

Владимирский государственный университет

А. Г. КОСМАЧЕВА

ЭКОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Учебное пособие

Владимир 2026

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Владимирский государственный университет
имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых»

А. Г. КОСМАЧЕВА

ЭКОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Учебное пособие

Электронное издание



Владимир 2026

ISBN 978-5-9984-2094-8

© Космачева А. Г., 2026

УДК 579.26

ББК 28.48

Рецензенты:

Кандидат биологических наук, доцент
доцент кафедры почвоведения, агрохимии и лесного дела
Владимирского государственного университета имени
Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых
А. О. Рагимов

Кандидат биологических наук
директор Верхневолжского федерального аграрного научного центра
И. М. Щукин

Издается по решению редакционно-издательского совета ВлГУ

Космачева, А. Г.

Экология микроорганизмов [Электронный ресурс] : учеб. пособие / А. Г. Космачева ; Владим. гос. ун-т им. А. Г. и Н. Г. Столетовых. – Владимир : Изд-во ВлГУ, 2026. – 164 с. – ISBN 978-5-9984-2094-8. – Электрон. дан. (5,16 Мб). – 1 электрон. опт. диск (CD-ROM). – Систем. требования: Intel от 1,3 ГГц ; Windows XP/7/8/10 ; Adobe Reader ; диск-код CD-ROM. – Загл. с титул. экрана.

Содержит теоретический материал по экологии микроорганизмов. Подробно рассмотрены разделы аутэкологии и синэкологии микроорганизмов.

Предназначено для студентов очной формы обучения направления подготовки 05.03.06 – Экология и природопользование при изучении дисциплины «Экология микроорганизмов».

Рекомендовано для формирования профессиональных компетенций в соответствии с ФГОС ВО.

Табл. 12. Ил. 53. Библиогр.: 65 назв.

ISBN 978-5-9984-2094-8

© Космачева А. Г., 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Глава 1. ВВЕДЕНИЕ В ЭКОЛОГИЮ МИКРООРГАНИЗМОВ	6
1.1. Основные понятия экологии микроорганизмов.....	6
1.2. Многообразие и систематика микроорганизмов	10
1.2.1. Вирусы (<i>Virae</i>).....	15
1.2.2. Бактерии (<i>Bacteria</i>)	24
1.2.3. Археи (<i>Archaea</i>).....	32
1.2.4. Простейшие (<i>Protozoa</i>).....	37
1.2.5. Грибы (<i>Fungi</i>)	48
1.2.6. Водоросли (<i>Algae</i>)	53
<i>Контрольные вопросы</i>	57
Глава 2. АУТЭКОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ.....	59
2.1. Температура.....	65
2.2. Давление.....	73
2.3. Отношение к молекулярному кислороду	82
2.4. Кислотность среды.....	84
2.5. Водная активность	88
2.6. Солёность среды	92
2.7. Излучение	96
2.8. Влияние магнитных полей	100
2.9. Влияние земного тяготения	101
2.10. Ультразвук	102
<i>Контрольные вопросы</i>	103

Глава 3. СИНЭКОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ	106
3.1. Взаимоотношения различных групп микроорганизмов с другими микроорганизмами	107
3.2. Взаимоотношения микроорганизмов и грибов.....	121
3.3. Взаимоотношения микроорганизмов и растений.....	128
3.4. Взаимоотношения микроорганизмов с животными.....	143
3.5. Взаимоотношения микроорганизмов и человека	148
<i>Контрольные вопросы</i>	154
 ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	 156
 БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК ИСТОЧНИКОВ.....	 157
 СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	 163

ВВЕДЕНИЕ

Функции микробов в природе регулируются соревнованием за энергетическое вещество и этот биологический фактор нельзя вполне заменить химическими представлениями. Метод изучения реальных процессов, осуществляемых микроорганизмами в природе, должен быть основан не на исследовании поведения изолированных из природы видов, а на изучении природных сообществ в целом, в природе.

С.Н. Виноградский [1]

Экология микроорганизмов – это наука, изучающая взаимоотношения между микроорганизмами, их биотическим и абиотическим окружением.

Цели освоения дисциплины «Экология микроорганизмов» – овладение:

- основами знаний о важнейших свойствах микроорганизмов, их значении в природных процессах;
- основами знаний о ключевых процессах, механизмах взаимодействия и функциональных связях в системе «микроорганизм и среда»;
- методами микробиологических исследований.

Успешное освоение материала пособия способствует формированию ключевых компетенций, необходимых для эффективного решения профессиональных задач на основе глубокого понимания законов функционирования экосистем. В результате освоения материала студенты будут:

- знать особенности процессов жизнедеятельности микроорганизмов, их функционального разнообразия, обмена веществ и энергии при действии различных факторов внешней среды, приспособляемости к этим факторам;
- уметь самостоятельно изучать сообщества микроорганизмов, их взаимодействие с биосферой и геосферой;
- владеть методами микробиологических исследований.

Глава 1. ВВЕДЕНИЕ В ЭКОЛОГИЮ МИКРООРГАНИЗМОВ

1.1. Основные понятия экологии микроорганизмов

Экология – это наука, изучающая взаимоотношения организмов и их сообществ между собой и с окружающей природной средой.

Основными задачами экологии являются:

- 1) разработка общей теории устойчивости экологических систем;
- 2) изучение экологических механизмов адаптации организмов к среде обитания;
- 3) исследование регуляции численности популяций;
- 4) изучение биологического разнообразия и механизмов его поддержания;
- 5) исследование внутривидовых и межвидовых взаимоотношений организмов и особенностей пищевых цепей в экосистемах;
- 6) изучение глобальных биосферных процессов;
- 7) прогнозирование и оценка последствий деятельности человека на окружающую среду;
- 8) сохранение, воспроизводство и рациональное использование природных ресурсов;
- 9) оптимизация инженерных систем для обеспечения устойчивого развития;
- 10) улучшение качества окружающей среды.

Микроорганизмы – это мельчайшие живые организмы, которые не видны невооружённым глазом. Их размеры варьируют от 0,01–0,4 мкм у вирусов до 10 мкм и более у бактерий, грибов и простейших [2].

Микроорганизмы являются наиболее древними и многочисленными обитателями биосферы. Их влияние охватывает все уровни экосистем и геохимических процессов. Около 2 миллиардов лет назад именно микроорганизмы создали условия для возникновения более сложных форм жизни на Земле благодаря фотосинтезу и созданию новых сред обитания путем изменения химического состава атмосферы, гидросферы и литосферы. В настоящее время деятельность микроорганизмов также является ключевым фактором в поддержании динамического равновесия биосферы за счет участия в глобальных биогеохими-

ческих циклах. Кроме того, микроорганизмы обладают высокими адаптационными способностями, поэтому микробные сообщества быстро адаптируются к изменению условий, что способствует устойчивости экосистем и их восстановлению в случае нарушений.

Экология микроорганизмов – это наука, которая специальным образом изучает взаимоотношения между микроорганизмами, их биотическим и абиотическим окружением.

Основные задачи экологии микроорганизмов включают:

- 1) изучение среды обитания, которое заключается в исследовании микрофлоры разных сред, а также в выявлении эколого-географических закономерностей распределения микроорганизмов.
- 2) исследование взаимоотношений микроорганизмов с другими живыми организмами.
- 3) изучение взаимоотношений микроорганизмов с факторами среды обитания, которое включает выявление факторов, влияющих на жизнедеятельность микроорганизмов и способов адаптации к ним.
- 4) исследование участия организмов в глобальных биогеохимических циклах.

Экология микроорганизмов включает ряд разделов (табл. 1).

Таблица 1. Основные разделы экологии микроорганизмов

Раздел	Предмет изучения
Аутэкология	взаимоотношения отдельных видов микроорганизмов с химическими и физическими факторами среды обитания
Демэкология	популяции микроорганизмов
Синэкология	взаимодействие микроорганизмов с биотическими факторами, представленными другими организмами
Эволюционная экология	эволюционные процессы в микробных сообществах
Экофизиология	физиологические процессы у микроорганизмов в зависимости от условий среды

Экология микроорганизмов тесно связана с микробиологией и может рассматриваться как один из разделов общей микробиологии.

Микробиология – это наука о микроорганизмах, их строении, жизнедеятельности и экологии [2].

История развития экологии микроорганизмов как отдельной науки связана именами следующих учёных:

- Луи Пастер (1822–1895 гг.), работы которого послужили основой для изучения взаимосвязи между микроорганизмами и окружающей средой. Он открыл анаэробные микроорганизмы, описал различные типы брожения.

- Владимир Иванович Вернадский (1863–1945 гг.) подчеркнул ключевую роль микроорганизмов глобальных биогеохимических циклах. Он писал: «...живое вещество является не случайным, а необходимым фактором в очень многих геохимических реакциях, в истории всех химических элементов. Все эти процессы шли бы совершенно иначе, если бы живого вещества не было, причем такая необходимость участия живого вещества наблюдается на протяжении всей геологической истории» [3].

- Павел Андреевич Костычев (1845–1895 гг.) создал теорию микробиологической природы процессов почвообразования. А также открыл роль почвенных микроорганизмов в разложении растительных остатков и формировании гумуса.

- Мартин Бейеринк (1851–1931 гг.) считается одним из основоположников экологического направления микробиологии. Он выделил аэробные свободно живущие бактерии рода *Azotobacter* и клубеньковые азотфиксирующие бактерии *Bacillus radicum*, позже переименованные в *Bacterium radicum*. Открыл явление бактериального восстановления сульфата.

- Сергей Николаевич Виноградский (1856–1953 гг.) сформулировал основы экологической микробиологии, главным принципом которой является изучение микроорганизмов в условиях, максимально приближённых к естественным. Он разработал методические подходы к экологическому исследованию микроорганизмов. Изобрел устройство для разведения различных микроорганизмов – колонку Виноградского, которое представляет собой модель микробной экосистемы, состоящей из смеси ила и воды, и содержащую источники углерода и серы. При создании определенных условий с течением времени внутри колонки развиваются градиенты окружающей среды, создавая разнообразные ниши, которые позволяют обогащать среду обитания специфическими микроорганизмами. Обогащённая культура может быть использована

для изучения структуры и функций микробных сообществ почвы и донных отложений (рис. 1).

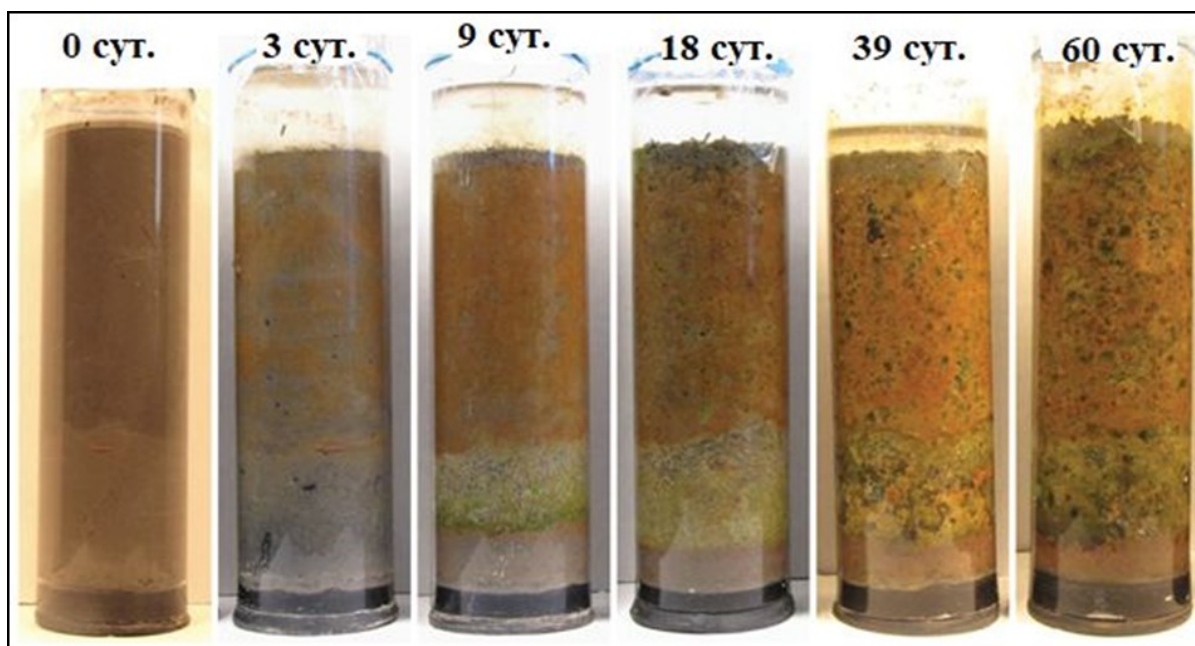


Рис.1. Формирование колонки Виноградского из прудового донного ила в течение 60 суток [4]

- Георгий Адамович Надсон (1867–1940 гг.) изучал геологическую роль микроорганизмов. Также он исследовал закономерности индуцированной изменчивости микроорганизмов, доказал возможность искусственного получения мутаций под действием химических веществ и ионизирующей радиации.

- Владимир Николаевич Шапошников (1884–1968 гг.) исследовал метаболизм микроорганизмов и их адаптацию к различным экологическим условиям, а также процессы брожения и дыхания бактерий.

- Борис Лаврентьевич Исаченко (1871–1948 гг.) исследовал микрофлору Северного Ледовитого океана и доказал наличие в них бактерий, а также впервые осуществил микробиологический анализ арктических почв. Доказал важную роль бактерий в круговороте азота, серы и кальция.

- Лоренц Хилтнер (1862–1923 гг.) изучал роль микроорганизмов в питании растений, в том числе исследовал симбиотические взаимоотношения растений семейства бобовые (*Leguminosae*) с клубеньковыми бактериями. Разработал концепцию ризосферы – области почвы, на которую непосредственно влияют корневые выделения и связанные

с ними почвенные микроорганизмы. Л. Хилтнер предположил, что микробный состав ризосферы оказывает значительное влияние на питание растений.

- Борис Васильевич Перфильев (1891–1969 гг.) разработал метод капиллярной микроскопии, позволивший увидеть взаимоотношения между микроорганизмами в естественной среде обитания. Он сформулировал теорию микроразнообразия и строения иловых отложений, а также открыл и описал свыше 30 родов микроорганизмов.

- Георгий Александрович Заварзин (1933–2011 гг.) изучал трофическую организацию микробных сообществ и разработал системные подходы к анализу физических и химических условий связи микроорганизмов между собой и средой обитания. Он также исследовал структуру и закономерности функционирования реликтовых экосистем. Изучал роль микроорганизмов в формировании состава атмосферы, круговоротах основных химических элементов и других глобальных процессах, а также в истории биосферы.

- Норман Пейс (родился в 1942 г.) исследовал микробное разнообразие в экстремальных условиях, а также возможность применения инструментов молекулярной биологии для решения задач экологии микроорганизмов. Он разработал методы амплификации и секвенирования рибосомальной РНК для идентификации микроорганизмов без культивирования, извлекая нуклеиновые кислоты из объектов окружающей среды.

1.2. Многообразие и систематика микроорганизмов

Для понимания экологии микроорганизмов, необходимо владеть базовыми знаниями в области микробиологии, которые включают основы систематики, морфологии и физиологии микроорганизмов. Перечисленным вопросам посвящен данный раздел.

Среди многообразия всех живых организмов, к микроорганизмам относятся:

- прокариоты – одноклеточные организмы, клетки которых не имеют оформленного ядра и мембранных органелл (бактерии и археи).
- эукариоты – это организмы, клетки которых содержат оформленное ядро, отделяемое от цитоплазмы мембраной (простейшие, микроскопические грибы и эукариотические водоросли).

- вирусы, хотя они не являются организмами в полном смысле.

Систематика (таксономия) – это наука, занимающаяся вопросами классификации, номенклатуры и идентификации организмов.

Таксономическая классификация – это научная деятельность, в рамках которой биологические организмы группируются и помещаются в надлежащую таксономическую иерархию на основе характеристик, которые образуют уникальный дескриптор, идентифицирующий конкретный организм. Классификация микроорганизмов может быть произведена, как на основе фенотипических, так и генотипических характеристик. Этот исследовательский процесс непрерывно осуществляется учёными. По мере получения новых данных иерархия классификации может меняться.

Идентификация – это отнесение организмов к определённому таксону на основании конкретных признаков. Точная идентификация микроорганизмов требует надёжной классификации, а также однозначной номенклатуры для их обозначения.

Биологическая номенклатура – это система научных названий для групп организмов, связанных той или иной степенью родства (таксонов).

Значительный вклад в систематику живых организмов внёс Карл Линней в XVIII веке. Он создал единую систему классификации растительного и животного мира и ввёл бинарную номенклатуру – систему двойных названий видов.

В настоящее время номенклатура микроорганизмов подчиняется кодексам биологической номенклатуры, которые различаются в зависимости от таксономической принадлежности организмов:

- для вирусов применяется Международный кодекс классификации и номенклатуры вирусов (International Code of Virus Classification and Nomenclature);
- для архей и бактерий используется Международный кодекс номенклатуры прокариот (International Code of Nomenclature of Prokaryotes);
- для простейших используется Международный кодекс зоологической номенклатуры (International Code of Zoological Nomenclature);
- для водорослей и грибов применяется Международный кодекс номенклатуры водорослей, грибов и растений (International Code of Nomenclature of algae, fungi, and plants).

Для понимания таксономии микроорганизмов необходимо знать следующие основные термины:

Таксон – это группа организмов, обладающих определенной степенью однородности. Таксоны представляют собой иерархические группы организмов.

Вид – это эволюционно сложившаяся совокупность организмов, имеющих общие признаки (морфологические, физиологические, генетические), но отличающихся от других представителей рода. Вид является основной систематической единицей.

Штамм – это культуры микроорганизмов одного вида, выделенные из различных источников, либо из одного источника в разное время, или полученные в ходе генетических манипуляций.

Культура микроорганизмов – это совокупность микроорганизмов, выращенных на питательной среде.

Чистая культура – это совокупность микроорганизмов одного вида, выделенных из исследуемого материала на питательной среде.

Смешанная культура – это совокупность микроорганизмов разных видов или штаммов, выделенных из исследуемого материала.

Клон – это чистая культура микроорганизмов, полученная из одной клетки.

Значительный вклад в развитие биологической систематики и номенклатуры внёс Карл Линней. В 1735 году он издал труд «Система природы» («Systema Naturae»), в котором выделил три царства природы, заложил основы биологической номенклатуры. Он предложил следующую иерархию томических категорий: царство (*regnum*) → класс (*classis*) → отряд (*ordo*) → род (*genus*) → вид (*species*). Линней ввёл бинарную номенклатуру, основанную на применении двойных названий видов живых организмов на латинском языке, которая используется до настоящего времени. Однако данная система была основана на внешних признаках живых организмов, и не отражала их эволюционные связи.

В 1990 году Карл Ричард Вёзе, Отто Кандлер и Марк Уилис предложили первое универсальное филогенетическое древо, основанное на молекулярной филогенетике и эволюции микроорганизмов (рис. 2). Порядок ветвления и длина ветвей на древе показаны на основании

сравнения последовательностей рРНК. В качестве наивысшего таксономического ранга использовались три домена: Бактерии (*Bacteria*), Археи (*Archaea*), Эукариоты (*Eukarya*) [5].

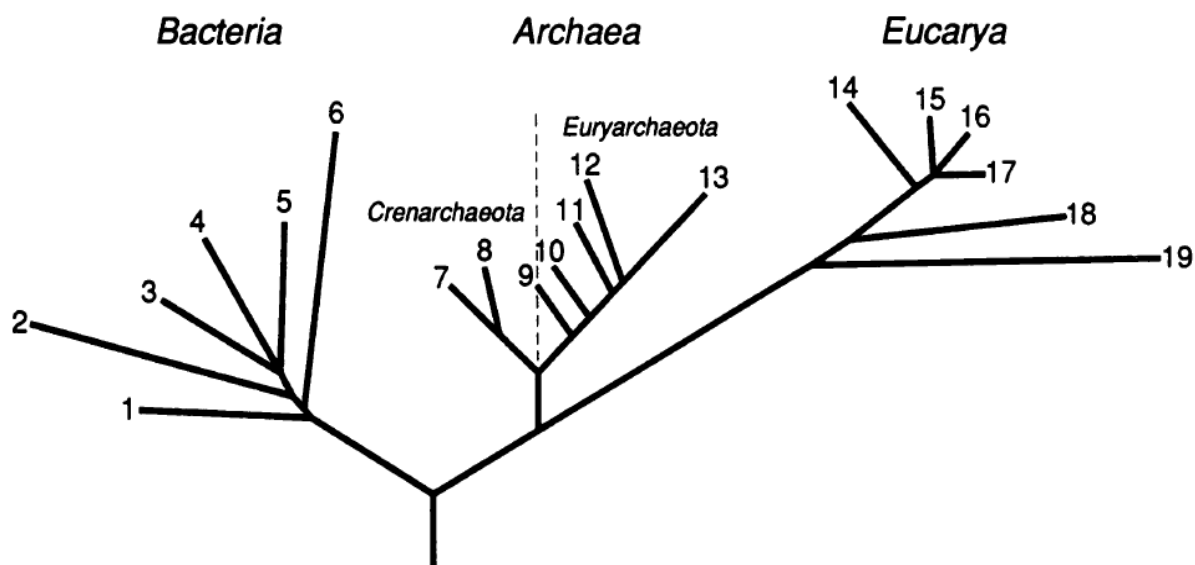


Рис. 2. Универсальное филогенетическое древо. Цифрами указаны группы организмов. Бактерии: 1 – *Thermotogales*; 2 – флавобактерии и родственные им бактерии; 3 – цианобактерии; 4 – пурпурные бактерии; 5 – грамположительные бактерии; 6 – зеленые несерные бактерии. Археи: царство *Crenarchaeota*: 7 – род *Pyrodictium*, 8 – род *Thermoproteus*; царство *Euryarchaeota*: 9 – *Thermococcales*; 10 – *Methanococcales*; 11 – *Methanobacteriales*; 12 – *Methanomicrobiales*; 13 – экстремальные галофилы. Эукариоты: 14 – животные; 15 – инфузории; 16 – зеленые растения; 17 – грибы; 18 – жгутиконосцы; 19 – микроспоридии [5].

Развитие геномных технологий в XXI веке способствовало накоплению значительного количества информации о генетическом разнообразии живых организмов, что привело к созданию спирального филогенетического древа, обобщающего эволюцию всех известных форм жизни. Эволюционная история в нём сжимается в полосу, а затем выстраивается в спираль, один конец которой находится посередине, а другой – снаружи (рис. 3). К настоящему времени создано глобальное хронологическое древо жизни на основе обобщения нескольких тысяч исследований, включающих 137306 вида [6].

Также разработана открытая база данных TimeTree of Life, представляющая собой интернет-ресурс, включающий научные знания о

1.2.1. Вирусы (*Virae*)

Вирус – это субмикроскопический инфекционный агент, неклеточная форма жизни с РНК- или ДНК-геномом, не имеющая генов рРНК и генов системы ассимиляции энергии.

В 1892 г. Д.И. Ивановским открыт первый вирус – вирус табачной мозаики, однако в электронный микроскоп его смогли увидеть лишь в 1939 г. Г. Кауше, Э. Пфанкух и Х. Руска. В 1897 г. немецкие исследователи Ф. Леффлер и П. Фрош установили первый вирус животных – вирус ящура. В 1957 г. А. Леоф впервые рассмотрел вирусы как отдельные объекты, находящиеся между живым и неживым миром.

Вирусы способны размножаться в клетках прокариот и эукариот за счёт их биосинтетического аппарата. Основная активная стадия жизни вируса проходит в заражённой клетке. Вне клетки вирусы не проявляют признаков жизни.

Вирусы способны существовать в трёх формах:

1) Вирион – это внеклеточная форма существования вируса – покоящаяся инфекционная частица.

2) Репликативный интермедиат – это форма существования вируса на промежуточной стадии репликации генетического материала.

3) Провирус – это форма существования генома вируса, при которой этот геном объединён с генетическим материалом клетки-хозяина в единые молекулы.

Вирион – это полноценная вирусная частица. Может иметь различную форму: палочковидную (бакуловирусы, вирус табачной мозаики), икосаэдрическую (полиовирус, бактериофаг лямбда), сферическую (вирус иммунодефицита человека, вирус папилломы человека, вирус гепатита D), пулевидную (вирус бешенства, вируса везикулярного стоматита), и другие. Размеры вирионов варьируют в диапазоне 12–800 нм. Наименьшие размеры характерны для цирковирусов (род *Circovirus*), их диаметр составляет 17–22 нм. Наиболее крупные представители, преимущественно, относятся к типу *Nucleocytoviricota*, например, *Pandoravirus* [8]. На рисунке 4 представлена диаграмма, иллюстрирующая формы и размеры семейств вирусов, поражающих животных и человека. В некоторых случаях показана структура поперечного сечения капсида и оболочки. Для очень маленьких вирионов изображены только их размер и симметрия.

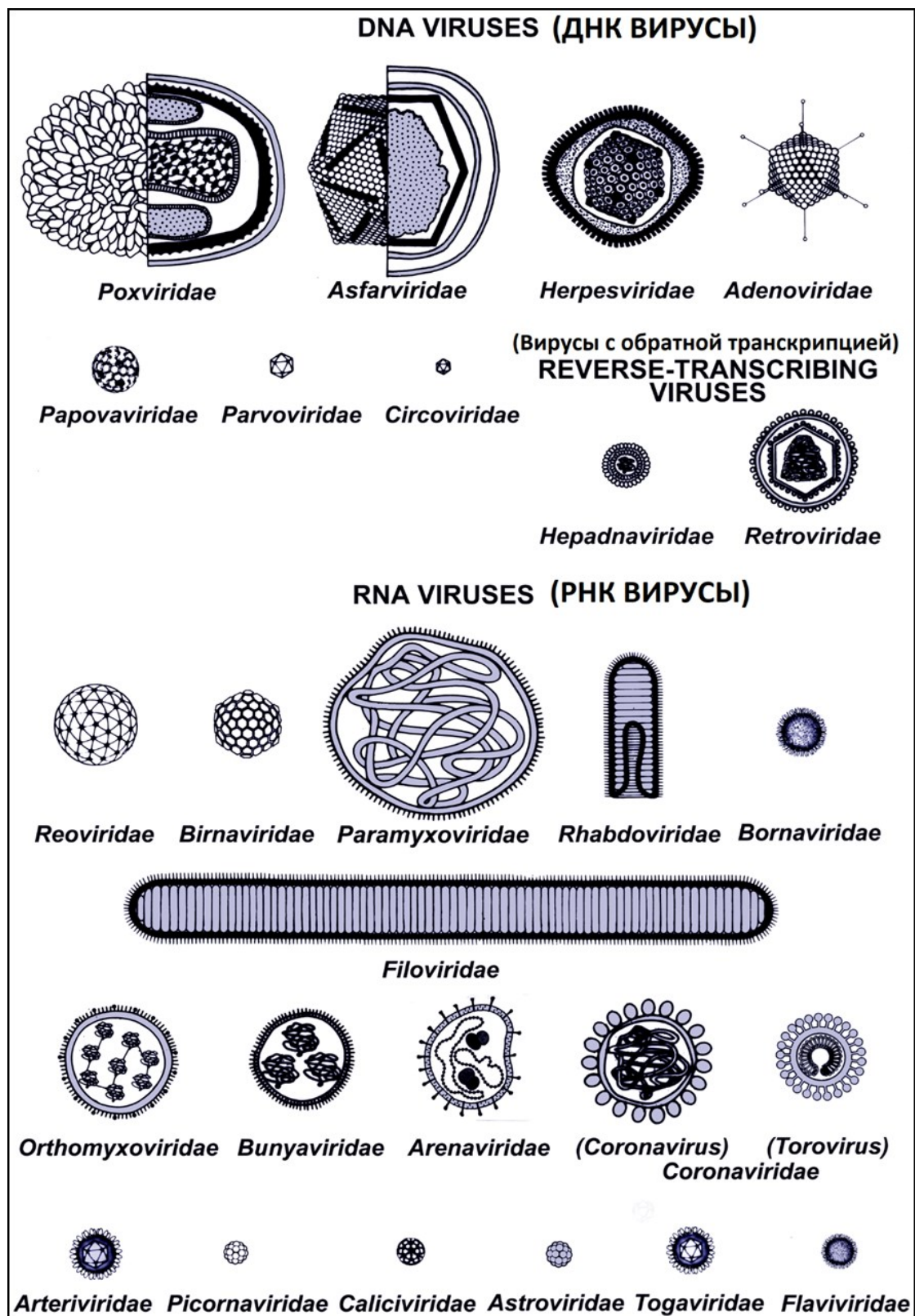


Рис. 4. Семейства вирусов позвоночных. Автор Ф. А. Murphy, University of Texas Medical Branch, Galveston, Texas. Источник изображения: <https://www.utmb.edu/virusimages/VI/vertebrate-virus-families>

Электронные микрофотографии различных вирусов, демонстрирующие различия в их морфологии, представлены на рисунках 5–7.

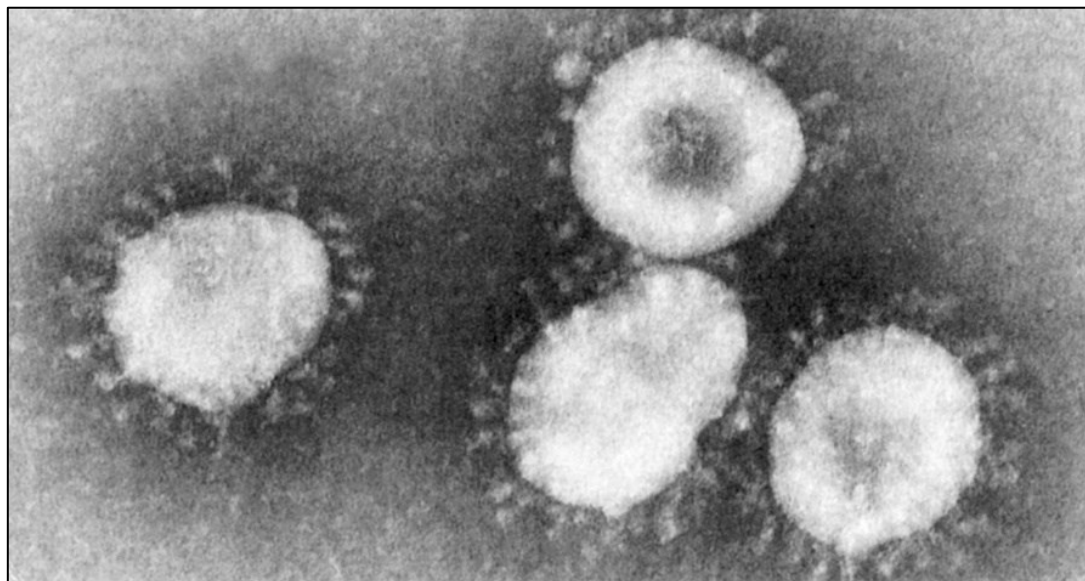


Рис. 5. Электронная микрофотография коронавируса человека 229Е (*Human coronavirus 229E*). Увеличение в 60000 раз. Автор Ф. А. Murphy, University of Texas Medical Branch, Galveston, Texas, Источник изображения: <https://www.utmb.edu/virusimages/VI/vertebrate-virus-families>

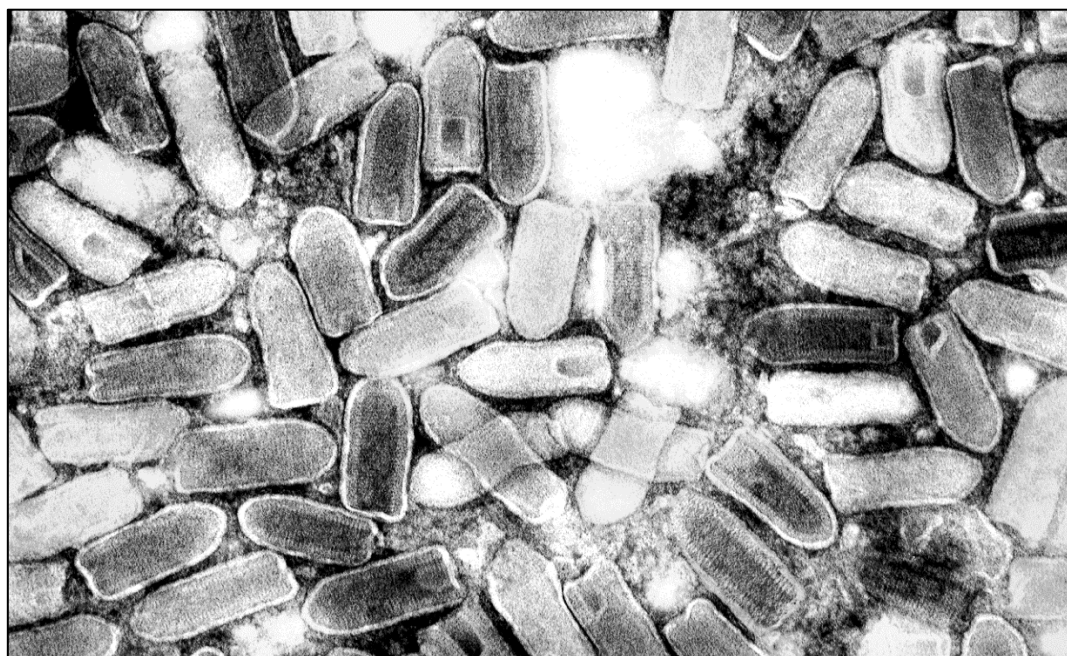


Рис. 6. Электронная микрофотография вируса везикулярного стоматита (*Vesicular stomatitis virus*). Увеличение в 40000 раз. Автор Ф. А. Murphy, University of Texas Medical Branch, Galveston, Texas, Источник изображения: <https://www.utmb.edu/virusimages/VI/vertebrate-virus-families>

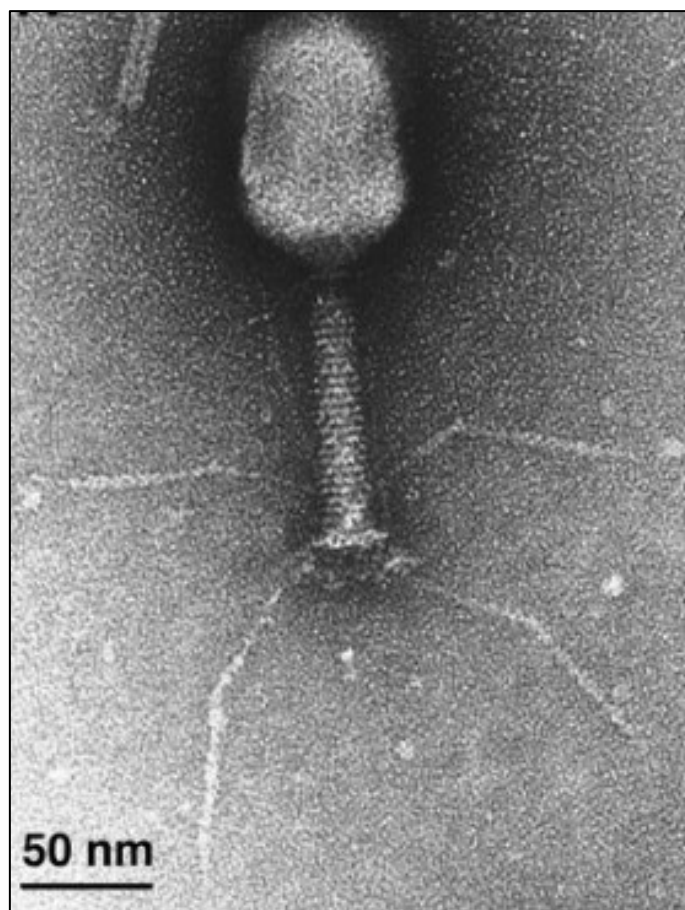


Рис. 7. Электронная микрофотография бактериофага T4 (*Enterobacteria phage T4*). Автор M. Wurtz, Biozentrum, Basel, Switzerland [9]

Общая схема строения вириона представлена на рисунке 8. Типичное строение включает:

- Геном, представленный молекулой нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК),
- Капсид – белковая оболочка, окружающая генетический материал вируса. Состоит из идентичных белковых субъединиц, называемых капсомерами, которые кодируются вирусным геномом.
- Липопротеиновая оболочка, окружающая капсид, которая присутствует у некоторых сложных вирусов. Происходит из мембраны клетки хозяина. Эта структура помогает вирусу прикрепиться к клетке, а также обходить иммунную систему организма-хозяина, пока вирион ищет клетку для заражения.
- Пепломеры – белковые выступы, присутствующие на поверхности липопротеиновых оболочек некоторых вирусов. Они используются для установления контакта с клеткой-хозяином.

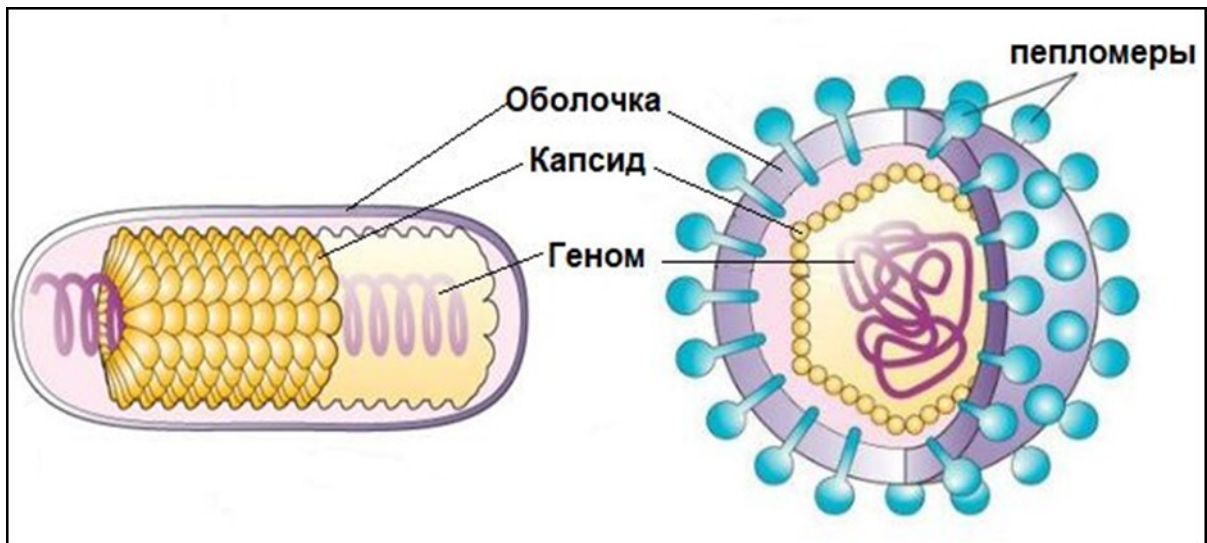


Рис. 8. Общая схема строения вирусов

Жизненный цикл вирусов (репродукция) представляет собой внутриклеточный процесс размножения. Для этого вирусы используют хозяев, которыми могут быть эукариотические или прокариотические клетки. Общая схема жизненного цикла вируса представлена на рисунке 9 и включает следующие основные стадии:

1) Адсорбция (прикрепление к клетке-хозяину). На данной стадии гликопротеин или белок вирусной оболочки взаимодействует с рецептором на поверхности клетки. Этот процесс является высокоспецифичным.

2) Проникновение вируса в клетку. Известно два механизма осуществления данного процесса: эндоцитоз и слияние мембран. Вирион лишается оболочек и капсида. В итоге вирусная геномная нуклеиновая кислота высвобождается в цитоплазму клетки-хозяина.

3) Транспорт к месту репликации.

4) Репликация – синтез новых молекул нуклеиновой кислоты вируса. Особенности репликации вирусной нуклеиновой кислоты определяются её типом. У большинства ДНК-содержащих вирусов этот процесс осуществляется в клеточном ядре, у РНК-содержащих вирусов – преимущественно, в цитоплазме.

Одновременно с синтезом нуклеиновой кислоты вируса осуществляется трансляция – процесс перевода генетической информации

в специфическую последовательность аминокислот белка. Таким образом, синтезируются нуклеокапсидные и суперкапсидные белки вирусов.

5) Сборка вирионов. В основе данного процесса лежит специфическое белок-нуклеиновое и белок-белковое узнавание. Способ сборки зависит от типа вируса. Данный процесс может происходить в плазматической мембране, цитозоле, ядре, аппарате Гольджи и других частях клетки-хозяина.

6) Выход вируса. Образовавшиеся вирионы могут покинуть клетку посредством лизиса, в ходе которого клетка погибает из-за разрыва мембраны и клеточной стенки. Другой способ выхода вируса из клетки – отпочковывание, в ходе которого клетка не разрушается и может продолжать продуцировать новые вирусы. Примерами являются нелитические вирусы семейства *Pleolipoviridae*, поражающие архей. Для них характерно непрерывное образование новых вирионов, замедляющее рост, но не вызывающее гибель клеток-хозяев [10].

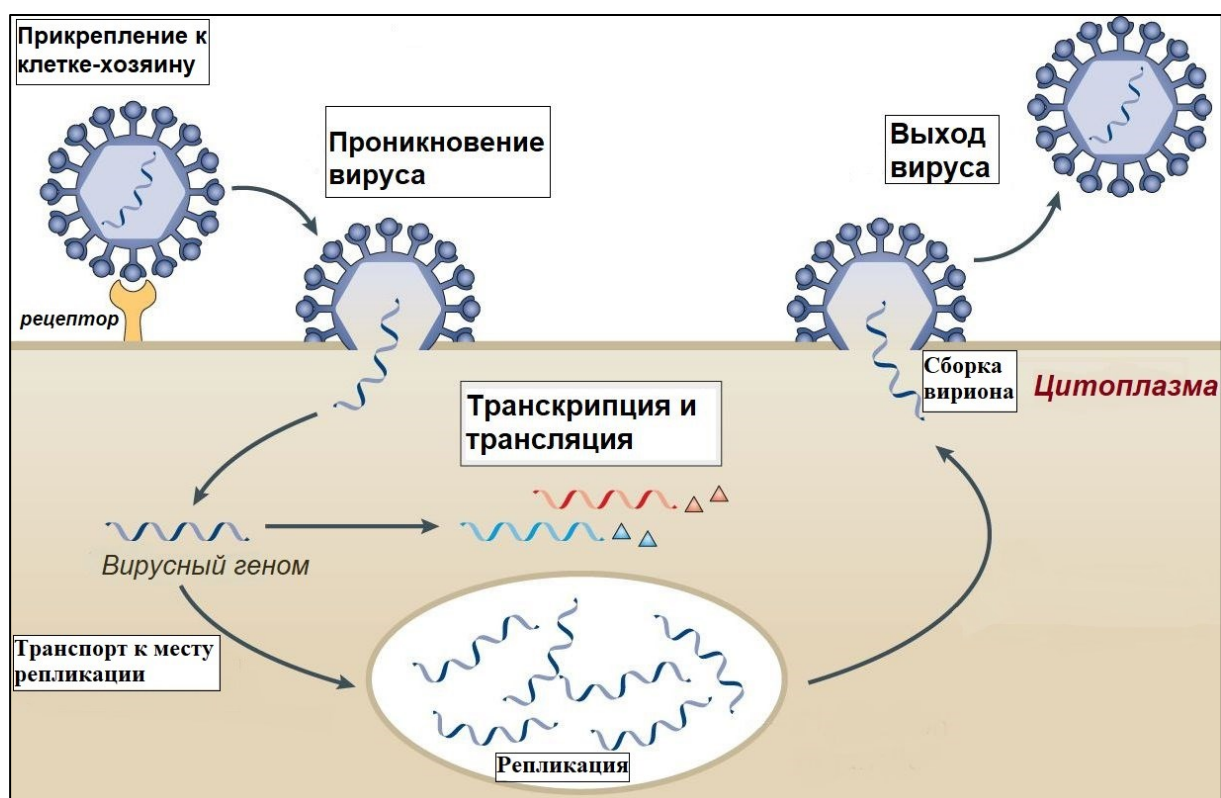


Рис. 9. Общая схема жизненного цикла вируса [10]

Таксономическую классификацию и номенклатуру вирусов утверждает Международный комитет по таксономии вирусов

(International Committee on Taxonomy of Viruses), созданный в 1966 году на Международном конгрессе по микробиологии в Москве. Универсальная классификация вирусов включает следующие 15 таксономических рангов:

<i>Realm</i>	*	
<i>Subrealm</i>		
<i>Kingdom</i>		Царство
<i>Subkingdom</i>		Подцарство
<i>Phylum</i>		Тип
<i>Subphylum</i>		Подтип
<i>Class</i>		Класс
<i>Subclass</i>		Подкласс
<i>Order</i>		Отряд
<i>Suborder</i>		Подотряд
<i>Family</i>		Семейство
<i>Subfamily</i>		Подсемейство
<i>Genus</i>		Род
<i>Subgenus</i>		Подрод
<i>Species</i>		Вид

**Realm* – это высший таксономический ранг вирусов, для которого пока нет общепринятого русскоязычного термина. Предложены следующие варианты: «надцарство», «сфера», домен, также применяется транслитерация «реалм» [8]. Данный ранг эквивалентен рангу домена, используемого для клеточных организмов, но отличается тем, что вирусы, принадлежащие к одному *Realm* не обязательно имеют общего предка и группируются на основе определённых признаков.

В настоящее время насчитывается: 10 *Realm*, 11 царств, 22 типа, 4 подтипа, 50 классов, 105 отрядов, 14 подотрядов, 427 семейств, 232 подсемейств, 4149 родов, 92 подродов, 17554 видов вирусов.

Экология вирусов изучает их взаимодействие с другими организмами и окружающей средой. Объектом её изучения являются факторы окружающей среды, которые определяют способность вируса к сохранению в природе и тем самым оказывают влияние на размеры вирусных популяций. Экология вирусов рассматривает такие проблемы, как:

- выявление природного спектра чувствительных к вирусу хозяев;
- выживание вируса в объектах окружающей среды;
- передача вируса в цепи чувствительных хозяев и природные векторы (переносчики);
- возможность повторного инфицирования организма, имеющего иммунитет к возбудителю;
- величина восприимчивой популяции хозяина, которая необходима (или достаточна) для поддержания циркуляции вируса в природе;
- определение популяций, особенно часто подверженных инфицированию вирусами, что позволяет выделять их как потенциальные резервуары данной инфекции;
- вопросы горизонтального переноса генов;
- роль вирусов в формировании биоразнообразия;
- участие вирусов в биогеохимических циклах.

Обилие и разнообразие вирусов варьирует в различных средах, что связано с численностью и активностью других организмов. Основную роль в почвенных и водных экосистемах играют фаги. Литические (вирулентные) фаги являются хищниками прокариот, в то время как лизогенные (умеренные) фаги инфицируют клетку, но не вызывают её лизиса. Лизогению характеризуют как мутуализм.

На выживаемость бактериофагов и способность взаимодействовать с бактериальными клетками большое влияние оказывают факторы окружающей среды. В первую очередь это касается температуры, рН и химического состава среды, в которой происходит взаимодействие фагов и микроорганизмов.

В морской среде температура и солёность воды стабильны и не влияют на вирусные сообщества напрямую. Но они оказывают влияние на продукцию микроорганизмов (например, цветение фитопланктона), а через них и на обилие вирусов.

Вирусы поддерживают оптимальное биоразнообразие в экосистеме через горизонтальный перенос генов посредством процесса трансдукции, когда вирус внедряет свой генетический материал в клетку в процессе инфекции. Эта передача может происходить в ходе литической инфекции (общая трансдукция). Во время цикла литической инфекции не только вирус изменяет ДНК хозяина и синтезирует вирусные частицы, но в этом процессе любая часть генома хозяина может

быть случайно включена в геном сформированного вируса. Преобразованный генетический материал может быть затем перенесён в клетку нового хозяина и внедриться в его геном. В этом процессе практически любой генетический материал может быть перенесён из клетки донора в клетку реципиента.

Вирусы убиквитарны, они встречаются во всех средах обитания и всех живых существах, являющихся их хозяевами. Сложность состава вирусного сообщества зависит от биотических и абиотических факторов, а также параметров окружающей среды, таких как кислотность, солёность, температура, химический состав, наличие подходящих хозяев.

