, носоглотки, глаз, дыхательных путей, уретры и половых органов. Основными патогенами человека из рода *Corynebacterium* являются бактерии вида *C. diphtheriae* (типовой вид), вызывающие дифтерию. Они продуцируют дифтерийный токсин, который состоит из двух субъединиц: субъединицы А (токсическая) и субъединицы В (транспортная). В составе генома бактерий *C. diphtheriae* постоянно присутствует tox-ген, кодирующий синтез субъединицы А дифтерийного токсина. Ген, кодирующий синтез субъединицы В, находится в геноме бактериофага β. Поэтому полный дифтерийный токсин продуцируют только лизогенные бактерии *C. diphtheriae*, и только они способны вызывать дифтерию. Основной путь передачи инфекции – воздушно-капельный; возможно также заражение через предметы, используемые больным, и инфицированные пищевые продукты (особенно молоко).

Под *Arthrobacter* представлен палочковидными бактериями неправильной формы варьирующих размеров (0,8–1,2 × 1,0–8,0 мкм), образующими клетки различных сочетаний (V-, Y- и др.) и с булавовидными концами, но нити отсутствуют. Для артробактерий характерен цикл развития: кокк – палочка – кокк. Старые культуры полностью или главным образом состоят из кокковидных клеток (диаметр 0,6–1,0 мкм), которые образуются при распадении палочковидных бактерий. При посеве культуры в свежую питательную среду происходит прорастание кокковидных клеток. Оно осуществляется путем образования ростков, которых может быть от одного до четырех на клетку. У большинства артробактерий полный цикл развития (кокк – палочка – кокк) завершается в течение 1–2 суток.

Артробактерии – грамположительные, но легко обесцвечиваются. Некислотоустойчивые, неспорообразующие. Представители некоторых видов подвижны благодаря наличию жгутиков. По составу клеточной стенки от-

личаются от коринебактерий. Они не имеют арабиногалактана и миколовых кислот. Характерными аминокислотами клеточной стенки являются лизин или L,L-диаминопимелиновая кислота.

Аэробы. Хемоорганотрофы. Метаболизм дыхательный, никогда не бывает бродильным. Многие виды нуждаются в факторах роста: биотине, тиамине, пантотеновой кислоте. Целлюлозу не гидролизуют, каталазоположительные. Температурный оптимум для роста 25–30 °С. Оптимум pH для роста 7,0–8,0.

Бактерии рода *Arthrobacter* являются одной из основных групп микроорганизмов, обитающих в различных почвах земного шара, а также в ризосфере растений. Их находят в воде и горных породах, торфе, кишечном тракте животных, в производственных и пищевых субстратах.

Обладая значительным набором ферментов, артробактерии активно участвуют в круговороте веществ в природе, осуществляя процессы аммонификации и нитрификации, фиксации атмосферного азота и превращения труднодоступных для других микроорганизмов веществ: пластмасс, углеводов, пестицидов, алкалоидов, лигнина и т. д.

Многообразна биосинтетическая деятельность артробактерий. Они активно продуцируют аминокислоты, витамины, ауксины, внеклеточные полисахариды и пигменты; широко используются в микробиологической промышленности как продуценты органических кислот (лимонной и пантотеновой), производных и предшественников нуклеиновых кислот (5-пуридиннуклеотида, 6-азауридинрибонуклеотида, НАД, гуанин-5-монофосфата, оротидиловой кислоты, ксантина), свободных аминокислот (гистидина, изолейцина, серина, триптофана, треонина, фенилаланина), протеолитических ферментов.

Описано 30 видов бактерий рода *Arthrobacter*. Типовой вид – *Arthrobacter globiformis*.

Бактерии *рода Brevibacterium* в молодых культурах представлены палочками неправильной формы (0,6–1,2 × 1,5–6 мкм), одиночными или в парах и часто расположенными V-образно. Может встречаться ветвление, но мицелий не образуется. В старых культурах палочки распадаются на мелкие кокки.

Бревибактерии – грамположительные, но легко обесцвечиваются, неподвижные, неспорообразующие, некислотоустойчивые. В их клеточной стенке имеется DL-диаминопимелиновая кислота, но отсутствуют арабиногалактановый полимер и миколовые кислоты.

Это облигатные аэробы, хемоорганотрофы; каталазоположительные. Метаболизм дыхательного типа. На агаризованных питательных средах формируют желто-оранжевые, серые или пурпурные колонии. Оптимальная температура для роста 20–35 °С. Многие представители бревибактерий являются продуцентами биологически активных веществ (аминокислот, внеклеточных белков).

Бревибактерии экологически связаны со специфическими органическими субстратами – молочными продуктами, кожей рыб, пометом домашних птиц и т. д. Кроме того, их обнаруживают на коже человека.

Род *Brevibacterium* включает четыре вида: *B. casei*, *B. epidermidis*, *B. iodinum*, *B. linens*. Типовой вид – *B. linens*. Это соленоустойчивые микроорганизмы. Чаще всего их можно обнаружить на поверхности мягких сыров, на коже

морских рыб, на помете домашних птиц и в морской воде. Бактерии данного вида зависимы в витаминах группы В, колонии имеют желто-оранжевую пигментацию.

Под *Cellulomonas* – гетерогенная группа бактерий, утилизирующих целлюлозу. В молодых культурах бактерии этого рода представляют собой палочки неправильной формы (0,5–0,6 × 2,0–0,5 мкм). Они могут быть прямыми, угловатыми, слегка изогнутыми, а иногда булавовидными или располагаться в форме буквы V. В экспоненциальной фазе роста могут быть нитеобразными и давать первичные ответвления, но мицелий не образуют. В более старых культурах часть клеток бывает кокковидной. Однако для бактерий рода *Cellulomonas* не характерен цикл кокков. Клетки некоторых представителей передвигаются с помощью одного полярного или нескольких латеральных жгутиков. Обнаружены и неподвижные бактерии рода *Cellulomonas*. Эндоспора не образуют. Грамположительные; клетки легко обесцвечиваются, и часто в культуре наблюдается смесь грамположительных и грамотрицательных палочек. Некислотоустойчивые. Клеточные стенки не содержат мезо-диаминопимелиновой кислоты, арабиногалактанового полимера и миколовых кислот.

Факультативные анаэробы. Хемоорганотрофы, обладающие и дыхательным, и бродильным типом метаболизма с образованием кислоты из глюкозы и различных других углеводов в аэробных и в анаэробных условиях. Каталазоположительные. Восстанавливают нитраты до нитритов. При росте на агаризованной среде с пептоном и дрожжевым экстрактом образуют выпуклые желтые колонии. Оптимальная температура для роста 30 °С. Хорошо растут при нейтральных значениях pH. Для роста нуждаются в биотине и тиамине.

Бактерии рода *Cellulomonas* широко распространены в почве, отходах бумажной промышленности, гниющем растительном материале.

Род *Cellulomonas* представлен восемью видами. Типовой вид – *Cellulomonas flavigena*.

Бактерии **рода *Clavibacter*** выделены из рода *Corynebacterium*. Этот род объединяет виды аэробных фитопатогенных бактерий, клеточная стенка которых содержит 2,4-диаминомасляную кислоту, а не мезо-диаминопимелиновую, как у бактерий других видов рода *Corynebacterium*. Кроме того, в клеточной стенке бактерий *Clavibacter* не содержатся миколовые кислоты и арабиногалактановый полимер.

Бактерии рода *Clavibacter* представлены прямыми или слегка изогнутыми тонкими палочками (0,4–0,75 × 0,8–2,5 мкм) неправильной формы, часто клино- или булавовидной формы, преимущественно одиночными или в парах V-образной конфигурации. В старых культурах обнаруживаются кокковидные клетки, но цикл «палочки – кокки» не характерен.

Грамположительные, неподвижные, неспорообразующие, некислотоустойчивые.

Бактерии рода *Clavibacter* относятся к облигатным аэробам и хемоорганотрофам. Метаболизм дыхательного типа с образованием небольшого количества кислоты из глюкозы и некоторых других углеводов. Каталазоположитель-

ные, оксидазоотрицательные, индол не образуют, нитраты не восстанавливают. Оптимальная температура для роста 20–29 °С; в редких случаях растут при температуре выше 35 °С. Нуждаются в богатых питательных средах, растут медленно. Некоторые штаммы синтезируют желтый или голубой пигмент.

Бактерии рода *Clavibacter* являются облигатными паразитами, вызывающими заболевания различных цветковых растений.

Род *Clavibacter* представлен пятью видами: *C. iranicus*, *C. michiganensis*, *C. rathayi*, *C. tritici*, *C. xyli*. Типовой вид – *C. michiganensis* (возбудитель бактериального рака томатов).

К роду *Microbacterium* относятся тонкие палочковидные бактерии неправильной формы (0,4–0,8 × 1,0–4,0 мкм), одиночные или в парах V-образной конфигурации. Первичное ветвление нетипично, мицелий не образуется. В старых культурах палочки короче, но четкий цикл «палочка – кокки» отсутствует. Грамположительные, не кислотоустойчивые, не спорообразующие. В клеточной стенке имеется лизин, но отсутствуют миколовые кислоты и арабиногалактановый полимер. Неподвижные или подвижные за счет одного – трех жгутиков.

Бактерии рода *Microbacterium* – аэробы, хемоорганотрофы. Метаболизм в основном дыхательного типа, но может быть и слабо выраженный бродильного типа. Каталазоположительные. Требуют для роста витамины группы В и некоторые аминокислоты. На агаризованной среде с дрожжевым экстрактом, пептоном и глюкозой формируют непросвечивающие, блестящие, часто с желтоватой пигментацией колонии. Оптимальная температура для роста около 30 °С. Не растут при 18 и 40 °С. Выдерживают нагревание при 72 °С в течение 15 мин в обезжиренном молоке.

Обнаружены в молоке, молочных продуктах, на оборудовании молокоперерабатывающих предприятий, в сточных водах и у насекомых.

Род *Microbacterium* включает четыре вида: *M. arborescens*, *M. imperiale*, *M. lacticum*, *M. laevaniformans*. Типовой вид – *M. lacticum*.

3.16. АКТИНОМИЦЕТЫ

Актиномицеты относятся к порядку Actinomycetales «актиномицетной ветви» грамположительных бактерий, в которую входят бактерии, имеющие тенденцию к образованию ветвящихся гиф, способных развиваться в мицелий. Гифы могут быть очень короткими или хорошо развитыми и в связи с этим мицелий бывает плотным, субстратным, растущим в питательную среду или же рыхлым, воздушным на поверхности колонии. Различают мицелий стабильный и распадающийся на палочковидные или кокковидные элементы, некоторые из них обладают подвижностью за счет жгутиков. Мицелий может нести интеркалярные везикулы, не содержащие либо содержащие многочисленные споры. Кроме того, для актиномицетов характерно образование конидий (бесполох спор), которые похожи на бактериальные эндоспоры и служат

для перенесения неблагоприятных условий внешней среды. Характер расположения конидий у разных групп актиномицетов отличается. Это могут быть одиночные конидии, пары конидий, короткие или длинные цепочки конидий, конидиенесущие гифы, соединенные в пучки гиф, из которых высвобождаются подвижные споры.

Еще одним морфологическим критерием, который используется для идентификации актиномицетов, является образование спорангиев – мешков, содержащих споры. Они могут образовываться на хорошо развитых воздушных гифах или на поверхности конидий со слабо развитым воздушным мицелием либо без него, или главным образом в толще агара (рис. 27).

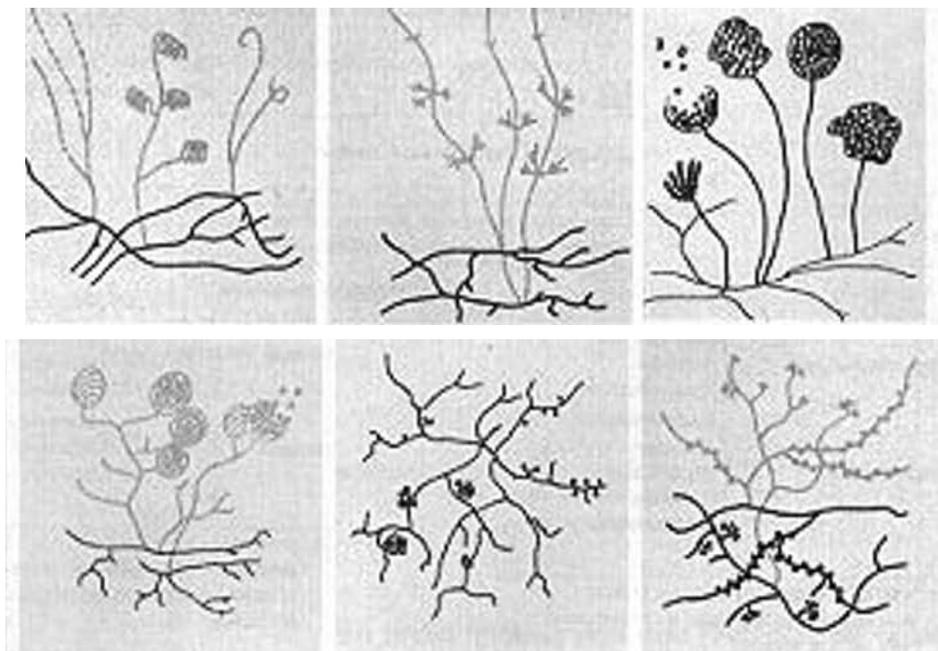


Рис. 27. Схематическое изображение мицелиального роста и спорообразования актиномицетов различных родов («Todar's Online Textbook of Bacteriology»; www.textbookofbacteriology.net)

Кроме морфологических критериев для идентификации актиномицетов используются данные о химической структуре некоторых соединений:

- типе двухосновной аминокислоты, присутствующей в составе клеточной стенки (мезо- или L-диаминопимелиновая кислота);
- типе диагностических сахаров, содержащихся в гидролизате целых клеток.

Культуры актиномицетов по окраске делятся на две группы: бесцветные и пигментированные. Первые при росте на питательных средах не образуют никаких пигментов, колонии их бесцветные, беловатые. Актиномицеты второй группы образуют пигменты, поэтому формируют окрашенные колонии: синие, фиолетовые, красные, розовые, желтые, оранжевые, зеленые, коричневые, черные (рис. 28, 29).



Рис. 28. Пигментация у различных видов актиномицетов

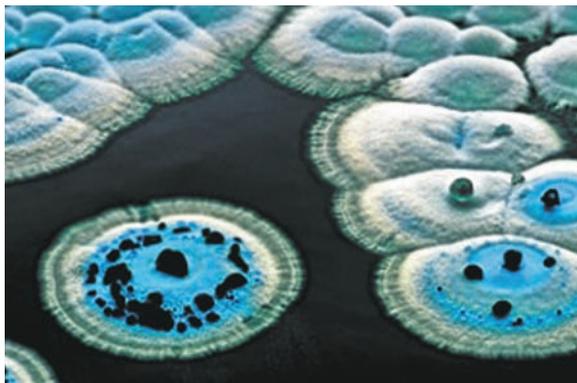


Рис. 29. Колонии бактерий *Streptomyces coelicolor*
 («Hinger Education and Research Opportunitie, the John Innes Centre»;
<http://www.hero.ac.uk/sites/hero/uk/research/archives/2002/>)

Многие актиномицеты могут синтезировать одновременно несколько пигментов, причем на разных средах в различных количественных соотношениях. Пигменты актиномицетов разнообразны по своим химическим и физическим свойствам. Одни из них хорошо растворяются в воде и этиловом спирте, другие не растворяются в воде, но растворяются в спирте, эфире и других органических растворителях. Третьи не растворяются ни в воде, ни в органических растворителях.

Актиномицеты – грамположительные организмы, хотя реакция по Граму может изменяться с возрастом культуры. Большинство – аэробы, но некоторые роды представлены факультативными или облигатными анаэробами. Хемоорганогетеротрофы, использующие разнообразные источники энергии: углеводы, органические кислоты, спирты, крахмал, декстрин, клетчатку, различные углеводородные соединения (парафин и другие продукты переработки нефти), жиры, воски, лигнин, хитин и др. В большинстве случаев встречаются как свободноживущие в разнообразных местах обитания. Однако есть актиномицеты, которые образуют симбиотические азотфиксирующие ассоциации с растениями (род *Frankia*).

Встречаются чаще в почве и реже – в пресной воде. Есть патогенные для человека, животных и растений виды. Споры могут быть аллергенными для человека.

По морфологическим и химическим критериям актиномицеты в девятом издании «Определителя бактерий Берджи» (1997 г.) разделены на восемь групп родов.

1. Нокардиоформные актиномицеты.
2. Роды с многогнездными спорангиями.
3. Актиноплены.
4. Стрептомицеты и близкие роды.
5. Мадуромицеты.
6. *Thermomonospora* и близкие роды.
7. *Thermoactinomyces*.
8. Другие роды.

Нокардиоформные актиномицеты. Это гетерогенная группа, многие ее представители образуют нити мицелия, распадающиеся на более короткие элементы. Для некоторых родов характерно образование воздушного мицелия с цепочками спор. Подразделение на роды основано в первую очередь на хемотипе клеточной стенки, присутствии или отсутствии миколовых кислот и других химических признаках. Эта группа актиномицетов разделена на четыре подгруппы:

- бактерии, содержащие миколовые кислоты;
- *Pseudonocardia* и близкие роды;
- *Nocardioides* и *Terrabacter*;
- *Promicromonospora* и близкие роды.

Бактерии, содержащие миколовые кислоты, широко распространены в природе, особенно в почве, однако некоторые виды ассоциированы с животными. В эту подгруппу входят четыре рода: *Gordona* (выделяются из почвы, мокроты больных легочным туберкулезом); *Nocardia* (широко распространены и обильно представлены в почве. Некоторые являются возбудителями актиномицетной мицетомы и нокардиоза); *Rhodococcus* (широко распространены; особенно обильно представлены в почве и помете травоядных животных. Некоторые представители патогенны для человека и животных); *Tsukamurella* (выделены из почвы, мокроты человека, а также из мицетом и яичников постельных клопов. Некоторые представители известны как возбудители легочной инфекции, менингита с летальным исходом и некротирующего тендовагинита).

Подгруппа *Pseudonocardia* и близкие роды выделяются из разнообразных мест обитания, чаще всего из почвы и растительного материала; некоторые виды вызывают аллергические заболевания. Подгруппа включает 10 родов бактерий.

Подгруппа *Nocardioides* и *Terrabacter* состоит из двух родов бактерий: *Nocardioides* и *Terrabacter*. Встречаются в почве.

Подгруппа *Promicromonospora* и близкие роды выделяется из почвы и растительного материала. Включает три рода: *Jonesia*, *Oerskovia* и *Promicromonospora*.

Роды с многогнездными спорангиями. Для актиномицетов этой группы типично образование нитей мицелия, делящихся в продольном и поперечном

направлениях, и большого числа кокковидных элементов, которые могут быть подвижными или неподвижными. В эту группу входят три рода:

- *Dermatophilus* — паразиты млекопитающих, в частности сельскохозяйственных животных; обычно вызывают только экссудативный дерматит (например, *Dermatophilus congolensis*), который может быть очень тяжелым и угрожающим жизни; в редких случаях вызывают подкожные абсцессы и лимфогранулематоз;

- *Frankia* — большинство штаммов — симбионты ряда покрытосеменных растений, индуцирующие образование клубеньков на корнях соответствующих хозяев. Встречаются и как свободноживущие в почве;

- *Geodermatophilus* — местообитание — почва.

Актинопланы. Представлены бактериями, нити мицелия которых не распадаются на фрагменты; воздушный мицелий развит слабо или отсутствует. Они образуют подвижные или неподвижные споры в спорангиях, одиночные либо в цепочках. Клеточные стенки содержат мезо-диаминопимелиновую кислоту и глицин, в гидролизатах целых клеток присутствуют арабиноза и ксилоза. Местообитание — почва, разлагающийся растительный материал, пресная и морская вода, ил. Группа включает шесть родов: *Actinoplanes*, *Ampullariella*, *Catellaspera*, *Dactylosporangium*, *Micromonospora*, *Pilimelia*.

Стрептомицеты и близкие роды. Это гетерогенная группа, для всех таксонов которой характерны клеточные стенки, содержащие L-диаминопимелиновую кислоту и глицин. Нити мицелия не распадаются на фрагменты и могут образовывать обильный воздушный мицелий с длинными цепочками спор (роды *Streptomyces* и *Streptoverticillum*) (рис. 30). Для других родов (*Intrasporangium*, *Kineosporia*, *Sporichthya*) характерно слабое развитие воздушного мицелия либо полное его отсутствие и разнообразные по форме споры.

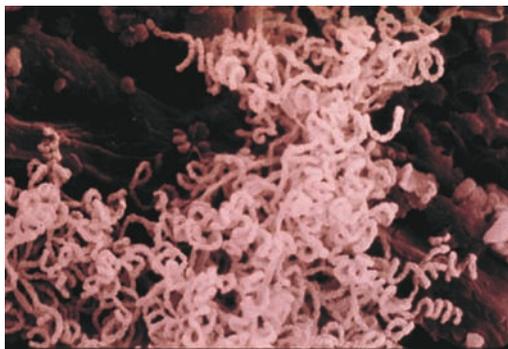


Рис. 30. Филаменты мицелия бактерий рода *Streptomyces* («Natural Resources Conservation Service»; http://soils.usda.gov/.../soil_biology/)

В группу входит пять родов: *Streptomyces*, *Streptoverticillum*, *Intrasporangium*, *Kineosporia*, *Sporichthya*. Основное местообитание представителей этих родов — почва, но есть патогенные для человека и животных или растений виды. Типовой род — *Streptomyces*. Все стрептомицеты — облигатные аэробы. Они нетребовательны к питательным субстратам, не нуждаются в факторах роста, преимущественно сапротрофы. Стрептомицеты широко распространены в почвах разных типов и играют большую роль в минерализационных процессах.

Их наличие обуславливает специфический запах свежевспаханной почвы. Из стрептомицетов *Str. griseus* было выделено масло, названное геосмином, обладающее таким запахом. Стрептомицеты хорошо развиваются при низкой влажности почвы, поэтому в почвах засушливых климатических зон они численно преобладают над всеми микроорганизмами.

Повсеместное распространение актиномицетов рода *Streptomyces* связано с наличием у них активных ферментных систем, позволяющих разрушать и использовать самые разнообразные соединения. Так, у актиномицетов выявлена способность продуцировать такие гидролитические ферменты, как протеазы, амилазы, кератиназы, хитиназы, активные окислительно-восстановительные ферменты группы полифенолоксидаз, обеспечивающие расщепление устойчивых фенольных соединений, входящих в состав гумуса. Некоторые актиномицеты осуществляют трансформацию полициклических соединений – стероидов – в биологически активные соединения – стероидные гормоны (преднизолон, кортизон). Среди актиномицетов особенно много продуцентов антибиотиков. Например, *Str. aureofaciens* – продуцент тетрациклина, *Str. griseus* – продуцент стрептомицина, *Str. venezuelae* – продуцент хлорамфеникола и др. Одновременно с образованием тетрациклина бактерии вида *Str. aureofaciens* синтезируют также витамин В₁₂ и его аналоги. Витамины группы В способны продуцировать почти все стрептомицеты. Многие из них образуют каротиноидные пигменты, черно-коричневые меланины и сине-фиолетовые антоцианы.

Среди фитопатогенных представителей рода *Streptomyces* следует отметить бактерии вида *Str. scabies*, которые являются возбудителями парши картофеля. Парша картофеля проявляется в образовании уплотненных слоев на поверхности клубней, ухудшении свойств, связанных с пищевой ценностью (рис. 31). Возбудитель поражает только клубни и неактивен в отношении зеленых частей растения. Вирулентность этих бактерий связана с наличием кутиназы, которая гидролизует полимер защитного кутикулярного слоя. Показано, что стрептомицеты, вызывающие паршу картофеля, могут подавлять образование фитоалексинов в клубнях. Фильтраты культуральной жидкости бактерий *Str. scabies* ингибируют дыхание клубней картофеля.



Рис. 31. Клубни картофеля, пораженные бактериями *Streptomyces scabies* («Vegetable MD Online»; <http://vegetablemdonline.ppath.cornell.edu/PhotoPages/>)

Мадуромицеты. Это бактерии, нити мицелия которых не распадаются на фрагменты и образуют развитый в большей или меньшей степени воздушный мицелий, несущий споры. Клеточные стенки содержат *мезо*-диаминопимелиновую кислоту, а гидролизаты целых клеток – мадурузу. Эта группа разделена на две подгруппы:

- *Streptosporangium* и родственные таксоны;
- *Actinomadura*.

Мадуромицеты – в основном почвенные микроорганизмы, но среди них встречаются патогенные для человека и животных виды.

***Thermomonospora* и близкие роды.** Представлены бактериями, нити мицелия которых не распадаются на фрагменты и образуют воздушный мицелий со спорами, расположенными одиночно (род *Thermomonospora*), в цепочках (роды *Actinosynnema*, *Nocardiopsis*) или в спорангиеподобных структурах (род *Streptoalloteichys*). Клеточные стенки содержат *мезо*-диаминопимелиновую кислоту; в гидролизатах целых клеток характерные аминокислоты и сахара отсутствуют. Миколовые кислоты также отсутствуют. Основное местообитание – почва.

***Thermoactinomyces*.** Это группа бактерий, нити мицелия которых не распадаются на фрагменты и образуют воздушный мицелий. Одиночные споры (представляющие собой эндоспоры) имеются как на воздушном, так и на субстратном мицелии. Все виды термофильные. Клеточные стенки содержат *мезо*-диаминопимелиновую кислоту; характерные аминокислоты и сахара отсутствуют. Аэробы; сапротрофные хемоорганотрофы. Группа представлена только одним родом – *Thermoactinomyces*.

Другие роды. Эта группа включает три рода: *Glycomyces*, *Kitasatosporia*, *Saccharothrix*. В настоящее время они не могут быть отнесены ни к одной из вышеперечисленных групп. Все представители этих родов образуют воздушный мицелий с цепочками спор. В составе клеточной стенки отсутствуют миколовые кислоты. Аэробы, хемоорганотрофы. Выделены из почвы.

3.17. МИКОПЛАЗМЫ

Микоплазмы – это очень мелкие прокариотические организмы, полностью лишенные клеточных стенок. Клетки ограничены только цитоплазматической мембраной и не способны к синтезу пептидогликана и его предшественников. В связи с этим для них характерен ярко выраженный плеоморфизм. В культуре одного вида можно одновременно обнаружить кокковидные, эллипсоидные, дискообразные, палочковидные, грушевидные клетки, а также нитевидные формы. Нити могут ветвиться, образуя структуры, подобные мицелиальным. Диаметр клеток составляет 0,1–10 мкм. Размножаются различными способами: бинарным делением; фрагментацией крупных тел и нитей, сопровождающейся освобождением большого числа кокковидных форм; почкованием. Репликация генома предшествует, но не обязательно синхронизована с клеточным делением.

Микоплазмы, как правило, неподвижны, однако некоторые виды обладают способностью к скользящему движению по поверхностям, покрытым жидкостью. Клетки других видов, имеющие форму спиральных нитей, обнаруживают подвижность вращательного, изгибательного и поступательного типов.

Покоящиеся стадии неизвестны.

Отсутствие клеточной стенки обуславливает еще одну отличительную особенность микоплазм — их нечувствительность к антибиотикам, специфически действующим на бактериальную стенку (пенициллин, ампициллин, цефалоспорины и др.).

Микоплазмы представляют собой группу, чрезвычайно разнообразную с точки зрения физиолого-биохимических особенностей. Они могут расти:

- на искусственных бесклеточных средах разной степени сложности (от простых минеральных до сложных органических). Большинство видов нуждается для роста в стеринах и жирных кислотах;
- только внутри организма-хозяина, откуда их можно выделить с использованием культуры клеток.

Разнообразны также способы получения энергии у микоплазм. Среди них описаны виды, получающие энергию за счет окисления или сбраживания органических соединений, а также за счет окисления неорганических соединений (железо, марганец). Описаны микоплазмы, являющиеся строгими аэробами, хотя большинство из них — факультативные анаэробы. Некоторые микоплазмы — облигатные анаэробы, погибающие в присутствии минимального количества минерального кислорода.

Микоплазмы могут быть сапротрофами, паразитическими и патогенными. Патогенные вызывают заболевания человека, животных (в том числе насекомых) и растений.

Факторы вирулентности микоплазм, патогенных для человека и животных, разнообразны. Они продуцируют экзо- и эндотоксины; пероксид водорода, нейраминидазу, кислые фосфатазы, уреазу, аргининдегидролазу. Ферменты действуют на соответствующие субстраты и обуславливают в силу этого патогенный эффект. Например, аргининдегидролаза разрушает необходимую для нормальной жизнедеятельности клеток аминокислоту аргинин. Нейраминидаза вызывает изменения рецепторного аппарата клеточных мембран эритроцитов, респираторного эпителия и т. д. Пероксид водорода повреждает мерцательный эпителий трахеи и бронхов человека и животных.

Первая фаза микоплазменной инфекции основана на способности микоплазм адсорбироваться на клетках хозяина. Это обусловлено общностью рецепторных участков на мембранах разных видов микоплазм и разных типов клеток макроорганизмов. Разные виды микоплазм адсорбируются на эритроцитах, макрофагах, мембранных структурах реснитчатого эпителия трахеи и бронхов человека, крупного рогатого скота, птиц и других организмов. Проникновение микоплазм в клетки происходит редко, т. е. они действуют с поверхности клетки. Конечный эффект взаимодействия микоплазм и клеток организма может выражаться в развитии либо острой инфекции, сопровождающейся видимым изменением, разрушением поражаемых клеток, либо в

скрытой ее форме — изменяются метаболизм и функции поражаемых клеток, нарушается нормальное клеточное деление, вызываются хромосомные изменения.

Основными факторами вирулентности фитопатогенных микоплазм являются токсины, пероксид водорода, аммиак, ферменты (нуклеазы, протеазы, уреазы и т. д.). Также одним из факторов вирулентности принято считать их конкуренцию с клеткой-хозяином за отдельные субстраты энергетического и белкового обменов (углеводы, аминокислоты и т. д.). Так, для большинства аргининусваивающих микоплазм основным фактором вирулентности является их способность усваивать аргинин.

Микоплазмы вызывают такие заболевания, как столбуры (недоразвитость верхушки, усиление ветвления, курчавость листьев, разрастание чашелистиков, позеленение лепестков, увядание и т. п.); желтухи (удлинение междоузлий и пожелтение листьев); «ведьмины метлы» (чрезмерное разрастание пазушных и дополнительных побегов, недоразвитость верхушек); вырождения и др.

Основные заболевания, наносящие значительный экономический ущерб, — микоплазмозы пшеницы, пасленовых, винограда и некоторых древесных культур (яблоня, шелковица и др.). К наиболее распространенным микоплазмозам относятся бледно-зеленая карликовость пшеницы, «ведьмины метлы» картофеля, столбур томатов и др.

По вредоносности микоплазмозы, за небольшим исключением, относятся к катастрофическим заболеваниям. Урожай пшеницы они могут снизить на 80–90 %. Большой вред наносят овощеводству, вызывая потери 25–38 % урожая томатов и других пасленовых, 18–20 % урожая картофеля.

Микоплазмы широко распространены в основных районах хлебопашества и овощеводства.

Характер взаимодействия микоплазм с мембранами клеток специфических растений-хозяев очень сходен с таковым у микоплазм, патогенных или потенциально патогенных для человека и животных. В основе взаимодействия лежит родство рецепторного аппарата микоплазм и клеток. Адсорбировавшиеся на мембранных элементах клеток-хозяев микоплазмы получают возможность извлекать из них необходимые питательные субстраты, а также непосредственно влиять на генетический аппарат клеток хозяина.

Интересен также способ распространения микоплазмозов растений. Если микоплазмы, поражающие человека и животных, распространяются от особи к особи посредством прямых контактов, а у птиц, кроме того, и через яйца, то фитопатогенные микоплазмы являются типичными трансмиссивными патогенами. Для их распространения обязательно нужен переносчик. Основную роль в распространении микоплазмозов растений играют насекомые, главным образом цикадки. Насчитывается свыше 60 видов цикадок — переносчиков микоплазмозов растений. Кроме того, микоплазмы могут передаваться механически — при использовании больного прививочного материала.

Порядок *Mycoplasmatales* по своим свойствам является гетерогенной группой бактерий, включающей три семейства: *Mycoplasmataceae*, *Acholeplasmataceae* и *Spiroplasmataceae*.

Семейство *Mycoplasmataceae* представлено двумя родами: *Mycoplasma* и *Ureaplasma*. Различия между ними состоят в том, что бактерии рода *Ureaplasma* обладают уреазной активностью. Все представители данного семейства являются хемоорганогетеротрофами, характеризующимися высокими потребностями в питательных веществах (особенно в холестерине или близких стеринах). Энергетический метаболизм ферментативного или окислительного типа. Использование глюкозы происходит по гликолитическому пути. Некоторые из представителей семейства способны передвигаться путем скольжения.

Большинство представителей данного семейства – высокоспециализированные паразиты человека, животных, насекомых и растений. Многие паразитические формы бактерий этого семейства патогенны, например *Mycoplasma pneumoniae* – возбудитель острых респираторных заболеваний и пневмоний у человека. Бактерии видов *Mycoplasma hominis* и *Ureaplasma urealyticum* – возбудители воспалительных заболеваний мочеполовой системы, таких как уретриты, циститы, пиелонефриты, простатиты, вагиниты и др. Этими видами микоплазм инфицировано не менее 50 % здоровых мужчин и женщин в возрасте 30–50 лет, причем до 30 % женщин – носители одновременно обоих видов микоплазм.

В состав семейства *Acholeplasmataceae* входит один род – *Acholeplasma*. Ахолеплазмы менее требовательны к составу питательных сред и не нуждаются для роста в холестерине и сыворотке. Не гидролизуют аргинин и мочевины. К ахолеплазмам относятся свободноживущие сапротрофные бактерии и паразиты млекопитающих и птиц; некоторые из них, возможно, патогенны. Наиболее хорошо изучены бактерии вида *Acholeplasma laidlawii*, относящиеся к сапротрофным микоплазмам.

В третье семейство *Spiroplasmataceae* включены бактерии рода *Spiroplasma*. Отличительный признак спироплазм – их своеобразная морфология: в стадии роста среди разнообразных форм преобладают спиралевидные нити. На первых этапах развития спироплазмы нуждаются в холестерине. На более поздних этапах развития у них индуцируется синтез каротиноидов, которые в мембранах спироплазм выполняют те же функции, что и холестерин. Спироплазмы являются внутриклеточными паразитами. Выделены из клещей, гемолимфы и кишечника насекомых, из сосудистой жидкости растений, с поверхности цветковых растений и т. д. Типовой вид данного рода – *Spiroplasma citri* – патоген цитрусовых растений, хрена, редьки.

3.18. МЕТИЛОТРОФНЫЕ БАКТЕРИИ

Метилотрофы – микроорганизмы, способные использовать в качестве источника углерода и энергии одноуглеродные соединения, или C_1 -соединения. К таким веществам относятся метан (CH_4), метанол (CH_3OH), формальдегид ($HCHO$), формиат ($HCOOH$), метиламин (CH_3NH_2), хлорметан (CH_3Cl), цианид калия (KCN) и др. В большинстве этих соединений углерод представлен

в виде метильной группы, поэтому микроорганизмы, использующие их, и получили название метилотрофов.

Метилотрофные микроорганизмы распространены повсеместно, это связано с тем, что практически везде в природе имеются C_1 -соединения. Например, ежегодно в атмосферу поступает 10^{15} г метана (из болот, прудов, органического ила, промышленных отходов, недр земли, из желудков жвачных животных и др.). Однако в атмосфере он не накапливается, его используют метанооксиляющие бактерии. Метан, кроме того, подвергается фотоокислению с образованием метанола. В природе обнаруживаются также формальдегид, формиат, формамид, цианиды и их соли, СО, метиламины, что также определяет места распространения метилотрофов (табл. 11).

Таблица 11

**Источники образования и распространение в природе
одноуглеродных соединений**

C_1 -соединения	Нахождение в природе	Источник
CH_4 (метан)	Заливные луга, озера, болота, сточные воды, шахты, рубец жвачных животных	Метаногенные бактерии, попутный газ
CH_3OH (метанол)	Атмосфера, гниющие растительные остатки, разложение лигнина и пектина	Фотоокисление метана, химическое разложение лигнина и гемицеллюлозы
$HCHO$ (формальдегид)	Промышленные сбросы	Отходы лакокрасочной и химической промышленности
$HCOOH$ (формиат)	Промышленные сбросы	Химическая промышленность, бродильное производство
$HCONH_2$ (формаид)	Промышленные сбросы	Химическая промышленность
KCN и другие цианиды	Промышленные сбросы, разложение растительного материала	Гальванопластика, продукты метаболизма микроорганизмов
CO (оксид углерода)	Города, свалки, пожарища	Разложение порфиринов
CH_3NH_2 (метиламин) $(CH_3)_2NH$ (диметиламин) $(CH_3)_3N$ (триметиламин)	Промышленные сбросы, водоемы	Разложение отходов рыбной промышленности, белков, аминокислот

Метилотрофные микроорганизмы составляют таксономически неоднородную, не связанную родством группу и включают грамположительные, грамотрицательные бактерии и дрожжи.

По способности использовать C_1 и другие углеродные соединения метилотрофные бактерии делятся на две основные группы: облигатные и факультативные. Облигатные метилотрофы способны расти только на одноуглеродных субстратах. Группа факультативных метилотрофов включает бактерии, которые наряду с одноуглеродными могут использовать и некоторые полиуглеродные соединения.

Облигатные метилотрофные бактерии входят в состав родов: *Methylococcus*, *Methylomonas*, *Methylosinus*, *Methylocystis*, *Methylobacillus*, *Methylophilus*, *Methylophaga*, *Methylovorus* и *Methylobacterium*. Это в основном грамотрицательные эубактерии с разными морфологией и размерами клеток, подвижные и неподвижные. Облигатные аэробы. Тип метаболизма – дыхательный. Каталазо- и оксидазоположительные. При росте на метаноле имеют сложную систему внутрицитоплазматических мембран двух типов: мембраны первого типа представлены стопками плотно упакованных везикулярных дисков, распределенных во всей цитоплазме; мембраны второго типа имеют вид ламелл, расположенных по периферии клетки. Отличительные признаки родов облигатных метилотрофных бактерий приведены в табл. 12.

Таблица 12

Отличительные признаки облигатных метилотрофных бактерий

Признаки	Роды		
	<i>Methylococcus</i> <i>Methylomonas</i>	<i>Methylosinus</i> <i>Methylocystis</i>	<i>Methylovorus</i> <i>Methylobacillus</i> <i>Methylophilus</i> <i>Methylophaga</i> <i>Methylobacterium</i>
Упаковка внутрицитоплазматических мембран	Первый тип	Второй тип	Первый тип
Цикл трикарбоновых кислот	Неполный (не содержат α -кетоглутаратдегидрогеназу)	Полный	Неполный (не содержат α -кетоглутаратдегидрогеназу)
Покоящиеся формы	Цисты	Экзоспоры	Не имеют
Основной путь ассимиляции C_1 -соединений	Рибулозомонофосфатный путь	Сериновый путь	Восстановительный пентозофосфатный путь (цикл Кальвина)
Длина углеродной цепи жирных кислот	16 углеродных остатков	18 углеродных остатков	16 углеродных остатков

К факультативным метилотрофам относятся некоторые представители родов *Pseudomonas*, *Arthrobacter*, *Mycobacterium*, *Bacillus*, *Acetobacter*, *Achromobacter*, *Nocardia*, *Hyphomicrobium*, *Brevibacterium* и др. Это различные по морфологии,

окраске по Граму, подвижные или неподвижные бактерии, единственным общим признаком которых является способность расти на C_1 -соединениях.

Использование метилотрофами C_1 -соединений в конструктивном и энергетическом метаболизме привело к формированию у них специфических путей их ассимиляции и окисления.

Процесс полного окисления метана может быть представлен в виде следующей схемы (рис. 32).

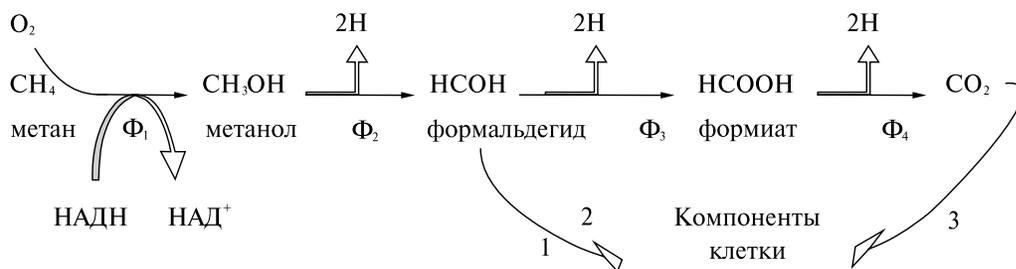


Рис. 32. Окисление метана и связь энергетического и конструктивного метаболизма у метилотрофов:

Φ_1 – метанмонооксигеназа; Φ_2 – метанолдегидрогеназа; Φ_3 – формальдегиддегидрогеназа; Φ_4 – формиатдегидрогеназа. Ассимиляционные циклы: 1 – рибулозомонофосфатный, 2 – сериновый, 3 – восстановительный пентозофосфатный

Формальдегид у метилотрофных бактерий является ключевым метаболитом, на уровне которого расходятся конструктивные и энергетические пути. Часть формальдегида превращается в вещества клетки по специфическим для метилотрофов ассимиляционным циклическим путям (рибулозомонофосфатному, сериновому и восстановительному пентозофосфатному), большая часть окисляется через формиат до $СО_2$, что приводит к образованию АТФ.

В окислительном метаболизме C_1 -соединений у метилотрофов участвуют следующие переносчики дыхательной цепи: флавопротеины, хиноны, цитохромы типа *a*, *b*, *c*, *o*. Количество энергии, выделяющейся при окислении C_1 -соединений соответствующими дегидрогеназами, определяется местом поступления электронов в дыхательную цепь. При окислении метанола в формальдегид метанолдегидрогеназой электроны включаются в дыхательную цепь на уровне цитохрома *c*. Это приводит к синтезу одной молекулы АТФ. На какие переносчики дыхательной цепи передаются электроны от формальдегида и формиата, пока неизвестно.

Метилотрофные бактерии находят широкое практическое применение и являются перспективными объектами биотехнологии. Биомасса метилотрофов характеризуется достаточно высоким содержанием белка и незаменимых аминокислот, например содержание лизина достигает 5,8 % сухой массы. Перевариваемость бактериальной биомассы составляет 85–98 %, поэтому биомассу можно использовать в качестве кормовой добавки.

Промышленное значение имеет также биотрансформация метилотрофами органических веществ. Имобилизованные бактерии, клеточные экстракты или очищенные ферменты окисления C_1 -соединений катализируют неспецифическое окисление ряда соединений: ароматических, алициклических и гетероциклических углеводов, фенолов, спиртов с длинной углеродной цепью. При биотрансформации получают продукты, имеющие потенциальное промышленное значение, например из пропилена пропиленоксид, который является субстратом для синтетических полимеров.

Метилотрофы являются продуцентами аминокислоты серина, витамина B_{12} , убихинонов Q_8 , Q_9 , Q_{10} , метаксина, поли- β -гидроксibuтирата и внеклеточных полисахаридов. Например, выход полисахаридов составляет более 30 % по отношению к массе субстрата. При определенных условиях выращивания до 66 % биомассы метилотрофных бактерий составляет поли- β -гидроксibuтират – полимер, имеющий промышленное значение как заменитель пластмасс, но подверженный биодеградации.

Перспективно также использование метилотрофных бактерий в качестве биокатализаторов для обнаружения выбросов метана в угольных шахтах, для очистки сточных вод от метилсодержащих соединений. Наконец, метилотрофы могут служить хорошей основой для создания генно-инженерных штаммов – продуцентов эукариотических белков медицинского и ветеринарного назначения. Показано, что уровень экспрессии некоторых генов (например, интерферонов) в метилотрофных бактериях выше, чем в бактериях *E. coli*.

3.19. АРХЕБАКТЕРИИ

Впервые архебактерии стали известны в 1977 г. благодаря работам американских ученых К. Вёзе и Г. Фокса по изучению молекулярно-биохимических свойств биополимеров клеток разных видов бактерий. Ведущую роль в их открытии сыграл анализ состава и определение последовательности нуклеотидов в 16S-рРНК. Было показано, что метаногенные бактерии резко отличаются по этому признаку от других обследованных организмов.

Впоследствии было установлено, что архебактерии, кроме того, обладают рядом уникальных общих свойств, благодаря которым их выделили в отдельный домен:

1. Клеточная стенка архебактерий не имеет пептидогликана муреина, вместо которого в ее состав входят кислые полисахариды, белки или псевдомуреин, не содержащий в отличие от муреина ацетилмурамовой кислоты, а в пептидных мостиках – D-аминокислот. Вместо ацетилмурамовой кислоты в состав псевдомуреина входит ацетилталозаминуроновая кислота, что определило устойчивость архебактерий к антибиотикам, нарушающим синтез клеточных стенок у эубактерий, – пенициллину, ампициллину, D-цикloserину и т. п.

2. Мембраны архебактерий не содержат в составе липидов сложных эфиров глицерина и жирных кислот, а представлены особыми бифитанильными

глицериновыми эфирами, образованными путем конденсации глицерина с терпеноидными спиртами.

3. В тРНК архебактерий изменена общая для всех других организмов петля тимин – псевдоуридин – цитидин, в которой вместо тимина присутствуют другие основания.

4. В генах, кодирующих тРНК, присутствуют интроны, которые имеются только в эукариотических геномах, но отсутствуют у большинства эубактерий.

5. В геноме архебактерий присутствуют многократно повторяющиеся последовательности, что характерно для хромосомной ДНК эукариот. В области нуклеоида у архебактерий содержатся белки гистоны.

6. Архебактерии имеют более сложную структуру аппаратов трансляции и транскрипции. ДНК-зависимая РНК-полимераза, осуществляющая процесс транскрипции у архебактерий, состоит из 9–12 субъединиц, у эубактерий – из 4–8 субъединиц. РНК-полимераза архебактерий, подобно таковой у эукариот, не ингибируется рифампицином, ее активность стимулируется силибином.

7. Рибосомы архебактерий содержат относительно больше белков, чем рибосомы эубактерий, причем они представлены более кислыми формами по сравнению с белками рибосом эубактерий. Кроме того, процесс биосинтеза белков у архебактерий не ингибируется такими антибиотиками, как хлорамфеникол и стрептомицин.

8. Особенностью конструктивного метаболизма архебактерий является отсутствие фиксации CO_2 в цикле Кальвина. Основным путем автотрофной его фиксации является восстановительный путь карбоновых кислот в различных его модификациях, присущий и некоторым эубактериям.

9. Архебактерии не способны использовать сложные высокомолекулярные соединения. Среди них не обнаружено активных продуцентов гидролитических ферментов, что, возможно, является одной из причин отсутствия патогенных и паразитических форм.

10. Некоторые архебактерии, в частности метаногенные, синтезируют уникальный набор коферментов, не встречающийся у других организмов, например кофермент М, никельтетрапиррольный фактор F_{430} , фактор F_{420} (производное 5-дезафлавина), тетрагидрометаноптерин, метанофуран и др.

11. Архебактерии занимают необычные, часто экстремальные по условиям окружающей среды высокоспециализированные экологические ниши.

12. Морфология клеток архебактерий беднее, чем эубактерий. Среди них нет мицелиальных, стебельковых и трихомных форм, преобладают сферические и цилиндрические клетки, а также необычные плоские клетки, имеющие вид пластинок и коробочек разнообразной геометрической формы, сходные с кусочками битого стекла, что присуще только архебактериям.

В настоящее время к архебактериям отнесены метаногенные, анаэробные серовосстанавливающие бактерии, экстремальные термофилы, метаболизирующие молекулярную серу, термоацидофильные микоплазмы и экстремально галофильные бактерии.

Метаногенные бактерии – самая многочисленная группа архебактерий, являющихся облигатными анаэробами. Большинство представителей неподвижны, подвижные имеют полярные жгутики. Метаногенные архебактерии –

высокоспециализированная физиологическая группа, которая не использует углеводы, белки и другие сложные органические вещества. Источниками энергии служат процессы окисления молекулярного водорода, оксида углерода, метанола, муравьиной и уксусной кислоты, акцептором электронов является углекислый газ, который восстанавливается до метана. В природных средах метаногенные бактерии развиваются в ассоциации с другими микроорганизмами, выполняя функцию конечного звена в трофической цепи — превращают продукты брожения этих микроорганизмов в метан. Основные места обитания — торфяные болота, ил на дне водоемов, очистные сооружения сточных вод, пищеварительный тракт животных. Представители метаногенных бактерий входят в роды *Methanobacterium*, *Methanosarcina*, *Methanospirillum* и др.

Анаэробные серовосстанавливающие бактерии представлены одним родом *Archaeoglobus*, который состоит из двух видов: *A. fulgidus* (типовой вид) и *A. profundus*. Это облигатные анаэробы и экстремальные термофилы. Диапазон температуры для роста 60–95 °С с оптимумом около 83 °С; диапазон pH 4,5–7,5 с оптимумом около 6. Диапазон солености (NaCl) 0,9–3,6 %.

Бактерии рода *Archaeoglobus* — грамтрицательные кокковидные клетки неправильной формы, часто треугольные, одиночные или в парах, со жгутиками (монопольные политрихи) или без них. На свету с длиной волны 420 нм обнаруживают голубовато-зеленую флуоресценцию. На агаризованной среде формируют зеленовато-черные гладкие колонии диаметром 1–2 мм. Способны к хемолитотрофному или хемоорганотрофному росту. Основная форма энергетического метаболизма — анаэробное дыхание (диссимиляционная сульфатредукция). Донорами электронов являются формиат, лактат, глюкоза, крахмал, белки и молекулярный водород; конечными акцепторами электронов — сульфат, сульфит и тиосульфат (но не молекулярная сера), которые восстанавливаются до сероводорода. Особенностью бактерий рода *Archaeoglobus* является способность в небольшом количестве образовывать метан. Подобно типичным метаногенным бактериям, в клетках бактерий рода *Archaeoglobus* содержится фактор F₄₂₀ и тетрагидрометаноптерин, но не обнаружены кофермент М и фактор F₄₃₀.

Основное местообитание серовосстанавливающих археобактерий — мелководные и глубоководные морские гидротермальные источники, в которых они вызывают активное восстановление соединений серы.

Экстремальные термофилы, метаболизирующие молекулярную серу, — грам-отрицательные бактерии разной морфологии: кокки, палочки, диски, нити или клетки неправильной дольчатой формы. Клеточные стенки у этих бактерий состоят из гликопротеиновых или белковых субъединиц. Цитоплазматические мембраны многослойные, содержат липиды, построенные на основе тетраэфиров глицерина. Молекула тетраэфира состоит из двух остатков глицерина, соединенных двумя одинаковыми парами C₄₀-бифитанильных цепей, которые содержат от одной до четырех пятичленных циклических группировок.

Экстремальные термофилы, метаболизирующие молекулярную серу, подразделяются на три порядка, четыре семейства и включают девять родов. Все представители объединены в одну группу благодаря тому, что их энергетический метаболизм связан с метаболизмом молекулярной серы. Обязатно аэробные бактерии (например, бактерии рода *Sulfolobus*) осуществляют окисление S^0 ; строгие анаэробы (например, бактерии родов *Thermococcales* и *Thermoproteales*) – только восстановление S^0 до H_2S ; факультативные анаэробы (например, бактерии рода *Acidianus*) могут окислять или восстанавливать S^0 в зависимости от условий.

Второй признак, объединяющий всех представителей группы, – экстремальная термофилия: нижний температурный предел роста – 60–82 °С, верхняя граница – 95–110 °С. Оптимальная температура для роста 80–121 °С. Наиболее высокотемпературными представителями серозависимых архебактерий являются бактерии вида *Pyrodictium occultum*. Они способны расти при 110 °С, с оптимумом при 105 °С.

Экстремально термофильные архебактерии, метаболизирующие молекулярную серу, являются аборигенами высокотермальных кислых источников и грунтов в зонах вулканического происхождения. Кроме того, бактерии рода *Pyrodictium* выделяют из подводных морских горячих источников, богатых серой и сульфидами, где они проявляют активную геохимическую деятельность.

В практическом плане привлекают внимание бактерии вида *Sulfolobus brieryley*, способные выщелачивать металлы при высоких температурах из трудноокисляемых сульфидов, таких как пирит (FeS_2), халькопирит ($CuFeS_2$) и молибденит (MoS_2). Эти бактерии можно использовать также для удаления серных компонентов из некондиционного каменного угля. Отрицательный момент в деятельности этих архебактерий – их способность вызывать биокоррозию стали.

Термоацидофильные микоплазмы представлены единственным видом *Thermoplasma acidophilum*. В отличие от других архебактерий эти бактерии не имеют клеточной стенки. Клетки окружены трехслойной мембраной толщиной около 7 нм, могут быть подвижными и иметь жгутики.

Термоплазмы – гетеротрофы со сложными пищевыми потребностями. Хемоорганотрофы, факультативные анаэробы. Энергию получают как за счет аэробного дыхания, так и за счет брожения. Обязательные термофилы и облигатные ацидофилы. Температурный оптимум культивирования соответствует 60 °С, а оптимум pH лежит в пределах 1,0–2,0. При нейтральном pH происходит лизис клеток. Естественным местообитанием служат саморазогревающиеся отходы каменного угля и кислые термальные источники.

В группу **экстремально галофильных бактерий** входят бактерии с разной морфологией клеток. Например, к роду *Halococcus* относятся грамвариабельные неподвижные кокки, к роду *Halobacterium* – грамположительные подвижные палочки с полярно расположенными жгутиками. Грамположительные бактерии рода *Haloarcula* имеют форму плоских квадратных пластинок и коробочковидных клеток. К этой группе относятся также представители родов

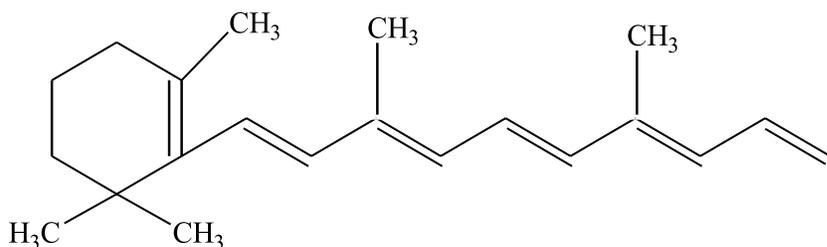
Natronobacterium и *Natronococcus*, которые являются к тому же алкалофилами, растущими только при pH 9–11.

Галобактерии распространены там, где есть подходящие условия: высокое содержание NaCl и других необходимых ионов, т. е. в природных соленых водоемах, в бассейнах для выпаривания соли, в белковых материалах, консервируемых с помощью соли (рыба, мясо, шкуры). Они могут расти в насыщенном растворе NaCl (около 30 %). Нижний предел концентрации соли для роста большинства видов составляет 12–15 %; оптимальное содержание – между 20 и 26 %. Высоки потребности галобактерий и в других ионах – ионах Mg^{2+} и K^+ . Установлено, что ионы Na^+ необходимы для поддержания клеточной стабильности. Они взаимодействуют с отрицательно заряженными молекулами клеточной стенки галобактерий и придают ей необходимую жесткость. Ионы K^+ (наряду с другими ионами) необходимы для обеспечения ионного равновесия внутри и снаружи клетки, стабилизации ферментов, мембран и других клеточных структур.

Необычное строение имеют клеточные стенки галобактерий. У представителей рода *Halobacterium* клеточная стенка построена из регулярно расположенных гексагональных субъединиц, состоящих в основном из гликопротеинов. Клеточная стенка галобактерий рода *Halococcus* имеет гетерополисахаридную природу.

Цитоплазматическая мембрана галобактерий содержит липиды, в молекулах которых глицерин связан не с остатками жирных кислот, а с C_{20} -терпеноидным спиртом – фитанолом. Помимо уникальных липидов, клеточные мембраны экстремальных галофилов включают много каротиноидных пигментов (основной – бактериоруберин), которые обуславливают окраску колоний от розового до красного цвета. Это имеет для галофилов немаловажное значение как средство защиты против избыточной радиации, поскольку для их мест обитания характерна интенсивная освещенность.

При недостатке в среде молекулярного кислорода в цитоплазматической мембране галобактерий индуцируется синтез хромопротеина – бактериородопсина, белка, соединенного ковалентной связью с каротиноидом ретиналем:



Хромопротеин откладывается в виде отдельных пурпурных областей (бляшек) красного цвета на цитоплазматической мембране. Цвет бляшек обусловлен высоким содержанием каротиноидов. При выращивании клеток на свету в условиях недостатка O_2 пурпурные участки могут составлять до 50 % поверх-

ности мембраны. В них содержится 20–25 % липидов и только один белок – бактериородопсин.

Экстремальные галофилы имеют сложные пищевые потребности. Для роста большинства видов в состав сред должны входить дрожжевой экстракт, пептон, гидролизат казеина, набор витаминов. Основным источником энергии и углерода служат аминокислоты и углеводы. Метаболизм глюкозы осуществляется по модифицированному пути Энтнера – Дудорова (рис. 33). Этот путь отличается у галобактерий тем, что глюкоза без фосфорилирования окисляется в глюконовую кислоту. Последняя превращается в 2-кето-3-дезоксиглюконовую кислоту, которая расщепляется на два C_3 -фрагмента: пировиноградную кислоту и глицериновый альдегид. Из глицеринового альдегида в результате нескольких ферментативных реакций также образуется пировиноградная кислота. Дальнейшее ее окисление происходит в замкнутом цикле Кребса.

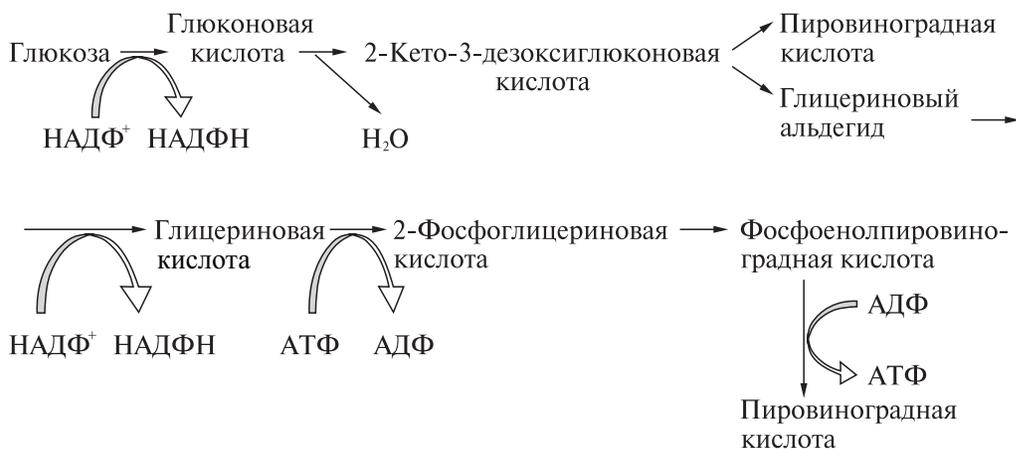


Рис. 33. Схема модифицированного пути Энтнера – Дудорова

Основной способ получения энергии экстремальными галлофилами – аэробное дыхание. В цитоплазматической мембране обнаружены цитохромы *b* и *c*, а также цитохромоксидаза *o*. В анаэробных условиях в темноте источником энергии может служить анаэробное дыхание с использованием NO_3^- в качестве конечного акцептора электронов, а также процесс сбраживания аргинина и цитруллина. Свет служит дополнительным источником энергии, аппарат для использования которого подключается при недостатке O_2 . Использование световой энергии для создания трансмембранного градиента протонов происходит с участием бактериородопсина и не связано с переносом электронов по цепи переносчиков. Этот хромопротеин имеет молекулярную массу 26 кД и содержит полипептидную цепь, построенную из 248 аминокислотных остатков и на 75 % состоящую из α -спиральных участков. Последние образуют семь тяжей, ориентированных перпендикулярно плоскости мембраны. Ретиналь расположен параллельно плоскости мембраны и, следовательно, перпендикулярно белковым тяжам (рис. 34).

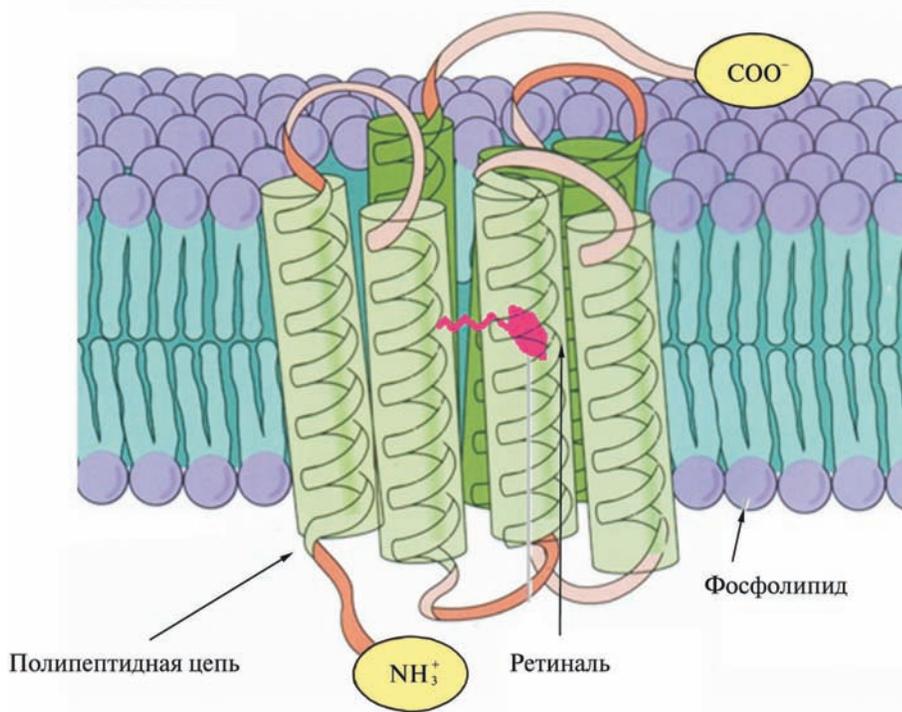
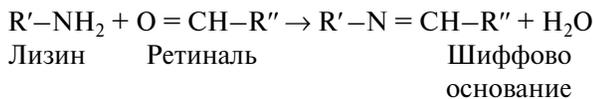
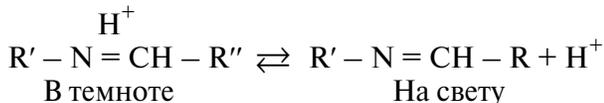


Рис. 34. Организация бактериородопсина в пурпурной мембране
 (<http://courses.cm.utexas.edu/jrobertus/ch339k/overheads-2.htm>)

Связь между ретиналем и полипептидной цепью осуществляется через Шиффово основание, образованное в результате взаимодействия альдегидной группы ретиналя с ε-аминогруппой 216 остатка лизина:



Шиффово основание в темноте находится в протонированной форме. Поглощение кванта света бактериородопсином вызывает изменение конформации ретиналя и приводит к отщеплению H^+ от Шиффова основания:



Протон, отделившийся на свету от Шиффова основания, переходит во внеклеточное пространство, а H^+ , протонирующий Шиффово основание, поглощается из цитоплазмы. Таким образом, под действием света бактериородопсин «переносит» протоны с одной стороны мембраны на другую.

В результате работы циклического механизма, получившего название **бактериородопсиновой протонной помпы**, при освещении по разные стороны мембраны возникает градиент концентрации H^+ , достигающий 200 мВ (рис. 35). Разрядка протонного градиента с помощью H^+ -АТФ-синтазы приводит к синтезу АТФ. Таким образом, бактериородопсин – простейший из известных генераторов протонного градиента.

