

Н.Г. Захарова, В.И. Вершинина, О.Н. Ильинская

УДК 579(038)

**Краткий курс по микробиологии, вирусологии и
иммунологии**

Н.Г. Захарова, В.И. Вершинина, О.Н. Ильинская – Казань:
2015.-799с.

Краткий курс по микробиологии, вирусологии и иммунологии

Учебное пособие содержит более 3 600 статей, объясняющих современные термины микробиологии, систематики, физиологии, биохимии, генетики, экологии микроорганизмов, молекулярной биологии, а также медицинской микробиологии, эпидемиологии, вирусологии и микологии. Приведенные в словаре сведения и иллюстрации раскрывают взаимосвязанные понятия и составляют необходимую информацию для научных работников и специалистов, работающих в области микробиологии и смежных дисциплин. Краткое и четкое разъяснение терминов позволяет также использовать словарь-справочник как учебное пособие для бакалавров, магистров и аспирантов, обучающихся на биологических факультетах. В книге представлены 328 иллюстраций в виде таблиц, схем, рисунков и фотографий.

Казань – 2015

ПРЕДИСЛОВИЕ

Современная микробиология представляет собой интенсивно развивающуюся науку, вышедшую далеко за рамки классической микробиологии. Междисциплинарность этой науки определяется прежде всего расширением спектра знаний о роли микроорганизмов в медицине, экологии и биотехнологии, а также постоянно растущим и обновляемым вкладом новых методов исследования в процессы, связанные с жизнедеятельностью микроорганизмов и их практическим использованием. На сегодняшний день невозможно представить себе экспериментальные исследования микроорганизмов и связанных с ними процессов без новых аналитических приемов физико-химической биологии, геномной инженерии, иммунологии и биоинформатики. Настоящая книга написана с целью краткой систематизации данных, относящихся к микробиологии, и предназначена самой широкой аудитории читателей. При отборе информации для статей авторы ориентировались на студентов и преподавателей естественных специальностей вузов, а также научных работников и специалистов, работающих в области микробиологии и смежных дисциплин.

Издание представляет собой оригинальный специализированный свод основных понятий современной общей микробиологии, который расширен за счет терминологии смежных дисциплин – биохимии, иммунологии, вирусологии, медицинской микробиологии, молекулярной биологии, генетики, биотехнологии, экологии, систематики прокариот, а также включает термины по лабораторному оборудованию и методам исследования микроорганизмов.

Книга обширно иллюстрирована рисунками, фотографиями, схемами и таблицами, что позволяет читателю лучше осмыслить суть излагаемых понятий. Используемый для написания лексический материал (более 3600 статей) отобран из современных отечественных и зарубежных источников в области микробиологии и смежных дисциплин, включая учебники, руководства, справочники, определители и оригинальные статьи периодических изданий последних лет.

Все термины расположены в алфавитном порядке. Толкование слов, выделенных жирным шрифтом, читатель найдет в соответствующем месте в книге по алфавиту. Это позволяет за счет сопоставления терминологической и иллюстративной информации получить наиболее полную картину описываемого явления. В конце книги приведены списки ученых, внесших большой вклад в

развитие микробиологии, и имена Нобелевских лауреатов в области биологических наук.

Авторы выражают искреннюю благодарность рецензентам: академику АН РТ, д.б.н., профессору И.Б. Лещинской и д.б.н., профессору С.Ю. Селивановской, а также ответственному редактору д.б.н., профессору В. М. Чернову за внимательное прочтение рукописи и высказанные замечания. Авторы признательны Г.А. Кабрере Фуентесу, Д.Ф. Менликееву, Т.А. Мельниковой, В.И. Лывину и А.А. Несмелову за помощь в подготовке иллюстраций и оформлении рукописи, а также Р.Ф. Фахруллину и Т.В. Григорьевой за фотографии, представленные на обложке книги. Авторы бесконечно благодарны всем сотрудникам кафедры микробиологии Казанского (Приволжского) федерального университета, многолетняя совместная работа с которыми привела к созданию этой книги.

Авторы осознают, что в связи с отсутствием ряда общепринятых представлений и постоянно расширяющимся спектром данных современных микробиологических исследований в определении отдельных терминов могли быть допущены некоторые неточности. Авторский коллектив с благодарностью примет все замечания, предложения и пожелания, которые обязательно будут учтены при последующей переработке книги. Просьба направлять замечания в электронном виде по адресу: Olga.IIinskaya@ksu.ru.

Абиотические факторы – разнообразные физико-химические факторы, характеризующие условия среды обитания микроорганизмов (разные виды излучения, кислотность среды, гидростатическое давление, температура, водная активность и др.).

Абиотические факторы передачи возбудителя болезни – элементы внешней среды, обеспечивающие физический перенос **патогенных микроорганизмов** от источника к восприимчивому организму. К абиотическим факторам относят: продукты питания, воздух, пыль, воду, почву, предметы быта, транспорт, сооружения, медицинские инструменты, препараты **крови, трансплантаты**, наркотические средства и др.

Абортивная транслокация – процесс, при котором **рибосомы** продолжают продвигаться по **иРНК**, но **белок** при этом не синтезируют.

Абортивное взаимодействие – тип взаимодействия **вируса** с клеткой, при котором инфекция имела место, но цикл **репродукции вируса** внезапно был прерван на одной из стадий (**репликация** нуклеиновой кислоты вируса, синтез белков **капсида**, сборка новых **вирионов**). В этом случае не происходит образования дочерней популяции, и жизнеспособность клетки хозяина сохраняется. Абортивная инфекция имеет место либо при взаимодействии вируса с покоящейся клеткой, либо при инфицировании клетки вирусом с дефектными свойствами.

Абсорбция – поглощение вещества из раствора или смеси **газов** твердым телом или жидкостью.

Абсцесс – локальное скопление гноя в тканях или органах, возникающее при острой или хронической инфекции и способствующее деструкции ткани в очаге. Часто абсцесс сопровождается отеком. Инфекционные агенты попадают в ткани или органы разными путями: экзогенным (через микротрещины кожи, раны, при **инъекции** и т.д.) или эндогенным (с **лимфой** или **кровью** из первичного гнойного **очага инфекции**). Причиной абсцессов является **стафилококк** в виде единственного возбудителя или в ассоциации **со стрептококком, кишечной палочкой, протеем** и некоторыми другими бактериями. В зависимости от локализации выделяют поверхностные (в подкожной основе) и глубокие (в органах, полостях, тканях) абсцессы, для которых характерны типичные симптомы гнойно-воспалительных процессов: повышение температуры, недомогание, слабость, **цефалгия** и т.п.

Авидность – интегральная характеристика силы связи между **антигеном** и **антителом**, учитывающая взаимодействие всех активных центров с **эпитопами** антигена.

Авициды – химические вещества, применяемые для борьбы с птицами, выклеывающими семена на полях и создающих помехи на автострадах и аэродромах.

Автогамия – объединения ядер внутри вегетативных **гиф** у **грибов** без формирования половых органов и полового процесса.

Автоклав – герметически закрывающийся, толстостенный отапливаемый аппарат для стерилизации нагретым паром при температуре от 112 до 138°C под давлением от 0,5 до 2,5 атм. **питательных сред**, лабораторной посуды, инструментов, а также для обеззараживания микробных культур и инфекционного материала.

Автолиз – разрушение или саморастворение клеток за счет собственных **эндогенных ферментов**.

Автолизины – эндогенные муреингидролазы бактерий, осуществляющие расщепление **муреина**, а также участвующие в его обновлении и «переваривании» после гибели клетки. Известно несколько типов муреингидролаз: **N-ацетил-мурамидаза**, **N-ацетил-глюкозаминидаза**, **N-ацетилмурамил-L-аланин-амидаза**, **N-эндопептидаза**, **LD-карбоксипептидаза**. Одни из них являются **пептидазами** и разрывают амидные связи в боковых полипептидных цепях, другие выступают в роли гликозидаз и расщепляют связь β 1→4 в полигликозидной цепи.

Автономное инфицирование – тип инфицирования клеток, при котором геном **вируса** не интегрирован в геном клетки-мишени.

Авторадиография – метод изучения распределения радиоактивных веществ (**изотопов**) в исследуемом объекте или соединениях. Заключается в нанесении на объект чувствительной к радиоактивным излучениям фотоэмульсии с целью получения отпечатка, фиксирующего расположение радиоактивных изотопов.

Автосплайсинг второго типа – **сплайсинг**, протекающий при участии зрелого вспомогательного белка – матуразы, который связывается с **интроном** и стимулирует реакцию, катализируемую **рибозимом**.

Автосплайсинг первого типа – белокнезависимый **сплайсинг**, происходящий при помощи **РНК**, выполняющей при **процессинге** роль **рибозима**.

Автотрофная нитрификация, или азотная хемолитотрофия – процесс аэробного окисления NH_3 до NO_2^- и далее до NO_3^- , осуществляемый последовательно двумя группами хемолитотрофных **нитрифицирующих бактерий**, находящихся в **синтрофной** симбиотической ассоциации друг с другом. Автотрофная нитрификация состоит из двух фаз. В первой фазе нитрификации нитрозобактерии (р.р. *Nitrosomonas*, *Nitrosolobus* и др.) окисляют $\text{NH}_3 \rightarrow \text{NO}_2^-$, а во второй – нитробактерии (р.р. *Nitrobacter*, *Nitrospira*, *Nitrospina*) окисляют $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$. Все этапы окисления NH_3 до NO_3^- (кроме $\text{NH}_3 \rightarrow \text{NH}_2\text{OH}$) сопро-

вождаются высвобождением **электронов**. Часть из них поступает на **цитохром bc_1 -комплекс** и далее на терминальную оксидазу (**цитохромоксидаза aa_3**), в результате чего создается **Pmf** с последующим образованием **АТФ**. Другая часть электронов, посредством **обратного транспорта**, расходуется на образование **НАДФ**, используемого в качестве восстановителя в монооксигеназной реакции и при фиксации CO_2 через **цикл Кальвина-Бенсона** при хемолитотрофном окислении NH_3 и NO_2^- .

Автотрофный ацетогенез – комплекс тесно взаимосвязанных между собой реакций **энергетического** и **конструктивного метаболизма**. При автотрофном ацетогенезе энергия ассимилируется в трех формах: **Pmf** – создается путем N-метилтен-тетрагидрофолатного дыхания, в котором конечным **акцептором электронов** выступает эндогенный органический субстрат – N-метилтен- H_4 фолат; **Smf** – образуется во время реакции трансметилирования, протекающей с освобождением энергии; **АТФ** – создается в результате **фосфорилирования АДФ на уровне субстрата** при передаче от ацетилфосфата фосфорильного остатка на АДФ. Побочным продуктом автотрофного ацетогенеза является ацетат, который образуется из двух C_1 -блоков: метильной группы (CH_3-) и карбонильной группы ($CO-$) через путь Вуда-Льюнганда (ацетил-КоА-путь) при ассимиляции двух молекул диоксида углерода (CO_2). **Ацетогенные бактерии** удаляют ацетат из клетки в окружающую среду.

Автотрофы – организмы, обладающие системой взаимосвязанных анаболических реакций, обеспечивающих усвоение CO_2 и ряда других одноуглеродных субстратов (например, CO , $HCHO$, CH_3OH) в качестве единственного или главного источника углерода.

Автохтонные микроорганизмы – постоянные обитатели различных **экосистем**, адаптировавшиеся к экологическим условиям, сложившимся в местах обитания. Обычно находятся в занимаемой **эконише** в виде значительной и стабильной **популяции**, размеры которой мало варьируют во времени.

Автоэкология – наука, изучающая индивидуальное существование **прокариот** во взаимодействии с **абиотическими факторами** окружающей среды.

Агаммаглобулинемия – форма первичного или вторичного **иммунодефицита**, обусловленного отсутствием **иммуноглобулинов** в **сыворотке крови**. Клинически проявляется в виде инфекционного **синдрома**.

Агамные организмы – бесполое организмы, размножающиеся неполовым путем.

Агар – смесь **полисахаридов** сложного состава (**агаропектин, агароза** и др.), добываемая из красных морских **водорослей** семейства *Rhodophyceae* (в России из водорослей семейства *Ahnfeltiapplicata*). В горячей воде образует гель, плавящийся при температуре $80-100^\circ C$ и затвердевающий при температуре $45^\circ C$. Используется в микробиологии как уплотнитель **питательных сред** при внесении от 0,5 до 2%.

Агар мясопептонный (МПА) – полужидкая или плотная **питательная среда** для культивирования микроорганизмов. Готовится на основе мяс-

ной воды с добавлением 1% пептона, 0,5% хлорида натрия и 0,5–2% **агара** (в зависимости от назначения сред). МПА – основная среда в лабораторной практике, применяемая в виде простого агара или сложных дифференциально-диагностических сред после внесения дополнительных веществ, например, **углеводов, индикаторов** и др.

Агароза – линейный **полисахарид**, построенный из строго чередующихся остатков галоктапиранозы. Один из главных компонентов **агара**. Используется как гелевая среда в хроматографии и **электрофорезе**.

Агаропектин – **полисахарид**, содержащий галактопиранозу, уроновые кислоты и сульфат. Компонент **агара**.

Агглютинация – процесс слипания взвешенных микроорганизмов или клеток с формированием агрегатов. Реакция агглютинации позволяет выявить **антигены**, локализованные на поверхности микроорганизмов или клеток различного происхождения. Агглютинация служит основой ряда лабораторных и диагностических тестов на присутствие в биологических жидкостях **антител**, благодаря наличию у последних двух или более **активных центров**.

Агглютинация непрямая – пассивная реакция агглютинации, при проведении которой используют **антигены** или **антитела**, искусственно сорбированные на поверхности различных тест-частиц, например, **эритроцитов (гемагглютинация пассивная)**, или инертных частицах латекса (**латекс-агглютинация**).

Агглютинины – 1. **Антитела**, вызывающие **агрегацию** или **агглютинацию** бактерий либо иных клеток. 2. Вещество, способствующее агглютинации органических частиц, но не являющееся специфическим агглютинирующим антителом.

Агглютиногены – **антигены**, вызывающие образование агглютинирующих **антител** в **сыворотке крови** и принимающие участие в реакции **агглютинации**.

Агматин – продукт **декарбоксилирования** аргинина, образующийся в процессе разложения **белка прокариотами**. Ядовитое вещество.

Агрегация – образование комков, хлопьев из слипшихся клеток при культивировании микроорганизмов в жидкой **питательной среде**.

Адаптация – серия сложных физиологических и биохимических процессов, обеспечивающих приспособление организма к условиям внешней среды или отдельным факторам: рН, температура, a_w и др.

Адаптер – синтетический двухцепочечный **олигонуклеотид** с одним «**тупым концом**» и одним «**липким**». После пришивания адаптера тупым концом к ДНК-мишени последнюю можно встраивать в подходящий **вектор**, используя приобретенный ею липкий конец.

Адаптивные модификации – изменения, не затрагивающие **генотип** клетки, но, тем не менее, полезные для организма и способствующие его выживанию в изменившихся условиях среды.

Адаптивный иммунный ответ – антигенспецифическая иммунная реакция, развивающаяся в ответ на воздействие чужеродных **антигенов** и направленная на их удаление.

Адгезины прокариот – факторы **иммобилизации** клеток прокариот, позволяющие им устанавливать с органическими или неорганическими телами длительные взаимодействия, приносящие пользу отдельной клетке, **популяции** или локальному **микробному сообществу**. Так, взаимная **адгезия** между **гомологичными** или **гетерологичными** клетками обеспечивает прокариотам способность формировать микроколонии и **биопленки** на субстратах. Адгезины патогенных бактерий позволяют им закрепиться на поверхности ткани в начальной фазе **инфекционного процесса** и далее колонизировать макроорганизм. С помощью адгезинов симбиотические бактерии вступают в **эктосимбиоз** с растениями, а **хемолитотрофы** фиксируются на неорганических субстратах, используемых в качестве **донора электронов** и т.д. Роль адгезинов у прокариот выполняют: индивидуальные поверхностные **белки** (например, липопротейн $S_{sa}B$ *Streptococcus sanguinis*, способствующий прикреплению бактерий к слизистой оболочке ротовой полости); поверхностные белковые кластеры (например, интимин энтеропатогенной бактерии *Escherichia coli*, обеспечивающий адгезию клеток на эпителии кишечника) и придаточные структуры – **шипы, жгутики** или **фимбрии**, у которых адгезины расположены в дистальной части.

Адгезия – прикрепление **прокариот** к органическим и неорганическим субстратам. Адгезия определяется различными нековалентными взаимодействиями (**ионными, водородными, гидрофобными связями** и **силами Ван-дер-Ваальса**) и осуществляется с помощью **адгезинов**.

Аденилатциклаза – фермент, катализирующий в присутствии ионов Mg^{2+} реакцию гидролиза **АТФ**, с образованием пирофосфорной кислоты ($H_4P_2O_7$) и **цАМФ**.

Аденин – **пуриновое** основание, комплементарное **тимину** и **урацилу**; одно из четырех **азотистых оснований**, входящих в состав **РНК** и **ДНК** (рис. 66).

Аденовирусы (Adenoviridae) – одно из семейств ДНК-содержащих вирусов, в состав которого включены два рода: *Mastadenovirus* (аденовирусы млекопитающих) и *Aviadenovirus* (вирусы птиц). Аденовирусы вызывают у человека лихорадочные заболевания с поражением дыхательных путей (**ринит, тонзиллит, фарингит, атипичная пневмония, гриппоподобные заболевания**), глаз (**конъюнктивит**) и кишечного тракта (**энтероколиты, диарея** и др.). **Вирионы** аденовирусов диаметром 60-90нм не содержат **суперкапсид** и имеют форму **икосаэдра** с 12 булавовидными выступами на вершинах. **Капсид** построен из 252 **капсомеров**, из которых 240 – **гексоны** – образуют грани капсида и определяют токсическую активность вируса, а 12 – **пентоны** – формируют полигональные основания и прикрепленные к ним нити. Геном представлен линейной молекулой двунитевой **ДНК**. **Транскрипция** и **репликация**

происходят в ядре, **трансляция** – в цитоплазме. Вирионы содержат 12 вирус-специфических пептидов (рис. 222).

Аденозин – нуклеозид, состоящий из **аденина** и **D-рибозы**, связанных через β -гликозидную связь (рис. 69).

Адиоспора – крупная толстостенная клетка **грибов**, которая значительно увеличивается в диаметре при температуре 37°C и выше.

Адрессины – белки эндотелия сосудов, стимулирующие миграцию **лимфоцитов** и **моноцитов** в очаг хронического **воспаления**.

Адсорбент – жидкое или твердое тело, на поверхности которого осуществляется **адсорбция** (например, активированный уголь, силикагель и др.).

Адсорбция – процесс поглощения вещества из раствора или газа поверхностным слоем **адсорбента**.

Адсорбция вируса – первая фаза взаимодействия **вируса** с клеткой. Характеризуется выраженной специфичностью, которая определяется соответствием рецепторов **клеточной стенки** и поверхностных структур **вириона**. Адсорбция вирусов на соответствующих рецепторах клетки осуществляется с помощью имеющихся у них прикрепительных **белков**, которые у «**голых**» **вирусов** содержатся в **капсидах**, а у «**одетых**» – в **суперкапсидах**, например, в шипах или булавовидных утолщениях, как у **коронавирусов**.

АДФ, или аденозиндифосфат – рибонуклеозид-5'-дифосфат, выполняющий роль **акцептора** фосфорильной группы в энергетических процессах. Состоит из **аденина**, **D-рибозы** и двух фосфатных групп (рис. 108).

Адьюванты – вещества различной природы и их комплексы, введение которых одновременно с **антигеном** усиливает **иммунный ответ**. Например, адьювант Фрейнда (смесь вазелинового масла, ланолина и эмульгаторов с добавлением **вакцины БЦЖ** или без нее – соответственно полный и неполный адьюванты), гидроокись алюминия, адьюванты на основе липосом, а также комплексов с мицеллами гликолипидов и др. Усиление иммунного ответа при использовании адьювантов связано с депонированием **антигена** и дополнительной стимуляцией вспомогательных звеньев иммунного ответа.

Азолла – водный папоротник тропических и субтропических областей. Образует **симбиоз** с азотофиксирующей **цианобактерией** *Anabaena azolla*. Биомасса *Azolla* используется в качестве зеленого удобрения на рисовых полях.

Азорин, или diaзобактерин – почвоудобрительный препарат на основе **диазотрофов**, относящихся к роду *Azospirillum* для инокуляции семян пшеницы, ячменя, риса, сорго, кормовых злаков и других культур.

Азотистые основания – азотсодержащие гетероциклические органические соединения, производные **пиримидина** и **пурина**, входящие в состав **нуклеотидов** и **нуклеиновых кислот**. К азотистым основаниям относят **аденин**, **гуанин**, **цитозин**, которые входят в состав как **ДНК**, так и **РНК**. **Тимин** входит в состав только ДНК, а **урацил** встречается только в РНК. Аденин и гуанин являются производными пурина, а цитозин, урацил и тимин – производными пиримидина (рис. 6б).

Азотная автотрофия, или diaзотрофия – совокупность биосинтетических реакций, превращающих молекулярный азот (N_2) в аминогруппы ($-NH_2$) органических соединений, доступные для использования другими организмами. Азотная автотрофия осуществляется как **свободноживущими** и **ассоциативными diaзотрофами**, так и **симбиотическими diaзотрофами**, живущими в **симбиозе** с растениями.

Азотная хемолитотрофия – энергетический процесс, в котором **донорами электронов** служат NH_3 или NO_2^- . Осуществляется в процессе **автотрофной нитрификации** ассоциацией **нитрифицирующих бактерий**. Свободная энергия ассимилируется в форме **Pmf**.

Азотные гетеротрофы – **прокариоты**, получающие связанный азот в составе органических соединений или простых минеральных **ионов** – аммония (NH_4^+) и нитрата (NO_3^-).

Азотобактерин – почвоудобрительный препарат, представляющий собой живую культуру свободноживущих **diaзотрофных** бактерий *Azotobacter chroococcum*, смешанную со стерильным носителем (песок, торф и др.). Азотобактерин используют в основном для оранжерейной и парниковой культуры растений.

Акарициды – химические вещества для уничтожения клещей.

Аквадистиллятор – прибор для получения **дистиллированной воды**, принцип действия которого основан на конденсации тщательно отсепарированного пара.

АКДС, или адсорбированная коклюшно-дифтерийно-столбнячная вакцина – иммунобиологический препарат, используемый для профилактики соответствующих заболеваний и содержащий клеточную взвесь возбудителей **коклюша**, инактивированных формалином или мертиолятом, а также очищенных дифтерийного и столбнячного **анатоксинов**, адсорбированных на гидроксида алюминия.

Акинеты – **специализированные покоящиеся формы** нитчатых **цианобактерий** из родов *Anabaena*, *Cylindrospermum* и других с толстыми наружными покровами. Характеризуются повышенным содержанием запасных веществ (**гликоген, липиды, цианофициновые гранулы**), пигментов (**каротиноиды**), **ДНК, рибосом** и пониженным содержанием фотосинтетических пигментов. Образуются путем преобразования **клетки вегетативной** в покоящуюся форму.

Аконитаза – фермент **цикла Кребса**, с помощью которого цитрат изомеризуется в изоцитрат. Содержит редокс-лабильные $[Fe_4S_4]$ -кластеры, благодаря которым может служить **сенсором** молекулярного кислорода.

Акридиновый оранжевый, или диметиламиноакридин гидрохлорид: 1. Краситель, используемый для окрашивания **нуклеиновых кислот**; 2. **Мутаген**, приводящий к элиминации **плазмид**.

Аксостиль – совокупность аксиальных фибрилл у бактерий **филы Spirochaeta**.

Активатор – вещество, стимулирующее **транскрипцию** специфического гена или оперона.

Активация комплемента по альтернативному пути – реакция активации комплемента, осуществляемая без участия **IgG, IgM**, а также C1, C2 и C4 компонентов **комплемента**. Запуск альтернативного пути происходит за счет активации компонента C3, взаимодействующего с факторами В и D (ферменты системы комплемента). Далее через образование компонента C5, а затем компонентов C5b, C6, C7, C8 и C9. Альтернативный путь, так же, как и классический, завершается созданием на поверхности клеток-мишеней мембраноповреждающего литического комплекса. Его образование на мембране приводит к нарушению ее целостности и гибели клетки. Альтернативный путь запускается сразу же после появления **антигенов** (бактериальные **эндотоксины, вирусы, клетки опухоли**) (рис. 266, табл. 40).

Активация комплемента по классическому пути – реакция активации **комплемента**, запускаемая **иммунными комплексами** и включающая поочередное образование всех девяти компонентов комплемента от C1 до C9. На первом этапе реакции **иммунный комплекс** взаимодействует с компонентом C1, который активируется, присоединяет C4 и C2, а затем расщепляет их, образуя субкомпоненты C2a и C4b. Последние связываются друг с другом на поверхности патогена и образуют **C3-конвертазу** классического пути (комплекс C4b2a). Появление C3-конвертазы приводит к расщеплению C3 на C3a и C3b. Далее C3b вместе с C2a и C4b образуют **C5-конвертазу** классического пути, которая расщепляет компонент C5, прикрепившийся к мембране клетки-мишени, на субкомпоненты C5a и C5b. Затем к C5b происходит последовательное присоединение комплекса C4b2a3b и компонентов C6, C7, C8 и C9, в результате чего на мембране формируется литический комплекс, вызывающий разрушение клетки-мишени (бактерии, клетки опухоли или инфицированные **вирусом** клетки) (рис. 266, табл. 40).

Активация комплемента по лектиновому пути – процесс аналогичен **активации комплемента по классическому пути**. Лектиновый путь отличается от классического лишь на первых этапах распознавания и активации. Вместо C1-комплекса этот путь инициирует структурно подобный мультимолекулярный комплекс, включающий маннансвязывающий **лектин** (аналог C1q) и несколько ассоциированных с ним сериновых **протеаз**. Лектин связывает простые **углеводы** – **маннозу** и **N-ацетилглюкозамин**, содержащиеся в **клеточной стенке** патогенных бактерий. Связывание индуцирует конформационные изменения лектина, которые, в свою очередь, аутокаталитически активируют сериновые **протеазы**, расщепляющие C2 и C4 компоненты комплемента. Далее активация осуществляется по классическому пути (рис. 266).

Активная подвижность – изменение расположения клеток в пространстве, связанное с затратой энергии и осуществляемое либо при помощи специализированных органел, либо путем взаимодействия поверхностных структур клетки с объектами окружающей среды.

Активность воды (a_w) – количественный показатель, характеризующий степень связанности содержащихся в окружающей среде молекул воды, относительную влажность субстрата и его доступность для микроорганизмов. Значения a_w , при которых возможен рост микроорганизмов, составляют от 0,99 до 0,5 (рис. 152, табл. 16).

Активные формы кислорода – агенты **окислительного стресса**, которые либо участвуют в образовании свободнорадикальных органических молекул, либо представляют собой свободные радикалы. К активным формам кислорода относят: **синглетный кислород** ($*O_2$); **супероксидный анион-радикал** (O_2^-); **пироксидный анион** (O_2^{2-}); **пероксид водорода** (H_2O_2); **гидроксильный радикал** (OH^{\cdot}).

Активный ил – масса, формирующаяся в результате аэрации **сточных вод**. Представляет собой суспензию твердых веществ (30%) с огромным количеством микроорганизмов (~70%), образующих специфическое биологическое сообщество. На очистных сооружениях активный ил используется для глубокой утилизации органических и неорганических загрязнений, оставшихся в аэрируемых сточных водах после осуществления всех других возможных вариантов их очистки. Активный ил представлен агрегатами (флоками) **аэробных** бактериальных клеток из родов *Paracoccus*, *Caulobacter*, *Nitrobacter*, *Acetobacter*, *Pseudomonas*, *Cytophaga*, *Bacillus*, *Nocardia*, *Sphaerotilus* и других, а также некоторым количеством разнообразных **простейших** (сардоковые, жгутиковые, инфузории и т.п.). В формировании агрегатов важную роль играют бактерии *Zoogloea ramigera*, синтезирующие слизь полисахаридной природы и **трихомные** бактерии из родов *Leucothrix* и *Thiothrix*.

Активный рН-гомеостаз – поддержание рН **цитоплазмы** клетки **прокариот** в пределах узкого диапазона за счет трансмембранного **транспорта** ионов H^+ , K^+ и Na^+ .

Активный транспорт – поступление в клетку субстратов без их химической модификации и выведение из клетки **ионов** и **молекул** против их концентрационных и электрических градиентов с помощью **пермеаз** (портеров) за счет энергии трансмембранного электрохимического потенциала катионов H^+ или Na^+ (соответственно **Pmf** или **Smf**), либо химического потенциала **фосфагенов** (АТФ и др.). Выделяют следующие виды активного транспорта: **унипорт**, **симпорт**, **антипорт**, активный транспорт путем обмена анионов (рис. 104, 106).

Активный центр антител, или антигенсвязывающий центр – участок молекулы **иммуноглобулина**, образованный **вариабельными доменами** (V-доменами) тяжелых и легких цепей и способный, в силу своей чрезвычайно высокой вариабельности, распознавать (на основе пространственного соответствия) и связывать **эпитопы** антигена. Основой разнообразия активных центров являются **гипервариабельные участки** тяжелых и легких цепей. Вариабельность антигенраспознающих структур лишь частично детерминирована генетически; ее формирование завершается в процессе созревания клеток как результат *реаранжировки V-генов* (рис. 267).

Актин – один из основных **белков** мышечных волокон. Принимает участие в процессе мышечного сокращения.

Актинобактерии группы «mycolata» – сборная группа актинобактерий, в состав которой входят представители родов из **филы Actinobacteria** – *Corynebacterium*, *Dietzia*, *Gordona*, *Mycobacterium*, *Nocardia*, *Tsukamurella*, *Skermania* и *Rhodococcus*. Имеют необычную клеточную стенку. В ней к **муреину** ковалентно присоединен гетерополимер арабиногалактан, этерифицированный **миколовыми кислотами**, в результате чего образуется муреин-миколитарбиногалактановый саккулус. У «mycolata» имеется бислойная липидная **наружная мембрана**. Кроме того, в клеточной оболочке «mycolata» присутствуют **липоманнаны** и **липоарабиноманнаны**, являющиеся функциональным аналогом **тейхоевых кислот** бактерий с **грамположительным морфотипом**.

Актинолишайники – симбиотический комплексный организм, в котором **гетеротрофный** компонент представлен актинобактериями из рода *Streptomyces* с мицелиальной организацией клетки (**фила Actinobacteria**), а **фикобионт** – зелеными **водорослями**. Роль актинобактерий заключается в регуляции численности клеток водоросли в **талломе**, стимуляции образования **хлорофилла** и создании оптимальных условий для протекания **фотосинтеза**. Одной из главных функций актинолишайников в местах обитания является синтез и накопление органических веществ.

Актиномикозы – хронические **инфекционные болезни** человека (возбудитель *Actinomyces israelii*, редко *A. naeslundii* и др.) и крупного рогатого скота (возбудитель *A. bovis*), характеризующиеся поражением различных органов и тканей с образованием **гранулем**, **абсцессов**, **свищей**, рубцов. Возбудители актиномикозов относятся к **филе Actinobacteria**, классу *Actinobacteria*, порядку *Actinomycetales*, семейству *Actinomycetaceae*, роду *Actinomyces*. Они колонизируют слизистые оболочки полости рта и желудочно-кишечного тракта здоровых людей, а также распространены в природе (почва, сено, злаки и др.). Возможен как экзогенный (через зерно, с пылью), так и эндогенный путь заражения (травмы слизистой оболочки рта и желудочно-кишечного тракта, медицинские манипуляции, осложнения при аппендэктомии и холецистэктомии и др.). Основной фактор, предрасполагающий к возникновению актиномикоза, – ослабление **иммунитета**, обусловленное сопутствующей **инфекцией**, сахарным диабетом и др. В месте внедрения в подслизистую оболочку вокруг возбудителя формируется специфическая гранулема (актиномикома), содержащая колонии актинобактерий. Позднее в центре гранулемы происходит **некроз** клеток, их распад, возникновение абсцесса и далее свища. В зависимости от локализации процесса выделяют следующие формы актиномикозов: шейно-челюстно-лицевой (наблюдается в 70% случаев; возможны поражения кожи, мышц, **лимфатических узлов**, языка, костных тканей и т.д.); торакальный (поражения легких, плевры, иногда мягких тканей грудной клетки); генерализованный (поражение кожи, головного мозга, печени, почек и т.д.) и др.

Актинопланеты – актинобактерии (фила *Actinobacteria*) с **грамположительным морфотипом**, имеющие в своем большинстве подвижную стадию в течение жизненного цикла. Образуют стабильный септированный субстратный **мицелий** и, редко, воздушный. Формируют подвижные **зооспоры** в специальных сумках – **спорангиях**, которые возвышаются над поверхностью субстрата. Форма спорангиев, количество и расположение в них спор, а также размер спор различны у разных видов актинопланет. Для рода *Micromonospora* характерны неподвижные одиночные споры, образующиеся либо непосредственно на субстратном мицелии, либо на очень коротких спороносных **гифах** – спорофорах. **Клеточная стенка** содержит мезо-**диаминопимелиновую кислоту** и глицин. У представителей некоторых родов цвет субстратного мицелия оранжевый, розовый, красный, коричневый и т.д. Актинопланеты являются **хемоорганогетеротрофами**, осуществляющими **аэробное дыхание**. Основные места обитания: почва, растительные и животные остатки, ил пресноводных водоемов. Группа объединяет представителей родов *Actinoplanes*, *Ampullariella*, *Catellatospora* и др.

Актинориза – специализированный **симбиоз** небобовых двудольных покрытосеменных древесных, кустарниковых и травянистых растений с актинобактериями рода *Frankia* (фила *Actinobacteria*), образующими на концах **гиф** азотфиксирующие структурно-функциональные единицы – **везикулы**. Симбиоз протекает с формированием **клубеньков** коралловидной или долевидной структуры, активно фиксирующих N_2 . Продуктивность связывания азота франкиями в симбиозе с небобовыми растениями составляет ежегодно 150–180 кг N_2 на га (рис. 200, 201).

Актинофаги – **вирусы**, поражающие актинобактерии (фила *Actinobacteria*). Наносят существенный ущерб при промышленном получении **антибиотиков**.

Актуалистические филы – четко разграниченные культивируемые группы **прокариот**, хорошо охарактеризованные генотипически и фенотипически, например, фила *Bacteroidetes* (128 родов), фила *Firmicutes* (235 родов), фила *Proteobacteria* (435 родов).

Акцептор – органическое или неорганическое вещество, принимающее **электрон** в процессе окислительно-восстановительных реакций.

Акцепторная ветвь тРНК – участок на 3'-конце **тРНК**, состоящий из четырех **нуклеотидов**, к самому крайнему из которых ковалентно присоединяется соответствующая **аминокислота**.

Алармоны – низкомолекулярные соединения, синтезируемые клеткой **прокариот** в стрессовой ситуации и участвующие в регуляторных процессах. Показано также участие алармонов в генетических процессах (**репликации, рекомбинации, репарации**), индукции факторов **вирулентности** у некоторых возбудителей (например, *Legionella pneumophila*), индукции синтеза **антибиотиков** у стрептомицетов (фила *Actinobacteria*) и т.д. Типичные примеры таких молекул – **цАМФ, ГТФ, глутамат калия** и др.

Аликвота – небольшое количество вещества в растворе точно известного объема.

Алкалифилы – прокариоты (домен *Bacteria* и домен *Archaea*), для которых оптимальной является среда обитания с диапазоном pH от 8,5 до 12. **Эко-нишами** алкалифилов являются: почвы, насыщенные щелочными минералами; содовые озера; равнинные и высокогорные солончаки; щелочные гидротермы и т.д. (табл. 18).

Алкалоиды – азотсодержащие органические соединения растительного происхождения, обладающие высокой биологической активностью.

Алиментарный путь передачи возбудителя – путь, при котором **возбудитель болезни** проникает в макроорганизм с инфицированной пищей, водой, через грязные руки, предметы обихода. Характерен для кишечных инфекций (холера, брюшной тиф, дизентерия и др.).

Аллель – одна из двух (или нескольких) альтернативных структурных форм гена.

Аллергены – вещества, вызывающие в организме человека или животных развитие **аллергии**. Свойства аллергенов, при определенных условиях, могут приобретать различные высоко- и низкомолекулярные соединения органического и неорганического происхождения. Аллергенами могут выступать пыльца растений, споры грибов, домашняя пыль, шерсть и эпителий кожи животных, библиотечная пыль, компоненты микробных клеток и их **метаболиты**, **гаптены** и **антигены**, лекарственные препараты, компоненты различных пищевых продуктов, химические вещества, физические агенты и т.д. В состав аллергенов часто входят компоненты с различной аллергенной активностью, а также субстанции, вызывающие выделение **гистамина** или других **медиаторов** аллергии.

Аллергические реакции – проявление повышенной чувствительности организма к **аллергену** в ответ на повторный контакт с ним. Наиболее типичными проявлениями аллергической реакции является взаимодействие **аллергена** с **IgE**, которые связаны с **тучными клетками** или **базофилами**, продуцирующими **медиаторы** воспаления (**гистамин**, серотонин и др.).

Аллергические феномены – **аллергические реакции**, развивающиеся после местного введения **антигена** в **сенсibilизированный** организм, например, феномен **Артюса** и др.

Аллергический ринит – заболевание, характеризующееся слизистыми выделениями из носа, чиханьем, зудом в носу и глазах, **цефалгией**, назальной обструкцией. Причиной аллергического ринита являются **аллергены** – бытовые, грибковые, растительные, животного происхождения, реже – пищевые. В основе аллергического ринита лежит реакция **гиперчувствительности немедленного типа**, опосредованная **Ig E**.

Аллергическое заболевание – патологический процесс, в основе которого лежит **аллергия**. Клиническая симптоматика аллергических заболеваний определяется характером иммунологических механизмов, формирующих конкретную нозологическую единицу, и локализацией патологического процесса.

Местом развития аллергических заболеваний может быть любая ткань или орган (легкие, сердце, кожа, слизистая ткань и т.д.).

Аллергия инфекционная – аллергические реакции (**гиперчувствительность немедленного и замедленного типов**), возникающие при инфицировании организма человека **патогенными микроорганизмами**. Развитие аллергии могут вызывать компоненты микробной клетки и продукты ее жизнедеятельности. Сильные аллергенные свойства имеют **возбудители туберкулеза, шигеллеза, коклюша, лепры, бруцеллеза, сифилиса** и др. Микробная аллергизация наиболее часто наблюдается при локализации инфекции в бронхах, носовых и гайморовых пазухах.

Аллергия лекарственная – **аллергическая реакция**, возникающая при контакте с лекарственными препаратами, большинство из которых представляют собой **гаптены**. Свойства **аллергенов** проявляют также все лекарственные препараты, содержащие белок (**вакцины, иммунные сыворотки, инсулин** и др.). Аллергенные свойства хорошо выражены у **витаминов, барбитуратов, препаратов йода, металлов, а также антибиотиков, сульфаниламидов, алкалоидов** и др. Наиболее частыми клиническими проявлениями аллергии являются: **анафилактический шок, крапивница, сывороточная болезнь, лихорадки, миокардит лекарственный** и др.

Аллергия пищевая – **аллергические реакции**, вызываемые пищевыми продуктами и их компонентами. Выраженным аллергическим действием обладают **белки** молока, куриных яиц и т.д. Большое число **аллергенов** содержится в рыбе, ракообразных (креветки, крабы, омары и др.), цитрусовых (апельсины, лимоны и др.), фруктах и ягодах, злаковых и др.

Аллергия, или гиперчувствительность – состояние повышенной чувствительности организма к повторному воздействию на него одного и того же **аллергена**. В основе **аллергии** лежат иммунологические механизмы, которые в зависимости от свойств аллергена определяют тип аллергических реакций: **гиперчувствительность немедленного типа, гиперчувствительность замедленного типа** и реакции смешанного типа. В развитии аллергии принимают участие **антитела, система комплемента, кинины, лимфоциты, макрофаги, нейтрофилы, базофилы, тучные клетки** и др. Характер повреждений тканей организма определяется локализацией патологического процесса.

Аллоантигены, или изоантигены – **антигены**, по которым отдельные представители одного определенного вида различаются между собой и которые обладают **иммуногенностью** по отношению к другим индивидуумам этого рода. Например, по составу **полисахаридов**, входящих в состав **капсул**, все **пневмококки** подразделяются на **84 серовара** и т.д.

Аллолактоза – **дисахарид**, образующийся при гидролизе небольшого количества **лактозы**, поступающей в клетки ряда **прокариот**. Является природным **индуктором** лактозного оперона. Вызывает аллостерическое изменение конформации **репрессора**.

Аллостерическая регуляция – регуляция активности **фермента**, осуществляемая эффекторной молекулой, которая связывается с участком в молекуле **фермента**, удаленным от активного центра.

Аллостерические ферменты – регуляторные **ферменты**, каталитическая активность которых меняется при нековалентном связывании специфического **метаболита** не в активном центре, а в аллостерическом центре, отличающемся от активного.

Аллостерические центры – сайты связывания **эффекторов** или **модуляторов** в молекуле аллостерического **фермента**.

Аллостерические эффекторы – низкомолекулярные соединения, обратимо нековалентно связывающиеся с регуляторным сайтом **фермента** и вызывающие **конформационное** изменение его каталитического сайта. Эффекторами могут выступать: конечные продукты родственных метаболических путей; субстраты ферментов; вещества, отражающие состояние клеточного **метаболизма** (АТФ, ацетил-КоА, НАДН, фосфоэнолпируват и др.) (рис. 102).

Аллотип иммуноглобулинов – **эпитопы**, которые определяют **аллельные** различия и отражают генетический полиморфизм иммуноглобулинов.

Аллотрансплантат – орган или ткань, пересаженные между генетически различающимися особями одного и того же вида, имеющими разные **генотипы**, например, **трансплантация** органа от одного человека другому.

Аллотрансплантация – пересадка органов или тканей между генетически различающимися особями одного и того же вида или между особями разных **инбредных линий** определенного вида.

Аллохтонные микроорганизмы – **сапротрофные**, **патогенные** или **условно патогенные микроорганизмы**, попадающие в различные **эко ниши** извне и пребывающие в них в виде **вегетативных клеток** временно и в состоянии покоя (**эндоспоры**, **акинеты** и др.) длительное время. Характеризуются быстрым периодическим ростом, но низкой конкурентоспособностью в условиях незначительного поступления субстрата.

Альгинат – **полисахарид**, синтезируемый разными **водорослями** и бактериями (р.р. *Azotobacter*, *Pseudomonas* и др.). Состоит из остатков β -D-маннуроната и α -L-гулуроната.

Альгобактериальные водные сообщества – высокоприспособленные к морским и пресноводным **экосистемам** сообщества, состоящие из водных растений и бактерий, которые поселяются на поверхности растений с образованием **биопленок**. Эпibiотические бактерии выполняют следующие функции: обеспечивают защиту водным растениям, препятствуя оседанию личинок животных; минимизируют действие аутоингибиторов роста растений; продуцируют вещества, стимулирующие развитие растений; гидролизуют широкий спектр сложных **полисахаридов** и т.д. В свою очередь, водные растения обеспечивают бактерий-ассоциантов подходящими микронизмами с условиями благоприятными для протекания метаболических процессов, растворенными органическими веществами и т.д.

Альгофаги – вирусы, поражающие водоросли.

Альдоза – простой сахар, в котором карбонильная группа расположена на одном конце углеродной цепи.

Альтернативный сплайсинг – соединение экзонов данного гена в разных комбинациях с образованием различающихся зрелых молекул иРНК.

Амбер-кодон – один из трех бессмысленных кодонов (например, УАГ), обеспечивающих терминацию белкового синтеза.

Амбер-мутация – мутация в ДНК, приводящая к возникновению амбер-кодонов вместо смыслового кодона (триплета), кодирующего аминокислоту.

Амбисом – липосомальный препарат антифунгального антибиотика амфотерицина В, используемый при лечении глубоких микозов. Обладает пониженной токсичностью по сравнению со «свободным» амфотерицином В.

Амидазы – ферменты класса гидролаз, катализирующие расщепление амидов до карбоновых кислот и аммония (NH_4^+).

Амиды – производные карбоновых кислот, в которых гидроксил заменен аминогруппой.

Амикацин – полусинтетический аминогликозидный антибиотик на основе канамицина, не подверженный инактивации защитными ферментами (фосфотрансферазы, трансферазы, ацетилтрансферазы) резистентных к аминогликозидам микроорганизмов.

Амилазы – ферменты, катализирующие расщепление α -1,4- и α -1,6-гликозидных связей в молекулах крахмала, гликогена и других глюканов с образованием смеси водорастворимых сахаров, от глюкозы до декстринов. Продуцируются бактериями (например, *Bacillus subtilis*) и грибами из родов *Aspergillus*, *Rhizopus* и др.

Амилоид – продукт нарушенного белкового обмена, у человека. Представляет собой особые патологические прионные белки, принимающие в составе амилоида палочковидную форму и агрегирующиеся в относительно гомогенные филаменты (нити), чрезвычайно резистентные к протеолизу. К амилоидным белкам, обуславливающим системный амилоидоз, относят преальбумин, амилоидный А-протеин, церебральный амилоид, состоящий из прионных белков или амилоидного белка Альцгеймера и т.д.

Амилоидные бляшки – гомогенные или слоистые округлые микроскопические скопления агрегированных амилоидов в виде бляшек в тканях головного и спинного мозга.

Амилоидозы – наследственные неизлечимые заболевания человека (болезни Альцгеймера, Паркинсона и др.), причиной которых служат отложения в тканях особых патологических конформационно измененных белков – амилоидов, что приводит к атрофии паренхимы, склерозу и функциональной недостаточности органов.

Аминоацил-тРНК – эфир аминокислоты и тРНК, в котором к 3'-концу молекулы присоединена аминокислота.

Аминоацил-тРНК-синтетазы – специфические ферменты, имеющие два центра узнавания и распознающие, с одной стороны, аминокислоту, а с дру-

гой – соответствующую ей **тРНК**. Осуществляют ковалентное присоединение аминокислот к 5' или 3'-ОН концам тРНК, с образованием аминоацил-тРНК за счет энергии **АТФ**.

Аминоацильный сайт, или А-сайт – участок **рибосомы**, связывающий **аминоацил-тРНК** в процессе **трансляции**.

Аминокислоты – карбоновые кислоты, в углеводородном радикале которых один или несколько атомов водорода замещены аминогруппами ($-\text{NH}_2$). В зависимости от взаимного расположения карбоксильной группы и аминогруппы различают α -, δ -, γ -, ε - и другие аминокислоты, например, γ -аминомасляная или ε -аминокапроновая кислоты. Аминокислоты являются мономерными единицами **белков**.

Аминокислоты незаменимые – аминокислоты, которые не синтезируются живым организмом, но необходимы для его жизнедеятельности (например, валин, лейцин, изолейцин, треонин, метионин, фенилаланин, триптофан, лизин). Поступают в организм извне.

Аминопептидазы – ферменты класса **гидролаз**, катализирующие отщепление от **пептидов** свободных N-концевых α -аминокислотных остатков, а также гидролиз амидов α -аминокислот.

Аминосакхара – **моносахариды**, в которых одна или более гидроксильных групп замещены NH_2 -группами.

Амины биогенные – соединения, образующиеся в результате **декарбоксирования аминокислот**. Некоторые из аминов являются ядами (**кадаверин, путресцин, агматин**).

Аммонификация – процесс минерализации органических азотсодержащих веществ, сопровождающийся выделением свободного NH_3 и осуществляемый микроорганизмами. Аммонификации подвержены разнообразные азотсодержащие соединения: **белки, пептиды, аминокислоты, нуклеиновые кислоты, пуриновые и пиримидиновые основания, мочевины, мочевая кислота, хитин, гумус** и др. В разложении азотсодержащих органических соединений участвуют **прокариоты** из различных таксономических групп, например, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Nocardia*, *Micromonospora*, *Streptomyces*, а также **грибы** из родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Mortierella* и др. (рис. 208).

Аммонификация белков – процесс гидролитического разложения **белков**, протекающий с одновременной **аммонификацией** продуктов такого гидролиза – **аминокислот**, путем **дезаминирования** с выделением NH_3 . Различные микроорганизмы осуществляют разные типы дезаминирования: **окислительное дезаминирование** (наблюдается у **прокариот** наиболее часто); **дезаминирование путем β - или γ -элиминирования** (серин, цистеин, треонин, аспаргат, гистидин, триптофан и др.) и **восстановительное дезаминирование**. При аэробном распаде **белков** образуются NH_3 , CO_2 и H_2O и окислы серы, а при анаэробном – NH_3 , CO_2 , биогенные амины (**путресцин, кадаверин, агматин**), спирты, жирные и ароматические кислоты, а также вещества с неприятным запахом – индол, скотол, сероводород, меркаптаны.

Ампициллин – производное **антибиотика пенициллина**. Ингибирует синтез **клеточной стенки** у бактерий, обладающих **грамположительным и грамотрицательным морфотипами**.

Ампликон – амплифицированный участок **ДНК-последовательности**, т.е. ДНК-продукт, образующийся в процессе **ПЦР**.

Амплификатор – среда преобразования и интенсивного накопления **возбудителя болезни** в дозах, достаточных для регулярной и массовой трансмиссии восприимчивым организмам при развитии **эпизоотии**. Типичные примеры амплификаторов – куриные яйца и мясо птицы для **сальмонелл**, консервированные растительные корма для листерий, хранящиеся овощи для **иерсиний** и т.д.

Амплификация – многократное увеличение числа копий отдельных фрагментов ДНК в **ПЦР**.

Амфиболический путь – метаболический путь, используемый как для **катаболизма**, так и для **анаболизма**.

Амфипатические белки – **амфипатические соединения** (липопротеины) **наружной мембраны** бактерий с **грамотрицательным морфотипом**, содержащие липидный домен на N-концевом участке и связывающие наружную мембрану с **мурейном** (например, **липопротеин Брауна**, **липопротеин EхсС** у *Escherichia coli* и др.).

Амфипатический монослой – основа уникальной **цитоплазматической мембраны архей**. Состоит из **кальдархеолов**. В амфипатическом монослое различают гидрофобную сердцевину и две гидрофобные полярные поверхности.

Амфипатическое соединение – соединение, **молекула** которого содержит и полярные, и неполярные области, т.е. одна часть молекулы **гидрофильна**, а другая – **гидрофобна**. Когда такие соединения находятся в одной фазе, они спонтанно агрегируют с образованием бислойных структур, в которых гидрофобные части приходят в контакт друг с другом, а гидрофильные контактируют с водой.

Амфотерное соединение – соединение, способное быть и **донором**, и **акцептором протонов** (либо кислоты, либо основания).

Амфотерность – свойство соединения реагировать с кислотами как основание, а с основаниями – как кислота.

Анабиоз – состояние организма, характеризующееся почти полным, но обратимым прекращением жизнедеятельности. Одна из форм приспособительных реакций микроорганизмов к крайне неблагоприятным условиям внешней среды. Анабиоз наблюдается при резком ухудшении условий существования организма (низкая температура, отсутствие воды и др.). При наступлении благоприятных условий происходит восстановление нормального уровня жизненных процессов.

Анаболизм – совокупность реакций **метаболизма**, приводящих к биосинтезу клеткой сложных соединений (**белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды** и другие полимеры) из соответствующих низкомолекулярных веществ.

Необходимая для таких процессов энергия, главным образом в форме **АТФ**, поставляется за счет реакции окисления органических или неорганических соединений (**хемоорганотрофия**, **хемолитотрофия**), или за счет конверсии солнечного света (**фототрофия**).

Анаболит – соединение, принимающее участие в **анаболизме**.

Аналогия – сходство организмов не в результате общего происхождения, а в связи с общей функцией.

Анаммоксосома – дыхательная органелла, присутствующая в клетках бактерий из **филы *Planctomycetes***. Запасает энергию для клетки за счет анаэробного окисления NH_3 с использованием в качестве конечного **акцептора электронов** NO_2^- . Анаммоксосома занимает до 30% внутреннего объема клетки и окружена **унитарной мембраной**, построенной из плотно упакованных липидов – **леддеранов**. В мембране присутствует АТФ-синтаза, ведущая фосфорилирование **АДФ** при движении **протонов** по градиенту их концентрации, т.е. из анаммоксосомы в **цитоплазму** (рис. 62).

Анаморфа – бесполоя репродуктивная стадия **гриба**.

Анаморфные, или несовершенные, или митоспоровые грибы – огромная группа филогенетически неоднородных грибов (*Deuteromycota*, или *Fungi imperfecti*) с хорошо развитым септированным **мицелием**, у которых пока не обнаружены половой процесс и взаимосвязь с известными **телеоморфами** из **аскомицетов** или **базидиомицетов**, а ядра претерпевают только митотическое деление. Некоторые митоспоровые грибы представляют собой стабильные **анаморфы** (несовершенные стадии развития) аскомицетов или, редко, базидиомицетов. Размножение происходит бесполом (**конидии**) и вегетативным (**таллоспоры, бластоспоры**) способами. Выделяют три класса анаморфных грибов: *Hyphomycetes* (гифомицеты) – мицелиальные формы, образующие конидии свободно, т.е. не внутри или не на поверхности каких-либо специальных структур; *Agonomycetes* (агономицеты) – формируют, преимущественно, стерильные **гифы, хламидоспоры** и/или **склероции**; и *Coelomycetes* (целомицеты) – образуют конидии внутри или на поверхности специальных структур бесполого спороношения. Среди анаморфных грибов наиболее известны сапротрофные и фитопатогенные гифомицеты из родов: *Penicillium*, *Aspergillus*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Stemphylium*, *Aureobasidium*, *Trichoderma* и др. К группе анаморфных грибов относятся: почвенные; водные; эпифитные; ксилофильные (заселяют древесину); хищные (отлавливают микроскопических животных и питаются ими); микофильные (обитают как паразиты на других грибах); энтомофильные (паразитируют на насекомых); фитопатогенные и патогенные (вызывают заболевания растений, человека и животных); токсигенные (продуцируют токсины, вызывающие тяжелые отравления человека и животных) организмы. В природе анаморфные грибы участвуют в деструкции растительных остатков, почвообразовательном процессе, круговороте веществ и т.д. (рис. 233, 234, 236, 238, 239).

Анаплеротические реакции – биосинтетические реакции, компенсирующие отток **интермедиатов** из **цикла Кребса**, например, биосинтез оксалоацетата из **пирувата**.

Анастомозы – слияние гиф у грибов разных штаммов (рис. 232).

Анатоксины – экзотоксины бактерий, утратившие за счет специальной обработки токсические свойства, но сохранившие способность при их введении в организм стимулировать образование антител. Используются в качестве компонентных (химических) вакцин для активной иммунизации людей и животных (например, прививки против дифтерии, столбняка и др.). В настоящее время применяются: дифтерийный, столбнячный, ботулинический, стафилококковый анатоксины, холероген-анатоксин. При введении анатоксинов в организм формируется антитоксический иммунитет.

Анафилаксия – аллергическая реакция организма в ответ на повторное введение антигена. Анафилаксия проявляется сокращением гладких мышц и сосудистыми реакциями, ослаблением сердечной деятельности, коллапсом, выходом жидкой части крови в ткани и т.д. Обычно протекает в острой форме (анафилактический шок) и часто заканчивается смертью. Основой реакции является выброс гистамина сенсibilизированными тучными клетками.

Анафилактический шок – острая системная форма аллергической реакции, характеризующаяся резко повышенной чувствительностью организма к антигену, что приводит к отеку дыхательных путей, удушью, судорожному сокращению мышц, кишечным расстройствам, понижению температуры, падению артериального давления и, в тяжелых случаях, к смерти. В основе реакции лежит массивное взаимодействие антигена с IgE на тучных клетках соединительной ткани. Анафилактическая реакция развивается при обильном поступлении в кровь различных медиаторов (гистамин, серотонин, брадикинин и др.).

Анафилотоксины – компоненты комплемента (C3a и C5a), которые при воздействии на тучные клетки и базофилы способны вызывать их дегрануляцию.

Анаэробноз – жизнь в отсутствии молекулярного кислорода.

Анаэробная зона водоемов – экологическая зона, которая располагается между микроаэрофильной зоной и донными отложениями. Характеризуется низкой температурой и повышенной концентрацией растворенных солей.

Анаэробное дыхание – тип хемотрофии, в котором энергия ассимилируется в форме Pmf или Smf при транспорте электронов в электрон-транспортной цепи от окисляемого органического или неорганического субстрата на конечный акцептор электронов. В роли последнего могут выступать окисленные органические и неорганические соединения: экзогенный или эндогенный фумарат, гетеродисульфид, NO_3^- , NO_2^- , Fe^{3+} , S^0 , SO_4^{2-} , ClO_3^- , ClO_4^- , SeO_4^{2-} , AsO_4^{3-} , TeO_3^{2-} , Mn^{4+} , VO_3^- , U^{4+} и др. Дыхательные анаэробы редко ограничиваются одним типом терминального акцептора. Они способны переключаться с одного акцептора на другой в зависимости от их присутствия и концентрации во внешней среде. Главную роль в анаэробных дыхательных системах играют анаэробные терминальные редуктазы. Они активируют молекулы терминального акцептора, служащего ловушкой для электронов, и способствуют ассимиляции энергии в форме Pmf или Smf.

Анаэробное окисление аммиака, или азотная хемолитотрофия – процесс запасаения энергии в форме АТФ представителями фила *Planctomycetes* из группы «*Anammox*», который осуществляется за счет окисления NH_3 до N_2 с использованием в качестве акцептора электронов аниона NO_2^- (табл. 10). Анаэробное окисление аммиака происходит в особой дыхательной органелле планктомицетов – **анаммоксосоме**, окруженной **унитарной мембраной**, состоящей из липидов **леддеранов**. Они предотвращают диффузию в **цитоплазму** гидразина ($\text{NH}_2\text{--NH}_2$) – высокотоксичного **интермедиата**, образующегося в процессе анаэробного окисления NH_3 . Гидразин накапливается в полости анаммоксосомы и там окисляется. В мембране анаммоксосомы находится АТФ-синтаза, осуществляющая фосфорилирование АДФ при движении **протонов** из анаммоксосомы в цитоплазму. Анаэробное окисление NH_3 имеет очень важное значение для природных и антропогенных экосистем.

Анаэробное окисление метана – окисление метана (CH_4), протекающее эквимолекулярно с восстановлением сульфата и с образованием карбоната кальция в результате защелачивания среды в реакции: $\text{CH}_4 + \text{SO}_4^{2-} + \text{Ca}^{2+} \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{S} + \text{H}_2\text{O}$. Процесс осуществляет **микробное сообщество**, в состав которого входят представители домена *Archaea* из семейства *Methanosarcinaceae* и домена *Bacteria* – сульфатредуцирующие бактерии из родов *Desulfococcus* и *Desulfosarcina*. Продукты процесса – карбонат и сульфид используются **пурпурными аноксигенными фототрофными бактериями** и **серными бесцветными тионовыми бактериями**.

Анаэробное разложение ароматических соединений – комплексный процесс с участием многих ферментов, в котором ароматическое кольцо подвергается восстановлению с последующим гидролитическим расщеплением образовавшейся алициклической структуры до одного из центральных **интермедиатов** (например, **ацетил-КоА**).

Анаэробы – прокариоты, способные жить при отсутствии молекулярного кислорода. Анаэробы входят в состав **микробных сообществ**, обитающих в анаэробных зонах, и заселяют богатые органическими веществами илы водоемов, **метантенки**, пищеварительный тракт животных и т.д.

Анаэроостат – вакуумная металлическая камера для культивирования **анаэробных** микроорганизмов, в которой бескислородные условия создаются путем удаления воздуха и замещения его каким-либо газом (например, аргоном) или газовой смесью (N_2 , CO_2 , H_2), либо химическим связыванием кислорода с использованием металлического железа, меди, щелочного раствора пирогаллала и др.

Ангина, или острый тонзиллит – острая **инфекционная болезнь**, протекающая с воспалением небных миндалин. Ангина может быть отдельным заболеванием, а может сопровождать такие заболевания, как **скарлатина, дифтерия, туляремия, простой герпес** и др. Основным возбудителем ангины является **стрептококк группы А** (*Streptococcus pyogenes*), реже – **стафилококк, клебсиелла, листерия, моракселла, аденовирусы, вирусы Коксаки, вирусы**

гриппа и др. Экзогенное инфицирование организма осуществляется **воздушно-капельным путем** (больной человек, **микробоносите́ль**) или алиментарным (через продукты питания). Эндогенное заражение происходит при наличии в рото- и носоглотке очагов хронического воспаления (кариес, гнойное воспаление придаточных пазух носа и т.п.). Ангина сопровождается болью в горле при глотании, повышением температуры тела до 38–40°C, ознобом, **лихорадкой**, **миалгией**, **цефалгией**, **артралгией**, слабостью и т.п.

Анемия – патологическое состояние, характеризующееся снижением концентрации **гемоглобина** (менее 120–130 г/л), а в большинстве случаев, и **эритроцитов** в единице объема **крови**. Анемия приводит к **гипоксии**. Как правило, анемия сопутствует другим заболеваниям и очень часто является лишь их **симптомами**.

Анергия кло́нальная – неспособность (ареактивность) отдельных клонов **лимфоцитов** взаимодействовать со специфическими **антигенами**.

Анзамицины, или **рифамицины** – **антибиотики**, ингибирующие процессы **транскрипции** и синтеза **нуклеиновых кислот**. Продуцируются *Streptomyces mediterranei* (фила *Actinobacteria*).

Анионы – отрицательно заряженные **ионы**. Бывают простые анионы, например, хлорид-ион (Cl⁻), и составные – ацетат-ион (CH₃COO⁻), сульфат-ион (SO₄²⁻), гидроксил-ион (OH⁻).

Анкор – **филогенетический маркер**, по которому проводят скрининг **клонов**. Маркерами обычно служат консервативные **гены** 16S рРНК, radA/гесА-гомологи, β-субъединица **РНК-полимеразы**, G⁷⁰-фактор и др.

Аннелида – пролиферирующая конидиогенная клетка **грибов**, у которой первая **конидия** голобластическая, а каждая последующая – энтеробластическая.

Аноксигенная фототрофия – тип фототрофии, протекающий без образования O₂, при котором **донорами электронов** для нециклической **электрон-транспортной цепи** служат разнообразные органические и неорганические соединения, в число которых не входит H₂O. При аноксигенной фототрофии в состав **фотосинтетического аппарата** включен **реакционный центр РСІ-типа** или **реакционный центр РСІІ-типа**, в сочетании с различными **светособирающими антеннами**. Аноксигенные фототрофы имеются в **филах *Chloroflexi*, *Chlorobi*, *Proteobacteria* и *Firmicutes*** (рис. 125, 126).

Антагонизм – невозможность совместного существования двух видов организмов, основанная на конкуренции. Различают следующие формы антагонизма: **антагонизм пассивный**, **антагонизм насильственный** и **антагонизм активный**.

Антагонизм активный – форма антагонизма, при которой подавление конкурентов происходит вследствие образования и выделения в окружающую среду биологически активных веществ (**антибиотиков**, **бактериоцинов**) (табл. 22).

Антагонизм насильственный – форма антагонизма, при которой один организм, обладающий активными **протеазами**, может использовать в качестве источника питания или энергии клетки других **прокариот** при совместном культивировании.

Антагонизм пассивный – угнетение роста одного организма другим при совместном культивировании на **питательных средах** в строго определенных условиях развития. Пассивный антагонизм связан с образованием одними бактериями в процессе **метаболизма** органических кислот, NH_3 , $\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$, которые тормозят рост других микроорганизмов.

Антенна реакционного центра ФС I – **светособирающая антенна**, структурно совмещенная с **реакционным центром** первой фотосистемы (**ФС I**) **цианобактерий**. В состав антенны входят до 100 молекул **хлорофилла a** и, редко, хлорофилла d. Кроме того, антенна реакционного центра ФС I содержит 14 молекул β -каротина (рис. 123).

Антенна реакционного центра ФС II – **светособирающая антенна**, структурно совмещенная с **реакционным центром** второй фотосистемы (**ФС II**) **цианобактерий**. Содержит гидрофобные полипептиды (PsbC и PsbB), имеющие каждый по шесть трансмембранных петель. Эти полипептиды связывают по 20-25 молекул **хлорофилла a** и по 4-5 молекул β -каротина. Антенная субъединица PsbB биофункциональна и дополнительно взаимодействует с полипептидом PsbO, стабилизирующим **кислородвыделяющий комплекс**. Другая антенная субъединица PsbC закоривает ФС II в липидном бислое **цитоплазматической мембраны** (рис. 123).

Антибактериальные средства – вещества, действующие против бактерий: **дезинфектанты**, **антисептики**, **антибиотики** и т.п.

Антибиоз – вид микробного **антагонизма** между **грибами** и бактериями и между разными видами бактерий.

Антибиотики – специализированные **идиолиты**, продуцируемые **прокариотами** (бактерии) и **эукариотами** (**грибы**), которые способны в малых количествах либо подавлять рост и развитие себе подобных организмов (соответственно **бактериостатическое** или **фунгистатическое действие**), либо убивать их (**бактерицидное** или **фунгицидное действие**). Антибиотики имеют различную химическую природу. Это могут быть: азотсодержащие гетероциклические соединения, имеющие в своем составе β -лактамное кольцо (**пенициллины**, **цефалоспорины**); аминогликозиды, содержащие аминсахара и шестичленный цикл (неомицин, **канамицин A**, гентамицин C); **тетрациклины**, включающие четыре конденсированных шестичленных кольца; **макролиды**, имеющие макроциклическое лактонное кольцо, к которому присоединены **сахара** (эритромицин A); ароматические соединения (левомицетин) и т.д. По направленности действия различают: антибактериальные, противогрибковые и противоопухолевые антибиотики; по спектру действия – узкого и широкого спектра действия. Механизмы действия антибиотиков на микроорганизмы также различны. Одни (например, пенициллины) ингибируют синтез **мууреина**

клеточной стенки, другие (нистатин, полимиксины) нарушают функции **цитоплазматической мембраны**, третьи (рифамицин, блеомицин) подавляют **репликацию ДНК** и синтез **РНК**, четвертые разобщают **фосфорилирование** (окислительное). К группе антибиотиков относят их аналоги – **антибиотики полусинтетические** и **антибиотики синтетические**. Антибиотики применяют как лекарственные препараты в медицине, ветеринарии и растениеводстве, пищевой промышленности, биотехнологии.

Антибиотики β -лактамы – антибиотики, содержащие β -лактамное кольцо и обладающие сходными механизмами антимикробного действия. Они ингибируют синтез **мурейна** клеточной стенки, угнетают активность ряда **ферментов**, обеспечивающих сшивку линейных молекул гликопептидов и т.д. К β -лактамам относят **пенициллины**, цефалоспорины, монобактамы и карбапенемы.

Антибиотики полусинтетические – производные природных антибиотиков, получаемые либо путем химического соединения «ядра» природного антибиотика с различными химическими радикалами, либо путем модификации «ядра». При получении полусинтетических антибиотиков сочетают как химическую, так и биологическую трансформацию. К полусинтетическим антибиотикам относят, например ампициллин, цефатаксим и др.

Антибиотики синтетические – антибиотики, полученные путем химического синтеза, после определения структуры природных соединений, например, хлорамфеникол.

Антибиотики, ингибирующие синтез белка – многочисленная и разнообразная по химической структуре группа антибиотиков, подавляющая синтез белка на бактериальных **рибосомах** за счет нарушения их функций. К таким антибиотикам относятся аминокликозиды, **тетрациклины**, хлорамфеникол, **макролиды**, азалиды и линкозамиды.

Антибиотики-ионофоры – специализированные **метаболиты** клетки **прокариот**, обеспечивающие **транспорт** определенных **ионов** щелочных металлов. К ним относят: **валиномицин**; **энниатины**; **грамидин А** и др.

Антибиотикорезистентность, или антибиотикоустойчивость – природная устойчивость организма к тому или иному **антибиотику**. К механизмам, обеспечивающим устойчивость **прокариот** к антибиотикам, относятся: ферментативная инактивация антимикробного агента; изменение **конформации** мишени, на которую действует антибиотик; система активного выброса антибиотика из клетки с помощью эффлюксных помп на стадии проникновения через **цитоплазматическую мембрану**; снижение проницаемости мембраны и т.д. Генотипическая устойчивость возникает в результате одно- или многоступенчатой **мутации** в хромосоме или **R-плазмидах**, а также за счет передачи R-плазмид, **транспозонов** или участка хромосомы, ответственных за устойчивость, путем **конъюгации**, **трансдукции** или **трансформации** от устойчивой клетки к чувствительной. Мутации или перенос генетического материала, как правило, обуславливают развитие **резистентности** прокариот к одному, двум, а иногда и нескольким антибиотикам.

Антивитамины – вещества, близкие по своей химической природе к соответствующим **витаминам**, но не обладающие их свойствами. В основе действия антивитаминов лежит вытеснение соответствующего витамина из его комплекса в ферментативной системе. В результате этого образуется неактивный фермент, нарушается обмен веществ и возникает тяжелое заболевание.

Антиген – субстанция, несущая на себе признаки генетически чужеродной информации и способная при попадании в организм вызывать **иммунный ответ**, направленный на ее удаление (синтез сенсibilизированных **лимфоцитов** и **иммуноглобулинов**) или другие иммунологические феномены (**иммунологическая толерантность**, **иммунологическая память**). В роли антигенов могут выступать **белки**, **полисахариды** и **нуклеиновые кислоты**, а также их комбинации между собой или с **липидами**. Как правило, антиген содержит несколько **эпитопов**, определяющих специфичность образующихся при иммунном ответе **антител** и **Т-киллеров**. Свойства антигена определяются комплексом признаков: **иммуногенность**, **антигенность**, **специфичность** и **чужеродность**.

Антигенная валентность – число **эпитопов** в составе молекулы **антигена**, способных активно вступать во взаимодействие с **антителами**. Молекула антигена может иметь несколько структурно отличающихся друг от друга эпитопов, имеющих специфическую пространственную **конфигурацию** и способных индуцировать образование различных по специфичности антител.

Антигенная изменчивость – изменение специфических поверхностных **антигенов** организма в пределах биологического вида. Наиболее интенсивно проявляется у вирусов **гриппа**.

Антигенная модуляция – исчезновение поверхностных **антигенов** под влиянием **антител**.

Антигенность – способность **антигена** избирательно вступать с **антителами** и антигенраспознающими рецепторами **лимфоцитов** в специфическое взаимодействие, проявляющееся в форме иммунологических реакций **агглютинации**, **нейтрализации**, **лизиса**, связывания **комплемента** и др.

Антигенный дрейф – постепенное изменение антигенной специфичности поверхностных белков **вирусов**, происходящее в течение нескольких лет и обусловленное спонтанными точечными **мутациями**, а также иммунологической селекцией.

Антигенный шифт – изменения всей антигенной структуры **гемагглютинина** или **нейраминидазы**. Этот процесс приводит к появлению новых подтипов **вирусов**. В основе антигенного шифта лежат механизмы генетической **рекомбинации** между отдельными подтипами вирусов. Образование нового шифтового варианта вируса, как правило, вызывает **пандемию**.

Антигенпрезентирующие клетки (АПК) – высокоспециализированные клетки, способные к поглощению и переработке **антигенов**, а также представлению пептидных антигенных фрагментов (**лигандов**) на клеточной поверхности с молекулами **МНС I** и **II** класса. Основные АПК: **макрофаги**, **дендритные клетки**, **В-лимфоциты**.

Антигенраспознающий рецептор В-лимфоцитов – поверхностная мономерная форма **IgM**, модифицированная дополнительной последовательностью аминокислотных остатков в С-концевой части молекулы (имеются трансмембранный и цитоплазматический домены). Такой рецепторный **иммуноглобулин** «заякорен» на мембране В-лимфоцита и способен взаимодействовать непосредственно со свободным белковым или корпускулярным **антигенами**, не связанными с какими-либо дополнительными молекулами (табл. 43).

Антигенспецифические рецепторы Т- и В-клеток – ключевые структуры поверхности **лимфоцитов**, распознающие **эпитопы антигенов** и определяющие специфичность **иммунного ответа**.

Антигены видовые – антигены, характерные для отдельных штаммов одного вида бактерий, по которым их разделяют на **серовары**.

Антигены гетерологичные – антигены общие для разных организмов. Например, антиген **эритроцитов** человека с нулевой группой крови и антиген **возбудителя чумы**.

Антигены групповые – антигены, обуславливающие внутривидовые различия представителей одного вида бактерий, что позволяет разделять их на группы.

Антигены опухолевые, или онкоантигены – аномальные антигены, появившиеся в организме в результате изменения нормального набора клеточных антигенов в процессе злокачественного перерождения клеток

Антигены паразитарные – антигены гельминтов. Отличаются разнообразием антигенной структуры и в большинстве случаев представлены комплексами белок-полисахарид. Их специфичность определяется полипептидным компонентом. Паразитарные антигены являются сильными индукторами синтеза **Ig E**.

Антигены полные – антигены, способные запускать **иммунные реакции** и выступающие, в последующем, в качестве мишени, против которой эти реакции реализуются. Полные антигены имеют множество **эпитопов**, каждый из которых распознает различные **антитела** и/или рецепторы **лимфоцитов**.

Антигены протективные – термолabile белки некоторых патогенных бактерий (**возбудители чумы, бруцеллеза, коклюша** и др.), обладающие выраженной **иммуногенностью**. Часто протективные антигены применяют для изготовления **вакцин**, обеспечивающих защиту макроорганизма от соответствующего инфекционного агента.

Антигены синтетические – искусственно синтезированные антигены.

Антигены тимусзависимые – антигены, при попадании которых в макроорганизм **иммунный ответ** формируется с участием **Т-хелперов**.

Антигены тимуснезависимые – антигены, развитие **иммунного ответа** на которые не требует участия **Т-хелперов**.

Антигистаминные препараты – группа лекарственных веществ, конкурирующая с **гистамином** за специфические рецепторы на клетках в различных тканях.

Антикодон – участок в **антикодоновой петле тРНК**, состоящий из трех нуклеотидов и комплементарно взаимодействующий с соответствующим **кодоном** в **иРНК**, что обеспечивает правильную расстановку каждой **аминокислоты** при биосинтезе **белка**.

Антикодоновая петля тРНК – участок в середине петли **тРНК**, состоящий из 7 нуклеотидов, 3 из которых выполняют функцию **антикодона**.

Антимутагенез – биологическое явление подавления мутационного процесса, выражающееся в снижении уровня спонтанного и индуцированного **мутагенеза** под действием природных и синтетических соединений.

Антимутагены – агенты, снижающие число **мутаций (спонтанных и/или индуцированных)**, независимо от механизма действия. Антимутагены могут быть представлены как комплексом природных веществ, содержащихся, например в экстракте чая, **сыворотке крови**, так и индивидуальными соединениями, такими как **акридиновый оранжевый**, ионы марганца, кобальта, селена, аскорбиновая кислота, стероидные **гормоны**, ванилин и многие другие.

Антиоксиданты – соединения, тормозящие окисление органических веществ. Используются для предотвращения окисления чувствительных к кислороду соединений в процессе их выделения, очистки и хранения.

Антипорт – одновременный **активный транспорт** через мембрану с помощью однокомпонентных **Pmf-** или **Smf-**зависимых антипортеров двух разных субстратов в противоположных направлениях (рис. 106). Системы антипорта широко представлены у **прокариот**, например, антипорт малат/лактат при сбраживании лактата у *Lactococcus lactis*, или транспорт оксалат/формиат, или перенос лактоза/галактоза и т.д.

Антисептики – химические вещества, убивающие микроорганизмы или подавляющие их рост и размножение при непосредственном контакте с ними. Применяются при лечении ран, для **дезинфекции**, а также для консервации материалов и промышленных изделий.

Антисигмафактор – белок, косвенно регулирующий **транскрипцию** путем взаимодействия с «родственным» **σ-фактором**, что приводит к его инактивации. Антисигма-факторы, в свою очередь, регулируются анти-антисигма-факторами.

Антисмысловые РНК – не кодирующие РНК, выступающие в роли пост-транскрипционных регуляторов. Антисмысловая РНК (–РНК), считываемая с нематричной (отстающей) цепи **ДНК**, комплементарна **иРНК (+РНК)** и может образовывать с ней **±дуплекс**, блокируя тем самым инициацию **трансляции**. В ряде случаев антисмысловые РНК, образуя дуплекс с иРНК, выступают в роли **рибозимов**, катализируя ее ферментативное расщепление.

Антисыворотка – жидкая составляющая **крови**, содержащая **антитела**.

Антитела – гликопротеины **сыворотки крови**, продуцируемые плазматическими клетками **иммунной системы** либо при поступлении в организм **антигенов** из окружающей среды (**патогенные микроорганизмы, вакцины, ксенобиотики**), либо при образовании в организме антигенов эндогенно. Каж-

дое антитело имеет паратоп – строго специфический участок связывания конкретного **эпитопа** антигена. Антитела представляют собой **иммуноглобулины** и образуют одну из основных фракций белков крови, которая составляет 20% массы общего белка. Циркулируя в организме, антитела через **активные центры** взаимодействуют с антигенами и таким образом либо предотвращают инфицирование организма, связывая и нейтрализуя инфекционные агенты, либо элиминируют возбудитель, либо блокируют развитие патологических реакций, активируя при этом все системы специфической защиты, либо обеспечивают формирование **иммунитета**, направленного против строго определенных агентов (антибактериальный, антивирусный и антитоксический **иммунитеты**) (рис. 267, табл. 41).

Антитела авидные – иммуноглобулины, продуцируемые в большом количестве после повторной **иммунизации**. Они обладают свойством давать перекрестные реакции с близкими по структуре **антигенами**.

Антитела агглютинирующие – иммуноглобулины, агрегирующие **антигены** на поверхности частиц (**эритроциты**, частицы латекса).

Антитела антитоксические – иммуноглобулины, нейтрализующие или флоккулирующие **токсины** и **анатоксины** микроорганизмов.

Антитела блокирующие, или неполные – группа антител, связывающихся с **антигеном**, блокирующая его, но не вызывающая **агглютинацию**.

Антитела лизирующие – иммуноглобулины, вызывающие разрушение клеток-мишеней.

Антитела нейтрализующие – иммуноглобулины, инактивирующие **токсины**, **вирусы** и клетки **прокариот** за счет лишения их способности проявлять патогенные свойства.

Антитела нормальные – антитела, содержащиеся в **сыворотке крови** здоровых лиц. Их продукция не связана с перенесенной **инфекцией** или **иммунизацией**.

Антитела опсонизирующие – иммуноглобулины, взаимодействующие с поверхностными структурами **прокариот** или инфицированных клеток организма и обеспечивающие тем самым их поглощение **фагоцитами**.

Антитела преципитирующие – иммуноглобулины, образующие комплекс с растворимыми **антигенами**.

Антитело-зависимая клеточная цитотоксичность, или АЗКЦ – иммунная реакция, при которой **Fc-рецепторы** на **К-клетках** через специфические **антитела** распознают клетки-мишени и уничтожают их с помощью **цитотоксисиннов**.