Почва является одним из крупнейших резервуаров вирусов – в 1 грамме почвы содержится от 10^7 до 10^{10} вирусов. Наиболее распространены вирусы, поражающие широкий спектр бактерий и архей, например, представители класса *Leviviricetes*. Среди вирусов, поражающих грибы, примерами являются представители типов *Duplornaviricota* и *Negarnaviricota* [11].

В океанах насчитывается 10^{30} вирусов со средним содержанием 10^7 вирусов/мл, и наблюдается относительно устойчивое вирусное сообщество из-за стабильных параметров окружающей среды в течение всего года. Численность и состав вирусного сообщества в поверхностных водах изменяются в зависимости от сезонных колебаний, вирусная нагрузка достигает пика весной и летом [11].

В настоящее время представление о вирусах вышло за рамки первоначальной модели паразитических патогенов. Признается их роль в биологии хозяина и поддержании естественных экосистем [8]. Значение вирусов для экосистем заключается в выполнении ими следующих важных функций:

- 1) Вирусы являются движущей силой эволюции микроорганизмов. Вирусно-опосредованный горизонтальный перенос генов приводит к генетической рекомбинации микроорганизмов, создавая новые фенотипические характеристики в микробном сообществе. Горизонтальный перенос генов – это процесс, при котором организм приобретает генетический материал не от предков, а от других организмов, живущих в той же среде. Вирусы способствуют обмену генетической информацией между различными видами прокариот. Например, фаги

ежегодно переносят до 10^{28} пар нуклеотидов. С помощью этого механизма передаются гены устойчивости к антибиотикам, факторы вирулентности, метаболические гены и гены, отвечающие за уклонение от иммунитета хозяина [11].

2) Вирусы влияют на видовой состав микробных сообществ. Взаимодействия между вирусами и микроорганизмами, являющимися их хозяевами, определяют состав микробиоценоза. Например, фаги, преимущественно, заражают и лизируют быстрорастущие доминирующие виды. Это приводит к повышению доступности ресурсов окружающей среды для остальных видов микроорганизмов, позволяя им увеличивать свою численность. Таким образом повышается разнообразие микробного сообщества.

3) Выступают в качестве фактора естественного отбора, так как являются возбудителями болезней растений и животных. В популяциях, регулярно сталкивающихся с вирусами, развивается устойчивость и более эффективные иммунные механизмы.

4) Участие в биогеохимических циклах. Вирусы лизируют клетки хозяев, высвобождая из них химические вещества, которые затем поступают в окружающую среду. Кроме того, вирусы, содержащие вспомогательные метаболические гены, активно воздействуют на хозяев, таким образом влияя на круговорот углерода, азота, серы и железа в различных экосистемах. Вспомогательные метаболические гены – это гены, которые выполняют метаболическую функцию, но не требуются для нормальной репликации вируса. Они включаются в геномы вируса от других микроорганизмов посредством горизонтального переноса генов. Большинство вспомогательных метаболических генов усиливают у клеток-хозяев центральный углеродный метаболизм и фотосистему II [11].

5) Симбиотическое взаимодействие, которое заключается в том, что некоторые вирусы защищают своих хозяев от других патогенов.

1.2.2. Бактерии (*Bacteria*)

Бактерии относятся к прокариотическим организмам, не имеющим ядра.

Размеры, преимущественно, варьируют в диапазоне 0,5–5,0 мкм. Однако, существуют бактерии, отличающиеся крайне малыми или

большими размерами. К самым маленьким представителям, размеры которых составляют менее 0,5 мкм, относятся: *Sphingomonas alaskensis*, *Pelagibacter ubique*, *Mycoplasma genitalium*. Наиболее крупная бактерия (*Thiomargarita magnifica*) может достигать 1 см в длину.

Типичная схема строения бактериальной клетки представлена на рисунке 10.

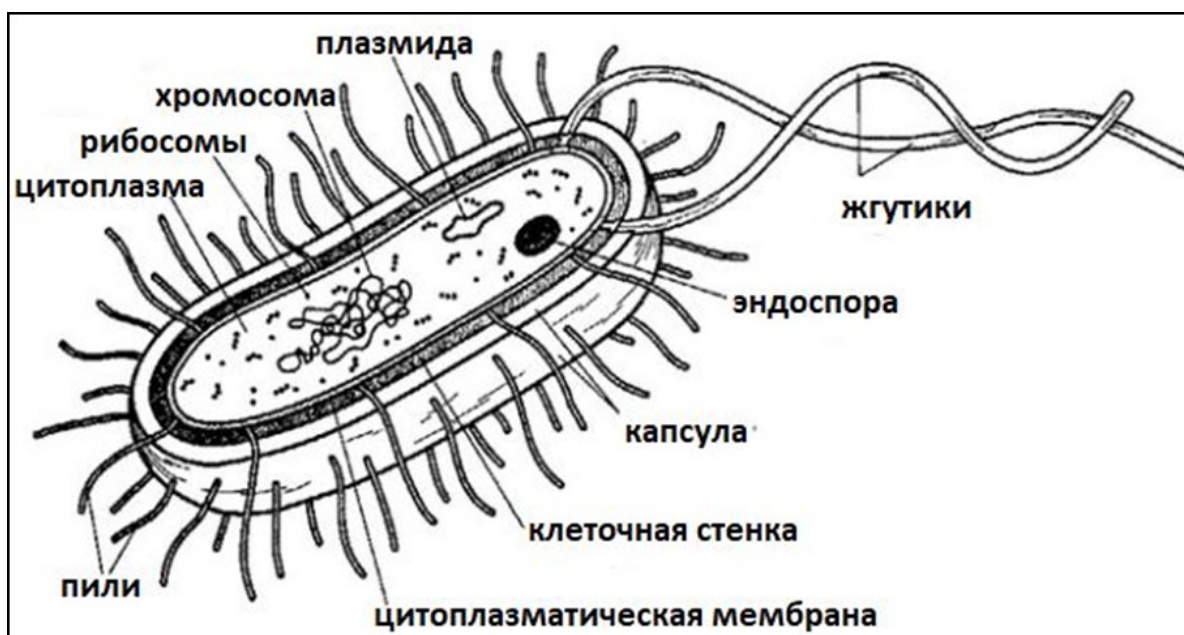


Рис. 10. Типичное строение бактериальной клетки

Цитоплазма бактериальной клетки состоит из цитозоля и структурных элементов. Цитозоль имеет гомогенную консистенцию и содержит РНК, белки, а также продукты и субстраты метаболических реакций. К структурным элементам относятся: нуклеоид, рибосомы, внутрицитоплазматические включения. Нуклеоид содержит генетический материал клетки, представленный кольцевой хромосомой (двухспиральной нитью ДНК), а также РНК, РНК-полимеразу и основные белки. Клетки бактерий могут содержать плазмиды – небольшие внехромосомные молекулы ДНК, обособленные от хромосомной ДНК, и способные к автономной репликации. Рибосомы бактерий имеют коэффициент седиментации 70S и состоят из двух субъединиц — малой (30S) и большой (50S). Внутрицитоплазматические включения представлены газовыми вакуолями, хлоросомами, фикобилисомами, кар-

бокисомами, запасными веществами. Бактерии имеют многокомпонентный цитоскелет для контроля локализации белков и нуклеиновых кислот, а также для управления процессом деления клетки.

Цитоплазма бактериальной клетки окружена цитоплазматической мембраной, состоящей из белково-липидного комплекса. Главным липидным компонентом являются фосфолипиды. Снаружи от цитоплазматической мембраны расположена клеточная стенка, содержащая муреин. Строение клеточной стенки и химический состав являются важными диагностическими критериями, которые используются для идентификации бактерий, подразделяя их на грамположительные и грамотрицательные. Метод окраски, позволяющий разделить бактерии на эти группы был предложен Х. Грамом в 1884 году. Он основан на различной способности микроорганизмов удерживать в клетке красители трифенилметанового ряда, которая зависит от строения и химического состава клеточной стенки. Различия грамположительных и грамотрицательных бактерий приведены в таблице 2. Поверхность многих бактерий покрыта капсулой – слизистым веществом, образованным, преимущественно, полисахаридами. Некоторые бактерии также могут продуцировать слизи, состоящие из полисахаридов. Основными функциями капсулы и слизи являются: защитная, барьерная, запасная. Кроме того, они способствуют объединению клеток в цепочки и колонии, а также прикреплению к субстрату.

Таблица 2. Сравнительная характеристика грамположительных и грамотрицательных бактерий

Признак	Грамположительные	Грамотрицательные
Наличие внешней мембраны	Отсутствует	Присутствует
Толщина клеточной стенки	Толстая	Тонкая
Содержание полисахаридов, полипептидов, белков	Невысокое	Высокое
Процентное содержание пептидогликана (муреина) от общей массы клеточной стенки	40–90%	5–10 %
Тейхоевые кислоты	Присутствуют	Отсутствуют
Липополисахариды	Отсутствуют	Присутствуют
Липопротеины	Отсутствуют	Присутствуют
Окраска по Граму	Фиолетовая	Розовая

Многие бактерии передвигаются с помощью жгутиков, представляющих собой спирально закрученные нити, состоящие из белка флагеллина. Также они могут содержать ворсинки (фимбрии) – поверхностные структуры, которые состоят из белка пилина и не выполняют функцию движения. Ворсинки общего типа необходимы для прикрепления клеток к поверхности субстрата. Специфические ворсинки (половые пили) обеспечивают передачу генетической информации в процессе бактериальной конъюгации.

В неблагоприятных условиях некоторые бактерии способны образовывать эндоспоры – покоящиеся прочные и не способствующие размножению структуры, позволяющие находиться в состоянии покоя в течение длительного времени (рис. 11). Эндоспора состоит из ДНК, рибосом, большого количества дипиколиновой кислоты и обладает многослойной структурой. Самый толстый слой оболочки споры – кортекс. Благодаря эндоспорам бактерии сохраняют устойчивость к ультрафиолетовому излучению, высушиванию, экстремально высоким и низким температурам, химическим веществам. Когда окружающая среда становится более благоприятной, эндоспора может перейти в вегетативное состояние.

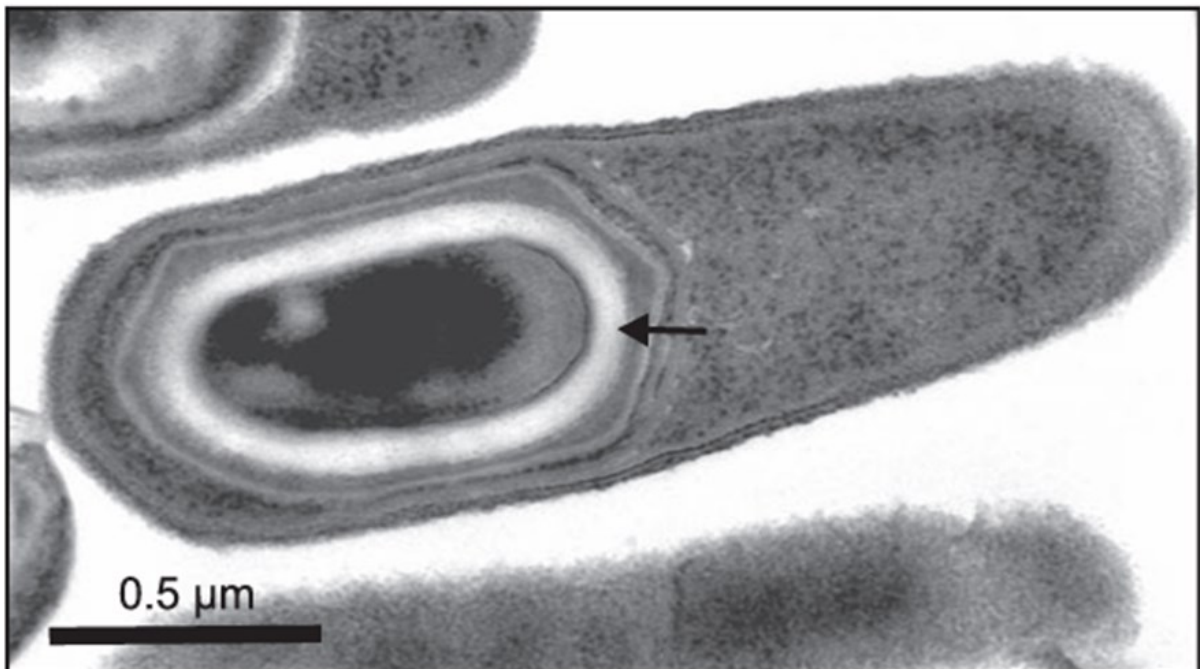


Рис. 11. Электронная микрофотография эндоспоры *Bacillus subtilis*. Стрелкой показан кортексный слой. Шкала составляет 0,5 мкм [12]

Бактерии характеризуются большим разнообразием форм (рис. 12). Форма клеток большинства бактерий является устойчивым видовым признаком. Но существуют виды, обладающие плеоморфизмом – морфологической изменчивостью, которая может наблюдаться из-за изменения условий окружающей среды или на разных этапах цикла развития [13].

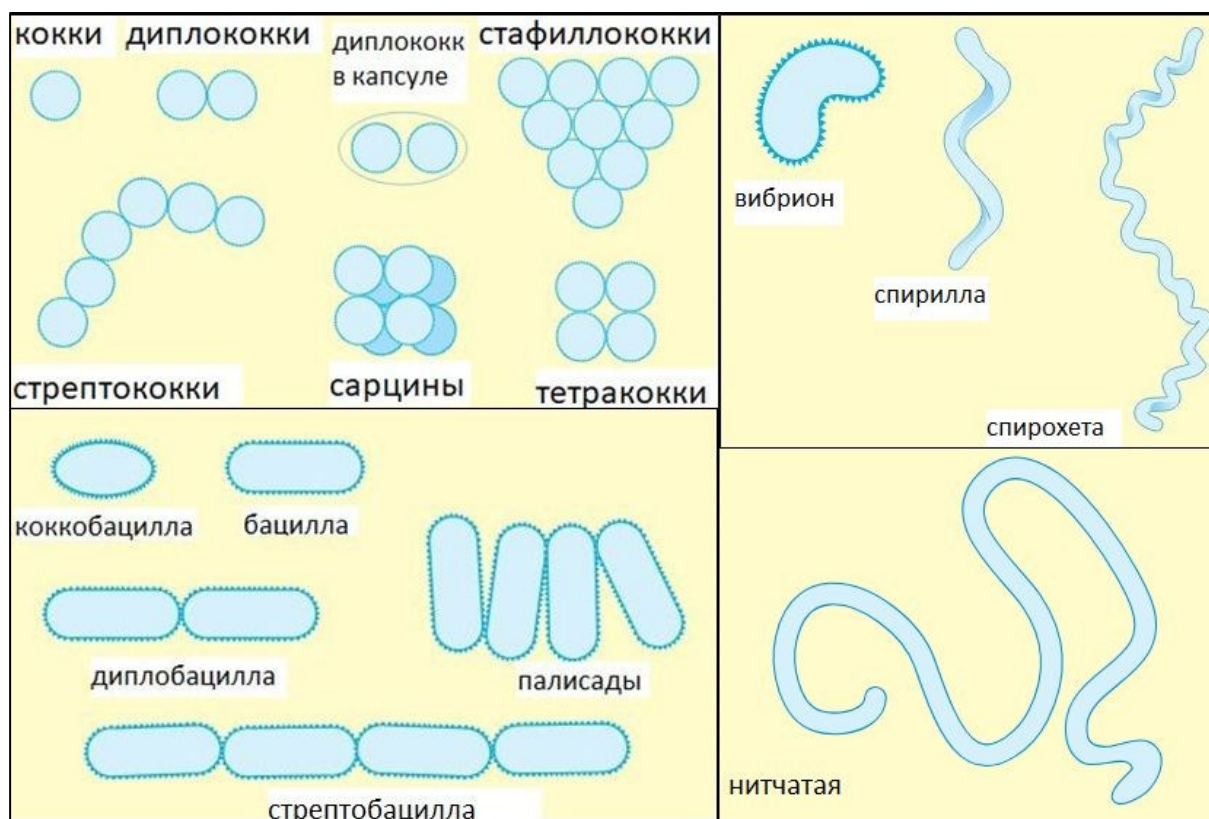


Рис. 12. Разнообразие форм бактерий

К основным формам бактерий относятся:

- *кокки* – бактерии сферической формы. При делении в одной плоскости могут образовывать *диплококки*, состоящие из пары клеток, или *стрептококки*, состоящие из цепочки клеток. При делении в двух взаимно перпендикулярных плоскостях образуется *тетракокки*. При делении в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, образуются пакеты из восьми кокков кубической формы – *сарцины*. Также при делении кокков в нескольких плоскостях могут формироваться скопления неправильной формы, напоминающие гроздь винограда – *стафилококки* (рис. 13).

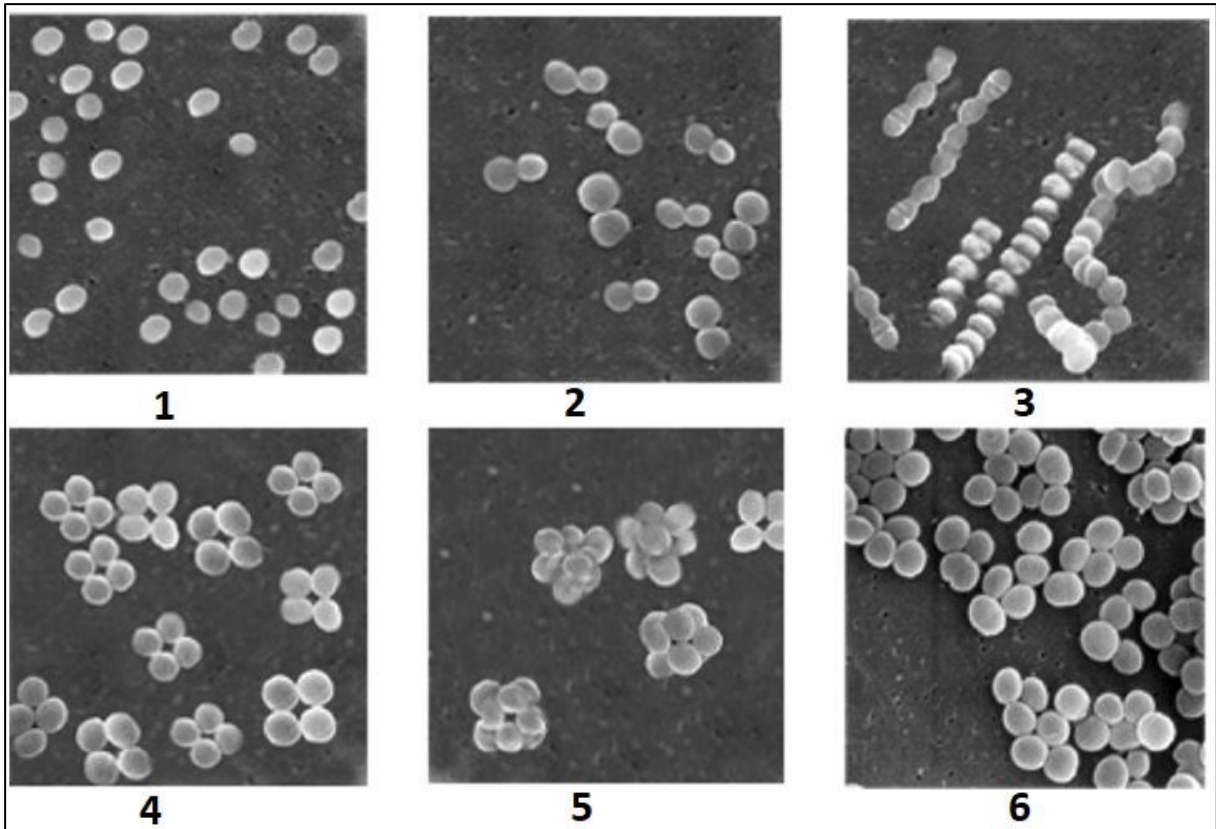


Рис. 13. Бактерии сферической формы: 1 – кокки, 2 – диплококки, 3 – стрептококки, 4 – тетракокки, 5- сарцины, 6 – стафилококки [14]

• *бациллы* – палочковидные бактерии. Могут меть форму *диплобацилл* – двух соединенных клеток, *стрептобацилл* – цепочки клеток. Также могут представлять собой *палисад* – ряд клеток, расположенных под углом друг к другу (рис. 14).

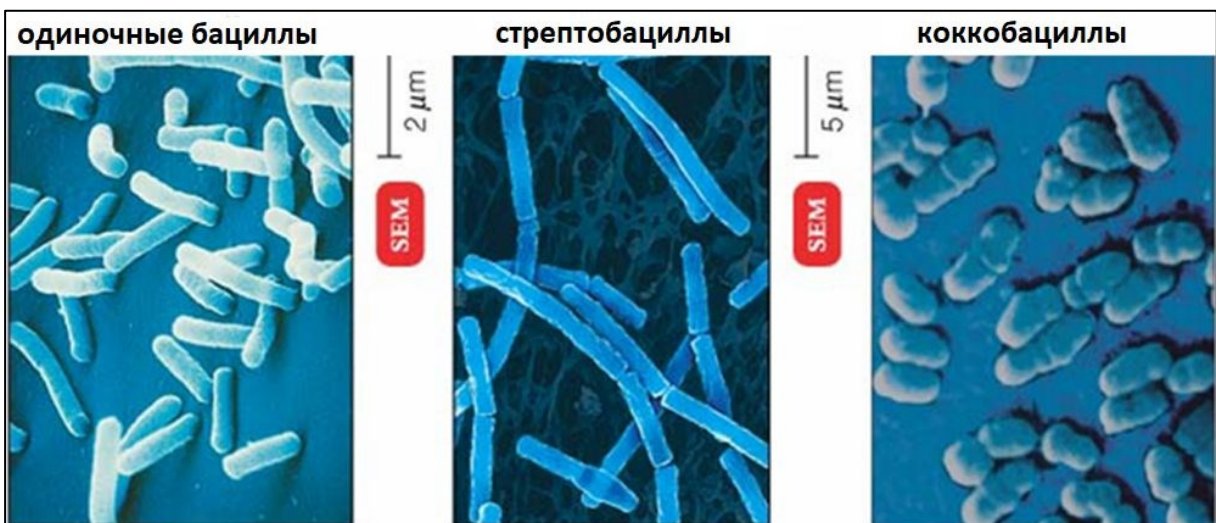


Рис. 14. Бактерии палочковидной формы [15]

• бактерии извитой формы (рис. 15). К ним относятся: *вибрионы*, которые имеют форму слегка изогнутых палочек или запятой; *спириллы*, имеющие несколько крупных завитков; *спирохеты*, имеющие большое количество мелких завитков.

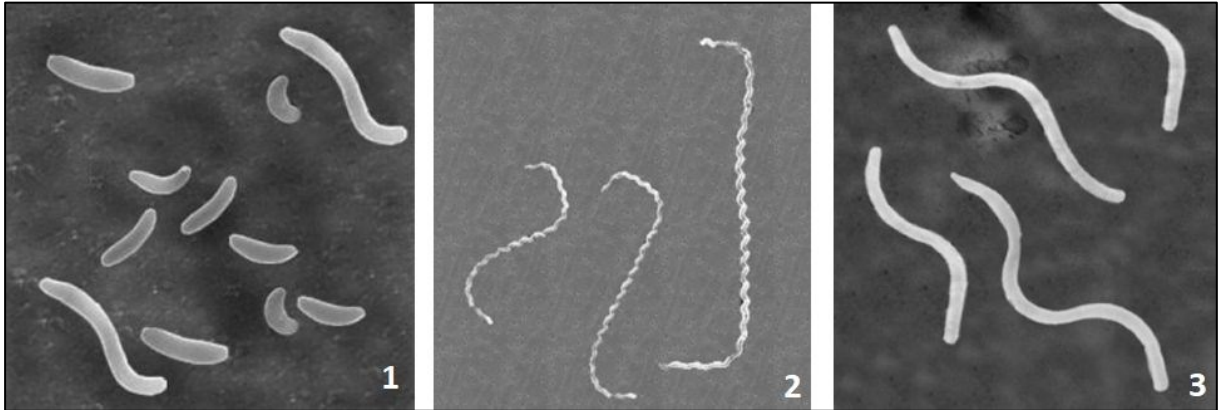


Рис. 15. Бактерии извитой формы: 1 – вибрионы, 2 – спирохеты, 3 – спириллы [16]

Встречаются также нитчатые, звездчатые, булабовидные, веретенообразные, ланцетовидные, пластинкообразные, квадратные бактерии, и другие (рис. 16).

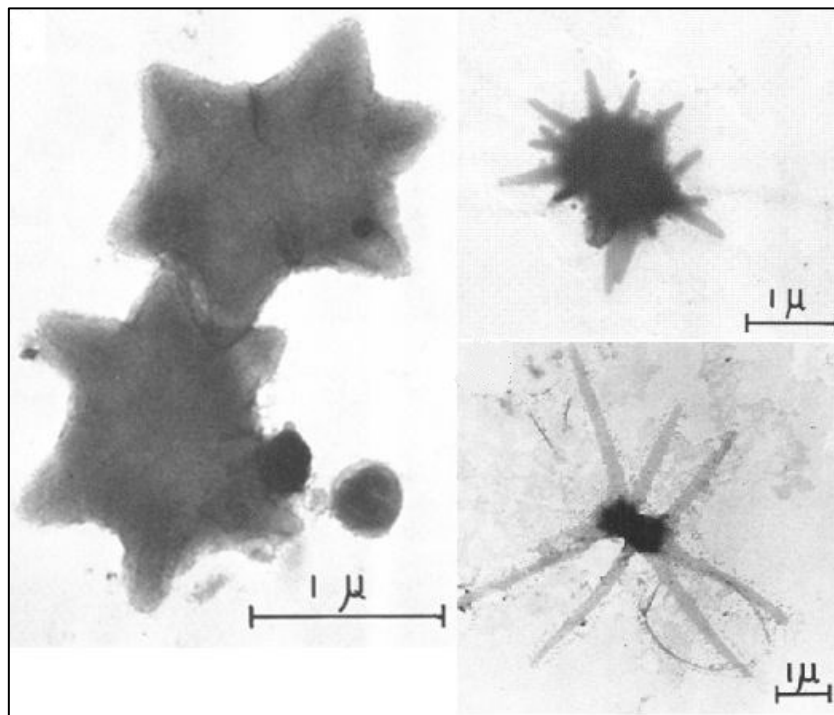


Рис. 16. Бактерии звездчатой формы [17]

В XIX веке и первой половине XX века бактериологи придерживались положений Ботанического номенклатурного кодекса. Однако методы изучения растений и бактерий сильно различались, поэтому на Первом международном конгрессе микробиологов в Париже в 1930 году было предложено создать собственный номенклатурный кодекс для бактериологии. Издания Международного кодекса номенклатуры бактерий (International Code of Nomenclature of Bacteria), а позднее Международного кодекса номенклатуры прокариот (International Code of Nomenclature of Prokaryotes) выходили в 1958, 1975, 1990, 2019, 2023 годах.

В настоящее время наименование видов бактерий регулируется Международным комитетом по систематике прокариот (International Committee on Systematics of Prokaryotes). Основные таксономические ранги домена *Bacteria* включают:

<i>Domain</i>	Домен
<i>Kingdom</i>	Царство
<i>Phylum</i>	Отдел
<i>Class</i>	Класс
<i>Order</i>	Порядок
<i>Family</i>	Семейство
<i>Genus</i>	Род
<i>Species</i>	Вид

Домен *Bacteria* подразделяется на четыре царства:

1) *Bacillati*, включающее две трети всех прокариотических видов. В состав него входят отделы *Actinomycetota*, *Armatimonadota*, *Bacillota*, *Chloroflexota*, *Сyanobacteriota*, *Minisyncoccota*, *Mycoplasmatota*, *Fusobacteriati*, *Pseudomonadati*, *Thermotogati*.

2) *Fusobacteriati*, включающее единственный отдел – *Fusobacteriota*. Все представители – анаэробные, неспорообразующие грамотрицательные палочковидные бактерии.

3) *Pseudomonadati*, включающее около 30% всех прокариотических видов. Преимущественно, грамотрицательные бактерии. Данное царство подразделяется на следующие отделы: *Acidobacteriota*, *Aquificota*, *Bacteroidota*, *Balneolota*, *Bdellovibrionota*, *Calditrichota*, *Campylobacterota*, *Chlamydiota*, *Chlorobiota*, *Deferribacterota*,

Dependentiae, Desulfobacterota, Desulfuromonadota, Gemmatimonadota, Elusimicrobiota, Fibrobacterota, Ignavibacteriota, Kiritimatiellota, Lentisphaerota, Myxococcota, Nitrospirota, Planctomycetota, Proteobacteria, Rhodothermota, Spirochaetota, Verrucomicrobiota.

4) *Thermotogati*, которое включает три отдела: *Deinococcota, Synergistota, Thermotogota*. Все представители имеют наружную оболочку, называемую тога.

Бактерии обитают повсеместно во всех средах в окружающей среде, в том числе и в других организмах.

Бактерии выполняют ряд важных функций в экосистемах:

1) Участвуют в глобальных биогеохимических циклах (азота, углерода, фосфора, серы).

2) Являются важным звеном в пищевых цепях морских и пресноводных экосистем, обеспечивая перенос энергии и вещества на следующие трофические уровни. Бактерии служат источниками пищи для других организмов, преимущественно, простейших.

3) Выступают в качестве фактора естественного отбора и регулируют численность других организмов, так как являются возбудителями болезней растений и животных. В популяциях, регулярно сталкивающихся с бактериальными патогенами, развивается устойчивость к ним и более эффективные иммунные механизмы.

4) Бактерии, вступающие в симбиотические взаимоотношения с другими организмами, способствуют обеспечению ключевых процессов их жизнедеятельности.

1.2.3. Археи (*Archaea*)

Археи относятся к прокариотическим организмам, не имеющим ядра. Их размеры, преимущественно, варьируют в диапазоне 0,1–15 мкм. Некоторые виды образуют скопления или нити клеток длиной до 200 мкм. Археи характеризуются большим разнообразием форм – аналогично бактериям они могут быть сферическими, палочковидными, а также треугольными, квадратными, и др. (рис. 17).

Строение клеток архей сходно со строением бактериальной клетки (рис. 18). Однако на молекулярном уровне они имеют значительные различия. Кроме того, археи имеют ряд общих признаков с эукариотами (таблица 3).

Важным отличием архей от бактерий является отсутствие способности образовывать споры.

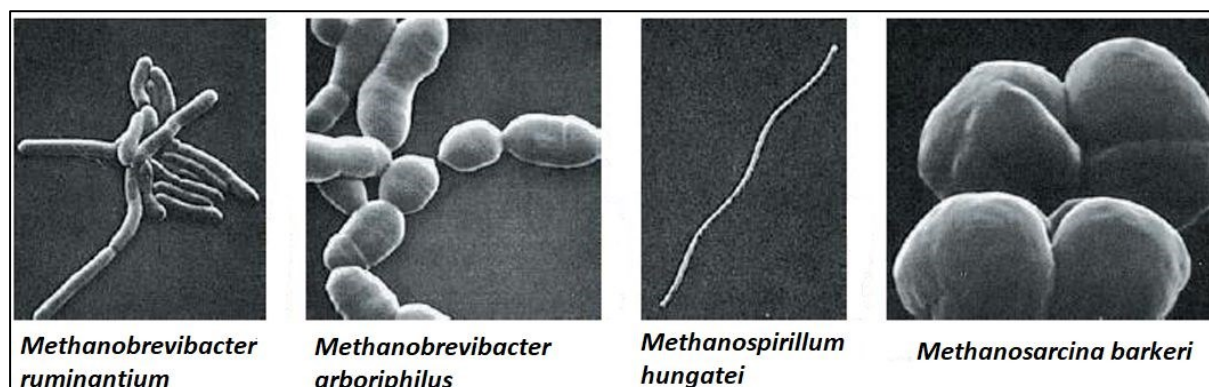


Рис. 17. Морфологическое разнообразие архей [18]

Таблица 3. Сопоставительный анализ фенотипических свойств трех доменов

Свойство	<i>Eukarya</i>	<i>Bacteria</i>	<i>Archaea</i>
Организация генома	Ядро с несколькими линейными хромосомами	Кольцевая хромосома	Кольцевая хромосома
Наличие интронов в генах	Присутствуют	Отсутствуют	Есть в генах, кодирующих тРНК, рРНК и некоторые белки
Наличие оперонов	Отсутствуют	Присутствуют	Присутствуют
Наличие плазмид	Редко	Присутствуют	Присутствуют
Тип рибосом	80S	70S	70S
Наличие гистонов	Присутствуют	Отсутствуют	Присутствуют
РНК-полимераза	Сложная	Простая	Сложная
Компартментализация цитоплазмы посредством внутренних мембран	Отсутствует	Присутствует	Отсутствует
Липиды цитоплазматической мембраны	Фосфолипиды и стеролы	Фосфолипиды	Диэфиры и тетраэфиры глицерина и длинноцепочечных спиртов
Наличие муреина в клеточной стенке	Отсутствует	Присутствует	Отсутствует

Цитоплазма архей состоит из цитозоля и структурных элементов. Цитозоль содержит РНК, белки, а также продукты и субстраты метаболических реакций. К структурным элементам относятся: нуклеоид, рибосомы, внутрицитоплазматические включения. Нуклеоид содержит генетический материал клетки, представленный кольцевой хромосомой (двухспиральной нитью ДНК), а также РНК, РНК-полимеразу и основные белки. Клетки архей также могут содержать плазмиды – небольшие внехромосомные молекулы ДНК, обособленные от хромосомной ДНК, и способные к автономной репликации. Рибосомы имеют коэффициент седиментации 70S и состоят из двух субъединиц – малой (30S) и большой (50S), которые по форме ближе к 80S рибосомам эукариот. РНК-полимераза архей сложнее бактериальной и более похожа на эукариотические РНК-полимеразы. Археи также могут содержать внутрицитоплазматические включения с запасными веществами.

Цитоплазма окружена цитоплазматической мембраной, которая состоит из липидов, отличающихся от липидов мембран бактерий и эукариот, и содержащих диэферы и тетраэферы глицерина и длинноцепочечных спиртов.

Снаружи от цитоплазматической мембраны расположена клеточная стенка, которая содержит уникальные макромолекулы, не характерные для бактерий и эукариотических организмов. В ней отсутствует пептидогликан, но содержится псевдомуреин. Клеточные стенки некоторых архей вместо псевдомуреина содержат другие полисахариды. Например, у видов *Methanosarcina* толстые полисахаридные стенки состоят из полимеров глюкозы, глюкуроновой кислоты, галактозаминуроновой кислоты и ацетата. Наиболее распространенным типом клеточной стенки архей является паракристаллический поверхностный слой (S-слой), состоящий из взаимосвязанных молекул белка или гликопротеина, выполняющий защитную и барьерную функции. У некоторых архей S-слой является единственным компонентом клеточной стенки, и необходим для механической и осмотической стабилизации. В отличие от бактерий, у архей редко обнаруживаются капсулы и слизистые слои [18].

Археи могут содержать жгутики (археллумы), внешне напоминающие бактериальные, но отличающиеся по строению и происхождению. Жгутики архей меньше в диаметре, в составе содержат несколько

различных белков-флагеллинов, их аминокислотные последовательности и кодирующие их гены имеют мало общего с последовательностями бактериального флагеллина.

Археи также могут содержать пили – тонкие белковые выросты на поверхности клетки, которые выполняют функции, схожие с бактериальными пиями.

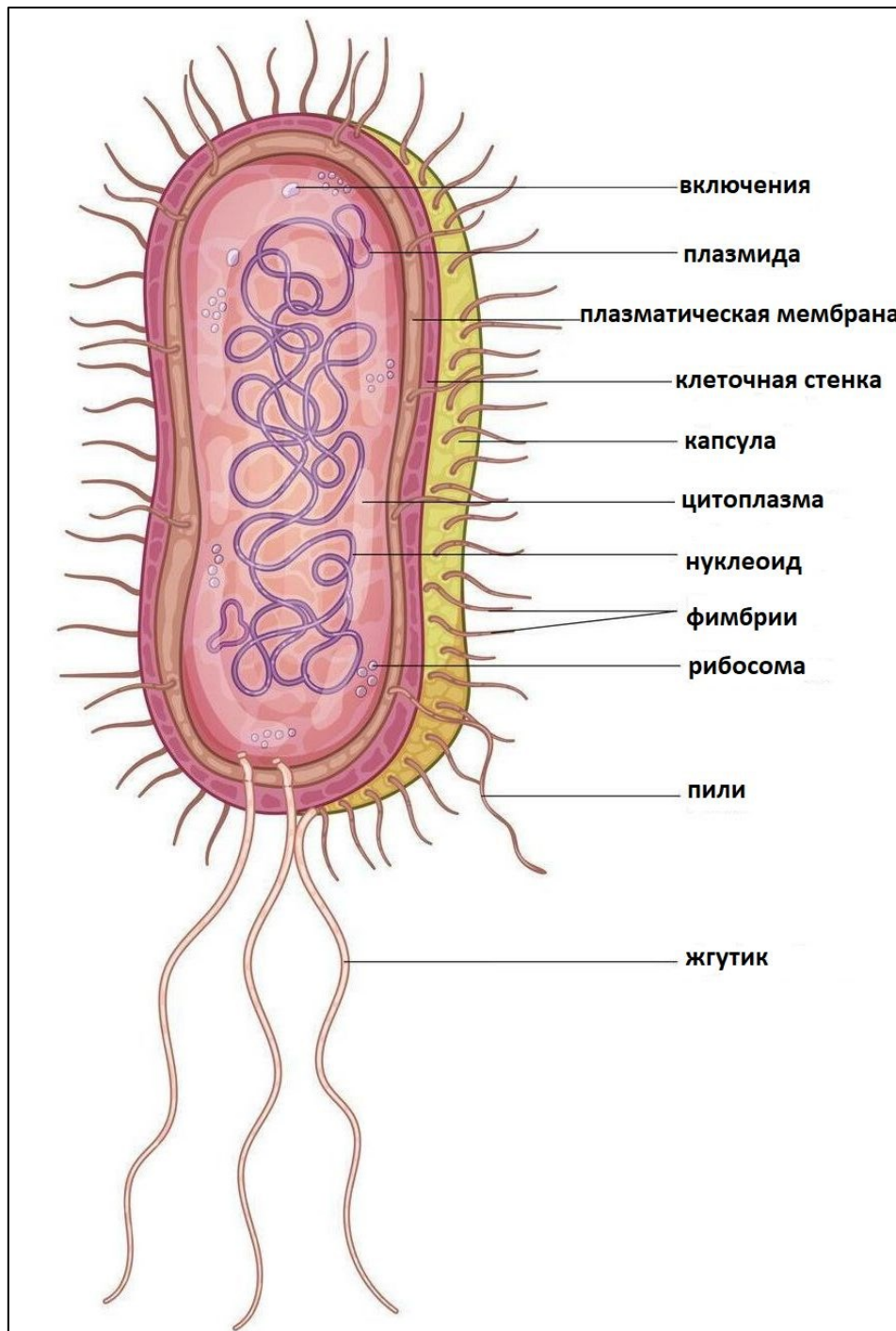


Рис. 18. Типичное строение клетки археи

Изначально археи классифицировались как бактерии, получив название археобактерии. Впервые они были выделены в качестве отдельной группы прокариот на филогенетическом древе в 1977 году К. Вёзе и Дж. Э. Фоксом при сравнительном анализе 16S рРНК (рис. 2).

Основные таксономические ранги домена *Archaea* включают:

<i>Domain</i>	Домен
<i>Kingdom</i>	Царство
<i>Phylum</i>	Тип
<i>Class</i>	Класс
<i>Order</i>	Порядок
<i>Family</i>	Семейство
<i>Genus</i>	Род
<i>Species</i>	Вид

В настоящее время в составе домена *Archaea* выделяют от 7 до 26 типов. Из них наиболее изучены кренархеоты (*Crenarchaeota*) и эвриархеоты (*Euryarchaeota*). Представители других типов (*Korarchaeota*, *Thaumarchaeota*, *Nanoarchaeota*, *Aigarchaeota*, *Lokiarchaeota*, *Thorarchaeota* и др.) содержат единичные штаммы, полученные в виде чистых культур. Большинство архей не поддается культивированию в лабораторных условиях и идентифицировано по анализу нуклеиновых кислот из проб, отобранных из мест обитания этих организмов [13].

Археи широко распространены в разных средах обитания, в том числе в экстремальных условиях. Важнейшая функция, которую они выполняют в экосистемах – участие в биогеохимических циклах (углерода, азота, серы). При этом археи являются единственными организмами, способными вырабатывать метан в процессе жизнедеятельности. Также они участвуют в самоочищении сильносоленых и кислотных водоёмов, где другие организмы погибают.

К настоящему времени не выявлено патогенных видов архей. К паразитическим организмам среди них относятся только представители типа *Nanoarchaeota*, являющихся паразитами других архей.

1.2.4. Простейшие (*Protozoa*)

Простейшие – это полифилетическая группа одноклеточных эукариот.

Основные таксономические ранги эукариот включают:

<i>Domain</i>	Домен
<i>Kingdom</i>	Царство
<i>Phylum</i>	Тип
<i>Class</i>	Класс
<i>Ordo</i>	Порядок
<i>Familia</i>	Семейство
<i>Genus</i>	Род
<i>Species</i>	Вид

Кроме перечисленных рангов в филогенетике также используется термин клада, обозначающий группу организмов, содержащую общего предка и всех его прямых потомков.

Размеры простейших варьируют от 1 мкм до нескольких миллиметров и более. Большинство из них размножаются бесполым путём (бинарным делением). Половой процесс заключается в обмене генетическим материалом между двумя особями путем конъюгации [19].

подавляющее большинство простейших являются гетеротрофами. Питательные вещества получают, питаясь другими микроорганизмами путём фагоцитоза, или осмотрофно поглощая растворённое органическое вещество. Фагоцитоз осуществляется либо путём поглощения органических частиц псевдоподиями, либо через специализированное ротовое отверстие (цитостом). Играют важную роль в мобилизации питательных веществ в экосистемах, питаясь бактериями, микроскопическими грибами, нитчатými водорослями. Некоторые простейшие могут использовать автотрофное питание наряду с гетеротрофным. Это осуществляется двумя путями: либо при образовании симбиоза простейших организмов с фотосинтетическими водорослями, либо путём поглощения хлоропластов из водорослей при употреблении их в пищу.

Название «Protozoa» было впервые введено в науку Георгом Гольдфусом в 1818 году. В то время оно обозначало отдельный класс,

к которому помимо одноклеточных (инфузорий, амёб, жгутиконосцев), относились и многоклеточные организмы (коловратки и кишечнорастворимые).

Карл фон Зибольд в 1848 году выделил тип *Protozoa*, в который вошли только одноклеточные организмы. Согласно этой системе, простейшие включали два класса: *Infusorien* (отряды *Astoma* и *Stomatoda*) и *Rhizopoden* (отряды *Monosomatia* и *Polysomatia*).

Отто Бючли в 1881 году выделил в типе простейших (*Protozoa*) четыре класса:

- *Sarcodina* (Саркодовые), которые подразделялись на подклассы *Rhizopoda* (Корненожки), *Heliozoa* (Солнечники), *Radiolaria* (Радиолярии);

- *Mastigophora* (Жгутиконосцы), которые подразделялись на отряды *Flagellata* (Жгутиковые), *Choanoflagellata* (Воротничковые жгутиконосцы), *Dinoflagellata* (Кружащие жгутиконосцы), *Cystoflagellata* (Пузырчатые жгутиконосцы);

- *Infusoria* (Инфузории), которые подразделялись на подклассы *Ciliata* (Ресничные) и *Suctoria* (Сосущие);

- *Sporozoa* (Споровики), которые подразделялись на подклассы *Gregarinida* (Грегарины), *Myxosporidia* (Миксоспоровые) и *Sarcosporidia* (Саркоспоровые).

Эта система получила всеобщее признание и просуществовала с незначительными изменениями до 1980 года.

В XX веке систематика претерпела коренные преобразования благодаря изучению микроморфологии клеток эукариот и использованию молекулярно-генетического анализа.

Согласно данным Международного протистологического общества и исследованиям генетиков-протистологов разработан вариант системы эукариот, в котором выделяют следующие основные группы эукариот, в состав которых входят простейшие [19]:

- 1) *Amorphea* – это таксономическая супергруппа, включающая *Amoebozoa* и *Obazoa*.

Amoebozoa – супергруппа простейших, которая включает около 2400 видов. Размеры варьируют от 2 мкм до нескольких миллиметров. В зависимости от вида, могут содержать одно, два или несколько ядер. Митохондрии трубчатые. Клетки обычно обнажённые (например, род *Amoeba*, рис. 19), часто окружённые хорошо развитым гликокаликсом.

Также могут быть покрыты кутикулой, внеклеточной оболочкой или рыхлым слоем мелких чешуй (например, род *Cochliopodium*, рис. 19). Некоторые представители имеют гибкую или жёсткую раковину с одним или несколькими отверстиями (например, род *Arcella*, рис. 19). Большинство размножаются бесполом путём. Основным способом питания является фагоцитоз. Проявляют амёбовидную активность, передвигаются с помощью псевдопод. Свободно живущие виды широко распространены в морях, пресных водоёмах, почве, мхах и подстилке листьев. Среди представителей встречаются симбионты и паразиты, в том числе патогенные для человека.

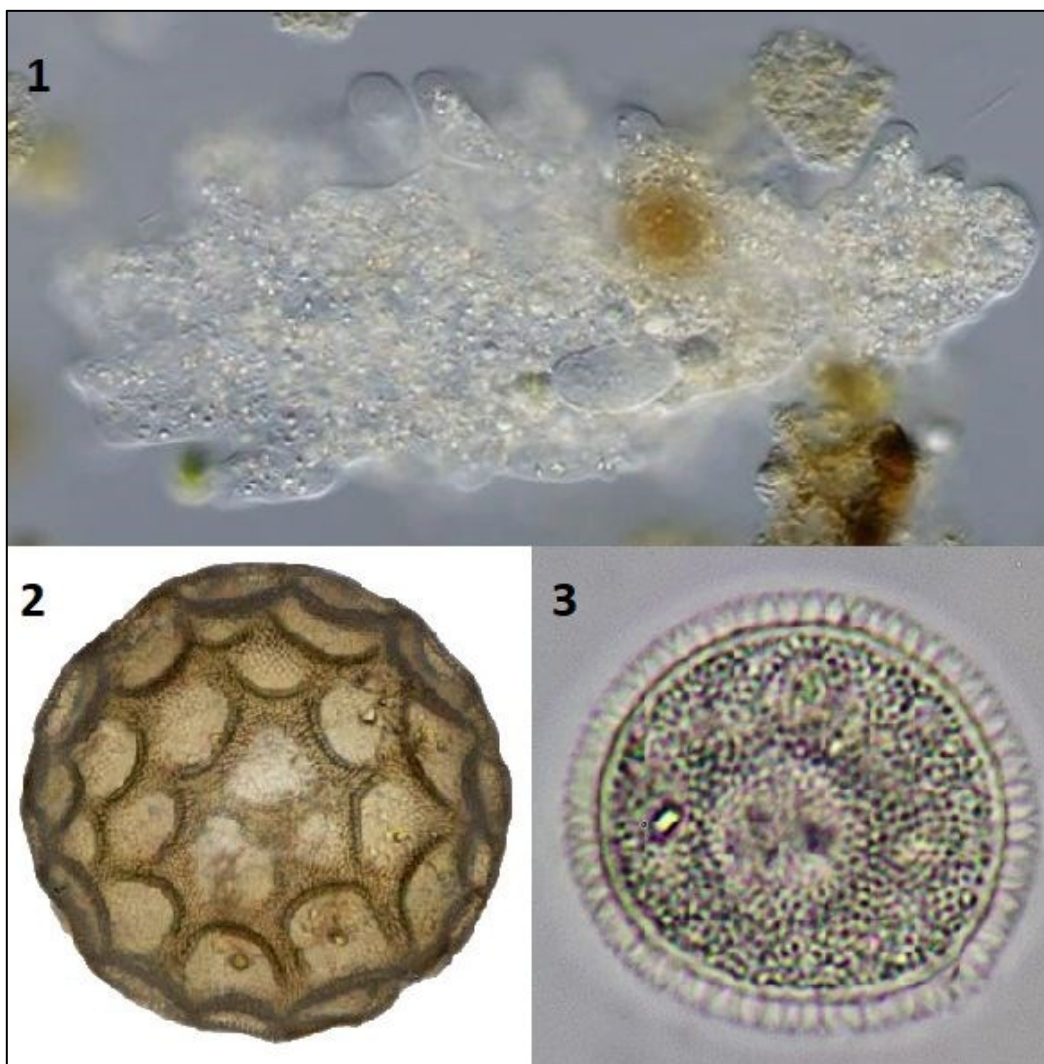


Рис. 19. Простейшие, представители супергруппы *Amoebozoa*: 1 – *Amoeba proteus*, 2 – *Arcella mitriformis*, 3 – *Cochliopodium* sp. Источник: <https://arcella.nl/>

Obazoa – крупная супергруппа эукариот, которая включает три основные клады: *Opisthokonta*, *Breviatea*, *Apusomonadidae*.