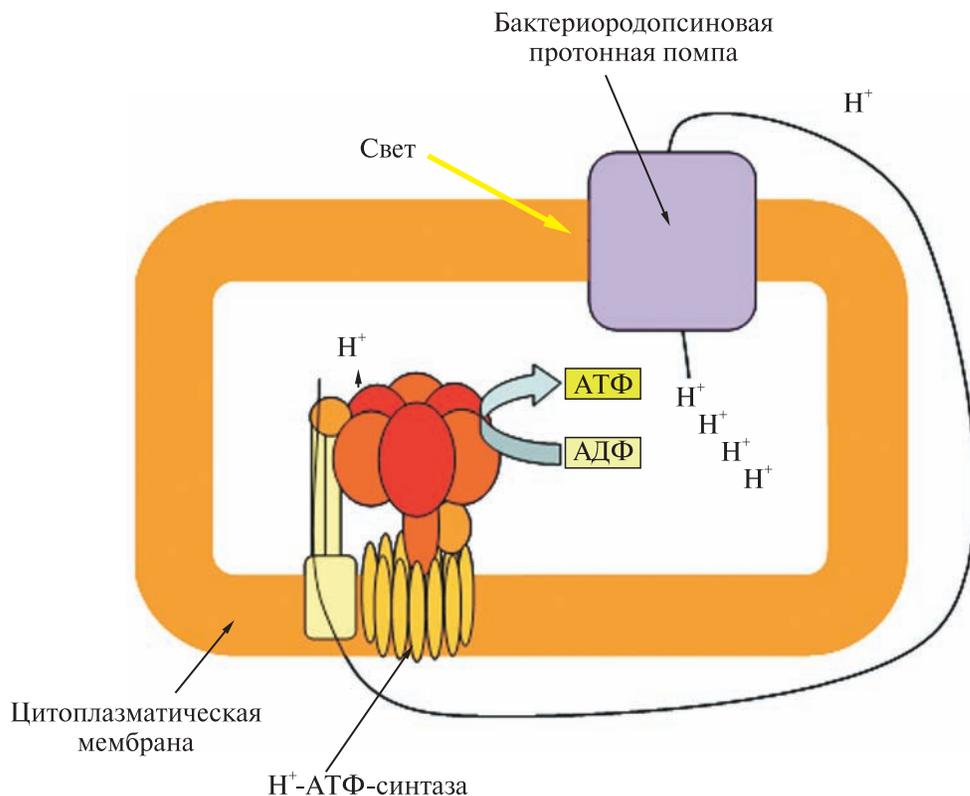


Рис. 35. Схема работы бактериородопсиновой протонной помпы (<http://www.steve.gb.com/science/membranes.html>)

Вопрос о происхождении бесхлорофильного фотосинтеза, обнаруженного у экстремально галофильных архебактерий, неясен. Большинство исследователей считают, что этот тип фотосинтеза – сформированное в «кислородную эпоху» приспособление к существованию в условиях недостатка O_2 . В то же время нельзя полностью исключить возможность сохранения древней формы фотосинтеза, основанного на светозависимых превращениях каротиноидных пигментов.

Глава 4

СИСТЕМАТИКА ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Эукариотические микроорганизмы – очень большая и очень разнообразная в таксономическом отношении группа относительно простых организмов с малодифференцированным строением клетки, характеризующейся эукариотическим типом. В настоящее время к группе эукариотических микроорганизмов принято относить одноклеточные гетеротрофные протисты – простейшие, микроскопические водоросли, грибоподобные организмы и грибы, т. е. организмы, принадлежащие к разным высшим таксонам.

Важнейший признак, получивший отражение в названии «микроорганизмы» – малая величина тела. Этот признак не только послужил причиной для отделения данных организмов от животных и растений, но и обусловил особенности организации микроорганизмов, активность и пластичность их метаболизма и распространение в природе, а также удобство при работе с ними в ходе научных исследований.

С момента описания Р. Гуком и А. Левенгуком в XVII в. и до настоящего времени открыто огромное число видов эукариотических микроорганизмов, различающихся как строением клеток, так и особенностями жизнедеятельности. При такой разнообразии очень сложно их систематизировать. Поэтому, к сожалению, сегодня не существует единой общепринятой точки зрения на систематику эукариотических микроорганизмов, она все еще находится в разработке.

Первым исследователем, предложившим объединить все обнаруженные почти за два столетия микроорганизмы в одно царство, был Э. Геккель (1866). Он поместил одноклеточные (микроскопические) организмы в новое царство *Protista* отдельно от растений (*Plantae*) и животных (*Animalia*), которые являются многоклеточными (макроскопическими) организмами.

К концу XIX в. уже были накоплены значительные сведения, свидетельствующие о неоднородности микроорганизмов, в частности о различии в строении их клеток, поэтому их разделили на высших и низших протистов.

В XX в. проблемы в систематике эукариотических микроорганизмов стали более явными в связи со стремительно увеличивавшимся объемом знаний об этих организмах. Появление электронного микроскопа в 1950-х гг. выявило принципиальные различия организации генетического аппарата клеток микроорганизмов, вследствие чего прокариоты были выделены в царство Monera, впоследствии названное Procaryota. Protista оставалось как царство одноклеточных эукариотических микроорганизмов.

Продолжительное время была распространена классификация эукариотических микроорганизмов по способу питания, подразумевавшая разделение их на фотосинтезирующие автотрофы (низшие растения), осмотротрофные гетеротрофы (грибы) и голозойные гетеротрофы (животные). Однако в эту схему сложно уложить, например, эвгленовые, которые могут питаться как автотрофно, так и гетеротрофно.

Система пяти царств, предложенная Р. Уиттекером в 1969 г., тоже имеет недостатки, например неясное систематическое положение ряда групп, являющихся промежуточными формами между протистами и грибами.

Совершенствование методов молекулярно-генетических исследований позволило более детально изучать тонкую организацию клеток эукариотических микроорганизмов, что привело к существенной ревизии их систематического положения. В настоящее время, с учетом современных достижений молекулярной биологии, систематика микроорганизмов постоянно уточняется.

В данном издании приводятся наиболее широко используемые современные классификационные схемы важнейших групп эукариотических микроорганизмов.

Глава 5

ЭУКАРИОТИЧЕСКИЕ МИКРООРГАНИЗМЫ, ОТНОСЯЩИЕСЯ К ЦАРСТВУ PROTISTA

Сложности классификации простейших (Protozoa) – в последнее время одни из самых острых в современной систематике.

Простейшие были открыты в 1675 г. А. Левенгуком, который назвал их «анималькуля» (animalcula) или «мелкие зверушки» и был убежден, что они устроены так же, как и крупные организмы, т. е. имеют органы пищеварения, ножки, хвостики и т. д. Термин «простейшие» (Protozoa) предложил в 1817 г. Г. Гольдфус. В 1845 г. Ф. Зибольд и А. Кёлликер применяли данное понятие для определения одноклеточных животных с простой организацией, нечетко разграниченными системами органов и неправильной формой тела. Термин «протиста» для их же обозначения был использован Э. Геккелем в 1866 г. Однако данные представления широкого признания не получили, и позднее Э. Геккель вернулся к аристотелевой системе двух царств, отнеся автотрофные протисты к растениям, а гетеротрофные – к животным. Простейших на протяжении многих лет причисляли к царству животных, считая, что Protozoa составляют всего лишь один его тип, однако в 1977 г. их ненадолго выделили в самостоятельное царство.

Пристальное внимание к изучению строения различных представителей этой гетерогенной группы эукариотических микроорганизмов, их жизненных циклов и биохимических особенностей привело к существенным изменениям представлений об их таксономической принадлежности.

Только во второй половине XX в. стало ясно, что протисты эволюционно гораздо ближе друг к другу, чем к животным и растениям, и царство протистов было возрождено в 1956 г. Г. Коуплендом, который, однако, включил в него и настоящие грибы. Как одно из царств эукариот протисты были введены в систематику Р. Уиттекером в 1969 г. Подробным изучением протистов занимался Дж. Корлисс (1984), который включил в это царство простейших, водоросли и зооспоровые грибы.

Необходимость выделить протисты в единое царство живой природы обуславливалась очень вескими причинами. Начиная с 1960-х гг. было выявляе-

но гораздо большее, чем ранее предполагалось, разнообразие этой группы организмов. Например, уже в 1960-х гг. традиционное деление простейших на четыре группы (амебы, жгутиконосцы, инфузории, споровики) считалось весьма условным. Солнечников и фораминифер только с очень большой натяжкой можно было отнести к амебам, споровики четко разделялись на разные типы (*Microsporidia*, *Myxosporidia*, *Sporozoa*), а описанные виды жгутиконосцев были настолько разнообразны, что с трудом поддавались какой-либо исчерпывающей классификации. Даже классификация инфузорий претерпела с тех пор некоторые изменения. Помимо этого была обнаружена таксономическая и филогенетическая близость между некоторыми простейшими и водорослями, например между эвгленовыми и кинетопластидами, которые до 1980 г. относили к разным классам. Еще более парадоксальная ситуация сложилась с зелеными водорослями, ксантофитовыми и хризофитовыми, имеющими как бесцветные формы (их традиционно относили к простейшим, т. е. животным), так и окрашенные (их относили к водорослям, т. е. растениям).

Основываясь на накопленных к тому времени данных, Международный комитет по систематике простейших (1980) предложил разделить *Protozoa* по крайней мере на семь типов.

В том же 1980 г. группа ленинградских протозологов выделила девять типов, но в переизданном классическом учебнике В. А. Догеля «Зоология беспозвоночных» (1981) простейшие разделены всего на пять типов, а в учебнике К. Хаусмана «Протозология» (1988) — на семь.

В 1990-х гг., благодаря использованию новейших методов исследования, было доказано, что простейшие являются самостоятельной группой организмов, отличающейся от растений, животных и грибов. К этому времени понятие «простейшие» постепенно вытесняется из научного обихода, поскольку соответствующее ему латинское название *Protozoa* традиционно обозначает царство в системе Т. Кавалье-Смита.

К началу XXI в. было предложено значительное количество часто противоречивых вариантов систем протистов, однако единого мнения по данной проблеме выработано не было. Все способы деления протистов на таксономические группы имели больше недостатков, чем достоинств.

В качестве примера существующих противоречий и разночтений можно привести две современные классификации протистов. Отличительной особенностью системы С. А. Карпова и его коллег (2004) является отказ от построения филогенетически обоснованной последовательности типов (они просто расставлены в алфавитном порядке). Согласно данной системе царство *Protista* включает 29 типов, различающихся особенностями ультраструктуры клетки, способами размножения и жизненными циклами. Система протистов профессора В. В. Малахова (2006), принятая в МГУ, наоборот, представляет собой попытку объединить типы в четыре надтиповые группы. Отличительная особенность системы — наличие русских названий у всех типов, подтипов и классов.

В 2005 г. Международный комитет протистологов предложил систему, которая включает шесть крупных групп протистов без указания их таксономического статуса.

Протисты – парафилетическая группа, т. е. группа, включающая лишь часть потомков гипотетического общего предка. Организмам, относящимся к парафилетическим группам, невозможно дать никаких положительных общих характеристик. Считалось, что протистов объединяет отсутствие сложной структуры. Это характерно для многих групп, формируемых «по остаточному принципу». Однако выяснилось, что среди простейших встречаются очень сложные типы клеточной организации. Все протисты – одноклеточные или колониальные формы, не имеющие высокоорганизованных тканей.

Представляется верным, что протисты – это переходные в эволюционном плане эукариотические организмы от прокариот к другим царствам эукариот (растениям, животным и грибам), поскольку последние три царства хорошо очерчены и разграничены между собой и не имеют четкой границы только с царством протистов. Наиболее вероятно, что они возникли в результате пищевой специализации различных групп протистов и выделения гетеротрофов (животных), автотрофов (растений) и сапротрофов (грибов).

Филогенетическое единство некоторых групп протистов не вызывает сомнения. Такими четко очерченными типами являются Ciliophora (инфузории) и Arcomplexa (споровики). В то же время в отношении других групп такая «систематическая определенность» пока отсутствует. Группы, ранее традиционно считавшиеся филогенетически едиными (их представители, как полагали, имеют существенные черты структурного сходства), сегодня таковыми уже не считаются. На основании ультраструктурных данных и результатов молекулярных исследований установлены существенные различия жгутиковых и амeboидных организмов (ранее объединявшихся в тип Sarcomastigophora). Более того, как внутри жгутиконосцев, так и внутри амeboидных протистов сейчас выделяется ряд групп, по-видимому, не связанных общим происхождением. Сегодня эти группы рассматриваются протистологами как отдельные типы, например тип Rhizopoda, тип Foraminifera и другие типы среди амeboидных протистов. С этой точки зрения «амeboидные признаки» – способность формировать псевдоподии различного вида – теряют систематическую значимость. Точно так же само по себе наличие жгутикового аппарата уже не может рассматриваться как основание для объединения имеющих его протистов в отдельный тип. Можно говорить только о конструктивных принципах организации протистов. Важно подчеркнуть нетаксономический (а значит, не несущий филогенетического смысла) характер конструктивных принципов организации.

Большинство представителей огромного разнообразия протистов характеризуются гетеротрофным питанием и по этому признаку ранее рассматривались в составе царства животных (Animalia). Однако некоторые (часть представителей типа Euglenozoa и все Chlorophyta) – автотрофы, имеют хлоропласты, содержащие хлорофиллы *a* и *b* и другие пигменты. Их рассматривали в качестве одноклеточных или колониальных водорослей. Включение и тех и других в царство протистов подчеркивает общие закономерности эволюции клетки-организма, эволюции на клеточном уровне организации. Тип питания клетки при этом теряет свое определяющее значение как макротаксономический при-

знак. При обозначении некоторых групп протистов систематическая категория «тип» не используется. Это значит, что данная группа не рассматривается в качестве филогенетически единой, т. е. относящиеся к ней виды с высокой степенью вероятности представляют собой не родственные формы.

Исследователи оказались в очень трудном положении. Естественно, традиционно изучая многие группы одноклеточных, зоологи относились к ним как к животным, в то время как ботаники считали растениями свои одноклеточные или казавшиеся им одноклеточными организмы. Согласившись на отделение протистов от животных, растений и грибов, зоологи, ботаники и микологи относятся к ним по-прежнему как к своим объектам и распространяют на них правила своих кодексов.

5.1. ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ГЕТЕРОТРОФНЫЕ ПРОТИСТЫ

В данном разделе будут рассмотрены основные группы гетеротрофных протистов, традиционно считавшихся зоологическими объектами.

Гетеротрофные протисты – это одноклеточные организмы размером от нескольких мкм до 1 см. Общее число известных видов превышает 40 тыс. Многие протисты питаются, поглощая бактерии, дрожжи, водоросли и другие мелкие организмы и переваривая их в пищеварительных вакуолях (фаготрофный тип питания). Другие – осмотрофы – поглощают растворенные питательные вещества всей своей поверхностью. Среди них довольно много (около 3 тыс. видов) паразитов животных и человека.

Цитоплазма ограничена наружной мембраной – *плазмалеммой*, состоящей из белков и липидов и регулирующей поступление веществ в клетку. К плазматической мембране снаружи примыкает мукоидный слой – *гликокаликс*. В этом слое у протистов могут присутствовать молекулы, воспринимающие прикосновения, различные запахи, свет и т. д., т. е. выполняющие функции органов чувств у многоклеточных форм. Клетки гетеротрофных протистов могут быть окружены только плазмалеммой, что обуславливает непостоянную форму тела. У многих видов поверхностные структуры имеют более сложную организацию (*пелликула, панцирь, раковина*), обеспечивая относительно постоянную форму и участвуя в защите от нежелательных воздействий, обеспечении движения, питания, дыхания и размножения.

В цитоплазме протистов обычно выделяют два слоя: наружный, более светлый, плотный и вязкий, – *эктоплазму* и внутренний, более жидкий и зернистый, снабженный многочисленными включениями, – *эндоплазму*. Помимо основных органелл (митохондрии, аппарат Гольджи (диктиосомы), базальные тельца и т. д.) в цитоплазме многих представителей могут присутствовать разнообразные специальные органеллы. Особенно широко распространены различные фибриллярные образования – опорные и сократимые волокна, сократительные вакуоли, пищеварительные вакуоли и др. Протисты обладают типичным клеточным ядром, одним или несколькими. Несмотря на сходную

организацию, ядра протистов характеризуются исключительным морфологическим разнообразием. Они варьируют по размерам, количеству кариоплазмы, числу и характеру распределения ядрышек, их расположению в ядре, отношению к centrosome (клеточному центру) и т. п. Многообразны и формы деления ядра. Виды митоза у протистов гораздо разнообразнее, чем в клетках многоклеточных организмов. В прогрессивной эволюции некоторых групп протистов происходило многократное увеличение наборов хромосом, приводящее к высокой степени полиплоидии. Такой путь филогенеза ядерных структур имеет место в эволюции радиолярий, инфузорий. Другим своеобразным путем изменения ядра у протистов служит дифференцировка ядер на генеративные и вегетативные (инфузории, фораминиферы и некоторые миксоспоридии).

Размножаются протисты в основном бесполом путем — *бинарным делением, почкованием или шизогонией* (множественным делением, суть которого заключается в том, что после многократных делений ядра клетка распадается на большое число дочерних), что делает их потенциально бессмертными. Половое размножение в настоящее время известно для представителей практически всех групп простейших. При этом могут сливаться либо гаметы разных особей (*гаметогамия*), либо, как при конъюгации инфузорий, сами особи (*гамонтогамия*). *Автогамия*, т. е. слияние образованных одной и той же особью гамет, или половых ядер, встречается у некоторых солнечников и иногда у инфузорий.

Важная биологическая особенность многих гетеротрофных протистов — способность к инцистированию. При этом клетки округляются, сбрасывают или втягивают органеллы движения, выделяют на своей поверхности плотную оболочку и переходят к состоянию покоя. В таком состоянии они могут переносить неблагоприятные условия.

Распространены протисты очень широко, обитая в пресной и морской воде. Некоторые виды входят в состав бентоса на различных глубинах — от литорали до абиссали (фораминиферы, инфузории, жгутиконосцы). Многочисленные виды радиолярий, жгутиконосцев и инфузорий являются компонентами морского планктона. Многие (жгутиконосцы, инфузории, ризоподы) входят в состав пресноводного бентоса и планктона. Существуют некоторые виды, живущие во влажной почве. Ряд видов приспособился к паразитическому образу жизни, вызывая тяжелые заболевания человека, домашних и сельскохозяйственных животных. Некоторые виды паразитируют на растениях. Таким образом, протисты имеют важное практическое значение для медицины, ветеринарии, сельского хозяйства.

5.1.1. ПРОТИСТЫ С АМЕБОИДНЫМ ТИПОМ ОРГАНИЗАЦИИ

5.1.1.1. Тип Ризоподы (*Rhizopoda*, *Amoebozoa*)

К типу ***Rhizopoda*** относятся фаготрофные (питающиеся путем фаго- и пиноцитоза), одно- и многоядерные протисты, образующие изменчивые по форме выросты клетки (*ложноножки* или *псевдоподии*), при помощи которых они

двигаются и захватывают пищу (рис. 36). Псевдоподии, служащие для передвижения и питания, могут быть специфическими для разных групп. Разные виды амёб различаются размерами и формой псевдоподий — от одной толстой и короткой до нескольких длинных заостренных или множества коротких тупых. При формировании псевдоподии появляется сначала небольшой выступ эктоплазмы. Потом он растёт и в него входит, как бы вливаясь, часть жидкой эндоплазмы.



Рис. 36. Амёбы

(<http://biology.ru/course/content/chapter2/section2/paragraph1/theory.html>)

Кроме ядра и пищеварительных вакуолей в клетках находится ещё и сократительная, или пульсирующая, вакуоль, основная функция которой — регуляция осмотического давления внутри тела протиста.

Многие ризоподы формируют *домики*, или *раковинки*. Преимущественно агамные (размножающиеся бесполом способом путем деления клетки надвое) формы: половой процесс описан только у нескольких видов. Представители многих видов при наступлении неблагоприятных условий способны инцистироваться: они формируют плотную защитную оболочку, под которой длительное время может сохраняться жизнеспособная клетка с существенно сниженным уровнем обмена веществ.

Основная масса представителей — обитатели морей, имеются также пресноводные виды и обитатели почвы. Небольшое количество видов ведёт паразитический образ жизни. Общее число описанных видов превышает 10 тыс.

Класс Лобозные амёбы (Lobosea)

Лобозеи — типичные амёбоидные протисты. Класс подразделяется на два подкласса:

1. Подкласс **Gymnamoebia** — голые амёбы (4 отряда).

Типичные представители *Amoeba proteus*, *Entamoeba histolitica*, *Entamoeba coli*.

2. Подкласс **Testacealobosia** — раковинные амёбы (3 отряда). Около 1 тыс. видов.

Типичные представители *Arcella vulgaris*, *Diffugia* spp.

Класс Lobosea, или Лобозные амёбы, образован свободноживущими морскими, пресноводными и почвенными видами. Для всех представителей этого таксона характерно наличие *лобозных псевдоподий*, или *лобоподий*. Лобоподии, чаще всего имеющие относительно крупные размеры и пальцевидную форму, образуются за счёт эктоплазмы и эндоплазмы. В цикле развития нет жгутико-

вых стадий. Большинство лобозных амёб лишено наружных защитных образований, однако некоторые формируют раковинки.

Типичным представителем группы голых амёб является *Amoeba proteus* (рис. 37), достаточно крупный (200–500 мкм) организм, обитающий в иле на дне водоемов со стоячей, часто загрязненной водой, и характеризующийся наличием многочисленных (до 10 и более) длинных лопастных лобоподий. Лобоподии постоянно меняют свою форму и размеры, обеспечивая движение и питание амёбы.

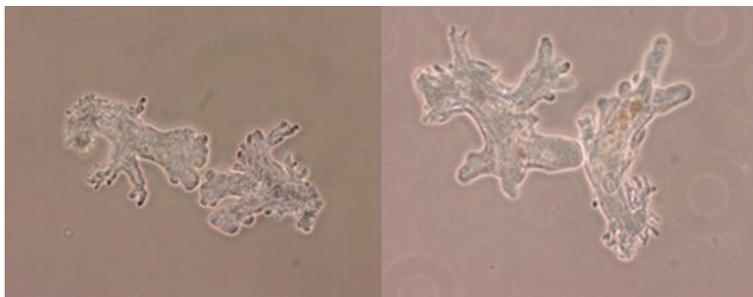


Рис. 37. *Amoeba proteus* (http://zoology.bio.pu.ru/r_zoo.html)

Некоторые виды амёб приспособились к паразитическому образу жизни в кишечнике позвоночных и беспозвоночных животных. В толстом кишечнике человека обитают несколько видов амёб, являющихся безобидными и питающимися бактериями (например, *Entamoeba coli*), а паразитическая *Entamoeba histolytica* способна вызывать у человека тяжелое заболевание — амёбиаз, или амёбную дизентерию, сопровождающуюся кровавым поносом вследствие нарывов на слизистой оболочке кишечника (рис. 38).

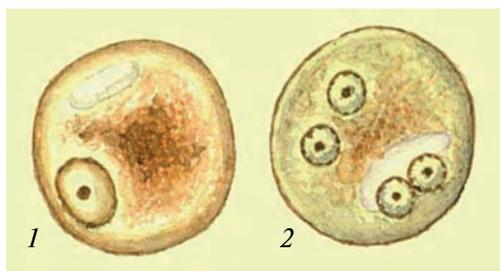


Рис. 38. Дизентерийная амёба *Entamoeba histolytica*:
1 – вегетативная одноядерная форма; 2 – четырехъядерная циста
(<http://bse.sci-lib.com/article093480.html>)

У представителей данного вида следует различать тканевую форму, поражающую клетки стенки кишечника, и непатогенную просветную форму, которая образует цисты, выходящие вместе с фекалиями наружу. Заражение происходит цистами. Цисты дизентерийной амёбы с водой или с пищей попадают в желудочно-кишечный тракт человека. В тонкой кишке под воздействием ферментов оболочка цисты растворяется и образуется восемь одноядерных амёб. В результате последующих делений они превращаются в вегетативные про-

светные стадии, *трофозоиты* размером от 10 до 60 мкм (в среднем 25 мкм), имеющие одно ядро и обитающие в просвете верхних отделов толстой кишки. По мере продвижения по кишечнику трофозоиты превращаются в одно-четырёхъядерные цисты (в среднем 12 мкм в диаметре), которые выделяются с каловыми массами (рис. 39). В некоторых тропических странах дизентерийной амёбой заражено более половины всего населения.

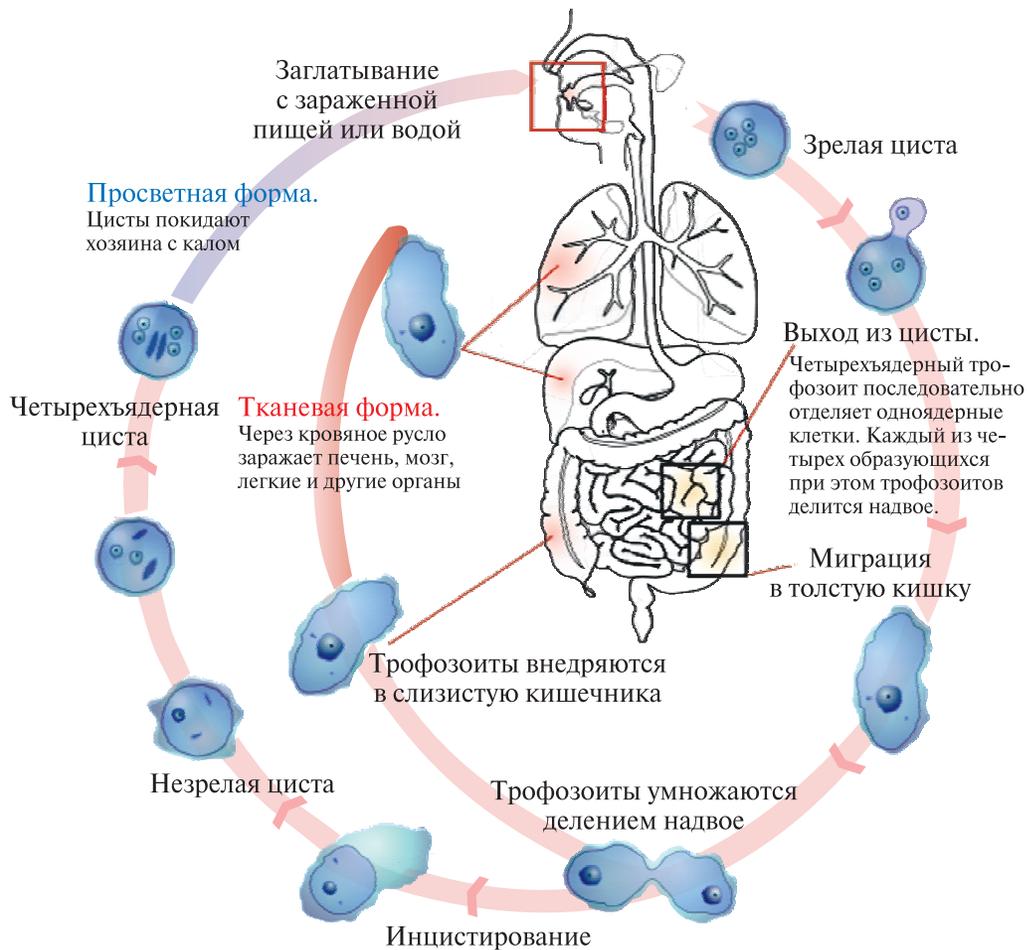


Рис. 39. Цикл развития *Entamoeba histolytica* в организме хозяина (<http://www.gastroscan.ru/handbook/289/1637>)

Распространение непатогенных видов амёб также происходит цистами. В последние годы показано явление факультативного паразитирования в организме человека случайно попавших мелких свободноживущих амёб.

Группа **раковинных амёб** (*Testacealobosia*) включает виды, тело которых окружено наружным скелетом в виде однокамерной раковинки, имеющей устье для выхода псевдоподий. Раковины могут быть белковыми («хитиновыми», как у *Arcella*) или включающими посторонние агглютинированные

частицы (*Diffugia*) (рис. 40). Обычный размер раковинки 0,05–0,2 мм. Раковинные амёбы встречаются преимущественно в пресных водоемах и в почве. Размножаются эти протисты митотическим делением надвое, причем одна из получившихся особей остается в старой раковинке, а другая окружает себя новой. У некоторых видов раковинных амёб описан половой процесс, причем у разных форм он может протекать по-разному.

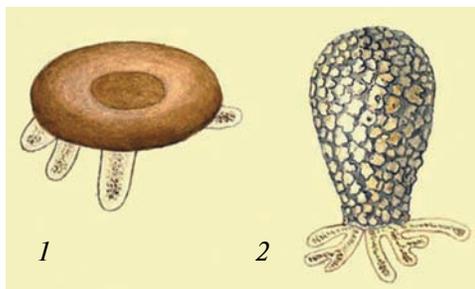


Рис. 40. Раковинные амёбы:
1 – *Arcella* sp., 2 – *Diffugia* sp.
(<http://bse.sci-lib.com/article093480.html>)

Класс Филозные амёбы (Filosea)

Филозные амёбы формируют псевдоподии в виде **филоподий**, образующихся только за счет эктоплазмы и дихотомически ветвящихся. Одноядерные и гомотрихотно многоядерные формы. Класс включает два подкласса. Наиболее известны раковинные филозные амёбы – Testaceaefilosia, важнейшим представителем которых является род *Euglypha* (рис. 41). Раковинные филозные амёбы имеют наружную раковинку, состоящую из кремнезёмовых пластинок, иногда инкрустированную и песчинками. Из устья раковинки выдвигаются тонкие заостренные филоподии. Филозные амёбы способны инцистироваться и в таком виде распространяются ветром. Обитают в пресной воде, нередко в торфяных болотах.

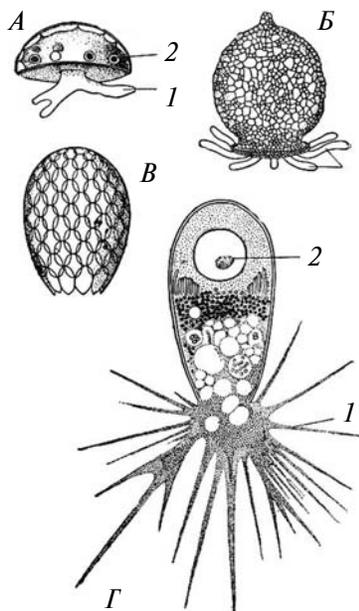


Рис. 41. Разные виды раковинных амёб:
А – *Arcella*; Б – *Diffugia*; В – *Euglypha* – раковинка;
Г – *Euglypha* с псевдоподиями:
1 – псевдоподии; 2 – ядро (<http://animalkingdom.su/books/item/f00/s00/z0000048/st012.shtml>)

У раковинных амёб в связи с наличием прочных скелетных образований, не позволяющих клеткам перешнуроваться пополам, несколько видоизменяется, по сравнению с голыми амёбами, способ бесполого размножения — деления. Обычно он осуществляется следующим образом. Сначала примерно половина цитоплазмы выступает из устья. Вокруг этой части образуется новая раковинка. Одновременно с этим процессом делится ядро, и одно из ядер переходит в дочернюю особь (рис. 42). На этой стадии обе формы еще связаны мостиком цитоплазмы и раковинки (старая и вновь образовавшаяся) ориентированы одна к другой устьями. Вскоре после этого цитоплазматический мостик между особями утончается и перешнуровывается и обе особи переходят к самостоятельному существованию. По существу, этот процесс мало чем отличается от деления голых амёб, только несколько усложнен процессом образования новой раковинки.

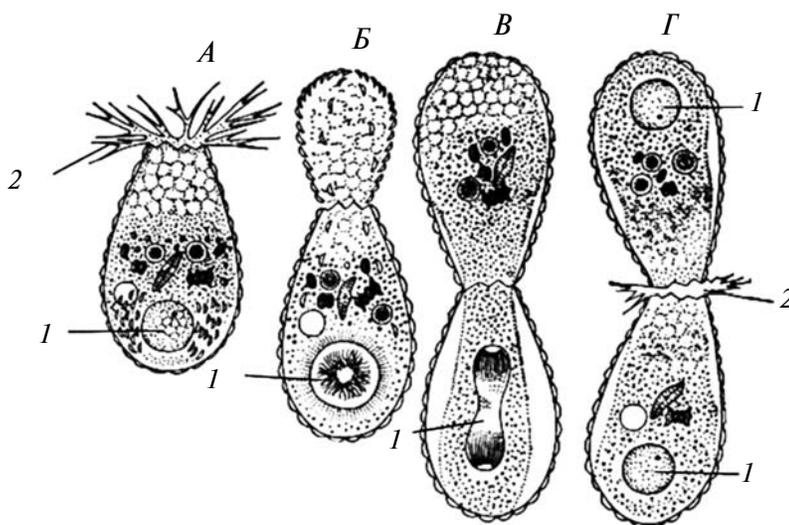


Рис. 42. Бесполое размножение (деление) раковинной филозной амёбы *Euglypha alveolata*:

А — клетка перед делением; Б — образование цитоплазматической почки, на поверхности которой располагаются скелетные пластинки; В — деление ядра, скелетные пластинки образуют новую раковину; Г — конец деления, одно из ядер переместилось в дочернюю особь: 1 — ядро; 2 — филоподии (по: Жизнь животных, 1987)

Класс Гетеролобозные амёбы (Heterolobosea)

Класс Heterolobosea представлен амёбоидными протистами, не формирующими раковинки. Одно-, реже многоядерные. В цикле развития могут присутствовать жгутиковые стадии. Среди гетеролобозных амёб встречаются как свободноживущие, так и паразитические формы, к числу которых относится *Naegleria fowleri* — наиболее известный и опасный вид, возбудитель первичного амёбного менингоэнцефалита (рис. 43), редкого, но часто заканчивающегося летальным исходом заболевания.

Рис. 43. Гетеролобозная амeba
Naegleria fowleri
([http://maxpark.com/community/2296/
content/789617](http://maxpark.com/community/2296/content/789617))



Naegleria fowleri – термофильная амeba, заселяющая пресноводные озера и реки, бассейны со слабохлорированной водой и горячие источники. Инфицирование происходит при попадании воды, содержащей возбудителя, в верхние дыхательные пути при купании или других занятиях в воде. В последующем амeбы мигрируют из полости носа в черепно-мозговую полость по каналу обонятельного нерва. Распространяясь по всему телу, паразиты могут поселяться в самых разных органах. Продолжительность инкубационного периода – от 1 до 14 дней. Клинические проявления первичного амeбного менингоэнцефалита могут включать головные боли, повышение температуры, ригидность затылочных мышц, анорексию, рвоту, нарушения умственной активности, судороги и кому. Смерть может наступить через 3–7 дней после возникновения первых симптомов.

5.1.1.2. Тип Фораминиферы (Foraminifera)

Тип представлен шестью классами, объединяющими более 4 тыс. видов.

Фораминиферы – очень богатая видами морская группа с пронизанными порами раковинками (рис. 44).

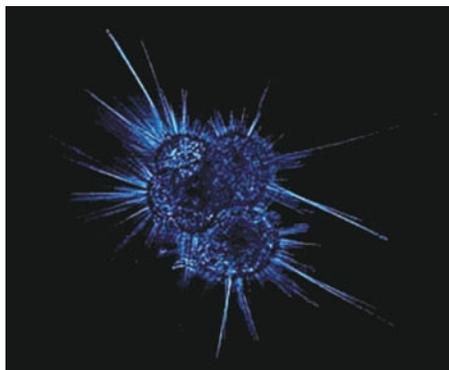


Рис. 44. Раковины *Globigerina* sp.
(<http://www.ebio.ru/pro02.html>)

Фораминиферы, являющиеся обитателями морей, устроены сложнее других протистов. Раковины у разных видов фораминифер организованы с разной степенью сложности. В наиболее простых случаях раковина состоит из плотного органического вещества – *псевдохитина*, выделяемого эктоплазмой. У некоторых видов к этому покрову приклеиваются агглютинированные по-

сторонние частицы, главным образом песчинки. Получается хитиноидная раковинка, инкрустированная кварцем. Раковинки подобного типа массивны и тяжеловесны (например, роды *Hyperammina*, *Rhabdammina*, *Astrorhiza*). Другие фораминиферы образуют известковые раковинки (раковина хитиноидной природы пропитана углекислым кальцием), что обуславливает их большую прочность и легкость. Форма раковин фораминифер чрезвычайно разнообразна (рис. 45). У однокамерных форм раковина может иметь форму продолговатого мешка, трубки, спирали. Типичным представителем этой группы является род *Monothalamia*.

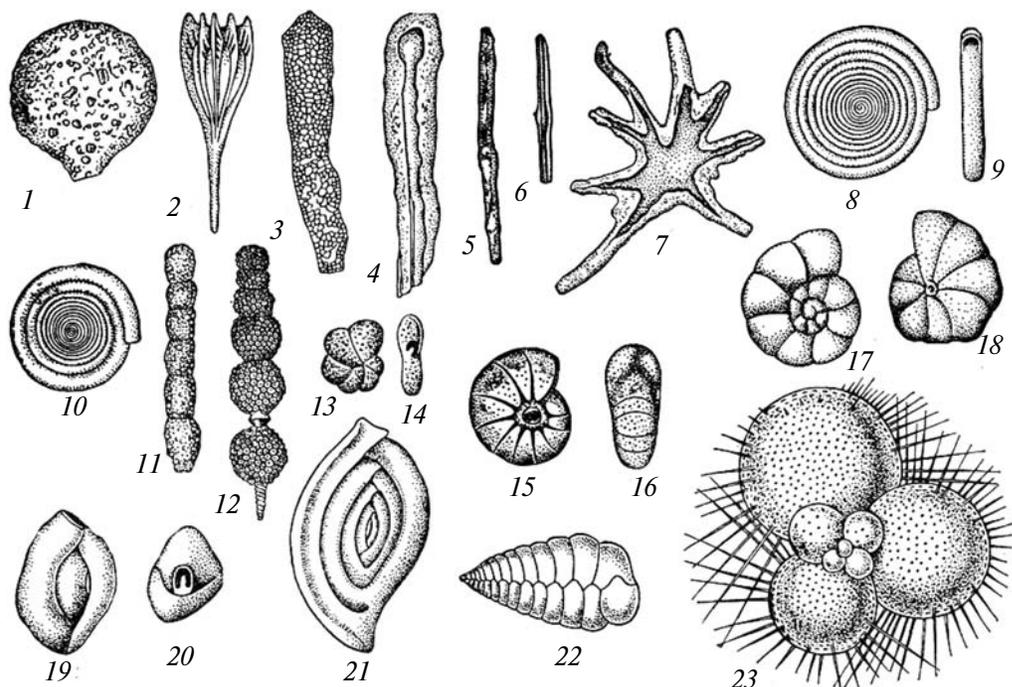


Рис. 45. Раковинки различных фораминифер:

- 1 – *Saccammina sphaerica*; 2 – *Lagena plurigera*; 3 – *Hyperammina elongata*; 4 – то же в разрезе; 5 – *Rhabdammina linearis*; 6 – то же в разрезе; 7 – *Astrorhiza limicola*; 8 – *Ammodiscus incertus*, вид сбоку; 9 – то же со стороны устья; 10 – *Cornuspira involvens*; 11 – *Rheopax nodulosus*; 12 – *Nodosaria hispida*; 13 – *Haplophragmoides canariensis*, вид сбоку; 14 – то же со стороны устья; 15 – *Nonion umbilicatus*; 16 – то же со стороны устья; 17 – *Discorbis vesicularis*; 18 – то же, вид со стороны основания; 19 – *Quinqueloculina seminulum* (вид сбоку); 20 – то же со стороны устья; 21 – *Spiroloculina depressa*; 22 – *Textularia sagittula*; 23 – *Globigerina* sp. (по: Жизнь животных, 1987)

Однако у большинства фораминифер (многокамерные формы) полость раковины поделена поперечными перегородками на камеры, которые сообщаются друг с другом отверстиями, имеющимися в перегородках. Взаимное расположение камер может быть различным. Они могут располагаться в один ряд, в два ряда, по спирали или ветвиться и т. п. Цикл развития многокамерных фораминифер начинается с одной камеры (зародышевой), имеющей мень-

шие размеры. Отверстие, служащее для выхода ризоподий, называется устьем. Кроме того, у многих фораминифер стенки раковины пронизаны тончайшими порами, через которые также выходят ризоподии. Строение ризоподий у Foraminifera чрезвычайно своеобразно. Ризоподии представляют собой длинные тонкие переплетающиеся и сливающиеся нити, способные образовывать вокруг раковинки сложную сеть (рис. 46). В ризоподиях осуществляется непрерывный ток цитоплазмы, причем в противоположных направлениях. Ризоподии, способные сокращаться и вытягиваться, служат для улавливания и частичного переваривания пищи, а также для передвижения протиста.



Рис. 46. Фораминифера *Orbitolites complanatus* с ризоподиями (<http://gallery.tranceworld.ru/showimage.php?catid=3&i=10>)

Фораминиферы характеризуются сложным жизненным циклом, в который включаются две формы размножения — бесполое и половое, сопровождающиеся чередованием гаплоидной и диплоидной фаз (рис. 47), что более типично для растительных, а не животных организмов. Разумеется, это сходство не свидетельствует о связи фораминифер с растениями, но представляет интересный пример конвергентного развития.

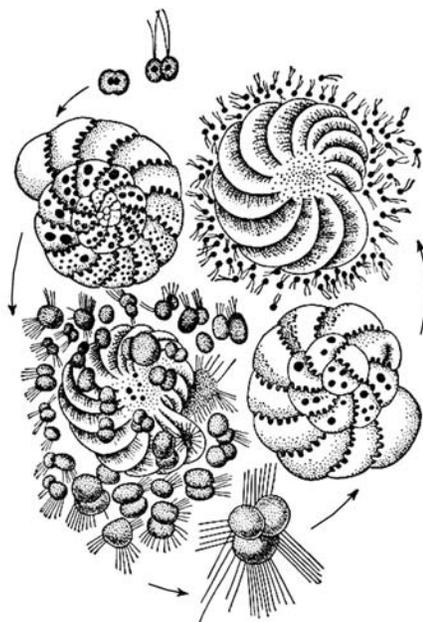


Рис. 47. Жизненный цикл фораминиферы *Elphidium crispum*: слева внизу — выход зародышей, образовавшихся в результате бесполого размножения; сверху — выход гамет и их копуляция (по: Жизнь животных, 1987)

Большинство Foraminifera живет на дне водоемов, иногда на глубинах в тысячи метров, питаясь разными мелкими организмами. Лишь немногие роды, например *Globigerina*, входят в состав планктона. Раковинки этих видов снабжены обычно длинными радиальными иглами, сильно увеличивающими поверхность и позволяющими «парить» в толще воды.

5.1.2. ПРОТИСТЫ, ОТНОСЯЩИЕСЯ К ГРУППЕ РАДИОЛЯРИИ

5.1.2.1. Тип Актиноподы, Лучевики, или Радиолярии – Actinopoda (Radiolaria)

Это сборная группа протистов, таксономический статус которой окончательно не определен; включает четыре класса, которые различаются химической природой и организацией сложного внутриклеточного скелета и степенью развития центральной капсулы: Акантарии (*Acantharea*), Полицистинеи (*Polycystinea*), Феодарии (*Phaeodarea*), Солнечники (*Heliozoa*). Первые три класса ранее объединяли в единый класс Радиолярии (*Radiolaria*). Радиолярии имеют большое значение в образовании осадочных пород земной коры. Живут только в морях, за исключением части солнечныхников.

Средние размеры лучевиков составляют от 0,1 мм до 1 мм, а форма их клеток может быть самой разнообразной (рис. 48).

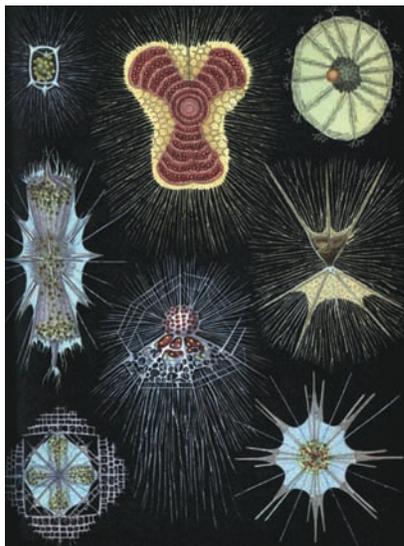


Рис. 48. Различные лучевики, зарисованные с живых объектов с их естественной окраской (<http://animalkingdom.su/books/item/f00/s00/z0000048/st012.shtml>)

Актиноподы, кроме многих представителей класса солнечныхников (*Heliozoa*), имеют хорошо развитый *минеральный скелет*, образованный кремнеземом или сульфатом стронция, что обуславливает их геометрически правильную форму тела.

Скелеты актинопод – сложные ажурные конструкции – очень красивые, гармоничные, прочные и легкие, защищают тело лучевиков и способствуют

парению в воде за счет увеличения поверхности путем образования различных выростов, например многочисленных игл (рис. 49).

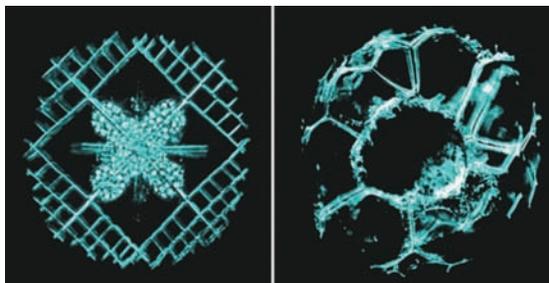


Рис. 49. Скелеты лучевиков
Lithoptera mulleri,
Spongosphaera streptacantha
(<http://biology.ru/course/content/chapter2/section2/paragraph1/theory.html>)

Наружная и внутренняя зоны цитоплазмы в клетках лучевиков разделены плотной белковой стенкой — *центральной капсулой*. Центральная капсула представляет собой мембрану, состоящую из органического вещества и окружающую центральные части цитоплазмы с ядром. Стенки центральной капсулы обычно пронизаны многочисленными мелкими порами, через которые внутрикапсулярная цитоплазма сообщается с экстракапсулярной (рис. 50). Центральную капсулу следует рассматривать как скелетное образование, защищающее внутренние части цитоплазмы и ядерный аппарат. Большинство лучевиков обладает одним крупным центрально расположенным ядром, но встречаются и многоядерные формы. В цитоплазме лучевиков присутствуют слизь и другие включения (например, капли жира), которые способствуют уменьшению веса тела и могут рассматриваться как приспособления к парению в толще воды.

Актиноподы образуют *псевдоподии* — радиальные, нитевидные, нередко переплетающиеся, анастомозирующие, а также прямые, с осевой скелетной нитью (аксоподии). Одни из них берут начало в самом глубоком слое внекапсулярной цитоплазмы. Другие же связаны с самым наружным слоем цитоплазмы. Именно эти псевдоподии образуют сложную сеть, способствующую улавливанию пищи. Прямые, не ветвящиеся аксоподии обладают осевой скелетной нитью и расположены более или менее строго радиально. Эти псевдоподии увеличивают общую поверхность тела, что также способствует парению в воде.

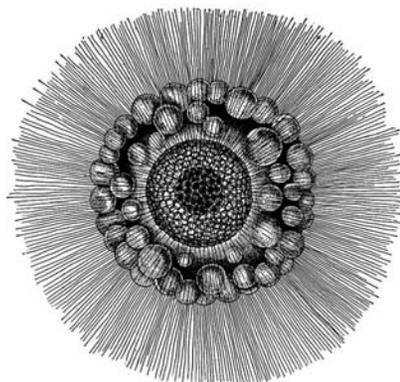


Рис. 50. Радиолярия *Thalassicola nucleata*.
В центре — темноокрашенная центральная капсула; зоны сильно вакуолизированной цитоплазмы (мелкоячеистая и крупноячеистая); тончайшие аксоподии, выдающиеся наружу радиально
(http://dic.academic.ru/dic.nsf/enc_biology/)

Среди лучевиков встречаются колониальные формы: некоторые представители способны из нескольких десятков (до сотни) клеток образовывать колонии, парящие в толще морской воды. Размеры таких колоний могут достигать 1–5 мм (например, у *Sphaerozoum*).

Многие виды размножаются бесполом путем, делясь надвое. При этом скелетные элементы либо распределяются между дочерними особями, либо у одной из дочерних особей скелет формируется заново. Ядро, расположенное в центральной капсуле, делится митотически. У некоторых видов наблюдался процесс распада первичного высокополиплоидного ядра на большое число вторичных ядер, вокруг которых обособляется участок цитоплазмы и формируются структуры, развивающиеся во взрослые особи. При половом процессе тело лучевика распадается на множество мелких двужгутиковых гамет, сливающихся затем попарно. Из зиготы развивается взрослая особь.

Лучевики, являясь обитателями морей, ведут планктонный образ жизни. Они встречаются на всех глубинах, однако можно выделить две группы видов: *эврибатные* – не приуроченные или слабо приуроченные к определенной глубине и встречающиеся в разных глубинных зонах; и *стенобатные*, или более или менее характерные для определенной глубины. Лучевики широко распространены в теплых морях.

Наиболее известными представителями данной группы являются роды *Acanthometra* (рис. 51), *Thalassicola*, *Chromyodrymus*, *Aulacantha*, *Conchidium* (рис. 52).

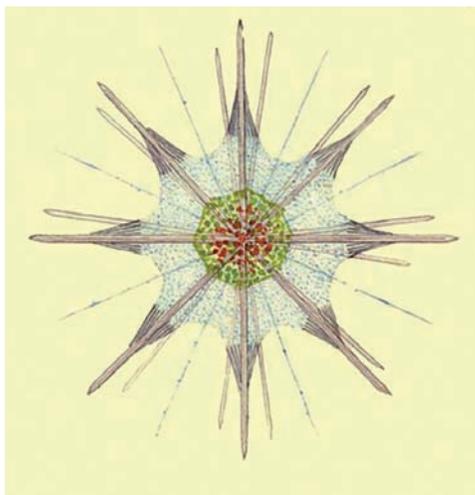


Рис. 51. *Acanthometra tetracopa*
(<http://bse.sci-lib.com/article093480.html>)

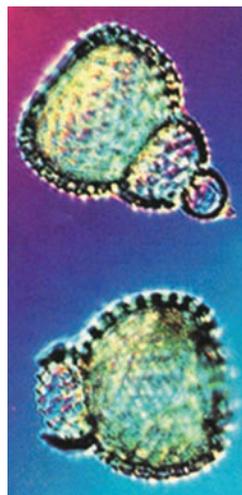


Рис. 52. *Conchidium* sp.
(<http://biology.ru/course/content/chapter2/section2/paragraph1/theory.html>)

Класс Солнечники (Heliozoa)

Класс Heliozoa включает виды, отличительной особенностью которых является отсутствие внутренней капсулы.

Небольшая группа солнечников представлена пресноводными, реже морскими организмами, разделяющимися на несколько, возможно, не родствен-

ных между собой таксонов. У солнечников формируются многочисленные радиально расположенные *лучевидные аксоподии*, несущие стрекательные органеллы, которые парализуют мелкую подвижную добычу. Средние размеры солнечников – от 0,005 до 0,05 мм, однако некоторые виды могут достигать 1 мм в диаметре, например *Actinosphaerium* spp. (рис. 53).

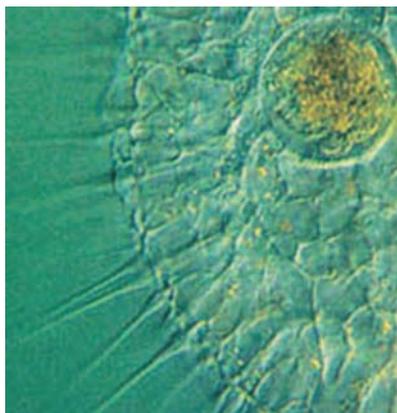


Рис. 53. *Actinosphaerium* sp.
(<http://www.ebio.ru/pro02.html>)

Цитоплазма солнечника имеет ячеистую структуру, в которой выделяются два слоя: наружный – эктоплазма и внутренний – эндоплазма. В эндоплазме одно, чаще несколько ядер. Размножение у солнечников бесполое (делением) и половое. Половой процесс известен лишь у одной группы солнечников и протекает довольно сложно в пределах одной клетки без образования гамет (автогамия).

Типичным представителем данной группы является пресноводный вид *Actinosphaerium eichhorni*. В эктоплазме присутствуют крупные сократительные вакуоли, в эндоплазме – многочисленные пищеварительные вакуоли (рис. 54).

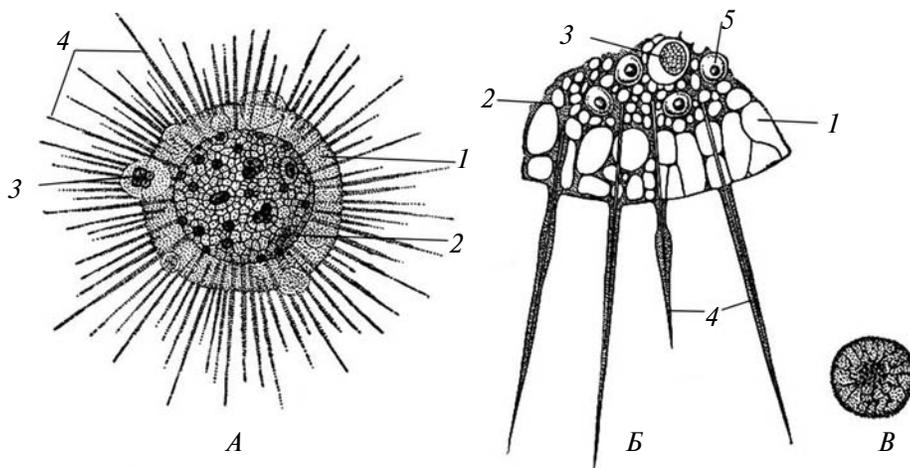


Рис. 54. Солнечник *Actinosphaerium eichhorni*:
 А – общий вид; Б – участок тела при большом увеличении;
 Б' – строение ядра при большом увеличении:
 1 – эктоплазма; 2 – эндоплазма; 3 – пищеварительная вакуоль;
 4 – аксоподии; 5 – ядро (по: Жизнь животных, 1987)

Солнечники могут вести себя в водоеме по-разному. Часто они парят в придонном слое толщи воды. Они могут также передвигаться по субстрату, медленно изгибая при этом аксоподии.

Большинство видов лишено минерального скелета. Однако некоторые морские и пресноводные солнечники образуют решетчатый сферический наружный скелет из кремнезема. Примером может служить пресноводная *Clathrulina elegans* (рис. 55). Это небольшой солнечник с типичными радиальными аксоподиями, тело которого окружено тонким скелетом в форме ажурного шарика. При помощи тонкой ножки организм способен прикрепляться к субстрату. В эндоплазме имеется одно ядро. При размножении *Clathrulina* протоплазма делится внутри скелета на две дочерние особи, которые выходят наружу через отверстие в скелете, а затем образуют свой новый скелет и стебелек.

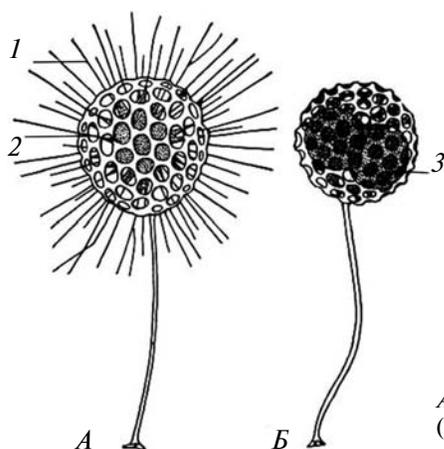


Рис. 55. Солнечник *Clathrulina elegans*:
1 – аксоподии; 2 – скелет; 3 – дочерние особи
внутри скелета материнской особи;
А – вегетативная особь; Б – размножающаяся особь
(<http://animalkingdom.su/books/item/f00/s00/z0000048/pic/000043.jpg&imgrefurl>)

Помимо указанных представителей к группе солнечников относятся мелкие одноклеточные виды *Actinophrys*, многоклеточные морские роды *Camptonema*, *Pompholyxophrys* (рис. 56) и др.

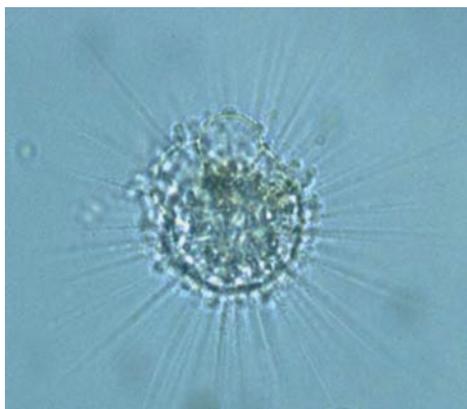


Рис. 56. Солнечник *Pompholyxophrys*
(<http://biology.ru/course/content/chapter2/section2/paragraph1/theory.html>)

5.1.3. ПРОТИСТЫ СО ЖГУТИКОВЫМ ТИПОМ ОРГАНИЗАЦИИ

5.1.3.1. Тип Кинетопластыды (Kinetoplastida)

К данному типу относятся жгутиконосцы, характеризующиеся наличием особого, связанного со жгутиком органоида – *кинетопласта* (единственной крупной сложноорганизованной митохондрии, распространяющейся на всю длину клетки в виде разветвленной сети и образующей в районе основания жгутика обширную область, богатую ДНК). Размножаются эти протисты простым делением надвое. Половой процесс для них не характерен.

Жгутик чаще всего один, реже – два. Проходя вдоль тела жгутиконосца, жгутик сростается с его поверхностью, образуя при этом *ундулирующую мембрану*.

К типу кинетопластид, объединяющему около 1000 видов, относятся свободноживущие формы (виды рода *Bodo*, обитающие в лужах и прудах и ведущие хищный образ жизни) (рис. 57) и приспособившиеся к паразитированию на животных и растениях.

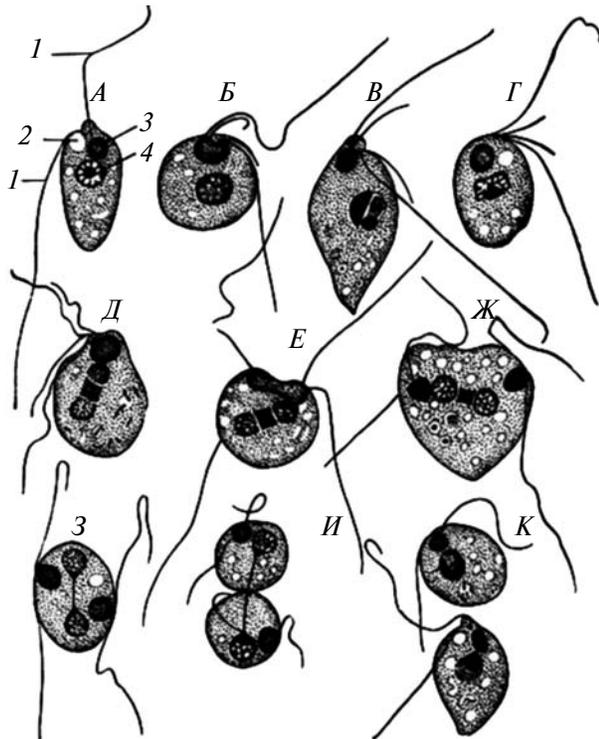


Рис. 57. *Bodo edax*.

А – неделяющаяся особь:

1 – жгутики; 2 – сократительная вакуоля; 3 – кинетопласт; 4 – ядро,

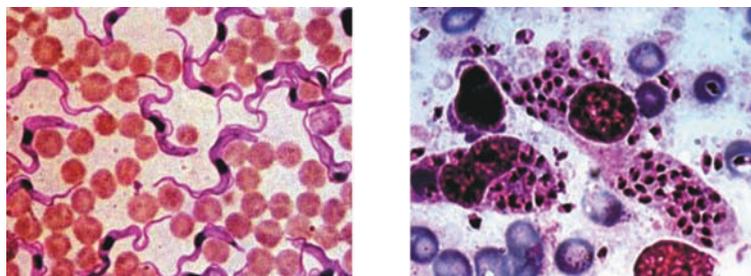
Б–К – последовательные стадии деления

(по: Жизнь животных, 1987)

Класс Трипаносоматиды

Класс Трипаносоматиды представлен исключительно паразитическими формами. Представители класса имеют один жгутик, направленный вперед, часто соединенный с телом ундулирующей мембраной.

К данной группе принадлежит ряд возбудителей опасных болезней человека и животных, среди которых наиболее известными и изученными являются *Trypanosoma* spp., *Leishmania* spp. (рис. 58).



А

Б

Рис. 58. А – возбудитель сонной болезни трипаносома гамбийская (*Trypanosoma brucei gambiense*); Б – возбудитель лейшманиоза лейшмания (*Leishmania tropica*) (<http://biology.ru/course/content/chapter2/section2/paragraph1/theory.html>)

К роду *Trypanosoma* относятся паразиты крови. Среда их обитания – плазма крови. У человека паразитируют *Trypanosoma brucei gambiense*, *T. brucei rhodesiense*, возбудители тяжелого заболевания – африканского трипаносомоза, или сонной болезни, широко распространенного в Африке (гамбийская и родезийская формы). Это относительно небольшие жгутиконосцы длиной 20–40 мкм с лентовидным сплюснутым телом, заостренным на обоих концах (рис. 59). От переднего конца вперед выдается короткий жгутик, который продолжается вдоль почти всего тела и соединяется с его краем тонкой протоплазматической перепонкой, образуя *ундулирующую мембрану*. Немного не доходя до заднего конца тела, базальная часть жгутика входит внутрь цитоплазмы. У его основания расположены *базальное тельце* и *кинетоласт*. Ядро одно, несколько сдвинуто относительно центральной части тела. Размножение обычно осуществляется продольным делением.

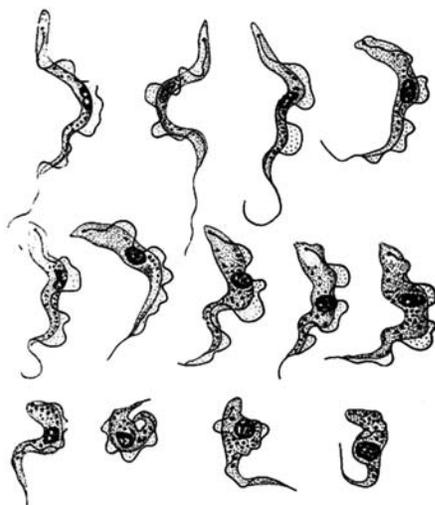


Рис. 59. Различные формы жгутиконосца *Trypanosoma brucei gambiense* – возбудителя сонной болезни человека (http://dic.academic.ru/dic.nsf/enc_biology/)

Переносчиком трипаномы является кровососущая муха цеце. На ранних стадиях заболевания трипаносома живет в плазме крови хозяина, а на поздних проникает в спинномозговую жидкость. Муха вместе с кровью больного поглощает трипаносом, которые активно размножаются в ее кишечнике и проникают в хоботок. Здоровому человеку передаются при укусе.

У человека также могут паразитировать представители вида *T. cruzi* – возбудители болезни Чагаса, распространенной в Центральной и Южной Америке (переносчик – хищный клоп). Эти трипаномы имеют более мелкие размеры – 15–20 мкм. В организм человека они попадают с экскрементами клопа во время кровососания. Причем однажды инвазированный клоп сохраняет трипаномы в течение всей своей жизни.

Трипаномы паразитируют также на самых разнообразных позвоночных животных (рыбах, амфибиях, пресмыкающихся, птицах и млекопитающих), вызывая ряд серьезных заболеваний (*T. brucei brucei* – возбудитель «наганы» скота, переносчик – муха цеце; *T. evansi* – возбудитель «сурры» верблюдов, слонов, собак, переносчики – слепни; *T. equiperdum* – возбудитель «случной болезни» лошадей, передающейся без переносчика).

У человека также паразитируют родственные трипаносомам представители рода *Leishmania* (переносчик – комар): *L. donovani* – возбудитель висцерального лейшманиоза «кала-азар» (рис. 60), *L. tropica* – возбудитель кожного лейшманиоза – восточной, или пендинской, язвы (рис. 61). Данные жгутиконосцы являются внутриклеточными паразитами с мелкими овальными или округлыми клетками и неразвитой свободной частью жгутика (однако если их выделить в культуру в условиях *in vitro*, жгутики развиваются, что способствует активному передвижению паразита вне организма хозяина). В клетках содержатся ядро и кинетопласт. Попадая в кишечник комара, лейшмании восстанавливают жгутики и размножаются продольным делением, перемещаясь в передний отдел. Заражение здорового человека происходит при укусе комара.

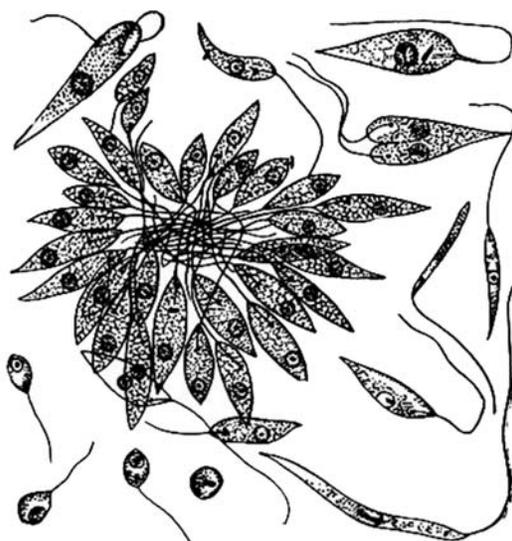


Рис. 60. Возбудитель висцерального лейшманиоза «кала-азар» *Leishmania donovani* в культуре (по В. А. Догелю, 1981)

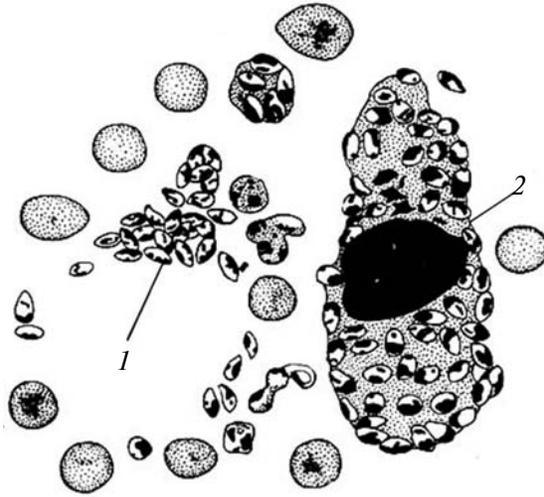


Рис. 61. Возбудитель кожного лейшманиоза (пендинской язвы) *Leishmania tropica*:
1 – группа паразитов, выпавшая из клеток хозяина;
2 – клетка с многочисленными паразитами
(http://dic.academic.ru/dic.nsf/enc_biology/)

Некоторые жгутиконосцы приспособились к паразитированию в растительных тканях. Хозяевами их являются растения с млечным соком (виды семейств молочайных, сложноцветных, маковых, ластовниковых и др.). Эти паразиты относятся к роду *Leptomonas* (рис. 62) и живут в сосудах с млечным соком, в межклетниках, в вакуолях. Виды данного рода имеют одно ядро, кинетопласт и один жгутик. Массовое развитие паразитов в конечном итоге приводит к гибели растения.