Антителообразующие клетки – клетки **иммунной системы**, секретирующие антитела и являющиеся разновидностью **эффektorных клеток**. Образуются в результате дифференцировки **В-лимфоцитов**, индуцированной действием **антигена** в сочетании с костимуляцией (обычно при участии **Т-хелперов**). Наиболее распространенным типом антителообразующих клеток являются **плазмциты**; ту же функцию могут выполнять В-лимфоциты (рис. 274).

Антительные препараты – препараты для формирования экстренного пассивного иммунитета при лечении острых тяжелых **инфекций генерализованных**. Для этих целей используются антитоксические и антибактериальные **иммунные сыворотки, иммуноглобулины специфические, плазма крови**.

Антигерминаторы – дополнительные **белки**, участвующие в завершении синтеза **рРНК и тРНК**, например, N- и S-белки, S10 и др.

Антифризный белок – богатый аланином белок, вырабатываемый в печени некоторых водных организмов и предотвращающий замерзание **плазмы крови**. Обнаружен также в клетках некоторых насекомых, растений и бактерий, где он регулирует образование кристаллов льда при низких температурах.

Антропогенные факторы – формы деятельности человека, которые приводят к изменению природы как среды обитания самого человека и других видов живых существ или непосредственно сказываются на их жизни.

Антропонозы – **инфекционные болезни** человека.

Антропургический очаг инфекции – очаг **инфекции зоонозной**, возникший в связи с деятельностью людей.

Апекс – вершина, кончик **гифы** у грибов.

Апертурная диафрагма – диафрагма, формирующая световой поток, проходящий через оптическую систему **микроскопа**.

Апикальный рост – рост верхушечной части **гиф** актинобактерий (*фила Actinobacteria*), имеющих мицелиальный тип организации клетки. В результате апикального роста и ветвления гиф образуются субстратный и воздушный **мицелии** актинобактерий.

Апирексия – спадание температуры до нормы между приступами **лихорадки**.

Апоптоз прокариот – программируемая гибель отдельных клеток в интересах сохранения **вида** в целом. Апоптоз осуществляется при участии внеклеточных **метаболитов** с функциями аутоиндукторов. Апоптоз является особой стратегией **адаптации** прокариот к изменяющимся условиям окружающей среды.

Апоптоз эукариот – запрограммированная гибель части популяции клеток **эукариот**. Апоптоз отвечает за поддержание необходимого и достаточного количества клеток организма, **элиминацию** клеток, ненужных на данной стадии онтогенеза. Апоптозу подвергаются клетки, утратившие связь с межклеточным матриксом, базальной мембраной или соседними клетками, а также клетки, имеющие повреждение **ДНК**, которое не может быть исправлено системой **репарации ДНК** с участием белка, кодируемого геном *p53*. Апоптоз развивается при поступлении сигналов извне или вследствие реализации внутриклеточной программы гибели. Активаторы апоптоза: различные **метаболиты** и **гормоны** (противовоспалительные **цитокины**, стероидные гормоны и др.); окись азота (NO); свободные радикалы; нарушение энергетически зависимых процессов репарации ДНК; **патогенные микроорганизмы** и т.д. Гибель клеток при апоптозе сопровождается деградацией **ядра** и процессом отделения цитоплазмы,

плазматических мембран и органелл в апоптозные тельца. Апоптоз служит основой некоторых физиологических (например, селекция **timoцитов**) и патологических (например, развитие цитопении) процессов.

Апотеции – открытые **плодовые тела у грибов**, имеющие вид блюдца или бокалов (рис. 233, 255). «Дно» апотеция образовано слоем цилиндрических **сумок** и **парафиз** и носит название **гимения**. При созревании сумки поднимаются над гимением за счет увеличения внутреннего давления и «выстреливают» спорами.

Апохроматы – **объективы микроскопов**, устраняющие **хроматическую aberrацию**. Содержат от одной до двенадцати линз.

Аппрессорий – уплощенный гифальный орган, который служит для проникновения **гриба** в растение-хозяин (рис. 260).

Аптамер – синтетический полинуклеотид, связывающийся с **белком** и в норме не взаимодействующий с **нуклеиновыми кислотами**.

Арабиноза – **моносахарид** из группы пентоз. Арабиноза широко представлена в растениях, где входит в состав многих **полисахаридов**, гликозидов, камедей, слизей и т.п. Для ряда бактерий арабиноза является единственным источником углерода.

Арбовирусы – гетерогенная группа РНК-содержащих вирусов из семейств: *Togaviridae*, *Flaviviridae*, *Bunyaviridae* и *Arenaviridae*. Передаются через укусы кровососущих членистоногих (комары, клещи, москиты, мокрецы и др.) и вызывают природно-очаговые инфекции. Возбудитель после укуса попадает в **кровь**, далее в кровоток и репродуцируется в эндотелии сосудов и **фагоцитах**. Вновь образовавшиеся популяции **вирионов** с кровотоком попадают в различные органы и ткани (печень, **селезенка**, мышцы, центральная нервная система и др.), где вызывают воспалительно-некротические процессы. Арбовирусы являются возбудителями **энцефалитов, системных и геморрагических лихорадок**.

Аренавирусы – патогенные для человека вирусы рода *Arenavirus* из семейства *Arenaviridae*, вызывающие тяжелые **геморрагические лихорадки** с высокой летальностью (болливийская, аргентинская) и гриппоподобные заболевания с **лихорадкой, цефалгией, миалгией** и, реже, с признаками серозного **менингита**. **Вирионы** рода *Arenavirus* имеют округлую форму диаметром 110-130нм. Геном представлен фрагментированной минус-однонитевой молекулой РНК, содержащей пять сегментов. **Нуклеокапсид** окружен **суперкапсидом** с булавоподобными гликопротеиновыми шипами. Аренавирусы содержат транскриптазу, ответственную за синтез комплементарной плюс-нити РНК, исполняющей роль матрицы. Аренавирусы относятся к экологической группе **робовирусов**, так как их основным источником являются грызуны. Люди заражаются **алиментарным и воздушно-капельным путями**, а также при укусах клещей переносчиков (рис. 221).

Ареометр – прибор для определения плотности жидкости или процентного содержания в ней растворенного вещества.

Аритмия – совокупность нарушений сердечного ритма, различных по механизму.

Армированные Т-клетки – Т-лимфоциты, активированные **антигеном** и **цитокинами**, способные к распознаванию чужеродных агентов и выполнению своих функций.

Ароматический – термин, обозначающий органические циклические соединения, все атомы которого задействованы в образовании единой сопряженной связи.

Арсенатное дыхание – анаэробный энергодающий процесс окисления органических субстратов или молекулярного водорода с использованием в качестве терминальных **акцепторов электронов** оксианионов мышьяка. Свободная энергия ассимилируется в форме **Pmf**. Арсенат (AsO_4^{3-}) и арсенит (AsO_3^{3-}) восстанавливаются с помощью соответствующих **терминальных редуктаз** в **электрон-транспортной цепи** до мышьяка, что обеспечивает их детоксикацию, например, $4\text{H}_2 + \text{AsO}_4^{3-} \rightarrow 4\text{H}_2\text{O} + \text{As}^0$. Бактерии, осуществляющие арсенатное дыхание, относятся к **филам** *Proteobacteria*, *Firmicutes* и *Chrysiogenetes*. Многие из них способны восстанавливать также и оксианионы селена.

Артралгия – боль в суставах без их опухания. Артралгия может возникать при острой инфекции (**краснуха, вирусный гепатит, лаймборрелиоз** и др.), лекарственной **аллергии**, обострении хронических заболеваний (**тонзиллит, синусит** и др.), **коллагенозах** и т.д.

Артрит – широко распространенная группа различных по этиологии воспалительных заболеваний суставов, причиной которых могут быть инфекционные заболевания (**туберкулез, бруцеллез** и др.), нарушения обмена веществ в организме, травмы, **аллергия, аутоиммунные заболевания** и т.д. Артриты сопровождаются болями в суставах, их опуханием и ограничением подвижности, покраснением кожи, изменением формы суставов и т.п.

Артрит ревматоидный – хроническое прогрессирующее заболевание, связанное с аутоиммунным ответом и проявляющееся в основном в поражении суставов. Заболевание сопровождается образованием **ревматоидного фактора**, представляющего собой **IgM-аутоантитела к Fc-фрагменту IgG**.

Артриты аллергические – воспалительные заболевания суставов, возникающие как следствие **аллергических реакций** организма на различные **аллергены** (пищевые, лекарственные, пыльцевые) или на действие разных патогенных микроорганизмов (**стафилококки, гонококки, стрептококки, микобактерии туберкулеза** и др.).

Артроспоры, или артроконидии – неполные репродуктивные структуры, образующиеся в результате фрагментации септированных **гиф** на отдельные клетки, каждая из которых может развиваться в **мицелий** (рис. 234).

Артюса реакция, или феномен Артюса – острое некротизирующее воспаление аллергического характера, развивающееся в **сенсibilизированном** организме при внутривенном введении **антигена**. Феномен сопровождается повреждением сосудистой ткани, разрыхлением эндотелия, **тромбозом, отеком** и т.п.

Археи морских губок – члены сложных симбиотических **микробных сообществ**, населяющих мезохил морских губок вне зависимости от времени года и места обитания. У многих губок из родов *Axinella*, *Rhopaloidetes* и других в мезохиле присутствует археон – «*Candidatus Crenarchaeum symbiosum*», который один составляет ~65% микробного сообщества. Среди архейных филогенетических групп губок зарегистрированы также представители из **филы Euryarchaeota** и **филы Crenarchaeota** (например, **метаноархеи**).

Археи, восстанавливающие сульфат или сульфит – облигатно **анаэробные**, гипертермофильные (t_{opt} – 80-85°C), неподвижные или подвижные с помощью единственного **жгутика** археи рода *Archaeoglobus* (семейство *Archaeoglobaceae*, порядок *Archaeoglobales*, класс *Archaeoglobi*, **фила Euryarchaeota**), способные восстанавливать сульфат (SO_4) или сульфит (SO_3) до H_2S в процессе **сульфатного дыхания** и/или **сульфитного дыхания**. Характерной особенностью *Archaeoglobus* является способность в небольшом количестве образовывать метан (CH_4). **Хемолитоавтотрофы** или **хемоорганогетеротрофы**, использующие в качестве экзогенных **доноров электронов** в первом случае H_2 , а во втором – сахара, **крахмал**, **аминокислоты**, **белки** и органические кислоты. Клетки *Archaeoglobus* имеют кокковидную или треугольную форму. Клеточная стенка образована **S-слоем**. Размножение осуществляется **бинарным делением**. Выделены из горячих морских осадков, **черных курильщиков**, нефтяных скважин, из-под слоя вечной мерзлоты на Аляске (рис.14, табл. 6).

Археи, обладающие двумя взаимно противоположными типами S^0 -хемолитотрофии – факультативно **анаэробные** кренархеоты (**фила Crenarchaeota**, класс *Thermoprotei*) из родов *Acidianus* (порядок *Sulfolobales*, семейство *Sulfolobaceae*) и из рода *Desulfurococcus* (порядок *Desulfurococcales*, семейство *Desulfurococcaceae*), использующие в зависимости от окислительно-восстановительной обстановки S^0 либо как **донор электронов** (окисляют ее до H_2SO_4), либо как **акцептор электронов** (восстанавливают ее до H_2S) (табл. 6).

Археолы – полярные **липиды** архей, представляющие собой простые эфиры **глицерола** или простые эфиры 9-атомного спирта **нонитола** с полиизопреноидными спиртами с C_{20} или C_{25} атомами углерода в молекуле (рис. 47).

Археотная A_0A_1 -АТФаза/АТФ-синтаза (или протонофорная система) – **мембранный биотрансформатор** обратимого действия, преобразующий свободную энергию **Pmf** в свободную энергию **АТФ**, либо, наоборот, создающий Pmf за счет свободной энергии гидролиза АТФ. Протонофорная система находится в **цитоплазматической мембране**.

Археотология – наука об археях.

Археоцины – **токсины** белковой природы, продуцируемые **экстремально галофильными археями** из родов *Haloferax* (галоцин Н6), *Sulfolobus* (**сульфоблин**), *Natronobacterium* (галоцин Н4) и подавляющие рост и размножение членов того же рода и вида или других родов. Археоцины обеспечивают выживание определенных родов или видов архей в природной среде обитания. Точкой приложения археоцинов является **цитоплазматическая мембрана** (табл. 23).

Архитектурные белки – ДНК-связывающие белки Fis, H-NS и IHF, локально изменяющие конформацию ДНК, что, в свою очередь, изменяет средство РНК-полимеразы к промоторам и сказывается на процессе транскрипции.

Асемантиды – молекулы, не синтезируемые данным организмом и не несущие какой-либо информации о нем.

Асептика – система мероприятий, направленная на обеспечение работы в стерильных условиях и предупреждающая внедрение патогенных микроорганизмов в раны и полости организма.

Асимметрический атом углерода – атом углерода в молекуле органического соединения, ковалентно связанный с четырьмя различными группами и способный образовывать две разные тетраэдрические конфигурации.

Аски, или сумки – специальные репродуктивные органы грибов, в которых формируются половые споры – аскоспоры (рис. 250).

Аскокарп, или плодовое тело – спороносная структура у аскомицетов, содержащая аски и аскоспоры.

Аскомицеты (*Ascomycota*) – весьма разнообразная по своему строению и свойствам большая группа грибов, представляющая до 75% всех известных видов царства *Mycota*. Для аскомицетов характерны хорошо развитый септированный мицелий с простыми порами в перегородках и полное отсутствие подвижных форм. Отличительным свойством аскомицетов является образование в результате плазмогамии, кариогамии и мейоза специальных половых спор (аскоспоры), формирующихся в особых репродуктивных органах – сумках (аски). Сумки могут развиваться прямо на мицелии (голосумчатые грибы) или внутри специальных структур – плодовых тел разнообразной формы и строения (плодосумчатые грибы), которые носят разные названия: **клеякотеции** (совершенно замкнутые плодовые тела), **перитеции** (с отверстиями на вершине) и **апотеции** (открытые, чашеобразные). Бесполое размножение аскомицетов осуществляется разнообразными по форме бесполоыми спорами – конидиями, а вегетативное размножение – фрагментацией мицелия. Большинство аскомицетов являются сапротрофами, обитающими в почве и субстратах органического происхождения, но некоторые из них в конидиальной стадии вызывают заболевания растений: мучнистую росу (р. *Erysiphe*); спорынью злаков (р. *Claviceps*); коккомикоз (р. *Coccomyces*); белую гниль овощных и хлебных злаков (р. *Sclerotinia*), паршу яблонь и груш (р. *Fusicladium*) и т.п. Аскомицеты также могут вызывать плесневение семян, порчу продуктов питания и кормов, гнили плодов при хранении (р.р. *Aspergillus*, *Penicillium*). Среди аскомицетов есть виды, используемые в биотехнологии как продуценты антибиотиков (р. *Penicillium*), ферментов и т.д. Многие аскомицеты входят как микосимбионтный компонент в состав лишайников, а также образуют микоризу (рис. 253–257).

Аскоспоры – споры аскомицетов, образующиеся в результате полового процесса в специализированных булавовидных, реже шаровидных клетках – асках (сумках). Число аскоспор всегда кратно двум (рис.253).

Аспергиллез – **оппортунистический микоз**, наиболее часто протекающий с поражением легких, реже ушей, слизистой оболочки и придаточных пазух носа, печени, **селезенки** и почек. Возбудителями аспергиллезозов являются **аспергиллы** – плесневые грибы из рода *Aspergillus* – *A. fumigatus*, *A. flavus*, *A. niger* и *A. terreus*, **конидии** которых широко распространены в окружающей среде – почве, воде, воздухе, зерне, пыли помещений и т.д. Инфицирование происходит при попадании конидий либо на слизистые оболочки, либо на раневые поверхности. Ведущую роль в патогенезе аспергиллеза играет снижение **иммунного статуса** организма. Аспергиллез часто наблюдается у лиц с **иммунодефицитами** или анатомическими отклонениями в строении дыхательного тракта. Заболевание обуславливает широкий спектр клинических проявлений – от **аллергических реакций** до диссеминированных **микозов**. Аспергиллезы трудно поддаются лечению, особенно легочные формы, при которых развивается **пневмония** с образованием **некрозов** в легочной ткани и происходит вторичная **диссеминация** гриба в другие органы. Аспергиллез может также принимать форму тяжелого **сепсиса** с выходом возбудителя в **кровь** и **лимфу**. В этом случае заболевание заканчивается смертью пациента.

Аспергиллы (род *Aspergillus*) – **анаморфные грибы** класса *Ascomycetes*, включающего множество видов. **Сапротрофы**, реже **паразиты**. Широко распространены в почве, где активно разрушают органические остатки. Вызывают порчу пищевых продуктов, разрушение промышленных изделий (ткани, кожи, пластмассы), материалов строительных конструкций (бетон, лако-красочные покрытия) и т.д. Некоторые виды синтезируют **антибиотики** (фумигацин, фунигацин) и **афлатоксины**, а другие являются причиной **аспергиллезозов** (рис. 237).

Ассамблирование вирусных частиц – сборка **вирионов** после достижения в клетке определенной концентрации вирусных **нуклеиновых кислот** и **белков**. У «голых» **вирусов** в основе самосборки вирионов лежит упорядоченное взаимодействие вирусных белков и нуклеиновых кислот с образованием **нуклеокапсида**. У «одетых» **вирусов** сборка дочерних популяций представляет собой многоступенчатый процесс, но тем не менее он также всегда начинается с формирования нуклеокапсидов. Последние мигрируют к месту сборки и упорядоченно выстраиваются с внутренней стороны клеточной мембраны под участками, модифицированными суперкапсидными белками (М-белки), способными к белок-белковым и белок-липидным взаимодействиям. При окончательном формировании зрелых вирионов происходит выпячивание наружу модифицированных участков мембраны с нуклеокапсидами, а затем их отпочкование. Вирионы покидают клетку и одновременно приобретают **суперкапсид** (рис. 216).

Ассимиляция энергии – преобразование клеткой свободной энергии экзогенного **энергоносителя** или **запасных веществ** в форму унифицированного энергоносителя, способного непосредственно поддерживать процессы жизнедеятельности клетки (биосинтез молекул, механическая и осмотическая работа и т.п.).

Ассоциативные diaзотрофы – азотфиксирующие бактерии из родов *Erwinia*, *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Herbaspirillum*, *Azospirillum* и другие, осуществляющие биологическую **фиксацию азота** в зоне **ризосферы, ризопланы и филлосферы** растений (рис. 199Б). Взаимоотношения ассоциативных diaзотрофов с растениями не носят строго обязательного и специфического характера. При ассоциативной азотфиксации растения не образуют специальных органов – **клубеньков**, в которых протекает биологический процесс восстановления N_2 до NH_3 . Продуктивность ассоциативной азотфиксации в ризосфере растений в зоне умеренного климата составляет за вегетативный период от 3 до 80 кг на га N_2 в год, а в ризосфере тропических растений – от 200 до 600 кг на га N_2 в год.

Ассоциация микроорганизмов – сообщество различных **видов** микроорганизмов, существующее в естественно или искусственно созданных условиях.

Астма бронхиальная – заболевание легких, характеризующееся выраженной гиперактивностью дыхательных путей и приступами удушья вследствие спазма гладких мышц бронхиол и бронхов, **отека** и набухания их слизистой, а также гиперсекреции бронхиальных желез. Астма бронхиальная атопическая вызывается **аллергенами** неинфекционной природы (домашняя пыль, перо, пыльца растений, аллергены пищевые и лекарственные и т.п.).

Астровирусы (*Astroviridae*) – вирусы, поражающие человека и животных (ягнята, телята, собаки и др.) с развитием **диареи**. Зрелые **вирионы** имеют округлую форму и диаметр 28–30 нм. **Геном** представлен плюс-однонитевой линейной молекулой РНК. **Репродукция** астровирусов происходит в цитоплазме клетки.

Асфиксия – состояние организма, возникающее в результате резкого недостатка O_2 в **крови** и тканях и приводящее к избыточному накоплению в организме CO_2 . При асфиксии наблюдается нарушение функций дыхания, кровообращения, центральной нервной системы и т.п.

Атаксия – нарушение координации движений и равновесия.

Аталассогалинные археи – алкалитолерантные и магнийтолерантные представители **домена *Archaea***, развивающиеся при испарении содовых водоемов на суше.

Атомно-силовая микроскопия – метод получения изображений трехмерных профилей поверхности биологических объектов в нанометровом масштабе. Основан на сканировании образцов с помощью тончайшего зонда (острая игла из кварца, вольфрама, углеродного волокна и т.п.), расположенного на свободном конце миниатюрного кантилевера (кронштейн). Изображение рельефа поверхности объекта создается за счет измерения слабых сил взаимодействия, возникающих между перемещающимся сканирующим зондом и поверхностью образца. Атомно-силовая микроскопия позволяет: визуализировать структуру биомолекул, например, активного **шаперона** из археона *Sulfolobus solfataricus*; изучить начальные события при взаимной **адгезии** клеток и меха-

низ самосборки белков; измерить силы межмолекулярного взаимодействия в системе **антиген – антитело** и т.п.

Атопические заболевания – патология, в основе которой лежит **атопия**. К наиболее частым атопическим заболеваниям относят: **астму бронхиальную, поллиноз, дерматит атопический** и др. В большинстве случаев общими признаками для различных атопических заболеваний являются: гиперпродукция **IgE**; нарушения в системе иммунорегуляторных клеток; ослабление **хемотаксиса нейтрофилов**; развитие **аутоиммунных реакций** и т.п.

Атопия – аллергия, протекающая по типу реакций **гиперчувствительности немедленного типа**. Ведущим признаком атопии является предрасположенность к гиперпродукции **IgE**. Вызывается различными **аллергенами** (пыльца растений, пищевые продукты, яд насекомых, **антибиотики** и др.). Атопия может реализоваться в **атопических заболеваниях**, таких как экзема у детей, **астма бронхиальная, поллиноз, крапивница, идиосинкразия, анафилактический шок**.

Аттенуация – регуляция **транскрипции** на уровне конечной стадии, осуществляемая при экспрессии ряда **оперонов** у **прокариот**.

Аттенуаторы – короткие участки в **ДНК** некоторых бактерий, находящиеся перед группой совместно регулируемых **генов** и служащие сигналами **терминации транскрипции**. В одних условиях транскрипция прекращается на аттенуаторе (гены не считываются), а в других на **терминаторе** (гены прочитываются).

Аттрактанты – вещества, привлекающие клетки **прокариот** и **эукариот**.

АТФ, или **аденозинтрифосфат** – **фосфаген**, выполняющий роль универсальной формы химической энергии в клетке. Состоит из **аденина, D-рибозы** и трех фосфатных групп. Образуется в реакциях **фосфорилирования АДФ на уровне субстрата** и **фосфорилирования мембранного**. Энергия **АТФ** мобилизуется путем гидролиза фосфоэфирной макроэргической связи ($\sim\text{PO}_3^-$). **АТФ** осуществляет сопряжение между **эндергоническими** и **экзергоническими** процессами и обеспечивает энергией процессы **биосинтеза** веществ в клетке, **транспорт up hill** через мембраны, работу цитоскелета и **жгутиков**, действие сигнальных каскадов, **биолюминесценцию** и т.д. (рис. 108).

Ауксины – группа **гормонов**, синтезируемых микроорганизмами и растениями. По химической природе – производные индола, например, **индолилуксусная кислота**. Регулируют на разных этапах жизни растения его рост, дифференцировку органов, ростовые реакции на свет, силу тяжести и т.д.

Ауксотрофность – зависимость некоторых микроорганизмов от **факторов роста** – **аминокислот, пуринов, пиримидинов, жирных кислот, витаминов** и т.д.

Ауксотрофы – **прокариоты**, не способные по какой-либо причине к самостоятельному синтезу одного или нескольких **факторов роста** (**аминокислоты, витамины, пурины** и т. д.).

Аутоантигены – собственные **антигены** клеток и тканей организма, не проявляющие своих антигенных свойств в норме, но способные в определенных условиях проявлять аутоантигенность и индуцировать синтез **аутоантител**. Например, некоторые органы – головной мозг, глаз (роговица, сетчатка, хрусталик), фолликулы щитовидной железы, волосяные луковицы и другие являются иммунологически привилегированными территориями и поэтому в норме антигены их тканей находятся вне иммунного контроля. Повреждения таких органов приводят к контакту аутоантигенов их тканей с **иммунокомпетентными клетками**, в результате чего развиваются **аутоиммунные реакции**. Запускать аутоиммунные реакции способны также ткани, находящиеся в зоне иммунологического надзора, но изменившие свои антигены при охлаждении, бактериальных и вирусных **инфекциях**, нарушении тканевых барьеров и т.д.

Аутоантитела – **иммуноглобулины**, синтезируемые против собственных **антигенов** организма и приводящие к развитию **аутоиммунной реакции** и патологии. Аутоантитела в основном относятся к изотипам **IgG** и **IgM** (рис. 269, табл. 41). Фиксируясь на клетках организма, они могут вызывать их повреждение (особенно в сочетании с **комплементом** и **фагоцитами**) или активацию и, таким образом, служить фактором аутоиммунного поражения. В организме в низкой концентрации присутствуют аутоантитела, реагирующие с различными собственными антигенами, которые не повреждают ткани и, возможно, выполняют регуляторные и транспортные функции. Обычно они относятся к изотипу IgM, полиспецифичны и вырабатываются CD5⁺-В1-лимфоцитами.

Аутоиммунное заболевание – патологический процесс, вызываемый **аутоантигенами**, способными индуцировать **иммунный ответ** (клеточный, гуморальный), направленный против собственных органов, тканей и клеток организма. Аутоиммунные заболевания обусловлены взаимодействием **аутоантител** или аутоиммунных **Т-лимфоцитов** с аутоантигенами. Важную роль в развитии аутоиммунных заболеваний играют: дефекты процесса презентации антигена **макрофагами**; ослабление функции **Т-супрессоров**; усиление функций **Т-хелперов**; нарушение функций **тимуса**; дефекты индукции толерантности и т.д. К аутоиммунным заболеваниям относят: хронический **тиреоидит**, **системную красную волчанку**, **артрит ревматоидный**, поствакцинальный **энцефалит**, язвенный **колит** и др.

Аутоиммунные реакции – форма **иммунного ответа**, индуцированного **аутоантигенами**. Наличие аутоиммунитета выявляется на основании обнаружения аутологичных **иммунных комплексов** и **лимфоцитов**, сенсibilизированных аутоантигенами.

Аутоинфекционный процесс – **инфекционный процесс**, развившийся за счет собственной микрофлоры человека. Обычно формируется в результате нерационального применения **химиопрепаратов** или кортикостероидов, обуславливающих угнетение неспецифических факторов защиты и **иммунной системы** макроорганизма.

Аутокринная стимуляция – стимуляция клетки продуктом собственной

секреции. Например, активация **Т-хелперов интерлейкином-2**, который выделяется этими же клетками под влиянием **интерлейкина-1**, являющегося продуктом **антигенпрезентирующей клетки**.

Аутологичные клетки – клетки, взятые от данного организма (возможно, генетически измененные) и вновь введенные в организм-**донор**.

Аутосома – любая хромосома, не являющаяся половой. В соматических клетках человека присутствуют 22 пары аутосом и одна пара половых хромосом.

Аутосомное наследование – несцепленное с полом наследование какого-либо признака.

Аутотрансплантат – собственная ткань **донора**, пересаженная ему же.

Аутотрансплантация – пересадка ткани в пределах одного организма, которая всегда происходит успешно. Например, при ожогах проводят пересадку собственной кожи на пораженные участки тела.

Аутэкология – наука, изучающая влияние внешних **абиотических факторов** на организмы.

Афлатоксины – высокотоксичные и часто **канцерогенные вещества** (производные кумаринов), продуцируемые **аспергиллами** (*Aspergillus flavus*, *A. parasiticus*, *A. oryzae* и др.) при росте на пищевых продуктах и животных кормах. Оказывают токсическое действие на многие виды млекопитающих, птиц, рыб и т.д. **Интоксикации** протекают остро, с судорогами, **парезами, геморрагиями**, нарушениями функций печени и почек. **Предельно допустимая концентрация** афлатоксинов в пище – 30 мкг на 1 кг продукта.

Афтовирусы – РНК-содержащие, мелкие, сферические **вирусы** диаметром 22–30 нм, с имеющим форму **икосаэдра нуклеокапсидом**, из рода *Aphthovirus* семейства *Picornaviridae*. Геном представлен плюс-однонитевой линейной молекулой РНК. **Репродукция** осуществляется в цитоплазме. Афтовирусы вызывают **ящур** у животных.

Аффинность – 1.Способность **атомов** или групп взаимодействовать, образуя прочное соединение. 2.Сродство **антител** к **антигенам** или иных факторов к их **лигандам**. Обусловлено степенью пространственного соответствия взаимодействующих структур (в частности, **активного центра антител** и антигенного **эпитопа**). Мерой аффинности служит константа равновесия реакции их взаимодействия. В процессе **иммунного ответа** аффинность антител существенно возрастает вследствие резкого повышения частоты **мутаций в V-гене иммуноглобулинов**. Сродство антител и Т-рецепторов к антигенным эпитопам имеет важное значение для реализации иммунной защиты и является фактором, определяющим эффективность и специфичность распознавания «чужого». Для обозначения суммарного сродства антител к различным эпитопам одного антигена и способности антител устанавливать прочные связи с антигеном используют термин **авидность**.

Ацетил-КоА (СН₃-СО~КоА) – активированная форма ацетата, принимающая участие в **конструктивном и энергетическом метаболизмах**.

Ацетогенные бактерии – облигатно анаэробные бактерии, восстанавливающие CO_2 молекулярным водородом с образованием ацетата в процессе **автотрофного ацетогенеза**: $2\text{CO}_2 + 4\text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_3\text{COOH} + 2\text{H}_2\text{O}$. Ацетогенные бактерии распространены в различных **эконишах** – очистных сооружениях, разных типах почв, морских и пресноводных осадках, а также в желудочно-кишечном тракте насекомых и жвачных животных, где они утилизируют CO_2 и H_2 , образуясь при сбраживании **целлюлозы**. Играют важную роль в анаэробных деструктивных сообществах. Ацетогенные бактерии входят в состав родов *Ruminococcus*, *Acetobacterium*, *Acetogenium*, *Sporomusa* и т.д.

Ацетокластические метаноархеи – археи, образующие метан при утилизации ацетата (рис. 22).

Ацетонобутиловое брожение – тип брожения, осуществляемый некоторыми представителями рода *Clostridium* (*C. acetobutylicum* и др.) с образованием целой серии конечных продуктов – ацетата, ацетона, бутанола, бутирата, изопропанола, этанола, CO_2 и H_2 . Ацетонобутиловое брожение имеет двухфазный характер и основано на катаболизме **сахаров по пути гликолиза** до образования **пирувата**, который подвергается ферредоксинзависимому **декарбоксилированию** с образованием **ацетил-КоА** (рис. 134). В первую фазу сбраживания **глюкозы** часть пула ацетил-КоА расходуется на образование кислот – ацетата и бутирата, что сопровождается синтезом **АТФ** в реакции **фосфорилирования АДФ на уровне субстрата** и увеличением общей кислотности среды. Это угнетает развитие клостридиев. Во вторую фазу, не связанную с синтезом АТФ, другая часть пула ацетил-КоА превращается в нейтральные продукты (бутанол, этанол и др.), следствием чего является благоприятное для бактерий защелачивание окружающей среды. Ацетонобутиловые клостридии играют важную роль **первичных анаэробов-гидролитиков** в анаэробном **микробном сообществе**, осуществляющем разложение растительных остатков.

Ацетотрофы – анаэробные бактерии, использующие в качестве **доноров электронов** ацетат.

Ацидотолерантные и алкалитолерантные формы прокариот – бактерии и археи, проявляющие кислото- и щелочеустойчивость в диапазоне pH от 4,0 до 9,0.

Ацидофилы – прокариоты, нормально развивающиеся в кислых средах и имеющие оптимум pH роста в области $\sim 0 - 5,5$. Среди них выделяют: умеренные ацидофилы, обитают при pH около 3,0 – 4,0 в воде кислых озер, болотах, торфяниках, истощенных почвах и т.д.; экстремальные ацидофилы – как **аэробные**, так и **анаэробные хемолитотрофы** и **хемоорганотрофы** из домена *Archaea* и домена *Bacteria* с оптимумом роста при pH в пределах от 0 до 3,0. Заселяют горячие кислые источники, горные отвалы и шахтные воды, промышленные стоки антропогенного происхождения и другие **экониши**.

Ацилпереносящий белок – низкомолекулярный белок, компонент более крупного комплекса, участвующего в биосинтезе жирных кислот или **полипептидов**.

Аэрация – подача воздуха в **питательные среды** при культивировании **аэробных** микроорганизмов. Осуществляется путем выращивания микроорганизмов в тонком слое жидких питательных сред, жидких средах с активным перемешиванием их на **качалке** или путем продувания стерильного воздуха через толщу питательной среды.

Аэробная биологическая очистка сточных вод – интенсивный процесс, включающий в себя следующие стадии: усреднение и осветление сточных вод с удалением механических примесей (осаждение, песколовки, механическая обработка); аэробная биологическая очистка осветленных сточных вод от органических загрязнителей (**аэротенки**, генераторы **активного ила**, **вторичные отстойники**); доочистка сточных вод (химическое и/или микробиологическое удаление неорганических загрязнителей с использованием биопрудов, фильтровальных станций); обработка осадков (**иловые площадки**, сушилки, печи и т.д.); обеззараживание (хлорирование, озонирование).

Аэробная деградация ароматических соединений – комплексный процесс разложения ароматических соединений, протекающий, как правило, через образование одного из четырех ключевых **интермедиатов**: катехола (антрацен, фенантрен, нафталин, бензол, фенол, толуол, L-триптофан и др.); протокатеховой кислоты (ванильная, шикимовая, 4-оксибензойная кислоты и др.); гомогентизиновой кислоты (фенилаланин, тирозин) и гентизиновой кислоты. Аэробная деградация ароматических веществ включает следующие этапы: введение гидроксильных групп в кольцо разлагаемых соединений и их преобразование в центральные ароматические интермедиаты; окислительное размыкание ароматического кольца ключевых **интермедиатов** под действием **диоксигеназ**, либо между двумя гидроксильрованными атомами С (орто-расщепление), либо между гидроксильрованным и негидроксильрованным атомами С (мета-расщепление); разложение нециклических продуктов, образовавшихся на предыдущем этапе до интермедиатов центральных путей **метаболизма** (**пируват**, **фумарат**, **сукцинат**, **ацетил-КоА** и др.).

Аэробная зона водоемов – экологическая зона, включающая всю толщу воды, насыщенную кислородом. Состоит из нескольких подзон: поверхностной пленки, где доминирует **нейстон**; зоны **фотосинтеза**; зоны продукции биомассы **гетеротрофных** и **хемотротрофных** организмов; зоны **деструкции** органического вещества и зоны **термоклина**.

Аэробное дыхание – тип **хемотрофии**, в котором энергия ассимилируется в форме **Pmf** или **Smf** при транспорте **электронов** в **электрон-транспортной цепи** от окисляемого органического или неорганического субстрата на свободный диффундирующий кислород, активируемый с помощью **терминальных оксидаз**. Терминальные оксидазы восстанавливают молекулу O_2 с образованием двух молекул воды в реакции: $O_2 + 4e^- + 4H^+ \rightarrow 2H_2O$. Для этого используются четыре **электрона**, полученные или от **цитохрома**, или железопротеина, или хинола, а также четыре **протона**, которые поступают из **цитоплазмы** (рис. 119, 120).

Аэробное окисление алифатических углеводов – процесс, осуществляемый различными **прокариотами** из родов *Arthrobacter*, *Corynebacterium*, *Nocardia*, *Pseudomonas*, *Acinetobacter* и других и протекающий с участием **моно- и диоксигеназ**, окисляющих концевой атом n-алканов с образованием первичных спиртов. Последние затем, чаще всего, окисляются до жирных кислот, вступающих, в свою очередь, на **путь β-окисления насыщенных жирных кислот** (рис. 150, 151).

Аэробное разложение пуринов и пиримидинов – путь ассимиляции бактериями гетероциклических азотсодержащих соединений. Включает: гидроксигирование гетероцикла с участием молибденсодержащих **дегидрогеназ** и воды в качестве источника кислорода; последующее преобразование **интермедиатов**. Пуриновые основания (**аденин** и **гуанин**) окисляются до глиоксилата и **мочевины**. Последняя, под действием никельсодержащей **уреазы**, гидролизуется до CO_2 , NH_3 и H_2O . Пиримидиновые основания (**цитозин** и **урацил**) окисляются до β-аланина, который в дальнейшем подвергается **окислительному дезаминированию** с выделением NH_3 .

Аэробы – большая группа членов домена *Bacteria* и домена *Archaea*, нуждающихся в молекулярном кислороде и использующих его в качестве терминального **акцептора электронов** при **дыхании**. Аэробные микроорганизмы широко распространены в различных типах почв, в пресноводных и морских водоемах, пищевых продуктах, на поверхности растений и в других **эконишах**.

Аэрогенный, или аспирационный механизм передачи возбудителя – механизм, включающий воздушно-капельный и воздушно-пылевой пути проникновения патогена в чувствительный организм. Это наиболее распространенный и быстрый способ передачи возбудителя **инфекционных болезней**. Таким путем передаются многие вирусные и бактериальные инфекции.

Аэротаксис – направленное движение **прокариот** в ответ на изменение скорости **дыхания** в результате уменьшения или увеличения концентрации кислорода в окружающей среде.

Аэротенк – открытое сооружение для **аэробной биологической очистки сточных вод**, через которое пропускается аэрируемая вода, содержащая органические загрязнители. В аэротенке происходит интенсивное окисление органических веществ за счет **активного ила**.

Аэротолерантные анаэробы – **прокариоты**, обладающие **метаболизмом** только анаэробного типа, но тем не менее не теряющие жизнеспособности в присутствии небольшого количества кислорода в течение нескольких суток и более при случайном проникновении кислорода в их **местообитание**.

Баециты – специальные репродуктивные структуры, посредством которых происходит **бесполое размножение** ряда одноклеточных **цианобактерий**. Баециты образуются в результате последовательного быстрого **множественного деления** одной очень крупной **материнской клетки** и могут быть под-

вижными (не имеют чехла) или неподвижными (имеют чехол) (рис. 93). Число баеоцитов на **материнскую клетку** может колебаться от 4 до 1000.

Базидии, или сумки – репродуктивные органы, в которых образуются **базидиоспоры** (рис. 243–245). Представляют собой либо одну большую нерасчлененную клетку, развивающуюся из конечной клетки **гифы**, либо структуру, разделенную перегородками.

Базидиомицеты (*Basidiomycota*) – обширная группа высокоорганизованных **грибов**, имеющих **септированный мицелий** со сложными долипорами в перегородках, разделяющих клетки. Характерной особенностью мицелия являются образующиеся при половом процессе «**пряжки**» – полукруглые клетки, лежащие сбоку на **гифе**, против поперечной перегородки к ней. В «**пряжках**» обособляются два гаплоидных ядра с разным половым знаком. После слияния ядер, т.е. **кариогамии**, диплоидное ядро в клетке, отделенной от мицелия, делится редукционно, в результате чего формируются четыре гаплоидных ядра, которые располагаются в разросшейся клетке – **базидии**, являющейся репродуктивным органом. На ней появляются наружные выросты – **стеригмы**, в каждую из которых переходит по одному гаплоидному ядру. Концы стеригм вздуваются и в них формируются **базидиоспоры**. Базидии могут образовываться на мицелии, на поверхности или внутри **плодовых тел** различного строения, или из покоящихся спор. Плодовые тела у разных базидиомицетов могут быть: однолетними или многолетними; микроскопическими или крупными, диаметром до десятков сантиметров; рыхлыми мясистыми, кожистыми, деревянистыми; в форме корочек, рогов, наростов, шаров или иметь ножку и шляпку. К базидиомицетам относятся: съедобные и ядовитые шляпочные грибы с крупными плодовыми телами (шампиньоны, белые грибы, подосиновики и т.д.), часть из которых является микоризообразователями; трутовые грибы – опасные паразиты деревьев, деструкторы живой и «мертвой» древесины; домовые грибы – активные разрушители деревянных частей зданий, полок, бочек и других предметов винных подвалов; головневые грибы, которые не образуют плодовых тел, размножаются темноокрашенными **телиоспорами** и поражают, преимущественно, зерновые культуры, вызывая болезнь, которую называют головней (рис. 246); ржавчинные грибы, отличающиеся отсутствием плодовых тел, разнообразными формами спороношения и вызывающие поражение злаковых культур с образованием ржаво-бурых пятен (рис. 247). У базидиомицетов бесполое размножение **конидиями** происходит редко.

Базидиоспоры – гаплоидная спора полового размножения **грибов**, образующаяся на **базидии** – концевой клетке **мицелия базидиомицетов** (рис. 243).

Базофилы – популяция полиморфноядерных **лейкоцитов**, в цитоплазме которых при окрашивании основными красителями выявляется зернистость (рис. 274). Базофилы на своей поверхности экспрессируют рецепторы для **Ф-фрагмента IgE** и **IgG**, а также С3-компонента системы **комплемента**. В гранулах базофилов содержатся **гистамин, гепарин, гиалуроновая кислота, хон-**

дроитин сульфат и др. Базофилы играют важную роль в реакциях **воспаления**; обладают способностью к **хемотаксису** и **фагоцитозу**.

Бактериальная F_0F_1 -АТФаза/АТФ-синтаза (протонофорная система) – мембранный биотрансформатор обратимого действия, преобразующий свободную энергию **Pmf** в свободную энергию **АТФ** или, наоборот, создающий **Pmf** за счет энергии гидролиза **АТФ** (табл. 13). Состоит из двух доменов – F_0 и F_1 . Интегральный домен F_0 выполняет функцию канала, который пропускает **протоны** по градиенту их концентрации. В свою очередь, периферический домен F_1 содержит сайты связывания **АТФ**, **АДФ** и неорганического фосфата. У **хемотрофов** фермент локализован в **цитоплазматической мембране**, а у большинства **фототрофов** – в **интрацитоплазматической мембране**.

Бактериальные удобрения – препараты, содержащие живые микроорганизмы, которые переводят трудноусвояемые органические и минеральные вещества в легкоиспользуемую растениями форму. Вносятся в почву путем обработки семян непосредственно перед посевом. Примерами бактериального удобрения являются **азотобактерин**, **фосфобактерин**, **нитрагин** и др.

Бактериальные фильтры – приспособления для освобождения жидкостей от находящихся в них микроорганизмов, видимых в световом **микроскопе**. В качестве фильтрующей поверхности используют керамические, асбестовые, стеклянные, синтетические и другие материалы. Бактериальные фильтры применяют для получения стерильных **питательных сред**, лечебных **иммунных сывороток**, некоторых лекарственных веществ, которые инактивируются при других методах стерилизации, для отделения **токсинов**, **вирусов** и **бактериофагов**.

Бактериальный альтруизм – гибель ради близкого родственника, имеющего общие **гены** с индивидом, приносящим себя в жертву. Бактериальный альтруизм рассматривается как адаптивная реакция **популяции**, позволяющая ей сохраниться ценой потери некоторых клеток, несмотря на губительное действие внешних факторов.

Бактериальный стандарт, или стандарт мутности – суспензия мелко измельченного стекла, латекса или других веществ, используемая для визуального определения плотности бактериальной суспензии. Мутность суспензии обозначают в единицах. Например, для **кишечной палочки** оптическая плотность 10 единиц соответствует бактериальной суспензии, содержащей 850 млн. микробных клеток в 1 мл.

Бактериемия – наличие бактерий в **крови**. Бактерии проникают в кровяное русло из **очага инфекции** и разносятся по всему организму. При бактериемии кровь выполняет только транспортную функцию, а размножения в ней возбудителя, как при **сепсисе**, не происходит. Возникновению бактериемии способствуют факторы, снижающие резистентность организма.

Бактерии-бройдильщики, или первичные анаэробы – представители домена *Bacteria*, превращающие полимерные или мономерные соединения в

классические продукты **брожения**: органические кислоты, спирты, кетоны, молекулярный водород и углекислый газ.

Бактерии-гидролитики – **анаэробные** представители домена *Bacteria*, кооперативно секретирующие комплекс мощных **экзоферментов**, гидролизующих высокомолекулярные полигликозиды и полипептиды на **олигомеры** и **мономеры**. Образовавшиеся низкомолекулярные водорастворимые продукты утилизируются как самими гидролитиками, так и **диссипотрофами**, с которыми гидролитики связаны сетью трофических взаимодействий. Гидролитики обладают **метаболизмом** бродильного типа и, как правило, не зависят от внешних **акцепторов электронов**. Особенностью стратегии гидролитиков является тесный контакт с поверхностью субстрата.

Бактерии-паратрофы – представители домена *Bacteria*, усваивающие органические соединения в форме сложных веществ из клеток живого организма-хозяина.

Бактериозы – обобщенное название болезней растений, вызываемых фитопатогенными бактериями (например, некоторые псевдомонады, бациллы, микобактерии и др.) (табл. 36).

Бактериолиз – разрушение клеток **прокариот** с растворением их **клеточной оболочки** и выходом содержимого в окружающую среду. Может вызываться физическими и химическими агентами, **бактериофагами**, **ферментами**, **антителами**.

Бактериологическая петля – тонкая платиновая или никель-хромовая проволока, один конец которой согнут в петлю, а второй закреплен в специальном металлическом держателе. Стерилизуется путем накаливания в открытом пламени. Предназначена для посева микроорганизмов на плотные **питательные среды** или для приготовления препаратов микроорганизмов.

Бактериородопсин, или протонофорная система – светозависимый электрогенератор **Pmf** у **экстремально галофильных архей**. В молекуле бактериородопсина **белок** соединен с хромофорной группой (каротиноид **рети-наль**) через шиффово основание ($-\text{CH}=\text{N}:-$), которое может находиться в двух альтернативных формах: протонированной и депротонированной. При поглощении света ($\lambda=520$ нм) бактериородопсин активируется и проходит через серию возбужденных состояний, в одном из которых шиффово основание депротонируется. **Протон** переносится по цепочке NH_2^+ - и COOH^- -групп из клетки на внешнюю сторону **цитоплазматической мембраны**, вследствие чего поперек мембраны создается градиент электрохимических потенциалов **ионов** водорода. Регенерация шиффова основания осуществляется за счет присоединения к нему H^+ из **цитоплазмы**. Бактериородопсин переходит в стабильное состояние и фотоцикл повторяется вновь. Многократное повторение фотоцикла обеспечивает транслокацию протонов через цитоплазматическую мембрану, в результате чего создается Pmf. Бактериородопсин локализован в дискретных пурпурных бляшках в плазматической мембране и составляет ~75% массы сухой мембраны.

Бактериостаз – полная задержка роста, развития и размножения бактерий, вызванная биотическими и **абиотическими факторами** среды. После прекращения действия неблагоприятных факторов рост и размножение бактерий обычно возобновляются. При длительном влиянии или значительной дозе какого-либо фактора бактерии могут погибать, т.е. **бактериостатическое действие** переходит в **бактерицидное**.

Бактериостатическое действие – способность различных биотических и **абиотических факторов** вызывать замедление роста и размножения бактерий.

Бактериофаги – группа **вирусов**, обладающих специфической способностью проникать в клетки **прокариот**, репродуцироваться в них и вызывать их **лизис** (рис. 228, табл. 31). Бактериофаги широко распространены в почве, воде, пищевых продуктах и т.д. Фаги различаются: по форме и структурной организации (простые и сложные); по типу **нуклеиновой кислоты** (РНК- или ДНК-содержащие); по размеру (в пределах от 20 до 800нм); по характеру взаимодействия с бактериальной клеткой (умеренные и вирулентные); по антигенной структуре (серовары и серогруппы) и т.д.

Бактериофаги вирулентные – фаги, автономно репродуцирующиеся в инфицированной клетке и вызывающие **лизис** бактерий.

Бактериофаги дефектные – мутантные умеренные фаги, в геноме которых отсутствуют компоненты, необходимые для полной **контагиозности**, в результате чего они способны только к **репликации**.

Бактериофаги зрелые – полноценные фаги, способные к инфицированию бактерий.

Бактериофаги моновалентные – фаги, взаимодействующие со **штаммами** бактерий одного **вида**.

Бактериофаги поливалентные – фаги, способные взаимодействовать с бактериями разных **видов**. Встречаются редко.

Бактериофаги типа I – ДНК-содержащие нитевидные фаги, **лизирующие** клетки бактерий, содержащие **конъюгативные F-плазмиды**.

Бактериофаги типа II – мелкие ДНК-содержащие фаги и фаги с однополой ДНК, имеющие «головку» и аналог отростка.

Бактериофаги типа III – ДНК-содержащие фаги, имеющие «головку» и короткий отросток (Т-фаги 3 и 7).

Бактериофаги типа IV – ДНК-содержащие фаги с несокращающимся «чехлом» отростка и «головкой» разной формы и величины. Длинный отросток заканчивается базальной пластинкой разнообразной формы (Т1 и Т5 фаги).

Бактериофаги типа V – ДНК-содержащие сложные фаги, например, Т-четные, которые имеют следующие структуры: головку шестигональной формы, образованную из однотипных белковых субъединиц, организованных по типу **кубической симметрии**; воротничок; отросток, состоящий из полового стержня, покрытого снаружи сократительным чехлом, который построен

из белковых субъединиц, организованных по типу **спиральной симметрии**; шестиугольную базальную пластинку с шестью шипами.

Бактериофаги типовые – фаги, взаимодействующие с отдельными вариантами данного **вида** бактерий.

Бактериофаги трансдуцирующие – фаги, способные переносить ДНК от своего прежнего хозяина в клетку нового хозяина.

Бактериофаги умеренные – фаги, способные переходить из вегетативного состояния в неинфекционную форму, интегрироваться в **хромосому прокариот** и воспроизводиться вместе с бактериальным **геномом** при делении клетки.

Бактериохлорофиллы – фотосинтетические пигменты бактерий из **фил Proteobacteria, Firmicutes, Chloroflexi и Chlorobi**, способных к **аноксигенной фототрофии**. Молекулы бактериохлорофиллов обладают резонансной тетрапиррольной структурой, замкнутой в макроцикл с помощью метинильных мостиков (–СН=), и содержат Mg, реже Zn, лигандированных атомами азота порфиринового кольца. Известно шесть основных видов бактериохлорофиллов – a, b, c, d, e и g, которые в зависимости от выполняемой функции подразделяются на главные и вспомогательные (табл. 15). Главные – бактериохлорофиллы a, b или g входят в состав **реакционных центров** и в возбужденном состоянии передают электроны в **электрон-транспортную цепь**, в результате чего энергия запасается в виде **Pmf**. В свою очередь вспомогательные бактериохлорофиллы – c, d или e включены в **светособирающие комплексы**. Бактериохлорофиллы в составе **фотосинтетического аппарата** действуют не автономно, а совместно с **полипептидами**, образуя пигмент-белковые комплексы, стабилизированные **ионными и гидрофобными связями**, а также **силами Ван-дер-Ваальса**.

Бактериоцины – вещества белковой природы, которые продуцируются бактериями, содержащими бактериоциногенные **плазмиды**. Подавляют жизнедеятельность других **штаммов** того же **вида** или родственных видов (**активный антагонизм**). Называют бактериоцины обычно в соответствии с видовым названием продуцента, например, *Escherichia coli* образует так называемые **колицины**, *Yersinia pestis* – **пестицины**. Механизм действия бактериоцинов связан с повреждением **цитоплазматических мембран**, нарушением синтеза **ДНК, РНК, белка** и т.п. Спектр активности бактериоцинов, в отличие от **антибиотиков**, более узок и определяется наличием у бактерий специальных рецепторов для их **адсорбции** (табл. 23).

Бактериоциты – специальные клетки у ряда **эукариот** (тли, клопы, рифтии и др.), в которых живут их **эндобионты-прокариоты**.

Бактериурия – наличие более чем одной микробной клетки при микроскопии в поле зрения в свежей моче при диагностике **инфекционных болезней** мочевыводящих путей. Различают истинную бактериурию (размножение микробов в моче) и ложную бактериурию (микробы попадают в мочу из **крови**, однако в моче не размножаются).

Бактерицидная лампа – газоразрядный источник ультрафиолетового излучения, используемый для стерилизации воздуха и некоторых жидкостей. Наполнена инертным газом (например, ксеноном) с небольшим количеством паров ртути или кадмия.

Бактерицидное действие – способность физических (температура, гидростатическое давление и др.), химических (этиловый спирт, фенол, соединения ртути и др.) и биологических (**лизоцим, антибиотики** и др.) факторов вызывать гибель бактерий.

Бактероиды – особые дифференцированные формы клеток **клубеньковых бактерий**, располагающиеся в вакуолях клеток растений и окруженные **перибактериальной мембраной**. Образуются после проникновения **ризобий** в цитоплазму клеток **клубенька**. Имеют размеры (до 20 мкм) в 3–7 раз больше, чем свободноживущие ризобии, а форму – от шаро- и грушевидной до Y- и X-образной (рис. 195, 198, 199А). В зрелых бактериоидах отмечено: увеличение содержания **ДНК**; накопление запасных включений (**гликоген, полифосфатные и полигидроксиалканонатные гранулы**); изменение состава терминального участка **электронтранспортной цепи** (замена **цитохромоксидазы aa₃** на **цитохромы с-типа**) и т.д. Бактероиды не способны к делению. В них синтезируется **нитрогеназа**, содержание которой составляет 10–12% суммарного растворимого белка. С помощью нитрогеназы молекулярный азот (N₂) восстанавливается до аммиака (NH₃).

Батиаль – зона морского дна глубиной от 200–500 до 3000 м, сопутствующая континентальному склону.

Бацитрацин – **антибиотик** пептидной природы, синтезируемый бактериями *Bacillus subtilis*, *B.licheniformis* и др. Ингибирует синтез **мурейна клеточной стенки** чувствительных к нему **прокариот**.

Белки наружной мембраны – главные и минорные белки **наружной мембраны** бактерий с **грамотрицательным морфотипом**. Главные белки (например, **липопротеин Брауна, белок OmpA**) синтезируются клеткой постоянно, составляют 80% белков наружной мембраны и представлены большим числом копий. Минорные белки (например, **порин FhuA и порин PhoE**) синтезируются адаптивно и представлены небольшим числом копий. Среди белков наружной мембраны выделяют: **амфипатические липопротеины** – обеспечивают связь наружной мембраны с **мурейном**; интегральные белки – выполняют структурную роль; интегральные белки-**порины** – формируют гидрофильные поры и участвуют в поступлении или выделении **молекул и ионов** на уровне наружной мембраны.

Белки острой фазы, или острофазные белки – белки **сыворотки крови**, уровень которых повышается при **инфекциях** и воспалительных процессах (**С-реактивный белок, амилоид А, фибриноген, гаптоглобин** и др.).

Белки теплового шока – специфические белки, известные у большинства организмов. Вырабатываются в ответ на тепловой шок, когда биосинтез многих других белков подавлен. Белки теплового шока играют существенную

роль как в обеспечении выживания клетки в стрессовых условиях, так и в нормальном **метаболизме**. Они высококонсервативны у различных организмов. Наиболее распространены белки теплового шока с **молекулярной массой 70 кД** (семейство hsp-70).

Белковая мимикрия нуклеиновых кислот, или антирестрикция – способность **конъюгативных плазмид** и ряда **бактериофагов** преодолевать действие клеточных **рестриктаз**, за счет формирования особых белков-модуляторов, ингибирующих активность рестрикционных эндонуклеаз.

Белок FtsI – поздний цитоплазматический **белок** деления, принимающий участие в биосинтезе **мурейна**, который формирует перегородку между **дочерними клетками** при **размножении**.

Белок FtsK – поздний цитоплазматический **белок** деления, участвующий в **сегрегации** сестринских хромосом при размножении бактерий.

Белок FtsZ – структурная основа цитоплазматического **кольца деления**, или Z-кольца у бактерий. Присутствует в клетке в количестве $2 \cdot 10^4$ молекул.

Белок FtsA – цитоплазматический **белок** деления бактериальной клетки, гомологичный **актину** и связанный с **кольцом деления (Z-кольцо)**. Белок FtsA проявляет АТФазную активность, не формирует замкнутого кольца и располагается между протофиламентами **белка FtsZ**. Обеспечивает включение в состав **дивисомы** других белков деления.

Белок OmpA – полифункциональный бочковидный трансмембранный главный белок **наружной мембраны кишечной палочки (*Escherichia coli*)**. Выполняет несколько функций: структурную – нековалентно связывает наружную мембрану с **мурейном**, что стабилизирует **клеточную оболочку**; транспортную – как **порин «общего назначения»**; рецепторную – служит рецептором для **бактериофагов** (M1, K3, Oх2 и др.) и **колицинов L и K**. Гомологи белка OmpA имеются у всех бактерий, обладающих **грамотрицательным морфотипом**.

Белок OmpX – специализированный белок в составе **наружной мембраны вирулентных штаммов эшерихий**, участвующий в нейтрализации **иммунной системы** макроорганизма. Белок OmpX существует **in situ** как **мономер**.

Белок RecA – мультифункциональный **белок**, обладающий трансферазной активностью и катализирующий обмен гомологичными одноцепочечными фрагментами между двумя молекулами **ДНК** при **рекомбинации гомологичной**. Благодаря комплексной активности белка RecA гомологичные участки двух молекул ДНК вступают в перекрестное взаимодействие с образованием гибридной молекулы, которая обозначается как «перекрест», или **хиазма Холлидея**.

Белок SSB – белок, стабилизирующий одноцепочечную **ДНК**, возникающую в процессах **репликации, репарации и рекомбинации** за счет кооперативного связывания с соответствующими участками.

Белок Риске – железо-серный белок, входящий в состав **цитохром $bc_1(b_6f)$ -комплекса**. Имеет **протетическую группу** – $[Fe_2S_2]$, лигандированную остатками гистидина и цистеина. $[Fe_2S_2]$ – кластер белка Риске принимает

электрон от восстановленного **хинона** и передает его **гему** цитохрома $c_1(f)$, который в свою очередь отдает электрон эпимембранному акцептору – либо цитохрому c (у **хемотрофов**), либо пластоцианину (у **цианобактерий**).

Белок, или протеин – высокомолекулярное соединение, состоящее из остатков α -аминокислот $[R-CH(NH_2)-COOH]$, соединенных **пептидной связью**. В живых организмах аминокислотный состав белков определяется **генетическим кодом**. При синтезе белков в большинстве случаев используются **стандартные аминокислоты**. Множество их комбинаций дает большое разнообразие свойств молекул белков. Кроме того, аминокислоты в составе белка могут подвергаться **посттрансляционным модификациям**, которые возникают либо до того, как белок начинает выполнять свою функцию, либо во время его «работы» в клетке. Часто белки в живых организмах образуют сложные комплексы, состоящие из одной или нескольких полипептидных цепей, каждая из которых имеет «свою» аминокислотную последовательность и **молекулярную массу**.

Бенталь – дно водоема с прилегающими придонными слоями воды, которые заселяют определенные организмы.

Бентос – **микробные сообщества**, формирующиеся непосредственно на поверхности и в глубине донных иловых отложений. Бентосные формы **прокариот** передвигаются либо при помощи **жгутиков**, либо обладают **подвижностью по типу скольжения**. Многие способны прикрепляться к субстрату.

Бескорневое филогенетическое дерево – конструкция, графически отображающая только внутренние отношения между организмами (рис. 3).

Бесполое размножение грибов – процесс, при котором образуются специальные, приспособленные для размножения репродуктивные структуры – споры (**экзоспоры, конидии** и др.) (рис. 234, 235).

Бесполое размножение прокариот – способ размножения прокариот за счет образования специальных репродуктивных структур специфических для каждой группы микроорганизмов (**экзоспоры, гормогонии, бaeоциты** и др.).

Бетаин – низкомолекулярное соединение, служащее **донором** метильной группы при биосинтезе метионина.

Бешенство – острая **зоонозная вирусная** инфекция центральной нервной системы, передающаяся, обычно, через укусы больных животных (собаки, кошки, крупный рогатый скот, лисы, волки, грызуны и т.д.). Возбудитель бешенства относится к **рабдовирусам** и включен в род *Lyssavirus* семейства *Rhabdoviridae* (рис. 222). Бешенство сопровождается дегенерацией нейронов головного, спинного и продолговатого мозга. Летальность заболевания достигает 100%.

Библиотека кДНК – коллекция клонов комплементарной ДНК (кДНК), синтезируемых **in vitro** на **иРНК**, происходящих из одной ткани или клеточной популяции.

Бикарбонаты – кислые соли угольной кислоты.

Бинарное деление – способ вегетативного размножения **прокариот**, при

котором происходит прямое разделение клетки на примерно одинаковые по размерам **дочерние клетки** (рис. 88–90, 92).

Бинарно-эквивалентное деление перетяжкой – способ вегетативного размножения бактерий с **грамположительным морфотипом**, при котором **цитоплазматическая мембрана и клеточная стенка у материнской клетки** постепенно искривляются внутрь, а диаметр клетки резко уменьшается по мере углубления кольцевой бороздки, первоначально образующейся на материнской клетке. По мере углубления бороздки перемычка истончается (рис. 89). Расхождение **дочерних клеток** происходит в результате разрушения перегородки с помощью литических **ферментов**. Дочерние клетки имеют равный размер и одинаковую форму.

Бинарно-эквивалентное прямое деление – способ вегетативного размножения бактерий с **грамположительным морфотипом**, при котором происходит прямое поперечное разделение **материнской клетки** на две **дочерние клетки**, имеющие одинаковый размер и одинаковую форму. Деление осуществляется путем образования от периферии к центру поперечной перегородки – септы, не изменяющей диаметр материнской клетки. Дочерние клетки расходятся после того, как **автолизины** разрушают септу (рис. 88). При таком способе деления имеет место симметрия в отношении продольной и поперечной осей. Бинарное деление может происходить в одной или нескольких плоскостях. В первом случае, если клетки после деления не расходятся, происходит формирование цепочек клеток (например, *Streptococcus pyogenes*, *Bacillus megaterium*), во втором – образуются клеточные агрегаты разнообразной формы, включающие, иногда, десятки или сотни клеток (например, *Hyperthermus butylicus*).

Биоаккумуляция – накопление какого-либо вещества в организмах данной пищевой цепи.

Биоантимутагены – **антимутагены**, оказывающие влияние на процессы **репарации и репликации ДНК** пораженных клеток.

Биовар – штаммы одного вида, отличающиеся от **типового штамма** по **признакам физиолого-биохимическим**.

Биогаз – смесь газов CH_4 (50–85%), CO_2 (15–50%) и водяных паров, образующаяся при **деструкции** твердых и жидких отходов органической природы в анаэробных условиях за счет деятельности **метаноархей**. Используется в качестве топлива. Теплотворная способность – 6000 ккал/м³.

Биогенные элементы – химические элементы, необходимые для существования живых организмов. В состав клеток **прокариот** входят следующие элементы (% массы сухого вещества): углерод – 50; кислород – 20; азот – 14; водород – 8; фосфор – 3; сера – 1; калий – 1; натрий – 1; кальций – 0,5; магний – 0,5; хлор – 0,5; железо – 0,2; другие элементы – 0,3. К химическим элементам, необходимым микроорганизмам в микромолярных количествах, относят **ионы** таких металлов, как хром, кобальт, медь, никель, цинк, марганец, селен, вольфрам, ванадий, молибден и др.

Биогеотехнология металлов – технология извлечения металлов из руд, концентратов, горных пород и растворов с помощью микроорганизмов или продуктов их **метаболизма** при нормальном давлении и температуре от 5 до 80–90°С.

Биогеохимические циклы – превращение химических веществ на Земле, определяемое биологическими процессами (рис. 207–215).

Биодеградация, или биоразрушение – преобразование органических веществ при участии живых организмов. Это сложное понятие включает три процесса: трансформацию, или незначительное изменение молекулы; фрагментацию – разложение сложной молекулы на более простые соединения; минерализацию – превращение сложных веществ в более простые соединения (H_2O , CO_2 , H_2 , NH_3 , CH_4 и т.д.).

Биоиндикаторные организмы – группа **штаммов** одного **вида** или нескольких видов микроорганизмов, по наличию которых в окружающей среде судят о естественных и антропогенных изменениях.

Биоконтролирующие агенты – вещества (**антибиотики, ферменты, сидерофоры** и др.), синтезируемые **ризосферными прокариотами** в присутствии **фитопатогенных микроорганизмов** и подавляющие их рост.

Биоконтроль – процесс, в котором используются живые организмы для ограничения роста и развития **фитопатогенных микроорганизмов**.

Биокоррозия – биоповреждения промышленных и бытовых объектов, произведений искусства и памятников, а также различных материалов. Биокоррозия основана как на непосредственной активности микроорганизмов, так и на агрессивных продуктах их жизнедеятельности.

Биологическая очистка сточных вод – процесс, основанный на способности микроорганизмов, главным образом бактерий, разрушать (минерализовать) в сточных водах любые загрязнения органической природы. Осуществляется в аэробных (поля орошения, биофильтры, аэраторы) и анаэробных (**метантенки**) условиях. При полной биологической очистке достигается удаление окисляемых веществ, увеличивается прозрачность воды, снижается ее зараженность **патогенными микроорганизмами** и т.д.

Биологический микрочип – упорядоченное множество микроскопических ячеек, используемых для проведения гибридационного анализа суммарной ДНК сообщества с набором **филогенетических** и **функциональных зондов**. Каждая ячейка содержит индивидуальный зонд, полностью **комплементарный** участку **гена** определенного микроорганизма. При идентификации микроорганизмов **нуклеиновая кислота**, содержащаяся в образце, «переводится» в форму коротких ДНК-мишеней, несущих флуоресцентную метку. Именно поэтому ячейки, где произошла **гибридизация**, начинают светиться.

Биологическое окисление металлов – разрушение **прокариотами** минералов, при котором металл остается в элементной форме (например, при извлечении золота из арсенопирита).

Биологическое потребление кислорода, БПК (мг/л) – общее количе-

ство O_2 , требуемое для окисления органических и неорганических загрязнений до CO_2 микроорганизмами **активного ила** при $25^\circ C$ за определенное время. Обычно 5 (БПК₅) или 20 дней (БПК полное).

Биолюминесценция – видимое свечение живых организмов (бактерии, **грибы**, беспозвоночные и др.). В основе биолюминесценции лежит ферментативное окисление особых веществ – **люциферин**ов. Кроме люциферина и фермента **люциферазы**, необходимы также кислород, **АТФ** и ионы магния. За счет АТФ образуется соединение люциферил-аденилат, которое затем связывается люциферазой. При окислении люциферил-аденилата кислородом происходит распад комплекса и продукт этой реакции – аденилат испускает свет. Люциферины и люциферазы у различных биологических видов не идентичны. Кроме того, в некоторых случаях биолюминесценция не связана с люциферин-люциферазной реакцией.

Биомаркер – биологический признак, который позволяет судить о присутствии биологического агента или о прогрессировании патологического процесса, или об эффективности лечения.

Биомасса – общая масса клеток, образующаяся в результате жизнедеятельности одного **вида**, **популяции**, группы видов или **микробного сообщества** на единицу поверхности, объема местообитания или массы субстрата. Биомассу выражают в массе сырого или сухого вещества (г/л, кг/м², кг/га и т.д.).

Бионт – отдельно взятый организм, приспособившийся в ходе эволюции к обитанию в определенной **эко niche**.

Биопестициды – различные низкомолекулярные соединения, продуцируемые бактериями и подавляющие развитие **грибов**, других бактерий и насекомых.

Биоплант-К – биопрепарат на основе бактерии *Klebsiella planticola*, обладающий высокой азотфиксирующей активностью, способностью к синтезу ростовых веществ и антагонистическим действием по отношению к фитопатогенным **грибам**. Применяется в сельскохозяйственном производстве в качестве биоудобрения под овощные культуры для ускорения роста растений и борьбы с корневыми гнилями.

Биопленки – **микробные сообщества**, в которых клетки необратимо прикреплены друг к другу и к твердому биотическому или абиотическому субстратам, а также защищены внеклеточным полимерным **матриксом**. Биопленки могут быть образованы бактериями одного **вида** или состоять из сложного мультивидового сообщества. В их состав входят как активно функционирующие клетки, так и **специализированные покоящиеся формы** и/или **некультивируемые формы** (рис. 168, 169). В виде биопленок **прокариоты** растут во влажных почвах, в донных осадках, составе **планктона**, организме человека и животных, на поверхности растений, в имплантируемых в организм человека протезах, катетерах, искусственных клапанах сердца и т.п. Образование биопленок находится под контролем **системы «Quorum sensing»** и ряда других регуляторных систем. Жизнь в составе биопленок дает прокариотам ряд пре-

имущества «социального образа жизни» в виде: метаболической кооперации, приобретения новых свойств в процессе **горизонтального переноса генов**, защиты от стрессовых воздействий и т.д.

Биополимеры – природные высокомолекулярные соединения, являющиеся структурной основой всех живых клеток и играющие определяющую роль в процессах жизнедеятельности. К биополимерам относят **белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды**, а также их производные и т.д.

Биореактор, или ферментер – аппарат, используемый для глубинного культивирования микроорганизмов или для проведения процесса микробной **ферментации** какого-либо сырья. Представляет собой цилиндрическую емкость, имеющую: датчики и устройства для отбора образцов; устройства для поддержания температуры, перемешивания и пеногашения; вход для поступления питательной среды, посевного материала и буферных растворов; выход для удаления культуры.

Биоремедиация – использование живых организмов (растений, бактерий и **грибов**) для **детоксикации** химических загрязнений или снижения их концентрации в окружающей среде.

Биосенсоры – гибридный прибор, в котором живые организмы или их органеллы, или макромолекулы связаны с электродами, и где биологическая реакция конвертируется в электрический ток.

Биосинтез – процесс образования необходимых организму веществ, протекающий в его клетках с участием **ферментов**. В процессе биосинтеза из исходных веществ образуются более сложные соединения: **белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды** и др.

Биотерроризм – применение биологического и токсинного оружия в террористических целях в местах большого скопления людей, путем заражения источников водоснабжения, продуктов питания, предметов обихода, почтовых отправок и т.п. (табл. 48).

Биотехнология – наука, изучающая производственные процессы, основанные на применении микроорганизмов, биокатализаторов и различных биологических систем (культур растительных и животных тканей, протопластов и т.п.) для получения коммерческих продуктов и лекарств (табл. 38–39). Биотехнология базируется на достижениях **генной инженерии** и инженерной энзимологии. Области применения продуктов биотехнологии являются: медицина (**антибиотики, ферменты, иммуномодуляторы, вакцины, гормоны, алкалоиды** и т.д.); растениеводство (**биопестициды, биоудобрения, безвирусный посадочный материал, высокопродуктивные гибриды** и т.д.); тяжелая промышленность (антикоррозийные присадки, каучук, цементные и гипсовые растворы с улучшенной технической характеристикой и т.д.); энергетика и добыча полезных ископаемых (**биогаз, жирные кислоты, уран, добыча серы, нефти, газа, биометаллургия**); пищевая промышленность (**полисахариды, белок и аминокислоты, нуклеотиды, липиды, переработка пищевых продуктов**); биоэлектроника (**биосенсоры, биочипы**) и другие области.

Биотические связи – прямое или косвенное влияние жизнедеятельности одних живых организмов на другие.

Биотические факторы передачи возбудителя болезни – факторы, участвующие в передаче возбудителя болезни к восприимчивому организму. К биотическим факторам относят насекомых и членистоногих (вши, блохи, комары, москиты, клещи, слепни и др.), которые обеспечивают передачу возбудителей **чумы, клещевого энцефалита, геморрагических лихорадок** и т.д.

Биотоп – локальное географическое место, в котором развивается **микробное сообщество**.

Биотрансформаторы – специализированные молекулярные структуры, используемые **прокариотами** для преобразования световой или химической энергии в форму, доступную для клетки (АТФ, Pmf, Smf и др.). Выделяют **цитозольные биотрансформаторы** и **мембранные биотрансформаторы** (табл. 13,14).

Биотрансформация веществ – высокоспецифичные реакции, осуществляемые микроорганизмами и обеспечивающие превращения природных и неприродных соединений в определенные продукты с ценными практически свойствами. Эти реакции могут заключаться в окислении субстрата, его гидрировании, гидролизе, этерификации, конденсации, метилировании, дезаминировании, аминировании, а также во многом другом. Такие превращения стереоспецифичны, не дают побочных продуктов, протекают при нормальной температуре и давлении. К биотрансформации способны представители **домена *Bacteria*, домена *Archaea*, домена *Eucarya***.

Биотрофы – организмы (растительные животные, членистоногие, черви, микроорганизмы и др.), питающиеся тканями живого растения.

Биофильтры – простые сооружения для **биологической очистки сточных вод** с активной **аэрацией**. Представляют собой аппараты с принудительной или естественной циркуляцией воды, заполненные высокопористым крупнозернистым фильтрующим материалом (щебень, керамзит, полимерные материалы, гравий, шлак и т.п.), обросшим сложным **микробным сообществом**. Сточная вода, поступающая в резервуар сверху, медленно протекает через пористый носитель и собирается внизу. В формировании микробной **биопленки** важную роль играют выделяющая слизь бактерия *Zoogloea ramigera* и близкие к ней виды, а также развивающиеся в слизистой матрице различные бактерии, микроскопические **грибы, простейшие** и нематоды. Микробные биофильтры используются не только при очистке сточных вод, но и для очистки газообразных выбросов промышленных предприятий. Отработанные газы перед выпуском их в атмосферу проходят через увлажненные фильтры и окисляются микроорганизмами, **иммобилизованными** на носителе.

Биохимия – наука, изучающая химическую природу веществ, входящих в состав живых систем всех уровней клеточной организации, а также механизмы, лежащие в основе развития и жизнедеятельности организмов.

Бипартитный симбиоз – **симбиоз**, в котором участвуют два партнера.

Биполярные монотрихи – прокариоты, имеющие по одному жгутику на каждом полюсе клетки (рис. 54).

Биполярные политрихи – прокариоты, имеющие на каждом полюсе клетки более чем по одному жгутику (рис. 54).

Бифидобактерии (род *Bifidobacterium*) – неподвижные с **грамположительным морфотипом** неправильные палочки с тенденцией к ветвлению, имеющие булавовидные утолщения на концах. Относятся к семейству *Bifidobacteriaceae*, порядку *Bifidobacteriales*, классу *Actinobacteria*, **филе Actinobacteria**. **Анаэробы**, но при высокой концентрации CO₂ проявляют толерантность к O₂. **Хемоорганогетеротрофы** с бродильным типом метаболизма, температурным оптимумом 37–40°C и оптимумом pH – 6,0. Обитают в полости рта и кишечнике млекопитающих и насекомых, являясь **нормальной микрофлорой организма**. Бифидобактерии продуцируют **витамины** группы В и антибиотические вещества, подавляющие рост и жизнедеятельность **условно патогенных микроорганизмов**, а также утилизируют **углеводы**.

Бластоспоры, или бластоконидии – неполовые репродуктивные структуры **грибов**, формирующиеся в результате отпочкования от конца конидиеносных гиф – **конидиофоров** (рис. 234).

Блебинг – процесс отпочкования от **наружной мембраны** бактерий мембранных везикул диаметром 20–500 нм. Блебинг играет важную роль в **адаптации** многих бактерий с **грамотрицательным морфотипом** к изменяющимся условиям внешней среды.

Блебинг-везикулы – мембранные везикулы, образующиеся у бактерий с **грамотрицательным морфотипом** путем отпочкования от **наружной мембраны**. Содержат компоненты **наружной мембраны** (**липополисахариды, фосфолипиды** и др.), а также ферменты, находящиеся в **периплазме** (**протеазы, фосфолипазы, автолизины** и др.). Блебинг-везикулы производят доставку ферментов в то место, где проявляется их биологическое действие. **Сапротрофным** бактериям **блебинг** обеспечивает преимущество в окружающей среде в борьбе с конкурентами за питательные субстраты, так как автолизины, находящиеся в **блебинг-везикулах**, вызывают разрушение **клеточной стенки** конкурентов. У **патогенных микроорганизмов** **блебинг-везикулы** служат средством доставки к клеткам-мишеням факторов **вирулентности** в интактном состоянии, защищая их от инактивации сывороточными факторами (**комплемент, антитела** и др.). Некоторым бактериям, например, *Pseudomonas aeruginosa*, содержание в **блебинг-везикулах** фермента β-лактамазы позволяет разрушать β-лактамные антибиотики (например, **пенициллины**) как присутствующие во внеклеточной среде, так и проникшие в периплазму.

Бленорея – **инфекционная болезнь**, вызываемая *Neisseria gonorrhoeae* и заключающаяся в гнойном воспалении конъюнктивы глаз. Заражаются новорожденные дети при прохождении через родовые пути матери, больной **гонореей**. Заболевание опасно, так как поражение роговицы приводит к слепоте.

Блок-мутанты – мутанты, получаемые из продуцента **антибиотика**, ли-

шенного способности синтезировать определенный фрагмент антибиотической молекулы.

Блоттинг – перенос разделенных молекул из одной среды (например, геля) на твердый носитель (бумагу, нитроцеллюлозный фильтр).

Бокс – камера для работы в стерильных или каких-либо других специальных условиях.

Бокс Прибнова – нуклеотидная последовательность у прокариот, расположенная за 10 нуклеотидов до сайта инициации транскрипции. Обычно состоит из 6 нуклеотидов: ТАТААТ.

Болезнь Альперса – редкая прионная прогрессирующая энцефалопатия детского возраста в сочетании с поражением печени (табл. 35). Проявляется цефалгией, нарушением зрения, инсультоподобными состояниями с эпилептоподобными припадками и хроническим гепатитом с исходом в цирроз.

Болезнь Ауески – острая вирусная инфекция, поражающая сельскохозяйственных, домашних и диких животных. Вызывается герпесвирусом из рода *Varicellovirus*, семейства *Herpesviridae*. Болезнь характеризуется поражением центральной нервной системы, сильным зудом, глубокими расчесами и т.д.

Болезнь Крейтцфельда-Якоба – самая распространенная прионная болезнь человека (88–90% от всех прионных инфекций), протекающая с поражением центральной нервной системы и проявляющаяся в различных формах: спорадической, наследственной и инфекционной (табл. 35). Амилоидные бляшки могут формироваться во всех отделах центральной нервной системы – в коре головного мозга, мозжечке, в базальных ядрах, таламусе и т.д. Характерными признаками болезни являются нарушение зрения, боли в конечностях, судороги, расстройство речи, прогрессирующее слабоумие и т.д. Болезнь продолжается от 7 до 24 месяцев и заканчивается гибелью.

Болезнь легионеров – сапронозная бактериальная инфекция из группы легионеллезов, возбудителем которой является *Legionella pneumophila*. Заболевание протекает в форме тяжелой токсической пневмонии (смертность в среднем – 15%) с выраженной лихорадкой и сопровождается резким повышением температуры, кашлем, одышкой, цефалгией, миалгией. Возможны атаки и психические расстройства (бред, галлюцинации и др.). У 50% больных наблюдаются транзиторные поражения печени. В тяжелых случаях прогрессируют дыхательная недостаточность и явления шока с развитием паралича сердца. Заражение происходит в результате ингаляции возбудителя в составе воздушно-капельного аэрозоля или частиц зараженной пыли и почвы. Эпидемиологическую опасность представляют: системы централизованного водяного кондиционирования воздуха, так как легионеллы быстро размножаются в теплой воде; открытые водоемы; бассейны; оросительные системы и др.