- *Opisthokonta* – группа эукариот, которая подразделяется на *Holomycota*, к которым относятся грибы и организмы, близкие к грибам, и *Holozoa*, которые включают животных и организмов близких к ним.

Среди *Holomycota* типичными представителями простейших являются *Nucleariae* (*Cristidiscoidea*) – группа амёб с филозными псевдоподами (рис. 20). Отличаются от других амёб наличием дискоидальных или уплощённых митохондриальных крист. Цитоплазма содержит множество вакуолей. Жгутики отсутствуют. Имеют сферическую или уплощенную форму. Клетки обычно обнажённые. Некоторые виды содержат эндогенные частицы на основе кремнезёма или экзогенные частицы различных форм, образующие чешуйки или шипы. Питаются бактериями, детритом, водорослями. Большинство могут образовывать цисты. Обитают в пресных и солёных водоёмах.



Рис. 20. *Nuclearia delicatula*. Источник: <https://arcella.nl/>

К *Holozoa* относятся *Ichthyosporea*, *Pluriformea*, *Filozoa*, а также *Tunicaraptor unikontum*.

Ichthyosporea – небольшая группа простейших, представители которой являются паразитами различных видов эукариот.

Pluriformea – группа простейших, которая включает только два вида: *Syssomonas multiformis* и *Corallochytrium limacisporum*.

Filozoa – монофилетическая группа, к которой относятся царство Животные (*Animalia*) и ближайšie к ним родственные одноклеточные организмы – клады *Filasterea*, *Choanoflagellata*. *Filasterea* включает только два рода: *Ministeria* и *Capsaspora*. *Choanoflagellata* является наиболее многочисленной группой простейших среди *Holozoa*. Включают более 125 видов. Имеют один жгутик, окружённый кольцом микроворсинок, образующими цилиндрический или конический воротник (рис. 21). Ядро занимает апикально-центральное положение, пищевые вакуоли расположены в базальной области цитоплазмы. Клетки многих представителей окружены внеклеточной матрицей или перипластом, которые различаются в зависимости от таксономической принадлежности. Многие образуют из кремнезема сложную защитную внешнюю оболочку, похожую на раковину (лорику). Преимущественно размножаются бесполом путём. Встречаются свободноплавающие и сидячие виды. Некоторые образуют колонии, например, *Barroeca monosierra*, *Salpingoeca amphoridium* (рис. 21). Повсеместно распространены в солёных и пресных водах. Преимущественно питаются бактериями, поэтому играют важную роль в углеродном цикле и микробной пищевой цепи.

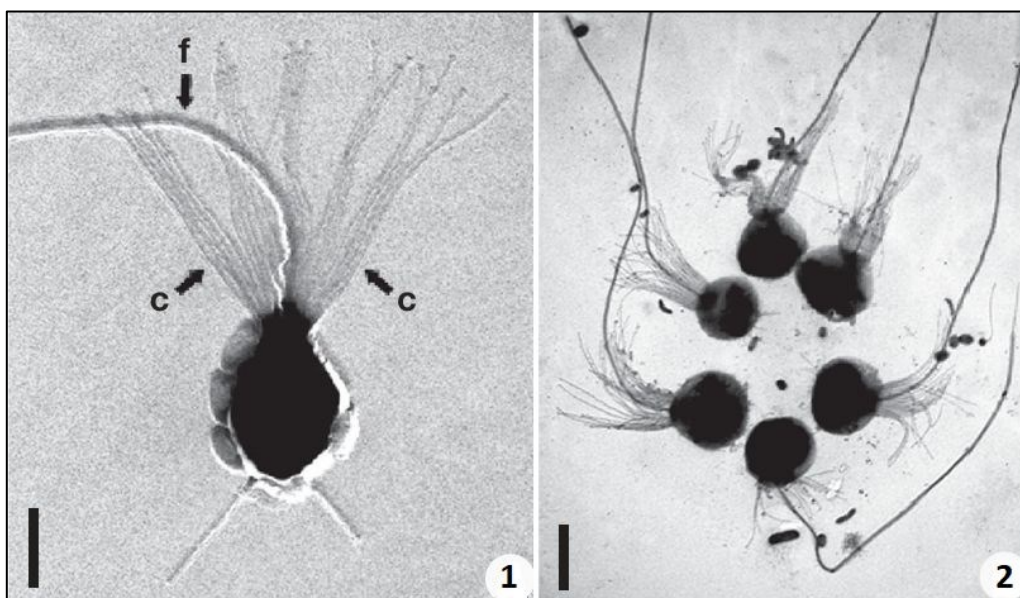


Рис. 21. Простейшие, представители *Choanoflagellata*: 1 – *Monosiga ovata*, 2 – *Salpingoeca amphoridium* [20]

• *Breviatea* – группа свободноживущих простейших, не содержащих митохондрий, имеющих два жгутика. Обитают в водных средах. Способны жить в анаэробных условиях. Описано четыре рода, каждый из которых содержит только один вид: *Breviata anathema*, *Lenisia limosa*, *Pygсуia biforma*, *Subulatomonas tetraspora* (рис. 22).

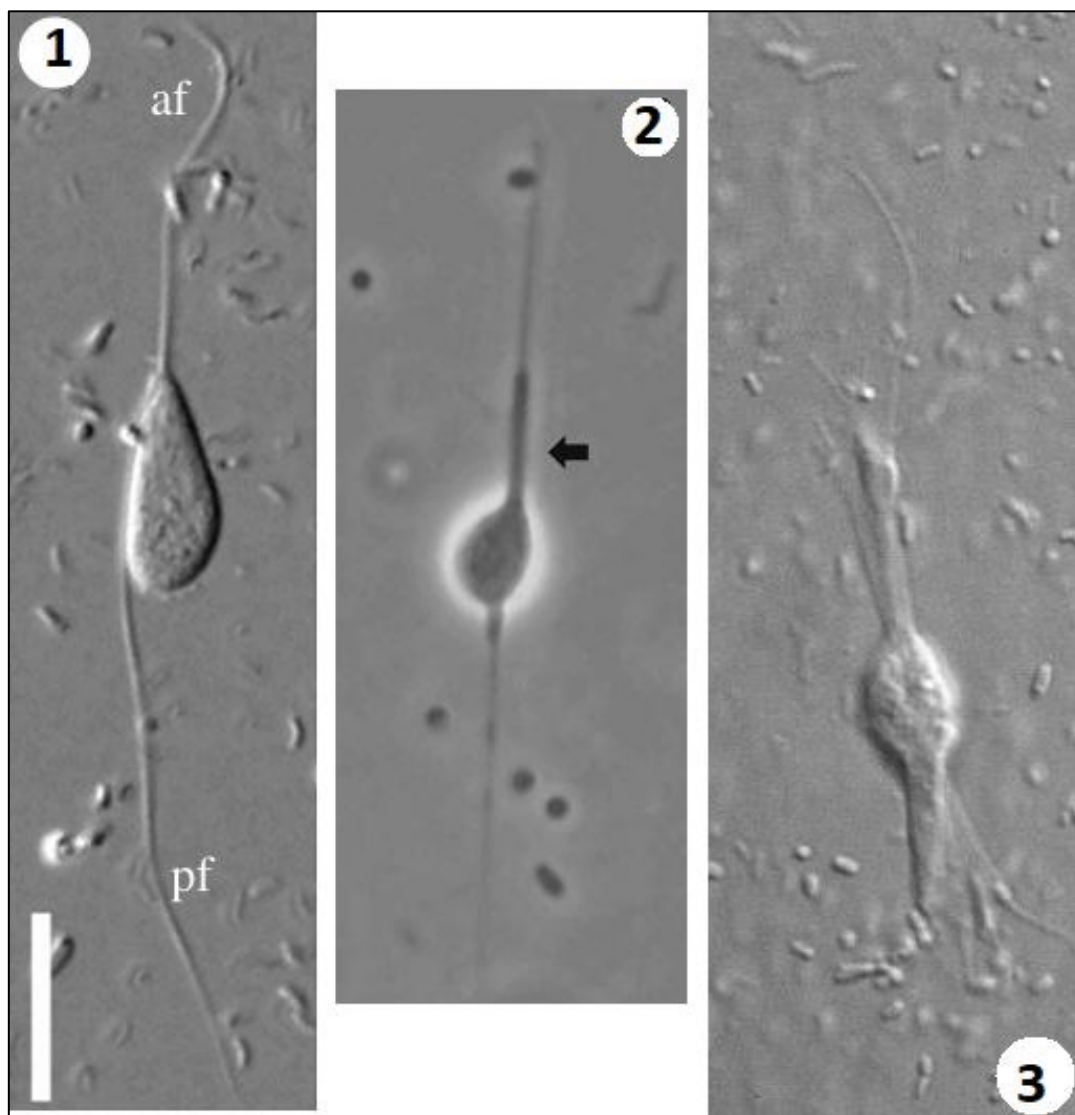


Рис. 22. Простейшие, представители *Breviatea*: 1 – *Pygсуia biforma* [21], 2 – *Subulatomonas tetraspora* [22], 3 – *Breviata anathema* [23].

• *Apusomonadidae* – группа простейших, имеющих два жгутика. Гетеротрофные организмы, питающиеся прокариотами и мелкими простейшими. Обладают хоботком (псевдоподием), который образован передним жгутиком, окружённым мембранным рукавом (рис. 23). Включают 11 родов: *Apusomonas*, *Catacumbia*, *Cavaliersmithia*,

Chelonemonas, *Manchomonas*, *Multimonas*, *Mylnikovia*, *Karpovia*,
Podomonas, *Singekia*, *Thecamonas*.

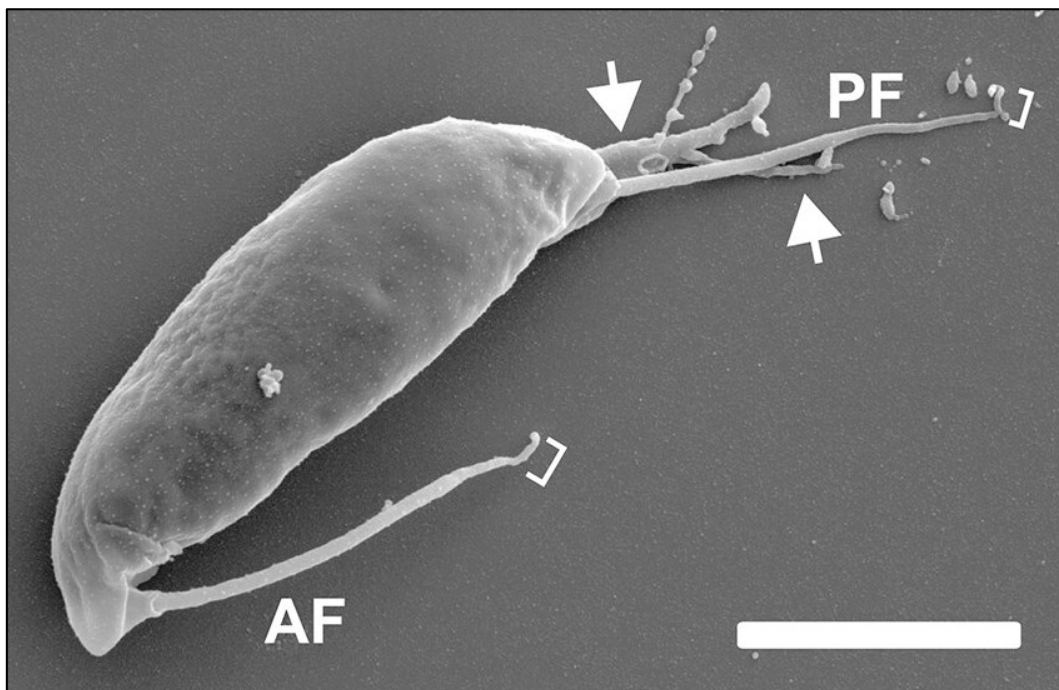


Рис. 23. *Podomonas kaiyoae*. Обозначения: PH – задний жгутик, AF – передний жгутик. Стрелки указывают на псевдоподии [24]

2) *Discoba* – группа одноклеточных жгутиковых организмов. Характеризуются наличием дискоидных кристов внутри митохондрий. Включают класс *Jakobea*, тип *Heterolobosea* и *Euglenozoa*.

Jakobea – свободноживущие эукариоты. Размер не более 15 мкм. Имеют два жгутика. У большинства ядро находится в передней части клетки, пищевые вакуоли – в задней части, эндоплазматический ретикулум распределён по всей клетке. Гетеротрофы, питаются в основном бактериями. Широко распространены, встречаются в почве, пресных и солёных водоёмах. Могут обитать в анаэробных условиях, а также в гиперсолёных средах. Включают пять семейств, в состав которых входят всего 25 родов.

Heterolobosea – тип простейших, включающий около 150 видов. Имеют митохондрии с дискоидными кристами. Типичный жизненный цикл состоит из трёх стадий: амeboидной, клеток, имеющих жгутики, а также цист в состоянии покоя (рис. 24). Многие представители имеют модификации жизненного цикла. На стадии амёбы размеры составляют 20–40 мкм. Вегетативная форма, характеризующаяся наличием

жгутиков, достигает 17–20 мкм в длину. Количество жгутиков может варьироваться. Цисты округлой формы с гладкой двойной стенкой, размером 10–20 мкм. Большинство обитают в почве, пресных и солёных водоёмах, и питаются бактериями. *Naegleria fowleri* является возбудителем амёбного менингита.

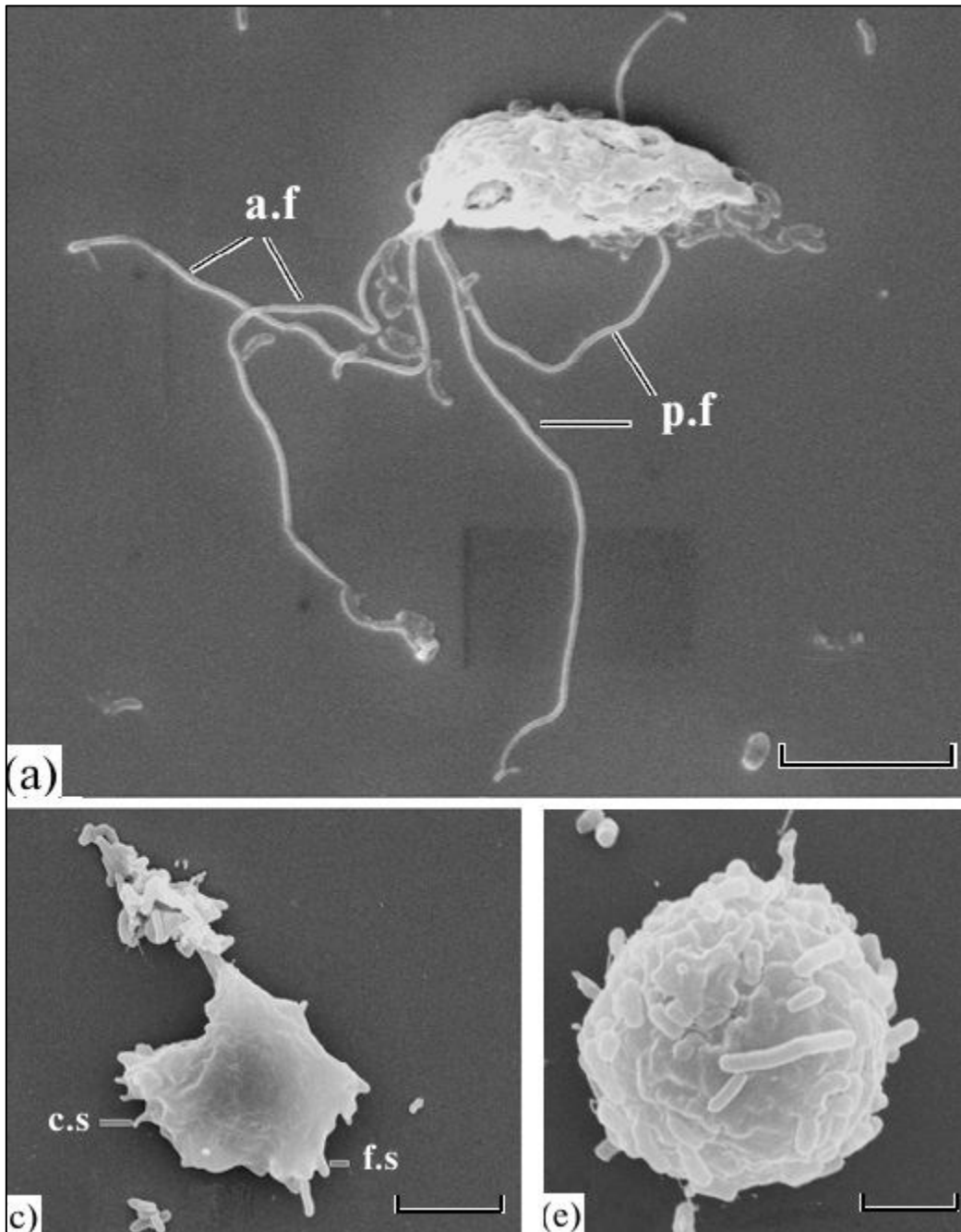


Рис. 24. *Pharyngomonas sp.* а – жгутиковая форма, с – амёбодная форма, е – циста. Обозначения: а.ф – передний жгутик, р.ф – задний жгутик, с.с – конические субпсевдоподии, ф.с – пальцеобразные субпсевдоподии [25]

Euglenozoa – тип эукариотических одноклеточных организмов. Содержит 4 класса: *Kinetoplastea*, *Diplonemea*, *Euglenida* и *Symbiontida*. Размер обычно 15–40 мкм, некоторые виды достигают 500 мкм. Митохондрии с дискообразными кристами. Большинство содержит два жгутика, которые вставлены параллельно друг другу в апикальный или субапикальный карман. У некоторых они связаны с цитостомом, используемым для питания. Ряд видов содержат хлоропласты, поэтому способны к фотосинтезу. Размножение бесполое делением надвое. В основном свободно живущие виды, некоторые являются паразитами, например, Трипаносомы (*Trypanosoma*).

3) SAR – клада эукариот, включающая следующие крупные группы микроорганизмов: Страменопилы (*Stramenopiles*), Альвеоляты (*Alveolata*), Ризарии (*Rhizaria*) (рис. 25).

Страменопилы (*Stramenopiles*) – эукариотические организмы, большинство из которых одноклеточные, к которым и относятся простейшие. Но есть многоклеточные представители, например, бурые водоросли. Страменопилы в основном содержат два жгутика. Многие образуют жгутики на определенных этапах жизненного цикла, например, у гамет или зооспор. Передний жгутик имеет один или два ряда жестких волосков (мастигонем). Задний жгутик гладкий, обычно короче переднего, либо не выступает из клетки. Среди представителей есть гетеротрофы и автотрофы. Страменопилы, питающиеся бактериями играют важную роль в переработке углерода и питательных веществ в микробных пищевых цепях. Многие виды имеют пластиды, позволяющие осуществлять фотосинтез. Некоторые являются паразитами, например, представители рода *Blastocystis* могут вызывать бластоцистоз.

Альвеоляты (*Alveolata*) – крупная группа простейших. Имеют митохондрии с трубчатыми кристами. Непосредственно под мембраной расположены альвеолы. Поверхность клетки часто имеет поровидные интрузии. Включают как свободно живущие, так паразитические виды. Среди представителей есть фотосинтезирующие организмы.

Ризарии (*Rhizaria*) – клада, состоящая в основном из одноклеточных эукариот, не имеющих чётких морфологических отличительных признаков. В основном представляют собой амёбовидные формы, однако есть виды, клетки которых содержат жгутики. Почти все имеют митохондрии с трубчатыми кристами. Некоторые ризарии обладают

минеральными экзоскелетами. Размеры от нескольких микрометров до нескольких миллиметров. Некоторые способны образовывать цилиндрические колонии диаметром около 1 см и длиной более 1 м. Могут размножаться как бесполым, так и половым путем. Повсеместно распространены в водных и наземных средах. В основном являются хищниками, однако виды, находящиеся в симбиозе с одноклеточными водорослями.

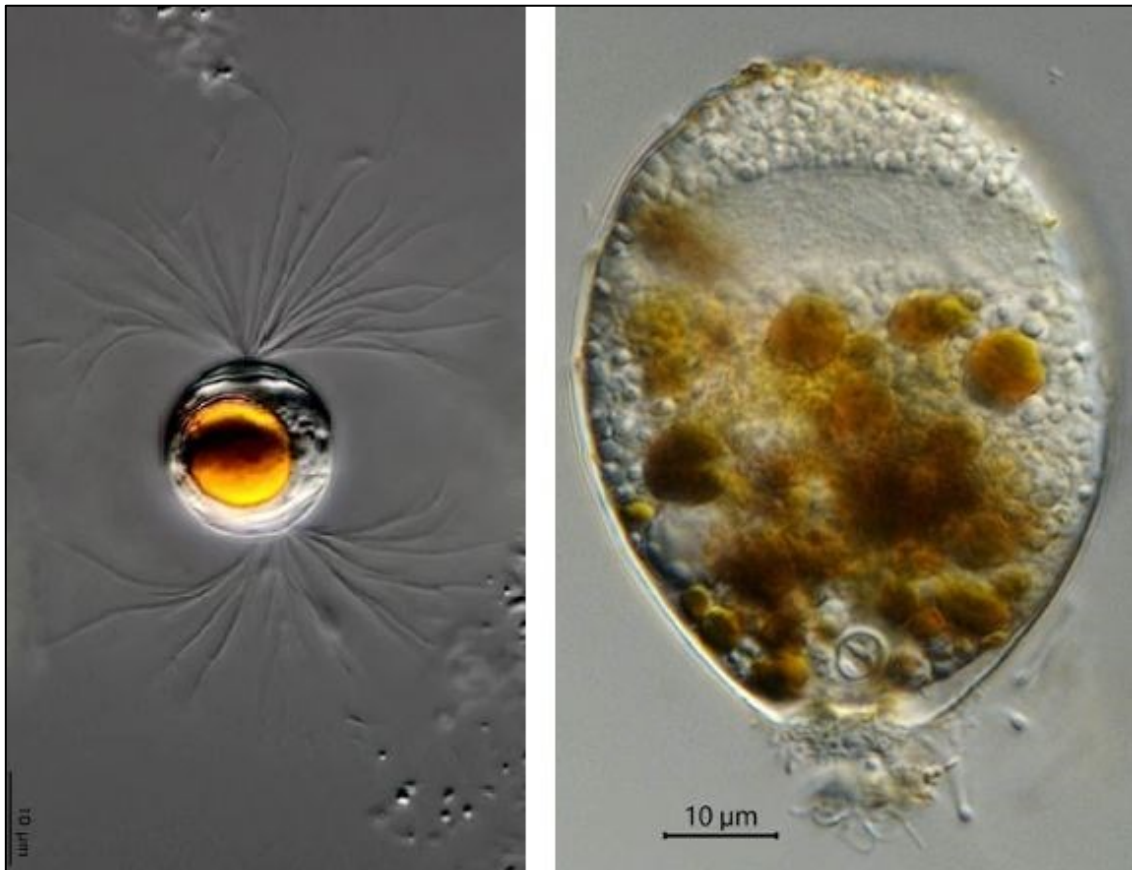


Рис. 25. Простейшие клады SAR: 1 – *Diplophrys archeri* – представитель Стреленопил; 2 – *Leptogromia operculata* – представитель Ризарии. Источник: <https://arcella.nl/>

4) САМ – клада, включающая *Archaeplastida* и *Pancryptista*.

Архепластиды (*Archaeplastida*) – это большая группа эукариот, в которую входят: *Viridiplantae* – зелёные водоросли и наземные растения, *Rhodophyta* – красные водоросли, а также *Rhodophis*, *Glaucophyta* и простейшие *Picozoa* (включающие только один вид – *Picomonas judraska*).

Pancryptista – клада, в состав которой входят *Cryptista* и простейшие *Microheliella*, включающие только один вид – *Microheliella maris*.

5) *Haptista* – клада простейших, включающая клады *Haptophyta* (*Haptophyceae*), к которым относятся водоросли, и *Centroplasthelida* (*Centrohelida*).

Centroplasthelida (*Centrohelida*) – клада простейших, в которой описано около 130 видов. Диаметр 3–150 мкм, сферической формы с жёсткими аксоподиями (рис. 26). В основном имеют только одно ядро. Органелла, образующая микротрубочки (центропласт) имеет уникальную форму с центральным триламеллярным диском, окружённым двумя полусферическими колпачками. Характеризуются плоскими ленточнообразными митохондриальными кристами. Некоторые клетки голые, могут быть покрыты слизистой оболочкой. Большинство образуют органические спикеры и кремнистые чешуйки различных форм. Несколько видов образуют колонии. Являются хищниками, питаются бактериями и простейшими с помощью фагоцитоза. Включают свободно плавающие и прикрепленные формы. Повсеместно распространены.



Рис. 26. *Acanthocystis myriospina* – представитель клады *Centroplasthelida*.

Источник: <https://arcella.nl/>

Свободно живущие простейшие обитают повсеместно во влажных средах, преимущественно в пресных и солёных водоёмах, а также в почве, в том числе в экстремальных условиях (горячих источниках, гиперсолёных озёрах и лагунах). Некоторые представители способны выживать при недостатке влаги, образуя цисты. Многие являются патогенными микроорганизмами, в том числе паразитами человека, вызывая такие заболевания, как малярия, лямблиоз, токсоплазмоз. Некоторые представители являются комменсалами, обитая в рубцах жвачных животных.

Простейшие выполняют в экосистемах ряд важных функций:

1) являются важным звеном в пищевых цепях морских и пресноводных экосистем, обеспечивая перенос энергии и вещества на следующие трофические уровни. Простейшие питаются бактериями, водорослями и другими микроорганизмами. Сами они служат пищей для мелких ракообразных, мальков рыб и других животных.

2) участвуют в биогеохимических циклах углерода, азота, фосфора, серы.

3) участвуют в процессах разложения и минерализации органического вещества.

1.2.5. Грибы (*Fungi*)

Грибы выделяются в отдельное царство (*Fungi*) в домене *Eukaryota*. Описано около 150 тысяч видов, однако, по оценкам, реальное видовое разнообразие достигает от 2,2 до 3,8 миллиона видов. В настоящее время выделено 9 основных линий: *Opisthosporidia*, *Chytridiomycota*, *Neocallimastigomycota*, *Blastocladiomycota*, *Zoopagomycotina*, *Mucoromycota*, *Glomeromycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota*.

Микроскопические грибы относятся к разным таксономическим группам, большинство из них принадлежат к *Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Mucoromycota*.

Типичными представителями *Mucoromycota* являются плесневые грибы родов *Mucor* и *Rhizopus*.

Среди *Ascomycota* представителями являются плесневые грибы родов *Penicillium*, *Aspergillus*, а также дрожжи *Saccharomycetes*, *Candida*, и другие.

Примерами *Basidiomycota* являются ржавчинные грибы порядка *Pucciniales*, головневые грибы порядка *Ustilaginales*.

Грибы – это эукариотические гетеротрофные организмы. Типичная схема строения грибной клетки представлена на рисунке 27.

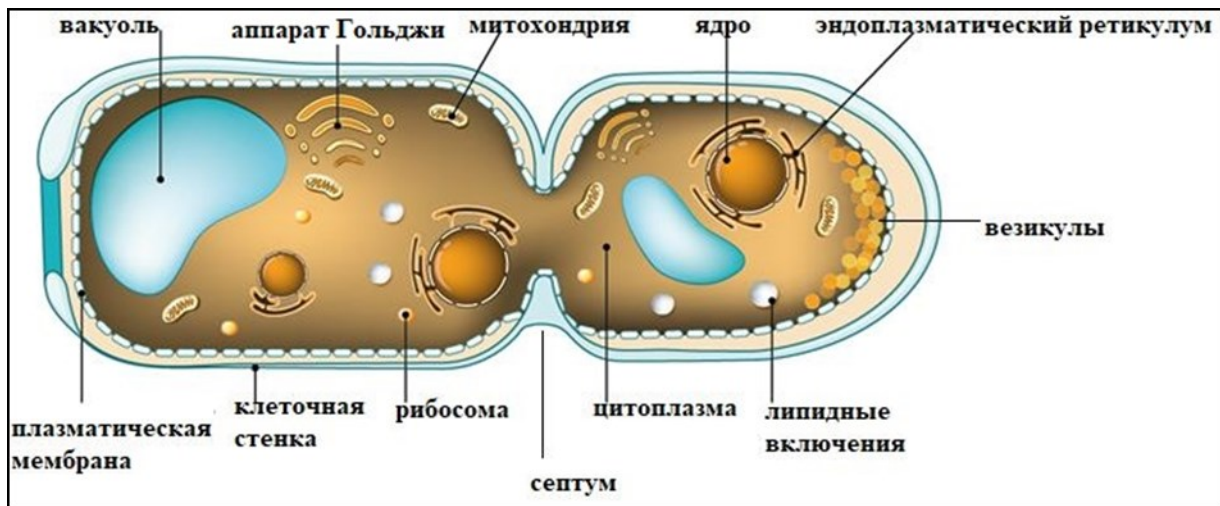


Рис. 27. Типичная схема строения клетки грибов

Ядра в мелкие (1–3 мкм) из-за небольшого генома. Большинство из них гаплоидны, диплоидные ядра приурочены к клеткам, связанным с половым процессом. У грибов встречаются одноядерные и многоядерные вегетативные клетки. Ядра обычно расположены в центре гифы, но в процессе роста мицелия положение может меняться. Ядра свободно перемещаются в цитоплазме через перфорированные септы, за исключением базидиомицетов.

Клетки грибов также содержат митохондрии, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, рибосомы, везикулы, вакуоли. Митохондрии представляют собой характерные для эукариот самовоспроизводящиеся полуавтономные двумембранные органоиды. Они осуществляют процесс дыхания, генерируют энергию посредством окислительного фосфорилирования, участвуют в промежуточном метаболизме, задействованы в апоптозе. В анаэробных условиях митохондрии грибов присутствуют в виде маленьких двумембранных органелл с редуцированными кристами (промитохондрий). В аэробных условиях они увеличиваются в размерах и локализуются по периферии клетки. Эндоплазматический ретикулум представляет собой протяжённую замкнутую трёхмерную мембранную структуру, построенную из

сообщающихся трубкообразных полостей (цистерн), которые образуют контакты с ядерной оболочкой. Мембраны шероховатого эндоплазматического ретикулума содержат рибосомы с коэффициентом седиментации 80S, которые осуществляют синтез белков. Гладкий эндоплазматический ретикулум принимает участие в синтезе и перемещении липидов, трансформации ксенобиотиков, запасании ионов кальция. Аппарат Гольджи участвует в формировании комплекса полисахаридов клеточной стенки. Структура аппарата Гольджи грибов отличается от структуры у животных и растений тем, что у настоящих грибов отсутствуют диктиосомы, но имеются цистерны, пластины и везикулы в цитоплазме. Везикулы представляют собой небольшие органеллы, окружённые мембраной, выполняющие функцию хранения и транспорта питательных веществ. Вакуоли также являются однобренными органоидами с разнообразной по морфологией. Они выполняют функции осморегуляции, поддержания ионного гомеостаза, регуляции рН, детоксикации цитоплазмы, запасания ионов кальция, неорганического фосфата и аминокислот, транспорта питательных веществ и гидролиза биомолекул.

Снаружи клетка окружена плазматической мембраной (плазмалеммой), представляющей собой липидный бислой с большим количеством белков. Среднее содержание белков составляет 60%, липидов – 30%, углеводов – 10%. Белки представлены ферментами, рецепторами, транспортными молекулами, порами и каналами. Углеводы входят в состав гликопротеинов и гликолипидов. Липиды в основном относятся к фосфолипидам, сфинголипидам, гликолипидам и стеринам. Плазматическая мембрана выполняет функции контроля поглощения и секреции веществ, запасания и использования энергии, размещения и обеспечения работы ферментов, а также рецепторную и сигнальную функции.

Снаружи от плазмалеммы находится клеточная стенка, представляющая собой сложную внеклеточную структуру – сложный комплекс полисахаридов, белков, липидов, пигментов и минеральных солей. Стенка грибной клетки имеет уникальные черты организации, она определяет жизненную форму грибов (мицелиальную или дрожеподобную). Молекулярный состав и организация полимеров клеточной стенки различаются в зависимости от принадлежности к разным таксо-

нам, стадии жизненного цикла гриба и условий культивирования. Полисахариды составляют до 80% сухого веса, белки – до 20%, липиды и другие компоненты около 1–2%. Полисахариды, преимущественно, представлены хитином и глюканами. Хитин является основным компонентом клеточной стенки большинства грибов. Однако у дрожжей он составляет около 1 – 2% сухого веса клеточной стенки, а главным структурным компонентом является β -глюкан. В целом, в клеточной стенке грибов может содержаться до 50–60% глюканов. Хитин и глюканы придают механическую прочность клеточной стенке грибов. В клеточной стенке грибов также присутствуют структурные и каталитические белки. Они участвуют в росте, морфогенезе, прикреплении к субстрату, формировании биопленки, у патогенных грибов выполняют роль факторов вирулентности и иммуногенов. Также грибы могут образовывать внеклеточный чехол (капсулу) или внеклеточный слизистый материал.

В гифах грибов присутствуют перегородки – септы (септумы). Они формируются путём врастания клеточной стенки и плазматической мембраны от периферии к центру клетки, разделяя цитоплазму материнской клетки на компартменты. Септирование и цитокинез – завершающие этапы клеточного цикла грибов. Однако образование септы не всегда приурочено к делению ядра, вследствие чего могут образовываться многоядерные клетки. Большинство септ неполные и имеют поры, что обеспечивает взаимосвязь цитоплазмы разных компартментов. Кроме того, у зигомицетов наблюдается асептированный мицелий [26].

Большинство грибов растут в виде гиф, представляющих собой нитчатые структуры диаметром 2–10 мкм, длиной до нескольких сантиметров. Дрожжи не образуют гифы и размножаются путём почкования или деления. Существуют также диморфные грибы, способные существовать в двух различных формах в зависимости от условий окружающей среды. На рисунке 28 изображены микрофотографии диморфного цикла гриба *Candida citri*, на которых представлены как колонии дрожжей, так и гифы.

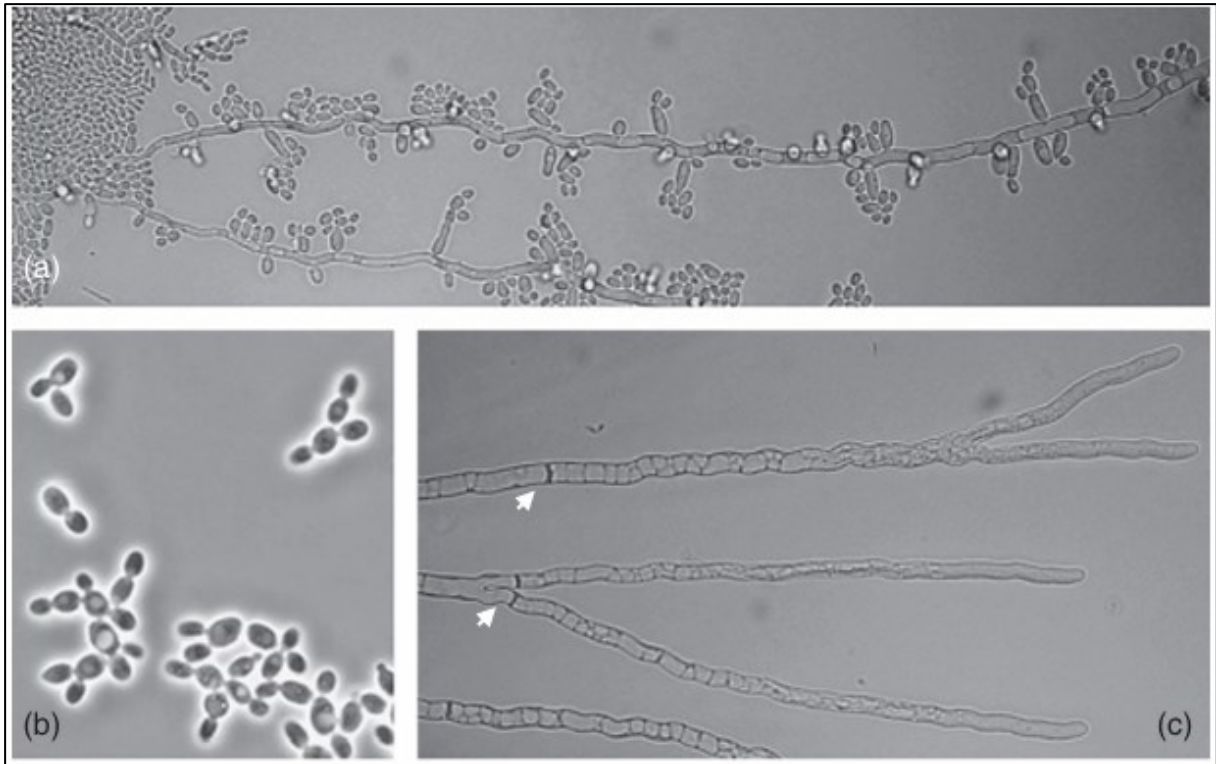


Рис. 28. Морфология диморфных грибов: (а) – гифы, растущие из дрожжевой колонии, (б) – почкующиеся клетки и короткие псевдогифы дрожжевой колонии, (с) – гифы. Стрелки указывают на септы [27]

Грибы могут размножаться бесполом и половым путём. Бесполое размножение осуществляется фрагментацией мицелия, почкованием, или благодаря образованию спор. Споры представляют собой специализированные клетки, служащие для размножения и расселения. Они могут иметь одно, два или более ядер в зависимости от систематической принадлежности гриба. Образуются либо эндогенно внутри органов размножения (спорангиев), либо экзогенно – на конидиеносцах. Половое размножение связано с образованием гамет и их последующим слиянием с образованием зиготы. Часто в жизненном цикле грибов происходит чередование полового и бесполого размножения.

Грибы распространены повсеместно, однако, большинство представителей обитают в наземных условиях. Некоторые виды частично или постоянно находятся в водной среде, например, грибы, паразитирующие на водных организмах (рыбах, амфибиях).

Грибы выполняют ряд важных функций в экосистемах:

1) Участвуют в глобальных биогеохимических циклах (азота, углерода, фосфора, серы).

2) Служат важным звеном в пищевых цепях. Они являются редуцентами в большинстве экосистем, разлагают сложные органические соединения. Также грибы служат источником пищи для других организмов.

3) Некоторые грибы вступают в симбиотические взаимоотношения с растениями, животными и другими грибами, способствуя обеспечению ключевых процессов их жизнедеятельности

4) Выступают в качестве фактора естественного отбора и регулируют численность других организмов, так как являются возбудителями болезней растений и животных.

1.2.6. Водоросли (*Algae*)

Водоросли – это полифилетическая экологическая группа живых организмов, преимущественно, фотосинтетических.

Ранее водоросли рассматривались как низшие растения. В настоящее время, благодаря развитию молекулярно-генетических методов и усовершенствованию систематики, к водорослям относят как прокариотические, так и эукариотические организмы разных таксономических групп. Всего насчитывается около 100 тысяч живущих и ископаемых видов. Прокариотические водоросли относятся к домену Бактерии (*Bacteria*). Среди них преобладающее большинство принадлежат к отделу *Cyanobacteriophyta*. Следующие отделы включают незначительное количество видов: *Actinomycetota*, *Bacillota*, *Chlorobiota*, *Eubacteria*, *Negibacteria*, *Pseudomonadota*, *Spirochaetota*, *Acritarcha*.

Эукариотические водоросли относятся к разнообразным группам:

1) Царство Растения (*Plantae*), включает 4 отдела:

- Глаукофитовые водоросли (*Glaucophyta*)
- Красные водоросли (*Rhodophyta*)
- Зелёные водоросли (*Chlorophyta*)
- Харовые водоросли (*Charophyta*)

2) Клада SAR включает:

- Охрофитовые водоросли (*Ochrophyta*),
- Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*)
- Динофлагелляты (*Dinoflagellata*)
- Хлораракниофитовые водоросли (*Chlorarachnea*)

3) Клада *Pancryptista* содержит отдел Криптофитовые водоросли (*Cryptista*)

4) Клада *Haptista* включает Гаптофитовые водоросли (*Haptophyta*)

5) Клада *Discoba* включает тип Эвгленозои (*Euglenozoa*).

Многообразие микроводорослей показано на рисунке 29.

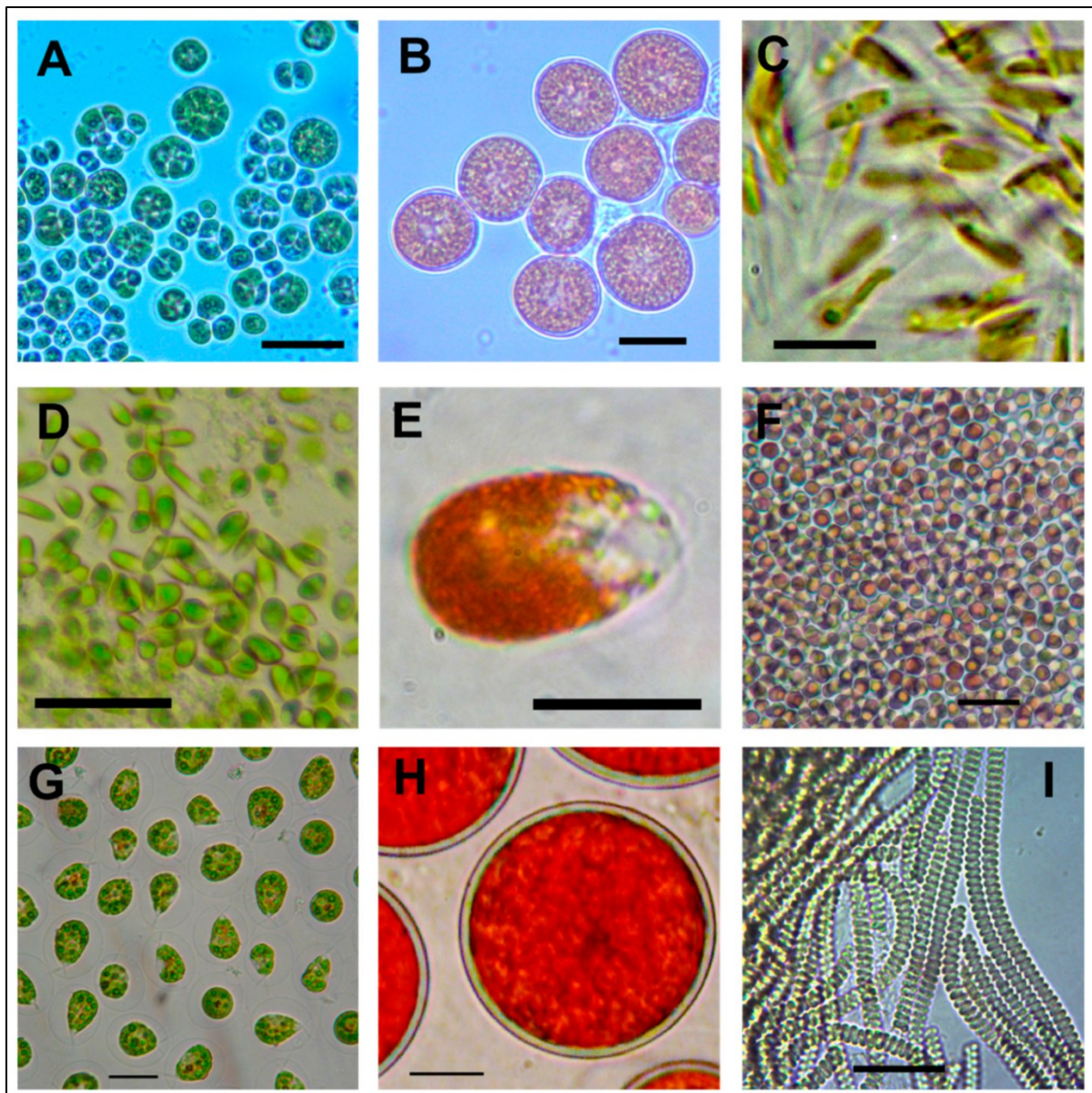


Рис. 29. Представители микроводорослей: А, В – *Chlorococcum* sp. (зеленые водоросли); С – *Phaeodactylum tricornerutum* (диатомовые водоросли); D, E – *Dunaliella salina* (зеленые водоросли); G, H – *Haematococcus pluvialis* (зеленые водоросли); F – *Porphyridium cruentum* (красные водоросли); I – *Arthrospira* sp. (цианобактерии) [28]

Водоросли включают одноклеточные и многоклеточные формы. Их размеры варьируют от нескольких микрометров у одноклеточных микроводорослей до 50 метров у многоклеточных морских макроводорослей.

Большинство микроводорослей представляют собой одноклеточные жгутиковые или амёбовидные формы, существуют также колониальные.

У прокариотических водорослей отсутствуют ядро и мембранные органеллы. У эукариотических представителей есть ядро и мембранные органеллы. Также существуют виды содержащие большее количество ядер (например, *Caulerpa*).

Фотосинтетические пигменты водорослей находятся в хроматофорах. Они подразделяют на три основные группы: хлорофиллы, каротиноиды, билины, из которых хлорофиллы выполняют наиболее важную роль. Пластиды водорослей из разных отделов отличаются по составу хлорофиллов. Преобладающим пигментом является хлорофилл а, также могут встречаться хлорофиллы b и c. У *Acaryochloris marina* обнаружен хлорофилл d. У водорослей встречаются α - и β -каротиноиды, которые выполняют фотозащитную функцию, стабилизируют липидную фракцию мембран. К фикобилипротеинам относятся фикоэритрины, фикоэритроцианин, фикоцианины и аллофикоцианины. У многих водорослей в хроматофоре имеются пиреноиды – тельца, содержащие большое количество рубискокарбоксилазы, ответственные за концентрацию углерода, вокруг которых откладывается крахмал. Продукты фотосинтеза сохраняются в форме различных запасных веществ (крахмал, масло и др.), специфичных для различных таксономических групп. В клетках некоторых водорослей также встречаются лейкопласты. Также существуют водоросли не способные к фотосинтезу.

Митохондрии встречаются в клетках эукариотических водорослей, они характеризуются большим разнообразием форм и внутреннего строения в сравнении с митохондриями высших растений.

Водоросли содержат вакуоли различных размеров. У ряда видов одноклеточных водорослей крупная вакуоль обычно занимает определённое место в клетке. Сократительные вакуоли характерны в основном для подвижных форм, имеющих жгутики. Они представляют собой мембранные органоиды, которые выполняют функцию выведения из клетки избытка воды и растворённых соединений. Сократительные

вакуоли необходимы для регуляции осмотического давления внутри клетки. Газовые вакуоли представляют собой полости, ограниченные тонкой мембраной и заполненные газом. Присутствуют в клетках сине-зелёных водорослей. Они уменьшают удельный вес организма, позволяя ему подниматься в верхние слои воды.