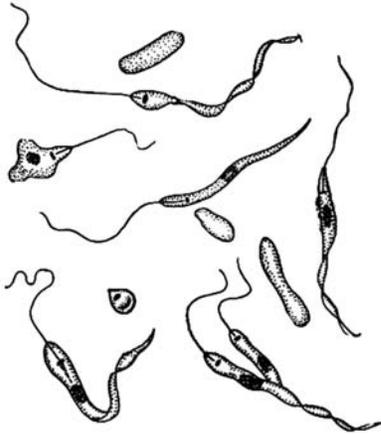


Рис. 62. Жгутиконосец *Leptomonas davidi* из млечного сока молочая (по: Жизнь животных, 1987)

5.1.3.2. Тип Полимастиготы (Polymastigota)

Данный тип представлен преимущественно паразитическими формами, снабженными двумя и более жгутиками. Система жгутиковых корешков (**ри-зопластов**) связана с **кинетосомой** и образует с оболочкой ядра сложный комплекс органелл. Полимастиготы формируют ундулирующую мембрану и опорный эластичный тяж – **аксостиль**, являющийся их внутренним скелетом.

Тип Polymastigota объединяет три класса, насчитывающие более 400 видов.

Класс Diplomonadea

Класс Diplomonadea представлен паразитическими, реже свободноживущими гетеротрофными жгутиконосцами. Существует около 70 видов.

Дипломонады – организмы, в клетках которых редуцированы такие важные органеллы, как митохондрии и комплекс Гольджи, вследствие чего они считаются одними из самых низкоорганизованных эукариотических микроорганизмов. Большинство видов – паразиты пищеварительного тракта разных животных. Обычно они формируют восемь жгутиков, один из которых обращен назад и втянут в особую ложбинку – «клеточный рот», через который паразиты потребляют питательные вещества.

К наиболее известным дипломонадам относятся лямблии рода *Giardia* (*Lambliа*), насчитывающие около 40 видов, – широко распространенные паразиты желудочно-кишечного тракта млекопитающих, в том числе и человека (рис. 63). Лямблии имеют строго двусторонне симметричное сплющенное тело грушевидной формы, заостряющееся к заднему концу. С плоской стороны располагается присасывательный диск, с помощью которого они плотно прикрепляются к эпителиальным клеткам кишечника, вмешиваясь в процесс мембранного пищеварения и нарушая его. Размножение происходит путем продольного деления. Размер клетки в среднем составляет 7–8 × 12–15 мкм. Она содержит два ядра, эндоплазматический ретикулум и четыре пары жгутиков. По средней линии тела лямблии проходят две аксонемы, которые делят клетку на две симметричные части. В каждой из них имеется по одному ядру. Цитоплазма прозрачна.

Кишечные лямблии *Giardia intestinalis* (син. *Giardia lamblia*, *Lambliа intestinalis*) – единственный вид протистов, обитающих в просвете тонкой кишки человека, в основном в проксимальной части, возбудитель лямблиоза, или лямблиозной диареи (рис. 64).

В цикле развития кишечной лямблии различают вегетативную (трофическую) и цистную (расселительную) стадии. *Вегетативная стадия* имеет характерную симметричную грушевидную форму, активно подвижна. К слизистой оболочке лямблия прикрепляется передней частью тела, а задний конец свободный. На одном месте лямблии остаются фиксированными непродолжи-

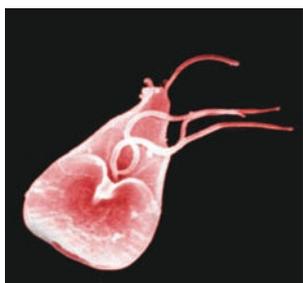


Рис. 63. *Giardia* sp.
(<http://www.flickr.com/photos/ajc1/1452905023>)



Рис. 64. Лямблия *Giardia intestinalis*
(<http://biology.ru/course/content/chapter2/section2/paragraph1/theory.html>)

тельное время. Они часто открепляются от стенок кишечника и снова присоединяются к ним, но уже в другом месте, или переходят в свободное состояние. Попадая в задний отдел кишечника, эти паразитические протисты втягивают жгутики и покрываются толстой оболочкой, превращаясь в цисту. Цисты лямблий овальные, их размер в среднем составляет 8×12 мкм. В цитоплазме цист находятся два или четыре ядра и свернутый жгутиковый аппарат. В *цистной (расселительной) стадии* паразиты с фекалиями выделяются во внешнюю среду, что способствует их распространению. Заражение цистами происходит при употреблении сырой воды и загрязненных продуктов питания (рис. 65).

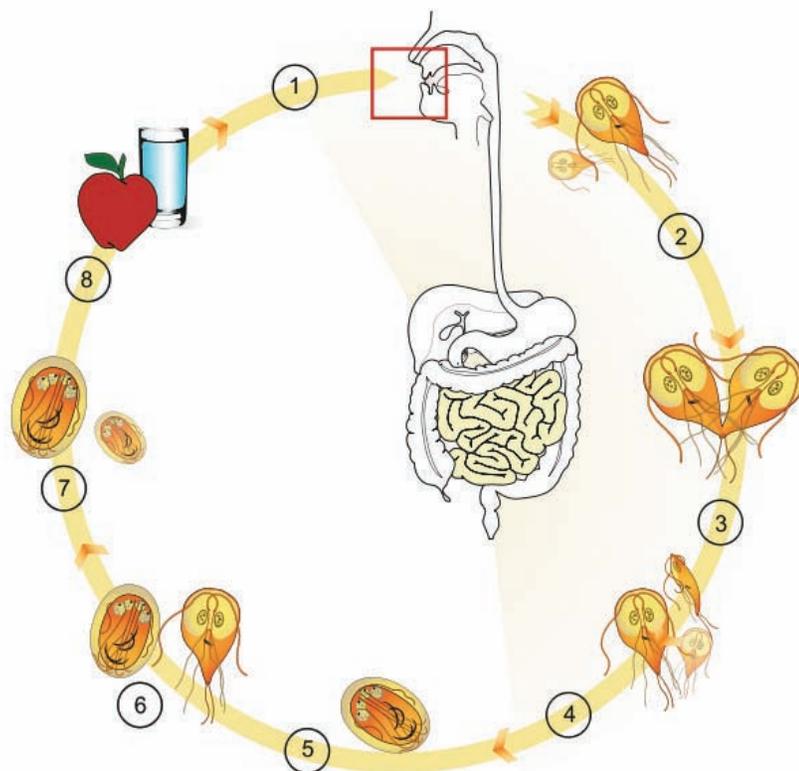


Рис. 65. Цикл развития *Giardia intestinalis*:

- 1 – цисты лямблий попадают в организм хозяина; 2 – в двенадцатиперстной кишке из каждой цисты образуются две вегетативные формы; 3 – размножение лямблий; 4 – при прохождении через толстую кишку происходит превращение в цисты; 5, 6 – цисты лямблий выходят из организма хозяина с фекалиями; 7 – цисты вне организма хозяина; 8 – заражение цистами воды и продуктов (<http://www.gastroscan.ru/handbook/117/412>)

Класс Parabasalea

Класс жгутиконосцев *Parabasalea* включает около 300 видов комменсалов и эндопаразитов, клетки которых содержат несколько ядер, *аксостиль* и *па-*

рабазальный комплекс, имеющий комплекс Гольджи и **парабазальные филаменты**. Как правило, жгутиконосцы отличаются крупными размерами – до 1 мм в длину. Представители более примитивного отряда – **трихомонад** (*Trichomonadida*) – имеют четыре жгутика, а у более высокоорганизованных **гипермастигид** (*Hypermastigida*) их количество может достигать нескольких тысяч. Большинство представителей класса парабазалий – симбионты кишечника древесиноядных термитов и тараканов, питающиеся поступающей в кишечник хозяев пищей и обитающими здесь бактериями. Однако в пределах класса есть группа форм, паразитирующих в кишечнике и мочеполовом тракте млекопитающих и птиц, вызывающих заболевания соответствующих систем органов – трихомонозы.



Рис. 66. *Trichomonas vaginalis*
(<http://www.lechebnye-travy.ru/trihomonoz.php>)

Среди паразитических парабазалий широко известен род ***Trichomonas***. Размножаются трихомонады продольным делением. В мочеполовых путях человека паразитирует *T. vaginalis* – возбудитель трудноизлечимого венерического заболевания (рис. 66).

В кишечнике позвоночных животных и человека может встречаться вид трихомонад ***Pentatrichomonas hominis*** (рис. 67), который является комменсалом и в некоторых случаях при массовом размножении способен вызывать диарею.

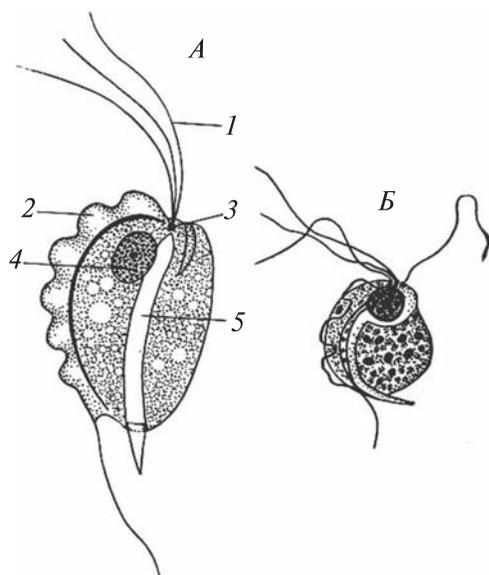


Рис. 67. Парабазальный жгутиконосец *Pentatrichomonas hominis*:
А – схема строения: 1 – жгутики; 2 – ундулирующая мембрана;
3 – базальные зерна жгутиков; 4 – ядро; 5 – аксостиль; Б – общий вид
(по: Жизнь животных, 1987)

5.1.3.3. Тип Опалинаты (Opalinata)

Класс Opalinatea

Класс опалинат включает около 400 видов крупных – до 1 мм в длину – протистов, обитающих в качестве эндокомменсалов в кишечнике земноводных, рыб, реже рептилий.

В заднем отделе кишечника лягушки в большом количестве встречаются представители рода *Opalina* (типичный представитель – *Opalina ranarum*), имеющие плоское листовидное тело, косо срезанное спереди и закругленное сзади. Клетки опалин содержат множество (реже два) идентичных ядер без ядерного дуализма, а снаружи покрыты многочисленными короткими, расположенными рядами жгутиками (рис. 68). Плоскость деления проходит продольно между их рядами.



Рис. 68. *Opalina ranarum*

(<http://www.visualphotos.com/image/1x8802534/opalina>)

Опалины лишены органелл питания, питательные вещества они поглощают всей поверхностью тела. У них нет также и выделительных органелл.

Цикл развития опалин строго соответствует жизненному циклу хозяев. В течение года для обитающих в кишечнике лягушки паразитов (трофические формы) характерно бесполое размножение, осуществляемое путем деления надвое. При этом многочисленные ядра распределяются между дочерними клетками, их исходное количество восстанавливается в результате митотических делений. Половой процесс у опалин происходит раз в году, весной, и совпадает со временем спаривания лягушек (вероятно, под влиянием изменяющегося гормонального фона амфибии). В этот период опалины многократно ускоренно размножаются путем чередующихся продольных и поперечных делений. В результате образуются мелкие особи с небольшим числом ядер (от 3 до 12) и несколькими рядами жгутиков, которые покрываются толстой оболочкой и превращаются в цисты (расселительные формы). Мелкие цисты выносятся в воду и заглатываются головастиками, в кишечнике которых оболочки цист растворяются. Вышедшие из цист опалины путем ряда делений, включая редукционное, дают нача-

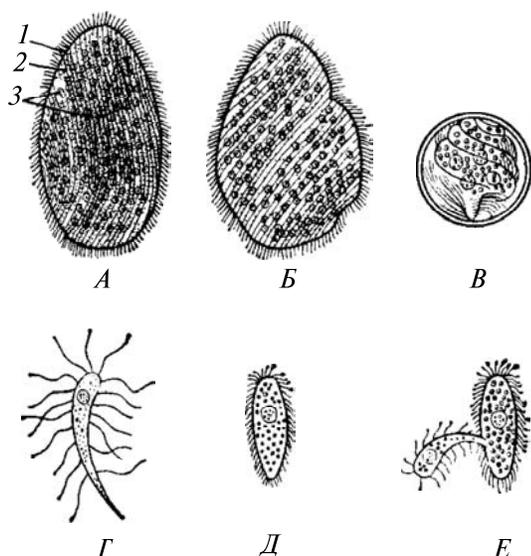


Рис. 69. Опалина *Opalina ranatum*:

A – взрослая особь: 1 – эктоплазма; 2 – эндоплазма; 3 – ядра;

B – деление; *B* – циста; *Г* – микрогамета;

Д – макрогамета; *Е* – копуляция

(http://dic.academic.ru/dic.nsf/dic_biology/)

ло одноядерным гаплоидным тонким микро- и более крупным макрогаметами. Микро- и макрогаметы попарно копулируют с образованием диплоидной зиготы, которая инцистируется и снова выделяется в воду (рис. 69). После повторного заглатывания цист головастиком и прохождения через его желудочно-кишечный тракт может либо еще раз сформироваться новое поколение гамет, либо развивается крупная многоядерная трофическая форма опалины, которая будет обитать в кишечнике лягушки, пока та не созреет до размножения.

5.1.3.4. Тип Переднекомплексные (Apicomplexa). Подтип Споровики (Sporozoa)

Тип Переднекомплексные, или Апикомплексы, объединяет около 4800 видов, которые ведут исключительно паразитический образ жизни, являясь преимущественно внутриклеточными паразитами беспозвоночных и позвоночных животных. У многих апикомплексов жизненный цикл протекает со сменой хозяев.

Формы, выполняющие функцию проникновения в клетки хозяина, – **зоиты**. Зоит представляет собой узкую клетку с крупным ядром, покрытую пелликулой. Наружная мембрана непрерывна, две внутренние прерываются в области **микрпоры**, обеспечивающей питание паразита, а также в передней и задней части клетки. Важнейшей отличительной особенностью данных организмов, нашедшей отражение в названии типа, является наличие на перед-

нем (вершинном) полюсе зоита **апикального комплекса**, состоящего из коноида, роптрий и микронем и способствующего проникновению паразита в клетку хозяина. **Коноид** — это коническая структура, образованная спирально свернутыми микротрубочками и выполняющая опорную функцию при механическом преодолении покровов клетки. **Роптрии** — бутылковидные органеллы, заполненные ферментами, растворяющими мембраны клетки и облегчающими внедрение зоита внутрь. **Микронемы** также имеют ферменты, дополняющие содержимое роптрий (рис. 70).

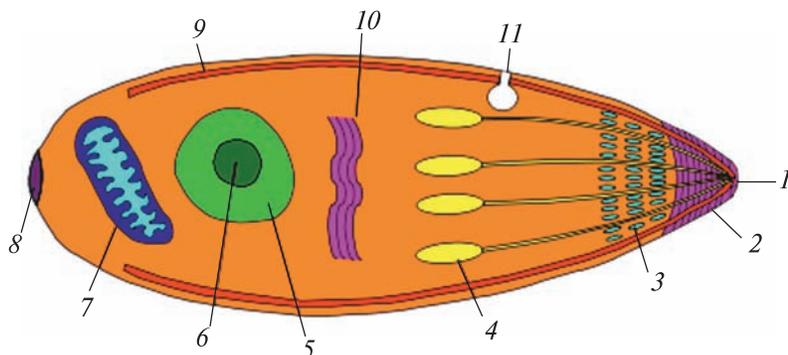


Рис. 70. Структура зоита:

1 — полярное кольцо; 2 — коноид; 3 — микронемы; 4 — роптрии; 5 — клеточное ядро;
6 — ядрышко; 7 — митохондрия; 8 — заднее кольцо; 9 — альвеолы;

10 — комплекс Гольджи; 11 — микропора

(http://commons.wikimedia.org/w/index.php?title=File:Apicomplexa_structure.svg&page=1&uselang=ru)

Споровики — группа протистов со сложным жизненным циклом, в котором чередуются бесполое размножение (множественное деление — шизогония), половой процесс и спорогония. Для цикла развития апикомплексов характерно наличие расселительных или инфекционных стадий — **спорозоитов**. Задача спорозоитов с их специализированным апикальным комплексом — проникнуть в организм хозяина. Спорозоиты, внедряясь в клетки, превращаются в **шизонты**. Эта стадия претерпевает множественное деление (шизогония), в результате чего возникает следующая, сходная по строению, стадия жизненного цикла вида — **мерозоиты**. Мерозоиты в свою очередь внедряются в клетки и проходят шизогонию. Этот цикл повторяется несколько раз. После очередного деления происходит переход от бесполого размножения к образованию гамет (может сопровождаться сменой хозяев) и мерозоиты, внедрившиеся в клетки, дают начало **гамонтам**. Эта стадия представлена **макрогамонтами** и **микрогамонтами**, предшественниками соответственно **макрогамет** и **микрогамет** (имеют меньшие размеры и снабжены жгутиками). Половой процесс протекает по типу гетерогамии или оогамии. Образованная после копуляции гамет диплоидная зигота обычно покрывается защитной оболочкой — возникает **ооциста (спороциста)**, приспособленная для переноса от одного хозяина к другому через внешнюю среду (у гемоспоридий, не находящихся продол-

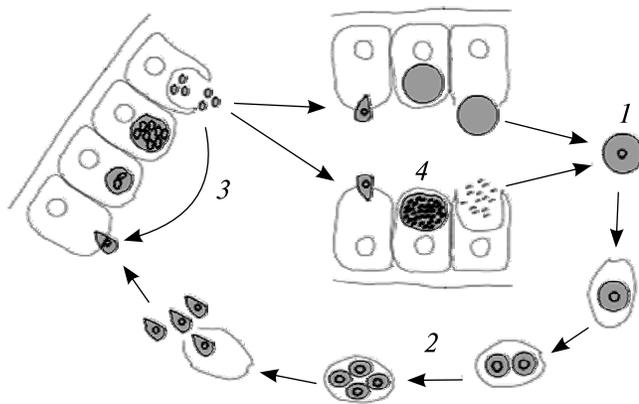


Рис. 71. Жизненный цикл спорозика:

1 – зигота; 2 – спорогония; 3 – шизогония; 4 – гаметоциты
http://commons.wikimedia.org/w/index.php?title=File:Apicomplexa_life_cycle

жительное время вне организма хозяина, плотные оболочки не образуются). В ооците происходит множественное деление, на одном из этапов которого хромосомный набор редуцируется (спорогония), в результате чего образуются новые спорозоицы, служащие для распространения вида. Образование спорозоиц завершает жизненный цикл спорозоидов, в котором все стадии, кроме зиготы, гаплоидны (рис. 71).

Класс Gregarinomorpha

Класс Грегарины объединяет около 1 тыс. видов, являющихся исключительно паразитами беспозвоночных животных – преимущественно членистоногих, обитающих в кишечнике или половых железах.

Трофические стадии грегарины имеют удлиненное тело достаточно крупных размеров (до нескольких миллиметров) (рис. 72).

У многих видов в пределах тела можно различить несколько отделов, разделенных складками пелликулы: *дейтомерит*, наиболее крупный задний отдел, содержащий ядро, средний отдел – *протомерит* и расположенный на самом переднем конце *эпимерит*, служащий для прикрепления грегарины к стенкам внутренних органов (рис. 73). У других представителей строгого деления тела на отделы не наблюдается (род *Monocystis*), их клетки имеют вытянутую форму.

Эпимериты разных видов грегарины часто бывают снабжены специальными выростами, облегчающими закрепление в эпителии соответствующей полости тела хозяина (рис. 74). По достижении предельных размеров, когда у грегарины наступают процессы полового размножения, эпимерит обычно отбрасывается.



Рис. 72. Трофозоит грегарины *Lankesteria cystodytae*
<http://ru.wikipedia.org/wiki>

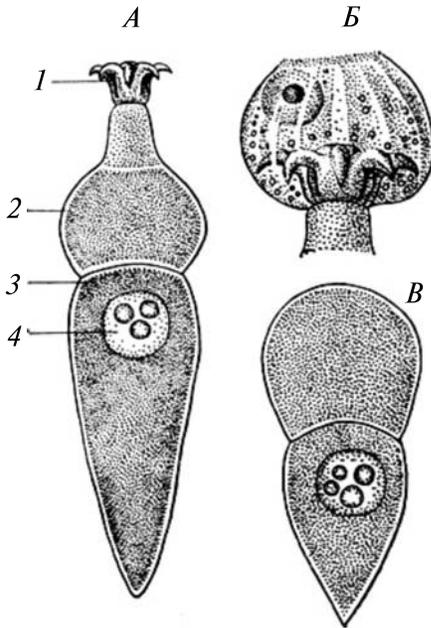


Рис. 73. Грегарина *Corycella armata*:
 А – взрослая грегарина:
 1 – эпимерит; 2 – протомерит;
 3 – дейтомерит; 4 – ядро;
 Б – эпимерит грегарины, внедрившийся
 в эпителиальную клетку кишечника;
 В – грегарина, сбросившая эпимерит
 (по: Жизнь животных, 1987)

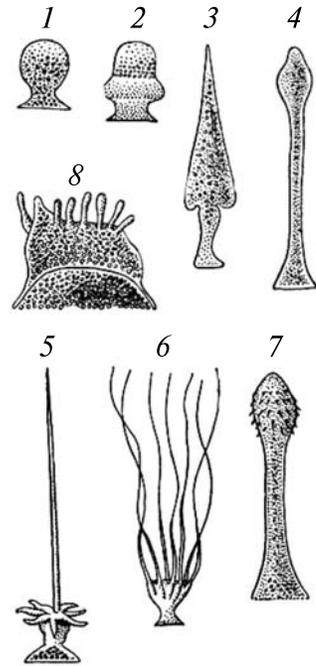


Рис. 74. Эпимериты различных
 видов грегарин:
 1 – *Gregarina longa*; 2 – *Sycia inipitata*;
 3 – *Pileocephalus heeri*; 4 – *Stylocephalus
 longicollis*; 5 – *Beloides firmus*; 6 – *Cometoides
 crinitus*; 7 – *Geniorhynchus monnieri*;
 8 – *Echinomera hispida*
 (http://dic.academic.ru/dic.nsf/dic_biology/)

У настоящих грегарин отсутствует бесполое размножение, они размножаются только половым путем.

Жизненный цикл грегарин прост и отличается попарным соединением трофических особей, достигших предельного размера и утративших эпимериты, задолго до начала полового процесса. В итоге создается *сизигий* из двух соединенных, но не слившихся клеток. Вокруг сизигия выделяется общая плотная оболочка – *циста*. Ядро каждой особи многократно делится, образуя попарно копулирующие гаметы. У некоторых видов грегарин гаметы, формируемые обеими соединившимися в сизигий особями, по размерам и строению неотличимы друг от друга (изогаметия). У других видов они различны – округлые и неподвижные и удлинённые, снабженные жгутиковидным выростом. После слияния гамет каждая из образовавшихся диплоидных зигот окружается плотной оболочкой, образуя *ооцисту* веретеновидной или бочковидной формы. Оболочка цисты в этот период цикла развития еще не разрушается. На этой стадии, а иногда несколько позже, цисты с ооцистами выводятся из кишечника наружу. Последним этапом цикла развития грегарины является про-

цесс спорогонии. Внутри ооцисты ядро трижды делится и образуется восемь очень маленьких *спорозоитов* червеобразной формы. На этой стадии ооцисты способны к заражению новых особей хозяина. Под действием кишечного сока оболочка цисты лопается, спорозоиты выходят в просвет кишечника, растут и постепенно приобретают облик зрелой грегарины (рис. 75). Как правило, грегарины – слабопатогенные паразиты: существуя за счет своего хозяина, не наносят ему значительного вреда.

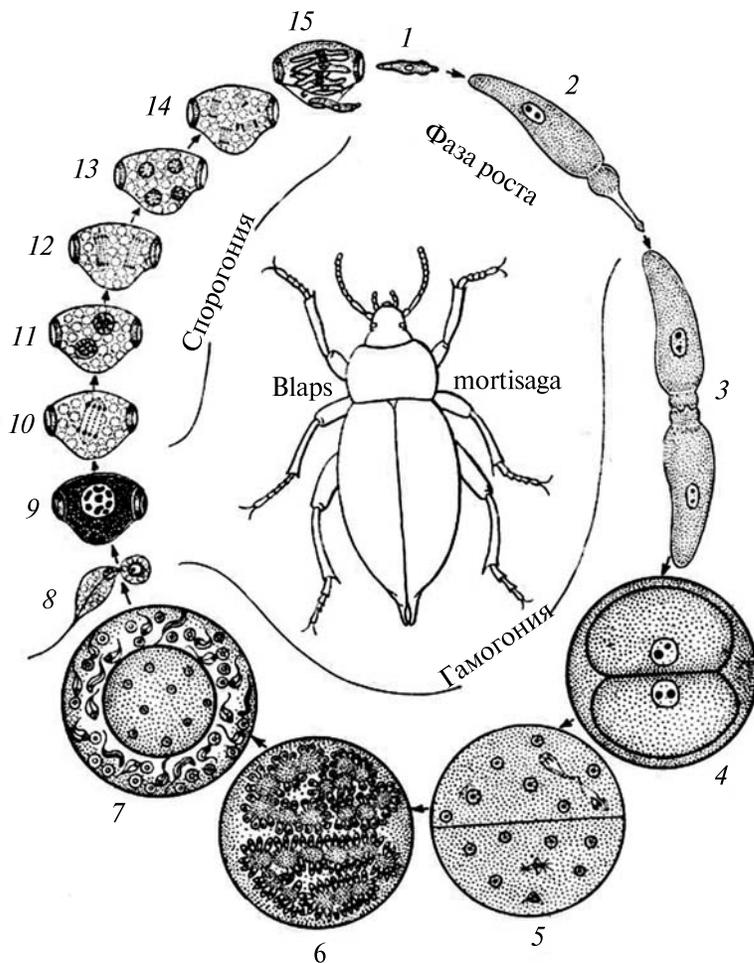


Рис. 75. Цикл развития грегарины *Stylocephalus longicollis*:
 1–4 – в кишечнике жука: 1 – спорозоит; 2 – гамонт;
 3 – соединение двух особей, образование сизигия;
 4 – циста с двумя округлившимися гамонтами;
 5–15 – во внешней среде: 5, 6 – деление ядер гамонтов, ведущее к образованию половых клеток (гамет); 7 – сформированные гаметы;
 8 – копуляция гамет; 9 – зигота, образовавшая оболочку (ооциста);
 10–14 – развитие спорозоитов в ооцисте (спорогония);
 15 – спорозоиты, выходящие из ооцисты
 (http://dic.academic.ru/dic.nsf/dic_biology/)

Класс Coccidiomorpha

Класс Кокцидиообразные включает около 2400 видов споровиков, объединенных в четыре отряда. Протисты этой группы паразитируют главным образом на позвоночных, часто — со сменой хозяев. Образование гамет, половой процесс и формирование ооцист (рис. 76) может происходить у них в одном хозяине (основном, реже — единственном), а бесполое размножение — в другом (промежуточном). За редким исключением кокцидии — внутриклеточные паразиты, встречающиеся в тканях различных органов (преимущественно в кишечнике). Для них характерна резкая дифференцировка гамет на мелкие трехжгутиковые мужские и крупные безжгутиковые женские. При их образовании множественное деление проходит только «мужская» особь (предполовая клетка) споровика, тогда как клетка «женской» особи просто превращается в единственную крупную макрогамету.



Рис. 76. Ооцисты кокцидий
(<http://ru.wikipedia.org/wiki/Coccidiasina>)

Отряд Eimeriina

Отряд объединяет свыше 1000 видов, наиболее известные из которых относятся к родам *Eimeria* и *Toxoplasma*.

Eimeria — однохозяинные кокцидии, паразитирующие на многих позвоночных животных (кроликах, крупном рогатом скоте, домашней птице), вызывая у них тяжелые заболевания — кокцидиозы.

Eimeria magna — один из наиболее широко распространенных видов, вызывающий кокцидиоз кроликов. В его жизненном цикле имеется два основных этапа. Первый этап — эндогенная часть цикла — протекает в кишечнике кролика. Второй этап проходит вне тела хозяина, во внешней среде — экзогенная часть цикла.

Первой стадией эндогенной части цикла являются *спорозоиты*, выходящие из проглоченной кроликом вместе с загрязненным кормом *ооцисты* (рис. 77). Они активно внедряются в клетки эпителия кишечника, где округляются и активно растут. На этой стадии развития паразит является *шизонтом*. По мере роста начинается деление ядра, шизонт становится многоядерным (от 8 до 60). Растущий шизонт разрушает эпителиальную клетку и постепенно перемещается в субэпителиальный слой соединительной ткани. Развитие шизонта завершается шизогонией — шизонт распадается на одноядерные мелкие клетки веретеновидной формы — *мерозоиты*. Мерозоиты вновь внедряются в эпителиальные клетки кишечника и дают начало второму поколению шизонтов.

Часть мерозоитов второго поколения дает начало третьему поколению шизонтов. Образующиеся в результате мерозоиты так же, как и часть мерозоитов второго поколения, не образуют шизонтов. Внедряясь в эпителиальные клетки, они дают начало гаметам (половым клеткам). Подвижные микрогаметы копулируют с макрогаметами, образуя зиготу, покрытую двумя оболочками (ооциста) и попадающую в просвет кишечника. На этом заканчивается эндогенная часть цикла, так как в кишечнике в отсутствие кислорода ооцисты эймерий кролика дальше развиваться не могут.

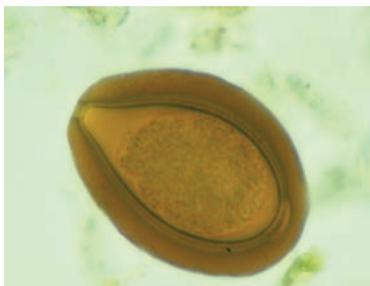


Рис. 77. Ооциста *Eimeria* sp.
(<http://www.occc.edu/biologylabs/Documents/Zoo/Eimeria.htm>)

Экзогенная часть цикла сводится к процессу *спорогонии* и происходит вне тела хозяина. Из кишечника наружу ооцисты выходят вместе с фекальными массами. В ооцисте происходит спорогония, приводящая к образованию четырех червеобразных одноядерных спорозоитов. Зрелая, способная к заражению ооциста очень долго сохраняет жизнеспособность, затем попадает в кишечник кролика, и цикл начинается заново (рис. 78).

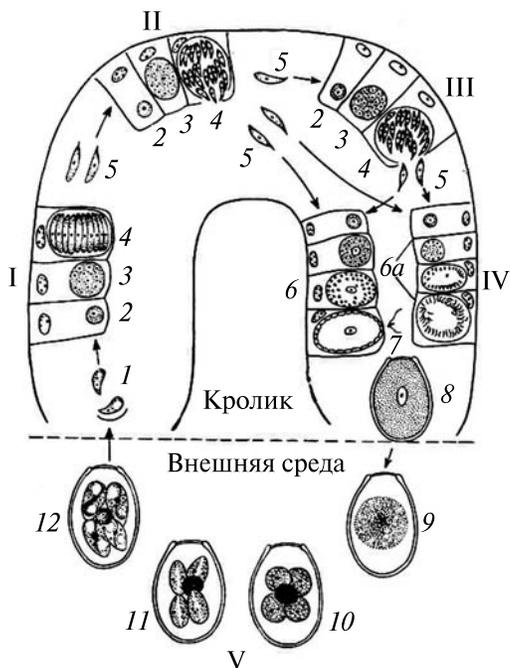


Рис. 78. Цикл развития кокцидий *Eimeria magna*:

- I – первое поколение шизонтов;
 - II – второе поколение шизонтов;
 - III – третье поколение шизонтов;
 - IV – гаметогония; V – спорогония.
 - 1 – спорозоиты; 2 – молодой шизонт;
 - 3 – растущий шизонт с многими ядрами;
 - 4 – шизонт, распавшийся на мерозоиты;
 - 5 – мерозоиты; 6 – развитие макрогаметы;
 - 6a – развитие микрогамет; 7 – микрогамета;
 - 8 – ооциста; 9 – ооциста, вышедшая из кишечника кролика; 10 – ооциста с четырьмя споробластами и остаточным телом; 11 – развитие спор; 12 – ооциста с четырьмя зрелыми спорами (в каждой споре по два спорозоита)
- (по: Жизнь животных, 1987)

Ряд видов кокцидий рода *Eimeria* (*Eimeria tenella*, *E. praecox* и др.) поражает кур (преимущественно цыплят), а *Eimeria zurni*, *E. smithi*, *Isospora aksaica* – крупный рогатый скот.

Жизненный цикл другого представителя отряда – *токсоплазмы* (*Toxoplasma gondii*) – возбудителя *токсоплазмоза* (рис. 79) – также может проходить в одном хозяине – хищном животном (кошке). В его организме спорозоиты токсоплазмы внедряются в клетки разных тканей, где образуют большие цистобразные скопления. Выходящие через кишечник во внешнюю среду ооцисты могут стать причиной заражения не только «предполагаемого» промежуточного хозяина – мыши, но и любого теплокровного животного, в том числе другой кошки или человека.

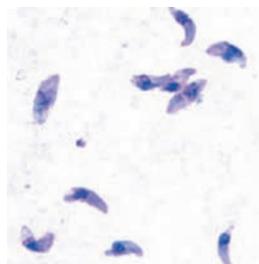


Рис. 79. Токсоплазмы *Toxoplasma gondii*
(http://en.wikipedia.org/wiki/Toxoplasma_gondii?uselang=ru)

Отряд Haemosporina

Отряд насчитывает свыше 100 видов, среди которых наиболее известны представители рода *Plasmodium* – высокоспециализированные споровики – паразиты кровяного русла, жизненный цикл которых проходит с обязательной сменой промежуточного (позвоночное животное) и основного (кровососущее двукрылое насекомое) хозяина. Передача паразита при этом происходит при укусе, и пребывание каких-либо его стадий во внешней среде исключено.

Кровяные споровики, или гемоспоридии, являются внутриклеточными паразитами, место их локализации – клетки крови (эритроциты) (рис. 80).



Рис. 80. Эритроциты, зараженные малярийным плазмодием
(<http://www.nanonewsnet.ru/news/2011/polucheny-dannye>; <http://ru.wikipedia.org/wiki/Haemosporida>)

Жизненные циклы кровяных споровиков состоят из закономерной смены шизогонии, развития гамет, оплодотворения и спорогонии. Половое и бесполое размножение распределяются между двумя хозяевами, из которых один является позвоночным (бесполая часть цикла), а другой – беспозвоночным, обычно насекомым (половая часть цикла и спорогония). Поскольку в цикле развития гемоспоридий отсутствует экзогенная часть, защитные оболочки ооцист и спор не образуются.

Кровяные споровики имеют очень большое практическое значение для медицины, так как к этому отряду относится возбудитель тяжелого заболевания человека – малярии. Существует четыре вида рода *Plasmodium*, вызывающих малярию (*P. vivax*, *P. malariae*, *P. falciparum*, *P. ovale*). Жизненный цикл всех четырех видов протекает сходно (рис. 81).

▲ = Инфекционная стадия

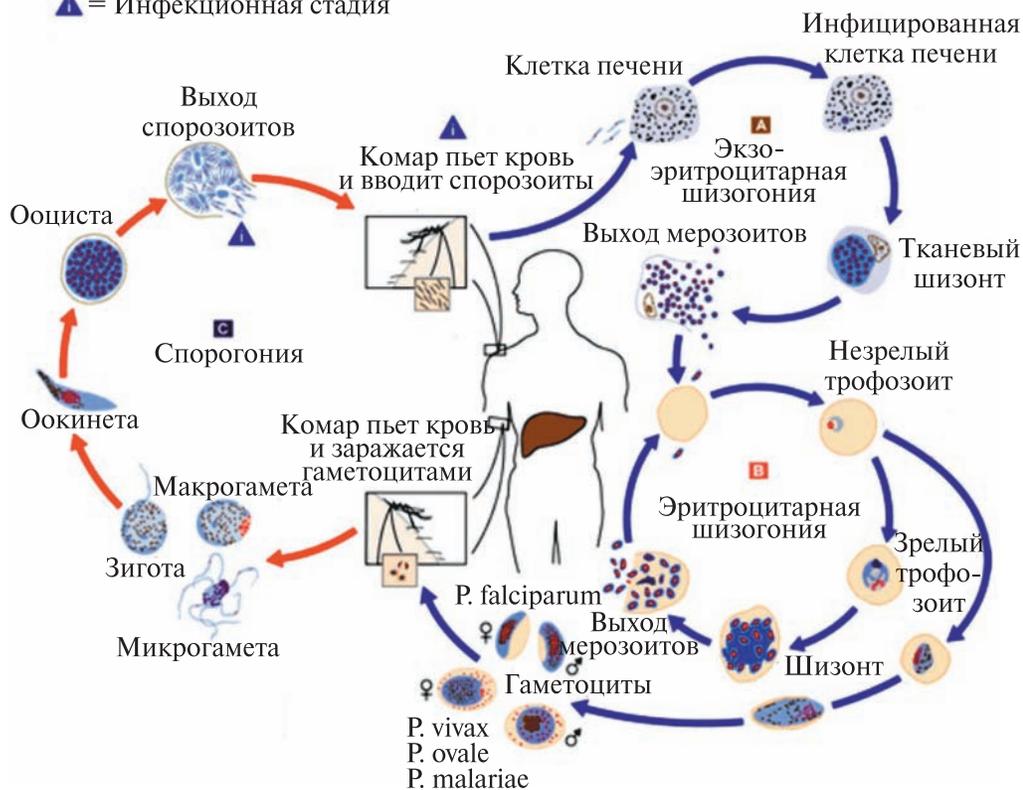


Рис. 81. Жизненный цикл малярийного плазмодия (<http://superhimik.livejournal.com/75320.html>)

Расселительная стадия – *спорозоиты* – попадают в кровь человека при укусе комара. Спорозоиты (очень маленькие одноядерные веретеновидные клетки) с током крови проникают в клетки различных органов и тканей, преимущественно паренхимы печени, где превращаются в *тканевых шизонтов*, которые в результате *экзоэритроцитарной* (вне эритроцитов) *шизогонии* дают

начало *тканевым мерозоитам*. В течение экзоэритроцитарной стадии признаки заболевания у человека не проявляются. Образовавшиеся мерозоиты разрушают клетки печени, выходят в кровь и заражают эритроциты, в которых происходит следующий этап — *эритроцитарная шизогония*. *Эритроцитарные шизонты* имеют меньшие размеры и делятся, превращаясь в мерозоитов. По мере роста шизонт поглощает содержащийся в эритроците гемоглобин, который при этом изменяется химически и превращается в темно-коричневый, почти черный меланин, откладывающийся в цитоплазме паразита в виде мелких зерен. Мерозоиты разрушают эритроциты, выходят в кровь и заражают новые клетки. После нескольких циклов бесполого размножения начинается подготовка к половому процессу. Часть мерозоитов в эритроцитах дает начало не шизонтам, а незрелым половым формам малярийного плазмодия — *гамонтам* (макрогамонты и микрогамонты), дальнейшее развитие которых может проходить лишь в организме комара, куда они попадают при укусе зараженного человека. В кишечнике насекомого гамонты созревают, превращаясь в *макро- и микрогаметы*. При этом макрогамонт превращается в единственную макрогамету, тогда как микрогамонт делится с образованием нескольких мелких подвижных микрогамет. Гаметы попарно копулируют, образуя подвижную зиготу — *оокинету*, внедряющуюся под эпителий кишечника комара. Оокинета одевается оболочкой (тонкая, образуется за счет тканей комара), превращаясь в ооцисту (рис. 82). В каждой ооцисте формируется огромное количество (до 10 тыс.) спорозоитов. Зрелая ооциста лопается, и спорозоиты попадают в гемолимфу комара. Спорозоиты активно перемещаются, совершая червеобразные движения, направляясь в слюнные железы комара и накапливаясь там в огромных количествах.

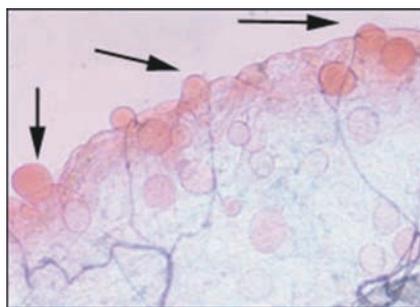
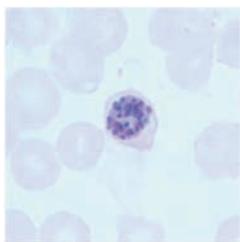
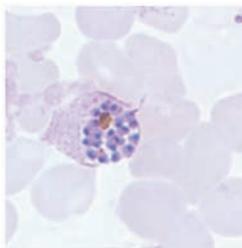


Рис. 82. Ооцисты в кишечнике комара
(<http://superhimik.livejournal.com/75320.html>)

Шизогония и выход мерозоитов из эритроцитов в кровь, сопровождаемый выбросом меланина, сопряжены с приступами лихорадки. *P. malariae* — возбудитель малярии, называемой четырехдневной лихорадкой, *P. vivax* — возбудитель малярии, называемой трехдневной лихорадкой, *P. ovale* — возбудитель малярии «овале», протекающей по типу трехдневной. Виды *P. ovale* и *P. vivax* коварны тем, что не все их тканевые мерозоиты быстро покидают печень. Часть (*гипнозоиты*) может сохраняться в течение длительного времени, вызы-



Шизонт *P. falciparum*



Шизонт *P. ovale*

Рис. 83. Шизонты малярийных плазмодиев
(<http://superhimik.livejournal.com/75320.html>)

вая рецидивы болезни. Возбудитель *P. falciparum* не имеет четкого интервала между циклами множественного деления мерозоитов и является возбудителем самой тяжелой – тропической – формы малярии (рис. 83).

Отряд Piroplasmīna

У представителей отряда пироплазм, объединяющего свыше 170 видов, большая часть жизненного цикла проходит в основном хозяине – иксодовом клеще. Это очень мелкие высокопатогенные паразиты, обитающие в эритроцитах (рис. 84) и клетках ретикуло-эндотелиальной системы позвоночных животных и человека (очень редко). Вызывают тяжелые заболевания – пироплазмидозы.

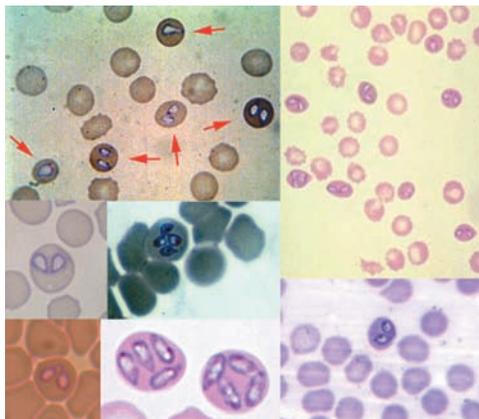


Рис. 84. Пироплазмы в эритроцитах
(<http://zveriki.eu/sobaki/vozбудitel-piropлазма.htm>)

Жизненный цикл рода *Babesia* протекает со сменой двух хозяев: промежуточного – позвоночного – и основного – беспозвоночного (клещ). Промежуточный хозяин заражается при укусе инвазированными клещами. В процессе развития бабезии проходят несколько стадий. Спорозоиты бабезий – одноклеточные организмы округлой формы, которые развиваются в эритроцитах и питаются гемоглобином. Спорозоиты размножаются простым делением, образуя при этом два каплевидных мерозоита располагаются внутри эритроцита. Иногда в кровяной клетке скапливается сразу несколько пар меро-

зоитов, но чаще всего эритроцит разрушается и мерозоиты выходят в кровь. Каждый из них проникает в новый эритроцит и превращается в спорозоит. У некоторых форм (*гамонты*) деление в эритроцитах не происходит. Во время кровососания клещ поглощает эритроциты вместе со спорозоитами, мерозоитами и гамонтами. В пищеварительном тракте клеща не разрушаются только гамонты, которые внедряются в стенку кишечника и превращаются в гаметы. При их копуляции образуется *зигота*. Из зиготы формируется *кинет*, который покидает стенку кишечника и мигрирует в яйца клеща (трансовариальная передача). Кинет делится и образует колонию *спорокинов*. Когда вышедшая из содержащего спорокины яйца самка клеща следующего поколения кормится кровью животного, спорокины переходят в слюнные железы, где каждый из них увеличивается в объеме и становится *споронтом*. Внутри него образуются тысячи *спорозоитов*, являющихся инвазионной стадией и способных заразить новых хозяев. После укуса клеща спорозоиты проникают в эритроциты, и цикл повторяется.

Главными промежуточными хозяевами (в теле которых происходит бесполое размножение) *B. canis* являются домашние собаки. Восприимчивы также лисы, шакалы, волки, енотовидные собаки и другие представители семейства псовых (около 10 видов). Паразитирование *B. gibsoni* описано у собак, шакалов и лис.

Пироплазмы рода *Theileria* занимают экологическую нишу кровяных споровиков, заражая жвачных копытных и вызывая у них смертельные заболевания – тэйлериозы.

5.1.3.5. Тип Книдоспоридии (Cnidosporidia)

Тип Книдоспоридии объединяет около 1200 видов тканевых, полостных или (реже) внутриклеточных однохозяиных паразитов (паразитируют на морских и пресноводных рыбах, малощетинковых червях, реже плоских червях, рептилиях и амфибиях), вегетативные стадии которых представляют собой своеобразный многоклеточный организм – *многоядерный плазмодий*. Споры книдоспоридий также многоклеточные, они включают в себя амeboидный зародыш и вспомогательные клетки, среди которых следует отметить так называемые клетки-створки и стрекательные капсулы, сходные с клетками кишечнополостных.

Класс Мухоспоридии

Класс Миксоспоридии состоит исключительно из паразитов морских и пресноводных рыб. Некоторые виды миксоспоридий вызывают заболевание и нередко гибель хозяина (особенно мальков).

Многоядерные плазмодии миксоспоридий могут иметь разную форму (рис. 85) и локализацию в пределах тела хозяина. Тканевые миксоспоридии представляют собой плазматические массы, лежащие в толще тканей и окруженные оболочкой. В их плазматическом теле обычно имеется большое число ядер (измеряемое иногда сотнями и тысячами) и спор. Размеры и форма

многоядерных плазмодиев тканевых микоспориций очень различны. Некоторые из них достигают размера горошины или даже ореха. В этих случаях на теле рыб образуются опухоли, которые затем прорываются и превращаются в язвы.

Полостные виды микоспориций имеют амебоидное тело с несколькими ядрами. Они образуют псевдоподии и способны передвигаться. Размеры этих микоспориций невелики, они измеряются обычно десятками микрон.

Для распространения микоспориций служат споры, которые формируются в эндоплазме микоспориции. В плазмодиях многих мелких полостных видов образуются всего две споры. В крупных плазмодиях тканевых видов число спор может достигать сотен и тысяч. Зрелая спора микоспориции обладает характерной и сложной структурой (рис. 86). Снаружи спора имеет двустворчатую прочную оболочку. Створки различной формы соединены друг с другом по шву.

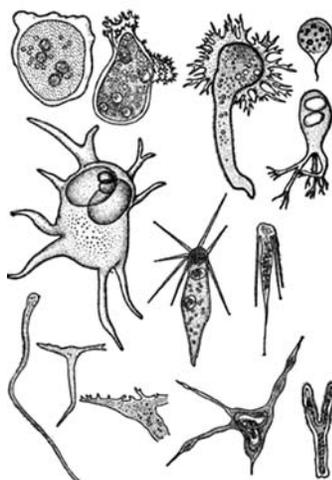


Рис. 85. Плазмодии разных видов микоспориций (по К. А. Микрюкову, 2002)

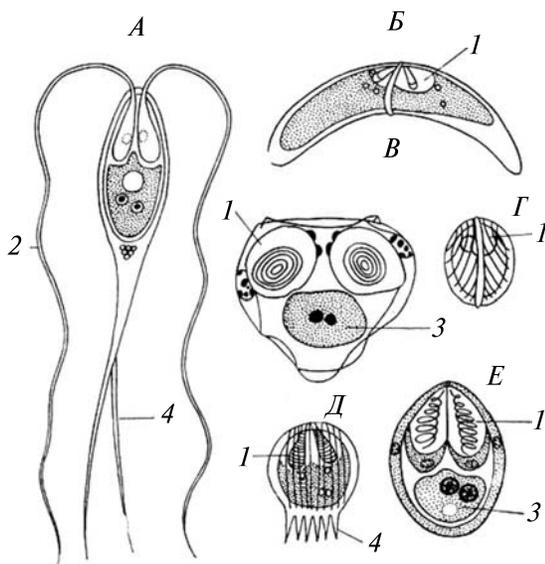


Рис. 86. Споры различных микоспориций:
 А – *Henneguya acerina*; Б – *Ceratomyxa truncata*; В – *Sinuolinea dimorpha*;
 Г – *Sphaerospora divergens*; Д – *Mitraspora cyprini*; Е – *Mухobolus sp.*
 1 – стрекательные капсулы; 2 – выброшенная стрекательная нить;
 3 – амебод с двумя ядрами; 4 – отростки оболочки споры
 (по: Жизнь животных, 1987)

Внутри створок в задней части споры помещается маленький амебовидный зародыш, обычно двухъядерный. На переднем конце споры (а у сильно вытянутых спор — у линии шва или на противоположных концах) помещаются две стрекательные капсулы (у некоторых видов бывает четыре). *Стрекательная капсула* представляет собой пузырек с жидкостью, имеющий собственную оболочку, внутри которого расположена скрученная спиралью длинная тонкая нить. Эта нить играет важную роль при закоривании паразита в стенке кишечника хозяина. После закрепления споры в теле хозяина амебовидный зародыш выходит из нее и активно внедряется в ткани, где из него формируется новый многоядерный плазмодий.

5.1.3.6. Тип Микроспоридии (Microsporidia)

Класс Microsporea

Тип Микроспоридии насчитывает около 900 видов. Это очень мелкие исключительно паразитические внутриклеточные формы, хозяевами которых может быть широкий круг животных. Наибольший вред причиняют паразиты насекомых, так как некоторые виды микроспоридий вызывают тяжелое заболевание полезных для человека пчелы и тутового шелкопряда. У медоносной пчелы болезнь, сильно истощающая пчелиную семью и нередко вызывающая ее гибель, называется *белым поносом* (возбудитель — *Nosema apis*). Микроспоририоз — смертельное заболевание тутового шелкопряда — носит название *небрина* (возбудитель — *Nosema bombycis*). Некоторые микроспоридии поражают насекомых — вредителей сельскохозяйственных растений и этим приносят пользу.

Распространение паразитов обеспечивается образованием большого количества очень мелких спор (*инвазивная стадия*). В каждой споре располагается экструзионный аппарат и одно- или двухъядерный амебовидный зародыш (в центральной части). Характерной структурой экструзионного аппарата является плотно свернутая, способная к выбрасыванию полярная нить, обеспечивающая проникновение зародыша в клетку хозяина (рис. 87). В кишечнике хозяина споры набухают, полярная нить под давлением пробивает оболочку споры, выворачиваясь, выбрасывается наружу и втыкается в эпителиальную клетку. Зародыш, проникающий по каналу нити в клетку хозяина, начинает активно питаться, расти, размножаться бесполом путем, образуя цепочки клеток, из которых впоследствии образуются споры. При разрушении клеток хозяина споры попадают в просвет кишечника и выносятся наружу.

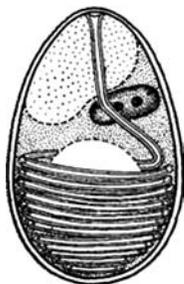


Рис. 87. Строение споры *Nosema bombycis*:
полярная стрекательная нить;
амебовидный зародыш с ядрами
(по В. А. Догелю, 1981).

Распространение паразита от одного хозяина к другому может осуществляться разными путями: через поедание экскрементов, каннибализм, от самки к потомству через яйцо или плаценту. В популяциях животных-хозяев с большой плотностью могут возникать мощные эпизоотии. Классическим примером таких заболеваний может служить массовая гибель медоносной пчелы от *нозематоза*.

5.1.3.7. Тип Инфузории (Ciliophora)

Инфузории, или Ресничные (Ciliophora), к настоящему времени насчитывают свыше 7500 видов, объединенных в соответствии с современной классификацией в 10 (11) классов. Систематика инфузорий крайне сложна и строится на таких признаках, как ультратонкое строение покровов клетки, строение и развитие ротового аппарата, особенности жизненного цикла, а также данные анализа ДНК.

Среди инфузорий есть подвижные и прикрепленные формы, одиночные и колониальные. Форма тела инфузорий может быть разнообразной (рис. 88). Размеры одиночных форм варьируют от 10 мкм до нескольких миллиметров. Живут в морях и пресных водоемах в составе бентоса и планктона, некоторые виды – в интерстициали, во влажной почве и мхах. Многие инфузории – комменсалы, симбионты и паразиты других животных: кольчатых червей, моллюсков, рыб, земноводных, млекопитающих.

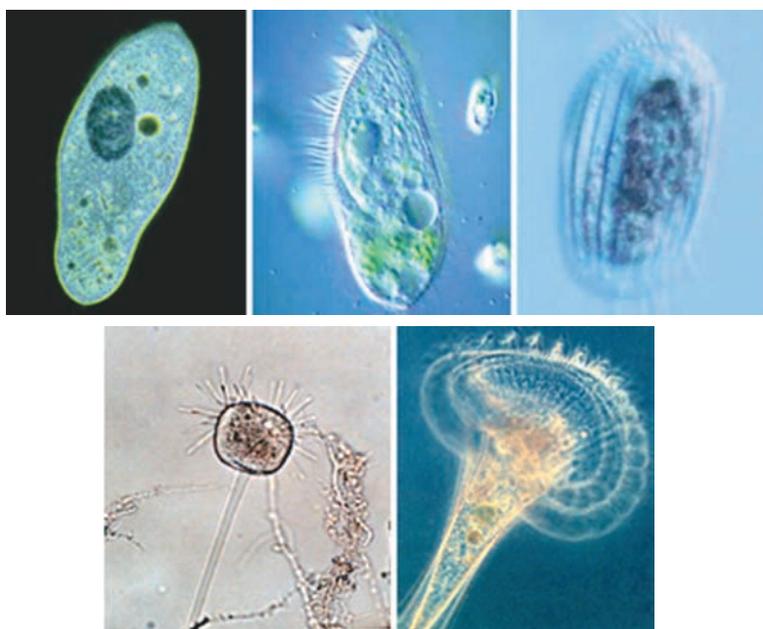


Рис. 88. Различные виды инфузорий. Слева направо: *Paramaecium caudatum*, *Blepharisma* sp., *Euplotes* sp., *Podophrya* sp., *Stentor* sp. (<http://biology.ru/course/content/chapter2/section2/paragraph1/theory.html>)

Для представителей данного типа характерно большое разнообразие внутренней организации и внешнего вида. К ним относятся наиболее высокоорганизованные формы, обладающие самым большим количеством цитоплазматических дифференцировок. Однако инфузориям свойственны и общие признаки: определенное строение *кортекса* и наличие *ресничек*; *ядерный дуализм*, т. е. присутствие ядер разного размера и назначения (полиплоидный *макронуклеус*, играющий важную роль в обмене веществ и росте клетки, и диплоидный *микронуклеус*, являющийся носителем генетической информации и участвующий в половом процессе); *конъюгация*, форма полового процесса, при которой происходит временное соединение двух клеток, сопровождающееся обменом гаплоидными половыми ядрами (образуются в ходе мейоза из микронуклеуса).

Тело инфузорий у одних видов на протяжении всей жизни, у других — на отдельных ее стадиях покрыто ресничками. Реснички на теле инфузории образуют две специализированные группы: покрывающую тело *соматическую цилиатуру* и *ротовую цилиатуру*, связанную с ротовой областью. Распределение ресничек на поверхности тела варьирует у разных форм. У некоторых видов реснички покрывают все тело и располагаются продольными рядами, каждый называется *кинетой*, но у представителей более специализированных таксонов реснички приурочены к строго определенным участкам тела. Кинета представляет собой ряд повторяющихся *кинетид*, каждая из которых включает ресничку, кинетосому и связанные с ними фибриллы, выполняющие опорную функцию. Одиночная кинетида называется *монокинетидой*. У некоторых инфузорий монокинетиды объединены попарно (*дикинетиды*), а реснички соответственно располагаются парами вдоль кинеты. В *поликинетиде* находится большое количество ресничек, согласованно функционирующих в составе единой сложной структуры. Если такая структура представляет собой кисточку, она называется *циррус*; если это короткий ряд, то образование, напоминающее пластинку, называется *мембранеллой*.

Тело инфузории покрыто сложным стабильным образованием — *кортексом*. Под наружной клеточной мембраной в один слой располагаются небольшие уплощенные мембранные цистерны — альвеолы, выполняющие опорную функцию. Наружные покровы несут также специализированные органеллы различного строения (*трихоцисты*, *токсцисты*, *мукоцисты*), которые выполняют функции защиты и нападения.

Большинство инфузорий имеют цитостом — участок поверхности тела, предназначенный для эндоцитоза. Пищеварительная вакуоль с неперевавшими остатками перемещается к фиксированному месту экзоцитоза — *цитотропту*, сливается с клеточной мембраной и выбрасывает содержимое. Остаточная мембрана вакуоли фрагментируется и образует мелкие пузырьки, которые перемещаются в район цитостома, чтобы принять участие в формировании новой пищеварительной вакуоли. У некоторых паразитических инфузорий рот редуцирован (безротые, обитающие в основном в кишечниках кольчатых червей) и питание осуществляется поверхностью тела путем пиноцитоза.

Половое размножение инфузорий протекает в форме *конъюгации*, а две соединившиеся особи называются *конъюгантами*. В конъюгации участвует толь-

ко микронуклеус, макронуклеус во время полового процесса дегенерирует. После редукционного деления микронуклеуса одно сохранившееся гаплоидное ядро делится еще раз митотически и дает начало двум генетически идентичным гаплоидным *пронуклеусам*. Один является стационарным, другой мигрирует в конъюганта-партнера, где сливается с его стационарным ядром. В результате образуется зиготический *синкарион*. Конъюганты расходятся, в обоих синкарион делится, восстанавливая ядерный дуализм и специфичное для вида число ядер.

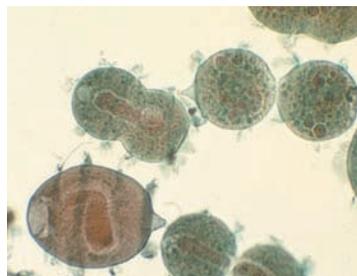


Рис. 89. *Didinium* sp.
(<http://protist.i.hosei.ac.jp/pdb/images/Ciliophora/Didinium/index.html>)

Бесполое размножение инфузорий происходит путем поперечного деления, а у некоторых видов – почкованием.

Большинство инфузорий при наступлении неблагоприятных условий (недостаток пищи или влаги) способны образовывать покоящиеся цисты. Инцистирование позволяет видам выживать во время периодов холода и засухи и обеспечивает возможность распространения с помощью ветра или животных.

Разнообразие экологических ниш, занимаемых инфузориями, очень велико. Многие виды – свободноживущие формы, обитатели морских и пресных вод, но могут также встречаться симбионты, комменсалы или паразиты. *Свободноживущие инфузории* могут быть *детритофагами*, *бактериофагами*, *фитофагами* или *хищниками*. Хищники питаются другими протистами, включая инфузорий (например, род *Didinium*), и даже мелкими животными, такими как коловратки (рис. 89).

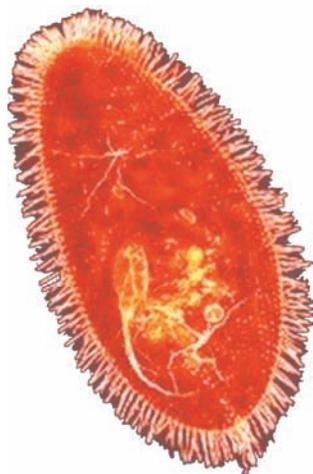


Рис. 90. *Paramecium caudatum*
(<http://angelinos.narod.ru/marinebioprostitaphotoalbum.html>.)

Среди *свободноживущих водных инфузорий* *Paramecium caudatum* – наиболее известный вид, классический объект лабораторных исследований (рис. 90). Инфузория-туфелька имеет крупные размеры и специфическую форму тела.

В пресных водах очень часто встречаются виды крупных красивых инфузорий, относящихся к *роду Трубочей (Stentor)* (рис. 91).

Многие *сосущие инфузории Suctoria* являются комменсалами, но среди них есть и настоящие паразиты. Хозяевами могут быть разные животные, в том числе рыбы, млекопитающие, различные беспозвоночные и даже другие инфузории. Свободноживущие суктории – это «поджидающие» хищники, которые напоминают мелких хищных росянок (рис. 92). Несмотря на разнообразие форм, сосущие инфузории характеризуются общими признаками – отсутствие у



Рис. 91. Инфузория трубочка *Stentor* sp.
 (http://www.occc.edu/biologylabs/Documents/Zoo/Answer_3.htm;
<http://edu2.tsu.ru/res/1649/text/gl4.htm>)

взрослых организмов ресничного аппарата и наличие особых придатков (*щупалец*), обеспечивающих процесс питания. Суктории, будучи сидячими организмами, прикрепляются с помощью стебелька к поверхности морских или пресноводных растений и беспозвоночных, улавливая добычу с помощью щупалец.

Широко распространены *сидячие инфузории-сувойки (Vorticella)*, прикрепляющиеся к различным субстратам тонким сократимым стебельком (рис. 93).



Рис. 92. Суктории
 (<http://edu2.tsu.ru/res/1649/text/gl4.htm>)



Рис. 93. Сувойка (*Vorticella nebulifera*)
 (<http://www.megabook.ru/Article.asp?AID=635416>)

Множество видов сидячих инфузორий являются *колониальными* формами (*Campanella* spp., *Carchesium* spp., *Zoothamnium* spp. и др.) (рис. 94).

Виды рода *Balantidium* являются эндокомменсалами или эндопаразитами кишки насекомых и многих позвоночных. *Balantidium coli* (рис. 95) обитает в кишечнике человека и свиней и распространяется с помощью цист, выделяемых с фекалиями. Паразитические инфузории рода *Ichthyophthirius* поселяются в коже рыб и вызывают серьезное заболевание – ихтиофтириоз.

Инфузории *Endosphaera* паразитируют внутри тела перитрихии *Telotrochidium*. Комменсалы *Kerona* и *Trichodina* поселяются на поверхности тела гидры.

Ряд инфузороидов несет в себе симбиотические микроскопические водоросли (*Paramecium bursaria*, *Mesodinium* spp.).

Инфузории, входящие в состав *псаммофильной группы* (обитающие в поверхностных слоях песка), относятся к различным систематическим группам (роды *Trahalonema*, *Centrophorella*; *Pseudoprorodon*; *Condylostoma* и др.), но имеют много общих черт, выработанных в процессе эволюции и позволяющих приспособиться к своеобразным условиям существования между частицами песка. Тело большинства из них вытянуто в длину, червеобразно (у многих видов еще и уплощено), что позволяет легко проникать в мельчайшие промежутки между песчинками. Ресничный аппарат хорошо развит, что дает возможность активно двигаться в узких просветах. Нередко реснички развиваются только на одной стороне тела, что, вероятно, связано со способностью тесно и прочно (при посредстве ресничного аппарата) прикрепляться к субстрату.

Это свойство позволяет инфузориям оставаться на месте, когда возникают токи воды. При этом, возможно, выгоднее, чтобы вторая сторона тела была гладкой.



Рис. 94. Колония инфузорий *Carchesium* sp.