Большие гранулярные лимфоциты – лимфоциты определенного морфологического типа, обладающие большинством активностей К- и НК-клеток. Имеют маркеры как лимфоцитов, так и моноцитов/макрофагов.

Бородавка – доброкачественное образование кожи, образующееся за счет сильного разрастания поверхностных слоев эпителия и лежащего под ним сосочкового слоя кожи. Имеет вид узелка или сосочка. Вызывается вирусами **папилломы** человека.

Боррелии (род *Borrelia*) – тонкие, извитые бактерии с **грамположительным морфотипом**, спираль которых имеет неравномерные витки. Размеры клетки меняются в разных хозяевах и при культивировании. Способны к активной подвижности с помощью **периплазматических жгутиков**, прикрепленных к проплазматическому цилиндру на концах клетки и направленных навстречу друг к другу. Обнаружены как право-, так и левовращающие формы (патогенетическое значение до настоящего времени неизвестно). Боррелии являются **облигатными анаэробами** и **хемоорганогетеротрофами** с оптимальной температурой роста 28–30°C. Имеют группы поверхностных **антигенов** OspA, OspB и OspC, которые и определяют различие отдельных штаммов. Вызывают **боррелиозы клещевые возвратные, лаймоборрелиоз, тиф возвратный эпидемический**. Боррелии отнесены к роду *Borrelia*, семейству *Spirochaetaceae*, порядку *Spirochaetales*, классу *Spirochaetia*, **филе *Spirochaetes***.

Боррелиозы клещевые возвратные – группа природноочаговых инфекций, протекающих по типу **лихорадок** с чередующимися приступами. Заболевания начинаются с укуса клеща-переносчика и проникновением **боррелий в кровь**. Боррелиозы сопровождаются **лихорадкой, цефалгией**, тремором конечностей, повышением температуры до 40°C. Первый приступ продолжается от 1 до 5 суток, а общее количество приступов не превышает 8–10, после чего наступает выздоровление. Возбудителями заболеваний являются **боррелии: *Borrelia caucasica*, *B. persica*, *B. duttonii*** и др.

Ботулизм – пищевое отравление, протекающее в виде **токсикоинфекции** и сопровождающееся **цефалгией**, поражением центральной нервной системы, развитием **парезов** и/или **параличей** глазных, глоточных, гортанных мышц, а также мышц шеи и конечностей. **Возбудитель ботулизма** – *Clostridium botulinum*. Человек заболевает в результате употребления пищевых продуктов (консервы, соленая рыба, колбаса, грибы, ветчина и др.), содержащих возбудителя или его **экзотоксин**.

Брешь, или пробел в ДНК – отсутствие одного или нескольких **нуклеотидов** в одной из цепей двухцепочечной ДНК.

Брожение – тип **хемоорганогетеротрофии**, когда энергия первично ассимилируется в форме химического потенциала **фосфагена** (фосфоэнолпируват, 1,3-бифосфоглицерат и др.) и, лишь потом только, в форме **АТФ**, за счет переноса на **АДФ** фосфорильной группы от фосфагена. При необходимости энергия гидролиза терминальной фосфодиэфирной связи АТФ преобразуется в **Pmf**, которая используется в **эндергонических** процессах, протекающих без участия АТФ, например, **активный транспорт**. **Электроны**, образовавшиеся в процессе брожения, передаются эндогенному или экзогенному (не)органическому **акцептору**, который превращается в специфический побочный продукт.

Брожению могут подвергаться спирты, органические кислоты, **аминокислоты, пурины и пиримидины**, но чаще всего – **углеводы**. В зависимости от сбраживаемого субстрата и путей его **метаболизма**, конечными продуктами брожения являются спирты, органические кислоты, ацетон, CO_2 , H_2 и др. По выходу основного конечного продукта выделяют разные типы брожений: **молочнокислое, спиртовое, маслянокислое**, муравьинокислое и т.п.

Брожение маслянокислое – тип брожения, осуществляемый «сахаролитическими» **анаэробными** клостридиями – *Clostridium butyricum*, *C.pasteurianum* и другими, сбраживающими **крахмал, целлюлозу и пектин** по пути **гликолиза** с образованием **пирувата** ($\text{CH}_3\text{--CO--COOH}$), который подвергается ферредоксинзависимому **окислительному декарбоксилированию** с образованием **ацетил-КоА** (рис. 134). Далее в реакции конденсации типа $\text{C}_2 + \text{C}_2 \rightarrow \text{C}_4$ из двух молекул ацетил-КоА формируется четырехуглеродный скелет – ацетоацетил-КоА. Дальнейшие превращения ацетоацетил-КоА сводятся к реакциям дегидратации, восстановления, декарбоксилирования и дезактивации (т.е. путем передачи остатка КоА другому носителю). В результате этих реакций доминирующими продуктами брожения становятся **бутират** ($\text{CH}_3\text{--CH}_2\text{--CH}_2\text{--COOH}$), **ацетат** ($\text{CH}_3\text{--COOH}$), CO_2 и H_2 . Энергетический выход маслянокислого сбраживания **глюкозы** составляет три молекулы **АТФ** (две образуются на стадии гликолиза и одна на стадии регенерации ацетата). Маслянокислые клостридии играют важную роль **первичных анаэробов** в деструктивном анаэробном сообществе, осуществляющем разложение растительных материалов.

Брожение молочнокислое – тип брожения, осуществляемый **молочнокислыми бактериями**, при котором ловушкой для **электронов** служит **пируват** ($\text{CH}_3\text{--CO--COOH}$), восстанавливающийся с помощью лактатдегидрогеназы до лактата ($\text{CH}_3\text{--CH(OH)--COOH}$). В зависимости от механизма катаболизма **углеводов**, вовлеченных в процесс брожения, а также качественного и количественного состава образующихся конечных продуктов, различают **гомоферментативное** и **гетероферментативное молочнокислое брожение** (рис. 132, 133).

Брожение спиртовое – тип брожения, реализуемый некоторыми бактериями (р.р. *Sarcina*, *Erwinia* и др.) и **дрожжами** по пути **гликолиза** до **пирувата** ($\text{CH}_3\text{--CO--COOH}$), который далее с помощью ключевого фермента спиртового брожения – **пируватдекарбоксилазы**, **декарбоксилируется** с образованием CO_2 и ацетальдегида ($\text{CH}_3\text{--CHO}$). Последний выступает **акцептором электронов** и под действием НАДН-зависимой алкаглльдегидрогеназы восстанавливается до этилового спирта ($\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$). Энергетическая эффективность процесса – две молекулы **АТФ** на одну молекулу окисленной **глюкозы** (рис. 137). Спиртовое брожение лежит в основе ряда промышленных производств – виноделия, хлебопечения, получения спирта, пивоварения и т.д.

Бронхит – воспаление слизистых оболочек бронхов, причиной которого могут быть бактерии (**пневмококки, стрептококки, гемофильная палочка** и др.), вирусы (**адено- и риновирусы, вирусы гриппа и парагриппа** и др.) и **грибы**.

Основными симптомами бронхита являются сухой или влажный кашель с мокротой за счет гиперсекреции слизи, повышенная температура тела, одышка и т.п.

Бруцеллез, или мальтийская лихорадка (болезнь Банги) – зоонозная инфекционная болезнь, обусловленная различными видами бруцелл (*r.Brucella*). Источником возбудителей инфекции являются сельскохозяйственные животные – мелкий и крупный рогатый скот, свиньи, значительно реже олени, верблюды, собаки и кошки. Заражение человека бруцеллами происходит алиментарным, контактным или воздушно-капельным и воздушно-пылевым путями. Факторами передачи возбудителя служат молоко и молочные продукты, мясо, кожа, шерсть животных, пыль и частички навоза, содержащие бруцеллы, и т.д. У человека бруцеллез характеризуется общей интоксикацией, выраженной аллергической перестройкой организма (гиперчувствительность замедленного типа), поражением опорно-двигательного аппарата, нервной, половой и других систем. У животных заболевание может протекать в скрытой форме и проявляться в виде инфекционного аборта, артрита, тендовагинита, бурсита, эндометрита, орхита, мастита. Входными воротами инфекции у человека являются микротравмы кожи, слизистые оболочки органов пищеварения и респираторного тракта. Из первичного очага инфекции бруцеллы по лимфатическим путям достигают регионарных лимфатических узлов, где происходит размножение и накопление бактерий и откуда они периодически поступают в кровь, что делает доступным для этой болезни любой орган. Бруцеллез отличается склонностью к хроническому течению, что связано с длительным персистированием бруцелл в организме.

Бруцеллы (род *Brucella*) – неподвижные неспорообразующие внутриклеточные факультативные паразиты с грамотрицательным морфотипом, отличающиеся выраженным полиморфизмом (в одном препарате наблюдаются кокковидные, палочковидные и овальные формы). облигатные аэробы и нейтрофилы с температурным оптимумом 37°C. Хемоорганогетеротрофы с дыхательным типом метаболизма; каталаза- и оксидаза-положительны. Бруцеллы включены в филу *Proteobacteria*, класс *Alphaproteobacteria*, порядок *Rizobiales*, семейство *Brucellaceae* (3 рода). Патогенными для человека свойствами обладают *B.melitensis*, *B.abortus*, *B.suis*, *B.canis*, которые вызывают заболевание бруцеллез. У бруцелл выделяют родовой антиген и видовые поверхностные М-, А-, R- и L-антигены. Патогенное действие бактерий определяется эндотоксином, гиалуронидазой, белками наружной мембраны (адгезины), а также способностью формировать L-формы внутри фагоцитов и длительно персистировать, что приводит к формированию гранулем. Обратный переход в исходные вегетативные клетки обеспечивает рецидив болезни. Бруцеллы устойчивы во внешней среде (до 2–4 месяцев).

Брюшной тиф – острое антропонозное заболевание, вызываемое сальмонеллами (*Salmonella typhi*). Источником инфекции являются больные люди или микробоносители, выделяющие во внешнюю среду инфекционный агент с испражнениями, мочой и слюной. Основной механизм передачи возбу-

теля – **фекально-оральный**. Брюшной тиф характеризуется поражением лимфоидной ткани кишечника (главным образом – тонкого), **бактериемией**, **лихорадкой** и протекает с выраженной общей **интоксикацией**, увеличением печени и **селезенки**, а также с образованием **розеол**, повышением температуры тела до 39–40°C и т.д. Возможны осложнения в виде **миокардита**, **пневмонии**, кишечного кровотечения и т.д.

Бубон – увеличение поверхностных **лимфатических узлов** воспалительного характера. Бубоны наблюдаются при некоторых инфекционных заболеваниях (**чума**, **туляремия**, **туберкулез**, гнойная инфекция).

Бугорок – ограниченное, плотное, бесполое образование диаметром от 1–2 до 5–10 мм. Образуется в дерме за счет скопления специфического воспалительного инфильтрата. Бугорки подвергаются **некрозу**, образуя **язвы** и оставляя после себя рубец.

Буньявирусы (*Bunyaviridae*) – семейство сферических **арбовирусов** диаметром 90–100 нм. Фрагментированный геном (L-, M- и S-сегменты) образован минус-нитевой молекулой РНК. **Нуклеокапсид** имеет **спиральную симметрию** и покрыт двухслойным липидным **суперкапсидом**, на котором располагаются белковые структуры с гемагглютинирующей активностью. Большинство вирусов содержит РНК-зависимую РНК-полимеразу (рис. 222). **Репродукция** буньявирусов происходит в цитоплазме. Семейство включает патогенных для человека буньявирусов из родов: *Bunyavirus* (**энцефалиты** и экзотические природно-очаговые болезни); *Phlebovirus* (различные **лихорадки**); *Nairovirus* (**конго-крымская геморрагическая лихорадка**). Переносчиками указанных буньявирусов являются комары, клещи, реже мокрецы и москиты. В род *Hantavirus* выделены вирусы, передающиеся **контактным, воздушно-пылевым и алиментарным путями** и вызывающие **геморрагические лихорадки** с почечным синдромом и респираторные заболевания с признаками **пневмонии**.

Бурсит – воспаление синовиальных (околосуставных) сумок в области плечевых, локтевых, коленных, бедренных и других суставов, сопровождающееся повышенным образованием и накоплением в их полостях **экссудатов**. Бурсит характеризуется болью в области суставов, **отеком** и покраснением вокруг сустава, ограничением движения и т.д. Причиной бурсита могут быть травмы, **аллергические реакции**, бактериальные инфекции (**гонорея**, **туберкулез**, **бруцеллез** и др.).

Бустерная иммунизация – вторичное, третичное и т.д. введение **вакцины** (например, второе и третье введение **вакцины АКДС**).

Буфер – система, препятствующая изменениям рН и состоящая из сопряженной кислотно-основной пары, в которой отношение **акцептора** к **донору протонов** равно приблизительно единице.

Буферный раствор – раствор, состоящий из слабой кислоты и сильно ионизированной соли той же кислоты или основания.

Вакцина АКДС – адсорбированная коклюшно-дифтерийно-столбнячная вакцина, в которой коклюшный компонент представлен инактивированной

бактериальной взвесью коклюшных бактерий, а дифтерийный и столбнячный – соответствующими **анатоксинами**.

Вакцина аттенуированная, или ослабленная – вакцина, изготовленная из живых микроорганизмов или вирусов с пониженной **патогенностью**, но выраженной **иммуногенностью**, например, вакцины для профилактики **сибирской язвы** (*Bacillus anthracis*), **кори** (р. *Morbillivirus*) и т.п.

Вакцина аутогенная – вакцина, приготовленная из **штамма** бактерий, выделенного от больного человека и используемая для введения этому же человеку. Такие вакцины готовят при хронических заболеваниях, например, **стафилококкозе** кожи.

Вакцина БЦЖ – вакцина против **туберкулеза**, приготовленная из штамма *Mycobacterium bovis* (*Bacillus Calmette–Guérin, BCG*), который утратил **вирулентность** для человека, будучи специально выращенным в питательной среде. Используется также как **адьювант** или модификатор биологических реакций.

Вакцина генно-инженерная – рекомбинантная вакцина, изготовленная из **антигенов** возбудителей, полученных с использованием методов **генной инженерии**. Включает высокоиммуногенные компоненты, способствующие формированию **иммунитета**. Может быть получена: путем внесения генов **вирулентности** в авирулентные или слабовирулентные микроорганизмы; в результате введения генов вирулентности в неродственные организмы с последующим выделением антигена и его применением в качестве иммуногена; за счет удаления генов вирулентности и применения модифицированных **штаммов** в виде **вакцин корпускулярных**.

Вакцина дивергентная – вакцина, изготовленная из живых **штаммов** микроорганизмов, находящихся в близком родстве с **возбудителями инфекционных болезней**.

Вакцина инактивированная – вакцина, изготовленная из убитых микробных клеток, либо их **метаболитов**, либо их структурных компонентов.

Вакцина конъюгированная – вакцина, представляющая собой комплексы бактериальных **полисахаридов** и **токсинов**.

Вакцина моновалентная, или моновакцина – вакцина, содержащая **антиген** возбудителя одной **инфекционной болезни**, например вакцина против рожи свиней.

Вакцина поливалентная, или поливакцина – ассоциированные препараты, содержащие **антигены** возбудителей нескольких **инфекционных болезней**. После вакцинации поливалентной вакциной в организме вырабатывается иммунитет к этим возбудителям болезней. Например, **вакцина АКДС**.

Вакцина синтетическая – комплекс **макромолекул**, включающий **эпитопы** от патогенных микроорганизмов, высокомолекулярный полимерный носитель (**декстран**, винилпирролидон) и **адьювант**.

Вакцина ТАВТ – ассоциированная вакцина, совмещающая **О-антигены** бактерий **брюшного тифа**, паратифа А и В и столбнячный **анатоксин**.

Вакцина токсидная – молекулярная вакцина, содержащая в качестве иммунизирующего **антигена** инактивированный и очищенный **экзотоксин** – **анатоксин** какого-либо токсинообразующего микроорганизма, например *Clostridium tetani* или *Corynebacterium diphtheriae* и др. Анатоксины применяют для иммунопрофилактики токсинемических инфекций (**газовая гангрена, стафилококкозы, ботулизм, столбняк, дифтерия** и др.). Они способствуют выработке нейтрализующих **антител** – антитоксинов.

Вакцинопрофилактика – метод предупреждения **инфекционных болезней** путем введения в организм человека и животных **вакцин** (или **анатоксинов**). Представляет собой искусственную иммунизацию.

Вакциноterapia – метод лечения инфекционных больных с помощью **вакцин**. Обычно заключается в многократной антигенной стимуляции защитных иммунных реакций организма. Находит ограниченное применение при **инфекциях хронических и латентных (стафилококкозы, стрептококкозы, герпесвирусные инфекции)**.

Вакцины – иммунобиологические препараты, применяемые для **иммунизации активной** с целью создания специфической невосприимчивости организма к определенному возбудителю. Вакцины содержат ослабленные или убитые микробные клетки, их **токсины** или **антигены**. Различают следующие виды вакцин: **аттенуированные, инактивированные, анатоксины**. В зависимости от количества входящих компонентов вакцины подразделяют на **моно-, ди- и поливалентные**. Вакцины нового поколения – **синтетические, генно-инженерные, антиидиотипические, ДНК-вакцины**. Разные типы вакцин имеют свои преимущества и недостатки технологического, иммунологического и противоземического характера. Вакцины вводят в организм разными путями: подкожно, внутрикожно, парантерально, интраназально и ингаляционно.

Вакцины депонированные – препараты, в которых **антиген** адсорбирован на гидрате окиси алюминия, алюминийевых квасцах или эмульгирован в минеральных маслах.

Вакцины ламинизированные – препараты, для изготовления которых используется **вирус**, размноженный в организме кролика.

Валентность стехиометрическая – число, показывающее, сколько **атомов** водорода может связать или заместить в соединении атом данного элемента, например, FeIII.

Валиномицин – мембранный ионофор, выполняющий роль переносчика K^+ путем его передачи от одной **молекулы** к другой по градиенту концентрации от внешней стороны **цитоплазматической мембраны** к внутренней. Связывание K^+ с валиномицином осуществляется за счет ион–дипольных связей, образующихся между карбонильными группами пептидного кольца переносчика и ионами K^+ .

Ванкомицин – **антибиотик**, синтезируемый бактериями из **филы Actinobacteria**. Вызывает **бактерицидный эффект** в отношении бактерий с **грам-положительным морфотипом**, нарушая синтез **клеточной стенки**.

Вариабельная область иммуноглобулина – N-концевая область молекулы **иммуноглобулина** или **T- клеточного рецептора**, отвечающая за спе-

цифичность. Вариабельная область образуется за счет взаимодействия **вариабельных доменов** тяжелой и легкой цепей.

Вариабельные домены, или V-домены – вариабельные N-концевые области тяжелых и легких цепей **иммуноглобулинов**, $\alpha\beta$ - и $\gamma\delta$ -цепей **T-клеточного рецептора** и $\alpha\beta$ - цепей молекул **МНС**. Взаимодействие V-доменов тяжелой и легкой цепей в молекулах антител обеспечивает образование **активного центра иммуноглобулинов**, участвующего в распознавании чужеродного антигена (рис. 267, 268).

Вариант – группа **штаммов**, отличающаяся от **типового штамма** вида одним или несколькими стабильными существенными признаками, например, антигенной структурой (**серовар**), чувствительностью к типовым фагам (фаговар), морфологией (**морфовар**), размером **генома** и содержанием Г и Ц в **ДНК (геномовар)** и т.д.

Васкулиты аллергические – группа **аллергических заболеваний**, при которых происходит системное воспалительное поражение кровеносных сосудов кожи, суставов, кишечника и, реже, сосудов легких, сердца и т.д. Провоцирующими факторами являются **инфекции** (бактериальные, вирусные), лекарственные препараты (**антибиотики, сульфаниламиды** и др.), **вакцины; иммунные сыворотки, пищевые аллергены; аутоиммунные реакции** и т.д.

Вегетативная клетка – активно растущая клетка **прокариот**.

Вегетативное размножение грибов – процесс, при котором единицей размножения служит какая-либо недифференцированная или слабо дифференцированная вегетативная структура, например, обрывок **мицелия**, или **таллоспоры**, образующиеся из элементов мицелия.

Вегетативный вирус – внутриклеточная форма вируса, представленная лишь одной молекулой нуклеиновой кислоты – **ДНК** или **РНК**.

Вегетативный клеточный цикл прокариот – жизненный цикл от одного деления клетки до другого деления. Включает несколько последовательных этапов: удвоение генетического материала, расхождение образовавшихся дочерних хромосом и деление клетки.

Везикулы актинобактерий рода *Frankia* – специфические структуры, формирующиеся на субстратном мицелии франкий (**фила *Actinobacteria***) в терминальном, латеральном или интеркалярном положении. Везикулы окружены наружным чехлом, отделяющим их от цитоплазмы клетки растения-хозяина, имеют внутренние перегородки, утолщенную «ножку» – септу, сферическую, грушевидную, булавовидную или нитчатую форму. В везикулах происходит синтез **нитрогеназы** и восстановление с ее помощью молекулярного азота (N_2) до NH_3 . Везикулы, в отличие от **бактероидов**, способны к **дiazотифии** в микроаэрофильных условиях. По истечении определенного времени одна часть зрелых везикул стареет и подвергается запрограммированной гибели, а другая способна дифференцироваться в **вегетативные клетки**.

Везикулярный вирусный стоматит – острое инфекционное поражение слизистой оболочки рта, десен, глотки, которое сопровождается везикулярны-

ми высыпаниями и вызывается **арбовирусами** рода *Visiculovirus*, семейства *Rhabdoviridae*. **Вирионы** размером 60–80х200 нм имеют пулевидную форму. Геном представлен минус-однонитевой молекулой РНК. **Капсид** имеет **спиральный тип симметрии** и покрыт **суперкапсидом**, включающим гликопротеиновые шипы. **Репродукция** протекает в цитоплазме клетки.

Вектор – самореплицирующаяся молекула **ДНК**, используемая в **генной инженерии** для переноса **генов** от организма-**донора** в организм-**реципиент**, а также для **клонирования** нуклеотидных последовательностей.

Вектор двухцистронный – клонирующий вектор, предназначенный для экспрессии двух **генов** в одной клетке млекопитающих. Гены находятся под контролем одного **промотора** и сигнала полиаденилирования.

Вектор клонирующий – молекула **ДНК** (плазмидная или вирусная ДНК), предназначенная для **клонирования** ДНК-мишени.

Векторы на основе вирусов – векторы, созданные на основе ДНК- или РНК-геномных вирусов и способные эффективно переносить генетический материал в **геном** клеток хозяина. При конструировании векторов из их состава полностью исключают **гены**, обеспечивающие **репродукцию вирусов**. Векторы, созданные на основе ДНК-содержащих вирусов, могут вмещать трансгены (фрагменты ДНК) длиной до 35 т.п.н, а РНК-геномных – до 8000 т.п.н. Векторы на основе вирусов используются для доставки терапевтических генов в клетки организма больного при **генной терапии in situ** муковисцидоза, злокачественных **опухолей** и т.д.

Венерическая лимфогранулема – инфекционное венерическое заболевание, характеризующееся поражением паховых, тазовых или бедренных **лимфатических узлов** и образованием **бубонов**, которые в дальнейшем вскрываются, формируя долго не заживающие **фистулы**. Возбудители – **хламидии** *Chlamydia trachomatis* сероваров L₁, L₂ и L₃.

Верховые дрожжи – специальные **штаммы** дрожжей, преимущественно рода *Saccharomyces*, отличающиеся активным **брожением** с обильным образованием углекислоты и этанола, в связи с чем на поверхности бродящей жидкости образуется пена, содержащая большое количество клеток дрожжей. Используются верховые дрожжи в хлебопечении, спиртовом производстве, приготовлении светлых сортов пива.

Взаимодействие факторов – зависимость действия одного фактора от уровня другого.

Вид – категория, ограничивающая генотипически связанную группу **популяций**, имеющих высокую степень подобия по независимым признакам, проверенным при строго стандартизированных условиях. В качестве молекулярных критериев вида рассматривают секвенс гена 16S **pРНК**, ДНК – ДНК-гибридизацию, секвенс белок-кодирующих **генов**.

Видовой состав сообщества – перечень **видов**, из которых состоит сообщество.

Вирион – внеклеточная, покоящаяся форма существования **вируса**, включающая в себя все составные элементы (**капсид**, **нуклеиновую кислоту**, структурные **белки**, **ферменты** и др.). Вирионы имеют морфологически разнообразную форму: сферическую, палочковидную, пулевидную, овальную, нитевидную, кубическую и сложную (**бактериофаги**). У некоторых вирусов наблюдается **полиморфизм**, например, в популяции вирусов **гриппа** встречаются сферические вирионы и нитевидные. Размеры разных вирионов колеблются от 15–25 до 300–800 нм.

Вирионы дефектные – вирусные **капсиды** без вирусного генома, формирующиеся при образовании больших дочерних популяций в условиях «перепроизводства» вирионных белков.

Вирогения – тип взаимодействия **вируса** с клеткой, при котором нуклеиновая кислота вируса встраивается в геном клетки хозяина и в последующем функционирует как его составляющая часть. Это приводит к дальнейшей синхронной **репликации** ДНК инфицированной клетки и нуклеиновой кислоты вируса. Интергративное взаимодействие характерно для **бактериофагов**, **онкогенных вирусов**, **аденовирусов** и др.

Вироидозы – заболевания растений, вызываемые **вириоидами** (табл. 33, 34).

Вироиды – инфекционные агенты, представляющие собой низкомолекулярную одноцепочечную кольцевую молекулу **РНК**, не кодирующую собственные белки и не функционирующую в качестве **иРНК**. Вироиды вызывают заболевания растений, например, веретеновидность клубней картофеля, болезнь каданг-каданг кокосовых пальм, карликовость томатов и хмеля, морщинистость плодов яблони, усыхание листьев цитрусовых и другие. Вироиды наносят значительный ущерб сельскому хозяйству. Некоторые имеют карантинное значение, например, вириод латентной мозаики персиков (табл. 33, 34). Вироиды самостоятельно реплицируются в клетках растений, индуцируя синтез вириодных РНК и используя ферменты растения – хозяина.

Виропексис – механизм **пенетрации** (проникновения) **вириона** в цитоплазму клетки в результате инвагинации участка цитоплазматической мембраны внутрь клетки и «заглатывания» вируса с образованием вокруг него эндоцитарной вакуоли (рис. 226). Эндосома затем поэтапно сливается с более крупной цитоплазматической вакуолью, а далее с лизосомой или же с внутриклеточными мембранами, включая ядерную.

Вирулентность – способность **патогенных микроорганизмов** проникать в макроорганизм, размножаться в нем и подавлять его защитные механизмы, следствием чего является развитие **инфекционной болезни**. Вирулентность отражает степень **патогенности** не всего **вида** в целом, а его различных **штаммов**. Как количественный признак вирулентность измеряется условно принятой единицей – **дозой летальной минимальной** (ЛД₅₋₁₀). К критериям, определяющим вирулентность, относят: **инфекционность**, **инвазивность**, **токсигенность**, способность к **колонизации** и длительному **персистированию**.

Вирусиндуцированные ферменты – ферменты, структура которых за-

кодирована в геноме вируса (например, **ДНК-полимераза герпесвирусов**), а синтез происходит на **рибосомах** клетки-хозяина.

Вирусная рекомбинация – обмен генетическим материалом (отдельные участки или целые гены) между двумя вирусами с разными геномами или же вариантами одного и того же вируса, различающихся некоторыми структурными особенностями их геномов.

Вирусные ДНК – макромолекулы, совмещающие в себе функции обеих **нуклеиновых кислот**. Могут быть представлены: классической двунитевой ДНК; двунитевой линейной с замкнутыми концами; двунитевой линейной с одним или с несколькими разрывами в одной цепи; двунитевой замкнутой в кольцо со свехвитками или без них; двунитевой, у которой внешняя нить замкнута в кольцо (L-нить), а у внутренней, не замкнутой, 1/3 нити отсутствует (S-нить, шорт); уникальной линейной однонитевой; однонитевой замкнутой в кольцо (табл. 27).

Вирусные РНК – макромолекулы, совмещающие в себе функции обеих **нуклеиновых кислот**. Могут быть представлены несколькими типами: однонитевой линейной молекулой; однонитевой линейной, фрагментированной на несколько сегментов (от 2 до 12); двунитевой линейной, фрагментированной на несколько сегментов; двумя однонитевыми линейными нитями, идентичными друг другу (диплоидный набор); однонитевой, фрагментированной, где каждый фрагмент замкнут в кольцо (табл. 27).

Вирусные ферменты – функционально разнообразные ферменты вируса, входящие в состав **нуклеокапсида**. Часть из них обеспечивает проникновение вирусных нуклеиновых кислот в клетку и выход из клетки дочерних популяций, а часть участвует в процессах **репликации** и **транскрипции** вирусного генома.

Вирусология – медико-биологическая дисциплина, изучающая строение, **репродукцию**, систематику, генетику и молекулярную эволюцию **вирусов**, их распространенность в природе, методы выделения и идентификации, взаимоотношения с клеткой-хозяином, а также вопросы специфической терапии и профилактики вирусных заболеваний.

Вирусы – не имеющие клеточного строения автономные генетические структуры, способные функционировать и репродуцироваться только в восприимчивых к ним живых клетках, используя для образования своего потомства генетический и белоксинтезирующий аппарат хозяина. облигатные внутриклеточные паразиты бактерий, архей, грибов, простейших, насекомых, земноводных, теплокровных животных, человека, растений (рис. 229, табл. 32). Вирусы содержат только один тип нуклеиновой кислоты – или ДНК, или РНК (исключение род *Mimivirus*), обладают наследственностью (передают потомкам основные свойства), генетической изменчивостью, способностью к адаптации к определенному хозяину, способностью вызывать **инфекционный процесс** т.д.

Вирусы «голые» – просто устроенные вирусы, состоящие из нуклеиновой кислоты, окруженной снаружи белковой оболочкой, т.е. **капсидом** и не имеющие **суперкапсида** (рис. 216).

Вирусы «одетые» – сложно устроенные вирусы, имеющие поверх **капсида** особую дополнительную внешнюю оболочку **суперкапсид** (пеплос) (рис. 216).

Вирусы интеграционные – вирусы, геном которых может быть интегрирован в геном клетки. Такие вирусы утрачивают способность вызывать **продуктивную инфекцию**. Интеграционные вирусы индуцируют злокачественное перерождение клеток или трансформируют структуру их **антигенов**.

Вирусы инфекционные – вирусы с автономной репликацией нуклеиновых кислот и циклом **репродукции**, завершающимся образованием дочерних популяций (**продуктивная инфекция**). Инфекционные вирусы угнетают функции клеток, деформируют или разрушают их (рис. 226).

Вирусы Коксаки группы А – кислотоустойчивые, РНК-содержащие **энтеровирусы** рода *Enterovirus*, семейства *Picornaviridae*, вызывающие диффузный миозит с **воспалением и некрозом** поперечнополосатых мышц. Основные механизмы передачи инфекции – **фекально-оральный** и **контактный**.

Вирусы Коксаки группы В – кислотоустойчивые, РНК-содержащие **энтеровирусы** рода *Enterovirus*, семейства *Picornaviridae*, вызывающие у человека лихорадочные заболевания с поражением центральной нервной системы, **некроз** скелетной мускулатуры, воспаление селезенки, тяжелые пустулезные ангины и т.д. Основные механизмы передачи инфекции – **фекально-оральный** и **контактный**.

Вирусы моногостальные – вирусы, имеющие узкий круг **хозяев**, например, **бактериофаги**.

Вирусы насекомых – патогенные для насекомых **поксвирусы** подсемейства *Entomopoxvirinae*; иридовирусы из родов *Iridovirus* и *Chloriridovirus* семейства *Iridoviridae*, **реовирусы** рода *Cypovirus* семейства *Reoviridae* и др. (рис. 227, табл. 30). Поражают, преимущественно, чешуекрылых, двукрылых и перепончатокрылых, вызывая у них две группы заболеваний: первая – с образованием в инфицированных клетках тканей специфических кристаллических многогранных телец-включений, содержащих ДНК- или РНК-вирионы, вторая – без формирования внутриклеточных включений с диффузно рассеянными в клетках хозяина **вирионами**.

Вирусы растений – фитопатогенные вирусы, поражающие самые разнообразные виды одно- и многолетних растений: дикорастущие и культурные, овощные и плодовые, травянистые, кустарники, деревья и др. (рис. 223–225, табл.29). Размножаясь в растении, фитопатогенные вирусы вызывают пестролистность, скручивание, бугристость и другие деформации листьев; локальный и диффузный некроз; задержку роста растений; порчу плодов и т.п.

Вирусы условно-дефектные – вирусы, имеющие мутантные геномы, дефектные в определенных условиях. Среди них часто встречаются **мутанты** по спектру **хозяев** и температурочувствительные вирусы.

Вирусы-«гетерозиготы» – вирусные частицы, в состав которых входят два различных генома вирусосов или один полный с некоторой частью второго.

Вирусы-«мутанты» – вирусные гибриды-мутанты, по структуре и **фено-**

типу отличающиеся от «родительского» типа, но имеющие его генетическую основу.

Вирусы-«химеры» – вирусные частицы, которые содержат полный геном, заключенный в **капсид**, состоящий из белка другого вируса, что происходит при транскрипции.

Вирусы-*Onc*⁻ – вирусы, не способные к непосредственной злокачественной трансформации нормальных клеток в опухолевые ввиду отсутствия в их геноме **онкогена** (*onc*⁺гена). Большинство *onc*⁻-вирусов относится к РНК-геномным **ретровирусам**, способным встраиваться в хромосому клетки рядом с **протоонкогеном**. Онкогенный эффект *onc*⁻-вирусов реализуется за счет чрезмерной активации под действием вирусных **промоторов** клеточных генов (проонкогенов), кодирующих синтез протеинкиназ и факторов роста, то есть продуктов, контролирующих процессы деления и дифференцировки клеток.

Вирусы-*Onc*⁺ – вирусы, содержащие в своем геноме особый ***onc*⁺ген (онкоген)**, обладающий трансформирующей активностью в отношении клеток хозяина при его встраивании в хромосому клетки. *Onc*⁺-вирусы оказывают прямое трансформирующее действие на клетки, придавая им способность бесконтрольно размножаться.

Вирусы-сателлиты – функционально неполноценные вирусы, **репродукция** которых происходит только в присутствии полноценного «вируса-помощника». Вирусы-сателлиты используют для своей репродукции генные продукты «вирусов-помощников».

Вискозитаксис – активное продвижение клеток **прокариот** в область с оптимальной вязкостью раствора.

Висячая капля – метод приготовления препаратов для исследования живых бактерий под **микроскопом**. Позволяет наблюдать размножение бактерий, характер их движения, развитие спор и из них **вегетативных клеток**, действие **иммунных сывороток** и др.

Витамины – низкомолекулярные органические соединения различной химической природы, необходимые в небольших количествах для нормального обмена веществ и жизнедеятельности организмов. Многие витамины являются предшественниками **коферментов**, в составе которых участвуют в различных ферментативных реакциях. Витамины подразделяют на жирорастворимые (витамины А, Д, Е, К, Q, F) и водорастворимые (витамины группы В, С, Н, Р).

Витилиго – заболевание, характеризующееся появлением на отдельных участках кожи белых пятен, вследствие разрушения пигмента меланина.

ВИЧ-инфекция, или синдром приобретенного иммунодефицита (СПИД) – **антропонозная** инфекция, в основе которой лежит нарушение Т-клеточного **иммунитета** в результате длительного циркулирования **вируса** в **лимфоцитах, макрофагах** и клетках нервной ткани. Вирус иммунодефицита человека относится к **ретровирусам** (семейство *Retroviridae*) и имеет: сферическую форму; **капсид** и **суперкапсид**, пронизанный гликопротеиновыми шипами; диплоидный геном, состоящий из двух идентичных плюс-однонитевых

молекул РНК; фермент **обратную транскриптазу** (ревертазу), необходимый для синтеза ДНК на матрице вирусной РНК (рис. 217). Вирус, проникнув в организм, разносится **кровью и лимфой** по всем органам и тканям, поражает клетки **иммунной системы** (**Т-хелперы** и **макрофаги**). Это приводит: к нарушению защитной функции иммунной системы, угнетению реакций иммунной системы на **антигены**; подавлению синтеза **антител** к ВИЧ; подавлению **фагоцитоза**; к снижению продукции **интерферона, интерлейкинов** и **комплемента**. ВИЧ-инфекция отличается тотальным поражением иммунной системы. Для антигенов ВИЧ характерна большая изменчивость. Специфическая профилактика заболевания отсутствует.

Включения, или цитоплазматические микрокристаллы прокариот – специфические балластные включения, не ограниченные мембраной и «откладываемые» в **цитоплазме** некоторыми бактериями с целью **детоксикации** поступающих из внешней среды ядовитых соединений. К таким включениям относят: кристаллы элементарного селена, кристаллы элементарного теллура, кальция и т.д. (рис. 86).

Внутренние белки вирусов – белки, входящие в состав **нуклеокапсида**. Обеспечивают не только правильную упаковку генома вируса, но и выполняют структурную и ферментативную функции.

Внутренняя интегральная антенна – **светособирающий комплекс**, имеющий постоянный состав и занимающий проксимальное положение по отношению к **реакционному центру** (окружает реакционный центр) **фотосинтетического аппарата** бактерий, способных к **аноксигенной фототрофии**.

Водородная связь – сравнительно слабое электростатическое притяжение между электроотрицательным **атомом** молекулы (кислород, азот) и электроположительным атомом водорода, ковалентно связанным с другим электроотрицательным атомом той же или соседней **молекулы**.

Водородная хемолитотрофия – тип **энергетического метаболизма**, осуществляемый **водородными прокариотами**. Основан на окислении молекулярного водорода, при диссимиляции которого освобождающаяся энергия ассимилируется в форме **Pmf**. Окисление водорода может происходить в аэробных и анаэробных условиях.

Водородные прокариоты – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea*, способные к **водородной хемолитотрофии** и получающие энергию в форме **Pmf** при окислении молекулярного водорода молекулярным кислородом: $H_2 + 1/2 O_2 \rightarrow H_2O$. Большинство водородных бактерий содержит мембраносвязанную гидрогеназу, передающую **электроны** в **электрон-транспортную цепь** на уровне **цитохрома b-типа**, в связи с чем $НАДН^+$ у них образуется путем **обратного транспорта электронов**. Лишь небольшое число видов имеют две **гидрогеназы**: мембраносвязанную и $НАД^+$ -зависимую гидрогеназу, обеспечивающую образование **восстановительных эквивалентов** ($НАДН^+$). Часто водородные бактерии сочетают **водородную хемолитотрофию** с **миксотрофией** или **углеродной автотрофией**, используя в качестве универсального одно-

углеродного блока CO_2 , который ассимилируется в **цикле Кальвина-Бенсона** или **цикле Ивенса-Бьюкенена**. Многие водородокисляющие литотрофы могут адаптивно переходить на **фототрофию** и **хемоорганотрофию**. Способностью к водородной хемолитотрофии обладают представители разнообразных родов из бактериальных **фил: Aquificae** (*Hydrogenobacter*, *Calderobacterium* и др.), **Proteobacteria** (*Paracoccus*, *Acidithiobacillus*, *Desulfobacterium* и др.); **Firmicutes** (*Bacillus*), **Actinobacteria** (*Nocardia*), а также археотных **фил: Crenarchaeota** (*Metallosphaera*) и **Euryarchaeota** (*Archaeoglobus*). Водородные прокариоты являются **первичными продуцентами** в наземных и подводных гидротермах, участвуют в трофических ассоциациях в качестве компонентов **микробных матов**, выступают в роли симбионтов **простейших** и погонофор.

Водоросли – разнообразная группа **эукариот**, имеющая хлоропласты и способная к **оксигенной фототрофии**. Среди них известны следующие формы: одноклеточные (неподвижные или подвижные с помощью жгутиков); колониальные (состоят из нескольких или многих клеток, одинаковых по форме и функциям); многоклеточные (состоят из слабо дифференцированных клеток и тканей, образующих **таллом**). Цвет водорослей определяется пигментами, присутствующими в их клетках. Например, зеленый цвет слоевищ зеленых водорослей (отдел *Chlorophyta*) обусловлен преобладанием **хлорофиллов а** и **в** над другими пигментами, а желто-зеленый цвет водорослей отдела *Xanthophyta* обеспечивается присутствием в клетках хлорофилла **с** и отсутствием хлорофилла **в**. Водоросли заселяют морские и пресные водоемы, различные типы почв, болота и т.д. Одни из них являются свободноживущими, другие вступают в **симбиоз** с морскими беспозвоночными животными (губки, коралловые полипы и др.), третьи, обитающие на поверхности и в толще почв, а также на коре деревьев и скальных породах, вступают в симбиотические отношения с грибами (**аскомицеты**) с формированием **лишайников**. Водоросли являются **первичными продуцентами** и играют важную роль в круговороте веществ в природе.

Водяные бани-шейкеры – линейные (40–360 качаний в 1 мин.) и орбитальные (20–200 об/мин) качалки, предназначенные для подращивания микробных культур при шутелировании для подготовки биопроб. Оснащены системой терморегулирования.

Возбудители газовой гангрены (род Clostridium) – группа неподвижных или подвижных с помощью **жгутиков** палочковидных бактерий с **грамположительным морфотипом** (*Clostridium perfringens*, *C. septicum*, *C. histolyticum*, *C. novyi* и др.). Образуют расположенные субтермально **эндоспоры**. *C. perfringens* в организме человека и животных формирует **капсулу**. Строгие **анаэробы** и **хемоорганогетеротрофы** с бродильным типом метаболизма. Возбудители **газовой гангрены** подразделяются на **серовары** по способности продуцировать различные по антигенной структуре **экзотоксины**, обладающие летальным, дермонекротизирующим и, в некоторых случаях, гемолитическим свойствами (рис. 87А). Так, например, *C. perfringens* делится на шесть серо-

варов (А, В, С, D, E, F), *C.novyi* на четыре – А, В, С, D и т.д. Мишенями для основных токсинов являются биологические мембраны в различных тканях. Их повреждение приводит к нарушению клеточной проницаемости, что сопровождается последующим **отеком** и повреждением тканей, характерными для газовой гангрены. Клостридии широко распространены в почве, на дне пресных и соленых водоемов, в кишечнике человека и животных. Возбудителей газовой гангрены относят к семейству *Clostridiaceae*, порядку *Clostridiales*, классу *Clostridia*, филе *Firmicutes*.

Возбудители холеры (*Vibrio cholerae*: биовар *asiaticae* и биовар *eltor*) – изогнутые или прямые палочки с **грамотрицательным морфотипом**, характеризующиеся **полиморфизмом**. Имеют один полярно расположенный **жгутик**, снабженный чехлом. **Факультативные анаэробы** и **хемоорганогетеротрофы** с окислительным и бродильным типами метаболизма и оптимальной температурой роста 37°C. Оксидаза-положительны. Холерные вибрионы имеют два **антигена**: **О-антиген** (термостабильный) и **Н-антиген** (термолабильный). Факторами **патогенности** холерных вибрионов являются: жгутики, позволяющие быстро колонизировать эпителий кишечника; муциназа – фермент, разжижающий слизь и облегчающий проникновение бактерий к поверхности эпителия; **нейроминидаза**; **эндотоксин** и **экзотоксины**. Основная роль в развитии симптомов **холеры** принадлежит энтеротоксину – холерогену (термолабильный белок). Он вызывает повышение содержания внутриклеточного **цАМФ** и соответственно способствует гиперсекреции солей и выходу из клеток воды, т.е. возникновению одного из симптомов холеры. Возбудители холеры относятся к роду *Vibrio*, семейству *Vibrionaceae*, порядку «*Vibrionales*», классу *Gamma proteobacteria*, филе *Proteobacteria*.

Возбудитель болезни – микроорганизм, способный вызывать **инфекционный процесс**. Важнейшими свойствами возбудителя являются **патогенность, вирулентность, адгезивность, инвазивность, токсигенность**.

Возбудитель ботулизма (*Clostridium botulinum*) – крупные палочки с **грамположительным морфотипом** и подвижные с помощью перитрихиальных **жгутиков**. **Эндоспоры** расположены терминально и субтерминально. Облигатные **анаэробы** с оптимальной температурой роста и токсинообразования в интервале от 28 до 35 °С. **Хемоорганогетеротрофы** с бродильным типом метаболизма. Бактерии имеют **Н- и О-антигены**, являющиеся общими для всех восьми **сероваров** возбудителя: А, В, C_{1(α)}, C_{2(β)}, D, E, F, G. Наиболее опасными для человека являются **токсины** (Zn²⁺ зависимые эндопептидазы) сероваров А, В, Е и F, оказывающие нейротоксическое и гемолизирующее действие. Они выделяются клостридиями при размножении в пищевых продуктах, в организме человека и животных, на **питательных средах**. Возбудители ботулизма широко распространены в почве, воде и придонном иле, где они длительное время сохраняются в виде эндоспор и инфицируют рыб. Споры обнаруживаются также в кишечнике человека и животных. Возбудитель ботулизма включен в семейство *Clostridiaceae*, порядок *Clostridiales*, класс *Clostridia*, филу *Firmicutes*.

Возбудитель дифтерии, или палочка Клебса-Лэфлера (*Corynebacterium diphtheriae*) – тонкие слегка изогнутые, склонные к **полиморфизму**, палочки с **грамположительным морфотипом** и с характерным расположением клеток в мазках в виде латинских букв V, Y, L и т.д. Концы палочек имеют булавовидные утолщения, содержащие зерна **метахроматина** (тельца Бабеша-Эрнста). Дифтерийные палочки располагают **капсулой** и **фимбриями**, обеспечивающими **адгезию** клеток к эпителию слизистой оболочки. Неподвижны, не образуют спор, **факультативные анаэробы**, **хемоорганогетеротрофы** с бродильным типом метаболизма. Для выделения чистой культуры дифтерийных бактерий используют селективные **питательные среды** (сывороточные и теллуритовые). У *C. diphtheriae* известны три **биовара**: *gravis* – короткие палочки неправильной формы; *mitis* – длинные изогнутые полиморфные палочки, содержащие много **телец Бабеша-Эрнста**; *intermedius* – крупные бочковидные палочки. Возбудитель **дифтерии** имеет **О-** и **К-антигены**, образует **бактериоцины** (корицины) и продуцирует мощный фактор патогенности – дифтерийный **токсин**, ингибирующий синтез **белка** в организме. Токсинообразование связано с состоянием **лизогении** (β -бактериофаг несет ген *tox*, кодирующий структуру токсина). *C. diphtheriae* синтезирует **гиалуронидазу**, **нейраминидазу**, **фибринолизин**, обеспечивающие проникновение бактерий в ткани, в том числе и в **кровь**. **Источник инфекции** – больной человек или **микробоноситель**. Основными путями передачи инфекции являются **воздушно-капельный** и **воздушно-пылевой**. Возможно заражение возбудителем дифтерии через предметы, используемые больным (игрушки, белье и т.п.), и инфицированные продукты питания. Возбудитель принадлежит к роду *Corynebacterium*, семейству *Corynebacteriaceae*, порядку *Actinomycetales*, классу *Actinobacteria*, **филе Actinobacteria**.

Возбудитель кампилобактериоза (род *Campylobacter*) – подвижные с помощью **жгутиков** спирально или чайкообразно изогнутые палочки с **грам-отрицательным морфотипом**. **Микроаэрофилы**, требующие для своей жизнедеятельности повышенного содержания CO_2 в окружающей среде (10–15%). **Хемоорганогетеротрофы** (используют **аминокислоты** и органические кислоты). Оксидаза-положительны и инертны к **углеводам**. В патологии человека в качестве возбудителя **кампилобактериоза**, протекающего в форме острого **гастроэнтерита**, значимы *C. jejuni*, *C. coli*, *C. lari*. По термостабильному соматическому **О-антигену штаммы** кампилобактеров подразделяются на 60 **сероваров**, по термолабильному поверхностному **Н-антигену** – на 50 сероваров. Жгутики обеспечивают перемещение кампилобактеров вдоль эпителия, а специфические поверхностные **адгезины** способствуют колонизации слизистой кишечника. Бактерии продуцируют термолабильный и термостабильный **энтеротоксины**. Первый способствует увеличению уровня внутриклеточного **цАМФ**, что приводит к выходу жидкости и электролитов из клеток в просвет кишечника, а второй, являясь **эндотоксином**, освобождается после гибели бактерий. Кампилобактериальные гастроэнтериты распространены в различных регионах мира. **Источник инфекции** – животные и птицы (преимущественно

домашние и сельскохозяйственные), от которых кампилобактеры попадают в организм человека. Возбудитель включен в семейство *Campylobacteriaceae*, порядок *Campylobacterales*, класс *Epsilonproteobacteria*, **фи́лу *Proteobacteria***.

Возбудитель коклюша (*Bordetella pertussis*) – неподвижные, мелкие, овоидные палочки с **грамотрицательным морфотипом**, образующие **капсулу**. Строгие **аэробы** и **хемоорганогетеротрофы** с дыхательным типом метаболизма. Каталаза-положительны. *B.pertussis* имеет восемь **агглютиногенов**, ведущим из которых является 1.2.3. В зависимости от наличия ведущих агглютиногенов, принято выделять четыре **серотипа** (1.2.0; 1.0.3; 1.2.3 и 1.0.0). Основными факторами **патогенности** возбудителя **коклюша** являются: коклюшный **экзотоксин** (действует на систему **цАМФ**, угнетает способность **фагоцитов** к **хемотаксису**, вызывает лимфоцитоз, стимулирует выработку инсулина и т.д.); аденилатциклаза; цитотоксин (вызывает повреждения, приводящие к гибели мерцательного эпителия трахеи); гистаминсенсibiliзирующий фактор (повышает чувствительность клеток к повреждающему действию **гистамина**); **гемагглютинин** (обладает цитотоксическим эффектом); **фимбрии** (способствуют **адгезии** возбудителя на клетках мерцательного эпителия дыхательных путей) и др. *B.pertussis* патогенен только для человека и передается воздушно-капельным путем. **Источником инфекции** являются больные люди с любой формой **инфекционного процесса** (типичной, стертой, носитель). **Входные ворота инфекции** – верхние дыхательные пути. Возбудитель включен в род *Bordetella*, семейство *Alcaligenaceae*, класс *Betaproteobacteria*, **фи́лу *Proteobacteria***.

Возбудитель лепры, или проказы (*Mycobacterium leprae*) – неподвижные прямые или слегка изогнутые палочки с заостренными концами или колбовидными вздутиями на концах. Имеют **грамположительный морфотип**. **Аэробы** и **нейтрофилы** с оптимальной температурой роста 37–38°С. **Хемоорганогетеротрофы**; оксидаза-положительны. В лепрозных узлах (лепромах) и лепроматозных тканях встречаются в громадных количествах и лежат в виде «связок сигар». Лепрозные микобактерии являются внутриклеточными **паразитами** и не культивируются на **питательных средах**. Экспериментальное заражение различных животных не приводит к развитию заболевания. Единственным **источником инфекции** является больной человек. Распространение *M. leprae* от человека к человеку происходит **воздушно-капельным путем** или **контактным** через поврежденную кожу. Возбудитель **лепры** принадлежит к семейству *Mycobacteriaceae*, порядку *Actinomycetales*, классу *Actinobacteria*, **фи́ле *Actinobacteria***.

Возбудитель листериоза (*Listeria monocytogenes*) – подвижные с помощью перитрихальных **жгутиков** бактерии с **грамположительным морфотипом**. **Полиморфны**, образуют клетки от кокковидной до палочковидной и, иногда, нитевидной формы длиной от 20 до 96 мкм. В мазках располагаются в виде коротких цепочек (3–5 клеток) или в виде «палисадника», или V- и Y-образно. **Факультативные анаэробы** и **нейтрофилы** с диапазоном

температуры от 3 до 45°C. **Хемоорганогетеротрофы**. Каталаза-положительны и оксидаза-отрицательны. Внутриклеточные **факультативные паразиты**. *L.monocytogenes* обладает **О- и Н-антигенами**. К факторам патогенности листерий относят: **эндотоксин**; интерналин – белок, облегчающий проникновение бактерий в **макрофаги** и эндотелиоциты; листериолизин О, вызывающий повреждение мембран фаголизосом; **фосфолипазы** – ферменты, обеспечивающие растворение клеточной мембраны и проникновение бактерий в клетки. *L.monocytogenes* способна инициировать полимеризацию **актина** клеток хозяина и использовать этот процесс для передвижения через **цитоплазму** клеток млекопитающих. Полимеризация актина нарушает подвижность **макрофагов** и приводит к их аккумуляции в кровотоке. *L.monocytogenes* вызывает полиморфное заболевание – **листериоз**. Возбудитель относится к роду *Listeria*, семейству «*Listeriaceae*», порядку *Bacillales*, классу *Bacilli*, **филе Firmicutes**.

Возбудитель сибирской язвы (*Bacillus anthracis*) – неподвижные, крупные палочки с обрубленными под прямым углом концами, имеющие **грамположительный морфотип** и **капсулу** белковой природы. В клиническом материале бактерии располагаются парами или в виде коротких цепочек. **Факультативные анаэробы, хемоорганогетеротрофы** с дыхательным типом метаболизма и **нейтрофилы** с оптимальной температурой роста 35–37°C. *B. anthracis* содержит **О- и К-антигены**. **Патогенность** возбудителя сибирской язвы связана с капсулой (защита от **фагоцитов**) и **токсином**, который состоит из трех компонентов: протективного **антигена** – опосредует проявление активности других компонентов; летального фактора – проявляет цитотоксический эффект и вызывает **отек** легких; отечного фактора – вызывает развитие отеков различных тканей. Возбудитель относится к роду *Bacillus*, семейству *Bacillaceae*, порядку *Bacillales*, классу *Bacilli*, **филе Firmicutes**.

Возбудитель столбняка (*Clostridium tetani*) – подвижные с помощью **жгутиков** палочки с **грамположительным морфотипом**, располагающиеся в мазках одиночно или цепочками. Диаметр терминальных **эндоспор** *C.tetani* превышает толщину клетки, вследствие чего они напоминают «теннисные ракетки» или «барабанные палочки». *C.tetani* – **облигатный анаэроб** и **хемоорганогетеротроф**. Имеет групповой **О-антиген** и типоспецифический **Н-антиген**, по которому выделяют 10 **сероваров** бактерий. Все серовары продуцируют идентичные экзотоксины – **тетаноспазмин** и **тетанолизин**, являющиеся сильнейшими ядами. Возбудитель **столбняка** принадлежит к семейству *Clostridiaceae*, порядку *Clostridiales*, классу *Clostridia*, **филе Firmicutes**. *C.tetani* широко распространен в окружающей среде, куда попадает в виде спор, а иногда и **вегетативных клеток**, из кишечника человека и различных животных с фекалиями.

Возбудитель туберкулеза (*Mycobacterium tuberculosis*) – неподвижные, необразующие спор, медленно растущие кислотоустойчивые палочки или длинные ветвящиеся нити. Бактерии имеют **грамположительный морфотип**, образуют микрокапсулу и формируют **Л-формы**, сохраняющие способность к инфицированию. **Аэробы** с оптимальной температурой роста 37–38°C и **хемо-**

органогетеротрофы с метаболизмом дыхательного типа. Для микобактерий характерно преобладание в клеточной стенке **миколовых кислот** и их производных, что определяет их устойчивость к высушиванию и **дезинфектантам**, а также обеспечивает длительное сохранение **контагиозности** возбудителя. **Антигены** возбудителя **туберкулеза** представлены белковыми, полисахаридными и липидными компонентами клеток. Заражение *M.tuberculosis* происходит в основном **воздушно-капельным** путем, реже **контактным** (через кожу и слизистые оболочки). **Источником инфекции** является больной человек. Возбудитель принадлежит к роду *Mycobacterium*, семейству *Mycobacteriaceae*, порядку *Actinomycetales*, классу *Actinobacteria*, **филе Actinobacteria**.

Возбудитель туляремии (*Francisella tularensis*) – неподвижные полиморфные палочки с **грамположительным морфотипом**, образующие небольшую **капсулу**. Размножаются **почкованием**. Строгие **аэробы** и **хемоорганогетеротрофы** с окислительным типом метаболизма и температурным оптимумом 36–37°C. Имеют два антигенных комплекса – **О-антиген** и **Vi-антиген** (антиген вирулентности). *F.tularensis* являются факультативными внутриклеточными **паразитами** и вызывают **туляремию** у человека. Возбудитель принадлежит к роду *Francisella*, семейству *Francisellaceae*, порядку *Thiotrichales*, классу *Gammaproteobacteria*, **филе Proteobacteria**.

Возбудитель чумы (*Yersinia pestis*) – неподвижные, образующие **капсулу** овоидные палочки, склонные к **полиморфизму**. Образуют нитевидные, колбовидные или шарообразные формы с **грамотрицательным морфотипом**. **Хемоорганогетеротрофы** и **факультативные анаэробы** с температурным оптимумом 28-30°C, продуцирующие **бактериоцины** (пестицины), обладающие иммуногенными свойствами. Оксидаза-отрицательны и каталаза-положительны. *Y. pestis* содержит несколько **антигенов**, например, **О-, К-антигены**, **F1-антиген** оболочки, предохраняющий бактерии от поглощения **фагоцитами**, **V/W (Vi)-антиген**, проявляющий антифагоцитарные свойства и обеспечивающий внутриклеточное размножение бактерий, и ряд других. Иерсинии продуцируют ферменты агрессии – **гиалуронидазу, коагулазу, гемолизин, фибринолизин, протеазу**, инактивирующую **C3b** и **C5a** компоненты **комплемента** и др. Возбудитель **чумы** относится к роду *Yersinia*, семейству *Enterobacteriaceae*, порядку «*Enterobacteriales*», классу *Gammaproteobacteria*, **филе Proteobacteria**.

Возбужденное состояние – богатое энергией состояние **атома** или **молекулы**, возникающее в результате поглощения энергии.

Воздушно-капельный путь передачи возбудителя – путь, при котором возбудитель болезни проникает в макроорганизм через воздух, содержащий частицы жидкости, зараженные возбудителем инфекционной болезни. Характерен для **дифтерии, гриппа, скарлатины, ветряной оспы** и др.

Воздушно-пылевой путь передачи возбудителя – путь, при котором возбудитель болезни проникает в макроорганизм через воздух, содержащий частицы пыли, зараженные возбудителем инфекционной болезни. Возможен лишь

при болезнях, возбудители которых способны определенное время выживать вне организма, т.е. устойчивые к высушиванию, действию Уф-излучения и т.д. (**туберкулез, натуральная оспа, сибирская язва, туляремия**).

Воздушные гифы грибов и актинобактерий (фила *Actinobacteria*) – гифы, образующиеся над поверхностью агаризованной питательной среды.

Воска – сложные эфиры высших жирных кислот и высших одно- и двухатомных спиртов с числом атомов углерода от 16 до 22.

Воспаление – реакция организма в ответ на инфекцию и повреждение тканей, протекающая с участием в ней некоторых групп **медиаторов**. Воспалительная реакция характеризуется: повышением проницаемости сосудов; накоплением жидкости и клеток в **очаге инфекции** или физического повреждения; формированием болевого ощущения, повышением температуры.

Воспалительные CD4 Т-клетки, или Тн1-клетки воспаления – субпопуляция **Т-лимфоцитов**, обеспечивающая **клеточный иммунный ответ** и способствующая активному внутриклеточному уничтожению **макрофагами** патогенных микроорганизмов (**возбудители лепры, туберкулеза, чумы**). Способны также приводить **антигены** возбудителя в иммуногенную форму. Тн1-клетки узнают антиген, ассоциированный с **молекулами МНС II класса**, и после взаимодействия с макрофагами, усиленно продуцируют **цитокины**: 1. **γ-интерферон** – инициирует биохимические изменения макрофагов и усиливает их антибактериальные свойства; 2. **Фактор некроза опухолей (ФНОα)** – активирует макрофаги, в связи с чем они наряду с антибактериальными свойствами приобретают способность разрушать опухолевые клетки.

Воспалительные клетки – клетки, не способные к самостоятельной идентификации **антигена**, но участвующие в развитии **иммунного ответа**. К таким клеткам относятся **макрофаги, НК-клетки, тучные клетки**.

Восстанавливающие соединения – вещества различной химической природы, которые добавляют в **питательные среды**, предназначенные для культивирования **анаэробных** микроорганизмов с целью оптимизации окислительно-восстановительного потенциала (Eh) среды. В качестве восстановителей используют 0,1%-ные растворы тиогликолята натрия, цистеина, аскорбиновой кислоты и др.

Восстанавливающий агент, или восстановитель – **донор электронов** в окислительно-восстановительной реакции.

Восстановительные эквиваленты – эндогенные редокс-ферменты с **НАД-, НАДФ-, ФАД- и ФМН-простетическими группами**, служащие восстановителями при **углеродной автотрофии**, биогенезе клеточных структур, биосинтезе эндогенных и экзогенных **полимеров** (рис. 110–111).

Восстановление – приобретение соединением **электронов** или **протонов**.

Вращательная диффузия мембранных липидов – вращение молекул **липидов** вокруг своих продольных осей в пределах одного монослоя плазматической мембраны.

Временные паразиты – организмы, посещающие хозяина только для питания или случайно попавшие в его организм и живущие в нем короткое время.

Время генерации – 1. Время, требующееся для удвоения числа клеток в экспоненциально растущей популяции. 2. Среднее время между двумя делениями клетки прокариот.

Время термической гибели – время, в течение которого погибают бактерии определенного вида в данной среде и при данной температуре. Определяется экспериментально для каждого вида прокариот.

Вспомогательный пигмент – пигмент, как правило, не входящий в состав фотосинтетического активного центра фототрофов.

Вставка – сегмент ДНК, встроенный в клонирующий вектор.

Вторая биосфера – подводные оазисы, представляющие собой локальные экосистемы с упрощенным биологическим циклом, в которых источником энергии и конструктивного материала служат земные недра.

Вторичная структура белка – пространственная организация локальных фрагментов полипептидной цепи, стабилизированная водородными и гидрофобными связями. Распространенными типами вторичной структуры белков являются: α -спираль и β -структура. α -Спираль образуется за счет закручивания остова полипептидной цепи в спираль вдоль длинной оси молекулы. На один виток α -спирали приходится в среднем 3,6 аминокислотных остатков. Шаг спирали составляет 0,54 нм. α -Спираль стабилизирована водородными связями, образованными между водородом и кислородом пептидных групп разных аминокислот, отстоящих друг от друга на три других аминокислоты. α -Спираль построена исключительно из одного типа стереоизомеров аминокислот и может быть как левозакрученной, так и правозакрученной. В белках преобладают правозакрученные спирали. В β -структуре остовы пептидных цепей не скручены в спираль, а имеют зигзагообразную конфигурацию (структура складчатого листа). Такая структура удерживается водородными связями между пептидными группами ($-\text{NH}-$ и $-\text{CO}-$). Для сближения этих групп и формирования связей пептидная цепь образует складки, в результате чего β -структура имеет двойную складчатость: крупные складки в результате поворота цепи на 180° и мелкие изгибы цепи в пределах одной складки. Прилежащие друг к другу участки цепи в β -структуре могут быть направлены N-концами в противоположные стороны (антипараллельная ориентация), либо в одну сторону (параллельная ориентация). Для образования β -листов важны небольшие размеры боковых групп аминокислот, среди которых преобладают обычно глицин и аланин.

Вторичные анаэробы – бактерии, получающие энергию в процессе дыхания и использующие в качестве доноров электронов в окислительно-восстановительных реакциях все несбраживаемые продукты первичных анаэробов, а в качестве акцепторов электронов – экзогенные неорганические соединения. Важнейшими донорами электронов для вторичных анаэробов вы-

ступают: H_2 и/или $HCOOH$; CH_3COOH и/или C_2H_5OH ; летучие жирные кислоты, а акцепторами электронов – Fe^{3+} , NO_3^- , S^0 и ее соединения, CO_2 .

Вторичные первичные продуценты – пурпурные и зеленые аноксигенные фототрофные бактерии, использующие в процессе фотосинтеза в качестве доноров электронов при углеродной автотрофии различные соединения – H_2S , H_2 , органические кислоты, которые высвобождаются в результате анаэробной деструкции органического вещества, синтезированного первичными продуцентами (водоросли, цианобактерии и хемолитоавтотрофы).

Вторичный метаболит – вещество, не являющееся обязательным для роста или функционирования клетки, но синтезирующееся в стационарной фазе. Обычно участвует в защите клеток микроорганизмов от тех или иных воздействий. Например, вторичными метаболитами являются антибиотики, бактериоцины и др.

Вторичный отстойник – сооружение, в котором при очистке сточных вод происходит отделение активного ила от воды. Часть активного ила вновь возвращается в систему очистки, а часть, образовавшаяся в результате роста микроорганизмов, поступает на иловые площадки с последующим вывозом после обезвоживания на поля.

Вторичный транспорт – транспорт субстратов в клетку за счет энергии трансмембранного электрохимического потенциала катионов H^+ или Na^+ , т.е. Pmf или Smf соответственно.

Входные ворота инфекции – ткани организма, через которые патогенные микроорганизмы проникают в макроорганизм. Входные ворота инфекции часто определяют локализацию возбудителя в организме человека, а также патогенетические и клинические особенности инфекционной болезни. Для одних микроорганизмов существуют строго определенные входные ворота, для других они могут быть различны и вызывать специфические по своим клиническим проявлениям болезни.

Вырожденность генетического кода – соответствие нескольких кодонов одной аминокислоте.

Высокоаффинные порины – интегральные белки наружной мембраны, образующие непостоянно открытые гидрофильные каналы. Имеют высокую специфичность по отношению к субстратам и обеспечивают энергозависимый транспорт в периплазматическое пространство крупных молекул, находящихся в окружающей среде в низких концентрациях. Например, порины $FerA$ и Cir транспортируют хелаты железа, а порин $BtuB$ – витамин B_{12} .

Высокоэнергетическое соединение – соединение, гидролиз которого в стандартных условиях сопровождается значительным уменьшением свободной энергии.

Выход вирусов из клетки путем «взрыва» – конечная стадия репродуктивного цикла, характеризующаяся одновременным выходом большого числа вирионов. Выход дочерних популяций сопровождается разрушением плазматической мембраны и лизисом клетки. Такой способ выхода характерен

для вирусов, не имеющих **суперкапсида** – **пикорна-, герпес-, парамиксовирусы** и т.д.

Выход вирусов из клетки путем почкования – заключительный этап репродукции «одетых» вирусов, при котором **нуклеокапсиды** фиксируются на клеточной цитоплазматической мембране, модифицированной вирусными белками, и постепенно выпячивают ее. Затем почка, содержащая нуклеокапсид, отделяется от клетки, приобретая **суперкапсид** (рис. 226). При таком механизме выхода клетка может сохранять жизнеспособность и, в той или иной мере, свои функции. Почкование свойственно **ортомиксовирусам, ретровирусам** и др.

Выщелачивание металлов – извлечение металлов из бедных руд и различных отходов с помощью микроорганизмов.

Г+Ц, в мол. % – один из критериев **таксономии**, представляющий собой отношение суммы **гуанина** и **цитозина** к общему содержанию оснований в молекуле **ДНК** (мол. %). У **прокариот** этот показатель колеблется в пределах от 16 до 80%, у **водорослей** – 36–70%, у **простейших** – 20–70%, у **позвоночных** – 35–45%.

Газ – агрегатное состояние вещества, в котором энергия теплового движения его частиц (**молекул, атомов, ионов**) значительно превосходит энергию взаимодействия между ними, в связи с чем частицы движутся свободно и заполняют весь предоставленный им объем.

Газовая гангрена – раневая полимикробная анаэробная **инфекция**, возникающая при загрязнении ран почвой, содержащей эндоспоры **возбудителей газовой гангрены** (*Clostridium perfringens*, *C. novyi*, *C. septicum* и др.). Сопровождается **интоксикацией, некрозом** тканей в результате уменьшения или полного отсутствия кровоснабжения, развитием **отека**, общими септическими проявлениями. Некроз мышечной ткани обусловлен действием выделяемых ферментов: **коллагеназы, гиалуронидазы и лецитиназы**.

Газовые везикулы – сложноорганизованные инертные структуры **прокариот**, окруженные однослойной белковой **неунитарной мембраной** и заполненные газом, аналогичным по составу газу в окружающей среде. Обеспечивают водным прокариотам **пассивную подвижность за счет изменения плавучести** и придают им способность оставаться в воде во взвешенном состоянии. Газовые везикулы присутствуют в клетке поодиночке или образуют агрегаты (рис. 79).

Газон – метод посева микроорганизмов на твердую **питательную среду** сплошным слоем.

Газообразная фаза почвы – почвенный воздух, который заполняет многочисленные поры почвы и находится в состоянии газообмена с атмосферным воздухом. Состоит из пяти фракций: свободной, защемленной, адсорбированной, растворенной в почвенной влаге и в виде пузырьков. Содержит: CO_2 , O_2 , пары воды, микрогазы (NO_2 , N_2O , N_2 , NH_3 , H_2S , H_2 , CH_4 , CO), летучие углеводороды (этан, бутан, пропан и др.), меркаптаны, летучие соединения ртути и т.д.

Галлы – аномальные патологические разрастания на органах растений, вызываемые представителями домена *Bacteria*, **вирусами, грибами**, а также нематодами и насекомыми. Например, неопластический рост стеблей (корончатые галлы) у двудольных растений является результатом интеграции Т-ДНК фитопатогенной бактерии *Agrobacterium tumefaciens* в хромосому растительной клетки (рис. 167).

Галоалкалифилы – особая группа представителей домена *Bacteria* и домена *Archaea*, сочетающая в себе свойства экстремальных **галофилов** и **алкалифилов**. Галоалкалифилы обитают в содовых озерах с повышенным содержанием NaCl (15% и более) и высоким значением pH – 11–12 (рис. 15–16, табл.7).

Галогенсодержащие, или галогенированные органические вещества – большая группа токсикантов, синтетических веществ, а также соединений, образующихся в больших количествах в природных абиотических и биотических процессах (например, продукты выделения морских водорослей). Как правило, устойчивость галогенированных органических веществ к микробному разрушению определяется особенностями их химического строения и увеличивается в ряду заместителей J, Br, Cl, F, а также с возрастанием числа замещающих групп. Разложение галогенированных соединений осуществляется **аэробными** и **анаэробными** микроорганизмами при ферментативном расщеплении связи углерод – галоген в процессах: восстановительного **дегалогенирования**, катализируемого редуктазами с замещением атома галогена водородом; оксигенолитического **дегалогенирования**, катализируемого **моно-** и **диоксигеназами** с замещением атома галогена гидроксильной группой, кислород в которой происходит из молекулярного O₂; гидролитического **дегалогенирования**, катализируемого галогендигидролазами с замещением атома галогена гидроксильной группой из воды; внутримолекулярного нуклеофильного замещения атома галогена соседней гидроксильной группой с образованием эпоксидов и т.д.

Галореспирация – тип **анаэробного дыхания**, где **донорами электронов** выступают молекулярный водород или органические соединения, а терминальными **акцепторами** служат крайне токсичные хлорароматические вещества, например, 3-хлорбензоат, тетрахлорэтан и др. Токсичность хлорароматических соединений часто прямо пропорциональна числу атомов хлора в молекуле. При галореспирации имеет место восстановительное дехлорирование терминального акцептора электронов, т.е. отнятие атомов Cl⁻ от молекулы путем восстановления связи C–Cl с образованием связи C–H. Галореспирация характерна для **литотрофных** бактерий из родов *Dehalobacter*, *Dehalococcoides*, *Dehalospirillum*, а также некоторых **сульфатредуцирующих прокариот**, например, представителей бактерий из родов *Desulfomonile* и *Desulfobacterium*.

Галородопсин – светозависимая ретинальсодержащая хлоридная помпа **экстремально галофильных архей** с адсорбционным максимумом в области 576 нм. Галородопсин осуществляет активный транспорт ионов Cl⁻ в клетку, что сопровождается поступлением в нее H⁺ и экспортом из нее Na⁺ в ре-

зультате Na^+/H^+ **антипорта**. Физиологический смысл этого процесса состоит в восполнении клетками потерь ионов Cl^- , которые происходят под действием трансмембранного градиента **протонов (Pmf)**. Ионы Cl^- требуются экстремально галофильным археям для уравнивания концентрации ионов K^+ , необходимых для нормальной работы **ферментов**, осмотической адаптации и т.п.

Галотолерантные организмы – прокариоты, приспособившиеся к резким колебаниям солености в местах обитания и способные переносить концентрацию NaCl до 10%.

Галофилы – обобщенное название микроорганизмов, растущих на средах с повышенным содержанием минеральных солей. Обычно это морские формы или обитатели соленых озер. Уровень галофилии таких организмов определяется по количеству NaCl в среде.

Галоцисты – специализированные покоящиеся формы, образующиеся в гипогалинных условиях (при солености ниже оптимальной) **экстремально галофильными археями** за счет дифференциации всей **вегетативной клетки**. Представляют собой округлые клетки, собранные в группы и окруженные общим чехлом. В комфортных для галоархей условиях (гипергалинных) прорастают с образованием вегетативного потомства.

Гальванотаксис – движение клеток **прокариот** либо к катоду, либо к аноду.

Гамета – репродуктивная гаплоидная клетка многоклеточного организма.

Гаплоидный – термин, характеризующий организм (клетку), у которого имеется один набор хромосом.

Гаптен, или неполный антиген – низкомолекулярное соединение, не способное запускать **иммунный ответ**, в частности, вызывать образование **антител**, но обладающее **антигенностью**. Это позволяет ему взаимодействовать с «готовыми» специфическими антителами. Гаптены не распознаются **иммунокомпетентными клетками**, но они могут стать иммунными при связывании с высокомолекулярным носителем, обладающим собственной **иммуногенностью**.

Гаптоглобин – белок **плазмы крови**, с высокой аффинностью связывающий **гемоглобин**, высвобождающийся из **эритроцитов**, и тем самым ингибирующий его окислительную активность. Комплекс гемоглобин-гаптоглобин затем удаляется клетками ретикуло-эндотелиальной системы. Гаптоглобин относится к **белкам острой фазы**. Повышение его уровня в крови происходит вследствие стимуляции **интерлейкинами** клеток печени. Увеличение содержания гаптоглобина в крови наблюдается при остром **воспалении, опухолях, нефротическом синдроме, ревмокардитах**, крупноочаговом инфаркте миокарда, **коллагенозах, лимфогранулематозе, холестазе**, лечении кортикостероидами.

Гастроэнтериты – инфекции кишечные, характеризующиеся некротическими поражениями слизистой оболочки тонкого кишечника и желудка. Сопровождаются болями в животе, рвотой, **диареей**, повышением температуры

тела, **цефалгией**, **миалгией** и др. Причиной гастроэнтерита являются: пищевые отравления; воздействие химических веществ, лекарственных препаратов и пищевых **аллергенов**; отравление тяжелыми металлами; вирусные (**ротавирусы**, **аденовирусы**, **норовирусы**, **астровирусы** и др.) и бактериальные (например, **кампилобактер**) инфекции.

Гексозомонофосфатный путь Варбурга-Диккенса-Хореккера, или окислительный пентозофосфатный путь – последовательность биохимических реакций, где превращение **глюкозы** протекает через глюкозо-6-фосфат, 6-фосфоглюконат, 3-кето-6-фосфоглюконат и рибулозо-5-фосфат (рис. 129). Последнее соединение эимеризуется в ксилулозо-5-фосфат, который при участии неорганического фосфата и фермента фосфокетолазы расщепляется на глицеральдегид-3-фосфат и ацетилфосфат ($\text{CH}_3\text{-COO}\sim\text{P}$). Затем одна молекула глицеральдегид-3-фосфата по пути классического **гликолиза** преобразуется в **пируват**. Итог ассимиляции энергии – одна молекула **АТФ** на одну молекулу окисленной глюкозы. Ветвь пути до стадии расщепления ксилулозо-5-фосфата является составной частью окислительного пентозофосфатного цикла, который обеспечивает **электрон-транспортную цепь донорами электронов**, а именно, восстановленными пиридиновыми нуклеотидами (НАДН). С помощью гексозомонофосфатного пути бактерии способны метаболизировать не только **гексозы**, но и **пентозы**. Гексозомонофосфатный путь используют **гетероферментативные молочнокислые бактерии**, относящиеся к **филе *Firmicutes***, получающие энергию в процессе **брожения**.

Гексозомонофосфатный путь Энтнера-Дудорова, или **2-кето-3-дезоксиглюкозо-6-фосфоглюконатный путь** – кратчайший линейный механизм расщепления **гексоз** до **пирувата**. Обеспечивает преобразование **глюкозы** через глюкозо-6-фосфат в ключевой метаболит пути 2-кето-3-дезоксиглюкозо-6-фосфоглюконат, с последующим расщеплением его на две триозы – глицеральдегид-3-фосфат и первую молекулу **пирувата** (рис. 128). Далее глицеральдегид-3-фосфат по пути **гликолиза** трансформируется во вторую молекулу пирувата. В итоге при расщеплении глюкозы по пути Энтнера-Дудорова образуется по одной молекуле НАДФН и НАДН, две молекулы пирувата и две молекулы **АТФ** (на отрезке пути глицеральдегид-3-фосфат → пируват), одна из которых затрачивается на фосфорилирование глюкозы. Конечный итог ассимиляции энергии минимален – одна молекула **АТФ**. Путь Энтнера-Дудорова функционирует у широкого круга бактерий, принадлежащих к **филам *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Actinobacteria*, *Spirochaetes*, *Bacteroidetes***, и архей из **фил *Crenarchaeota* и *Euryarchaeota***. У аэробов путь Энтнера-Дудорова сопровождается окислительным **декарбоксилированием** пирувата до **ацетил-КоА**, поступающим далее в **цикл Кребса**, который снабжает **электрон-транспортную цепь донорами электронов**, а именно, НАДФ, НАДФН и ФАДН. У **анаэробов** он встречается редко, например, у *Zymomonas*, *Clostridium*. У *Zymomonas mobilis* образующийся после декарбоксилирования пирувата ацетальдегид используется в качестве ловушки для электронов и с помощью алкогольдегидрогеназы преобразуется в этанол.

Гексозы – чрезвычайно реакционно способные простые **углеводы** (моносахариды) и их олигомеры, линейный остов которых состоит из шести **атомов** углерода.

Гексоны – гексамерные структуры, заполняющие грани икосаэдрических **капсидов** вирионов (рис. 220).

Геликазы – **ферменты**, обеспечивающие за счет энергии **АТФ** расплетение двойной спирали **ДНК** в районе **репликативной вилки** при их перемещении вдоль цепи **ДНК** в направлении $5' \rightarrow 3'$. В результате молекула **ДНК** разъединяется на одноцепочечные участки.

Гелиобактерии – бактерии, способные к **аноксигенной фототрофии**. Принадлежат к **филе** *Firmicutes*, классу *Clostridia*, порядку *Clostridiales*, семейству *Heliobacteriaceae*, родам *Heliobacillus*, *Heliobacterium*, *Heliophilum* и *Heliorestis*.