Некоторые водоросли имеют стигму – внутриклеточный органоид, который обуславливает их способность к фототаксису.

Водоросли могут иметь жгутики, число которых варьирует у разных представителей.

Клетки большинства водорослей покрыты клеточной оболочкой (клеточной стенкой), основной структурной единицей которой является целлюлоза. Также она содержит белки, липиды, гликопротеиды, пигменты, минеральные соли и воду. У некоторых представителей клетки могут быть покрыты органическими или неорганическими чешуйками. Под клеточной стенкой лежит плазмалемма. У некоторых представителей классов *Chlorarachnea*, *Dinophyceae* и других клетки покрыты только плазмалеммой, в следствие этого они не имеют постоянной формы тела и могут образовывать псевдоподии.

У водорослей встречается вегетативное, бесполое и половое размножение. Вегетативное размножение может осуществляться разделением многоклеточного организма или колонии на несколько частей, у одноклеточных – путём бинарного деления клетки. Бесполое размножение осуществляется при помощи подвижных зооспор или неподвижных апланоспор. При этом протопласт клетки-спорангия делится на части и продукты деления выходят из её оболочки. Спорангии отличаются от обычных вегетативных клеток размерами, формой и происхождением. Среди полового размножения выделяют: 1) слияние гаплоидных половых клеток с образованием диплоидной зиготы; 2) хологамию (гологамию) – процесс, при котором сливаются две подвижные одноклеточные водоросли (вегетативные клетки); 3) конъюгацию – слияние протопластов двух неподвижных гаплоидных вегетативных клеток с образованием зиготы.

Для водорослей характерны различные места обитания, в том числе в экстремальных условиях. Они встречаются в водной среде и на суше при наличии достаточной влажности.

Водоросли выполняют ряд важных функций в экосистемах:

1) Обеспечивают до 80 % всего кислорода, поступающего в атмосферу Земли в связи с тем, что они выделяют кислород в процессе фотосинтеза.

2) Являются основными продуцентами в водных экосистемах, так как синтезируют органическое вещество из неорганических соединений, используя солнечную энергию в процессе фотосинтеза.

3) Являются важным звеном водных пищевых цепей, так как используются в пищу моллюсками, ракообразными, рыбами и другими животными.

4) Морские водоросли выполняют средообразующую функцию, создавая места обитания для других организмов.

5) Наземные и почвенные водоросли участвуют в первичном почвообразовании, улучшают структуру почвы и повышают её плодородие.

6) Могут вступать в симбиотические взаимоотношения с другими живыми организмами.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение понятия «экология».
2. Дайте определение понятия «микроорганизмы».
3. Какие организмы относятся к микроорганизмам?
4. Дайте определение понятия «экология микроорганизмов».
5. Дайте определение понятия «микробиология».
6. Перечислите основные разделы экологии микроорганизмов.
7. Перечислите учёных внёсших вклад в развитие экологии микроорганизмов.
8. Дайте определение понятия «прокариоты».
9. Дайте определение понятия «эукариоты».
10. Дайте определение понятия «систематика».
11. Дайте определение понятия «таксономическая классификация».
12. Дайте определение понятия «идентификация».
13. Дайте определение понятия «биологическая номенклатура».
14. Дайте определение понятия «таксон».
15. Дайте определение понятия «вид».
16. Дайте определение понятия «штамм».
17. Дайте определение понятия «клон».

18. Дайте определение понятия «культура микроорганизмов».
19. Дайте определение понятия «чистая культура».
20. Дайте определение понятия «смешанная культура».
21. Дайте определение понятия «вирус».
22. В каких формах способны существовать вирусы.
23. Опишите типичное строение вириона.
24. Опишите жизненный цикл вирусов.
25. Перечислите основные таксономические ранги вирусов.
26. Перечислите основные проблемы, которые рассматривает экология вирусов.
27. В чем состоит значение вирусов для экосистем?
28. Опишите типичное строение бактериальной клетки.
29. Назовите основные различия грамположительных и грамотрицательных бактерий.
30. Что представляют собой эндоспоры бактерий?
31. Перечислите основные формы бактериальных клеток.
32. Перечислите основные таксономические ранги бактерий.
33. Перечислите функции бактерий в экосистемах.
34. Опишите типичное строение клетки архей.
35. Перечислите основные таксономические ранги архей.
36. Перечислите функции архей в экосистемах.
37. Какие организмы относятся к простейшим?
38. Перечислите основные группы эукариот, в состав которых входят простейшие.
39. Дайте характеристику клады *Amorphea*.
40. Дайте характеристику клады *Discoba*.
41. Дайте характеристику клады SAR.
42. Дайте характеристику клады CAM.
43. Дайте характеристику клады *Haptista*.
44. Перечислите функции простейших в экосистемах.
45. Опишите типичное строение клетки грибов.
46. Перечислите функции грибов в экосистемах.
47. Какие организмы относятся к водорослям?
48. Опишите типичное строение клеток водорослей.
49. Какие функции водоросли выполняют в экосистемах?

Глава 2. АУТЭКОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Аутэкология – это раздел экологии, который изучает взаимоотношения отдельных видов с факторами среды обитания.

Среда обитания – это часть природы, которая окружает живой организм и прямо или косвенно влияет на него.

Выделяют четыре среды жизни:

1) Водная. Являлась первой средой жизни на Земле. В настоящее время она занимает до 71% площади планеты. Общий объём воды составляет около 1,39 млрд км³, общая масса – около $1,4 \times 10^{18}$ тонн. Более 97,5% воды сосредоточено в океанах и морях. Пресная вода составляет около 2,5%, из которых 1,72% представлено льдами и снежным покровом Арктики и Антарктики, примерно 0,77% составляют пресные грунтовые воды, 0,01% приходится на поверхностные водоёмы. Водная среда обладает особыми физико-химическими свойствами: прозрачностью, высокими значениями плотности, вязкости, удельной теплоёмкости, теплопроводности, а также невысокой амплитудой колебания температур. Все эти показатели создают благоприятные условия для существования живых организмов.

2) Наземно-воздушная. Обладает следующими свойствами: низкой влажностью, плотностью и давлением, а также высоким содержанием кислорода (около 21%) и значительной интенсивностью света. Температура и влажность наземно-воздушной среды подвергаются значительным колебаниям и зависят от географического положения, сезона и времени суток.

3) Почвенная. Почва представляет собой поверхностный слой суши, контактирующий с воздушной средой. Для почвенной среды характерны следующие свойства: высокая плотность, практически полное отсутствие света, а также невысокое содержание кислорода и сравнительно высокое содержание углекислого газа в сравнении с составом атмосферного воздуха. В состав почвы входят следующие компоненты: минеральная основа (50–60% от общего состава), органическое вещество (около 10%), вода (25–35%), воздух (15–25%). Водный режим почвы характеризуется значительной изменчивостью, тепловой режим зависит от рельефа и климата. Почва является наиболее богатой по своему генофонду, благодаря многофазности, сложным физико-хи-

мическим и биологическим свойствам, пространственной неоднородности строения, позволяющим обеспечивать условия для одновременного присутствия организмов с различными потребностями. В 1 грамме почвы содержится до 10^8 прокариотических организмов.

4) Организменная. Использование одних живых организмов другими живыми организмами в качестве среды обитания – широко распространённое явление. Среди организмов, обитающих внутри других организмов, выделяют паразитов, мутуалистов и комменсалов. Обитание в организменной среде имеет много преимуществ за счёт значительных пищевых ресурсов, относительно стабильных условий (влажности, температуры, давления, химического состава). Основные недостатки связаны с ограниченностью жизненного пространства, сложностью снабжения кислородом, трудностью распространения и преодоления защитных реакций организма-хозяина.

Микроорганизмы населяют все четыре среды жизни. Различия в условиях этих сред обуславливают особенности населяющих их живых организмов. Элементы среды, воздействующие на живой организм, называются *экологическими факторами*.

Экологические факторы подразделяются на:

1) Абиотические – факторы неживой природы. Представляют собой комплекс условий окружающей среды, влияющих на живой организм. К ним относятся: температура, свет, давление, влажность, рН среды, радиоактивность, рельеф местности, и другие.

2) Биотические – факторы живой природы. Представляют собой совокупность влияний жизнедеятельности одних организмов на другие. К ним относятся: конкуренция, хищничество, паразитизм, комменсализм, аменсализм, мутуализм, симбиоз.

3) Антропогенные – факторы, вызванные влиянием деятельности человека. К ним относятся: выбросы загрязняющих веществ, нарушения природных ландшафтов, и другие.

Экологические факторы также классифицируются на прямодействующие и косвеннодействующие (опосредованные).

Экологические факторы обычно действуют не изолированно, а в комплексе. Существует *Закон совокупного действия естественных факторов (Закон Митчерлиха – Тинемана – Бауле)*, согласно которому благополучие вида (популяции или организма) зависит от всей совокупности экологических факторов одновременно.

Группа экологических факторов, которые изменяются сопряженно, называются **комплексным градиентом**.

Каждый экологический фактор характеризуется силой и диапазоном действия.

Сила действия экологического фактора – это степень интенсивности его воздействия на живой организм.

Диапазон действия экологического фактора – это интервал значений фактора, при которых возможно существование и жизнедеятельность организма.

Схема действия экологического фактора на живые организмы представлена на рисунке 30.



Рис. 30. Схема действия экологического фактора на живые организмы

Пределы толерантности (пределы выносливости вида) – это минимальное и максимальное значения фактора среды, при которых организм может существовать и размножаться. При их превышении или понижении организм погибает или становится нежизнеспособным. Эти значения называют **критическими точками**.

Пределы выносливости между критическими точками называют *экологической пластичностью* (*экологической валентностью/ толерантностью*) организмов по отношению к определённому экологическому фактору.

В условиях, близких к пороговому действию фактора, находится *зона пессимума* (*зона угнетения*), в которой организм может существовать, но происходит угнетение его жизнедеятельности.

Также выделяют *зону оптимума* – диапазон действия фактора, в котором он оказывает наиболее благоприятное воздействие на жизнедеятельность организма.

В 1840 году Юстус фон Либих сформулировал *Закон ограничивающего фактора* (*Закон минимума*). Он гласит, что наиболее значим для организма тот фактор, который более всего отклоняется от его оптимального значения. Графически модель данного закона изображают в виде так называемой «бочки Либиха» (рис. 31), которая представляет собой деревянную бочку, состоящую из досок разной длины. Каждая доска означает какой-либо экологический фактор. Самая короткая доска представляет собой лимитирующий (ограничивающий) фактор. При наполнении бочки, вода будет переливаться именно через наименьшую доску, поэтому длина остальных досок не будет иметь значения.

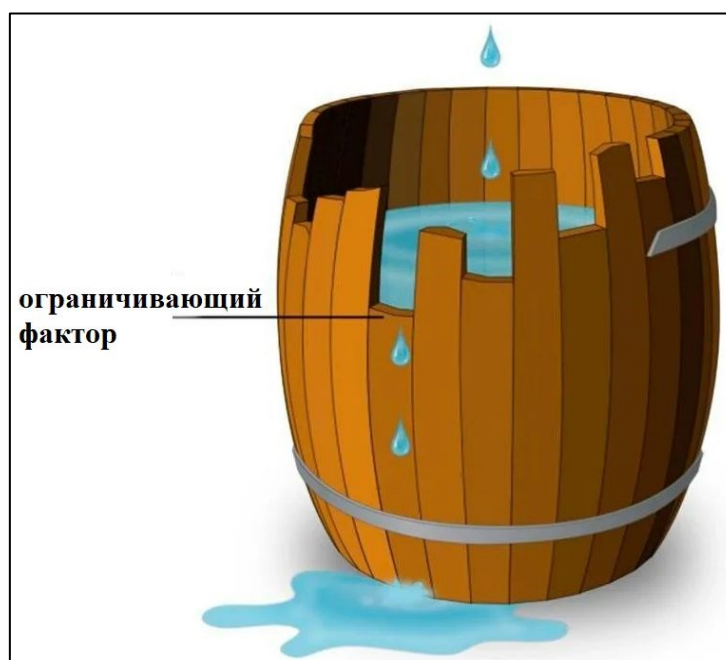


Рис. 31. Модель «бочки Либиха»

Закон ограничивающего фактора был дополнен Виктором Эрнестом Шелфордом в 1913 году, который сформулировал *Закон толерантности*. Он гласит: «лимитирующим фактором процветания организма может быть, как минимум, так и максимум экологического влияния, диапазон между которыми определяет степень выносливости (толерантности) организма к данному фактору».

Закон толерантности дополняют положения Юджина Одума, сформулированные в 1975 году:

1) Организмы могут иметь широкий диапазон толерантности в отношении одного экологического фактора и низкий диапазон в отношении другого.

2) Организмы с широким диапазоном толерантности в отношении всех экологических факторов обычно наиболее распространены.

3) Диапазон толерантности может сузиться и в отношении других экологических факторов, если условия по одному экологическому фактору не оптимальны для организма

4) Многие факторы среды становятся лимитирующими в особо важные периоды жизни организмов, особенно в период размножения.

У разных видов толерантность по отношению к тем или иным факторам выражена в разной степени.

По степени приспособленности организмов к изменениям экологических факторов среды обитания выделяют:

Эврибионты – это организмы, способные существовать при широком диапазоне изменений экологических условий.

Стенобионты – это организмы, способные существовать при относительно постоянных условиях окружающей среды.

Адаптация – это процесс приспособления организмов к условиям окружающей среды. Адаптации развиваются под воздействием изменчивости, наследственности и естественного отбора.

Изменчивость – это разнообразие признаков среди представителей данного вида, а также свойство потомков приобретать отличия от родительских форм.

Наследственность – это способность организмов передавать свои признаки и особенности развития потомству.

Естественный отбор – это эволюционный процесс, в результате которого в популяции увеличивается число особей, обладающих более высокой приспособленностью к условиям среды.

Существуют следующие законы адаптации:

1) Закон относительной независимости адаптации: высокая адаптированность к одному из экологических факторов не даёт такой же степени приспособления к другим условиям жизни.

2) Правило экологической индивидуальности: каждый вид специфичен по экологическим возможностям адаптации, двух идентичных видов не существует.

3. Правило соответствия условий среды обитания генетической предопределённости организма: вид организмов может существовать до тех пор, пока окружающая его среда соответствует генетическим возможностям приспособления к её колебаниям и изменениям

Для микроорганизмов характерны долговременные и кратковременные адаптации к условиям окружающей среды. Механизмы кратковременной адаптации включают регуляцию функционирования ферментных систем, регуляцию активации генов и эпигенетические модификации. Механизмы долговременной адаптации включают генные мутации, горизонтальный и вертикальный перенос генов.

Выявление закономерностей адаптации микроорганизмов к различным факторам среды обитания является важной задачей экологии. Данное направление изучает приспособительные изменения микроорганизмов под влиянием изменённых условий среды.

Особое внимание уделяется изучению адаптивных реакций микроорганизмов в экосистемах с экстремальными условиями. В подобных экосистемах часто доминирует один тип микроорганизмов, что приводит к формированию моноспецифического сообщества, занимающего определённую экологическую нишу. Таким образом, адаптация является важным экологическим признаком, регулирующим состав микробиоценозов в экосистемах с экстремальными условиями.

В соответствии с экологически значимыми факторами выделяются экофизиологические группы организмов.

Экофизиологические группы микроорганизмов – это классификации микроорганизмов, основанные на их отношении к физическим и химическим условиям среды обитания.

Исследования экофизиологических групп микроорганизмов позволяют использовать знания об адаптациях и роли микроорганизмов в экосистемах для решения практических задач в биотехнологии.

2.1. Температура

Температура является важнейшим фактором окружающей среды. Она определяет активность ферментов, влияет на скорость клеточных реакций, обменные процессы, размножение микроорганизмов и формирование биомассы. У микроорганизмов нет механизмов, регулирующих температуру, поэтому их существование определяется температурой окружающей среды.

Температурные условия в окружающей среде характеризуются большой вариабельностью (рис. 32). Средняя температура поверхности Земли составляет около 14–15 °С. Для воздуха у поверхности Земли установлен абсолютный максимум равный +56,7 °С и абсолютный минимум равный -89,2 °С. В среднем, северное полушарие теплее южного. Горизонтальное распределение температуры по поверхности Земли неравномерно из-за таких факторов, как географическая широта, высота над уровнем моря, океанические течения, тип поверхности (суша или океан). Вертикальное изменение температуры в тропосфере (нижнем слое атмосферы) характеризуется тем, что с повышением высоты на каждые каждые 100 м температура снижается в среднем на 0,6°С.

Средняя температура поверхностного слоя Мирового океана (до 0,5 км глубины) составляет +17,5 °С. При этом, в Атлантическом океане средняя температура равна +16,5 °С, в Индийском океане она составляет +17,3 °С, в Тихом океане – около +19,4 °С, в Северном Ледовитом она составляет +0,8 °С. Температура основной толщи воды Мирового океана от 0°С до 3°С.

Средняя температура почвы на Земле варьирует в зависимости от географической широты, климатических условий, рельефа, растительного и снежного покрова, физических свойств почвы. Данный показатель возрастает с севера на юг и с востока на запад. Средняя температура почвы в умеренной климатической зоне составляет 12°С.

Многие места обитания живых организмов характеризуются меняющимся температурным режимом, связанным со сменой времён года или времени суток. Существуют места, с экстремально низкими или высокими температурами. К первым относятся глубинные слои

океанов, Антарктида и Арктика, высокогорные районы, ледяные пещеры. К местам обитания с экстремально высокими температурами относятся действующие вулканы и горячие источники.

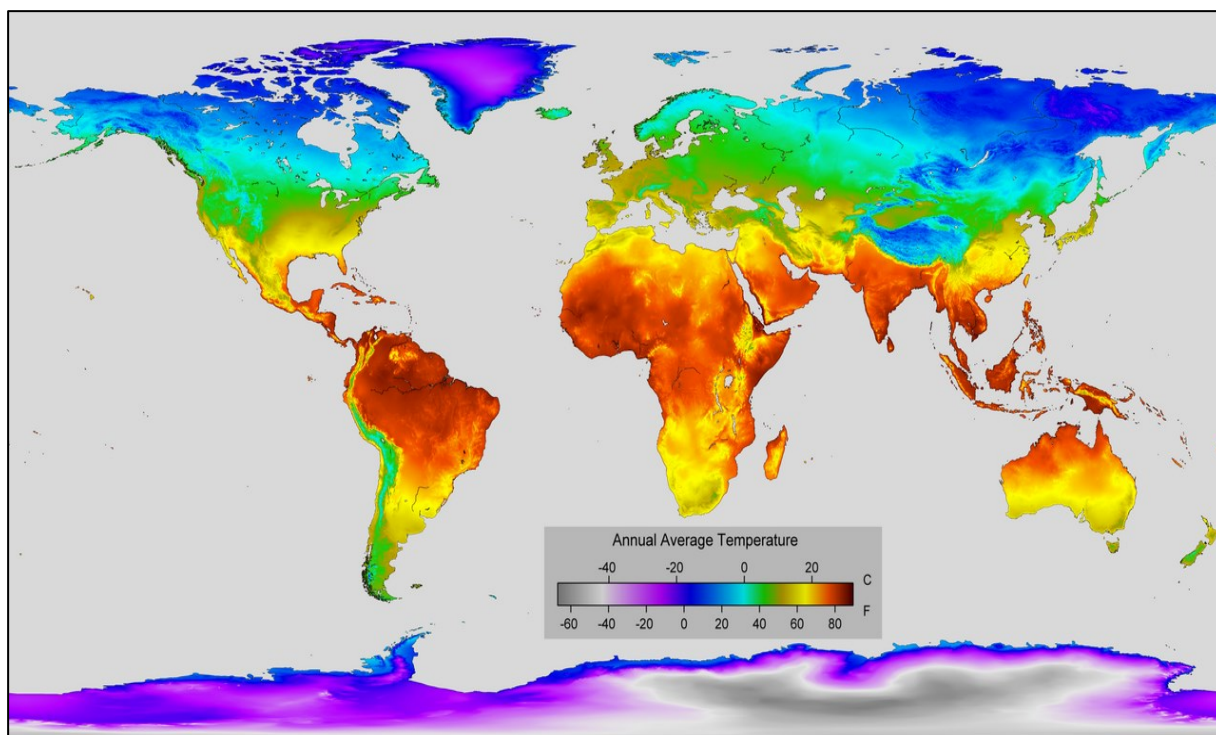


Рис. 32. Карта средней температуры над сушей с 1951 по 1980 годы. Автор Robert A. Rohde. Источник: <https://berkeleyearth.org/>

Все физико-химические процессы, обеспечивающие функциональную активность клетки, а также состояние её макромолекул, в большей или меньшей степени зависят от температуры. График зависимости скорости роста микроорганизмов от температуры приведён на рисунке 33. По мере повышения температуры скорость химических реакций возрастает, следовательно, скорость роста микроорганизма увеличивается. Для каждого организма существуют следующие кардинальные точки:

- минимальная температура, ниже которой рост не наблюдается,
- максимальная температура, выше которой рост невозможен,
- оптимальная температура, при которой организм растёт с наибольшей скоростью.

Оптимум зависимости скорости роста микроорганизмов от температуры располагается ближе к максимальной температуре, так как

при понижении температуры скорость снижается медленно, но при повышении, после достижения зоны оптимума, скорость роста резко снижается и наступает гибель клеток.

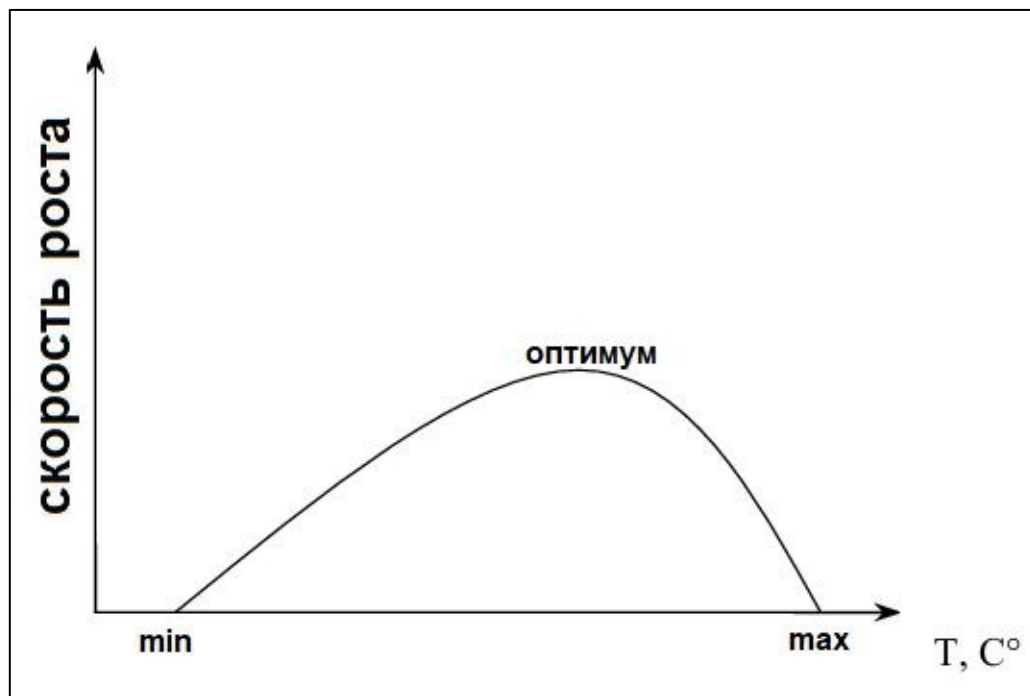


Рис. 33. График зависимости скорости роста микроорганизмов от температуры. Отмечены кардинальные точки: min – минимум, max – максимум, оптимум [37].

Причинами прекращения жизнедеятельности микроорганизмов при низких температурах являются:

- отсутствие свободной воды, и, как следствие нарушение транспорта веществ, гидролиза полимеров, коллоидообразования;
- кристаллизация липидов в мембранах, нарушение текучести, как следствие нарушение функций липидов;
- ослабление гидрофобных связей в белках, ведущее к нарушению их конформации, как следствие нарушение функций структурных белков и белков-ферментов.

Основной причиной прекращения жизнедеятельности микроорганизмов при высоких температурах является денатурация белков, и, как следствие, нарушение выполняемых ими функций.

Различают stenothermные и eurythermные организмы.

Стенотермные организмы – это виды, которые выживают лишь при специфической, обычно неизменной температуре и не выдерживают значительных колебаний.

Эвритермные организмы – это виды, которые характеризуются значительной термостойкостью и выдерживают значительные колебания температуры окружающей среды. Они способны существовать в средах с существенными суточными и сезонными колебаниями температур.

По отношению к температуре микроорганизмы делят на следующие группы (рис. 34):

I. Психрофилы (криофилы). Растут при температурах от -10°C до 35°C . Психрофильные микроорганизмы характеризуется значительным видовым разнообразием. Они широко распространены, в том числе формируют микробиоту регионов вечного холода. Психрофилы подразделяются на:

- Облигатные психрофилы (истинные психрофилы). К ним относятся микроорганизмы, которые растут в диапазоне от -10°C до $+20^{\circ}\text{C}$, оптимум $5-15^{\circ}\text{C}$. Облигатные психрофилы – это эвритермные организмы, обладающие достаточной активностью при низкой температуре. Они существуют в постоянно холодных условиях с незначительными колебаниями температуры: в глубинах океана, глубоких водоёмах, ледяных пещерах. Примерами могут служить бактерии родов *Achromobacter*, *Aeromonas*, *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Bizionia*, *Brevibacterium*, *Chryseobacterium*, *Chromobacterium*, *Colwellia*, *Corynebacterium*, *Desulfotalea*, *Desulfofaba*, *Desulfofrigus*, *Flavobacterium*, *Gelidibacter*, *Gellisia*, *Glaciacola*, *Lacinutrix*, *Nocardia*, *Maribacter*, *Massilia*, *Methylosphaera*, *Micrococcus*, *Paraglaciicola*, *Planococcus*, *Polaribacter*, *Polaromonas*, *Pseudomonas*, *Rhodoferrax*, *Shewanella*, *Streptomyces*, *Subsaxibacter*, *Subsaximicrobium*. К облигатным психрофильным археям относятся *Methanogenium frigidum*, *Methanococcus burtonii*. Примерами грибов, относящихся к облигатным психрофилам могут являться *Chrysosporium verrucosum*, *Chrysosporium pannorum*, *Acrodontium antarcticum*, *Chalara antarctica*, *Phialophora dancoii*, *Thelebolus microsporus*, *Mortierella antarctica*, *Mortierella alpina*, *Trichoderma viride*, *Penicillium sp.*, обнаруженные в Антарктиде. К психрофильным вирусам относятся бактериофаги семейств *Siphoviridae*, *Myoviridae*, поражающие психрофильных бактерий, а также *Pandoravirus sp.* Также встречаются психрофильные водоросли, такие как: *Berkelaya adeliense*, *Fragilariopsis cylindrus*, *Entomoneis kjellmanii*, *Navicula glaciei*, *Nitzschia*

lecointei, *Nitzchia stellata*, *Thalassiosira australis*, *Chlamydomonas sp.*, *Chloromonas sp.*, *Chlorella sp.*

• Факультативные психрофилы (психроактивные/ психротрофные). К ним относятся микроорганизмы, которые растут в диапазоне от -10°C до $+35^{\circ}\text{C}$, оптимум $20\text{--}35^{\circ}\text{C}$. Психроактивные организмы приспособлены к сезонным изменениям климата, в тёплый период они накапливают биомассу, но продолжают расти и в то время, когда активность других подавлена. Эти микроорганизмы более широко распространены, чем облигатные психрофилы. Примерами психротрофных бактерий могут служить представители рода *Acetobacterium*, а также *Desulfofaba gelida*, *Desulfofrigus fragile*, *Desulfotalea arctica*, *Flavobacterium frigidarium*. Среди психротрофных архей встречаются виды, относящиеся к *Methanococcoides*, *Methanosarcina*, *Methanolobus*. К психротрофным дрожжам относятся представители родов *Candida*, *Cystofilobasidium*, *Cryptococcus*, *Debaryomyces*, *Guehomyces*, *Leucosporidiella*, *Metschnikowia*, *Rhodotorula*, которые были обнаружены в почвах Антарктики. Психротрофы также могут развиваться и в пищевых продуктах, хранящихся при низких температурах. Например, в молоке обитают психротрофные бактерии, относящиеся к родам *Pseudomonas*, *Alcaligenes*, *Chromobacterium*, *Flavobacterium*, в мясе при температуре хранения ниже 0°C развиваются *Clostridium botulinum*.

II. Мезофилы. К ним относятся микроорганизмы, которые растут в диапазоне от 10°C до 50°C , оптимум приходится на $30\text{--}40^{\circ}\text{C}$. К мезофилам относятся наиболее массовые группы микроорганизмов, обитающие повсеместно. Типичным представителем является кишечная палочка (*Escherichia coli*).

III. Термофилы. К ним относятся микроорганизмы, которые растут в диапазоне от 10°C до более чем 100°C , оптимум зависит от того, какой группе термофилов они относятся:

• Термотолерантные термофилы. Растут в диапазоне от 10°C до 60°C , оптимум $35\text{--}45^{\circ}\text{C}$. Примерами служат бактерии *Methylococcus capsulatus*, *Thermomonospora sp.*, *Thermoactinomyces sp.*, красные водоросли *Cyanidium caldarium*;

• Факультативные термофилы. Растут в диапазоне от 20°C до 65°C , оптимум $50\text{--}60^{\circ}\text{C}$. Примерами служат бактерии рода *Lactobacillus*, цианобактерии *Thermosynechococcus elongatus*, грибы *Thermomyces lanuginosus*, *Chaetomium thermophilum*.

- Облигатные термофилы. Растут в диапазоне от 40°C до 75°C, оптимум 60–70°C. Примерами служат бактерии *Bacillus stearothermophilus*, *Bacillus acidocaldarius*, *Synechococcus lividus*, археи *Methanobacterium thermoautotrophicum*, *Thermoplasma acidophilum*.

- Экстремальные термофилы (гипертермофилы). Растут в диапазоне от 60°C до 110°C и выше, оптимум 80–105°C. К экстремальным термофилам относятся, в основном, археи, обитающие в термальных средах, такие как: *Acidianus sulfidivorans*, *Geogemma barossii*, *Geoglobus ahangari*, *Methanopyrus kandleri*, *Methanocaldococcus jannaschii*, *Nanoarchaeum equitans*, *Picrophilus torridus*, *Pyrobaculum aerophilum*, *Pyrobaculum islandicum*, *Pyrodictium abyssi*, *Pirococcus furiosus*, *Pyrolobus fumarii*, *Sulfolobus acidocaldarius*, *Sulfolobus solfataricus*, *Thermoplasma acidophilum*. Примерами гипертермофильных бактерий служат *Thermus aquaticus*, *Thermomicrobium roseum*, *Thermotoga amaritima*, *Geothermobacterium ferrireducens*, *Streptococcus thermophiles*.

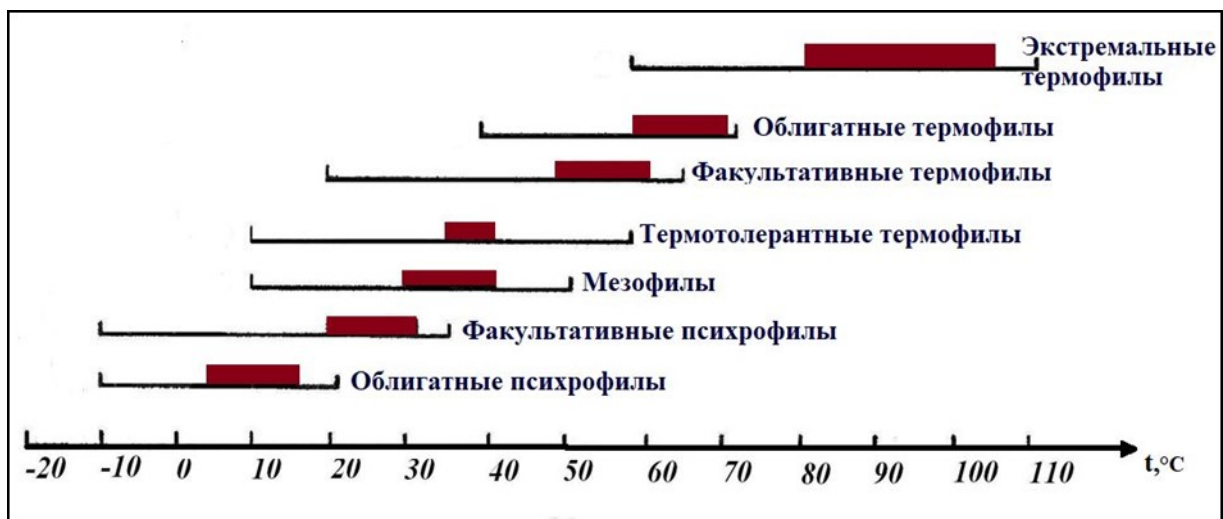


Рис. 34. Группы микроорганизмов по отношению к температуре. Чёрными отрезками показаны температурные границы, красным выделены зоны оптимума [37].

Для преодоления экстремально низких и высоких температур микроорганизмы выработали ряд адаптаций.

Основные адаптации психрофильных микроорганизмов к низкой температуре связаны с:

- 1) Изменениями ферментной системы, которые выражены в увеличении содержания каталаз и супероксиддисмутаза, препятствующих

окислительному стрессу, а также более низкой энергии активации ферментов.

2) Синтезом белков холодового шока, содержание которых возрастает при понижении температуры окружающей среды. Они препятствуют процессам агрегации молекул мРНК при низких температурах, обеспечивая процесс трансляции, а также увеличивают текучесть жирных кислот.

3) Образованием белковых факторов инициации, элонгации и терминации трансляции.

4) Высокой проницаемостью мембран при низких температурах, которая обеспечивается благодаря наличию в липидах большого количества ненасыщенных жирных кислот.

5) Синтезом криопротекторов (сахаров, аминокислот, спиртов), которые понижают температуру замерзания цитоплазмы и снижают вероятность образования кристаллов льда.

6) Синтезом белков, обладающих способностью снижать точку замерзания воды, связываясь с поверхностью ледяных кристаллов и нарушая их нормальную структуру.

7) Усиленным синтезом транспортных белков и повышенной экспрессией генов, продукты которых вовлечены в биогенез мембран и клеточных стенок.

Основные адаптации термофильных микроорганизмов к высокой температуре связаны с:

1) Химическим составом клеточной оболочки, в котором наблюдается с повышенное содержание липидов.

2) Повышенным содержанием насыщенных жирных кислот в цитоплазматических мембранах. У термофильных архей адаптации связаны также наличием монослоя тетраэфиров в мембранах. Часто основу мембранных липидов у них составляет изопреноидная боковая цепь. Липиды представляют собой длинные цепи с множеством побочных ветвей, служащих для приспособления к обитанию при высоких температурах. С повышением температуры проницаемость таких мембран для ионов и низкомолекулярных органических веществ почти не изменяется.

3) Более высокой механической прочностью мембран.

4) Стабильностью белков за счёт увеличения количества внутримолекулярных взаимодействий.

5) Термостабильностью рибосом, благодаря составу и структуре рибосомальных протеинов.

6) Устойчивостью рибосомальной РНК, к действию рибосомальной рибонуклеазы.

7) Повышением содержания Г-Ц-оснований в участках молекул РНК, образующих вторичные структуры.

8) Синтезу термопротекторов – веществ, защищающих внутриклеточные биополимеры от высокой температуры.

9) Наличием специальных гистонов, стабилизирующих структуру ДНК при высоких температурах,

10) Активацией белков теплового шока (молекулярных шаперонов и АТФ-зависимых протеаз).

Многие бактерии также сформировали способность образовывать споры для перенесения неблагоприятных условий, в том числе и температурных (рис. 11).

Длительное сохранение жизнеспособности клеток микроорганизмов при воздействии низких температур используется человеком для их сохранения. В основном применяются следующие методы:

- криоконсервация – замораживание при экстремально низких температурах в специальных средах с добавлением криопротекторов (веществ, уменьшающих содержание внутриклеточной воды и увеличивающих концентрацию растворённых веществ).

- лиофилизация – высушивание микроорганизмов в замороженном состоянии в условиях вакуума, при котором вода удаляется путем перехода из льда в пар, минуя жидкую фазу.

Действие высоких температур на микроорганизмы используется человеком в различных областях:

1) в медицине для уничтожения патогенных микроорганизмов на инструментах и оборудовании.

2) в пищевой промышленности для уничтожения патогенных микроорганизмов в продуктах питания.

3) в лабораторной практике для создания стерильных условий.

Применяются следующие методы:

- стерилизация горячим воздухом в стерилизаторах (сухожаровых шкафах) при температуре 160–200 °С не менее 2 часов.

- автоклавирование – воздействие насыщенного пара под высоким давлением.

- кипячение в воде при температуре 100 °С в течение 30 минут.
- пастеризация, заключающаяся нагретии до 60 °С в течение 60 минут или до 70–80 °С в течение 30 минут.
- фламбирование – прокаливание на открытом огне.

2.2. Давление

Давление является одним из ключевых физических параметров биосферы. Исследование воздействия гидростатического давления на микроорганизмы начали проводиться Клодом ЗоБеллом и Френком Джонсоном в 1949 году. Они доказали существование глубоководных бактерий, устойчивых к давлению. К настоящему времени возникла баробиология – раздел биологии, изучающий роль высокого давления как экологического фактора на живые организмы.

Атмосферное давление – это сила, действующая на единицу площади под действием веса воздуха в атмосфере. Стандартное атмосферное давление на уровне моря составляет 0,1 МПа (1 атм). Большинство микроорганизмов, обитающих на поверхности земли или воды, растут именно при таком давлении и не подвергаются его значительным изменениям.

С повышением высоты над уровнем моря атмосферное давление понижается в связи с уменьшением мощности вышележащего слоя воздуха. На высотах до 77 км при давлении до 1 Па обнаружены бактерии родов *Bacillus*, *Micrococcus*, *Staphylococcus*, *Mycobacterium* и грибы родов *Circinella*, *Aspergillus*, *Papulaspora*, *Penicillium*, *Engyodontium*. Однако в настоящее время не известно, способны ли микроорганизмы расти и размножаться в данных условиях. Поэтому нет однозначного ответа на вопрос, являются ли верхние слои атмосферы Земли местобитанием микроорганизмов, или эти микроорганизмы случайно занесены с поверхности суши и океана [29].

Гидростатическое давление – это давление столба жидкости над условным уровнем, вызванное силой тяжести. В океанах и морях гидростатическое давление увеличивается примерно на 1 атм каждые 10 м глубины.

Эвфотическая (фотическая) зона океана – это тоща воды, в которую проникает солнечный свет. Нижняя граница зоны проходит на глу-

бине, на которую проникает до 1% солнечного света и зависит от степени прозрачности воды. Максимальная глубина может составлять 200 м, где гидростатическое давление достигает около 20 атм (2,03 МПа). Среди микроорганизмов в данной зоне преобладают цианобактерии и гетеротрофные бактерии, диатомовые водоросли, динофлагелляты.

Морские глубины занимают 88% от общей площади или 75% от общего объема мирового океана. Глубоководная биосфера (пьезосфера), находящаяся под влиянием гидростатического давления, вероятно, представляет собой самый большой биотоп Земли. Глубоководная пьезосфера охватывает океанические водные массы на глубине от 1000 м и характеризуется гидростатическим давлением более 10 МПа (100 атм). Самое высокое гидростатическое давление составляет около 110 МПа (более 1000 атм). Оно установлено в наиболее глубокой точке океана – в бездне Челленджера в Марианской впадине (11 км ниже уровня моря). Глубинная биосфера, преимущественно, населена экстремофильными бактериями и археями. Среди бактерий наиболее распространены представители родов *Shewanella*, *Photobacterium*, *Colwellia*, *Moritella*, *Psychromonas*, среди архей – представители классов *Nitrososphaerota*, *Hadesarchaea*, *Archaeoglobi*, *Thermococci*. В последние десятилетия в глубоководной пьезосфере также обнаружено большое разнообразие микроскопических грибов, которые встречаются в разнообразных субстратах: древесине, раковинах моллюсков, экзоскелетах ракообразных, глубоководных отложениях. Дрожжи образуют ассоциации с глубоководными донными животными. К наиболее распространенным грибам относятся представители родов *Acremonium*, *Aspergillus*, *Aureobasidium*, *Candida*, *Capronia*, *Cerrena*, *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Cryptococcus*, *Curvularia*, *Emericellopsis*, *Eurotium*, *Exophiala*, *Fusarium*, *Kluyveromyces*, *Malassezia*, *Metschnikowia*, *Penicillium*, *Phoma*, *Rhodosporidium*, *Rhodotorula*, *Saccharomyces*, *Sagenomella*, *Sporidiobolus*, *Sporobolomyces*, *Tritirachium* [2].

Кроме глубинных зон океанов, повышенным давлением характеризуются глубокие нефтяные скважины.

По отношению к высокому давлению микроорганизмы подразделяют на следующие группы:

I. Барочувствительные (пьезочувствительные) – микроорганизмы, способные расти при давлении около 1 атм. При повышении давления их рост прекращается.

II. Баротолерантные (пьезотолерантные) – микроорганизмы, способные расти в диапазоне давления от 1 атм до 400–600 атм. При более высоком давлении они теряют способность к размножению. Баротолерантные микроорганизмы распространены преимущественно в водной толще, донных осадках морей и океанов, а также в определённых слоях почв.

III. Экстремально баротолерантные – микроорганизмы, которые хорошо растут при давлении выше 600 атм. Встречаются среди грамотрицательных бактерий родов *Colwellia*, *Photobacterium*, *Shewanella* и *Moritella* [30].

IV. Барофильные (пьезофильные) – микроорганизмы, которым для роста необходимо повышенное давление. Подразделяются на:

- умеренные барофилы, которые выдерживают давление до 850 атм.,
- экстремальные барофилы, которые выдерживают давление выше 1000 атм.

Барофилы обнаружены в морских глубинах всех крупных океанов, за исключением Северного Ледовитого. Они могут обитать в различных режимах давления и температуры, включая гидротермальные районы. Большинство пьезофильных бактерий являются грамотрицательными факультативными анаэробами. Они относятся к классу гаммапротеобактерий (*Gammaproteobacteria*) и, преимущественно, являются представителями родов *Shewanella*, *Photobacterium*, *Colwellia*, *Moritella*, *Psychromonas*. К барофильным также относятся сульфатредуцирующие бактерии, например, некоторые штаммы *Marinitoga piezophila*, *Desulfovibrio hydrothermalis*, *Desulfovibrio profundus*, *Thiopfundum lithotrophica*, *Piezobacter thermophilus* [30].

К пьезофильным археям относятся *Thermococcus barophilus*, *Methanopyrus kandleri*, *Pyrococcus abyssi* [30].

Барофильные микроорганизмы могут существовать в различных температурных диапазонах:

Пьезопсихрофилы обитают в пьезосфере океана, где температура, преимущественно, составляет 2–3°C. Примерами служат бактерии *Shewanella piezotolerans*, *Shewanella profunda*, *Desulfovibrio piezophilus*, *Geofilum rubicundum*.

Пьезотермофилы – это пьезофильные микроорганизмы, обитающие вблизи гидротермальных источников при температуре до 400°C.

Примерами являются археи *Thermococcus piezophilus*, *Pyrococcus abyssi*, *Methanopyrus kandleri*.

Пьезомезофилы – это барофильные микроорганизмы, оптимум роста которых находится в пределах средних температур.

Воздействие высокого давления на микроорганизмы вызывает изменения в морфологии клеток, приводит к ингибированию метаболических реакций, необходимых для поддержания жизнедеятельности, влияет на генетические механизмы.

Устойчивость прокариот к давлению превышает устойчивость эукариот. Среди бактерий грамположительные устойчивее в сравнении с грамотрицательным [31].

Воздействие высокого давления на бактерии вызывает различные нарушения:

1) Морфологические изменения включают:

- Повреждение клеточной мембраны. При воздействии высокого давления в первую очередь повреждается клеточная мембрана: нарушается её проницаемость и целостность, происходит деформация. Так как одна из основных функций клеточной мембраны – поддержание морфологии клеток, её деформация способствует появлению других морфологических изменений.

- Образование пустот в цитоплазме.

- Разрушение клеточных структур, в том числе уменьшение количества рибосом, ответственных за синтез белка.

- Раздавливание или разрушение клеток.

В качестве примера морфологических изменений бактериальной клетки под влиянием высокого давления на рисунке 35 приведена электронная микрофотография, демонстрирующая воздействие 500 МПа в течение 30 минут на кишечную палочку (*Escherichia coli*) и золотистый стафилококк (*Staphylococcus aureus*). Под воздействием высокого давления мембраны и стенки бактериальных клеток сморщились и деформировались, в цитоплазме образовались частичные пустоты, клеточные жидкости вытекли из-за разрывов.

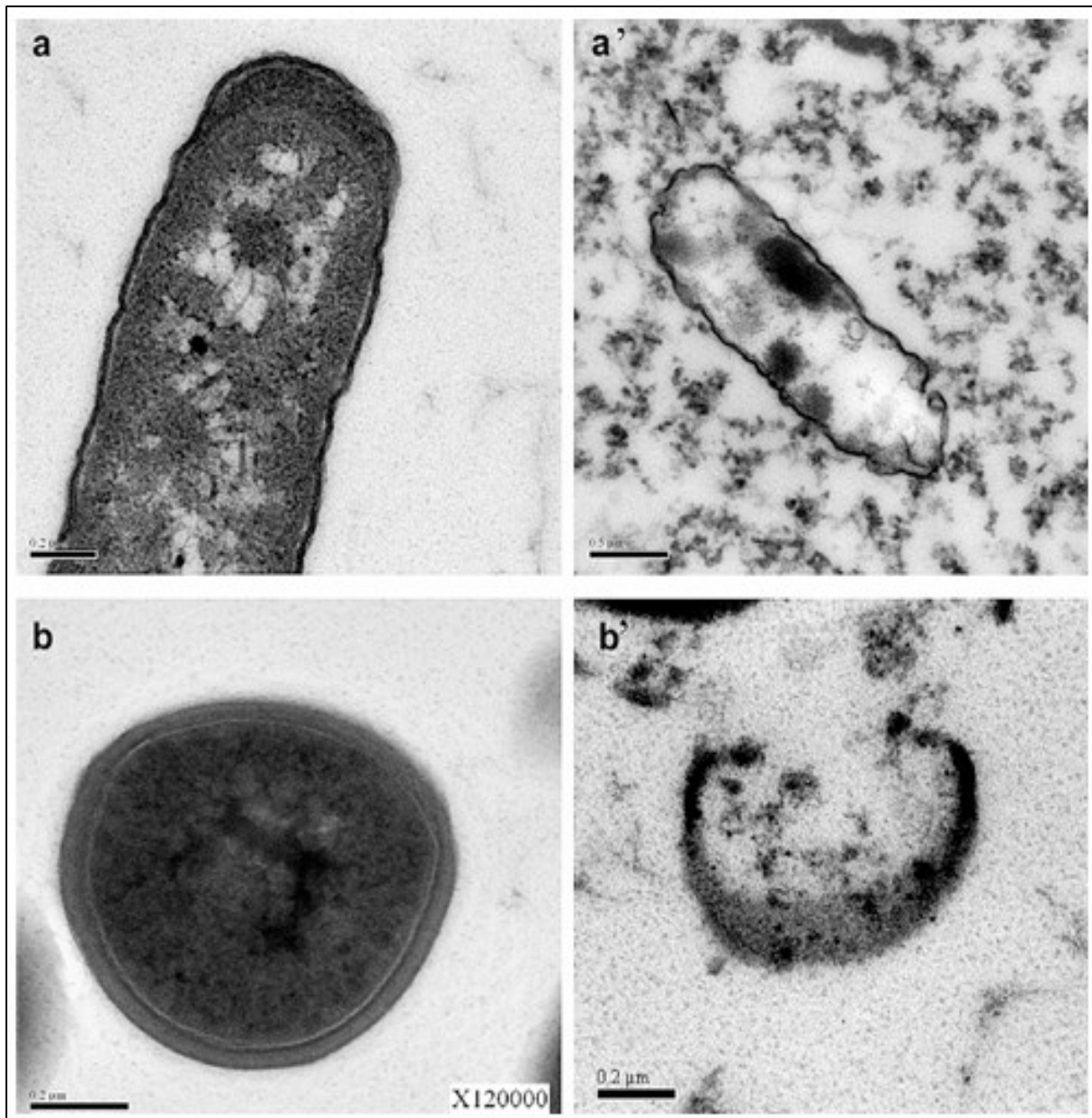


Рис. 35. Электронная микрофотография, демонстрирующая воздействие 500 МПа в течение 30 минут на кишечную палочку (*Escherichia coli*) и золотистый стафилококк (*Staphylococcus aureus*). а – необработанная *E. coli*; а' – обработанная высоким давлением *E. coli*; б – необработанный *S. aureus*; б' – обработанный высоким давлением *S. aureus* [32]

- 2) Нарушение физиологических функций включает:
- нарушение нормального обмена веществ.
 - подавление синтеза АТФ.
 - активацию или инактивацию ферментов в зависимости от присутствия конкретным ферментам способности противостоять стрессу, связанному с давлением.