(http://protist.i.hosei.ac.jp/pdb/Images/Ciliophora/Carchesium/sp_2.html&usg)



Рис. 95. *Balantidium coli*
(http://en.wikipedia.org/wiki/Balantidium_coli)



Рис. 96. *Entodinium* sp.
на ранней стадии деления
(<http://www.ars.usda.gov/is/ar/archive/feb06/animal0206.htm>)

Интересную группу составляют инфузории (например, представители рода *Entodinium*), обитающие в определенной части желудка (рубце) жвачных животных и совместно с симбиотическими бактериями принимающие активное участие в разложении целлюлозы (рис. 96). Эти полезные протисты не только способствуют перевариванию клетчатки, но и служат для жвачных-хозяев дополнительным источником белковой пищи.

Глава 6

ФОТОТРОФНЫЕ ЭУКАРИОТИЧЕСКИЕ МИКРООРГАНИЗМЫ

К настоящему времени для фототрофных эукариотических микроорганизмов (к которым относятся многие водоросли) предложено множество филогенетических систем. Практически все они основаны на оценке фенотипических признаков (пигментация в сочетании с цитологическими, биохимическими и морфологическими характеристиками), хотя некоторые опирались лишь на морфологические и ультраструктурные особенности. В конце XX – начале XXI в. в альгологию прочно вошли молекулярно-генетические и другие прогрессивные методы идентификации водорослей, вызвавшие существенный информационный взрыв. Возможно, нестабильность современных классификационных схем обусловлена стремлением к использованию в филогенетических и систематических целях всей суммы информации о водорослях, полученной с помощью разнообразных методов исследования.

В современной альгологической систематике наблюдаются две противоположные тенденции: с одной стороны – сокращение количества отделов и увеличение количества классов, с другой – наоборот, увеличение числа отделов и уменьшение числа классов.

В настоящее время для систематики микроскопических фототрофных организмов характерно наличие множества классификационных схем, различающихся в большей или меньшей степени даже на самых высоких таксономических уровнях (различный таксономический статус диатомовых, желтозеленых, золотистых и многих других групп водорослей). Многие исследователи относят фототрофные микроорганизмы к царству Protista. Некоторые специалисты по-прежнему настаивают на их принадлежности к царству растений (Plantae, или Viridiplantae). Некоторые ученые отдельные группы относят к царствам Chromista и Protozoa. Г. А. Беякова и другие (2010) указывают на принадлежность водорослей к пяти империям (Eubacteria, Excavates, Rhizaria, Chromalveolates, Plantae) и десяти царствам (Gracilicutes, Euglenobiontes, Cercozoa, Stramenopila, Haptophytes, Cryptophytes, Alveolates, Glaucophytes, Rhodo-

phytes, Viridiplantae). Одновременное существование многих классификаций, по-видимому, допускает определенную степень свободы их выбора.

В данном разделе мы будем придерживаться наиболее распространенного и традиционного, исторически сложившегося взгляда на фототрофные эукариотические микроорганизмы как на субъекты ботанической номенклатуры.

Микроскопические водоросли – это большая группа организмов, имеющих важное биологическое значение как в научном, так и в практическом плане и живущих преимущественно в воде, а также в почве, на стволах деревьев и в других местах обитания. Подавляющее большинство представителей – фотоавтотрофы, но нередко фотосинтез сочетается с использованием готовых органических веществ (смешанное питание). Лишенные солнечного света, они утрачивают хлорофилл, при этом некоторые виды переключаются на гетеротрофный способ питания, а при вынесении на свет вновь синтезируют хлорофилл.

Морфологическая дифференциация таллома фототрофных эукариотических микроорганизмов очень разнообразна (рис. 97). Их хлоропласты, часто называ-

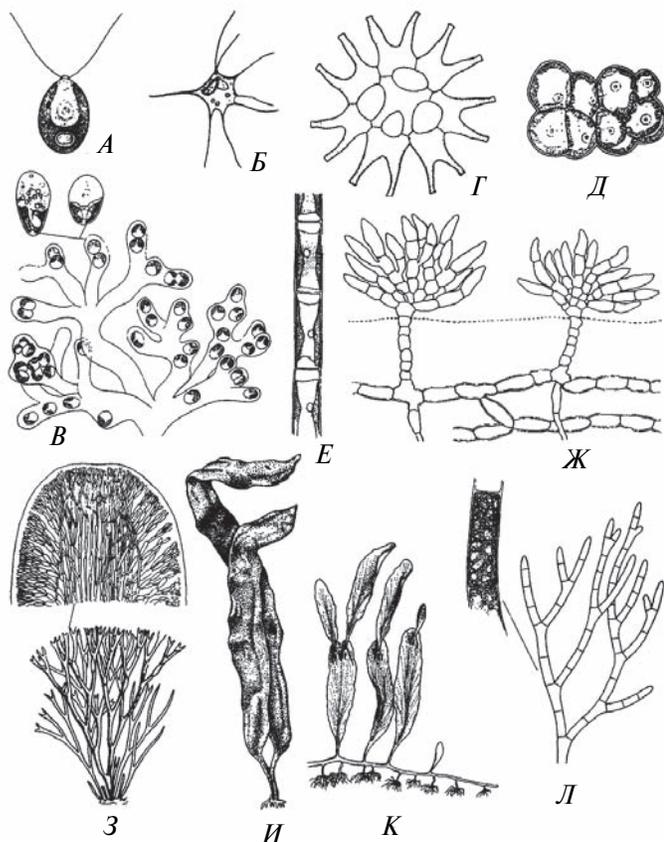


Рис. 97. Типы морфологической дифференциации таллома у водорослей:

А – монадный; Б – амебоидный; В – гемимонадный; Г – коккоидный;

Д – сарциноидный; Е – нитчатый; Ж – разноритчатый; З – ложнотканевый;

И – тканевый; К – сифональный; Л – сифонокладальный (по Г. А. Беляковой и др., 2010)

емые *хроматофорами*, имеют различную форму. У многих видов в клетке содержатся многочисленные мелкие хлоропласты в виде зерен, сходных с хлоропластами высших растений. У некоторых представителей формируются крупные хлоропласты (нередко по одному в клетке), имеющие форму чаши, пояска, спиральной ленты, звезды и т. п. Размножаются фототрофные эукариотические микроорганизмы *вегетативно* (отделением участков тела), *спорами* и *половым путем*.

Далее представлено описание наиболее интересных и известных таксонов микроскопических водорослей с указанием их систематического положения.

6.1. ОТДЕЛ ЭВГЛЕНОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (EUGLENOPHYTA, EUGLENOPHYCOTA, EUGLENOZOA)

Класс *Euglenophyceae* (*Euglenoidea*)

В большинстве ботанических систем эвгленовых относят к единственному классу *Euglenophyceae* в соответствии с классификацией, предложенной Г. Лидейлом (1967). Однако Т. Кавалье-Смит (1993) выделяет три их класса: *Petalomonadea* (нефотосинтезирующие фаготрофные бактериотрофы с постоянной формой тела и отсутствием специальных аппаратов для захватывания пищи); *Aphagea* (нефаготрофные эвгленовые, как фотосинтезирующие, так и лишённые пластид); *Peranemea* (фаготрофные представители со специальным аппаратом для захватывания и поглощения пищи, метаболизма отсутствует или имеется в разной степени). Различные системы отличаются и количеством, и объемом порядков (от трех до семи). В рамках царства *Protista* класс эвгленовых наряду с классами *Diplonemea* и *Kinetoplastidea* относится к типу *Euglenozoa* (С. А. Карпов, 2004).

Класс Эвгленовые насчитывает около 50 родов и 1000 видов, объединенных в шесть порядков (наиболее известны и широко распространены представители порядка *Euglenales*, на долю которых приходится около половины описанных видов эвгленовых).

Для представителей этого класса характерны признаки как растений, так и животных, что длительное время существенно затрудняло их классификацию. Например, присутствие в красном *глазке (стигме)* пигмента астаксантина является признаком животных, в то время как наличие хлоропластов — уникальная особенность, присущая только растениям.

По этой причине данные организмы до сих пор встречаются в систематических схемах и ботаников, и зоологов.

Эвгленовые резко отличаются от представителей других отделов водорослей. Это одноклеточные, микроскопические (от 10 до 500 мкм), подвижные монады, редко колониальные формы. Зеленые виды эвглен автотрофны и синтезируют все необходимые им вещества из двуокиси углерода, воды и минеральных солей. Вместе с тем они нуждаются в поступлении витаминов В₁ и В₁₂, которые не могут синтезировать сами. Углеводы запасают в виде *парамила* (подобие крахмала), накапливающегося в цитоплазме в образованиях пластинчатой или гранулярной формы.

Клетки эвгленовых имеют веретенообразную, цилиндрическую или лентовидную форму, снабжены одним-двумя (реже несколькими) жгутиками. Жгутики отходят от колбообразного впячивания — *глотки* (ампулы) — на переднем конце клетки.

Чаще всего клетки эвглен снабжены двумя неравными по длине жгутиками: один направлен вперед (передний, спинной, дорсальный), другой — назад (задний, брюшной, вентральный). Короткий жгутик не выходит за пределы глотки. В клетках содержится одно крупное ядро; окруженные тремя мембранами хлоропласты (один или несколько разнообразной формы: лентовидные, звездчатые, пластинчатые, дисковидные, с пиреноидом или без него); система сократительной вакуоли и стигма на переднем конце тела вблизи основания жгутика. Хлоропласты содержат хлорофиллы *a* и *b* и каротиноиды.

Клетки эвгленовых закруглены на переднем и заострены на заднем конце. Они лишены твердой клеточной стенки, клетка окружена довольно гибкой *пелликулой*, состоящей из цитоплазматической мембраны, расположенных под ней белковых полос (образованы преимущественно артикулинами), системы микротрубочек и трубчатых цистерн эндоплазматической сети. Пелликулярные белковые полосы, располагающиеся по спирали, реже продольно, своими краями надвигаются друг на друга, формируя «замки». Если белковые полосы эластичны и подвижны, клетки способны к изменению формы — *метаболуи* — и могут двигаться даже без участия жгутика (некоторые представители рода *Euglena*). Эвгленовые, формирующие жесткую толстую пелликулу (*Phacus* и некоторые *Euglena*) (рис. 98), образованную продольными пелликулярными полосами, не способны к эвгленоидному движению.



Рис. 98. *Euglena* sp. и *Phacus* sp.

(<http://www.garshin.ru/evolution/biology/botany/algae/euglenophyta.html>)

Светочувствительная система эвгленовых состоит из двух структур — *парафлагеллярного тела* (парабазального вздутия), расположенного у основания видимого жгутика, содержащего флавины и выполняющего функцию фоторецептора; и *глазка — стигмы* (рис. 99), находящейся в цитоплазме напротив парафлагеллярного тела. Глазок состоит из 50–60 глобул, образующих слой, окруженный мембраной. Глобулы содержат астаксантин и/или эхиненон, обуславливающие оранжево-красную окраску глазка.



Рис. 99. Стилма *Euglena* sp.
(<http://www.occc.edu/biologylabs/Documents/Zoo/Euglenozoa.htm>)

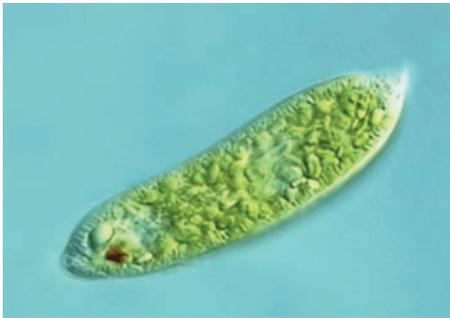


Рис. 100. *Euglena viridis*
(<http://biologycus.ru/sarkomastigofory/zhgutikovye/evglena.html>;
<http://www.aquaria.com.ua/euglena.html>)



Рис. 101. *Peranema* sp.
(<http://en.wikipedia.org/wiki/Peranema>)

Бесполое размножение происходит посредством продольного деления клетки надвое. Половой процесс (по типу копуляции особей) наблюдался только у очень немногих форм. При неблагоприятных условиях эвгленовые сбрасывают жгутики, образуя цисты.

Многочисленные виды рода *Euglena* широко распространены в пресноводных водоемах, особенно часто они встречаются в загрязненных водах, богатых органическими веществами. Наиболее известен вид *E. viridis* (рис. 100).

Типичные представители класса – виды родов *Euglena* (*E. gracilis*, *E. caudata*, *E. mutabilis*, *E. deses*), *Phacus* spp., *Peranema* spp. (рис. 101).

6.2. ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

Зеленые водоросли (в широком смысле — включая харофиты) — большая группа эукариотических организмов, объединяющая свыше 500 родов и 7–8 тыс. видов (по некоторым оценкам 13–20 тыс.).

Долгое время существовало деление отдела Chlorophyta на три класса: Eukhlorophyceae, Conjugatophyceae, Charophyceae. В последние годы количество классов в едином отделе Chlorophyta в некоторых классификациях увеличивается до 11 (С. Hoek van den et al., 1995). Часто используется другая система зеленых водорослей, состоящая из пяти классов (L. Graham, Wilcox, 2000). Отдел Chlorophyta в этой системе оценивают рангом класса, а классы понижают до уровня порядков. D. Grzebyk (2003) выделяет следующие отделы зеленых водорослей: Prasinophyceae, Chlorophyceae, Ulvophyceae, Charophyceae, Cladophorophyceae, Bryopsidophyceae, Dasycladophyceae, Trentepohliophyceae, Pleurastrophyceae, Klebsormidiophyceae, Zygnematomphyceae. В рамках царства Protista С. А. Карпов (2004) относит к типу Chlorophyta шесть классов: Prasinophyceae, Pedinophyceae, Chlorophyceae, Trebouxiophyceae, Ulvophyceae, Charophyceae.

В данном разделе использована система L. A. Lewis, R. M. McCourt (2004). В ней зеленые водоросли отнесены к царству Vegetabilia и распределены по двум отделам — Chlorophyta (классы Prasinophyceae, Ulvophyceae, Trebouxiophyceae, Chlorophyceae) и Charophyta (классы Klebsormidiophyceae, Zygnematomphyceae, Charophyceae, Chlorokybophyceae, Coleochaetophyceae, Mesostigmatophyceae).

Зеленые водоросли имеют чисто-зеленый цвет клеток благодаря преобладанию хлорофиллов *a* и *b* над каротиноидами (лютеин, β -каротин, виолаксантин, зеаксантин, неоксантин и др.). Хлоропласты, по своей организации близкие к таковым высших растений, значительно варьируют по размерам и форме (чашевидные, кольцевидные, сетчатые, лентовидные, дисковидные) и содержат один или несколько пиреноидов.

Клетки большинства зеленых водорослей окружены целлюлозной оболочкой, однако встречаются представители с клеточными стенками другого химического состава (ксилан, маннан) или вообще лишенные их. Оболочки некоторых видов могут быть инкрустированы солями железа или кальция. Клеточная оболочка обычно цельная, но на ее поверхности нередко образуются различные выросты, шипы, щетинки, гранулы, бородавки, выполняющие защитную функцию и облегчающие парение в воде. Оболочки имеют поры.

Основное запасное вещество — крахмал, который у большинства видов откладывается в виде зерен в строме хлоропластов. Помимо крахмала могут откладываться инулин и близкие полисахариды. Некоторые зеленые водоросли могут накапливать масло, иногда в большом количестве. Солелюбивая водоросль *Dunaliella salina*, в больших количествах синтезирующая глицерол, является объектом промышленного использования.

В хлоропластах монадных форм расположен *глазок (стигма)*, состоящий из нескольких рядов пигментных глобул и вместе с фоторецепторами участвующий в *фототаксисе*. У монадных форм имеется также два или четыре жгути-

ка. Они изоморфные (равные по форме) и изоконтные (одинаковой длины), гладкие (реже покрытые тонкими *мастигонемами*), у некоторых есть субмикроскопические чешуйки. Чаще всего жгутики прикрепляются апикально к переднему концу клетки.

Пресноводные монадные и пальмеллоидные виды имеют сократительные вакуоли, чаще всего две, сокращающиеся поочередно. У остальных водорослей вакуоли с клеточным соком, ограниченные *тонопластом*, часто занимают в клетке центральное положение (*Spirogyra*).

Зеленые водоросли объединяют виды, отличающиеся большим разнообразием форм — одноклеточные, нитчатые, колониальные, многоклеточные *талломы* разных размеров — и характеризующиеся разным уровнем морфологической дифференциации таллома:

- монадный (например, *Chlamydomonas*, *Volvox*, *Gonium*, *Dictyosphaerium*);
- пальмеллоидный, или тетраспоральный (*Tetraspora*, *Sphaerocystis*);
- коккоидный (*Chlorella*, *Hydrodictyon*);
- сарциноидный (*Chlorosarcinopsis*);
- трихальный, или нитчатый (*Ulothrix*, *Spirogyra*);
- гетеротрихальный, или разнонитчатый (*Chara*, *Stigeoclonium*);
- псевдопаренхиматозный (*Protoderma*);
- паренхиматозный (*Ulva*, *Ulvaria*);
- сифональный (*Caulerpa*, *Bryopsis*);
- сифонокладальный (*Cladophora*, *Dictyosphaeria*) (рис. 102).

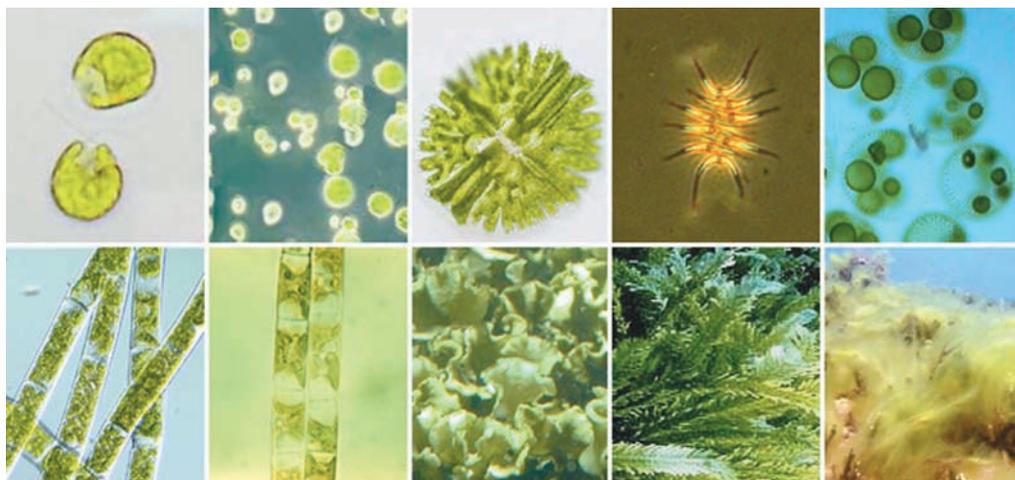


Рис. 102. Зеленые водоросли.

Верхний ряд, слева направо: хламидомонада, хлорелла, микроастериас, сценедесмус, вольвокс.

Нижний ряд, слева направо: спирогира, улотрикс, ульва, каулерпа, кладифора

(<http://biology.ru/course/content/chapter2/section2/paragraph1/theory.html>)

Зеленые водоросли размножаются *вегетативным* путем (фрагментами таллома, одноклеточные формы без оболочки — делением пополам), *собственно бесполом* (образованием спор: *зооспоры*, *апланоспоры*, *автоспоры*) и *половым* путем (многообразие форм полового процесса).

Ценобиальные формы (*Volvox*, *Scenedesmus*, *Hydrodictyon*) образуют дочерние **ценобии** внутри клеток материнского ценобия. Многие размножаются с помощью **акинет** (*Pithophora*).

Споры бывают разной формы, с клеточной оболочкой или без нее. Зооспоры имеют два, четыре жгутика, редко – много. Споры формируются в спорангиях, которые бывают одноклеточными, часто не отличаются от вегетативных клеток (иногда образуются в виде выростов соматических клеток) и служат только для образования спор.

Половой процесс представлен различными формами: **хологамия** (*Dunaliella*), т. е. слияние двух подвижных, лишенных клеточных оболочек вегетативных клеток; **изогамия** (*Chlamydomonas*); **гетерогамия** (*Eudorina unicocca*); **оогамия** (*Volvox*); **конъюгация** (*Conjugatophyceae*), т. е. слияние содержимого двух безжгутиковых вегетативных клеток, у которых образуется специальный конъюгационный канал. В пределах одного рода могут наблюдаться разные формы полового процесса, например у *Chlamydomonas* (изо-, гетеро- и оогамия). У многих зеленых водорослей существует свойственное высшим растениям правильное чередование поколений (половое и бесполое).

У зеленых водорослей нет единого для всех цикла развития. Он может сильно варьировать даже у различных популяций одного вида и часто зависит от условий обитания водорослей. Для большинства зеленых водорослей характерно преобладание в жизненном цикле гаплоидной фазы, диплоидной является зигота, которая мейотически делится с образованием спор. Однако среди представителей имеются формы с преобладанием в жизненном цикле диплоидной фазы. Также встречаются виды со сменой поколений (гаметофита и спорофита), которая может быть как изоморфной (гаметофит похож на спорофит), так и гетероморфной (гаметофит не похож на спорофит) с доминированием и гаметофита, и спорофита. Считают, что исходным циклом развития зеленых водорослей был неизвестный у ныне существующих видов цикл с нефиксированным положением мейоза.

Зеленые водоросли широко распространены по всему земному шару – в пресных и соленых водах, в почве, на стволах деревьев, на снегу, в симбиозе с грибами образуют лишайники, некоторые паразитируют на растениях и животных. Среди зеленых водорослей имеются употребляемые человеком в пищу, а также используемые для очистки сточных вод, в качестве регенерирующего элемента в замкнутых экосистемах. Некоторые используются в качестве модельных объектов в научных исследованиях, а некоторые – в промышленных технологиях при получении биологически ценных соединений.

6.2.1. ОТДЕЛ ЗЕЛЕННЫЕ ВОДРОСЛИ (CHLOROPHYTA)

Класс Ulvophyceae

Класс, насчитывающий около 100 родов и более 1000 видов, представлен морскими, реже пресноводными и наземными формами. Некоторые входят в состав лишайников. Класс включает водоросли с коккоидным, нитчатым, псевдопаренхиматозным (ложнотканевым), паренхиматозным (тканевым), си-

фональным, сифонокладальным типами дифференциации таллома. Монадные стадии с апикальными жгутиками. Жизненные циклы: гаплобионтный с зиготической редукцией, диплобионтный с гаметической редукцией, гаплодиплобионтный со спорической редукцией.

Порядок Ulothrichales (Codiolales). Представители порядка – коккоидные, нитчатые или пластинчатые формы. Их объединяет наличие в жизненном цикле *codium-стадии* (кодиолум) – одноклеточной структуры, в которую прорастает зигота и которая через некоторое время распадается на зооспоры, дающие начало новому коккоидному, нитчатому или пластинчатому таллосу.

Типичный представитель порядка Улотриксые (кодиоловые) – род *Ulothrix*, виды которого обитают в морских и пресных водах (холодных ручьях, прудах, озерах) и имеют форму неветвящихся нитей, прикрепленных к субстрату специальной базальной клеткой. Все клетки нити (кроме базальной) одинаковы и способны к делению и образованию зооспор и гамет. Базальная клетка вытягивается в короткий ризоид, с помощью которого нить в начале развития прикрепляется к субстрату. Единственный хлоропласт, имеющий форму пояса, охватывает протопласт по периметру. При вегетативном размножении нити улотрикса распадаются на короткие сегменты, развивающиеся в новые нити. При собственно бесполом размножении формируются четырехжгутиковые зооспоры (от 1 до 32), высвобождение которых происходит в воду через боковую пору в клеточной стенке. Зооспоры покрыты слоем мелких чешуек. Зооспоры, не выходящие в воду, образуют клеточную оболочку и превращаются в толстостенные апланоспоры. При половом размножении формируются двухжгутиковые изогаметы, попадающие в воду и попарно сливающиеся с образованием четырехжгутиковых зигот. Зигота оседает на субстрат, одевается оболочкой и после периода покоя прорастает 4–16 гаплоидными зооспорами или апланоспорами, которые, выходя в воду, прикрепляются к субстрату и образуют новые нити (рис. 103).

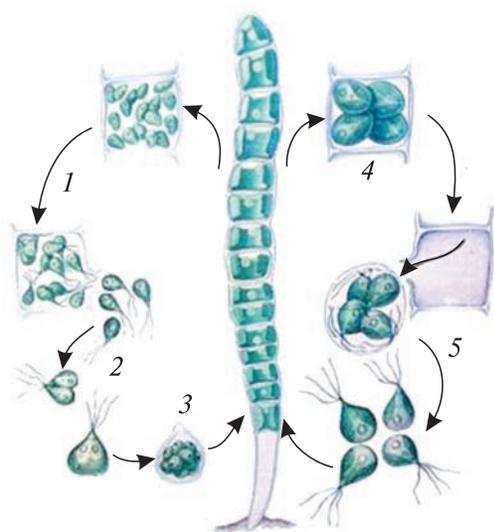


Рис. 103. Жизненный цикл пресноводного улотрикса:
 1 – образование гамет; 2 – копуляция;
 3 – образование зиготы (покоящаяся стадия); 4 – бесполое размножение;
 5 – образование зооспор
 (http://edu2.tsu.ru/res/1914/text/2_1-1.html)

Класс Trebouxiophyceae

В класс Требуksiофициевые, или Требуksiевые, входят преимущественно одноклеточные коккоидные формы, но могут встречаться нитчатые и сарцинодные типы дифференциации таллома. Среди требуksiофициевых водорослей коккоидный тип таллома характерен для представителей родов *Chlorella*, *Golenkinia*, *Prototheca*, *Trebouxia* и др. Род *Desmococcus* (до сих пор широко известен как *Pleurococcus*) формирует сарциноидный таллом, представители рода *Microthamnion* — таллом в форме ветвящихся кустиков, прикрепленных к субстрату (рис. 104), а представители рода *Leptosira* — нитчатый таллом. Размножаются бесполом путем (вегетативным и собственно бесполом: с образованием автоспор и апланоспор) и половым (оогамия).

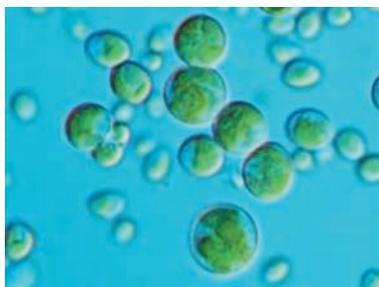
Род *Chlorella* включает одноклеточные зеленые водоросли, лишённые жгутиков. Клетки микроскопических размеров (от 2 до 12 мкм) имеют округлую или овальную форму (рис. 105). *Chlorella* распространена в пресной и соленой воде, в почве. Единственный способ размножения — собственно бесполой (исключительно автоспорами, образующимися в клетке по четыре или восемь и высвобождающимися после разрыва ее стенки). Половой процесс не описан. Благодаря неприхотливости и высокой скорости роста хлорелла широко культивируется в искусственных условиях.



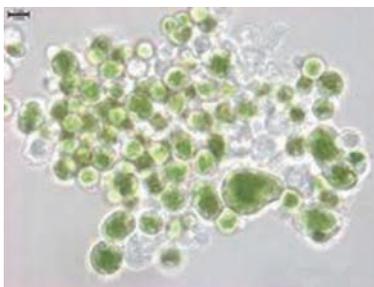
Рис. 104. *Microthamnion* sp.
(<http://ru.wikipedia.org/wiki>)



Рис. 105. *Chlorella vulgaris*
(<http://image.google.ru/imgres?imgurl=http://botany.natur.cuni.cz/algo/>)



а



б

Рис. 106. *Trebouxia arboricola* (а) и *Trebouxia erici* (б)
(<http://botany.natur.cuni.cz/skaloud/Treb/Trearb.htm>;
http://www.lifesci.utexas.edu/research/utex/photogallery/t-z/Trebouxia_erici_911.htm)

Trebouxia – род неприхотливых одноклеточных зеленых водорослей, самых известных, широко распространенных растительных компонентов (фотобионтов) в составе лишайников многих видов (рис. 106). Одиночные клетки водоросли имеют центральный, массивный, звездчатый хлоропласт с пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется зооспорами. Эти водоросли способны развиваться при минимальном освещении и существовать в полной темноте, переходя к гетеротрофному питанию. Некоторые виды встречаются во влажных местах на коре деревьев.

Класс Chlorophyceae

К данному крупному и разнообразному классу относятся одноклеточные, колониальные (в том числе и ценобиальные) и многоклеточные представители с различными типами дифференциации таллома. Размножение вегетативное, собственно бесполое (зооспоры, апланоспоры, автоспоры) и половое (холо-, изо-, гетеро- и оогамия). Жизненный цикл гаплобионтный с зиготической редукцией. Большинство представителей – пресноводные формы, некоторые виды обитают в соленых водах и наземных условиях.

Особенности этого класса водорослей удобно рассмотреть на примерах ряда его представителей.

Водоросли рода *Pediastrum* часто встречаются в чистых прудах, болотах, реках, озерах, иногда в планктоне. Несмотря на разнообразие форм, ценобии педиаструма имеют форму однослойной звездчатой пластинки, состоящей из клеток, расположенных в одной плоскости и соединенных краями. Форма клеток многогранная, причем срединные клетки – с ровными краями, тогда как периферические имеют один или два выроста и для увеличения плавучести могут нести пучки тонких нитей. Нередко клетки смыкаются неплотно, оставляя пустые места, что придает всей колонии сетчатый вид и способствует увеличению плавучести (рис. 107).

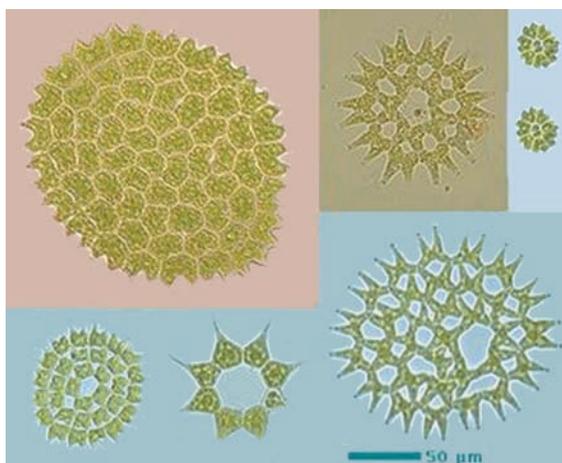


Рис. 107. Ценобии *Pediastrum* spp.
(<http://protist.i.hosei.ac.jp/pdb/images/Chlorophyta/Pediastrum/index.html>)

Хроматофор этих клеток пластинчатый с одним пиреноидом и зернами крахмала, клеточная оболочка довольно толстая, содержит кремний и альгинаны. При бесполом размножении каждая из клеток может превратиться в новый ценобий, так как деление ядра приводит к образованию множества двужгутиковых зооспор, которые внутри материнских клеток объединяются в маленькие пластинки-ценобии, выходящие наружу в результате разрыва оболочки родительской клетки.

При половом размножении двужгутиковые гаметы, попадая в воду, попарно сливаются, образуя диплоидную зиготу. Зигота, прорастая, дает начало четырем гаплоидным зооспорам, каждая из которых превращается в многогранную клетку — полиэдр. В полиэдре формируются зооспоры, слагающиеся позднее в молодой пластинчатый ценобий.

Водоросли рода *Scenedesmus* формируют плоские ценобии, состоящие из 4–16 цилиндрических клеток (рис. 108). Клеточная стенка, содержащая альгинаны, орнаментирована гранулами, шипиками и т. п. В клетках содержится одно ядро и единственный хлоропласт. Бесполое размножение осуществляется при помощи автоспор, которые в материнской клетке складываются в новый ценобий. Дочерний ценобий высвобождается после разрушения материнской клетки.



Рис. 108. *Scenedesmus longispina* (<http://www.amgpgu.ru/Evolution/Presentations/Chlorophyta.pdf>)

Род *Chlamydomonas* включает свыше 500 видов (часть из них требует пересмотра и переописания) одноклеточных водорослей округлой, овальной или каплевидной формы. Клетки окружены необычной по химическому составу клеточной стенкой (образована фибриллярными гликопротеинами и не содержит целлюлозы). У старых особей оболочка несколько отстает от задней части протопласта. В цитоплазме находится одно гаплоидное ядро, две (четыре и более) сократительные вакуоли, крупный чашевидный хлоропласт, в передней части которого расположен глазок (выполняющий функцию фоторецептора), а в нижней утолщенной — пиреноид. В хлоропласте в качестве запасного вещества накапливается крахмал. Хламидомонады активно передвигаются специфическими резкими толчками, обусловленными биением двух одинаковых жгутиков, находящихся на переднем конце клетки (рис. 109). Жгутики покрыты тонкими волосками, состоящими из цепочек гликопротеиновых субъединиц.

В неблагоприятных условиях (пересыхание водоема) хламидомонады втягивают жгутики, ослизняются, и в неподвижном состоянии клетки переходят к делению. В результате деления образуются группы неподвижных клеток. Это так называемая *пальмеллоидная* стадия. При попадании в воду клетки снова образуют жгутики и переходят в подвижное монадное состояние.

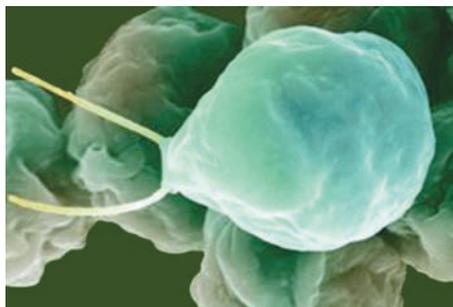


Рис. 109. *Chlamydomonas* sp.

(<http://newfact.ru/priroda/95-vidyaschaya-vodorosl.html>;
<http://www.oceanology.ru/chlamydomonas-swims-with-two-gears/>).

В благоприятных условиях хламидомонада интенсивно размножается бесполом путем в неподвижном состоянии. В результате деления в клетке образуется 2–4–8–16 похожих на маленькую хламидомонаду двужгутиковых зооспор, которые выходят из материнской оболочки и в воде дорастают до взрослой особи. Половой процесс — изогамия, гетеро- или оогамия — у хламидомонады обычно осуществляется в условиях недостатка азота. Гаметы образуются внутри материнской клетки, но в большем, чем зооспоры, количестве (32–64) и отличаются меньшими размерами. При помощи жгутиков гаметы объединяются в пары. После их слияния образуется покоящаяся зигота, которая покрывает толстой оболочкой (*цистоцигота*). Весной при ее прорастании происходит редукционное деление с образованием 4–8 гаплоидных клеток (зооспор).

Большинство видов *Chlamydomonas* обитают в пресных, мелких, хорошо прогреваемых и загрязненных водоемах: прудах, лужах, канавах и т. п. Их массовое размножение является причиной цветения воды.

Водоросли рода *Dunaliella* по внешнему виду похожи на *Chlamydomonas*, однако в клетках отсутствуют клеточная стенка и сократительные вакуоли. Это подвижные одноклеточные водоросли размером 8–11 мкм, широко распространенные в морской воде. Наиболее известным из более чем 20 видов рода

является *Dunaliella salina* (рис. 110). Представители вида способны в больших количествах синтезировать β-каротин (защита от интенсивного светового излучения) и глицерол (защита от осмотического давления), позволяющие им выживать в экстремальных условиях высыхающих соленых прудов. Эти же качества дают возможность использовать водоросли в качестве продуцентов в промышленных производствах. Размножается дуналиелла бесполом (продольным делением клетки) и половым путем (хологамия), в неблагоприятных условиях способна образовывать толстостенные цисты.



Рис. 110. *Dunaliella salina*

(<http://www.google.by/imgres?num=10&um=1&hl=en&client=firefox-a&tbo=d&rls=org.mozilla:r>)

В пресных водах (особенно с высоким содержанием азота) часто встречаются маленькие изящные колонии *гониумов* (*Gonium pectorale*), представляющие собой зеленые пластиночки, каждая из которых состоит из 16 (иногда 4–32) клеток, похожих на хламидомонады (рис. 111). Отдельные клетки связаны друг с другом бесцветной прозрачной студенистой слизью. Слизистые колонии при плавании вращаются. Гониумы размножаются бесполым и половым путем. В результате полового процесса возникает зигота, прорастающая с образованием четырехклеточной колонии (клетки гаплоидны, и после распада колонии могут функционировать как гаметы).

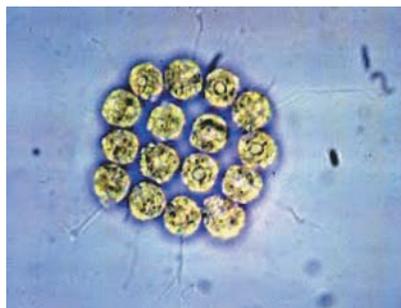
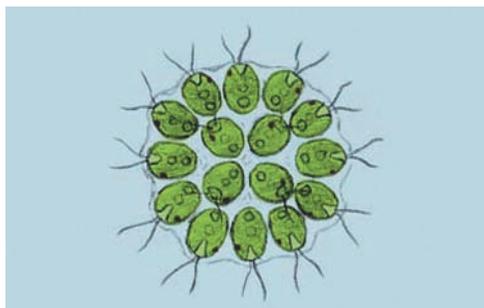


Рис. 111. *Gonium pectorale*

(<http://www.flickr.com/groups/phylomon/pool/53451764@N03/?view=lg>;
http://en.wikipedia.org/wiki/File:Gonium_pectorale_EPA.jpg)

Род *Pandorina* формирует округлые колонии, состоящие из 16–32 также похожих на хламидомонаду и погруженных в общую слизь клеток. Клетки в колонии расположены очень тесно, поэтому принимают граненую форму с выпуклой наружной поверхностью (рис. 112). Колонии плавают, вращаясь. Все клетки колонии способны формировать дочерние ценобии. Пандорины могут переходить в пальмеллоидное состояние.

Очень большой сложности достигает строение колоний у *Volvox* (рис. 113). Это наиболее высокоорганизованные представители класса. Вольвоксы образуют крупные шаровидные слизистые колонии (в диаметре от 0,5 до нескольких миллиметров), в состав которых может входить от 500 до 20 тыс. клеток, располагающихся по периферии слизистого чехла. Каждая клетка по строению подоб-



Рис. 112. *Pandorina* sp.

(<http://www.zo.utexas.edu/research/utex/photogallery/o-r/>)

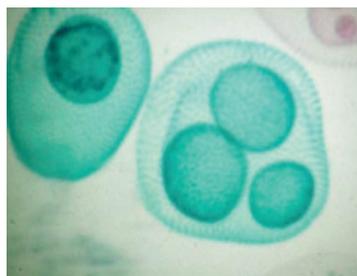


Рис. 113. *Volvox* sp.

(http://www.occc.edu/biologylabs/Documents/Zoo/Answer_3.htm)

на хламидомонадам. В колонии вольвокса отдельные особи не совсем изолированы друг от друга, а соединены тончайшими цитоплазматическими мостиками (*плазмодесмами*). В пределах колонии наблюдается четкое разделение функций между клетками: *вегетативные* ответственны за движение (подвижные клетки) и построение каркаса колонии, *репродуктивные* отвечают за собственно бесполое (*гонидии*) и половое (неподвижные клетки) размножение. В результате деления гонидий внутри материнской колонии формируются дочерние ценобии, которые после ее разрушения выходят наружу. Половой процесс – оогамия.

Представители рода *Chaetophora* (рис. 114) имеют слизистые шаровидные или лопастные талломы. Вертикальные нити ветвятся и заканчиваются бесцветными многоклеточными волосками. Клетки часто специализированны с точки зрения выполняемых функций. Собственно бесполое размножение осуществляется при помощи четырехжгутиковых спор, половое – двужгутиковых гамет. Половой процесс – изо-, гетеро- и оогамия.



Рис. 114. *Chaetophora* sp.
(<http://www.megabook.ru/Article.asp?AID=643133&SA=SA>)



Рис. 115. *Bulbochaete* sp.
(<http://www.megabook.ru/Article.asp?AID=643133&SA=SA>)

Род *Bulbochaete* – пресноводные водоросли с ветвистыми нитями, клетки которых несут длинный бесцветный одноклеточный волосок со вздутым основанием и делятся только один раз (рис. 115).

6.2.2. ОТДЕЛ ХАРОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHAROPHYTA)

Класс Zygnematoephyceae

Класс Зигнемофициевые (конъюгаты) объединяет около 55 родов и более 4 тыс. видов преимущественно микроскопических коккоидных и неветвящихся нитчатых пресноводных водорослей.

Представители класса характеризуются отсутствием в жизненном цикле подвижных жгутиковых стадий. Им не свойственно бесполое размножение спорами, а половой процесс представлен своеобразной формой – конъюгацией. Во время конъюгации происходит слияние протопластов двух клеток, которые выполняют здесь функцию гамет. В результате такого слияния, происходящего через специально образующийся канал, формируется зигота. Внешне две сливающиеся (конъюгирующие) клетки совершенно неразличимы; физиологическая дифференциация на мужскую и женскую клетки хотя и определена, но

узнать ее можно лишь косвенно и спустя некоторое время — по положению зиготы. В том случае, когда скорости перетекания сжавшихся протопластов одинаковы, зигота образуется в конъюгационном канале (изогамия). Эта форма полового процесса характерна для большинства водорослей-конъюгат. Но у более развитых в эволюционном отношении водорослей наряду с изогамией существует и физиологическая анизогамия, или гетерогамия. В этом случае протопласты обеих конъюгирующих клеток одинаковы по размерам, но один из них (мужской) активно перетекает через конъюгационный канал из отдающей клетки в воспринимающую, где и сливается со сравнительно неподвижным (женским). Тогда зигота формируется только в воспринимающей (женской) клетке (рис. 116). Образующаяся в результате конъюгации одноклеточная зигота покрывается толстой оболочкой, превращаясь в зигоспору. После периода покоя зигоспора образует *проростки* (процесс сопровождается мейозом), вырастающие в новые нити. Конъюгация может происходить между клетками разных нитей (лестничный тип) или клетками одной нити (боковой тип). Для нормального протекания конъюгации необходимы оптимальные условия — теплая вода и интенсивная освещенность. Весь процесс занимает не более 7–14 дней начиная с момента образования конъюгационных каналов и до созревания зигот.



Рис. 116. Конъюгация зигнемофициевых водорослей (<http://www.google.by/imgres?start>)

Вегетативное размножение одноклеточных конъюгат происходит обычным делением в поперечной плоскости, нитчатых и колониальных — распадением на отдельные фрагменты. Конъюгаты характеризуются разнообразно построенными хлоропластами с пиреноидами. В хлоропласте в качестве запасного вещества накапливается крахмал. Строение клеточных оболочек (трехслойных) у конъюгат тоже очень разнообразно. Конъюгат можно встретить на всех континентах, но они требуют вполне определенных экологических условий.

Типичный представитель класса — род *Spirogyra* — объединяет неразветвленные нитчатые водоросли, обитающие в пресных водоемах. Каждая нить, состоящая из одного ряда одинаковых цилиндрических клеток, способных к росту и делению, покрыта слизистым чехлом. Одоядерные гаплоидные клетки имеют характерные хорошо различимые лентовидные спирально закрученные хлоропласты (от 1 до 16), в которых располагаются пиреноиды. Вегетативное размножение спирогиры происходит при случайном разрыве или распадении нити на отдельные фрагменты при неблагоприятных услови-

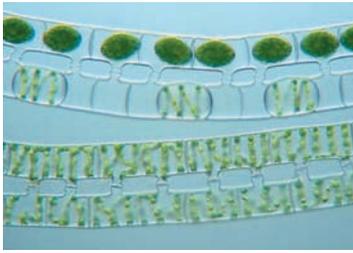


Рис. 117. Конъюгация
спирогиры
([http://edu2.tsu.ru/res/1914/
text/2_1-1.html](http://edu2.tsu.ru/res/1914/text/2_1-1.html))

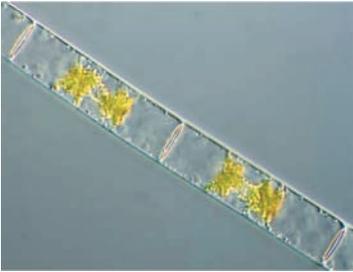


Рис. 118. *Zygnema* sp.
([http://www.google.by/im
gres?um=1&hl=en&clien
t=firefox= http://forum.
mikroskopia.com/index.
php%3Fshowtopic%3D7716](http://www.google.by/imgres?um=1&hl=en&client=firefox= http://forum.mikroskopia.com/index.php%3Fshowtopic%3D7716))

ях. Конъюгация может быть боковой и лестничной (рис. 117). Из прорастающей весной зигоспоры образуется только одна гаплоидная нить (один проросток).

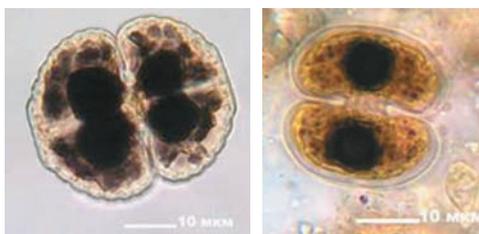
Род *Zygnema* также формирует нити, покрытые слизистым чехлом и состоящие из одинаковых клеток цилиндрической формы. Цитоплазма прижата к стенкам и образует в центре клетки протоплазматический мостик, в котором расположено ядро. Два хлоропласта с центральными пиреноидами расположены по обе стороны от средней линии клетки и имеют характерную звездчатую форму (рис. 118). При неблагоприятных условиях нити зигнемы легко распадаются на отдельные клетки. Встречается лестничная и боковая конъюгация. Зигота формируется в конъюгационном канале и дает начало одному проростку.

Представители рода *Closterium* – одноклеточные водоросли, обитающие в небольших водоемах (прудах, озерах) или сфагновых болотах. Клетки кластериума – не перетянутые посередине, полулунной формы, состоят из двух симметричных половинок-полуклеток. Клеточная стенка с продольными штрихами и мелкими порами также состоит из двух половинок. На заостренных концах клеток находится по одной вакуоли с кристалликами сульфата бария, имеются крупные поры, через которые попеременно выделяется слизь, что способствует специфическому движению «кувырками». Каждая полуклетка содержит по одному крупному центральному хлоропласту, состоящему из осевого стержня, от которого по радиусам отходит несколько пластинок. Хорошо различимое ядро располагается в плоскости симметрии клетки (рис. 119). Кластериум размножается делением клетки в поперечной плоскости. Дочерние особи получают одну полуклетку от материнской клетки, а недостающую достраивают заново. Половой процесс – конъюгация (конъюгационные каналы формируются в области симметрии).



Рис. 119. *Closterium moniliferum* и *Closterium parvulum*
(http://www.hge.spbu.ru/index.php?option=com_content&task=view&id=2915&Itemid=88;
<http://protist.hosei.ac.jp/PDB5/PCDOO79/htmls/73.html>)

Рис. 120. *Cosmarium formosulum*
и *Cosmarium phaseolus*
(<http://oopt.aari.ru/image/Cosmarium-formosulum-Hoff>; <http://oopt.aari.ru/image/Cosmarium-phaseolus-Breb>)



Род *Cosmarium* – один из крупнейших (описано около 1000 видов). Представители обитают в планктоне рек, прудов, озер, а также в сфагновых болотах, иногда массами встречаются в торфяных лужах. Клетки космариума, перетянутые посередине, состоят из двух полуклеток (у разных видов форма различна), в каждой из которых находится один (или несколько) хлоропластов с пиреноидами (рис. 120). Ядро располагается в перешейке. Размножение осуществляется двумя способами: простым делением клетки на две и в результате полового процесса.

6.3. ОТДЕЛ ОХРОФИТОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (ОСНРОФНУТА)

В отношении классификации водорослей, имеющих золотисто-бурую окраску, наблюдается большое разнообразие в системах разных авторов. Еще в 1914 г. А. Пашер впервые обратил внимание на ряд сходных признаков у золотистых, желтозеленых и диатомовых водорослей (состав пигментов с преобладанием ксантофиллов над хлорофиллами; запасные продукты: хризоламинарин, масло, отсутствие крахмала; оболочки, состоящие из двух и более частей; часто окремнение клеточных покровов; сходство монадных клеток; образование особых эндоплазматических цист). На основе сходства указанных признаков А. Пашер объединил их в ранге классов в одну эволюционную филу – большой отдел Chrysophyta. Это введение было принято в большинстве систем зарубежных авторов, однако в русской альгологической систематике долгое время золотистые, желтозеленые и диатомовые водоросли присутствовали в ранге самостоятельных отделов. В настоящее время данные группы водорослей в статусе классов принято объединять в отдел Ochrophyta, относящийся к царству Stramenopila (Chromista) в империи Chromalveolata.

Отдел Ochrophyta (Heterokontophyta) включает водоросли, для которых характерны следующие особенности: клеточные стенки разнообразно устроены, часто бывают инкрустированы; обычно имеют два неравной длины жгутика (более длинный жгутик покрыт двумя рядами трехчастных мастигонем, второй – короткий, гладкий); пигменты – хлорофилл *a* и хлорофиллы *c*₁, *c*₂, *c*₃ в разной комбинации, каротины, ксантофиллы (фукоксантин и вошериаксантин); хлоропласты окружены четырьмя мембранами (собственная двойная мембрана и две мембраны хлоропластной эндоплазматической сети, объеди-

няющей хлоропласт и ядро); ламеллы трехтилакоидные; основное запасное вещество — хризоламинарин — откладывается вне хлоропласта (в вакуолях и цитоплазме); имеется глазок — стигма. У водорослей данного отдела представлены почти все типы дифференциации таллома.

6.3.1. КЛАСС CHRYSOPHYCEAE

Класс Золотистые водоросли (Chrysophyceae) представлен микроскопическими, преимущественно пресноводными организмами, распространенными по всему земному шару в водоемах разного типа. Некоторые виды вызывают цветение воды, придавая ей запах рыбьего жира и ухудшая ее питьевые свойства.

Класс объединяет одноклеточные и колониальные (редко многоклеточные) виды с различными типами дифференциации *таллома* (амебоидный, монадный, пальмеллоидный, коккоидный, псевдопаренхиматозный).

Большинство золотистых водорослей представлено монадными (жгутиковыми) формами. Часто встречаются двужгутиковые виды с апикальными жгутиками разной длины. Длинный передний жгутик — двигательный — направлен вперед и несет мастигонемы, второй жгутик — короткий и гладкий — направлен назад и может частично или полностью редуцироваться.

Клетки в большинстве случаев лишены жесткой клеточной стенки и покрыты только *плазмалеммой*. Некоторые виды способны образовывать *псевдоподии*. У многих видов поверх плазмалеммы располагаются мелкие органические либо неорганические *чешуйки* (часто кремнеземные) или *домики*. Домики бывают разной формы — шаровидные, овальные, цилиндрические, вазообразные, с одним или несколькими отверстиями. Их стенки могут состоять из целлюлозы, хитина или соединенных вместе органических чешуек. К основанию домика клетки крепятся длинными гибкими ножками (или могут быть свободными).

Независимо от общего уровня организации тела внутреннее строение клетки у золотистых водорослей практически однотипно. В клетках обычно содержатся один или несколько постенных хлоропластов различной формы, одно ядро небольших размеров, у некоторых видов в передней части клетки — одна или больше сократительных вакуолей. Ультраструктура хлоропластов имеет следующие особенности: сложная четырехслойная оболочка; трехтилакоидные *ламеллы*; у некоторых видов — опоясывающая *ламелла*; в хлоропластах могут находиться *пиреноиды*. *Стигма* является частью хлоропласта и расположена на его переднем крае, непосредственно под коротким жгутиком.

Данные водоросли имеют хлоропласты золотисто-желтого цвета, что обусловлено наличием хлорофилла *a* и *c* и большого количества каротиноидов (*антераксантин*, *зеаксантин*, *неоксантин*), наиболее важные из которых — золотистый *фукоксантин* и *виолаксантин*. Соотношением этих пигментов определяется окраска клеток водоросли от чисто-золотисто-желтой до зеленовато-желтой или зеленовато-бурой. У бесцветных представителей, таких как *Spumella*, *Paraphysomonas*, *Anthophysa*, хлоропласты отсутствуют, но имеются лейкопласты.

В основном золотистые водоросли – миксотрофы, это значит, имея пластыды, они способны поглощать растворенные органические соединения и/или частички пищи. У некоторых видов тип питания (автотрофный, миксотрофный или гетеротрофный) зависит от условий окружающей среды или физиологического состояния клетки. Среди золотистых водорослей широко распространен фаготрофный тип питания (они способны поглощать бактерии, дрожжи, микроскопические водоросли и пищевые частички).

Размножаются золотистые водоросли продольным делением клетки, а также фрагментами колоний или таллома. Присуще им также собственно бесполое размножение при помощи снабженных жгутиками *зооспор* или, реже, *апланоспор*. Половое размножение лучше описано у представителей, формирующих домики. Чаще всего половой процесс *хологамный*. Клетки прикрепляются друг к другу в зоне отверстия домика, и их протопласты сливаются, образуя зиготу. Иногда может наблюдаться *автогамия* или *изогамия*.

Для того чтобы перенести неблагоприятные условия, а также в процессе размножения золотистые водоросли в конце весны или поздней осенью формируют *стоматоцисты* (*статоспоры*, кремнеземные *цисты*). Процесс их образования одинаков как при бесполом, так и при половом размножении. Эндогенные цисты золотистых водорослей возникают под плазмалеммой. Оболочки цист образуются в везикуле, ограниченной силикалеммой, и могут или быть гладкими, или нести различные скульптурные образования (шипы, бородавки, кольца, морщины). Цисты всех золотистых водорослей имеют пору, при созревании замыкающуюся полисахаридной пробочкой. При прорастании цист пробочки растворяются и поделившийся или неподелившийся протопласт цисты выходит в виде монады или амебы.

Среди золотистых водорослей широко распространены *хризамебы*, одиночные амебоидные клетки которых можно обнаружить в планктоне пресных водоемов (рек, озер, стариц и болот), а также в заболоченных и сильно заросших канавах, прудах и т. п. Представители рода *Chrysamoeba* имеют микроскопические размеры и округлую форму (рис. 121). В жизненном цикле присутствует жгутиковая стадия.

Типичный представитель хризамеба лучистая (*Chrysamoeba radians*) характеризуется клетками диаметром до 17 мкм с расположенными по периферии псевдоподиями (ризоподиями), за счет изменения размеров и формы которых происходит движение водоросли по субстрату (рис. 122). В цитоплазме клетки находится два постенных окрашенных в светло-желтый цвет хлоропласта, крупное образование лейкозина, пульсирующие вакуоли. Ядро хризамебы – небольших размеров, расположено в углублении одного из хлоропластов. Клетка хризамебы имеет зачаточный жгутик, малозаметный среди многочисленных ризоподий, однако при временном переходе в монадную стадию клетка пре-



Рис. 121. *Chrysamoeba mikrokonta*

(<http://eol.org/pages/90164/overview>).



Рис. 122. Хризамеба лучистая – *Chrysamoeba radians*
(<http://www.glerl.noaa.gov/seagrant/GLWL/Algae/Chrysophyta/Chrysophyta.html>)

кращает движение, постепенно втягивает внутрь ризоподии, увеличивается в размерах и становится яйцевидной или шаровидной. При этом зачаточный жгутик слегка удлиняется и, вращаясь, набирает силу, становясь на время единственным аппаратом движения в толще воды. Размножается хризамеба лучистая вегетативно, путем простого деления клетки надвое. Деление происходит во время движения клетки и протекает довольно быстро, примерно в течение 5–15 мин.

Среди одноклеточных золотистых водорослей можно выделить еще одного представителя – род *Chromulina*, клетки которого гораздо мельче, но устроены аналогично (рис. 123). Это

один из самых крупных родов, насчитывающий более 100 видов. Типичные планктонные обитатели водоемов со стоячей водой.



Рис. 123. *Chromulina* sp.
(<http://www.aquarim-fish.ru/category/vodorosli/page/17>;
<http://www.glerl.noaa.gov/seagrant/GLWL/Algae/Chrysophyta/Chrysophyta.html>)

Род *Ochromonas*, виды которого обычны в планктоне и нейстоне пресных вод, также представлен одиночными, окрашенными в золотистый цвет клетками с двумя гетероморфными жгутиками. Клетки окружены только цитоплазматической мембраной. В центре клетки находится клеточное ядро и два пластинчатых хроматофора. В задней части клетки имеется крупная вакуоль с хризоламинарином, в передней – сократительная вакуоль и глазок. От переднего конца клетки отходят два неодинаковых по длине и форме жгутика (рис. 124).

Особого упоминания заслуживает род *Dinobryon*, свободноплавающие кустистые колонии которого напоминают канделябры, несущие на своих разветвлениях множество золотистых клеток (впоследствии эти клетки превращаются в золотисто-оранжевые шаровидные цисты) (рис. 125).



Рис. 124. *Ochromonas* sp.
(<http://pdfcast.net/ochromonas-danica-overview-encyclopedia-of-life>)

Род *Dinobryon* включает как колониальных, так и одноклеточных представителей, свободноплавающих и прикрепленных. Монадные формы обитают в вазообразных целлюлозных домиках. Кустистая колония образуется в результате размножения продольным делением клетки на две, при этом одна из клеток остается в старом домике, а другая, прикрепляясь к его основанию и вращаясь вокруг собственной оси, формирует новый. В некоторых случаях родительский домик покидают обе клетки. Формирующаяся в результате полового процесса зигота превращается в стоматоцисту. Распространенные представители пресноводного планктона. Некоторые виды служат показателями степени чистоты воды.

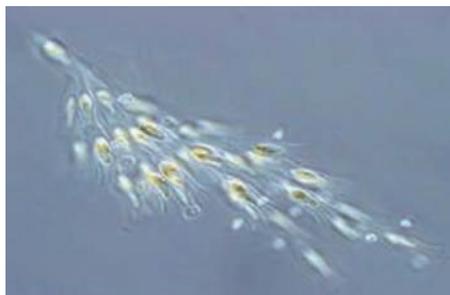


Рис. 125. *Dinobryon* sp.
(<http://ru.wikipedia.org/wiki>)

6.3.2. КЛАСС ТРИБОРНУСЕАЕ (ХАНТНОРНУСЕАЕ)

Класс Трибофициевые, или Желтозеленые водоросли, объединяет около 600 видов в основном микроскопических форм. Их обычные размеры — от 0,5–1,5 мкм до нескольких миллиметров (однако некоторые представители имеют размеры до нескольких сантиметров — *Tribonema*).

Среди желтозеленых водорослей встречаются виды с различными типами дифференциации таллома (коккоидный, монадный, пальмеллоидный, амeboидный, псевдопаренхиматозный, паренхиматозный, нитчатый, разноритчатый, сифональный).

У монадных форм имеется два неравных по длине и морфологии жгутика: на главном жгутике (при движении направлен вперед) расположены перистые мерцательные волоски, боковой жгутик — бичевидный (направлен назад). Жгутики прикрепляются на клетке субапикально (реже латерально). Короткий жгутик заканчивается *акронемой*.

Обычно в клетке присутствует несколько зеленых или желто-зеленых дисковидных (реже пластинчатых, корытовидных, лентовидных, чашевидных, звездчатых) пластид. Фукоксантин отсутствует, из каротиноидов имеются β -каротин, вошериаксантин, диатоксантин, диадиноксантин, гетероксантин, лютеин, виолаксантин, неоксантин и др. Хлорофиллы — *a*, *c*₁ и *c*₂. У немногих видов обнаружены пиреноиды полупогруженного типа. Глазок расположен на переднем конце тела в хлоропласте и ориентирован на базальное вздутие жгутика. Запасное вещество — *волютин*, *жир*, *хризоламинарин* (крахмала не образуется). Помимо хлоропластов в клетках содержатся одно ядро (реже ядер много), комплекс Гольджи своеобразного строения и 1–2 сократительные вакуоли (у подвижных представителей).

У видов с амeboидной, монадной и пальмеллоидной организацией отсутствует клеточная стенка, они покрыты только цитоплазматической мембраной и могут легко менять форму. Иногда «голые» клетки находятся внутри до-

миков, стенки которых могут быть окрашены в бурый цвет солями марганца и железа. У подавляющего большинства трибофициевых имеется целлюлозная клеточная стенка — цельная или состоящая из двух створок. Часто в клеточной стенке присутствует кремнезем, придавая ей твердость и блеск, и известковые инкрустации. Клеточная оболочка может нести различные выросты: шипики, ячейки, бородавки, щетинки, зубчики и т. д. У прикрепленных форм может образовываться вырост оболочки — ножка с подошвой (*прикрепительный диск*).

У нитчатых водорослей с двустворчатými оболочками при распаде нитей клеточные стенки разделяются на Н-образные фрагменты, представляющие собой плотно соединенные половинки оболочек двух соседних клеток. При росте нитей Н-образный фрагмент клеточной стенки двух соседних дочерних клеток встраивается между двумя половинками оболочки материнской клетки. В результате каждая из дочерних клеток наполовину покрыта старой оболочкой материнской клетки и наполовину — новообразованной оболочкой.

Для большинства желтозеленых водорослей характерно бесполое размножение. Вегетативное размножение осуществляется делением клеток пополам, распадом колоний и многоклеточных талломов на части. При собственно бесполом размножении могут формироваться *амебиды*, *зооспоры*, *синзооспоры*, *гемизооспоры*, *гемиавтоспоры*, *автоспоры*, *апланоспоры*, образующиеся в одноклеточных спорангиях. Зооспоры обычно имеют грушевидную форму и два жгутика. У *Vaucheria* (рис. 126) есть *выводковые почки*. У нитчатых известны *акинеты*. Половой процесс (*изо-*, *гетеро-* и *оогамный*) описан у немногих представителей.

При наступлении неблагоприятных условий наблюдается образование *цист*. Цисты (*статоспоры*) бывают эндогенные, одноядерные, реже многоядерные. Их стенка часто содержит кремнезем и состоит из двух неравных или — реже — равных частей.

Трибофициевые встречаются повсеместно, преимущественно в пресных водах умеренных широт, в почве, реже — в солоноватых и морских водах. Входят в различные экологические группы и участвуют в самоочищении загрязненных вод и почв, в образовании илов и сапропелей, в процессе накопления органических веществ в почве, влияя на ее плодородие.



Рис. 126. *Vaucheria* sp.
(<http://www.megabook.ru/DescriptionImage.asp?MID=447689&AID=632100>)

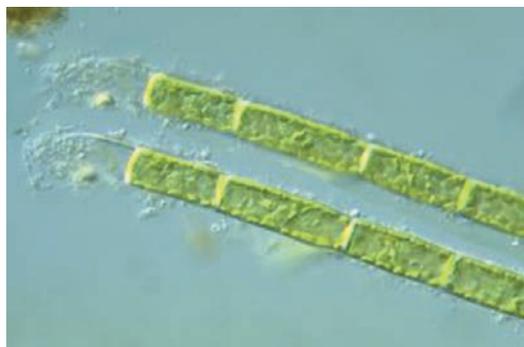


Рис. 127. *Tribonema viride*
(<http://protist.i.hosei.ac.jp/pdb/images/Heterokontophyta/Tribonema/viride/index.html>)

Широко распространены в различных пресных водоемах представители рода *Tribonema* (*Tribonema viride*) (рис. 127). Таллом этих водорослей представлен неветвящимися нитями. Клетки цилиндрические, одноядерные, с желто-зелеными хлоропластами, расположенными постенно. Клеточная стенка двустворчатая и состоит из двух Н-образных половин (створки надвинуты краями друг на друга в середине клетки).

Молодые нити трибонемы прикреплены к субстрату с помощью базальной клетки; когда она отмирает, нити всплывают на поверхность воды или опускаются на дно водоема. Скопления нитей образуют тину.

Поскольку клеточная стенка трибонемы двустворчатая, разрыв нитей при фрагментации (вегетативное размножение) происходит в центральной части клеток. При этом на концах фрагментов нитей образуются характерные вилочковые очертания (пустые половинки Н-образных створок). Собственно бесполое размножение осуществляется при помощи разножгутиковых зооспор, формирующихся в вегетативных клетках таллома. В окружающую среду зооспоры выходят через створки клеток. При наступлении неблагоприятных условий в нитях трибонемы образуются акинеты и апланоспоры с толстой двустворчатой оболочкой, заполненные каплями масла и жира. Половой процесс – изогамия.

Представителей рода *Botrydium* часто можно встретить на влажной почве берегов водоемов, лесных дорог, засыхающих луж в виде зеленых блестящих пузырьков (1–2 мм в диаметре), прикрепленных к субстрату бесцветными ветвящимися ризоидами (рис. 128).

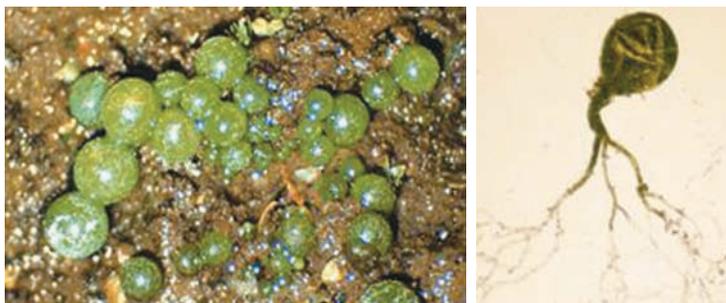


Рис. 128. *Botrydium granulatum*

(<http://valdeperrillos.com/book/export/html/5241>; http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species_id=32364)

Таллом сифональный, содержит многочисленные ядра и пластиды в пристенном слое цитоплазмы. В центре клетки имеется вакуоль. Во время дождя, когда ботридиум заливается водой, внутри пузырька образуются многочисленные двужгутиковые зооспоры (при этом содержимое пузырька распадается на одноядерные фрагменты), выходящие из отверстия в верхней части или через разрывы оболочки. Зооспоры распространяются в воде, оседают на влажной почве и развиваются в новые формы. В засушливый период содержимое пузырька образует апланоспоры или перетекает в ризоиды и там распадается на толстостенные цисты. При увлажнении цисты или прорастают непосредственно в новые талломы, или формируют зооспоры. Половой процесс – изо- или гетерогамия.