Гель-фильтрация – способ разделения веществ по размеру их **молекул**, основанный на использовании молекулярных сит – гелей. Фракционирование биологических образцов проводят на хроматографических колонках, заполненных набухшим гранулированным гелем декстрана (сефадекс, агароза и др.). При прохождении через гель молекулы веществ разделяются по размеру за счет их разной способности проникать в поры носителя. При этом первыми выходят из колонки наиболее крупные молекулы (большой **молекулярной массы**), способные проникать в минимальное число пор геля. Последними выходят вещества с малыми размерами молекул, свободно проникающие в поры. Метод широко используется для определения величин молекулярных масс, обессоливания растворов нативных **белков**, концентрирования растворов полимеров. В медицине гель-хроматографию применяют для диагностического разделения белков **сыворотки крови**, при ранней диагностике беременности, для получения очищенных препаратов **ферментов**.

Гемагглютинация – **агглютинация** эритроцитов под действием специфических **антител** к **антигенам** самих **эритроцитов** или каким-либо другим антигенам, адсорбированным на эритроцитах.

Гемагглютинины – **антитела**, вызывающие **гемагглютинацию**.

Гемагглютиногены – поверхностные структурные компоненты некоторых бактерий и **вирусов**, способные вызывать **агглютинацию эритроцитов**.

Гемицеллюлазы – **ферменты**, катализирующие расщепление **гемицеллюлоз**. Например, в деградации **ксилана** принимают участие два фермента: эндо-1,4- β -ксилаза, гидролизующая основную цепь, и β -ксилозидаза, последовательно отщепляющая остатки D-ксилозы от конца цепи.

Гемицеллюлозы – группа слабо разветвленных гомо- и гетерополисахаридов, основные из которых – **ксиланы** и **маннаны**. Входят в состав межклеточного вещества растительных тканей и клеточных стенок. Гемицеллюлозы разрушают различные бактерии, например, из родов *Bacillus*, *Clostridium*, *Vibrio*, *Sporocytophaga*, и **грибы** из родов *Rhizopus*, *Polyporus*, *Fomes*, *Aspergillus*.

Гемоглобин – сложный железосодержащий **белок**, присутствующий в

эритроцитах человека и животных. Способен связывать молекулярный кислород (O_2) и переносить его от органов дыхания в ткани.

Гемолиз – разрушение **эритроцитов** под воздействием различных физико-химических факторов, **гемолизин**ов, продуцируемых некоторыми патогенными бактериями или их **токсинов**.

Гемолизины – вещества, вызывающие разрушение **эритроцитов**. Гемолизины продуцируют **стафилококки** (α -, β -, γ - и δ -стафилолизины), **стрептококки** (**стрептолизины** O и S) и др.

Гемопоз, или кроветворение – процесс образования клеток **крови** и **тромбоцитов**, протекающий в течение всей жизни человека и приводящий к замене старых клеток новыми. При этом старые клетки удаляются из кровотока. Первичным местом гемопоза является красный **костный мозг**.

Гемопэтины – **цитокины**, стимулирующие кроветворение (эритропоз, лейкопоз и тромбоцитопоз). Один из гемопэтинов – **эритропэтин** – **гормон** гликопротеиновой природы, синтез которого происходит в основном в почках.

Геморрагические лихорадки – острые инфекционные природно-очаговые заболевания, вызываемые **арбовирусами** из родов: *Alphavirus*, *Flavivirus*, *Arenavirus*, *Bunyavirus*, *Nairovirus*, принадлежащих к различным семействам. Патогенез поражений при арбовирусных инфекциях носит сходный характер и проявляется развитием гриппоподобного синдрома (высокая температура, **лихорадка**, **артралгия**, **миалгия** и т.п.), геморрагическим **симптомокомплексом** (кровавая рвота, **диарея**, кровотечение желудочно-кишечного тракта, кровоизлияния в различные внутренние органы и т.п.), а также **гипотонией**, шоком, поражением почек (тяжелые формы) и т.д.

Геморрагический васкулит – системное воспалительное поражение мелких кровеносных сосудов (капилляров, артериол, венул) в результате повреждения их стенок циркулирующими **иммунными комплексами** и активированным **комплементом**. Заболевание возникает как следствие травм, бактериальных, вирусных и паразитарных **инфекций**, введения **иммунных сывороток** и лекарственных препаратов и т.д. Геморрагический васкулит сопровождается множественными кровоизлияниями во внутренние органы, кожу и слизистые оболочки.

Геморрагия – истечение **крови** из сосудов в результате нарушения проницаемости их стенок.

Геморрагия кожи – кровоизлияния в кожу в виде точек или пятен различной величины и формы, образующиеся в результате нарушения проницаемости стенок сосудов. Геморрагические высыпания появляются при **сыпном тифе**, **рикетсиозах**, **геморрагических лихорадках** и др.

Гемостаз – комплекс реакций организма, обеспечивающих поддержание целостности сосудов, жидкое состояние **крови** и остановку кровотечения при повреждении сосудов.

Гемофильная палочка, или палочка инфлюэнцы (*Haemophilus influenzae*) – неподвижные овоидные одиночные или собранные в короткие цепочки

палочки с **грамотрицательным морфотипом**. **Аэробы** и **хемоорганогетеротрофы** с температурным оптимумом 37°C. У *H.influenzae* выделяют **О-** и **К-антигены**. Штаммы, образующие **капсулу**, на основании различия в капсульном полисахариде разделены на шесть **сероваров**: a, b, c, d, e и f. Основную эпидемическую опасность представляет *H.influenzae* серовара b. В организме человека возбудитель в основном локализуется в носоглотке и вызывает заболевания с различными клиническими проявлениями: **менингит, эндокардит, пневмонии, отит, конъюнктивит, артрит**, поражения кожи, ногтей и т.д. Гемофильная палочка включена в род *Haemophilus*, семейство *Pasteurellaceae*, порядок *Pasteurellales*, класс *Gamma*proteobacteria, **филу Proteobacteria**

Гемы – простетические группы **цитохромов**, переносящие **электроны** (рис. 112). Представляют собой тетрапиррольные хелаты железа. Обычно железо гемма находится в окисленной форме (Fe^{3+}), но после присоединения **электрона** оно переходит в восстановленную форму (Fe^{2+}).

Ген – транскрибируемая единица наследственной информации, расположенная в определенном **локусе** конкретной хромосомы и способная к воспроизведению. Кодировать структуру одного функционального **белка**, или одной полипептидной цепи, или **тРНК**, или **рРНК**. В генах записана генетическая информация относительно всех признаков, присущих организму. В химическом отношении соответствует участку **ДНК** или **РНК** (у вирусов), включающему от нескольких десятков пар **нуклеотидов** до 1–1,5 т.п.н. Выделяют: структурные гены (несут ответственность за синтез структурных белков и **ферментов**); регуляторные гены (определяют синтез белков-репрессоров, регулирующих **транскрипцию** структурных генов); гены-операторы (служат посредниками между генами-регуляторами и всей группой структурных генов). Важнейшим свойством генов является сочетание их высокой устойчивости в ряду поколений со способностью к наследуемым изменениям (**мутациям**), служащим основой изменчивости организмов, дающей материал для естественного отбора.

Ген prnp человека – структурный прионный ген человека, картированный в 20 хромосоме и кодирующий клеточную нормальную форму **прионного белка PrP^c**. К настоящему времени зафиксировано 20 **мутаций** в гене *prnp*, достоверно связанных с **прионными болезнями**. Как правило, это единичные замены **аминокислот** в полипептидной цепи PrP^c.

Генеральная секреторная Sec-система, или транслоказа – система транслокации белка в развернутой форме через **цитоплазматическую мембрану** за счет двух источников энергии – **АТФ** и **Pmf**. Основу транслоказы, например у *Escherichia coli*, составляет проводящий канал – «транслокон», образованный трансмембранными субъединицами: SecY, SecE и SecG. Секретируемый белок проталкивается через канал димером субъединиц SecA, которые выполняют роль рецептора и обладают АТФ-азной активностью.

Генеральная Tat-система секреции белка прокариот – система транслокации белка в свернутой **конфигурации** через **цитоплазматическую мем-**

брану за счет протондвижущей силы (**Pmf**). Генеральная Tat-система образуется конститутивно.

Генеральные метаболиты прокариот – **интермедиаты** магистральных метаболических путей, а также универсальные **мономеры**, из которых синтезируются биомолекулы. К ним относятся **нуклеотиды, аминокислоты, глюкоза, D-рибоза, пируват, ацетил КоА** и др.

Генеральный метаболизм – биосинтез **мономеров** из стандартных предшественников и биосинтез **полимеров** из этих мономеров в цепи стандартных реакций. **Гены**, детерминирующие биосинтез **ферментов** генерального метаболизма, экспрессируются в трофофазе, т.е. по ходу роста и размножения клеток. В число генеральных метаболитов – трофолитов – входят **моносахариды, аминокислоты, нуклеотиды** и такие важнейшие **интермедиаты** метаболических путей, как **пируват, ацетил-КоА** и др.

Генерация – одно поколение клеток **прокариот** или вирусных частиц.

Генетика – наука, изучающая законы и механизмы **наследственности** и **изменчивости** организмов.

Генетическая информация – программа свойств организма, получаемая от предков и заложенная в наследственных структурах в виде **генетического кода**. Генетическая информация определяет морфологическое строение, рост, развитие, обмен веществ, генетические пороки организма и т.п. Реализация генетической информации происходит в процессе синтеза белковых молекул с помощью различных видов РНК: информационной (**иРНК**), транспортной (**тРНК**) и рибосомальной (**рРНК**). Процесс передачи информации идет по каналу прямой связи: **ДНК – РНК – белок**; и по каналу обратной связи: среда – белок – ДНК.

Генетическая карта – схема, указывающая на число и последовательность расположения **генов** в хромосоме и **сайтов рестрикции** генома.

Генетическая компетентность – способность клеток **прокариот** к поглощению экзогенной **ДНК** с последующим изменением **генотипа**.

Генетические ресурсы – наследственная генетическая информация, заключенная в **генетическом коде** живых существ.

Генетический код – свойственная живым организмам единая система записи наследственной информации в молекулах **нуклеиновых кислот** в виде последовательности **нуклеотидов**, в которой каждые три нуклеотида, составляющие **кодон**, кодируют одну **аминокислоту**. Генетический код состоит из 64 кодонов, кодирующих основные аминокислоты, и трех **терминирующих кодонов** (табл. 11). Каждый нуклеотид обозначается заглавной буквой, с которой начинается название **азотистого основания**, входящего в его состав: А (А) – **аденин**; Г (G) – **гуанин**; Ц (C) – **цитозин**; Т (T) – **тимин** (в **ДНК**) или У (U) – **урацил** (в **РНК**). Реализация генетического кода в клетке происходит в два этапа: **транскрипция** и **трансляция**.

Генетический полиморфизм – наличие двух или более аллельных форм отдельных **генов**.

Ген-кандидат – структурный ген в геноме человека, **мутация** в котором лишь предположительно (до получения доказательств) является причиной конкретного наследственного заболевания.

Ген-мишень – 1. Клонированный ген. 2. Ген, подвергаемый специфическому воздействию. 3. Ген, интересующий исследователя.

Генная иммунизация – индукция **иммунного ответа** у организма без введения **антигена**, путем включения в клетки **гена**, кодирующего белок–**антиген**.

Генная инженерия – целенаправленное изменение генетических программ клеток с целью придания исходным формам организмов новых свойств или создания принципиально новых форм организмов. Основным методом генной инженерии состоит в извлечении из клеток организма **гена** или группы генов, включение их в **вектор** и внедрение полученных рекомбинантных молекул в клетки другого организма.

Генная терапия ex vivo – введение **гена** (или генов) в изолированные клетки больного, которые после культивирования и трансформации вновь вводят в организм больного с помощью **трансфузии**, **инфузии** или **инъекции**. Эта процедура позволяет устранять генетические дефекты.

Генная терапия in situ – введение **вектора** непосредственно в пораженные ткани. Например, в некоторые **опухоли** непосредственно вводят вектор, несущий **токсин**.

Генная терапия in vivo – введение **гена** (генов) непосредственно в кровоток, в ткань или орган с целью устранения генетического нарушения.

Генная терапия с использованием «антисмысловых» последовательностей – лечение **in vivo** генетического заболевания путем блокирования синтеза **белка** включением в **геном** нуклеотидной последовательности, **комплементарной** специфической **иРНК**.

Генная терапия с использованием клеток зародышевой линии – введение **гена** (генов) в оплодотворенное яйцо или клетки эмбриона на ранней стадии. Чужеродный ген оказывается в ядрах всех клеток развивающегося организма, в том числе половых, и изменяет его **фенотип**.

Генная терапия соматических клеток – введение **гена** в клетку, отличную от половой, с целью коррекции генетического дефекта.

Генные кассеты – автономные, нереплицирующиеся, замкнутые в кольцо мобильные генетические элементы размером от 0,2 до 1,6 т.п.н., содержащие по одной открытой рамке считывания и одному рекомбинационному **сайту** (ORF-attC-элементы). Несут **гены** резистентности к большинству используемых сегодня **антибиотиков**. Существование генных кассет в виде циркулярно-замкнутых свободных молекул при вырезании из **генома** бактерии-хозяина позволяет им менять свое расположение и **хозяина**.

Геномовар – **штаммы** одного **вида** бактерий и архей, отличающиеся от **типового штамма** по размерам **генома** и по содержанию в молярных процентах **гуанина** и **цитозина** в **ДНК**.

Геном прокариот – совокупность **генов**, характерная для клетки **прокариот**. Носителем генома микробной клетки является **хромосома прокариот**. Размер генома у прокариот колеблется от 159 т.п.н. у *Candidatus Carsonella ruddii* – симбионта насекомых псиллид, до 9,5 млн.п.н. у *Mycoboccus xanthus* – бактерии, способной к сложной **дифференцировке** (табл. 12).

Геном эукариот – совокупность **генов** гаплоидного набора хромосом данного организма.

Геномная библиотека – набор клонированных фрагментов **ДНК**, в совокупности составляющих индивидуальный (групповой, видовой) **геном**.

Геномные фингерпринты – одномерные профили (наборы полос) первичных **семантид**, т.е. **ДНК**, **РНК** или их фрагментов. Специфические фингерпринты получают с использованием методов: **электрофореза** с изменяющимся направлением поля; пульс электрофореза (для разделения фрагментов **ДНК**); гибридизации с мечеными зондами (для выявления нужных генов), а также денситометрического лазерного сканирования (для визуализации полос) с компьютерным анализом. Геномные фингерпринты используются для быстрой идентификации большого числа объектов в фармацевтическом производстве или при клинической диагностике микроорганизмов. Идентификацию производят путем сравнения одномерных профилей **семантид** или их фрагментов, полученных для изучаемых изолятов, с аналогичными профилями предположительно близких **штаммов**.

Геносистематика – генотипический подход в **систематике**, который основывается на определении родства и филогенетических связей между группами или отдельными организмами по инфраструктуре **геномов**: спектрам рестрикционных фрагментов **ДНК**; наличию **интронов** и их первичной последовательности; таксон-специфическим профилям (**фингерпринты**) **ДНК**, **5S рРНК** и **тРНК**; наличию в опероне **рРНК** «межгенных транскрибируемых **спейсеров**» и их первичной последовательности; проценту **гибридизации** **ДНК-ДНК** и **рДНК-рРНК**, количеству в молярных процентах **гуанина** и **цитозина** в **ДНК** и т.д.

Генотип – совокупность всех **генов** организма, определяющих всю сумму наследуемой информации о его свойствах и признаках. Генотип определяет потенциальную способность организма к фенотипическому выражению признаков.

Генотипирование – определение всех **аллелей** всех **локусов** данной хромосомы.

Ген-регулятор – ген, кодирующий белок-репрессор, который связывается с оператором и регулирует **транскрипцию** «своего» **оперона** (рис. 101).

Ген-репортер – ген, кодирующий легко выявляемый продукт. Такие гены используют, например, для того, чтобы убедиться, что данная генетическая конструкция успешно введена в клетку, орган или ткань.

Гены «домашнего хозяйства» – набор генов, обеспечивающих жизнедеятельность клетки. Такие гены отвечают за образование важных структур

и функциональных молекул клетки, а также за стабильность ее основных физиологических процессов. Под контролем генов «домашнего хозяйства» находятся: **транспорт** веществ в клетку; подвижность клетки; **энергетический метаболизм**; системы **репарации**; биосинтез **шаперонов**, ключевых метаболитов, **клеточной оболочки, цитоплазматической мембраны** и т.д. Гены «домашнего хозяйства» контролируют выполнение консервативных функций клетки и поддерживаются без существенного изменения независимо от состояния **экониши** данного **вида**. Повреждение таких генов в большинстве случаев либо летально для клетки, либо приводит к снижению конкурентоспособности **популяции**.

Гены «информационные» – гены, ответственные за копирование и **процессинг** генетической информации в ходе **репликации, транскрипции и трансляции**. Информационные гены универсально представлены у всех живых организмов.

Гены «операционные» – гены, ответственные за регуляторные функции, биосинтез **аминокислот, нуклеотидов, фосфолипидов, протонтранслоцирующих АТФаз**, ключевых **ферментов энергетического метаболизма** и т.д. Продукты «операционных» генов используются по «модульному» принципу, т.е. они могут входить в состав разных функциональных комплексов.

Гены *dctFBC* – гены, кодирующие **транспорт** в **бактероиды** дикарбоновых кислот, являющихся основным **энергоносителем** при **фиксации молекулярного азота**.

Гены *exp, exo, fps* и *ndv* – гены, обеспечивающие поверхностное узнавание партнеров (растение и **клубеньковые бактерии**) на преинфекционной стадии и репрессию защитных систем хозяина на стадии формирования **клубенька**.

Гены *fixL, fixJ* и *fixK* – гены **ризобий**, обеспечивающие специфическую регуляцию процесса **фиксации молекулярного азота**.

Гены *fixNOPQ* и *fixGHIS* – гены **ризобий**, детерминирующие синтез цитохромоксидазы *cbb₃*, обеспечивающей транспорт **электронов** в **электрон-транспортных цепях** у **бактероидов**.

Гены *nifA* – гены **диазотрофных** бактерий, активирующие **транскрипцию** структурных генов **нитрогеназы**.

Гены *nifH, nifD* и *nifK* – гены **ризобий**, ответственные за синтез малой (*nifH*) и большой (*nifK* и *nifD*) субъединиц **нитрогеназы**.

Гены *vir* – гены **вирулентности**, определяющие агрессивность **фитопатогенных** бактерий. Продуктами таких генов являются факторы общей вирулентности: **токсины; полисахариды; протеазы, целлюлазы, пектиназы** и другие ферменты, разрушающие растительную клеточную стенку.

Гены азотфиксации (*nif*) – гены, обуславливающие способность **прокариот** к **диазотрофии**.

Гены иммунного ответа (Ig-гены) – гены, контролирующие силу **иммунного ответа**. Локализованы в I-области **главного комплекса гистосов-**

местимости. Фенотипическим продуктом Ig-генов являются **молекулы МНС II класса.**

Гены нодуляции (*nod*) – гены **клубеньковых бактерий**, ответственные за образование специфических факторов нодуляции, обеспечивающих образование **клубеньков.**

Гены прионного белка – гены, кодирующие синтез нормальной клеточной формы **прионного белка PrP^c.** Прионные гены идентифицированы у человека (ген *prnp*), хомяков, мышей, овец, коз, крыс, собак, кошек, дрозофил, нематод, дрожжей и др. Полиморфизм прионных генов, их экспрессия, аллельное состояние и комбинации (гомо- и гетерозиготность) обуславливают восприимчивость человека и животных к **прионным инфекциям** и, в частности, продолжительность **инкубационного периода.**

Гены, определяющие круг хозяев (*hsv*) – гены, определяющие **патогенность** возбудителя заболеваний только по отношению к некоторым растениям – хозяевам.

Гены-криптические, или молчащие – гены, которые не проявляются фенотипически в жизненном цикле бактерий, но могут **экспрессироваться** у отдельных членов **популяции** в результате спонтанной **мутации**, на основе внутригеномных перестроек (**инсерции, рекомбинации** и т.п.).

Гены-сироты – гены, не обнаруживающие гомологии с генами других бактерий. Их число в конкретном геноме достигает 20–30%, а в отдельных случаях, например, у *Helicobacter pylori* – 55 %.

Гепаднавирусы (*Hepadnaviridae*) – семейство сложных ДНК-содержащих вирусов, вызывающих **гепатиты** у животных и человека (гепатит В). Гепаднавирусы имеют сферическую форму – **капсид** – организованный по типу **кубической симметрии** и окруженный **суперкапсидом** с белковыми выростами (рис. 221). Геном образован двунитевой кольцевой молекулой **ДНК**, одна нить которой примерно на 30% короче другой. В состав сердцевины **вириона** входит ДНК-зависимая-ДНК-полимераза, которая достраивает дефектную нить ДНК при **репродукции вируса.** Репликация генома происходит через одноцепочечную РНК и с участием **обратной транскриптазы**, далее через РНК-ДНК в двухцепочечную ДНК. В динамике процесса вирусная ДНК интегрируется в геном клетки.

Гепарин – биологически активный амин, обладающий антикоагулянтными свойствами и тем самым снижающий свертываемость **крови.** Является **медиатором** немедленной **аллергии.**

Гепатиты вирусные – широко распространенные **антропонозные** вирусные инфекции с различными **механизмами** и **путями передачи возбудителя** (парантеральным, перинатальным, половым, алиментарным и др.), характеризующиеся поражением печени с **синдромом** нарушения пигментного обмена. Основные **симптомы** вирусных гепатитов – увеличение пораженной печени и пожелтение конъюнктивы глазного яблока и кожных покровов. Тяжелыми осложнениями гепатитов является **некроз** паренхимы печени и **цирроз** пе-

чени. В настоящее время выделено 8 возбудителей вирусного гепатита, обозначенных заглавными латинскими буквами: А, В, С, D, Е, F, G, и вирус TTV, относящихся к различным таксономическим группам. Например, гепатит А (болезнь Боткина) с **фекально-оральным механизмом передачи** вызывается вирусом А из рода *Hepatovirus* семейства *Picornaviridae*; гепатит В с **контактным механизмом передачи**, вызывается вирусом В из рода *Orthohepadnavirus* семейства *Hepadnaviridae*; гепатит С, протекающий хронически с исходом в **цирроз** печени и первичную **карциному печени** и парентеральным способом передачи, вызывается вирусом, включенным в состав семейства *Flaviviridae*; гепатит Е, характеризующийся острой **интоксикацией** и **желтухой**, вызывается вирусом Е из рода *Calicivirus* семейства *Caliciviridae* и т.д.

Гербициды – химические вещества, используемые в сельском хозяйстве для уничтожения сорной растительности.

Герминативный инфекционный процесс – генерализованный **инфекционный процесс** с тяжелым течением, возникающий внутриутробно или после рождения ребенка с развитием у него врожденной **инфекционной болезни**. Например, **ВИЧ-инфекция, простой герпес, краснуха, врожденный сифилис, лепра** и др.

Герпесвирусы (*Herpesviridae*) – семейство сложных ДНК-геномных вирусов, ряд из которых вызывает у человека появление **пузырьков** на коже и слизистых оболочках. Средний размер **вирионов** герпесвирусов составляет 150–200 нм. **Нуклеокапсид** организован по типу **кубической симметрии** и построен из полых **капсомеров** пяти- и шестигранной формы. **Геном** представлен двунитевой молекулой ДНК, которая содержит короткий (18%) и длинный (82%) компоненты. **Суперкапсид** герпесвирусов образован фрагментами ядерных мембран, так как созревание новых вирионов происходит на внутренней мембране ядра зараженной клетки. Он имеет гликопротеиновые шипы, образованные белками внутренней ядерной мембраны инфицированных клеток (рис. 221). Семейство герпесвирусов включает три подсемейства: *Alphaherpesviruses*, *Betaherpesviruses* и *Gammaherpesviruses*. Патогенные для человека виды включены в состав родов: *Simplexvirus* (**простой герпес**); *Varicellovirus* (**ветряная оспа** и опоясывающий лишай); *Cytomegalovirus* (**цитомегалия**) и *Lymphocryptovirus* (**инфекционный мононуклеоз**). Спектр клинических проявлений герпесвирусной инфекции отличается значительным разнообразием, зависит от локализации патологического процесса и его распространенности.

Герпетический энцефалит – тяжелая форма энцефалита, вызываемая **герпесвирусом**, который поражает нервную систему с развитием очагов геморрагического **некроза** в головном мозге. Вирус проникает в центральную нервную систему гематогенным или нейрональным путями. Известны два механизма возникновения герпетического энцефалита – первичное инфицирование организма или реактивация **инфекции латентной**. Герпетический энцефалит характеризуется изменением поведения человека, вкусовыми и обо-

нятельными галлюцинациями, амнезией, эпилептическими припадками, **параличом** конечностей и т.п.

Гетерогенный – разнородный, имеющий различное происхождение; неоднородный по составу.

Гетеродуплекс – двойная спираль **ДНК**, в которой **комплементарные** цепочки имеют родственные, но разные источники. Гетеродуплексные молекулы встречаются при генетической **рекомбинации** между гомологичными хромосомами.

Гетерозигота – организм, в геноме которого имеются одна или несколько пар различающихся **аллелей**.

Гетерозигота двойная – организм, **гетерозиготный** одновременно по двум генным **локусам**.

Гетерокариоз – ассоциация двух или более генетически разнокачественных ядер в одной клетке.

Гетерокринная стимуляция – стимуляция клетки продуктами секреции клетки-партнера.

Гетерологичный – имеющий различное происхождение.

Гетерологичный зонд – сегмент **ДНК** одного организма, использующийся для скрининга библиотеки сходных **ДНК** другого организма.

Гетеромерный белок – белок, состоящий из двух и более разных полипептидных цепей (субъединиц).

Гетероталлизм – явление, при котором для протекания полного цикла и развития **гриба** необходимо на каком-то этапе обязательное слияние потомства двух генетически различных спор, например, у **аскомицетов** оплодотворение **оогония** одного штамма **спермацием** другого.

Гетероталличный – вид у **грибов**, для полового размножения которых необходимо наличие двух совместимых, скрещивающихся **штаммов**.

Гетеротрофия – субстратное питание, при котором в **конструктивном метаболизме** используются экзогенные органические соединения.

Гетеротрофная ассимиляция диоксида углерода – нефотосинтетическое усвоение CO_2 **прокариотами** и **эукариотами** в реакции Вуда-Веркмана, связанное с достраиванием углеродного скелета в реакциях карбоксилирования. Например, путем карбоксилирования: C_2 -кислот в форме **ацетил-КоА**; C_3 -соединений в форме фосфоэнолпирувата, **пирувата** и т.д.; C_4 -соединений в форме сукцинил-КоА, 2-оксоглутората и др.

Гетеротрофная нитрификация – процесс окисления NH_3 до NO_2^- и NO_3^- , протекающий с одновременным потреблением органических субстратов и не связанный с получением клеткой энергии в форме **Pmf** и **АТФ**. Гетеротрофную нитрификацию осуществляют многие бактерии, например, из родов *Pseudomonas*, *Corynebacterium*, *Nocardia*, а также **грибы** *Fusarium*, *Aspergillus*, *Cladosporium* и др. Гетеротрофная нитрификация протекает в различных почвах, водных экосистемах и других **эконишах**.

Гетеротрофы – организмы, использующие для питания экзогенные органические вещества.

Гетероферментативное молочнокислое брожение – тип брожения, в основе которого лежит **гексозомонофосфатный путь** сбраживания **пентоз** или **гексоз** с образованием в качестве акцепторов электронов **пирувата** и **ацетилфосфата** (рис. 133). Пируват восстанавливается до лактата ($\text{CH}_3\text{-CH(OH)-COOH}$), а ацетилфосфат, в зависимости от активности **энергетического метаболизма** бактерий, у одних (род *Lactobacillus*) превращается в ацетат (CH_3COOH) и CO_2 , а у других (род *Leuconostoc*) – через **ацетил-КоА** и ацетальдегид ($\text{CH}_3\text{-CHO}$) восстанавливается в этанол ($\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$). облигатные гетероферментативные **молочнокислые бактерии** не способны катаболизировать **сахара** иными способами ввиду отсутствия у них ключевых ферментов **гликолиза** – фруктозо-1,6-бисфосфат-альдозазы и триозофосфатазы. Факультативные гетероферментативные молочнокислые бактерии (некоторые виды рода *Lactobacillus*) могут сбраживать **гексозы** по пути гликолиза, а **пентозы** по гексозомонофосфатному пути. Энергетический выход процесса при образовании этанола составляет одну молекулу **АТФ** на одну молекулу окисленной **глюкозы**, а при образовании ацетата – две молекулы АТФ.

Гетероцисты – специализированные структуры, образуемые некоторыми нитчатými **цианобактериями** (р.р. *Nostoc*, *Anabaena* и др.) при недостатке в среде связанного азота (NH_4^+ или NO_3^-) (рис. 162). Основная функция гетероцист состоит в снабжении **вегетативных клеток** азотсодержащими соединениями. Гетероцисты отличаются от вегетативных клеток. У них отсутствует способность к **репликации ДНК** и, следовательно, к размножению, а также к **окислительной фототрофии** в результате демонтажа **фикобилисомы** и **ФСЦ**. Гетероциста покрыта многослойным чехлом и содержит **нитрогеназу**, обеспечивающую восстановление N_2 до NH_3 . Аммиак после ряда превращений включается в состав **глутамина** и экспортируется через многочисленные микроплазмодесмы в **вегетативные клетки**. Источником энергии для нитрогеназной реакции служит **АТФ** – продукт циклического фотофосфорелирования при **фотосинтезе**. Для гетероцист характерны специфичное запасное вещество полипептидной природы – **цианофицин**, а также большое количество **полиглюкозидных** включений. После завершения жизненного цикла (~7 дней) гетероцисты подвергаются запрограммированной смерти.

Гиалуронидаза – **экзофермент**, определяющий **инвазивность** некоторых патогенных бактерий из родов *Clostridium*, *Streptococcus*, *Staphylococcus* и др. Гиалуронидаза расщепляет **гиалуроновую кислоту**, входящую в состав межклеточного вещества, что повышает проницаемость различных тканей и облегчает перемещение бактерий по соединительной ткани.

Гиалуроновая кислота – **полисахарид**, входящий в состав внеклеточного вещества соединительной, эпителиальной и нервной тканей млекопитающих. Принимает участие в **пролиферации** и миграции клеток.

Гиббереллины – ростовые вещества, стимулирующие прорастание семян,

растяжение клеток, рост растений. Известно более 60 различных гиббереллинов, продуцируемых многими микроорганизмами.

Гибридизация – 1. Отжиг в реакции ПЦР двух полинуклеотидных цепей, часто из разных источников, с образованием ДНК/РНК– или ДНК/ДНК-гибридов, стабилизируемых **водородными связями**; 2. Процесс, в результате которого две **комплементарные** одноцепочечные нити ДНК образуют стабильную двуцепочечную спираль. Используется для выявления специфических нуклеотидных последовательностей в молекуле ДНК.

Гибридизация in situ – технология **гибридизационного анализа** в молекулярно-экологических исследованиях. Базируется на использовании фиксированных целых клеток **прокариот** при изучении состава различных природных **микробных сообществ**.

Гибридный белок, или химерный белок – продукт клонированных совместно двух или более кодирующих последовательностей из разных **генов**. Представляет собой одну полипептидную цепь.

Гибридный ген – ген, состоящий из частей двух или нескольких генов и экспрессирующийся как единое целое с образованием **гибридного белка**.

Гибридома – линия гибридных клеток, получаемых **in vitro** в результате слияния **антителообразующих клеток** заданной специфичности и клеток **миеломы**, обычно не секретирующих собственных **иммуноглобулинов**. Сочетает бессмертие клеток миеломы и специфичность **антител**, наследуемую от **плазмацитов**. После селекции и клонирования получают линии гибридом, обладающих способностью к неограниченному росту **in vivo** и продуцирующим **моноклональные антитела** (рис. 272).

Гидратация – процесс связывания молекулами воды **ионов** и отдельных молекул в растворе.

Гидрогеназы конструктивные – цитозольные **ферменты**, обеспечивающие только поглощение или только выделение молекулярного водорода. Их функция – получение **восстановительных эквивалентов** из молекулярного водорода или расходование восстановительных эквивалентов на его образование.

Гидрогеназы энергетические – мембраносвязанные комплексы, катализирующие только прямую реакцию, ведущую к созданию **Pmf**.

Гидрогеназы, или дегидрогеназы водорода – **ферменты**, катализирующие реакцию: $H_2 \leftrightarrow 2H^+ + 2e^-$. Состоят из нескольких белковых субъединиц и содержат металлокластеры двух типов (рис. 114). Стандартный «транспортный» $[Fe_2S_2]$ -, $[Fe_3S_4]$ - или $[Fe_4S_4]$ -кластер переносит **электроны** между редокс-партнером гидрогеназы и ее активным центром. Индивидуальный «каталитический» $[Fe_nS_n]$ -кластер входит в состав активного центра (рис. 113). В активный центр железоникелевых гидрогеназ входит Ni (FeNi-гидрогеназы).

Гидрогеносомы – сборная группа хемотрофных **ксеносом**, присутствующая в клетках **простейших** – трихомонад, реснитчатых инфузорий, амебидных жгутиконосцев, а также у хитридиевых **грибов**. Гидрогеносомы имеют оболочку из двух плазматических мембран. Эти органеллы, совместно с

метаноархеями-эндобионтами, выполняют в клетках простейших функцию **митохондрий** (синтез АТФ) в анаэробных условиях. Побочным продуктом метаболизма гидрогеносом служит молекулярный водород (H_2).

Гидрогенотрофы – анаэробные **литотрофы**, использующие в качестве **доноров электронов** молекулярный водород. В **синтрофном** сообществе обеспечивают удаление H_2 из сферы реакции, давая тем самым возможность бактериям-партнерам, разлагающим субстраты с образованием водорода, получить выигрыш свободной энергии. К гидрогенотрофным бактериям относятся: **сульфатредуцирующие прокариоты**, автотрофные **метаноархеи**, автотрофные ацетогены и др.

Гидроксильный радикал ($OH\cdot$) – активная форма кислорода, возникающая при **окислительном стрессе** в реакции одноэлектронного окисления **пероксида водорода**, при радиолизе воды и т.д. Обладает высокой окислительной способностью и вызывает повреждения многих типов биомолекул (отрывает водород от углеродного скелета молекулы-мишени, присоединяется к ароматическим кольцам или по двойным связям и т.п.).

Гидролазы – класс **ферментов**, катализирующих реакции расщепления внутримолекулярных связей (C–O, P–N, S–N, C–P и др.) органических молекул и их синтез с участием H_2O . В зависимости от типа гидролизуемой связи около 200 гидролаз разделены на 13 подклассов, например, **эстеразы** (сложные эфирные связи), **гликозидазы** (гликозидные связи), **пептидазы** (пептидные связи) и т.д. Гидролазы участвуют в обмене **белков, липидов, углеводов, нуклеиновых кислот**.

Гидролиз – каталитическое расщепление **макромолекул** или **полимеров** на составляющие единицы с включением элементов воды. Продуктами гидролиза **белков** являются **аминокислоты, углеводов** – **моно- и дисахариды, нуклеиновых кислот** – **нуклеотиды**, жиров – **глицерол** и жирные кислоты и т.д.

Гидролизаты казеина – продукты расщепления молочного белка **казеина**, получаемые с использованием **ферментов** поджелудочной железы (панкреатический гидролизат казеина) или пепсина (пептический гидролизат казеина). Содержат низкомолекулярные **пептиды, аминокислоты**. Выпускаются в виде сухих порошков и входят в состав **питательных сред** для культивирования микроорганизмов.

Гидролисомы – крупный надмолекулярный ферментный комплекс, закрепленный на поверхности клеток морских бактерий специальными **белками**. Гидролисомы обеспечивают гидролиз сложных инертных **полисахаридов**, присутствующих в морской воде (**хитин, агар, ламинарин** и др.).

Гидротермальный биотоп – сложная **экосистема** с резким градиентом всех физико-химических параметров и концентраций веществ. Центральное место в гидротермальном биотопе принадлежит **микробному сообществу**.

Гидрофильный – термин, обозначающий полярные или заряженные **молекулы** либо группы, способные связываться с водой.

Гидрофобные связи – взаимодействие неполярных групп друг с другом в водных системах, обусловленное стремлением молекул окружающей воды достичь наиболее стабильного состояния.

Гидрофобный – термин, обозначающий неполярные молекулы или группы, которые не имеют средства к воде и не способны в ней растворяться.

Гимений – специальный слой плодового тела гриба (апотеция), состоящий из базидий и парафиз (рис. 255).

Гингивит – воспаление тканей десны.

Гиперанабиоз эндоспор – состояние покоя, при котором зрелая эндоспора не проявляет метаболической активности.

Гипервариабельный участок – сайт вариабельной части тяжелой или легкой цепи молекулы иммуноглобулина, характеризующийся большей изменчивостью по сравнению с каркасным участком молекулы.

Гиперемия – увеличение кровенаполнения в каком-либо участке периферической сосудистой системы. Гиперемия всегда сопутствует воспалению.

Гиперплазия – увеличение числа нормальных клеток в какой-либо ткани или органе, вследствие чего увеличивается их объем.

Гипертермофилы – представители домена *Archaea* с оптимальной температурой роста в интервале от 80 до 106°C, например, *Pyrobaculum occultum* – 105°C, *Hyperthermus butylicus* – 106°C, и границах роста от 70 до 113°C. Самым высокотемпературным организмом, известным к настоящему времени, является архея *Candidatus «Geogemma barosii»* с верхней температурной границей роста 121°C (рис. 10).

Гипертонический раствор – раствор с высоким осмотическим давлением и, следовательно, повышенным содержанием в воде веществ.

Гиперчувствительность I типа – реакции гиперчувствительности немедленного типа, обусловленные взаимодействием аллергена с IgE, ассоциированными с рецепторами тучных клеток или базофилов.

Гиперчувствительность II типа – реакции гиперчувствительности немедленного типа, обусловленные взаимодействием аллергена с IgG или IgM. Происходят при участии системы комплемента. Ведущий механизм – цитотоксические повреждения (разрушение эритроцитов, повреждение капилляров легких и почек при синдроме Гудпасчера, отторжение трансплантатов, гемолитическая болезнь новорожденных).

Гиперчувствительность III типа – реакции гиперчувствительности немедленного типа, обусловленные образованием иммунных комплексов, фиксирующихся на тканях и вызывающих их повреждения (Артюса реакция, ревматоидный артрит, системная красная волчанка, сывороточная болезнь и др.).

Гиперчувствительность IV типа – реакции гиперчувствительности замедленного типа, обусловленные клеточными иммунными реакциями с участием воспалительных CD4 T-клеток (T_H1) и макрофагов.

Гиперчувствительность замедленного типа (ГЗТ) – аллергическая реакция замедленного типа, развивающаяся через 6–10 часов и позднее (до

1–3 суток) после контакта организма с **аллергеном**. Вариант **клеточного иммунного ответа**. В формировании ГЗТ участвуют: **воспалительные CD4 Т-клетки (T_H1), В-лимфоциты, базофилы, тучные клетки, макрофаги**. ГЗТ в «очаге» аллергической реакции проявляется в уплотнении и развитии **воспаления** вследствие инфильтрации **Т-лимфоцитами** и активированными ими макрофагами. ГЗТ может формироваться в любом органе и ткани (легкие, кожа, сердце и др.). Выделяют несколько разновидностей ГЗТ: **инфекционная аллергия**, формирующая хроническую **гранулему**; **астма бронхиальная** инфекционно-аллергическая; **дерматит аллергический контактный** и др.

Гиперчувствительность немедленного типа (ГНТ) – **аллергическая реакция**, развивающаяся в пределах нескольких минут после проникновения **аллергена (антигена)** в предварительно **сенсibilизированный** организм. Обусловлена выбросом активных субстанций при **дегрануляции базофилов и тучных клеток** в ответ на связывание аллергенов со специфическими **IgE** и, реже, **IgG**, фиксированными на мембранах клеток. Основные проявления ГНТ обусловлены расширением сосудов, повышением их проницаемости, раздражением нервных окончаний, вызывающим зуд, а также бронхоспазмом. Поздняя фаза ГНТ вызывается продуктами **эозинофилов и нейтрофилов**. Реакции ГНТ лежат в основе **поллиноза, ринитов** аллергических, **астмы бронхиальной** атопической, **анафилактического шока, сывороточной болезни**, некоторых форм **крапивницы** и т.д.

Гипоксия – состояние кислородного голодания как всего организма в целом, так и его отдельных органов и тканей. Сопровождается одышкой, увеличением частоты и глубины дыхания, нарушением функций органов и систем и т.д. Наблюдается при заболеваниях органов дыхания, сердечно-сосудистой системы и **крови**, отравлении некоторыми ядами и т.д.

Гиполимнион – самый нижний неподвижный слой воды в водоеме с низкой температурой по всей толще воды.

Гипосенсибилизация – метод **иммунотерапии аллергических заболеваний**, состоящий в последовательном введении увеличивающихся количеств **антигена** с целью уменьшения **аллергии** к нему.

Гипотеза качаний – предположение, объясняющее способность **тРНК** узнавать более чем один **кодон** за счет неканонического, т.е. отличного от Г-Ц, А-Т, спаривания первого основания **антикодона** тРНК с третьим основанием **кодона**.

Гипотиреоз – специфическое состояние организма, обусловленное длительным низким уровнем **гормонов** щитовидной железы. Может быть следствием инфекционных, опухолевых или травматических поражений щитовидной железы. При гипотиреозе наблюдается слабость, быстрая утомляемость, снижение памяти и артериального давления, увеличение массы тела, тошнота, запоры, выпадение волос и т.д.

Гипотонический раствор – раствор с низким **осмотическим давлением** и невысокой концентрацией растворенных в воде веществ.

Гипотония, или артериальная гипотензия – состояние организма, характеризующееся пониженным систолическим и диастолическим давлением ниже среднего нормального уровня (120/80 мм.рт.ст.). Гипотония обусловлена снижением тонуса сосудов и характеризуется ухудшением памяти, головокружением, **цефалгией**, сонливостью, понижением работоспособности и т.д.

Гистамин – биологически активное вещество, являющееся физиологическим регулятором деятельности различных клеток, воспалительных и иммунных реакций, особенно **гиперчувствительности I типа**. Гистамин модулирует функции **нейтрофилов, базофилов**, прямо и опосредованно влияет на функции **T- и В-лимфоцитов**. Он присутствует почти во всех органах и тканях, полостных жидкостях, секретах, **крови** здоровых людей. Основным депо гистамина являются **базофилы и тучные клетки**. Освобождение гистамина из этих клеток осуществляется либо за счет иммунологических реакций (при взаимодействии **антител**, фиксированных на базофилах и тучных клетках, с **антигеном**), либо по неиммунологическому пути. В последнем случае количество гистамина невелико. Как **медиатор воспаления**, гистамин вызывает зуд, расширение поверхностных венул кожи и слизистых оболочек, увеличение проницаемости сосудов, спазм гладкой мускулатуры, стимуляцию чувствительных нейронов типа C (проводят болевые импульсы) и т.д.

Гистидин – **аминокислота**, содержащаяся во многих белках. Входит в состав активных центров некоторых **ферментов**.

Гистоны – группа основных **белков**, связанных с **ДНК** клеток **эукариот** и характеризующихся высоким уровнем аргинина и лизина. Гистоны участвуют в образовании нуклеосомы, являющейся основной структурной единицей хроматина эукариот.

Гистосовместимость, или тканевая совместимость – основа успешной пересадки тканей у человека и между представителями одного вида животных без последствий развития иммунологической реакции отторжения. Условием гистосовместимости, в первую очередь, является идентичность **донора и реципиента по главному комплексу гистосовместимости**. В отсутствие гистосовместимости развивается **клеточный иммунный ответ**, приводящий к отторжению **трансплантата**.

Гифа – единичная нить мицелия **гриба** или актинобактерий (**фила *Actinobacteria***).

Главный комплекс гистосовместимости (МНС) – комплекс близкородственных **генов**, контролирующих различные функциональные проявления иммунной реактивности организма. В пределах системы МНС локализованы гены I, II и III классов, ответственные за синтез иммунологически значимых молекул. Гены I класса обеспечивают синтез тканевых **антигенов** гистосовместимости. **Молекулы МНС** класса I расположены на клеточных мембранах каждого организма и определяют его биологическую индивидуальность. Гены II класса детерминируют синтез молекул МНС класса II, локализованных преимущественно на мембранах иммунокомпетентных клеток (**макрофаги, моно-**

циты, В-лимфоциты и активированные Т-лимфоциты). Гены III класса отвечают за синтез **белков**, ряд из которых принимает участие в **иммунном ответе**, например, С4 компонент **комплемента**, **факторы некроза опухолей** (ФНО- α и ФНО- β). Главный комплекс гистосовместимости играет определяющую роль во многих процессах, в том числе: в иммунном ответе при бактериальных, вирусных и паразитарных инфекциях; при иммунологических нарушениях; **гиперчувствительности замедленного типа**; **клеточном иммунном ответе**; деградации антигена макрофагами; во взаимодействии лимфоцитов с **антигенпрезентирующими клетками**; в процессах хелперной и супрессорной фазы ответа лимфоцитов; в отторжении **аллотрансплантатов**; при взаимодействии Т- и В-лимфоцитов в развитии **гуморального иммунного ответа** и т.д.

Гликоген – разветвленный **полисахарид**, молекулы которого построены из остатков α -D-глюкозы. **Молекулярная масса** гликогена составляет 105–107 Да. Быстро мобилизуемый энергетический резерв живых организмов – позвоночных, растений, **дрожжей**, некоторых **водорослей** и ряда бактерий. При гидролизе гликоген расщепляется через ряд промежуточных продуктов до **глюкозы**.

Гликозилирование – ковалентное присоединение сахарного остатка к белковой молекуле.

Гликолиз, или гексозобисфосфатный путь Эмбдена-Мейергофа-Парнаса – последовательность биохимических реакций, обеспечивающих катаболическое превращение **глюкозы** в две молекулы **пирувата**. На первом этапе гликолиза – консервативном, – происходит подготовка **донора электронов** – глицеральдегид-3-фосфата, а на втором – биоэнергетическом, – осуществляется синтез двух **фосфагенов**. Один фосфаген – 1,3-бисфосфоглицерат, формируется путем включения неорганического фосфата в состав глицеральдегид-3-фосфата, а другой фосфаген – фосфоэнолпируват, образуется при отщеплении молекулы воды от 2-фосфоглицерата. Путем переноса фосфорильной группы от этих фосфагенов происходит **фосфорилирование АДФ на уровне субстрата** (двух молекул) с синтезом **АТФ**. В реакциях гликолиза за счет окисления одной молекулы глюкозы синтезируются две молекулы пирувата, две молекулы НАДН и четыре молекулы АТФ, две из которых затрачиваются в подготовительных киназных реакциях на фосфорилирование глюкозы во фруктозо-1,6-биофосфат. Конечный итог ассимиляции энергии при гликолизе составляют две молекулы АТФ. Гликолиз выполняет важную роль в **метаболизме** животных, растений, грибов, бактерий и архей, а также служит основой для большинства **брожений у прокариот** (рис. 127).

Гликолипид – липид, содержащий хотя бы одну углеводную группу.

Гликопептидогликаны актинобактерий группы «mycolata» – соединения, входящие в состав экзоплазматического полумембранного листка **наружной мембраны** клеточной оболочки **актинобактерий группы «mycolata»**.

Гликопротеины – сложные белки, содержащие от 1 до 30 % углеводов или их производных, прочно связанных с белковой частью молекулы. Пред-

ставлены различными **моносахаридами**, их ацетил-амино-производными, дезоксисахаридами, нейраминовыми или сиаловыми кислотами, линейными или разветвленными **олигосахаридами**. Связь между углеводными компонентами и белковой частью в гликопротеинах ковалентно-гликозидная, через OH-группы серина, треонина, или NH₂-группу лизина, аспарагина, глутамина. **Функции гликопротеинов:** рецепторы мембран; защитные белки; **иммуноглобулины**; **антигены групп крови**; **фибриноген**, протромбин; транспортные белки крови; ферменты мембран и **гормоны** (тропные гормоны гипофиза).

Глиоз – разрастание астроцитарной нейроглии с гиперпродукцией глиальных волокон в ответ на гибель нервной ткани.

Глиоксилатный шунт, или цикл Корнберга – вариант цикла **Кребса**, в котором последовательное превращение активированного ацетата (**ацетил-КоА**) происходит через стадию образования глиоксилата (рис. 138). Глиоксилатный шунт выполняет в клетке бактерий следующие функции: осуществляет быструю утилизацию **липидов**, жирных кислот, **углеводородов** и других субстратов, при катаболизме которых образуется ацетил-КоА; служит источником энергии в форме **Pmf**; выполняет **анаплеротические** функции, компенсируя отток оксалоацетата, расходуемого для биосинтеза **аминокислот**; поставляет материал для биосинтеза **глюкозы**.

Глицериновое брожение – тип брожения, вызываемый **дрожжами**, при котором образовавшийся в результате декарбоксилирования **пирувата** ацетальдегид не восстанавливается до этанола, а связывается с внесенным в бродящее сусло бисульфитом натрия с формированием 2-гидроксиэтилсульфоната: $\text{CH}_3\text{-CHO} + \text{NaHSO}_3 \rightarrow \text{CH}_3\text{-CH(OH)-SO}_3\text{Na}$. Роль **акцептора электронов** в этом случае играет диоксиацетонфосфат, восстанавливающийся в 3-фосфоглицерол. Дефосфорилирование последнего приводит к образованию конечного продукта брожения – **глицерола**. Энергетический выход процесса в два раза меньше, чем при **спиртовом брожении** (всего одна молекула **АТФ**), поскольку окисляется только одна молекула **глюкозы**, а вторая восстанавливается до молекулы глицерола (рис. 137).

Глицерол – трехатомный спирт алифатического ряда, являющийся главным компонентом многих **липидов** у **эукариот** и **прокариот**.

Глобальные транскрипционные факторы – ДНК-связывающие белки с регуляторной функцией, способные модулировать **экспрессию** большого числа генов – от 10 до 200. Среди глобальных транскрипционных факторов выделяют **архитектурные белки** и **мастер-регуляторы**.

Глобальные экониши – функциональные системы со специфическими физико-химическими условиями и циклами **биогенных элементов**, в которых существует биосфера. Глобальные ниши различаются по размерам, анизотропии, основным физико-химическим факторам. К глобальным эконишам относятся земная кора, Мировой океан, озера, лед, почвы и др.

Глобулярный белок – растворимый белок, полипептидная цепь которого плотно свернута в пространстве с образованием глобулы. Например, глобуляр-

ный белок триозофосфатизомеразы состоит из восьми **α -спиралей**, расположенных на внешней поверхности структуры и восьми параллельных β -слоев внутри структуры. Белки с подобным трехмерным строением называются $\alpha\beta$ -барреллы.

Гломерулонефрит – воспаление почек, протекающее с поражением почечных сосудов и сопровождающееся вторичным нарушением кровообращения в почках. Наиболее частой причиной болезни служит стрептококковая инфекция (**ангина, скарлатина, пневмония, гнойные поражения кожи**) реже, **туберкулез, дифтерия, брюшной тиф, бруцеллез** и другие заболевания. В некоторых случаях гломерулонефрит наблюдается при **системной красной волчанке, инфекционном эндокардите**, иногда может провоцироваться **гиперчувствительностью замедленного типа**. Гломерулонефрит сопровождается **отеком, артериальной гипертензией, цефалгией**, повышением температуры тела, уменьшением мочеотделения и изменением мочи и т.п.

Глубокие микозы, или системные микозы – эндемичные **инфекции (природно-очаговые)**, вызываемые **диморфными грибами**, обитающими в почве или на разлагающихся органических субстратах (табл. 49). Заражение человека осуществляется при ингаляции инфекционного агента. Первичные поражения затрагивают легкие и протекают в форме **пневмоний** с образованием грануломатозных поражений и т.д. Возбудители глубоких микозов могут **диссеминировать** по всему организму (гематогенно) с вовлечением в процесс любых тканей и органов, и образованием **гранулем** и **абсцессов**. В связи с этим глубокие микозы также известны как системные микозы. Как правило, при системных микозах наблюдается **аллергия** с развитием **гиперчувствительности немедленного типа**. К группе глубоких микозов относятся **криптококкоз, кокцидиоидомикоз, гистоплазмоз, бластомикоз** и др.

Глутаматдегидрогеназа – **фермент**, катализирующий превращение L-глутаминовой кислоты в α -кетоглутарат и NH_3 .

Глутаматсинтаза – **фермент**, катализирующий образование двух молекул L-глутаминовой кислоты из α -кетоглутарата и **глутаминна**.

Глутамин – амид L-глутаминовой кислоты.

Глутаминсинтетаза – фермент, катализирующий образование **глутаминна** из L-глутаминовой кислоты и NH_3 с использованием энергии **АТФ**.

Глюкоза – один из наиболее распространенных моносахаридов группы **гексоз**. Является важнейшим источником энергии в живых клетках. Существует в двух основных формах: α -D-глюкопираноза и β -D-глюкопираноза. Входит в состав различных олигосахаридов (**лактозы, мальтозы, сахарозы**), многих **полисахаридов (гликогена, крахмала, целлюлозы)**, некоторых **гликопротеинов** и т.д. Участвует во многих реакциях **энергетического и конструктивного метаболизма**.

Глюкозоксидаза – **фермент**, катализирующий превращение **глюкозы** в глюконовую кислоту и H_2O_2 в присутствии O_2 .

Глюконеогенез – процесс образования **глюкозы** из триоз, после чего она включается в состав структурных полимеров (**муреин, липополисахарид**), по-

верхностных слоев (**чехлы, капсулы**), или откладывается в составе **запасного вещества** полигликозида. Глюконеогенез реализуется путем обращения большинства стадий **гликолиза**.

Глюкуроновая кислота – одноосновная органическая кислота, образующаяся при окислении **D-глюкозы** за счет окисления ее первичной гидроксильной группы. Входит в состав сложных углеводов (**гепарин, гемицеллюлоза, пектины, гиалуриновая кислота** и др.) растений и животных.

Гнотобиология – раздел экспериментальной биологии, изучающий: 1) гнотобионтов – высших организмов, не содержащих микроорганизмов (стерильных, безмикробных); 2) гнотофоров, видовой состав которых точно известен. Безмикробных животных получают путем естественного воспроизведения обычных животных в стерильных условиях или посредством размножения гнотобионтов и гнотофоров.

Голобластический конидиогенез – процесс образования **конидий** с участием всех слоев клеточной стенки (рис. 234).

Голозойный способ питания – питание, при котором организм или клетка способны заглатывать плотные частицы пищи и переваривать их, превращая в растворимые вещества.

Голомиктические водные экосистемы – океаны, большинство морей и некоторые озера, не подверженные летней **стратификации** и в которых перемешивание воды происходит в течение всего летнего сезона, в связи с чем, в них до дна постоянно присутствует кислород.

Голоморфа – **гриб** в совокупности его разных форм.

Голофитный способ питания – всасывание питательных субстратов в виде относительно небольших молекул из водного раствора. Данный тип питания характерен для микроорганизмов и растений.

Гомеовязкостная адаптация бактерий – способность бактерий в зависимости от условий окружающей среды корректировать состав жирных кислот мембранных **липидов** с целью сохранения **цитоплазматической мембраны** в жидкостно-кристаллическом состоянии. Бактерии поддерживают вязкость своих мембран на относительно постоянном уровне стабилизируя структуру липидного бислоя с помощью **стероидов** и **гопаноидов**.

Гомеостаз почвы – равновесное состояние почвы по содержанию органических и неорганических веществ, **гумуса**, физиологически активных соединений, разлагающихся минералов, а также по уровню pH, окислительно-восстановительного потенциала и т.д.

Гомеостаз сообщества – способность сообщества сохранять устойчивость при стрессовых воздействиях биотических и **абиотических факторов**.

Гомогенизатор – прибор, предназначенный для перемешивания и получения **гомогенной** вытяжки из исследуемого образца.

Гомогенный – однородный по составу.

Гомодимерный белок – белок, состоящий из двух идентичных полипептидных цепей (субъединиц).

Гомозиготность – наличие идентичных **аллелей** в одном или нескольких **локусах**. Клетка или организм с такими аллелями называются гомозиготными.

Гомокариоз – генетически однородные ядра в одной клетке, т.е. потомки исходного ядра.

Гомологичные – происходящие из одного источника или имеющие сходную структуру, или общее эволюционное происхождение.

Гомологичные белки – белки с одинаковой функцией и сходными свойствами у разных видов организмов, например, **гемоглобины**.

Гомологичные хромосомы – хромосомы, включающие идентичные наборы **генов**, одинаково расположенные друг относительно друга. Образуются в результате **дупликации** пар родительских хромосом.

Гомология – 1. Наличие у двух **таксонов** общего свойства, ведущего происхождение от одного и того же свойства или эквивалентного свойства у ближнего общего предка; 2. Сходство структур по характеру их развития, возникающее в результате сходства в происхождении.

Гомомерный белок – белок, состоящий из двух или более идентичных полипептидных цепей (субъединиц).

Гомополимер – полимер, состоящий из одинаковых **мономеров**.

Гомоталлизм – явление, при котором потомство одной споры **гриба** может пройти полный цикл развития, включая половую стадию.

Гомоталлический вид – вид **гриба**, обладающий способностью к половому размножению в пределах одного **штамма**.

Гомотропный фермент – аллостерический фермент, который в качестве модулятора может использовать свой субстрат.

Гомоферментативное молочнокислое брожение – тип брожения, при котором **глюкоза** катаболизируется по пути **гликолиза** с образованием двух молекул **пирувата** ($\text{CH}_3\text{-CO-COOH}$). Последний, являясь конечным **акцептором электронов**, восстанавливается в лактат ($\text{CH}_3\text{-CH(OH)-COOH}$) с выходом около 90%. Процесс осуществляют облигатные термофильные **молочнокислые бактерии** из родов *Lactobacillus*, *Sporolactobacillus* и мезофильные из рода *Streptococcus*, обладающие полным набором **ферментов** гликолитического пути и неспособные катаболизовать сахара иными способами. Энергетический выход процесса: две молекулы **АТФ** на одну молекулу глюкозы (рис. 132).

Гонококки (*Neisseria gonorrhoeae*) – диплококки неправильной формы (в виде кофейного зерна) с **грамтрицательным морфотипом**, имеющие **фимбрии IV** типа и способные к **твитчингу**. **Аэробы** и **нейтрофилы** с оптимальной температурой роста 37°C. **Хемоорганогетеротрофы** с дыхательным типом метаболизма. Особенностью гонококков является способность к **ДНК-трансформации** в любой период жизненного цикла, а также устойчивость к **бактерицидному действию** иммуноглобулинов (**IgM, IgG**) и **комплементу**. К факторам **патогенности** гонококков относят: **капсулу** – обладает антифагоцитарными свойствами и препятствует прямому контакту бактерицидных веществ с **клеточной стенкой**; IgA-протеазу – разрушает молекулу **IgA**; белки

клеточной стенки – обеспечивают прикрепление к эпителию, ингибируют фагоцитарные реакции и т.д.; **фимбрии** – обеспечивают **адгезию, твитчинг** по поверхности эпителия и эндотелия, природную **ДНК-трансформацию** и т.д. Токсическая субстанция бактерий представлена **эндотоксином**, обуславливающим общую **интоксикацию**. Гонококки принадлежат к роду *Neisseria*, семейству *Neisseriaceae* (14 родов), порядку *Neisseriales*, классу *Betaproteobacteria*, **филе *Proteobacteria***. Гонококки являются возбудителями **гонореи** – венерического заболевания человека, проявляющегося в гнойном поражении слизистых оболочек мочеполовых органов, и **бленореи** – специфического гнойного воспаления конъюнктивы глаз.

Гонорея – венерическое заболевание, передающееся преимущественно **половым путем** и протекающее с поражением слизистых оболочек органов, выстланных цилиндрическим эпителием: уретры, шейки матки, прямой кишки, носоглотки, миндалин, конъюнктивы глаз. Встречаются тяжелые системные поражения суставов, нервной, сердечно-сосудистой и дыхательной систем, а также может развиваться гонококковый **сепсис**. Гонореем вызывает **гонококк *Neisseria gonorrhoeae***. Заболевание характеризуется слизистыми и гнойными выделениями из уретры и влагалища, болью и дискомфортом во время мочеиспускания, зудом и выделениями из анального отверстия. При поражении глотки наблюдается **воспаление** горла и миндалин. Нелеченная гонорея у женщин и мужчин вызывает воспалительные процессы в органах малого таза, приводящие к бесплодию; гонорея во время беременности ведет к инфицированию ребенка во время родов. **Иммунитет** к возбудителю гонореи отсутствует (как врожденный, так и приобретенный). Человек, переболевший гонореей, может заболеть вновь в результате **реинфекции**.

Гопаноиды – циклические полиизопреноидные **липиды**, входящие в состав **цитоплазматической мембраны** многих бактерий с **грамположительным** и **грамотрицательным морфотипами**. Эти пентациклические **углеводороды** рассматривают как «стрессовые» **молекулы** в связи с их участием в **гомеовязкостной адаптации**. Гопаноиды повышают упорядоченность мембраны и тем самым стабилизируют ее липидный бислой (рис. 41).

Горизонтальный перенос генов – перенос любых генов, присутствующих в клетке **прокариот**. Выделяют три главных вида переноса генов: **трансформацию, трансдукцию** и **конъюгацию**.

Гормогонии – специальные репродуктивные структуры, с помощью которых осуществляется бесполое размножение ряда трихомных **цианобактерий**. Представляют собой небольшие **трихомы** – неподвижные или способные к **подвижности по типу скольжения**. Состоят из небольшого числа мелких клеток, отличных по форме от материнских, не окружены **чехлом**, не содержат **гетероцист** и т.д.

Гормоны – продукты эндокринных желез, присутствующие в жидкостях в физиологически активных концентрациях и оказывающие дистантное дей-

ствии на клетки-мишени. Многие гормоны влияют на **иммунную систему** и иммунные процессы. Наиболее выраженным иммуотропным действием обладают гормоны коры надпочечников – глюкокортикоиды, которые вызывают **апоптоз** лимфоцитов (особенно кортикальных **тимоцитов**). Преимущественно **иммуносупрессивным** действием обладают половые гормоны, иммуностимулирующим – гормоны щитовидной железы, гормон роста, инсулин.

Гормоны тимуса – пептиды, секретируемые эпителиальными клетками **тимуса**. Основная функция гормонов тимуса состоит в завершении функционального созревания **Т-лимфоцитов** после их эмиграции из тимуса, в частности, в повышении их способности секретировать **цитокины** (табл. 45).

Горячая точка – фрагмент ДНК, характеризующийся высокой частотой возникновения **мутаций** или **рекомбинаций**.

Градиент – мера возрастания или убывания в пространстве какой-либо физической величины на единицу длины.

Грамицидин А – низкомолекулярный линейный **пептид-переносчик**, образующий в **цитоплазматической мембране** проницаемые для **ионов** поры – каналы.

Грамотрицательные и грамположительные бактерии – понятия, указывающие на тинкториальные свойства клетки и характер ее диагностического **окрашивания по Граму**. Эти понятия не коррелируют с понятиями «**грамположительный**» и «**грамотрицательный**» **морфотипы** и не указывают на тип строения **клеточной оболочки**, а служат интегральной характеристикой, отражающей физические свойства регидного слоя.

Грамотрицательный бактериальный морфотип – понятие, указывающее на тип строения **клеточной оболочки** у **прокариот** (рис. 34). Бактерии, имеющие грамотрицательный морфотип содержат: **наружную мембрану**, окружающую всю клетку; однослойный, редко двух или трехслойный **мурейновый** саккулус; **периплазматическое пространство** со специфическим содержанием – **периплазмой**; **цитоплазматическую мембрану**, которая является основой клеточной оболочки и внутренней границей уникального периплазматического компартмента. У некоторых бактерий в состав клеточной оболочки входит **S-слой**.

Грамположительный бактериальный морфотип – понятие, указывающее на тип строения **клеточной оболочки** (рис. 35). Бактерии, принадлежащие к грамположительному морфотипу, обычно имеют в составе **клеточной оболочки** многослойный **мурейновый** саккулус, **цитоплазматическую мембрану** и иногда **S-слой**.

Гранзимы – сериновые **протеазы**, содержащиеся в литических гранулах **Т-киллеров** и **НК-клеток**, из которых высвобождаются вместе с белком – **перфорином**, формирующим в клетке-мишени трансмембранную пору, через которую и проникают гранзимы. В цитоплазме клеток-мишеней гранзимы расщепляют ряд субстратов, быстро индуцируя **апоптоз**. Так, например, гранзим В расщепляет некоторые прокаспазы, активируя их и запуская апоптоз.

Гранзим А активирует апоптоз другим, каспаза-независимым, путем, а именно активирует ДНКазу, разрушающую ДНК ядра.

Гранулема – очаг **воспаления**, в котором скапливаются эпителиоидные клетки, гигантские многоядерные клетки, **макрофаги**, **плазмоциты** и фибробласты. Гранулема формируется при хронических инфекциях (например, **туберкулез**), **инвазиях**, введении **адьювантов** и т.д.

Гранулоза – полигликозидные мелкие гранулы, построенные из остатков α -D-глюкозы. Откладываются в клетках представителей рода *Clostridium* перед началом образования **эндоспор** в количестве до 60% сухого веса. Резервный источник углерода и энергии.

Гранулоцитарно-макрофагальный колониестимулирующий фактор (ГМ-КСФ) – **цитокин**, стимулирующий рост и дифференцировку миело-моноцитарной клеточной линии, а также повышающий продукцию **интерлейкина-1**. Секретируется **T-лимфоцитами**, **макрофагами** и клетками стромы **костного мозга**.

Гранулоциты – тип полиморфноядерных **лейкоцитов**, формирующихся в **костном мозге**. Составляют около 60% всех лейкоцитов **крови** и первыми мобилизуются в очаг **воспаления** и **инфекции**. Гранулоциты содержат в цитоплазме специфические гранулы. В зависимости от свойств гранул гранулоциты подразделяют на **нейтрофилы**, **базофилы** и **эозинофилы** (рис. 274).

Грибные сады – тип мутуалистического **симбиоза**, при котором муравьи рода *Atta*, использующие в пищу трудно гидролизуемую **лигнинцеллюлозу** древесины, выращивают в определенных местах муравейника **грибы** из семейства *Lepiotaceae* (рис. 172). Грибы, с помощью **гидролаз**, расщепляют растительные остатки (части листьев, остатки древесины и т.п.), приносимые муравьями в свое жилище. Продукты гидролиза поедаются личинками, молодыми нимфами и др. Насекомые могут использовать в пищу также и органические соединения, синтезированные грибами. В симбиозе «грибы – муравьи» третьим мутуалистическим партнером выступают бактерии рода *Streptomyces* из **филы Actinobacteria**. Они продуцируют мощные **антибиотики**, ингибирующие рост патогенных грибов *Escovopsis*, которые являются специализированными паразитами грибов из семейства *Lepiotaceae*.

Грибы (царство Fungi, или Mycota) – обширная и разнообразная группа **эукариот**, вегетативное тело которых представлено либо одиночными клетками (**дрожжи** и др.), либо **мицелием**, состоящим из ветвящихся нитей – **гиф** – с апикальным верхушечным ростом и боковым ветвлением (**аскомицеты**, **базидиомицеты** и др.). Различают **мицелий септированный** и **ценотический**. **Септы**, разделяющие мицелий на отдельные клетки, могут иметь простые или сложные поры. Грибы размножаются различными способами: бесполом (**конидии**, **зооспоры**, **хламидоспоры** и др.); вегетативным (**почкование**, **бинарное деление**, **фрагментация мицелия**) и половым, с образованием разнообразных половых структур – **зигоспор**, **ооспор**, **асков**, **базидий** и др. В процессе по-

лового размножения происходит: **плазмогамия**, **кариогамия** и **мейоз**. Среди грибов встречаются как постоянно неподвижные организмы, так и подвижные в вегетативном состоянии или только на определенных стадиях развития (бесполое или половое размножение). К основным компонентам клеточных стенок грибов относится **хитин** и глюкан. Грибы являются **хемоорганогетеротрофами** с абсорбционным способом питания (всей поверхностью тела). В качестве запасных веществ накапливают в клетке **гликоген**, ациклические полиолы (маннитол, арабитол, инозитол и др.) и **дисахариды**. Грибы относятся к плеоморфным организмам, т.е. один вид может иметь несколько стадий развития, каждая из которых различается морфологически и функционально, **местообитанием**, сменой растений-хозяев. Грибы широко распространены в окружающей среде. Среди них есть **паразиты** и симбиотрофы, хищники и **сапротрофы**, **возбудители болезней** человека, животных и растений. Они могут быть причиной порчи продуктов питания, зерна, картофеля, овощей, плодов, технических изделий, материалов строительных конструкций, деревянных сооружений и т.д. Царство *Fungi (Mycota)* или включает четыре отдела: **хитридиомицеты** (*Chitridiomycota*), **зигомицеты** (*Zygomycota*), **аскомицеты** (*Ascomycota*) и **базидиомицеты** (*Basidiomycota*). Дейтериомицеты, для которых половой процесс пока не описан, относят к **анаморфным грибам** (*Deuteromycota*).

Гризеофульвин – антибиотик, продуцируемый *Penicillium griseofulvum*. Относится к группе кислородсодержащих гетероциклических соединений. Задерживает рост и развитие мицелиальных **грибов**.

Грипп – острая респираторная ортомиксовирусная **инфекция**, распространяющаяся **воздушно-капельным** путем и характеризующаяся **лихорадкой**, **цефалгией**, **миалгией**, **общей интоксикацией**, **воспалением** дыхательных путей различной степени тяжести и т.п. В тяжелых случаях наблюдаются обширные **геморрагии** в легких, **миокарде** и паренхиматозных органах. Вирусы гриппа человека включены в состав семейства *Orthomyxoviridae* родов *Influenzavirus A* и *B*, и *Influenzavirus C*. Наибольшую эпидемиологическую опасность представляет вирус гриппа А.

ГТФ, или **гуанозинтрифосфат** – нуклеотид пуринового ряда. Осуществляет сопряжение между **экзергоническими** и **эндергоническими реакциями**, участвуя в метаболических реакциях и в биосинтезе **белка**. Выполняет роль субстрата при синтезе **РНК**.

Гуанин – пуриновое основание, комплементарное **цитозину**; одно из четырех **азотистых оснований**, входящих в состав **РНК** и **ДНК** (рис. 66).

Гуанозин – нуклеозид, состоящий из **гуанина** и **D-рибозы**, связанных через β -гликозидную связь (рис. 67, 69).

Губкообразная трансмиссивная энцефалопатия – зоонозная медленно развивающаяся **прионная болезнь**, которая протекает с поражением центральной нервной системы и приводит к летальным изменениям в головном мозге

животных (скрепи овец, энцефалопатия кошек и норок, хроническая изнуряющая болезнь мулов и др.).

Гумма – плотная инфекционная **гранулема**, возникающая в различных органах и тканях, преимущественно при третичном **сифилисе**.

Гуморальный иммунный ответ – специфические иммунные реакции, обусловленные циркулирующими в средах организма **антителами**, синтезируемыми **В-лимфоцитами** в ответ на присутствие чужеродного **антигена**.

Гумус – органический компонент почвы, представляющий собой сложный конгломерат полимерных соединений (гуминовые кислоты, фульвокислоты и их органоминеральные производные, гумин, ульмин). Почвенный гумус содержит помимо ароматических производных **лигнина** значительную долю алифатических соединений, производных **сахаров** и **белки**. Гумус имеет темную окраску и образуется при участии микроорганизмов в многоэтапном процессе разложения и консервации веществ растительного, животного и микробного происхождения. Определяет потенциальное плодородие почв и играет огромную роль в: процессах почвообразования; формировании профиля почвы и создании ее структуры; улучшении тепловых свойств почвы; поддержании оптимального рН почвы и т.д. Гумус участвует в снабжении растений азотом, фосфором и другими важными макро- и микроэлементами (J, Co, Zn и т.д.), CO₂, биологическими ростовыми веществами. Гумусовые соединения, несмотря на сложность молекулы, не являются абсолютно стабильными веществами и медленно разлагаются при участии многих микроорганизмов, обеспечивающих переход потенциального плодородия почвы в эффективное.

Гумусообразование – процесс образования в толще почвы особого класса специфических высокомолекулярных азотсодержащих органических соединений, находящихся в тесном взаимодействии с минеральной частью почвы.

Дальтон (Да) – единица измерения массы **атомов**, **молекул**, а также **вирусов**, **клеток** и их структур (**хромосом**, **рибосом**, **митохондрий** и др.), равная 1/12 массы атома углерода или $1,661 \cdot 10^{-24}$ г. Единица названа в честь английского физика и химика Дж. Дальтона (1766–1844).

Движущие силы эпидемического процесса – факторы, обеспечивающие **эпидемический процесс**. Условия эпидемического процесса включают следующие факторы: биологические (экология хозяев и переносчиков, иммунологическая структура населения и т.д); природные (климат, рельеф местности, характер почвы, состояние водоемов и атмосферы и т.д); социальные (условия труда и быта, медицинское обслуживание, социальное поведение, плотность населения, особенности и др.).

Двойной, или комбинированный тип симметрии вириона – структурная организация некоторых вирионов, например, **бактериофагов**, у которых головка организована по принципу **кубической симметрии**, а отросток – по принципу **спиральной симметрии**.

Двумутовчатые грибы – грибы, у которых **конидиеносцы** имеют два или изредка три узла ветвления между концом **фиалиды** и основной осью.

Двунаправленная репликация – репликация, в процессе которой две **репликативные вилки** движутся в противоположных направлениях от общего старта – точки $oriG$.

Двухосновная кислота – кислота, способная к диссоциации с образованием двух **протонов**.

Двухфазность роста – явление разобщения во времени формирования **биомассы** и синтеза **метаболитов** культурами микроорганизмов при их росте на несменяемых средах. Первая фаза характеризуется активным накоплением культурой биомассы, вторая – метаболитов.

Дегазация – удаление из жидкости растворенных **газов** (CO_2 , O_2 и др.).

Дегалогенирование – отщепление атома галогена (хлора, иода, брома, фтора), происходящее при **биodeградации** веществ микроорганизмами.

Дегидратация – высушивание или удаление воды из исследуемого объекта.

Дегидрогеназы – **ферменты** класса оксидоредуктаз, катализирующие реакции отщепления водорода от первичного субстрата и переносящие его на другой – временный или конечный. Участвуют в процессе **катаболизма** всех типов питательных веществ. **Коферментами** дегидрогеназ, которые являются **акцепторами** водорода, служат обычно **НАД**, **НАДФ**, **ФАД**, **ФМН**. Реакции с участием дегидрогеназ лежат в основе биологического окисления, тесно связанного с обеспечением клеток энергией. Реакции, катализируемые дегидрогеназами, как правило, обратимы, поэтому некоторые из них участвуют в восстановительных биосинтетических процессах клетки.

Деградосомы, или экзосомы – мультиферментный комплекс, служащий для расщепления **иРНК** на поли- и мононуклеотиды.

Дегрануляция – выделение биологически активных веществ (**гистамин**, серотонин и др.) из цитоплазматических гранул различных клеток (**тучные клетки**, **базофилы**, **эозинофилы**, **нейтрофилы** и др.).

Дезаминаза – **фермент**, катализирующий отщепление NH_2 -группы от молекулы органического соединения (обычно **аминокислота** или **амин**).

Дезаминирование – процесс отщепления аммиака (NH_3) от **аминокислот**.

Дезаминирование аминокислот путем β -элиминирования – реакция отщепления NH_3 от аспартата, гистидина и фенилаланина, катализируемая **аммиак-лиазами**, с образованием кислот олефинового ряда, содержащих двойную сопряженную транс- $C=C$ -связь (фумарат, уроканат, циннамат).

Дезаминирование аминокислот путем γ -элиминирования – реакция отщепления NH_3 от тирозина и триптофана с образованием фенола и индола, катализируемая **аммиак-лиазами**.

Дезинсекция – истребление насекомых (вши, блохи, клещи, тараканы, мухи и др.), в том числе и переносчиков **патогенных микроорганизмов**, вызывающих заболевания человека, животных и растений. Осуществляется с помощью **инсектицидов**.

Дезинтеграция – необратимое нарушение целостности клеток **прокариот** и **эукариот**.

Дезинфектанты – химические вещества неспецифического действия, используемые для обработки помещений, оборудования, материалов, инструментов и различных предметов с целью уничтожения и/или подавления активности **сапротрофных** и **патогенных микроорганизмов**. Оказывают в рабочих концентрациях **бактерицидное действие**. К дезинфектантам относятся: хлорная известь, хлорамин, раствор формальдегида и др.

Дезинфекция – мероприятия с применением антимикробных агентов, направленные на уничтожение на объектах внешней среды микроорганизмов, способных вызвать **инфекционные болезни**.

Дезоксирибозим – молекула **ДНК**, обладающая каталитической активностью.

Дезоксирибонуклеаза I, или **ДНКаза I** – фермент, расщепляющий двухцепочечную **ДНК**. Используется для очистки препаратов **РНК** и бесклеточных экстрактов.

Деионизатор – прибор для получения с помощью **деионизации** особо чистой воды, используемой для высокочувствительных анализов.

Деионизация – удаление **ионов** из раствора.

Декантация – отделение твердых частиц от жидкой фазы раствора путем сливания надосадочной жидкости с отстоявшегося осадка.

Декарбоксилазы – ферменты класса **лиаз**, катализирующие **декарбоксилирование** органических кислот.

Декарбоксилазы аминокислот – ферменты класса **лиаз**, катализирующие реакцию отщепления CO_2 от **аминокислот** с образованием **аминов**.

Декарбоксилирование – отщепление CO_2 из карбоксильной группы карбоновых кислот, протекающее при участии ферментов **декарбоксилаз**. Ферментативное декарбоксилирование может быть обратимым (декарбоксилирование оксалоацетата до **пирувата**) и необратимым (окислительное декарбоксилирование **аминокислот**).

Декатенация сестринских хромосом – разъединение после завершения **репликации** существующих в форме сестринского **ДНК-дуплекса** (два взаимно переплетенных кольца), двух кольцевых сестринских хромосом перед их распределением по **дочерним клеткам**. Декатенация происходит с помощью фермента **резольвазы** за счет двухцепочечного разреза в одном из двух сцепленных колец **ДНК** с последующим освобождением образовавшейся линейной молекулы **ДНК** и восстановлением ее в отдельное кольцо.

Декстраны – **полисахариды** на основе α -**глюкозы**. Различаются степенью ветвления и соотношением типов связей в цепях ($\alpha 1 \rightarrow 4$; $\alpha 1 \rightarrow 6$). Синтезируются бактериями (например, из родов *Leuconostoc*, *Acetobacter*) и **дрожжами**. Образуют вязкие растворы. Частично гидролизованные декстраны применяют в качестве кровозаменителей. Поперечно сшитые декстраны – **сефадексы** – используются для **гель-фильтрации**.

Декстрины – продукты частичного расщепления полисахаридов (**крахмал, гликоген**).

Делеции – утрата нескольких **азотистых оснований** в молекуле **ДНК** или целого фрагмента **ДНК**, детерминирующих какой-либо признак.

Демациевые грибы – грибы, окрашенные в цвета от бурого до черного за счет содержания в клеточных стенках пигмента меланина.

Деменция – слабоумие.

Демэкология – направление в экологии, предметом изучения которого является **популяция**.