- ограничение потока протонов и изменение внутриклеточного значения рН.

- изменение конфигурации рибосом, приводящее к подавлению синтеза белка.

- обратимые или необратимые структурные изменения белков. Высокое давление влияет на функциональные белки клеточных мембран, а также внутриклеточные белки, ответственные за репликацию, поддержание структурной целостности, регулирование метаболической активности. Степень денатурации зависит от типа белка, величины давления и времени воздействия. Действие высокого давления на белки связано с разрывом нековалентных связей в белковых молекулах. Первичная структура белка включает пептидные цепи, образованные из ковалентных связей аминокислотных последовательностей, которые не разрушаются при воздействии высокого давления. Следовательно, первичные структуры белка остаются неповреждёнными. Вторичные структуры белка состоят из пептидных цепей, стабилизированных водородными связями, которые разрываются при воздействии давления около 700 МПа, что приводит к необратимым реакциям денатурации. Третичная и четвертичная структура белка стабилизированы нековалентными связями, поэтому чувствительны к давлению. Высокое давление может приводить к необратимой денатурации ключевых белков или ингибированию восстановления белков, вызывая гибель клеток [31].

- повреждение газовых вакуолей (аэросом).

- замедление реакций брожения, усиление реакций поглощения газов.

3) Изменения в генетическом материале включают:

- подавление активности ферментов репликации ДНК и транскрипции.

- изменения в конформации нуклеоидов, конденсацию генетического материала, в следствие которой разрушается хромосомная ДНК (рис. 36).

- агрегацию цитозольных белков (рис. 37) [31, 33].

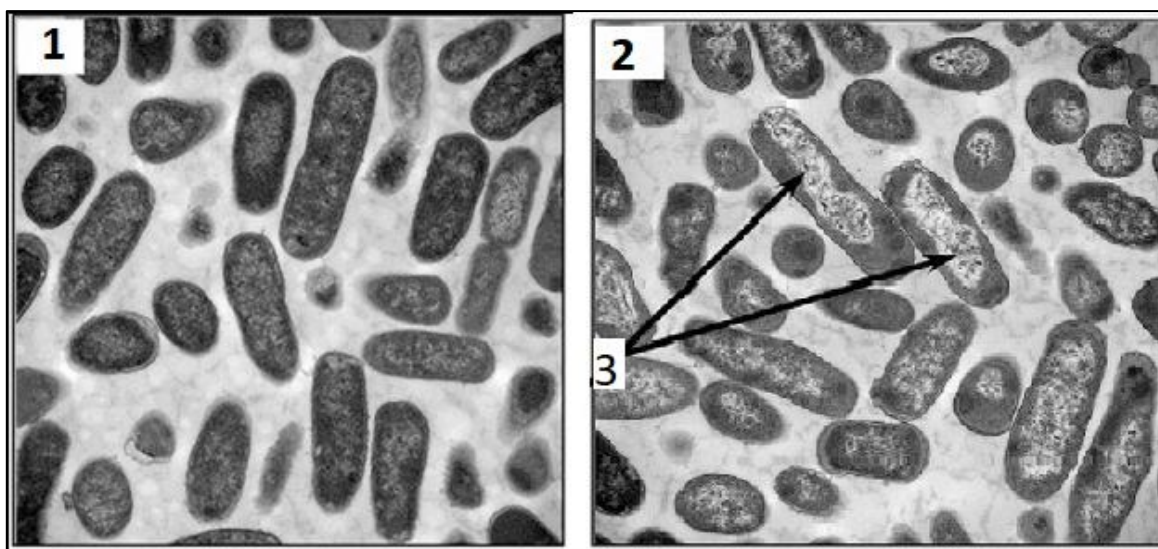


Рис. 36. Микрофотографии *Escherichia coli*. 1 – воздействие 0,1 МПа при 25°С., 2 – воздействие 150 МПа при -20 °С, 3 – стрелками показаны конденсированные нуклеоиды [33]

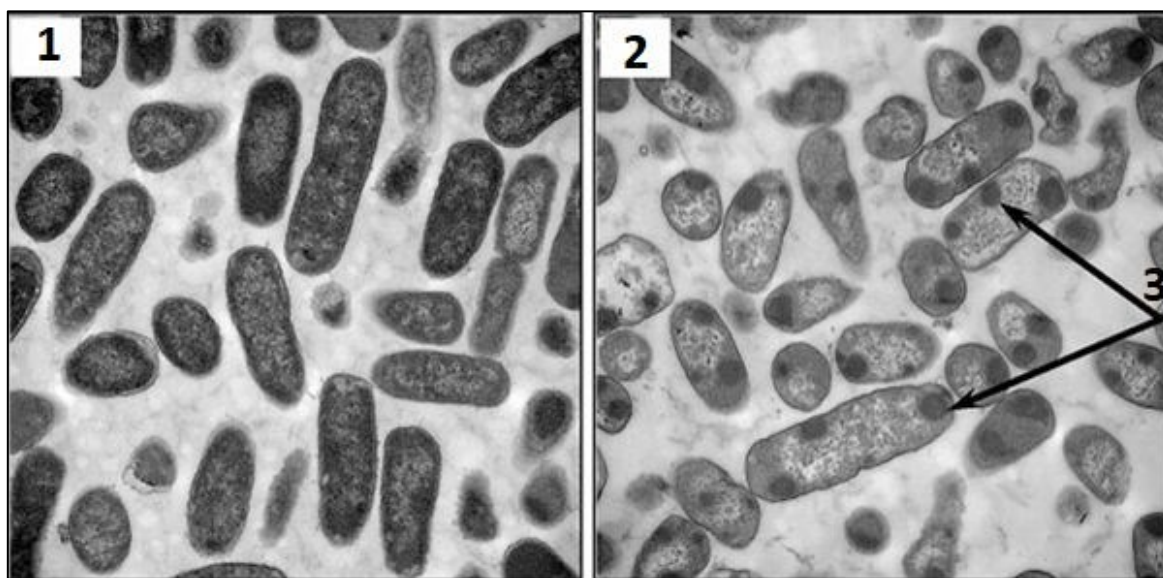


Рис. 37. Микрофотографии *Escherichia coli* при 25°С. 1 – воздействие 0,1 МПа, 2 – воздействие 350 МПа, 3 – стрелками показаны агрегированные белки [33]

В неблагоприятных условиях некоторые бактерии способны образовывать эндоспоры, позволяющие находиться в состоянии покоя в течение длительного времени. В форме эндоспоры бактерии устойчивее к высокому давлению по сравнению с вегетативным состоянием. При температуре окружающей среды около 20–25 °С споры некоторых бактерий (например, представителей родов *Bacillus* и *Clostridium*) способны выдержать давление до 1000 МПа и более. Однако обработка

высоким давлением в сочетании с повышенной температурой может оказывать негативное влияние даже на споры этих бактерий, приводя к их деформации, нарушению целостности, вытеканию содержимого (рис. 38) [31, 34].



Рис. 38. Просвечивающая электронная микроскопия спор *Bacillus subtilis*. 1 – необработанные споры; 2, 3 – споры, обработанные давлением 400 МПа в течение 30 минут при температуре 55°C [34]

Устойчивость бактерий к высокому давлению снижается во время деления. Это связано с тем, что в стационарной фазе они имеют целостную клеточную структуру и защищены клеточной стенкой и мембранами [31].

Воздействие высоко давления на вирусы вызывает их инактивацию – потерю способности вызывать инфекцию. При этом наблюдаются следующие физиологические и морфологические нарушения:

- Денатурация белков, которая приводит к разрушению капсида.
- Нарушение целостности липидной мембраны (суперкапсида) у сложных вирусов (например, у ВИЧ).
- У бактериофагов наблюдается втягивание хвостовой пластинки при сокращении оболочки хвоста и обнажение дистального конца центрального ствола [35].

Для вирусов характерны различные уровни давления для инактивации. Например, вирус гепатита А (HAV) эффективно инактивируется при 450 МПа в течение 5 минут, SARS-CoV-2 значительно разрушается при 500–600 МПа, вирус полиомиелита практически не инактивируется даже при воздействии 600 МПа в течение 1 часа при комнатной температуре.

Адаптация микроорганизмов к повышенному давлению связана с:

- наличием в составе липидов клеточных мембран полиеновых кислот, которые имеют относительно низкую температуру плавления и сохраняют текучесть липидного слоя. Состав жирных кислот в мембранах способен изменяться в зависимости от величины давления [31, 36].

- наличием регуляторных генов. Например, клетки сальмонеллы в стационарной фазе экспрессируют альтернативный σ -фактор, что приводит к экспрессии более 35 генов, которые обеспечивают устойчивость к стрессу и изменения в метаболизме, структуре и морфологии. Типичная генная регуляция механизма устойчивости к стрессу включает накопление в клетке значительного количества белков теплового шока (DnaK, Lon, ClpPX), которые восстанавливают повреждения в клеточных белках, связанных с их денатурацией при высоком давлении [31].

- устойчивость к высокому давлению частично обусловлена синтезом защитных белков, например, белка RpoS у *E. coli* и sB у *Listeria monocytogenes*, что приводит к усилению реакции бактерий на стресс [31].

Действие высокого давления на микроорганизмы используется человеком в различных областях:

- 1) в пищевой промышленности для уничтожения патогенных микроорганизмов в продуктах питания. Применяются такие методы, как:

- автоклавирование – метод стерилизации, основанный на воздействии насыщенного пара под высоким давлением. Используется для стерилизации продуктов питания, упакованных в различные виды тары.

- технология обработки пищевых продуктов высоким давлением (High Pressure Processing – ННР). Данная технология позволяет без использования термической обработки не только уничтожить патогенные микроорганизмы, но и продлить срок хранения продуктов, сохранив при этом витамины, антиоксиданты и минералы, а также вкусовые качества.

2) в медицине применяется автоклавирование для уничтожения микроорганизмов на медицинских инструментах и материалах.

Действие низкого давления на микроорганизмы в настоящее время используется при изучении их выживаемости в условиях вакуума. Подобные исследования позволяют прогнозировать потенциальную продолжительность сохранения жизнеспособности микроорганизмов в открытом космосе, а также изучать возможность формирования инопланетных биосфер земного типа [29].

2.3. Отношение к молекулярному кислороду

В окружающей среде кислород находится связанном состоянии в составе молекул воды, органических и неорганических соединений, а также в свободном состоянии в форме молекулярного кислорода (O_2).

Объёмная доля молекулярного кислорода в атмосферном воздухе составляет 20,95%.

Кислород является фактором, определяющим окислительно-восстановительные условия среды, а также служит важнейшим катаболическим субстратом, акцептором электронов для аэробных микроорганизмов. Подавляющее большинство организмов удовлетворяет свои потребности в этом элементе, используя кислород, как в связанной, так и в свободной формах.

По отношению микроорганизмов к молекулярному кислороду их принято подразделять на следующие группы:

1. Обязательные аэробы. Они развиваются при наличии в атмосфере не менее 20% кислорода и не способны получать энергию путем брожения. Обязательные аэробы защищаются от чрезмерного окисления выделением в среду сильных восстановителей. Они синтезируют ферменты оксидазы, с помощью которых осуществляется перенос водорода от окисляемого субстрата к кислороду воздуха [37, 38].

II. Микроаэрофилы. Нуждаются в значительно меньшем количестве кислорода. Некоторые представители могут расти, если содержание O_2 в окружающей среде составляет около 2%. Высокая концентрация кислорода задерживает их рост. Потребность в низкой концентрации кислорода связана с метаболическими особенностями этих микроорганизмов [37, 38].

III. Факультативные анаэробы. Способны расти как в присутствии, так и в отсутствии кислорода. В присутствии кислорода они используют в процессах биологического окисления атмосферный кислород в качестве конечного акцептора водорода. При недостатке кислорода в качестве акцептора они используют нитраты, сульфаты и другие вещества. Типичными представителями факультативных анаэробов являются бактерии *Escherichia coli*, *Streptococcus pneumoniae*, *Staphylococcus* sp., *Salmonella*, *Listeria* sp., *Shewanella oneidensis*, *Yersinia pestis*, дрожжи *Saccharomyces cerevisiae*. Факультативные анаэробы могут осуществлять процессы брожения. Например, кишечная палочка на среде с углеводами развивается как анаэроб, сбрасывая сахара, а затем начинает использовать кислород, как типичный аэробный организм, окисляя образовавшиеся продукты брожения до диоксида углерода и воды [37, 38].

IV. Обязательные анаэробы. Растут в условиях полного отсутствия кислорода в среде обитания. Кислород оказывает на них ингибирующее воздействие, что обусловлено образованием токсичного пероксида водорода. У анаэробных бактерий отсутствуют ферменты детоксикации пероксида и свободных радикалов кислорода, образующихся в ходе обмена веществ в присутствии кислорода. Примерами служат археи *Methanobacterium* sp., *Methanococcus* sp., *Methanosarcina* sp., *Methanospirillum* sp., бактерии *Clostridium* sp., *Bacteroides* sp., *Butyrivibrio* sp., *Fusobacterium* sp., грибы *Anaeromyces* sp., *Caecomyces* sp., *Cyllumyces* sp., *Neocalimastix* sp., *Orpinomyces* sp., *Piromyces* sp., простейшие *Breviata anathema*, *Lenisia limosa*, *Pygmaia bifirma*, *Subulatomonas tetraspora* [37, 38].

Для нейтрализации токсических форм кислорода микроорганизмы выработали следующие защитные механизмы, направленные на нейтрализацию пероксида водорода и свободных радикалов кислорода, которые могут повреждать клеточные структуры:

- 1) Ферментные системы.

2) Выработка клеточных метаболитов (насыщенных жирных кислот, липидов, аминокислот).

3) Витамины (Е, С, β -каротин) и другие низкомолекулярные соединения, обладающие антиоксидантными свойствами.

2.4. Кислотность среды

Кислотность среды (рН) – это величина, выражающая концентрацию ионов водорода в растворе. Представляет собой отрицательный десятичный логарифм концентрации ионов водорода. Различают кислую, щелочную и нейтральную среду (рис. 39).



Рис. 39. Шкала рН

Кислотность является одним из наиболее важных факторов, определяющих рост и размножение микроорганизмов. Концентрация ионов водорода может влиять на клетку непосредственно (прямо) и опосредованно (косвенно).

Прямое влияние заключается в воздействии на электрический заряд клетки, состояние мембраны, возможность протекания окислительно-восстановительных реакций. При низких значениях рН увеличивается суммарный положительный заряд на поверхности клетки, при высоких – суммарный отрицательный заряд.

Косвенное влияние выражается в воздействии на ионное состояние и доступность многих неорганических ионов и метаболитов, стабильность макромолекул.

При низких значениях рН понижается растворимость углекислоты, являющейся источником углерода для автотрофных прокариот. Органические кислоты в кислой среде находятся в недиссоциированной форме, легко проникают в клетку, становясь токсичными для нее. Также возрастает растворимость некоторых катионов металлов (Cu^{2+} , Mo^{2+} , Mg^{2+} , Al^{3+}) и их концентрации достигают токсичных значений.

При высоких значениях рН растворимость многих катионов, необходимых клетке (Fe^{2+} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+}), снижается, они выпадают в осадок и становятся недоступными для микроорганизмов.

В свою очередь жизнедеятельность микроорганизмов может приводить к изменению рН среды. Например, подкисление среды вызывают окисление сульфида до серной кислоты тионовыми бактериями, превращение аммиака до нитратов в процессе нитрификации. К подщелачиванию среды приводит дезаминирование белков и аминокислот аммонификаторами, разложение мочевины уробактериями, а также фотоассимиляция CO_2 [37].

В зависимости от отношения к кислотности среды, микроорганизмы подразделяются на следующие группы (рис. 40):

I. Нейтрофилы. Растут при рН от 4 до 9, оптимум находится в диапазоне 6–8. К нейтрофилам относится большинство микроорганизмов.

II. Кислотоустойчивые микроорганизмы. Могут расти в диапазоне рН от 1 до 9, оптимум находится в диапазоне 6–8. К ним относятся многие бактерии, продуцирующие органические кислоты (уксуснокислые, молочнокислые, и другие). Примером может служить *Sarcina ventriculi*.

III. Щелочеустойчивые микроорганизмы. Могут расти в диапазоне рН от 4 до 11, оптимум находится в диапазоне 6–8. К ним относятся многие энтеробактерии

IV. Ацидофилы – микроорганизмы, обитающие в условиях высокой кислотности, таких как: кислые озера, некоторые гидротермальные системы, кислые сульфатные почвы, сульфидные реголиты и руды, угольные шахты, горные отвалы. Оптимум их роста находится в диапазоне рН от 2 до 4. Одним из преимуществ ацидофилов является наличие градиента рН, который можно использовать для генерации АТФ с помощью мембраносвязанных АТФаз. Наличие положительных мем-

бренных потенциалов обеспечивает их толерантность к катионам металлов, однако, повышает чувствительность к анионам (кроме сульфатов) [39]. Ацидофилы подразделяются на следующие группы:

- Облигатные ацидофилы. Могут расти при рН от 1 до 5. Типичными представителями облигатных ацидофилов служат бактерии *Alicyclobacillus acidocaldarius*, *Acidithiobacillus thiooxidans*, *Leptospirillum ferrooxidans*, *Acidiphilium cryptum*, *Acidiphilium acidophilum*, *Acetobacter aceti*, археи *Thermoplasma acidophilum*, *Sulfolobus acidocaldarius*, *Sulfolobus solfataricus*, *Metallosphaera sedula*, *Acidianus brierleyi*, *Picrophilus torridus*, грибы *Trichoderma acidophilum*, *Fusarium acidiphilum*, *Acontium cylatium*, ацидофильные штаммы *Aspergillus niger*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Penicillium citrinum*, а также красные водоросли *Cyanidium*.

- Факультативные ацидофилы. Способны расти в диапазоне рН от 1 до 9. Примерами являются бактерии *Lactobacillus acidophilus*, *Lactococcus lactis*, *Lactobacillus plantarum*, *Streptococcus thermophilus*, *Bacillus coagulans*, *Pseudomonas putida*, грибы *Mucor hiemalis*, *Aspergillus niger*, *Penicillium chrysogenum*, *Fusarium oxysporum*.

V. Алкалофилы – микроорганизмы, обитающие в условиях повышенной щёлочности, таких как: природные содовые озера, щелочные солончаки, подземные щелочные воды, щелочные отходы промышленных производств, а также почвы, обогащённые щелочными минералами и подвергнутые аммонизации в результате промышленных процессов. Алкалофилы подразделяются на следующие группы:

- Облигатные алкалофилы. Способны расти в диапазоне рН 8–11,5, с оптимумом от 9 до 11. Примерами являются бактерии *Alkalibacterium iburiense*, *Amphibacillus xylanus*, *Geoalkalibacter ferrihydriticus*, *Bacillus okhensis*, археи *Natronobacterium gregoryi*, *Natronobacterium pharaonis*, *Natronobacterium magadii*, *Natronococcus occultus*, *Natronomonas pharaonis*, *Halorubrum alkaliphilum*, грибы родов *Sodiomyces* и *Thielavia*.

- Факультативные алкалофилы. Способны расти в диапазоне рН 5–11,5, с оптимумом от 9 до 10,5. Примерами являются бактерии *Bacillus aequororis*, *Alkalihalobacillus pseudofirmus*, *Alkalihalobacillus halodurans*, *Exiguobacterium aurantiacum*, археи *Natronomonas halophil*, *Natronococcus amylolyticus*, грибы *Emericellopsis alkalina*.



Рис. 40. Группы микроорганизмов по отношению к кислотности среды. Чёрными отрезками показаны границы pH, красным выделены зоны оптимума [37]

Для преодоления экстремально низких и высоких значений pH микроорганизмы выработали ряд адаптаций.

Адаптации ацидофилов к повышенной кислотности:

1) Поддержание нейтрального внутриклеточного pH за счёт водородных помп и протонных насосов.

2) Стабилизация клеточной мембраны за счёт высокого содержания сфинголипидов и стерина. Также модификации жирных кислот, при которых может меняться степень насыщенности и длина цепей. Благодаря наличию циклопентановых колец и многочисленных метильных групп, мембраны архей становятся менее проницаемы для протонов. Это позволяет экстремальным ацидофильным археям расти при значениях pH менее 1 [37, 39].

3) Адаптация белков и ферментов. Большинство цитоплазматических ферментов имеют оптимумы pH, близкие к 7. Но некоторые внутриклеточные ферменты ацидофилов сохраняют активность в кислой среде. Внеклеточные ферменты и окислительно-восстановительные белки (например, рустицианин) расположенные в периплазме грамотрицательных ацидофилов, при необходимости, могут быть активны при низком pH [37, 39]. Структура белков может включать дополнительные ионные связи и гидрофобные взаимодействия, повышающие устойчивость к денатурации.

4) Использование альтернативных доноров электронов.

5) Синтез стресс-протекторов – соединений, стабилизирующих клеточные структуры и поддерживающих метаболизм в условиях

стресса, вызванного закислением среды. К таким веществам относятся: трегалоза, пролин, эктоин, бетаины, белки теплового шока и шапероны, глутатион, стеринны, и другие.

Адаптации алкалофилов к повышенной щёлочности:

1) Поддержание внутриклеточного рН-гомеостаза за счёт протонных насосов, буферных систем цитоплазмы, а также Na^+/H^+ -антипортеров – транспортных систем, которые выкачивают Na^+ из клетки и закачивают H^+ , что компенсирует дефицит протонов во внешней среде.

2) Клеточные мембраны содержат модифицированные липиды: у бактерий – это циклопропановые жирные кислоты, у архей – тетраэфирные липиды с полярными головными группами, у грибов повышенное содержание сфинголипидов.

3) Клеточная стенка содержит соединения с карбоксильными группами, отрицательный заряд которых отталкивает OH^- и адсорбирует H^+ и ионы Na^+ .

4) Адаптация белков и ферментов. Ферменты, сохраняющие стабильность при высоком рН, включают: щелочные протеазы, липазы, амилазы. Структурные изменения белков заключаются в наличии дополнительных ионных связей, гидрофобных взаимодействий и гликозилировании.

5) Регуляция экспрессии генов.

6) Использование альтернативных доноров электронов.

7) Синтез стресс-протекторов и защитных соединений (шаперонов, антиоксидантов, трегалозы, глутатиона).

2.5. Водная активность

Вода в окружающей среде встречается в трёх агрегатных состояниях:

1) Твердое (лед, снег, иней, град).

2) Жидкое (поверхностные и подземные воды, атмосферные осадки, почвенная вода).

3) Газообразное (водяной пар, туман).

Вода является важнейшим фактором для жизнедеятельности микроорганизмов, составляет около 80–90% их массы и выполняет следующие функции:

- 1) поддерживает тургорное давление клеток,
- 2) служит средой для химических реакций метаболизма,
- 3) обеспечивает транспорт питательных веществ внутрь клетки,
- 4) участвует в удалении продуктов жизнедеятельности из клетки.

Микроорганизмы могут существовать только при наличии в среде свободной воды в жидкой фазе.

Водная активность (a_w) – это показатель доступности воды для биологических и химических процессов. Отражает энергетическое состояние воды и её пригодность для участия в реакциях. Формула для расчёта водной активности:

$$a_w = \frac{P}{P_0},$$

где P – парциальное давление водяного пара над продуктом; P_0 – давление пара чистой воды при той же температуре.

Для химически чистой воды $a_w = 1$. Этот показатель снижается при повышении концентрации растворённых веществ.

Снижение водной активности может быть связано со снижением концентрации воды в растворе вследствие адсорбции воды на твёрдых субстратах, испарения, замерзания. А также при взаимодействии молекул воды с растворёнными веществами.

Величина водной активности, при которой возможен рост микроорганизмов, находится в диапазоне 0,6–0,99. При снижении данного показателя микроорганизмы испытывают дефицит влаги, содержание воды в клетке уменьшается, что приводит к уменьшению внутриклеточного объёма и нарушению работы клеточных систем. При этом микроорганизмы жизнедеятельность микроорганизмов замедляется, они перестают размножаться. При восстановлении оптимальных значений a_w они могут возобновить рост.

По отношению к водному потенциалу различают следующие группы микроорганизмов:

I. Гигрофилы. Развиваются в диапазоне водной активности 0,92–0,99. Примерами являются бактерии *Bacillus cereus*, *Streptococcus pyogenes*, *Klebsiella pneumoniae*, *Vibrio cholerae*, *Campylobacter jejuni*, археи *Cenarchaeum symbiosum*, *Nitrosopumilus maritimus*, *Methanobacterium formicicum*, *Methanosaeta concilii*, *Methanosarcina barkeri*, грибы *Ophiobolus graminis*, *Verticillium albo-atrum*, а также простейшие и водоросли.

II. Мезофилы. Развиваются в диапазоне водной активности 0,9–0,95. Примерами являются бактерии *Enterococcus faecalis*, археи *Methanohalophilus euhalobius*, *Natronomonas* sp., грибы рода *Phycomyces*.

III. Ксерофилы. Развиваются при водной активности ниже 0,8. Обнаруживаются в том числе в сухих пустынях, где создаются условия для обитания устойчивых к высыханию микроорганизмов. Примерами являются бактерии *Salisaeta longa*, *Staphylococcus aureus*, *Salinibacter ruber*, *Halorhodospira* sp., археи *Halobacterium* sp., *Haloarchaea* sp., *Halococcus* sp., грибы *Cryomyces antarcticus*, *Xeromyces bisporus*, *Aspergillus penicillioides*, *Aspergillus glaucus*, *Aspergillus repens*, *Eurotium chevalieri*, *Wallemia sebi*, *Zygosaccharomyces rouxii*, *Saccharomyces rouxii*.

Для существования в условиях низкой водной активности ксерофилы выработали ряд адаптаций:

1) Модификация клеточных мембран и утолщение клеточной стенки. У бактерий наблюдается увеличение доли насыщенных жирных кислот для снижения текучести, у грибов – изменение соотношения фосфолипидов и стерина. А также снижение проницаемости мембран для предотвращения утечки осмолитов.

2) Регуляция ионного баланса. Включает активный транспорт ионов для поддержания осмотического равновесия и выведение избыточных солей.

3) Повышение содержания воды в клетке в процессе окислительно-восстановительных реакций [36].

4) Синтез стрессовых белков (шаперонов, антиоксидантных ферментов, белков, стабилизирующих ДНК и рибосомы).

5) Синтез и накопление осмолитов (трегалозы, глицерина, бетаина, карнитина, пролина, эктоина).

6) Образование слизистых капсул [36].

7) Образование устойчивых защитных структур: эндоспор бактерий, спор грибов, цист у простейших [36].

Водная активность зависит от концентраций солей, поэтому связана с солёностью среды, которой более подробно посвящён раздел 2.6.

Кроме того, на водную активность оказывает влияние содержание сахаров в среде. Сахара присутствуют в окружающей среде в рас-

тениях и водорослях в форме углеводов. Высокое содержание их обнаруживается в соках растений, плодах и ягодах, нектаре цветов, мёде, биологических жидкостях животных, в том числе молоке млекопитающих. В почву сахара попадают в составе корневых экссудатов и при разложении растительных остатков. Кроме того, высокое содержание сахаров наблюдается в отходах сахарного производства, пищевой промышленности, откуда они также могут поступать в окружающую среду.

Сахара могут как стимулировать, так и подавлять рост и развитие микроорганизмов. При низких концентрациях они выступают субстратом для многих микроорганизмов. При высокой концентрации в среде возникает осмотический эффект, при котором осмотическое давление в окружающей среде становится выше, чем внутри клетки. Это приводит к выходу воды из клетки наружу. В клетке происходит плазмолиз, при котором протопласт отделяется от клеточной стенки. Метаболические процессы замедляются или останавливаются, размножение большинства микроорганизмов подавляется или прекращается.

Некоторые микроорганизмы способны расти и развиваться только при концентрациях сахаров менее 1%. Они обитают в пресных водоёмах, почвах с низким содержанием органических веществ, глубинных слоях океана.

Другие микроорганизмы растут при концентрациях сахаров от 1% до 10%. Примерами являются молочнокислые бактерии рода *Lactobacillus*, уксуснокислые бактерии рода *Acetobacter*, *Streptococcus thermophilus*, дрожжи *Saccharomyces cerevisiae*. Эти микроорганизмы участвуют в процессах брожения и разложения органических веществ. Сахара служат основным источником углерода и энергии.

Осмоторантные микроорганизмы способны расти при содержании сахаров до 30–50%, хотя оптимальными для них являются более низкие концентрации. Примерами служат некоторые штаммы молочнокислых бактерий рода *Leuconostoc*, отдельные виды дрожжей.

Осмофильные микроорганизмы оптимально растут и размножаются только при концентрациях сахаров от 50% до 80%. Примерами являются бактерии *Lactobacillus plantarum*, дрожжи *Zygosaccharomyces rouxii*, некоторые виды осмофильных плесневых грибов (отдельные штаммы *Aspergillus*, *Penicillium*).

Адаптации осмофильных микроорганизмов к высоким содержаниям сахаров включают:

1) Изменение состава клеточной мембраны для поддержания её текучести и функциональности. Увеличивается доля насыщенных жирных кислот у бактерий. У грибов изменяется соотношение фосфолипидов и стероидов и синтезируется эргостерол.

2) Адаптацию ферментов. Синтезируются изоферменты, проявляющие активность при высокой осмолярности. Повышается стабильность ферментов за счёт связывания с осмолитами.

3) Синтез и накопление осмолитов (трегалозы, глицерина, бетаина, эктоина, пролина и других).

4) Синтез защитных белков (шаперонов, белков теплового шока).

5) Регуляцию ионного баланса за счет активации аквапоринов, усиления работы ионных насосов, а также синтеза гидрофильных белков, удерживающих воду внутри клетки.

6) Изменение транспорта сахаров, которое включает активацию специфических транспортеров для поглощения сахаров при их высокой концентрации в среде, оптимизацию работы фосфотрансферазной системы у бактерий и регуляцию симпортов и антипортов для поддержания ионного баланса.

7) Регуляцию экспрессии генов таких как, гены синтеза осмолитов, защитных белков, транспорта ионов и сахаров.

8) Образование слизистых капсул и экзополисахаридов, которые создают дополнительный барьер против обезвоживания и удерживают влагу вокруг клетки.

9) Замедление общего метаболизма для экономии ресурсов.

10) Использование сахаров в качестве субстрата для синтеза защитных соединений.

2.6. Солёность среды

Солёность отражает содержание растворённых солей в воде или содержание солей в почве.

Средняя солёность вод Мирового океана составляет 35 ‰ или 35 г/кг, и распределяется зонально. В тропических широтах она максимальная (38 ‰), экваториальных составляет 34 ‰, в полярных районах – около 32 ‰. Средняя солёность рек – около 0,1 г/кг. Озёра могут

иметь широкий диапазон солёности – от 0,01 г/кг и менее до нескольких сотен г/кг.

Гиперсолёные среды в окружающей среде – это водоёмы, солёность которых превышает среднеокеаническую (35 г/кг) и может достигать 300–400 г/кг. К ним относятся:

- месторождения минеральных солей,
- гиперсолёные озёра. Например, Эльтон (200–500 г/кг), Мёртвое море (260–270 г/кг).
- глубоководные гиперсолёные бассейны, которые встречаются в донных понижениях морей и океанов. Обнаружены в Мексиканском заливе, Средиземном и Красном морях.
- искусственные гиперсолёные водоёмы, образовавшиеся в результате добычи ископаемой соли, например, гиперсолёные озёра Соль-Илецка (солёность достигает 320–340 г/кг).

Образование гиперсолёных водоемов в теплом или пустынном климате происходит благодаря интенсивному испарению воды. В полярных регионах замерзание воды приводит к вытеснению солей из льда и переходу её в незамерзающую жидкую часть.

Солёность почвы зависит от содержания ионов Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- . Процесс накопления солей в почве называется засолением. Первичное засоление связано почвообразующими материнскими породами, рельефом, климатическими условиями, выветриванием минералов, вулканической активностью, контактом с минерализованными грунтовыми водами, разложением мёртвых живых организмов. Вторичное засоление связано с антропогенной деятельностью: осушением, орошением минерализованными водами, нерациональным использованием водных и земельных ресурсов.

Солёность действует на клетки как осмотический фактор. Для своего существования клетки должны поддерживать тургор: мембрана должна плотно прилегать к клеточной стенке. При нарушении этого состояния происходит плазмолиз.

По отношению к солёности микроорганизмы классифицируются исходя из оптимального солесодержания, необходимого для их роста, а также наличия у них обязательной потребности в соли. Выделяют следующие экологические группы:

I. Негалофильные. Развиваются в среде с содержанием солей от менее чем 0,01% до 3%. Некоторые из этих микроорганизмов могут существовать даже в дистиллированной воде. Они не нуждаются в NaCl для своей жизнедеятельности. К этой группе относятся многочисленные бактерии, обитающие в пресных водах, почвах, связанные с организмом человека, животных и растениями. Типичным представителем является *Escherichia coli*. Также примерами могут служить бактерии *Spirillum volutans*, *Shigella sonnei*, археи *Methanobacterium formicicum*, грибы *Alternaria alternata*, зеленые водоросли *Hydrodictyon reticulatum*, диатомовые водоросли *Tabellaria flocculosa*, *Tabellaria fenestrata*, *Pinnularia* sp., харовые водоросли рода *Nitella*.

II. Слабогалофильные. Растут при концентрации NaCl от 1,5% до 5 %.

III. Галотолерантные. Могут расти при концентрации солей до 13%. Часто обитают в местах с изменяющейся солёностью, например, в почве, где концентрация почвенного раствора резко меняется в зависимости от дождей или засухи. Примерами являются бактерии *Bacillus megaterium*, *Salmonella enterica*, археи *Methanosarcina barkeri*, *Methanocaldococcus jannaschii*, грибы *Aspergillus niger*, *Trichoderma viride*, *Fusarium oxysporum*, *Fusarium solani*, *Debaryomyces hansenii*, *Penicillium chrysogenum*, *Chaetomium globosum*, зеленые водоросли *Tetraselmis viridis*, *Chlorella vulgaris*.

IV. Умеренные галофилы. Растут при концентрациях хлорида натрия от 5% до 15%. Примерами служат бактерии *Marinobacter algicola*, *Marinobacter hydrocarbonoclasticus*, *Marinomonas communis*, *Proteus vulgaris*, *Oceanospirillum linum*, *Alteromonas macleodii*, *Shewanella putrefaciens*, *Microcoleus chthonoplastes*, грибы *Aspergillus caesiellus*, простейшие *Euplotes qatarensis*, *Pharyngomonas turkanaensis*, *Tulamoeba bucina*, зеленые водоросли *Dunaliella tertiolecta*, *Prasiola delicata*, диатомовые водоросли *Phaeodactylum tricornerutum*, *Thalassiosira oceanica*.

V. Экстремальные галофилы. Развиваются при концентрации NaCl от 12–15 % до насыщенных растворов соли (30%). Примерами могут служить бактерии *Actinopolyspora halophila*, *Ectothiorhodospira halophila*, *Salisaeta longa*, *Salinibacter ruber*, археи *Haloarcula marismortui*, *Haloarcula argentinensis*, *Haloarcula vallismortis*, *Haloferax volcanii*, *Halobacterium salinarum*, *Halococcus morrhuae*,

Natronobacterium sp., *Natronococcus* sp., грибы *Wallemia ichthyophaga*, *Aspergillus atacamensis*, *Aspergillus salinarus*, *Aspergillus salisburgensis*, простейшие *Halocafeteria seosinensis*, *Trimyema koreanum*, *Platynematum salinarum*, *Rhopalophrya salina*, *Pharyngomonas kirbyi*, *Pleurostomum flabellatum*, *Euplaesiobystra hypersalinica*, *Tulamoeba peronaphora*, *Palustrimonas yorkeensis*, *Colpodella pugnax*, *Colpodella turpis*, зеленые водоросли *Dunaliella salina*, *Dunaliella viridis*.

Адаптации экстремально галофильных микроорганизмов к высокому содержанию солей включают:

1) Модификацию мембран. У архей мембраны построены на основе эфирных липидов с разветвлёнными изопреноидными цепями, что повышает стабильность в гиперсолёных условиях. У бактерий увеличивается доля ненасыщенных жирных кислот в фосфолипидах, что поддерживает текучесть мембран. Некоторые виды формируют поверхностные белковые S-слои, которые удерживают ионы Na^+ , создавая гидратированную оболочку вокруг клетки.

2) Жёсткую регуляцию ионного гомеостаза и механизмы регулирования внутриклеточной концентрации растворённых веществ для преодоления высокой внеклеточной осмотической силы (например, аккумуляция ионов K^+ и выведение Na^+ , специализированные ионные насосы).

3) Структурные адаптации белков. Изменение аминокислотного состава белков цитоплазмы приводит к повышенной гидрофильности, позволяющей избежать чрезмерно жестких конформаций и белковых агрегаций. Более высокое содержание гидрофильных остатков может способствовать сохранению гидратационной оболочки на поверхности белков в условиях низкой активности воды. Высокая плотность гидрофобных взаимодействий обеспечивает плотную упаковку глобул, устойчивую к денатурации в солёной среде. Наличие ферментов, активных в присутствии высоких концентраций солей.

4) Синтез и накопление осмопротекторов (осмолитов) – соединений, растворимых во внутриклеточной среде и изменяющей свойства биологических жидкостей. К ним относятся: трегалоза, глицерин, эктоин, пролин, глутамат.

5) Изменения в генетическом материале, такие, как:

- активация генов, участвующих в синтезе и транспортировке органических осмолитов.

- активация генов, участвующих в гомеостазе ионов (например, переносчики Na^+/H^+), передаче сигналов (например, факторы транскрипции), управлении стрессом (например, шапероны) и ремоделировании липидов. Эти гены потенциально способствуют установлению соответствующего ионного градиента, повышению устойчивости к стрессу, регулированию уровня мембранных липидов, что способствует регуляции текучести плазматической мембраны [40].

- приобретение новых генов в результате латерального переноса. Например, кодирующих пероксидазу и NADPH-зависимую алкогольдегидрогеназу.

- дупликация генов у эукариотических организмов, которая заключается в перестройке хромосомы, при которой возникает удвоение определённого участка ДНК [40].

2.7. Излучение

Микроорганизмы подвержены действию различных видов излучений.

Солнечное излучение является основным источником энергии для всех процессов, происходящих на Земле. В спектре можно выделить три области, различные по биологическому действию:

- 1) Видимый свет. Имеет длину волны от 400 нм до 750 нм. Составляет до 75% поступающей на Землю солнечной энергии. Видимый свет является одним из важнейших абиотических факторов, оказывающих влияние на живые организмы.

- 2) Инфракрасное излучение. Имеет длину более 750 нм.

- 3) Ультрафиолетовое излучение. Ближний ультрафиолет – это излучение с длиной волны 100–400 нм. При относительно высоких дозах оказывает мутагенные и летальные эффекты на микроорганизмы, которые связаны с повреждением ДНК и мембран. Средний ультрафиолет – это излучение с длиной волны 290–320 нм. Дальний ультрафиолет – это излучение с длиной волны 200–290 нм. Биологические эффекты действия среднего и дальнего ультрафиолета сходны. Нижний предел длины волны света, попадающего на земную поверхность, около 290 нм. ДНК интенсивно поглощает ультрафиолет в области 240–300 нм, то есть в области среднего и дальнего ультрафиолета, с

пиком поглощения в области 254 нм. Этим объясняется высокая мутагенная и летальная эффективность облучения средним и дальним ультрафиолетом. Летальный и мутагенный эффекты связаны с образованием в ДНК пиримидиновых димеров. Под влиянием ультрафиолетового облучения происходит также гидроксилирование цитозина и урацила, образование сшивок ДНК с белком, формирование поперечных сшивок ДНК, разрывы цепей и денатурация ДНК [37].

Биологические эффекты, вызываемые излучением разной длины волны, приведены на рисунке 41.

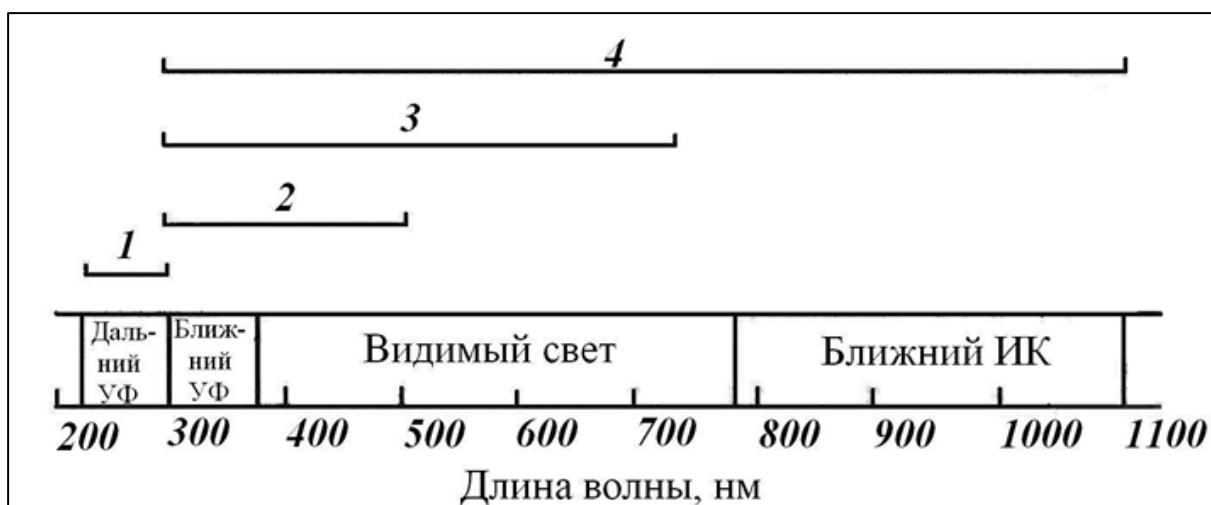


Рис. 41. Биологические эффекты, вызываемые излучением разной длины волны: 1 – повреждения ДНК и белков; 2 – фотореактивация ДНК; 3 – фототаксис и фотосинтез эукариот; 4 – фототаксис и фотосинтез прокариот [37]

Существует два типа процесса преобразования световой энергии в химическую, которые различаются по механизму и продуктам реакции:

- Оксигенный (кислородный) фотосинтез, который сопровождается выделением кислорода в качестве побочного продукта. Характерен для цианобактерий, водорослей, некоторых простейших.
- Аноксигенный (бескислородный) фотосинтез, который протекает без выделения кислорода. Характерен для зелёных и пурпурных бактерий, гелиобактерий.

Зеленые и пурпурные фототрофные бактерии осуществляют аноксигенный фотосинтез в анаэробных условиях. Некоторые из этих

микроорганизмов также способны к аэробному дыханию, но в присутствии молекулярного кислорода не способны к фотосинтезу, так он репрессирует синтез бактериохлорофиллов. Бактерии, осуществляющие аноксигенный фотосинтез, развиваются в сильно загрязненных водоёмах, глубинах озер. Они содержат бактериохлорофиллы, которые имеют максимумы поглощения до 1200 нм [37].

Оксигенный фотосинтез осуществляют следующие микроорганизмы:

- цианобактерии, такие как *Nostoc*, *Microcystis*, *Chroococcus*, *Oscillatoria*, *Anabaena*, *Arthrospira*, *Pseudanabaena* (рис. 42).
- водоросли (зеленые, красные, диатомовые).
- простейшие, например, *Euglena*, динофлагеллаты *Ceratium*, *Gymnodinium*.



Рис. 42. Виды цианобактерий: А – *Microcystis* sp., В – *Chroococcus* sp., С – *Oscillatoria* sp., D – *Arthrospira* sp., E – *Pseudanabaena* sp. [41]

Энергия видимого света также используется галофильными археями. Однако они не являются настоящими фототрофами, так как не могут расти, используя свет как единственный источник энергии [37].

Видимый свет влияет на поведение фототрофных микроорганизмов. У них наблюдается явление *фототаксиса*, которое заключается в способности реагировать на изменение спектрального состава света или освещённости. У бактерий фоторецепторами служат бактериохлорофиллы и каротиноиды, у архей – бактериородопсин, сенсорные родопсины I и II. Положительный фототаксис заключается в движении микроорганизма к свету. Отрицательный фототаксис заключается в движении в зону с меньшей освещённостью.

Фотокинез – это изменение скорости движения организма в результате изменения интенсивности света. Изменение скорости не зависит от направления, с которого светит. Фотокинез описывается как положительный, если скорость перемещения увеличивается с увеличением интенсивности света, и отрицательный, если скорость медленнее.

Фотохромность микроорганизмов – это зависимость образования пигментов некоторыми микроорганизмами от освещения.

Помимо ультрафиолетовых лучей бактерицидное действие оказывает ионизирующее излучение. Оно составляет определённый компонент естественной радиации, определяемый нестабильными изотопами, постоянно находящимися в почве, атмосферных осадках, в областях залегания радиоактивных минералов. Ионизирующее излучение возникает также под влиянием космических лучей, при этом его интенсивность зависит от географической широты и высоты над уровнем моря. В период солнечных вспышек фон космической радиации повышается. Искусственное ионизирующее излучение возникает в результате применения радиоизотопов.

При проникновении изотопов в живые организмы они вызывают разрывы молекул ДНК. Радиорезистентность микроорганизмов варьирует в широких пределах и контролируется многими генами. Степень устойчивости организма к излучениям различных типов зависит от работы различных систем репарации и регуляции [37]. К излучению более чувствительны молодые клетки, находящиеся в стадии деления или роста. Более устойчивы к излучению грамположительные бактерии, менее устойчивы грамотрицательные. Повышенной устойчивостью к ионизирующему облучению обладают спорообразующие бактерии и

вирусы, а также микроорганизмы с низким содержанием воды в клетке. Некоторые микроорганизмы после облучения сублетальными дозами приобретают устойчивость к ионизирующему облучению [38].

Облучение ультрафиолетом применяется для стерилизации воздуха, обработки питьевой воды и пищевых продуктов.

Ионизирующее излучение используется для стерилизации биопрепаратов, перевязочного материала, инструментов [38].

2.8. Влияние магнитных полей

Все живые организмы на Земле находятся под влиянием её магнитного поля. Кроме того, на них оказывают воздействие электромагнитные излучения антропогенного происхождения, такие как: электрические устройства, системы генерации энергии, линии электропередач, электротехническое оборудование зданий, системы радиосвязи, спутниковой связи, Интернет устройства.

Изменения напряженности магнитного поля, может приводить к изменению морфологических, культуральных и биохимических свойств микроорганизмов. Действие переменных магнитных полей обычно более эффективно, чем постоянных. Воздействие магнитного поля на микроорганизмы способно вызывать разнонаправленные биологические эффекты, выраженные как в стимулировании, так и в ингибировании роста, метаболической активности и других показателей. Влияние магнитных полей зависит от частоты и длительности их воздействия, а также от характеристик самого микроорганизма.