6.3.3. КЛАСС ДИАТОМОРФУСЕАЕ (BACILLARIOPHYCEAE)

В настоящее время нет устоявшейся системы диатомей. В большинстве систем класс диатомей (Diatomophyceae) рассматривается в ранге отдела с двумя (Centrophyceae, Pennatophyceae) или тремя (Coscinophyceae, Fragilariophyceae, Bacillariophyceae) классами. В данном издании диатомовые наряду с другими группами водорослей приводятся в ранге одного класса (в широком смысле) в составе отдела Ochrophyta (Г. А. Белякова и др., 2010).

Принято считать, что к классу диатомей относится около 300 родов, включающих 10–12 (до 25) тыс. видов (однако некоторые авторы убеждены, что истинное количество видов диатомей может достигать 1 млн).

Класс Диатомовые (Бациллариофициевые) водоросли объединяет одноклеточные и колониальные коккоидные формы (рис. 129). Монадный тип представлен только на репродуктивной стадии (одножгутиковый, реже двужгутиковый сперматозоид).

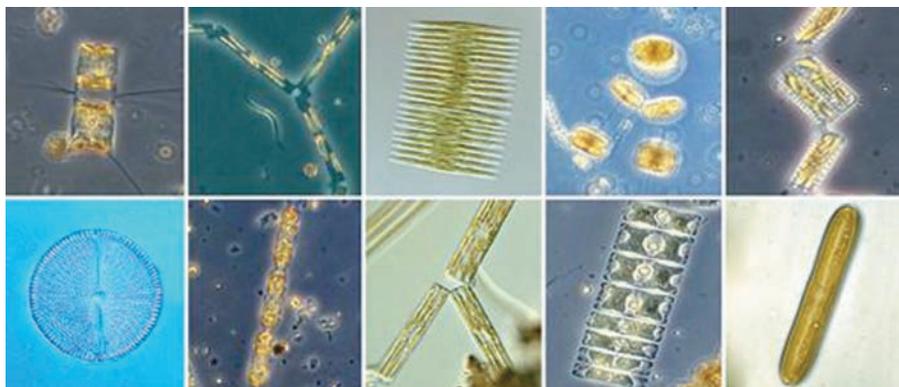


Рис. 129. Диатомовые водоросли

(<http://biology.ru/course/content/chapter2/section2/paragraph1/theory.html>)

Для диатомовых характерно наличие поверх плазмалеммы особого, состоящего из аморфного кремнезема клеточного покрова — **панциря**. Кроме кремнезема в состав панциря входит примесь органических соединений, железа, алюминия, магния. В редких случаях (например, у *Phaeodactylum tricorneratum*) кремнезем отсутствует. Снаружи панциря, как и внутри него, располагается тонкий слой органического вещества.

Панцирь состоит из двух половинок — верхней большей (*эпитеки*) и нижней меньшей (*гипотеки*), входящих друг в друга (эпитека надевается на гипотеку). Поверхность створки эпитеки называют *эпивальва*, гипотеки — *гиповальва*. Поясковый ободок эпитеки — *эпицингулюм*, гипотеки — *гипоцингулюм*. Поясковые ободки, вложенные друг в друга, образуют *поясок*. Створка обычно плоская, ее загнутые края называют *загибом створки* (низкий или высокий). Между поясковым ободком и загибом створки могут возникать дополнительные (один или много) *вставочные ободки* (*кольцевые*, *воротничковые* или состоящие из нескольких фрагментов — *полукольцевые*, *ромбовидные*, *чешуйча-*

тые), участвующие в обеспечении роста панциря. Выделяют два основных типа створок – *актиноморфные* (радиальные), характерные для центральных диатомей, и *зигоморфные* (билатеральные), характерные для пеннатных диатомей. Часто концы створок одинаковые (*изопольные створки*), но иногда они различаются по форме (*гетеропольные створки*). Некоторые пеннатные диатомеи имеют *шовную систему*, обуславливающую способность к скользящему типу движения. В панцире есть перфорации (поры и ареолы), обеспечивающие сообщение протопласта с внешней средой.

Клетки содержат одно крупное ядро, располагающееся в центре, митохондрии, комплекс Гольджи, вакуоль с клеточным соком. Хлоропласты (обычно пристенные) довольно разнообразны по форме, величине и количеству в клетке. Их окраска зависит от сочетаний набора пигментов, среди которых преобладают бурые – β -каротин, диатомин, фукоксантин, неофукоксантин, диатоксантин, маскирующие наличие хлорофилла *a* и *c* (c_1 , c_2 , c_3). Продукты ассимиляции – *хризоламинарин*, *волютин*, *масло*.

При делении диатомей (вначале протопласт со всеми органеллами делится на две равные части, ядро делится митотически) половинки панциря расходятся, и каждая дочерняя клетка получает только одну половину. У обеих клеток старая половинка панциря становится эпитекой, а гипотека достраивается заново. При этом одна из клеток сохраняет размер материнской, а вторая становится меньше. Поэтому в ряду поколений размеры вегетативно размножающихся диатомей уменьшаются. Особую роль в жизни диатомей играет кремний, необходимый для построения панциря. Усвоение кремния происходит в соответствии с ритмом деления клеток и зависит от химических и физических свойств окружающей среды. При недостатке в воде кремния размножение приостанавливается.

Восстановление максимально возможных размеров клеток осуществляется в результате полового размножения с образованием *ауксоспор*.

Образовавшаяся в результате копуляции гаплоидных гамет диплоидная зигота без периода покоя быстро растет и образует *ауккоспору*, одевающуюся оболочкой. После созревания ауккоспоры в ней развивается новая вегетативная клетка, у которой сначала образуется эпитека, а затем гипотека. Такие клетки значительно превышают размерами родительские, и таким образом в результате полового процесса происходит восстановление исходных размеров клеток, уменьшившихся в течение вегетативного размножения. Ауккоспоры могут возникать также *автогамно* (слияние двух гаплоидных ядер одной клетки) или *апогамно* (из вегетативных клеток).

Половой процесс диатомовых может происходить в форме изо- или оогамии. Для большинства пеннатных диатомей характерна изогамия (гаплоидные одинаковые гаметы лишены жгутиков), напоминающая конъюгацию зеленых водорослей. У центральных водорослей оогамный половой процесс. У представителей некоторых родов (*Nitzschia* и *Navicula*) возможна физиологическая анизогамия – одна гамета способна передвигаться, а вторая неподвижна.

Диатомовые водоросли – диплоидные организмы, гаплоидны у них только гаметы, образующиеся непосредственно перед половым процессом. Сле-

довательно, для них характерен диплобионтный с гаметической редукцией цикл развития.

Диатомеи – преимущественно фотоавтотрофные организмы, однако способны проявлять большую пластичность в усвоении как минеральных, так и органических веществ. Некоторые диатомовые водоросли могут переходить от автотрофного питания к гетеротрофному. Известны некоторые формы, полностью лишённые хлоропластов, – облигатные гетеротрофы.

Клетки (панцири) различных диатомовых водорослей могут иметь либо радиальную, либо двустороннюю симметрию. Этот признак является систематическим – первых традиционно относят к группе **центрических**, а вторых – к группе **пеннатных** (*перистых*). Прежде группы центрических и пеннатных диатомей рассматривались в ранге классов, представители которых объединялись на основании морфологических признаков. Дополнительно можно выделить еще два типа симметрии: *триллиссоидный* (структуры створки располагаются по дугам и радиусам окружности, центр которой расположен вне клетки) и *гоноидный* (с угловатой створкой).

Диатомеи, традиционно относимые к центрическим

Представители имеют панцири, через створки которых можно провести три и больше осей симметрии, т. е. это круглые, многоугольные эллиптические водоросли. Широко представлены в планктоне морей и океанов как одни из главных продуцентов органического вещества. Это одноклеточные и колониальные формы, у которых отсутствует подвижность. В цикле развития некоторых видов сохранились подвижные клетки (мужские гаметы – сперматозоиды) с одним перистым жгутиком (половой процесс – оогамия). У других видов половой процесс редуцирован. Типичный представитель – род *Cyclotella*, водоросли которого образуют одиночные одноклеточные талломы (редко колонии в виде непрочных цепочек), напоминающие невысокую круглую коробочку. Многочисленные хлоропласты имеют вид мелких пластинок. Некоторые представители способны формировать хитиновые фибриллы, улучшающие плавучесть и защищающие от поедания зоопланктоном (рис. 130).



Рис. 130. *Cyclotella comta*
(<http://www.dr-ralf-wagner.de/Kieselalgen-englisch.html>)



Рис. 131. *Actinopterychus* sp.
(<http://www.megabook.ru/DescriptionImage.asp?MID=447693&AID=629427>)

Водоросли рода *Actinoptychus* имеют низкоцилиндрический панцирь с круглыми радиально-волнистыми створками, поверхность которых разделена ребрами на восемь секторов (рис. 131).

Диатомеи, традиционно относимые к пеннатым

Представители группы имеют панцири, через створки которых можно провести две или одну оси симметрии. Встречаются одноклеточные и колониальные формы. Клетки линейные или ланцетовидные (реже эллипсовидные или округлые), подвижные и неподвижные. Для пеннатных диатомей характерен своеобразный изогамный половой процесс (очень редко – оогамия). Типичные представители: род *Pinnularia* – одноклеточная подвижная водоросль вытянутой эллипсовидной формы, обитающая преимущественно в пресных водах, бедных известью; род *Navicula*, один из самых богатых видами среди диатомей, образующих клетки вытянутой формы, часто с сужающимися концами (рис. 132). Род *Nitzschia* имеет палочковидные клетки с заостренными концами, а род *Cymbella* – клетки полулунной формы с прямым или вогнутым брюшным и выпуклым спинным краем (рис. 133).



Рис. 132. *Pinnularia viridis* и *Navicula trivialis*

(<http://de.wikipedia.org/wiki/Pinnularia>; <http://www.diatomloir.eu/Diatodouces/Rapcinqbis.html>)



Рис. 133. *Nitzschia* sp. и *Cymbella lanceolata*

(<http://protist.i.hosei.ac.jp/pdb/images/heterokontophyta/raphidinea/>;
<http://www.megabook.ru/Article.asp?AID=643133&SA=SA>)

У многих диатомей клетки после деления не расходятся, образуя колонии. Клетки в колониях не связаны между собой, плазмодесмы отсутствуют. Клетки могут соединяться всей поверхностью створок, образуя нитевидные или лентовидные (*Fragilaria*) колонии (рис. 134).

Если клетки имеют клиновидную форму, формируется веерообразная колония *Meridion* (рис. 135).

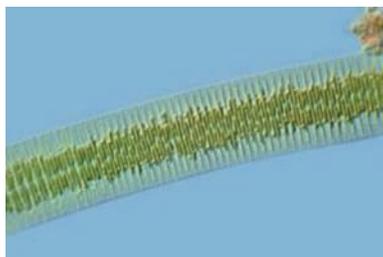


Рис. 134. *Fragilaria capucina*
(<http://eol.org/pages/917763/overview>)



Рис. 135. Веерообразная колония *Meridion circulare*
(http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Meridion_circulare_2.jpeg?uselang=ru)

Клетки, соединенные только уголками, формируют колонии в виде цепочек (*Tabellaria*) или звездочек (*Asterionella*) (рис. 136).

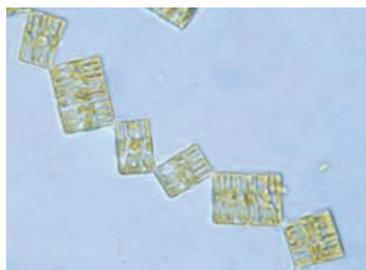


Рис. 136. *Tabellaria flocculosa* и *Asterionella* sp.
(<http://craticula.ncl.ac.uk/EADiatomKey/html/taxon13820020.html>, <http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/indexmag.html?http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/wimsmall/diadr.html>)

Колонии могут иметь вид слизистых трубок, внутри которых содержатся отдельные подвижные (*Navicula*, *Cymbella*) или неподвижные клетки (рис. 137).

Колониальные диатомеи бывают планктонными и прикрепленными к субстрату слизистой подошвой. Колонии, образованные диатомовыми водорослями, имеют разные размеры и форму, что зависит от способа соединения клеток и количества слизи. Образуются колонии всегда из одной клетки в результате последовательных и многократных делений. Все клетки при этом остаются самостоятельными, и распад колонии не приводит к их гибели. Слизистые колонии часто бесформенны, клетки в них расположены беспорядочно, однако встречаются также колонии, оформленные в виде ветвистых трубочек и листовых пластинок. Они обычно существуют в прикрепленном к субстрату виде,

реже плавают свободно. Прикрепленные формы часто образуют своеобразные пучковидные или кустиковидные колонии. При этом исходная клетка сначала прочно прикрепляется одним концом к субстрату при помощи слизи, которая выделяется слизиной порой на базальном конце створки и образует слизистую подошву. В процессе последующих делений клеток общая слизистая подошва разрастается и разветвляется, в результате возникает кустиковидная колония. Увеличение поверхности путем объединения клеток в колонию — это одно из наиболее эффективных приспособлений к парению для пассивно плавающих диатомей. Кроме того, слизь, которая легче воды, препятствует погружению отдельных клеток и колонии в целом. Парению в воде также способствуют имеющиеся на панцире многих планктонных форм разнообразные выросты, увеличивающие общую площадь поверхности.



Рис. 137. *Cymbella* sp.
(<http://www.dr-ralf-wagner.de/Kieselalgen-englisch.html>)

Форма колоний, не выделяющих слизь, зависит от способа соединения клеток и очертаний створок. Могут образовываться нитевидные, лентовидные, веерообразные колонии.

Многие пеннатные диатомовые водоросли способны к активному движению. Они передвигаются по-разному: толчками во все стороны, поворотами с боку на бок и медленными вращениями вокруг своей оси. Особый тип движения характерен для некоторых бентосных диатомей, он достигается благодаря наличию шва — продольной щели панциря, через которую протопласт контактирует с субстратом.

При наступлении неблагоприятных условий диатомовые могут формировать споры с толстым округленным панцирем (центрические морские диатомеи) и морфологически близкие к вегетативным покоящиеся клетки (пресноводные центрические и пеннатные диатомеи), богатые запасными веществами, необходимыми при их прорастании.

Диатомеи широко распространены во всевозможных биотопах. Они живут в океанах, морях, солоноватых и пресных водоемах: стоячих (озерах, прудах, болотах и т. д.) и текучих (реках, ручьях, оросительных каналах и др.). Распространены в почве, воздухе, образуют богатые сообщества во льдах Арктики и Антарктики. Такое широкое распространение диатомовых обусловлено их пластичностью по отношению к различным экологическим факторам и в то же время существованием видов, узко приспособленных к экстремальным значениям этих факторов. Диатомовые — фототрофные организмы, но среди них встречаются миксотрофы, симбиотрофы, а также бесцветные гетеротрофные формы.

Диатомовые занимают исключительное положение в общем круговороте веществ в природе. Питательная ценность планктонных диатомей велика и не уступает ценности пищевых растений, а в некоторых случаях даже превосходит ее.

Глава 7

ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

Всю очень разнообразную группу организмов, называемых грибами в самом широком смысле, можно описать фразой английского миколога Д. Хоуксворта (1990): «Это организмы, которые изучают микологи», свидетельствующей о том, что дать общую характеристику данных микроорганизмов крайне сложно.

До середины XX в. грибы считались отделом царства растений и характеризовались как низшие растения, не имеющие хлорофилла и питающиеся гетеротрофно. Как следствие этого, в устаревшем в настоящее время научном понимании (бесхлорофилльные низшие растения) грибы представляли собой очень разнородную группу организмов. В 1959 г. Р. Уиттекер, предложивший свою четырехцарственную систему, выделил все грибы в отдельное царство. Согласно системе Л. С. Олайва (1975) царство грибов содержало два отдела – Oomycota и Eumycota, а при включении в него отдела Мухомycota – три (Гарибова Л. В., 1980). К этим системам была близка система Х. Крайзеля (1988), в которой хитридиомицеты и лабиринтуломицеты выделялись в ранг самостоятельных отделов – Chytridiomycota и Labyrinthulomycota.

В соответствии с получившей широкое признание пятицарственной системой живого мира Р. Уиттекера (1969) с модификациями Л. Маргулис (1983) к царству Protista в ранге отделов отошла значительная часть миксомицетов и грибов, имеющих в жизненном цикле подвижные стадии, – Acrasiomycota, Мухомycota, Plasmodiophoromycota, Chytridiomycota, Oomycota. Согласно данной системе к царству Fungi относят неподвижные грибы и лишайники в ранге отделов Zygomycota, Ascomycota, Basidiomycota, анаморфные грибы, Mucorphyta (лишайники).

В системе семи царств (Protozoa, Chromista, Plantae, Cryptista, Animalia, Fungi, Archezoa) Т. Кавалье-Смита (1978) грибы и грибоподобные организмы также отнесены к двум царствам: в царство Fungi вошли все неподвижные грибы, в царство Chromista (Heterocontae) – все грибы, имеющие в цикле развития подвижные стадии (псевдогрибы). Миксомицеты отошли к царству Protozoa, или Мухобiontes. Позднее, в 1981 г., автор привел несколько усложненную систему, составленную с учетом электронно-микроскопических и цитохимических исследований и включающую уже девять царств: Eufungi (с шестью типами безжгутиковых грибов), Ciliofungi (с двумя типами грибов с задним жгутиком), Animalia, Biliphyta, Chromophyta (включая фикомицетов), Cryptophyta, Euglenozoa, Protozoa (включая миксомицетов), Viridiplantae.

В 1998 г. Т. Кавалье-Смит предложил разделить царство грибов на два подцарства: 1) Eumycota с двумя отделами – Archemycota (семь классов) и Microsporidia (два класса) и 2) Neomycota с двумя отделами – Ascomycota (семь классов) и Basidiomycota (четыре класса).

В последние годы принято выделять несколько основных критериев, позволяющих уточнять систематическое положение отдельных групп организмов, – филогенетический, структурно-морфологический и эколого-трофический. Поэтому вычленив среди них по филогенетическому критерию единую кладу – царство настоящих грибов – удалось только с появлением и развитием молекулярной филогенетики и геносистематики. Согласно третьему критерию современная наука разделяет весь живой мир на три крупные эколого-трофические группы, или экоморфы, – *растения*, *животные* и *грибы*, не совпадающие с одноименными таксономическими группами (царствами). В эколого-трофическую группу *грибов* входит царство настоящих грибов и исключенные из этого царства таксоны, которые получили название «грибоподобные организмы», «псевдогрибы» или «микоиды».

В соответствии с современными представлениями *грибоподобные организмы* на уровне отделов относятся к царству Chromista, или Stramenopila: Оомикоты (Oomycota), Лабиринтуловые (Labyrinthulomycota), Гифохитридиевые (Hyphochytridiomycota); к царству Protozoa: Миксомикоты (Mucromycota), Плазмодиофоровые (Plasmodiophoromycota), Диктиостелиомикоты (Dictyosteliomycota), Акразиомикоты (Acrasiomycota).

К царству Mucota (Fungi) отнесены отделы Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota, Basidiomycota. Необходимо отметить, что положение хитридиомикотов в пределах царства остается спорным.

Таким образом, в настоящее время экоморфа «грибы» не является однородной группой, а разделяется на филы (царства). Большая часть, названная «истинными грибами» (эумицеты), монофилетична и выделена в самостоятельное царство Mucota (Fungi). Меньшая часть, названная «грибоподобны-



Рис. 138. Происхождение и филогенез грибов и грибоподобных организмов (по Л. В. Гарибовой, С. Н. Лекомцевой, 2005).

ми организмами» (псевдомицетами), входит в состав царства Chromista, или Stramenopila, и царства Protozoa (рис. 138).

7.1. ГРИБОПОДОБНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ

7.1.1. ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ, ОТНОСЯЩИЕСЯ К ЦАРСТВУ PROTOZOA (АМОЕВОЗОА, МУХОВИОНТА)

Грибоподобные протозоа, или слизевики, в широком смысле и традиционном понимании в настоящее время не относятся ни к царству, ни к экоморфе грибов, поскольку отличаются способом питания. Для них характерно как осмотрфное питание (всасывание через поверхностные структуры клетки), так и эндоцитоз — захват клетками питательного материала. Эти организмы рассматриваются вместе с грибами только благодаря исторической традиции.

Слизевики – одна из наиболее уникальных по своей природе групп организмов. Они широко распространены в природе и известны уже более двухсот лет. Ряд присущих слизевикам свойств отражает ранние стадии эволюции эукариот, что позволяет расценивать их изучение как серьезную научную задачу. Однако до настоящего времени слизевики остаются группой, систематическое положение и родственные связи которой выяснены не окончательно.

Представители слизевиков стали известны во второй половине XVIII в. (Баттара Дж. А., 1755; Хэллер А., 1768). Первыми были описаны крупные формы как слизистые массы, которые превращаются в плодовые тела, по виду очень напоминающие грибы-дождевики. Поэтому в 1801 г. Х. Х. Персон, основываясь на чисто внешнем сходстве, отнес слизевиков к группе гастеромицетов, в которой они состояли до середины XIX в.

В 1829 г. Е. Фриз, изучивший строение плодовых тел огромного количества макроскопических слизевиков, создал лучшее для своего времени их описание. Через несколько лет нидерландский миколог М. А. Донк на основании весьма условного сходства слизевиков и дождевиков предложил выделить первых в самостоятельную группу слизистых грибов – *Mucomycetes*. В 1850-е гг. в лаборатории А. де Бари был разработан метод изучения полного цикла развития (онтогенеза) слизевиков, при использовании которого установлена связь между спороношением и плазмодиальной стадией. К 1887 г. де Бари доказал, что грибам и слизевикам присуще только внешнее сходство, причем слизевики находятся гораздо ближе к амебоидным простейшим, нежели к грибам. На основании собственных результатов де Бари отнес слизевиков к царству животных и предложил для них новое название *Mucetozoa* (грибы-животные). Однако эта точка зрения на положение слизевиков в системе органического мира большинством микологов была воспринята неоднозначно.

В 1869 г. Л. С. Ценковский ввел понятие «плазмодии» для определения «слизистых масс», образующихся в результате слияния отдельных амев в гигантские амебоидные формы и превращающихся в дальнейшем в плодовые тела. В том же году О. Бреффельд описал диктиостелиевых слизевиков. В 1875 г. М. С. Воронин представил описание цикла развития возбудителя капустной килы – первого представителя паразитических слизевиков – *Plasmodiophora brassicae*.

В 1960-е гг. Л. С. Олайв разработал классификацию микроскопических слизевиков – протостелиевых. В 1970 г. он на основании отличий диктиостелиевых от акразиевых впервые разделил их на две самостоятельные группы. В это же время Дж. У. Мартин и К. Дж. Алексопулос при детальном изучении жизненных циклов различных слизевиков показали их уникальность.

В конце XX в. благодаря молекулярно-генетическим исследованиям и детальному изучению ультраструктуры были прояснены вопросы филогении слизевиков и показаны как их обособленность от других эукариотов, так и полифилетичность самой группы. О. Г. Кусакин и А. Л. Дроздов (1997) предложили отнести слизевиков к царству *Mucobiontes*, а Т. Кавалье-Смит (1998) – к царству *Sarcomastigota*.

Общая характеристика слизевиков

У миксомикотов сложный цикл развития, в котором принято выделять две стадии: *вегетативную (трофическую)* и *генеративную (расселительную)*.

На протяжении вегетативной стадии жизненного цикла, представленной чаще всего многоядерным протопластом — *плазмодием*, способным к амeboидному движению по субстрату, происходит развитие организма, накопление биомассы и вегетативное размножение. Плазмодий — наиболее характерный для слизевиков тип вегетативного тела — образуется из амeboидных и жгутиковых клеток в ходе их развития.

К *надклеточным структурам* относится *псевдоплазмодий*, представляющий сообщество амeboидных клеток, не теряющих в его пределах индивидуальности. Он образуется в результате агрегации отдельных особей с объединением в общую структуру. Псевдоплазмодий внешне напоминает колонию обособленных клеток различного происхождения.

Вегетативная стадия также может быть представлена *одиночными клетками*, которые условно разделяются на *амeboидные клетки*, *жгутиконосные клетки* и *мастигамебы*. *Амeboидные клетки* — наиболее распространенный тип вегетативных одиночных особей. Они в основном одноядерны, имеют микроскопические размеры, передвигаются с помощью псевдоподий и осуществляют фаготрофное питание. Амeboидные клетки слизевиков принято называть *миксамебами* или *амeboидами*. *Жгутиконосные*, или *флагеллятные, клетки* (зооспоры, или *платоциты*, с одним или двумя гладкими передними жгутиками разной длины) присутствуют в жизненном цикле многих слизевиков. Они представляют собой видоизмененных миксамеб, образующих жгутик при повышении влажности субстрата. *Мастигамебы*, или *амебофлагеллятные клетки*, образуют как жгутики, так и псевдоподии. Они представляют собой переходную форму между миксамебами и жгутиковыми формами. Как правило, различные типы одиночных клеток способны к взаимным превращениям.

На протяжении вегетативной стадии амeboидные и флагеллятные формы слизевиков образуют плазмодии и псевдоплазмодии, которые, продолжая развиваться, достигают иногда значительных размеров, после чего распадаются на отдельные клетки — *споры*.

Переход к споруляции определяет начало **генеративной стадии** жизненного цикла, когда осуществляется бесполое размножение и распространение спорами, которые образуются либо в виде массы свободных форм, либо в специализированных структурах — *плодовых телах*, представляющих собой более совершенный способ споруляции, обеспечивающий не только созревание спор, но и их распространение. В плодовых телах различной структуры споры могут формироваться *эндогенно* (внутри плодового тела) и *экзогенно* (на его поверхности). Часто выделяют три основных типа плодовых тел слизевиков: *сорусы*, *сорокарпы* и *спорофоры*. Размеры плодовых тел и количество в них спор значительно варьируют.

Для некоторых слизевиков характерно половое размножение по типу *хологамии*, т. е. слияние вегетативных особей (миксамеб или зооспор) с образованием диплоидной зиготы. У ряда видов отмечена *изогамия*.

Однако у большинства слизевиков наблюдаются агамные отношения (*псевдоконъюгация*, приводящая к образованию псевдоплазмодия; *псевдокопуляция* и *временная плазмодияция*, приводящая к появлению *сомателл*, или недолговечных плазмодиев; *необратимая плазмодияция*, приводящая к образованию долгоживущих плазмодиев). Агамные отношения слизевиков представлены в основном пресекуальным процессом.

7.1.1.1. Отдел Миксомикота, или Настоящие слизевики (Мухомycota, Mycetozoa)

Миксомикоты, или **слизевики**, – группа наземных, видимых невооруженным глазом организмов, насчитывающая более 1000 видов.

Отдел объединяет близкие к амeboидным протистам и грибам микроорганизмы с наиболее примитивной организацией. Это плазмодияльные, или настоящие, слизевики. По отсутствию хлорофилла, образованию у большинства плодовых тел, сапротрофному типу питания и образу жизни они сходны с грибами. А способность к активному амeboидному движению делает их похожими на животных.

Плазмодий – сложное образование. В его составе около 75 % воды, из остальной части около 30 % белков; кроме того, в нем содержится гликоген (животный крахмал) и пульсирующие вакуоли. Некоторые слизевики характеризуются наличием большого количества (до 28 %) извести или других включений. Плазмодий может быть прозрачным или непрозрачным. У большинства слизевиков в плазмодии находятся пигменты, придающие им различные окраски: ярко-желтую, розовую, красную, фиолетовую, почти черную. Окраска плазмодия постоянна для каждого вида, но на ее интенсивность могут оказывать влияние различные факторы внешней среды. Предполагают, что слизевикам с окрашенным плазмодием для формирования споронотения, возникающего после периода вегетативного роста, необходим свет.

Плазмодий не имеет ни собственной оболочки, ни постоянной формы и способен за счет циркуляции цитоплазмы к более или менее активному амeboобразному движению в направлении источников питания (положительный трофотаксис), более влажных мест и навстречу слабому току воды (положительные гидро- и реотаксисы). В вегетирующем состоянии для них характерен отрицательный фототаксис. В большинстве случаев плазмодий имеет вид сети из переплетающихся и сливающихся трубочек (рис. 139).

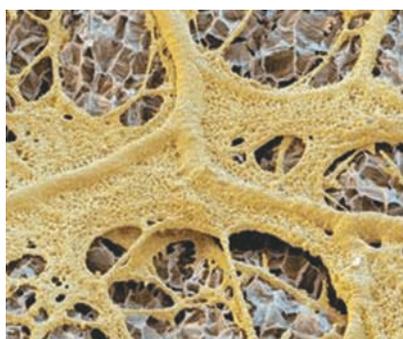


Рис. 139. Плазмодий
Physarum polycephalum
(<http://www.gazeta.ru/science/2008/01/24>)

Размеры плазмодия у разных видов различны – от микроскопически малых величин до нескольких десятков сантиметров. Детальное изучение развития плазмодиев позволило выделить несколько основных типов: *протоплазмодий* (характеризуется микроскопическими размерами и отсутствием тока протоплазмы), *афаноплазмодий* (характеризуется отсутствием развитого слизистого чехла и наименьшей устойчивостью к обезвоживанию) и *фанероплазмодий* (характеризуется большей плотностью, хорошо развитой сетчатой структурой, током цитоплазмы и наличием защитного слизистого чехла).

В процессе перемещения плазмодия в направлении движения появляются протоплазменные выросты, а с противоположной стороны они втягиваются. Скорость движения в разных направлениях может достигать 1 мм в минуту (средняя скорость около 0,1–0,6 мм/мин). Масса плазмодия 20–30 г, но поскольку он распространяется чрезвычайно тонким слоем, то это количество покрывает достаточно большую поверхность. Как правило, движущийся плазмодий напоминает веер с текучими протоплазматическими трубочками, которые толще у его основания, а к наружному краю ветвятся и утончаются. Эти трубочки образованы слегка затвердевшей протоплазмой, сквозь которую быстро перетекает ее более жидкая фракция. Передний край плазмодия представлен тончайшей пленкой геля, отделенного от субстрата только плазматической мембраной и слизистой оболочкой неопределенного химического состава (рис. 140).



Рис. 140. Плазмодий миксомикота
(http://go.mail.ru/search_images?rch)

При наступлении неблагоприятных условий плазмодий может превращаться в утолщенную твердеющую массу – **склероций**, способный очень длительное время (до нескольких десятков лет) сохранять жизнеспособность и опять превращаться в плазмодий.

Если в период вегетативного развития свободноживущие слизевики обитают в сырых темных местах, то стадия спорообразования характеризуется положительным фототаксисом и плазмодий выползает на поверхность субстрата. Здесь в виде выростов (бугорков) на поверхности плазмодия образуются

спорангии с твердой оболочкой — *перидием*. Спорангии в большинстве случаев имеют округлую или овальную форму и у основания обычно сужаются в ножку. Иногда спорангии имеют неопределенную форму, могут ветвиться и переплетаться с соседними спорангиями. В простейшем случае у некоторых представителей отдельный спорангий не образуется, а плазмодий может без морфологических перестроек преобразовываться в *плазмодиокарп*, покрытый перепончатой или хрящевой оболочкой — *перидием* — и сохраняющий форму плазмодия. Внутри него образуются споры. С плазмодиокарпом внешне часто сходен еще один вид спороношения, образующийся более сложным путем: отдельные спороношения на ранних стадиях развития сливаются и возникает единое крупное плодовое тело, покрытое общей оболочкой — *кортексом*. Такое спороношение называется *эталий*.

Для некоторых родов миксомикотов характерно присутствие в основании спороношений остатков плазмодия в виде кожистых пленочек — *гипоталлуса*.

Споры миксомикотов представляют собой округлые клетки, имеющие твердую оболочку, они обычно одноядерные и содержат много гликогена. Мейоз происходит в диплоидном плазмодии, после чего гаплоидные споры отделяются друг от друга с образованием стенки. Некоторые виды имеют двухслойную оболочку спор, состоящую преимущественно из целлюлозы. При созревании спор оболочка спороношения разрывается и разрушается и споры рассеиваются по воздуху. У многих миксомикотов распространению спор способствуют содержащиеся в спороношении особые нити или системы нитей, например в виде сети или каркаса (*капиллиций*); у разных миксомикотов они имеют различное строение и представляют один из важных признаков их систематики. Благодаря различным утолщениям на своей поверхности нити капиллиция способны к гигроскопическим движениям, при которых споровая масса разрыхляется и разбрасывается.

В сухом виде споры жизнеспособны довольно продолжительное время (до нескольких десятков лет). Споры, прорастая в воде, образуют одноядерные зооспоры, имеющие на вогнутом переднем конце один длинный жгутик (второй, изогнутый и короткий, появляется позднее и не всегда бывает заметен). Зооспоры питаются, размножаются делением на две, при делении жгутик втягивается и движение прекращается. Зооспоры становятся более округлыми, превращаясь в миксамеб, которые увеличиваются в размерах и несколько раз делятся. В условиях пониженной влажности гаплоидные споры преобразуются непосредственно в миксамебы, также способные размножаться делением. При определенной концентрации после некоторого периода развития зооспоры или миксамебы (в зависимости от условий влажности) попарно копулируют (половой процесс — хологамия), образуя диплоидные миксамебы, которые, многократно делясь и разрастаясь, формируют плазмодий. Он опять уходит в темные и влажные места, и процесс начинается сначала.

У ряда видов плазмодий может возникать и из отдельной амебы. В этом случае он является гаплоидным.

У некоторых слизевиков вегетативная фаза представлена свободноживущими миксамебами, которые способны к агрегации вследствие хемотаксиса. Веществом, вызывающим движение и агрегацию амёб, является цАМФ. Жизненный цикл типичного миксомикота представлен на рис. 141.

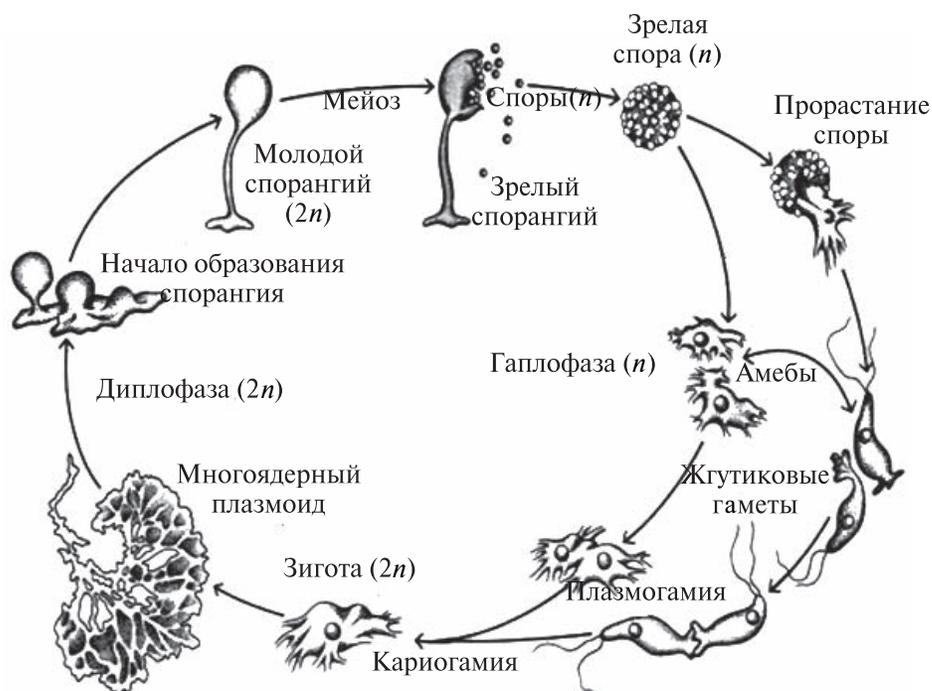


Рис. 141. Жизненный цикл типичного миксомикота (по П. Рейвну и др., 1990).

Слизевики – сапротрофы – питаются на растительных остатках и встречаются повсеместно. Среди наиболее распространенных слизевиков можно назвать вид *Lycogala epidendrum*. Его кораллово-розовый плазмодий образует на мертвой древесине спороношения в виде мелких шариков. Большими размерами плазмодия известны представители рода *Fuligo*. Их большой ярко-желтый пышный пенный плазмодий может вырасти до нескольких десятков сантиметров в диаметре. По количеству известных видов среди слизевиков лидирует род *Physarum*. Плазмодии представителей этого рода бесцветны или окрашены в желтые либо оранжевые тона. Спороношения очень разнообразны по окраске и строению. На древесине часто встречаются слизевики рода *Stemonitis*. Их плазмодий, белый или лимонно-желтый, преобразуется в спороношение в виде тесно скрученных изящных перышек, представляющих собой спорангии удлиненной формы. Спороношения слизевиков рода *Arcyria* также красивы и изящны и отличаются более яркой окраской – карминово-красной, желто-бурой. Очень эффектны спороношения *Leocarpus fragilis*. Они похожи на крошечные сливы с темной блестящей, как бы лакированной, поверхностью (рис. 142).

Рис. 142. Спороношения
слизевиков:

1 – молодые и старые эталии
Lycogala sp.; 2 – спороношение
Arcyria sp.;

3 – спороношение *Diderma* sp.;

4 – спороношение *Trichia* sp.;

5 – спороношение *Physarum* sp.;

6 – спороношение *Leocarpus* sp.

(по: Жизнь растений, 1976;
<http://murzim.ru/nauka/biologiya/8976-slizeviki-miksomicety.html>)



Миксомикоты – активные бактериофаги, играющие значительную роль в регуляции численности и состава почвенных бактерий. В последние десятилетия интерес к этим организмам возрос благодаря большому количеству



Рис. 143. Цикл развития типичного миксомицета
(по Л. В. Гарибовой, С. Н. Лекомцевой, 2005)



Рис. 144. Внешний вид спороношения *Ceratiomyxa fruticulosa* (по С. В. Мельниковой, 2008)

цитологических, биохимических, биофизических и генетических исследований, в которых слизевики использовались как модельные организмы, обладающие уникальной для протистов комбинацией в жизненном цикле микроскопических амёб, плазмодиев и часто хорошо заметных спорофоров.

Миксомикоты объединены в классы Миксогастровые (*Mухogasteromycetes*), Протостелиевые (*Protosteliomycetes*) и Цератиомиксовые (*Ceratiomухomycetes*), объединяющие 5 порядков, 10 семейств.

Класс Миксомицеты (Миксогастровые) – *Мухомycetes* (*Mухogasteromycetes*) – собственно слизевики – наиболее крупный класс отдела, включающий более 400 сапротрофных видов в пределах порядков Лицевые (*Liceales*), Трихиевые (*Trichiales*), Стемонитовые (*Stemonitales*), Физаровые (*Physarales*).

Цикл развития типичного миксомицета представлен на рис. 143.

Классы Протостелиомицеты (Protosteliomycetes) и Цератиомиксомицеты (Ceratiomухomycetes) объединяют наиболее примитивно организованных слизевиков с микроскопическими плазмодиями и спорангиями, содержащими 1 или 2–8 спор. Половой процесс у этих форм не описан (рис. 144).

7.1.2. ОТДЕЛ ПЛАЗМОДИОФРОМИКОТА (PLASMODIOPHOROMYCOTA)

Класс Плазмодиофоромицеты (Plasmodiophoromycetes)

Плазмодиофоровые (Plasmodiophorales) – единственный порядок класса, включающий одно семейство *Plasmodiophoraceae*. В данное семейство входит более 45 видов, объединенных в 14 родов, отличающихся в первую очередь морфологией *цистосорусов*. Наиболее распространенные и известные роды данной группы организмов – *Plasmodiophora*, *Spongospora*, *Tetramуха*, *Polymуха*, *Ligniera*, *Sorodiscus*.

Плазмодиофоромицеты имеют интрацеллюлярную стадию – паразитический плазмодий, т. е. являются облигатными внутриклеточными паразитами, вызывающими заболевания растений, проявляющиеся в виде опухолей. Наиболее вредоносны два вида: *Plasmodiophora brassicae* – возбудитель килы капусты и других представителей семейства Крестоцветные (примерно 200 видов, как культурных, так и дикорастущих) и *Spongospora subterranea* – возбудитель порошистой парши картофеля (рис. 145, 146).

Жизненный цикл плазмодиофоромицетов характеризуется наличием двух трофических и двух расселительных стадий.

Обе трофические стадии представлены жгутиконосными клетками – зооспорами – и настоящими плазмодиями.

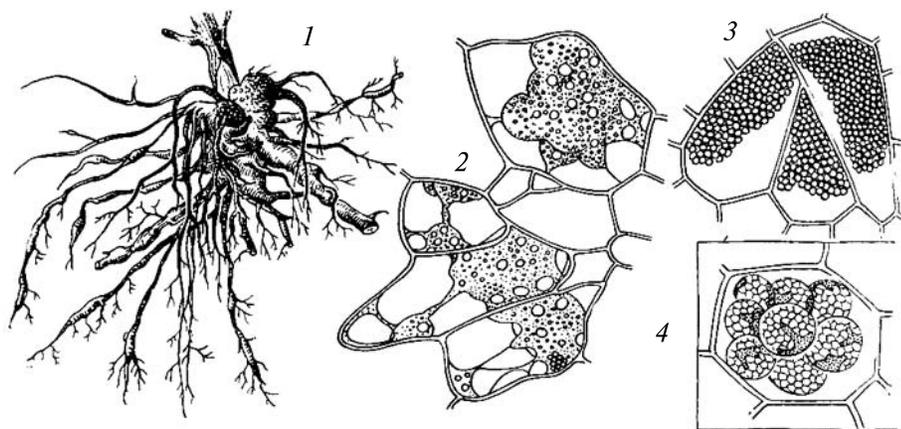


Рис. 145. Кила капусты и порошистая парша картофеля:

1 – общий вид пораженных килкой корней; 2 – клетки корня с плазмодием возбудителя килы; 3 – клетки корня со спорами паразита; 4 – губчатые комочки спор возбудителя порошистой парши картофеля в тканях клубня (по: Жизнь растений, 1976)



а



б

Рис. 146. Вздутия корней *Brassica oleracea*, вызванные *Plasmiodiophora brassicae* (а) и порошистая парша картофеля, вызванная *Spongospora subterranea* (б) ([http://ru.wikipedia.org/wiki/Plasmiodiophora brassicae](http://ru.wikipedia.org/wiki/Plasmiodiophora_brassicae); <http://www.agroex.ru/rus/servisyi/katalog-vrednyix-obektov/bolezni/poroshistaya-parsha>)

Две расселительные стадии представлены споровыми массами или плодовыми телами – сорусами. Первую расселительную стадию составляют *спорангиосорусы* – сорусы, в которых споры прорастают на месте образования. Вторая расселительная стадия представлена либо споровыми массами, либо *цистосорусами* – сорусами, в которых споры не прорастают на месте образования, а распространяются непроросшими. Спорообразование является экзогенным.

Первая трофическая и первая расселительная стадии составляют *спорогенную фазу* жизненного цикла, сопровождающуюся образованием *первичных зооспор*. Они представляют собой сферические, реже несколько вытянутые, клетки, несущие два апикальных жгутика, и содержат одно гаплоидное ядро. Вторая трофическая и вторая расселительная стадии составляют *цистогенную фазу*, сопровождающуюся образованием цист. Во время спорогенной фазы происходит лишь бесполое размножение, а в цистогенной фазе осуществляется половой процесс в виде изогамии, хологамии и, возможно, автогамии.

Жизненный цикл плазмодиофоромицетов гаплодиплофазный, причем и гаплоидная, и диплоидная стадии продолжительны во времени.

В течение *спорогенной фазы* первичные зооспоры, активно передвигаясь во влажной среде, достигают клетки подходящего хозяина. При этом они, возможно, распознают наличие в среде растворенных метаболитов хозяина и движутся в направлении повышения их концентрации. Вблизи потенциального хозяина зооспора втягивает жгутики и инцистируется. В течение двух часов после инцистирования в ней формируется аппарат проникновения в клетку хозяина — *крупная вакуоль* и расположенный в мембранной трубке плотный «шип» из органического вещества.

По прошествии двух часов инцистированная зооспора прорастает *адгезорием* (аппрессорием) — структурой, напоминающей присоску. С помощью адгезория она прикрепляется к поверхности клеточной стенки хозяина. После прикрепления адгезория в инцистированной зооспоре происходит гидролиз молекул гликогена. Это приводит к резкому возрастанию осмотического давления в крупной вакуоли. Она начинает давить на «шип», за счет чего последний выходит через адгезорий и прокалывает клеточную стенку хозяина, в которой образуется отверстие, через него протопласт зооспоры переливается в клетку хозяина. Подобный способ проникновения в клетку является уникальной чертой плазмодиофоромицетов и неизвестен у других организмов.

Протопласт плазмодиофоромицета, проникший сквозь клеточную стенку хозяина, приобретает амебоидную форму. Он входит в соприкосновение с протопластом хозяина и приступает к осмотрофному поглощению питательных веществ.

В связи с паразитическим образом жизни плазмодиофоромицеты утратили способность к фаготрофии и питаются исключительно осмотрофно, не образуя пищеварительных вакуолей. Поэтому протопласт, проникший в клетку хозяина, предпочтительнее называть не миксамебой, а плазмодием, несмотря на его первоначальную одноядерность и амебоидную морфологию.

Первичный (спорогенный) плазмодий покрыт многослойной оболочкой. Хотя наличие оболочки не обеспечивает плазмодию постоянной формы, к амебоидным движениям он все же не способен. Между тем благодаря токам цитоплазмы хозяина через плазмодесмы плазмодии могут перемещаться из одной клетки хозяина в другую.

У видов, паразитирующих на высших растениях, первичный плазмодий, как правило, формируется в летнее время, поэтому его иногда называют «*летним плазмодием*».

Первичный плазмодий, скорее всего, всегда является гаплоидным, так как слияния образующих его первичных зооспор никогда не наблюдалось. В процессе роста первичного плазмодия его ядро претерпевает несколько синхронных митотических делений. В итоге плазмодий становится многоядерным.

По мере развития плазмодий испытывает недостаток питательных веществ. В связи с этим он начинает выделять в среду вещества гормональной природы, которые воздействуют на клетки хозяина, активируя в них ростовые процессы, в результате чего зараженные клетки чрезмерно увеличиваются. В пораженной ткани формируются опухоли.

Через несколько суток после инфицирования «летний плазмодий» приступает к споруляции.

Процесс споруляции начинается с синхронного деления ядер плазмодия. Одновременно в цитоплазме формируются пузырьки, которые окружают образовавшиеся ядра и затем сливаются, разделяя протопласт плазмодия на несколько одноядерных участков — *долек*. Последние являются спорогенными клетками. Распадаясь на дольки, плазмодий становится плодовым телом — *спорангиосорусом*. Ядра долек спорангиосоруса подвергаются двум — четырем последовательным митотическим делениям. В результате в каждой долке образуется 4–12 *вторичных зооспор*.

Зооспоры обычно покидают окружающие их оболочки (клеточную стенку хозяина и оболочку дольки спорангиосоруса) через специальные выводные отверстия, которые образует клетка-долька. Однако нередко высвобождение зооспор происходит только после разрушения или разложения окружающих оболочек.

Вторичные зооспоры морфологически неотличимы от первичных. Они проникают в клетки организма-хозяина, пробивая оболочку клетки с помощью «шипа», и дают начало новым первичным плазмодиям. В течение одного сезона этот цикл может повторяться десятки раз.

Однако и вторичные зооспоры, и первичные плазмодии способны вступать на альтернативный путь развития, переходя в цистогенную фазу жизненного цикла. Этот переход обусловлен протеканием полового процесса.

Цистогенная фаза. Половой процесс у плазмодиофоромицетов изучен недостаточно. Само его существование во многих случаях окончательно не доказано, а лишь предполагается на основании косвенных данных. В то же время этот тип размножения, видимо, играет очень важную роль в жизненном цикле плазмодиофоромицетов.

У разных представителей группы возможны различные формы полового процесса. **Изогамия** — вторичные зооспоры в отличие от первичных могут играть роль гамет. В процессе копуляции их протопласты сливаются, но объединения ядер не происходит. В результате образуется двухъядерная зооспора, несущая четыре жгутика. Она инфицирует клетку хозяина характерным для плазмодиофоромицетов способом (с помощью «шипа»). **Хологамия** — первичные плазмодии, оказавшись внутри одной клетки хозяина, по-видимому, способны сливаться, осуществляя таким образом *хологамный* половой процесс.

В результате слияния вторичных зооспор или первичных плазмодиев образуется форма, несущая генетически разнокачественные ядра. В итоге образуется многоядерный плазмодий, содержащий ядра двух типов, т. е. **дикариотичный**. В противоположность гаплоидному первичному плазмодию дикариотичный плазмодий называют **вторичным** или **цистогенным**.

Жизнедеятельность вторичного плазмодия мало чем отличается от первичного. Число ядер в нем также увеличивается благодаря митозу. Он также питается осмотрфно и тоже выделяет гормоноподобные вещества для активации роста клетки-хозяина. Именно вторичные плазмодии *Plasmodiophora* вызывают образование у растения-хозяина гигантских корневых опухолей.

У видов, паразитирующих на высших растениях, вторичные плазмодии, как правило, формируются в конце осени, и поэтому их иногда называют «зимними плазмодиями».

«Зимний плазмодий» часто отличается от «летнего» более крупными размерами, иногда — локализацией в организме-хозяине. Так, у представителей рода *Plasmodiophora* первичные плазмодии сконцентрированы в клетках корневых волосков, а вторичные — в клетках первичной коры корня. Однако главным отличием вторичных плазмодиев является их дикариотичность.

Через некоторое время во вторичном дикариотичном плазмодии осуществляется *кариогамия*. Вторичный плазмодий становится *диплоидным*. Вскоре он прекращает рост и переходит к споруляции. Это происходит примерно через 30–36 часов после его проникновения в клетку хозяина.

Начало споруляции диплоидного плазмодия сопровождается редукционным делением его ядер. Вскоре плазмодий распадается на одноядерные протопласты, называемые *энергидами*. По мере созревания они покрываются толстой оболочкой и образуют гаплоидные *цисты*, или *покоящиеся споры*.

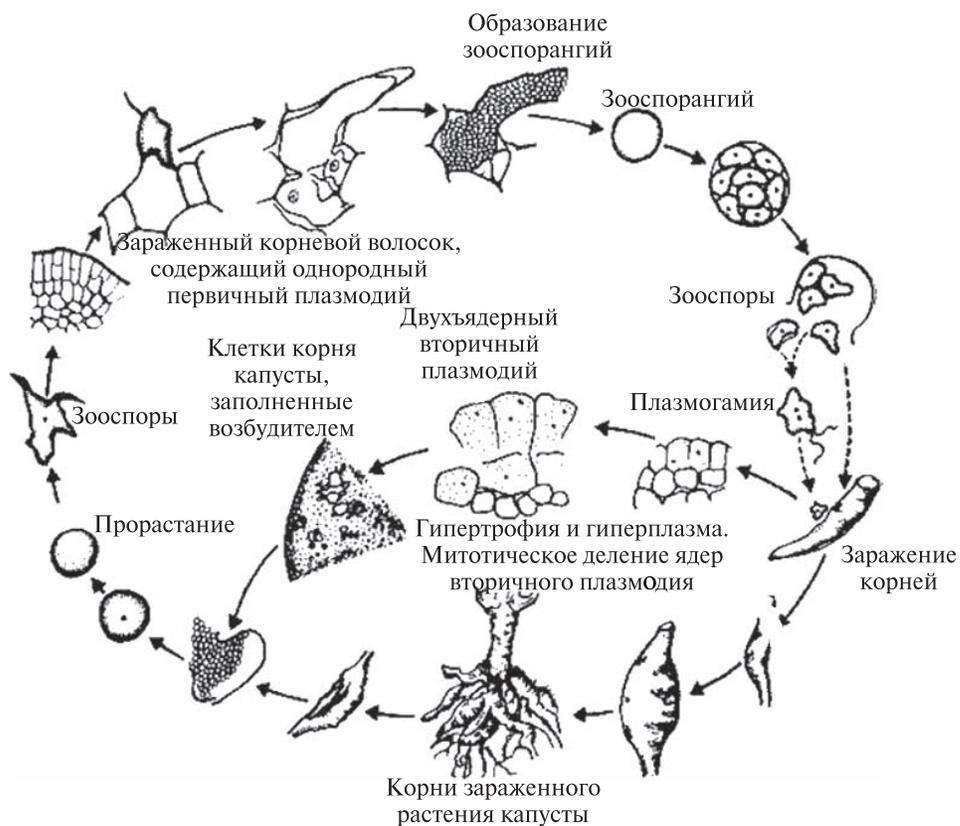


Рис. 147. Биологический и инфекционный циклы развития *Plasmodiophora brassicae* (по К. В. Попковой, 1989)

ры, — клетки, служащие для распространения и перенесения неблагоприятных условий. Оболочка цист двух- или четырехслойная, содержит хитин. **Цистогенез** завершается через 54–72 часа после проникновения плазмодия в клетку хозяина.

Накопление покоящихся спор в клетке растения-хозяина приводит к разрыву ее оболочки, а у высших растений — к разрушению покровных тканей растения-хозяина. При этом цисты пассивно высвобождаются в окружающую среду. Но в некоторых случаях они остаются в оболочке клетки хозяина вплоть до ее разложения бактериями. Споры могут долго сохраняться, прорастая лишь при благоприятных условиях. Как правило, они формируются осенью, перезимовывают и прорастают весной. При прорастании образуются гаплоидные первичные зооспоры, которые заражают новые растения.

Типичные биологический и инфекционный циклы развития *Plasmodiophora brassicae* схематично представлены на рис. 147.

7.1.3. ОТДЕЛ ДИКТИОСТЕЛИОМИКОТА (DICTYOSTELIOMYCOTA)

Диктиостелиевые слизевики были открыты О. Бреффельдом в 1869 г. и длительное время рассматривались в группе клеточных слизевиков, куда кроме них включались акразиомикоты. Отличия диктиостелиомикотов от акразиомикотов впервые показал Л. С. Олайв (1970). Последующие исследования выявили, что в эволюционном плане отдел *Dictyosteliomycota* достаточно обособлен от других групп организмов и состоит лишь в отдаленном родстве с настоящими слизевиками из отдела *Muchomycota*.

В соответствии с системой К. В. Рэпера (1984) отдел представлен **классом Dictyosteliomycetes** и порядком *Dictyosteliales*, объединяющим два семейства — *Acytosteliidae* и *Dictyosteliidae*, 4 рода и более 40 видов. Семейства диктиостелид отличаются в первую очередь способом образования стебелька плодового тела.

Трофическая стадия жизненного цикла диктиостелиевых представлена амебоидными клетками (миксамебами), подвижная жгутиконосная стадия отсутствует. Миксамебы способны образовывать подвижный псевдоплазмодий, вступая при этом в агамные отношения типа псевдоконъюгации. При переходе к расселительной стадии псевдоплазмодий образует плодовые тела — *сорокарпы*, в которых происходит экзогенное спорообразование. Сорокарпы состоят из *сорусов* — шаровидных спороносных головок, расположенных на ножке — *стебельке*, или *стебле*. Стебелек и стенки спор содержат целлюлозу. Споры прорастают новыми миксамебами.

Типичный жизненный цикл диктиостелиевых представлен на рис. 148.

Миксамебы диктиостелиевых представляют собой одноядерные клетки голозойным типом питания. При активном перемещении по субстрату они приобретают удлиненную форму. При этом на переднем конце клетки появляется зона прозрачной цитоплазмы — *гиалоплазмы*, из которой время от времени выступают дольчатые псевдоподии.

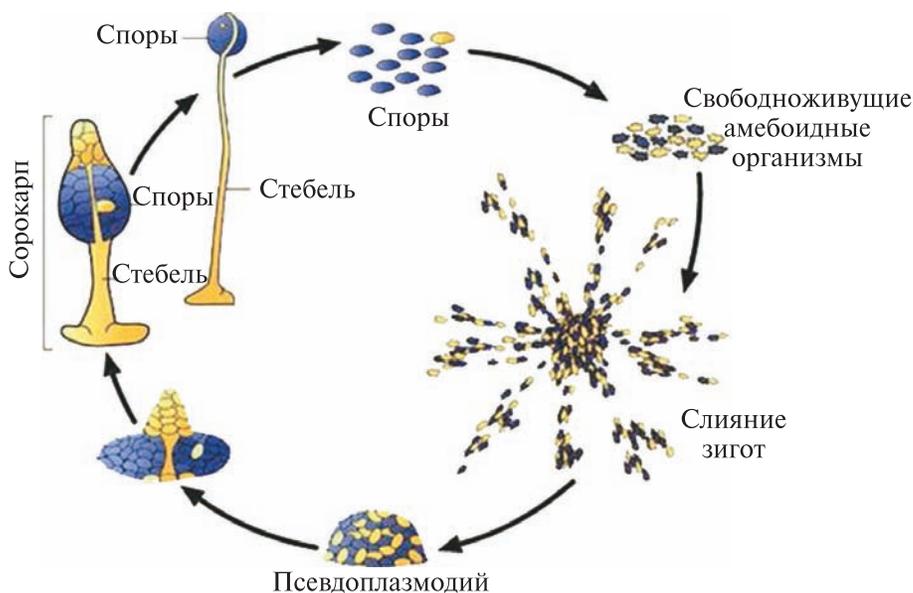


Рис. 148. Жизненный цикл диктиостелиума округлого (<http://www.ebio.ru/pro01.html>)

Миксамебы имеют сократительные и пищеварительные вакуоли. В неблагоприятных для развития условиях амебоидные клетки способны переходить в состояние покоя, распространяя вокруг себя плотную оболочку. Такие покоящиеся клетки называют **микроцистами**. В благоприятных условиях миксамебы способны к вегетативному размножению в форме митотического деления.

При достижении критической численности или истощении запасов пищи амебоиды сливаются в единую структуру, представляющую собой вегетативное тело — **псевдоплазмодий**. Последний не способен к фаготрофному питанию и, соответственно, не является собственно трофической стадией жизненного цикла, а служит переходом от трофической стадии к расселительной.

Образование псевдоплазмодия проходит в два этапа.

1. **Преагрегация** — в течение кратковременного (4–8 часов) преагрегационного периода осуществляются серьезные преобразования в морфологии и физиологии трофических амеб, соответствующие первой ступени их дифференцировки. Клетки прекращают делиться и несколько уменьшаются в размерах. Происходит быстрое снижение их фагоцитарной активности, вплоть до полной потери способности к фагоцитозу. Наблюдается экзоцитоз содержимого пищеварительных вакуолей, которые вскоре исчезают совсем. Экспериментально показано, что если клетки *Dictyostelium discoideum*, находящиеся на более поздних этапах дифференцировки, вернуть в исходные условия, то они еще долго оказываются неспособными к фагоцитозу. Это свидетельствует о значительной степени происходящих перестроек метаболизма. В конце преагрегационного периода в амебах появляются **аутофагические вакуоли**, осуществляющие самопереваривание, которое, по всей видимости, становится основным источником энергии в ходе развития псевдоплазмодия и плодовых тел.

2. **Агрегация** — сближение отдельных особей с их последующим объединением в псевдоплазмодий. Первым видимым свидетельством начала агрегации служит появление **центров агрегации** — отдельных клеток или их небольших групп, которые привлекают к себе других миксамеб благодаря выделению в среду специальных аттрактантов. У целого ряда диктиостелиевых функцию аттрактанта выполняет **акразин** — аденозин-3'-5'-монофосфат (циклический АМФ, или цАМФ) — широко распространенный в живой природе агент межклеточной кооперации. Название «акразин» сохранилось с тех пор, как диктиостелиевых относили к акразиомицетам. Было установлено, что цАМФ вызывает у диктиостелиомикотов положительный хемотаксис даже в очень незначительной концентрации.

Следует отметить, что цАМФ привлекает только миксамеб, прошедших преагрегацию, в то время как трофические особи этим веществом не привлекаются. Специальные рецепторы, воспринимающие цАМФ, располагаются равномерно по всей поверхности миксамеб. Местное повышение концентрации цАМФ индуцирует образование псевдоподий в стимулированном участке.

Циклический АМФ не является универсальным хемотаттрактантом для всех видов диктиостелиомикотов. У ряда видов эти функции выполняют иные, причем по всей видимости различные, вещества. Например, у *Polysphondilium violaceum* и *P. pallidum* аттрактантом служит олигопептид с молекулярной массой около 1500.

Привлекаемые аттрактантами клетки движутся по направлению к центрам агрегации и, собираясь в группы, формируют сплошные **клеточные потоки**. Сливаясь, эти потоки образуют звездообразную клеточную массу, вокруг которой секретируется общая слизистая оболочка. Так формируется псевдоплазмодий — сложное образование, которое в дальнейшем ведет себя как единый организм (рис. 149).

Сформировавшийся псевдоплазмодий приобретает удлинненную форму и начинает активно перемещаться по субстрату (рис. 150). На выбор направления миграции оказывает влияние целый ряд физико-химических факторов, к некоторым из них псевдоплазмодий крайне чувствителен. Псевдоплазмодий обладает фото-, термо- и хемотаксисами, причем его передний конец более чувствителен к определенным стимулам, чем остальные участки тела.

При образовании псевдоплазмодия миксамебы вступают в агамные отношения типа псевдоконъюгации. Между ядрами агрегированных особей происходит интеркариотическое взаимовлияние. Кроме того, в псевдоплазмодии диктиостелиомикотов найдены цитологические доказательства существования «классического» парасексуального процесса, при



Рис. 149. Образование псевдоплазмодия диктиостелиевых (<http://www.en.wikipedia.org>).



Рис. 150. Миграция псевдоплазмодия (Nature. 2011. № 469)

котором гаплоидные ядра попарно сливаются и возникшие диплоидные ядра претерпевают вегетативную гаплоидизацию. Подобные явления обеспечивают высокую изменчивость диктиостелиомицетов даже при отсутствии типичного полового процесса.

При переходе к расселительной стадии псевдоплазмодий образует плодовые тела — *сорокарпы*. В процессе миграции псевдоплазмодий претерпевает дифференцировку на два основных участка — *предножковый* (передний) и *преспоровый* (задний). Оба участка формируются специализированными клетками: соответственно *предножковыми* (образуют ножку плодового тела) и *преспоровыми* (образуют споры).

Клетки преспорового участка псевдоплазмодия характеризуются наличием в них своеобразных *преспоровых вакуолей*, которые содержат ферменты и «строительный материал» для синтеза клеточной стенки будущих спор. В предножковых клетках такие вакуоли отсутствуют, однако в них в большом количестве имеются аутофагические вакуоли, содержащие кислую фосфатазу. Клетки обоих типов отличаются друг от друга по подвижности и целому ряду других (биохимических, морфологических и ультраструктурных) признаков. Соотношение преспоровых и предножковых клеток в псевдоплазмодии — величина более или менее постоянная и составляет ориентировочно 2:1.

Судьба амебодов в исходно гомогенной массе трофических особей определяется тем, на какой стадии ядерного цикла их застала стимуляция к началу «коллективного» этапа развития. Амебоды, находящиеся в S- и G2-фазе, дифференцируются в преспоровые клетки, тогда как предножковые клетки формируются в G1-фазе. Существуют также и дополнительные механизмы контроля специализации клеток с помощью веществ-регуляторов. Впрочем, дифференцировка псевдоплазмодия на преспоровый и предножковый участки является достаточно лабильной и допускает взаимную трансформацию одного клеточного типа в другой.

Миграция псевдоплазмодия по субстрату обусловлена индивидуальной подвижностью составляющих его клеток. Установлено также существование внутри псевдоплазмодия градиентов концентрации аттрактантов, что обеспечивает координирование поведения клеточной массы как единого многоклеточного организма.

После дифференцировки на предножковый и преспоровый участки псевдоплазмодий прекращает движение и преобразуется в *сороген*, т. е. приобретает вертикальную ориентацию и конусовидную форму. Группа клеток, лежащих на субстрате в основании сорогена, формирует расширенный *базальный*

диск. На базальном диске располагается полусферическая масса преспоровых клеток. Наконец, на вершине этой массы находится **папилла** – сосочковидный вырост, образованный предножковыми клетками. Приобретая такую структуру, сороген приступает к формированию плодового тела – **сорокарпа**.

Предножковые клетки папиллы начинают постепенно погружаться в массу преспоровых клеток и, пройдя сквозь нее, пристраиваются сверху на базальном диске. Опустившись на базальный диск, каждая предножковая клетка выделяет и распространяет вокруг себя толстую целлюлозную стенку, а затем погибает. Последующие предножковые клетки укрепляются на поверхности предыдущих. В результате накопления предножковых клеток формируется стержень – **сердцевина стебелька**. Вокруг этой сердцевинки преспоровые клетки секретируют двухслойную **целлюлозную трубку**, покрытую снаружи слизистой пленкой. Сердцевина, окруженная целлюлозной трубкой, образует **стебелек сорогена**.