Денатурация – изменение структуры биомолекул, например, **белков и нуклеиновых кислот** под действием **абиотических факторов**, не сопровождающееся разрывом прочных **ковалентных связей**. Денатурация ведет к изменению свойств биополимера, например, понижению растворимости белков или повышению вязкости их растворов, утрате природной **конформации** и каталитической активности, расплетанию цепей и т.п. Денатурация может быть полной и частичной, обратимой и необратимой.

Денатурированный градиентный гель-электрофорез (ДГГЭ) – метод разделения полученных **ПЦР-ампликонов** в полиакриламидном геле, содержащем линейно увеличивающийся градиент денатурирующих **ДНК** агентов (**мочевина** и **формамид**). В таком геле ПЦР-ампликоны мигрируют в соответствии с их первичной структурой и нуклеотидным составом, что и обеспечивает их разделение. Фореграмма ампликонов представлена горизонтальными полосами, каждая из которых соответствует определенному виду **прокариот**. В качестве маркеров при идентификации используется смесь ампликонов 16S рДНК бактерий с хорошо известными различиями в денатурирующих характеристиках. Метод используется для изучения состава **микробных сообществ** различных **экосистем**.

Дендритные клетки – особый класс клеток, локализованных в лимфоидной ткани. Различают фолликулярные и интердигитальные дендритные клетки. Первые располагаются в зародышевых центрах **лимфатических узлов** и **селезенки** (В-зонах), имеют на своей поверхности рецептор к **Fc-фрагменту иммуноглобулинов**, но не имеют **молекул МНС II** класса. Они несут на своей поверхности **иммунные комплексы** и способствуют генерации антителообразующих клеток, презентирова **антиген В-лимфоцитам**. Интердигитальные дендритные клетки обнаруживаются в Т-зонах селезенки и лимфатических узлов. Несут молекулы **МНС II** класса. Участвуют в презентации антигена **Т-лимфоцитам**.

Денитрификация диссимиляционная, или дыхательная денитрификация – сумма процессов, ведущая к восстановлению **нитратов** или **нитритов** до молекулярного азота с образованием свободных промежуточных газообразных оксидов азота – NO , N_2O . Денитрификация происходит в анаэробных условиях в результате жизнедеятельности **прокариот** из разных родов – *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Alcaligenes*, *Paracoccus*, *Achromobacter*, *Thiobacillus*, *Thiomicrospira* и других **факультативных анаэробов**, использующих NO_3^- или NO_2^- в ка-

честве **акцепторов электронов** при окислении органических и неорганических соединений. Энергия ассимилируется в форме **Pmf**. Ферменты (**нитратредуктаза, нитритредуктаза, редуктаза окси азота, редуктаза закиси азота**), катализирующие каскадное превращение нитрата в молекулярный азот в реакции: $\text{NO}_3 \rightarrow \text{NO}_2 \rightarrow \text{NO} \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$, последовательно индуцируются при переходе к **анаэробно**зису. Денитрификация активно протекает в переувлажненных, плохо аэрируемых почвах, богатых органическими веществами, в связи с чем может служить причиной потерь азота в земледелии. В то же время процесс денитрификации является одним из наиболее важных механизмов поддержания равновесия азота в биосфере в условиях поступления извне его соединений в виде удобрений, загрязнений и т.д.

Денитрификация косвенная – химический процесс образования молекулярного азота при взаимодействии **нитритов** с **аминокислотами** в почве.

Дерепрессия – индукция **транскрипции** репрессированных **генов** в результате подавления функций **репрессора**, т.е. блокирования его связывания с **промотором**.

Дерматит аллергический контактный – воспалительное поражение, развивающееся на коже в месте непосредственного повторного контакта со специфическим **аллергеном**. В качестве контактных аллергенов могут выступать: косметические средства (губная помада, духи, пудра, дезодорант и т.д.); красители; моющие средства; лекарственные препараты; резиновые изделия и т.д. Заболевание характеризуется: **эритемой, отеком**, пузырьками, трещинами. На поздней стадии появляются корочки, шелушение. Дерматит аллергический контактный является клиническим проявлением реакции **гиперчувствительности замедленного типа**.

Дерматомикозы – инфекционно-аллергические заболевания, характеризующиеся поражением кожи, волосяного стержня и ногтевых пластинок. Возбудители дерматомикозов – **грибы**-дерматофиты из родов *Trichophyton*, *Microsporum* и *Epidermophyton* – широко распространены в окружающей среде и особенно в регионах с жарким влажным климатом. Передача возбудителей в виде фрагментов **мицелия** или **конидий** происходит **контактным путем**: от больного человека к здоровому (антропофильные дерматофиты; паразиты человека); от животных к человеку (зоофильные дерматофиты; паразиты кошек, собак, домашней птицы, грызунов, крупного рогатого скота и др.); через инфицированную почву (геофильные дерматофиты; обитатели почвы), а также через инфицированные предметы (в банях, бассейнах и т.п.). Дерматомикозы кожных покровов проявляются шелушением, сильным зудом, а также образованием мелких **папул, пузырьков, эритем и эрозий**. Поражения волосистой части кожи головы сопровождаются ломкостью и выпадением волос, шелушением, эритемой и **пидермией**. Грибковое поражение ногтей пальцев рук и ног характеризуется их утолщением и расслоением. Крайне редко эпидерматомикозы могут развиваться с поражением обширных областей кожи туловища и головы, с вовлечением **лимфатических узлов**, легочной ткани и т.д.

Десенсибилизация – снижение чувствительности организма к сенсibiliзирующему агенту (**антигену**).

Деструкция – разрушение естественной структуры вещества.

Десульфурierende бактерии – бактерии, участвующие в десульфурации серусодержащих **аминокислот** (цистеина, цистина, гомоцистина и метионина) с помощью **ферментов** – десульфогидраз и сульфураз (отщепляют сероводород или элементную серу).

Детоксикация – образование из ядовитого вещества менее токсичных или полностью нетоксичных соединений.

Детрит – органическое вещество водных **экосистем**. Присутствует в водоемах в двух формах: в виде растворимого детрита, большую часть которого составляют гуминовые вещества и фульвокислоты, и в виде взвешенных частиц детрита, образованных остатками клеток отмершего зоо- фито- и бактериопланктона, фекалиями планктонных организмов и т.п.

Детритные пищевые цепи – тип пищевых цепей в водных **экосистемах**, которые начинаются от «мертвого» органического вещества и идут к микроорганизмам, которые ими питаются, а затем к детритофагам и их хищникам.

Дефензины – группа катионных **белков** с низкой **молекулярной массой**, обладающих антимикробной активностью.

Дефолианты – химические вещества, вызывающие гибель листьев растений.

Деформация спирали ДНК – структурные искажения **ДНК**, возникающие за счет димеризации расположенных близко **нуклеотидов** и препятствующие правильной **репликации**. Вызываются **ультрафиолетовым излучением**.

Дефосфорилирование – отщепление фосфорильной группы ($\sim PO_3^-$) от молекулы **фосфагена** (АТФ, пиродифосфат, фосфоэнолпируват и т.д.) путем гидролиза фосфодиэфирной связи. Фосфорильная группа может передаваться от одного фосфоэфира к другому, в результате чего экзергонические соединения становятся взаимно конвертируемыми, а может переноситься на другой субстрат, активируя его. В отсутствие **акцептора** происходит фосфогидролазная реакция, и фосфорильная группа освобождается в виде **аниона** ортофосфата. В результате дефосфорилирования фосфагенов, энергия их макроэнергетических связей используется для выполнения осмотической и электрической работы, обеспечения подвижности клеток и т.п.

Джимс Блэк Пул – горячий источник Йеллоустонского национального парка США, донные отложение и вода которого окрашены в черный цвет вследствие высокого содержания сульфидов железа. В нем обнаружены представители культивируемых кренархеот, а также эуриархеон *Archaeoglobus fulgidus*.

Диагенез – превращение в течение длительного времени органического вещества в осадках водных **экосистем**, ведущее к образованию все более устойчивых к разложению органических соединений.

Диагноз – определение существа и особенностей болезни на основе всестороннего исследования больного.

Дiazотрофия – способность к ассимиляции молекулярного азота (N_2).

Дiazотрофы, или азотные автотрофы, – свободноживущие, ассоциативные или симбиотические азотфиксирующие прокариоты, способные самостоятельно превращать молекулярный азот (N_2) в аммоний (NH_4^+), а затем включать его в реакции аминирования в скелет органических молекул с образованием азотсодержащих органических веществ. Ключевым ферментом diaзотрофии является **нитрогеназа**. Diazотрофы обеспечивают биологическим азотом не только себя, но и другие организмы. Это происходит либо путем использования их **мортмассы эукариотами**, либо за счет прижизненного поступления из их клеток в окружающую среду аммиака и **аминокислот**. Благодаря diaзотрофам, свободный инертный атмосферный азот вовлекается в биологический круговорот.

Дiazоциты – дифференцированные клетки, образующиеся в центральной части **трихома** некоторых **цианобактерий** (например, род *Trichodesmium*) при азотном голодании. В diaзоцитах, по сравнению с **вегетативными клетками**, увеличено количество **тилакоидов**, повышена активность цитохромоксидазы, синтезируется **глутаминсинтетаза** и сосредоточен фермент **нитрогеназа**. В аэробных условиях на свету diaзоциты служат местом восстановления молекулярного азота (N_2) в аммоний (NH_4^+). Diazоциты, в отличие от **гетероцист**, не заканчивают свой жизненный цикл гибелью, а способны к дифференцировке – возврату в вегетативное состояние.

Диализ – разделение растворенных веществ, имеющих различную **молекулярную массу** в результате диффузии через избирательно проницаемую мембрану.

Диаминокислоты – аминокислоты, имеющие в своем составе две аминогруппы, которые обе могут участвовать в образовании **пептидных связей**. Например, **диаминопимелиновая кислота**, L-лизин, γ -диаминомасляная кислота.

Диаминопимелиновая кислота (ДАП) – непосредственный предшественник L-лизина у бактерий и растений; один из компонентов **клеточной стенки** у некоторых бактерий.

Диаминопиримидины – антимикробные препараты (например, триметоприм), ингибирующие синтез **ДНК** у бактерий и ряда **грибов**.

Диарея – частое опорожнение кишечника, при котором фекальные массы имеют жидкую консистенцию.

Диауксия – явление двухфазного роста микробной **популяции** на несменяемой среде, содержащей смесь двух источников углерода. Как правило, бактерии вначале используют один источник углерода, а потом другой. Ввиду поочередного использования двух разных субстратов, кривая роста культуры имеет две **лаг-фазы**, разделенные во времени, в течение которого клетки адаптируются к использованию второго субстрата. Феномен двухфазного роста отражает индуцибельный характер синтеза **ферментов** микроорганизмами.

Дивергенция – процесс эволюционного расхождения единого **таксона** по всей совокупности признаков на два или несколько таксонов. Результат такого расхождения выражается в системе таксономических понятий.

Дивисома – система микрофиламентов у **прокариот**, которая формируется в сайте деления клетки на основе **кольца деления** и состоит из **белков** нескольких типов (FtsZ, FtsA и MukB и др.). Дивисома обеспечивает **цитокinesis** – обособление сестринских хромосом внутри своих цитоплазматических компартментов.

Дигенез – чередование поколений.

Дидезоксинуклеотид – полученный искусственным путем нуклеозидтрифосфат, лишенный 2'- и 3'-гидроксильных групп при углеродных атомах углеродного кольца.

Дикариотическое состояние ядер – образование в одной цитоплазме клетки грибов пар из несестринских ядер, которые синхронно делятся и синхронно передвигаются.

Дикий тип – наиболее часто встречающийся в природной **популяции фенотип** с признаками, детерминируемыми «нормальными» (немутантными) аллелями.

Димер – соединение, построенное из двух идентичных или двух различных **мономеров**.

Димеризация – построение **димера**.

Диморфизм – присутствие в пределах одной **популяции** двух морфологически отличных форм.

Диморфные грибы – грибы, способные расти в разных формах – мицелиальной или дрожжеподобной в зависимости от температуры, субстрата и т.д.

Диморфный цикл развития прокариот – размножение путем асимметричного деления родительской клетки на две неравноценные, различающиеся по подвижности, размерам, форме и другим признакам.

Диоксигеназы – ферменты класса **оксидоредуктаз**, осуществляющие оксигенолитическое размыкание кольца в составе дигидроксилированных ароматических соединений – катехола, протокатеховой, гентизиновой и гомогентизиновой кислот и др.

Дипиколинат Са – кальциевая соль дипиколиновой кислоты. Присутствует у **прокариот** в **эндоспорах**.

Диплоид – организм, клетки которого содержат два гомологичных набора хромосом.

Диполь – молекула, обладающая как положительным, так и отрицательным зарядами.

Дисахариды – **олигосахариды**, молекулы которых состоят из двух остатков **моносахаридов**, соединенных гликозидной связью (**сахароза, трегалоза, лактоза** и др.).

Дисбактериоз, или дисбиоз – качественные и количественные изменения в составе **микробных сообществ** полостей организма или кожи. Дисбактериоз

возникает под действием различных факторов: применение антибактериальных веществ; неправильное питание; нарушение функции **иммунитета**; курение и т.д. В результате нарушения конкурентных взаимоотношений между микроорганизмами место **нормальной микрофлоры человека** занимают **условно патогенные микроорганизмы**. Среди различных форм дисбактериозов доминируют нарушения в **микробном сообществе** кишечника.

Дисмутagens – антимутagens, способные осуществлять химические и биохимические модификации **мутгена** вне клетки, т.е. до повреждения ее **ДНК**. К дисмутagens относят восстановительные агенты и **антиоксиданты**. Процессы димутagenеза связаны с энзиматическими модификациями мутгена или с его прямой **адсорбцией**.

Диспепсия – совокупность клинических **симптомов**, возникающих при нарушении нормальной деятельности желудка, вследствие заболеваний органов пищеварения. Синдром диспепсии часто является проявлением различных вирусных и бактериальных инфекций, вызванных **кишечной палочкой, сальмонеллами, стафилококками, энтеровирусами** и др. При диспепсии происходит неполное расщепление пищи, в результате чего образуются токсические вещества, а также происходит размножение **условно-патогенных микроорганизмов** и развитие **дисбактериоза**. Диспепсия характеризуется болью в животе, тошнотой, нарушением стула, рвотой, изжогой и т.п.

Диспропорционирование – внутримолекулярные окислительно-восстановительные реакции, например, реакции диспропорционирования субстратов в реакциях **метаногенеза**; $3\text{CH}_3\text{OH} \rightarrow 3\text{CH}_4 + \text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$ или $\text{CH}_3\text{COO}^- + \text{H}^+ \rightarrow \text{CH}_4 + \text{CO}_2$.

Диссемирование возбудителя – распространение **возбудителя болезни** после проникновения в организм от места внедрения в другие органы и ткани.

Диссимиляция – переход энергии в окружающую среду в результате совершения полезной работы или рассеивания.

Диссипотрофы – анаэробные бактерии, секретирующие **гидролазы** в незначительном количестве и использующие поэтому в качестве питательных субстратов простые водорастворимые **мономеры**, рассеиваемые из мест их образования при гидролизе высокомолекулярных соединений **бактериальными гидролитиками**. Диссипотрофы связаны с гидролитиками сетью трофических взаимодействий. Они обеспечивают гидролитика факторами роста и снижают уровень концентрации продуктов гидролитического расщепления биополимеров, что устраняет эффект ингибирования гидролаз.

Диссоциация – процесс, при котором под влиянием полярных **молекул** воды образуются свободно движущиеся **ионы**.

Дистантный способ передачи информации – информационные взаимодействия **прокариот**, опосредованные физическими полями. В качестве физического носителя информации могут выступать **ультрафиолетовое излучение**, видимый и инфракрасный свет, которые испускаются живыми клетками.

Дистанционно матричный метод, или **метод попарных расстояний** – один из основных методов построения **филогенетических деревьев** по олигонуклеотидным последовательностям 16S рРНК. При помощи этого метода подсчитываются **эволюционные расстояния** (E_D) между сравниваемыми организмами.

Дистиллированная вода – очищенная вода, получаемая в **аквадистиляторах** за счет тщательной сепарации пара, проходящего через отражательные экраны, расположенные в камере испарения.

Дистиляция – перегонка, разделение жидких смесей на отличающиеся по составу фракции. Основана на различии в температурах кипения компонентов смеси.

Дисульфидная связь – **ковалентная связь** между двумя атомами серы ($-S-S-$), входящими в разные молекулы. Стабилизирует третичную структуру полипептидных цепей.

Дисульфидный мостик – поперечная **ковалентная связь**, образующаяся между цистеиновыми остатками двух полипептидных цепей.

Дисъюнктивный способ репродукции вирусов – разобщенный во времени и пространстве синтез компонентов вируса – белков и нуклеиновых кислот. Протекает в разных структурах клетки (ядро, цитоплазма), после чего происходит сборка вирусных частиц.

Дитиотрейтол – низкомолекулярный тиолсодержащий восстанавливающий агент. Добавляется в буферные растворы в низкой концентрации для предотвращения окисления сульфгидрильных групп в белках. В высоких концентрациях используется для восстановления **дисульфидных связей**.

Дифтерийно-столбнячный анатоксин (АДС) – комбинированный препарат для вакцинации человека от **дифтерии** и **столбняка**, содержащий соответствующие **анатоксины**.

Дифтерия – острая **инфекционная болезнь**, вызываемая *Corynebacterium diphtheriae* и продуцируемым бактерией мощным **экзотоксином** белковой природы. **Входными воротами** для **возбудителя дифтерии** являются слизистые оболочки поверхности зева, дыхательных путей, носоглотки, носа. Реже, процесс локализуется на слизистых глаз, наружных половых органах у девочек, раневой поверхности кожи. На пораженных слизистых оболочках развивается **воспаление**, сопровождающееся образованием фибринозной пленки в виде серовато-белых наложений, захватывающих не только эпителий, но и подлежащую соединительную ткань. **Интоксикация** организма связана с экзотоксином, циркулирующим в **крови**, который ингибирует синтез белка, в том числе и в **миокарде**, что может вызвать смерть больного. Токсин также вызывает дегенерацию периферических нервов (приводит к **параличам** и **парезам**), тканей надпочечников и почек.

Дифференцировка прокариот – специфическая модификация **вегетативных клеток** на функциональном и структурном уровне, следствием которой является образование специализированных структур, отличных от исходных по

морфологии, ультраструктуре, физиологии, биохимии и функциональной значимости. Дифференцировка включает изменения ответных реакций, экспрессии **генов**, активности **ферментов** и в итоге – **роста** и **морфогенеза прокариотной клетки**.

Диффузия – спонтанное выравнивание концентраций химического вещества между клеткой и окружающей средой. Этот процесс осуществляется без затраты клеточной энергии. При диффузии происходит только статическое перераспределение **молекул**, находящихся в хаотическом движении.

Диффузия облегченная – транспорт субстратов в клетку через **специализированные порины**, например **порин PhoE**. Специализированные белки, в результате связывания с субстратом, изменяют свою **конформацию**, что облегчает перенос питательных субстратов через **цитоплазматическую мембрану**. Движение субстрата происходит по градиенту концентрации и не требует затраты энергии (рис. 104).

Диффузия пассивная – транспорт в клетку липофильных (например, **углеводороды**), амфифильных (например, этанол) и гидрофильных (например, **белки**) молекул. Липофильные и амфифильные молекулы проходят через **цитоплазматическую мембрану**, растворяясь в ее билипидном матриксе. Гидрофильные молекулы, не крупнее 600 Да, поступают в клетку, преодолевая цитоплазматическую мембрану через **неспециализированные порины** или водные поры. Пассивная диффузия обеспечивается проникновением веществ по градиенту их концентрации и происходит до тех пор, пока не наступит равновесие между содержанием данного вещества вне и внутри клетки.

Дихотомическая мегасистема – таксономическая система, подразделяющая все клеточные организмы на два царства: царство ядерных организмов – **эукариот** (*regnum Eucaryotae*) и царство **прокариот** (*regnum Procaryotae*), характеризующихся отсутствием ядра.

ДИ-частицы – дефектные интерферирующие **вирионы**, у которых отсутствует некоторая часть геномной **РНК** или **ДНК**, но структурные **белки** остаются такими же, как и у родительского типа.

Длинные концевые повторы у вирусов – прямые повторяющиеся последовательности на концах **ДНК-копии генома ретровирусов**.

ДНК релаксированная – молекула **ДНК**, образующая плоское кольцо.

ДНК сверхспирализованная – молекула **ДНК**, закрученная вокруг своей оси и за счет ковалентного связывания концов, замкнутая в кольцо.

ДНК, или дезоксирибонуклеиновая кислота – высокополимерное природное соединение, содержащееся в клетках живых организмов и выполняющее функцию видоспецифического носителя **генетической информации**. Молекула **ДНК** состоит из двух полинуклеотидных цепей, образующих двойную правую спираль. Направление цепей антипараллельное (взаимно противоположное), т.е. когда одна цепь идет в направлении $5' \rightarrow 3'$, а другая – в направлении $3' \rightarrow 5'$. Каждая цепь – это линейная последовательность **нуклеотидов** четырех видов: дезоксиаденозинмонофосфат (дАМФ), дезоксигуанозин-

ДНК

монофосфат (дГМФ), дезоксицитидинмонофосфат (дЦМФ), дезокситимидинмонофосфат (дТМФ). В цепи ДНК нуклеотиды связаны с помощью фосфатных групп. Остов цепей образуется чередующимися остатками D-дезоксирибозы и фосфата. Азотистые основания: **аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц) и тимин (Т)** – обращены друг к другу, спариваясь по принципу **комплементарности**: А-Т и Г-Ц. Каждая пара оснований повернута на 36° вокруг оси спирали относительно следующей пары и, таким образом, 10 пар оснований составляют один полный оборот в 360° . Длина витка – 3,4 нм. Две цепи, образующие двойную спираль, формируют структуру, характеризующуюся двумя бороздками: малой – шириной 12Å и большой – шириной 22Å . Отдельные участки ДНК соответствуют определенным **генам**. ДНК точно воспроизводится при делении клеток, что обеспечивает в ряду поколений организмов передачу наследственных признаков и специфических форм обмена веществ (рис. 68, 70).

ДНК-гираза, или топоизомераза II – фермент, катализирующий реакцию спирализации молекулы ДНК.

ДНК-зонд – фрагмент ДНК, меченный тем или иным образом и используемый для **гибридизации** со специфическим участком в молекуле ДНК. Позволяет идентифицировать **комплементарные** ему нуклеотидные последовательности.

ДНК-лигазы – ферменты, катализирующие ковалентное сшивание цепей ДНК в дуплексе при **репликации, репарации и рекомбинации** путем образования фосфодиэфирной связи между 5'-фосфорильной и 3'-гидроксильной группами соседних дезоксинуклеотидов в местах разрыва ДНК или между двумя молекулами ДНК. Для образования этих мостиков лигазы используют энергию гидролиза пиррофосфорильной связи **АТФ**.

ДНК-маркирующий сайт – уникальный для данного локуса **олигонуклеотид**, который может использоваться для его идентификации методом **ПЦР**.

ДНК-полимераза – фермент, катализирующий синтез полинуклеотидной цепи из отдельных **нуклеотидов** с использованием другой цепи в качестве матрицы и ДНК-затравки со свободной 3'-ОН-группой.

ДНК-полимераза Taq – термостабильная ДНК-полимераза (сохраняет активность при 95°C) бактерии *Thermus aquaticus*. Часто применяется в **ПЦР**.

ДНК-редупликация – самоудвоение молекулы ДНК, при котором двойная спираль молекулы сначала разделяется на две полинуклеотидные цепи, а затем на каждой из образовавшихся цепей из свободных **нуклеотидов** в соответствии с правилом **комплементарности азотистых оснований** достраиваются дочерние цепи. Каждая вновь образовавшаяся молекула ДНК состоит из одной материнской полинуклеотидной нити и комплементарной ей дочерней нити. Процесс ДНК-редупликации лежит в основе авто-дубликации хромосом.

Додecilсульфат натрия – анионный детергент, используемый для денатурации белков.

Доза – количество вещества, введенное или попавшее в организм. Вы-

ражается в весовых, объемных или условных (биологических) единицах. Чаще всего пользуются LD_{5-10} , LD_{50} , LD_{95-100} . Определение проводят на чувствительных лабораторных животных одного веса и возраста в стандартных условиях эксперимента.

Доза инфицирующая – наименьшее количество **патогенных микроорганизмов** штамма определенной **вирулентности**, способное вызвать развитие **инфекционной болезни** у человека или животного, чувствительных к данному возбудителю. Доза инфицирующая зависит от вида возбудителя, способа заражения (естественного, искусственного) восприимчивого объекта, состояния организма, места введения и от других условий

Доза удваивающая – доза **мутагена**, повышающая частоту **мутаций** вдвое по сравнению с частотой **мутаций спонтанных**.

Доза цитопатогенная – количество **вируса**, способное вызвать деструктивные изменения инфицированных клеток, культивируемых вне организма

Дозатор – механическая пипетка, применяемая для точного отбора жидкости в лабораторных условиях. Существуют механические дозаторы переменного и фиксированного объема, электронные дозаторы и т.п.

Доказательная медицина – раздел медицины, основанный на методах эпидемиологической диагностики, предполагающий поиск, обобщение и широкое распространение полученных доказательств в отношении эффективности средств и методов лечения и профилактики заболевания.

Домен – 1. Ствол глобального тритомиического дерева жизни, соответствующий филогенетическому мегатаксону (**домен *Bacteria***, **домен *Archaea*** или **домен *Eucarya***) (рис. 5–7, табл. 2). С точки зрения **иерархической** структуры категория «домен» имеет ранг выше категории **царства**. Категория «домен» признана и введена в **мегасистематику прокариот**. 2. Участок полипептидной цепи, выполняющий определенную функцию (например, цитоплазматический домен, трансмембранный домен и т.д.).

Домен *Archaea* – филогенетический мегатаксон в рамках тритомиической структуры глобального **филогенетического дерева** (рис. 5, 7). Включает как **фантомные формы**, так и фенотипически хорошо охарактеризованные **прокариотные** организмы, для которых свойственны особые черты, отличающие их от членов домена ***Eucarya*** и домена ***Bacteria*** (табл. 2). К ним относятся: строение и химический состав **клеточных стенок**, которые представлены либо белковым **S-слоем**, либо **псевдомуреином**, либо построены из гетерополисахаридных молекул; природа мембранных липидов (**археолы** и **кальдархеолы**); монослой липидов в **цитоплазматической мембране**; другая последовательность нуклеотидов в **рРНК**; модификация **тРНК**; нечувствительность **рибосом** ко многим ингибиторам рибосом бактерий и **эукариот**; ДНК-зависимая РНК-полимераза имеет 8–10 субъединиц; наличие у **метаноархей** уникальных **коферментов** (метанофуран, F_{420} , F_{430} и др.), участвующих в **метаногенезе**; 22-я нестандартная кислота **пирролизин**; необычный путь **углеродной автотро-**

фии (CO₂), при котором рибулезо-1,5-бифосфат образуется не из фосфорилированных сахаров, а из аденозинмонофосфата; наличие модифицированного **гексомонофосфатного пути Энтнера-Дудорова**; **квази-фототрофия** на основе мономолекулярного светозависимого **протонофора – бактериородопсина**; присутствие в клетках термоацидофильных архей алкилбензолов – компонентов нефти и осадочных пород; экстремальная термофилия – способность расти при высоких температурах, в некоторых случаях выше точки кипения воды (101–121°C) и т.д. В составе домена *Archaea* выделяют четыре **актуалистические филы (фила *Crenarchaeota*, фила *Korarchaeota*, фила *Nanoarchaeota*, фила *Thaumarchaeota*)**, которые содержат 289 легитимно описанных видов и одну **фантомную – фила *Korarchaeota***.

Домен *Bacteria* – филогенетический мегатаксон в рамках тритомической структуры глобального **филогенетического дерева**, в состав которого включены одноклеточные организмы, имеющие прокариотический тип организации клетки и тривиальное название бактерии. В составе домена *Bacteria* выделяют 26 **актуалистических фил (*Proteobacteria*, *Cyanobacteria*, *Firmicutes*, *Actinobacteria*, *Planctomycetes*, *Spirochaetes* и др.)**, каждой из которых соответствует таксономическая группа в ранге **отдела** (рис. 5, 6, 24, 28, 29; табл. 2). Статус еще нескольких фил окончательно не определен, но к настоящему времени в роли претендентов на ранг новых актуалистических фил выступают: **термофилы *Caldithrix abyssi*, *Desulfurobacterium*, *Coprothermobacter***, а также *Poribacteria*, ОРЗ и др. С точки зрения филогенетической **иерархической структуры** практически все актуалистические филы бактерий равноценны и дивергировали на относительно короткой эволюционной дистанции. Исключение составляют **филы *Aquificae*, *Themotogae* и *Thermodesulfobacteria***, которые, согласно результатам анализа, основанного на секвенировании 16S рРНК и 23S рРНК, сформировались раньше других и являются наиболее древними. Тем не менее последовательность ответвления бактериальных фил от общего ствола глобального филогенетического древа, а также их относительный возраст будут еще уточняться. Кроме актуалистических фил к домену *Bacteria* отнесены 26 **фантомных фил** бактерий: ОРЗ-ОР11 (гидротермы Йеллоустоунского национального парка); OS-K (термальный источник *Ostopus Spring* Йеллоустоунского национального парка); NC10 (затопленные пещеры); WWE2 (городской анаэробный отстойник); *Poribacteria* (морские губки); *Thermite Group 1* (кишечник термита *Reticulitermes speratus*); *Marine Group* (бактериопланктон в Тихом океане) и др.

Домен *Eucarya* – один из стволов глобального тритомического **филогенетического древа**, соответствующий филогенетическому мегатаксону (рис. 5, табл. 2). В его состав входят как многоклеточные (включая человека), так и одноклеточные организмы, имеющие эукариотический тип организации клетки (оформленное ядро, **митохондрии**, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, **хлоропласты** у некоторых организмов и т.д.). Для **эукариот** характерны процессы **митоза** и **мейоза**. Среди эукариот объектами микробиологии являются: микроскопические **водоросли** (представители золотистых, красных,

диатомовых, зеленых и др.); **грибы**, например, представители **зигомицетов** (р.р. *Mucor*, *Rhizopus*, *Mortierella* и др.), **аскомицетов** (р.р. *Aspergillus*, *Penicillium*, *Chaetomium* и др), **анаморфных грибов** (р.р. *Cladosporium*, *Alternaria*, *Fusarium* и др.) и **простейшие** (жгутиконосцы, амёбы, инфузории и др.).

Домены белков – область пептида, имеющая когерентную третичную структуру. Домены имеются в молекулах МНС, Т-клеточных рецепторах у лимфоцитов, иммуноглобулинах и др.

Доминантный ген – ген, проявляющийся в фенотипе независимо от присутствия в геноме другого аллеля этого гена.

Доминирование, или доминантность – участие только одного аллеля в определении признака у гетерозиготной особи.

Донор – 1. Органическое или неорганическое вещество, отдающее электрон в процессе окислительно-восстановительных реакций. 2. Клетка **прокариот**, способная передавать ДНК клетке-реципиенту путем горизонтального переноса генов (**конъюгация, трансформация, трансдукция**). 3. Организм, от которого получают материал для **трансплантации** другому индивидууму – реципиенту.

Дочерняя клетка – клетка, образующаяся при размножении из исходной материнской клетки.

Дремлющая, или криптогенная вирусная инфекция – форма проявления вирусной инфекции, при которой возбудитель в неактивном состоянии находится в отдельных очагах. Клинически инфекция проявляется лишь при резком ослаблении защитных сил организма.

Дробная стерилизация, или тиндализация – метод стерилизации **питательных сред** текущим паром в **автоклаве** при открытом спусковом кране и незавинченной крышке при температуре 60–80°C по 15–30 минут в течение 3 дней. Между прогреванием среды помещают в термостат при 30°C на 8–12 часов для создания условий прорастания жизнеспособных спор. Метод применяется для стерилизации сред, содержащих соединения, разлагающиеся при температуре выше 100°C (соединения железа, **витамины, аминокислоты, аммиачные соли** и др.).

Дрожжевой автолизат – продукт коричневого цвета, получаемый в результате **автолиза** прессованных пекарских **дрожжей** рода *Saccharomyces* или кормовых дрожжей из родов *Candida* и *Torulopsis*. Входит в состав многих **питательных сред** для выращивания микроорганизмов как источник азота, **витаминов** группы В, **пуринов** и **пиримидинов**.

Дрожжевой экстракт – продукт, получаемый из **дрожжевого автолизата** после его центрифугирования с целью удаления нерастворимых компонентов. Высушенный дрожжевой экстракт может длительное время храниться в порошке. В микробиологической практике используется для приготовления **питательных сред** общего и специального назначения в качестве источника азота, углерода и других компонентов.

Дрожжи – неподвижные одноклеточные **грибы** (*Fungi*), типичным способом бесполого размножения которых является **почкование** и редко **бинарное деление**. Клетки после почкования могут оставаться соединенными, образуя псевдомицелий. Дрожжи не составляют единого таксона среди грибов и встречаются среди **аскомицетов**, **базидиомицетов** и **анаморфных грибов** (рис. 261–263). Дрожжи являются **хемоорганогетеротрофами** с окислительным или бродильным типами метаболизма и имеют разную форму клетки: овальную, стреловидную, цилиндрическую, треугольную, серповидную и т.д. При неблагоприятных условиях некоторые из них образуют покоящиеся клетки – **артроспоры** – с толстой, плотной и часто двухслойной оболочкой. У дрожжей, принадлежащих к **аскомицетам** или **базидиомицетам**, известен половой процесс, приводящий соответственно к образованию **асков** или **базидий**. В них развиваются гаплоидные споры, из которых образуются **вегетативные клетки**. Дрожжи широко распространены на плодах, особенно перезревших, на листьях, в нектаре цветков, в экссудатах деревьев, в раневых повреждениях растений, в почве и т.д. Широко используются в пищевой (пивоварение, хлебопечение, виноделие и т.д.) и микробиологической промышленности (производство этанола, **глицерола**, белково-витаминного концентрата и др.).

Дрожжи винные – природные сообщества дрожжей, заселяющие виноград. Участвуют в сбраживании виноградного сока и в процессах, сопровождающих созревание вина.

Дрожжи низовые – определенные **штаммы** дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*, характеризующиеся замедленными процессами **дыхания** и **брожения**, следствием чего является медленное оседание их клеток на дно бродильных чанов.

Дрожжи пекарские – определенные **штаммы** дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*, применяемые в хлебопечении. Характеризуются энергичным **брожением** и обильным образованием CO_2 , что способствует поднятию теста.

Дуоденит – **воспаление** слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки. Сопровождается структурной перестройкой элементов слизистой оболочки и постепенной атрофией железистого аппарата двенадцатиперстной кишки. Дуоденит характеризуется болью в верхней части живота, тошнотой, рвотой, слабостью и т.д.

Дупликация – удвоение какого-либо фрагмента ДНК.

Дыхание – тип **хемотрофии**, при котором энергия ассимилируется в форме **Pmf** и/или **Smf** при переносе **электронов** по **электрон-транспортной цепи** от окисляемого субстрата на экзогенный или эндогенный терминальный **акцептор**. Энергия, ассимилированная при дыхании, расходуется на синтез АТФ с помощью мембранносвязанной АТФазы/АТФ-синтазы в реакциях **фосфорилирования мембранного**. Выделяют два типа дыхания: **энергетически разобщенное** и **энергетически сопряженное**.

Емкость вектора – максимальный размер участка ДНК, который может быть клонирован в данном **векторе**.

Енолаза – фермент, катализирующий превращение 2-фосфоглицерата в фосфоенолпируват.

Еретический сценарий филогении архей – гипотеза, утверждающая, что члены домена *Archaea* и домена *Eucarya* являются потомками бактерий (домен *Bacteria*), которые вторично адаптировались к экстремальным условиям, в частности к высоким температурам.

Естественная иммунологическая толерантность – толерантность, индуцированная в эмбриональном периоде к антигенам собственных тканей.

Жгутик – локомоторная органелла **прокариот**, обеспечивающая активное перемещение клеток бактерий (домен *Bacteria*) и архей (домен *Archaea*) в окружающей среде. Несмотря на то что жгутики архей внешне напоминают бактериальные, они отличаются по строению, химическому составу, механизму вращения мотора, способу сборки. Малоизученны. Подвижность бактерий обеспечивается **жгутиками экзоплазматическими** и **жгутиками периплазматическими** (рис. 53–57).

Жгутики периплазматические – структуры, определяющие способность спирохет к подвижности в жидких и вязких средах (рис. 56). Члены **филы *Spirochaetes*** различаются по скорости плавания, по длине и диаметру жгутиков, а также их количеству, например, *Leptospira interrogans* имеет только два жгутика, а *Cristispira pectinis* – 100 и более. Периплазматические жгутики спирохет, несмотря на то, что они обладают **грамтрицательным морфотипом**, отличаются от **экзоплазматических жгутиков** других бактерий не только по месту локализации, но и структурой. Жгутики спирохет не содержат в структуре базального тела C-, MS-, P- и L-колец, располагаются в **периплазматическом пространстве** и не выходят на поверхность клетки в окружающую среду. Филаменты жгутика являются левозакрученными спиральными нитями диаметром до 25 нм и имеют специальный чехол. Они обвивают по спирали изогнутый протоплазматический цилиндр клетки, к которому относят **муреиновый саккулус**, **цитоплазматическую мембрану** и **цитоплазму** с ее содержимым. Часть периплазматических жгутиков одним концом прикреплена к одному полюсу клетки, а другая часть – также одним концом – к противоположному. Вторые концы жгутиков свободны, вследствие чего они либо не доходят до экватора, либо заканчиваются после экватора, либо доходят до противоположного полюса. В последних двух случаях фибриллы, прикрепленные к разным полюсам, перекрываются и образуют так называемую «аксиальную нить». Движение спирохет основано на вращении периплазматических жгутиков между протоплазматическим цилиндром и **наружной мембраной** и может быть нескольких типов: движение-перемещение по прямой в двух направлениях («вперед», «назад») и изгибание клеток без перемещения в пространстве.

Жгутики экзоплазматические – многофункциональные специализированные органеллы бактерий. Вмонтированы в **клеточную оболочку** и свободно вращаются в ней по часовой стрелке или против часовой стрелки за счет энергии трансмембранного градиентов H^+ (**Pmf**) или Na^+ (**Smf**), обеспечивая

тем самым **плавание бактерий** в жидкой среде или их **подвижность по типу роения** по увлажненной поверхности твердого субстрата. Кроме того, жгутики выполняют следующие функции: отвечают за образование **биопленок** на твердых поверхностях и **адгезию** клеток на различных субстратах; облегчают симбиотическим азотфиксирующим **ризобиям** колонизацию бобовых растений; являются одним из факторов **вирулентности у патогенных микроорганизмов**. Число жгутиков на клетку варьирует от 1 до 100 и более (рис. 53, 55). По расположению и числу жгутиков на поверхности выделяют: **монополярные монотрихи, монополярные политрихи, биполярные монотрихи, биполярные политрихи, перитрихи, лофотрихи**. Бактериальный жгутик состоит из трех частей: 1. Нити (пропеллер), построенной из идентичных субъединиц белка **флагеллина** одного или нескольких типов; 2. Гибкого крюка, соединяющего нить с базальным телом, что позволяет нити изменять свое положение по отношению к поверхности клетки; 3. Базального тела (трансмембранный мотор), включающего четыре кольца (M, S, P, L) у бактерий с **грамотрицательным морфотипом** или два кольца (M, S) у бактерий с **грамположительным морфотипом**, а также стержень, статор, ротор и С-кольцо. Базальное тело закреплено в **цитоплазматической мембране** двумя кольцами M и S, которые рассматривают как одно единое MS-кольцо. P и L-кольца у бактерий с **грамотрицательным морфотипом** выполняют роль поддерживающей втулки для вращающегося стержня. При этом P-кольцо находится в **наружной мембране**, а L-кольцо – в слое **муренна**. Жесткий стержень, пронизывающий все кольца, передает крутящий момент от ротора, смонтированного на MS-кольце, к крюку и нити. Статор (комплекс мембранных белков) приводит во вращение ротор. С-кольцо, связанное с ротором, играет роль переключателя направления вращения. В состав базального тела также входит специализированная секреторная система, которая при сборке жгутика экспортирует субъединицы базального тела, крюка и нити.

Желатин – вещество, получаемое при вываривании костей, хрящей и копыт животных. Является продуктом денатурации белка **коллагена**. В микробиологической практике желатин используется для приготовления твердых **питательных сред** (из расчета 10–15%), применяющихся для определения протеолитической активности микроорганизмов.

Железная анаэробная хемолитотрофия – тип **энергетического метаболизма**, связанный с ассимиляцией энергии в форме **Pmf** и основанный на окислении Fe^{2+} за счет восстановления **нитрата** (акцептор электронов) до молекулярного азота: $10FeCO_3 + 2NO_3^- + 24H_2O \rightarrow 10Fe(OH)_3 + N_2 + 10HCO_3^- + 8H^+$. Энергетический выход процесса невелик, поэтому он имеет физиологический смысл лишь при высокой концентрации Fe^{2+} . Процесс осуществляют представители **филы Proteobacteria** из классов *Betaproteobacteria* и *Gamma proteobacteria*, использующие железо (Fe^{2+}) в качестве единственного источника энергии.

Железная аэробная хемолитотрофия – тип **энергетического метаболизма**, основанный на окислении Fe^{2+} и сульфидных минералов (FeS_2 , ZnS_2 ,

CuFeS₂ и др.) с ассимиляцией энергии в форме **Pmf**. Железные хемолитотрофы принадлежат к бактериальным **филам**: *Nitrospirae*, *Proteobacteria*, *Firmicutes* и археотной **филе** *Crenarchaeota*.

Железоокисляющие аэробные прокариоты – бактерии и археи способные к **железной хемолитотрофии** и получающие энергию в форме **Pmf** в результате окисления закисного железа: $4\text{Fe}^{2+} + \text{O}_2 + 4\text{H}^+ \rightarrow 4\text{Fe}^{3+} + 2\text{H}_2\text{O}$. Железо поступает в железоокисляющую **электрон-транспортную цепь** на уровне Fe²⁺-оксидазы (**цитохрома с**), что сводит к минимуму (до одного) число **сайтов сопряжения** и сокращает количество молекул **АТФ**. Поэтому клетке для обеспечения энергией приходится «перерабатывать» большие количества железа. У железоокисляющих **прокариот** образование **восстановительных эквивалентов** происходит за счет энергозависимого **обратного транспорта электронов**. В этом случае периплазматический цитохром с₅₅₂ переносит **электроны** не на **цитохромоксидазу аа₃**, а на цитохром bc₁-комплекс. Последний передает электроны мембраносвязанной НАДН-дегидрогеназе. Железоокисляющие прокариоты являются в основном **хемолитогетеротрофами** или углеродными **миксотрофами**. У углеродных **автотрофов** ассимиляция CO₂ осуществляется в **цикле Кальвина-Бенсона**. Все известные железные прокариоты относятся либо к облигатным **ацидофилам** (оптимум рН 2–3 и ниже), как например, бактерии из родов *Acidithiobacillus*, *Leptospirillum*, *Thiobacillus* и археон из рода *Sulfolobus* и др., либо к **нейтрофилам**, предпочитающим микроаэрофильные условия, например, *Gallionella ferruginea*. Обитают в кислых железистых источниках, подземных водах сульфидных месторождений, торфяниках, кислых озерах и т.п.

Железо-серные редокс-белки – компоненты **электрон-транспортной цепи**, содержащие [Fe_nS_n]-кластеры и участвующие в важнейших окислительно-восстановительных реакциях (рис. 113). Присутствуют, преимущественно, у **анаэробов**. Функционально гетерогенны. Способны переносить только один **электрон** между партнерами в донор-акцепторной паре.

Желтая лихорадка – тропический вирусный гепатит, способный к эпидемическому распространению. Возбудитель инфекции – **арбовирус**, циркулирующий среди обезьян, некоторых сумчатых, грызунов, а также больных людей. Переносчики инфекции – комары. Заболевание характеризуется **лихорадкой**, тяжелой **интоксикацией**, **геморрагиями** в различных органах, поражением почек и печени, которое ведет к выраженной **желтухе**.

Желтуха – **симптомокомплекс** различных заболеваний, при которых слизистые оболочки, кожа, оболочки глазных яблок окрашиваются в желтый цвет. Желтуха вызывается накоплением в тканях и крови билирубина (желчные пигменты) вследствие заболевания печени, поражения желчных путей, нарушений в системе эритроцитопоза.

Животное-основатель – организм, несущий чужеродный **ген** в клетках зародышевой линии, который при спаривании дает начало чистой линии **трансгенных организмов**.

Животные-фитофаги – растительноядные животные (за исключением высших термитов и фитопатогенных нематод), неспособные синтезировать **гидролазы**, разрушающие растительные полимеры и вступившие поэтому в процессе эволюции в **симбиоз с прокариотами** (бактерии, археи), **грибами** или **простейшими**, осуществляющими разрушение **целлюлозы** и других компонентов древесины. Микроорганизмы-симбионты способны: осуществлять деструкцию растительной пищи до легко усвояемых хозяином **мономеров**; обеспечивать термодинамическую выгодность использования целлюлозосодержащих **полимеров** в условиях желудочно-кишечного тракта; оптимизировать азотный баланс хозяина за счет рециклизации его азотных шлаков, а в ряде случаев и **фиксации молекулярного азота**; снабжать животных **витаминами**, **стеролами**, **аминокислотами**, **факторами роста**, отсутствующими в растительной биомассе; стимулировать **иммунную систему** хозяина; предотвращать развитие **патогенных микроорганизмов** и т.д.

Живые организмы (эукариоты и прокариоты) – автономные, самовоспроизводящиеся открытые термодинамические системы, обменивающиеся с внешней средой энергией, химическими субстратами и информацией.

Жидкая фаза почвы – почвенный раствор, который включает минеральные, органические, органоминеральные соединения и растворенные газы. Почвенный раствор заполняет проточные и непроточные капилляры, располагающиеся внутри и на поверхности почвенных агрегатов, а также образует водные и коллоидные пленки, обволакивающие частицы почвы.

Жирные насыщенные кислоты – жирные кислоты, содержащие концевую метильную группу ($-\text{CH}_3$), разное число метиленовых групп ($-\text{CH}_2-$) и концевую карбоксильную группу ($-\text{COOH}$). В зависимости от организма длина углеводородной цепи варьирует от C_{14} до C_{22} . У бактерий встречаются разветвленные жирные кислоты и гидроксикислоты, например, полимеры гидроксимасляной кислоты.

Жирные ненасыщенные кислоты – жирные кислоты, содержащие одну (моноеновые) или более (полиеновые) двойных связей, которые почти всегда находятся в цис-конфигурации.

Заместительная терапия – введение в организм **метаболитов**, **кофакторов**, **гормонов** и **ферментов** с целью восполнения их дефицита, обусловленного генетическим дефектом.

Замораживание – скалывание – метод подготовки образцов для **электронной микроскопии**, при котором замороженный образец не обезвоживается и не подвергается химической фиксации, а раскалывается в вакууме. При этом обнажаются мембраны и органеллы, которые затем оттеняются металлом. Это позволяет изучить их поверхностную структуру в неискаженном виде.

Запаздывающая цепь ДНК – одна из двух синтезируемых цепей ДНК при **репликации**, которая растет с некоторым опозданием по сравнению с другой цепью.

Запасные вещества – резервные соединения **прокариот** в осмотически

инертной полимерной форме, образующиеся при ограничении роста клеток из-за недостатка отдельных компонентов питания или наличия **ингибиторов**. Накопление запасных веществ происходит за счет соответствующих исходных соединений. Запасные вещества представляют собой динамическое депо, в котором прокариотная клетка запасает или энергию, или конструктивный субстрат, или восстановитель (рис. 83–85).

Запрограммированная смерть прокариот – любая форма гибели прокариотной клетки согласно эндогенной программе. Запрограммированная смерть прокариот регулируется генетически и связана с синтезом или активацией **ферментов**, принимающих участие в цепи превращений, ведущих к гибели клетки. Запрограммированная смерть характерна для: **вегетативных клеток в стационарной фазе роста; материнской клетки** после формирования эндоспоры; вегетативных клеток миксобактерий при образовании **миксоспор** и т.п.

Зеленые нитчатые аноксигенные фототрофные бактерии – факультативно **аэробные**, трихомные бактерии, имеющие слизистый **чехол** и обладающие **подвижностью по типу скольжения**. Клетки палочковидные, яйцеобразные или слегка изогнутые. **Трихомы** неветвящиеся, непостоянной длины. У бактерий рода *Chloronema* чехлы инкрустированы оксидами железа. Некоторые виды имеют **газовые вакуоли** (род *Chloronema* и др.), а также **поли-β-гидроксилалканоатные гранулы** или полиглюканы в качестве **запасных веществ**. Содержат дитерпеноидные **липиды** из группы веррукозана. Размножаются **бинарным делением** или путем **фрагментации трихома**. Мурейн содержит в качестве **диаминокислоты** L-орнитин. Все виды бактерий – облигатные или факультативные **фототрофы с реакционным центром РСII-типа**, содержащим **бактериохлорофилл а**. Энергия в реакционный центр поступает от **внутренних интегральных антенн**, работающих в сочетании с периферической антенной – **хлоросомой** (содержит бактериохлорофиллы с и d). **Фотосинтетический аппарат** локализован в **цитоплазматической мембране**. При **фотоорганотрофии** в качестве **доноров электронов** используют органические соединения (**сахара**, спирты, органические кислоты и др.), а при **фотолитотрофии** – H_2S , что приводит к образованию элементной серы, которая откладывается вне клетки в виде аморфной массы. Зеленые бактерии образуют НАДФН непосредственно в световых реакциях фотосинтеза (**фотолитоавтотрофия**). При **фотогетеротрофии** и реже при фотоавтотрофии, ассимилируют CO_2 по 3-гидроксипропионатному пути или в **цикле Кальвина-Бенсона**. **Аэробы**; в определенной обстановке **факультативные аэробы**, получающие энергию за счет **хемоорганотрофии** дыхательного типа. **Термофилы** (t_{opt} – 50–60°C) или **мезофилы**, развивающиеся в природных условиях при температуре 4–15°C. Зеленые нитчатые бактерии принадлежат к **филе *Chloroflexi***, классу «*Chloroflexi*», порядку «*Chloroflexales*», семейству «*Chloroflexaceae*» родам *Chloronema*, *Heliothrix*, *Oscillochloris*. Обитают в богатых H_2S водных **экосистемах** природного и антропогенного происхождения, где образуют **микробные маты** под слоем **цианобактерий**.

Зеленые одноклеточные аноксигенные фототрофные бактерии – неподвижные или **подвижные по типу скольжения**, сферические, овоидные или палочковидные (прямые или искривленные) бактерии, обладающие **грамотрицательным морфотипом**. Одиночные, в коротких цепочках или трехмерных агрегатах. Редко в виде длинных одноклеточных нитей. Образуют ветвящиеся или неветвящиеся **простеки**, широкие в основании и заостренные на конце (род *Ancalochloris*), либо закругленные и слегка утолщенные на концах (р.р. *Chlorobium*, *Chloroherpeton*) продуцируют слизь. В качестве главных **каротиноидов** содержат хлоробактин, ОН-хлоробактин или γ -каротин («зеленые виды»), либо изорениератин или β -изорениератин («коричневые виды»). **Газовые вакуоли** имеют виды родов *Pedodictyon* и *Ancalochloris*. Накапливают в клетках **гликоген**. Из переносчиков обнаружены **цитохромы с и b**, а также менахиноны. Деление **бинарное** или **тройное**; эквивалентное или неэквивалентное (**почкование**). Облигатные **фотолитотрофы**. Имеют **реакционный центр РСІ-типа**, в который включен **бактериохлорофилл а**. Получают **восстановительные эквиваленты** в форме НАДФН в световых реакциях **фотосинтеза (фотолитоавтотрофия)**. Зеленые бактерии имеют антенны двух типов – **внутренние интегральные антенны** и периферические в виде **хлоросомы**. Последняя содержит бактериохлорофилл с, d или e. **Фотосинтетический аппарат** сосредоточен в **цитоплазматической мембране**. **Фотолитотрофы**. В качестве **доноров электронов** используют $S_2O_3^{2-}$, H_2 или S^{2-} . В последнем случае образуется внеклеточная сера (S^0), далее окисляемая до SO_4^{2-} . Зеленые бактерии – **автотрофы**, ассимилирующие CO_2 в **цикле Ивенса-Бьюкенена** или **миксотрофы** (в присутствии S^{2-} или $S_2O_3^{2-}$ наряду с CO_2 ассимилируют ацетат, пропионат и другие простые органические субстраты). Облигатные **анаэробы**, **мезофилы** (t_{opt} – 20-30°C) и **нейтрофилы** (pH_{opt} – 6,5–7,0). Относятся к **филе Chlorobi**, классу «*Chlorobi*», порядку *Chlorobiales*, семейству *Chlorobiaceae*, родам *Chlorobium*, *Ancalochloris*, *Chloroherpeton*, *Pelodictyon* и *Prosthecochloris*. Распространены в илах или планктоне пресных или солоноватых водоемов. Могут входить в состав **микробных матов**. Обнаружены в морской воде.

Зигомицеты (Zygomycota) – группа **грибов**, имеющих обильно развитый, многоядерный воздушный и субстратный **ценотический мицелий**, не разделенный септами. Только у некоторых представителей *Zygomycota*, например, энтомофторовых грибов (паразиты насекомых) и зоопаговых грибов (паразиты беспозвоночных) мицелий разделен **септами**. Клеточные стенки зигомицетов содержат **хитин** и **хитозан**. Подвижные стадии в развитии отсутствуют. **Бесполое размножение** происходит с помощью неподвижных эндогенных **спорангиоспор**, которые развиваются в специальных органах – **спорангиях** – и только иногда с помощью **конидий**. Половой процесс – зигогамия – известен не у всех групп. Он осуществляется путем слияния кончиков гиф двух физиологически различных, но совместимых мицелиев (+ и –). Кончики гиф отделены септами от вегетативного мицелия. Из продукта слияния разнополюсных гиф – **зиготы** – формируется толстостенная **зигоспора**, которая после периода покоя про-

растает зародышевым спорангием (рис. 248–249). Ядра при этом претерпевают редукционное деление. Группа зигомицетов включает: **сапротрофные** организмы, участвующие в разложении органических веществ в почве (р.р. *Mucor*, *Rhizopus*, *Zygorhynchus* и др.); микоризообразователи (порядки *Glomales* и *Endogonales*), образующие **микоризы эндотрофные** у большинства травянистых и злаковых растений; экзо- и эндопаразитов (порядок *Entomophthorales*) насекомых, вызывающих их массовую гибель (тли, комары, саранча и других); хищные грибы – зоопаговые, формирующие гаустории и ловчие кольца и развивающиеся за счет почвенной нано- и микрофауны (рис. 259). Мукоровые грибы (порядок *Mucorales*) вызывают плесневение продуктов питания (хлеб, овощи, фрукты и др.) и являются причиной потерь урожая при хранении. Среди *Zygomycota* известны патогенные для человека и животных мукоровые грибы: *Mucor pusillus*, поражающий центральную нервную систему или органы слуха у людей; *Absidia corymbifera* – возбудитель **микозов** легких и бронхов у человека и животных и др.

Зигоспора – толстостенная покоящаяся структура (зигота) у **зигомицетов** (например, у представителей родов *Mucor*, *Rhizopus*), возникающая в результате слияния двух, обычно сходных концов **гиф**. Зигоспора после периода покоя прорастает зародышевым **спорангием** (рис. 248).

Зимозан – **полисахарид**, содержащийся в клеточной стенке некоторых видов **дрожжей**. В **сыворотке крови**, в комплексе с белком пропердином, участвует в **активации комплемента по альтернативному пути**.

Зимофаги – вирусы, поражающие пекарские, винные и спиртовые **дрожжи** рода *Saccharomyces*. Наносят существенный вред различным производствам.

Зона ингибирования – избыточные уровни экологического фактора, подавляющие процессы жизнедеятельности организма.

Зона лимитирования – низкие уровни экологического фактора, ограничивающие интенсивность процессов жизнедеятельности организма.

Зона оптимума – интервал изменений, в пределах которого показатели состояния организма меняются мало или не изменяются совсем, оставаясь на уровне, называемом оптимальным.

Зона толерантности – интервал между максимальной и минимальной точками, когда микроорганизм еще активен, но уже менее конкурентоспособен, вследствие чего он может быть вытеснен из **экониши** другими видами.

Зонд – 1. Соединение, меченное тем или иным способом и используемое для выявления родственных биохимических молекул в сложном образце. 2. **Олигонуклеотид**, применяемый для выявления **комплементарных** последовательностей в **нуклеиновых кислотах** с помощью **гибридизации**.

Зооглея – скопление клеток бактерии *Zoogloea ramigera* и других микроорганизмов, окруженных общей слизистой пленкой и прикрепленных к твердому носителю.

Зоомикробный комплекс – тесная ассоциация **сапротрофных** микроорганизмов с беспозвоночными животными, существующая в почве и подстилках.

Зоозозы – инфекционные болезни животных, к возбудителям которых восприимчив и человек (**бешенство, бруцеллез, сибирская язва** и др.). Распространяются среди людей и животных естественным путем.

Зооспора – подвижная спора **грибов**, снабженная жгутиками и служащая для **бесполого размножения** (рис. 251).

Зооциды – химические вещества из группы **пестицидов**, используемые в сельском хозяйстве для борьбы с вредными теплокровными животными (суслики, крысы, мыши и др.).

Зрелая В-клетка – **В-клетки** периферии, способные взаимодействовать только с чужеродными **антигенами** и экспрессирующие поверхностные иммуноглобулиновые рецепторы двух классов – **IgM** и **IgD**.

Зубная бляшка – многокомпонентное **микробное сообщество**, находящееся на поверхности зубов. Матрицу бляшки составляют **метаболиты** бактерий, а также **белки** и **полисахариды**, попадающие на поверхность зубов со слюной. Изменения качественного и количественного состава сообщества зубной бляшки способствуют возникновению **кариеса** и **пародонтита**.

Идентификация – установление таксономического положения исследуемого организма на основании сравнения его свойств с организмами, ранее описанными и официально зарегистрированными.

Идентификация вирусов – этап диагностического исследования, осуществляемый с помощью иммунологических методов, включающих различные реакции: торможение **гемагглютинации**; задержка гемадсорбции; связывание **комплемента**; нейтрализация и **преципитация** в агаровом геле, **иммуноферментный анализ**.

Идентификация микроорганизмов – установление таксономического положения исследуемого организма (принадлежность к **филе, классу, семейству, роду, виду**, при необходимости – **серовару, биовару** и **фаговару**).

Идиолиты – продукты **специализированного метаболизма**, представляющие собой низкомолекулярные соединения, в частности, **антибиотики**, сигнальные молекулы, **токсины**, **ингибиторы** и т.д. Выполняют роль экзогенных регуляторов, т.е. эффекторов экологической конкуренции и **симбиоза**.

Идиосинкразия – один из типов **гиперчувствительности немедленного типа**. Возникает вследствие повышенной чувствительности организма к лекарственным препаратам. Характеризуется повышенной свертываемостью **крови**, падением артериального давления и температуры тела, **лейкопенией** и т.п.

Идиотоп иммуноглобулинов – отдельные **эпитопы**, расположенные в **варибельной области иммуноглобулина** и определяющие только его индивидуальную характеристику. Идиотипические детерминанты соответствуют **активному центру иммуноглобулина**.

Иерархическая структура – структура, в которой каждая категория в

восходящих рядах объединяет постепенно возрастающее число единиц на основе постепенно уменьшающегося числа общих признаков.

Иерсинии (род *Yersinia*) – неподвижные или подвижные с помощью **жгутиков** палочки (иногда коккобациллы) с **грамотрицательным морфотипом**. **Хемоорганогетеротрофы**, оксидаза-отрицательны и каталаза-положительны. Распространены в почве, воде и пищевых продуктах. Некоторые являются **паразитами** животных (часто грызунов и птиц) и человека. Первичными хозяевами иерсиний являются животные, а вторичными (случайными) – люди. Иерсинии относятся к роду *Yersinia*, семейству *Enterobacteriaceae*, порядку «*Enterobacteriales*», классу *Gammaproteobacteria*, **филе *Proteobacteria***. Род включает 11 видов, из которых *Yersinia pestis* вызывает **чуму** у человека, *Y. enterocolitica* и *Y. pseudotuberculosis* – брыжеечный **лимфаденит**, хроническую **диарею** и тяжелые **септицемии**.

Изменчивость прокариот – способность к изменению некоторых признаков и свойств организма при жизни. Изменчивость микроорганизмов подразделяют на ненаследственную, вызываемую неоднородностью условий и факторами внешней среды, и **наследственную**, причиняемую **мутациями** и генетическими **рекомбинациями** генов.

Изоакцепторные РНК – молекулы **tРНК**, соответствующие определенной **аминокислоте**.

Изоантигены – антигены, благодаря которым особи или группы особей одного вида отличаются от других (например, изоантигены **эритроцитов** крови человека).

Изоляты – культуры микроорганизмов, выделенные из какого-либо конкретного источника.

Изомеразы – класс **ферментов**, катализирующих в клетках внутримолекулярные реакции превращения соединения в его структурный **изомер** за счет перемещения радикалов, **атомов**, атомных группировок. Подклассы изомераз (их пять) сформированы по типам реакций, а подподклассы – по типам субстратов.

Изомеры – химические соединения, одинаковые по составу и **молекулярной массе**, но различающиеся по строению, например, D- и L-изомеры **аминокислот**.

Изопрен – углеводород 2-метил-1,3-бутадиен; повторяющаяся структурная единица некоторых биомолекул.

Изопропил-β-D-тиогактопиранозид (ИПТГ) – индуктор *lac*- (лактозного) оперона. В технологии рекомбинантных **ДНК** используется для индукции клонированных генов, находящихся под контролем системы *lac*-репрессор–*lac*-промотор.

Изотипы иммуноглобулинов – изотипические детерминанты, идентичные у представителей одного и того же вида. По структурной особенности их константной области выделяют: пять классов иммуноглобулинов – **IgG, IgA, IgM, IgE** и **IgD**, содержащих соответственно γ-, α-, μ-, δ-, ε- N-цепи; подклассы

Н-цепей – $\gamma_1, \gamma_2, \gamma_3, \gamma_4$ и α_1, α_2 , а также варианты легких цепей – κ и λ . Изотипы иммуноглобулинов, кроме того, отличаются по **молекулярной массе** и иммунобиологической активности (рис. 269, табл. 41).

Изотонический раствор – раствор, имеющий одинаковое осмотическое давление со сравниваемым раствором.

Изотрансплантат – орган или ткань, пересаженная сингенному, т.е. имеющему тот же генотип, индивидууму (однойцевой близнец или животное той же **имбральной линии**).

Изоферменты – множественные формы фермента, отличающиеся друг от друга по сродству к субстрату, по максимальной активности или по регуляторным свойствам, но тем не менее катализирующие одну и ту же реакцию.

Изофлавоноиды – вещества, выделяемые семенами и корнями растений для привлечения **клубеньковых бактерий** к их потенциальным партнерам. Активируют транскрипцию **генов-*nod***, ответственных за образование специфических липо-хито-олигосахаридных **Nod-факторов**, индуцирующих начальные этапы формирования **клубеньков** у бобовых растений, т.е. нодуляцию. Некоторые **флавоноиды** могут вызывать положительный **хемотаксис** и стимуляцию роста клубеньковых бактерий.

Изохронность – одинаковый темп дивергенции рибосомных **генов** вследствие постоянной скорости их мутирования у разных организмов, что исключает возможность ошибочной интерпретации быстро мутирующих тахителических последовательностей как более архаичных, а медленно мутирующих брадителических последовательностей, как менее архаичных.

Изоэлектрическая точка – значение рН, при котором растворенное вещество не имеет суммарного электрического заряда, т.е. общий заряд амфотерной молекулы вещества равен нулю.

Икосаэдр – геометрическая фигура, имеющая 12 вершин, 20 граней и 20 ребер (рис. 219, 220 Б).

Иловые площадки – искусственные лагуны глубиной 3–4 метра, в которых механическим путем происходит уплотнение образовавшегося при очистке сточных вод осадка.

Иммерсионное масло – кедровое или синтетические масла с показателем преломления, близким к стеклу ($n=1,5$). Используется в микроскопии с целью увеличения **числовой апертуры** объектива за счет уменьшения потерь света при преломлении и отражении.

Иммерсионный объектив – многолинзовая короткофокусная система, используемая при работе с погружением фронтальной линзы **объектива** в жидкую однородную среду, например, кедровое масло.

Иммобилизация – 1. Включение неорганического азота (аммонийного или нитратного) в органические **полимеры** с образованием биологически закрепленных органических азотсодержащих соединений. 2. Физический или химический процесс, используемый для закрепления **ферментов**, клеток или их фрагментов на твердом носителе. Достигается за счет: заключения в по-

лупроницаемые мембраны; помещения в полимерный материал; **адсорбции** на пористом носителе; ковалентного присоединения к активированному носителю; поперечного связывания белков или клеток. Имобилизованные **ферменты, антитела**, клетки или их органеллы, а также их фрагменты применяются в **биотехнологии**.

Иммунизация активная, или вакцинация – введение в организм человека или животного препарата, содержащего **антигены** возбудителя, либо его **токсины**, с целью создания невосприимчивости к данному **возбудителю болезни**.

Иммунизация латентная, или иммунизация скрытая – естественное заражение организма минимальным количеством **возбудителя болезни**, не способным вызвать клинически выраженное заболевание, но сопровождающееся выработкой **иммунитета**.

Иммунизация пассивная, или серопрфилактика – введение в организм человека препарата (**иммунная сыворотка, иммуноглобулин**), содержащего готовые специфические **антитела**.

Иммунитет – комплекс биологических процессов и механизмов, направленных на сохранение структурного и функционального гомеостаза организма и его защиту от всех чужеродных **антигенов** как эндогенной, так и экзогенной природы. Биологический смысл подобной защиты – обеспечение генетической целостности особей вида в течение их индивидуальной жизни.

Иммунитет видовой, или видоспецифический – генетически закрепленная невосприимчивость организма, присущая каждому виду.

Иммунитет нестерильный, или инфекционный иммунитет – состояние невосприимчивости организма к **инфекции**, обусловленное наличием в нем живого **возбудителя болезни**, которое утрачивается при удалении последнего. Наблюдается при ряде хронических, персистентных **инфекций и инвазий**. Патобиологическая основа феномена заключается в динамическом равновесии **инфекционного процесса и иммунного ответа** организма, их циклической взаимной активации. Это своеобразный **симбиоз** возбудителя и инфицированного организма, приводящий к взаимной толерантности, а также один из компенсаторных механизмов, приобретенных возбудителем в процессе приспособления к реактивности восприимчивого организма.

Иммунитет приобретенный – невосприимчивость организма человека или животных к инфекционным агентам, которая формируется в течение жизни индивидуума; характеризуется строгой специфичностью и не передается по наследству. Выделяют: **иммунитет, приобретенный естественно**, и **иммунитет, приобретенный искусственно**.

Иммунитет, приобретенный активно – искусственно приобретенная невосприимчивость, развившаяся после **иммунизации** организма ослабленными или убитыми микроорганизмами, или их **антигенами**. Сохраняется годами, десятилетиями или пожизненно.

Иммунитет, приобретенный естественно – невосприимчивость организма, сформировавшаяся в результате перенесенной **инфекционной болезни**,

протекавшей в клинически выраженной форме, либо после скрытых контактов с микробными **антигенами**.

Иммунитет, приобретенный искусственно – иммунитет, созданный в результате искусственной иммунизации: вакцинации, серопротекции и других манипуляций. Может быть пассивно приобретенным или активно приобретенным.

Иммунитет, приобретенный пассивно – искусственно приобретенная невосприимчивость, развивающаяся в результате введения в организм препаратов, содержащих готовые специфические **антитела** или, иногда, сенсibilизированные **лимфоциты**. Наблюдается также у новорожденных за счет материнских **IgG**. Пассивно приобретенный иммунитет сохраняется кратковременно и исчезает по мере удаления антител из организма.

Иммунная система организма – совокупность клеток, тканей, органов и гуморальных факторов, которые обеспечивают контроль за **антигенным** постоянством внутренней среды организма (рис. 273, 274). Иммунная система – это единый лимфомиелоидный комплекс, функциональное назначение которого состоит в обеспечении кроветворения (**миелопоэза**) и формировании клеток иммунной системы (**лимфопоэза**).

Иммунные комплексы – агрегаты **антигена** со специфическими **антителами**, которые могут содержать в своем составе компоненты системы **комплемента**. Основные биологические эффекты иммунных комплексов: **активация комплемента по классическому пути (IgG и IgM) и альтернативному пути (IgA)**; индукция **фагоцитоза**; **дегрануляция тучных клеток и базофилов**; **агглютинация лейкоцитов и тромбоцитов**; выделение лизосомальных ферментов; пирогенные эффекты и т.п. Иммунные комплексы формируются в условиях нормы и патологии. В норме нерастворимые комплексы подвергаются **фагоцитозу** и катаболизируются **купферовскими клетками**, а растворимые – фильтруются через почки. В условиях патологии иммунные комплексы могут откладываться на стенках сосудов и мембран тканей, инициируя развитие **воспаления**. Избыточное накопление и отложение иммунных комплексов могут являться основой иммунокомплексной патологии (например, **артрит ревматоидный, системная красная волчанка, гломерулонефрит, сывороточная болезнь** и т.д.).

Иммунные сыворотки – препараты, обеспечивающие пассивную невосприимчивость организма к **патогенным микроорганизмам**. Сывороточные иммунные препараты используют для профилактики и лечения различных **инфекций**. Действующим началом иммунных сывороток являются эффекторные молекулы – специфические **антитела**. Иммунные сыворотки получают из **крови** иммунизированных животных и людей – доноров, соответственно гетерологичные и гомологичные сыворотки. Последние лишены побочных эффектов.

Иммунный надзор – функция **иммунной системы**, состоящая в контроле за постоянством **антигенной** структуры клеток организма. Выявляемые изменения антигенной структуры клеток (например, вследствие **мутаций**) устраня-

ются в результате включения иммунных механизмов, в частности **иммунного ответа**.

Иммунный ответ – комплекс реакций на внедрение генетически чужеродных **антигенов**. Основой иммунного ответа является распознавание этих агентов, приводящее к реакции, направленной на их удаление и сопровождающееся их запоминанием. Иммунный ответ на первое поступление антигена в организм называют первичным, а ответ на повторное его поступление – вторичным. Последний развивается быстрее и обеспечивает более эффективное удаление антигена и его носителей.

Иммунный статус человека – количественная и качественная характеристика состояния функциональной активности органов **иммунной системы** и некоторых неспецифических механизмов противомикробной защиты, определяемая с помощью разнообразных лабораторных тестов. Различают тесты первого и второго уровней. Тесты первого уровня являются ориентировочными и позволяют выявить грубые нарушения деятельности иммунной системы (определение общего и относительного числа **лимфоцитов**, основных субпопуляций, фагоцитарной активности **лейкоцитов**; концентрации **иммуноглобулинов** разных классов в **сыворотке крови** и др.). Тесты 2-го уровня позволяют провести более глубокий анализ состояния иммунной системы и уточнить характер дефектов, выявленных с помощью тестов 1-го уровня. К ним относятся, например, определение отдельных подклассов иммуноглобулинов (особенно **IgG**, секреторного **IgA**), определение функциональной активности **T- и В-лимфоцитов**, регуляторных и **эффекторных клеток**. Кроме того, с помощью **иммуноферментного анализа** и радиоиммунных методов можно определить концентрации отдельных **цитокинов**, определяющих тип **иммунного ответа**.

Иммуноаффинная хроматография – метод очистки, при котором фиксированное на матрице **антитело** связывает специфический **лиганд**, присутствующий в сложной биологической смеси.

Иммунобиологические препараты – разнообразные по природе и происхождению вещества, используемые для воздействия на **иммунную систему**. В число иммунобиологических препаратов входят: **вакцины**, **анатоксины**, **цитокины**, **иммуномодуляторы**, **иммуноглобулины** и др. (табл. 45).

Иммуноблоттинг – метод, основанный на определении индивидуальных **белков** в смесях путем переноса компонентов, разделенных методом **электрофореза**, на целлюлозную основу с последующим проявлением мечеными **анти-телами**.

Иммуноген – **антиген**, способный запускать иммунные реакции и в дальнейшем выступать в качестве мишени, в отношении которой этот **иммунный ответ** реализуется.

Иммуногенетика – раздел **иммунологии**, изучающий: **генетику** и гистосовместимость; генетический контроль структуры **иммуноглобулинов** и дру-

гих иммунологически значимых молекул (**цитокины, молекулы МНС** и др.); генетический контроль силы **иммунного ответа**; генетику **антигенов**.

Иммуногенность – способность **антигена** индуцировать **иммунный ответ**. При **гуморальном иммунном ответе** иммуногенность определяется **молекулярной массой** и агрегатным состоянием **антигена**, числом и разнообразием **эпитопов**, жесткостью структуры молекулы. При **клеточном иммунном ответе** иммуногенность обусловлена эффективностью выплечения **пептидов** и их встраивания в **молекулы МНС**, особенно II класса.

Имуноглобулины – эффекторные молекулы **гуморального иммунного ответа**, синтез которых запускается **антигенами**, которые попадают в организм либо извне (при **инфекции, иммунизации, действии ксенобиотиков**), либо образуются эндогенно. Молекула иммуноглобулина, построенная из аминокислотных остатков, состоит из двух идентичных тяжелых (H-цепей) и двух идентичных легких (L-цепей), соединенных **дисульфидными связями** (рис. 267). Каждая цепь состоит из одного **вариабельного домена** (V-домен) и трех или четырех (в зависимости от принадлежности к классу) **константных доменов** (C-домен). V-области у разных иммуноглобулинов варьируют, а C-области – идентичны. V-области L- и H-цепей образуют **активный центр** иммуноглобулина, или **Fab-фрагмент** иммуноглобулина. Константная область молекулы формирует **Fc-фрагмент**. В месте соединения Fab- и Fc-фрагментов расположен **шарнирный участок**, который обеспечивает подвижность молекулы иммуноглобулина. Fab-фрагмент взаимодействует со своим рецептором в мембране различных типов клеток (**макрофаги, нейтрофилы, тучные клетки** и др.) и обеспечивает проявление биологической активности иммуноглобулинов. Константные участки легких цепей представлены двумя типами κ и λ , а тяжелых – пятью типами: γ , α , μ , ϵ и δ . Каждая из них ассоциирована с соответствующим классом иммуноглобулинов: **IgG, IgA, IgM, IgE и IgD**, отличающихся друг от друга физическими, химическими и антигенными свойствами.

Имуноглобулины гетероспецифические – перекрестно реагирующие иммуноглобулины, которые взаимодействуют с **эпитопами**, общими для разных **антигенов**.

Имуноглобулины специфические – фракция сывороточных **белков**, содержащая в очищенном и оптимально концентрированном виде **антитела** против определенного **патогенного микроорганизма**. Является коммерческим препаратом и применяется для формирования **иммунитета, приобретенного пассивно**.

Имунодепрессанты – соединения, угнетающие иммунологические реакции организма за счет подавления метаболизма **иммунокомпетентных клеток**. Иммунодепрессанты могут также оказывать негативное воздействие на клетки других тканей. В число иммунодепрессантов входят: стероидные **гормоны** (преднизолон, дексаметазон и др.), антимаболизиты (аналоги **пуринов** и **пиримидинов**, антагонисты фолиевой кислоты, алкилирующие агенты), **антибиотики** и т.д.

Иммунодепрессивные состояния – неспецифическое подавление **иммунного ответа** под воздействием различных стресс-факторов внешней среды, микроорганизмов, химических средств и **химиопрепаратов**, в том числе и **иммунодепрессантов**. Иммунодепрессивные состояния являются основной причиной **инфекций**, вызываемых **условно-патогенными** и **оппортунистическими микроорганизмами**, а также создают предпосылки для развития злокачественных **опухолей**.

Иммунодепрессия – угнетение иммунореактивности организма каким-либо способом.

Иммунодефициты – патологические состояния организма, основой которых являются изменения в системе **иммунитета** в результате нарушения этапов созревания, дифференцировки, функциональной активности и числа клеток, участвующих в **иммунном ответе**. Выделяют первичные (врожденные) иммунодефициты, в основе которых лежат наследственные дефекты **генов**, кодирующих факторы **иммунной системы** или ответственных за развитие ее клеток, и вторичные (приобретенные) иммунодефициты, возникающие под воздействием эндогенных (стрессы, эндокринные расстройства, злокачественные образования и т.п.) и экзогенных (ионизирующая радиация, хирургические вмешательства, медикаментозное лечение и т.п.) факторов. Вторичные иммунодефициты, например, вызванные бактериальными и вирусными инфекциями, часто носят временный характер (транзиторные иммунодефициты).

Иммунодиагностика – система диагностических приемов, включающая использование лабораторных методов, которые основаны на иммунных реакциях, тестировании клеток или молекул **иммунной системы**.

Иммунокомпетентные клетки – клетки, обеспечивающие **иммунный ответ** организма (**лимфоциты**, **макрофаги** и **дендритные клетки**) (табл. 42).

Иммунокорректоры – **иммуномодуляторы** точечного действия, которые нормализуют конкретное нарушенное звено **иммунной системы** (компоненты или субкомпоненты Т-клеточного иммунитета, В-клеточного иммунитета, **фагоцитоза**, **комплемента**).

Иммунокоррекция – доведение до нормы исходно измененной активности **иммунной системы** или ее компонентов. В оптимальном случае иммунокорректирующие средства не влияют на нормально функционирующие компоненты иммунной системы и изменяют их активность лишь в случае нарушений.

Иммунолигандный анализ – группа методов, основанная на количественном определении концентраций иммунологически значимых компонентов смесей (**антигенов**, **антител**) на основе связывания или ингибирования связывания с их **лигандами**, мечеными **ферментами** (**иммуноферментный анализ**) или радионуклидами (радиоиммунный анализ).

Иммунологическая ареактивность – явление, характеризующееся очень слабым **клеточным** или **гуморальным иммунным ответом** (или его отсутствием) в ответ на введение **антигена**.

Иммунологическая память – способность **иммунной системы** отвечать на повторное проникновение **антигена** в организм быстрым развитием специфических реакций по типу вторичного **иммунного ответа** (высокая скорость антителообразования, длительная циркуляция **антител**, их высокий титр). Основой иммунологической памяти являются разновидности **T- и В-лимфоцитов**, формирующиеся при первичном иммунном ответе, но не принимающие в нем участия. Их ускоренная мобилизация при вторичном ответе служит основой для быстрого и эффективного удаления чужеродных агентов.

Иммунологическая реактивность – способность **иммунной системы** организма быстро реагировать на внедрение **антигена** с развитием антиген-специфичных механизмов и явлений вплоть до **иммунитета приобретенного**. Это важнейший и чрезвычайно специфический элемент естественной восприимчивости в существовании каждой **инфекционной болезни**, который обеспечивает «баланс сил», взаимодействующих как в **инфекционном процессе**, так и в **эпидемическом процессе**. **Иммунологическая реактивность** составляет основу развития противоинфекционного иммунитета.