У некоторых бактерий также выявлен **магнитотропизм (магнитотаксис)** – движение в соответствии с направлением силовых линий магнитного поля Земли. Примерами могут служить магнитобактерии, такие как, *Aquaspirilla magnetotacticum*, *Magnetospirillum gryphiswaldense*, *Magnetospirillum gryphiswaldense*, *Magnetococcus marinus*. Их клетки содержат магнитосомы – кубические или октаэдрические кристаллы магнетита (рис. 43). Магнитобактерии обитают в морях, пресноводных водоёмах, окислительных прудах для очистки сточных вод, заболоченных водоёмах, рисовых полях и затапливаемых почвах [37].

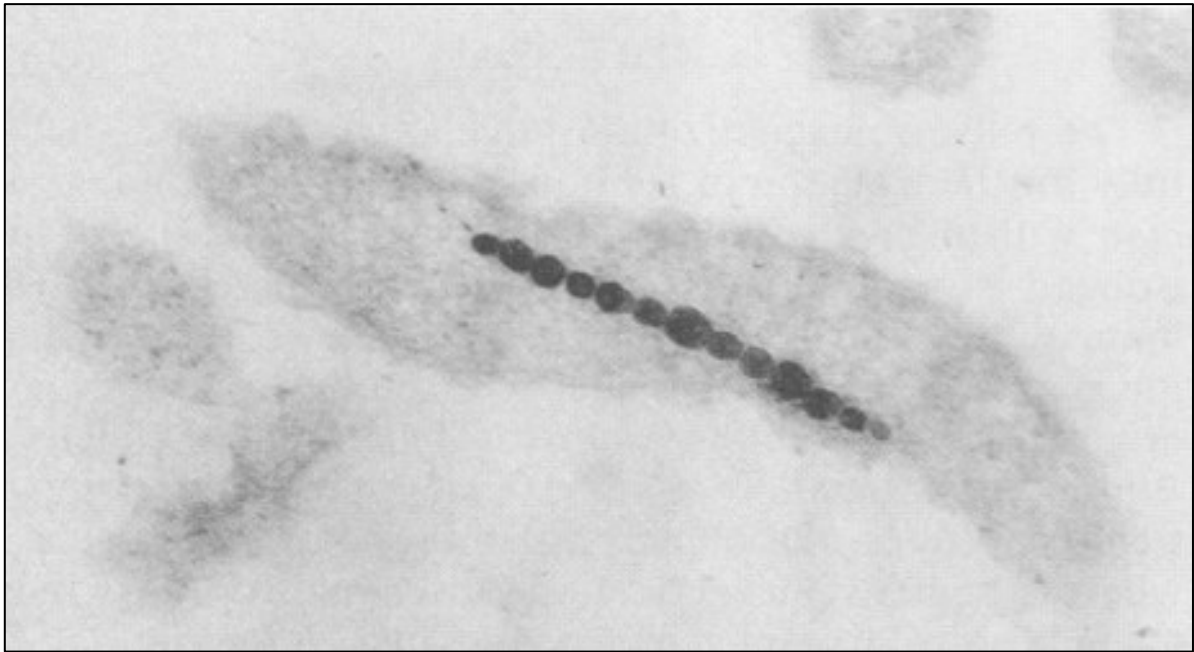


Рис. 43. Микрофотография бактерии *Aquaspirilla magnetotacticum*. Внутри клетки видны магнитосомы [42]

2.9. Влияние земного тяготения

Гравитационное излучение – это колебательное изменение гравитационного поля, распространяющееся от источника в пространстве со скоростью света. Источником являются любые массы, движущиеся с переменным ускорением. Основные источники – это астрофизические объекты и явления.

Земное тяготение (гравитация) – это сила притяжения, которая возникает из-за массы планеты и направлена к её центру. Земля, как массивное небесное тело, притягивает к себе всё, что находится в зоне её гравитационного поля. Влияние земного тяготения на микроорганизмы изучено недостаточно полно. У них не обнаружен геотаксис – направленное движение под влиянием силы земного притяжения.

Опосредованное влияние гравитации заключается в том, что в жидкой среде под действием силы тяжести микроорганизмы постепенно оседают на дно. Это приводит к повышению концентрации клеток в нижней части объёма питательной среды, а также к неравномерному распределению питательных веществ и метаболитов.

Исследования в условиях микрогравитации на космических станциях демонстрируют, что у микроорганизмов может происходить

ускорение или замедление роста в сравнении с условиями Земли. Эти эффекты зависят от штамма.

2.10. Ультразвук

Ультразвук – это звуковые волны, имеющие частоту выше 20 000 герц. Действуя в упругой среде, ультразвук создаёт эффект кавитации, то есть чрезвычайно быстро чередующихся сильного сжатия и разряжения. К его естественным источникам относятся ультразвуковые частоты, содержащиеся в шуме ветра, вод, в грозовых разрядах, а также ультразвук генерируемый некоторыми животными. Антропогенными источниками являются промышленные установки, транспортные средства, ультразвуковые излучатели.

Ультразвук может оказывать различное воздействие на живые организмы. Установлено губительное влияние на микроорганизмы, заключающееся в нарушении физиологических процессов, изменении свойств клеточных мембран, вспенивании цитоплазмы, увеличении объёма клетки, разрыве клеточной стенки [38].

При определённых нагрузках ультразвук может вызывать биохимические и функциональные изменения без механических повреждений клеток. Например, под воздействием ультразвука клетка начинает высвобождать биологически активные вещества (например, витамины), а также не характерные для данного вида ферменты. У некоторых видов микроорганизмов после воздействия сублетальных ультразвуковых нагрузок снижается чувствительность к антибиотикам [38].

Устойчивость к ультразвуку у микроорганизмов различна. Вегетативные клетки более чувствительны, чем споры. Мелкие бактерии более устойчивы в сравнении с крупными. Кокки устойчивее, чем бациллы [38].

Ультразвук применяется для дезинтеграции микроорганизмов при изготовлении вакцин, стерилизации стеклянной тары, а также при извлечении внутриклеточных ферментов, токсинов, витаминов, нуклеиновых кислот и других компонентов клетки. Эффективность действия ультразвука зависит от интенсивности, частоты колебаний, продолжительности воздействия, химического состава среды, её вязкости, температуры, рН и исходной степени обсеменённости микроорганизмами.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение понятия «аутэкология».
2. Дайте определение понятия «среда обитания».
3. Перечислите четыре среды жизни.
4. Охарактеризуйте водную среду.
5. Охарактеризуйте наземно-воздушную среду.
6. Охарактеризуйте почвенную среду.
7. Охарактеризуйте организменную среду.
8. Дайте определение понятия «экологический фактор».
9. Какие экологические факторы являются биотическими?
10. Какие экологические факторы являются абиотическими?
11. Какие экологические факторы являются антропогенными?
12. В чем заключается Закон совокупного действия естественных факторов?
13. Дайте определение понятия «комплексный градиент».
14. Дайте определение понятия «сила действия экологического фактора».
15. Дайте определение понятия «диапазон действия экологического фактора».
16. Дайте определение понятия «пределы толерантности вида».
17. Что называется критическими точками?
18. Дайте определение понятия «экологическая пластичность».
19. Что такое зона пессимума?
20. Что такое зона оптимума?
21. В чем заключается Закон ограничивающего фактора?
22. Дайте определение понятия «эврибионты».
23. Дайте определение понятия «стенобионты».
24. Дайте определение понятия «адаптация».
25. Перечислите основные законы адаптации.
26. Дайте определение понятия «экофизиологические группы микроорганизмов».
27. Перечислите причины прекращения жизнедеятельности микроорганизмов при низких температурах.
28. Какова основная причина прекращения жизнедеятельности микроорганизмов при высоких температурах?

29. Какие кардинальные точки температуры существуют для каждого организма?
30. Дайте определение понятия «стенотермные организмы».
31. Дайте определение понятия «эвритермные организмы».
32. Перечислите основные группы микроорганизмов по отношению к температуре и охарактеризуйте их.
33. Перечислите основные адаптации психрофильных микроорганизмов к низкой температуре.
34. Перечислите основные адаптации термофильных микроорганизмов к высокой температуре.
35. Как используется человеком действие высоких и низких температур на микроорганизмы?
36. Дайте определение понятия «атмосферное давление».
37. Дайте определение понятия «гидростатическое давление».
38. Перечислите основные группы микроорганизмов по отношению к высокому давлению и охарактеризуйте их.
39. Какие нарушения вызывает воздействие высокого давления на бактерии?
40. Какие нарушения вызывает воздействие высокого давления на вирусы?
41. Перечислите адаптации микроорганизмов к повышенному давлению.
42. Как используется человеком действие высокого и низкого давления на микроорганизмы?
43. Перечислите основные группы микроорганизмов по отношению к молекулярному кислороду и охарактеризуйте их.
44. Перечислите защитные механизмы микроорганизмов для нейтрализации токсических форм кислорода.
45. Дайте определение понятия «кислотность среды».
46. Перечислите основные группы микроорганизмов по отношению к кислотности среды и охарактеризуйте их.
47. Перечислите адаптации ацидофилов к повышенной кислотности.
48. Перечислите адаптации алкалофилов к повышенной щёлочности.
49. Какие функции вода выполняет в жизнедеятельности микроорганизмов?

50. Дайте определение понятия «водная активность».
51. Перечислите основные группы микроорганизмов по отношению к водному потенциалу и охарактеризуйте их.
52. Перечислите адаптации, которые выработали ксерофилы для существования в условиях низкой водной активности.
53. Охарактеризуйте осмоотолерантные и осмофильные микроорганизмы.
54. Перечислите адаптации осмофильных микроорганизмов к высоким содержаниям сахаров.
55. Что показывает солёность среды?
56. Перечислите группы микроорганизмов по отношению к солёности и охарактеризуйте их.
57. Перечислите адаптации экстремально галофильных микроорганизмов к высокому содержанию солей.
58. В чем заключается влияние ультрафиолетового излучения на микроорганизмы?
59. В чем заключается и какими микроорганизмами осуществляется кислородный фотосинтез?
60. В чем заключается и какими микроорганизмами осуществляется анаэробный фотосинтез?
61. Дайте определение понятия «фототаксис».
62. Дайте определение понятия «фотокинез».
63. Дайте определение понятия «фотохромность».
64. В чем заключается влияние ионизирующего излучения на микроорганизмы?
65. Как используется человеком действие ультрафиолетового и ионизирующего излучений на микроорганизмы?
66. Дайте определение понятия «магнитотропизм (магнитотаксис)».
67. Для каких микроорганизмов характерно явление магнитотаксиса?
68. Что такое магнитосомы?
69. Как гравитационное излучение влияет на микроорганизмы?
70. Что такое ультразвук?
71. Какое воздействие на микроорганизмы оказывает ультразвук?

Глава 3. СИНЭКОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Синэкология – раздел экологии, изучающий взаимодействие организмов в сообществах.

Сообщество – это система надорганизменного уровня, свойства которой не сводятся к сумме свойств составляющих её популяций и организмов. В сообществе каждый вид организмов занимает определённую *экологическую нишу* – совокупность необходимых для существования данного вида условий среды, а также роль вида в биологическом сообществе. Теоретически возможная экологическая ниша всегда уже, чем реально занимаемая в экосистеме [43].

В биоценозе между популяциями разных видов складываются взаимоотношения различного типа:

1) Симбиоз – облигатная форма сожительства двух организмов разных видов, при которой сожитель в той или иной степени возлагает на другой организм свои взаимоотношения с внешней средой. В зависимости от особенностей трофических, топических, временных или иных связей между организмами, выделяют множество форм симбиотических отношений:

- Комменсализм – взаимоотношения между группами разных видов, которые сосуществуют без конфликтов и без взаимопомощи.

- Мутуализм – широко распространённая форма взаимопольного сожительства, когда присутствие партнёра становится обязательным условием существования каждого из них.

- Паразитизм – это форма экологических взаимоотношений двух организмов, принадлежащих к разным видам, носящих онтогенетический характер, когда один из видов использует другой в качестве среды обитания, или источника питания, возлагает на него регуляцию отношений с окружающей средой.

2) Антибиоз – невозможность сосуществования двух видов организмов, основанная на конкуренции, прежде всего за источники питания, а также за другие факторы среды. К взаимоотношениям типа антибиоза относятся:

- конкуренция – взаимоотношения между организмами одного или разных видов, соревнующихся за одни и те же ресурсы внешней среды при их недостатке. Конкуренция может быть внутривидовой и

межвидовой; пассивной – потребление ресурсов внешней среды, необходимых обоим организмам, и активной (антагонизм) – подавление одного участника другим в результате образования определённых продуктов обмена. В результате конкурентных взаимоотношений реализуется принцип конкурентного исключения (закон Гаузе), согласно которому два вида организмов не могут устойчиво существовать в ограниченном пространстве, если рост численности обоих лимитирован одним жизненно важным ресурсом, количество или доступность которого ограничены.;

- аменсализм – форма межвидовых взаимоотношений, при которой один вид (аменсал) угнетает другой вид (аменсалист), но сам не получает от этого никакой пользы. При этом подавляемый организм не способен противостоять негативному влиянию. При таком типе взаимоотношений одна популяция образует метаболиты (органические кислоты, щелочи, спирты, ферменты, антибиотики), подавляющие развитие другой популяции. Угнетаемая популяция не занимает сходную экологическую нишу с аменсалом.

- хищничество – форма взаимоотношений между организмами, при которых одни (хищники) питаются другими.

3.1. Взаимоотношения различных групп микроорганизмов с другими микроорганизмами

Межвирусное взаимодействие

Межвирусное взаимодействие – это процессы, которые происходят при одновременном или последовательном заражении клетки-хозяина несколькими вирусами и влияют на их репликацию, эволюцию или распространение.

Взаимодействие двух или более вирусов играет важную роль, так как изменяет экологическую структуру среды обитания хозяина и контролирует частоту и масштабы вирусных коинфекций. Межвирусное взаимодействие включает в себя мутуализм или конкуренцию.

В результате конкурентного поведения некоторые вирусы, заражая хозяина, предотвращают последующее заражение другими вирусами, что приводит к выработке иммунитета у хозяина. Данное явление носит название вирусная интерференция. Вирус, первым заразивший

клетку-хозяина, называют интерферирующим, второй вирус – интерферируемым. Механизмы вирусной интерференции могут включать: действие системы интерферона, блокирующего репликацию второго вируса, угнетение адсорбции другого вируса путём блокирования или разрушения специфических рецепторов, ингибирование трансляции мРНК в инфицированной клетке.

Примерами вирусной интерференции служат:

- Риновирусы и вирус гриппа А. Первичное инфицирование клетки риновирусом может подавлять репликацию вируса гриппа А в эпителиальных клетках дыхательных путей.

- Бактериофаг Т4. Первичная инфекция кишечной палочки бактериофагом Т4 обычно приводит к генетическому исключению вторично инфицирующего фага, предотвращая передачу им своей генетической информации потомству.

Другой вариант межвирусного взаимодействия – зависимый от хелпера вирус – это вирус, который для своей репликации требует присутствия другого вируса – хелпера (помощника). Зависимый от хелпера вирус не способен завершить свой жизненный цикл самостоятельно, поэтому для получения инфекционного потомства ему требуются генные продукты другого вируса. Обычно у таких вирусов отсутствуют некоторые структурные компоненты или механизмы репликации, необходимые для продолжения инфекции у следующего хозяина. Поэтому их распространение зависит от вируса-помощника. Взаимодействие между зависимым от хелпера вирусом и вирусом-помощником можно рассматривать как мутуалистические, так как успешное заражение одного зависит от присутствия другого.

Вирусы, зависимые от хелпера, подразделяются на несколько основных групп в зависимости от того, что именно они заимствуют у вируса-помощника (табл. 4):

1. Сателлитные вирусы – это полноценные вирусы, имеющие собственный ген для создания капсида, но не способные самостоятельно копировать свой геном. Им требуется полимераза хелпера для репликации.

2. Сателлитные РНК и вирусоиды. Они не кодируют собственные белки оболочки и упаковываются в капсид, создаваемый вирусом-хелпером.

3. Умбравирусы – это особая группа вирусов растений, представители которой могут самостоятельно копировать свою РНК внутри клетки, но лишены гена оболочки. Для перемещения между растениями через тлей они упаковывают свою РНК в капсид вируса-помощника.

4. Дефектные интерферирующие частицы (дефектные интерферирующие вирусы) – это спонтанно генерируемые вирусные мутанты, у которых критическая часть генома частицы была утрачена из-за дефектной репликации или негомологичной рекомбинации. Они могут реплицироваться только в присутствии исходного вируса, часто мешая его размножению и снижая тяжесть инфекции.

Таблица 4. Характеристики различных групп зависимых от хелпера вирусов

Тип	Функция хелпера	Примеры	
		Зависимый от хелпера вирус	Вирус-помощник
Сателлитные вирусы	Репликация (копирование генома)	Аденоассоциированные вирусы (AAV)	Аденовирусы или представители семейства герпесвирусов
		Вирус сателлита некроза табака (STNV)	Вирус некроза табака (TNV)
Сателлитные РНК и вирусоиды	Репликация и создание капсида	Вирус гепатита D (HDV)	Вирус гепатита В (HBV)
		Сателлитная РНК вируса мозаики люцерны	Вирус мозаики люцерны
Умбравирусы	Создание капсида и передача переносчиком	Вирус розетки арахиса (GRV)	Вирус-ассистент розетки арахиса (GRAV)
		Вирус мозаики гороха 2 (PEMV-2)	Вирус мозаики гороха 1 (PEMV-1)
Дефектные интерферирующие частицы	Репликация и создание капсида	Дефектные частицы вируса гриппа	Вирус гриппа

Два гомологичных вируса, независимо размножающихся в пределах одного организма-хозяина, могут рекомбинировать друг с другом для получения гибридного штамма с повышенной приспособленностью. Такое взаимодействие повышает их инфекционную способность. Кроме того, совместное инфицирование клетки-хозяина генетически различными штаммами вируса может привести к образованию рекомбинантного штамма вируса, имеющего эволюционное значение. Для РНК-вирусов рекомбинация с образованием химерной молекулы из родительских геномов происходит двумя путями:

1) рекомбинация РНК – процесс, происходящий у РНК-вирусов с одним сегментом генома. В основном характерна для ретровирусов (например, ВИЧ), а также представителей некоторых других вирусных семейств (*Picornaviridae*, *Coronaviridae*, *Bromoviridae*).

2) реассортация – процесс, протекающий у вирусов с сегментированными геномами. У вируса гриппа А генетическая реассортация происходит 2–3 раза в год, что приводит к тяжёлой инфекции и возникновению эпидемий.

Межвирусное взаимодействие также стимулирует генетический обмен между одноцепочечными и двуцепочечными ДНК-вирусами. Кроме того, систематическая коинфекция способствует образованию химерных РНК–ДНК-гибридных вирусов. Таким образом межвирусное взаимодействие играет важную роль в эволюции вирусов в естественной среде обитания [11].

Межвирусное взаимодействие находит практическое применения в следующих направлениях:

- в противовирусной терапии,
- для разработки вакцин,
- в генной терапии,
- для доставки компонентов системы CRISPR/Cas9.

Вирусы бактерий

Бактериофаги – это вирусы, способные поражать бактерии. Они встречаются повсеместно и являются одними из самых распространённых и разнообразных в биосфере. Размеры фагов варьируют в широком диапазоне (24–200 нм). Бактериальные вирусы

не имеют общего происхождения и относятся к различным вирусным таксонам.

Существует два основных типа жизненных циклов бактериофагов:

1) Литический, при котором бактериальные клетки лизируются (разрушаются) и уничтожаются после репликации вириона. После уничтожения клетки-хозяина, новые фаги заражают следующих хозяев. Примером может служить фаг T4 (*Escherichia virus T4*).

2) Лизогенный, при котором не происходит немедленного лизирования клетки-хозяина. Вирусный геном интегрируется с ДНК хозяина и размножается. Вирус остается в состоянии покоя до ухудшения состояния хозяина. После этого активируются эндогенные профаги, которые начинают репродуктивный цикл, приводя к лизису клетки-хозяина. В связи с тем, что лизогенный цикл позволяет инфицированной клетке-хозяину продолжать размножаться, вирус также размножается во всех её потомствах. Примером может служить фаг лямбда кишечной палочки (*Lambdavirus lambda*).

Кроме того, некоторые фаги проявляют псевдолизогенное поведение – тип взаимодействия, при котором геном фага проникает в клетку, но не запускает немедленно ни литический цикл, ни лизогенный. Генетический материал вируса сохраняется внутри бактерии в неактивном и нестабильном состоянии в виде внехромосомного элемента. Причиной является дефицит питательных веществ, при котором бактерия не имеет достаточно энергии для поддержания репликации вируса или полноценной лизогенизации. При улучшении условий окружающей среды фаг переходит к литическому или лизогенному циклу. Псевдолизогения широко распространена в естественных средах, в которых бактерии часто пребывают в состоянии покоя или голода. Таким образом псевдолизогенное поведение позволяет вирусам сохраняться в неблагоприятных условиях внутри клетки-хозяина.

Симбиотические отношения между бактериофагами и клетками-хозяевами проявляется в виде лизогенной конверсии – изменения свойств бактериальной клетки после того, как в её геном встроился умеренный бактериофаг (профаг). При таком взаимодействии бактериальная клетка не погибает, а приобретает новые функции, которые кодируются генами самого вируса. Таким образом возникают

изменения морфологических, культуральных, ферментативных, антигенных и биологических свойств бактерий. Лизогенная конверсия может затрагивать внешнюю мембрану клетки, делая её непроницаемой для других фагов, или увеличивать патогенную способность бактерий для хозяина. Примерами могут служить преобразования бактериофагами безвредных штаммов *Corynebacterium diphtheriae* в высоковирулентные, вызывающие дифтерию, а также безвредных штаммов *Vibrio cholerae* в высоковирулентные, вызывающие холеру.

Пример бактерии, заражённой бактериофагами, приведён на рисунке 44.

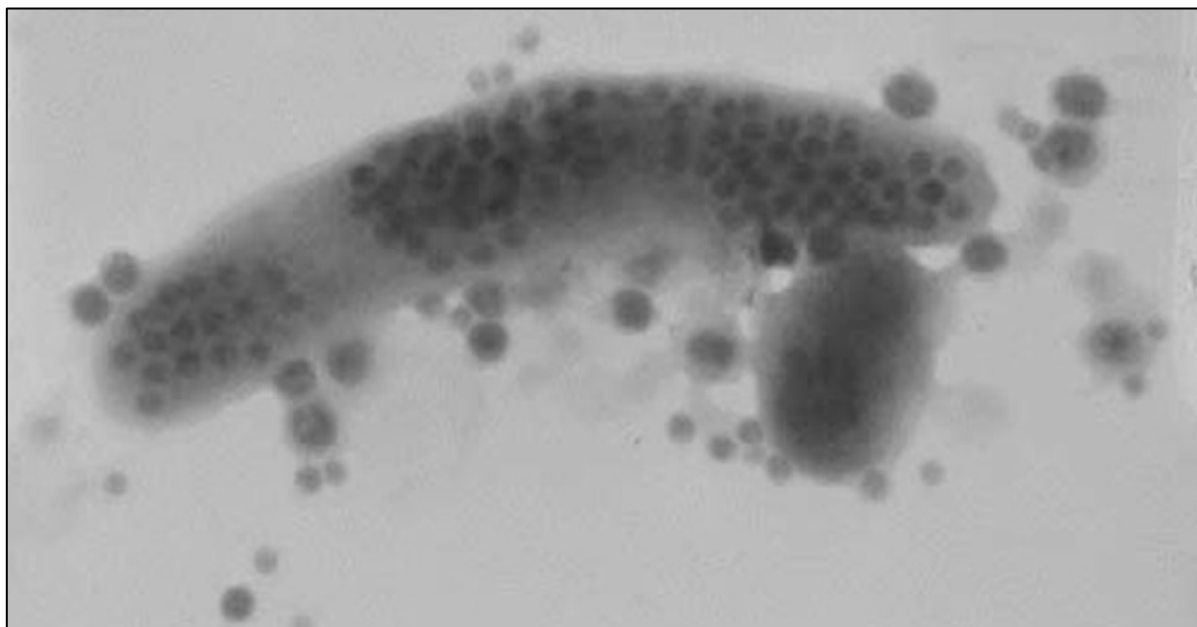


Рис. 44. Электронная микрофотография бактериальной клетки, заражённой фагами [44]

Бактериофаги находят применение в следующих областях:

- в генной инженерии в качестве векторов, переносящих участки ДНК.
- в медицине против возбудителей бактериальных заболеваний человека.
- в ветеринарии лечения бактериальных инфекций животных.
- в сельском хозяйстве для борьбы с патогенными для растений бактериями.

Вирусы, поражающие архей

Архейные вирусы встречаются повсеместно, включая экстремальные условия, что связано с ареалом обитания их хозяев. Размеры варьируют в широком диапазоне (40–900 нм). Могут иметь литический и лизогенный жизненный цикл, а также формировать устойчивую инфекцию, при которой потомство постоянно производится с низкой скоростью, не убивая хозяина.

Архейные вирусы, преимущественно, содержат двухцепочечные кольцевые ДНК-геномы, однако существуют вирусы с одноцепочечной ДНК. Могут иметь веретенообразную, палочковидную, бутылковидную, спиралевидную, каплевидную, нитевидную форму, и другие (рис. 45). Некоторые, помимо капсида, покрыты липидной мембраной.

Впервые вирус архей (Hs1 или Halovirus s1) был описан в 1974 году. Известные к настоящему времени вирусы архей классифицируются более чем на 20 семейств, однако, данные о них всё еще ограничены. Примеры вирусов, поражающих архей, приведены в таблице 5.

Таблица 5. Примеры вирусов, поражающих архей

Вирусы	Археи
Hs1 (<i>Halovirus s1</i>)	род <i>Halobacterium</i>
ATV (<i>Acidianus two-tailed virus</i>), AFV1 (<i>Acidianus filamentous virus 1</i>) ABV (<i>Acidianus bottle-shaped virus</i>)	род <i>Acidianus</i>
SSV (<i>Sulfolobus Spindle-shaped Virus</i>), SIFV (<i>Sulfolobus islandicus filamentous virus</i>), STIV (<i>Sulfolobus turreted icosahedral virus</i>)	род <i>Sulfolobus</i>
PAV1 (<i>Pyrococcus abyssi virus 1</i>)	тип <i>Euryarchaeota</i>
APBV1 (<i>Aeropyrum pernix bacilliform virus 1</i>), ACV (<i>Aeropyrum coil-shaped virus</i>)	<i>Aeropyrum pernix</i>
SIRV2 (<i>Sulfolobus islandicus rod-shaped virus 2</i>)	<i>Sulfolobus islandicus</i>
HGTV-1 (<i>Hagravirus capitaneum</i>)	<i>Halogramnum roseipondis</i>
HCIV-1 (<i>Haloarcula californiae icosahedral virus 1</i>)	<i>Haloarcula californiae</i> , <i>Haloarcula japonica</i> , <i>Haloarcula hispanica</i>

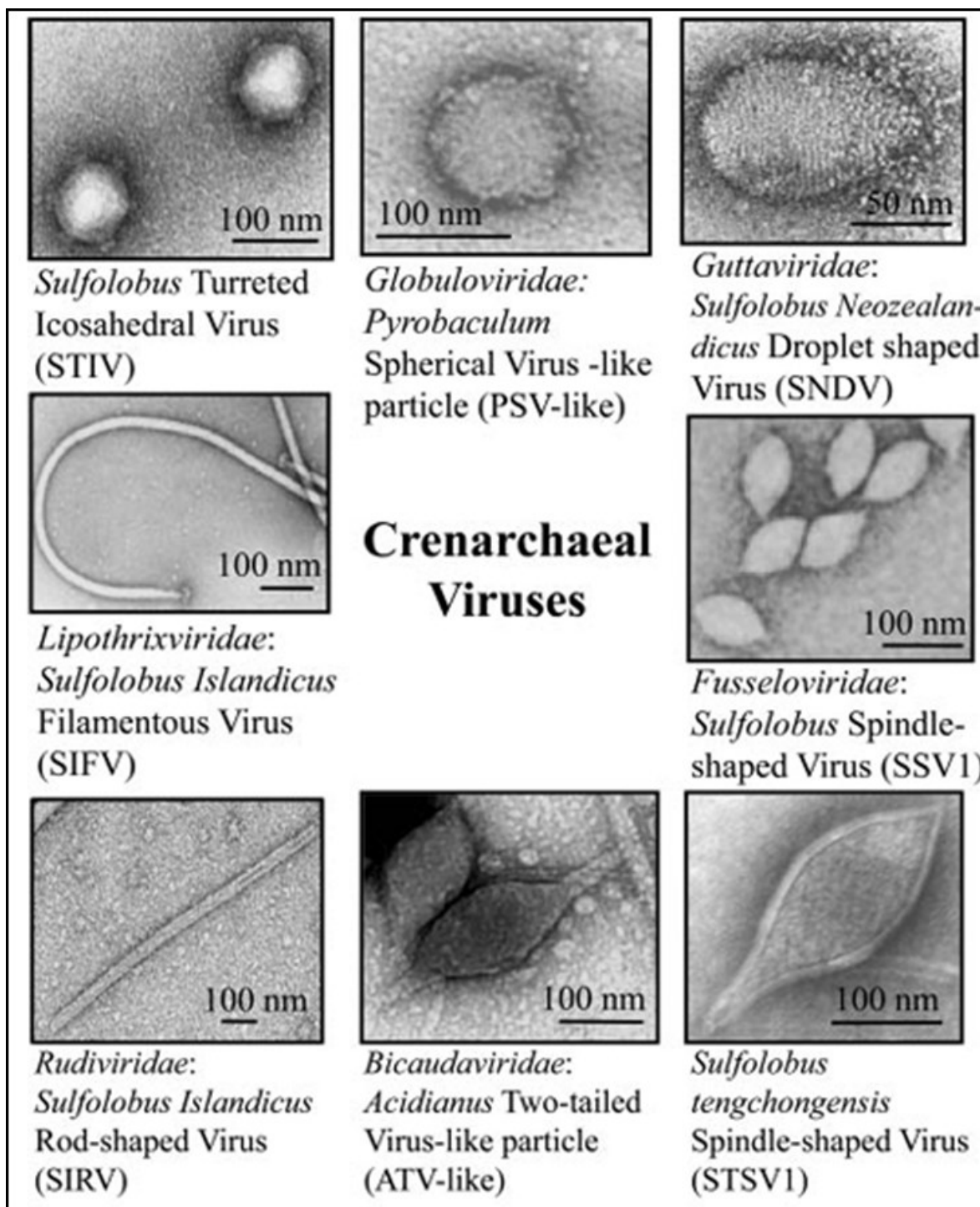


Рис. 45. Морфологическое разнообразие вирусов архей [45]

Вирусы простейших

Вирусы, инфицирующие простейших, в окружающей среде играют важную роль регулируя численность популяций простейших. В научных исследованиях особое внимание уделяется изучению

вирусов, поражающих паразитических простейших в связи с возможностью их применения для лечения протозойных инфекций. Такие вирусы способны не только влиять на организм простейших, но и изменять взаимодействие простейшего паразита с его хозяином и влиять на патогенез [46].

Вирусы простейших могут иметь как ДНК, так и РНК геном. Первым описанным вирусом паразитических простейших был TVV (*Trichomonasvirus*). Примеры вирусов, поражающих паразитических простейших, приведены в таблице 6.

Таблица 6. Примеры вирусов, поражающих паразитических простейших [46]

Вирусы	Простейшие
<i>Entamoeba histolytica virus</i>	<i>Entamoeba histolytica</i>
APMV (<i>Acanthamoeba polyphaga mimivirus</i>)	<i>Acanthamoeba polyphaga</i>
MaRNAV1 (<i>Matryoshka RNA virus 1</i>)	<i>Plasmodium vivax</i>
GLV (<i>Giardia lamblia virus</i>)	<i>Giardia duodenalis</i>
EsRV1 (<i>Eimeria stiedai</i> RNA virus 1) EtRV1 (<i>Eimeria tenella</i> RNA virus 1) <i>E. acervuline virus</i> <i>E. maxima virus</i> <i>E. necatrix virus</i>	род <i>Eimeria</i>
LRV1 (<i>Leishmania</i> RNA Virus 1) LRV2 (<i>Leishmania</i> RNA virus 2) TVV1–4 (<i>Trichomonasvirus</i>) LmarLBV1 (<i>Leishmania martiniquensis</i> <i>Leishbunyavirus 1</i>)	род <i>Leishmania</i>

Взаимодействие прокариот

Прокариоты вступают в разнообразные взаимодействия с другими микроорганизмами, в основном заключающиеся в конкуренции и мутуалистических взаимоотношениях.

При пассивной конкуренции различные виды микроорганизмов потребляют одинаковые ресурсы не выделяя токсичных для соперников соединений. При таком взаимодействии важное значение имеет способность микроорганизмов использовать большее или меньшее количество различных субстратов.

Наиболее широко распространенным типом взаимоотношений является антагонизм (активная конкуренция), который позволяет угнетать другие микроорганизмы в борьбе за субстрат. Выделяют следующие способы антагонизма:

1) Выделение антибиотических соединений – веществ, обладающих противомикробным действием. Бактерии способны синтезировать широкий круг антибиотиков, воздействующих как на другие бактерии (таблица 7), так и на грибы (таблица 8).

Таблица 7. Антибактериальные антибиотики, синтезируемые бактериями

Бактерии	Антибиотики
<i>Streptomyces griseus</i> , <i>Streptomyces globisporus streptomycini</i>	стрептомицин
<i>Streptomyces aureofaciens</i>	тетрациклин, хлортетрациклин
<i>Streptomyces fradiae</i>	неомицин, тилозин
<i>Streptomyces erythreus</i>	эритромицин
<i>Streptomyces kanamyceticus</i>	канамицин А, канамицин В
<i>Streptomyces lincolnensis</i>	линкомицин
<i>Streptomyces venezuelae</i>	пикромицин, хлорамфеникол
<i>Bacillus subtilis</i>	более 200 антибиотиков: бацитрацин, итурин, атерримин, aspergillus-фактор, бацилипин, бацилизин, бацилломиксин, бациллин, глобицин, микосубтилин, неоцидин, петрин, ризобацидин, и др.
<i>Bacillus polymyxa</i> , <i>Paenibacillus kobensis</i>	полимиксин М, полимиксин Е
<i>Brevibacillus brevis</i>	тироцидин, грамицидин, эдеин, бреволин, бресин, бревиген, гратисин, грасейлин, комисан, мемориалин, эсеин, бресейн
<i>Dactylosporangium aurantiacum subsp. hamdenensis</i>	фидаксомицин
<i>Amycolatopsis orientalis</i>	ванкомицин
<i>Actinoplanes teichomyceticus</i>	тейкопланин
<i>Acremonium strictum</i>	цефалоспорины
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	антибиотики феназинового ряда
<i>Micromonospora purpurea</i>	гентамицин
<i>Lactococcus lactis</i>	низин

Таблица 8. Антифунгицидные антибиотики, синтезируемые бактериями

Бактерии	Антибиотики
<i>Streptomyces noursei</i>	нистатин
<i>Streptomyces nadosum</i>	амфотерицин В
<i>Streptomyces natalensis</i>	натамицин
<i>Streptomyces cinnamoneus</i>	ауреофунгин
<i>Streptoverticillium mycohepticum</i>	микогептин
<i>Streptomyces griseus</i> , <i>Actinomyces levoris</i>	леворин
<i>Actinomyces roseoflavus</i>	розеофунгин
<i>Papularia sphaerosperma</i>	эхинокандины

2) Выделение продуктов обмена, которые могут угнетать развитие других микроорганизмов. Примерами являются:

- Уробактерии, разлагающие мочевины, выделяют аммиак, который повышает рН среды. К ним относятся: *Sporosarcina ureae*, *Sporosarcina pasteurii*, *Bacillus pasteurii*, и другие.

- Некоторые микроорганизмы способны образовывать органические кислоты. Например, молочнокислые бактерии (*Lactococcus lactis*, *Lactobacillus acidophilus*, и др.) продуцируют молочную кислоту, уксуснокислые бактерии (*Acetobacter aceti*, *Acetobacter pasteurianum*, и др.) – уксусную кислоту. Археи *Ferroplasma* также выделяют кислоту в качестве побочного продукта жизнедеятельности.

- Бактерии, осуществляющие спиртовое брожение, выделяют спирты. К ним относятся: *Leuconostoc mesenteroides*, *Lactococcus lactis*, *Clostridium sporogenes*, и др.

3) Выработка бактериоцинов – антимикробных пептидов, которые подавляют жизнедеятельность других штаммов того же вида или родственных видов.

4) Археи способны синтезировать археазины, обладающие антимикробной активностью [47].

Существует небольшое количество видов хищных бактерий. Наиболее известный – граммотрицательный вибрион *Bdellovibrio bacteriovorus* (рис. 46). Он атакует другие граммотрицательные бактерии, прикрепляясь к наружной мембране и пептидогликановому слою. Далее внедряется в периплазматическое пространство, выделяет

гидролитические ферменты, которые расщепляют биополимеры клетки-хозяина, и использует их для собственного роста. В итоге клетка *Bdellovibrio bacteriovorus* превращается в филамент. После истощения ресурсов клетки-хозяина, филамент распадается на дочерние клетки, а клетка-хозяин подвергается лизису.

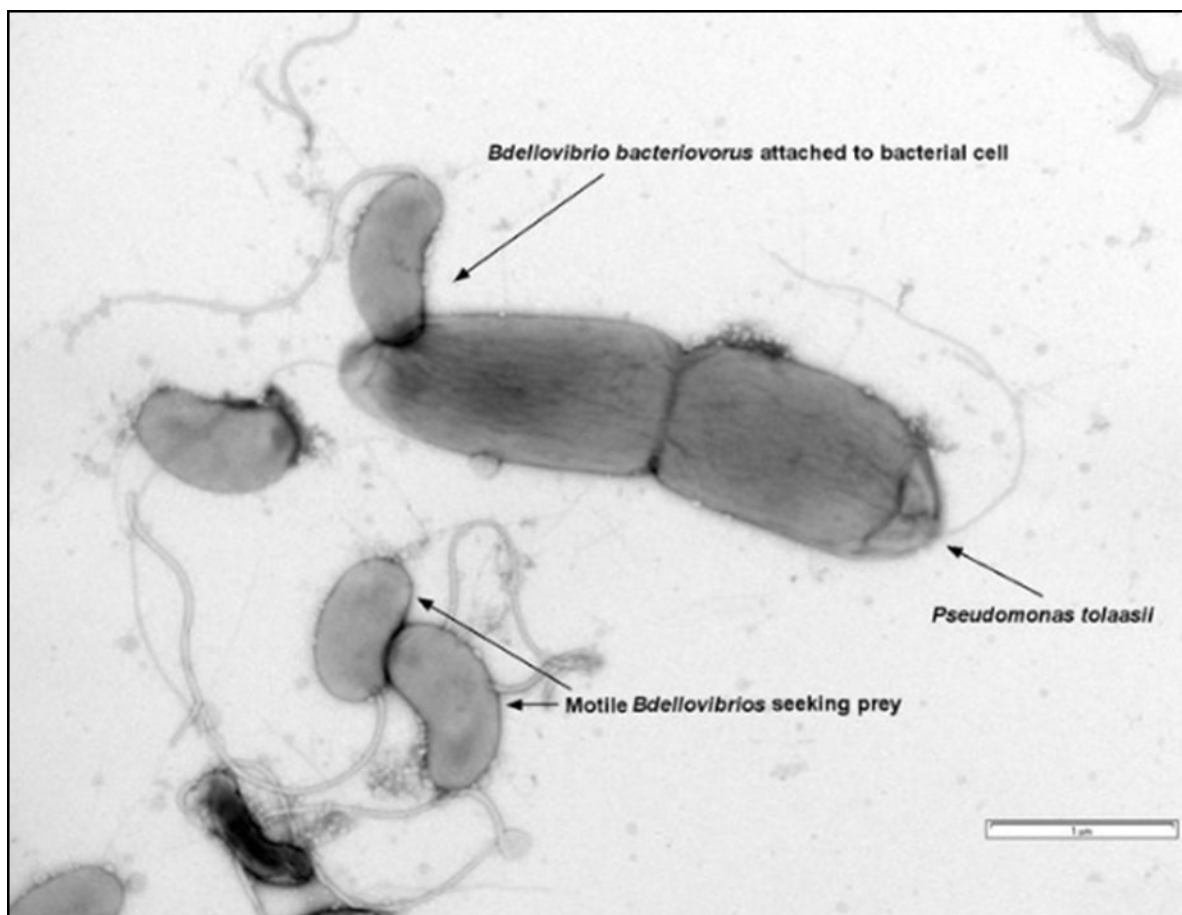


Рис. 46. Просвечивающая электронная микроскопия бактерии *Bdellovibrio bacteriovorus*, прикрепляющейся к клетке-хозяину *Pseudomonas tolaasii* [48]

Мутуалистические взаимоотношения прокариот в экосистемах могут быть представлены следующими типами взаимодействия:

- кооперация, при которой образуются консорциумы – структурированные симбиотические ассоциации двух или более видов прокариот, предполагающая тесную интеграцию их метаболизма. Такие сообщества формируются благодаря постоянным межклеточным контактам, при которых члены сообщества используют сложные сигнальные механизмы для координации. Также они обмениваются метаболитами, что обеспечивает наиболее эффективное

использование питательных субстратов. В некоторых случаях консорциумы имеют организованную структуру с определённым расположением клеток и метаболическими связями между ними. Например, микроорганизмы метаногенного сообщества анаэробного активного ила способны образовывать гранулы, которые формируются в результате совместного агрегирования суспендированных частиц, растущих бактерий и архей (рис. 47). Разные группы микроорганизмов занимают в данных гранулах определённые слои. Археи рода *Methanosaeta* образуют хвостовидные и клубкообразные структуры, внутри которых группируются микроколонии архей рода *Methanosarcina*, формируя агрегаты размером 1–5 мм. Снаружи развиваются сульфатредукторы, внутри – метаногены, в промежуточном слое – ацидогенные и ацетогенные бактерии, которые сбрасывают субстраты и обеспечивают сульфатредукторов и метаногенов водородом и ацетатом. Поверхность гранул покрывают внеклеточные полимеры, выделяемые микроорганизмами (белки, липополисахариды). На поверхности также присутствуют поры различной величины, служащие для транспорта субстрата и выхода биогаза. За счёт формирования единой метаболитной цепи, в которой продукты жизнедеятельности одних микроорганизмов служат энергетическим субстратом для других микроорганизмов, эти гранулы являются стабильными.

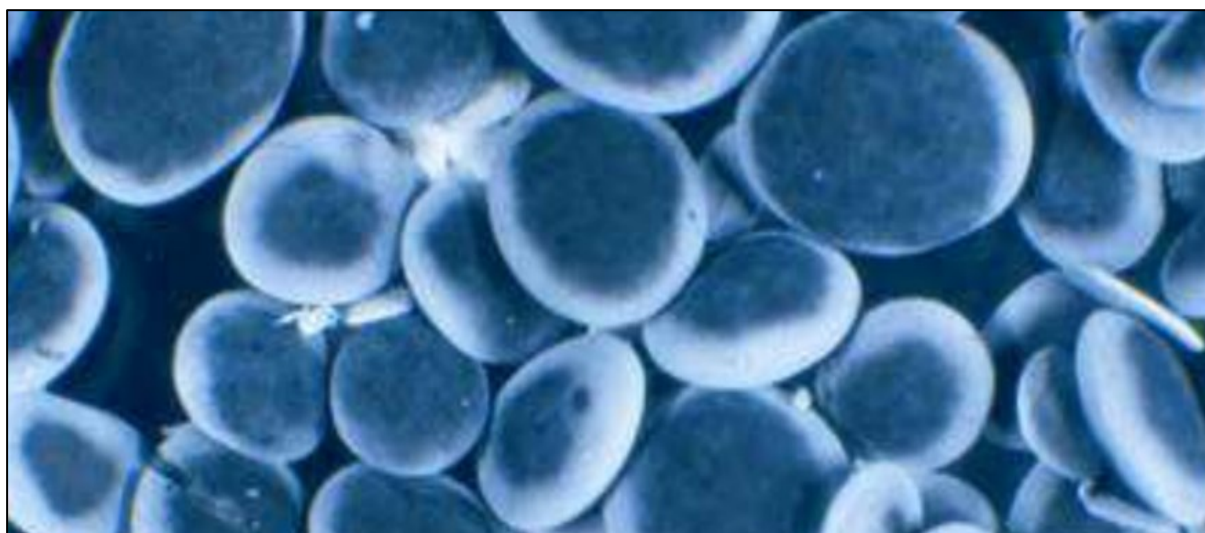


Рис. 47. Гранулы анаэробного активного ила [49]

- метабиоз – тип симбиотических взаимоотношений, при котором продукты жизнедеятельности одного вида служат источником питания для другого. Примером могут служить взаимоотношения аммонифицирующих бактерий, которые разлагают органические азотосодержащие соединения до аммиака, с нитрификаторами, окисляющими аммиак до нитритов и нитратов.

- синтрофия – совместное взаимодействие двух или более видов микроорганизмов, при котором они совместно осуществляют процесс, проведение которого одним видом невозможно. Синтрофия может возникать между разными видами бактерий, а также между бактериями и археями. Ключевым механизмом является межвидовой перенос электронов. В качестве переносчиков могут выступать молекулярный водород, формиат и другие соединения. Синтрофия может включать: 1) передачу факторов роста; 2) образование одним организмом субстрата, доступного для другого; 3) удаление одним организмом продуктов обмена, токсичных для другого. Такой тип взаимодействия играет важную роль в процессе полной минерализации органического вещества, так как недоокисленные продукты метаболизма одних микроорганизмов становятся питательным субстратом для других. Некоторые микроорганизмы могут существовать только в синтрофных культурах. Например, бактерии рода *Syntrophomonas* окисляют соли жирных кислот до ацетата, а выделяющийся при этом водород изымается из среды сульфатредуцирующими бактериями *Desulfovibrio* или метаногенными археями *Methanospirillum* [43, 50].

Взаимодействие прокариот и простейших

Бактерии и археи могут вступать в симбиотические отношения с простейшими. Экзосимбионты располагаются на поверхности клетки-хозяина. Эндосимбионты находятся внутри клеток простейших, и могут занимать разные компартменты: цитозоль, кортикальный слой, ядро, перинуклеарное пространство, эндоплазматический ретикулум. Например, инфузории *Paramecium sp.* содержат цитоплазматических симбионтов, к которым относятся представители родов *Caedibacter*, *Caedimonas*, *Lyticum*, и внутриядерных – *Holospira sp.*, *Nonospora macronucleata*.

Простейшие предоставляют прокариотам место обитания и достаточно стабильные условия. В свою очередь наличие симбиотических прокариот может давать хозяевам следующие преимущества:

- Цианобактерии-эндосимбионты способны к оксигенному фотосинтезу, что позволяет простейшему-хозяину использовать солнечную энергию для синтеза органических веществ.

- Метаногенные археи (например, *Methanobacterium formicicum*) играют важную роль в формировании вторичной анаэробности хозяев. В результате простейшие приобретают способность вырабатывать АТФ в анаэробных условиях с максимальной энергетической отдачей. Митохондрии анаэробных простейших преобразованы в гидрогеносомы, продуцирующие водород. Накопление водорода тормозит работу гидрогеносом. Метаногены улавливают водород, преобразуя его в метан, благодаря чему снижается концентрация водорода в клетке.

- Дают конкурентное преимущество перед другими микроорганизмами. Например, инфузории *Paramecium sp.* в качестве эндосимбионтов могут иметь бактерии *Caedibacter*, в геноме которых присутствует профаг, кодирующий токсин, безвредный для хозяина бактерии, но смертельный для других инфузорий, не содержащих бактерию.

Таким образом, симбиотические взаимоотношения позволяют простейшим приобретать новые свойства, повышать экологическую пластичность и занимать новые экологические ниши.

Для человека важное эпидемиологическое значение имеет симбиоз простейших с патогенными бактериями. Например, эндосимбионтом *Acanthamoeba sp.* является бактерия *Legionella pneumophila*, способная вызывать пневмонию.

3.2. Взаимоотношения микроорганизмов и грибов

Взаимодействие вирусов и грибов

Миковирусы – это вирусы, поражающие клетки грибов. В настоящее время известно более 90 грибковых вирусов. Миковирусы широко распространены и поражают большой круг хозяев, в том числе микроскопических грибов. Примеры вирусов, поражающих грибы, приведены в таблице 9.