Удлиняющийся стебелек приподнимает над субстратом массу преспоровых клеток, которая отрывается от базального диска и приобретает форму сферы, расположенной на конце растущей ножки. На вершине этой сферы располагается уменьшающаяся папилла, из которой сквозь массу преспоровых клеток продолжают двигаться вниз предножковые клетки.

Наконец запас предножковых клеток в папилле истощается, и она исчезает. После этого сферическая масса преспоровых клеток, расположенная на вершине стебелька, превращается в **сorus** – спороносную головку, содержащую споры (рис. 151).

Споры одеты толстой целлюлозной оболочкой и устойчивы к воздействию неблагоприятных условий окружающей среды. При прорастании спор из них выходят амeboидные трофические особи. Жизненный цикл диктиостелиомикотов 3–4 суток.

В условиях, неблагоприятных для образования плодовых тел (повышенная влажность, темнота, измененный состав среды и др.), некоторые виды диктиостелиомикотов способны вступать на альтернативный путь протекания жизненного цикла, включающий прохождение полового процесса и образование диплоидной зиготы.

В ходе полового процесса миксамебы попарно сливаются, в результате чего образуются двухъядерные клетки, которые вначале ничем (даже размерами) не отличаются от обычных трофических амeboидов. Лишь спустя некоторое время двухъядерные клетки становятся морфологически хорошо отличимы благодаря значительному увеличению объема их цитоплазмы. Параллельно с этим происходит сначала набухание, а затем и слияние обоих ядер, в результате чего образуется диплоидное ядро. Клетка, в которой произошло слияние ядер, называется зиготой или **гигантской клеткой**. Среди диктиостелиомикотов есть как гомо-, так и гетероталлические формы.



Рис. 151. Плодовое тело диктиостелиевых (<http://www.sciencenewsforkids.org>)

Сформировавшиеся гигантские клетки начинают привлекать к себе гаплоидных миксамеб, выступая фактически в роли центров агрегации. При этом аттрактантом иногда служит цАМФ. В результате образуется плотный агрегат, в центре которого расположена гигантская клетка, а на периферии – гаплоидные амёбы. Вокруг агрегата образуется так называемая *первичная оболочка*, напоминающая слизистую пленку, которая окружает мигрирующий псевдоплазмодий.

Формирование оболочки многоклеточным агрегатом знаменует его превращение в молодую *макроцисту*. После образования первичной оболочки гигантская клетка приступает к фагоцитозу окружающих ее амёбоидных особей. Гаплоидные амёбы, таким образом, обеспечивают питание гигантской клетки.

После поедания гигантской клеткой всех гаплоидных амёб макроциста образует целлюлозную *вторичную оболочку*. Во время формирования вторичной оболочки диплоидное ядро макроцисты претерпевает мейотическое деление с образованием четырех гаплоидных ядер. После прохождения мейоза макроциста окружается *третичной оболочкой* и претерпевает множественные деления ядер. Зрелая многоядерная макроциста с трехслойной оболочкой вступает в период покоя.

В процессе прорастания цитоплазма макроцисты сперва распадается на крупные одноклеточные клетки, называемые *проамёбами*. Последние многократно делятся, образуя трофические амёбоидные особи нормального размера.

Диктиостелиомикоты – сапротрофы, обитающие в листовой подстилке, на почве, мертвых частях растений, разлагающихся плодовых телах грибов или навозе, а также в ризосфере многих растений. Распространены повсеместно, хотя длительное время они рассматривались преимущественно как копрофильные (обитающие на помёте животных) организмы.

Наиболее изученным среди диктиостелиевых является представитель рода *Dictyostelium* – вид *D. discoideum*, впервые описанный в 1933 г. К. В. Рэпером. Он часто встречается на навозе и образует спороношения белого цвета с прямой ножкой длиной 3–8 мм, несущей шаровидную головку спор до 0,2–0,3 мм в диаметре (рис. 152).



Рис. 152. *Dictyostelium discoideum*
(<http://www.digitaltrends.com>)

Наибольшее число диктиостелиевых слизевиков обитает в листовой подстилке и почвах листопадных лесов в зоне умеренного климата. Среди них чаще всего встречается *Dictyostelium mucoroides*. Основным фактором, влияющим на распространение диктиостелид, служит наличие почвенных бактерий, являющихся их основным источником пищи.

Среди диктиостелиевых бывают и хищные формы (*Dictyostelium caveatum*, выделенный в 1982 г. Д. Р. Уодделлом из экскрементов летучих мышей), способные подавлять развитие и поедать других слизевиков, нападая даже на клетки более крупные, чем они сами, и поглощая их фрагменты. Амебы этого вида могут привлекать с помощью аттрактантов амеб других видов, образуя с ними общие агрегаты и используя в качестве пищи. В конечном итоге они образуют плодовые тела, состоящие из клеток только своего вида. Есть и случаи каннибализма.

Диктиостелиомикоты достаточно легко развиваются в культуре (на сенном агаре с бактериями). Кроме того, виды *Polysphondilium pallidum* и *Dictyostelium discoideum* удается культивировать на питательных средах, лишенных бактерий. Диктиостелиды используются в качестве модельных объектов при изучении таксисов, межклеточных взаимодействий, возникновении гетерокариона и других вопросов клеточной биологии.

7.1.4. ОТДЕЛ АКРАЗИОМИКОТА (ACRASIOMYCOTA). КЛАСС АКРАЗИОМИЦЕТЫ (ACRASIOMYCETES)

Класс Acrasiomycetes объединяет два порядка – Acrasiales и Guttulinopsiales и малое количество родов – *Acrasis*, *Pochenia*, *Guttulinopsis*.

Трофическая стадия жизненного цикла акразиомикотов представлена амебоидными клетками – **миксамебам**, жгутиконосные клетки описаны у ограниченного числа видов. Миксамебы способны образовывать неподвижный *псевдоплазмодий*. Псевдоплазмодий формирует плодовые тела – *сорокарпы*, в которых происходит экзогенное спорообразование. Сорокарпы состоят либо из шаровидных спороносных головок, либо из ветвящихся цепочек спор; при этом они могут быть стебельчатыми или сидячими. При созревании сорокарп полностью распадается на споры. Споры прорастают новыми миксамебами.

Жизненный цикл проходит в *гаплофазе* (рис. 153). Половой процесс и агамные отношения не обнаружены.

Миксамебы акразиомикотов представляют собой одноядерные клетки

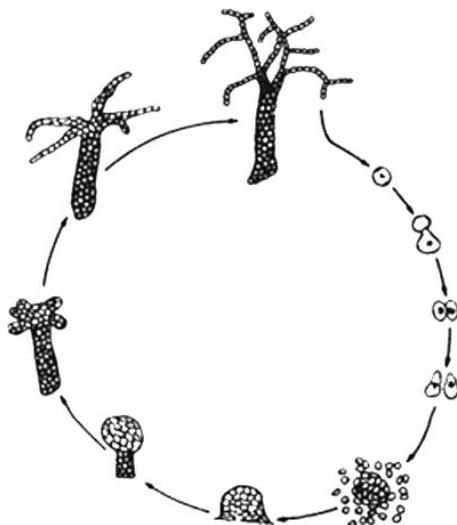


Рис. 153. Цикл развития *Acrasis rosea* (по К. Хаусману, 1988)

овальной формы, изредка образующие дольчатые псевдоподии, более широкие, чем у диктиостелиомикотов. Передний край миксамебы содержит прозрачную цитоплазму, лишенную включений, — гиалоплазму, а задний конец представлен *уроидной зоной* — концевой лопастью, которая содержит сократительные вакуоли.

Миксамебы передвигаются по субстрату, питаясь бактериями, простейшими и миксамебами слизевиков, включая представителей своего вида. Их образ жизни мало отличается от образа жизни других свободноживущих слизевиков.

В процессе вегетации трофические клетки акразиомикотов активно делятся путем митоза.

При исчерпании запасов пищи, наступлении неблагоприятных условий среды или достижении «критической плотности» трофических клеток миксамебы приступают к образованию *псевдоплазмодия* путем агрегации. В ходе агрегации миксамебы акразиомикотов, в отличие от диктиостелиомикотов, не образуют сплошных «клеточных потоков», а двигаются несогласованно по одиночке, вплоть до приближения к центру агрегации.

В результате агрегации миксамебы образуют щитковидную клеточную массу — псевдоплазмодий. В отличие от диктиостелиомикотов псевдоплазмодий акразиомикотов не способен передвигаться как единая структура и поэтому сохраняет неподвижность. Псевдоплазмодии акразиомикотов являются кратковременной структурой, переходной между трофической и расселительной стадиями.

Вскоре после формирования псевдоплазмодий начинает приподниматься над субстратом, приобретая полусферическую форму. На стадии развития плодового тела псевдоплазмодий называют *сорогеном*. Иногда один псевдоплазмодий образует несколько сорогенов. У некоторых видов полусферический сороген, не меняя формы, превращается в примитивное плодовое тело — *сорус*.

Но у других акразиомикотов сороген развивается в более дифференцированное плодовое тело — *сорокарп*. При этом миксамебы, сосредоточенные в верхней части сорогена, образуют сферический спороносный отдел, а клетки основания сорогена формируют цилиндрическую ножку. У большинства видов развитие прекращается на этом этапе, и сороген становится зрелым сорокарпом. Спороносный отдел при этом остается сферическим и образует головку, состоящую из большого числа округлых спор. Ножка также сохраняет первоначальную цилиндрическую форму. Сорокарпы, состоящие из головки и ножки, называют *головчатymi*.

У представителей рода *Acrasis* развитие плодового тела не прекращается на этапе сферической головки. Напротив, спороносный участок сорогена начинает формировать лопасти, направленные радиально от его центра. Постепенно лопасти становятся все тоньше и длиннее и начинают дихотомически ветвиться. Ветвление происходит до тех пор, пока не образуются ветви толщиной в одну клетку — цепочки спор, напоминающие бусы. В результате образуется *древовидный* сорокарп (рис. 154). Степень его разветвленности зависит от числа клеток, составлявших псевдоплазмодий.

Сорусы и сорокарпы состоят из клеток, покрытых полисахаридной оболочкой. В сорусе все клетки одинаковы и имеют округлую форму. В сорокарпе клетки спороносного отдела сферические, а ножки – овалы или цилиндрические. Все клетки сорокарпа вне зависимости от их локализации являются спорами. При созревании сорокарп полностью, включая ножку, распадается на отдельные клетки, каждая из которых может дать начало новой миксамебе. Споры, расположенные на вершине сорокарпа, перемещаются воздушными массами на значительные расстояния, а расположенные у основания – практически не мигрируют и прорастают на месте спороношения.



Рис. 154. Древовидный сорокарп
Acrostichum roseum
(<http://www.google.by/imgres?imgurl>)

Образование плодовых тел у акразиомицетов, по-видимому, преследует единственную цель – переселение части особей в новые местообитания. При этом, с одной стороны, уменьшается конкуренция между миксамебами в исходном местообитании, а с другой – происходит их распространение. Поэтому клетки ножки и клетки спороносного отдела в равной степени выигрывают от споруляции: первые избавляются от конкурентов, а вторые получают возможность переселиться в места, возможно, более благоприятные для жизнедеятельности.

Споры акразиомицетов, как правило, гладкие и не несут скульптурных утолщений. Но у видов, образующих древовидные сорокарпы, клетки веточек имеют по два *гилума* – кольцевидных рубца, оставшихся от соприкосновения с соседними клетками цепочки.

У большинства акразиомицетов споры одноядерные и прорастают одной гаплоидной миксамебой. Но у представителей рода *Pochenia* ядро споры перед прорастанием может митотически разделиться, и тогда спора даст начало двум клеткам, как правило жгутиконосным.

Акразиомицеты ведут типичный для слизевиков образ жизни. Они обитают в лесной подстилке, на влажной разлагающейся древесине, а также на почве и испражнениях животных, однако вопрос их распространения по земному шару недостаточно изучен.

7.1.5. ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ, ОТНОСЯЩИЕСЯ К ЦАРСТВУ CHROMISTA (STRAMENOPILA)

К данному царству наряду с некоторыми группами водорослей и протистов относят три отдела грибоподобных организмов – Лабиринтуломикота (*Labyrinthulomycota*), Гифохитридиомицота (*Hyphochytridiomycota*), Оомицота (*Oomycota*).

7.1.5.1. Отдел Лабиринтуловые, или Лабиринтуломикота (Labyrinthulomycota)

Лабиринтуломикота, или **Сетчатые слизевики** (Labyrinthulomycota), – отдел, традиционно относимый к грибоподобным организмам.

Длительное время лабиринтуловых, кроме траустохитриевых, относили к группе слизевиков (Mucomycetes), которые имели неопределенное положение в общей системе органического мира. Еще с первой половины XX в. некоторые систематики (У. Р. Кук, 1928; и другие) исключали лабиринтуловых из слизевиков и сближали их с саркодовыми или с ризоподияльными водорослями, такими как *Chlamydomоха*. Траустохитриевые на основании морфологических признаков (одноклеточный таллом, близкий к амебоидному, наличие ризомицелия, строение зооспор) включались в группу оомицетов (порядок Сапролегниевых). В 1990-х гг. Т. Кавалье-Смит распределил организмы, традиционно относимые к грибам, между несколькими царствами своей системы. Лабиринтуловые попали в царство Chromista, к ним были отнесены и траустохитриевые.

Некоторые систематики разделяют отдел на три класса – собственно лабиринтуловые (Labyrinthulomycetes), траустохитриевые, или траустохитридиомицеты (Thraustochytridiomycetes) и апланохитриевые (Aplanochytriomycetes). Последний класс включает единственный род *Aplanochytrium*, который в ряде случаев относят к семейству *Thraustochytriaceae* в пределах порядка Thraustochytriales.

Основные роды отдела – *Labyrinthula*, *Thraustochytrium*, *Aulacantha*, *Althornia*, *Ulkenia*. Известно около 70 видов.

Вегетативное тело лабиринтуловых представлено двумя формами. Это может быть **сетчатый плазмодий**, или **филлоплазмодий**, имеющий вид слизистой трубчатой сети эктоплазмы, внутри или на поверхности которой движутся клетки, лишенные жестких оболочек, – так формируется своеобразный многоклеточный организм, который может вырастать до нескольких сантиметров. Другая форма – **одноклеточные талломы**, внешне схожие с талломами хитридиомицетов. Эктоплазматическая сеть в таком случае развита слабо и напоминает ризомицелий (рис. 155, 156).

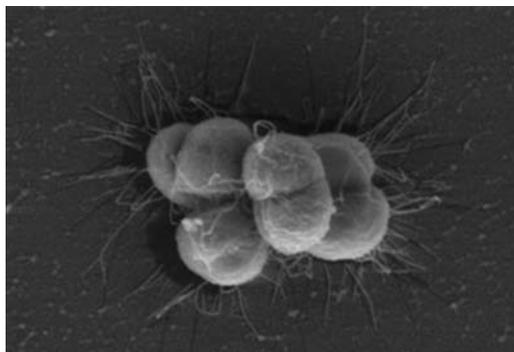


Рис. 155. Вегетативные клетки *Thraustochytrium* sp.
(http://www3.botany.ubc.ca/bleander/Celeste_files/research.html)



Рис. 156. Сетчатый плазмодий *Labyrinthula* sp.
(http://www3.botany.ubc.ca/bleander/Celeste_files/research.html)

Эктоплазма заполнена слизью, содержащей полисахариды, слизь выделяется особыми трубковидными органеллами, характерными только для этого отдела; их называют *ботросомами*, *сагеносомами* или *сагеногенами*. В одной клетке может быть 10–20 ботросом, иногда – одна. Сетчатый плазмодий выполняет защитные функции, например, предохраняя клетки от высыхания. Внутри сети обеспечивается движение клеток, направленное к источнику пищи, через эктоплазму происходит обмен веществ между клетками и с окружающей средой.

Лабиринтуловые – преимущественно водные организмы, но эктоплазматическая сеть позволяет им выползать на сушу, сохраняя внутри себя условия водной среды. Корневидные выросты эктоплазмы у траустохитриевых служат для обмена веществ и прикрепления к субстрату. Лабиринтуловые способны синтезировать основной запасной продукт – гликоген. Клеточная оболочка содержит белки и углеводы, чаще всего галактозу, но у некоторых видов содержится преимущественно фукоза, рамноза или ксилоза. Фукоза считается «малорациональным» для жизнедеятельности углеводом, поэтому ее наличие рассматривают как свидетельство эволюционной древности организмов.

Половой процесс у лабиринтуловых неизвестен или наличие его не является окончательно доказанным.

Клетки внутри сетчатого плазмодия делятся, они могут инцистироваться поодиночке, выходя из слизистого чехла, или собираться в группы и формировать общую оболочку, образуя специальные структуры – **сорусы**. Отдельные цисты и клетки соруса в благоприятных условиях прорастают амебоидными клетками, дающими начало новым сетчатым плазмодиям. Реже клетки в сорусах преобразуются в спороцисты, каждая из которых дает 6–8 или более двужгутиковых зооспор. У некоторых весь таллом (кроме выростов эктоплазмы) превращается в зооспорангий, продуцирующий 100 и более зооспор, которые освобождаются после разрыва оболочки зооспорангия. Зооспоры имеют ботросомы, оранжевую стигму в основании жгутиков (кроме траустохитриевых), жгутики бывают гетероконтные и гетероморфные (передний перистый

и задний бичевидный, гладкий, что морфологически сближает их с зооспорами оомицетов).

Типичные циклы развития важнейших представителей отдела лабиринтуловых представлены на рис. 157 и 158.

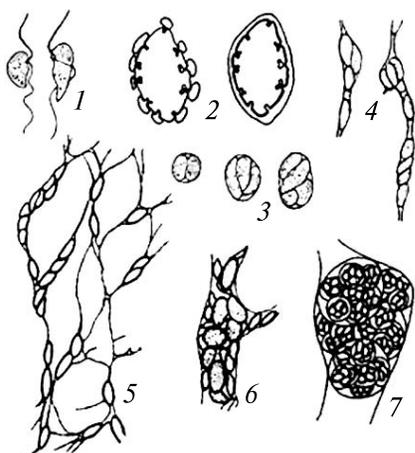


Рис. 157. Цикл развития *Labyrinthula*:
 1 – зооспоры; 2 – голые клетки, формирующие слизистый чехол;
 3 – размножение инцистированных зооспор;
 4 – начало образования сетчатого плазмодия;
 5 – фрагмент сетчатого плазмодия;
 6 – начало образования спорангиев;
 7 – спорангии с пакетами спор
 (по Л. В. Гарибовой, С. Н. Лекомцевой, 2005).

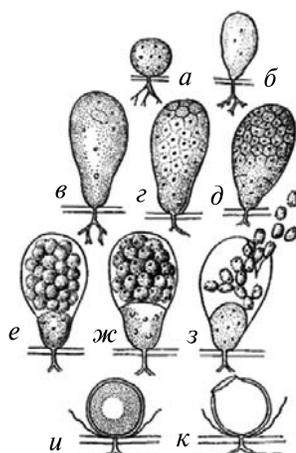


Рис. 158. Жизненный цикл *Thraustochytrium proliferum*:
 а, б – развитие таллома; в–з – образование зооспорангия и выход зооспор;
 и, к – покоящиеся зооспоры (справа проросшая и пустая)
 (<http://900igr.net/fotografii/biologija/Vodorosli/022-Klass-Traustokhitridievye-setchatye-slizeviki-s-ektoplazmaticheskimi.html>)

Лабиринтуловые – преимущественно морские организмы, реже пресноводные, встречаются и наземные виды. Паразитируют на морских (ламинариевые, *Ulva*, *Zostera*) и пресноводных (*Vaucheria*, *Cladophora*) высших растениях и водорослях. *Labyrinthula macrocystis* – паразит морской травы (*Zostera marina*) – может вызывать эпифитотию и массовую гибель этого растения, что наблюдалось в Белом море и Атлантическом океане (рис. 159).



Рис. 159. *Labyrinthula macrocystis*, выделенная из *Zostera marina*
 (<http://www.usouthal.edu/biology/faculty/sherman/shermanresearch.html>)

Встречаются виды, патогенные для животных (моллюсков, рыб) или ведущие сапротрофный образ жизни, используя поверхность водных растений в качестве субстрата для закрепления. Быстро размножающиеся сапротрофные виды служат пищей для морских животных-фильтраторов.

Среди наземных видов известны паразиты на корнях пшеницы.

Лабиринтуловые представляют большой научный интерес как группа водных организмов, в которой происходит переход к наземному образу жизни. Некоторые виды легко выделяются из природной среды и культивируются в лаборатории.

7.1.5.2. Отдел Гифохитридиомикота (Hyphochytridiomycota)

Гифохитридиевые (Hyphochytridiales) – порядок грибоподобных организмов, входящий в монотипный класс Гифохитриомицеты (Hyphochytriomycetes, Hyphochytridiomycetes, Hyphochytrida) монотипного отдела Гифохитридиомикота (Hyphochytridiomycota, Hyphochytriomycota).

Ранее класс Hyphochytriomycetes относили к настоящим грибам (отдел Mycota) и считали близким к хитридиомицетам, затем перенесли в отдел Oomycota, а позже выделили в самостоятельный отдел царства Chromista. Порядок гифохитридиевых немногочислен, включает около 20 видов в двух семействах (Hyphochytriaceae, Rhizidiomycetaceae). Важнейшими представителями данной группы являются роды *Hyphochytrium*, *Rhizidiomyces*, *Canteriomyces*, *Cystochytrium*, *Latrostium*, *Reessia*.

Это водные (пресноводные и морские) организмы, большинство видов – внутриклеточные паразиты зеленых и бурых водорослей, водных оомицетов, беспозвоночных животных; некоторые – сапротрофы на растительных и животных остатках в воде и влажной почве.

Таллом микроскопических размеров, одноклеточный (амебоидный) или многоядерный (плазмодимальный), голый или с ризомицелием, может быть холокарпическим или эукарпическим (рис. 160). Клеточные оболочки содержат полисахаридный комплекс из целлюлозы и хитина. По составу клеточной стенки и строению жгутика зооспор гифохитриевые близки к оомицетам, но не формируют настоящего мицелия.

Бесполое размножение – при помощи зооспор, имеющих на переднем конце один перистый жгутик (рис. 161). Половой процесс – гаметогамия или хологамия.

Типичный представитель гифохитридиевых – *Rhizidiomyces apophysatus* – эукарпический вид с моноцентрическим ризомицелием, паразитирующий на оогониях сапролегниевых грибов. Его зооспоры, оседая на клетке хозяина, инцистируются и внедряют в клетку хозяина ризомицелий, за счет которого осуществляется питание паразита. Экстраметриаль-



Рис. 160. Эукарпический, моноцентрический таллом *Rhizidiomyces apophysatus* (<http://www.accessscience.com/loadBinary.aspx>)

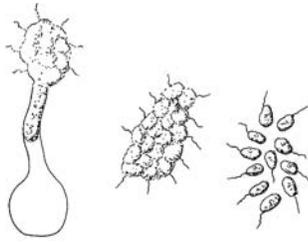


Рис. 161. Зооспоры
Rhizidiomyces apophysatus
(<http://www.plantasyhongos.es/glosario/zoospora.htm&usg>)



Рис. 162. Зооспорангий
Rhizidiomyces sp.
(<http://www.flickr.com/photos/xeranthemum/5144780886/>)

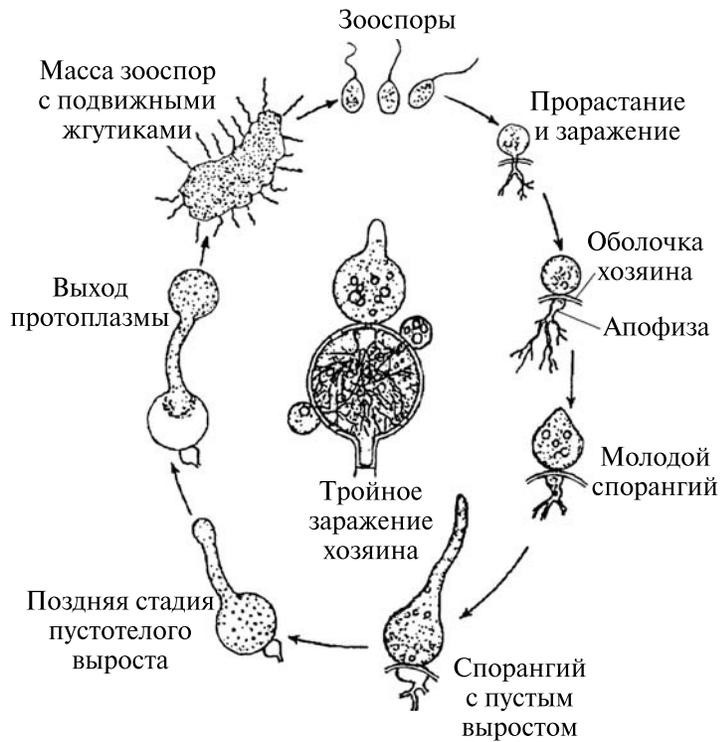


Рис. 163. Цикл развития *Rhizidiomyces apophysatus*
(по Л. В. Гарибовой, С. Н. Лекомцевой, 2005).

ная (находящаяся на поверхности) часть гифохитридиомицета разрастается, преобразуясь в зооспорангий с зооспорами (рис. 162).

Цикл развития *Rhizidiomyces apophysatus* представлен на рис. 163.

7.1.5.3. Отдел Оомикота (Oomycota)

Класс Оомицеты

Оомикоты – группа преимущественно мицелиальных организмов, представленная одним классом **Oomycetes**, включающим около 70 родов и более 500 видов, объединенных в 10 порядков. Ранее относились к грибам (фикомицетам), позже были переведены из царства Fungi в царство Protista, а затем в царство Chromista. Многие виды обитают в водной среде, где вызывают раневые инфекции рыб, поражают водных насекомых или являются сапротрофами (рис. 164).

Некоторые оомикоты являются паразитами высших растений, в частности, к ним относится *Phytophthora infestans*, которая вызывает фитофтороз томатов и картофеля, ставший одной из причин катастрофического «картофельного голода» в Ирландии 1845–1849 гг. (рис. 165).



Рис. 164. Личинка насекомого, пораженная оомицетом (http://go.mail.ru/search_images?q=оомицеты)



Рис. 165. Клубень картофеля, пораженный фитофторой (<http://lovesad.ru/ogorod/1439-fitoftora-borba.html>)

Мицелий оомицетов ценоцитный, т. е. многоядерный, не имеющий перегородок (кроме отделяющих репродуктивные органы), обычно слабо ветвится. У некоторых наиболее примитивных видов вместо мицелия может формироваться плазмодий. Клеточная стенка состоит из целлюлозы (редко с наличием хитина) и глюкана. В качестве запасного вещества образуется миколаминарин.

Оомицеты размножаются как бесполом, так и половым путем. При бесполом размножении образуют зооспоры в зооспорангиях (рис. 166). В ряде случаев спорангий может отделяться от спорангиеносца и прорастать как одна спора, т. е. функционировать как конидия.

Зооспоры снабжены двумя жгутиками – передним перистым и бичевидным задним, служащим для передвижения (рис. 167).

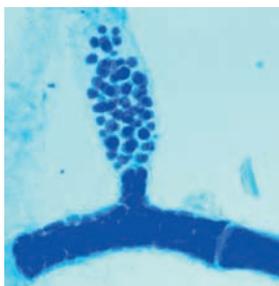


Рис. 166. Зооспорангий оомицета
(<http://livt.net/Clf/Myc/Oom/oomp01.htm>)

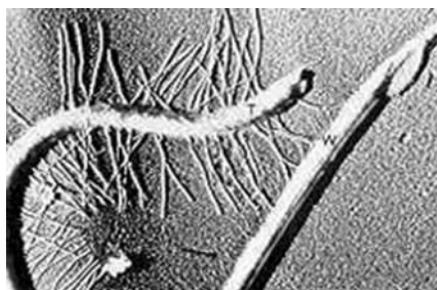


Рис. 167. Два жгутика зооспоры: перистый и гладкий *Phytophthora palmivora*
(<http://livt.net/Clf/Myc/Oom/oomp01.htm>)

Половой процесс проходит по типу **оогамии** — слияния морфологически различных половых структур — **оогония**, содержащего множество (либо одну) яйцеклеток — **оосфер** (рис. 168), и **антеридия** с многочисленными мужскими ядрами. Антеридий не образует обособленных гамет и при оплодотворении просто переливает часть своего клеточного содержимого с ядрами в оогоний, что является характерным признаком для группы.

Зрелые антеридии (по одному или по несколько) прикрепляются к оогонию. Их оплодотворяющие трубки проникают к оосферам через стенку оогония (рис. 169). Когда одно из ядер антеридия достигает соответствующего ядра яйцеклетки и сливается с ним, образуется диплоидное ядро зиготы. Оплодотворенная оосфера окружается плотной оболочкой и превращается в ооспору. Толстостенные ооспоры предназначены для сохранения оомицета в зимний период. При прорастании после периода покоя ооспоры образуют органы бесполого размножения, чаще всего — зооспорангии с двужгутиковыми зооспорами. Для оомицетов характерен **гинадромиксис**, т. е. смена пола при наличии определенных феромонов (антеридиол, оогониол).

В основу деления класса на порядки положены особенности строения мицелия, зооспорангиев и ооспор. Наибольший научный и практический инте-

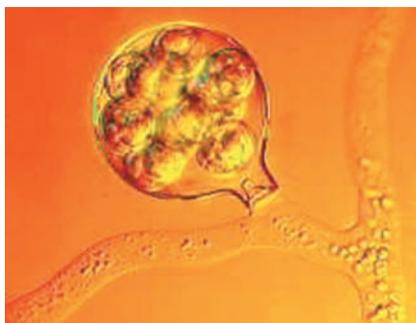


Рис. 168. Оогоний с яйцеклетками
(<http://livt.net/Clf/Myc/Oom/oomp01.htm>)

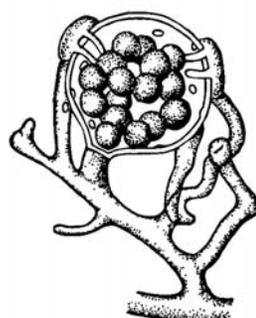


Рис. 169. Оплодотворение у оомицетов (оогоний и два антеридия)
(по Г. А. Беляковой и др., 2006).

рес вызывают представители двух порядков — Сапролегниевые (*Saprolegniales*) и Пероноспоровые (*Peronosporales*).

Порядок Сапролегниевые (*Saprolegniales*) включает одно семейство Сапролегниевые (*Saprolegniaceae*), объединяющее около 150 видов. Представители его встречаются чаще всего в качестве сапротрофов в воде или во влажной почве, реже — как паразиты растений или животных. Мицелий у них слабоветвящийся неклеточный, имеет вид нежного, белого, хорошо заметного пушка и прикрепляется к субстрату короткими тонкими ризоидными гифами. На концах более толстых гиф мицелия, развивающихся над субстратом, формируются зооспорангии.

Половые органы — оогоний и антеридий — образуются на концах боковых ответвлений гиф. В результате полового процесса формируются толстостенные ооспоры (от 4—8 до 50), прорастающие после периода покоя или прямо в зооспорангии, или в короткую гифу с зооспорангием на конце. Первичные зооспоры грушевидной формы после выхода из зооспорангия превращаются в цисту, а через некоторое время из цисты выходят вторичные зооспоры почковидной формы с двумя боковыми жгутиками. Вторичные зооспоры способны прорасти в новый мицелий.

Представители рода *Сапролегния* (*Saprolegnia*) живут в воде обычно на трупах насекомых и других животных, иногда паразитируют на икре рыб, на мальках, ослабленных или пораженных рыбах и т. п. (*S. parasitica*, *S. mixta*, *S. ferax*). Жизненный цикл типичных представителей рода *Saprolegnia* показан на рис. 170.

Некоторые представители рода *Афаномицес* (*Aphanomyces*) паразитируют на ракообразных, водорослях, корнях высших растений. *Aphanomyces cochlioides* — один из возбудителей корнееда сахарной свеклы. Зооспорангии у него нитевидной формы, зооспоры выходят в виде голый цитоплазматической массы. Позднее они покрываются собственной оболочкой, которую покидают уже в виде почковидных зооспор с боковыми жгутиками. *Aphanomyces cochlioides* — факультативный паразит, обитающий в почве, поражает преимущественно ослабленные всходы сахарной свеклы. Заболевание распространяется в условиях, неблагоприятных для появления всходов, — тяжелая заплывающая почва, холодная погода и т. д.

Представители самого большого в пределах отдела **порядка Пероноспоровые (*Peronosporales*)**, насчитывающего около 300 видов, имеют хорошо развитый неклеточный мицелий, на котором у большинства образуются обособленные зооспорангиеносцы. Покоящиеся споры (ооспоры) сохраняются в почве или на растительных остатках, а при наступлении благоприятных условий прорастают или в короткую гифу с органами бесполого размножения, или в типичный зооспорангиеносец, или непосредственно в зооспоры. Зооспоры — двужгутиковые. Бесполое размножение может осуществляться и конидиями.

Лишь немногие из пероноспоровых обитают в воде и ведут сапротрофный образ жизни, в основном же это паразиты высших растений. У представителей данного порядка четко прослеживаются две тенденции эволюционного развития: первая — постепенная замена у некоторых из них зооспор конидиями, т. е. переход от водного к наземному образу жизни и утрата зависимости от капельно-жидкой влаги; вторая — совершенствование их как паразитов и переход в конечном счете к облигатному паразитизму.

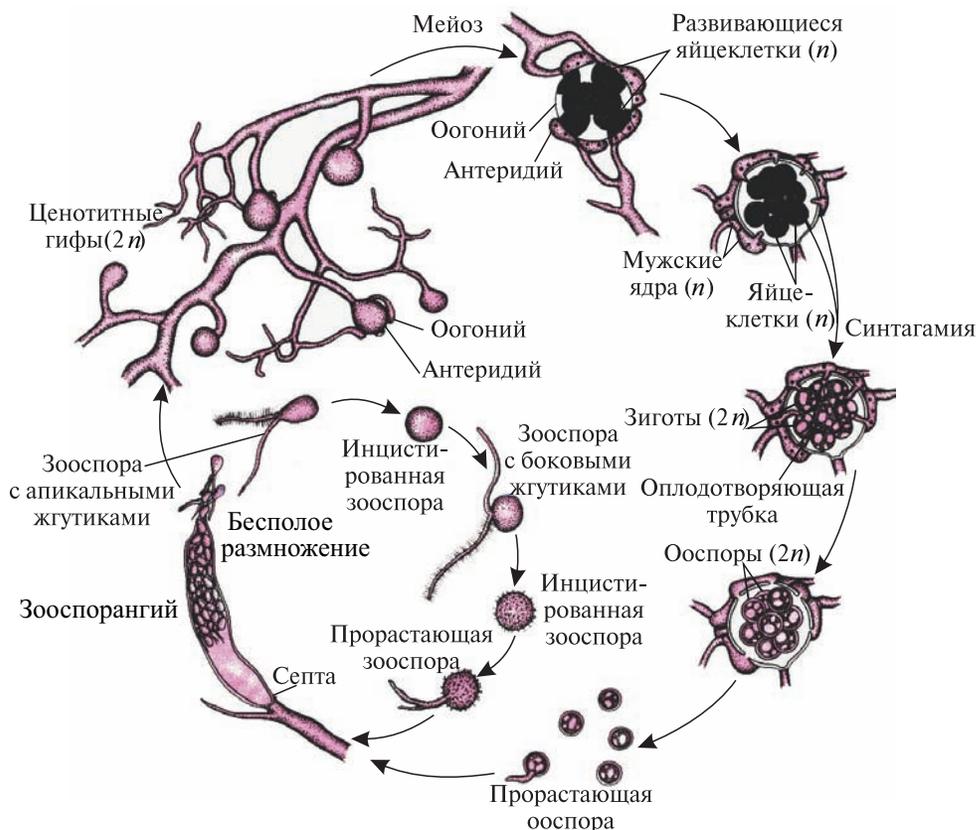


Рис. 170. Жизненный цикл представителей рода *Saprolegnia* (по П. Рейвну и др., 1990).

В порядок Пероноспоровые входят четыре семейства: Питиевые, Фитофторовые, Пероноспоровые и Альбуговые, представители которых различаются по морфологическим особенностям, степени паразитической активности и характеру вызываемых ими болезней. В основу деления порядка на семейства положены особенности строения спорангиеносцев и характер прорастания спор.

Большинство представителей семейства **Питиевые** (Pythiaceae) – сапротрофы. Их мицелий тонкий, зооспорангиеносцы похожи на гифы. Зооспорангии прорастают зооспорами в месте своего образования или отрываются, переносятся по воздуху и прорастают мицелием, как конидии.

Оогонии шаровидные, гладкие, шиповатые или несущие отростки, антеридии короткобулавовидные. Ооспоры также имеют шаровидную форму. Среди представителей семейства Питиевые есть виды, вызывающие заболевания всходов сельскохозяйственных культур (корнеед, черная ножка). Паразитические свойства фитопатогенов выражены сравнительно слабо, в основном это факультативные паразиты с сапротрофным образом жизни, способные нападать на ослабленные растения. В этом отношении наиболее известны представители рода *Pythium* (*P. debaryanum*, *P. irregulare*) (рис. 171).

Семейство Фитофторовые (Phytophthoraceae) представлено только одним родом *Phytophthora*, объединяющим около 70 видов, формирующих многоядерный хорошо развитый мицелий. Ветвящиеся зооспорангиеносцы отличаются по виду от гиф вегетативного мицелия. Зооспорангии по форме бывают лимоновидные, яйцевидные и шаровидные. Зооспорангии опадают со спорангиеносцев и распространяются водой и воздушными потоками. Во влажных условиях зооспорангии прорастают зооспорами, которые выходят по одной, реже группами, одетыми общим пузырем. В некоторых случаях в засушливых условиях зооспорангии прорастают гифой, т. е. функционируют в качестве конидий, что можно расценивать как приспособление к наземному образу жизни.



Рис. 171. Огурцы, пораженные *Pythium* sp. (<http://www.forestryimages.org/browse/detail.cfm?imgnum>)

В пределах рода *Phytophthora* четко проявляется определенная эволюция паразитизма. Некоторые виды могут длительно существовать в почве как сапротрофы на растительных остатках. При благоприятных для этих оомицетов условиях они временно переходят к паразитизму на живых растениях. Паразит проникает в растение обычно через поврежденную поверхность, и под действием его токсинов растительные ткани быстро погибают. Вследствие активного развития паразита может погибнуть и все растение, после чего он снова возвращается к сапротрофному образу жизни. Таким образом, описанные виды рода можно отнести к типичным факультативным паразитам.

Для других видов характерен более высокий уровень паразитизма. Они могут проникать через устьица в живые клетки растения, распространяя мицелий по межклетникам. В клетки проникают гаустории, при помощи которых паразит получает питательные вещества (рис. 172). Фитопатоген действует на клетки растения постепенно, поэтому они длительное время после его проникновения остаются живыми. По степени выраженности паразитизма это уже факультативные сапротрофы. Такие виды отличаются узкой специализацией и наносят большой ущерб поражаемому растению.

Особую опасность представляет *Ph. infestans*, поражающий картофель, томаты и некоторые другие пасленовые. Паразит гетероталличен, поэтому для образования ооспор необходимо взаимодействие мицелиев двух типов. Сохраняется в пораженных тканях в форме мицелия.

Цикл развития *Phytophthora infestans* представлен на рис. 173.

Все представители семейства **Пероноспоровые** (Peronosporaceae) — облигатные паразиты, возбудители пероноспорозов или ложной мучнистой росы многих видов дикорастущих и культурных растений.

Представители этого семейства отличаются следующими особенностями: мицелий всегда развивается внутри тканей — эндогенно, распространяется по межклетникам. В клетки проникают гаустории шаровидной или ветвистой формы. Бесполое размножение происходит с образованием зооспорангиев. Прорастают зооспорангии в большинстве случаев двужгутиковыми зооспорами,

которые формируются внутри зооспорангиев в небольшом количестве (обычно восемь). Однако у некоторых представителей (род *Peronospora*) зооспорангии прорастают в ростковую трубочку, т. е. функционируют как конидии.

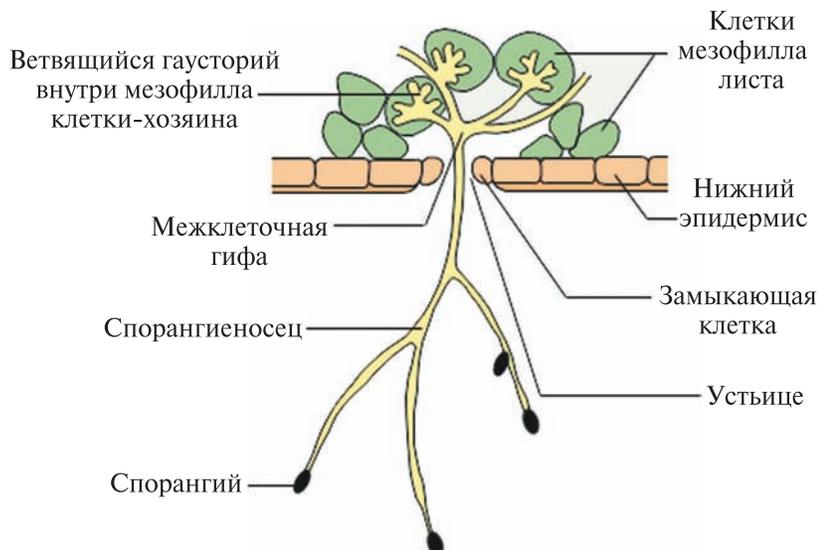


Рис. 172. Строение таллома *Phytophthora*
(<http://www.ebio.ru/pro01.html>)

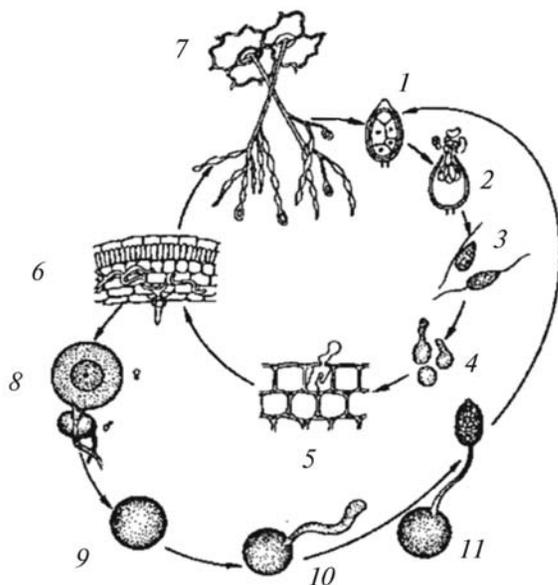


Рис. 173. Схема жизненного цикла *Phytophthora infestans*:
1 – зооспорангий; 2 – выход зооспор; 3 – зооспоры; 4 – прорастание зооспор;
5 – проникновение мицелия в клетки растения; 6 – мицелий в межклеточном пространстве листа; 7 – прорастание спорангиеносцев; 8 – оогоний и антеридий;
9 – ооспора; 10, 11 – прорастание ооспоры зооспорангием
(по И. Ю. Костикову и др., 2006)

Зооспорангиеносцы, или конидиеносцы, резко отличаются по внешнему виду от вегетативных гиф, имеют характерное дихотомическое или моноподиальное ветвление (рис. 174). Они выходят на поверхность растения пучками из устьиц, поэтому на пораженных листьях концентрируются на нижней стороне. Выступая из устьиц, зооспорангиеносцы с зооспорангиями (конидиями) образуют на нижней поверхности листьев нежный белый, реже свинцово-серый мучнистый налет (за этот симптом болезнь получила название «ложная мучнистая роса»).



Образование спорангиеносцев, прорастание зооспорангиев и заражение растений происходят главным образом в ночные часы. В условиях повышенной влажности из-за частых осадков, обильных рос, туманов ботва картофеля полностью погибает в течение недели. С ботвы возбудитель попадает в почву и заражает клубни.

Рис. 174. Спораносец с конидиями *Peronospora* sp. (<http://livt.net/Clt/Myc/Oom/oomp01.htm>)

В результате полового процесса – слияния оогония и антеридия – образуются многослойные ооспоры. Они находятся внутри пораженной ткани и с отмершими растениями остаются после уборки урожая в почве или на ее поверхности, сохраняя жизнеспособность в течение двух-трех лет. После периода покоя ооспора прорастает либо мицелием, либо спорангиеносцем со спорангием.

Семейство Альбуговые (Albuginaceae) представлено облигатными паразитами высших растений. Они имеют хорошо развитый мицелий, распространяющийся по межклетникам, питание осуществляется при помощи гаусторий. Бесполое размножение осуществляется при помощи зооспорангиев, образующих цепочки на коротких ветвящихся булавовидных спорангиеносцах, формирующихся под эпидермисом растения-хозяина. Вследствие разрывов эпидермиса зооспорангии выходят наружу и распространяются с потоками воздуха. Прорастают только в капле воды, формируя почковидные зооспоры с двумя боковыми жгутиками.

Ооспоры одиночные, шаровидные, с толстой бурой оболочкой, образуются в межклетниках пораженных органов растений. При прорастании образуются зооспоры. Семейство включает один род *Альбуго* (*Albugo*), все виды которого являются облигатными паразитами и заражают различные органы растений. В местах поражений возникают обильные, разные по форме и размеру пустулы (подушечки) белого цвета. Болезни растений, вызываемые представителями семейства Альбуговые, обычно называют «белой ржавчиной».

Самый распространенный представитель этого семейства – *A. candida* – паразитирует на растениях семейства Капустные, или Крестоцветные (пастушья сумка). Гифы паразита диффузно пронизывают все растение, в клетку проникают маленькие шаровидные гаустории. На пораженных органах растения (листья, черешки, стебли, цветоножки, цветки, стручочки) образуются

белые пустилы. Вначале они прикрыты приподнявшимся эпидермисом растения-хозяина, который вскоре разрывается. При этом освобождается пылящая белая масса зооспорангиев, прорастающих зооспорами обычно в присутствии капельно-жидкой влаги. Часто наблюдается утолщение, искривление, деформация пораженных стеблей, черешков, цветоносов.

7.2. ГРИБЫ (FUNGI, MYCOTA)

Наличие ригидной клеточной стенки и вакуолей с клеточным соком, а также способность к неограниченному верхушечному росту сближает грибы с растениями, однако по ряду признаков грибы имеют существенные отличия, а именно: 1) отсутствие в клетках пластид и, как следствие, неспособность к фотосинтезу (все грибы гетеротрофы с исключительно осмотрофным типом питания); 2) наличие хитина, глюканов и маннанов в клеточной стенке (в отличие от целлюлозы у растений); 3) отложение в качестве запасяющего вещества гликогена, а не крахмала; 4) образование мочевины в процессе превращения азотистых веществ; 5) отсутствие дифференциации тела гриба на корень, стебель, лист и т. д. — вегетативное тело большинства грибов состоит из тонких ветвящихся гиф, образующих мицелий (исключение составляют дрожжи — одноклеточные грибы, не имеющие мицелия).

Грибы вместе с гетеротрофными бактериями и некоторыми другими группами гетеротрофов выполняют в природе роль редуцентов. Как редуценты, грибы часто наносят значительный ущерб человеку. Обладая мощным арсеналом ферментов, они портят древесину построек, ткани, краску, картон, кожу, воск, реактивное топливо, изоляцию кабелей и проводов, линзы оптических приборов — почти все известные материалы, а также, что очень важно, продукты питания. Грибы способны образовывать токсины, и некоторые из них, например афлатоксины, являются сильными канцерогенами, проявляющими активность даже в незначительных количествах. К числу микотоксинов относятся и такие ядовитые вещества, как аманитины, гиromитрин, мусцимол и др.

По способу питания грибы бывают сапротрофами и симбиотрофами (включающими паразитические формы). Сапротрофные грибы вырабатывают разнообразные ферменты. Если гриб способен секретировать пищеварительные ферменты основных классов, а именно гликозидазы, липазы и протеазы, он может использовать разные субстраты и встречаться повсеместно. Для гиф сапротрофных грибов обычно характерен хемотропизм, т. е. они растут направленно в ту сторону, где находятся вещества, диффундирующие из субстрата. Грибы-сапротрофы обычно образуют большое количество легких, устойчивых спор, что позволяет им широко распространяться.

Грибы участвуют в создании двух очень важных типов симбиотического союза — *лишайников* и *микориз*. Лишайник — ассоциация гриба (чаще сумчатого, реже базидиального) и водоросли (как правило, зеленой) или цианобактерий. Микориза — ассоциация гриба с корнями растений. Принято выделять



Рис. 175. Эндомикориза
(<http://mykoplant.org.ua/endomikoriza-imeet-takzhe-nazvanie-am-ili-va-mikoriza/>)



Рис. 176. Эктомикориза, образованная мицелием мухомора
(<http://ru.wikipedia.org/wiki>)

несколько типов микоризных ассоциаций – эндомикориза, эктомикориза (рис. 175, 176) и экто-эндомикориза, различающихся расположением гиф гриба относительно корня.

Грибы-паразиты могут быть факультативными или облигатными, причем они чаще паразитируют на растениях, чем на животных. Облигатные паразиты, как правило, не вызывают гибели своих хозяев, тогда как факультативные паразиты делают это часто и потом существуют сапротрофно на мертвых остатках. Облигатные паразиты в основном ограничены узким кругом хозяев, от которых им нужен специфический набор питательных веществ. Факультативные паразиты обычно менее специализированы. Они растут и развиваются на различных субстратах и разных хозяевах.

И все-таки большинство грибов – сапротрофы, свободно живущие главным образом в почве (гумусовые и постилочные сапротрофы, копротрофы, ксилотрофы). Некоторые виды почвенных грибов – хищники, имеющие ловушки из специальных гиф для улавливания и умерщвления протистов и мелких нематод. Гифы этих грибов проникают в тело животного после его гибели и поглощают содержащиеся в нем питательные вещества.

Среди грибов достаточно большое количество видов, вызывающих микозы человека и животных.

Многие грибы являются продуцентами целого ряда биологически активных и хозяйственно ценных соединений – антибиотиков, иммуномодуляторов, противоопухолевых веществ, гормонов, гидролитических ферментов, органических кислот и др.

Вегетативное тело грибов, или таллом (трофическая стадия), может быть представлено тремя основными типами. Для большинства грибов характерен *мицелиальный таллом*. Реже встречаются *амебоидный (плазмодиальный)* и *дрожжеподобный* талломы. Амебоидный таллом – одноядерная клетка, лишенная клеточной стенки. Ее поверхностные структуры представлены уплотненным белковым слоем. Многоядерный таллом такого типа называется плазмодиальным. Для закрепления в субстрате и питания таллом может формировать

тонкие гифы — *ризомицелий*. Дрожжеподобный тип таллома — это отдельные автономные клетки, не образующие мицелий.

Хорошо развитый *несептированный* (*неклеточный, ценоцитный*) мицелий, представляющий собой гигантскую многоядерную клетку, имеют некоторые хитридиомикоты и зигомикоты. Остальные грибы формируют *септированный* (*клеточный*) мицелий, разделенный перегородками (септами) на клетки, содержащие одно или несколько ядер. Обычно септы не сплошные, а с центральной порой, через которую могут проходить цитоплазма и даже ядра (рис. 177).

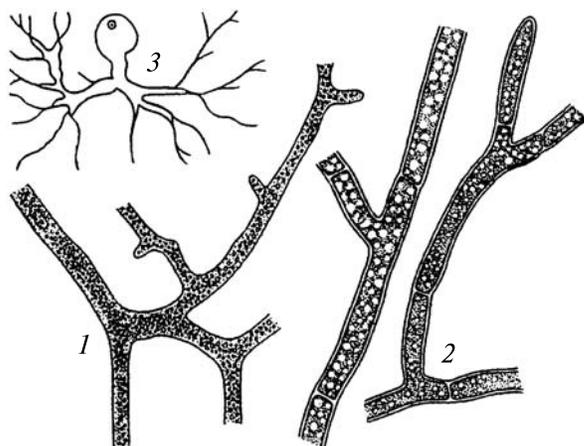


Рис. 177. Типы мицелия грибов:

1 — неклеточный мицелий; 2 — клеточный мицелий; 3 — одноклеточный таллом с ризомицелием (по Л. В. Гарибовой, С. Н. Лекомцевой, 2005).

Для грибных гиф, имеющих диаметр в среднем 10 мкм, характерен неограниченный верхушечный рост, потому в зрелом мицелии гифы густо переплетены. Этому также способствует образование многочисленных анастомозов боковых веточек друг с другом. Анастомозы придают прочность мицелиальной структуре.

Мицелий — один из важнейших отличительных признаков грибов (отсутствует только у дрожжей). Он участвует во всех жизненно важных функциях грибного организма: питании, росте, развитии и размножении (рис. 178). Грибы не способны к фотосинтезу и поэтому являются гетеротрофами, т. е. не имеют возможности самостоятельно синтезировать все необходимые им питательные вещества и нуждаются в готовых органических субстратах. По этой причине грибы живут только там, где имеется уже готовое органическое вещество, и добывают его из разнообразных источников.

Мицелий обычно дифференцируется на две функционально разные части: *субстратный*, служащий для прикрепления к субстрату, поглощения и транспортировки воды, а также растворенных в ней веществ, и *воздушный*, поднимающийся над субстратом и образующий органы размножения. В процессе приспособления к различным наземным условиям обитания у грибов возникают многочисленные видоизменения мицелия: это *склероции, столоны, ризоиды, ризоморфы, аппрессории, гаустории* и др. Например, с помощью *столо-*

нов – воздушных дугообразных гиф – гриб быстро распространяется по субстрату. Столоны прикрепляются к субстрату **ризоидами**. Функцию прикрепления выполняют и **аппрессории**, имеющие вид плоских утолщений на ответвлениях гиф. **Гаустории**, характерные для грибов-паразитов, представляют собой специальные выросты мицелия, проникающие в клетки хозяина и поглощающие из них питательные вещества. Другим видоизменением мицелия являются **склероции** – тельца, состоящие из тесно переплетенных, многократно анастомозированных гиф под плотной защитной оболочкой. Предназначенные для сохранения жизни гриба в неблагоприятных условиях склероции содержат мало воды и имеют запас питательных веществ, который расходуется на поддержание жизни во время холода, засухи или иных нежелательных явлений в окружающей среде.

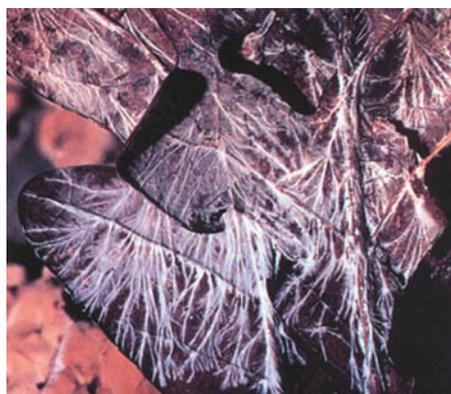


Рис. 178. Мицелий грибов (<http://www.ebio.ru/gri02.html>)

У большинства клеток грибов имеется клеточная стенка. На 80–90 % она состоит из азотистых и безазотистых полисахаридов, у большинства основным полисахаридом является хитин. В состав клеточной стенки входят также белки, липиды и полифосфаты. Внутри находится протопласт, окруженный цитоплазматической мембраной. Он имеет строение, типичное для эукариот. Есть запасные вакуоли, содержащие волютин, липиды, гликоген, жирные кислоты (чаще ненасыщенные) и другие вещества.

Ядер одно или несколько.

Различают два основных способа размножения грибов: 1) **бесполое размножение**, включающее *вегетативное* (путем отделения части мицелия), *деление* клеток дрожжей и *собственно бесполое* (за счет образования подвижных и неподвижных спор); 2) **половое размножение**, представленное разнообразными формами полового процесса. У многих видов в цикле развития разные типы размножения могут последовательно сменять друг друга. Для ряда грибов (например, аскомикотов) характерен племорфизм – присутствие в цикле развития разных видов спороношения.

Вегетативное размножение неспециализированными фрагментами мицелия характерно для большинства грибов.

Собственно бесполое размножение осуществляется посредством специализированных одно- или многоклеточных спор (рис. 179).

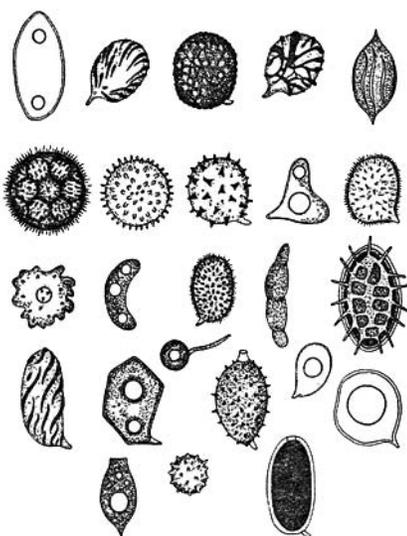


Рис. 179. Некоторые формы спор грибов (<http://gribochek.su/books/item/f00/s00/z0000017/st002.shtml>)

В зависимости от способа образования различают эндогенные и экзогенные споры. Эндогенные подвижные споры – *зооспоры* – образуются внутри особых структур, называемых зооспорангиями. Эндогенные неподвижные споры (*спорангиоспоры*) формируются внутри спорангиев, располагающихся на специализированных гифах – спорангиеносцах. Экзогенные споры, называемые *конидиями*, образуются на вершинах или по бокам специальных гиф – конидиеносцев, ориентированных вертикально, простых или ветвящихся и обычно морфологически отличимых от гиф вегетативного мицелия. Конидии неподвижны и распространяются ветром, водными потоками или животными на значительные расстояния. При прорастании формируют ростовую трубку, а затем – гифы мицелия.

Половое размножение у грибов весьма разнообразно. Для них характерны разные формы полового процесса.

В соответствии с современной классификацией к царству *Mycota* (Fungi) относятся отделы Хитридиомикота (*Chytridiomycota*), Зигомикота (*Zygomycota*), Аскомикота (*Ascomycota*), Базидиомикота (*Basidiomycota*) и формальный отдел Дейтеромикота (*Deuteromycota*), объединяющий анаморфы сумчатых и базидиальных грибов.

7.2.1. ОТДЕЛ ХИТРИДИОМИКОТА (CHYTRIDIOMYCOTA)

Отдел представлен единственным классом *Chytridiomycetes*, насчитывающим около 100 родов и 1000 видов, и обычно рассматривается как самая примитивная группа в царстве грибов (рис. 180). Только у представителей данного отдела в цикле развития присутствуют жгутиковые стадии.

Жизнедеятельность хитридиомицетов тесно связана с водной средой. Многие из них паразитируют на водорослях и водных высших растениях. Вегетативное тело развито слабо, может быть представлено одной клеткой (*амебодом*) – цитоплазматической массой, покрываемой оболочкой только перед спорообразованием. Разрастаясь, такая клетка превращается в многоядерный *плазмодий*. Может формироваться *ризомиицелий*. Собственно бесполое размножение осуществляется при помощи зооспор с одним подвижным гладким задним жгутиком (рис. 181).



Рис. 180.
Хитридиомицеты
(<http://biofile.ru/bio/1040.html>)

Зооспорангии с зооспорами развиваются из амебоида. У некоторых наиболее примитивных хитридиевых амебодов целиком превращается в один зооспорангий – *холокарпические формы*, у других в спорангий (спорангии) преобразуется только часть таллома – *эукарпические формы*. Выходя из зооспорагия через специальное отверстие, зооспора прикрепляется к субстрату, теряет жгутик и превращается в вегетативное тело.

В результате полового процесса (изогамии, иногда холо-, гетеро- или оогамии) образуется покоящаяся стадия – циста (зигота), покрытая толстой оболочкой. После периода покоя циста прорастает зооспорангием.

Основу клеточных стенок мицелия составляют хитин (около 60 %) и глюканы.

Многие хитридиевые грибы – паразиты пресноводных и морских водорослей, водных грибов, высших водных растений и животных, обитающих в воде. Меньшая часть развивается сапротрофно на растительных остатках и трупах животных. Многие представители паразитируют на высших наземных растениях, однако их успешное развитие во многом зависит от сильного увлажнения почвы.

Классификация хитридиомицетов до недавнего времени основывалась на степени развития таллома и форме полового процесса. В различных системах количество порядков варьирует, однако чаще выделяют пять или шесть порядков, среди которых наиболее важными являются Chytridiales, Blastocladales, Monoblepharidales. Виды, отнесенные к ним, различают по степени развития вегетативного тела и форме полового процесса, а в настоящее время в основу классификации положены еще и особенности строения (ультраструктура) зооспор.

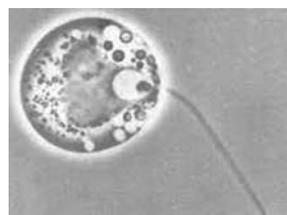


Рис. 181. Зооспора *Allomyces* sp.
(<http://www.livt.net/Clf/Myc/Chy/chyp01.htm>)

Порядок Хитридиевые (Chytridiales)

Это микроскопически малые формы – самые простые по степени развития своего вегетативного тела, или представленного голый плазменной массой, или дифференцированного на основную клетку и ризомицелий.

Большинство хитридиевых грибов – паразиты пресноводных и морских водорослей, водных грибов, высших водных растений и животных, обитающих в воде. Значительно меньшая часть развивается сапротрофно на растительных остатках и трупах животных. Многие представители этого порядка паразитируют на высших наземных растениях, однако их успешное развитие во многом зависит от сильного увлажнения почвы. Порядок включает около 80 родов и более 400 видов.

Большое практическое значение имеют формы, паразитирующие на высших наземных растениях. Важнейшие представители этой группы порядка Хитридиевые – возбудитель черной ножки капустной рассады *Olpidium brassicae* (в некоторых классификациях вид отнесен к порядку Spizellomycetales) и возбудитель рака картофеля *Synchytrium endobioticum*. Это облигатные внутриклеточные паразиты, они заражают молодые растения и ткани подземных частей растений. Развитие болезней наблюдается в условиях повышенной влажности почвы.

Цикл развития *Olpidium brassicae* с вегетативным телом – амебоидом – представлен следующими фазами. Зооспора утрачивает жгутик, и ее содержимое проникает в эпидермальную клетку растения, превращаясь в плазмодий. Последний увеличивается в размере, становится многоядерным, одевается оболочкой и превращается в один зооспорангий. Зооспоры, выходя из зооспорангия, заражают новые растения. При копуляции зооспор образуется покоящаяся циста, прорастающая следующей весной в один зооспорангий.

Практическое значение имеют также иные представители рода *Olpidium* (около 20 видов), поражающие корни табака, клевера, горошка, люцерны и других растений. Некоторые виды также могут паразитировать на водорослях, водных грибах, беспозвоночных животных.

Для представителей рода *Синхитриум* (*Synchytrium*; около 200 видов; вегетативное тело амебоид) характерно образование из амебоида не одного, а нескольких скученных вместе зооспорангиев (от 5 до 9), т. е. соруса зооспорангиев. Заражение растений осуществляется зооспорами. Круг хозяев синхитриума очень широк, но все они относятся к наземным высшим растениям. В большинстве случаев при поражении синхитриумом на листьях, черешках, стеблях пораженных растений развиваются небольшие черные или коричневые бородавки – галлы, представляющие собой вздутия клеток эпидермиса, внутри которых находится паразит. Характерный симптом болезни, вызываемой важнейшим представителем рода – возбудителем рака картофеля (*Synchytrium endobioticum*), – это разрастание ткани, образование наростов на клубнях, стеблях, иногда на нижних листьях, лежащих на земле (рис. 182).



Рис. 182. Клубень картофеля, пораженный *Synchytrium endobioticum* (<http://www.agf.gov.bc.ca/cropprot/potatowart.htm>)

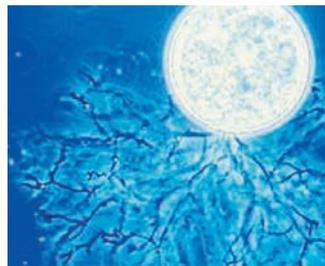


Рис. 183. Таллом *Rhizophydium* sp. (<http://multiring.ru/course/biology/content/chapter3/section2/paragraph1/theory.html>)

Прогрессом в эволюции талломов хитридиевых считаются роды, формирующие **моноцентрический таллом** – *ризомицелий*, отходящий от центрального первично одноядерного одноклеточного вегетативного тела (рис. 183).

Порядки Блестокладиевые (*Blastocladales*) и Моноблефаридовые (*Monoblepharidales*)

По образу жизни, степени развития таллома моноблефаридовые (около 20 видов) близки к блестокладиевым (около 50 видов), однако между ними имеется много различий, из которых можно выделить следующие: оболочка гиф блестокладиевых содержит хитин, в то время как у моноблефаридовых в оболочке имеются и хитин, и целлюлоза. Половой процесс у блестокладиевых – изо- или гетерогамия, у моноблефаридовых – оогамия. У блестокладиевых зигота прорастает в диплоидную особь без периода покоя, а у моноблефаридовых

ооспора покоится и затем дает начало гаплоидному мицелию. У бластокладиевых имеется смена поколений — диплонта и гаплонта, а у моноблефаридовых она отсутствует.