Иммунологическая структура населения – степень напряжения специфического **иммунитета** у членов определенных коллективов или контингентов населения к данной **инфекционной болезни**, определяемая с помощью иммунологических тестов.

Иммунологическая толерантность – отсутствие реакции **иммунной системы** по отношению к собственным антигенам (**аутоантигены**), а также к некоторым чужеродным агентам, например, при пересадке **трансплантатов** несовместимых тканей. Иммунная толерантность специфична и распространяется только на те **антигены**, которые ее индуцировали. Состояние толерантности обеспечивается: удалением или подавлением **иммунокомпетентных клеток**, способных реагировать с антигенами собственных тканей; ограничением взаимодействия **антигенпрезентирующих клеток** и **лимфоцитов** и т.д. Основой естественной иммунологической толерантности является отсутствие в организме клона **лимфоцитов**, контактировавшего с аутоантигенами плода до рождения. Именно в этот период происходят процессы отрицательной селекции аутореактивных клонов лимфоцитов. Искусственная иммунологическая толерантность может индуцироваться путем введения в организм чужеродных антигенов в период внутриутробного развития (до завершения формирования иммунной системы) или сразу после рождения. Толерантность развивается также при введении клеток, несущих антиген, после разрушения собственной иммунной системы (например, путем облучения, введения цитотоксических агентов, особенно в сочетании с **тимэктомией**), внутривенных **инъекций** высоких или низких доз безагрегатных антигенов и т.д.

Иммунологический анализ – метод, основанный на способности **антитела** узнавать специфический компонент – **антиген** в биологическом образце.

Иммунологический скрининг – скрининг **геномной библиотеки**, осно-

ванный на выявлении продукта **гена-мишени** иммунологическими методами. Проводится в отсутствие подходящего **ДНК-зонда**.

Иммунология – медико-биологическая дисциплина, изучающая механизмы защиты организма от генетически чужеродных агентов (**патогенных микроорганизмов**, чужеродных **макромолекул**, **трансплантатов**, клеток **опухоли**), химическое строение и свойство **антигенов**, **антител**, а также закономерности их взаимодействия.

Иммуномодулирующие противовирусные препараты – соединения, корректирующие дефект **иммунного ответа**, возникающего в процессе вирусного заболевания.

Иммуномодуляторы, или иммуностропные препараты – вещества, способные изменять **иммунный ответ** путем прямого или косвенного воздействия на клетки **иммунной системы** или продукты их жизнедеятельности. Целевое назначение или конечный результат воздействия иммуномодуляторов – **иммуностимуляция**, **иммуносупрессия** или **иммунокоррекция**. В число природных и синтетических веществ, обладающих иммуностропностью, входят цитокины (**интерлейкины**, **фактор некроза опухолей**, **интерфероны**); **миелопептиды**; **иммунотоксины**; **иммунодепрессанты** (циклоспорин, кортикостероиды); **иммуностимуляторы** определенных звеньев иммунного ответа (левамизол, **липополисахарид**); **пробиотики**, способствующие общей стимуляции иммунного ответа; полиэлектролиты (полианионы, поликатионы, полиамфолиты) и др. (табл. 45).

Иммуномодуляция – целенаправленное изменение **иммунного ответа** организма с помощью **иммуномодуляторов**.

Иммунопрофилактика – метод профилактики **инфекционных болезней** путем создания искусственного активного или пассивного **иммунитета** с использованием иммунопрепаратов (**вакцины**, **иммунные сыворотки**, **иммуноглобулины специфические**, **анатоксины**). Обеспечивает создание определенной «иммунной прослойки» среди населения с целью предупреждения или снижения инфекционной заболеваемости.

Иммуносорбенты – комплексы нерастворимых носителей (например, частицы **целлюлозы**, **сефарозы**) с **антигенами** (или **антителами**), используемые для выделения специфических антител (или антигенов) на основе процедуры специфической **сорбции** с последующей десорбцией.

Иммуностимуляторы – лекарственные препараты, пищевые добавки, **адьюванты** и другие агенты биологической или химической природы, стимулирующие **иммунный ответ**.

Иммуносупрессия – угнетение способности **иммунной системы** организма или ее отдельных звеньев к **иммунному ответу** на тот или иной **антиген**. Достигается с помощью различных препаратов (фармакологических, биологических).

Иммунотерапия – введение в организм больного с лечебными целями иммунных препаратов (**антитела**, **цитокины**, **интерфероны**, **аллергены**, **вакцины**), способных изменить протекание **иммунного ответа**.

Иммунотоксины – искусственно созданные препараты, соединяющие свойства **токсинов** и средств их направленной доставки к определенным клеткам или органам. Обычно представляют собой конъюгат токсинов и специфических **антител** или их фрагментов. Антитела (часто **моноклональные антитела**) обеспечивают доставку иммунотоксина к месту назначения, а токсин осуществляет разрушение клетки-мишени, например, опухолевой.

Иммуноферментный анализ, или ИФА – лабораторный иммунологический метод качественного или количественного определения различных соединений, **макромолекул, вирусов** и **патогенных микроорганизмов**, в основе которого лежит специфическая реакция образования комплекса **антиген – антитело**. Выявление образовавшегося комплекса проводят с использованием фермента (**пероксидаза, щелочная фосфатаза, β -D-галактозидаза**) в качестве метки для регистрации сигнала.

Имунофлуоресцентный метод в микробной экологии – метод, используемый в микробиологии для мониторинга (слежения) за **прокариотами** в природных местах обитания – **почве, ризосфере, водных экосистемах** и т.д. Метод основан на адсорбции специфических **антител**, конъюгированных с **флуоресцеином**, на прокариотных клетках, что позволяет не только видеть их с помощью флуоресцентного микроскопа при соответствующей длине волны, но и произвести количественный учет живых и активных организмов.

Имунофлуоресценция – феномен, основанный на визуализации клеток (или иного материала), несущих **антигены**, с помощью **антител**, меченных **флюорохромами**. Феномен положен в основу иммунофлуоресцентного микроскопического анализа и метода **проточной цитометрии**.

Имуноэлектрофорез – метод анализа смеси **антигенов**, основанный на электрофоретическом разделении компонентов и последующей иммунодиффузии **антител** заданной специфичности. Результаты иммуноэлектрофореза выражаются в формировании характерных линий **преципитации**.

Импетиго – контагиозное заболевание, характеризующееся образованием пузырьково-гнойничковых высыпаний на коже, переходящих в струпы типа желтовато-коричневых корочек. В возникновении импетиго играют роль микротравмы кожных покровов, мацерация кожи, ослабление **иммунитета**, а также некоторые кожные заболевания, сопровождающиеся зудом (чесотка, экзема, нейродермит). Импетиго вызывают **стрептококки** и **стафилококки**.

Импортёрно-экспортёрные системы – **мембранные биотрансформаторы**, создающие **Pmf** косвенным путем за счет **антипорта** субстрата и продукта его цитоплазматического **декарбоксилирования** (табл. 13). Например, у *Oxalobacter formigenes* Pmf образуется за счет энергетического выигрыша, получаемого в результате неравноценного обмена заряда между компартментами клетки. У этой бактерии в **цитоплазму** поступает оксалат (двухвалентный анион OOC-COO^-), а антипортируется из клетки продукт его декарбоксилирования – формиат (одновалентный анион HCOO^-), что и приводит к увеличению электрического потенциала на наружной стороне **цитоплазматической мембраны**.

Инбредная линия – линия животных, все особи которой обладают **гомозиготностью** и генетически неотличимы друг от друга, как однояйцевые близнецы.

Инвазивность – способность **патогенных микроорганизмов** проникать в эпителиальные клетки и ткани, находящиеся за пределами **входных ворот инфекции**, и размножаться в них, нарушая целостность эпителия. Инвазивность является одним из показателей, характеризующих **вирулентность** микроорганизмов.

Инвазия – заражение паразитами (обычно гельминтами).

Инверсии – поворот фрагмента ДНК с изменением порядка **нуклеотидов**.

Инвертаза – фермент, катализирующий гидролиз **сахарозы** на два простых сахара – **глюкозу** и **фруктозу**.

Инвертированные повторы – две копии одной и той же последовательности в составе одной молекулы ДНК, противоположно ориентированные друг к другу.

Ингибирование конечным продуктом – ингибирование **аллостерического фермента**, функционирующего в начале метаболического пути конечным продуктом этой цепной реакции.

Ингибиторы – химические соединения, уменьшающие скорость биохимических реакций или подавляющие их за счет воздействия на соответствующие **ферменты**. Ингибиторы применяют в качестве лекарственных препаратов (например, **сульфаниламидные препараты**), **пестицидов**, а также при исследовании **метаболизма** организмов (ингибиторный анализ).

Ингибиторы роста прокариот – вещества различной химической природы, подавляющие рост и развитие чувствительных к ним микроорганизмов. Вносятся в **питательные среды** с целью создания благоприятных условий для развития определенных микроорганизмов, за счет угнетения или подавления роста других – сопутствующих. Например, для угнетения роста бактерий с **грамтрицательным морфотипом** вводят теллурид калия, селенит натрия, тетраионат натрия, а с **грамположительным морфотипом** – анилиновые красители (бриллиантовый зеленый, анилиновый синий, кристаллический фиолетовый).

Индекс защиты – количественный показатель, позволяющий оценить способность **вакцин** вызывать состояние невосприимчивости к заболеванию после **иммунизации** организма.

Индекс контагиозности – количественный эпидемиологический показатель, специфичный для каждой конкретной болезни и определяющийся как отношение числа заболевших к числу контактировавших с источником инфекции. Например, при контакте с больным корью заражается 98 из 100 контактировавших, т.е. индекс равен 0,98.

Индекс санитарно-показательных микроорганизмов – количество санитарно-показательных микроорганизмов, обнаруженное в определенном объеме или количестве исследуемого объекта.

Индекс токсичности – показатель «вредности» по отношению к человеку и животным **дезинфектантов, антисептиков, химиотерапевтических средств (антибиотики, сульфаниламиды), пестицидов** и т.д. Выражается отношением минимальной токсической дозы вещества для испытуемых животных к минимальной микробоцидной дозе.

Индикаторные микроорганизмы – **вирусы, прокариоты, простейшие и грибы**, которые указывают на: а) уровень санитарного состояния каких-либо объектов; б) степень загрязнения различных объектов (вода, воздух, пищевые продукты, руки человека и т.д.), что может свидетельствовать о возможности их контаминации **патогенными микроорганизмами**; в) сдвиг в состоянии здоровья макроорганизма; г) косвенное присутствие в объектах или макроорганизме каких-либо биологических или химических субстратов, при которых возможно развитие индикаторных организмов и т.п.

Индикаторы – соединения, изменяющие или приобретающие окраску при изменении параметров среды в результате роста микробной культуры. Внесенные перед посевом в **питательную среду** индикаторы позволяют визуально оценивать рост культуры по синтезу микроорганизмами каких-либо определенных соединений. В качестве индикаторов обычно используют нейтральный красный, бромтимоловый синий, Конго красный и др. Например, фенолфталеин при переходе среды от нейтральной к щелочной из бесцветного становится красным, что свидетельствует об образовании микробной культурой щелочных продуктов.

Индолил-3-уксусная кислота (ИУК) – растительный гормон, относящийся к классу **ауксинов** и стимулирующий рост растений.

Индуктор – небольшая молекула, связывающаяся с регуляторным белком-репрессором, что приводит к дерепрессии соответствующих **генов** и синтезу определенного **фермента**.

Индукция – дерепрессия **гена** или группы генов под действием молекулы-индуктора и включение **транскрипции** в результате взаимодействия индуктора с **регуляторным белком**.

Индукция профага – явление перехода **профага** в активное состояние, ведущее к образованию и выделению инфекционного **фага**. Вызывается **мутациями**, повышением температуры и другими факторами.

Индукция фермента – увеличение скорости синтеза фермента в ответ на появление в среде **индуктора**.

Индулирующая лихорадка – тип **лихорадки**, характеризующийся постепенным нарастанием температуры тела до высоких значений и постепенным ее снижением до субфебрильной, а иногда и нормальной. Цикл может повториться через 2–3 недели. Наблюдается при **бруцеллезе, лимфогрануломатозе** и др.

Индукцибельные факторы защиты – специфические реакции **иммунной системы**, индуцированные за счет попадания в макроорганизм любого агента, несущего признаки чужеродности (например, **патогенные микроорганизмы, клетка опухоли, трансплантат** и др.).

Инженерная энзимология – наука о применении **ферментов** в **биотехнологии**.

Инициация – начало синтеза биополимера.

Иницирующий кодон – кодон АУГ в составе **иРНК**, кодирующий метионин (N-формилметионин у **прокариот**), с которого начинается (иницируется) синтез полипептидных цепей.

Иницирующий комплекс – структура, необходимая для инициации синтеза полипептидной цепи **рибосомами**. Состоит из малой (30S) субчастицы рибосомы, иницирующих факторов, формилметиониновой **тРНК**, **ГТФ** и транслируемой **иРНК**.

Инкубационный период – период от момента проникновения **возбудителя болезни** в организм человека до появления первых клинических признаков заболевания. Длительность инкубационного периода составляет от нескольких часов и суток до нескольких лет. В этот период возбудитель размножается в организме и продуцирует **токсины**. По достижении определенного уровня возбудителя и его токсинов в организме последний начинает реагировать клинически выраженными **симптомами**. Возбудитель в инкубационный период обычно не выделяется в окружающую среду, а больной не представляет эпидемиологической опасности для окружающих.

Инкубирование, или инкубация – культивирование микроорганизмов на **питательных средах** при заданных постоянных параметрах (t° , O_2 , рН и др.) в течение определенного времени.

Инокулят, или посевной материал – суспензия живых клеток микроорганизмов, внесенная в **питательную среду** с целью получения новой культуры микроорганизмов.

Инокулятор – небольшой **биореактор** для стерильного выращивания посевного материала (**инокулята**). Обычно это герметичная емкость с мешалкой, барботером и терморубашкой.

Инокуляция – введение живых клеток микроорганизмов, инфицированного материала, сыворотки или других веществ в ткани растений и животных, а также в **питательные среды, почву** и т.д.

Инсектицид – вещество или живой организм, убивающие насекомых.

Инсерции – добавление в молекулу **ДНК** двух или несколько пар **азотистых оснований**.

Инсерционные последовательности, или IS-элементы – специфические мобильные генетические элементы размером от 0,2 до 2,5 т.п.н., способные к самостоятельному перемещению как единая структура, но не способные к самостоятельной **репликации**. Их репликация обеспечивается **репликоном**, в который они включены. IS-элементы не содержат **гены**, детерминирующие какой-либо признак. В их состав входит ген фермента **транспозазы**, которая осуществляет перемещение IS-элемента в пределах репликаона из одной области в другую. В функции IS-элементов входят: регуляция активности генов клетки **прокариот** (инактивация генов, включение и выключение **транскрип-**

ции генов), индукция мутаций (делеции, инверсии, дупликации), координация взаимодействия плазмид, транспозонов, профагов и т.д.

Интактный – целый, неизмененный.

Интеграза – фермент, осуществляющий внедрение какого-либо генетического элемента в геном клетки **прокариот** через специфический **сайт**.

Интеграционное инфицирование – тип инфицирования, при котором **вируса** интегрирован в геном клетки-хозяина.

Интеграция – встраивание чужеродной ДНК (обычно с помощью гомологичной **рекомбинации**) в хромосому клетки-хозяина.

Интегрины – адгезивные молекулы клеточной поверхности, принимающие участие в межклеточных контактах и выполняющие важную роль во взаимодействии **лимфоцитов** с **антигенпрезентирующими клетками**, а также при миграции лимфоцитов и **лейкоцитов** в ткани.

Интегрирующий вектор – вектор, специально сконструированный для **интеграции** клонированной ДНК в геном клетки-хозяина.

Интегроны – определенным образом организованные генетические структуры в составе **плазмид** или **транспозонов**, способные улавливать мобильные **генные кассеты**, включать их в специфический **сайт интеграции** и осуществлять экспрессию кассетных генов с одного **промотора** интегона. Многие интегроны содержат от 2–3 до 8 генных кассет, обеспечивая тем самым множественную лекарственную устойчивость **патогенных микроорганизмов**.

Интеины – участки ДНК, кодирующие самосплайсирующиеся полипептидные цепи, т.е. посттрансляционное автокаталитическое вырезание внутреннего **пептида**.

Интенсивность аэрации питательной среды – показатель, характеризующий скорость растворения кислорода в единице объема культуральной жидкости за единицу времени.

Интенсивность процесса брожения – отношение массы сброженного за определенный промежуток времени **сахара** к исходному его количеству в процентах.

Интенсивный способ аэробной биологической очистки сточных вод – способ очистки, основанный на деятельности **активного ила** или **био пленки**, формирующихся на каждом конкретном производстве в зависимости от состава **сточных вод** и выбранного режима очистки.

Интеркалирующие агенты – химические вещества, например, акридиновые красители, внедряющиеся между **азотистыми основаниями** в ДНК и вызывающие увеличение расстояния между ними, что приводит либо к утрате **нуклеотидов**, либо к включению дополнительной пары нуклеотидов и т.д.

Интерлейкин-1 (ИЛ-1) – цитокин, обеспечивающий **пролиферацию** антигенчувствительных **T- и В-лимфоцитов**. ИЛ-1 продуцируется **макрофагами** и **моноцитами** периферической крови, **купферовскими клетками**, **эндотелиоцитами**, **фибробластами**, **T- и В-лимфоцитами**, **нейтрофилами** и др. ИЛ-1

играет основную роль в развитии **воспаления**. Он повышает проницаемость сосудов, активизирует моноциты и полиморфноядерные **фагоциты** и т.д.

Интерлейкин-10 (ИЛ-10) – цитокин, подавляющий секрецию γ -интерферона, синтез макрофагами фактора некроза опухоли, интерлейкинов **1, 3, 12** и хемокинов.

Интерлейкин-11 (ИЛ-11) – цитокин, регулирующий активность предшественников гемопоэза, стимулирующий эритропоэз, колониеобразование мегакариоцитов и индуцирующий белки острой фазы. По биологическим свойствам сходен с интерлейкином-6.

Интерлейкин-12 (ИЛ-12) – цитокин, стимулирующий дифференцировку воспалительных CD4 Т-клеток, а также активности НК-клеток и В-лимфоцитов. Способен подавлять синтез Ig E и оказывать противоопухолевое и противовирусное действие. Продуцируется В-лимфоцитами, макрофагами и дендритными клетками.

Интерлейкин-13 (ИЛ-13) – цитокин, подавляющий функцию мононуклеарных фагоцитов.

Интерлейкин-15 (ИЛ-15) – цитокин, активирующий НК-клетки. Сходен по биологическому действию с интерлейкином -2.

Интерлейкин-18 (ИЛ-18) – цитокин, синтезируемый активированными макрофагами и стимулирующий синтез Т-лимфоцитами интерферона, а макрофагами – интерлейкина-1 и интерлейкина-8, фактора некроза опухоли.

Интерлейкин-2 (ИЛ-2) – цитокин, секретируемый Т-хелперами. Мишенями регуляторного действия ИЛ-2 являются различные субпопуляции Т- и В-лимфоцитов, НК-клетки, макрофаги.

Интерлейкин-3 (ИЛ-3) – ростовой и дифференцирующий фактор, способствующий образованию различных фенотипически хорошо определяемых клеток из ранних предшественников кроветворных клеток. ИЛ-3 принимает особое участие в дифференцировке пре-Т- и пре-В-клеток. Продуцируется активированными Т-хелперами, некоторой частью Т-киллеров и эпителиальными клетками тимуса.

Интерлейкин-4 (ИЛ-4) – цитокин, повышающий функцию Т-хелперов, индуцирующий размножение активированных В-клеток, тучных клеток и гемопоэтических предшественников.

Интерлейкин-5 (ИЛ-5) – цитокин, способствующий пролиферации стимулированных В-лимфоцитов, регулирующий передачу хелперного сигнала с Т-лимфоцитов на В-лимфоциты и способствующий созреванию антителообразующих клеток.

Интерлейкин-6 (ИЛ-6) – один из наиболее активных цитокинов, участвующих в реализации иммунного ответа и воспаления в организме. Продуктами ИЛ-6 являются Т-хелперы, моноциты, макрофаги, фибробласты, эндотелиальные клетки, кератиноциты. Активный синтез ИЛ-6 происходит сразу же после инфицирования организма патогенными микроорганизмами

или **вирусами**, а также после воздействия на клетки различных **медиаторов** и **митогенов**.

Интерлейкин-7 (ИЛ-7) – цитокин, являющийся фактором роста **пре-В-** и **пре-Т-клеток**; активирует зрелые **Т-лимфоциты**.

Интерлейкин-8 (ИЛ-8) – цитокин, обеспечивающий **хемотаксис** в зону **воспаления** разнообразных типов клеток – **нейтрофилов, моноцитов, эозинофилов** и **Т-лимфоцитов**. Источником ИЛ-8 являются **макрофаги, лимфоциты**, эпителиальные клетки, фибробласты и клетки эпидермиса.

Интерлейкин-9 (ИЛ-9) – цитокин, стимулирующий **пролиферацию** и **рост Т-лимфоцитов**, а также моделирующий синтез **IgE, IgD В-лимфоцитами**, активированными **интерлейкином-4**.

Интерлейкины (ИЛ) – основная разновидность **цитокинов**, продуцируемых **лимфоцитами, макрофагами, НК-клетками** и др. Главная функция – регуляция **иммунитета**. Они включены в передачу сигналов между клетками **иммунной системы** при **иммунном ответе**. Наиболее типичный эффект – индукция **пролиферации** клеток. Действуют на клетки через специфические (цитокиновые) мембранные рецепторы. Известно более 20 интерлейкинов.

Интермедиат – вещество, являющееся промежуточным соединением какого-либо метаболического процесса. Например, сукцинат, фумарат и другие органические кислоты **цикла Кребса**, а также **пируват**.

Интерференционная отражательная микроскопия – метод визуализации микробных клеток, основанный на использовании интерференции волн, отраженных от различных границ раздела фаз. Трехмерное изображение объекта возникает за счет изменений коэффициента преломления.

Интерференция вирусов – инфицирование клетки родственными вирусами (гомологичная интерференция) или неродственными вирусами (гетерологичная интерференция). Иногда при интерференции два разных вируса могут репродуцироваться одновременно (например, вирусы **кори** и **полиомиелита**), а иногда наблюдается подавление **репродукции** одного вируса другим на разных стадиях вирусной инфекции. Интерференция реализуется за счет: конкуренции за клеточные рецепторы при **адсорбции** и за участки репликации нуклеиновой кислоты; повреждения **метаболизма** клетки первым вирусом, что исключает возможность репродукции второго; истощения **метаболитов** в клетке; индукции **интерферона** и т.д.

Интерфероногены – соединения, индуцирующие образование клетками **интерферонов**.

Интерфероны (ИНФ) – полигенное семейство белков и гликопротеинов, которые относятся к **цитокинам** (ИНФ I, II и III типов). ИНФ I типа объединяет: 24 изоформа **α -интерферонов, β -интерферон**, а также ИНФ- τ , ИНФ- ω , ИНФ- σ , ИНФ- κ , ИНФ- ϵ . В ответ на индукцию инфекционных агентов, особенно вирусных двухцепочечных РНК, все ядерные, в том числе и малодифференцированные клетки организма, продуцируют ИНФ I типа. При этом: ИНФ- α и ИНФ- ω продуцируются гемопоэтическими клетками; ИНФ- β – **фибробласта-**

ми, гемопоэтическими и эпителиальными клетками; ИНФ-τ – трофобластами; ИНФ-κ и ИНФ-ε – кератиноцитами и клетками плаценты. ИНФ II типа, представленный **γ-интерфероном**, синтезируется **НК-клетками, воспалительными CD4 Т-клетками, дендритными клетками, Т-супрессорами, клетками памяти, макрофагами и В-лимфоцитами** при взаимодействии их с **митогенами** и/или **аллергенами**. Продукция ИНФ-γ **антигенпрезентирующими клетками** (АПК) является одним из важнейших местных факторов активации самих АПК и клеток их микроокружения, индуцирующих механизмы противовирусной защиты организма. Недавно были идентифицированы ИНФ III типа – ИНФ-λ₁(ИЛ-29), ИНФ-λ₂(ИЛ-28А), ИНФ-λ₃(ИЛ-28В), которые синтезируются эпителиоцитами респираторного тракта, дендритными клетками, **моноцитами** и макрофагами в ответ на их активацию вирусными РНК и ДНК.

Инттоксикация – отравление организма, возникающее при попадании внутрь какого-либо токсичного вещества (бактериальных **токсинов**, тяжелых металлов, **спиртов** и др.).

Интрацитоплазматические мембраны – специализированные эндомембранные агрегаты, состоящие из повторяющихся модулей сферической, трубчатой, пластинчатой или дисковидной формы. С помощью трубчатых мембранных каналов – анастомозов интрацитоплазматическая мембрана соединяется с **цитоплазматической мембраной**. Основной функцией интраплазматических мембран является ассимиляция энергии в форме **Pmf**. В редких случаях они принимают участие в **конструктивном метаболизме**. Интрацитоплазматические мембраны постоянно присутствуют у **цианобактерий**, а также характерны для ряда **пурпурных аноксигенных фототрофных бактерий, хемолитографов** и др. Могут образовываться адаптивно (рис. 45).

Интрон – транскрибируемый участок **гена**, не содержащий **кодонов** и, следовательно, не несущий информации о первичной структуре **белка**. Вырезается из первичного **транскрипта** при **сплайсинге** (до процесса **трансляции**) с образованием функциональной **РНК**. Интроны сосредоточены в хромосомах, **плазмидах** или **бактериофагах**, располагаются между кодирующими участками гена – **экзонами** и имеют размеры от 15 до 3000 п.н. Некоторые интроны **прокариот** содержат открытые рамки считывания, которые отвечают только за судьбу самих интронов. Одни рамки считывания детерминируют синтез **транспозаз**, другие – **ревертаз** (считывают последовательности **ДНК** с матрицы РНК), третьи – **матураз** (зрелый вспомогательный белок, стимулирующий **автосплайсинг второго типа**). С помощью транспозаз и ревертаз происходит **хоуминг интронов**.

Инфекции «возвращающиеся» – категория **инфекционных болезней**, борьба с которыми ранее была успешной, но которые вновь приобрели способность к массовому распространению за счет повышения сопротивляемости **патогенных микроорганизмов** к лекарственным препаратам и появления у них новых свойств. К «возвращающимся» инфекциям относят: **туберкулез, сифилис, дифтерию, краснуху, полиомиелит, вирусные гепатиты** и др.

Инфекции агональные – острые легочные или септические инфекции, возникающие при угасании **симптомов** основного заболевания и часто являющиеся причиной смерти.

Инфекции антропонозные – инфекции, при которых единственным источником возбудителя является больной человек (**менингит, дизентерия, холера, дифтерия, сифилис** и др.).

Инфекции ассоциированные (миксты) – инфекции, вызванные одновременно или последовательно двумя или более видами **патогенных микроорганизмов**. Этиологическая структура ассоциации возбудителей может динамически меняться в зависимости от того, какие микроорганизмы циркулируют в данное время в составе конкретного **микробного сообщества**. Более всего распространены ассоциированные инфекции вирусной или вирусно-бактериальной этиологии. Особенностью ассоциированных инфекций является возможное изменение проявления патологических компонентов в ассоциации – усиление, ослабление, преобладание, атипичные формы, что затрудняет в целом их диагностику, профилактику и лечение.

Инфекции аэрогенные – инфекции, при которых **возбудители болезни** распространяются **воздушно-капельным** и **воздушно-пылевым** путями. Инфекционные агенты проникают и выделяются из организма через органы дыхания. Характеризуются первичной локализацией возбудителя на слизистых оболочках дыхательных путей (например, **коклюш, туберкулез, грипп** и др.).

Инфекции бессимптомные – инфекции, при которых **возбудитель болезни** не проявляет патогенных свойств и не вызывает развития клинических проявлений.

Инфекции внесистемные, или тупиковые – инфекции, возникающие при случайном заражении **патогенными микроорганизмами** восприимчивого животного, не являющегося его хозяином. Характеризуются тяжелой патологией. Последствия заражения ограничиваются уровнем **инфекционного процесса** и сопровождаются «биологическим тупиком» для **возбудителя болезни** ввиду экологической удаленности его от поражаемого хозяина. Типичные примеры: **болезнь Ауески** у жвачных и плотоядных (основной хозяин возбудителя – свиньи), **бешенство** у жвачных (основной хозяин – плотоядные).

Инфекции генерализованные – инфекции, при которых **возбудитель болезни** распространяется по организму лимфогенным или гематогенным путями. Наиболее тяжелой формой генерализованной инфекции является **сепсис**, характеризующийся размножением возбудителя в **крови**. Сепсис всегда развивается на фоне резкого угнетения **иммунитета**.

Инфекции гнойные – инфекционные воспалительные процессы, вызванные гноеродными микроорганизмами (**стафилококки, стрептококки, синегнойная палочка** и др.). В большинстве случаев составляют сущность **инфекций раневых** и послеоперационных осложнений.

Инфекции госпитальные, или внутрибольничные – клинически узна-

ваемые **инфекционные болезни**, возникающие у больного в процессе лечения в условиях стационара, а также у сотрудников стационара.

Инфекции зооантропонозные – инфекции, при которых источником **возбудителя болезни** являются животные или больной человек, а также трупы умерших (**чума, сибирская язва, туберкулез, риккетсиозы** и др.).

Инфекции зоонозные – инфекции, при которых единственным источником **возбудителя болезни** являются животные, например: **туляремия, бруцеллез, бешенство**.

Инфекции инаппаратные – бессимптомные формы **инфекций острых**, при которых **возбудитель болезни** в организме вызывает развитие защитных реакций и выводится из организма, но никаких клинических проявлений при этом не наблюдается.

Инфекции интеркуррентные, или суперинфекция – вторичные инфекции, возникающие в результате заражения организма, уже инфицированного другим **возбудителем болезни**. Протекают независимо от первичной инфекции; например, острое заболевание на фоне какой-нибудь **инфекции хронической**.

Инфекции карантинные, или конвекционные – группа инфекций, в случае возникновения которых страны обязаны ставить в известность Всемирную организацию здравоохранения и регулярно поставлять информацию о проводимых противоэпидемиологических мероприятиях. К конвекционным инфекциям относят **чуму, желтую лихорадку и холеру**. При возникновении конвекционных инфекций обязательно введение **карантина** как главной меры их контроля.

Инфекции кишечные – общее наименование инфекций с **фекально-оральным механизмом передачи возбудителя** и первичной локализацией его в пищеварительном тракте.

Инфекции контагиозные – инфекции, передающиеся при прямом непосредственном контакте здоровых организмов с индивидуумами – источниками **возбудителя болезни**.

Инфекции кормовые – заболевания, возбудители которых распространяются через контаминированные корма и проникают в организм через органы пищеварения **алиментарным путем**. Типичные примеры: **эшерихиозы**, большинство **сапронозов**.

Инфекции кровяные – общее наименование инфекций с преимущественно **трансмиссивным механизмом передачи возбудителя** и первичной локализацией его в **крови**.

Инфекции латентные, или скрытые – ограниченный процесс, протекающий с длительной и циклической циркуляцией **возбудителя болезни**, но не сопровождающийся клиническими проявлениями. В этом случае возбудители находятся либо в дефектной форме, либо в особой стадии своего существования внутри клеток хозяина (**внутриклеточный паразитизм**) и в окружающую среду не поступают. Под влиянием некоторых факторов (термические, инфекционные, травмы, гемотрансфузия, **трансплантация** и др.) латентная

инфекция может трансформироваться в **инфекцию острую**. Возбудитель при этом вновь приобретает свои обычные свойства.

Инфекции манифестные – формы заболеваний с явным проявлением специфических клинических признаков. Важная категория применительно к природной очаговости и другим ситуациям, обусловленным специфической способностью многих инфекций к скрытому течению и распространению.

Инфекции массовые – инфекции, при которых заболеваемость составляет 100 случаев на 100 тыс. населения, например, **инфекции кишечные, инфекции гнойные, ОРВИ**.

Инфекции медленные – обычно **вирусные** инфекции, характеризующиеся продолжительным инкубационным периодом (от нескольких месяцев до нескольких лет), ациклическим неуклонно прогрессирующим течением с развитием патологических изменений преимущественно в одном органе или в одной системе и всегда смертельным исходом заболевания.

Инфекции монофакторные, или унифакторные инфекции – инфекции, при которых взаимодействие **возбудителя болезни с восприимчивым организмом** играет ведущую роль в развитии клинических **симптомов** и поражений.

Инфекции наружных покровов – общее наименование инфекционных болезней с **контактным механизмом передачи возбудителя**. Реализуются непосредственно через предметы окружающей среды с первичной локализацией возбудителя на наружных покровах тела.

Инфекции неконтагиозные – инфекции, при которых в естественных условиях прямого перезаражения не происходит. Возбудитель из инфицированного организма не выделяется естественным путем, а передается опосредованно, либо через одушевленные векторы (например, кровососущие насекомые), либо через **амплификаторы**. Инфицированные особи поэтому непосредственным источником возбудителя не являются, незаразны и не представляют эпидемической опасности в случаях общения со здоровыми. Примеры: все **инфекции трансмиссивные**, большинство **сапронозов (инфекции почвенные, токсикоинфекции)**, **инфекции внесистемные** и **инфекции оппортунистические**.

Инфекции нозокомиальные – клинически распознаваемые **инфекционные болезни**, приобретенные пациентом, обратившимся в лечебное учреждение, или медицинским работником, работающим в больнице, поликлинике и т.п. Большинство нозокомиальных инфекций (90%) имеет бактериальное происхождение и лишь 10% вызываются **вирусами, грибами и простейшими**. Возбудителями нозокомиальных инфекций могут быть **оппортунистические микроорганизмы** из родов *Proteus*, *Serratia*, *Aeromonas*, *Acinetobacter*, *Pseudomonas* и др.

Инфекции оппортунистические – особая группа **инфекционных болезней** неспецифического характера, не связанных со специфической восприимчивостью организма. Заболевания вызываются патогенными микроорганизмами

(бактерии, грибы), не способными инфицировать здорового человека. Они вызывают **инфекционный процесс** лишь у индивидуумов с ослабленным **иммунитетом**. Примерами оппортунистических инфекций могут служить **оппортунистические микозы** – кандидоз, фикомироз, **аспергиллез**, аспергилломатоз или же тяжелые глазные инфекции и **бактериемия**, вызываемые не патогенной для человека бактерией *Bacillus subtilis*.

Инфекции особо опасные – категория острых **инфекционных болезней**, важнейших в эпизоотологическом и экономическом отношении. Характеризуются внезапным появлением, быстрым распространением, тяжелым течением и высокой летальностью. К ним относят как **инфекции конвекционные**, так и **сибирскую язву, туляремию, полиомиелит, геморрагические лихорадки**, многие **вирусные** инфекции (например, вызываются **арбовирусами**) и др. В случае возникновения таких инфекций требуется немедленное уведомление международных организаций и соблюдение правил, направленных на предупреждение заноса возбудителя из-за рубежа и его распространения по территории страны.

Инфекции острые – группа инфекций, характеризующихся острым, обычно непродолжительным течением с ярко выраженным специфическим синдромом (**ящур, грипп** и др.) и формированием в той или иной степени невосприимчивости к повторному заражению соответствующим возбудителем. Острые инфекции сопровождаются интенсивным выделением больными **возбудителей болезни** в окружающую среду и, следовательно, высокой степенью распространения. Некоторые инфекционные болезни всегда протекают в острой форме (**скарлатина, чума, оспа натуральная** и др.).

Инфекции очаговые – инфекции, при которых инфекционные агенты локализуются в местном очаге (например, в **фурункуле**) и не распространяются по организму.

Инфекции персистентные – неопределенно длительные инфекции без клинического проявления, но с активным размножением и выделением **возбудителя болезни** на фоне высокого уровня индукции иммунных реакций. Более точно суть явления определяется как *персистентная толерантная инфекция под контролем иммунитета*, который обычно устанавливается при заражении организма в самом раннем возрасте. При воздействии провоцирующих факторов (прежде всего **иммунодепрессантов**) экстенсивно развиваются признаки хронической системной и нехарактерной патологии.

Инфекции пищевые – группа инфекций, возбудители которых передаются и распространяются **алиментарным путем**. При таких инфекциях продукты питания являются ведущим фактором трансмиссии. Это своеобразные **нозологические формы болезней** ветеринарно-медицинского значения объединяют **сальмонеллезы, кампилобактериоз, нерсиниозы, листериоз, эшерихиозы, трихинеллез** и др. В кругообороте возбудителей пищевых инфекций контаминированные продукты питания (мясные, молочные, овощные, яйцо) служат не просто механическим фактором передачи, а являются **амплификатором**.

Инфекции почвенные – инфекции, возбудители которых (в основном спорообразующие бактерии и грибы) долгое время сохраняются в почве и передаются через нее. К ним относятся многие **сапронозы**. Наиболее типичные – **рожа, сибирская язва, инфекции раневые, микозы**.

Инфекции природно-очаговые – особая группа **инфекционных болезней**, возбудители которых экологически связаны с эволюционно возникшими **природными очагами** и вне последних не имеют естественных условий для распространения и циркуляции. К ним относятся, главным образом, **инфекции трансмиссивные** вирусной, бактериальной и протозойной этиологии, а также **зоонозы**, происходящие от грызунов (например, **туляремия**).

Инфекции раневые – общее название **инфекционных болезней** и патологических процессов, обусловленных внедрением **патогенных микроорганизмов** в раны и их размножением там (**столбняк, газовая гангрена** и др.).

Инфекции распространенные неуправляемые – инфекции, при которых уровень заболеваемости составляет менее 20 случаев на 100 тысяч населения, например, **газовая гангрена**.

Инфекции распространенные управляемые – инфекции, при которых уровень заболеваемости составляет от 20 до 100 случаев на 100 тысяч населения, например, **корь, дифтерия, полиомиелит**.

Инфекции регионарные – инфекции, протекающие в ограниченном очаге болезни и не распространяющиеся по организму.

Инфекции сапронозные – инфекции, развивающиеся после проникновения в организм человека бактерий и **грибов**, основным местом обитания и размножения которых являются объекты окружающей среды или поверхность тела (например, заболевания, вызванные **легионеллами, синегнойной палочкой** и др.).

Инфекции вторичные – вторичные эндогенные инфекции, возникающие в результате снижения резистентности организма при первичной, основной инфекции и протекающие как ее следствие. По своей сути большинство постинфекционных осложнений обусловлено именно вторичной инфекцией. Наиболее типичные – тяжелые **стрептококковые** осложнения при чуме собак, пневмоэнтеритные синдромы при **пневмонии** или **гриппе** и др.

Инфекции стафилококковые – группа **инфекционных болезней**, возбудителями которых являются различные виды **стафилококков**. Основной характеристикой стафилококковых инфекций является возникновение гнойного процесса на месте проникновения бактерий в организм. К этой группе относят гнойные заболевания кожи и подкожной клетчатки, **стафилококковый сепсис, синдром токсического шока, пневмонии, ангины, энтероколит**, отравление **стафилококковым энтеротоксином** и расстройство центральной нервной системы.

Инфекции трансмиссивные – болезни, возбудители которых передаются одушевленными векторами, т.е. живыми членистоногими переносчиками (кро-

вососущими насекомыми и клещами). Например, **лаймборрелиоз**, американские энцефалиты лошадей, лихорадка долины Рифт и др.

Инфекции факторные, или мультифакторные – инфекции, особенностью которых является несоответствие между взаимодействием **возбудителя и восприимчивого организма**, а также развитием клинических признаков и поражений. Возбудитель исполняет лишь роль конечного эффектора болезни, развитие которой зависит от разного рода условий и факторов, предрасполагающих или нарушающих физиологические либо иммунологические механизмы регуляции. В основном это факторы генетического, патофизиологического и инфекционного характера, играющие индуцирующую или провоцирующую роль (транспортные стрессы, переохлаждение, **инфекции скрытые** и др.).

Инфекции хирургические – общее название инфекций и патологических процессов инфекционной природы, при которых хирургическое вмешательство имеет решающее значение (флегмоны, некоторые **инфекции раневые** или **инфекции гнойные**).

Инфекции хронические – инфекции с длительным пребыванием возбудителя болезни в организме, ремиссиями, рецидивами и обострениями патологического процесса (например, туберкулез, бруцеллез). Возможен благоприятный исход болезни (полное выздоровление) в случае своевременной и рациональной химиотерапии.

Инфекции экзогенные – инфекции, возбудителями которых являются микроорганизмы, поступающие в организм из окружающей среды с пищей, водой, воздухом, частичками почвы, выделениями больного человека или **микробоносителя** и т.д.

Инфекции эмерджентные – инфекции, возникающие или проявляющиеся внезапно, часто неизвестные, и тем самым обуславливающие **эпизоотии**. К ним относятся: новые, ранее неизвестные науке инфекции; известные болезни, но в новых, измененных формах проявления и течения (**листериоз как инфекция пищевая**); болезни, вызываемые возбудителями, перешедшими на новые виды восприимчивых животных (**губкообразная трансмиссивная энцефалопатия**) или в новые, несвойственные им нозоареалы (лихорадка долины Рифт в Египте, американский миаз в северной Африке); старые, ранее побежденные и контролируемые болезни, вновь получившие распространение (**туберкулез** и др.).

Инфекции эндемичные – **инфекционные болезни**, характерные только для определенной местности в связи с наличием в ней природных или социальных условий, необходимых для протекания **эпидемического процесса**.

Инфекции эндогенные, или аутоинфекции – инфекции, вызываемые представителями собственной **нормальной микрофлоры человека** или другими агентами, бессимптомно присутствующими в организме. Например, аутоинфекция может возникнуть в результате переноса возбудителя из полости рта или носа руками самого больного на раневую поверхность. Аутоинфекции часто возникают на фоне **иммунодефицитов**.

Инфекции эпизоотические – инфекции, склонные к быстрому и широкому распространению в виде **эпизоотий**. К этой категории относится ряд **инфекций острых**, таких как **ящур**, **грипп**, **болезнь Ньюкасла** и др.

Инфекции ятрогенные – **инфекционные болезни**, возникающие вследствие проведения различных медицинских манипуляций (использование контаминированных **прионным инфекционным белком PrP^{Sc}** хирургических и зубоврачебных инструментов, пересадка роговицы, введение гипофизных гормонов и т.д.).

Инфекционная болезнь – заболевание, возникновение и распространение которого обусловлено воздействием на человека **патогенных микроорганизмов** (вирусов, бактерий, грибов и простейших) и возможностью передачи возбудителя от заболевшего человека или животного здоровому человеку (табл. 47). Инфекционная болезнь – сложный процесс взаимодействия между микроорганизмами и их **метаболитами**, с одной стороны, и клетками, тканями и органами человека – с другой. Патогенетические и клинические проявления такого взаимодействия характеризуются чрезвычайно широким разнообразием.

Инфекционная единица вируса – наименьшее количество **вирионов**, способных вызывать у чувствительного организма проявление **инфекционного процесса**.

Инфекционная нить – тубулярная структура в корневом волоске, заполненная аморфным матриксом, в который погружены размножающиеся клетки **клубеньковых бактерий**. Снаружи инфекционная нить окружена оболочкой, состоящей из плазматической мембраны и клеточной стенки растения-хозяина. Инфекционная нить передвигается со скоростью 5–8 мкм/час и, достигнув клеток эпидермиса корня, индуцирует их деление, приводящее к образованию **клубенька**. Бактерии из инфекционной нити переходят в цитоплазму клеток клубенька, окружаются **перибактериальной мембраной** и формируют временные органеллы – **симбиосомы**. Находясь внутри симбиосом, бактерии дифференцируются в **бактероиды** и начинают фиксацию N₂. (рис. 195).

Инфекционность – способность **возбудителей болезней** заражать человека, животных и растения.

Инфекционные прионные болезни – категория трансмиссивных неизлечимых нейродегенеративных заболеваний животных и человека из группы **инфекций медленных** (табл. 35). Вызываются проникновением в организм млекопитающих **прионного инфекционного белка PrP^{Sc}** ятрогенным путем, т.е. вследствие врачебных манипуляций с использованием контаминированных хирургических и зубоврачебных инструментов или электродов для стереоэлектроэнцефалографии, введения гипофизных гормонов, пересадки **трансплантатов** (роговица, твердая мозговая оболочка, тканевые экстракты при гормонотерапии), а также при употреблении продуктов и пищевых добавок, инфицированных **прионами**. К инфекционным **амилоидозам**, обусловленным белками-прионами, относятся заболевания **Кройцфельдта-Якоба**, **фатальная семейная бессонница**, **скрепи** овец, мышей, коз и т.д.

Инфекционный мононуклеоз – острая **инфекционная болезнь**, вызываемая **герпесвирусом** типа 4 (вирус Эпштейна-Барр) из рода *Lymphocryptovirus* и характеризующаяся **лихорадкой**, генерализованной **лимфаденопатией**, тонзиллитом, увеличением печени и **селезенки**, специфическим изменением гемограммы, выражающимся появлением в **крови** атипичных крупных мононуклеарных клеток. В ряде случаев заболевание может принимать хроническое течение. Резервуар инфекции – больной человек, в том числе и больные со стертыми формами. Заболевание малоконтагиозно. Основной путь передачи – **воздушно-капельный**, реже – **трансмиссивный** или **половой**. Заболевание, как правило, начинается остро. С первых дней появляется слабость, наблюдаются повышение температуры тела до 38–40°C, **цефалгия**, **миалгия**, **артралгия**, боли в горле при глотании. Вирус из верхних дыхательных путей способен гематогенно **диссеминировать** в периферические **лимфатические узлы**, селезенку, печень и другие органы, образуя лимфоидные инфильтраты. Могут развиваться **желтуха**, кожная сыпь, **миокардит** и др. При определенных условиях вирус Эпштейна-Барр может проявлять онкогенные свойства, способствуя развитию **опухолей** (лимфосаркома и др.). Информацию о присутствии вируса в организме получают, определяя наличие гетерофильных **антител** (капельный тест на инфекционный мононуклеоз) и выявляя атипичные мононуклеары в периферической **крови**.

Инфекционный процесс – совокупность адаптационных, физиологических и патологических реакций, возникающих и развивающихся в организме после внедрения в него **патогенных микроорганизмов** и направленных на восстановление гомеостаза (табл. 46). Инфекционный процесс отмечается на всех уровнях организации биологической системы – молекулярном, клеточном, тканевом, организменном и имеет широкий диапазон проявлений, от бессимптомного **микробоноительства** до тяжелых и молниеносных форм **инфекционной болезни**.

Инфекция – 1. Проникновение в организм и размножение в нем **патогенных микроорганизмов**. 2. Возбудитель заразной болезни. 3. **Инфекционный процесс**.

Инфицирование, или заражение – проникновение или введение **возбудителя болезни** в живой организм, приводящее к развитию **инфекционного процесса** в любой его форме.

Информационная емкость генома прокариот – совокупность кодирующих участков **генома**, меньшая по размеру, чем размер **хромосомы прокариот**. Информационная емкость генома отражает способность прокариот адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды.

Инфузия – медленное введение в организм, чаще всего в вену, лекарственных препаратов (**антибиотики**, обезболивающие вещества), кровозаместителей, электролитов и т.д.

Инъекция – введение в организм с помощью шприца лекарственных препаратов внутривенно, подкожно, внутримышечно.

ИОН

Ионизирующее излучение – вид излучения (например, рентгеновские лучи), под действием которого из ряда органических **молекул** «выбиваются» **электроны**, в результате чего повышается реакционная способность этих молекул.

Ионная связь, или ионное взаимодействие – химическая связь, образованная в результате электрического притяжения двух разноименно заряженных ионов, например, Na^+ и Cl^- .

Ионный канал – трансмембранный **белок**, облегчающий **транспорт** определенных **ионов**.

Ионы – положительно или отрицательно заряженные частицы, обладающие подвижностью в водных растворах кислот, оснований и солей. Ионы образуются из атомов или групп атомов путем принятия или отдачи электронов. Ионы разделяют на анионы и катионы.

иРНК (информационная РНК), или мРНК (матричная РНК) – молекула РНК, полностью отражающая последовательность **нуклеотидов** одной цепи ДНК. Служит промежуточной матрицей, посредством которой **генетическая информация**, закодированная в ДНК, переносится от хромосомы к **рибосомам**, в результате чего происходит синтез **белка**. У **прокариот** зрелые иРНК в своем большинстве являются полицистронными, т.е. на разных цистронах иРНК одновременно синтезируются разные полипептидные цепи. Некоторые иРНК (моноцистронные) несут информацию о структуре только одной полипептидной цепи. У прокариот, так же, как и у **эукариот**, кодирующая часть зрелой иРНК лишена **интронов**. Составляет иРНК около 5% общей массы РНК в клетке.

Исключение – вырезание сегмента ДНК из хромосомы или **клонирование вектора**, осуществляемое **in vivo** или **in vitro** с помощью специфического фермента.

Искусственные классификации – определители или диагностические ключи, не претендующие на эволюционные и таксономические построения. Предназначены для решения определенных задач в сфере прикладной **микробиологии**.

Истинная реверсия – восстановление первоначальной структуры гена в результате обратной **мутации** внутри мутировавшего гена, за счет замены затронутой пары **нуклеотидов** на исходную пару.

Источники инфекций – одушевленные и неодушевленные объекты внешней среды, содержащие **патогенные микроорганизмы** и служащие источником заражения людей, животных или растений.

Истощающая лихорадка – тип **лихорадки**, характеризующийся длительным повышением температуры тела с очень большими суточными подъемами ($3-5^\circ\text{C}$) и снижениями до субнормальной температуры. Наблюдается при **сепсисе**, генерализованных **вирусных** инфекциях.

Исход инфекционной болезни – фаза завершения инфекционной болезни. В этот период возможны: формирование **иммунитета**; **микробоноситель-**

ство; рецидив; суперинфекция; реинфекция; реконвалесценция; летальный исход.

Каверна – полость в органе, возникающая вследствие разрушения его тканей и отторжения некротических масс.

Кадаверин – ядовитый продукт **декарбоксилирования аминокислоты** лизина, образующийся в результате анаэробной деструкции **белков** микроорганизмами.

Казеин – фосфорсодержащий **белок**, получаемый из обезжиренного молока под действием **протеаз** или неорганических кислот. Является полноценным видом сырья для изготовления **питательных сред**. Содержит все **аминокислоты** и некоторые **витамины**.

Калибровка – настройка прибора по стандартам для получения абсолютных результатов при последующих измерениях.

Калицивирусы – возбудители **гастроэнтеритов** (вирус Норволк) и **гепатита Е**. Входят в состав рода *Calicivirus*, семейства *Caliciviridae*. Геном калицивирусов представлен плюс-однонитевой линейной молекулой РНК и заключен в **капсид с кубическим типом симметрии**, диаметром 35–40 нм.

Калликреины – специфические **протеазы** полиморфноядерных **фагоцитов**, осуществляющие протеолиз **кининогенов** с образованием **кининов**.

Калория – количество тепла (4,1868 Дж), требуемое для повышения температуры 1 г воды с 14,5° до 15,5°С.

Кальдархеолы – полярные липиды **архей**, представляющие собой простые тетраэфиры. Состоят из двух молекул **глицерола**, связанных с двумя молекулами С₄₀-бифитанильных цепей, образованных путем ковалентного соединения «голова к голове» боковых цепей двух диэфиров. В каждую из двух С₄₀-бифитанильных цепей могут быть встроены циклопентильные кольца в количестве от 1 до 4 на углеродную цепочку (рис. 48).

Кальдеры – котлообразные впадины с крутыми стенками и более или менее ровным дном, образовавшиеся вследствие провала вершины вулкана.

Кампилобактериоз – острый **зооноз с фекально-оральным механизмом передачи возбудителя** (*Campylobacter jejuni*, *C.coli* или *C.lari*). Характеризуется преимущественным поражением пищеварительного тракта, тенденцией к генерализации процесса с развитием **септицемии**, синдромом общей **интоксикации** и поражением различных органов и систем. Основные проявления болезни – **гастроэнтерит**, протекающий с **воспалением** кишечника, **отека**, **гиперплазии** слизистой оболочки, **эрозией** и т.п.

Канамицин – **антибиотик** из группы аминогликозидов, синтезируемый *Streptomyces kanamyceticus* из **филы Actinobacteria**. Ингибитор синтеза **белка**.

Кандидоз – **оппортунистический микоз**, характеризующийся поражением кожных покровов, слизистых оболочек, ногтевых валиков и ногтей. Тяжелые **диссеминированные** формы кандидоза протекают с вовлечением в патологический процесс различных органов: легких, желудочно-кишечного тракта, мочеполовой и центральной нервной систем, головного мозга. возбу-

дителями кандидоза выступают **грибы** рода *Candida* – *C.albicans*, *C.lusitaniae* и др. Кандиды широко распространены в окружающей среде – на растительных остатках, в **филлосфере**, плодах, овощах, почве, предметах обихода, а также присутствуют как комменсалы организма человека в полости рта, желудочно-кишечном тракте, влагалище и, иногда, на коже. Кандидоз может развиваться как при инфицировании организма извне (экзогенно), вследствие механических и химических повреждений кожи, повышенной влажности, нарушения правил личной гигиены, так и за счет собственной микрофлоры (эндогенно). У подавляющего большинства лиц кандидоз представляет эндогенное заболевание и возникает при нарушении метаболизма, функций **иммунной системы** или при изменении состава **микробного сообщества** организма. Мочеполовой кандидоз передается **половым путем**. Развитию кандидоза способствуют: сахарный диабет, **гипотиреоз**, длительный прием **антибиотиков** и **иммунодепрессантов**, **дисбактериоз**, бактериальные (**сифилис**, **гонорея**, хламидиоз) и **вирусные** инфекции, **иммунодефициты** и др.

Каннулы – полые цилиндрические придаточные структуры гликопротеиновой природы длиной до 150 мкм и диаметром 25 нм. Характерны для экстремально **термофильных** архей *Pyrodictium occultum* (фила *Crenarchaeota*). Каннулы формируют трехмерный сетчатый матрикс, внутри которого располагаются дисковидные клетки *P.occultum*.

Канонический путь филогении архей – концепция, утверждающая, что археи дивергировали с **прокариотами** и **эукариотами** еще на заре клеточной эволюции. После этого археи стабилизировались на уровне, отражающем адаптацию к экологическим условиям биосферы.

Канцерогенное вещество – химическое вещество, воздействие которого на организм при определенных условиях вызывает развитие **опухолей**.

Капсид – жесткая оболочка **вируса**, состоящая из повторяющихся морфологических белковых субъединиц – **капсомеров**, уложенных строго определенным образом. Капсид включает внутреннее пространство, в котором у многих вирусов, помимо нуклеиновой кислоты, присутствуют специальные ферменты, играющие важную роль в **репродукции** вируса. В основе упорядоченной организации капсида лежат принципы **спиральной** или **кубической симметрии**. Основные функции капсида – защита вирусного **генома** от внешних воздействий, обеспечение хемосорбции на рецепторах чувствительных клеток и проникновения вируса в клетку путем взаимодействия с клеточными рецепторами (рис. 216, 220).

Капсомер – морфологическая белковая субъединица **капсида** вируса, имеющая определенную **молекулярную массу** и состоящая из одного или разных видов **полипептидов**. Количество капсомеров в капсиде **вирусов** варьирует от трех-шести десятков до сотен. У одних вирусов капсомеры имеют овальную или округлую форму, у других – пяти- или шестигранную (рис. 220). Число капсомеров в капсиде определенного вируса – величина постоянная. От нее зависит размер **вириона**.

Капсула – плотный слой, непосредственно прилегающий к поверхности **клеточной оболочки**, повторяющий ее контуры и сохраняющий прочную связь с **клеточной стенкой**. Капсула служит внешней границей между клеткой **прокариот** и внешней средой (рис. 51). Известны капсулы **полисахаридной, липидной, гликопротеиновой** природы, а также состоящие из аморфной массы **целлюлозы**. Капсулы защищают клетку от водного стресса, антибактериальных агентов, факторов **иммунной системы** макроорганизма, **бактериофагов**, хищных бактерий и фаготрофных **простейших**. Капсулы способствуют образованию многоклеточных агрегатов прокариот за счет **адгезии** клеток, обеспечивая их прикрепление к биотическим и абиотическим субстратам, а также аккумулируют неорганические ионы и низкомолекулярные органические субстраты вблизи клеточной поверхности.

Карантин – комплекс противоэпидемических, санитарно-гигиенических, лечебных и административно-хозяйственных мероприятий, направленных на ограничение распространения **инфекции** внутри очага и за его пределами, а также на ликвидацию очага заражения.

Карбоксидотрофы – **аэробные** представители домена *Bacteria*, способные к **углеродной хемолитотрофии** и использующие монооксид углерода (CO) по двойному назначению – в качестве источника энергии и строительного материала в **конструктивном метаболизме**. Окисление монооксида углерода в реакции: $CO + [O:] \rightarrow 2e^- + CO_2$ катализируется **СО-дегидрогеназой**, которая передает **электроны** от CO в **электрон-транспортную цепь** на уровне цитохром b/c-комплекса. Роль **терминальной оксидазы** выполняет **цитохром b₅₆₃**, не чувствительный к этому крайне токсичному соединению. Освободившаяся энергия ассимилируется в форме **Pmf**, а образовавшийся эндогенный CO₂ поступает в цикл **Кальвина-Бенсона**. Восстановление **НАД** происходит путем **обратного транспорта электронов**. Карбоксидобактерии принадлежат к **филам Proteobacteria, Firmicutes и Actinobacteria**.

Карбоксилазы – **ферменты**, катализирующие отщепление CO₂ от кетокислот.

Карбоксисомы – цитоплазматические органеллы, имеющие форму сложного многогранника – полиэдра и ограниченные **неунитарной мембраной** белковой природы (рис. 82). Содержат плотно упакованные молекулы **фермента** – рибулозобифосфат-карбоксилаза/оксигеназа (**РуБисКО**), катализирующего ассимиляцию CO₂ в **цикле Кальвина-Бенсона**. Карбоксисома содержит до 300 молекул РуБисКО, упакованных в виде паракристаллической структуры.

Карбоновые кислоты – кислородные производные **углеводородов**, молекулы которых содержат одну или несколько карбоксильных групп (–COOH).

Карбункул – конгломерат **фурункулов**, образовавшийся в результате подожного распространения инфекции (*Staphylococcus aureus*). Характеризуется гнойно-некротическим **воспалением** глубоких слоев кожи, часто с локальным отторжением некротических масс. Карбункул типичен для **сибирской язвы**.

Кариес – локализованное разрушение зубов в результате растворения неорганической основы эмали органическими кислотами, продуцируемыми бактериями, входящими в состав **зубной бляшки**. После деминерализации эмали происходит ферментативное расщепление органической матрицы зуба с формированием полости и последующим ее инфицированием.

Кариогамия – слияние гаплоидных ядер **грибов** в процессе полового размножения с образованием диплоидного ядра **зиготы**.

Каротиноиды – полифункциональные пигменты, основу которых составляет повторяющаяся единица – изомер изопрена с двойной связью на центральной оси мономера $[-CH_2-C(CH_3)=CH-CH_2-]$. Различают две основные группы каротиноидов: 1. Каротины – ациклические (т.е. не содержат циклических группировок), терминально моноциклические и терминально бициклические полиизопреноиды и 2. Ксантофиллы – кислородсодержащие производные каротинов, имеющие $(-O-)$, $(-OH)$, $(-CO-)$, $(-OCH_3)$ или $(-CHO)$ группы. Каротиноиды входят в состав гидрофобного ядра **унитарной мембраны** или связаны с мембранными белками нековалентно. Каротиноиды служат фактором защиты клеток **прокариот** от окислительного стресса. У бактерий, способных к **окислительной** или **аноксигенной фототрофии**, каротиноиды в качестве вспомогательных фотосинтетических пигментов поглощают кванты света в области 400–550 нм и передают их на **хлорофилл** или **бактериохлорофилл**. Каротиноиды придают индивидуальную окраску клеткам прокариот, **грибам**, **простейшим** и др.

Картирование генов – определение положения данного гена на хромосоме относительно других генов.

Карцинома – множественная злокачественная **опухоль**, вызванная избыточной **пролиферацией** эпителиальных клеток.

Карцинома печени – злокачественная первичная **опухоль** печени, развивающаяся из гепатоцитов.

Каспазы – особая группа цистеиновых **протеаз**, участвующих в активированном состоянии в **апоптозе**. В нормальной клетке каспазы находятся в неактивном состоянии.

Кассета – группа тандемных тесно сцепленных, функционально связанных генных **локусов**.

Катаболизм – совокупность метаболических реакций, обеспечивающих **деструкцию** и окисление веществ с получением энергии в форме **Pmf**, **Smf**, **фосфагенов**, а также низкомолекулярных соединений и **восстановительных эквивалентов**. Осуществляется с помощью ферментов, расщепляющих углеродный скелет органических молекул (**гидролазы**, **декарбоксилазы**, тиолазы и др.).

Катаболитная репрессия – феномен, заключающийся в том, что когда в **питательной среде** среди набора катаболизируемых соединений присутствует углеродный субстрат, обеспечивающий максимальную скорость роста бактерий, у них подавляется синтез **ферментов**, специфичных в отношении альтернативных субстратов. Механизмы катаболитной репрессии различны. Один

действует путем изменения активности транскрипционных факторов, другой – за счет уменьшения концентрации индукторов.

Каталаза – фермент, осуществляющий разложение перекиси водорода на воду и молекулярный кислород в реакции: $2\text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$.

Катализатор – вещество, ускоряющее или замедляющее реакцию, но остающееся при этом неизменным. Биологическими катализаторами являются ферменты.

Каталитический центр фермента – стереоспецифический участок молекулы фермента, распознающий и связывающий молекулы субстрата.

Катаплеротические реакции – биосинтетические реакции, потребляющие интермедиаты цикла Кребса, например, при биосинтезе жирных кислот, глюкозы.

Катар верхних дыхательных путей – острое воспаление слизистых оболочек носа, носоглотки и гортани, характеризующееся непродолжительной лихорадкой, умеренной интоксикацией, избыточным скоплением слизи и т.п. Заболевание вызывается бактериями (стрептококки и др.) или вирусами (аденовирусы, коронавирусы, риновирусы).

Катехоламины – аминокпроизводные катехола, представленные в организме адреналином, норадреналином и дофамином. Основные функции катехоламинов: модуляция деятельности центральной нервной системы; регуляция обменных процессов в тканях и органах; участие в поддержании иммунологического гомеостаза; регуляция тонуса гладкомышечной и скелетной мускулатуры; адаптация в стрессовых ситуациях. На иммунную систему катехоламины оказывают как стимулирующее, так и инактивирующее действие.

Катионный белок нейтрофилов – белок с молекулярной массой 55 кДа, нейтрализующий эндотоксин бактерий с грамотрицательным морфотипом.

Катионы – положительно заряженные ионы. Выделяют простые ионы, например, катионы Na^+ , Mg^+ и составные – катион аммония NH_4^+ .

Катящееся кольцо – способ репликации, происходящий по симметричному механизму катящегося кольца, при котором репликативная вилка совершает множество оборотов на циркулярной матрице. Образовавшаяся в каждом последующем цикле цепь ДНК вытесняет цепь, синтезированную в предыдущем цикле, формируя нить, состоящую из набора нуклеотидных последовательностей, комплементарных одноцепочечному матричному кольцу.

Качалка – аппарат для механического встряхивания или вращения колб и пробирок с целью лучшего перемешивания жидкости. В микробиологических экспериментах качалка применяется для улучшения аэрации среды при культивировании аэробных прокариот.

Качество воды – совокупность ее характеристик и свойств, обусловленных природой и концентрацией содержащихся в ней веществ.

Квази-стационарное состояние микробной культуры при хемостатировании – относительно постоянная плотность популяции, достигаемая за

счет динамического эндогенного баланса между двумя разнонаправленными процессами – размножением популяции и ее вымыванием из **биореактора**.

Квази-фототрофия – адаптивный механизм получения энергии **хемоорганогетеротрофными** представителями домена *Bacteria* и домена *Archaea* в условиях энергетического стресса с помощью временно созданного **фотосинтетического аппарата**. Квази-фототрофия никогда не сочетается с **углеродной автотрофией**. Специфика квази-фототрофии у **экстремально-галофильных архей** связана с недостатком O_2 , вследствие чего **электрон-транспортная цепь** у этих организмов инактивируется в акцепторном участке. В свою очередь, переход хемоорганогетеротрофных бактерий на квази-фототрофию связан с истощением питательного субстрата в окружающей среде, поэтому электрон-транспортная цепь у них инактивируется на донорском участке. При квази-фототрофии клетки **прокариот** не размножаются, а только сохраняют свою жизнеспособность.

Квази-фототрофные археи – хемоорганогетеротрофные **экстремально-галофильные археи** из **филы *Euryarchaeota***, способные в условиях дефицита терминального **акцептора электронов** получать энергию при помощи мономолекулярного светозависимого протонифора – **бактериородопсина**, который обеспечивает преобразование экзогенного физического **энергоносителя** (кванты электромагнитного поля) в эндогенный электрохимический **энергоноситель** – **Pmf**.

Квази-фототрофные бактерии – **аэробные хемоорганогетеротрофные** бактерии, способные в условиях энергетического стресса, т.е. при дефиците энергетических субстратов, получать энергию в форме **Pmf** с помощью «временного» трехкомпонентного **фотосинтетического аппарата**, локализованного в везикулярных хроматофорах – модульных элементах **интрацитоплазматической мембраны**. Квази-фототрофные бактерии имеют **реакционный центр RCII-типа**, который работает в сочетании с интегральными **светособирающими комплексами** проксимального LHI и дистального LHII-типов. Энергия, полученная путем **квази-фототрофии**, расходуется бактериями для репарационных процессов, сохранения минимального пула **метаболитов** и т.п. При квази-фототрофии клетки не размножаются, а только сохраняют жизнеспособность. К квази-фототрофным бактериям относят пресноводных и морских представителей **филы *Proteobacteria*** из родов *Erythrobacter*, *Roseobacter*, *Sandaracinobacter*, *Erythromonas*, *Porphyrobacter* и др.

Квази-эндоцитобиоз – тип симбиоза, в котором одна клетка **прокариот** небольшого размера поселяется в **периплазматическом пространстве** другой бактерии с **грамотрицательным морфотипом**. Такая симбиотическая ассоциация между двумя прокариотами представляет собой вариант **паразитизма**, например, такими паразитами являются представитель родов *Bdellovibrio*, *Bacteriovorax*, *Daptobacter*, *Kaistia* (рис. 163–165).

Квази-зукариотизм – ограничение **ДНК** в клетках некоторых **прокариот** (**фила *Planctomycetes***) одинарной (р. *Isosphaera*) или двойной (р. *Gemmata*) **ци-**

топлазматической мембраной с образованием структуры, называемой «ядерным телом» (рис. 73).

Квант – наименьшая единица световой энергии.

Кератин – представитель семейства фибриллярных **белков**, которые составляют основу наружного рогового слоя кожи, волос, ногтей, рогов и обеспечивают их механическую прочность.

Кератомикозы, или сапрофитии – поверхностные **микозы**, сопровождающиеся поражением рогового слоя эпидермиса и поверхности волосяного стержня. Имунные реакции на **возбудителя болезни** отсутствуют. Кератомикозы создают чисто косметические проблемы, не представляют опасности для жизни и часто не требуют лечения. К этой группе микозов относятся: **разноцветный (отрубевидный) лишай, черная пьерда, трихоспороз** (белая пьедра) и др.

Кероген – пастообразный, слегка маслянистый материал, образующийся в богатых органическими остатками глубоких слоях водных осадков в результате микробных и химических преобразований.

Кетолиды – полусинтетические **антибиотики**, производные эритромицина.

Килобаза (кб) – единица измерения длины двухцепочечной молекулы ДНК, равная тысяче пар оснований.

Киназа, или фосфаттрансфераза – фермент, катализирующий фосфорилирование молекулы-**акцептора** с помощью АТФ за счет переноса фосфорильной группы этого **фосфагена** на разные субстраты.

Кининогены – высокомолекулярные **белки**, предшественники **кининов**.

Кинины – группа вазоактивных **медиаторов** олигопептидной природы, обладающая активностью тканевых **гормонов**. Кинины участвуют в регуляции тонуса сосудов, уровня артериального давления, проницаемости сосудов, болевых реакциях организма, а также играют важную роль в патологических процессах: **воспалении, отеке, нарушении гемодинамики, ишемическом повреждении миокарда, нефротическом синдроме, бронхиальной астме** и др. Кинины являются связующим звеном между системами регуляции сосудистого тонуса, системами свертывания крови и фибринолиза. Они способны освобождать основные медиаторы острого воспаления – **интерлейкин-1, простагландины, лейкотриены** и др. В тканях млекопитающих идентифицированы четыре типа кининов: брадикинин, каллидин, Mel-Lys- брадикинин и Т-кинин.

Кислородвыделяющий комплекс – уникальная светозависимая дегидрогеназная система (H_2O -дегидрогеназа), использующая в качестве **донора** электронов воду, а в качестве **акцептора** электронов **цитохром $bc_1(b_6f)$ -комплекс**. В состав кислородвыделяющего комплекса входит: Mn-содержащий кластер с его лигандной сферой, ионы Cl^- и Ca^{2+} , а также редокс-активный остаток тирозина в составе полипептида (PsbA). Последний участвует в переносе **электронов** от воды к катион-радикалу первичного донора $P680^+$ (**хлорофилл**). При протекании дегидрогеназной реакции сначала происходит накопление фотохимическим путем четырех окислительных эквивалентов. Затем Mn-кластер

аккумулирует окислительные эквиваленты и осуществляет окисление сразу двух молекул воды, которые теряют четыре электрона с образованием связи кислород-кислород, т.е. O_2 . Источником энергии для окисления воды служит неферментативная реакция, связанная с превращением возбужденного первичного донора $P680^*$ в катион-радикал $P680^+$. H_2O -дегидрогеназную реакцию осуществляют **цианобактерии (фила *Cyanobacteria*)**.

Кислотоустойчивые бактерии – бактерии, не обесцвечивающиеся при обработке кислым спиртовым раствором после окрашивания.

Кишечная палочка (*Escherichia coli*) – не образующие спор, неподвижные или подвижные с помощью **жгутиков** короткие палочки с **грамотрицательным морфотипом. Факультативные анаэробы и хемоорганогетеротрофы**. По способности ферментировать **лактозу** штаммы *E.coli* разделяют на лактоза-отрицательные и лактоза-положительные. Кишечная палочка имеет сложную антигенную структуру и содержит: липополисахаридный **О-, К- и Н-антигены**. Описано по О-антигену – 173, по Н – 56, по К – 80 **сероваров**. Последние подразделены на L, В и А группы. *E.coli* является постоянным обитателем кишечника человека, всех теплокровных животных, птиц, насекомых. *E.coli* участвует в процессе пищеварения, в выработке **витаминов** группы В и обладает антагонистическими свойствами в отношении энтеропатогенных **эшерихий, грибов** рода *Candida*, **стафилококков** и др. Учитывая высокоантагонистические свойства кишечной палочки, ее используют при лечении некоторых кишечных инфекций, применяя **пробиотики** «Колибактерин» и «Бификол». Кишечная палочка, являясь **условно-патогенным микроорганизмом**, при попадании из кишечника в другие органы и ткани может вызывать **холециститы, инфекции мочевыводящих путей, перитониты, бактериемии, менингиты** и респираторные заболевания, особенно новорожденных, грудных детей и лиц преклонного возраста, а также кишечные инфекции, сопровождающиеся болями в животе, **диареей** и, часто, **интоксикацией**.

К-клетки, или К-лимфоциты – особая популяция **лимфоцитов**, способных разрушать клетки-мишени в реакции **антителозависимой клеточной цитотоксичности**. Эта популяция клеток представлена **НК-клетками и Т-лимфоцитами, несущими Fc- рецептор к IgG**.

Клавулановая кислота – беталактаманная структура, в которой сера в пятичленном кольце заменена на кислород. Комбинируется с амоксициллином и защищает его от ферментативной инактивации (**антибиотики** «Амоксиклав», «Аугментин»).

Кладистика – теория, рассматривающая последовательное обособление отдельных ветвей на **филогенетическом дереве**, но не считающая ход эволюции важным для определения родственных связей между **таксонами**.

Кладогенез – расщепление эволюционной линии, вследствие которого возможно появление новых **видов**.

Класс – один из высших систематических **таксонов в систематике прокариот**, объединяющий **порядки, семейства и т. д.**

Классификация – рабочий алгоритм, позволяющий распределить организмы, обладающие определенной степенью однородности по **таксонам**.

Кластерный анализ – метод **классификации** объектов, заключающийся в разбивке множества на подмножества (кластеры) по принципу сходства объектов в одном кластере и различия в разных.

Кластеры дифференцировки – обозначения мембранных маркеров (**CD-маркеры**) клеток костномозгового происхождения, выявляемых с помощью **моноклональных антител**.

Клейстотеции – округлые, замкнутые плодовые тела **грибов (аскомицеты)**, в которых **сумки** расположены в беспорядке среди внутренней ложной ткани клейстотеция – параплектенхимы (рис. 255). Споры из клейстотеция освобождаются после разрыва в его оболочке.

Клетка – основная структурная и функциональная единица всех живых организмов. У **прокариот** существует как отдельный организм.

Клетка-монада – элементарная единица жизни, представляющая собой отдельный организм и обладающая набором структур, необходимых в онтогенезе и для размножения. Ее важнейшими и незаменимыми атрибутами являются: **цитоплазматическая мембрана, геном и рибосомы**. Известно два типа монад: **прокариотная клетка-монада** и **эукариотная клетка-монада**.

Клетка-ножка – базальная клетка у **макроконидий**.

Клетки зародышевой линии – клетки, постепенно превращающиеся в **гаметы** (от первичных половых клеток до собственно гамет).

Клетки Лангерганса – **антигенпрезентирующие клетки** эпидермиса, мигрирующие в регионарные **лимфатические узлы**, в которых они генерируются в **дендритные клетки**.

Клетки миелоидного ряда – **фагоциты** костномозгового происхождения, в том числе **нейтрофилы, эозинофилы и моноциты**.

Клетки памяти – долгоживущие **В- и Т-лимфоциты** (от многих лет до нескольких недель), образующиеся при встрече с **антигеном** при первичном **иммунном ответе**, но не достигшие терминальной дифференцировки в **эффекторные клетки**. Распознают антиген при его вторичном попадании в макроорганизм и участвуют во вторичном иммунном ответе.

Клеточная линия – группа клеток, поддерживаемая в культуре путем пересевов.

Клеточная оболочка – комплекс структур, окружающих **цитоплазму** клетки **прокариот**. Основой клеточной оболочки прокариот является **цитоплазматическая мембрана**. Наряду с ней в состав клеточной оболочки бактерий входит **клеточная стенка** и, иногда, **S-слой**. У ряда бактерий в качестве внешнего слоя дополнительно присутствует **наружная мембрана**.

Клеточная стенка бактерий – основная структурная единица **клеточной оболочки** большинства представителей домена *Bacteria*, окружающая **протопласт** и тесно связанная структурно-функциональными взаимоотношениями с **цитоплазматической мембраной** (рис. 32, 34, 35). Основу клеточной стенки

составляют ригидные слои, расположенные в **периплазматическом пространстве** и/или за пределами цитоплазматической мембраны. Клеточная стенка обладает определенной жесткостью и вместе с тем эластичностью. Толщина клеточной стенки у разных бактерий колеблется от 20 до 150 нм и более. Ее доля в общей массе сухого вещества составляет от 5 до 50%. Клеточная стенка бактерий выполняет множество функций: обеспечивает механическую и осмотическую защиту; поддерживает гомеостаз; придает клетке определенную форму; участвует в **транспорте** веществ и сигнальных молекул, метаболических процессах, в делении бактерий и т.д. У некоторых бактерий (р.р. *Mycoplasma*, *Spiroplasma* и др.) клеточная стенка отсутствует.

Клеточное развитие прокариот – сочетание процессов **роста** и **размножения**.

Клеточные стенки архей – структурная единица клеточной оболочки многих членов домена *Archaea*. У большинства из них клеточные стенки образованы паракристаллическим белковым **S-слоем** с гексагональной и, редко, тетрагональной симметрией (рис. 36, 37). Среди архей известны виды, имеющие клеточные стенки редкого типа, например, у мезофильных **метаноархей** из родов *Methanosphaera*, *Methanobrevibacter* ригидный слой построен из **псевдомуреина** (рис. 38), а у **экстремально галофильных архей** – археота *Halococcus morrhuae* – из высокосульфатированных гетерополисахаридов (рис. 39). У ряда архей (р.р. *Thermoplasma*, *Ferroplasma* и др.) клеточная стенка отсутствует.

Клеточный геном прокариот – весь набор **репликонов** клетки: **хромосома прокариот**, **плазмиды**, некоторые умеренные **бактериофаги**.

Клеточный иммунный ответ – специфические иммунные реакции, реализуемые при непосредственном контакте **иммунокомпетентных клеток**.

Клеточный рост прокариот – увеличение на уровне отдельной клетки незаменимых клеточных компонентов (**ДНК**, **РНК**, **белки** и др.) и структур (**рибосомы** и др.), ведущее, в конечном итоге, к возрастанию ее размеров и **биомассы**. Клеточный рост происходит при подготовке клетки к **размножению**.

Клеточный цикл – полная последовательность событий, происходящих в интервале между двумя последовательными клеточными делениями. Клеточный цикл включает в себя увеличение размера и массы **клетки**, **репликацию ДНК**, **сегрегацию** сестринских хромосом и деление клетки.

Клинический период развития болезни – проявление специфических **симптомов** заболевания. Этот период развития **инфекционной болезни**, как правило, сопровождается выделением **возбудителя болезни** из организма, вследствие чего больной представляет эпидемиологическую опасность для окружающих.

Клинокинез – стратегия **плавания прокариот с помощью экзоплазматических жгутиков**, при выборе которой клетка плывет зигзагами, постепенно передвигаясь в благоприятную для себя сторону.

Клон – группа генетически родственных **клеток**, которые в недалеком прошлом произошли от одного общего предка «не половым путем» и не перенесли значительную хромосомную **рекомбинацию**.

Клональная селекция – процесс, при котором определенный **антиген** вызывает избирательную активацию и дифференцировку только тех клеток, которые экспрессируют рецепторы, способные связываться с этим антигеном.

Клональное истощение – экспорт незрелых **лимфоцитов**, взаимодействующих с **антигенами** собственного организма. Этот процесс обеспечивает толерантность организма к собственным антигенам.

Клонирование – совокупность процедур, используемых для получения **клонов**. Например, клонирование многоклеточных организмов включает пересадку ядер соматических клеток в оплодотворенное яйцо с удаленным пронуклеусом.

Клонирование генов – система методов, применяемых для получения клонированных **ДНК**: выделение нужного **гена** из какого-либо организма; встраивание его в **вектор** (например, в **плазмиду**); введение в клетку **реципиента**; многократная **репликация**.

Клонирующий вектор – небольшие кольцевые молекулы **ДНК** (вирусные или плазмидные), способные включать клонируемую **ДНК** в специфические **сайты рестрикции** и размножать эту **ДНК** в клетке-хозяине.