Большинство имеют геномы из двухцепочечной РНК, у трети представителей геномы состоят из одноцепочечной РНК, небольшое количество содержат одноцепочечные ДНК. Существенным отличием генома миковирусов от геномов других вирусов является отсутствие генов, кодирующих белки, отвечающие за межклеточное перемещение. Передача миковирусов осуществляется в основном через гифальный анастомоз (горизонтальная передача) или споруляцию (вертикальная передача). У большинства миковирусов отсутствует внеклеточный этап в жизненном цикле.

Таблица 9. Примеры миковирусов

Вирус	Гриб-хозяин
AbFV (<i>Agaricus bisporus fusarivirus</i> 1), AbPV1 (<i>Agaricus partitivirus</i> 1), AbTV1 (<i>Agaricus totivirus</i> 1), AbNV (<i>Agaricus bisporus narnavirus</i>)	<i>Agaricus bisporus</i>
AfuCV (<i>Aspergillus fumigatus chrysovirus</i>), AnV1 (<i>Aspergillus niger victorivirus</i> 1), AfuPMV1 (<i>Aspergillus fumigatus polymycovirus</i> 1), AfuCV41362 (<i>Aspergillus fumigatus chrysovirus</i> 41362),	<i>Aspergillus sp.</i>
PchV (<i>Penicillium chrysogenum virus</i>)	<i>Penicillium chrysogenum</i>
TrPV1 (<i>Trichophyton rubrum partitivirus</i> 1)	<i>Trichophyton rubrum</i>
SsNSRV-1 (<i>Sclerotinia sclerotiorum negative-stranded RNA virus</i> 1)	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>
FgDFV1 (<i>Fusarium graminearum deltaflexivirus</i> 1), FgHV1 (<i>Fusarium graminearum</i> 1), FgHV2 (<i>Fusarium graminearum</i> 2), FgV1 (<i>Fusarium graminearum virus</i> 1), FgV-ch9 (<i>Fusarium graminearum virus-ch9</i>)	<i>Fusarium graminearum</i>

Грибы часто заражаются двумя или более неродственными вирусами. Также они могут быть инфицированы дефектными интерфирирующими частицами, сателлитной РНК, или хелпер-зависимыми сателлитными вирусами. Примером служат вирусы-сателлиты MScV-M1, ScV-M2, ScV-M28 и вирус-хелпер ScV-LA (*Saccharomyces cerevisiae virus L-A*) которые поражают дрожжи *Saccharomyces cerevisiae*.

Миковирусы влияют на грибы различными способами: нарушают их жизненный цикл, замедляют рост и размножение, приводят к отсутствию споруляции, у паразитических грибов снижают патогенность.

Также существуют вирусы, использующие грибы в качестве переносчиков и не размножающиеся в них. Например, грибы *Olpidium brassicae* и *Olpidium bornovanus* переносят вирус некроза табака (TNV), вирус некротической пятнистости дыни (MNSV).

Миковирусы используются человеком для биологического контроля грибковых патогенов. Например, вирус *Cryphonectria parasitica* 1 (CHV1) применяется для контроля возбудителя фитофтороза каштанов, так как снижает вирулентность гриба-хозяина, что позволяет снизить риск заражения растений.

Взаимодействие бактерий и грибов

Бактерии могут вступать с грибами в различные взаимоотношения:

1) паразитизм, при котором бактерии могут вызывать различные заболевания грибов, поражая мицелий и плодовые тела, разрушая ткани грибов. Примерами могут служить *Pseudomonas tolaasii*, являющийся возбудителем бактериальной пятнистости, и *Janthinobacterium agaricidamnosum*, вызывающий мягкую гниль у шампиньона (*Agaricus bisporus*).

2) антагонизм, при котором бактерии и грибы подавляют развитие друг друга.

Бактерии выделяют в окружающую среду различные соединения, проявляющие антагонистическую активность против грибов. Примерами могут служить:

- Антифунгицидные антибиотики, синтезируемые бактериями, (таблица 8). Противогрибковое действие антибиотиков заключается в ингибировании синтеза клеточной стенки и клеточной мембраны, ингибировании синтеза белка. Например, гризеофульфин ингибирует синтез хитина, который является структурным компонентом клеточной стенки грибов.

- Бактерии рода *Bacillus* синтезируют липопептиды (сурфактин, итурин, фенгидин), поликетиды, хитиназы, глюканазы и протеазы, которые обладают высокой антифунгицидной активностью [51].

- Бактерии рода *Pseudomonas* способны продуцировать следующие соединения, ингибирующие рост грибов: сидерофоры, феназины, 4-гидрокси-2-алкилхинолины, циклические липопептиды, рамнолипиды, флороглюцинолы, диалкилрезорцинолы, пиолютеорин, пирролнитрин [51].

- Бактерии рода *Streptomyces* также синтезируют липопептиды, сидерофоры, летучие органические соединения, обладающие антифунгицидной активностью [51].

Бактерии, обладающие выраженной противогрибковой активностью, широко используются для разработки биофунгицидов.

Грибы обладают способностью синтезировать антибиотики, подавляющие рост и развитие бактерий и других микроорганизмов (таблица 10). Атимикробной активностью обладают первичные метаболиты грибов, такие как щавелевая кислота. Низкомолекулярные антибактериальные соединения в основном, представляют собой вторичные метаболиты: терпены, стероиды, производные антрахинона и бензойной кислоты, хинолины. Высокомолекулярные антибактериальные соединения грибов, в основном, представляют собой пептиды. Механизм их действия связан с нарушениями синтеза клеточной стенки, изменением проницаемости плазматической мембраны, нарушениями репликации хромосом или синтеза белка [52].

Таблица 10. Антибактериальные соединения, синтезируемые грибами

Грибы	Антибиотики
<i>Penicillium sp.</i>	пенициллины
<i>Geomyces sp.</i>	геомицин В, геомицин С
<i>Actinoplanes sp.</i>	рамопланин
<i>Penicillium griseofulvum</i>	гризеофульвин
<i>Penicillium reibeum, Penicillium rivulum</i>	психрофилин А, психрофилин В
<i>Pseudoplectania nigrella</i>	плектазин
<i>Albatrellus flettii</i>	конфлуентин, грифолин
<i>Acremonium chrysogenum</i>	цефалоспорин С
<i>Clitopilus passeckerianus</i>	плевромутилины
<i>Fusidium coccineum</i>	фузидиевая кислота
<i>Emericellopsis alkalina</i>	эмерициллипсин А

Взаимодействие между грибами

Межгрибковые отношения играют важную роль в развитии структуры микробного сообщества. Существует несколько способов взаимодействия грибов друг с другом:

1) Конкуренция за субстрат и пространство без непосредственного контакта между грибами.

2) Антагонистические взаимоотношения при которых один гриб выделяет в окружающую среду антибиотики или литические ферменты, оказывающие негативное воздействие на другой гриб.

3) Паразитические взаимоотношения, при которых один гриб использует другой в качестве источника питательных веществ. Примеры такого взаимодействия приведены в таблице 11.

Таблица 11. Примеры грибов-микопаразитов [53]

Гриб-паразит	Гриб-хозяин
<i>Arthrotrrys oligospora, Botryotrichum piluliferum, Coniothyrium sporulosum, Dicyma olivacea, Gliocladium catenulatum, Gliocladium roseurn, Gliocladium virens, Hormiactis fimicola, Laetisaria arvalis, Papulaspora stoveri, Penicilliurn vermiculatum, Pythium oligandrum, Stachybotrys chartarum, Stachybotrys elegans, Stachylidium bicolor, Talaromyces flavus, Trichoderma hamatum, Trichoderma harzianum, Trichoderma longibrachiatum, Trichoderma pseudokoningii, Trichoderma viride, Trichothecium roseum, Verticillium biguttatum, Verticillium chlamydosporium, Verticillium lamellicola, Verticillium lecanii, Verticillium nigrescens, Verticillium psalliotae, Verticillium tenerum, Volutella ciliata</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>
<i>Peckiella lateritia</i>	<i>Lactarius deliciosus</i>
<i>Spinellus fusiger</i>	род <i>Мусена</i> и другие
<i>Peckiella luteovirens</i>	род <i>Russula</i>
<i>Нуромыцес chrysospermus</i>	порядок Болетовые (<i>Boletales</i>)
<i>Cicinnobolus cesatii</i>	семейство <i>Erysiphaceae</i>

Микопаразитические грибы могут быть разделены на две группы: некротрофы и биотрофы.

Некротрофические микопаразиты убивают своих хозяев. Как правило, они имеют широкий спектр грибов-хозяев и незначительно выраженную специализацию в механизме паразитирования. Перенос питательных веществ происходит через гифальную стенку в месте присоединения к хозяину. Некротрофические грибы способны выделять в окружающую среду токсины и литические ферменты. Обычно не имеют специализированных инфекционных структур. Механизм их действия аналогичен некротрофическим грибам, паразитирующим на растениях [53].

Инвазия спор грибов грибами-микопаразитами является типичным примером некротрофического микопаразитизма (таблица 12).

Таблица 12. Примеры грибов, паразитирующих в спорах других грибов [53]

Гриб-паразит	Гриб-хозяин
<i>Verticillium psalliotae</i>	<i>Rhopalomyces elegans</i>
<i>Anguillospora pseudolongissima</i> , <i>Humicola fuscoatra</i>	<i>Glomus deserticola</i> , <i>Glomus fasciculatum</i> , <i>Glomus versiforme</i>
<i>Chrysosporium parvum</i> , <i>Exophiala werneckii</i> , <i>Acremonium</i> sp., <i>Trichoderma</i> sp., <i>Verticillium</i> sp, и др.	<i>Gigaspora gigantea</i>
<i>Cladosporium uredinicola</i>	<i>Puccinia violae</i>
<i>Eudarlucalucifilum</i>	<i>Puccinia graminis</i>
<i>Fusarium merismoides</i>	<i>Pythium ultimum</i>
<i>Gaertneriomyces semiglobifer</i>	<i>Entomophaga maimaiga</i>
грибы порядка <i>Chytridiales</i>	<i>Acaulospora</i> sp., <i>Glomus</i> sp., <i>Gigaspora</i> sp. <i>Scutellospora</i> sp., <i>Sclerocystis</i> sp.

На рисунке 48 продемонстрировано развитие *Gaertneriomyces semiglobifer* на зигоспорах *Entomophaga maimaiga*. Особое внимание в исследованиях уделяется заражению спор арбускулярных микоризных грибов, так как такое взаимодействие влияет на динамику численности грибковых сообществ в почвах, а также играет важную роль в экосистемах и влияет на урожайность сельскохозяйственных культур. Поражение арбускулярных микоризных грибов уменьшает количество

растений, вступивших с ними в симбиоз, что приводит к снижению биомассы растений [53].

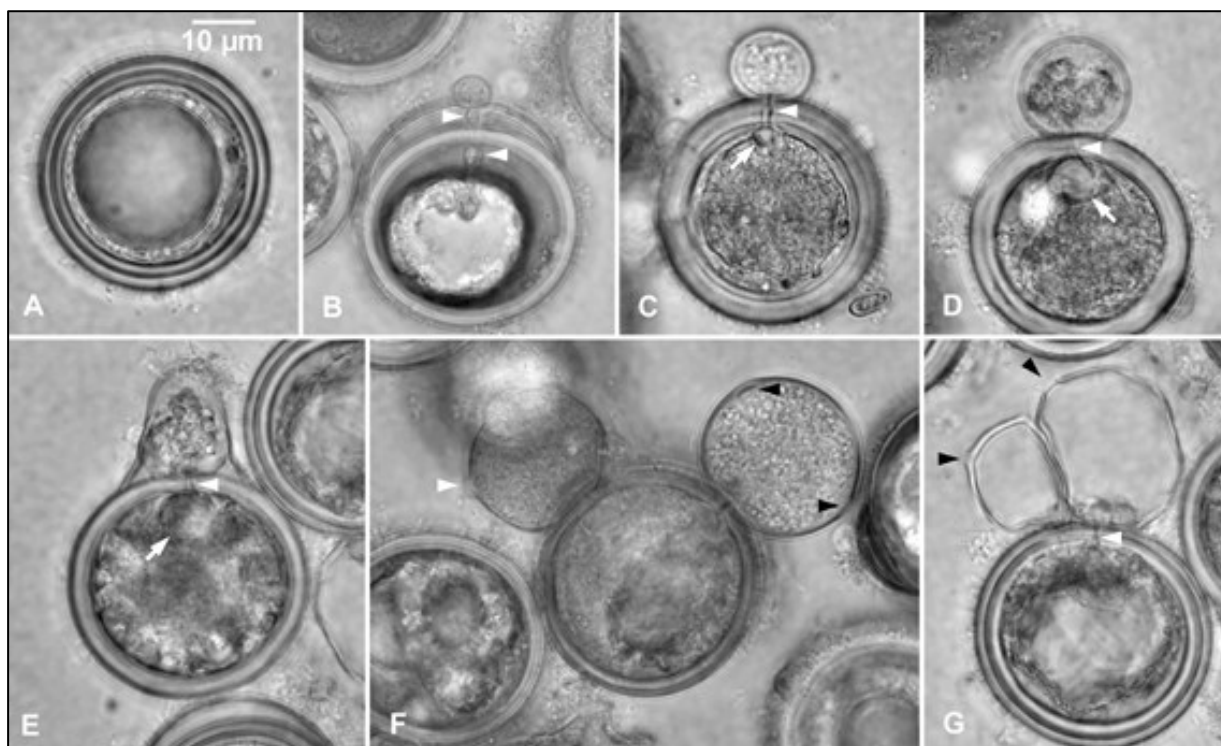


Рис. 48. Развитие *Gaertneriomyces semiglobifer* на зигоспорах *Entomophaga maimaiga*: (А) Незараженная азигоспора. (В) Заключённая в оболочку зооспора образовала зародышевые трубки (показаны белыми стрелками), проходящие через двойную стенку в азигоспору. (С) После того, как зародышевая трубка вошла в азигоспору и начала образовывать ризоид (показан белой стрелкой), зооспора превращается в зооспорангий. (D) Увеличение зооспорангия и ризоидная припухлость. (Е) Увеличение зооспорангия с образованием двойной стенки азигоспоры; ризоидная припухлость продолжает увеличиваться. (F) Два зрелых зооспорангия на одной азигоспоре. (G) Два пустых зооспорангия на азигоспоре, стрелками показаны поры, через которые вышли зооспоры [54]

Биотрофы получают питательные вещества из мицелия своего хозяина, не убивая его. При таких взаимоотношениях живой хозяин поддерживает рост паразита в течение длительного периода времени. Биотрофные микопаразиты имеют более узкий круг хозяев, чем некротрофы, и являются высокоспециализированными. Существуют три варианта взаимодействия паразита и хозяина:

1) внутриклеточные биотрофы полностью проникают в гифы гриба-хозяина, например, *Chytridiomycota*.

2) у паразитического гриба развивается аппрессорий, а также узкий инфекционный канал, который проникает гифу хозяина. Далее он превращается в гаусторий, который проникает в плазмалемму хозяина, и поглощает оттуда питательные вещества.

3) между гифами грибов образуются специализированные буферные клетки, которые служат для переноса питательных веществ из цитоплазмы хозяина в цитоплазму паразита без проникновения. В буферной зоне плазмалемма хозяина и плазмалемма паразита вступают в непосредственный контакт [53].

3.3. Взаимоотношения микроорганизмов и растений

Взаимодействие растений и вирусов

Вирусы растений широко распространены. Большинство из них имеют одноцепочечные РНК геномы (около 75%), однако встречаются вирусы с двухцепочечными РНК геномами (5%), одно- и двухцепочечными ДНК геномами (17% и 3%, соответственно). Морфология растительных вирусов разнообразна, но около 50% имеют палочковидную форму. Длина варьирует в диапазоне 300–500 нм, диаметр – от 15 нм до 20 нм.

Вирусы могут распространяться через прямую передачу сока при контакте поврежденного зараженного растения со здоровым, через переносчиков, а также через семена следующим поколениям. Переносчиками чаще всего выступают членистоногие, реже – почвенные нематоды и простейшие.

Почвенные нематоды переносят такие вирусы, как: вирус кольцевой пятнистости табака (*Tobacco ringspot virus*, TRSV), вирус погremковости табака (*Tobacco rattle virus*, TRV).

Примером простейшего-переносчика, является *Polymyxa graminis*, обитающая в корнях, которая распространяет вирус некротического пожелтения жилок свёклы (*Beet necrotic yellow vein virus*, BNYSV), вирус желтой мозаики ячменя (*Barley yellow mosaic virus*, BYMV), вирус мозаики пшеницы (*Soil-borne wheat mosaic virus*, SBWMV).

Вирусы, передаваемые насекомыми классифицируются на:

- неперсистентные, которые прикрепляются к дистальному кончику стилета насекомого, и проникают в следующее растение при питании насекомого. Примерами являются: Y-вирус картофеля (*Potato virus Y*, PVY), вирус оспы сливы (*Plum pox virus*, PPV).

- полуперсистентные, которые проникают в переднюю кишку насекомого. Примерами являются: вирус огуречной мозаики (*Cucumber mosaic virus*, CMV), вирус мозаики цветной капусты (*Cauliflower mosaic virus*, CaMV).

- персистентные, которые проходят через кишечник в гемолимфу, а затем в слюнные железы насекомого. Они характеризуются длительным циркулированием в организме переносчика и способностью сохраняться в нём в течение длительного времени. Некоторые из них способны размножаться в организме переносчика. Примерами персистентных вирусов являются: вирус морщинистости листьев земляники (*Strawberry crinkle virus*, SCV), вирус жёлтой карликовости ячменя (*Barley yellow dwarf*, BYD).

Также имеются данные о распространении некоторых вирусов через почву с помощью мицелиальных грибов, образующих микоризы на корнях растений, а также с помощью зооспор грибов [38].

Вирусы могут поражать практически все части растений. Некоторые из них способны вызывать системные инфекции, инфицирующие все органы растения. Например, вирус табачной мозаики (*Tobacco mosaic virus*, TMV), вирус мозаики томата (*Tomato mosaic virus*, ToMV), вирус чёрной кольчатости томата (*Tomato black ring virus*, TBRV), *Tomato zonate spot virus* – TZSV (рис. 49).

Листья наиболее часто подвергаются заражению. Вирусы могут вызывать деформацию листьев, скручивание, хлороз, мозаичную окраску, появление колец, полос и пятен. Примерами являются:

- Вирус табачной мозаики (*Tobacco mosaic virus*, TMV), поражающий растения рода *Nicotiana*, и других представителей семейства Пасленовые (*Solanaceae*). Вызывает деформацию листовой пластинки и мозаичную окраску.

- Вирус жёлтой курчавости листьев томата (*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV), поражающий томат (*Solanum lycopersicum*), перец (*Capsicum annuum*), фасоль (*Phaseolus vulgaris*). Вызывает скручивание и пожелтение листьев, уменьшение их площади.

- Вирус инфекционного хлороза томата (*Tomato Infectious Chlorosis Virus*, TICV), поражающий томат (*Solanum lycopersicum*), томатилло (*Physalis ixocarpa*), картофель (*Solanum tuberosum*), артишок (*Cynara scolymus*), латук (*Lactuca sativa*), петуния (*Petunia hybrida*). Вызывает деформацию и хлороз листьев.

- Вирус кольцевой пятнистости малины (*Raspberry ringspot virus*, RpRSV), поражающий малина (*Rubus fruticosus*), клубника (*Fragaria* sp.), вишня (*Prunus* subgen. *Cerasus*). Вызывает скручивание, хлороз листьев, некротические пятна.

- Вирус скручивания листьев картофеля (*Potato Leaf Roll Virus*, PLRV), поражающий картофель (*Solanum tuberosum*). Вызывает скручивание листьев и изменение их окраски.

Вирусы, поражающие стебли, вызывают деформацию и искривление побегов, карликовость, изменение окраски, образование некротических участков. Примерами являются:

- Вирус табачной мозаики (*Tobacco mosaic virus*, TMV), поражающий растения рода *Nicotiana*, и другие представители семейства пасленовые (*Solanaceae*). Вызывает замедление роста и некротические пятна.

- Вирус кольцевой пятнистости томата (*Tomato ringspot virus*, ToRSV), поражает огурцы (*Cucumis sativus*), табак (*Nicotiana* sp.), томаты (*Solanum lycopersicum*). Вызывает деформацию и снижение прочности стеблей, некротические пятна.

Вирусы, поражающие корни приводят к ослаблению корневой системы, снижению поглощения воды и питательных веществ, что негативно влияет на роста растения в целом. Примером может служить вирус некротической жёлтой жилки свёклы (*Beet necrotic yellow vein virus*, BNYYV), который вызывает задержку роста главного корня и активное разрастание боковых корней.

Вирусы, поражающие цветы и соцветия приводят к их деформации, стерильности, а также махровости и пестролепестности. Примерами являются:

- Вирус пестролепестности тюльпанов (*Tulip breaking virus*, TBV), поражающий растения родов *Tulipa* и *Lilium*. Вызывает деформацию и уменьшение размеров цветка, появление полос и пятен.

- Вироид карликовости хризантем (*Chrysanthemum stunt viroid*, CSVd), поражающий хризантемы (*Chrysanthemum* sp.), вызывает

уменьшение размеров цветков, изменение их окраски и более раннее цветение.

Вирусы, поражающие клубни, луковицы и корнеплоды вызывают некрозы, деформацию, образованию пятен и полос на их поверхности. Примерами являются:

- Вирус жёлтой карликовости лука (*Onion yellow dwarf virus*, OYDV), поражающий растения рода луковые (*Allium*). Вызывает уменьшение размера луковицы.

- Y-вирус картофеля (*Potato virus Y*, PVY), поражающий растения семейства Пасленовые (*Solanaceae*). Вызывает деформацию и уменьшение размера клубней, некротические пятна.

- Вирус веретеновидности клубней картофеля (*Potato spindle tuber viroid*, PSTV), поражающий картофель другие растения семейства Пасленовые (*Solanaceae*). Вызывает уменьшение размеров и деформацию клубней (удлинение, растрескивание, скручивание, изменение нормальной формы).

- Вирус метельчатости верхушек картофеля (*Potato mop top virus*, PMTV), поражает картофель другие растения семейства Пасленовые (*Solanaceae*). Вызывает некротические дуги и кольца, бурые концентрические тёмные пятна со светлым окаймлением.

Вирусы, поражающие плоды и семена вызывают их деформацию, уменьшение размера, преждевременное созревание, мозаичную окраску или пятна на поверхности. Примерами являются:

- Вирус коричневой морщинистости плодов томата (*Tomato brown rugose fruit virus*, ToBRFV), поражающий томат (*Solanum lycopersicum*), перец (*Capsicum annuum*). Вызывает деформацию плодов, хлоротическую пятнистость, мраморность, неравномерное созревание.

- Вирус мозаики огурца (*Cucumber mosaic virus*, CMV), поражающий огурцы (*Cucumis sativus*), томаты (*Solanum lycopersicum*), перец (*Capsicum annuum*), и многие другие растения. Вызывает деформацию плодов, уменьшение их размеров, бугорчатость.

- Вирус мозаики пегино (*Pepino mosaic virus*, PepMV) поражает томаты (*Solanum lycopersicum*), картофель (*Solanum tuberosum*), баклажаны (*Solanum melongena*), пегино (*Solanum muricatum*), базилик (*Ocimum basilicum*) и другие виды паслёновых. Вызывает деформацию, некротизацию, мраморность плодов.

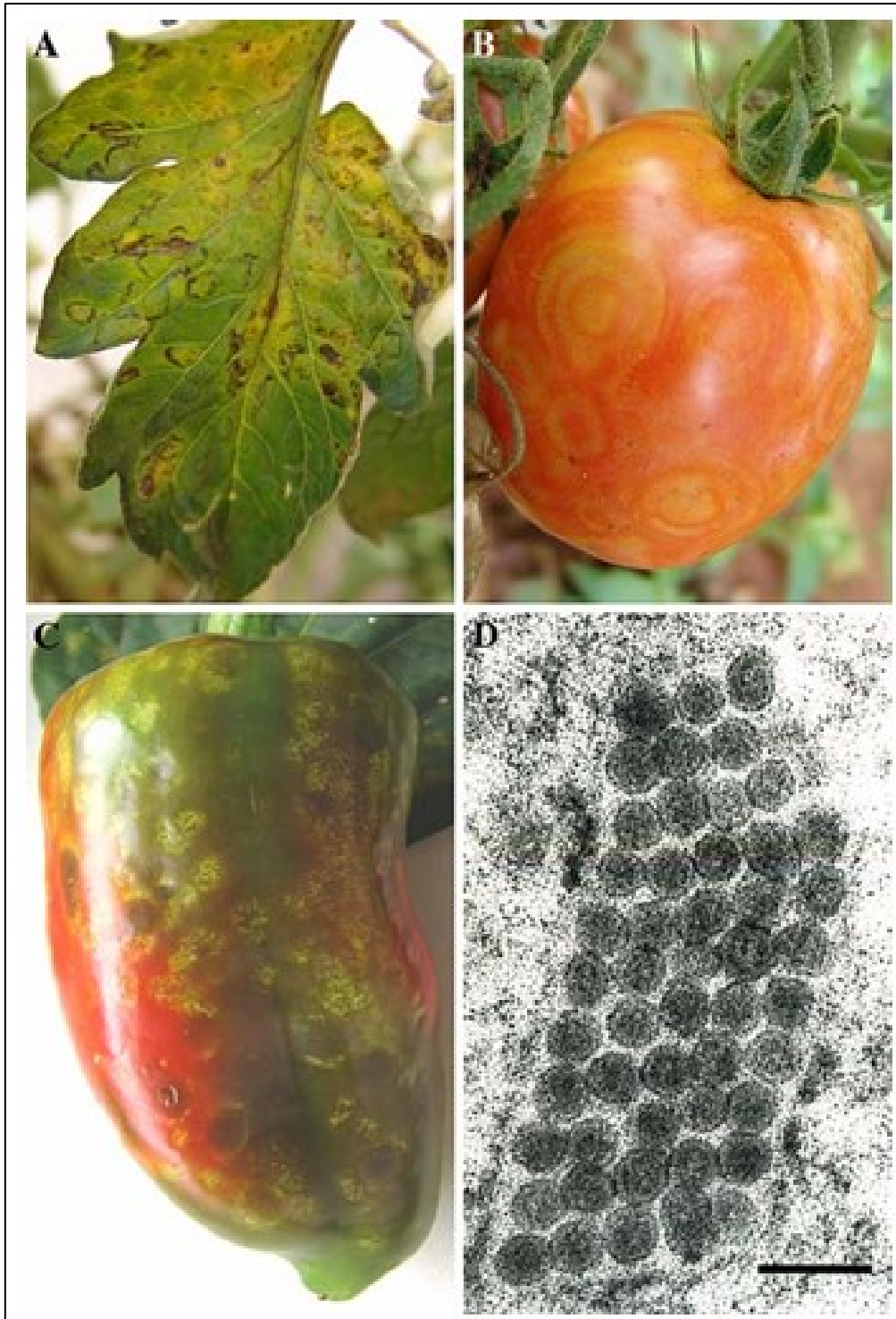


Рис. 49. Симптомы и вирусные частицы вируса *Tomato zonate spot virus* (TZSV): А – некротические кольца на листьях томатов; В – концентрические кольцевые повреждения на плодах томатов; С – хлоротические кольцевые пятна на плодах перца чили; D – просвечивающая электронная микрофотография среза плода томата, заражённого TZSV (масштабная линейка — 200 нм) [55]

Первый вирус растений был открыт в 1892 г. Д.И. Ивановским. Им являлся вирус табачной мозаики (*Tobacco mosaic virus*, TMV). Дальнейшие исследования растительных вирусов в основном были сосредоточены на патогенах, поражающих культурные растения. В последнее время также широко развиваются исследования вирусов дикорастущих растений, хотя данные о них всё ещё ограничены.

Вирусы могут вступать с растениями в мутуалистические отношения, способствуя повышению адаптационных свойств растений, улучшая их засухоустойчивость, морозоустойчивость.

Также слабые штаммы растительных вирусов могут защищать растения от более тяжёлых изолятов.

Важнейшими фундаментальными проблемами экологии вирусов растений являются:

1) Выяснение экологической роли вирусов, ассоциированных с растениями, и их переносчиков в естественных и управляемых экосистемах [38].

2) Комплексное влияние параметров экосистем на распределение и эволюцию вирусов растений и их переносчиков [38].

Растительные вирусы применяются для создания вирусных векторов, используемых для доставки генетического материала в клетки растений. Например, доставка лёгких штаммов вируса способствует предотвращению инфекций, вызываемых более тяжёлыми патогенными штаммами.

Также эти методы применяются для ускорения индукции цветения и селекции культур, повышения красоты и коммерческой ценности декоративных растений.

Редактирование генома растений с помощью вирусных векторов используется для решения следующих задач:

- Создания сортов, устойчивых к болезням и климатическим изменениям.
- Биоконтроля вредителей. Генетически модифицированные растения способны вырабатывать пестицидные белки, которые повышают его устойчивость к атакам вредителей.
- Перестройки метаболических путей растений, которые могут использоваться для производства биофармацевтических белков, создания растений с улучшенными агрономическими признаками.

Взаимодействие растений с бактериями и грибами

Между растениями и бактериями могут быть следующие типы взаимоотношений: нейтральные, взаимовыгодные, паразитические.

Бактерии и грибы заселяют у наземных высших как надземные, так и подземные части.

Эпифитные микроорганизмы, обитающие на листьях, корнях, цветах, бутонах, семенах и плодах растений, не проникают внутрь клеток растения и не являются паразитическими. Они могут влиять на интенсивность процессов фотосинтеза и транспирации, а также проявлять антагонистические свойства по отношению к патогенным видам. На один грамм зелёной массы приходится до 10^8 клеток бактерий. Особенно много эпифитных микроорганизмов в условиях влажного тропического климата. Субстратом для микроорганизмов, живущих на поверхности листьев и других органов, служат выделяемые растениями углеводы, аминокислоты, органические кислоты, фитогормоны и другие соединения, а также химические вещества, оседающие из атмосферы.

Филлоплана – это поверхность листа растения. На листовой пластинке складываются сложные микробные сообщества, включающие бактерии, грибы и микроскопические водоросли. Численность и видовой состав микрофлоры филлопланы зависят от вида растений и условий окружающей среды. Примерами являются:

- бактерия *Methylobacterium symbioticum*, которая способна фиксировать атмосферный азот, делая его доступным для растений, синтезирует фитогормоны, выделяет экзополисахариды, улучшающие удержание воды и ионный обмен.

- бактерия *Bacillus subtilis*, которая образует биоплёнки на листьях, проявляет антагонистическую активность против фитопатогенных микроорганизмов.

- гриб *Gliocladium viride*, который проявляет антагонистическую активность против фитопатогенных грибов.

Также существуют эндофиты – микроорганизмы, которые колонизируют внутренние ткани растения, включая стебли, не вызывая при этом заболеваний и не оказывая отрицательного влияния на его развитие. Они могут проникать в растение через корневую систему из

почвы, через устьица, чечевички или повреждения эпидермиса. Примерами таких микроорганизмов являются:

- бактерия *Acetobacter diazotrophicus*, которая колонизирует сахарный тростник, улучшает его рост за счёт снабжения доступным азотом.

- гриб *Serendipita indica*, который колонизирует корни растений, повышает их устойчивость к грибковым патогенам.

- гриб *Epichloë typhina*, который колонизирует стебли и листья, вырабатывает алкалоиды, отпугивающие травоядных животных, повышают стрессоустойчивость и стимулируют рост растений.

Ризосфера – это слой почвы, непосредственно прилегающий к корням растений, где концентрируются микроорганизмы. Количество микроорганизмов в прикорневых почвах выше, чем в некорневых, однако разнообразие бактериальных сообществ, как правило, ниже. Особенно много микроорганизмов в ризоплане – на поверхности корней. Микрофлора ризосферы имеет пространственную неоднородность и временную динамику. Метаболизм корневой системы оказывают сильное воздействие на почву, играя ключевую роль в поддержании процессов и функций наземной экосистемы, таких как круговорот углерода и питательных веществ.

Симбиоз растений и бактерий, обитающих в ризосфере, основан на том, что растения являются первичными продуцентами, следовательно, они обеспечивают бактерий органическим субстратом. Бактерии, в свою очередь, осуществляют деструкцию органических веществ и предоставляют растениям элементы минерального питания. Углеводы и аминокислоты стимулируют хемотаксис ризобактерий, способствуя повышению их количества на поверхности корней, что способствует усилению роста и увеличению продуктивности растений [56].

Наиболее активно колонизируют ризосферу бактерии, стимулирующие рост растений (Plant Growth-promoting Bacteria, PGPB). Они обогащают почву доступными минеральными веществами, вырабатывают стимуляторы роста, витамины, фунгициды, лектины, подавляющие рост патогенных грибов и улучшающие прорастание семян. Также они вызывают у растений индуцированную системную устойчивость, которая проявляется в повышенной лигнификации корней и стимуляции синтеза фитоалексинов – фенольных соединений, участвующих в

ответной реакции на проникновение патогенов. Одним из примеров такого взаимодействия является ассоциативная азотфиксация, стимулируемая фотосинтезом. Ассоциативные diaзотрофы – это азотфиксирующие бактерии, образующие эндоризосферные ассоциации на корнях небобовых растений. Представлены бактериями родов *Azospirillum*, *Acetobacter*, *Gluconacetobacter*, *Herbaspirillum*, *Moraxella*, *Brevibacillus*, *Burkholderia*, *Klebsiella*, *Pseudomonas*, *Enterobacter*, *Azoarcus*, *Bradyrhizobium*, *Lyngbya*, *Oscillatoria*, *Nostoc*, *Anabaena*, *Aulosira*. Они связаны с такими культурными растениями, как: рис, кукуруза, пшеница, сахарный тростник, сахарная свёкла, кофе, картофель, сорго, томаты, рапс, и другие.

Кроме того, в симбиотические отношения с растениями вступают клубеньковые азотфиксирующие бактерии, которые тесно связаны с растением, образуя специализированные органы – клубеньки (рис. 50). Примерами могут служить представители родов *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Allorhizobium*, *Azorhizobium*, *Mesorhizobium*, *Sinorhizobium*. К растениям, вступающим в симбиоз, преимущественно относятся бобовые (*Fabaceae*). Внутри клубеньков азотфиксирующие бактерии извлекают молекулярный азот из атмосферы и преобразуют его в доступную для растений форму – ионы аммония, которые используются для производства витаминов, белков и других веществ с высоким содержанием азота.

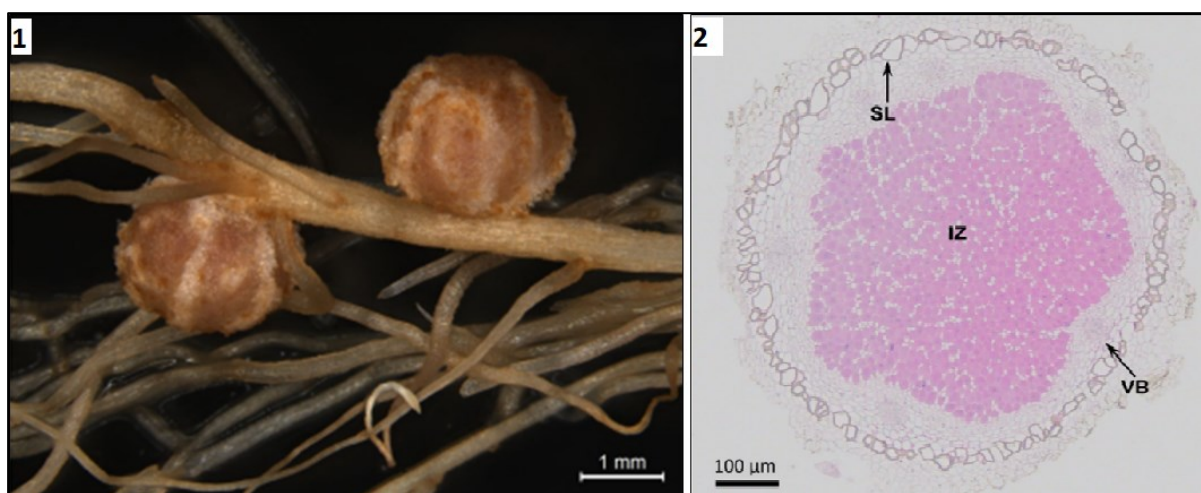


Рис. 50. Бактерии *Bradyrhizobium diazoefficiens*. 1 – азотфиксирующие клубеньки на сое обыкновенной (*Glycine soja*). 2 – Поперечный срез клубенька на сое обыкновенной (*Glycine soja*). IZ – инфицированная бактериями зона; SL – склеротидный слой; VB – сосудистый пучок [57]

Еще одним важным примером является эффект ризосферного прайминга – это процесс, который опосредует круговорот углерода в ризосфере и заключается в изменении разложения органического вещества почвы, вызванном активностью корней растений. Количество и состав корневых экссудатов играют ключевую роль в данном явлении. Различные типы эффекта ризосферного прайминга зависят от нескольких механизмов, которые могут действовать отдельно, в комбинации или сменять друг друга, вызывая положительные или отрицательные эффекты ризосферного прайминга:

- Гипотеза микробиологического обогащения почвы питательными веществами предполагает, что в условиях низкого содержания питательных веществ в почве, корневые экссудаты стимулируют у микроорганизмов выработку внеклеточных ферментов. Эти ферменты разлагают органическое вещество почвы, повышая содержание питательных веществ в ней. Данный процесс вызывает положительный эффект ризосферного прайминга [56].

- Гипотеза преимущественного использования субстрата предполагает, что в условиях высокого содержания питательных веществ в почве, микроорганизмы, преимущественно, будут использовать нестабильные корневые экссудаты, а не разлагать органическое вещество почвы. Это связано с тем, что для удовлетворения потребностей в углероде и энергии, микроорганизмы предпочитают использовать легкодоступные субстраты. Данный процесс вызывает отрицательный эффект ризосферного прайминга [56].

- Гипотеза конкуренции предполагает, что растения и микроорганизмы конкурируют за одни и те же питательные вещества, что может привести к ограничению роста растений и микроорганизмов [56].

Почти все наземные растения образуют симбиотические ассоциации с микоризными грибами, которые влияют на структуру почвы и функционирование экосистемы, регулируя круговорот питательных веществ и углерода. При таком симбиозе растения обеспечивают микоризные грибы углеводами. Грибы переводят недоступные для поглощения растениями нерастворимые или сложные органические соединения в доступное для растений состояние.

Существуют два доминирующих типа микоризных грибов, которые по-разному поглощают питательные вещества в пределах органи-

ческого вещества почвы: эктомикоризные и арбускулярные микоризные. Среди микроскопических грибов встречаются арбускулярные микоризные грибы, которые формируют несептированный многоядерный мицелий, образующий в межклетниках растения-хозяина внутриклеточные структуры – арбускулы и везикулы (рис. 51). Арбускулы представляют собой древовидные разветвления, целью которых является увеличение площади поверхности, на которой происходит обмен питательных веществ. Везикулы – это овальные вздутия мицелия гриба, проникающего в клетки корня высшего растения при образовании микоризы. Арбускулярные микоризные грибы могут стимулировать почвенные микроорганизмы, разлагающие органическое вещество почвы, получая большое количество углерода, азота, фосфора и доставляя их растениям-хозяевам. Большое количество углерода, получаемое грибами от симбиотических растений, может постепенно высвобождаться в ризосферу и использоваться другими микроорганизмами. Примерами арбускулярных микоризных грибов являются: *Aspergillus sp.*, *Penicillium sp.*, *Paecilomyces sp.*, *Alternaria sp.*, *Fusarium sp.*, *Rhizoctonia sp.*, и другие [56].

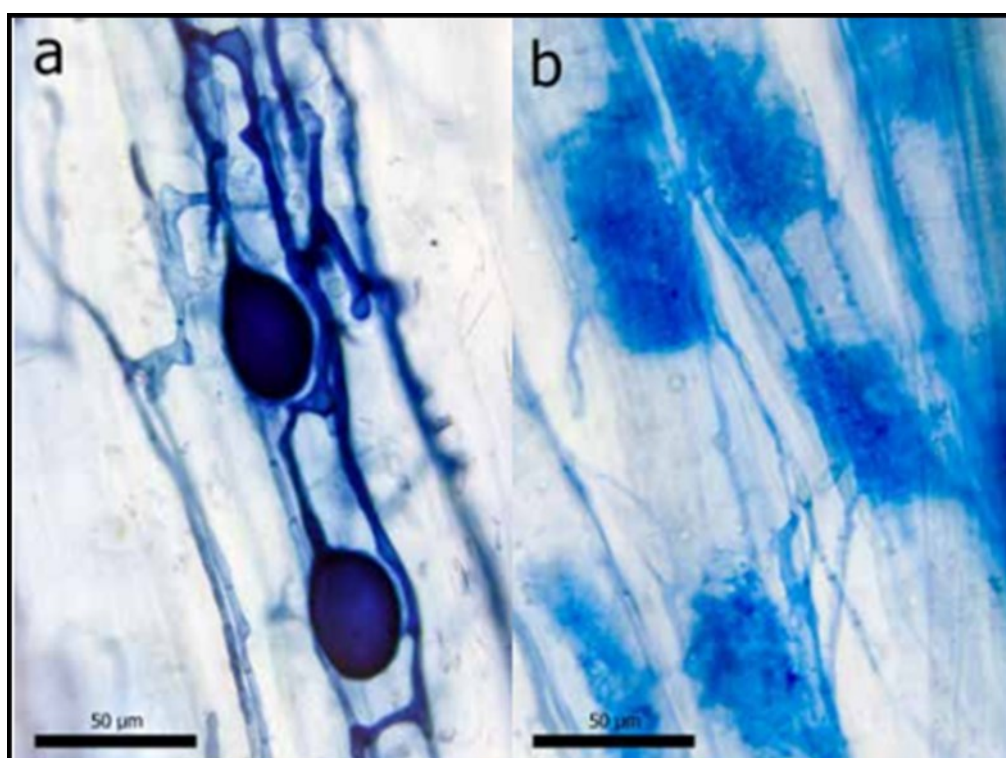


Рис. 51. Арбускулярная микориза в корнях растений: а – везикулы и гифы в корне дудника болотного (*Ostericum palustre*). б – арбускулы и гифы в кортикальных клетках корня растения гирча тминолистная (*Selinum carvifolia*) [58]

Фитопатогенные бактерии – это микроорганизмы, которые вызывают инфекционные заболевания растений. В настоящее время известно более 200 видов бактерий, вызывающих растительные бактериозы. Они воздействуют на растения, выделяя фитотоксины, ферменты, разрушающие клеточную стенку, и сидерофоры, которые позволяют захватывать железо из белков хозяина. Инфицирование фитопатогенными бактериями приводит к нарушению фотосинтеза, ферментативных процессов, вызывает некрозы, гнили, опухоли и деформации. Патогенные для растений бактерии могут распространяться через переносчиков (насекомых, клещей, нематод), инфицированные семена, почву, воду, редко – через воздух. Проникновение осуществляется, преимущественно, через чечевички, устьица, нектарники, желёзки, корневые волоски, искусственные повреждения. Некоторые бактерии вырабатывают ферменты, которые разрушают кутикулу растений, облегчая проникновение. Фитопатогенные бактерии поражают листья, побеги, корни, цветки, плоды, клубни и корнеплоды. Примерами фитопатогенных бактерий являются:

- *Pseudomonas syringae*. Известно около 50 штаммов, способных заражать различные виды растений. Симптомы поражения зависят от конкретного патовара, стадии развития растения и условий окружающей среды (рис. 52).

- *Pectobacterium carotovorum* вызывает бактериальную мягкую гниль у широкого спектра растений. Поражает клубни и корнеплоды, а также может вызывать «чёрную ножку» у вегетирующих растений картофеля.

- *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* вызывает бактериальный ожог риса, который представляет собой водянистые пятна с маслянистой текстурой, со временем превращающиеся в некротические участки с «обожжёнными» краями.

- *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* является возбудителем чёрной гнили, которая выражается в V-образных хлоротических или некротических поражениях и почернении сосудистых тканей.

- *Xanthomonas translucens* pv. *translucens*, который является возбудителем чёрного бактериоза зерновых культур. Симптомы на листьях проявляются в виде водянистых полос или пятен, которые вначале имеют светло-зелёный или желтоватый оттенок. По мере развития болезни пятна увеличиваются в размерах, сливаются и приобретают

тёмно-коричневый или чёрный цвет вследствие некроза тканей. На поздних стадиях поражённые участки становятся сухими и ломкими, что приводит к преждевременному отмиранию листьев.

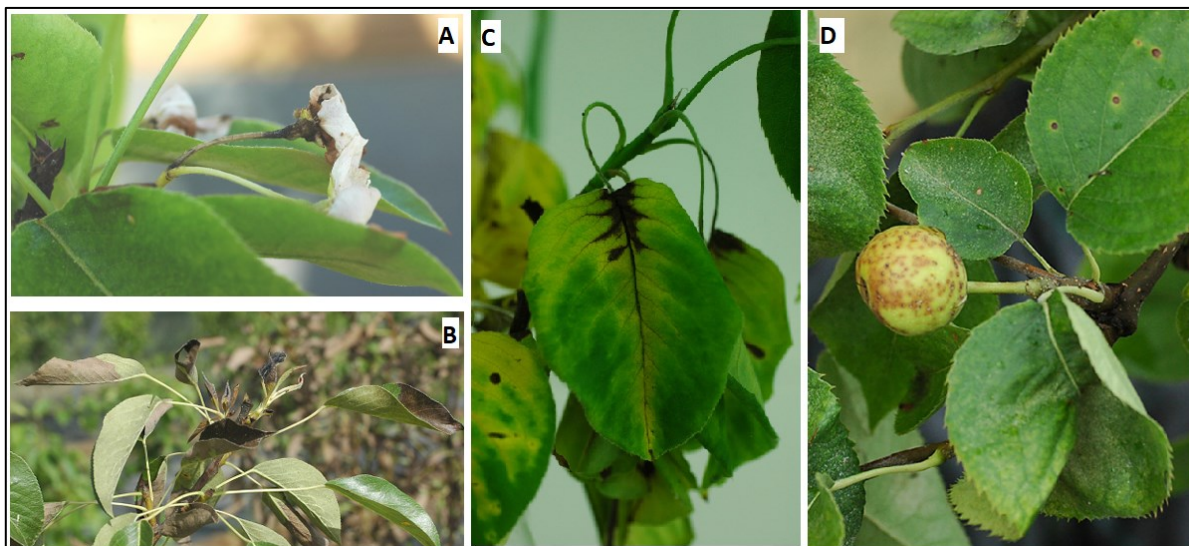


Рис. 52. Разные сорта груши, инфицированные *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*: А – пораженные цветы; В и С – пораженные побеги и листья; D – поражённые плоды и листья [59]

Фитопатогенные грибы также вызывают заболевания растений. Они могут поражать листья, побеги, корни, плоды. Более 80% всех известных болезней растений вызываются грибами. К симптомам заражения относятся: некроз; деструкция и дегенерация тканей; дехромация, деформация и дефолиация листьев; увядание; опухоли (рис. 53).

В зависимости от способа извлечения органических веществ они делятся на следующие группы:

1) Истинные (облигатные) паразиты. Приспособлены к питанию только за счёт живых тканей. Утрачивают жизнеспособность после гибели растения-хозяина. Обычно поражают хорошо развитые жизнеспособные растения. Также носят название биотрофы, так как проникают в живые ткани растения и первое время развиваются, не вызывая заметного угнетения питающего растения. К ним относятся мучнисторосяные (*Erysiphe graminis*, *Erysiphe communis*), тафриновые, большинство ржавчинных грибов [60].