Бластокладиевые грибы живут главным образом как сапротрофы на погруженных в воду трупах животных или на растительных субстратах. Строение вегетативного тела, или таллома, у них варьирует по степени сложности — от простого, почти плазмодиального, до хорошо развитого мицелия. Собственно бесполое размножение осуществляется при помощи зооспор с одним волосачищимся сзади жгутиком. Самое простое строение характерно для грибов рода *Coelomomyces*. Все они облигатные паразиты, поселяющиеся в полости тела личинок москитов. Их вегетативное тело достигает достаточного развития, но не имеет четко выраженной оболочки и ризоидов. Виды данного рода интересны не только своей биологией, но и как объект биологического контроля численности вредных насекомых, так как некоторые паразитируют на личинках малярийного комара. Безусловно, самые интересные и высоко дифференцированные среди бластокладиевых грибов — представители рода *Allomyces*, обитающие в пресной воде на трупах насекомых и других животных. Цикл развития грибов рода *Allomyces* приведен на рис. 184.

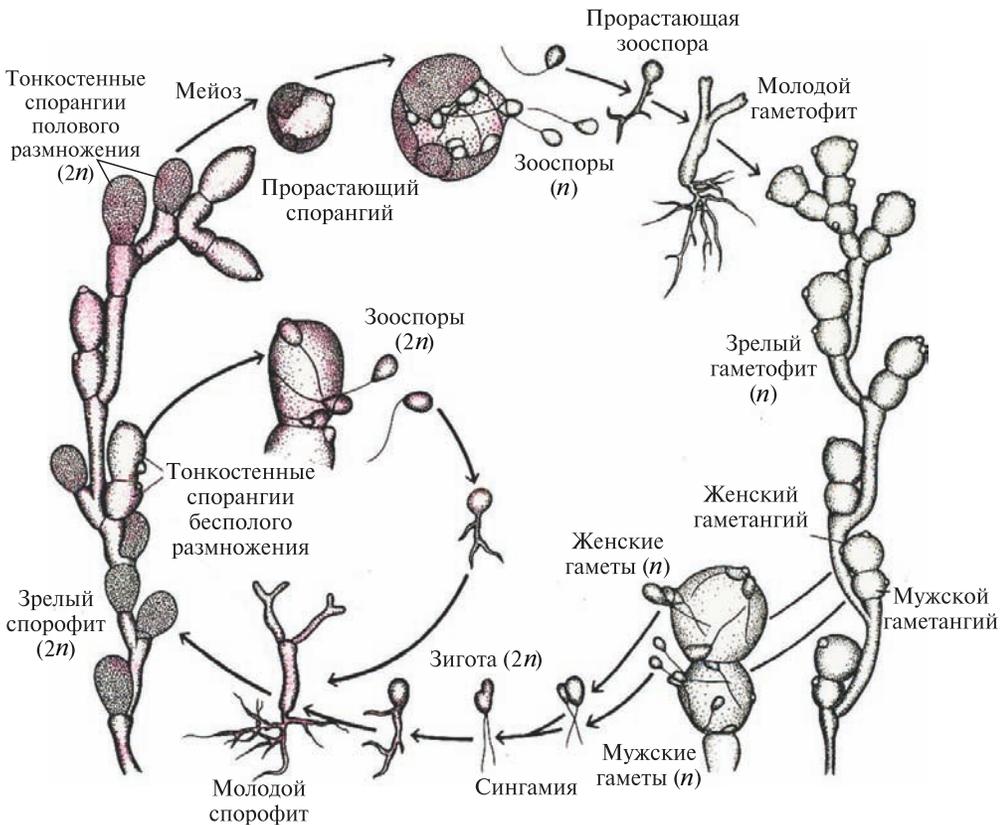


Рис. 184. Жизненный цикл представителей рода *Allomyces* (по П. Рейвну и др., 1990).

Моноблефаридовые грибы развиваются как сапротрофы в чистой пресной воде на сучьях, ветках и других субстратах, главным образом весной и осенью, в виде сероватого или коричневатого пушка. Грибы рода *Monoblepharella* могут быть выделены из почвы. Их талломы по внешнему виду похожи на талломы некоторых представителей рода *Monoblepharis*, различия между ними в основном состоят в процессах размножения.

7.2.2. ОТДЕЛ ЗИГОМИКОТА (ZYGOMYCOTA)

Zygomycota – отдел грибов, объединяющий 10 порядков, около 170 родов и более 500 видов.

Отдел принято разделять на два класса: Zygomycetes (собственно Зигомицеты), включающий шесть порядков, и Trichomycetes (Трихомицеты). Однако некоторые авторы в пределах отдела приводят еще один класс – Glomeromycetes, объединяющий грибы, которые образуют везикулярно-арбускулярные микоризы. Необходимо отметить, что в 2007 г. была предложена система грибов, из которой отдел Zygomycota был вообще исключен, а указанные выше таксоны рассматривались как не имеющие определенного систематического положения в царстве Fungi.

Класс Трихомицеты состоит из четырех порядков. Это фактически формальный класс, объединяющий грибы с неизвестными филогенетическими связями, в основном по эколого-трофическим признакам. Возможно, они даже не относятся к настоящим грибам. Все представители класса облигатно связаны с живыми членистоногими, однако характер их взаимоотношений не совсем ясен.

Наибольший интерес вызывает **класс Zygomycetes**. Многие зигомицеты имеют хорошо развитый субстратный и воздушный многоядерный несептированный (ценоцитный) мицелий, который с возрастом может формировать септы и дифференцироваться на **столоны** и **ризоиды**. Мицелий непостоянной толщины, септы образуются только для отделения репродуктивных органов. На мицелии формируются спорангиеносцы со спорангиями (рис. 185). Клеточные стенки содержат хитин и хитозан.



Рис. 185. Спорангиеносцы со спорангиями зигомицетов (<http://biofile.ru/bio/1042.html>)

Размножаются зигомицеты половым, собственно бесполом и вегетативным путем. Все стадии развития, кроме зиготы, гаплоидны.

Собственно бесполое размножение у них осуществляется неподвижными спорами, развивающимися внутри *спорангиев* или *спорангиол (спорангиоспоры)* или экзогенно на *конидиеносцах (конидии)*.

Для зигомицетов характерна своеобразная форма полового процесса – **зигогамия**. При зигогамии, представляющей собой частный случай *гаметангиогамии*,

сливается содержимое двух многоядерных (или одноядерных) клеток (гаметангиев), недифференцированных в гаметы, с образованием специфических половых структур — покоящихся толстостенных **зигоспор** (зигот). На них обычно остаются участки морфологически отличающихся гиф, отделявших гаметангии (**суспензоры**, **зигофоры**, или **подвески**), которые поднимают зиготу над субстратом (рис. 186). После периода покоя диплоидные ядра редукционно делятся, и зигоспора прорастает короткой гифой с зародышевым спорангием на конце. Внутри спорангия формируется множество генетически неоднородных одноядерных гаплоидных спорангиоспор. У гомоталлических видов сливаются клетки одного и того же мицелия, у гетероталлических — разных. У большей части видов гетероталлический мицелий.

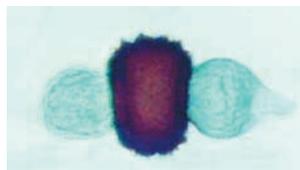


Рис. 186. Зигоспора *Rhizopus* sp. с суспензорами (<http://livt.net/Clt/Myc/Zyg/zygp01.htm>)

Вегетативно зигомицеты распространяются столонами — выбрасываемыми в воздушную среду длинными гифами, которые находят подходящий субстрат и формируют ризоиды, давая начало новому мицелию.

Зигомицеты — типичные почвенные грибы, многие участвуют в образовании микоризы. В основном являются сапротрофами, хотя некоторые могут развиваться на живых ослабленных растениях в качестве паразитов, а *Spinellus* паразитирует на базидиомицетах. Некоторые — патогены насекомых, другие способны вызывать вторичные инфекции человека. Тропические формы могут провоцировать грануломатоз.

Используются как продуценты различных веществ, наиболее интенсивно — в Японии. *Rhizopus stolonifer* применяется для получения фумаровой кислоты, *R. oryzae* — спиртов, *Blakeslea trispora* — β-каротина. *Phycomyces blakesleanus* и различные виды *Rhizopus* используются при производстве медицинских препаратов.

Наиболее известными порядками, относящимися к классу Zygomycetes, являются Mucorales, Entomophthorales, Zoopagales.

Порядок Мукоровые (Mucorales)

Представители порядка Мукоровые (около 400 видов) имеют хорошо развитый паутинистый мицелий, стелющийся по субстрату. Спорангии мукоровых, формирующиеся на одиночных или сильно разветвленных спорангиеносцах, имеют вид темных, хорошо заметных невооруженным глазом головок, в связи с чем эти грибы получили название «головчатые плесени». При созревании спорангия в нем образуется огромное количество спорангиоспор, которые после освобождения из спорангиев прорастают и дают начало новому мицелию. Еще одним типом спороношения является формирование малоспоровых спорангиев (4–10 спор) — спорангиол, в которых количество спор может сокращаться до одной. Эта спора сростается с оболочкой спорангиолы —

таким образом формируется конидия. У грибов одного и того же вида могут одновременно образовываться и спорангии, и спорангиолы.

Бесполое размножение преобладает в цикле развития мукоровых. Половой процесс – зигогамия. У многих видов этого порядка формируются ризоиды и воздушные столоны (дуговидные гифы).

Мукоровые грибы живут сапротрофно в почве (особенно окультуренной, богатой гумусом), на растительных остатках, на навозе травоядных животных, некоторые паразитируют на растениях и животных. Часто они образуют пушистые плесневые налеты белого и серого цвета на пищевых продуктах растительного происхождения (хлебе, варенье, плодах, овощах), развиваются на семенах при их хранении и т. п.

Основной род *Mucor* объединяет около 150 видов, формирующих типичные многоспоровые шаровидные спорангии на простых или ветвящихся спорангиеносцах. У видов рода *Mucor* спорангиеносец обычно вздувается внутрь спорангия, образуя *колонку* (рис. 187).

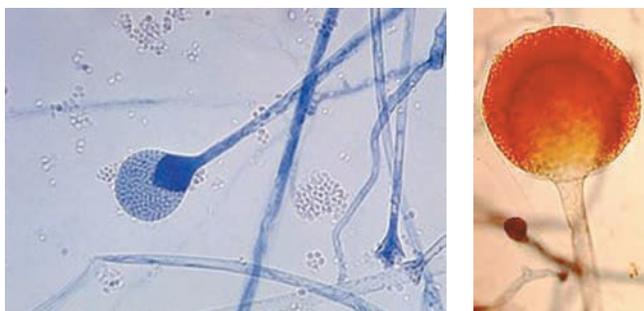


Рис. 187. Взрослый спорангий *Mucor* sp.
(<http://ru.wikipedia.org/wiki/>)

Жизненный цикл типичного представителя рода *Mucor* представлен на рис. 188.

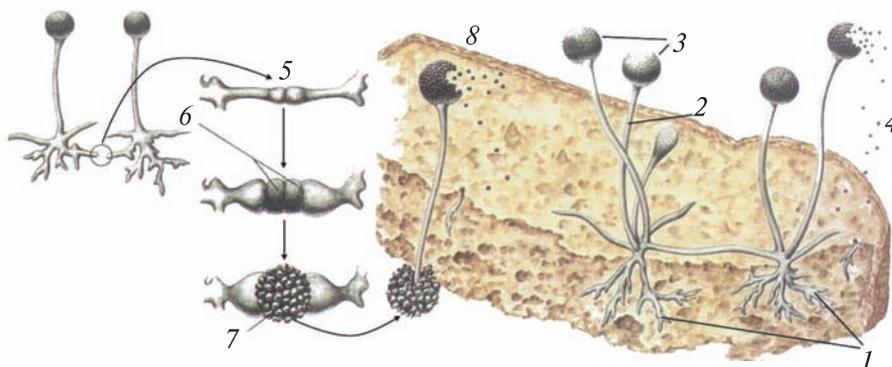


Рис. 188. Жизненный цикл *Mucor* sp.:
1 – мицелий гриба; 2 – спорангиеносец; 3 – спорангии; 4 – споры собственно бесполого спороношения; 5 – образование гаметангиев; 6 – отделение гаметангиев; 7 – многоядерная зигота; 8 – споры полового спороношения
(<http://rudocs.exdat.com/docs/index-410879.html>)

У грибов копрофильного рода *Pilobolus* («метатель снаряда») спорангиеносцы оригинально организованы. Они растут вверх от вздутой, находящейся в субстрате клетки – *трофоцисты*. Спорангиеносец под спорангием раздувается, образуя пузырь, в котором за счет впитывания большого количества воды тургорное давление резко возрастает (рис. 189), так что при созревании спорангия пузырь в верхней части разрывается и спорангий отбрасывается на расстояние до 2 м в высоту и до 3,5 м в длину. Попадая на траву, спорангий вместе с ней поедается животными, в пищеварительном тракте которых под действием ферментов оболочка спорангия разрушается, споры высвобождаются и на навозе травоядных прорастают новым мицелием.

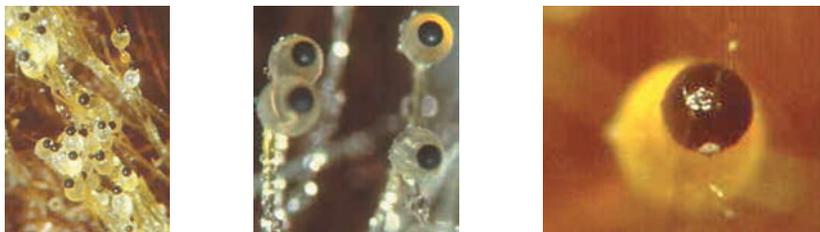


Рис. 189. Зрелые спорангии и подспорангиальное вздутие *Pilobolus* sp.
(<http://multiring.ru/course/biology/content/chapter3/section2/paragraph1/theory.html>)

Наиболее крупные одиночные спорангиеносцы у грибов рода *Phycomyces*. Темные, сине-зеленые, кутинизированные, с характерным металлическим блеском, они достигают высоты 30 см и обладают положительным фототропизмом. Спорангии также крупные, содержат до 70 тыс. спор (рис. 190).

Грибы рода *Rhizopus* широко распространены в природе. Для них характерно образование толстых воздушных гиф-столонов, напоминающих усы земляники. Эти гифы перекидываются над субстратом, и в том месте, где соприкасаются с ним, развиваются буроватые ризоиды, внедряющиеся в субстрат, а вверх отходит пучок спорангиеносцев, несущих крупные черные головки – спорангии, внутри которых просвечивает большая шаровидная колонка. *R. nigricans* вызывает черную, или хлебную, плесень. *R. nodosus* встречается на ягодах винограда, инжира, корнеплодах свеклы при хранении. Этот вид служит причиной сухой гнили корзинок подсолнечника.



Рис. 190.
Спорангиеносец со спорангием *Phycomyces* sp.
(<http://dic.academic.ru/dic.nsf/genetics/14624/Phycomyces>)

Порядок Энтомофторовые (Entomophthorales)

Порядок Энтомофторовые (около 200 видов, относящихся к 6–7 родам) составляют в основном паразиты насекомых. Мицелий этих грибов вначале ценоцитный, в зрелом состоянии имеет перегород-

ки и распадается на отдельные клетки (оидии или хламидоспоры). Собственно бесполое размножение осуществляется при помощи конидий. Конидиеносцы простые или ветвящиеся, на концах несут по одной конидии. Конидии одно-клеточные, бесцветные, с двойной оболочкой. При созревании разбрасываются вследствие разрыва оболочки конидиеносца. Половой процесс – зигогамия, но довольно часто образуются азиготы, и соответственно покоящимися спорами являются зигоспоры и азигоспоры.

Энтомофторовые полностью утратили связь с водной средой, что указывает на их высокий уровень организации и связь с сумчатыми грибами.

Энтомофторовые грибы часто вызывают в природе массовую гибель разных насекомых (тли, комары, саранча, совки и т. д.). Для каждого вида характерна узкая специализация к поражаемым видам. В связи с тем что

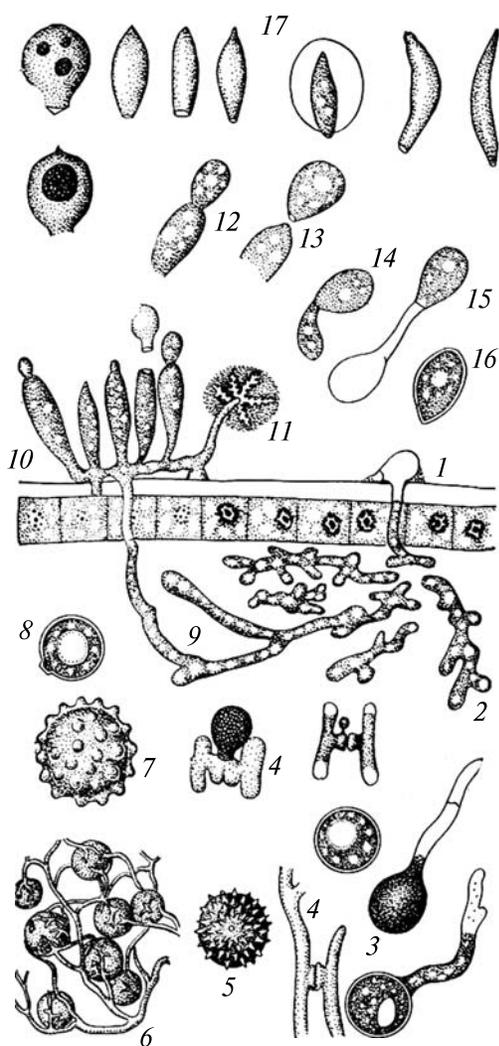


Рис. 191. Цикл развития и морфология энтомофторовых грибов:

- 1 – прорастающая конидия; 2 – гифы и гифенные тела; 3 – образование азигоспор; 4 – образование зигоспор у *Entomophthora sepulchralis*;
- 5 – покоящаяся спора у *E. echinosperma*;
- 6 – покоящиеся споры в сплетении гиф *E. rhizospora*; 7 – покоящаяся спора из мухи (*Sarcophaga aldrichi*);
- 8 – покоящаяся спора, образовавшаяся в погруженной культуре (из бабочки);
- 9 – гифы в теле хозяина;
- 10 – конидиеносцы с образующимися конидиями; 11 – ризоид, прикрепляющийся к поверхности;
- 12 – конец конидиеносца с конидией; 13 – отбросившаяся конидия;
- 14 – конидиальный росток;
- 15 – образование вторичной конидии; 16 – отделившаяся конидия;
- 17 – разные типы конидий (по: Жизнь растений, 1976)

некоторые энтомофторовые удается культивировать и на-капливать инокулом (инфекционный материал), возможно применение этих грибов как средства биологической борьбы с вредными насекомыми в сельском и лесном хозяйстве.

Цикл развития и морфология энтомофторовых грибов представлены на рис. 191.

В порядке Энтомофторовые практическое значение имеет род *Entomophthora* (около 60 видов).

Наиболее известен вид *E. muscae* (*Э. муховая*), вызывающий заболевание комнатных мух, именуемое «осенняя болезнь мух». Осенью на оконных стеклах можно видеть мертвых высохших мух, плотно приклеившихся к стеклу и окруженных мучнистым беловатым налетом (рис. 192).

Внутренние органы зараженных насекомых пронизаны мицелием паразита, который распадается на **гифенные тела** (многоядерные клетки) неправильной формы, заполняющие тело хозяина, замещая разрушенные ткани. Рост гриба продолжается до тех пор, пока все внутренние структуры не разрушатся, при этом тело насекомого приобретает вид хитинового мешка, наполненного грибными структурами. Органы собственно бесполого размножения – конидиеносцы с конидиями – выходят наружу через дыхательные отверстия и тонкие места хитинового покрова. На конидиеносцах развиваются шаровидные конидии, которые при созревании разбрасываются в стороны на 1–3 см. Конидии попадают на здоровых насекомых. При их прорастании появляются ростковые трубки, гифы, которые проникают в тело насекомого, где снова развивается мицелий и органы спороношения.



Рис. 192.
Насекомое, пораженное *Entomophthora muscae*
(<http://nacekomoe.ru/insect/patogeny-nasekomyh-i-klewei-entomoforovyegriby/>)

Порядок Зоопаговые (Zoopagales)

Порядок Зоопаговые включает облигатные хищные грибы, обладающие клейкими гифами и питающиеся амебами, нематодами и мелкими личинками насекомых (рис. 193). Мицелий состоит из очень тонких многоядерных гиф, на поздних этапах становится многоклеточным. Реже вегетативное тело имеет вид подушек, располагающихся в теле хозяина. Гифа имеет клейкую поверхность, за счет которой приклеивается к жертве, после чего мицелий или гаустории гриба проникают внутрь. Собственно бесполое размножение происходит при посредстве округлых или веретеновидных конидий, образующихся сбоку или на вершине гифы в длинных цепочках. При созревании конидии активно не отбрасываются. Половое размножение представляет собой слияние двух одинаковых соседних клеток гифы и образование зиготы в одной из них или слияние равных клеток двух соседних гиф и образование зиготы в перемычке.

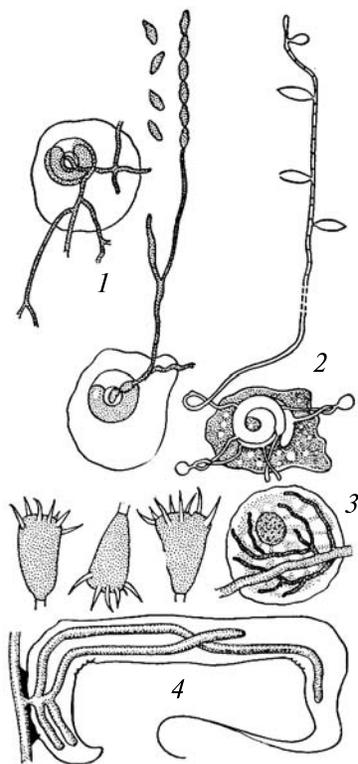


Рис. 193. Зоопаговые:
 1 – *Cochlonema*; 2 – *Endocochlus*;
 3 – *Acaulopage* – талломы в амебах и конидии;
 4 – *Stylopaga* – гифы, внедрившиеся в нематоду
 (по: Жизнь растений, 1976)

Важнейшие роды порядка – *Zoopage*, *Endocochleus*, *Stylopaga*.

Некоторые авторы склонны относить к порядку Zoopagales и семейство Piptocephalidaceae, представители которого являются облигатными гаусториальными паразитами грибов, главным образом мукоровых.

Дикариомицеты

К данной группе грибов на основании наличия в их жизненном цикле уникальной дикариотичной фазы относят представителей двух отделов: Аскомикота (Ascomycota) и Базидиомицота (Basidiomycota).

7.2.3. ОТДЕЛ АСКОМИКОТА (ASCOMYCOTA)

Отдел Аскомикота объединяет более 30 % всех описанных видов грибов, включая лишайники и дейтеромикоты. Это самый большой отдел грибов, представленный многими широко распространенными и экономически важными видами. Оранжево-розовый гриб *Neurospora crassa* сыграл существенную роль в развитии современной генетики. Аскомикоты вызывают ряд серьезных заболеваний растений, например мучнистую росу, паршу, голландскую болезнь вяза и др. К этому отделу относятся безусловно хозяйственно значимые грибы – разнообразные дрожжи и некоторые съедобные грибы – сморчки и трюфели.

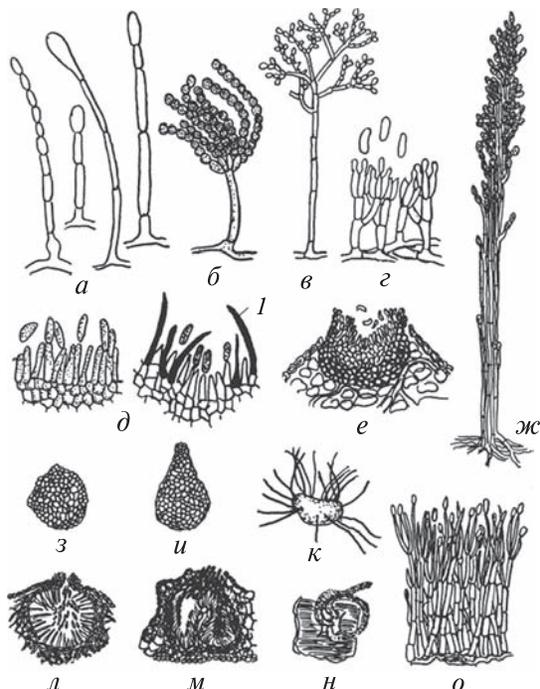
Для сумчатых грибов характерен септированный разветвленный гаплоидный мицелий. Клетки вегетативного мицелия могут быть одно- и много-ядерными. Септы образуются упорядоченно, одновременно с делением клеток. Клеточные стенки мицелия содержат хитин и глюканы, у дрожжей также присутствуют маннаны. Основным признаком грибов этого отдела — формирование в результате полового процесса одноклеточных асков (сумок) с гаплоидными аскоспорами. Аски являются конечной стадией полового размножения.

В цикле развития многих аскомикотов большое значение имеет собственно бесполое размножение. Оно осуществляется при помощи *конидий*, которые образуются на гаплоидном мицелии экзогенно, отшнуровываясь на верхушках *конидиеносцев* (модифицированные гифы) разного строения. Конидиеносцы располагаются на мицелии или одиночно, или в пучках (*коремиях*), или выпуклыми плотными (*спородохиями*) либо рыхлыми (*пионнотами*) подушечками, или плотным слоем на поверхности сплетения гиф (*ложе*), или внутри шаровидных и грушевидных структур с отверстием на вершине (*пикниды*) (рис. 194). Конидиальные споронии служат для массового расселения аскомикотов.

Половой процесс у сумчатых грибов представлен несколькими формами. Для них типично слияние двух многоядерных специализированных клеток мицелия (гаметангиев) с последующим образованием зиготы с диплоидным ядром. У аскомикотов может осуществляться *сперматизация* (оплодотворение женского полового органа спермацием, образующимся по типу конидии) и *соматогамия* (слияние соматических клеток без образования морфологически оформленных половых структур). У подавляющего большинства видов ядра попарно соединяются без кариогамии, формируя *дикарион*, и в та-

Рис. 194. Форма и строение конидий и конидиеносцев:

- а* — простой конидиеносец с конидиями;
- б* — одиночный конидиеносец с мутовкой конидиеносных гиф на конце;
- в* — одиночный конидиеносец с разветвлениями на конце;
- г* — скученное расположение одиночных конидиеносцев;
- д* — ложе (*l* — щетинки);
- е* — ложе с базальным слоем гиф, имеющих строматическое строение (оболочки клеток утолщены);
- ж* — коремия;
- з* — пикнида шаровидная,
- и* — пикнида грушевидная,
- к* — пикнида со щетинками на поверхности,
- л* — пикнида, погруженная в ткань растения-хозяина;
- м* — камерная пикнида, погруженная в стromу;
- н* — выход жгута слизи со спорами из погруженной в субстрат пикниды;
- о* — спородохий (<http://hrib.ru/Plodovyye-tela-anamorfyi/id/57-Piknida-.html&usg>)



ком состоянии многократно синхронно делятся. Результатом полового процесса является мейоспорангий, или аск, с аскоспорами. В процессе образования аскоспор происходят *кариогамия* и *мейоз*, приводящие к формированию гаплоидных аскоспор.

Половые органы аскомицетов дифференцированы. Женские гаметангии — *архикарпы* — состоят из двух частей: нижней — *аскогоны* и нитевидно вытянутой верхней — *трихогины*; мужской гаметангий — *антеридий* — одноклеточный. Половое размножение начинается с образования аскогона с трихогиной, по которой при слиянии содержимое антеридия переходит в аскогон. Таким образом, имеет место *плазмогамия* — слияние двух протопластов. После плазмогамии гаплоидные ядра разного пола сразу не сливаются, а объединяются попарно, образуя *дикарион*. Затем из аскогона вырастают так называемые *аскогенные дикариотичные гифы*, в которых ядра дикариона синхронно делятся. Слиянию ядер дикариона предшествует специальное деление клетки с образованием *крючка*: кончик гифы крючкообразно искривляется, происходит сопряженное деление обоих ядер, и верхняя пара дочерних ядер отделяется поперечными перегородками как от клетки, лежащей ниже изгиба, так и от крючка. Крючок сливается с клеткой, находящейся ниже изгиба, и в результате снова образуется клетка с двумя ядрами. Верхняя клетка в дальнейшем становится *аском*. В ней происходит *кариогамия*, и образовавшееся первичное диплоидное (единственное в цикле развития аскомицета) ядро аска претерпевает последовательные редукционное и митотические деления, в результате чего образуется 8 дочерних ядер, превращающихся в 8 аскоспор (число делений может быть меньшим — 4 споры — или большим — число спор превышает 1000) (рис. 195). Таким образом, и аскоспоры, и мицелии гаплоидны.

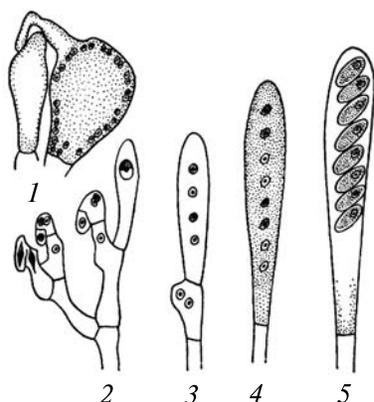


Рис. 195. Половой процесс

и развитие сумок у аскомицетов:

1 — аскогон с трихогиной и антеридий;

2 — развитие сумок по способу крючка;

3 — молодая сумка после мейоза;

4 — молодая сумка с восемью гаплоидными ядрами;

5 — зрелая сумка с аскоспорами

(по: Жизнь растений, 1976)

У низших аскомицетов аск располагается непосредственно на мицелии. У большинства сумчатых грибов аски формируются в пределах особых плодовых тел. В таких случаях процесс протекает более сложным путем, предполагающим образование аскогенных гиф. У сумчатых грибов имеются три основных типа настоящих плодовых тел (рис. 196): *клеистоцеции* представляют собой полностью замкнутое плодовое тело с находящимися внутри асками, освобождающимися после разрушения его стенок; *перитеции* обычно имеют

кувшинообразную форму с выводным отверстием в верхней части, т. е. полузамкнуты; **апотеции** — открытые вместилища асков в форме чаши (блюдца), на верхней стороне которых расположен слой сумок и парафиз, называемый **гимением** (парафизы, пока сумки незрелые, могут смыкаться над ними своими вершинами и выполнять защитную функцию). Расположение асков в виде широко открытого гимения способствует одновременному взрывному освобождению аскоспор, которые при этом могут разбрасываться на расстояние 0,5–20 см, а у некоторых видов — до 60 см. Апотеций — наиболее совершенный тип плодового тела аскомицитов, так как он обеспечивает максимальную продуктивность аскоспор и их активное распространение на большие расстояния.

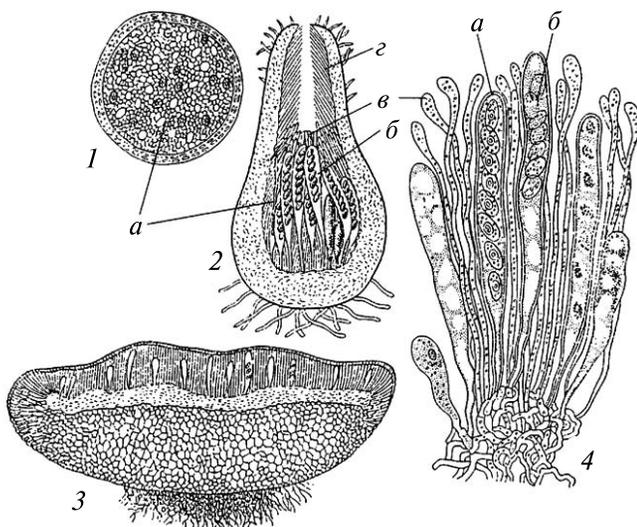


Рис. 196. Типы плодовых тел аскомицитов (в разрезе): 1 — клейстотеций; 2 — перитеций; 3 — апотеций; 4 — гимений апотеция (а — сумки, б — споры в сумках, в — парафизы; z — перифизы) (по Л. В. Гарiboldoй, С. Н. Лекомцевой, 2005)

По строению оболочки аски делят на две большие группы: **прототуникатные** и **этуникатные**. Прототуникатные аски имеют тонкую оболочку, которая легко разрушается, и аскоспоры пассивно освобождаются. Данные аски служат только местом образования спор, а в их распространении не участвуют. Этуникатные аски являются не только местом образования спор, но и способствуют их активному выбросу. С учетом более тонкого строения оболочки такие аски разделяют еще на два типа: **унитуникатные** и **битуникатные**. У унитуникатных асков оболочка довольно тонкая, однослойная, снабженная апикальным аппаратом для их вскрывания. У битуникатных асков оболочка двухслойная. При созревании аскоспор жесткий наружный слой разрушается, а внутренний эластичный под действием повышенного тургорного давления быстро растягивается, и аскоспоры активно выбрасываются наружу.

Форма асков может быть округлой, овальной, булавовидной, цилиндрической. Аскоспоры очень разнообразны по форме — от шаровидных до нитчатых. Жизненный цикл типичного аскомицота представлен на рис. 197.

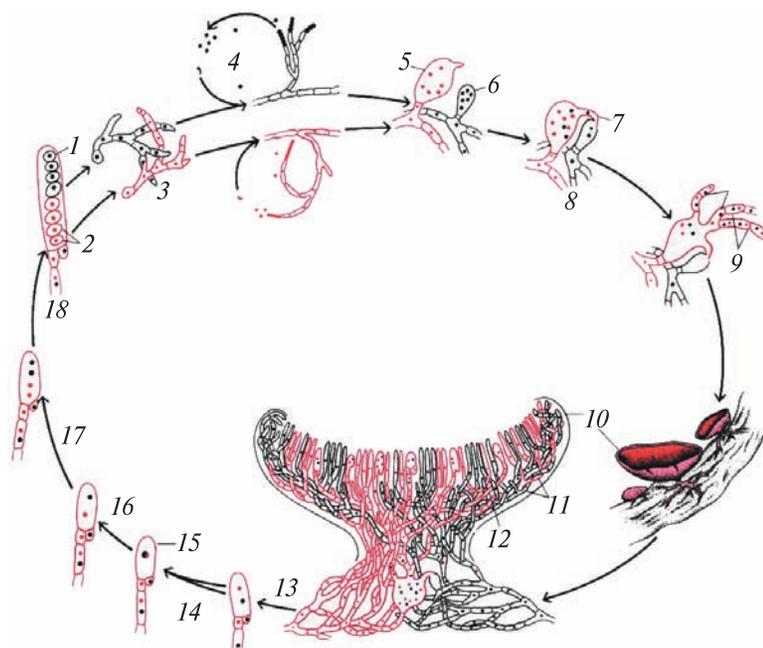


Рис. 197. Типичный жизненный цикл аскомикотов, формирующих апотеции:
 1 – аск; 2 – аскоспоры; 3 – прорастание аскоспор; 4 – собственно бесполое размножение конидиями; 5 – аскогон; 6 – антеридий; 7 – трихогина; 8 – плазмогамия;
 9 – развивающиеся аскогенные гифы; 10 – апотеций; 11 – стерильные гифы;
 12 – дикариотические аскогенные гифы; 13 – средняя клетка крючка,
 14 – кариогамия; 15 – молодой аск; 16 – первое деление мейоза;
 17 – второе деление мейоза; 18 – митоз (по П. Рейвну и др., 1990).

Система аскомикотов, как, впрочем, и всех остальных грибов, в настоящее время претерпевает существенные изменения и далека даже от временной стабильности. По мнению Д. Хоуксворта, сегодня недостаточно сведений для построения полной филогенетической системы сумчатых грибов, вследствие чего непозволительно пользоваться таксонами более высокого ранга, чем порядок. Приводимые в работах последних лет системы сумчатых грибов весьма противоречивы. Меняется число и объем порядков, подклассов и даже классов. Количество видов, относящихся к отделу Ascomycota, постоянно уточняется. В его состав включены лишайники, грибные компоненты которых составляют в основном аскомикоты, и дейтеромикоты, представленные в большинстве своем совокупностью бесполой стадий, или анаморф, сумчатых грибов.

На основании данных геносистематики многие авторы выделяют три группы аскомикотов в ранге подотделов:

- подотдел **Тафриномицеты**, или **Архиаскомицеты**, – *Taphrinomycotina* (*Archiascomycotina*), включающий классы **Тафриномицеты** (*Taphrinomycetes*), **Схизосахаромицеты** (*Schizosaccharomycetes*), **Неолектормицеты** (*Neoelectromycetes*);
- подотдел **Сахаромицеты**, или **Гемииаскомицеты**, – *Saccharomycotina* (*Hemiascomycotina*), включающий класс **Сахаромицеты** (*Saccharomycetes*);

• подотдел **Собственно аскомицеты**, или **Пезизомицеты**, – *Ascomycotina* (*Peizomycotina*), включающий классы **Эвроциомицеты** (*Eurotiomycetes*), **Сордариомицеты** (*Sordariomycetes*), **Леоциомицеты** (*Leotiomycetes*), **Пезизомицеты** (*Peizomycetes*), **Эризифомицеты** (*Erysiphomycetes*), **Лабульбениомицеты** (*Laboulbeniomycetes*), **Дотидеомицеты** (*Dothideomycetes*).

**Подотдел Тафриномицеты,
или Архиаскомицеты, – *Taphrinomycotina* (*Archiascomycotina*)**

Наиболее древняя группа, исходная для остальных аскомикотов. Хитин в клеточных стенках отсутствует или присутствует в незначительных количествах. Аскогенных гифов нет. Половой процесс известен не у всех представителей. Смена ядерных фаз может быть разной: гапло- и дикариофазы, гапло- и диплофазы, чисто гаплоидный цикл.

Плодовые тела отсутствуют. Аски у них образуются непосредственно на мицелии плотным слоем, расположенным под кутикулой пораженных органов растения. Дикариотичный мицелий распространяется под кутикулой и эпидермисом и по межклетникам в ткани растения.

Дикариотичный мицелий однолетний или многолетний. Многолетний мицелий из года в год сохраняется в побегах и почках пораженного растения, однолетний развивается в листьях, плодах.

Собственно бесполое размножение не описано, аскоспоры способны почковаться.

Класс Тафриномицеты (*Taphrinomycetes*)

Порядок Тафриновые (*Taphrinales*)

Все тафриновые – облигатные паразиты с узкой специализацией, многие диморфны: дрожжевая стадия сапротрофна, мицелиальная паразитирует на растениях. Они заражают молодые растущие ткани многих деревьев, в том числе плодовых косточковых, и вызывают разнообразные деформации пораженных органов: курчавость листьев, «кармашки» плодов, «ведьмины метлы» (рис. 198) и галлы. Возникновение деформаций связано со стимулирующим воздействием ферментов грибов на клетки растения-хозяина. Проявление болезни зависит от того, какой орган поражает фитопатоген.



Рис. 198. «Ведьмины метлы» на березе
(<http://ru.wikipedia.org/wiki>)



Рис. 199. Курчавость листьев персика, вызванная грибом *Taphrina deformans* (<http://ru.wikipedia.org/wiki>)

Цикл развития тафриновых можно рассмотреть на примере *Taphrina deformans* – возбудителя курчавости листьев персика (рис. 199).

Аскоспоры гриба зимуют в трещинах коры или между чешуйками почек. Они могут почковаться. Весной при наступлении теплой и влажной погоды гаплоидные аскоспоры почкуются и дают начало дикариотичному мицелию. У *T. deformans* дикарионы возникают в основном за счет деления ядра в почкующихся клетках, а у многих тафриновых дикариотизация происходит при копуляции аскоспор. Дикариотичный мицелий проникает в распускающиеся почки

и распространяется в ткани листа по межклетникам. Затем в расположенных под кутикулой двухъядерных клетках гиф гриба происходит кариогамия, и из диплоидных клеток развиваются аски. В сумках осуществляется мейоз и митотическое деление ядер с образованием восьми аскоспор, которые способны почковаться (рис. 200).

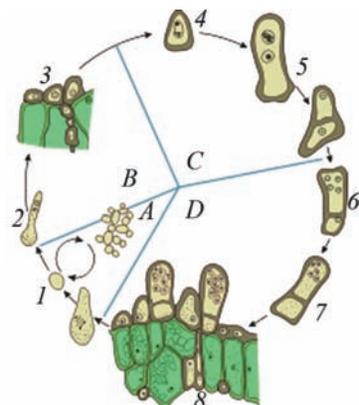


Рис. 200. Схема жизненного цикла тафрины деформирующей:
 А – гаплофаза (дрожжи): 1 – почкование аскоспор;
 В – дикариофаза (мицелиальная):
 2 – дикариотизация; 3 – дикариотичный мицелий заражает ткани растения;
 С – диплофаза: 4 – кариогамия;
 5 – митотическое деление диплоидного ядра;
 D – развитие асков и созревание аскоспор;
 6, 7 – развитие аска и формирование аскоспор;
 8 – сумчатый слой на поверхности растения (http://ru.wikipedia.org/wiki/Taphrina_caerulescens)

Порядок Протомицетовые (Protomycetales)

Среди грибов порядка Протомицетовые большинство – возбудители болезней дикорастущих растений. Мицелий у них формируется эндогенно, расположен в межклетниках в глубине тканей растения-хозяина. В мицелии образуются крупные шаровидные или продолговатые хламидоспоры с гладкой оболочкой. Хламидоспоры зимуют. Весной из них развиваются аски с аскоспорами, которые после выхода из асков копулируют, затем прорастают ростком диплоидного мицелия, проникающим в ткань растения. Паразитные грибы порядка Протомицетовые стимулируют образование опухолей на стеблях, черешках листьев, жилках растений-хозяев. Основной род – *Protomyces*. Наиболее распространенный и известный вид – *Protomyces macrosporus* – вызывает на листовых черешках сныти образование желваков.

Класс Схизосахаромицеты, или Делящиеся дрожжи (*Schizosaccharomycetes*)

Схизосахаромицеты, или Делящиеся дрожжи, представлены одним порядком (*Schizosaccharomycetales*) с одним семейством (*Schizosaccharomycetaceae*), основу которого составляет род *Schizosaccharomyces* (*S. octosporus*, *S. pombe*). В более старых системах (до выпуска 9-го издания «Словаря грибов Эйнсуорта и Бисби», 2001) они относились не к тафриномицетам, а к порядку *Saccharomycetales* класса Гемиаскомицеты (*Hemiascomycetes*).

На вегетативных стадиях жизненного цикла эти грибы представляют собой отдельные клетки, размножающиеся делением. Половой процесс — копуляция соматических клеток с последующей плазмогамией и кариогамией, в результате чего образуется диплоидная стадия — зигота. После мейотического деления зиготы формируется сумка с аскоспорами. Прорастая, аскоспоры дают начало соматическим клеткам (рис. 201).

В природе схизосахаромицеты встречаются в тех же экологических условиях, что и почкующиеся дрожжи класса *Saccharomycetes*.

Представители *Schizosaccharomyces pombe* (название происходит от слова «пиво» на языке суахили — *rombe*) имеют палочковидные клетки (3–4 мкм в диаметре и 7–14 мкм в длину), которые растут только вдоль своей оси и делятся пополам, сохраняя характерную форму (рис. 202). *S. pombe* выделили в чистую культуру в 1893 г. из восточноафриканской бузы. С 1950-х гг. *S. pombe*



Рис. 201. Жизненный цикл *Schizosaccharomyces octosporus*
(по Г. А. Беляковой и др., 2010)



Рис. 202. *Schizosaccharomyces pombe*
(<http://ru.wikipedia.org/wiki>)

используется как модельный организм в молекулярной биологии и цитологии. Он стал шестым эукариотическим организмом, геном которого был полностью секвенирован.

Помимо классов **Taphrinomycetes** (два порядка) и **Schizosaccharomycetes** (один порядок) подотдел включает также класс **Neoelectromycetes** (один порядок). Однако многие авторы относят к данному подотделу еще один класс: Пневмоцистидомицеты — **Pneumocystidomycetes**, объединяющий паразитов животных и ранее относимый к группе протистов.

Подотдел Сахаромицеты, или Гемияскомицеты (*Saccharomycotina*, *Hemiascomycotina*)

Подотдел включает один класс **Saccharomycetes** с единственным порядком **Saccharomycetales**.

В подотделе Сахаромицеты представлены грибы, отличающиеся строением вегетативного тела. У них плодовые тела отсутствуют; аски формируются непосредственно на мицелии из зиготы без образования аскогенных гиф. Мицелий сахаромицетов или нитчатый, с перегородками, непочкующийся, или вначале нитчатый, затем распадающийся и почкующийся.

Большинство — сапротрофы, обитающие на поверхности плодов и растений, в нектаре цветков, в почве. Отдельные виды паразитируют на растениях.

У многих представителей (дрожжей) настоящий мицелий отсутствует и есть только почкующиеся клетки без аскогенных гиф. Зигота развивается при слиянии двух отростков мицелия или двух отдельных свободноживущих клеток. Аски образуются как одиночные клетки.

Дрожжами называют грибы, которые существуют на протяжении всего или большей части жизненного цикла в виде различных одиночных клеток. Дрожжи растут и размножаются с большой скоростью, вызывая при этом существенные изменения в окружающей среде. (Понятие «дрожжи» не имеет номенклатурной ценности, они не являются самостоятельным таксоном и относятся к разным отделам: мукоровые дрожжи *Mucor racemosus* — к зигомикотам; *Saccharomyces*, *Schizosaccharomyces* и почвенные дрожжи *Lipomyces* — к аскомикотам; красные дрожжи *Rhodospiridium* и розовые *Sporobolomyces* — к базидиомикотам, а представители рода *Candida* — к несовершенным грибам.)

Среди сахаромицетовых грибов большое практическое значение и распространение имеет род ***Saccharomyces***. Клетки этих дрожжей размножаются почкованием. К так называемым культурным дрожжам относятся многочисленные физиологические расы *Saccharomyces cerevisiae* — спиртовые, хлебопекарские, пивные, винные (рис. 203).



Рис. 203. Клетки *Saccharomyces cerevisiae*
(<http://murzim.ru/nauka/biologiya/8975-drozhzhi.html>; www-micro.msb.le.ac.uk.)

У *S. cerevisiae* имеется смена поколений. Аскоспоры становятся зрелыми гаплоидными клетками и некоторое время почкуются в гаплоидном состоянии. Затем происходит половой процесс – копуляция соматических клеток, возникает диплоидная клетка, после чего почкование продолжается уже в диплоидной фазе (рис. 204). При хорошей аэрации и недостатке питания диплоидные клетки претерпевают мейоз и превращаются в сумки.

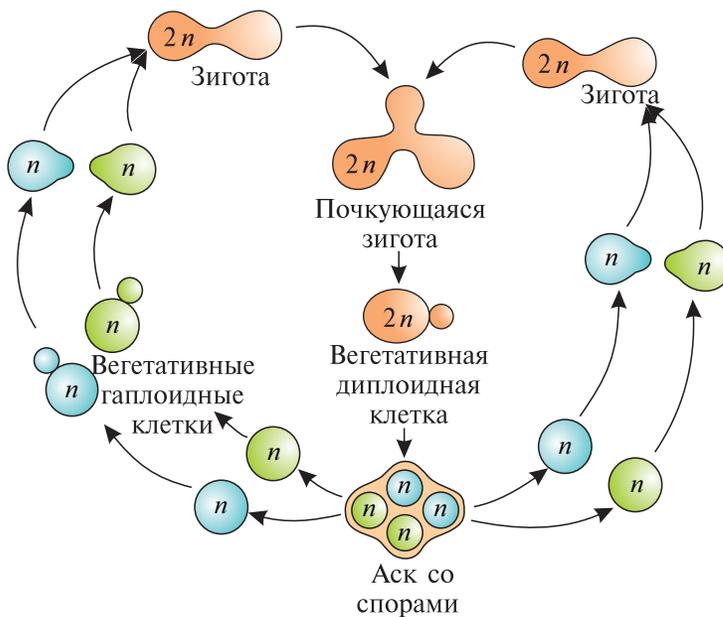


Рис. 204. Гапло-диплоидный жизненный цикл дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*.
 $2n$ – клетки с двойным набором хромосом (диплоидные),
 n – клетки с одинарным набором хромосом (гаплоидные)
(<http://www.img.ras.ru>)

Наиболее известный для дрожжей процесс спиртового брожения стал причиной широкого практического применения *S. cerevisiae* с давних пор. Промышленное использование дрожжей базируется прежде всего на их способности превращать сахар в этиловый спирт и углекислоту, а также на их воздействии на зерновые или молочные продукты. В настоящее время дрожжи широко используются при получении дрожжевой биомассы или дрожжевых экстрактов в качестве кормовых или пищевых добавок, как фармацевтический продукт для лечебных целей, для получения из дрожжей или с помощью

дрожжей большого количества различных биологически ценных веществ: витаминов, липидов, нуклеиновых кислот, ферментов и коферментов, органических кислот.

Подотдел Собственно аскомицеты, Эуаскомицеты, или Пезизомицеты (*Ascomycotina*, *Euascmycotina*, *Pezizomycotina*)

Подотдел ***Ascomycotina*** объединяет большую часть аскомицетов и включает классы ***Eurotiomycetes*** (два порядка), ***Sordariomycetes*** (пять-шесть порядков), ***Leotiomycetes*** (три порядка), ***Pezizomycetes*** (один порядок), ***Erysiphomycetes*** (один порядок), ***Dothideomycetes*** (пять порядков), ***Laboulbeniomycetes*** (один порядок). Некоторые авторы относят к данному подотделу еще два класса: ***Arthoniomycetes*** и ***Lecanoromycetes***, объединяющие исключительно лишенизированные грибы, принадлежащие к группе Лишайники.

Для цикла развития этих грибов характерно образование плодовых тел с асками и конидиальное спороношение. У фитопатогенных видов собственно бесполое конидиальное размножение преобладает над половым. Прототуникатные или однослойные унитуникатные аски образуются, как правило, из аскогенных гиф в настоящих плодовых телах (*клеистотеций*, *перитеций* и *апотеций*).

Класс Эвроциомицеты (*Eurotiomycetes*)

Эвроциомицеты в значительной степени соответствует устаревшей в таксономическом отношении группе порядков Плектомицеты. Представители класса формируют клейстотеции с беспорядочно расположенными прототуникатными асками. Споры высвобождаются пассивно после разрушения клейстотеция. Собственно бесполое размножение осуществляется конидиями.

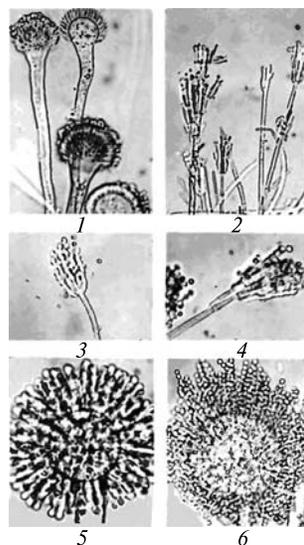
Порядок Эвроциевые (*Eurotiales*)

Плодовые тела у грибов порядка Эвроциевые – мелкие клейстотеции, развивающиеся на мицелии. Большинство представителей порядка – сапротрофы на субстратах растительного происхождения: бумаге, древесине, растительных остатках. Плесневые грибы, сапротрофы и полупаразиты, вызывают разнообразные гнили сочных тканей растений.

Наиболее распространенные в конидиальной стадии и практически важные представители этого порядка – анаморфные (формальные) роды *Aspergillus* и *Penicillium* (рис. 205). Многие эвроциевые вызывают плесневение пищевых продуктов (черная и зеленая плесень), повреждение изделий из пластмасс, металлов и других материалов.

Рис. 205. Конидиеносцы с конидиями аспергиллов и пенициллов:

1 – *Aspergillus fumigatus*; 2 – *Penicillium purpurogenum*;
 3 – *P. thomii*; 4 – *P. viridicatum*;
 5, 6 – *Aspergillus ochraceus*
 (по: Жизнь растений, 1976)



Заражение человека и животных представителями некоторых видов рода *Aspergillus* приводит к развитию так называемых аспергиллезов. Так, *A. flavus*, часто развивающийся на плодах арахиса и различных кормах, образует афлатоксин, вызывающий тяжелые поражения печени.

Некоторые грибы рода *Penicillium* поражают плоды яблони и цитрусовых в период хранения. Многие виды широко используют в микробиологической промышленности для производства органических кислот, ферментов и антибиотиков. Особое значение имеет пенициллин — один из основных антибиотиков, длительное время применяемых в медицине.

Порядок Онигеновые (Onygenales)

Микроскопические клейстотеции у большинства видов онигеновых имеют перидий разной степени плотности, часто с придатками разнообразной формы (рис. 206).



Рис. 206. Характерные придатки плодовых тел онигеновых (<http://website.nbm-mnb.ca/mycologywebpages/NaturalHistoryOfFungi/Onygenales.>)

Большинство видов — сапротрофы на растительных и животных субстратах. Многие являются кератинофилами, развивающимися на коже, шерсти, ногтях, копытах, перьях, волосах. Ряд видов способен вызывать дерматоми-



Рис. 207. *Ajellomyces capsulatus* – возбудитель гистоплазмоза (<http://www.simout.com/ajellomyces&page=7>)

козы (микроспорию, трихофитию и др.), пневмомикозы (гистоплазмоз, бластомироз и др.) и реже – генерализованные микозы. Наиболее опасные возбудители – виды рода *Ajellomyces* (рис. 207).

Класс Сордариомицеты (Sordariomycetes)

Сордариомицеты соответствуют таксономически устаревшей группе порядков Пиреномицеты. Класс объединяет виды грибов, плодовые тела у которых – перитеции; аски располагаются в плодовом теле пучком или слоем; аскоспоры освобождаются из сумок пассивно и активно. Перитеции могут располагаться на поверхности субстрата или быть погружены в него, нередко они погружены в строму или расположены на ней группами. У большинства видов перитеции или стромы темноокрашены, у остальных – светло-, иногда яркоокрашены.

Большая часть представителей класса – сапротрофы на растительных остатках. Среди них много и фитопатогенных видов, вызывающих болезни сельскохозяйственных культур и древесных пород. В числе возбудителей болезней есть как облигатные, так и факультативные паразиты.

Конидиальная стадия пиреномицетов – паразитическая, она развивается на растениях в период их вегетации и служит для массового размножения и распространения гриба. Сумчатая стадия чаще всего развивается на опавших листьях, на стерне и служит для перезимовки. Типы заболеваний, вызываемых сордариомицетами, очень разнообразны: некрозо-раковые заболевания стволов и ветвей, пятнистости и др.

Класс включает пять (шесть) порядков, наибольший практический интерес среди которых вызывают представители порядков Офиостомовые и Гипокрейные.

Порядок Офиостомовые (Ophiostomatales)

Плодовые тела грибов этого небольшого порядка – темноокрашенные перитеции, в которых беспорядочно располагаются прототуникатные сумки. Перитеции образуются на мицелии на поверхности субстрата или частично по-

гружены в него. Аскоспоры освобождаются пассивно, выходят из перитеция с каплями слизи.

Некоторые представители порядка, как возбудители болезней растений, приносят большой ущерб сельскому и лесному хозяйству.

Особо вредоносные возбудители болезней объединены в род *Ophiostoma*. *O. ulmi* и *O. novo-ulmi*, ранее считавшиеся одним видом, вызывают голландскую болезнь вяза, распространенную в лесах, парках и защитных насаждениях Европы и Северной Америки. У пораженных деревьев быстро желтеют и увядают листья, концы ветвей усыхают. При сильном поражении все дерево может высохнуть за несколько дней. Весной под корой больных деревьев развивается анаморфа (конидиальное спороношение гриба) – *Graphium ulmi*. Конидии распространяются жуками и вызывают заражение новых деревьев.

Порядок Гипокрейные (Hypocreales)

У грибов порядка Гипокрейные мягкие или мясистые перитеции яркой либо светлой окраски, которые образуются на мицелии, или на поверхности, или внутри субстрата, или на строме такого же характера, как и перитеции.

В цикле развития большое значение имеет конидиальная стадия, она играет важную роль в распространении вида, а иногда почти полностью замещает сумчатую стадию.

У многих представителей порядка известен плеоморфизм: в цикле их развития часто формируются две конидиальные стадии (например, макроконидии и микроконидии у грибов рода *Fusarium*).

Представители порядка Гипокрейные паразитируют на растениях, грибах и насекомых, часто встречаются как сапротрофы в почве, на древесине. При поражении растений этими грибами характерно появление мясистых ярко-окрашенных стром. Так, на разрушающейся коре деревьев и кустарников в период формирования аскоспор видны яркие крупные плодовые тела.

Практическое значение имеют представители родов *Nectria* (вызывают ступенчатый, или обыкновенный, рак стволов и ветвей плодовых деревьев и лесных древесных пород) и *Gibberella* (возбуждают заболевания большого числа сельскохозяйственных растений) (рис. 208).



Рис. 208. Плодовые тела *Nectria cinnabarina* (слева) и *Gibberella cyanogena* (справа) (<http://www.societe-mycologique-poitou.org/Nectria-cinnabarina-Tode-Fr-Fr.html>; <http://www.asturnatura.com/fotografia/setas-hongos/gibberella-cyanogena-desm-sacc-3/3391.html>)



Рис. 209. Личинка, пораженная *Cordyceps* sp.
(<http://www.terraforum.net/showthread.php>)

Грибы рода *Cordyceps*, насчитывающего около 200 видов, являются паразитами насекомых (особенно личинок и куколок), мелких нематод, реже грибов (рис. 209). *Cordyceps militaris* развивается на гусеницах и куколках бабочек, зимующих в почве. Гриб прорастает в организме насекомого, образуя цилиндрические формы из гиф, заполняющие все тело хозяина. После гибели насекомого в его теле формируется псевдосклероций, осенью прорастающий яркоокрашенными булавовидными стромами. Стромы гриба традиционно используются в китайской медицине в качестве источника ряда биологически активных веществ.

Многочисленную группу составляют фитопатогены, поражающие исключительно однодольные растения семейств *Злаковые* и *Осоковые*.

Видам рода *Claviceps* присуще образование темных твердых склероциев различной формы и размеров в завязи растения-хозяина. Из склероциев после перезимовки развиваются головчатые стромы желтого или красноватого цвета с погруженными в них перитециями.

Созревание и распространение аскоспор происходит в период цветения злаков. Они разносятся ветром, попадают на рыльце пестика, прорастают в ростковые трубки и проникают в завязь. На зараженных завязях развивается конидиальная стадия паразита. Образуется огромное количество мелких конидий, погруженных в капли «медвяной росы». Эта роса содержит большое количество сахара и привлекает насекомых, которые активно переносят конидии на здоровые растения; конидии также распространяются с каплями дождя, с ветром. В зараженных завязях вся ткань разрушается, мицелий полностью заполняет их, вместо зерновки образуется склероций в форме рожка. Рожки спорыньи содержат алкалоиды, действующие на нервную систему и мускулатуру человека и животных (рис. 210). Отравление алкалоидами спорыньи – *эрготизм* – известно с давних времен (существует в гангренозной форме («антонов огонь») и в конвульсивной («злые корчи»).

Наибольшее практическое значение имеет вид *C. purpurea* (возбудитель спорыньи), образующий несколько биологических форм и поражающий многие виды культурных и дикорастущих злаков, осо-



Рис. 210. Рожки спорыньи
(<http://900igr.net/fotografii/biologija/Griby/045-Griby-parazity-Sporynja-purpurnaja.html>)

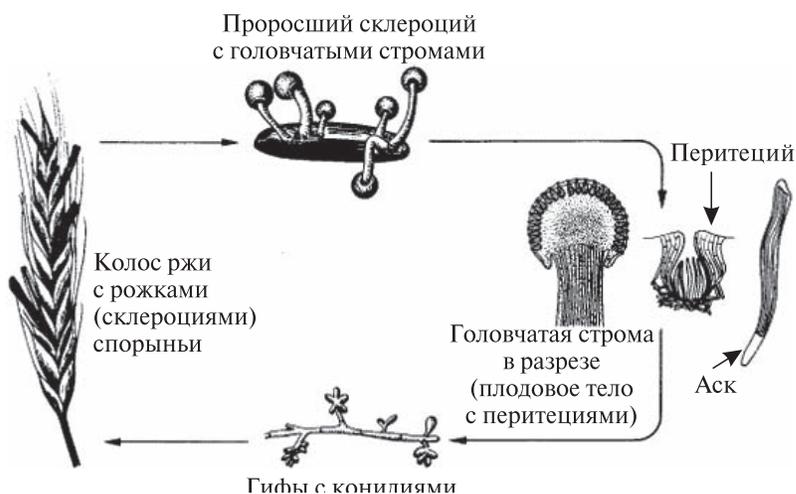


Рис. 211. Биологический и инфекционный циклы развития *C. purpurea*
<http://bio.1september.ru/2004/09/7.htm>

бенно часто рожь, тимофеевку, пырей, костер, а также пшеницу, ячмень, рай-
 грас и другие злаки (рис. 211).

Класс Леоциомицеты (*Leotiomycetes*)

Представители класса образуют плодовые тела – апотеции (чаще типич-
 ные чашевидные, однако встречаются и нетипичные булавовидные или дру-
 гой формы), развивающиеся поодиночке или на стромах различного строения,
 консистенции и окраски. Аски *иноперкулятные*, т. е. вскрывающиеся трещи-
 ной или порой. У некоторых видов конидиальные спороношения преоблада-
 ют в цикле развития.

Порядок Леоциевые (*Leotiales, Helotiales*)

У представителей самого большого порядка класса апотеции мелкие, хо-
 рошо развиты, имеют форму чашечек, воронок или дисков, иногда на ножке.
 Аски располагаются открыто, на вогнутой поверхности апотеция.

В основном представители порядка обитают как сапротрофы на расти-
 тельных остатках, принимая активное участие в их разложении, но известны
 и многочисленные паразиты растений, вызывающие болезни типа гнилей.
 Наибольшее экономическое значение имеют фитопатогенные виды семей-
 ства Склеротиниевые (*Sclerotiniaceae*).

У грибов данного семейства апотеции на длинной ножке развиваются
 обычно при прорастании склероциев (роль склероциев – сохранение жизне-
 способности гриба в течение длительного периода) или склероциальных стром
 после периода покоя (рис. 212).

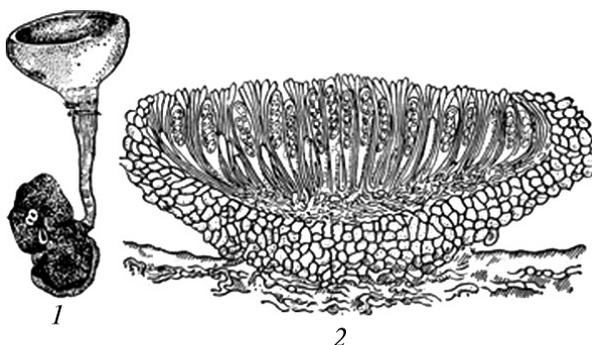


Рис. 212. Плодовое тело – апотейций:
1 – с ножкой; 2 – без ножки в разрезе (<http://fitopat.ru/>)

Представители рода *Sclerotinia* вызывают гниль различных растений. Болезни, вызываемые грибами этого рода, называют *склеротиниозами* (рис. 213).



Рис. 213. Возбудитель белой гнили
Sclerotinia sclerotiorum
(<http://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/>)

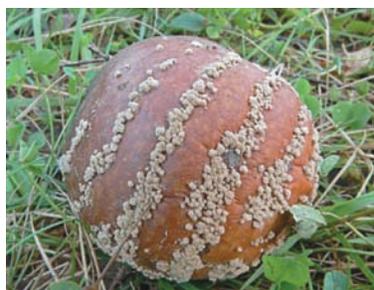


Рис. 214. Яблоко, пораженное
Monilinia fructigena
(http://mycoweb.narod.ru/fungi/Monilinia_fructigena.html)

Род *Monilinia* включает один из наиболее распространенных паразитических видов *M. fructigena* (вызывает плодовую, черную гниль, гниль яблок и груш; рис. 214). Для видов данного рода характерно образование полых склероциев в плодах растений. В цикле развития этих грибов всегда есть конидиальная стадия типа *Monilia*. Конидии распространяются ветром, очень часто переносятся жуками. Шаровидные склероции черного цвета образуются под эпидермисом, вследствие чего пораженные плоды приобретают черную окраску. Склероции зимуют, весной из них снова развивается конидиальное спороношение. Апотейции у этого вида образуются редко.

Класс Эризифомицеты (*Erysiphomycetes*)

Класс представлен единственным порядком Эризифовые, или Мучнисторосяные (*Erysiphales*). Таксономическое положение данной группы грибов в настоящее время является неясным.