Клостридии патогенные (род *Clostridium*) – **анаэробные** или **аэротолерантные** палочки с **грамположительным морфотипом**, образующие круглые или овальные **эндоспоры**, расположенные центрально, субтерминально или терминально. **Хемоорганогетеротрофы** с бродильным типом метаболизма, проявляющие сахаролитическую или протеолитическую активность (возможно сочетание этих свойств или их отсутствие). Продуцируют **токсины**. Обитают в пресных и морских водоемах, почве, сточных водах, кишечнике человека и животных. Клостридии являются **возбудителями газовой гангрены, столбняка, ботулизма, псевдомембранного энтероколита**. Патогенные клостридии включены в **филу Firmicutes**, класс «*Clostridia*», порядок *Clostridiales*, семейство *Clostridiaceae*.

Клубеньки – сложно устроенные, специализированные органы на корнях бобовых растений, а иногда на стеблях и листьях водных бобовых. В клубеньках протекает биологическая **фиксация молекулярного азота**. Составляющими клубенька являются: инфицированная бактериями ткань, где происходит фиксация азота; проводящая ткань, по которой поступают растительные фотосинтаты и выносятся продукты азотфиксации; меристема, за счет которой происходит рост клубенька (рис. 196, 202, 203).

Клубеньки детерминированные – азотфиксирующие клубеньки, формирующиеся на корнях тропических бобовых растений (рис. 203). В центральной части такого клубенька зональность отсутствует, а меристема исчезает через определенное время существования органа, в связи с чем обновление азотфиксирующей ткани прекращается.

Клубеньки недетерминированные – азотфиксирующие клубеньки, характерные для бобовых растений, произрастающих в умеренных широтах (рис. 197). В центральной части недетерминированный клубенек разделен на зоны,

соответствующие разным этапам развития бобово-ризобиального **симбиоза**. Меристема в таком клубеньке присутствует в течение всего срока функционирования органа, вследствие чего происходит регулярное обновление азотфиксирующей ткани.

Клубеньковые бактерии, или ризобии – обширная группа разнообразных по биологическим свойствам и генетической организации **дiazотрофных** бактерий, формирующих симбиотические ассоциации с бобовыми растениями семейства *Liguminosae* с образованием **клубеньков** на корнях, стеблях и иногда в листьях. В клубеньках бактерии дифференцируются в особые формы – **бактероиды** (рис. 198), способные с помощью фермента **нитрогеназы** восстанавливать N_2 до NH_3 и включать его в органические соединения (глутамин, аспарагин, аллантаин и др.), легко усваиваемые растением. В активно фиксирующих N_2 клубеньках присутствует белок **леггемоглобин**, регулирующий концентрацию свободного кислорода в клетке. Филогенетический анализ 16S рРНК показал принадлежность «классических» клубеньковых бактерий к **филе *Proteobacteria***, классу *Alphaproteobacteria*, родам: *Sinorhizobium*, *Mesorhizobium*, *Azorhizobium*, *Allorhizobium*, *Bradyrhizobium* и *Rhizobium*. Эффективность симбиотической азотфиксации для однолетних бобовых составляет 60–110 кг/га азота в год, а для многолетних – 150–220 кг в год.

Коагулаза – фермент, вызывающий свертывание **плазмы крови** путем образования тромбинподобного вещества. Коагулазы, продуцируемые разными бактериями, отличаются по месту локализации, спектру действия, антигенной специфичности. Являются фактором **патогенности** возбудителей заболеваний.

Коагуляция – процесс формирования в дисперсных системах крупных частиц путем слипания мелких. При этом происходит выпадение из коллоидного раствора коагулирующих веществ в виде хлопьевидного осадка.

Ковалентная модификация фермента – ковалентное связывание или удаление какой-то определенной группы фермента, изменяющее его активность. Ковалентная модификация осуществляется путем фосфорилирования аминокислотных остатков, уридилирования, аденилирования, метилирования, ацилирования жирными кислотами и **протеолиза** (специфического и неспецифического).

Ковалентная связь – химическая связь между одинаковыми или разными **атомами** в **молекуле**, образованная общей электронной парой. Ковалентные связи участвуют в образовании **макромолекул**, поддерживая определенную последовательность в составе **полимера** в течение длительного времени.

Кодон – единица **генетического кода**, представляющая собой последовательность из трех соседних **нуклеотидов** в **нуклеиновой кислоте**. Кодон кодирует определенную **аминокислоту** или какой-либо сигнал. Существует 64 сочетания нуклеотидов в кодонах; 61 из них кодируют 20 аминокислот, 3 являются **нонсенс-кодонами**.

Коккобациллы – термин, использующийся для обозначения бактерий, имеющих промежуточную между кокками и палочками форму, или для **полиморфных** бактерий, у которых одни клетки – шаровидные, другие – палочковидные.

Коклюш – острый **антропоноз**, сопровождающийся **воспалением** гортани, бронхов и трахеи. Характеризуется циклическим течением, приступами спазматического кашля, развитием сосудистого спазма и появлением судорог скелетных мышц. **Возбудителем коклюша** является *Bordetella pertussis*.

Кокцидиомикоз (кокцидиоз) – **глубокий микоз**, проявляющийся либо первичной легочной **инфекцией**, либо гранулематозными поражениями кожи, костей, суставов, внутренних органов, **лимфатических узлов** и мозговых оболочек. Возбудитель – диморфный **гриб** *Coccidioides immitis*, обитающий в почве. Природной (сапрофитической) формой *C.immitis* служит мицелиальная форма, а тканевой (паразитической) – дрожжеподобные клетки. Инфицирование организма осуществляется **воздушно-капельным** путем. Первичная легочная инфекция, в большинстве случаев (60–70%), протекает бессимптомно, но у части заболевших развивается **пневмония** с формированием многочисленных **гранулем**, а в дальнейшем – **каверн** и **абсцессов**. При гематогенной **диссеминации** вторичные очаги локализуются в любом органе или ткани, с образованием гранулем и абсцессов. Такая форма инфекции часто заканчивается летальным исходом.

Колит – воспаление слизистой оболочки толстой кишки. Сопровождается болями в животе, вздутием кишечника, рвотой, нарушением водно-электролитного обмена, **тахикардией**, слабостью и снижением артериального давления, жаждой, сухостью кожи и слизистых оболочек и т.д. Причинами возникновения колита могут быть: патогенные бактерии (**стафилококки, стрептококки, шигеллы, протей** и др.); вирусы (**энтеровирусы, вирус гриппа** и др.); **простейшие** (амебы, лямблии, балантидии и др.); неполноценное питание и т.д.

Колицины – бактериоцины, продуцируемые **эшерихиями** (*Escherichia coli*).

Коллаген – фибриллярный **белок**, составляющий основу коллагеновых волокон и обеспечивающий прочность соединительных тканей (кость, сухожилие, хрящ и др.).

Коллагеназа – фермент, катализирующий расщепление **коллагена** с выделением свободной аминокислоты оксипролина.

Коллагенозы – группа заболеваний, основным признаком которых являются диффузные поражения соединительной ткани организма, обусловленные **иммунными комплексами**, например, **артрит ревматоидный, системная красная волчанка, острый ревматизм** и др.

Коллапс – острая сосудистая недостаточность, характеризующаяся резким падением артериального давления, ухудшением кровоснабжения жизненно важных органов, **гипоксией**, угнетением функций организма. Возникает при **инфекционных болезнях**, отравлениях, большой кровопотере и т.д.

Коллекционный штамм – **популяция** клеток прокариот, ставшая объектом хранения или исследования в результате однократного выделения из природного материала.

Коллинеарность генетического кода – линейное соответствие между последовательностью **триплетов** в **экзонах** гена и **аминокислот** в пептидной цепи.

Колониеобразующие единицы (КОЕ) – интактные клетки **прокариот**, обрывки **трихома** нитчатых бактерий, фрагменты **мицелия** или **конидии** актинобактерий и **грибов**, способные при попадании в **питательную среду** размножаться и формировать видимые невооруженным глазом колонии.

Колонистимулирующие факторы (КСФ), или **гемопэтины** – группа **цитокинов**, регулирующих дифференцировку гемопэтических клеток (например, гранулоцитарно-макрофагальный колонистимулирующий фактор – ГМ-КСФ).

Колонизация – адгезия и размножение **патогенных микроорганизмов** в тканях организма.

Колония бактериальная – изолированное скопление клеток бактерий одного или нескольких **видов**, сформированное на поверхности или внутри плотных или полужидких **питательных сред** в результате размножения одной или нескольких клеток. Внешний вид и строение колоний, выросших на поверхности твердых питательных сред, имеют свои особенности. Колонии различаются: по рельефу – плоские, выпуклые, куполообразные, вдавленные; по поверхности – гладкие (*S*-формы), шероховатые (*R*-формы), бугристые; по краю – ровные, фестончатые, волнистые, бахромчатые; по форме – круглые, розеткообразные, звездчатые, ризоидные; по консистенции – пастообразные, вязкие, волокнистые, кожистые, сухие и т.д.; по структуре – зернистые, нитевидные, шероховатые и т.д.; по цвету – желтые, красные, черные, синие и т.д.; по размеру в диаметре – крупные (4–6 мм), средние (2–4 мм), мелкие (1–2 мм) и точечные (<1 мм) и т.д.

Колонка – куполообразная структура на конце **конидиеносца**, вдающаяся внутрь **спорангия**.

Кольцо деления, или Z-кольцо – структура, образующаяся при **бинарно-эквивалентном делении** бактериальной клетки и охватывающая клетку изнутри в плоскости деления. Z-кольцо определяет границу между будущими **дочерними клетками**. Основой цитоплазматического кольца деления является **белок FtsZ**. Кольцо деления формируется только после завершения **репликации** хромосомы, но не зависимо от **сегрегации** сестринских хромосом. Z-кольцо прикрепляется к **цитоплазматической мембране** с помощью **белка ZipA**. При стягивании Z-кольца происходит инвагинация мембраны, ее смыкание и взаимное обособление дочерних цитоплазматических компартментов. На последнем этапе деления происходит образование границы между дочерними клетками.

Комбинаторная библиотека – библиотека, полученная встраиванием в **вектор** на основе фага λ **комплементарной ДНК** легкой и тяжелой цепей различных **иммуноглобулинов** – по одной комбинации в вектор.

Кометаболизм, или соокисление – расщепление микроорганизмами в аэробных условиях труднорастворимых веществ только при наличии в среде доступного источника энергии (косубстрата). Например, обезвреживание вредных промышленных соединений на очистных сооружениях проводят смешива-

нием их с хозяйственными сточными водами, содержащими большое количество доступных микробам органических веществ.

Комменсализм, или сотрапезничество – форма взаимодействия между видами в природе, при котором один из участников **симбиоза** поселяется в теле другого, не причиняя ему вреда. Метаболические взаимоотношения и **антагонизм** между партнерами в такой системе обычно отсутствуют (табл. 22).

Коммуникация – обмен информацией или ее получение от других живых объектов. Известны три способа передачи информации у **прокариот**: **механический, дистантный** и **химический**. Прокариоты способны к коммуникации на следующих уровнях – **геномном, отдельной клетки, популяции** и **различных видов**.

Компартментализация – выраженное подразделение **цитоплазмы** клетки на множество обособленных мембраной пространств.

Компетентность – способность клеток **прокариот** воспринимать и транспортировать в **цитоплазму** чужеродную высокомолекулярную **ДНК** (хромосомную, плазмидную, ДНК бактериофага) при **трансформации**.

Комплексные ионы – составные части комплексных соединений, образованные присоединением **молекул** или **ионов** к другим **атомам** или ионам.

Комплемент – группа сывороточных **белков**, включающая более 20 взаимодействующих компонентов (C1, C2, C3, ..., C9, фактор В, фактор D и ряд регуляторных белков), опосредующих реакции **воспаления** при участии **гранулоцитов** и **макрофагов**. Комплемент играет роль неспецифического фактора **иммунитета** при бактериальных и вирусных инфекциях. Все компоненты комплемента являются растворимыми белками с **молекулярной массой** от 24 до 400 кДа, циркулирующими в **крови** и тканевой жидкости. Белки синтезируются в основном в печени и составляют приблизительно 5% от всей глобулиновой фракции **плазмы крови**. Активация комплемента представляет собой каскад биохимических реакций, запускаемых в условиях внедрения в организм чужеродных агентов. Существуют три пути **активации комплемента**: **классический, лектиновый** и **альтернативный**. Все они ведут к образованию **C3-конвертазы**, расщепляющей компонент C3 на фрагменты C3a и C3b. Эта реакция является центральным моментом любого из каскадов активации комплемента. Конвертаза классического и лектинового путей представляет собой комбинацию фрагментов C4 и C2 – C4b2a, тогда как конвертаза альтернативного пути – комплекс C3 с фактором В – C3bBb. Фрагмент C3b, который отщепляют от C3 обе конвертазы, связывается с мембраной мишени и становится центром образования **мембраноатакующего комплекса** на клетке-мишени (рис. 264, табл.40). Результатом активации комплемента является либо непосредственное разрушение **клеток-мишеней** (киллерное действие), либо обеспечение их лучшей поглощаемости **фагоцитами (опсонизация)**, либо привлечение в зону проникновения **патогенных микроорганизмов** воспалительных клеток (функция **аттрактантов**).

кДНК, или комплементарная ДНК – молекула одноцепочечной ДНК, синтезированная *in vitro* путем **транскрипции** на **комплементарной РНК-матрице** с участием **обратной транскриптазы** (РНК-зависимой ДНК-полимеразы). Используется кДНК для **клонирования ДНК** (рис.68).

Комплементарная цепь – одна из цепей ДНК, комплементарная иРНК и используемая в качестве матрицы для ее синтеза (рис.68).

Комплементарность – стерическое соответствие структуры двух молекул или их частей (по заряду, электронной структуре и т.д.), являющееся основой взаимного сродства молекул. Комплементарность лежит в основе ферментативного катализа, самосборки биологических структур, матричного синтеза полинуклеотидов, молекулярных механизмов **иммунитета**. Например, в **нуклеиновых кислотах** две полинуклеотидные цепи в результате комплементарного взаимодействия пар **пуринов** и **пиримидинов** (А-Т, Г-Ц) образуют двуспиральную молекулу (рис. 68).

Комплементарные нуклеотидные последовательности – полинуклеотидные последовательности, которые взаимодействуют между собой в соответствии с правилами спаривания оснований: **аденин** (А) образует пару с **тимин**ом (Т) [или **урацилом** (У) в РНК], **гуанин** (Г) – с **цитозин**ом (Ц) (рис. 68).

Комплементация – 1. Восстановление **фенотипа** дикого типа (или близкого к нему фенотипа) при объединении в одной клетке двух ДНК с двумя рецессивными **мутациями**, находящимися в трансконфигурации. 2. Функциональное взаимодействие двух **дефектных вирусов**, приводящее к появлению возможности их **репродукции** в условиях, при которых невозможно размножение каждого вируса в отдельности. В этом случае геномы вирусов взаимодействуют косвенно.

Компостирование – динамический экзотермический процесс биологического окисления, протекающий в условиях повышенной температуры и влажности, в котором органический субстрат подвергается аэробной **биодegradации**, благодаря активности сообщества микро- и макроорганизмов из различных групп. Экстенсивный процесс компостирования осуществляется в компостных кучах и длится несколько месяцев. Интенсивный процесс компостирования происходит в буртах и штабелях с аэрацией, которая осуществляется с помощью перфорированных труб и/или вентиляторов и длится 3–4 недели.

Конвекция, или адвекция – перенос в водных **экосистемах** растворенных веществ с массой воды либо при ее горизонтальном перемещении (например, с течениями), либо в стоячей воде – при вертикальном турбулентном движении.

Конвергенция вида – одна из основных форм **филогенеза**, выражающаяся в возникновении у представителей разных групп таксономически сходных признаков, вызванных приспособлением к одинаковым условиям жизни.

Конверсия изоформ прионного белка – очень медленная, необратимая посттрансляционная трансформация нормального **прионного белка PrP^c** в **инфекционный прионный белок PrP^{Sc}** в течение **инфекции** (рис. 230).

Конденсированная хромосома – хромосома **прокариот**, выделяемая из клетки в виде крупного комплекса – ДНК-РНК-мембрана.

Конденсор – оптическая система **микроскопа**, концентрирующая световой поток и освещающая объект.

Конечный фактор передачи возбудителя болезни – **биотические** и **абиотические факторы** внешней среды, которые обеспечивают передачу **возбудителя болезни** от зараженного организма к восприимчивому.

Конидиеносцы – **гифы** грибов или актинобактерий, несущие **конидии** (рис. 235).

Конидии, или **экзоспоры** – неполовые репродуктивные структуры, образующиеся на вершине **гиф** грибов (**эукариоты**) или актинобактерий (**прокариоты**), называемых **конидиеносцами** (рис. 240, 258). Конидии формируются путем септирования и расчленения конидиеносцев. Конидии могут располагаться на конидиеносцах поодиночке, группами, цепочками и т.п.

Конидиофоры – концы **гиф грибов**, несущие **конидии**.

Конкуренция антигенов – конкуренция двух **антигенов** при попадании в организм за рецепторы **T- и В-лимфоцитов**, выражающаяся в подавлении **иммунного ответа** на антиген при предварительном или одновременном введении в организм другого антигена.

Консерванты – вещества, подавляющие рост и развитие микроорганизмов и используемые, поэтому, в пищевой промышленности, медицине и других областях.

Консорты – организмы, последовательно разрушающие органические вещества, созданные центральным **фототрофным** видом – **эдификатором**.

Консорциум – симбиотическая ассоциация **прокариот**, оформленная в общую структуру и состоящая из двух или большего числа видов микроорганизмов с высокой степенью интеграции их **метаболизма**.

Консорция – особая функциональная единица **экосистем**, представляющая собой совокупность **популяций** живых организмов, жизнедеятельность которых определяется центральным **фототрофом** – **эдификатором**.

Константа диссоциации – константа равновесия для диссоциации соединения на два компонента, например, диссоциации кислоты на **протон** и **анион**.

Константа Михаэлиса (K_M) – концентрация субстрата, при которой скорость ферментативной реакции равна половине ее максимальной скорости.

Константа сродства организма к субстрату (K_S) – показывает концентрацию субстрата, при которой скорость роста равна половине максимальной.

Константные домены, или С-домены – составные части константной области **иммуноглобулинов** и **T-клеточных рецепторов** (рис. 78). Каждый домен образован 110 остатками **аминокислот**, замкнутыми в сферу за счет внутрицепевых (–S–S–) связей. Число С-доменов в составе легких цепей всех иммуноглобулинов одинаково (по одному домену в каждой L-цепи), в то время как их число в составе тяжелых цепей мономерных форм, относящихся к различным классам, варьирует – от трех доменов в молекулах **IgG, IgA, IgD**

до четырех в **IgE** и **IgM**. С-домены не участвуют в формировании **активного центра иммуноглобулинов**. Они обеспечивают связывание **комплемента**, взаимодействие с **Fc-рецептором** и т.д.

Конститутивный синтез – постоянно происходящий в клетке или целом организме синтез **РНК** или какого-либо **белка**.

Конституциональные (неспецифические) факторы защиты – естественные, врожденные барьеры, обеспечивающие защиту организма против агрессии **возбудителей болезни**, а также препятствующие их размножению и жизнедеятельности. Неспецифические факторы защиты разделяют на: механические (кожа, слизистые оболочки, двигательная активность ресничек, удаляющая возбудителей и т.п.); физико-химические (слизь, **лизоцим**, пропердин, кислая среда и т.п.) и иммуно-биологические (система **комплемента**, **фагоциты**, **интерфероны** и т.п.).

Конструктивный метаболизм – совокупность реакций **биосинтеза** и **биodeградации** внутриклеточных импортируемых и экспортируемых органических молекул.

Консументы второго порядка, или вторичные консументы – **хемоорганогетеротрофные** организмы-хищники, использующие в качестве источника питания **консументы первого порядка**.

Консументы первого порядка, или первичные консументы – **хемоорганогетеротрофные** организмы, использующие для своих нужд в качестве источника энергии и питания всю сумму органических веществ, созданных **фототрофами** и **хемотрофами**, способными к **углеродной автотрофии**.

Контагиозность – способность **возбудителя болезни** передаваться от одного лица к другому в восприимчивой популяции с определенной скоростью.

Контактно-бытовой путь передачи возбудителя – путь, при котором передача **возбудителя болезни** от больного здоровому человеку происходит при непосредственном контакте или через предметы обихода и окружающей среды.

Контактный механизм передачи возбудителя – раневой или **контактно-бытовой** пути передачи инфекционного агента.

Контакты Байера – зоны **адгезии** (соприкосновения) между **наружной и цитоплазматической мембранами**, образованные за счет крупных отверстий в слое **мурейна** у бактерий с **грамотрицательным морфотипом**. Число таких контактных зон может достигать 200–400 на клетку. Функция контактов Байера – транслокация **липополисахаридов**, капсульных **полисахаридов**, а также экспорт субъединиц **фимбрий**.

Континентальные водоемы – относительно изолированные акватории, разные по объему, солености, рН, а также по характеру вертикального перемешивания.

Контрансфекция – введение в одну клетку **эукариот** двух разных молекул **ДНК**. Например, процедура одновременного введения **бакуловируса** и **вектора** в клетки насекомых в культуре.

Конфигурация – пространственная организация органической молекулы. Определяется, во-первых, наличием в молекуле двойных связей, вокруг которых вращение невозможно; во-вторых, присутствием хиральных центров с расположенными в пространстве относительно асимметрического атома углерода в определенной последовательности замещающими группами. Например, D- и L-изомеры аминокислотных остатков имеют различные конфигурации (рис. 78).

Конформационный полиморфизм одноцепочечной ДНК – различие в конформации одноцепочечных ДНК, отличающихся одна от другой всего одним нуклеотидом. Анализируемые ДНК подвергают денатурации. Денатурированные цепи принимают разную конформацию и при электрофорезе в геле мигрируют с разной скоростью.

Конформация молекулы – трехмерная структура органической молекулы, определяемая углом поворота ординарных ковалентных связей, имеющихся в этой молекуле.

Концентрация – доля вещества, выраженная его массой, объемом или числом молей в массе, объеме или молярном количестве смеси.

Концепция почвы как множества сред обитания микроорганизмов – теория, рассматривающая почву как набор различных микро- и мезосред, в каждой из которых создаются различные и часто противоположные условия для развития отдельных групп микроорганизмов. Микро- и мезосреды разделены во времени и в пространстве. Микроразнообразие основывается на локальном поступлении органических остатков, корневых выделений и распределении физико-химических условий (рН, концентрация элементов питания и т.д.).

Конъюгативные транспозоны (СТn) – мобильные генетические элементы размером от 18,5 до 150 т.п.н., интегрированные в хромосому прокариот или плазмиду. Их репликация обеспечивается репликоном, в состав которого они включены. Содержат: гены, детерминирующие какой-либо признак; гены, связанные с транспозицией; гены, обеспечивающие способность к конъюгации. Перенос СТn осуществляется в несколько этапов: эксцизия из репликона и образование двунитевой ковалентно замкнутой кольцевой молекулы ДНК; конъюгационный перенос этой структуры от донора в клетку реципиента с образованием одонитевого разрыва в *oriT* районе; перенос одной нити через конъюгационную пору в клетку реципиента; синтез ДНК как в клетках донора, так и реципиента, в результате чего в них оказываются двунитевые циркулярные интермедиаты СТn; интеграция циркулярного интермедиата СТn в геном реципиента с помощью интегразы. СТn могут обеспечивать не только собственный конъюгативный перенос, но и перенос других генетических структур: корезидентных плазмид, некоторых простых транспозонов и **NBU-единиц**.

Конъюгативные, или трансмиссивные плазмиды – плазмиды, способные к самопереносу от одной клетки к другой путем конъюгации. В клетке

могут присутствовать в двух альтернативных состояниях: автономном (в **цитоплазме**) и интегрированном в **хромосому прокариот**. В последнем случае репродуцируются одновременно с бактериальной хромосомой. Конъюгативные плазмиды обладают способностью к рекомбинации с хромосомными ДНК донора и реципиента (в разных их участках). Содержат: гены **репликации**; гены переноса; гены, детерминирующие какой-либо признак. Способны к мобилизации генетического материала хромосом для конъюгационного переноса, что создает возможность обмена **генетической информацией** между бактериями из различных **таксонов**.

Конъюгативный мостик – структура, образующаяся при **конъюгации** между партнерской парой бактерий с **грамотрицательным морфотипом** в результате слияния прилегающих друг к другу участков наружных мембран **донора** и **реципиента**. При контакте донора и реципиента по схеме полюс к полюсу протяженность конъюгативного мостика составляет 150–200 нм, а при контакте бок о бок – до 1500 нм.

Конъюгация – однонаправленный перенос между клетками **прокариот** генетического материала при непосредственном контакте клетки-**донора** и клетки-**реципиента**. Осуществляется при участии **плазмид** и **конъюгативных транспозонов** (рис. 74).

Конъюнктивит инфекционный – воспаление слизистой оболочки глаз различной этиологии. Сопровождается зудом, жжением, слезотечением, **гиперемией** конъюнктивы, **отеком** глаз и т.д. Возбудителями инфекционного конъюнктивита являются бактерии (**стафилококки, стрептококки, пневмококки, гонококки, хламидии, возбудители дифтерии, туберкулеза моракселла** и др.) и вирусы (**аденовирусы, герпесвирусы, вирусы кори** и др.).

Копиотрофы – **прокариоты**, эволюционно приспособленные к эксплуатации **экзоних** с высокой концентрацией питательных веществ.

Коремии – сросшиеся боковыми стенками **конидиеносцы** грибов (рис. 240 Б).

Корепрессор – небольшая молекула, связывающаяся с неактивным **репрессором** (апорепрессором) с образованием комплекса, который присоединяется к **оператору** и блокирует **транскрипцию**.

Корецептор – **белок** клеточной оболочки, способствующий усилению взаимодействия специфических рецепторов **В-** и **Т-клеток** с **антигеном** и участвующий в передаче сигнала внутрь клетки. Например, корецептором **В-клеток** является CD19, а корецептором **Т-хелперов** – CD4-молекулы.

Коринеформные бактерии – неподвижные, обладающие **грамположительным морфотипом** и не образующие спор актинобактерии с тенденцией к ветвлению. Имеют форму неправильных палочек, коккоидов или коротких нитей. Некоторые имеют жизненный цикл «палочки-кокки». **Аэробы, факультативные анаэробы** или **облигатные анаэробы**. **Хемоорганогетеротрофы**, получающие энергию за счет **аэробного дыхания, брожения** или **фумаратного дыхания**. В состав группы входят свободноживущие **сапротрофные** формы,

являющиеся продуцентами **аминокислот, витаминов** и активно участвующие в разложении органических веществ (пластмасс, **гербицидов, углеводов** и др.), а также представители **нормальной микрофлоры** кожи человека, обитатели желудочно-кишечного тракта, рубца и ротовой полости. Некоторые виды патогенны для человека, например, **возбудитель дифтерии** (*Corynebacterium diphtheria*), **фарингита, актиномикоза и пародонтита** (род *Actinomyces*) и для растений. К коринеформным бактериям (**фила Actinobacteria**) относят рода: *Actinomyces*, *Arthrobacter*, *Propionibacterium*, *Bifidobacterium*, *Corynebacterium* и др.

Корневые ризодепозиты – продукты жизнедеятельности растений, такие как низкомолекулярные органические вещества (**сахара, органические кислоты, аминокислоты, витамины, гормоны** и др.); высокомолекулярные метаболиты (**полисахариды, белки, ферменты**); продукты **фотосинтеза**, а также утраченные части растения (корневой чехлик, отмершие участки корня и т.д.).

Корневые экссудаты – низкомолекулярные вещества, являющиеся продуктами **фотосинтеза и метаболизма** растений (**сахара, спирты, аминокислоты, гормоны, витамины** и т.д.).

Коронавирусы (*Coronaviridae*) – семейство РНК-содержащих вирусов, объединенных в один род *Coronavirus*. Диаметр **вирионов**, имеющих овальную форму, составляет 80–120 нм. **Нуклеокапсид** организован по типу **спиральной симметрии**. Суперкапсид включает гликопротеиновые шипы «булавовидной» формы, что придает вирионам сходство с короной (рис. 221). Геном представлен линейной нефрагментированной плюс-однонитевой молекулой РНК. **Репродукция вируса** протекает в цитоплазме. Коронавирусы вызывают у человека острые респираторные и кишечные инфекции, протекающие по типу **гастроэнтерита**.

Короткие повторяющиеся последовательности ДНК – некодирующие генетические элементы различного типа (PER, Ng-*rep*, Chi, IRU и др.), локализованные в промежутках между структурными **генами в геномах у прокариот**. У представителей разных таксономических групп различаются: по размеру (от 7 до 100 п.н.); структуре; взаимному расположению (прямые или инвертированные); взаимной группировке (одиночные, tandemные или объединенные в кластеры); копийности (от 8 до 2000 копий). Функции этих элементов проявляются в процессе **репликации ДНК**, а также на разных уровнях **экспрессии** генов. Кроме того, вариации в числе коротких повторяющихся последовательностей в **локусе** и изменение характера таких единиц могут: индуцировать внутригеномные перестройки участков **хромосомы прокариот** путем **рекомбинации и трансформации**; обеспечивать «проскальзывание» **РНК-полимеразы**; нарушать **репарацию ДНК** и т.п. Такие изменения используются прокариотной клеткой в кризисной ситуации, создавшейся в **эконисше** в результате изменения условий среды.

Короткий концевой повтор – концевая нуклеотидная последовательность, состоящая из ди-, три- или тетра-нуклеотидных повторяющихся элементов.

Кортекс – толстый наружный **мурениновый** слой эндоспоры (рис. 159). Обволакивает **мурейн примордиальный**, примыкает к наружной **цитоплазматической мембране** зрелой эндоспоры и быстро разрушается при ее прорастании. В кортексе 25% остатков **N-ацетилмурамовой кислоты** присоединяют тетрапептидную боковую цепь, 25% остатков – L-аланин и у 50% остатков карбонильная группа (–COOH) ковалентно связана с собственной деацетилированной аминогруппой с образованием δ -лактама мурамовой кислоты. Такое строение кортекса (незначительная сетчатость) обеспечивает его сжатие с целью удаления воды из протопласта. Кроме того, δ -лактамы мурамовой кислоты являются мишенью **автолизин**ов, чем предохраняет от разрушения примордиальный мурейн.

Корь – острая высококонтагиозная, **антропонозная** вирусная **инфекция** с катаральными явлениями верхних дыхательных путей, **интоксикацией** и обильной кожной сыпью с образованием **папул**. Вирус кори входит в состав семейства *Paramyxoviridae* (род *Morbillivirus*).

Космида – **плазмида**, несущая *cos*-участок (**липкие концы ДНК** фага λ) и являющаяся **вектором** с высокой емкостью и легким проникновением в клетку.

Костимуляторы – **белки** клеточной оболочки **антигенпрезентирующих клеток**, выполняющие роль второго сигнала от клеточной поверхности к генному антигенреактивным клеткам и способствующие тем самым их дальнейшей дифференцировке. Костимулятором для **T-лимфоцитов** является молекула B7, а для **B-лимфоцитов** – CD40.

Костный мозг – центральный орган **иммунной системы** и основной орган **гемопоэза**, где формируются клетки крови: **эритроциты**, **моноциты**, **гранулоциты**, **тромбоциты**. Костный мозг является местом образования и дифференцировки **B-клеток** (до стадии **незрелой B-клетки**) и источником T-клеточных элементов (**пре-T-клеток**), мигрирующих в **тимус**, в котором осуществляется созревание различных субпопуляций **T-лимфоцитов**. Костный мозг локализован во внутренней полости трубчатых костей.

Косяк – скошенная поверхность агаризованной **питательной среды** в пробирке.

Кофактор – низкомолекулярное вещество органической или неорганической природы, необходимое для протекания определенной ферментативной реакции.

Коферментация – одновременный рост двух микроорганизмов в одном **биореакторе**.

Коферменты – специфические низкомолекулярные органические соединения небелковой природы, входящие в состав активного центра ряда **ферментов**. Легко отделяются от белковой части фермента – **апофермента** и служат переносчиками отдельных **атомов** или групп атомов от одного ферментного белка к другому. В ходе каталитического процесса кофермент не претерпевает необратимых химических превращений и может многократно участвовать в

ферментативных реакциях. Наиболее распространенными коферментами являются **витамины** и их производные – **НАД**, **НАДФ**, тиаминпирофосфат, липоевая кислота и др.

Коэнзим А (КоА) – производное пантотеновой кислоты. Принимает участие в реакции S-ацетилирования. Ацетильная форма коэнзима А является активированной формой ацетата, т.е. **ацетил-КоА**.

Коэффициент Жаккарда (S_J) – коэффициент, используемый в **нумерической таксономии** для вычисления сходства между **операционными таксономическими единицами** на основе бинарно закодированных данных. S_J не учитывает признаки, которые у обоих организмов отрицательны, и основывается только на положительных парах.

Коэффициент зооглейности (K_Z) – соотношение капсульных и бескапсульных форм клеток в **активном иле**.

Коэффициент кофенетической корреляции (r) – коэффициент, используемый в **нумерической таксономии** для создания **иерархической структуры** (кластеризации). Отражает корреляцию между признаками. Значения коэффициента кофенетической корреляции варьируют в пределах 0,6–0,95.

Коэффициент простого совпадения (S_{SM}) – коэффициент, используемый в **нумерической таксономии** для вычисления сходства между **операционными таксономическими единицами** на основе бинарно закодированных данных S_{SM} при расчете сходства организмов, принимает во внимание как положительные, так и отрицательные пары признаков.

Коэффициент протозойности (K_p) – соотношение в **активном иле** клеток бактерий и клеток **простейших**. В активных илах высокого качества на 1 млн. клеток бактерий должно быть 10–25 клеток *Protozoa*.

Коэффициент седиментации, или **Сведберг единица (S)** – коэффициент, отражающий скорость осаждения **молекул** в искусственном центробежном поле при ультрацентрифугировании при заданных условиях. Коэффициент седиментации является мерой массы макромолекул.

Крапивница – аллергическое заболевание, характеризующееся появлением на коже участков **гиперемии**, **эритем**, возникновением зуда, **отека** и т.п. Может быть самостоятельной **нозологической формой**, либо одним из клинических проявлений основного заболевания. Крапивница встречается при: гельминтозах (например, аскаридоз, трихенеллез); паразитарных (амебиаз, малярия), вирусных (**гепатит**) и бактериальных инфекциях (**тонзиллит**, **кариес**); **коллагенозах** (**системная красная волчанка**, **артрит ревматоидный**); изменении температуры и т.п.

Красители – химические вещества, окрашивающие **цитоплазму** клетки **прокариот** и ее структуры. Для окрашивания применяют различные красители: основные, у которых **хромофором** является **катион** (фуксин, сафранин, метиленовый синий, генциан фиолетовый, янус зеленый, хризоидин и др.), и кислые, у которых красящим свойством обладает **анион** (эритрозин, нигрозин, конго, флуоресцин и др.).

Красители негативные – химические вещества, которые окрашивают пространство, окружающее клетки микроорганизмов, вследствие чего они выглядят силуэтами на окрашенном фоне.

Красители позитивные – химические вещества, окрашивающие непосредственно клетки микроорганизмов.

Краснуха – широко распространенное высококонтагиозное **антропонозное** заболевание, вызываемое вирусами рода *Rubivirus*, семейства *Togaviridae*. Наблюдается преимущественно у детей от 3 до 7 лет. Характеризуется кратковременной **лихорадкой** с обильной мелкоочечной сыпью и системным поражением лимфоидной ткани.

Крахмал – полигликозидные твердофазные гранулы, состоящие из двух глюканов: амилозы – линейного полимера, в котором остатки **D-глюкозы** соединены α -1,4-гликозидными связями, и амилопектина – сильно разветвленного полимера, построенного из амилозных фрагментов, связанных α -1,6-гликозидными связями. **Запасное вещество**. Является резервным источником углерода и энергии у некоторых **прокариот**.

Кривая роста культуры – кривая, описывающая зависимость логарифма числа живых клеток от времени при росте культуры на несменяемой **питательной среде**. Типичная кривая роста культуры имеет S-образную форму, на которой можно различить шесть основных фаз: **лаг-фазу**, **фазу ускорения**, **экспоненциальную фазу**, **фазу замедления**, **стационарную фазу** и **фазу отмирания** (рис. 109).

Криопротекторы – вещества, вносимые в суспензию клеток перед замораживанием жидким азотом или сухим льдом. Криопротекторы сохраняют клетки в жизнеспособном состоянии, предотвращая образование кристаллов льда в **цитоплазме**. В качестве криопротектора используют **глицерол**, **сахарозу**, диметилсульфоксид и др.

Криостат – прибор, используемый для поддержания низкой температуры с помощью сжиженных **газов** (азот, гелий, водород и др.).

Криптическая плазида – плазида, несущая ген с неизвестными функциями, в связи с чем ее присутствие в клетках **прокариот** не приводит к каким-либо фенотипическим эффектам.

Криптококкоз – диссеминированный **глубокий микоз**, обычно возникающий у лиц с **иммунодефицитами**. Развивается у людей при **ВИЧ-инфекции**, **лейкозах**, **трансплантации** органов, нарушении обмена веществ и др. Возбудителем криптококкоза является капсулообразующий **гриб** *Cryptococcus neoformans*, населяющий почву, загрязненную птичьим пометом. Полисахаридная капсула защищает гриб от действия **фагоцитов** и гуморальных факторов защиты. Заражение организма происходит **воздушно-пылевым путем**. **Входными воротами инфекции** являются легкие, откуда *C. neoformans* гематогенно распространяется по организму, проникая в различные органы и ткани. Легочная первичная форма криптококкоза часто протекает бессимптомно в виде маловыраженных легочных заболеваний. При диссеминированной форме

в пораженных органах и тканях (сердце, почки, кости, **лимфатические узлы**, кожа, слизистые оболочки и др.) формируются **гранулемы** с последующим **некрозом** и развитием множественных **абсцессов**. Одной из наиболее клинически значимых форм заболевания является криптококковый **менингит**, наблюдаемый у больных с **ВИЧ-инфекцией**. **Иммунитет** к повторному заражению при криптококкозе отсутствует.

Кровь – жидкая соединительная ткань, циркулирующая в кровеносной системе. Кровь состоит из **плазмы** и взвешенных в ней форменных элементов. Имеется три основных типа элементов крови: красные кровяные клетки (**эритроциты**), белые кровяные клетки (**лейкоциты**) и кровяные пластинки (**тромбоциты**). Кровь выполняет в организме различные функции: транспортную – доставляет питательные вещества и кислород к клеткам тканей; выделительную – выносит из тканей ненужные продукты **метаболизма**; терморегуляторную – регулирует температуру тела; гуморальную – связывает между собой различные органы и системы, перенося сигнальные вещества (**гормоны**), которые в них образуются; защитную – обеспечивает **иммунитет**. Частично транспортную функцию в организме выполняют также **лимфа** и межклеточная жидкость.

Кроссинговер – взаимный обмен гомологичными участками хромосом, основанный на разрыве – соединении хроматид и приводящий к новой комбинации **аллелей**. Называется также **рекомбинацией**.

Кроссинговер двойной – кроссинговер, происходящий одновременно в двух точках пары гомологичных хромосом.

Крупозная пневмония – острое инфекционное крупноочаговое воспаление легкого, возбудителем которого является **пневмококк**, реже **стрептококки**, **стафилококки** и другие бактерии. Крупозная пневмония характеризуется болью в груди при вздохе и кашле, повышением температуры тела, **цефалгией** и т.д.

Ксантан – **полисахарид**, продуцируемый бактерией *Xanthomonas campestris* (домени *Bacteria*). Состоит из **глюкозы**, **маннозы**, **глюкуроновой кислоты**, ацетильных групп и **пирувата**. Водный раствор ксантана используется в качестве стабилизатора для повышения вязкости при производстве пищевых продуктов.

Ксенобиотики – чужеродные живой природе вещества (моющие средства, пластмассы, лакокрасочные изделия, фармацевтические препараты и т.д.), не синтезируемые живыми организмами. **Биодеградация** ксенобиотиков в биосфере осуществляется сложными гетерогенными сообществами, основанными на прочных **трофических связях**. Химическая природа ксенобиотиков разнообразна: это линейные и разветвленные алканы и алкены; ароматические соединения с различными заместителями; гетероциклы; конденсированные циклические структуры; полимеры и т.д. Попадая в окружающую среду, ксенобиотики могут нарушать естественный ход природных процессов.

Ксеногенные трансплантаты – ткани или органы, пересаженные от организма-**донора** одного вида организму-**реципиенту** другого вида. Обычно отторгаются.

Ксеносомы – полуавтономные цитоплазматические органеллы клетки эукариот, функционально специализирующиеся на ассимиляции энергии (**митохондрии, пластиды**) или ассимиляции энергии в сочетании с **углеродной автотрофией** (только пластиды).

Ксенотрансплантация – пересадка органа или ткани между особями разных видов.

Ксерофилы – группа почвенных бактерий, например, *Streptomyces odorifer*, *Micromonospora vinaceae* и **грибов**, например, *Penicillium dometzii*, способных развиваться на твердых субстратах при уровне **активности воды** (a_w) – 0,7–0,5.

Ксиланы – разветвленные **полисахариды**, остов линейной цепи которых построен из остатков **ксилозы**. От остова отходят короткие боковые цепи из остатков арабинозы и метилглюкуроновой кислоты, этерифицированных ароматическими кислотами – р-кумаровой и феруловой.

Ксилоза – **моносахарид** из группы **пентоз**. Входит в состав **пектинов, гемицеллюлоз, глюкозаминогликанов** соединительной ткани и т.д.

Кубический тип симметрии капсида – упорядоченная организация **капсида** на основе трех осей вращения, по которым и определяется симметрия фигуры (рис. 218). У **вирионов** с кубическим типом симметрии нуклеиновая кислота окружена уложенными со строгой периодичностью **капсомерами**, образующими изометрически полое тело капсида в виде **икосаэдра** – двадцатигранника с 12 вершинами, 20 треугольными гранями и 30 углами. Такие капсиды называют изометрическими.

Кукурузный экстракт – густая жидкость коричневого цвета, получаемая вакуум-выпариванием замочных вод, являющихся отходом кукурузно-крахмального производства. Химический состав экстракта зависит как от сорта кукурузы, условий ее выращивания, а также от технологии получения и условий хранения экстракта. Содержит соединения азота (в том числе аминный азот), редуцирующие **сахара**, органические кислоты (лактат и др.), зольные вещества, ионы металлов и т.п. В промышленной микробиологии добавляется к **питательным средам** при выращивании микроорганизмов-продуцентов.

Ку-лихорадка – **зоонозная инфекция**, протекающая у человека в форме **лихорадки с интоксикацией** и преимущественным поражением дыхательного тракта. Особенно часто развиваются атипичные **пневмонии**. Ку-лихорадка сопровождается повышением температуры тела до 39–40°C, **цефалгией, миалгией, артралгией**, болезненностью глазных яблок и т.д. Возможно развитие осложнений в виде **тромбофлебита, панкреатита, эндокардита и миокардита**. Возбудителем Ку-лихорадки являются **риккетсии** из рода *Coxiella* (*C.burnetii*), которые отличаются высокой устойчивостью к воздействию различных физико-химических факторов. Резервуаром *C.burnetii* служат клещи, многие виды полевых грызунов, птицы, дикие и сельскохозяйственные животные. Циркуляцию возбудителя осуществляют иксодовые, аргасовые и гамазовые клещи. Заражение человека происходит **контактным** (через слизистые

оболочки и кожу), **воздушно-пылевым** (при вдыхании пыли, содержащей фекалии зараженных животных и клещей) и реже **алиментарным** (инфицированное молоко, мясо, вода) **путями**.

Культивирование – выращивание микроорганизмов **in vitro** в определенных условиях на **питательных средах**, обеспечивающих их рост, развитие и размножение.

Культивирование глубинное – метод выращивания микроорганизмов в толще жидкой или агаризованной **питательной среды**.

Культивирование непрерывное, или проточное – метод выращивания микроорганизмов в жидких средах в проточных **биореакторах** с постоянной подачей свежей **питательной среды** и удалением из биореактора равного объема суспензии клеток вместе с продуктами обмена. За счет этого удается длительное время поддерживать культуру в состоянии экспоненциального роста. Различают два принципиально разных типа непрерывных культур – **хемостат** и **турбидостат**.

Культивирование периодическое – метод выращивания микроорганизмов в жидких средах в закрытых системах от момента инокуляции до окончания роста без обновления **питательной среды**. В периодической культуре **популяция** проходит в определенной последовательности разные фазы роста: **лаг-фаза; фаза ускорения; экспоненциальная (или логарифмическая) фаза; фаза замедления; стационарная фаза; фаза отмирания**.

Культивирование поверхностное – выращивание микроорганизмов на поверхности твердых и жидких **питательных сред**.

Культура аксеничная, или чистая – культура, состоящая из клеток микроорганизмов только одного **вида**. По способу получения представляет собой потомство одной клетки, изолированной из суспензии при помощи микроманипулятора или из отдельной колонии **накопительной культуры** путем посева в **чашки Петри** или пробирки с **питательной средой**.

Культура естественно-чистая – природная, устойчивая ассоциация различных **видов** микроорганизмов, сложившаяся в определенных условиях окружающей среды. Характеризуется стабильным составом видов и установившимися отношениями между ними.

Культура ксеничная, или смешанная – культура, состоящая из клеток двух или большего числа **видов** микроорганизмов.

Культура лиофилизированная – культура микроорганизмов, высушенная под вакуумом из замороженных клеток. Лиофильно-высушенные клетки сохраняют в запаянных стеклянных ампулах при 4°С в течение года и более (до 10 лет), без заметных изменений их жизнеспособности.

Культура микроорганизмов – **популяция** клеток определенного вида микроорганизма, выращиваемого в контролируемых условиях **in vitro** на **питательной среде** в закрытом или открытом сосуде.

Культура накопительная – культура, в которой преобладают клетки определенного **вида** микроорганизма или **физиологической группы**. Полу-

чают за счет создания элективных (избирательных) условий, обеспечивающих преимущественное развитие определенного вида или группы сходных по ряду свойств видов, в присутствии которых другие организмы, находящиеся в пробе, либо не размножаются, либо растут крайне медленно. В качестве элективных факторов могут выступать: рН, t , O_2 , **антибиотик**, азид натрия, теллурид калия и др.

Культура синхронная – культура одного **вида** микроорганизма, содержащая клетки, которые проходят все стадии развития одновременно.

Культура суспензионная – тип культуры, в которой клетки размножаются в толще жидкой **питательной среды** в виде суспензии.

Культуральная среда – твердая или жидкая **питательная среда**, используемая для выращивания микроорганизмов **in vitro**.

Купферовские клетки, или клетки Купфера – неподвижные фагоцитарные клетки (**макрофаги**), расположенные в синусоидах печени и обеспечивающие удаление мертвых клеток из кровотока и **иммунных комплексов**.

Куру, или «смеющаяся болезнь» – инфекционная **прионная болезнь**, характерная для жителей племени Форе острова Папуа (Новая Гвинея) и связанная с ритуальным каннибализмом, при котором заражение здоровых людей происходит **алиментарным путем** в результате поедания мозга умерших людей, пораженных **прионным инфекционным белком PrP^{Sc}**. Заболевание проявляется расстройствами функций мозжечка – нарушением походки, координации движений, дрожанием туловища, а также повышением возбудимости, беспричинным смехом и т.п. Болезнь длится от 6 до 24 месяцев и заканчивается смертью больного.

Кэп – структура, состоящая из одного-четырех модифицированных **нуклеотидов** и находящаяся на 5'-конце многих **эукариотных** и некоторых **вирусных иРНК**. Образуется после **транскрипции** и призвана защитить 5'-конец иРНК от действия **экзонуклеаз**.

Кювета – контейнер, в который помещается жидкий образец при проведении оптических измерений.

Лабильный – нестойкий, неустойчивый, изменчивый.

Лаг-фаза – период адаптации микроорганизмов, сопровождающийся индукцией синтеза соответствующих **ферментов** и увеличением количества **белка, ДНК и РНК** в условиях **культивирования периодического** (рис. 109).

Лазерная конфокальная сканирующая микроскопия – метод визуализации объектов в их естественном состоянии. Основан на использовании лазерного луча, сканирующего шаг за шагом поверхность исследуемого образца. Изображение объекта создается в результате накопления данных измерения интенсивности проходящего, отраженного или испускаемого света в каждой точке и их компьютерной обработки. Метод позволяет получить трехмерное изображение объекта и проводить разнообразные количественные измерения.

Лаймоборрелиоз клещевой, или болезнь Лайма – инфекционное **природно-очаговое** заболевание с **трансмиссивным механизмом передачи воз-**

будителя. Отличается разнообразием клинических проявлений. Основные переносчики – клещи из рода *Ixodes*. Заболевание имеет склонность к хроническому и рецидивирующему течению, а также к преимущественному поражению кожи, нервной системы, опорно-двигательного аппарата и сердечно-сосудистой системы. Природный резервуар – мелкие грызуны, олени и лоси. **Возбудителем болезни** является *Borrelia burgdorferi* из **филы Spirochaetes**. В настоящее время выделено более 10 геномных групп, относящихся к комплексу *Borrelia burgdorferi sensu lato*, которые неравномерно распределены по земному шару.

Лакказа – медьсодержащий **фермент** (п-дифенолоксидаза), способный к переносу четырех электронов на O_2 .

Лактаза, или β -галактозидаза – фермент, катализирующий гидролиз лактозы с образованием глюкозы и галактозы.

Лактоза – углевод из группы **дисахаридов**, состоящий из остатков D-глюкозы и D-галактозы. Лактоза присутствует в молоке всех млекопитающих, а также входит в состав **олигосахаридов** и **гликопротеинов**.

Ларингит – острое или хроническое **воспаление** гортани, причиной которого могут быть простудные или инфекционные болезни (**корь, коклюш** и др.). При ларингите наблюдается першение и боль в горле, сухой кашель и т.д.

Латекс-агглютинация – реакция **агглютинации**, основанная на способности **антигенов** (или **антител**) взаимодействовать с частицами инертного корпускулярного латекса, нагруженного специфическими антителами (или антигенами).

Латентный – скрытый, непроявляющийся.

Латеральная диффузия мембранных липидов – перемещение молекул **липидов** с высокой скоростью в плоскости **цитоплазматической мембраны**. Липиды способны меняться местами со своими соседями в пределах одного монослоя 10^7 раз в секунду.

ЛД₅₀, или доза летальная средняя – количество **возбудителя болезни**, а также доза какого-либо химического или физического агента, воздействие которого на живой организм приводит к гибели 50% взятых в опыт чувствительных лабораторных животных одинакового веса и возраста в стандартных условиях эксперимента.

ЛД₅₋₁₀, или доза летальная минимальная – доза, вызывающая за фиксированный период времени гибель единичных, наиболее чувствительных подопытных животных одинакового веса и возраста в стандартных условиях. ЛД₅₋₁₀ принимается за нижний предел дозы смертельной.

ЛД₉₅₋₁₀₀, или доза летальная абсолютная – доза, вызывающая за фиксированный период гибель не менее чем 95% подопытных животных. Определение проводят на чувствительных лабораторных животных одинакового веса и возраста в стандартных условиях эксперимента.

Левовращающий изомер – изомер оптически активного соединения, который вращает плоскость плоскополяризованного света влево.

Леггемоглобин – высокочувствительный к кислороду Fe(II)-**белок** (гемопротеид), содержание которого составляет 25–30% белка растительной клетки. **Гем** молекулы леггемоглобина синтезируется **бактероидами**, а белковая часть (аполеггемоглобин) – растением. Леггемоглобин обуславливает красную окраску **клубеньков** бобовых растений, активно фиксирующих N_2 . Леггемоглобин, с одной стороны, обеспечивает транспорт O_2 к бактериодам в количествах, требуемых для протекания интенсивного **дыхания**, необходимого для поддержания энергоемкой **диазотрофии**, а с другой – создает микроаэрофильные условия для работы **нитрогеназы**.

Легионеллезы – острые инфекционные заболевания, обусловленные разными видами **легионелл** (род *Legionella*) и протекающие с **лихорадкой**, общей **интоксикацией**, поражением легких с вовлечением в процесс зон газообмена – альвеол. Различают несколько клинических форм легионеллеза: **болезнь легионеров**; тяжелая лихорадка; понтиакская лихорадка (**интоксикация**, лихорадка, но без признаков поражения легких); лихорадка Форта Брэгг (лихорадка, **экзантема**) и др.

Легионеллы (род *Legionella*) – подвижные с помощью **жгутиков** тонкие палочки с **грамотрицательным морфотипом**, имеющие **фимбрии**. **Аэробы** и **нейтрофилы** с оптимальной температурой роста $35^\circ C$. **Хемоорганогетеротрофы**, растущие только на обогащенных **питательных средах** (например, угольно-дрожжевой агар) и нуждающиеся в цистеине и железе. Каталаза- и оксидаза-положительны. Род *Legionella* насчитывает 41 вид, содержащий **63 серогруппы**. Бактерии вызывают заболевания, известные как **легионеллезы**. Наиболее характерной из них является **болезнь легионеров**, возбудителем которой в 80–90% случаев выступает *Legionella pneumophila*. Для человека патогенны еще 17 видов, из которых наиболее распространены *L. micdadei*, *L. bozemanii*, *L. dumoffii* и *L. longbeachae*. Легионеллы относятся к внутриклеточным **паразитам**, которые способны проникать, выживать и размножаться внутри **макрофагов** и **моноцитов**, препятствуя слиянию эндосом с лизосомами. К факторам **патогенности** относят: ферменты (**нуклеаза**, **липаза**, **фосфатаза**) – обеспечивают разрушение клеток-хозяина; **экзотоксины** (цитотоксины и **гемолизины**) – определяют развитие синдрома **интоксикации** организма и характер поражения легких; **эндотоксин**; белок **наружной мембраны** – связывает СЗb-компонент **комплемента**, что приводит к его инаktivации. Все виды легионелл вызывают у человека **пневмонию**, но встречаются заболевания без признаков поражения легких. Легионеллы включены в **филу Proteobacteria**, класс *Gamma proteobacteria*, порядок *Legionellales*, семейство *Legionellaceae*.

Леддераны – **липиды**, из которых построена **унитарная мембрана**, окружающая **анаммоксосому**. Жирные хвосты леддеранов являются C_{20} -спиртами или C_{20} -кислотами с восьмиуглеродной линейной цепью, к которой присоединены пять агрегированных циклобутановых колец или три циклобутановых кольца, агрегированных с одним циклогексановым кольцом. Такие гидрофобные радикалы образуют с метанолом или **глицеролом** либо простой моноэфир,

либо сложный моноэфир, а также диэфир смешанного типа (простой и сложный) с глицеролом (рис. 63).

Лейкозы – группа различных по своей этиологии опухолевых заболеваний кроветворной ткани, при которых злокачественный **клон** формируется из незрелых гемопоэтических клеток **костного мозга**. При лейкозах вытесняются нормальные ростки кроветворения и увеличивается численность определенных видов **лейкоцитов**.

Лейкопения – дегенеративное разрушение **лейкоцитов** с их последующим лизисом, связанное с присутствием в **сыворотке крови** больных лейкоагглютининов и **лейкотоксина**.

Лейкотоксин – термостабильный **полипептид**, вызывающий дегенеративные изменения **лейкоцитов**, приводящие к их разрушению.

Лейкотриены – активные **медиаторы** острого **воспаления**, синтезируемые полиморфноядерными **лейкоцитами**, **макрофагами** и некоторыми тканями после стимуляции **антигенами**. Вызывают повышение проницаемости сосудов и сокращение гладких мышц, а также усиливают активность **НК-клеток**. Лейкотриены играют важную роль в развитии реакции **гиперчувствительности немедленного типа** и **анафилактического шока**.

Лейкоцидины – термостабильные **токсины**, продуцируемые патогенными **стафилококками**, **стрептококками** и **пневмококками**. При воздействии на **лейкоциты** оказывают на них цитотоксическое действие с последующим лизисом клеток или без него.

Лейкоцитоз – увеличение в периферической **крови** при **инфекционном процессе** количества **лейкоцитов**.

Лейкоциты – общее название полиморфной группы форменных элементов **крови** (белые клетки крови), к которым относятся: **лимфоциты**, **гранулоциты** (**нейтрофилы**, **эозинофилы**, **базофилы**) и **моноциты**. Лейкоциты способны к амебoidalному движению и активно вовлекаются в процессы **воспаления**.

Лектины – поверхностные **полимеры**, продуцируемые всеми живыми организмами. Представляют собой **гликопротеины**, которые обратимо и специфически связывают **углеводы** и углеводсодержащие фрагменты **биополимеров**. Выполняют роль факторов **коммуникации** в межклеточном и межорганном взаимодействии.

Лепра, или проказа – хроническая генерализованная **инфекция** с преимущественным поражением кожи, периферической нервной системы, а также слизистых оболочек и внутренних органов. Вероятность развития лепры зависит от состояния факторов резистентности организма. По характеру течения процесса и клинических проявлений различают несколько форм лепры. Наиболее тяжелая – лепроматозная, при которой поражаются кожа, слизистые оболочки, **лимфатические узлы**, нервные стволы и внутренние органы. На лице, предплечьях и голенях образуются инфильтраты – лепромы, переходящие в язвы. При туберкулоидной форме преимущественно поражаются кожа и слизи-

стые оболочки. Высыпания имеют вид мелких папул и бугорков. **Возбудитель лепры** – *Mycobacterium leprae*.

Летальность – показатель тяжести течения болезни, ее смертельность. Вычисляется процентным отношением числа погибших от болезни к числу заболевших.

Лецитиназа – **экзофермент**, действующий на **фосфолипиды** (лецитин) мембран мышечных волокон, **эритроцитов** и других клеток. Катализирует расщепление лецитина на **глицерол**, жирные кислоты, фосфорную кислоту и холин. Лецитиназа является фактором агрессии **патогенных микроорганизмов**.

Лиазы – класс **ферментов**, катализирующих реакции, в результате которых происходит негидролитический разрыв химических связей (C–C, C–O, C–N, C–S и др.) в органических соединениях, а также обратные реакции – присоединения по двойным связям. Подклассы лиаз сформированы по типу расщепляемой связи, подподклассы – по природе элиминируемой в результате реакции молекулы (CO₂, H₂O NH₃ и др.).

Лигазы – **ферменты**, катализирующие реакции синтеза сложных органических соединений из более простых за счет энергии, освобождающейся при расщеплении **пирофосфатной** связи **АТФ**.

Лиганд – **молекула** или **ион**, которые связываются с **белком**.

Лигирование – соединение двух молекул **ДНК** с помощью фосфодиэфирных связей. **In vitro** катализируется ферментом **ДНК-лигазой бактериофага Т4**.

Лигирование олигонуклеотидных зондов – метод выявления однонуклеотидных замен в гене-мишени с помощью коротких **олигонуклеотидов**, **комплементарных** противоположным цепям тестируемого отрезка **ДНК**. Если замена отсутствует, то оба олигонуклеотида полностью гибридизуются с **ДНК** и после добавления в реакционную смесь **ДНК-лигазы** происходит их **лигирование**. В противном случае сшивание оказывается невозможным.

Лигнин – сильно разветвленный ароматический полимер нерегулярного строения. Основной, после **целлюлозы**, компонент растительных тканей. Содержание лигнина в древесине составляет от 20 до 30%. Лигнин инкрустирует растительную клеточную стенку, окружая микрофибриллы целлюлозы и **гемицеллюлозы**, и тем самым формирует матрикс, определяющий свойства древесины. Лигнин чрезвычайно устойчив к **биодegradации** и разлагается медленнее, чем целлюлоза. В разрушении лигнина принимают участие бактерии (р.р. *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Achromobacter*, *Thermomonospora*, *Streptomyces* и др.), высшие **грибы** (р.р. *Fomes*, *Armillariella*, *Phanerochaete*, *Ustilina*), а также отдельные виды несовершенных грибов (*Trichoderma*, *Fusarium*, *Stemphylium*, *Alternaria* и др.).

Лигниназы – внеклеточные, специфические **пероксидазы**, обеспечивающие деполимеризацию **лигнина** до простых ароматических соединений (например, ванилин, фенол).

Лигноцеллюлоза – комплекс **лигнина**, **гемицеллюлозы** и **целлюлозы**, составляющий структурный каркас клеточной стенки растений.

Лидерная последовательность – нетранслируемая последовательность иРНК, расположенная между 5'-концом и **иницирующим кодоном** (АУГ).

Лидирующая цепь ДНК – одна из двух синтезируемых цепей ДНК, которая при **репликации** растет с опережением по сравнению с другой цепью.

Лизины – белки **крови** с различной **молекулярной массой**, обладающие **бактерицидным действием**.

Лизис – разрушение или растворение клеток **прокариот** под действием **ферментов**, кислот, щелочей и солей, а также в результате размножения в них **бактериофага**.

Лизогения – своеобразный **симбиоз** бактерий с некоторыми умеренными **бактериофагами**, обусловленный интеграцией генома фага в хромосому клетки-хозяина. Если геном фага подавлен, то он реплицируется в качестве составной части **ДНК** хромосомы **хозяина**. Однако в какой-то момент под действием ряда абиотических факторов (ионизирующая радиация, **ультрафиолетовое излучение** и т.п.) может произойти индукция генома фага, в результате чего **профаг** может отщепляться от **хромосомы прокариот**, переходить в вегетативную форму, **репродуцироваться** и **лизировать** клетку.

Лизогенная конверсия – качественные изменения генетических свойств **лизогенных бактерий** под влиянием **профага**. Данный феномен заключается в приобретении **лизогенными бактериями** устойчивости к **антибиотикам**, способности продуцировать **токсины**, способности изменять **антигенные свойства** или морфологию клетки и т.п.

Лизогенные бактерии – представители домена *Bacteria*, содержащие в своей хромосоме **профаг**. Лизогенные клетки могут с определенной частотой, или под воздействием определенных факторов, продуцировать зрелые фаговые частицы, при этом подвергаясь **лизису**.

Лизоцим – гидролитический **фермент**, катализирующий гидролиз β-1-4-гликозидной связи между **N-ацетилглюкозамином** и **N-ацетилмурамовой кислотой**, что приводит к разрушению **муреина** в **клеточной стенке**. Лизоцим присутствует в организме **эукариот** и выполняет функцию неспецифического фактора защиты.

Ликопин – пигмент **пурпурных аноксигенных фототрофных бактерий** (тетратерпеноид). Участвует в процессе **фотосинтеза** вместе с другими **каротиноидами** как светособирающий пигмент. Кроме того, предохраняет **бактериохлорофиллы** от фотоокисления.

Лимфа – жидкая ткань организма, содержащаяся в лимфатических сосудах и **лимфатических узлах** и представляющая собой бесцветную жидкость. Образуется из **плазмы крови** путем ее фильтрации в межтканевые пространства и оттуда в **лимфатическую систему**. Содержит небольшое количество **белков** и различные клетки, главным образом **лимфоциты**. Лимфа обеспечивает обмен веществ между **кровью** и тканями организма.

Лимфаденит – воспаление **лимфатических узлов**, протекающее с их увеличением. Лимфаденит наблюдается при острых, подострых и хронических

воспалительных процессах (гнойная рана, **рожа**, **остеомиелит**, **кариес зуба**, **фурункул** и др.). Вызывается чаще всего **стафилококками** и **стрептококками** (реже другими бактериями, например, **кишечной палочкой**), которые по лимфатическим сосудам постушают в **лимфатические узлы** из первичного очага. Причиной специфического лимфаденита являются возбудители **туберкулеза**, **сифилиса**, **чумы**, **актиномикоза**. Заболевание сопровождается болезненностью лимфоузлов, **цефалгией**, слабостью, повышением температуры тела и т.д.

Лимфатическая система – система лимфатических капилляров, лимфатических сосудов и находящихся по их ходу **лимфатических узлов**. Является частью сердечно-сосудистой системы. В лимфатических сосудах находится бесцветная жидкость – **лимфа**, близкая по составу к **плазме крови**. Основная функция лимфатической системы – проведение лимфы от тканей в венозное русло, а также образование лимфоидных элементов (**лимфопоз**), участвующих в **иммунном ответе**, и обезвреживание попадающих в организм инородных частиц, бактерий и т. п. (барьерная роль).

Лимфатические узлы – основной тип периферических лимфоидных органов, широко распространенных по всему организму (рис. 276). Лимфоузлы контролируют проникновение в организм чужеродных субстанций по регионарному принципу и являются местом индукции и развития адаптивного **иммунного ответа**. **Антигены** из соответствующих регионов доставляются (обычно **дендритными клетками**) в лимфатические узлы, где встречаются с **антигенпрезентирующими клетками**. В первичных фолликулах лимфатических узлов сосредоточены **В-лимфоциты**, в паракортикальной зоне – **Т-лимфоциты**, обеспечивающие распознавание чужеродного антигена и развитие иммунного ответа.

Лимфоаденопатия – состояние, проявляющееся увеличением одной или нескольких групп **лимфатических узлов**, не связанное с **воспалением**. Возникает как следствие бактериальных (**сифилис**, **туляремия**, **туберкулез**), вирусных (**корь**, **гепатит**, **инфекционный мононуклеоз**), грибковых (**кокцидиомикоз**, **гистоплазмоз**) и паразитарных (**токсоплазмоз**, **трипаносомоз**) инфекций, системных поражений соединительной ткани и др.

Лимфобласт – **лимфоцит** с увеличенным количеством цитоплазмы, высоким уровнем **РНК** и активным белковым синтезом. Образуется на определенных этапах дифференцировки лимфоцитов при их активации **антигеном** или **митогеном**.

Лимфогрануломатоз – злокачественное новообразование в лимфоидной ткани, характеризующееся образованием крупных клеток диаметром до 80 мкм с двумя и более ядрами. Лимфогрануломатоз сопровождается увеличением **лимфатических узлов**, кашлем, слабостью, повышением температуры тела, потерей веса, нарушением пищеварения, увеличением печени и **селезенки**, **анемией** и т.д.

Лимфоидные органы вторичные – лимфоидные органы, заселение которых **лимфоцитами** онтогенетически зависит от **лимфоидных органов пер-**

вичных. К ним относятся: **лимфатические узлы, селезенка** и скопления диффузной лимфоидной ткани в слизистых оболочках дыхательных, пищеварительных и мочеполовых путей (рис. 273).

Лимфоидные органы первичные – органы, играющие центральную роль в **лимфопоэзе (костный мозг, тимус)**. В них происходит образование из стволовой лимфоидной клетки зрелых **Т- и В-лимфоцитов и НК-клеток** (рис. 273).

Лимфокины – обобщающее название группы **цитокинов**, синтезируемых **лимфоцитами**. Включены в системы передачи сигналов между клетками **иммунной системы**. Участвуют в развитии **воспаления**, различных формах иммунологических повреждений, противoinфекционном, противоопухолевом и трансплантационном **иммунитетах**, а также влияют на **пролиферацию** и дифференцировку **иммунокомпетентных клеток** и систему свертывания **крови**. Главными индукторами лимфокинов являются **митогены** и **антигены**.

Лимфома – злокачественное перерождение **лимфоцитов**, при котором они размножаются в лимфоидной ткани, но не проникают в **кровь**.

Лимфома желудка – злокачественная **опухоль**, развивающаяся из лимфоидной ткани желудка. Сопровождается болью в верхних отделах живота, тошнотой, рвотой, снижением веса, изъязвлением слизистой и т.д.

Лимфомиелоидный комплекс – система органов и тканей, основной функцией которых является обеспечение **гемопоэза** и **лимфопоэза**. В состав комплекса входят: **костный мозг, тимус, селезенка, лимфатические узлы** и различные лимфоидные образования пищеварительной, дыхательной и мочеполовой систем. Органы и ткани комплекса объединены сетью кровеносных и лимфатических сосудов, обеспечивающих обмен клеточными элементами.

Лимфопоэз – образование **лимфоцитов**.

Лимфотоксин – лимфокин, выделяемый стимулированными **лимфоцитами** и оказывающий цитотоксическое действие на другие клетки.

Лимфоцитотоксины – **белки**, обладающие цитотоксическим действием на клетки. Основными цитотоксинами, продуцируемыми **Т-киллерами** и **НК-клетками**, являются **перфорины** и **гранзимы**.

Лимфоциты – **иммунокомпетентные клетки**, выполняющие различные иммунные функции. Они ответственны за осуществление антигенспецифической составляющей **иммунного ответа**, являются носителями **иммунологической памяти**, продуцентами **антител, эфффекторами** при реакциях **гиперчувствительности замедленного типа**. Предшественниками всех лимфоцитов являются **стволовые клетки костного мозга**. Несмотря на это, лимфоциты представляют собой исключительно гетерогенную популяцию с различными поверхностными маркерами, морфологическими и гистохимическими особенностями, различными функциями. Основными популяциями лимфоцитов являются **Т-лимфоциты** и **В-лимфоциты** (табл.42).

Линкер – синтетический **олигонуклеотид**, содержащий **сайты** узнавания для некоторых **рестриктаз**. Используется для соединения векторной и клони-

руемой ДНК, к концам которой по методу сшивания **тупых концов** присоединены линкеры.

Лиофильное высушивание, или лиофилизация – способ высушивания биологических объектов, находящихся в замороженном состоянии при низкой температуре и давлении под вакуумом. При лиофилизации вода испаряется без перехода в жидкую фазу. В биотехнологии лиофилизация широко используется для длительного хранения культур микроорганизмов, живых **вакцин, плазмы крови, сыворотки крови** и ее препаратов, образцов исследуемого материала без существенного изменения исходных свойств.

Липазы – ферменты, катализирующие расщепление **липидов** на **глицерол** и жирные кислоты.

Липидные цисты – специализированные покоящиеся формы, образуемые **метилотрофами**, в частности бактерией *Methylocystis parvus*. Содержат большое количество поли-β-оксибутирата. Устойчивы к высушиванию и нагреванию.

Липиды – гидрофобные соединения, образуемые высокомолекулярными жирными кислотами и трехатомным спиртом **глицеролом**. Входят в состав клеток **прокариот** и **эукариот** и являются важными компонентами **цитоплазматических мембран, клеточных стенок**. Некоторые липиды, накапливаясь в клетках живых организмов, служат запасным источником энергии. К липидам прокариот относят **фосфолипиды, хиноны, стероиды, гопаиноиды, каротиноиды** (рис. 40–43, 46).

Липиды вирусов – компоненты **суперкапсида «одетых» вирусов**, функцией которых является обеспечение целостности структуры **вириона** за счет укрепления белкового скелета суперкапсида. Содержание липидов в липидном бислое суперкапсида составляет от 15 до 54% от сухой массы. Большая часть из них представлена **фосфолипидами** (50–60%) и холестерином (20–30%). У большинства вирусов липиды имеют клеточное происхождение, в связи с чем липидный состав вирионов не постояен. Исключение составляют **поксвирусы** семейства *Poxviridae* (например, вирус **оспы**), у которых синтезируются собственные вирусспецифические липиды под контролем собственных генов вируса. У поксвирусов состав липидов постояен.

Липкие концы – взаимно **комплементарные** одноцепочечные участки ДНК, выступающие по концам двухцепочечной молекулы и образующиеся в результате ступенчатых разрезов в молекулах двухцепочечных ДНК.

Липоолигосахариды актинобактерий группы «mycolata» – гликолипиды, образующие совместно со **свободными липидами** экзоплазматический полумембранный листок **наружной мембраны** клеточной оболочки **актинобактерий группы «mycolata»**. Состоят из **трегалозы**, у которой первый глюкозный остаток этерифицирован двумя длинноцепочечными жирными кислотами, а второй – связан с олигосахаридной цепью, построенной из мономеров **глюкозы**, к которым иногда присоединены остатки **пирувата**.

Липополисахарид – структурный компонент внешнего листка **наруж-**

ной мембраны бактерий, обладающих **грамотрицательным морфотипом**. Построен из трех звеньев: липида А, ответственного за фиксацию липополисахарида в **наружной мембране** и **токсигенность**; олигосахаридного ядра, несущего отрицательные заряды, способствующие интеграции липополисахарида с другими компонентами наружной мембраны; специфической полисахаридной наружной цепи – **О-антигена**, определяющего специфичность **иммунного ответа** макроорганизма на **инфекцию** определенным штаммом **возбудителя болезни**.

Липопротейн – сложный **белок**, содержащий **липид** или группу липидов.

Липопротейн Брауна – амфипатический липопротейн **наружной мембраны** бактерий с **грамотрицательным морфотипом**. Липопротейн Брауна имеет молекулярную массу 7,2 кДа, состоит из 58 аминокислотных остатков и имеет липидный домен на N-концевом участке. Липопротейн Брауна ковалентно связывает наружную мембрану с **муреином** и поддерживает структуру наружной мембраны, благодаря чему клетки сохраняют форму и целостность. Связь осуществляется через ε-аминогруппу остатка лизина и свободную карбоксильную группу каждого 10–12 остатка мезо-диаминопимелиновой **кислоты** в составе муреина.

Липопротейн ЕхсС – минорный амфипатический липопротейн **наружной мембраны** клеточной оболочки **эшерихий** функционально аналогичный **липопротеину Брауна**. Обеспечивает ковалентное связывание наружной мембраны с **муреином**.

Липопротейны плазменные – свободные **липопротеины**, присутствующие в **плазме крови**. В отличие от остальных липидов, растворимы в воде. **Различают четыре класса плазменных липопротейнов**: хиломикроны; липопротейны очень низкой плотности; липопротейны низкой плотности; липопротейны высокой плотности. Плотность липопротейнов зависит от содержания в них липидов: чем больше липидов, тем ниже плотность. Строение плазменных липопротейнов напоминает мицеллу. Ядро их состоит из неполярных гидрофобных липидов, наружный слой – из полярных частей молекул **фосфолипидов** и **белков**. Такое строение обеспечивает растворимость липопротейнов в плазме.

Липотейхоевые, или мембранные тейхоевые кислоты – структурные компоненты **клеточных стенок** бактерий с **грамположительным морфотипом**. Многие бактерии одновременно содержат и липотейхоевые кислоты, и **тейхоевые кислоты**. В отличие от стеночных тейхоевых кислот, построенных из моноблоков глицерол-3-фосфата, мембранные тейхоевые кислоты состоят из моноблоков глицерол-1-фосфата и пронизывают слой **муреина** насквозь, иногда выступая над его поверхностью. Липотейхоевые кислоты «заякорены» в **плазматической мембране** за счет образования фосфодиэфирной **ковалентной связи** с **гликолипидом**, входящим в состав **цитоплазматической мембраны**. Липотейхоевые кислоты регулируют активность ферментов **ав-**

толизинов и проявляют комплекс адгезивных, антигенных и токсигенных свойств (рис. 33).

Листерииоз – зоонозное заболевание с природной очаговостью. **Резервуаром возбудителя** листериоза являются грызуны, птицы, травоядные, а также многие сельскохозяйственные и домашние животные, выделяющие во внешнюю среду *Listeria monocytogenes* с мочой, фекалиями, молоком, носовыми отделениями и т.д. Основные пути передачи **возбудителя болезни** – **алиментарный** (вода, продукты питания), **воздушно-пылевой** (при работе с кормами), **контактный** и **трансмиссивный**; возможен также трансплацентарный путь. **Входными воротами инфекции** являются миндалины, слизистые оболочки глаз, дыхательных путей, полости рта и кишечника, а также микротравмы кожных покровов. Возбудитель может **диссеминировать** гематогенно и лимфогенно, проникая в различные ткани с образованием специфических **гранулем** (листериом) в органах. В большинстве случаев листериоз протекает с поражением центральной нервной системы или в виде ангиозносеptической формы. Заболевание начинается остро с повышения температуры тела до 38–41°C и сопровождается ознобом, **цефалгией**, тошнотой, рвотой и т.д. Нередко наблюдается боль при глотании, **лимфадениты**, **конъюнктивиты**, полиморфная сыпь, **гиперемия** лица и т.п. В 30% случаев заболевание заканчивается летальным исходом.

Литический цикл – размножение **вируса** в клетке-хозяине, оканчивающееся **лизисом** клетки.

Литораль – зона приливо-отливных вод, верхней границей которой является уровень воды во время максимального прилива, а нижней – во время максимального отлива.

Литосфера – неорганическая часть поверхности Земли.

Литотрофы – **прокариоты**, использующие для питания неорганические субстраты в качестве **доноров электронов**.

Лихорадка – защитно-приспособительная неспецифическая реакция организма, возникающая в основном при **инфекционных болезнях**, а также при **аутоиммунных заболеваниях** и обменных нарушениях, патологических изменениях тканей, онкологических заболеваниях и т.д. Известно множество типов инфекционных лихорадок (**геморрагическая**, **желтая**, **ку-лихорадка** и др.), **симптомы** которых весьма разнообразны. Несмотря на это, основным симптомом любой лихорадки является изменение порога терморегуляции организма в сторону временного повышения температуры тела выше нормального уровня.

Лишайники двухкомпонентные – симбиотические организмы, вегетативное тело которых состоит из двух компонентов – **микобионта** (**гетеротроф**) и **фикобионта** (**фототроф**). В роли фикобионтов могут выступать одноклеточные зеленые водоросли семейства *Trebouxiophyceae* (85% лишайников) или нитчатые **цианобактерии** (8% лишайников) из родов *Anabaena*, *Rexia*, *Capsosira* и др. Входящие в состав лишайников грибы-микобионты обычно относятся к **аскомицетам**, реже, **базидиомицетам**. **Гриб** обеспечивает партнера

водой, минеральными веществами и поддерживает максимальную активность **фотосинтеза**, утилизируя выделяемые фикобионтом активные формы кислорода. Зеленые водоросли экспортируют в грибные **гифы** более 90% продуктов фотосинтеза в форме рибитола. Цианобактерии в цианолишайниках выполняют двоякую функцию – фотосинтетиков и **диазотрофов**, передавая грибам азот в виде аммония, **аминокислот** и **олигопептидов**, а фотосинтаты – в форме **глюкозы**.

Лишайники с гетеромерным типом строения – лишайники, у которых верхний и нижний слои различаются по плотности и толщине, а клетки **водоросли** сосредоточены под наружным «корневым» слоем.

Лишайники с гомемерным типом таллома – лишайники, у которых таллом имеет симметричное строение. У них между верхней и нижней «корой», образованной грибными **гифами**, расположен рыхлый слой мицелиальных тяжей, среди которых равномерно распределены клетки **водоросли**.

Лишайники трехкомпонентные – симбиотический комплексный организм, тело которого состоит из трех компонентов – **гриба, водоросли** и **цианобактерии**. Такой симбиоз делает лишайники независимыми от связанного азота. В трехкомпонентном лишайнике каждый член ассоциации выполняет определенную функцию. Водоросль обеспечивает гриб синтезируемым органическим веществом. Гриб несет ответственность за снабжение партнеров водой и минеральными веществами. Цианобактерии, локализованные в особых органах гриба – **цефалодиях**, специализируются на **фиксации молекулярного азота** и передаче его партнерам в виде аммония и **аминокислот**. Иногда в трехкомпонентных лишайниках в качестве азотфиксирующего партнера вместо цианобактерий присутствуют бактерии **хемоорганотрофы**, относящиеся к **филе *Proteobacteria***, классу *Gamma**proteobacteria*, родам: *Pantoea*, *Stenotrophomonas* и др. Они локализуются во внутренних органах таллома.