2) Факультативные (условные) сапротрофы. Ведут выраженный паразитический образ жизни. В течение всей вегетации питаются

за счёт живых тканей растения-хозяина, но завершают свой цикл развития на отмерших частях растения, где образуют половые спороношения. В отличие от облигатных паразитов, они постепенно приводят заражённые клетки к гибели и далее распространяются в соседние живые клетки. При распространении в поражённых органах факультативные паразиты оставляют после себя зону отмерших клеток. Примером могут служить возбудители строматических пятнистостей листьев клёна и ивы (*Rhytisma acerinum*, *Rhytisma salicinum*), а также грибы, вызывающие засыхание и опадение хвои, такие как *Lophodermium seditiosum*, *Lophodermium pinastri*, *Phacidium infestans* [60].

3) Факультативные (условные) паразиты или полусапротрофы. Ведут в основном сапротрофный образ жизни, т. е. питаются за счёт мёртвого органического субстрата. К паразитическому питанию переходят при наличии соответствующих условий, поражая преимущественно ослабленные растения. Разновидностями условных паразитов являются пертофиты (токсигенные сапротрофы). Они могут проникать в живую ткань и использовать её для питания лишь после того, как произойдёт её отмирание под воздействием выделяемых патогеном экзотоксинов. При этом отмирание тканей может происходить постепенно, и она может служить селективной средой для возбудителя болезни. Поэтому путь продвижения факультативного паразита отмечен зоной погибших клеток, предшествующей распространению патогена. Среди пертофитов имеются виды, заражающие растения через различные механические повреждения, а также грибы переносчиками которых являются насекомые, повреждающие покровные ткани растений. Примером являются представители рода *Ceratocystis* [60].

Источниками инфекции у фитопатогенных грибов могут служить: споры, вегетативный мицелий и его видоизменения (ризоморфы, склероции, шнуры и другие). Различные виды спор имеют наибольшее значение в распространении фитопатогенных грибов. Благодаря микроскопическим размерам они могут формироваться в огромных количествах в короткие сроки и быстро разносится ветром на большие расстояния. Распространение фитопатогенных грибов осуществляется следующими способами:

- Анемохория – через воздух. Встречается наиболее часто. Таким образом распространяются споры ржавчинных, мучнисторосяных, трутовых и многих других грибов.

- Гидрохория – с помощью воды.
- Зоохория – с помощью животных.
- Антропохория – с помощью человека [60].

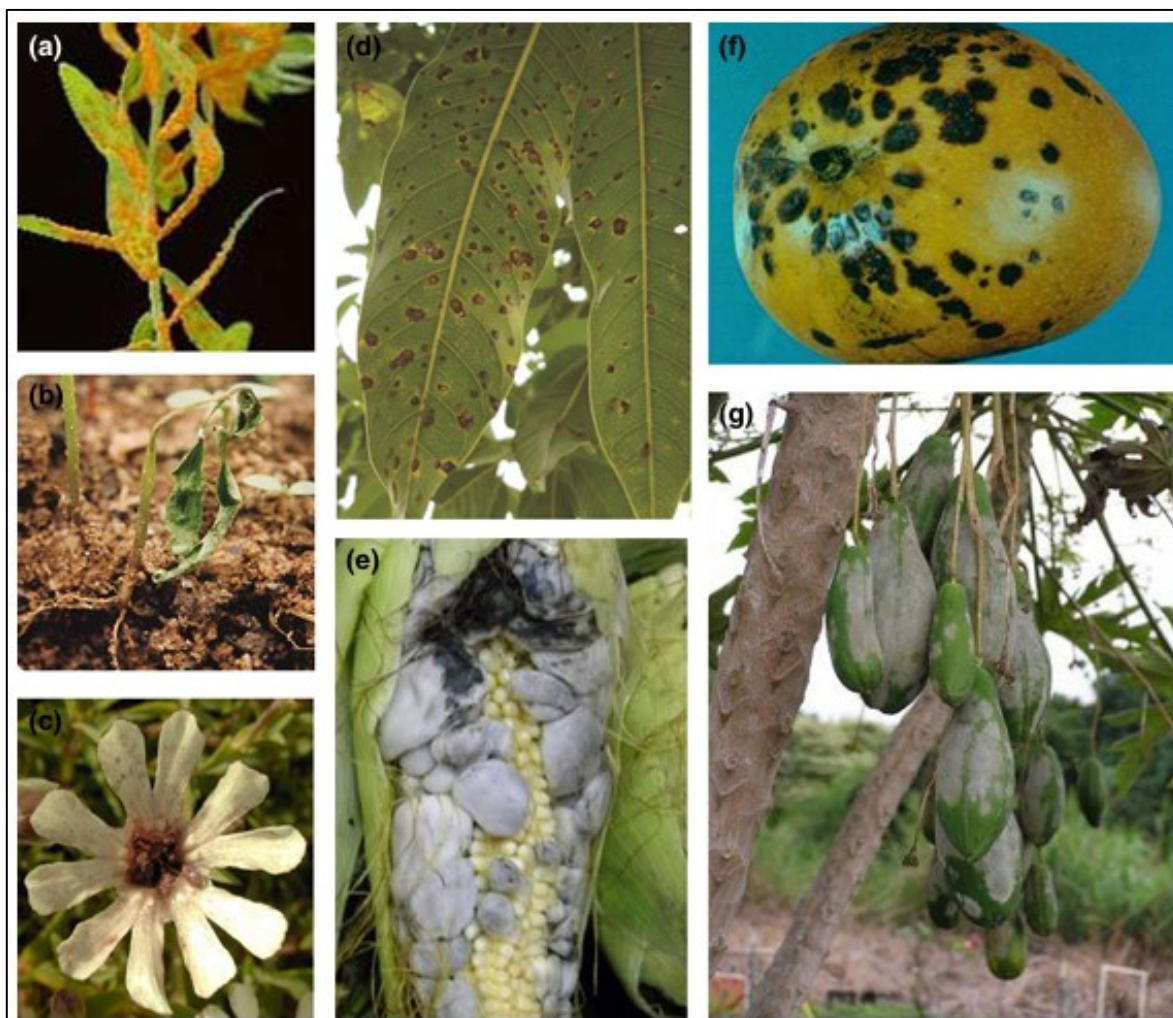


Рис. 53. Примеры грибковых заболеваний растений. (а) – Ржавчина на льне (*Linum usitatissimum*); (б) вертициллезное увядание; (в) *Caryophyllaceae*, зараженные *Microbotryum violaceum*; (г) антракноз листьев манго (*Mangifera indica*), вызванный *Colletotrichum gloeosporioides*; (д) головня на початках кукурузы (*Zea mays*), вызванная *Ustilago maydis*; (е) антракноз плодов манго; (ж) мучнистая роса папайи (*Carica papaya*), вызванная *Oidium caricae* [61]

Взаимодействие растений и архей

Взаимодействие растений и архей может проявляться в форме симбиоза. Археи способны колонизировать ризосферу, принимая участие в круговороте веществ и влияя на условия среды для растений.

Примерами растительно-микробных ассоциаций между культурными растениями и представителями архей служат:

- Тип эвриархеоты (*Euryarchaeota*) обнаруживаются в ризосфере риса посевного (*Oryza sativa*), кукурузы (*Zea mays*), эруки посевной (*Eruca sativa* Mill.), кофейного дерева аравийского (*Coffea arabica* L.), оливы европейской (*Olea europaea* L.), ятрофы куркас (*Jatropha curcas*), вишни (*Cerasus* sp.).

- Тип кренархеоты (*Crenarchaeota*) обнаруживаются в ризосфере томата культурного (*Lycopersicon esculentus*), кофейного дерева аравийского (*Coffea arabica* L.), оливы европейской (*Olea europaea* L.), ятрофы куркас (*Jatropha curcas*), кукурузы (*Zea mays*), эруки посевной (*Eruca sativa* Mill.), тростника южного (*Phragmites australis*), вишни (*Cerasus*).

- Тип *Thaumarchaeota* обнаруживаются в ризосфере риса посевного (*Oryza sativa*), оливы европейской (*Olea europaea* L.), эруки посевной (*Eruca sativa* Mill.).

- Роды *Nitrosopumilus* и *Nitrososphaera* обнаруживаются в ризосфере сарсазана шишковатого (*Halocnemum strobilaceum*).

- Класс *Methanobacteria* обнаруживаются в ризосфере тростника южного (*Phragmites australis*), риса посевного (*Oryza sativa*), красное мангровое дерево (*Rhizophora mangle*).

- Класс *Methanobacteria* обнаруживаются в ризосфере тростника южного (*Phragmites australis*), риса посевного (*Oryza sativa*), красного мангрового дерева (*Rhizophora mangle*) [62].

3.4. Взаимоотношения микроорганизмов с животными

Взаимодействие микроорганизмов и животных включает различные типы взаимоотношений: симбиоз, мутуализм, комменсализм, паразитизм.

Вирусы вызывают заболевания животных, относящихся к различным таксономическим группам. Примерами являются:

Бакуловирусы, которые поражают членистоногих, преимущественно насекомых. В экосистемах они осуществляют естественный контроль популяций хозяев. Кроме того, используются человеком для создания биоинсектицидов для борьбы с членистоногими-вредите-

лями. К негативным последствиям распространения бакуловирусов относятся: влияние на опылителей и полезных насекомых, сокращение численности насекомых-фитофагов, которое может привести к временному избытку растительности, что меняет структуру растительных сообществ. Примерами бакуловирусов являются *Bombyx mori nucleopolyhedrovirus* (BmNPV), поражающий тутового шелкопряда (*Bombyx mori*), *Cydia pomonella granulovirus* (CpGV), инфицирующий яблонную плодожорку (*Cydia pomonella*).

Вирусы амфибий, приводят к заражению и гибели земноводных, регулируя их популяции в экосистемах. К негативным последствиям относятся вероятность массовой гибели амфибий, последствиями которой является снижение численности хищников, питающихся земноводными. Кроме того, земноводные регулируют численность беспозвоночных и переносят вещества между водными и наземными экосистемами. Таким образом, массовая гибель амфибий может приводить к нарушению пищевых цепей и дисбалансу экосистем. Примерами являются: Иридовирус Боле (*Bohle iridovirus*, BIV), *Frog Virus 3* (FV3).

Вирусы рыб также играют как положительную, так и отрицательную роль в экосистемах. С одной стороны эпизоотии среди видов с высокой численностью и плотностью популяции позволяет выживать менее конкурентоспособным видам и поддерживает биоразнообразие. С другой стороны, вирусы могут представлять серьёзную угрозу для аквакультуры и природных популяций некоторых рыб. Примерами являются: *Cyprinid herpesvirus-1* (CyHV-1), *Cyprinid herpesvirus-3* (CyHV-3).

Бактерии также могут вызывать различные заболевания животных. Таким образом они оказывают значительное влияние на экосистемы:

- 1) Регулируют численность популяций. Поражая виды с высокой численностью и плотностью популяции, бактерии способствуют выживанию менее конкурентоспособных видов и поддержанию биоразнообразия.

- 2) Влияют на трофические сети. Массовая гибель травоядных из-за инфекции уменьшает кормовую базу для хищников, что может привести к их миграции или сокращению численности. Гибель хищников, напротив, может способствовать росту численности их жертв.

3) Изменение структуры сообществ. Вымирание ключевых видов может изменять ландшафт и гидрологию территории.

4) Эволюционное и генетическое влияние заключается в естественном отборе. Выживание особей, устойчивых к инфекции, способствует эволюции защитных механизмов.

Среди зоопатогенных бактерий наибольшее значение для человека имеют виды, вызывающие инфекционные заболевания сельскохозяйственных животных и насекомых. Бактерии, поражающие насекомых и других членистоногих используются для создания биоинсектицидов.

Микроорганизмы могут вступать в симбиотические отношения с различными животными.

Насекомые ксилофаги, питающиеся древесиной, нуждаются в симбионтах, обеспечивающих хозяина ферментным комплексом целлюлазы. В кишечнике высших термитов такими симбионтами выступают бактерии *Sealdella termitidis*, представители родов *Clostridium*, *Sporomusa*. У низших термитов в кишечнике обитают симбиотические жгутиконосцы, которые в свою очередь служат хозяевами для внеклеточных спирохет и внутриклеточных бактерий. Кровососущие насекомые (гематофаги) используют симбионтов для переваривания компонентов крови. Например, бактерия *Wigglesworthia glossinidia* является облигатным эндосимбионтом мухи цеце (*Glossina* spp.). Насекомых, питающихся растительными соками прокариоты обеспечивают необходимыми аминокислотами. Например, у цикад обнаружено более 50 разных симбионтов, у большинства из них имеются бактерии из родов *Sulcia* и *Hodgkinia*. Симбионтами тропических муравьев-листорезов являются актиномицеты, образующие колонии на поверхности тел и защищающие муравьев и их грибные сады от патогенных микроорганизмов за счёт выделения антибиотиков. Многие насекомые имеют специализированные органы – мицетосомы, в клетках которых располагаются симбиотические микроорганизмы. Передача симбионтов происходит вертикально – от родительского организма к потомству. При нарушении передачи следующим поколениям, их личинки могут отставать в развитии и погибать.

Губки вступают в симбиоз с различными микроорганизмами (бактериями, археями, грибами). Микробные сообщества, вступающие

в симбиотические отношения с губкой, могут составлять до 35% биомассы хозяина. В одной губке можно обнаружить более 40 типов бактерий. Губки осуществляют фильтрацию воды, перерабатывают питательные вещества, обеспечивая при этом безопасную среду обитания для микроорганизмов. Симбиотические микроорганизмы стимулируют иммунную систему хозяина, снабжают его витаминами, поддерживают фильтрационную активность благодаря очищению бактериальными гидролазами каналов внутри тела губок. Бактерии, способные к азотфиксации, снабжают им губку.

Морские животные (рыбы, головоногие моллюски и другие) могут вступать в симбиотические отношения с бактериями, обладающими биолюминесценцией. Известно более 50 видов рыб, характеризующихся такими взаимодействиями. Бактерии используют углеводы и кислород из крови хозяев, а взамен вырабатывают свечение, которое помогает привлекать потенциальных жертв, осуществлять внутривидовые коммуникации и отпугивать хищников. У некоторых морских организмов возникли специализированные световые органы – бактериофотофоры. Примерами таких организмов служат: рыбы *Monocentris japonica* и кальмары *Euprymna scolopes*, вступающие в симбиоз с бактериями *Vibrio fischeri*.

Микроорганизмы имеют сложные отношения с позвоночными животными. Различают:

- автохтонную микрофлору, представляющую собой постоянно встречающиеся или характерные виды,
- транзиторную (аллохтонную) микрофлору – микроорганизмы, которые временно попадают в организм из внешней среды и не способны к длительному существованию в нём.

Большинство автохтонных микроорганизмов относится к нормальной микрофлоре, которые способны фиксироваться к строго определенным рецепторам. Обладают видовой и анатомической специфичностью адгезии. Поэтому лактобациллы, выделенные из слепой кишки крыс, не способны фиксироваться к клеткам кишечника других животных. Бактероиды, изолируемые со слизистой полости рта, не могут длительно колонизировать носоглотку или кишечник у того же животного [38].

Представители нормальной микрофлоры формируют на коже и слизистых гликокаликс – биопленку, состоящую из клеточного мучина, бактериального экзополисахарида и заключенных внутри этого матрикса микроколоний бактерий. Гликокаликс повышает устойчивость бактерий к воздействию неблагоприятных факторов [38].

Присутствующие на коже и слизистых оболочках микроорганизмы принимают участие в функционировании сердечно-сосудистой, кроветворной, эндокринной, нервной и других систем макроорганизма. Нормальная микрофлора участвует в водно-солевом обмене, рециркуляции желчных кислот, холестерина и других макромолекул. Она продуцирует биологически активные соединения и ферменты, участвующие в метаболизме белков, углеводов, липидов и нуклеиновых кислот. Проникая в кровь, эти соединения стимулируют иммунную систему макроорганизма. Поэтому нормальную микрофлору рассматривают как естественный неспецифический стимулятор иммуногенеза. В случае снижения численности нормальной микрофлоры происходит снижение неспецифического иммунитета и увеличение числа патогенных микроорганизмов, способных вызывать инфекционные заболевания. Нормальная микрофлора, прежде всего кишечника, является мощным биологическим сорбентом и оказывает выраженное детоксикационное действие в отношении соединений, попадающих извне, и образующихся в организме хозяина [38].

Среди позвоночных животных особенно сильно от симбиотических микроорганизмов зависят жвачные растительноядные животные. Рубец жвачных животных представляет собой ферментационную камеру и служит местом обитания для множества микроорганизмов. Наиболее многочисленную группу составляют бактерии, их содержание в рубце – около 10^{10} /мл. Бактерии, обладающие целлюлазной активностью (*Bacteroides succinogenus*, *Ruminococcus flavofaciens*, *Ruminococcus albus*, *Butyrovibrio fibrosolvans*, *Butyrovibrio succinogenus*) расщепляют клетчатку до летучих жирных кислот, аминокислот, дисахаридов и моносахаридов. Они играют ключевую роль в пищеварении грубых кормов. Амилолитические бактерии гидролизуют крахмал и мальтозу, ферментируя их до янтарной, уксусной и муравьиной кислот (*Bacteroides ruminicola*, *Streptococcus bovis*, *Succinomonas amylolytica*, *Ruminobacter amylophilus*, *Selenomonas ruminantium*). Молочнокислые

бактерии (*Lactobacillus ruminis*) ферментируют глюкозу, мальтозу, галактозу, лактозу и сахарозу, превращая их в молочную кислоту. Протеолитические бактерии (*Bacteroides amylophilus*, *Bacteroides ruminicola*) расщепляют белки до пептидов. Липолитические бактерии расщепляют жиры до глицерина и жирных кислот. Метаногенные археи (*Methanobrevibacter ruminantium*, *Methanobrevibacter smithii*, *Methanobrevibacter wolinii*) используют образующийся водород для восстановления углерода до метана. Простейшие также обладают ферментативной активностью, способствуют стабилизации рубцовой среды, механически обрабатывают корм, используют клетчатку для питания. Микроскопические грибы обладают целлюлозолитической активностью, участвуют в синтезе аминокислот, гликогена, липидов, сбраживают простые сахара. За счёт ферментов микрофлоры рубца удовлетворяется до 80% потребности жвачных в энергии, от 30 до 50% в белке. Микроорганизмы рубца производят витамины группы В и другие биологически активные соединения. Микрофлора рубца играет ключевую роль в формировании и поддержании иммунитета животных. Микроорганизмы взаимодействуют с лимфоидной тканью кишечника, что способствует активации иммунных клеток. Здоровая микрофлора конкурирует с патогенами за питательные вещества, препятствуя их размножению [49].

3.5. Взаимоотношения микроорганизмов и человека

Человек служит средой обитания для множества микроорганизмов. При этом могут наблюдаться разные типы взаимоотношений: симбиоз, комменсализм, паразитизм, антагонизм.

Патогенность – это потенциальная способность микроорганизмов вызывать инфекционный процесс. Это видовой, генетически детерминированный признак. Мерой проявления патогенных свойств, определяющих тяжесть заболевания, служит вирулентность – штаммовый признак патогенного микроорганизма. Вид может иметь высоковирулентные, низковирулентные и авирулентные штаммы. Вирулентность может меняться в зависимости от возраста культуры, условий выращивания, путей попадания микроорганизма в организм хозяина и других факторов. Патогенность определяется особенностями микроор-

ганизмов, сформировавшимися в процессе приспособления их к паразитическому образу жизни: изменением пищевых потребностей, утратой ряда ферментативных систем, появлением способности синтезировать ферменты и токсины для проникновения в организм хозяина и противостояния его защитным механизмам. Степень паразитизма патогенных видов не одинакова – от факультативных паразитов, которые могут жить как сапрофиты и вызывают развитие заболевания при случайном попадании в организм до облигатных внутриклеточных паразитов. Некоторые бактерии-симбионты относятся к условно патогенным и вызывают заболевание только в определенных условиях, таких как ослабление иммунитета. Под факторами патогенности понимают способности и свойства патогена, определяющие развитие инфекционного процесса. К основным факторам патогенности относятся:

- адгезивные факторы, способствующие прикреплению и колонизации микроорганизмов на поверхности клеток хозяина. Обусловлены наличием у патогенов специализированных адгезинов к рецепторам клеток хозяина.

- инвазивные факторы, обеспечивающие проникновение патогенов через слизистые и соединительнотканые барьеры и распространение их в организме. Увеличение тканевой проницаемости микроорганизмы обеспечивает за счет выделения ферментов агрессии, например, коллагеназы, нейраминидазы, гиалуронидазы, фибринолизина. Механизмы защиты могут быть как пассивными и агрессивными. Пассивные механизмы направлены на то, чтобы скрыть патоген от иммунной системы хозяина. Поверхностные структуры бактериальной клетки играют роль в их распознавании и рецепторном взаимодействии с хозяином. Функции экранирования этих структур выполняют собственные бактериальные капсулы и слизи, а также футляры, образующиеся за счет сорбирования на поверхности бактериальной клетки сывороточных протеинов хозяина. Защитную функцию также выполняет антигенная (иммунологическая) мимикрия – способность имитировать метаболиты и структурные компоненты хозяина. К агрессивным механизмам защиты относится продуцирование бактериями веществ, инактивирующих иммунную систему хозяина. Например, трипсиноподобные протеиназы расщепляют иммуноглобулины класса А. Часто эти ферменты действуют неспецифично и расщепляют также лизоцим, фибро-

нектин и даже компоненты тканей, включая фибробласты. Микроорганизмы выделяют лейкоцидины, блокирующие фагоцитарную активность и вызывающие лизис фагоцитов за счет нарушения водно-электро-литного баланса клетки. Стрептолизин стрептококков группы А разрушает эритроциты и фагоциты.

- токсигенные факторы, обуславливающие выработку токсинов, нарушающих жизнедеятельность хозяина вплоть до его гибели. В некоторых заболеваниях токсический фактор играет ключевую роль. Бактериальные токсины имеют различную химическую структуру и характер биологического действия. По локализации в клетке выделяют экзо- и эндотоксины. Экзотоксины – это продукты метаболизма бактериальной клетки, выделяющиеся в окружающую среду. Представляют собой вещества белковой природы, термолабильные, высокотоксичные, избирательно поражающие органы и ткани. Эндотоксины входят в состав клеточной стенки и высвобождаются только при гибели клетки. Представляют собой липополисахариды. Небольшие дозы эндотоксинов обладают способностью вызывать временное повышение устойчивости организма к инфекциям за счет активации фагоцитов и выработки интерферона в организме. В естественных условиях постоянно происходит иммунизация человека эндотоксинами кишечных бактерий. Бактериальные заболевания часто сопровождаются поражающим действием токсинов. Например, возбудители холеры и дифтерии не проникают внутрь клеток поражённого организма, заселяя эпителий с поверхности, но воздействуют на него токсинами. Дифтерийный токсин блокирует действие фермента трансферазы и препятствует включению аминокислот в полипептидную цепь. Негативное воздействие дифтерийного токсина усиливается способностью диффундировать в другие ткани хозяина. Генетическая информация о выработке токсинов хранится в профагах или в плазмидах, часто токсигенные свойства бактерий программируются вирусами. Патогенность бактерий определяется генами, входящими как в состав бактериальной хромосомы, как и мобильных генетических элементов [49].

Для анализа состава и особенностей функционирования основных микробных сообществ человека запущены следующие масштабные научные проекты: «Микробиом человека» (Human Microbiome Project), «Интегративный микробиом человека» (Integrative Human

Microbiome Project), «Метагеномика кишечного тракта человека» (Metagenomics of the Human Intestinal Tract).

Микрофлора человеческого организма включает огромное количество видов. Общая численность клеток бактерий у взрослого человека достигает 10^{14} . Суммарный геном бактерий включает около 400 тысяч генов, что в 12 раз больше генома человека [49].

Среди микроорганизмов, связанных с организмом человека, различают:

- автохтонную микрофлору, представляющую собой постоянно встречающиеся или характерные виды,
- транзиторную (аллохтонную) микрофлору – микроорганизмы, которые временно попадают в организм из внешней среды и не способны к длительному существованию в нём.

Большинство автохтонных микроорганизмов относится к нормальной микрофлоре. Несмотря на определённую стабильность, состав автохтонной бактериальной популяции в биоплёнке может изменяться под влиянием различных стрессовых агентов и физиологического состояния организма хозяина. Например, в женских гениталиях в репродуктивный период жизни автохтонная микрофлора состоит преимущественно из грамположительных бактерий. В период менопаузы они заменяются грамотрицательными микроорганизмами. Эта новая автохтонная бактериальная флора менее эффективно защищает мочеполовой тракт женщин от инфицирования условно-патогенными энтеробактериями [38].

Вирусы в организме человека находятся в разных анатомических зонах в различных условиях окружающей среды, и взаимодействие вирусов с различными частями тела оказывает уникальное воздействие на организм хозяина. Негативная роль бактериофагов, присутствующих в организме человека, заключается в том, что они могут уничтожать нормальную бактериальную флору, влияя на здоровье человека. Их положительная роль заключается в уничтожении патогенных бактерий и бактерий с множественной лекарственной устойчивостью. Вирусы модулируют метаболизм хозяина и влияют на развитие и активность иммунной системы. Присутствие фаговых вирусов в различных анатомических структурах, включая кишечник, ротовую полость, органы дыхания или кожу, косвенно влияет на физиологию человека. Присутствие нормальной популяции вирусов в кишечнике необходимо

для поддержания эпителиальных клеток кишечника и развития интра-эпителиальных лимфоцитов [11].

Наиболее сложные сообщества складываются в толстом кишечнике, ротовой полости, носоглотке. Основу постоянной микрофлоры человека составляют облигатно анаэробные виды [49].

До 70% кожной микрофлоры составляют коринебактерии, которые продуцируют липазы, разлагающие выделения потовых и сальных желёз. Другими представителями являются бактерии родов *Staphylococcus*, *Micrococcus*, *Propionobacterium*, *Brevibacterium*, *Acinetobacter* и некоторые другие [49].

Более 75% всех микроорганизмов микробиоты человека обитает в желудочно-кишечном тракте. Среди них количественно преобладают представители трех групп: около 50% – факультативно и облигатно-анаэробные стрептококки, 25% – род *Veillonella*, 25% – дифтероиды (коринебактерии, пропионибактерии, зубактерии, актиномицеты). Остальные группы представлены малыми популяциями. Больше всего микроорганизмов в толстом кишечнике. Профиль кишечной микрофлоры сформирован в основном представителями типов *Firmicutes* и *Bacteroides*, составляющих до 75% от всего микробиома. В кишечнике человека выделяют три основных энтеротипа:

- энтеротип I с преобладанием грамотрицательных бактерий рода *Bacteroides*,
- энтеротип II с преобладанием бактерий рода *Prevotella*,
- энтеротип III с преобладанием грамположительных бактерий типа *Firmicutes*, из которых наиболее распространены представители рода *Ruminococcus* [49].

Кроме того, в состав кишечной микробиоты входят: *Proteus*, *Klebsiella*, *Enterobacter*, *Escherichia*, *Clostridium*, *Bacteroides*, *Butyrivibrio*, *Eubacterium* и другие [49].

Основные функции кишечной микробиоты следующие:

- Ферментообразующая. Микроорганизмы принимают участие в метаболизме углеводов, белков, липидов, участвуют в регуляции цикла желчных кислот и стероидов, гидролизе мочевины [49].
- Морфокинетическая. Микрофлора стимулирует работу кишечника, усиливая перистальтику и процесс обновления поверхностного

эпителия. Предположительно продукты микробного метаболизма служат дополнительным важным источником питания мукозных клеток [49].

- Гомеостатическая. Микрофлора принимает участие в водно-солевом обмене, поддержании рН, регуляции газового состава. Кислые мукополисахариды связывают большое количество катионов, что отражается на абсорбции воды. Важную роль в разрушении осмотически активных веществ играет анаэробная микрофлора слепой кишки, имеющая муциназы питающаяся муцином [49].

- Регуляторная. Микробиота влияет на нормальное функционирование иммунной, эндокринной, сердечно-сосудистой, центральной нервной системы и на формирование иммунной системы. Метаболитами бактерий, выполняющими коммуникативные и адаптационные функции, выступают вещества, играющие в организме человека роль нейромедиаторов. Представители микрофлоры выделяют ацетилхолин, норадреналин, дофамин, серотонин, гистамин, глутамат, гамма-аминомасляную кислоту, аминокислоты и другие. Также микроорганизмы вырабатывают витамины С, К, группы В, никотиновую, фолиевую кислоты и другие биологически активные вещества [49].

- Защитная. Нормальная микрофлора выступает неспецифическим раздражителем иммунной системы. Бактериальные антигены вызывают постоянное образование антител в низких титрах, что является основой местной невосприимчивости к проникновению возбудителя внутрь тканей. Микробиота обеспечивает колонизационную резистентность. Большинство видов проявляют выраженный антагонизм в отношении патогенных видов, вырабатывая бактериоцины, кислоты, спирты и другие вещества, снижающие метаболизм и токсигенные свойства патогенов [49].

В здоровом организме нормальная микрофлора сбалансирована. Стойкое нарушение в равновесии микробных ценозов человека называют дисбактериозом (дисбиоз). Кратковременные изменения в составе микрофлоры могут быть обусловлены возрастными, сезонными, пищевыми, стрессовыми факторами. Длительные нарушения развиваются в следствие инфекций, приема антибиотиков, гормонов, иммунодепрессантов, химиотерапии и некоторых других факторов. При нарушении эволюционно сложившегося равновесия в микробиоценозе могут проявляться потенциально патогенные свойства микроорганизмов.

Потенциально патогенные свойства проявляются у многих представителей нормальной микрофлоры человека. Например, *Escherichia coli* может являться причиной цистита, холецистита, пиелита и других заболеваний. Вирулентность штаммов микробиоты может усиливаться за счет обмена генетической информацией с проникающими в организм патогенными микроорганизмами. На фоне дисбиоза могут развиваться патологии желудочно-кишечного тракта, иммунопатологические заболевания и другие [49].

Контрольные вопросы

1. Дайте определение понятия «синэкология».
2. Дайте определение понятия «сообщество».
3. Дайте определение понятия «экологическая ниша»
4. Дайте определение понятия «симбиоз».
5. Дайте определение понятия «комменсализм»
6. Дайте определение понятия «мутуализм»
7. Дайте определение понятия «паразитизм»
8. Дайте определение понятия «антибиоз».
9. Дайте определение понятия «аменсализм».
10. Дайте определение понятия «конкуренция».
11. Дайте определение понятия «хищничество»
12. Что называется межвирусным взаимодействием?
13. Перечислите основные группы зависимых от хелпера вирусов и охарактеризуйте их.
14. Что такое вирусная интерференция?
15. Какое практическое применение находит межвирусное взаимодействие?
16. Дайте определение понятия «бактериофаг».
17. Перечислите и охарактеризуйте основные типы жизненных циклов бактериофагов.
18. Какое практическое применение находят бактериофаги?
19. Дайте характеристику вирусам архей и приведите примеры.
20. Охарактеризуйте вирусы простейших.
21. Как проявляется антагонизм прокариот?
22. Охарактеризуйте мутуалистические взаимоотношения прокариот в экосистемах.

23. Охарактеризуйте симбиотические отношения прокариот и простейших.
24. Дайте характеристику микровирусов и приведите примеры.
25. Какие взаимоотношения развиваются между грибами и бактериями.
26. Какие антимикробные соединения синтезируют грибы?
27. Перечислите и охарактеризуйте способы взаимодействия грибов друг с другом.
28. Охарактеризуйте взаимоотношения, возникающие между вирусами и растениями.
29. Перечислите фундаментальные проблемы экологии вирусов растений.
30. Какое практическое применение находят вирусы растений?
31. Охарактеризуйте симбиотические взаимодействия между растениями и бактериями. Приведите примеры.
32. Охарактеризуйте паразитические взаимоотношения между растениями и бактериями. Приведите примеры.
33. Охарактеризуйте симбиотические взаимодействия между растениями и грибами. Приведите примеры.
34. Охарактеризуйте паразитические взаимоотношения между растениями и грибами. Приведите примеры.
35. Охарактеризуйте взаимодействие растений и архей.
36. Охарактеризуйте паразитические взаимоотношения между животными и микроорганизмами. Приведите примеры.
37. Охарактеризуйте симбиотические взаимоотношения между животными и микроорганизмами. Приведите примеры.
38. Дайте определение понятия «патогенность».
39. Перечислите факторы патогенности.
40. Дайте определение понятия «вирулентность».
41. Что называется автохтонной микрофлорой?
42. Что называется транзиторной (аллохтонной) микрофлорой?
43. Перечислите основные функции кишечной микробиоты человека.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение экологии микроорганизмов служит фундаментом для решения вопросов сохранения биосферы. Понимание роли микроорганизмов в экосистемах, их взаимодействия с окружающей средой открывает широкие возможности для управления плодородием почв и повышения урожайности сельскохозяйственных культур; разработки эффективных методов биологической очистки воды и воздуха; прогнозирования последствий антропогенного воздействия на микробные сообщества и биосферу в целом; поиска новых штаммов микроорганизмов с уникальными свойствами для научных и промышленных целей.

Освоение материала пособия позволяет сформировать целостное представление о микроорганизмах как неотъемлемой части биосферы, осознать их значение в глобальных процессах и научиться применять экологические принципы в практической деятельности.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Виноградский С.Н. Микробиология почвы: Проблемы и методы : Пятьдесят лет исследований. Москва: Изд-во Акад. наук СССР, 1952. 792 с.
2. Медицинская микробиология, вирусология и иммунология: Учебник / Под ред. В.В. Зверева, А.С. Быкова. М.: ООО «Издательство «Медицинское информационное агентство», 2016. 816 с. ISBN 978-5-9986-0227-6
3. Живое вещество и биосфера/ В.И. Вернадский. М.: Наука, 1994. 672 с. ISBN 5-02-005754-1
4. Esteban D.J., Hysa B., Bartow-McKenney C. Temporal and Spatial Distribution of the Microbial Community of Winogradsky Columns // PLoS ONE. 2015. Vol. 10 (8). Article number: e0134588.
5. Woese C.R., Kandler O., Wheelis M.L. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 1990. Vol. 87 (12). P. 4576–4579.
6. Kumar S., Suleski M., Craig J.M., Kasprowitz A.E., Sanderford M., Li M., Stecher G., Hedges S.B. TimeTree 5: An Expanded Resource for Species Divergence Times // Molecular Biology and Evolution. 2022. Vol. 39. Iss. 8. Article number: msac174.
7. Hedges S.B., Marin J., Suleski M., Paymer M., Kumar S. Tree of Life Reveals Clock-Like Speciation and Diversification // Molecular Biology and Evolution. 2015. Vol. 32. Iss. 4. P. 835–845.
8. Макаров В.В., Бучацкий Л.П. О природе вирусов и радикальном изменении их таксономии // Ветеринария сегодня. 2021. Т. 10, вып. 4. С. 266–270.
9. Miller E., Kutter E., Mosig G., Arisaka F., Kunisawa T., R uger W. Bacteriophage T4 Genome //Microbiology and molecular biology reviews. 2003. Vol. 67. P. 86–156.
10. Jones J.E., Le Sage V., Lakdawala S.S. Viral and host heterogeneity and their effects on the viral life cycle // Nature reviews microbiology. 2021. Vol. 19. P. 272–282.
11. Abbasi M., Alam M. Understanding the roles of viruses as key players in environmental dynamics and ecosystem functioning // Discover Viruses. 2025. Vol. 2. Article number: 10.

12. Bukowska-Faniband E., Hederstedt L. Cortex synthesis during *Bacillus subtilis* sporulation depends on the transpeptidase activity of SpoVD // FEMS Microbiology Letters. 2013. Vol. 346(1). P. 65–72.
13. Лысак В.В. Микробиология : учебник / В. В. Лысак. Минск : Адукацыя і выхаванне, 2025. 416 с. ISBN 978-985-34-0245-2
14. Hiremath P.S., Bannigidad P. Identification and classification of cocci bacterial cells in digital microscopic images // Published Online. 2011. Vol. 4. P. 262–273.
15. Amin O.M. Perspectives on Gastro-Intestinal Pathogenic Bacteria Infections in Humans // EC Microbiology. 2019. Vol. 15(11). P. 1173–1185.
16. Bannigidad P., Hiremath P. Digital Microscopic Image Analysis of Spiral Bacterial Cell Groups // Proceedings of International Conference on Intelligent Systems & Data Processing (ICISD 2011) 24–25 January, IT Department, G H Patel College of Engineering & Technology, Gujarat, India. 2011. P. 209–213.
17. Staley J.T. Prosthecomicrobium and Ancalomicrobiutm: New Prosthecate Freshwater Bacteria // Journal of bacteriology. 1968. Vol. 95. P. 1921–1942.
18. Eranga Thilina Jayashantha B.G. Archaea. Morphology, Physiology, biochemistry, diversity & Industrial Applications of domain Archaea. University of Kelaniya, Sri Lanka. 37 p.
19. Простейшие: экология, морфология, систематика. Часть 1: общая протистология : учебное пособие / И. А. Мухин и др. ; Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Вологодский государственный университет. Вологда : ВоГУ, 2022. 99 с.
20. Carr M., Leadbeater B., Hassan R., Nelson M., Baldauf S. Molecular phylogeny of choanoflagellates, the sister group to Metazoa // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2008. Vol. 105. P.16641–16646.
21. Brown M.W., Sharpe S.C., Silberman J.D., Heiss A.A., Lang B.F., Simpson A.G.B., Roger A.J. Phylogenomics demonstrates that breviate flagellates are related to opisthokonts and apusomonads // Proceedings of the Royal Society B. 2013. Vol. 280. Article number: 20131755.
22. Katz L.A., Grant J., Parfrey L.W., Gant A., O’Kelly C.J., Anderson O.R., Molestina R.E., Nerad T. *Subulatomonas tetraspora* nov. gen.

nov. sp. is a Member of a Previously Unrecognized Major Clade of Eukaryotes // *Protist*. 2011. Vol. 162. P. 762–773.

23. Walker G., Dacks J.B., Embley T.M. Ultrastructural description of *Breviata anathema*, n. gen., n. sp., the organism previously studied as «*Mastigamoeba invertens*» // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 2006. Vol. 53. P. 65–78.

24. Yabuki A., Tame A., Mizuno K. *Podomonas kaiyoeae* n. sp., a novel apusomonad growing axenically // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 2023. Vol. 70. Article number: e12946.

25. Plotnikov A.O., Mylnikov A.P., Selivanova E.A. Morphology and life cycle of amoeboflagellate *Pharyngomonas* sp. (Heterolobosea, Excavata) from hypersaline inland Razval Lake // *Biol Bull Russ Acad Sci*. 2015. Vol. 42. P. 759–769.

26. Камзолкина О.В., Дунаевский Я.Е. Биология грибной клетки: учебное пособие. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2015. 239 с.

27. Sipiczki M. Dimorphic cycle in *Candida citri* sp. nov., a novel yeast species isolated from rotting fruit in Borneo // *FEMS Yeast Research*. 2011. Vol. 11(2). P. 202–208.

28. Saha S.K., Murray P. Exploitation of Microalgae Species for Nutraceutical Purposes: Cultivation Aspects // *Fermentation*. 2018. Vol. 4(2). P. 46.

29. Чепцов, В. С. Жизнеспособность природных микробных сообществ в условиях моделирования параметров инопланетных грунтов и открытого космоса : специальность 03.02.03 «Микробиология» : диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Чепцов Владимир Сергеевич, 2019. 249 с.

30. Fang J., Zhang L., Bazyliński D.A. Deep-sea piezosphere and piezophiles: geomicrobiology and biogeochemistry // *Trends in Microbiology*. 2010. V. 18. P. 413–422.

31. Huang H.W., Lung H.M., Yang B.B., Wang C.Y. Responses of microorganisms to high hydrostatic pressure processing // *Food Control*. 2014. Vol. 40. P. 250–259.

32. Yang B., Shi Y., Xia X., Xi M., Wang X., Ji B., et al. Inactivation of foodborne pathogens in raw milk using high hydrostatic pressure // *Food Control*. 2012. Vol. 28, P. 273–278.

33. Moussa M., Perrier-Cornet J. M., Gervais, P. Damage in *Escherichia coli* cells treated with a combination of high hydrostatic pressure and subzero temperature // *Applied and Environmental Microbiology*. 2007. Vol. 73. P. 6508–6518.
34. Furukawa S., Shimoda M., Hayakawa I. Mechanism of the inactivation of bacterial spores by reciprocal pressurization treatment // *Journal of Applied Microbiology*. 2003. Vol. 94. P. 836–841.
35. Крисс А.Е. Жизненные процессы и гидростатическое давление / АН СССР. Ин-т микробиологии. М.: Наука, 1973. 272 с.
36. Коростелёва Л.А., Коццаев А.Г. Основы экологии микроорганизмов: учебное пособие. Спб.: Издательство «Лань», 2013. 240 с.
37. Сахно О. Н. Экология микроорганизмов : учеб. пособие. В 3 ч. Ч. 2 / О. Н. Сахно, Т. А. Трифонова ; Владим. гос. ун-т. Владимир : изд-во Владим. гос. ун-та, 2009. 52 с.
38. Микроорганизмы. Биология и экология / И. Н. Лыков, Г. А. Шестакова. Калуга: Издатель Захаров С. И. («СерНа»), 2014. 400 с.
39. Биология экстремофильных микроорганизмов : электронный учебно-методический комплекс для специальностей: 1-31 80 01 «Биология», 1-31 80 12 «Микробиология» / сост. В. Е. Мямин. Минск : БГУ, 2022. 72 с.
40. Harding T., Simpson A.G.B. Recent Advances in Halophilic Protozoa Research // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 2018. Vol. 65(4). P. 556–570.
41. Chaidir A. Preliminary Exploration of Cyanobacteria in Peat Waters, Palangka Raya, Central Kalimantan, Indonesia // *Journal of Peat Science and Innovation*. 2022. Vol. 1(1). P. 45–52.
42. Ricci J.C., Woodford B.J., Kirschvink J.L., Hoffmann M.R. Alteration of the Magnetic Properties of *Aquaspirillum magnetotacticum* by a Pulse Magnetization Technique // *Applied and Environmental Microbiology*. 1991. Vol. 57(11). P. 3248–3254.
43. Чернявская, М. И. Микробная синэкология : электронный учебно-методический комплекс для специальности: 1-31 80 12 «Микробиология», профилизация «Фундаментальная и прикладная микробиология» / М. И. Чернявская ; БГУ, Биологический фак., Каф. микробиологии. Минск : БГУ, 2020. 64 с.
44. Weinbauer M.G. Ecology of prokaryotic viruses // *FEMS Microbiology Reviews*. 2004. Vol. 28. P. 127–181.

45. Lawrence C.M., Menon S., Eilers B.J., Bothner B., Khayat R., Douglas T., Young M.J. Structural and Functional Studies of Archaeal Viruses // *Journal of Biological Chemistry*. 2009. Vol. 284(19). P. 12599–12603.
46. Zhao Z., Li X., Zhang N., Li J., Zhao N., Gao M., Zhang X., Wang X., Zhao P., Li L., Sun M., Cao L., Gong P. Multiple Regulations of Parasitic Protozoan Viruses: A Double-Edged Sword for Protozoa // *mBio*. 2023. Vol. 28. Article number: e0264222.
47. Torres M.D.T., Wan F., de la Fuente-Nunez C. Deep learning reveals antibiotics in the archaeal proteome. *Nat Microbiol*. 2025. Vol. 10. P. 2153–2167.
48. Olanya M., Lakshman D. Potential of predatory bacteria as bio-control agents for foodborne and plant pathogens // *Journal of Plant Pathology*. 2015. Vol. 97. P. 405–417.
49. Biological wastewater treatment: Principles, modelling and design / Henze M., van Loosdrecht M.C.M., Ekama G.A., Brdjanovic D. // London, UK: IWA Publishing, 2008. 511 p.
50. Куранова, Н. Г. Микробиология. Ч.3. Мир прокариот : учебное пособие / Н. Г. Куранова, Г. А. Купатадзе. Москва : Прометей, 2020. 118 с.
51. Сидорова, Т. М. Бактериальные агенты как основа биофунгицидов, эффективных против токсинопродуцирующих грибов рода *Fusarium* (обзор) / Т. М. Сидорова, В. В. Аллахвердян, А. М. Асатурова // *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2024. № 5. С. 68–85.
52. Alves M.J., Ferreira I.C., Dias J., Teixeira V., Martins A., Pintado M. A review on antimicrobial activity of mushroom (Basidiomycetes) extracts and isolated compounds // *Planta Medica*. 2012. Vol. 78(16). P. 1707–1718.
53. Jeffries P. Biology and Ecology of Mycoparasitism. In: 5th International Mycological Congress, Vancouver, Canada. 1995. P.1284–1290.
54. Hajek A.E., Longcore J.E., Rabern S.D, Peters K., Humber R.A. Chytrid mycoparasitism of entomophthoralean azygospores // *Journal of Invertebrate Pathology*. 2013. Vol. 114(3). P. 333–336.
55. Dong J.H., Cheng X.F., Yin Y.Y., Fang Q., Ding M., Li T.T., Zhang L.Z., Su X.X., McBeath J.H., Zhang Z.K. Characterization of tomato

zonate spot virus, a new tospovirus in China // Archives of Virology. 2008. Vol. 153(5). P. 855–864.

56. Wu H., Cui H., Fu C., Li R., Qi F., Liu Z., Yang G., Xiao K., Qiao M. Unveiling the crucial role of soil microorganisms in carbon cycling: A review // Science of The Total Environment. 2024. Vol. 909. Article number: 168627.

57. Differential symbiotic compatibilities between rhizobium strains and cultivated and wild soybeans revealed by anatomical and transcriptome analyses / S.B. Zadegan [et al.] // Frontiers in Plant Science. 2024. Vol. 15. Article number: 1435632.

58. Stokłosa N., Krasicka-Korczyńska E., Kieliszewska-Rokicka B. Mycorrhizal status of selected herbaceous plants in Molinia meadows of Folusz, near Szubin (Poland) // Ecological Questions. 2016. Vol. 23. P.71–78.

59. Pánková I., Krejzar V., Krejzarová R. Comparison of the blossom and shoot susceptibility of European and Asian pear cultivars to *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* // Horticultural Science. 2024. Vol. 51(2). P. 85–97.

60. Лесная фитопатология. Учебник для студентов специальности «Лесное хозяйство» / Н.И. Федоров. Изд. 3-е, перераб. и доп.: Мн.: БГТУ, 2004. 438 с. ISBN 985-434-298-0

61. García-Guzmán G., Heil M. Life histories of hosts and pathogens predict patterns in tropical fungal plant diseases // New Phytologist. 2014. Vol. 201(4). P. 1106–1120.

62. Nitrogen Fixing Bacteria: Sustainable Growth of Non-legumes / Editors D.K. Maheshwari, R. Dobhal, S. Dheeman. Springer, 2022. 390 P.

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Нетрусов А.И. Экология микроорганизмов : учебник для бакалавров / А. И. Нетрусов ; ответственный редактор А. И. Нетрусов. 2-е изд. М.: Юрайт, 2025. 267 с.
2. Заварзин Г.А., Колотилова Н.Н. Введение в природоведческую микробиологию: учебник / Г.А. Заварзин, Н.Н. Колотилова. 2-е изд. М.: Издательство Московского университета, 2025. 239 с.
3. Коростелёва Л.А., Кощаев А.Г. Основы экологии микроорганизмов: учебное пособие. СПб.: Издательство «Лань», 2013. 240 с.
4. Сахно О.Н. Экология микроорганизмов : учеб. пособие. В 3 ч. Ч. 1 / О.Н. Сахно, Т.А. Трифонова ; Владим. гос. ун-т. Владимир : Изд-во Владим. гос. ун-та, 2007. 64 с.
5. Сахно О.Н. Экология микроорганизмов : учеб. пособие. В 3 ч. Ч. 2 / О.Н. Сахно, Т.А. Трифонова ; Владим. гос. ун-т. Владимир : изд-во Владим. гос. ун-та, 2009. 52 с.

Учебное электронное издание

КОСМАЧЕВА Анастасия Геворговна

ЭКОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Учебное пособие

Издается в авторской редакции

Системные требования: Intel от 1,3 ГГц; Windows XP/7/8/10; Adobe Reader;
дисковод CD-ROM.

Тираж 9 экз.

Издательство Владимирского государственного университета
имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых.
600000, Владимир, ул. Горького, 87.