У грибов порядка Эризифовые плодовые тела – клейстотеции, образующиеся на мицелии. Представители этого порядка – облигатные паразиты высших растений, вызывающие заболевание «мучнистая роса». Мицелий хорошо развит, формируется чаще всего экзогенно, прикрепляется к поверхности органов растений при помощи своеобразных присосок – *аппрессориев*. От основания аппрессориев отходят тонкие гифы, которые проникают в эпидермальные клетки и превращаются там в шаровидные или разветвленные *гаустории*. При помощи гаусторий осуществляется питание паразита.

Типичный признак заболеваний, называемых настоящими мучнистыми росами, – белый мучнистый налет на листьях (как на верхней, так и на нижней поверхности), побегах, плодах и других пораженных органах (рис. 215). Налет состоит из мицелия и конидиеносцев с конидиями. Конидиеносцы в большинстве случаев короткие, прямые, конидии одноклеточные, овальные или бочонковидные. У отдельных видов конидиеносцы удлиненные, конидии цилиндрической, ланцетовидной или эллипсовидной формы. Массовое образование конидий придает налету порошковый мучнистый вид, что и определило название болезни.



Рис. 215. Листья растений, пораженные «мучнистой росой»

(<http://plantshome.com.ua/growth-conditions/ill-plants/85-illplants.html>;
<http://cvetovod.com/articles/index036.html>)

Конидии распространяются воздушными потоками и заражают новые растения. В конце периода вегетации на мицелии развиваются клейстотеции. Они темно-коричневого цвета, хорошо заметны невооруженным глазом на поверхности пораженной ткани как мелкие темные точки.

Внутри замкнутой полости клейстотеция образуется пучок асков, иногда только один аск. Клейстотеции – зимующая стадия гриба. Весной или в начале лета созревшие клейстотеции растрескиваются, аскоспоры активно освобождаются из асков и осуществляют первичные заражения восприимчивых молодых листьев, побегов или плодов.

На поверхности клейстотеции имеют специальные выросты – придатки разнообразного строения. Расположение и строение придатков служат важными систематическими признаками (рис. 216).

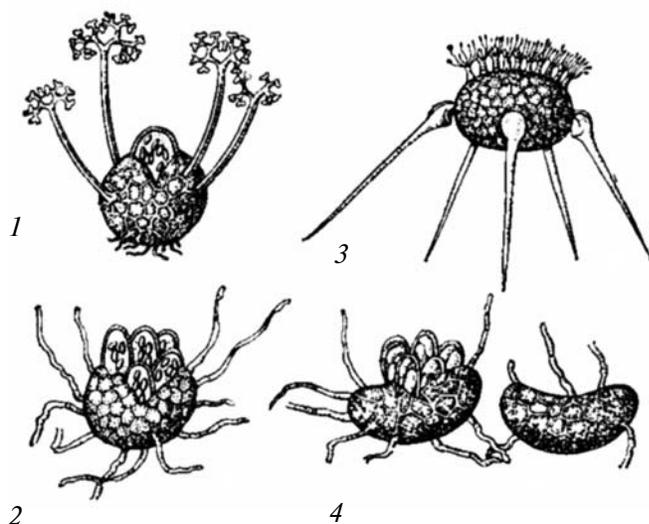


Рис. 216. Клейстотеции некоторых родов эризифовых грибов:
 1 – *Podosphaera*; 2 – *Erysiphe*; 3 – *Phyllactinia*; 4 – *Leveillula*
 (по: Жизнь растений, 1976)

В порядок Эризифовые входит большое число родов, которые различаются в основном по строению придатков на клейстотеции и числу асков внутри него. Наиболее вредоносны грибы из родов *Sphaerotheca*, *Erysiphe*, *Podosphaera*, *Microsphaera*, *Uncinula*, *Phyllactinia*, *Leveillula*.

7.2.4. ОТДЕЛ БАЗИДИОМИКОТА (BASIDIOMYCOTA)

Представители отдела Basidiomycota, насчитывающего около 30 тыс. видов, относятся к числу наиболее высокоорганизованных грибов. Они имеют многоклеточный (септированный) хорошо развитый мицелий, состоящий из очень тонких ветвящихся гиф. У некоторых видов такие гифы могут образовывать плотные сплетения – *склероции*, предназначенные для сохранения гриба в неблагоприятных условиях. Этой же цели служат толстостенные бесформенные клетки – *геммы* – с густым протоплазматическим содержимым.

Собственно бесполое размножение базидиальных грибов в некоторых случаях может осуществляться при помощи конидий, причем обычно наряду с половыми спороношениями.

Характерная особенность грибов этого отдела – образование в результате полового процесса на концах гиф дикариотичного мицелия базидий с базидиоспорами. Базидиоспоры – экзогенные споры, образующиеся на особых выростах базидий, называемых *стеригмами*.

Специализированные органы полового размножения у базидиомицотов не образуются. Половой процесс – *соматогамия* – осуществляется путем слияния

двух клеток гаплоидного мицелия, вырастающего из базидиоспор, или оплодотворяющую функцию берут на себя спермации — *сперматизация*.

При слиянии двух клеток возникает клетка с двумя ядрами — *дикарион*. Такая клетка дает начало *дикариотичному мицелию*, который распространяется в субстрате — почве, древесине, стеблях и листьях растений. Из него формируются *ризоморфы, тяжи, склероции, плодовые тела*. У некоторых базидиальных грибов, например у шляпочных грибов, трутовиков, дикариотичный мицелий многолетний. Базидии формируются на концах его гиф из двухъядерных клеток. При этом апикальная клетка гифы разрастается, превращаясь в базидию, происходит кариогамия, и образуется диплоидное ядро. Затем, после редукционного деления, возникают гаплоидные ядра, которые переходят в формирующиеся стеригмы, соединенные с базидией каналами. Каналы закрываются, и формируются обособленные базидиоспоры. На базидии развиваются четыре базидиоспоры (реже две, шесть, восемь), прорастающие в *гаплоидный первичный мицелий*, клетки которого попарно сливаются. В результате этого вновь возникает *дикариотичный вторичный мицелий*.

Следовательно, характерной особенностью данных грибов является образование первичного и вторичного мицелия. Вторичный мицелий может формировать мясистые спорообразующие тела — *базидиокарпы* — у шляпочных грибов и трутовиков. В пределах базидиокарпов вторичный мицелий дифференцируется на специализированные гифы, выполняющие различные функции.

Морфологическая особенность гиф дикариотичного мицелия базидиальных грибов — наличие *пряжек*, которые представляют собой небольшие дугообразные клетки, расположенные против поперечной перегородки гифы. Пряжковидные мостики образуются в результате деления апикальных (верхушечных) клеток вторичного мицелия. Пряжки появляются только на вторичном мицелии, так что первичный гаплоидный мицелий, образующийся после прорастания спор, их не имеет. Пряжки призваны обеспечивать распределение ядер каждого типа между дочерними клетками, т. е. выполняют функцию восстановления двухъядерности клетки.

В цикле развития базидиомицетов преобладает дикариотичная фаза; диплоидная фаза наблюдается только на стадии базидии, гаплоидная фаза — у базидиоспор и вырастающего из них первичного мицелия, а затем сменяется дикариотической фазой — вторичным дикариотичным мицелием (рис. 217).

Базидия может быть одноклеточной — это *холобазидия*. Если базидия септирована (разделена поперечными или вертикальными перегородками) на четыре клетки, по бокам которых формируются базидиоспоры, ее называют *фрагмобазидией*. Базидия может состоять из двух частей: нижней расширенной — *гипобазидии* и верхней — *эпибазидии* (эпибазидия представляет собой вырост гипобазидии и часто состоит из двух или четырех частей). В этом случае ее называют *гетеробазидией*. Если гетеробазидии образуются из толстостенных покоящихся клеток — телиоспор, их называют *телиобазидии* (иногда *склеробазидии*). *Гомобазидия* не подразделяется на гипо- и эпибазидию и всегда явля-

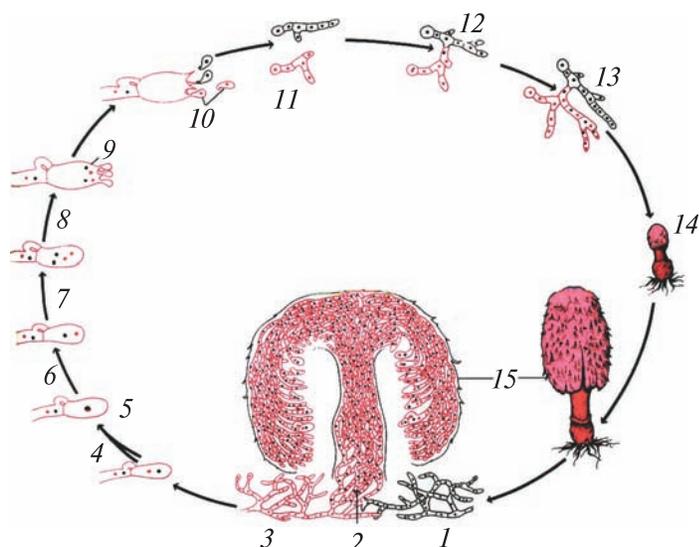


Рис. 217. Типичный жизненный цикл шляпочного гриба:

1, 3 – первичный мицелий; 2 – вторичный мицелий; 4 – кариогамия;
 5 – молодая базидия; 6 – первое деление мейоза; 7 – второе деление мейоза;
 8 – образование базидиоспор; 9 – базидия; 10 – базидиоспоры; 11 – прорастание
 базидиоспор в первичный мицелий; 12 – плазмогамия; 13 – вторичный мицелий;
 14 – молодой базидиокарп; 15 – зрелый базидиокарп
 (по П. Рейвну и др., 1990)

ется холобазидией (рис. 218). С позиции протекания процессов кариогамии и мейоза базидия может быть разделена на **пробазидию** – место кариогамии и **метабазидию** – место мейоза.

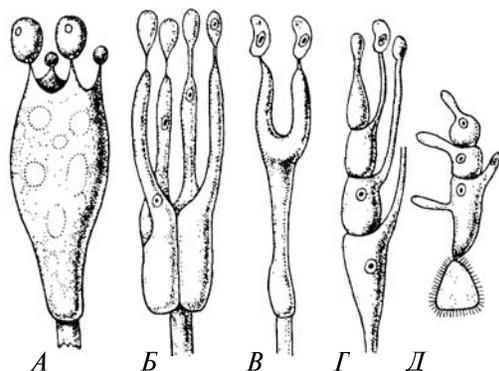
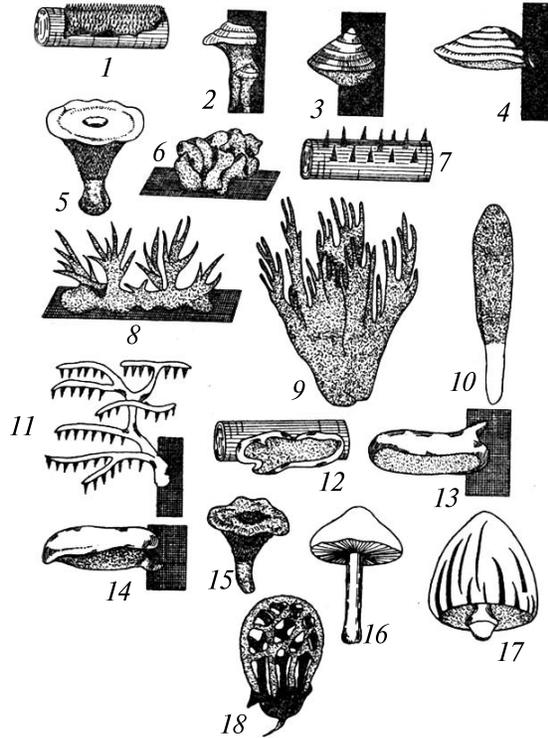


Рис. 218. Типы базидий:
 А – гомобазидия; Б – Д – гетеробазидии
 (Д – телиобазидия)
 (по Г. А. Беяковой и др., 2010)

Базидии с базидиоспорами могут возникать прямо на дикариотичном мицелии, но у большинства базидиомицетов они развиваются на особых плодовых телах – открытых или закрытых. Плодовые тела у них очень разнообразны по форме и консистенции. Они могут иметь форму пленок, корочек, могут быть копытообразными, состоять из шляпки и ножки. По консистенции плодовые тела могут быть рыхлыми, плотными, мясистыми, деревянистыми, кожистыми и т. д. (рис. 219).

Рис. 219. Основные типы плодовых тел базидиомикотов:

- 1 – кортициоидное; 2 – стероидное;
 3 – фомитоидное; 4 – ганодермоидное;
 5 – гиднеллоидное; 6 – тремеллоидное;
 7 – мукронеллоидное;
 8 – кортицирамоидное; 9 – рамариоидное;
 10 – клавариоидное; 11 – герициоидное;
 12 – резупинатное; 13 – цифеллоидное;
 14 – плевротоидное; 15 – кантареллоидное;
 16 – агарикоидное; 17 – секотиоидное;
 18 – гастроидное
 (<http://gribochek.su/books/item/f00/s00/z0000017/st002.shtml>)



Плодовые тела базидиомикотов также различаются по расположению *гименофора*, на поверхности которого формируется спороносный слой – *гимений*. У примитивных форм *гименофор* располагается на верхней стороне плодовых тел, у более высокоорганизованных – на нижней. Часто поверхность гименофора сильно развита, это позволяет грибу размещать большее количество спор (рис. 220).

Систематика базидиальных грибов в последние десятилетия претерпела существенные изменения: были предложены как достаточно простые, так и очень сложные классификационные схемы. Раньше базидиальные грибы считались классом Basidiomycetes. Позднее возведенные в ранг отдела по типу строения базидии делились на два класса – Homobasidiomycetes и Heterobasidiomycetes. В начале 1970-х гг. в систему вводится третий класс – Teliomycetes. В 1983 г. Г. Крайзель на основании оценки комплекса признаков предлагает свою классификацию, также содержащую три класса и заложив-



Рис. 220. Типы гименофоров базидиальных грибов (слева направо): складчатый, шиповатый, трубчатый, лабиринтовидный, пластинчатый
 (<http://ru.wikipedia.org/wiki>)

шую основу современной наиболее признанной системы базидиальных грибов (классы *Ustomycetes*, *Teliomycetes* и *Basidiomycetes*). Использование в систематике грибов молекулярно-биологических подходов позволило выявить три монофилетичные группы базидиомикотов, в основном соответствующие классам системы Крайзеля (Э. Сван, Дж. Тейлор, 1995). Эта система в несколько модифицированном виде признана многими микологами.

В соответствии с этой системой в отделе **Basidiomycota** выделяют:

- класс Урединиомицеты, или Телиомицеты, – **Urediniomycetes (Teliomycetes)**;
- класс Устилагиниомицеты, или Устомицеты, – **Ustilaginomycetes (Ustomycetes)**;
- класс Базидиомицеты – **Basidiomycetes**;
- подкласс Гетеробазидиомицеты – **Heterobasidiomycetidae**;
- подкласс Гомобазидиомицеты – **Homobasidiomycetidae**.

(Однако некоторые авторы выделяют еще один подкласс – Тремелломицеты – **Tremellomycetidae**.)

Класс Урединиомицеты, или Телиомицеты (*Urediniomycetes*, *Teliomycetes*)

Грибы класса *Urediniomycetes* имеют разделенные перегородками базидии (*фрагмобазидии*), которые вырастают из толстостенной покоящейся клетки – *телиоспоры* (рис. 221). Септы простые, утончающиеся к центральной поре. Плодовые тела отсутствуют. Большинство представителей – облигатные паразиты растений, реже паразитируют на насекомых или являются сапротрофами.



Рис. 221. Телиоспоры:

1 – *Uromyces salsolae*; 2 – *Puccinia phragmitis*; 3 – *Puccinia graminis*
(<http://phytofungi.weebly.com/uromyces-salsolae.html>; <http://www.megabook.ru/DescriptionImage.asp?MID=447800&AID=667559>)

Порядок Ржавчинные (*Uredinales*)

Это основной порядок класса, объединяющий более 150 родов и 5 тыс. видов – облигатных паразитов с узкой специализацией, возбудителей болезней многих культурных и дикорастущих растений. Название порядка связано с присутствием в спорах пигмента, близкого по химическому строению к каротину. Этот пигмент придает спорам и мицелию большинства видов оранжево-ржавую окраску. Пораженные растения покрываются пустулами – пятнами и полосами различных оттенков оранжевого или красно-бурого цвета,

поэтому и болезни, вызываемые этими грибами, получили название «ржавчина» (рис. 222, 223).

У ржавчинных грибов сложный цикл развития: несколько спороношений следуют друг за другом и оканчиваются образованием покоящихся спор, называемых *телиоспорами*. *Эндофитный мицелий* ржавчинных распространяется по межклетникам тканей растений-хозяев.

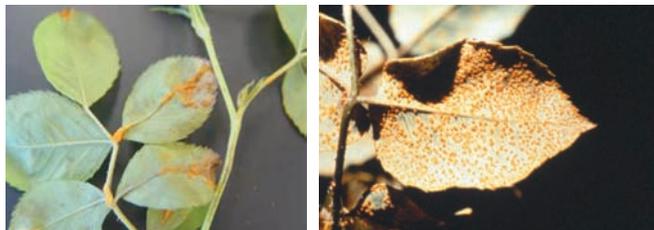


Рис. 222. Ржавчина листьев розы. Возбудитель – *Phragmidium* sp.
(<http://floraldreams.ru/showthread.php?t=19>)



Рис. 223. Ржавчина листьев рябины.
Возбудитель – *Gymnosporangium* sp.
(<http://www.intergeo-consulting.com/dekorativnie-derevija-m/vrediteli-i-bolezni-dekorativnih-dereviev/370-bolezni-ryabiny.html>)

Еще одна особенность ржавчинных грибов – *гетероэцизм*, или *разнохозяйность*, т. е. способность развиваться в одних стадиях на одном, а в других стадиях – на другом виде растений. Существуют и однохозяйные ржавчинные грибы, у которых все стадии проходят на одном виде хозяина.

Если в цикл развития гриба входят все типы спороношения, характерные для порядка, его называют *полным*. У многих видов ржавчинных отсутствует одно или несколько типов спороношений, в этом случае говорят, что они развиваются по *неполному циклу*.

Полный цикл развития ржавчинного гриба состоит из пяти спороношений. Весной гриб образует два спороношения: *пикниоспоры в пикниях* и *эциоспоры в эциях*. Летом развивается *урединиостадия*, в течение которой формируются *урединиоспоры в урединиях*. Зимующей (покоящейся) стадией является *телиостадия* с образованием *телиоспор в телиях*, при прорастании телиоспор развиваются *базидии с базидиоспорами* (весной).

На протяжении цикла развития осуществляется чередование (смена) ядерных фаз гриба: гаплоидной, дикариотичной и диплоидной. *Гаплоидная фаза* начинается с базидий и базидиоспор. В результате попадания базидиоспор на растения развивается гаплоидный мицелий и происходит заражение. Образуются гаплоидные спороношения – *пикнии*, в которых формируются гаплоидные *пикниоспоры*, выполняющие функции *сперматиев*. При созревании из отверстия пикния высовываются воспринимающие гифы – *перифизы* – и выделяется саха-

ристая пахучая жидкость, привлекающая насекомых, переносящих спермации. Если спермации попадают на перифизы совместимого типа спаривания, происходит *дикариотизация*. После дикариотизации закладываются *эции с дикариотичными эциоспорами*. Если ржавчинный гриб разнохозяйный, то на данном этапе происходит смена хозяина. При заражении растений дикариотичным мицелием, развивающимся из эциоспор, образуется *урединиоспороношение*, которое состоит из нескольких поколений (генераций) *урединиоспор*, формирующихся в *урединиях*. К концу периода вегетации на дикариотичном мицелии развиваются *телии с телиоспорами*, предназначенными для сохранения гриба в зимний период. В телиоспорах перед прорастанием осуществляется кариогамия, образуется диплоидное ядро, мейотически делящееся и дающее начало гаплоидным ядрам, из которых формируются гаплоидные базидиоспоры разных половых знаков.

Таким образом, наиболее продолжительная фаза развития гриба – дикариотичная: она включает эциостадию, урединиостадию и телиостадию. Диплоидная фаза очень короткая – начинается при кариогамии в телиоспорах и заканчивается во время развития базидии. Гаплоидная фаза начинается с формирования базидии и базидиоспор и завершается образованием пикний с пикниоспорами (спермогониев со спермациями).

Многим ржавчинным грибам свойственна разнохозяйность – обязательная смена растений-хозяев в цикле развития. При этом спермогонияльная и эциальная стадии проходят на одном виде растения – его называют *промежуточным хозяином*, а урединио- и телиостадии – на другом, его называют *основным хозяином*.

Наиболее известные и вредоносные виды относятся к родам *Puccinia*, *Uromyces*, *Melampsora*, *Cronatium*, *Phragmidium*, *Gymnosporangium*.

К классу *Urediniomycetes* также принято относить порядки Септобазидиевые (*Septobasidiales*) и Споридиевые (*Sporidiales*), не имеющие выраженного практического значения.

Класс Устилагиномицеты, или Устомицеты (*Ustilaginomycetes*, *Ustomycetes*)

У представителей этого класса базидии образуются из характерных толсто-стенных спор — *устоспор*, в которых происходит кариогамия. Плодовые тела всегда отсутствуют. Класс включает два (по некоторым системам – десять) порядка, из которых в практическом отношении наиболее важен порядок Головневые — *Ustilaginales*. У грибов порядка Экзобазидиальные базидии формируются непосредственно на мицелии.

Порядок Головневые (*Ustilaginales*)

Головневые грибы поражают различные растения, в том числе сельскохозяйственные культуры, главным образом зерновые злаки, вызывая болезнь «головня». Грибы заражают цветки, завязи, листья, стебли, в результате их де-

ятельности органы растения-хозяина разрушаются. Пораженные репродуктивные органы превращаются в массу покоящихся спор, называемых *телиоспорами* или головневыми спорами (*устоспорами*). Устоспоры скапливаются и в местах поражения вегетативных органов.

Поверхность устоспор чрезвычайно разнообразна по структуре. Она покрыта шипиками, бородавками разных размеров. При прорастании устоспор образуется *промицелий* – короткая мицелиальная трубка, на которой располагаются *споридии* – мелкие бесцветные споры, играющие важную роль в половом процессе. Микологи, рассматривающие порядок Головневые в составе базидиальных грибов, называют промицелий *базидией*, а споридии – *базидиоспорами*. Споридии отдельных групп головневых грибов различаются по форме, размерам, а также по их числу на одной телиоспоре (рис. 224).

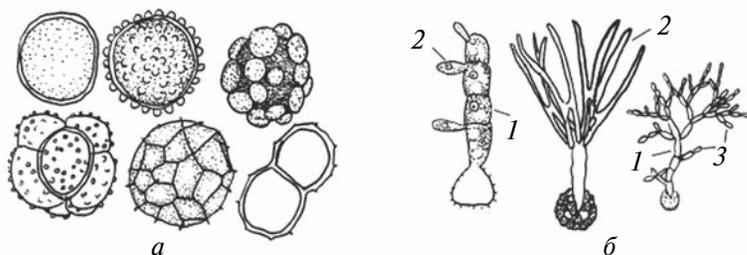


Рис. 224. Споры головневых грибов:

а – устоспоры; *б* – устоспоры, проросшие базидиями: 1 – септированные базидии; 2 – споридии; 3 – почкующиеся споридии
(<http://hrrib.ru/Sporyi-gribov/id/50-Teleytosporiyi-.html>)

Мицелий головневых грибов – *дикариотичный, эндофитный*, распространяется по межклетникам, проникая в клетки при помощи гаусторий. Цикл развития головневого гриба складывается из чередования различных фаз, представленных последовательно *мицелием, телиоспорами*, затем *базидиями*, несущими *базидиоспоры*.

Головневым грибам свойствен половой процесс, узловыми моментами которого являются *плазмोगамия, кариогамия* и *мейоз*. Большинство головневых грибов *гетероталличны*: для завершения цикла развития и формирования нового поколения спор необходимо слияние двух мицелиальных клеток или споридий, относящихся к противоположным типам спаривания. Плазмोगамия, или процесс слияния протоплазмы разнополюх клеток, обычно совершается вскоре после прорастания телиоспор. Нередко это происходит непосредственно на самой телиоспоре, поскольку она при прорастании формирует споридии разных типов спаривания.

Плазмोगамия дает начало *дикариотичной фазе* – части цикла развития грибов, при которой слившиеся в результате плазмогамии клетки размножаются, сохраняя два гаплоидных ядра, т. е. образуют *дикарион*. Длительность дикариотичной фазы значительно варьирует у разных видов. Ее образование определяет способность гриба осуществлять паразитическое развитие

в тканях растения-хозяина. Практически весь мицелий головневых, развивающийся в растении-хозяине, дикариотичный. Дикариофаза завершается *кариогамией*. Обычно этот процесс осуществляется в начале спорообразования в молодых незрелых телиоспорах. Таким образом, сформировавшаяся диплоидная телиоспора представляет собой зиготу и завершает цикл развития возбудителя.

При прорастании телиоспоры происходит мейотическое деление диплоидного ядра, сопровождающееся рекомбинационными процессами. Поэтому каждое новое поколение телиоспор отличается генетически от предыдущего и последующих. Гаплоидные ядра, возникшие при мейозе, мигрируют в промицелий прорастающей телиоспоры, а оттуда — в споридии, после слияния которых в ходе плазмогамии начинается новый цикл развития гриба. Таким образом, в ходе смены циклов развития головневых грибов различают *гаплоидную, дикариотичную и диплоидную фазы*.

У отдельных представителей головневых базидиоспоры копулируют почти сразу после возникновения, еще находясь на базидии. У таких видов гаплоидная фаза очень короткая — представлена только базидиоспорами от момента их образования до копуляции. У некоторых головневых грибов, например у возбудителя пузырчатой головни кукурузы *Ustilago zaeae*, гаплоидные базидиоспоры размножаются почкованием, и в половом процессе участвуют уже продукты их почкования.

Головневые грибы отличаются высоким уровнем приспособленности фитопатогена к растению-хозяину. В течение длительного периода развития в тканях растения он не только не убивает клетки хозяина, но даже стимулирует развитие молодых тканей. Последнее проявляется в усилении ростовых процессов — образовании опухолей, вздутий (пузырчатая головня кукурузы), замене репродуктивных органов вегетативными (развитие побегов и листьев в соцветиях проса при поражении головней), увеличении завязей (при поражении пшеницы твердой головней) (рис. 225). Только в конце патологического процесса, после развития большой массы мицелия в тканях растения, гриб переходит к образованию головневых спор. Мицелий его, пронизывающий всю пораженную ткань, распадается на споры, при этом полностью разрушаются ткани растения-хозяина.

Самый распространенный род семейства *Устилаговые (Ustilaginaceae)* — *Ustilago* насчитывает около 300 видов, для которых характерно образование

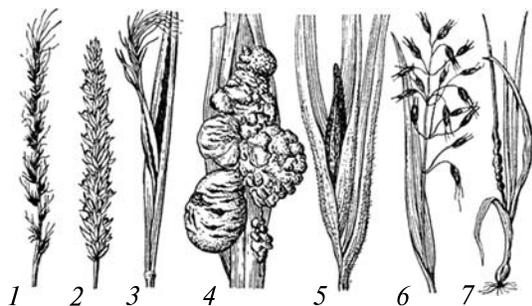


Рис. 225. Различные типы головни:

- 1 — пыльная пшеницы; 2 — твердая пшеницы; 3 — стеблевая ржи;
- 4 — пузырчатая кукурузы;
- 5 — пузырчатая проса; 6 — пыльная овса;
- 7 — пыльная лука

(<http://bse.sci-lib.com/article011339.html>)

фрагмобазидий. Телиоспоры – мелкие, темноокрашенные, с гладкой или слегка шиповатой оболочкой. Грибы рода Устилаго вызывают большую часть заболеваний культурных злаков (дают в большинстве случаев системное поражение), заражая растения во время прорастания семян или при цветении. Наиболее известные виды рода: *U. tritici* – возбудитель пыльной головни пшеницы; *U. avenae* и *U. laevis* – возбудители пыльной и покрытой головни овса; *U. nuda* и *U. hordei* – возбудители пыльной и каменной головни ячменя, *U. zaeae* – возбудитель пузырчатой головни кукурузы.

Для семейства Тиллециевые (Tilletiaceae) характерна одноклеточная базидия. Базидиоспоры располагаются пучком на ее вершине. Основной род – *Tilletia*. Споры у его представителей (*T. caries*, *T. controversa*, *T. secalis*, *T. indica*) довольно крупные, большей частью легко расплывающиеся, образуются обычно в завязях, редко в других частях растений. Споровая масса часто имеет сеledочный запах. Представители данного рода являются возбудителями твердой головни злаков.

Головневые заражают все зерновые культуры. Возбудители головни узко специализированы, каждый вид имеет характерные биологические особенности.

Порядок Экзобазидиальные (Exobasidiales)

К экзобазидиальным грибам, систематическое положение которых долгое время оставалось неясным, относят около 20 видов, объединенных в одно семейство Экзобазидиевые (Exobasidiaceae). Все виды этого семейства – паразиты цветковых растений. У них нет плодовых тел, базидии образуются на мицелии рыхлым слоем между клетками эпидермиса пораженных растений и выходят пучками через устьица на поверхность в виде белого налета. Экзобазидиальные грибы паразитируют преимущественно на тропических растениях (рис. 226).

Основной род *Exobasidium* был описан русским микологом М. С. Ворониным в 1876 г. Заражение этими грибами сопровождается гипертрофией тканей растения-хозяина.



Рис. 226. *Exobasidium rhododendri*, паразитирующий на рододендроне (http://en.wikipedia.org/wiki/File:Exobasidium_rhododendri_54465.jpg; <http://www.pamushrooms.org/exobasidiaceae.php>)



Рис. 227. *Exobasidium vaccinii*

(<http://www.commanster.eu/commanster/Mushrooms/Basidio/SuBasidio/Exobasidium.vaccinii.html>)

Широко распространен вид *E. vaccinii*, паразитирующий главным образом на бруснике, голубике и других видах этого рода (рис. 227).

Класс Базидиомицеты (*Basidiomycetes*)

Класс **Basidiomycetes** – самый большой в пределах отдела – насчитывает около 20 тыс. видов. Для представителей класса характерны базидии разных типов, за редким исключением образующиеся на плодовых телах (*базидиомах*). Плодовые тела гимениального (*базидии* образуют открытый слой на поверхности *базидиомы* или специализированного *гименофора*) или гастерального (*базидии* образуются внутри замкнутых до созревания базидиоспор *базидиом*) типа. На мицелии часто образуются прядки.

Базидиомицеты являются преимущественно сапротрофами и симбиотрофами, однако встречаются виды, паразитирующие на растениях и животных.

В соответствии с современными общепринятыми представлениями класс **Basidiomycetes** подразделяется на подклассы **Heterobasidiomycetidae**, **Homobasidiomycetidae** и **Tremellomycetidae**.

Подкласс Гетеробазидиомицеты (*Heterobasidiomycetidae*)

Подкласс *Heterobasidiomycetidae* представлен грибами со сложной базидией – *гетеробазидией*, дифференцированной на две части: нижнюю – *гипобазидию* и верхнюю – *эпибазидию*. Материнская клетка базидии обычно не разрастается, а дает вырост, в который переходят гаплоидные ядра; затем этот вырост может делиться с помощью перегородок.

Плодовые тела у гетеробазидиомицетов студенистой консистенции, реже сухие, напоминают корочки, подушечки, коралловидные, роговидные выросты. В сухую погоду они быстро теряют воду, становятся незаметными, но при повышенной влажности набухают и приобретают характерную форму (рис. 228).

Большинство гетеробазидиомицетов – сапротрофы, развивающиеся на гниющей древесине. Отдельные виды паразитируют на насекомых, грибах,



Рис. 228. Плодовые тела *Calocera viscosa*
(<http://www.ecosystema.ru/08nature/fungi/311pc.htm>)



Рис. 229. Плодовые тела *Auricularia auricula judae*
(<http://www.vokrugsveta.ru/encyclopedia/index.php?title>)

растениях. Фитопатогенные виды представлены в порядке Аурикуляриевые (*Auriculariales*). Основной род – *Auricularia*. Грибы этого рода ведут сапротрофный образ жизни и формируют плодовые тела характерной формы. Плодовые тела так называемого иудина уха (*Auricularia auricula-judae*) в разбухшем состоянии напоминают ушную раковину человека (рис. 229).

Среди аурикуляриевых наибольший интерес представляет *Heliobasidium purpureum*, развивающийся на гниющей древесине, его несовершенная стадия – *Rhizoctonia crocorum* – паразитирует на корнях многих культурных растений. Так, этот фитопатоген вызывает войлочную, или красную, гниль сахарной свеклы, моркови и других овощей.

Подкласс Тремелломицеты (*Tremellomycetidae*)

Плодовые тела дрожалковых имеют слизистую или студенистую консистенцию, что особенно заметно во влажную погоду (рис. 230). Базидии разделены продольными взаимно перпендикулярными перегородками на четыре клетки, у некоторых перегородки скошены или вообще отсутствуют. Это диморфные грибы с гаплоидной дрожжевой фазой, развивающейся в результате почкования базидиоспор, и дикариофазой – мицелием с пряжками. Половой процесс – слияние почкующихся клеток дрожжевой фазы.



1



2



Рис. 230. Плодовые тела:
1 – *Tremella foliacea*, 2 – *Tremella mesenterica*
(<http://www.ecosystema.ru/08nature/fungi/311pc.htm>)

Это преимущественно сапротрофы на древесных сучьях, пнях, но среди его видов есть и паразиты, вызывающие болезни деревьев и животных.

Важнейшие роды подкласса — *Cystobasidium*, *Tremella*.

Подкласс Гомобазидиомицеты (*Homobasidiomycetidae*)

Подкласс ***Homobasidiomycetidae*** объединяет грибы с одноклеточной (неразделенной) *гомобазидией* булабовидной или цилиндрической формы. Базидиоспоры всегда прорастают ростовой трубкой. Из базидиоспор развивается недолго существующий *первичный гаплоидный мицелий*. После *дикариотизации* (путем образования анастомозов и другим образом) развивается *дикариотичный мицелий*, часто многолетний, на котором образуются *плодовые тела с базидиями*. Следовательно, и гаплоидная, и дикариотичная стадия у этих грибов мицелиальная.

У многих представителей на дикариотичном мицелии возникают *пряжки*. Мицелий часто формирует *мицелиальные тяжи* и *ризоморфы*, обеспечивающие быстрое распространение гриба, проводящие и защитные функции. У отдельных видов образуются *склероции*, из которых развиваются плодовые тела.

Базидии всегда формируются на поверхности или внутри гимениальных и гастеральных плодовых тел (*базидиом*), различающихся по размерам и морфологии.

На основании комплекса признаков в подклассе объединено большое количество порядков, собранных в группы. Экономическое значение данных грибов определяется тем, что к ним относится большинство съедобных грибов и грибов-микоризообразователей.

Группа Гименомицеты

Характерный признак гименомицетов — крупные плодовые тела, развивающиеся на многолетней грибнице. Базидии образуются в виде гимениального слоя, расположенного на поверхности плодового тела или в особой его части, называемой *гименофором*. Гименомицетам присуще также образование *ризоморф* и *мицелиальных тяжей*.

К гименомицетам относят несколько тысяч видов, объединенных в две группы, различающиеся по строению плодовых тел: Афиллофороидные и Агарикоидные. Многие представители этих групп вызывают гнили деревьев, а также разрушение древесины при хранении и в готовых изделиях.

Группа Афиллофороидные гименомицеты

Плодовые тела афиллофороидных гименомицетов имеют различную форму и консистенцию. Гименофор в очень редких случаях бывает пластинчатым. В зависимости от особенностей строения плодового тела группу делят на много порядков.

Фитопатогенные виды **рогатиковых грибов** относятся к роду *Typhula*. Плодовое тело грибов рода *Тифула* развивается при прорастании склероциев и имеет форму булавы с утолщением на вершине, на котором располагаются базидиоспоры (рис. 231). *T. trifolii* вызывает тифулез клевера и люцерны – заболевание, проявляющееся в увядании растений на втором–третьем году жизни. Склероции формируются на черешках и листьях, внутри стеблей погибших растений, а также на поверхности почвы. Прорастают они в летне–осенний период, образуя от двух до семи булавовидных базидий. Другой вид этого рода *T. graminum* – возбудитель выпревания озимых злаков.



Рис. 231. Плодовое тело грибов рода *Typhula*
(<http://fotki.yandex.ru/users/ivmerlu/date/2010-10-29>)

К грибам группы Афиллофороидные гименомицеты относятся также **трутовые**. Плодовые тела однолетние или многолетние, разнообразные по форме, гименофор в виде радиально расположенных или переплетающихся складок, ячеек, трубочек. Среди трутовых грибов есть сапротрофы на мертвой древесине и паразиты на живых деревьях. Древесину заражает выросший из базидиоспор мицелий, который распространяется внутрь субстрата. Однолетние и многолетние плодовые тела трутовиков всегда образуются на поверхности субстрата. Обычно они прикрепляются к нему боком и ориентированы гименофором вниз, что облегчает распространение базидиоспор.

К трутовикам относится огромное число видов из родов *Fomitopsis*, *Fomes* и других (рис. 232). Наиболее известны: *Heterobasidion annosum* – корневая губка, встречающаяся на хвойных и лиственных деревьях (распространена форма, паразитирующая на сосне); *Fomes fomentarius* – трутовик настоящий, обитающий обычно на ослабленных или мертвых березах, и *Phellinus igniarius* – трутовик ложный, вызывающий сердцевинную гниль лиственных деревьев.



Рис. 232. Плодовые тела *Phellinus* spp., *Fomes fomentarius*, *Ganoderma applanatum*
(<http://mycoweb-stv.narod.ru/aphyllophorales/1/3/>)

Группа Агарикоидные гименомицеты

Плодовые тела у грибов данной группы однолетние, сравнительно быстро загнивающие, часто состоят из шляпки и ножки, в связи с чем их иногда называют шляпочными. *Гименофор* у них пластинчатый, реже трубчатый, легко отделяющийся от ткани плодового тела.

В состав группы входят многочисленные виды съедобных и микоризообразующих грибов, большинство — обитатели леса.

К микоризным грибам относится представитель порядка *Boletales* белый гриб *Boletus edulis*.

Многие агарикоидные гименомицеты — почвенные сапротрофы, не связанные с древесными породами и живущие на лугах, полях и т. д. Типичным представителем является вид *Agaricus campester* — шампиньон обыкновенный (рис. 233).



Рис. 233. *Agaricus campester*
(http://lesnyegriby.com/sedob_sh.html)



Рис. 234. *Armillaria* sp.
(<http://erudity.ru/44.htm>)

В качестве фитопатогенов растений заслуживает внимания род *Армиллярия*, или опенок *Armillaria* (рис. 234). Он включает вид *A. mellea*, вызывающий белую корневую и другие гнили многих деревьев.

Группа Гастеромицеты

В группу Гастеромицеты объединены грибы, плодовые тела которых совершенно замкнуты до полного созревания спор и могут достигать больших размеров. Гимениальный слой находится внутри плодового тела и к моменту созревания базидиоспор почти всегда разрушается. Споры освобождаются в результате мест-



Рис. 235. Дождевик *Lycoperdon* sp.
(<http://psyplants.org/gallyucinogeny/gallyucinogennye-griby/grib-dozhdevik/>)



Рис. 236. Порховка *Bovista* sp.
(<http://infofishing.ru/686-grib-porhovka-seraya.html>)



Рис. 237. Земляные звездовики рода *Geastrum*

(<http://atlasgribov.ru/?p=2103>; <http://gribochek.su/books/item/f00/s00/z0000006/st008.shtml>)



Рис. 238. Микоризообразователь
Pisolithus tinctorius

(http://gribisrael.narod.ru/Species_List/Rhizopogonaceae/Pisolithus_tinctorius.htm)

ного разрыва или общего разрушения оболочки плодового тела. Плодовые тела гастеромицетов с хорошо развитым *перидием* разнообразны по форме и размерам. В начале развития они чаще всего шаровидные, грушевидные, яйцевидные.

Наиболее распространены дождевики (род *Lycoperdon*) (рис. 235); порховки (род *Bovista*) (рис. 236), звездовики (род *Geastrum*) (рис. 237), микоризообразователь *Pisolithus tinctorius* (рис. 238).

7.2.5. ФОРМАЛЬНЫЙ ОТДЕЛ ДЕЙТЕРОМИКОТА, ИЛИ АНАМОРФНЫЕ ГРИБЫ (DEUTEROMYCOTA, FUNGI IMPERFECTI)

Формальный отдел Дейтеромикота объединяет грибы с вегетативным телом в виде многоклеточного мицелия или отдельных клеток (дрожжи), размножающихся только бесполом путем — конидиями и делением клеток либо фрагментацией таллома. Половые, т. е. совершенные, стадии развития у дейтеромицетов отсутствуют.

Изначально, пока не был описан плеоморфизм грибов, дейтеромикоты считались одним из крупнейших таксонов, который объединял грибы, встречающиеся в природе в несовершенной стадии жизненного цикла. В настоящее время осуществляется интеграция несовершенных грибов в классификационные системы чаще сумчатых, реже — базидиальных грибов. Однако проведение полной интеграции дейтеромицетов в естественную, филогенетически ориентированную систему грибов требует длительного времени. По этой причине группа несовершенных грибов может рассматриваться как формальный отдел.

Дейтеромицеты широко распространены в природе и имеют большое значение в практической деятельности человека. Они обитают как сапротрофы в почве и на растительных остатках, паразитируют на растениях и животных, а также на человеке. Почвенные сапротрофы принимают активное участие в процессах разложения органического вещества. Некоторые представители отдела образуют антибиотики (пенициллин, фумагиллин, трихотecin и др.) или являются антагонистами фитопатогенных микроорганизмов. Отдельные виды энтомофильных и микофильных дейтеромицетов используются как средства биологической защиты сельскохозяйственных растений от болезней и вредителей. Многие виды вызывают опасные болезни растений. Основные типы этих болезней: гнили корней, корнеплодов, клубней, плодов, овощей; различные пятнистости на наземных органах растений; увядание; язвы или антракнозы. Некоторые дейтеромицеты возбуждают заболевания человека и животных. Наиболее известными представителями группы несовершенных грибов являются формальные роды *Penicillium*, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Arthrotrichum*.

Вегетативное тело дейтеромицетов – хорошо развитый септированный гаплоидный мицелий, часто состоящий из многоядерных клеток. У аспорогенных дрожжей вегетативное тело представлено почкующимися клетками (мицелий отсутствует).

Мицелий у несовершенных грибов очень часто *гетерокариотичен*, т. е. содержит генетически различные ядра. Такой мицелий может формироваться несколькими путями, среди них наиболее распространены следующие: изменение генетического материала в отдельных ядрах мицелия или реже – образование *анастомозов* между гифами мицелия с генетически различными ядрами. *Гетерокариоз* часто сопровождается *парасексуальным процессом* – диплоидизацией ядер с последующей их рекомбинацией. Гетерокариоз и парасексуальный процесс известны в разных отделах (Оомикота, Зигомикота, Аскомикота), но у дейтеромицетов – это основной механизм изменчивости в отсутствие полового процесса.

Несовершенные грибы размножаются при помощи *конидий* (спор собственно бесполого размножения), образующихся из конидиогенных клеток разными способами (рис. 239).

Конидии формируются на многоклеточных, реже одноклеточных конидиеносцах. Часто конидиеносцы объединены в группы и образуют *коремии*, *спородохии* и *ложки*, у некоторых видов конидии формируются в *пикнидах*.

Существует несколько принципиально разных подходов к систематике дейтеромицетов: 1) по внешнему виду спороношений; 2) по типу онтогенеза конидий; 3) по связи с телеоморфами. Однако до сих пор реально можно использовать только системы, построенные на внешних признаках, не забывая об их формальности.

Основой для современной наиболее признанной системы несовершенных грибов послужила система, предложенная еще в XIX в. П. А. Саккардо. На основании организации конидиального аппарата отдел подразделяют на три



Рис. 239. Способы образования конидий:

холобластический — бластоконидии (а, б); энтеробластический — фиалоконидии (в, г), пороконидии (д), талломный — алевриоконидии (е), аннелоконидии (ж); артроконидии (з) (по: Жизнь растений, 1976)

класса: **Гифомицеты (Hyphomycetes)**, **Целомицеты (Coelomycetes)**, **Агономицеты (Agonomycetes)**. Необходимо отметить наличие систем, в которых либо отсутствует класс **Coelomycetes**, либо присутствует четвертый класс **Blastomycetes** (несовершенные, или **анаскоспоровые, дрожжи**).

Формальный класс Гифомицеты (Hyphomycetes)

Формальный порядок Гифомицеты (Hyphomycetales)

Порядок Hyphomycetales объединяет виды с одиночными конидиеносцами и конидиеносцами, собранными в пучки (**коремии**) или в подушечки (**спородохии**). Конидиеносцы расположены на экзогенном мицелии либо (у фитопатогенов) выходят на поверхность субстрата через устьица или разрывы покровных тканей растения-хозяина. Конидиеносцы — простые или различным образом разветвленные, короткие или длинные. Конидии — одноклеточные и многоклеточные, с поперечными и продольными перегородками, овальные, эллипсоидальные, нитевидные или иной формы. Они бывают по-разному расположены на конидиеносцах: поодиночке, в головках, цепочках. Мицелий, конидиеносцы и конидии могут быть бесцветными и окрашенными.

Гифомицеты широко распространены в природе. Они входят в многочисленные экологические группы грибов: почвенных, ксилофильных (обитающих на древесине), паразитов растений, хищных (улавливающих микроскопических животных и питающихся ими), водных, микофильных (обитающих как паразиты на других грибах), энтомофильных (паразитирующих на насекомых) и других.

К гифомицетам относится большое число *фитопатогенных* видов, вызывающих болезни многих сельскохозяйственных культур: картофеля, свеклы, льна, хлопчатника и многих других овощных, плодовых и декоративных растений. Многие виды вызывают порчу кормов и продуктов питания.

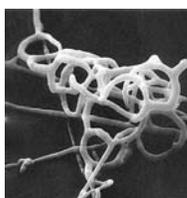
Среди гифомицетов есть грибы – *продуценты* антибиотиков, ферментов и других биологически активных веществ. Их широко используют в микробиологической промышленности. Грибы – *паразиты* насекомых-вредителей и фитопатогенных грибов используют в борьбе с болезнями и вредителями растений.

Очень интересную группу составляют *активные хищники*. К этой группе относятся виды родов *Arthrobotrys*, *Dactylaria*, *Monacrosporium*, *Tridentaria*, *Triposporina*. Первыми описаны в литературе хищные грибы *Arthrobotrys superba* и *A. oligospora*, кольца и сети на мицелии которых М. С. Воронин наблюдал еще в 1869 г. Роль этих сетей в улавливании нематод была показана В. Цопфом в конце XIX в.

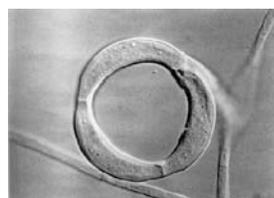
Вегетативный мицелий хищных грибов состоит из обильно ветвящихся септированных гиф толщиной не более 5–8 мкм. В старых гифах нередко образуются хламидоспоры. Конидии у хищных гифомицетов развиваются на вертикально стоящих конидиеносцах различного строения и имеют одну или несколько перегородок. На мицелии развиваются различные ловчие приспособления, строение которых весьма разнообразно. Наиболее распространены *клейкие ловушки*. В простейшем случае это недифференцированные боковые выросты гиф, покрытые клейким веществом (*Arthrobotrys perpasta*, *Monacrosporium cionopagum*). Другие хищные гифомицеты образуют ловчие аппараты в виде маленьких овальных или шаровидных *клейких головок*, сидящих на коротких веточках мицелия (*Monacrosporium elliposporum*, *Arthrobotrys entomophaga*). Но самый распространенный тип клейких ловушек – *клейкие сети*, состоящие из большого числа колец и образующиеся в результате обильного ветвления гиф, веточки которых загибаются и анастомозируют с соседними веточками или родительской гифой, образуя сложную трехмерную сеть из многочисленных колец. Поверхность гиф сети покрыта клейким веществом. У некоторых хищных грибов образуются *ловушки в виде колец*, лишенных клейкого вещества и действующих механически. Обычно



а



б



в

Рис. 240. Ловчие аппараты хищных гифомицетов:

а – шаровидные клейкие головки; б – клейкая ловчая сеть; в – сжимающиеся кольца
(<http://biofile.ru/bio/1048.html>)

эти кольца состоят из трех изогнутых клеток и расположены на коротких веточках мицелия. Ловушки этого типа образует *Dactylaria candida*. Наиболее интересный тип ловушек хищных грибов — *сжимающиеся кольца*. Внешне они очень похожи на кольца предыдущего типа, однако их внутренняя поверхность чувствительна к прикосновению (в ответ на раздражение клетки кольца резко увеличиваются в объеме, почти полностью закрывая его просвет) (рис. 240, 241).

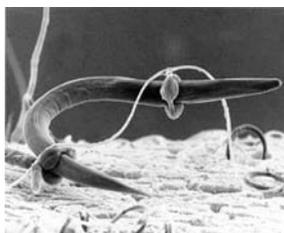


Рис. 241. Нематоды, попавшие в ловушки хищных гифомицетов
(<http://nocturnal-kira.livejournal.com>;
<http://www.diary.ru/~bizarre-animal/p38975706.htm?oam>)

Особую группу составляют *водные гифомицеты*, в зарубежной литературе называемые «инголдовы грибы» в честь С. Инголда, впервые детально изучившего их в 1940 г.

Формальный класс Целомицеты (Coelomycetes)

Класс объединяет два формальных порядка — Меланкониевые (**Melanconiales**), конидиеносцы которых собраны вместе на основании, имеющем вид бугорка, подушечки или диска (*ложе*). Обычно ложе погружено в субстрат, а сверху прикрыто кутикулой, эпидермисом или перидермой растения-хозяина. После созревания конидий покрытие разрывается и конидии в слизи выступают наружу. Такой тип спороношения определяет характер проявления заболевания — образование язвы на поверхности пораженного органа. Меланкониевые вызывают главным образом пятнистости и антракнозы. При антракнозе не только развивается пятнистость листьев, но и образуются глубокие язвы на плодах, ветвях и стеблях. В результате нарушается передвижение питательных веществ по растению, нередко происходит перелом стеблей и ветвей. Основные представители — роды *Colletotrichum*, *Gloeosporium*, *Sphaceloma*, *Cylindrosporium*.

У представителей порядка Сферопсидные (**Sphaeropsidales**) конидии образуются на конидиеносцах в пикнидах. Пикниды имеют шаровидную или грушевидную форму. Конидии, имеющие разнообразную форму (рис. 242), в пикнидах обычно погружены в слизь и выходят наружу при ее набухании. Большая часть сферопсидных грибов ведет сапротрофный образ жизни, но среди них много и паразитов растений. Симптомы поражения этими грибами — пятни-

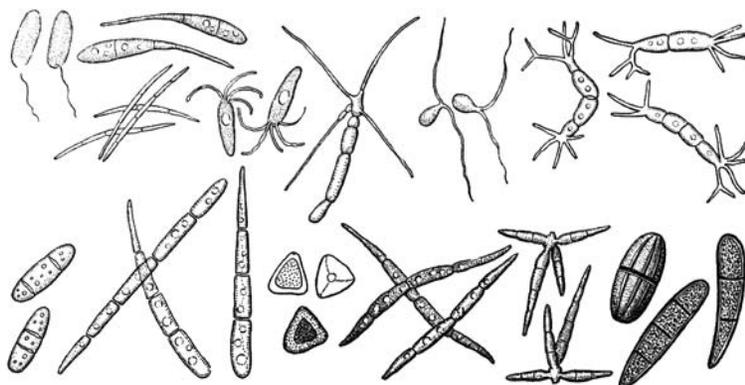


Рис. 242. Многообразие конидий сферопсидных грибов
(по Л. В. Гариповой, С. Н. Лекомцевой, 2005)

стости, некрозы, усыхания. Общий признак заболевания – образование на пораженных частях растений многочисленных пикнид возбудителя в виде бугорков или черных точек. Основные представители – роды *Phoma*, *Sphaeropsis*, *Ascochyta*, *Diplodia*, *Septoria*, *Cytospora*, *Polystigmia*, *Phyllosticta*.

Формальный класс Агономицеты (Agonomycetes)

Данный класс соответствует группе Стерильные мицелии – *Mycelia sterilia* – системы Саккардо. К группе Мицелиальные отнесены грибы, которые не образуют конидиальные спороношения. В цикле их развития имеются только мицелий и иногда склероции.

Мицелиальные грибы вызывают различные заболевания растений, которые проявляются в виде пятнистостей, гнилей и увядания. Общий признак болезней – появление на пораженных частях растений склероциев.

Основу класса составляют два рода: *Sclerotium* и *Rhizoctonia*.

Род *Склероциум* (*Sclerotium*). Мицелий у грибов этого рода хорошо развит, обычно белого цвета, склероции мелкие, округлые. Виды данного рода пред-



Рис. 243. Склероции *Sclerotium rolfii*
(<http://www.apsnet.org/edcenter/illglossary/Article%20Images/Forms/DispForm.aspx?ID=684>)

Рис. 244. Клубень картофеля,
пораженный черной паршой
(черные образования – склероции)
([http://www.syngenta.com/country/ru/ru/crops/
potato/potato-diseases/Pages/rhizoctonia-solani.aspx](http://www.syngenta.com/country/ru/ru/crops/potato/potato-diseases/Pages/rhizoctonia-solani.aspx))



ставлены возбудителями гнилей растительных тканей: корнеплодов сахарной свеклы, стеблей кукурузы, подсолнечника и других растений. При заражении грибом *S. bataticola* пораженные части растений становятся серовато-черными от обильного образования черных мелких склероциев. Гриб паразитирует на многих растениях. Возбудитель южной склероциальной гнили – *S. rolfsii* – заражает арахис, фасоль, табак, томат, арбуз и многие другие растения. Склероции гриба вначале белые, затем темно-коричневые, развиваются внутри и снаружи больных растений (рис. 243).

Род *Ризоктония (Rhizoctonia)*. Для грибов этого рода характерен темно-окрашенный мицелий и темные неправильной формы склероции. Наибольшей вредоносностью обладает *R. solani* – возбудитель черной парши картофеля, гнили всходов сахарной свеклы, хлопчатника, томата и других культурных и дикорастущих растений (рис. 244).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основной

- Бабьева, И. П.* Биология дрожжей / И. П. Бабьева, И. Ю. Чернов. М. : Товарищество науч. изданий КМК, 2004.
- Беккер, З. Э.* Физиология и биохимия грибов / З. Э. Беккер. М. : Изд-во МГУ, 1988.
- Белякова, Г. А.* Ботаника. Водоросли и грибы : в 2 т. / Г. А. Белякова, Ю. Т. Дьяков, К. Л. Тарасов. М. : Изд. центр «Академия», 2010. 2 т.
- Билай, В. И.* Основы общей микологии / В. И. Билай. Киев : Наук. думка, 1989.
- Ботаника : Курс альгологии и микологии : учебник / под ред. Ю. Т. Дьякова. М. : Изд-во МГУ, 2007.
- Воробьева, Л. И.* Пропионовокислые бактерии / Л. И. Воробьева. М. : Изд-во МГУ, 1995.
- Гарибова, Л. В.* Основы микологии: морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов / Л. В. Гарибова, С. Н. Лекомцева. М. : Товарищество науч. изданий КМК, 2005.
- Глуценко, В. И.* Основы общей систематики : учеб. пособие для вузов / В. И. Глуценко [и др.]. Харьков : ХНУ, 2004.
- Глуценко, В. И.* Слизевика : учеб. пособие / В. И. Глуценко, Д. В. Леонтьев, А. Ю. Акулов. Харьков : ХНУ, 2002.
- Гусев, М. В.* Микробиология / М. В. Гусев, Л. А. Минеева. М. : Изд-во МГУ, 1992.
- Карпов, С. А.* Строение клетки протистов : учеб. пособие / С. А. Карпов. СПб. : ТЕССА, 2001.
- Киселева, Б. С.* Энтеробактерии / Б. С. Киселева. М. : Медицина, 1985.
- Кондратьева, Е. Н.* Фототрофные микроорганизмы / Е. Н. Кондратьева, И. В. Максимова, В. Д. Самуйлов. М. : Изд-во МГУ, 1989.
- Кондратьева, Е. Н.* Хемолитотрофы и метилотрофы / Е. Н. Кондратьева. М. : Изд-во МГУ, 1983.
- Лысак, В. В.* Микробиология / В. В. Лысак. Минск : БГУ, 2008.
- Микроорганизмы – возбудители болезней растений / под ред. В. И. Билай. Киев : Наук. думка, 1988.
- Мюллер, Э.* Микология / Э. Мюллер, В. Леффлер. М. : Мир, 1995.
- Протисты : руководство по зоологии : в 3 ч. СПб. : Наука ; Товарищество науч. изданий КМК, 2000–2012. 3 ч.
- Рейвн, П.* Современная ботаника : в 2 т. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. М. : Мир, 1990. Т. 1.
- Саут, Р.* Основы альгологии / Р. Саут, А. Уиттик. М. : Мир, 1990.
- Современная микробиология : в 2 т. / под ред. Й. Ленгелера, Г. Дрекса, Г. Шлегеля. М. : Мир, 2005. 2 т.
- Турова, Т. Т.* Филогения прокариот на основании анализа аминокислотных и нуклеотидных последовательностей // Успехи микробиологии. 1983. № 18. С. 92–112.
- Функциональная структура цианобактерий / А. В. Пиневиц [и др.] ; под ред. Б. В. Громова. Л. : Изд-во ЛГУ, 1986.
- Хадорн, Э.* Общая зоология / Э. Хадорн, Р. Венер. М. : Мир, 1989.
- Царенко, Т. М.* Микробиология с основами вирусологии. Теоретические основы, лабораторный практикум, контрольные вопросы : учеб.-метод. комплекс для студентов ОЗО биол. фак. / Т. М. Царенко. Витебск : Изд-во УО «ВГУ им. П. М. Машерова», 2004.
- Черепанова, Н. П.* Систематика грибов : учеб. пособие / Н. П. Черепанова. СПб. : Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2004.
- Шипунов, А. Б.* Основы теории систематики : учеб. пособие / А. Б. Шипунов. М. : Открытый лицей ВЗМШ; Книжный дом «Университет», 1999.
- Bergey's Manual of Systematic Bacteriology / ed.-in-chief G. M. Garrity. N. Y. : Springer, 2001–2003.
- Primitive agriculture in a social amoeba / D. A. Brock [et al.] // Nature. 2011. N 469. P. 393–396.

Sex determination in the social amoeba *Dictyostelium discoideum* / G. Bloomfield [et al.] // Science. 2010. N 330. P. 1531–1533.

Shipunov, A. B. Systema Naturae: three hundred years after / A. B. Shipunov // What's new in science and technics? 2007. N 11 (55). P. 88–93.

Shipunov, A. B. Systema Naturae: 250 years after. The fate of Linnean kingdoms concep / A. B. Shipunov // Materials of the conference of plant morphology and systematics dedicated to the 300-years Linnaeus jubilee. M., 2007. P. 31–33.

Дополнительный

Бери, Д. Биология дрожжей / Д. Берри. М. : Мир, 1985.

Билай, В. И. Определитель токсинообразующих микромицетов / В. И. Билай, З. А. Курбацкая. Киев : Наук. думка, 1990.

Блохина, И. Н. Геносистематика бактерий / И. Н. Блохина, Г. Ф. Леванова. М. : Наука, 1976.

Ботаніка. Водорості та гриби : навчал. посібник / І. Ю. Костіков [та інші]. Київ: Арістей, 2006.

Ботаника [Электронный ресурс] : конспект лекций / Н. В. Степанов [и др.]. Электрон. дан. (4 Мб). Красноярск : ИПК СФУ, 2009. 1 электрон. опт. диск.

Гарбова, Л. В. Грибы: место в системе живого мира, происхождение и эволюция // Проблемы лесной фитопатологии и микологии : материалы 5-й Междунар. конф., 7–10 (14) окт. 2002 г. / под ред. В. Г. Стороженко и Н. Н. Селочник ; Рос. акад. наук; науч. совет РАН по лесу; Ин-т лесоведения РАН; Всерос. науч.-исслед. ин-т лесоводства и механизации лесного хозяйства. М., 2002.

Догель, В. А. Зоология беспозвоночных : учеб. для ун-тов / В. А. Догель ; под ред. проф. Ю. И. Полянского. М. : Высш. школа, 1981.

Дуда, В. И. Архебактерии – новое царство живых организмов / В. И. Дуда // Природа. 1984. № 2. С. 13–25.

Захаров, И. А. Курс генетики микроорганизмов / И. А. Захаров. Минск : Выш. шк., 1978.

Жизнь животных : в 7 т. М. : Просвещение, 1987. Т. 1.

Жизнь растений : в 6 т. М. : Просвещение, 1976. Т. 1.

Методы экспериментальной микологии : справочник / под ред. В. И. Билай. Киев : Наук. думка, 1982.

Микрюков, К. А. Протисты / К. А. Микрюков // Биология. 2002. № 10. С. 4.

Определитель бактерий Берджи : в 2 т. / под ред. Дж. Хоулта. М. : Мир, 1997. 2 т.

Павлинов, И. Я. Биологическая систематика: эволюция идей / И. Я. Павлинов, Г. Ю. Любарский. М. : Товарищество кн. изданий КМК, 2011.

Попкова, К. В. Общая фитопатология / К. В. Попкова. М. : Агропромиздат, 1989.

Проворов, Н. А. Генетика симбиотической азотфиксации у клубеньковых бактерий / Н. А. Проворов, А. А. Аронштам // Итоги науки и техники. Сер. Микробиология. 1991. Т. 23. С. 3–97.

Рубан, Е. Л. Физиология и биохимия представителей рода *Pseudomonas* / Е. Л. Рубан. М. : Наука, 1986.

Савельева, Н. Д. Водородные бактерии / Н. Д. Савельева, Г. А. Заварзин, И. Я. Веденина // Успехи микробиологии. 1971. № 7. С. 121–155.

Стейниер, Р. Мир микробов / Р. Стейниер, Э. Эдельберг, Дж. Ингрэм. М. : Мир, 1979.

Черепанова, Н. П. Морфология и размножение грибов : учеб. пособие для студентов высш. учеб. заведений / Н. П. Черепанова, А. В. Тобиас. М. : Издат. центр «Академия», 2006.

Шлегель, Г. Общая микробиология / Г. Шлегель. М. : Мир, 1987.

Ainsworth, J. Bisby's Dictionary of the Fungi / ed. by P. M. Kirk [et al.]. 9th. CABI Bioscience. 2001.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава 1. СИСТЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ	5
Глава 2. СИСТЕМАТИКА ПРОКАРИОТИЧЕСКИХ МИКРООРГАНИЗМОВ	12
2.1. Современная классификация прокариот	16
Глава 3. ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ ГРУПП ПРОКАРИОТИЧЕСКИХ МИКРООРГАНИЗМОВ	22
3.1. Фототрофные бактерии	22
3.2. Хемолитотрофные бактерии	44
3.3. Псевдомонады и другие родственные им бактерии	59
3.4. Семейство Enterobacteriaceae	63
3.5. Спирахеты.....	79
3.6. Риккетсии и хламидии.....	80
3.7. Миксобактерии и цитофаги	84
3.8. Молочнокислые бактерии	86
3.9. Бактерии, образующие эндоспоры	89
3.10. Азотфиксирующие бактерии	92
3.11. Стафилококки.....	100
3.12. Грамотрицательные кокки	103
3.13. Микобактерии.....	106
3.14. Пропионовокислые бактерии	108
3.15. Коринеформные бактерии	110
3.16. Actinomyces	114
3.17. Микоплазмы	120
3.18. Метилотрофные бактерии	123
3.19. Архебактерии	127
Глава 4. СИСТЕМАТИКА ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ МИКРООРГАНИЗМОВ	135
Глава 5. ЭУКАРИОТИЧЕСКИЕ МИКРООРГАНИЗМЫ, ОТНОсяЩИЕСЯ К ЦАРСТВУ PROTISTA	137
5.1. Одноклеточные гетеротрофные протисты.....	140
5.1.1. Протисты с амебодным типом организации.....	141
5.1.2. Протисты, относящиеся к группе радиоларии	150
5.1.3. Протисты со жгутиковым типом организации	155
Глава 6. ФОТОТРОФНЫЕ ЭУКАРИОТИЧЕСКИЕ МИКРООРГАНИЗМЫ	182
6.1. Отдел Эвгленовые водоросли (Euglenophyta, Euglenophycota, Euglenozoa).....	184
6.2. Зеленые водоросли	187
6.3. Отдел Охрофитовые водоросли (Ochromytha).....	199
Глава 7. ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ	212
7.1. Грибоподобные микроорганизмы	214
7.2. Грибы (Fungi, Mycota).....	248
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	302