Ложе грибов – сплетение **гиф**, образующее углубление, в котором находятся **конидиеносцы** и **конидии**.

Ложное ветвление трихома – ветвление, при котором в трихоме бактериальных ветви образуются не в результате деления клеток, а за счет выхода из **чехла** с одной стороны части трихома или петли трихома.

Ложный круп, или стенозирующий ларинготрахеит – воспаление и быстро развивающийся **отек** слизистой оболочки гортани и трахеи. Ложный круп возникает на фоне респираторной вирусной инфекции (**грипп, корь, ветрянка**), **аллергии** и т.д.

Локальные транскрипционные факторы – ДНК-связывающие белки с регуляторной функцией, способные модулировать **экспрессию** небольшого числа **генов** – одного или двух.

Локула – вторичная полость внутри **плодового тела** у гриба.

Локус – место на хромосоме, где находится тот или иной **ген**.

Лофотрихи – **прокариоты**, у которых **жгутики** расположены вдоль длинной оси клетки.

Люминесцентная, или флуоресцентная микроскопия – метод визуализации объекта, основанный на способности многих веществ биологического происхождения и **красителей** светиться как в проходящем, так и в падающем ультрафиолетовом или синем свете. Молекулы веществ, способных к люминесценции, поглощая энергию света, переходят на более высокий энергетический уровень на определенное время, после чего вновь возвращаются на исходный. Такой переход сопровождается отдачей энергии в виде люминесценции (испускание лучей с более длинной волной). Некоторые биомолекулы – **хлорофилл, витамин В₁₂, каротиноиды, кофакторы** и ряд других обладают естественной люминесценцией и, находясь в клетках **прокариот**, обуславливают их способность к собственной или первичной люминесценции. Нелюминесцирующие объекты можно обработать специальными красителями **флуорохромами** (акридиновый оранжевый, аурамин, тиофлавин и др.), что обеспечит их **флуоресценцию**. Это будет вторичная, или наведенная люминесценция. Используется для выявления и учета живых и мертвых клеток в **экосистемах**, выявления **антигенов** микроорганизмов при помощи меченных флуорохромами **антител** и т.п.

Люциферазы – ферменты класса **оксидоредуктаз**, катализирующие аэробное окисление **люциферин**ов в процессе **биолюминесценции**. Находятся в фотогенных клетках или специализированных органах светящихся живых организмов.

Люциферин – гетероциклический фенол, участвующий в **биолюминесценции** многих организмов. Образует комплекс с **АТФ** (люциферил-аденилат), который при окислении с участием фермента **люциферазы** приводит к испусканию света. Благодаря прямой зависимости между количеством вступившей в реакцию АТФ и интенсивностью свечения, эта реакция используется для количественного определения АТФ.

Магнетосома – ограниченная **унитарной мембраной** органелла бактерий, заполненная электронно-плотными кристаллами соединений железа в виде или магнетита (Fe_3O_4), или грейгита (Fe_3S_4), или пирротита (Fe_7S_8), или пирита (FeS_2). Кристаллы имеют форму: усеченных октаэдров; гексогональных и прямоугольных призм и т.п. Обеспечивают магнитную ориентацию клетки в водных экосистемах и избыточно увлажненных верхних горизонтах почв. Это позволяет бактериям покидать неблагоприятные для жизнедеятельности зоны и находить места с благоприятными микроаэрофильными условиями и необходимыми для роста органическими субстратами (рис. 81).

Макрокониции – многоклеточные неполные репродуктивные структуры мицелиальных **грибов**, например, из рода *Fusarium*.

Макролиды – **антибиотики** (например, карбомицин, эритромицин), продуцируемые бактериями из **филы Actinobacteria**. В их молекуле присутствует макроциклическое лактонное кольцо, связанное с одним или несколькими остатками **аминосахаров**. Макролиды оказывают токсическое действие на бактерии с **грамположительным морфотипом** и **грибы**.

Макромолекула – полимер с молекулярной массой от нескольких тысяч до сотен млн. дальтон (**белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды** и т.д.).

Макронемный гриб – гриб, у которого **конидиеносцы** четко отличаются от вегетативных **гиф**.

Макрофаги – крупные клетки – **фагоциты**, которые дифференцируются из **моноцитов** при их миграции из кровотока. Заселяют различные ткани и формируют фиксированные линии тканевой защиты. Различают макрофаги печени (**купферовские клетки**), соединительной ткани (**гистиоциты**), почек (мезангиальные клетки), альвеолярные и легочные макрофаги и др. Основные функции макрофагов: осуществление **фагоцитоза**; участие в реакциях **воспаления**; выработка **цитокинов**; уничтожение некоторых форм **опухолевых** клеток и др. Способны кооперироваться с **Т- и В-лимфоцитами** и выполнять роль **антигенпрезентирующих клеток**. Контактруя с **антигеном**, перерабатывают его и, взаимодействуя с Т-лимфоцитами, передают информацию об **антигене** В-лимфоцитам.

Макрофагингибирующий фактор (МИФ) – **цитокин**, принимающий активное участие в реакциях **воспаления** и отторжения **трансплантата**. Выступает в качестве **аттрактанта**, который привлекает в зону воспаления и удерживает в ней **моноциты** – **макрофаги**.

Малатдегидрогеназа – **фермент**, катализирующий восстановление оксалоацетата в малат в реакции, связанной с окислением-восстановлением **НАД(Ф)**.

Малатсинтаза – **фермент**, катализирующий реакцию конденсации гликоилата с **ацетил-КоА**, с образованием малата, который далее окисляется до оксалоацетата.

Малигнизация – опухолевое перерождение собственных клеток организма.

Малые РНК – не кодирующие **РНК**, выступающие в роли посттранскрипционных регуляторов. Малые РНК считываются с матричной (ведущей) цепи **ДНК** и, следовательно, контранскрибируются с генами **иРНК**. Малые РНК могут: подменять собой функционально важные сайты либо в **ДНК**, либо в **РНК**; участвовать в контроле инициации **трансляции**; выступать в роли координаторов адаптационных процессов в **популяции**, обеспечивая ответ на изменившиеся условия внешней среды; контролировать экспрессию факторов **вирулентности** и т.д.

Мальтаза – **фермент**, катализирующий внеклеточный гидролиз **мальтозы**.

Мальтоза – **дисахарид**, образованный из двух остатков **глюкозы**. Основной структурный элемент **крахмала** и **гликогена**.

Манифестация болезни – проявление **симптомов**, характерных для определенной болезни.

Маннаны – гетерополисахариды, образованные из молекул **D-глюкозы** и **D-маннозы**, связанных между собой β -1,4-гликозидной связью.

Маннитол, или маннит – шестиуглеродный сахароспирт. Присутствует как запасное вещество в **лишайниках, водорослях, грибах**. Входит в состав **тейхоевых кислот** у прокариот.

Манноза – альдогексозный сахар, эпимер глюкозы. У прокариот входит в состав маннопротеинов.

Марганцевая хемолитотрофия – энергетический процесс, основанный на окислении двухвалентного марганца в аэробных условиях: $Mn^{2+} + 1/2O_2 + H_2O \rightarrow MnO_2 + 2H^+$. Марганцевую хемолитотрофию, с ассимиляцией свободной энергии в форме **Pmf**, осуществляют только бактерии. Большинство из них принадлежат к **филе *Proteobacteria*** и способны также окислять Fe^{2+} .

Маркерные экспрессируемые последовательности – короткие маркерные последовательности, характерные для каждого экспрессируемого гена человека. Позволяют изучать размеры, разнообразие и транскрипционную активность экспрессирующихся генов человека.

Маркерный ген – ген с известной хромосомной локализацией, имеющий четкое фенотипическое проявление (устойчивость к **антибиотику**, активность ферментов и т.д.).

Маркерный пептид – участок гибридной белковой молекулы, облегчающий идентификацию или очистку белка.

Марши – равнинные прибрежные территории, затопляемые морской водой во время приливов, но не покрытые водой во время отливов.

Массовый процент – количество граммов вещества в 100 граммах смеси.

Масс-спектроскопия – совокупность методов исследования вещества по спектру масс атомов и молекул, входящих в его состав.

Мастер-регуляторы – ДНК-связывающие белки (NtcA, PhoB, Lrp, FNR, NarL, CsrA и др.), распознающие в ДНК специфические сайты и контролируемые гены, продукты которых функционируют в определенном фенотипическом секторе. Например, белки NarP и ArgA обеспечивают переход бактерий с **аэробного дыхания** на **анаэробное дыхание**, а белки Fur и DtxB контролируют поступление железа в клетку и его использование в **метаболизме**.

Мастит – воспалительный процесс, протекающий в ткани молочных желез. Заболевание вызывает, в первую очередь, **золотистый стафилококк** и, реже, **бруцеллы, протей, кишечная палочка** и др.

Материнская клетка – клетка, дающая при размножении две дочерние клетки, или же клетка, трансформирующаяся в **специализированные покоящиеся формы**.

Матрикс – основной структурный компонент **биопленки**, образуемой прокариотами, и представляющий собой орган надорганизменного уровня. Матрикс принадлежит целой системе и используется коллективно всеми ее индивидуумами. Он выполняет структурообразующую и защитную функции, а также обеспечивает **коммуникацию**. В его состав входят **белки, полисахариды, гликопротеин** и другие полимеры.

Матрица – макромолекулярный шаблон для синтеза информационной макромолекулы.

Матричная цепь – цепь ДНК или другой полинуклеотид, использующийся ДНК-полимеразой в качестве матрицы для синтеза комплементарной цепи.

М-белки вируса – матричные белки, формирующие структурный слой на внутренней поверхности суперкапсида и обеспечивающие его взаимодействие с белками нуклеокапсида.

Мегабактерии – прокариоты-«гиганты», величина которых лежит на границе видимости невооруженным взглядом. Например, клетки крупнейшей палочковидной бактерии *Epulopiscium fishelsoni*, обитателя желудка тропических рыб, достигают длины 600мкм при ширине 80мкм, а сферические клетки *Thiomargarita namibiensis* имеют диаметр 750мкм (рис. 83, 182,183; табл.9).

Мегаплазмиды – плазмиды, имеющие размер более 100 т.п.н. Например, мегаплазида HUP *Ralstonia eutropha* содержит: структурные гены гидрогеназы; гены, детерминирующие синтез компонентов электрон-транспортной цепи; регуляторные гены, обеспечивающие факультативную водородную хемолитотрофию.

Мегасистематика прокариот – современная систематика прокариот, в основу которой положен полифазный подход (табл. 3). Во втором издании «Bergey's Manual of Systematic Bacteriology», в котором отражены современные достижения в микробиологии, проведена детальная обработка всех узаконенных наименований и общепризнанных видов прокариот. Многочисленные таксономические перестройки и изменения в терминологии привели к появлению более чем 1000 новых комбинаций таксонов. В «Руководстве Берджи по систематике бактерий» отражены: история создания руководства; инструкции по применению; правила и термины номенклатуры; биологическая концепция вида в микробиологии; нумерическая таксономия как подход для кластеризации организмов; полифазная таксономия; применение ДНК-зондов для изучения разнообразия микробных сообществ в их естественной среде обитания; филогенетический подход на основе секвенс-анализа гена 16S рРНК в систематике прокариот; домены прокариот; новая филогенетическая классификация микроорганизмов; современная информация по экологии отдельных таксонов, а также список коллекционных культур микроорганизмов. Сегодня филогенетическая мегасистематика прокариот на основе секвенс-анализа 16S рРНК принята как метод представления таксономических отношений среди бактерий и архей.

Медиаторы иммунной системы – гуморальные факторы, вырабатываемые клетками иммунной системы и участвующие в реализации реакций иммунитета (рис. 274).

Медиаторы немедленной аллергии – биологически активные вещества, вызывающие воспаление, обусловленное развитием гиперчувствительности немедленного типа. Медиаторы немедленной аллергии синтезируются туч-

ными клетками и базофилами. Их секреция происходит после соединения антигена с антителами, относящимися к **IgE** или **IgG**, локализованными на базофилах и тучных клетках. Медиаторами немедленной аллергии являются: **гистамин**, серотонин, брадикинин, **лейкотриены**, факторы хемотаксиса **нейтрофилов** и **эозинофилов** и др. Они вызывают сокращение гладкомышечной мускулатуры, повышение проницаемости сосудов, стимуляцию эндокринной системы и т.д.

Медицинская микробиология – медико-биологическая дисциплина, изучающая **патогенные** и **условно-патогенные микроорганизмы**, их экологию, распространение, методы выделения и лабораторной диагностики, а также вопросы **эпидемиологии**, специфической профилактики и терапии **инфекционных болезней** и т.д.

Медленные вирусные инфекции – форма проявления вирусных инфекций (вплоть до летального исхода), характеризующихся очень длительным **инкубационным периодом**, в течение которого возбудитель размножается, вызывая необратимые повреждения тканей и постепенно инфицируя все большее число клеток. Медленные инфекции могут вызывать возбудители **кори** (послекоревой панэнцефалит), **краснухи** (прогрессирующая врожденная краснуха), **герпеса** (герпетический энцефалит) и др.

Межвидовой перенос водорода – перенос водорода непосредственно между клетками разных видов **прокариот** при их прямом контакте. Например, функцию удаления водорода в **синтрофной** ассоциации прокариот осуществляют H_2 -использующие бактерии, или **гидрогенотрофы**.

Мезотрофные водные экосистемы – среднепродуктивные моря и озера, занимающие по показателю величины **первичной продукции** промежуточное положение между **олиготрофными** и **эвтрофными** водоемами.

Мезофилы – **прокариоты**, растущие при умеренной температуре. К мезофилам относятся большинство представителей домена *Bacteria* и домена *Archaea*, населяющих биосферу, а также **грибы** и **дрожжи**. Минимальная температура их роста лежит в интервале от 10 до 15°C, максимальная – в пределах 40–49°C, оптимальная – в диапазоне 20–30°C. Исключение составляют **возбудители болезней** человека и теплокровных животных, имеющие температурный оптимум развития около 37°C.

Мейоз – редукционное деление, приводящее к образованию двух гаплоидных клеток из одной диплоидной и сопровождающиеся уменьшением числа хромосом до исходного (гаплоидного).

Меланины – черные или темно-коричневые пигменты, присутствующие в клетках бактерий, например, из **филы** *Actinobacteria*.

Меласса – отход сахарного производства, содержащий около 50% **сахаров** и широко используемый в качестве источника углерода в микробиологических производствах.

Мембранные биотрансформаторы – специализированные мембранные структуры (**бактериородопсин**, **цитохром $bc_1(b_6f)$ -комплекс**, **цитох-**

ром с-оксидаза и др.), **иммобилизованные** на мембранах и обеспечивающие ассимиляцию химической энергии органических и неорганических соединений, а также энергии **квантов** электромагнитного поля в форме трансмембранного электрохимического потенциала катионов H^+ (**Pmf**) и Na^+ (**Smf**) (табл. 13, 14).

Мембранные липиды архей – сложные эфиры, образованные путем конденсации **глицерола** в оптически неактивной L-форме или 9-атомного спирта нонитола с **полиизопреноидными** спиртами. Различают: **археолы** – простые диэфиры глицерола и полиизопреноидного C_{20} спирта фитанола (2,3-ди-О-фитанил-sn-глицерол) и **кальдархеолы** – простые тетраэфиры глицерола и полиизопреноидных спиртов с 40 атомами углерода (2,3,2,3,-тетра-О-дифитанил-ди-sn-глицерол). Основную массу липидов архей составляют полярные **фосфо-** и **гликолипиды** и их сульфатированные производные, образующиеся на основе ди- и тетраэфиров (рис. 47–50).

Мембранные липиды бактерий – разнообразные по химическому строению и функциональному назначению органические соединения – **фосфолипиды, стероиды, гопаноиды, каротиноиды** и др. (рис. 40–43).

Мембранные фильтры – фильтры с разной пропускной и адсорбционной способностью, задерживающие на своей поверхности микроорганизмы при фильтрации обсемененных жидкостей.

Мембраноатакующий комплекс (МАК) – комплекс, образованный C5b-C9 компонентами **комплемента**, который обладает способностью образовывать поры в мембране клеток-мишеней, что в конечном итоге приводит к лизису клеток (рис. 265).

Мембраносвязанные uptake-гидрогеназы – гидрогеназы, передающие **электроны** терминальному **акцептору** (O_2 , NO_3^- , SO_4^{2-} или фумарат) через **цитохром b-типа** и **пул хинонов**.

Мембраносвязанные водородообразующие гидрогеназы – **ферменты**, обеспечивающие сопряжение процесса окисления ацетата, монооксида углерода или формиата с восстановлением $2H^+$ до H_2 и ассимиляцией энергии в форме **Pmf**.

Менингит – **воспаление** оболочек головного или спинного мозга.

Менингит стрептококковый – инфекционное заболевание, вызываемое бактериями из рода *Streptococcus*. Регистрируется во всех возрастных группах. Характеризуется высокой температурой, ригидностью затылочных мышц, **цефалгией**, тошнотой и рвотой, воспалением оболочек головного мозга. Поражение сосудов мозговых оболочек часто сопровождается потерей сознания.

Менингококкемия – генерализованная форма менингококковой **инфекции** (возбудитель *Neisseria meningitidis*), проявляющаяся **бактериемией** и тяжелым общим **симптомокомплексом**, сопровождающимся массовой гибелью возбудителя с выделением **эндотоксина**.

Менингококки (*Neisseria meningitidis*) – неподвижные, **аэробные**, не образующие спор клетки сферической или овоидной формы, расположенные

одиночно или попарно. Каталаза-, цитохром- и оксидаза-положительны. **Хемотрофогетеротрофы**. Имеют **грамотрицательный морфотип** и сложную **антигенную** структуру, по которой подразделяются на серогруппы: А, В, С, D, X, Y, Z и др. Факторами **патогенности** менингококков являются: **капсула** – защищает клетки от **фагоцитоза**; **фимбрии** – обеспечивают **адгезию** на слизистой носоглотки и тканях мозговых оболочек; **эндотоксин** – поражает сосуды, вызывая кровоизлияния во внутренние органы; IgA-протеазы – **ферменты**, расщепляющие соответствующий **иммуноглобулин** и др. *N.meningitidis* вызывает назофарингит в месте внедрения, **менингококкемию** и **менингит**. Относится к **филе *Proteobacteria***, классу *Betaproteobacteria*, порядку *Neisseriales*, семейству *Neisseriaceae*, роду *Neisseria*.

Меристема – ткань растений, обладающая способностью к активному делению. У молодых растений обычно находится у кончиков корней и побегов.

Мероспорангий – цилиндрический **спорангий** со **спорангиоспорами**, расположенными в ряд.

Местообитание – определенное место в пространстве, где микроорганизм живет, размножается и откуда его можно выделить.

Метабиоз – форма взаимоотношений между микроорганизмами, при которой один член сообщества использует в качестве источника энергии или питания продукты жизнедеятельности другого.

Метаболизм – полная совокупность клеточных процессов превращения энергии и субстратов, протекающих в организме и обеспечивающих его существование.

Метаболиты – конечные или промежуточные продукты (**интермедиаты**), образующиеся в клетке в процессе **метаболизма**.

Метаболические пути – последовательные этапы катаболических и анаболических превращений соединений, приводящие к синтезу, расщеплению или трансформации **метаболитов**. Метаболические пути выполняют две главные функции: поставляют соединения для построения клеточных компонентов и обеспечивают энергией клеточные синтезы и другие процессы, требующие затраты энергии (например, рис. 130).

Метаболический коэффициент – скорость потребления катаболического субстрата бактериями, пропорциональная специфической активности его **катаболизма**.

Металлзависимое дыхание – особый тип **анаэробного дыхания**, в котором **донорами электронов** являются органические (**аминокислоты, сахара, ацетат** и т.д.) и неорганические (H_2 , CO) соединения, а терминальными **акцепторами** служат Fe^{3+} и Mn^{4+} , находящиеся в нерастворимом состоянии, либо другие металлы – U^{6+} и V^{5+} , входящие в состав растворимых оксианинов, например, оксикатион ванадила (VO^{2+}), анион диураната $U_2O(OH)^{2-}_{12}$. Энергия ассимилируется в форме **Pmf**. **Прокариоты**, обладающие способностью восстанавливать металлы, относятся к бактериальным **филам** – *Proteobacteria* и *Deferribacteres* и археотным **филам** – *Crenarchaeota* и *Euryarchaeota*. Они за-

селяют разнообразные анаэробные экониши и играют важную роль в биогеохимических циклах.

Металимнион – средний слой воды в водоеме, расположенный непосредственно под **эпилимнионом**. В металимнионе с понижением глубины создается резкий перепад температуры (**термоклин**) и растворенных химических веществ (хемоклин).

Металлоферменты – ферменты, содержащие в качестве простетической группы ионы одного или нескольких металлов, которые соединены координационными связями с функциональными группами белка. Например, ферритин, трансферрин – содержат ионы Fe; алкогольдегидрогеназа – Zn; цитохромоксидаза – Cu; протеазы – Mg и др. Ионы металлов выполняют следующие функции: являются активным центром фермента; служат мостиком между активным центром фермента и субстратом, сближая их; служат акцепторами электронов на определенной стадии ферментативной реакции.

Метан (CH₄) – насыщенный углеводород алифатического ряда продуцируемый метаноархеями, а также образующийся при деструкции органических веществ в анаэробных условиях.

Метаноархеи – представители фила *Euryarchaeota*, характерной особенностью которых является способность при дыхании в качестве побочного продукта образовывать метан (CH₄). Все метаноархеи являются облигатными анаэробами, способными к хемолитоавтотрофии, а некоторые к diaзотрофии. Морфологически разнообразны – палочки, кокки, спириллы, сферы, диски, дольчатые клетки и др. (рис. 17, 18). *Methanohalobium evestigatum* имеет клетки в виде уплощенных полигональных пластинок – «битое стекло». Одиночные, в парах или цепочках. Отдельные виды рода *Methanosarcina* образуют пакеты из кокковидных клеток, либо паренхиматозные агрегаты, где клетки склеены метанохондроитином (состоит из N-ацетилгалактозамина, полимера D-глюкуроновой кислоты и небольших количеств D-глюкозы и D-маннозы), сходным с хондроитином животных. У рода *Methanohalobium* клетки собраны в виде плоских табличек. Неподвижные палочковидные клетки архей из рода *Methanosaeta* располагаются в трубчатом чехле, состоящем из белковых гликопротеиновых субъединиц. В чехле могут находиться сотни клеток, каждая из которых отделена от соседних двумя парами поперечных перегородок, связанных с чехлом. Функция чехла – поддержание цилиндрической формы клеток. У метаноархей клеточные стенки представлены S-слоем и построены или из псевдомуреина, или гетерополисахаридов. У некоторых метаноархей клеточная стенка состоит из двух слоев – внутреннего из псевдомуреина и внешнего S-слоя. Большинство неподвижны. Движение подвижных форм происходит с помощью перитрихально или полярно расположенных жгутиков (р.р. *Methanomicrobium*, *Methanoplanus*, *Methanohalobium* и др.). Жгутики соединены с клеткой при помощи крюка и пары дисков. У ряда метаноархей найдены фимбрии. Способны накапливать в клетках ряд запасных веществ: полифосфаты, гликоген. Некоторые содержат газовые везикулы, расположенные парал-

лельно. Делятся метаноархеи **бинарно-эквивалентно**, септированием на доли или перетяжкой. Основную массу **липидов** составляют **археолы** и **кальдархеолы**. На их основе образованы полярные фосфо- и гликолипиды. Нейтральные липиды представлены C_{14} - C_{30} изопреноидными углеводородами. Большинство метаноархей – это **мезофилы** (t_{opt} – 35–40°C) и **нейтрофилы** (рН – 6,5–7,5), но есть среди них **психрофилы** (t_{opt} – 18–25°C), **термофилы** (t_{opt} – 50–65°C), гипертермофилы (t_{opt} – 80–100°C) и **алкалифилы** (рН – 8–10,5). Единичные **галлофилы** растут при концентрации NaCl от 15 до 30% с оптимумом 25%. Синтезируют ряд **осмолитов**, из которых основным является глицин-бетаин. Среди метаноархей известны облигатные **гетеротрофы** и **автотрофы**. Осуществляют особый тип **анаэробного дыхания** – **метаногенез** (табл. 8, рис. 20, 21, 22) – **метаногенез «гетеротрофный»** и **метаногенез автотрофный**. В реакциях метаногенеза участвует ряд уникальных соединений (рис. 19): метанофуран, метаноптерин (F_{342}), деазафлавин (F_{420}), кофермент-M и др.

В природе метаноархеи живут в тесном сообществе с другими микроорганизмами, поставляющими им необходимые для жизнедеятельности субстраты (H_2 , CO_2 , $HCOOH$, CH_3COOH). Метаноархеи распространены в **эконияшах**, где идет разложение органических соединений без доступа воздуха, – иловых отложениях, пресноводных и солоноватых водоемах, заболоченных почвах, силосных ямах, отстойниках очистных сооружений, тундровых торфах, горячих источниках, рифтовом Африканском озере Киву, водах Антарктики, глубоких подземных водах под гранитными горами, где содержится в больших количествах H_2 , бикарбонат и ацетат. Галофильные метаноархеи заселяют гиперсоленые лагуны, солеварни, щелочные соленые водоносные пласты, тропические солоноватоводные экосистемы. Метаноархеи живут в пищеварительном тракте человека и животных (от насекомых до млекопитающих), в ксилеме растений, а также являются важными компонентами **рубца** жвачных животных, где производят от 200 до 400 л CH_4 в день. Очень часто метаноархеи находятся в качестве эндосимбионтов в клетках **простейших**. Известно, например, что каждая клетка жгутиковых простейших *Dasytricha* и *Entodinium*, основных обитателей рубца овцы, содержит в цитоплазме от 500 до 1000 клеток метаноархей. Симбиоз простейших с метаноархеями очень устойчив. Метаноархеи изолированы из кариесных зубов, десневых бляшек у человека. Играют важную роль в круговороте биогеохимических элементов в природе. В результате жизнедеятельности метаноархей образуется 5,3–11·10⁸ тонн CH_4 в год. Процесс биологического образования CH_4 замыкает цикл углерода в анаэробных условиях.

Метаногенез – особый тип **анаэробного дыхания** у **метаноархей**, когда терминальным **акцептором электронов** служит эндогенный органический гетеродисульфид, образующийся в комплексном пути тесно взаимосвязанных между собой реакций **энергетического** и **конструктивного метаболизма**. Побочным продуктом метаногенеза является метан (CH_4), который выводится из процесса и поступает в атмосферу. При метаногенезе электроны от окисляемых субстратов передаются эндогенному акцептору – гетеродисульфиду через

электрон-транспортную цепь, локализованную в **цитоплазматической мембране**, а энергия ассимилируется в форме **Pmf** и **Smf**. Биохимия метаногенеза уникальна. В этом процессе используется ряд необычных **коферментов** – одни из них, например метанофуран и коэнзим М, выполняют функцию переносчиков C₁-группы в разной степени восстановленности – от формила до метила, другие кофакторы играют роль доноров электронов, например, фактор F₄₂₀, коэнзим В и метанофеназин (рис. 19). Известно два способа метаногенеза – **метаногенез автотрофный** (или гидрогенотрофный) и **метаногенез гетеротрофный**, которые осуществляются двумя разными группами метаноархей.

Метаногенез «гетеротрофный» – особый тип **анаэробного дыхания**, при котором факультативно гетеротрофные **метаноархеи** при дефиците водорода получают восстановитель не за счет пары CO₂/H₂, а благодаря окислению C₁-субстратов – метанола, метилированных аминов и тиолов, а также C₂-субстрата – ацетата (рис. 21, 22). Осуществляют процесс представители порядка *Methanosarcinales* из **филы Euryarchaeota**.

Метаногенез автотрофный, или «гидрогенотрофный» – особый тип **анаэробного дыхания**, при котором облигатно гидрогенотрофные **метаноархеи** используют в качестве субстратов для метаногенеза CO₂/H₂, CO/H₂O или формиат HCOO⁻/H⁺. Осуществляют процесс представители порядков *Methanobacteriales*, *Methanococcales*, *Methanomicrobiales* и *Methanopyrales* из **филы Euryarchaeota** (рис. 20).

Метанотрофы – аэробные бактерии из **филы Proteobacteria**, способные к **углеродной хемолитотрофии** и использующие метан (CH₄) в качестве единственного источника энергии и строительного материала в реакции: CH₄→CH₃OH→НСНО→НСООН→СО₂. Обладают **монооксигеназой**. Метанотрофы полностью окисляют CH₄ до СО₂ и Н₂О, ассимилируя энергию в форме **Pmf**. Способны к **диазотрофии**. Продукты диссимиляции метана – НСНО и СО₂, с помощью автотрофных циклических путей ассимиляции углерода, включаются в состав компонентов клетки либо через **цикл Квайла** (НСНО, метанотрофы I типа), либо через **цикл О'Коннора-Хенсона** (НСНО и СО₂, метанотрофы II типа). Для метанотрофов характерно наличие сложных и разнообразных поверхностных структур (**капсулы**, трубчатые и бокаловидные выросты, микрофибриллы и т.п.), а также **специализированных покоящихся форм** (**экзоспоры**, **липидные цисты** и зрелые цисты). Метанотрофы типа I обладают **интраплазматическими мембранами** ламеллярного типа, синтезируют преимущественно C₁₆-жирные кислоты и относятся к классу *Gamma*proteobacteria, родам *Methylobacter*, *Methylomonas*, *Methylocaldium* и др. Метанотрофы типа II принадлежат к классу *Alphaproteobacteria*, родам *Methylocystis*, *Methylosinus* и располагают интраплазматическими мембранами везикулярного типа. Синтезируют преимущественно C₁₈-жирные кислоты. Метанотрофы широко распространены в водных **экосистемах**, различных почвах, **филлосфере** растений, морских осадках, а также встречаются в симбиотических ассоциациях

с глубоководными морскими животными – вестиментиферами и моллюсками. Метанотрофам принадлежит важная роль в глобальном круговороте углерода.

Метантенки – резервуары разной емкости (до 20 тыс. м³), используемые на городских станциях **биологической очистки сточных вод** для переработки в анаэробных условиях с помощью микроорганизмов органических остатков **сточных вод** и биомассы **активного ила**. Сбраживание производится при 30–35°C или 50–55°C, при длительности процесса 3–5 или 2–3 недели соответственно. В результате деятельности **микробного сообщества**, включающего **метаноархеи**, происходит деградация органического вещества с образованием метана.

Метастабильность фенотипа – фенотипическая изменчивость **прокариот** в рамках постоянного по хранимой информации **генотипа**. Рассматривается как способ адаптации клетки к изменившимся условиям окружающей среды. В результате такой изменчивости происходит экспрессия альтернативных **фенотипов**, обуславливающая гетерогенность **популяции** прокариот.

Метахроматин – цитоплазматические включения в виде гранул полифосфата у микроорганизмов. При недостатке фосфора в среде используется как депо фосфатов. Впервые описан у бактерий *Spirillum volutans*. Выявляется в клетках при окрашивании их метиленовым синим. Гранулы метахроматина окрашиваются при этом в красный цвет (явление метахромазии). Дрожжи, коринебактерии, микобактерии обычно образуют метахроматин на последних стадиях роста.

Метилазы – ферменты, присоединяющие метильную группу (CH₃-) к двум одинаковым **нуклеотидам**, расположенным в **комплементарных** цепях ДНК. Метилирование ДНК в клетке **прокариот** нарушает стерическое соответствие между эндогенной **рестриктазой** и сахарофосфатным скелетом ДНК и тем самым предотвращает ее расщепление.

Метилирование – присоединение к макромолекуле метильной группы. Например, при метилировании ДНК происходит присоединение CH₃-группы к специфическим остаткам **цитозина**, а иногда **аденина**.

Метилотрофы – **аэробные** бактерии, способные к **углеродной хемолитотрофии** и использующие в качестве источника энергии и углерода метанол, галогензамещенные соединения метана и соединения типа CH₃-X-R (облигатные метилотрофы), либо формальдегид, формиат и субстраты, содержащие С-С-связи (факультативные метилотрофы) (рис. 146–148). Ассимилируют энергию в форме **Pmf**. При росте на С₁-субстратах автотрофно ассимилируют формальдегид через **цикл Квайла** или **цикл О'Коннора-Хенсона**, и, очень редко, через **цикл Кальвина-Бенсона**. Способны к **диазотрофии**. Метилотрофы входят в состав **филы Proteobacteria** (р.р. *Acetobacter*, *Parococcus*, *Xanthomonas*, *Methylobacillus* и др.) и **филы Firmicutes**. Метилотрофы играют важную роль в глобальном круговороте углерода, утилизируя метильную группу в составе природных соединений и **ксенобиотиков**.

Метка – радиоактивный изотоп или идентифицируемый биохимическими

либо иммунологическими методами **лиганд** (например, флуорофор), связывающийся с **макромолекулой**. Позволяет обнаружить меченое вещество в образце.

Метод отпечатков (реплик) – перенос **колоний** микроорганизмов с одной **чашки Петри** на другую с помощью бархатной «печатки» с полным сохранением взаимного расположения колоний.

Метула – стерильная клетка **грибов**, несущая **фиалиды**.

Механизм антистрессовой защиты клетки – совокупность биохимических и физико-химических реакций, формирующих физиологический ответ клетки на воздействие неблагоприятных факторов.

Механизм передачи возбудителя болезни – последовательность фаз, характеризующих перемещения **возбудителей болезни** от источника инфекции в восприимчивый организм человека или животного. Механизм передачи включает фазы: выведение возбудителя из организма больного или носителя в окружающую среду; пребывание возбудителя во внешней среде или в организме носителя; внедрение возбудителя в новый восприимчивый организм. В соответствии с первичной локализацией возбудителя в организме различают **аэрогенный, фекально-оральный, трансмиссивный, контактный и трансплацентарный механизмы передачи**.

Механический способ передачи информации – контактный способ передачи информации у **прокариот**, осуществляемый путем непосредственного контакта между организмами. Происходит с помощью поверхностных структур клетки: **фимбрий, капсул**, компонентов экзополисахаридного **матрикса**, а также при участии недиффундирующих химических молекул, прикрепленных к генерирующей их клетке, и рецепторов, принимающих сигнал.

Миалгия – мышечная боль различного характера, возникающая в состоянии покоя или при напряжении мышц. Миалгия обусловлена нарушением проницаемости цитоплазматических мембран клеток, развитием **отека**, специфических и неспецифических воспалительных изменений в мышцах. Возникает при разных инфекционных заболеваниях (**грипп, бруцеллез**, энтеровирусная лихорадка, нейроинфекции и др.), а также при **артрите, воспалении** мышечной ткани, при паразитарных заболеваниях, метаболических нарушениях, **интоксикациях** и т.п.

Миелома – злокачественное перерождение **В-лимфоцитов** с образованием патологических **иммуноглобулинов**.

Миелопептиды – биорегуляторные **пептиды** костномозгового происхождения, обладающие дифференцировочной и иммунорегуляторной активностями, которые реализуются за счет способности отдельных пептидных фракций направленно влиять на различные звенья иммуногенеза через взаимодействие с отдельными клеточными популяциями (**Т-лимфоциты, моноциты, макрофаги** и др.).

Миелопоз – образование в **костном мозге** всех форменных элементов **крови**, кроме **лимфоцитов**. Миелопоз происходит в миелоидной ткани, расположенной в эпифизах трубчатых и полостях многих губчатых костей.

Микобионт – гетеротрофный компонент (**гриб**) лишайника, представляющий эконису партнеру-фикобионту, минеральное питание и утилизирующий продукты фотосинтеза, выделяемые фототрофным организмом.

Микозы – заболевания человека и животных, возбудителями которых являются различные виды патогенных, условно-патогенных и сапрофитных **грибов**. Возбудителей микозов характеризует низкая **вирулентность**, поэтому заболевания обычно развиваются на фоне **иммунодефицитов**, эндокринных расстройств, нарушения обмена веществ, **дисбактериоза**, авитаминоза и т.д. К факторам патогенности грибов относят **протеазы** и **липазы**, разрушающие тканевые и клеточные элементы, экзо- и эндотоксины (у патогенов), а также способность прямо воздействовать на клетки пораженного организма (изменение метаболизма, структуры клеточной стенки). Грибы вызывают поражения кожи, волос, ногтей, подкожной клетчатки, легких, слизистых оболочек, органов, иногда мышц и суставов, а также центральной нервной системы и различных внутренних органов. Выделяют следующие типы микозов: поверхностные (**кератомикозы** и **дерматомикозы**); **подкожные**; **глубокие**; **оппортунистические**.

Миколовые кислоты – разветвленные жирные β -гидрооксикислоты, замещенные в положении 2 и 3 алифатическими цепями различной длины. У **актинобактерий группы «mycolata»** миколовые кислоты связаны эфирной связью с арабиногалактаном, который в свою очередь связан с **муреином** клеточной стенки. Миколовые кислоты у различных таксонов актинобактерий различаются по длине углеродных цепей (от 20 до 80 атомов C), количеству двойных связей, природе заместителей (метильные, кето- и метоксигруппы, циклопропановые и эпокси- кольца), а также по соотношению длин алифатических цепей при C2- и C3-атомах жирной кислоты. Более консервативный радикал из 20–25 атомов углерода занимает 2-положение, а более вариабельный из 50–65 атомов углерода занимает 3-положение.

Микоплазмы (класс *Mollicutes*) – бактерии, относящиеся к **филе *Tenericutes***, не имеющие ригидной **клеточной стенки**. Клетки отграничены от окружающей среды эластичной, но стабильной **цитоплазматической мембраной**.

Микориза – грибо-растительный **симбиоз** – **мутуализм**, от которого выгоду получают оба партнера. Микориза представляет собой сложный комплекс, образуемый корнями растений и **грибом** (рис. 190–193). Формируют микоризы некоторые **зигомицеты** и **аскомицеты**, но главным образом **базидиомицеты**. Грибы-микоризообразователи: увеличивают рабочую поверхность корня и снабжают растения минеральными веществами, водой, **витаминами**, доступными соединениями фосфора; обеспечивают защиту от **фитопатогенных микроорганизмов** и тяжелых металлов; поглощают и утилизируют продукты экзосмоса корней, угнетающие растение-партнера. Растения поставляют грибам питательные субстраты. Различают следующие типы микориз: **эктотрофные**, **эндотрофные** и **перитрофные**. Между указанными типами микориз возможны варианты.

Микориза перитрофная – тип микоризы, когда **грибы** не вступают в тесную связь с растениями, а поселяются в **ризосфере**, окутывая корень.

Микориза эктотрофная – тип микоризы, наиболее характерный для хвойных и «сережкоцветных» покрытосеменных. При эктомикоризе мицелий **гриба** оплетает корень растения, формируя плотный поверхностный чехол, от которого отходит во все стороны густая сеть **гиф** (рис. 193). Образуют эту микоризу, главным образом, гименомицетовые грибы, относящиеся к **базидиомицетам**. Эктотрофная микориза – однолетнее образование.

Микориза эндотрофная, или везикулярно-арбускулярная – тип микоризы, характеризующийся проникновением **гифов гриба** в ткани и клетки коровой паренхимы растения с образованием дихотомически разветвленных структур – арбускул, шаровидных вздутий – везикул и клубков – пелотонов (рис. 192). Эндомикоризу формируют представители **зигомицетов**. Она свойственна травянистым растениям (среди них злаки, бобовые и др.), многим деревьям и кустарникам.

Микотоксикоз – интоксикация, возникающая в результате поступления в организм человека (с продуктами питания) и животных (с кормами) **микотоксинов** плесневых **грибов**.

Микотоксины – вторичные метаболиты микроскопических **грибов**, синтезируемые в процессе роста в ответ на нарушение равновесия между плесневым грибом и окружающей средой. Обеспечивают выживание и конкурентоспособность вида. Микотоксины являются загрязнителями продовольственного сырья, продуктов питания человека и кормов животных. Наносят вред здоровью человека и ущерб животноводству, вызывая тяжелые отравления – **микотоксикозы**. Примером микотоксикозов служат: клавицепстоксикоз, сопровождающийся расстройством координации движений у скота, употребляющего корма, зараженные грибом *Claviceps paspali*; дендродохиотоксикоз, протекающий с поражением слизистых оболочек рта и кишечника человека и животных при попадании на них спор гриба *Dendrodochium toxicum*; алиментарно-токсическая алейкия, сопровождающаяся кровоточивостью с резким уменьшением **лейкоцитов** и возникающая у людей при употреблении изделий из зерна, содержащего токсины гриба *Fusarium sporotrichiella* и т.д.

Микофаги – вирусы, паразитирующие на **грибах**.

Микро-... – часть сложных слов, указывающая на малые размеры или малую величину чего-либо.

Микроаэрофилы – микроорганизмы, для которых кислород необходим в небольших количествах (5–20%), так как в больших дозах он токсичен для клетки.

Микроаэрофильная зона водоемов – экологическая зона водной толщи, характеризующаяся низким содержанием растворенного кислорода (от 0 до 1,0–1,5 мг/л) и одновременным присутствием в ней H_2 , CH_4 , H_2S , NH_3 , закисных форм Fe^{2+} и Mn^{2+} .

Микробиология общая – наука, изучающая морфологию, строение, систематику, физиологию, биохимию, генетику и экологию микроорганизмов, их роль и значение в природе, в жизни человека, животных и растений.

Микробное выщелачивание – биохимическое взаимодействие прокариот с минералами, в результате которого атомы металла из узкой кристаллической решетки переходят в раствор в ионной форме (например, получение меди из сернистых руд).

Микробное сообщество – система надорганизменного уровня, представляющая собой совокупность взаимодействующих друг с другом организмов, связанных различными биоценотическими связями, важнейшими из которых являются трофические связи.

Микробное число – количественный показатель зараженности бактериями объектов окружающей среды. Представляет собой количество выросших на мясо-пептонном агаре (МПА) колоний, приходящихся на 1 мл жидкости, или 1 г твердого субстрата, или 1 см² поверхности анализируемого объекта.

Микробные маты – высокоструктурированные смешанные микробные сообщества, обитающие на дне морских и континентальных водоемов и состоящие из цианобактерий, пурпурных и зеленых анаэробных фототрофных бактерий, а также и хемоорганогетеротрофных бактерий. Видовой состав микробного сообщества мата определяется градиентами H₂S и O₂, а также освещенностью. Обычно в матах наблюдается чередование по вертикали нескольких слоев, заселенных разными группами прокариот (рис. 166).

Микробные симбиозы простейших – мутуалистические отношения между прокариотами (бактерии и археи) и простейшими (амебы, жгутиконосцы, реснитчатые, споровики и др.), увеличивающие приспособительные возможности обоих членов симбиотической системы. Прокариоты обеспечивают простейших аминокислотами, ростовыми факторами и витаминами, и, в свою очередь, получают от своих хозяев защиту и питательные вещества. Прокариоты занимают по отношению к простейшим как экто-, так и эндоположение. Одни из них населяют ядра хозяина и размножаются в них, другие обитают и размножаются в цитоплазме, третьи – на поверхности клеток простейших.

Микробный пул почвы – вся масса микроорганизмов, обитающая в почве (рис. 170–171).

Микробоносительство (бактерио-, вирусо-, паразитоносительство) – инфекционный процесс, протекающий бессимптомно и не приводящий к гибели организма. Внешне человек остается здоровым. При микробоносительстве инфицированный человек выделяет возбудителя болезни в окружающую среду.

Микрограмм (мкг) – единица измерения массы, равная 1×10⁻⁶ г.

Микрозоны нарастания донных отложений – биологические пленки на поверхности донных осадков. К ним относятся, например, микробные маты, образующиеся в неглубоких водоемах.

Микрозоны осаждения донных отложений – тончайшие слои донных отложений, возникающие вследствие того, что состав твердого стока резко изменяется по сезонам.

Микрозоны превращения донных отложений – тончайшие слои донных отложений, возникающие в толще ила на небольшом расстоянии от его поверхности, там, где прекращается механическое влияние волнения воды.

Микроинъекция – введение ДНК или других молекул с помощью тонкой иглы в изолированную клетку эукариот.

Микроконидии – одноклеточные неполовые репродуктивные структуры мицелиальных грибов, например, из рода *Fusarium*.

Микрокристаллы кальцита (CaCO_3) – специфические цитоплазматические включения, не ограниченные мембраной и занимающие до 70% объема клетки бактерии *Achromatium oxaliferum* (рис. 86). Предполагаемые функции: нейтрализация кислотности, возникающей при окислении серы; повышение внутриклеточного парциального давления CO_2 для облегчения автотрофного роста; увеличение интенсивности транспортных процессов.

Микрокристаллы селена – специфические цитоплазматические балластные включения элементного селена в виде округлых кристаллов, не ограниченных мембраной. Образуются некоторыми представителями бактериальных фил – *Proteobacteria* и *Firmicutes* и археотных фил – *Crenarchaeota* и *Euryarchaeota* с целью детоксикации поступающего в клетку из внешней среды ядовитого аниона селенита SeO_3^{2-} .

Микрокристаллы теллура – специфические цитоплазматические балластные игольчатые кристаллы элементного теллура, не ограниченные мембраной (рис. 86). Присутствуют в клетках квази-фототрофных бактерий из филы *Proteobacteria*, родов *Erythrobacter*, *Erythromicrobium*, *Roseococcus* и др. Образуются в результате восстановления ядовитого аниона теллурита TeO_3^{2-} до элементного теллура с целью сохранения клетки в жизнеспособном состоянии.

Микрометр (мкм) – единица измерения длины, равная 1×10^{-6} м.

Микронемный гриб – гриб, у которого конидиеносцы морфологически сходны с вегетативными гифами.

Микроскоп – оптический прибор, используемый для обнаружения и изучения микроорганизмов. Позволяет получить увеличенное изображение объекта в сотни раз (световой микроскоп) и в десятки-сотни тысяч раз (электронный микроскоп).

Микроскопия – совокупность методов изучения микроскопических объектов с помощью микроскопа.

Микрофлора, или микробиота – определенная и относительно устойчивая совокупность микроорганизмов различных видов, населяющих системы и органы человека, животных и растений. Обычно это определение применяется для обозначения сообщества, состоящего из сапротрофных и условно-патогенных микроорганизмов (например, микрофлора кишечника, кожи, раны и т.п.).

Микрофоссилии – окаменевшие или мумифицированные остатки оболочек, чехлов, а иногда, и структур клеток древних организмов, например, нитчатых **цианобактерий** возрастом 1,7 – 3,2 млрд. лет.

Микроэлементы – химические элементы, необходимые микроорганизмам в очень малых количествах. Входят в состав **ферментов, витаминов, гормонов, пигментов** и других биологически активных соединений. К микроэлементам относятся V, W, Zn, Fe, Mo, Se, Mn, Co, Ni, Cu, Cl и др. Набор требуемых микроэлементов зависит от вида микроорганизма. В природе микроэлементы присутствуют в виде свободных **катионов** или **анионов**, поглощаемых микробной клеткой с помощью относительно специфических транспортных систем.

Миксоспоры – покоящиеся структуры миксобактерий (**домен *Bacteria***), образующиеся в условиях недостатка питательных субстратов в результате цитодифференцировки **вегетативных клеток**. Миксобактерии формируют **плодовые тела** (рис. 98–99), в которых миксоспоры надежно защищены от действия неблагоприятных факторов среды. Миксоспоры метаболически неактивны, частично обезвожены и проявляют устойчивость к высушиванию, **ультрафиолетовому излучению** и высоким температурам.

Миксотрофия – смешанный тип углеродного **конструктивного метаболизма**, при котором автотрофная ассимиляция одноуглеродных соединений происходит одновременно с ассимиляцией органических веществ, используемых при биогенезе надмолекулярных структур и биосинтезе **запасных веществ**.

Миксотрофы – **прокариоты**, способные сочетать одновременно различные типы питания, например, использовать два источника углерода (CO₂ и органическое вещество) и/или энергии (энергия **квантов** света и энергия окисления химического соединения).

Мимивирус – вид вируса *Acanthamoeba polyphagamimi virus* (APMV), предварительно включенный в семейство *Mimivirida*. Выделен из амебы. Мало изучен. Общая длина **вириона** в продольной оси составляет 800 нм; диаметр капсида – 400 нм. **Капсид** организован по типу **кубической симметрии** и построен из белковых субъединиц. От капсида отходят многочисленные нити длиной до 100 нм, образованные белками. Геном представлен линейной двухцепочечной молекулой **ДНК** размером 1185000 п.н. и включает 911 **генов**. 10% генома приходится на **интроны**. Геном мимивируса содержит «избыточные гены», функционально дублирующие гены хозяина. Вероятно, они приобретены мимивирусом вторично и происходят из геномов хозяина вируса и его **паразитов**. Вирион обладает несколькими **иРНК** (что необычно для вирусов), которые кодируют синтез **нуклеотидов, аминокислот, ДНК-полимеразы, аминоацил-тРНК** и т.д. В составе вириона присутствуют четыре неидентифицированные молекулы иРНК специфичные для вируса. *Mimivirus* не имеет генов, ответственных за синтез рибосомальных белков, в связи с чем не способен размножаться самостоятельно и вынужден использовать **рибосомы** амебы-

хозяина. Стадии репродукции мимивируса изучены недостаточно. Известно, что после **адгезии** на поверхностных **рецепторах** хозяина он проникает в цитоплазму клетки, где осуществляется освобождение вирусной ДНК. Через 24 часа после инфицирования хозяина вновь образованные вирионы покидают клетку путем «взрыва» и выходят в окружающую среду.

Минерализация – преобразование органических веществ в неорганические при участии микроорганизмов.

Минеральные компоненты почвы – видоизмененные и измельченные продукты разрушения «материнской породы» и минерализации органических соединений, образующиеся в результате выветривания и биологического воздействия. Имеют разную форму и размеры. Характеризуют механический состав почвы и служат критерием для их классификации, например глинистые, суглинистые, песчаные и т.д.

Минимальная бактерицидная концентрация (МБК) – наименьшая концентрация препарата, проявляющая **бактерицидное действие** в отношении тест-культуры **in vitro**.

Минимальная ингибирующая концентрация (МИК) – минимальная концентрация **антисептического** вещества или **химиопрепарата**, вызывающая полное подавление роста данного микроорганизма на **питательных средах** в стандартных условиях опыта. Измеряют в мкг/мл или в единицах действия (ЕД, МЕ).

Миозит – **воспаление** скелетных мышц различной этиологии. Миозит может быть следствием острых или хронических гнойных процессов (**остеомиелит** и др.), инфекционных болезней (**грипп, ангина, туберкулез** и др.), паразитарных инфекций (трихинеллез, эхинококкоз, токсоплазмоз и др.), заболеваний соединительной ткани (**системная красная волчанка, артрит ревматоидный** и др.), **аутоиммунных заболеваний** и т.д. Для миозита характерны ноющие локальные **миалгии** в области поражения, мышечная слабость и т.п.

Миозит диффузный – генерализованное поражение мышечных волокон, следствием которого является образование твердых узелков внутри мышц.

Миокард – мышечная ткань стенки сердца, составляющая основную часть его массы.

Миокардит – воспаление сердечной мышцы. Миокардит может быть вызван: инфекционными агентами (бактерии, **вирусы, паразиты**); лекарственными препаратами; **вакцинами; иммунными сыворотками; аллергенами** (пищевыми, пыльцевыми, бытовыми); физическими факторами (радиация, ожог) и т.п.

Митогены – вещества (часто **белки, лектины** или бактериальные продукты), вызывающие деление различных **популяций** и субпопуляций клеток. Способны активировать **лимфоциты** и вызывать их **пролиферацию** по поликлональному принципу, благодаря многоточечному взаимодействию с соответствующими рецепторами на поверхности клетки. Митогены могут избирательно действовать на **T-лимфоциты** (фитогемагглютинин, конканавалин А),

В-лимфоциты (бактериальный липополисахарид) или вызывать Т-зависимую активацию В-лимфоцитов (митоген лаконоса).

Митоз – процесс деления клетки **эукариот**. Обеспечивает идентичную редупликацию генетического материала, удвоение числа хромосом и передачу полного набора хромосом каждому из дочерних ядер.

Митосома – рудиментарная **митохондрия (ксеносома)** *Entamoeba histolytica* (вторично амитохондриальные протисты), полностью потерявшая способность к хемотрофной ассимиляции энергии. Функции неизвестны.

Митохондрии – хемотрофные **ксеносомы**, ассимилирующие энергию в процессе **аэробного** и, редко, **анаэробного дыхания**. Неспособны к автотрофной ассимиляции углерода.

Мицелий – 1. Вегетативное тело **гриба**, состоящее из тонких ветвящихся нитей (рис. 231). Различают **септированный мицелий** и **ценотический мицелий**. 2. Многократно ветвящаяся клетка некоторых представителей **филы Actinobacteria**, развивающаяся в несептированный мицелий. Актинобактерии, например, из рода *Streptomyces*, формируют **воздушный мицелий** и **субстратный мицелий** при росте на агаризованных **питательных средах**.

Мицетомы – органы ряда насекомых, сформированные из придатков задней кишки и содержащие эндосимбиотические организмы (**простейшие, дрожжи, прокариоты**).

Мишень – биологический объект (**ген, молекула, клетка эукариот, клетка прокариот, ткань**), который интересует исследователя.

Многорядная нить – **трихом у прокариот**, состоящий из более чем одного ряда клеток в результате их деления в нескольких плоскостях.

Множественное деление, или дробление – размножение одноклеточных **цианобактерий** порядка *Pleurocapsales* с помощью особых клеток – **баеоцитов** (рис. 93). При дроблении **материнская клетка** образует от трех до двадцати **дочерних клеток** малого размера, обладающих собственным **чехлом** или лишенным чехла. Баеоциты далее превращаются в зрелые клетки, или макроциты, размножающиеся **бинарным делением** либо путем дробления. Перед дроблением **материнская клетка** растет и увеличивается в размере.

Мобилизация – передача от одной бактериальной клетки к другой либо хромосомных **генов**, либо генов **неконъюгативных плазмид** с участием **конъюгативных плазмид** или **конъюгативных транспозонов**.

Мобильная антенна фототрофных бактерий – периферическая **светособирающая антенна**, обладающая механической подвижностью в плоскости мембраны, что позволяет ей реориентироваться по отношению к реакционному центру **фотосинтетического аппарата**.

Модель ауторепрессора – модель молекулярного механизма регуляции событий клеточного цикла у **прокариот**, согласно которой синтез **белка (DnaA)**, участвующего в инициации **репликации хромосомы**, на очень ранней стадии, подвержен ауторегуляции.

Модель нуклеотидной преграды – модель молекулярного механизма ре-

гуляции событий **клеточного цикла** у **прокариот**, согласно которой клеточное деление не может произойти в зоне, где присутствует ДНК.

Модель перестройки муреина «рост снизу вверх» – стратегия перестройки муреина, позволяющая бактериям с **грамположительным морфотипом** увеличиваться в размере, делиться и изменять форму при **дифференцировке** (рис. 30). Согласно принятой модели в муреине, состоящем из многих слоев, возможно поочередное удаление в слоях фрагментов «старого» муреина и заполнение образовавшихся брешей новыми донорными цепями муреина. В структурной перестройке принимают участие **автолизины**, производящие локальные разрывы, и **транспептидазы**, восстанавливающие **пептидные связи**.

Модель перестройки муреина «три в обмен на один» – структурная перестройка муреина, позволяющая бактериям с **грамотрицательным морфотипом** увеличивать размер клетки, размножаться и изменять форму в процессе **дифференцировки** (рис. 30). При перестройке однослойного муреина под старый акцепторный участок подслаивается новый донорный триплет. Два триплета – старый и новый – связываются по краям **пептидными связями**, после чего из акцепторного участка удаляется центральная часть, а донорный триплет «вдвигается» в монослой муреина, увеличивая площадь его поверхности. Локальные разрывы при перестройках муреина осуществляют **автолизины**, а пептидные связи возобновляют **транспептидазы**.

Модель репликона – модель молекулярного механизма регуляции событий **клеточного цикла**, согласно которой расхождение хромосом во время клеточного цикла у **прокариот** обеспечивается некой гипотетической специфической структурой, присутствующей в **цитоплазматической мембране**.

Модификация – временная, наследственно не закрепленная изменчивость организма, возникающая под воздействием факторов среды. Модификационная изменчивость не затрагивает генетической конституции организма и утрачивается при прекращении действия вызвавших ее факторов.

Модификация оснований – химическое изменение **азотистого основания** в кодирующей последовательности, приводящее к изменению **кодона**.

Модулон – совокупность **оперонов** и **регулонов**, уровень экспрессии которых изменяется под воздействием известного **лиганда**, общего для разных регуляторных **белков**.

Молекула – независимо существующая структурная единица вещества, сохраняющая его свойства и состоящая из одинаковых или разных **атомов**.

Молекулы адгезии – поверхностные структуры клеток, обеспечивающие межклеточные взаимодействия (чрезвычайно важны в развитии иммунных реакций и **воспаления**). Включают следующие семейства: **селектины**, муциноподобные **адрессины**, **интегрины**, суперсемейство **иммуноглобулинов**.

Молекулы МНС, или антигены главного комплекса гистосовместимости – большая группа мембранных **гликопротеинов** (рис. 268), которые имеют высокую **иммуногенность**, обеспечивают уникальность каждого организма и участвуют в реализации иммунных реакций. МНС подразделяется

на 3 класса. МНС I класса имеются во всех клетках. Они обеспечивают уникальность каждого организма и в основном участвуют в реакциях **клеточного иммунитета** на внутриклеточные и тканевые **антигены** (**вирусы**, клетки **опухоли**, **простейшие**, внутриклеточные бактерии). МНС II класса присущи иммунокомпетентным клеткам – **лимфоцитам и макрофагам**. Они в основном участвуют в реакциях **гуморального иммунитета** на внеклеточные антигены (бактерии). Продуктами генов III класса являются отдельные компоненты **комплемента**, **фактор некроза опухолей** (ФНО α и ФНО β) и др.

Молекулярная биология – наука, изучающая механизмы хранения, передачи и реализации **генетической информации**, а также структуру и функции **белков** и **нуклеиновых кислот**.

Молекулярная диагностика заболеваний – выявление молекулярно-биологическими методами **патогенного микроорганизма**, специфического вещества или измененной нуклеотидной последовательности, которые ответственны за то или иное заболевание.

Молекулярная экология – новая стратегия изучения генетического разнообразия микроорганизмов в природных сообществах без выделения отдельных организмов в чистую культуру, а только лишь на основании анализа отдельных фрагментов их генетического материала.

Молекулярные ископаемые – биомолекулы, сохраняющиеся после смерти клетки почти без изменений.

Молекулярные часы – расчет времени **дивергенции** сравниваемых организмов, основанный на признании постоянного во времени темпа изменения последовательности **аминокислот** в молекулах **белков**.

Молочнокислые бактерии – гомо- и гетероферментативные молочнокислые бактерии из родов *Lactobacillus*, *Leuconostoc*, *Streptococcus*, *Pediococcus*, *Sporolactobacillus*, *Bifidobacterium* и других, получающие энергию в процессе **брожения**. Имеют **грамположительный морфотип**, неподвижны, **аэротолерантны**. Кислород используют в биосинтетических оксигеназных реакциях. Характеризуются сложными пищевыми потребностями и нуждаются в готовых **аминокислотах**, **витаминах** и т.п. Весьма широко распространены там, где могут обеспечить свои потребности в питательных субстратах. Их много в молоке и во всех молочных продуктах, на поверхности растений и разрушающихся растительных масс, в желудочно-кишечном тракте и на слизистых оболочках животных и человека, и т.д. Используются при приготовлении молочнокислых продуктов, сливочного масла и сыра, при квашении овощей, в сельском хозяйстве для силосования кормов, при производстве молочной кислоты, применяемой в различных отраслях легкой, пищевой и фармацевтической промышленности и др. (табл. 37).

Моль – единица количества вещества, определяемая количеством содержащихся в физической системе тождественных структурных элементов (**атомов**, **молекул**, **ионов**). В одном моле содержится столько же структурных элементов, сколько атомов в нуклиде углерода ^{12}C массой 0,012кг, т.е. $6,022 \cdot 10^{23}$.

Моляльный (m) раствор – раствор, в котором один **моль** вещества растворен в 1000 г воды.

Молярный (M) раствор – раствор, в котором один **моль** вещества растворен в 1000 мл раствора.

Молярный коэффициент АТФ – показатель эффективности метаболических процессов в периодической культуре. Отражает соотношение между **урожаем** и количеством **молей** синтезированного АТФ.

Молярный коэффициент субстрата – показатель эффективности метаболических процессов в периодической культуре. Отражает соотношение между количеством **молей** ассимилированного углерода и количеством молей израсходованного субстрата.

Монимолимнион – нижние слои **гиполимниона** в **озерах меромиктического** типа, не участвующие в обмене водными массами с поверхностными водами. В монимолимнионе постоянно сохраняются анаэробные условия и накапливаются газы микробного происхождения – CO₂, CH₄ и другие.

Моновирусы – **вирусы** с фрагментированным РНК-геномом, у которых полный набор фрагментов генома в виде отдельных **нуклеокапсидов** заключен в общий **суперкапсид**, то есть входит в состав одного **вириона**.

Моноинфекция – **инфекционная болезнь**, вызванная одним **видом** микроорганизмов.

Моноклональные антитела – **антитела**, однородные по всем показателям и синтезируемые одним клоном **плазмоцитов**. **In vitro** продуцируются **гибридомами** – клеточными гибридами, полученными при слиянии нормальных **антителообразующих клеток** с **миеломной** опухолевой клеткой, способной к неограниченному росту. В настоящее время получен огромный набор моноклональных антител практически ко всем значимым **эпитопам**, в частности к рецепторам **иммунокомпетентных клеток**. Применяются в **иммунодиагностике** и **иммунотерапии** (рис. 272).

Мономеры – низкомолекулярные соединения, служащие исходным материалом для синтеза **полимеров**.

Мономорфный клеточный цикл – совокупность процессов, происходящих в интервале между двумя клеточными делениями и не сопровождающихся клеточной **дифференцировкой**. При этом **дочерние клетки** могут отличаться между собой по размеру и форме.

Моноксигеназы – **ферменты** класса **оксиредуктаз**, включающие в молекулу субстрата один **атом** кислорода.

Монополярные монотрихи – **прокариоты**, имеющие один **жгутик** на одном из полюсов клетки (рис. 54А).

Монополярные политрихи – **прокариоты**, имеющие на одном из полюсов клетки более чем один **жгутик** (рис. 54Б).

Моносахариды – **углеводы**, имеющие структуру открытой цепи, состоящие из одного остатка сахара и содержащие гидроксильные группы, а также либо альдегидную группу, либо кетогруппу.

Монотрофы – высокоспециализированные организмы, использующие единственный субстрат или немногие его производные.

Моноциты – крупные клетки миелоидного ряда, являющиеся предшественниками **макрофагов**. Циркулируют в кровотоке 1–2 дня, а затем мигрируют в различные ткани и дифференцируются в резидентные **макрофаги** и **дендритные клетки**. Вырабатывают ряд **цитокинов**, обладают фагоцитарной активностью и, в ряде случаев, оказывают регуляторное влияние на функции других клеток (например, **Т-** и **В-лимфоциты**).

Морские прокариоты – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea*, растущие в диапазоне концентраций NaCl от 2,5 до 5,0%, при оптимуме около 3,5%, и заселяющие воды Мирового океана.

Морской снег – зоны скопления органических субстратов в открытом океане.

Мортмасса – масса органического вещества, в которой выделяют отпад (сухостой, омертвевшие органы растений), опад (листья и стебли, находящиеся на поверхности почвы трупы животных, «мертвые» клетки микроорганизмов), торф, детрит.

Морфовар – штаммы одного вида, отличающиеся от **типового штамма** по морфологическим признакам.

Морфогенез прокариотной клетки – морфологические превращения клетки, неразрывно связанные с процессами роста.

Морфоскелет, или собственно цитоскелет – структуры клетки **прокариот**, ответственные за целостность **клеточной оболочки** и индивидуальную форму бактерий и архей. Морфоскелет представлен **эндоскелетом**, т.е. системой цитоплазматических филаментов, и **экзоскелетом** – **клеточной стенкой**.

Мочевая кислота – гетероциклическое азотсодержащее органическое соединение. Конечный продукт белкового обмена млекопитающих, пресмыкающихся, насекомых и птиц. Мочевая кислота разрушается под влиянием **гидролаз** ряда микроорганизмов до воды и **мочевины**, которая далее быстро разлагается под действием **уреазы** на NH_3 , CO_2 и H_2O .

Мочевина – диамид угольной кислоты, содержащий 47% азота. Мочевина присутствует в окружающей среде в качестве продуктов жизнедеятельности человека, животных, **грибов** или как удобрение. Она образуется также при распаде аргинина, **пуринов**, гиппуровой и **мочевой кислот** и т.д. Разлагается бактериями и **грибами**, синтезирующими фермент **уреазу**, до NH_3 , CO_2 и H_2O .

Мукополисахарид – **полисахарид**, построенный из повторяющейся единицы **дисахарида**, одним из остатков которого служит **аминосахар**, например, **гепарин**.

Мукопротеины – сложные **белки**, содержащие кислый **мукополисахарид**.

Мультивирусы – **вирусы** с фрагментированным РНК-геномом, у которых отдельные фрагменты генома входят в состав разных **нуклеокапсидов**. Инфекционной единицей в данном случае будет сообщество нескольких **вирионов**, несущих разные фрагменты молекулы **РНК**.

Мультиморфный клеточный цикл – совокупность процессов, происходящих в интервале между двумя клеточными делениями и сопровождающихся клеточной дифференцировкой с образованием клеток различных типов.

Мультипартитный геном прокариот – геном одной клетки, распределенный между разными по размеру хромосомами прокариот, каждая из которых может быть однокопийной или многокопийной. Например, мультипартитный геном имеют *Rhodobacter sphaeroides* (две кольцевые хромосомы) или *Vibrio cholerae* (три кольцевые хромосомы).

Мультипартитный симбиоз – симбиоз, в котором участвуют несколько партнеров.

Мультиферментная система – последовательность связанных между собой ферментов, участвующих в определенном метаболическом пути.

Муравьинокислое брожение, или смешанное брожение – тип брожения, вызываемый энтеробактериями и протекающий по пути гликолиза с образованием газов (H_2 , CO_2), кислот (ацетат, лактат, сукцинат, формиат) и нейтральных (ацетоин, этанол, 2,3-бутандиол) продуктов, главным из которых выступает формиат ($HCOOH$) (рис. 136). По аналогии с уксуснокислым брожением (рис. 135), муравьинокислое также имеет двухфазный характер. В первую фазу пируват подвергается расщеплению с образованием формиата и ацетил-КоА, который превращается в ацетат. Это позволяет энтеробактериям ассимилировать энергию в форме АТФ путем фосфорилирования АДФ на уровне субстрата. Энергетический выход процесса составляет три молекулы АТФ (две на стадии гликолиза и одна на стадии образования ацетата). На второй – происходит биосинтез нейтральных продуктов через ацетолактат, синтезированный из двух молекул пирувата. Ацетолактат превращается в ацетоин, который может восстановиться до 2,3-бутандиола, либо окислиться в диацетил. В свою очередь этанол образуется из ацетил-КоА, а CO_2 и H_2 – из формиата. К энтеробактериям относятся представители фила *Proteobacteria*, родов *Erwinia*, *Klebsiella*, *Proteus*, *Serratia*, *Yersinia*, *Escherichia* и других, обитающие в почве, на растительной мортмассе, в кишечнике человека и животных, водных экосистемах.

Муральная спора – аскоспора или конидия, имеющая вертикальные или горизонтальные септы.

Муреин актинобактерий группы «mycolata» – один из основных компонентов муреин-миколил-арабиногалактанового сакулуса клеточной оболочки у актинобактерий группы «mycolata». За исключением коринебактерий (например, возбудитель дифтерии) в муреине «mycolata» N-ацетилмурамовая кислота в N-положении содержит не ацетил, а остаток гликолевой кислоты [$CH_2(OH)COOH$]. Другой особенностью муреина «mycolata» является то, что боковые пептидные цепи могут быть соединены между собой как через остатки диаминомасляной кислоты и D-аланина, так и через остатки только диаминомасляной кислоты.

Муреин примордиальный – тонкий внутренний субслой муреина в эндоспоре. Примыкает к внутренней цитоплазматической мембране зрелой

эндоспоры. Примордиальный муреин сохраняется при прорастании эндоспоры и по строению идентичен муреину вегетативной клетки.

Муреин эндоспоры – слой муреина, лежащий между двумя **цитоплазматическими мембранами** зрелой эндоспоры – наружной и внутренней. Состоит из двух слоев: муреина «**примордиального**» и «**кортекса**».

Муреин, или пептидогликан – главная структурная единица **клеточных оболочек** подавляющего большинства членов домена *Bacteria*. Представляет собой гигантский полимер, состоящий из параллельно ориентированных, спирализованных гликановых цепей, связанных друг с другом при помощи поперечных олигопептидных цепочек (рис. 30). Боковые олигопептидные цепи соединены друг с другом напрямую или через вставочные полипептидные мостики (рис.31). Вследствие такого строения муреина образуется сетчатая **молекула** в виде мешка – **саккулуса**, обволакивающего клетку. Гликановый блок муреина построен из повторяющихся остатков двух аминокислот – **N-ацетилглюкозамина** и **N-ацетилмурамовой кислоты**, соединенных β -1,4-гликозидными связями. Боковые **олигопептидные** цепи представляют собой три- или тетрапептиды и весьма разнообразны. Состоят из **аминокислот** в L- и D- форме (L-аланина, D-глутамина и др.). В их состав также входят **диаминокислоты** (L, D-диаминопимелиновая, L-орнитин и др.). В зависимости от строения олигопептидных цепей и особенности связи между ними выделяют два типа муреина – А и В, каждый с несколькими подтипами. У бактерий с **грамотрицательным морфотипом** муреин обычно однослойный (редко 2 – 3-слойный), у бактерий с **грамположительным морфотипом** муреин, чаще всего, состоит из 20 – 50 слоев и связан с **тейхоевыми, липотейхоевыми** или **тейхуроновыми кислотами**. Муреин содержит много шивок и представляет собой молекулярное сито, в ячейках которого помещаются **ферменты** и **ионы**.

Мутагенез – искусственное получение **мутаций** с помощью физических или химических **мутагенов**. Один из важнейших приемов экспериментальной генетики. В селекции микроорганизмов мутагенез используют для получения высокопродуктивных промышленных **штаммов** микроорганизмов.

Мутагенез in vitro – обработка **мутагенами** выделенного фрагмента ДНК («локализованный» мутагенез) с усилением вероятности **мутаций** конкретного **гена** (частота мутаций может возрастать за счет использования высоких доз мутагена, которые недопустимы **in vivo** из-за **мутаций летальных**).

Мутагенез инсерционный – **мутация**, вызванная вставкой нового генетического материала в нормальный **ген**, например, **ретровируса** в хромосомную ДНК.

Мутагенез радиационный – **мутация**, вызванная ионизирующим излучением (рентгеновское, **ультрафиолетовое излучение** и т.п.) и приводящая к образованию димеров **пиримидина**.

Мутагенез сайт-специфический, или олигонуклеотид-направленный мутагенез – внесение **in vitro** **мутации** в конкретный **сайт** клонированной

последовательности. Позволяет идентифицировать функциональные участки в молекулах **белков** и получать белки с заранее заданными свойствами.

Мутагены – химические (этилендиамин, колхицин и др.), физические (рентгеновские и гамма-лучи, нейтроны, **ультрафиолетовое излучение**) или биологические факторы (например, старение), вызывающие **мутации**.

Мутаза – **фермент**, катализирующий перенос химической группы в пределах одной **молекулы** или между молекулами.

Мутант – организм, измененный в результате **мутации** и, как правило, отличающийся от исходной формы (дикого типа).

Мутация – спонтанное или индуцированное изменение первичной структуры **генов**, не связанное с **рекомбинацией** и проявляющееся наследственно закрепленной утратой или изменением какого-либо признака, или группы признаков.

Мутация адаптивная – **мутация**, обеспечивающая выживание микробной **популяции** в экстремальных условиях, сложившихся в занимаемой **эко-нише**.

Мутация блоковая – **мутация**, приводящая к одновременному мутированию группы смежных **генов**.

Мутация вредная – **мутация**, изменяющая аминокислотную последовательность и способствующая образованию функционально неполноценных **белков**.

Мутация вторичная – **мутация**, отменяющая эффект первичной (супрессорной) мутации.

Мутация индуцированная – **мутация**, возникающая вследствие целенаправленной обработки микробной **популяции** химическими и физическими **мутагенами** (радиация, температура, химические агенты и др.).

Мутация летальная – **мутация**, характеризующаяся полной утратой клеткой **прокариот** способности синтезировать жизненно важные для нее **ферменты**, структуры и т.п., в результате чего она погибает.

Мутация миссенс, или мутация «с изменением смысла» – мутация, приводящая к появлению в полипептиде иной **аминокислоты** и, соответственно, нового **белка**, за счет изменения кодирующей нуклеотидной последовательности.

Мутация обратная – **мутация**, завершающаяся возвратом от мутантного **фенотипа** к исходному.

Мутация полезная – **мутация**, изменившая аминокислотную последовательность белкового продукта в пользу появления **белка** более функционально эффективного, чем предыдущий.

Мутация скрытая, или мутация без изменения смысла – мутация, не вызывающая изменения аминокислотной последовательности **белка**, вследствие сохранения у мутировавшего **триплета** способности кодировать ту же самую **аминокислоту**, что и исходный триплет, например, при замене УУЦ на УУУ (оба триплета кодируют фенилаланин).

Мутация со сдвигом рамки считывания, или мутация-фреймшифт – мутация, связанная с потерей или вставкой отдельных пар нуклеотидов в кодирующей последовательности. Приводит к нарушению триплетного генетического кода и к изменению позиции рамки считывания, что ведет к изменению информационного смысла всех кодонов, расположенных ниже по ходу транскрипции.

Мутация соматическая – мутация, возникающая только в соматической клетке.

Мутация спонтанная – мутация, возникающая в популяции прокариот спонтанно без воздействия мутагенов.

Мутация структурная – мутация, приводящая к изменению линейного порядка генов.

Мутация точковая – мутация, затрагивающая одну пару нуклеотидов в молекуле ДНК. Может быть обусловлена выпадением, заменой или вставкой пары нуклеотидов.

Мутация хромосомная – крупная перестройка в отдельных фрагментах ДНК, затрагивающая несколько генов. Возникает как результат дупликации, инверсии, инсерции и др.

Мутация-нонсенс, или мутация «антисмысловая» – мутация, приводящая к синтезу укороченного полипептида за счет образования одного из трех терминирующих кодонов (УАГ, УАА, УГА). Нонсенс-мутация может также вызывать разобщение процессов транскрипции и трансляции.

Мутовка – пучок конидиогенных клеток, расположенных радиально, подобно спицам колеса, например, у грибов из рода *Verticillium*.

Мутон – наименьшая единица хромосомы, изменение которой может привести к мутации.

Мутуализм – форма взаимовыгодного симбиоза, при которой связь между партнерами является облигатно-обязательной, то есть существование обоих партнеров или одного из них невозможно без компаньона.

Муцины – высокомолекулярные гликопротеины, входящие в состав секретов слизистых желез. Защищают эпителиальные клетки от механических повреждений, микроорганизмов, токсинов, протеаз и т.д.

Мышьяковая анаэробная хемолитотрофия – тип энергетического метаболизма, основанный на превращении арсенита (AS^{3+}) в арсенат (AS^{5+}). Акцептором в данном процессе является нитрат, восстанавливающийся до нитрита: $H_2AsO_3^- + NO_3^- \rightarrow H_2AsO_4^- + NO_2^-$. Освободившаяся энергия ассимилируется в форме Pmf. Бактерии, осуществляющие мышьяковую хемолитотрофию, относятся к классу *Gamma*proteobacteria, филе *Proteobacteria*.

НАД, или никотинамид-адениндинуклеотид – кофермент разнообразных цитозольных дегидрогеназ (рис. 110). Передает электроны, полученные от окисленного органического субстрата, эндогенному редокс-ферменту – НАД-дегидрогеназе, которая, в свою очередь, передает их в электрон-транспортную цепь.

НАД-дегидрогеназы-1 – ферменты, относящиеся к группе НАДН: хинон-оксидоредуктаз и функционирующие в **донорном**, т.е. низкопотенциальном участке **электрон-транспортной цепи**. НАД-дегидрогеназы имеют **сайт сопряжения** и создают трансмембранный электрохимический потенциал – **Pmf**, но не **Smf**. Присутствуют у бактерий, архей и в **митохондриях**.

НАД-дегидрогеназы-2 – ферменты, относящиеся к группе НАДН: хинон-оксидоредуктаз, у которых отсутствует **сайт-сопряжения**. Они не создают трансмембранный электрохимический потенциал, т.е. **Pmf** или **Smf**.

НАДФ, или **никотинамид-адениндинуклеотидфосфат – кофермент** ряда **дегидрогеназ**, катализирующих окислительно-восстановительные реакции (рис. 110). НАДФ принимает **протоны** и **электроны** от окисляемого соединения и передает их на другие вещества. Молекула НАДФ построена из амида никотиновой кислоты и **аденина**, связанных между собой цепочкой, состоящей из двух остатков **D-рибозы** и двух остатков фосфорной кислоты. Третий остаток фосфорной кислоты связан со вторым атомом углерода D-рибозы.

Наивные Т-клетки – лимфоциты, прошедшие внутритимусовую дифференцировку от **пре-Т-клеток** до зрелых **Т-лимфоцитов** и покинувшие **тимус**, но еще не встретившие **антиген** и поэтому не вступившие в **иммунный ответ**. Выделяют две субпопуляции наивных Т-лимфоцитов: **Т-киллеры** и **Т-хелперы**. Контакт наивных Т-лимфоцитов с антигеном обеспечивает их дальнейшее развитие с образованием функционально активных **эффекторных клеток**.

Нанограмм (нг) – единица измерения массы, равная 1×10^{-9} г.

Нанометр (нм) – единица длины, равная 10 ангстрем, или 10^{-3} мкм, или 10^{-9} м.

Наружная мембрана – структурный компонент **клеточной оболочки** бактерий, обладающих **грамотрицательным морфотипом** (рис. 34). Наряду с **цитоплазматической мембраной** наружная мембрана принадлежит к числу **унитарных мембран**, но в отличие от нее асимметрична и имеет особый молекулярный состав. Внутренний полумембранный листок наружной мембраны построен из **фосфолипидов** и **белков**, а внешний, как правило, сформирован **липополисахаридами**. Исключение составляют **цианобактерии** и нейсерии, у которых наружный полумембранный листок образован одновременно из **липополисахаридов** и **фосфолипидов**. В наружной мембране имеются постоянно раскрытые гидрофильные поры, что не дает возможности поддерживать на ней разность электрохимических потенциалов катионов H^+ или Na^+ и запастись энергией в форме **Pfm** или **Smf** соответственно. Наружная мембрана не принимает участия в **конструктивном метаболизме**, но участвует в **таргетинге** и секреции **белков**, **липидов** и **полисахаридов**. В ее состав включены **пермеазы** и **гидролазы**. Наружная мембрана отвечает за ряд важных клеточных функций: формирует **периплазматическое пространство** наряду с цитоплазматической мембраной; вместе с **клеточной стенкой** выступает в роли ригидного слоя; участвует в **транспорте** питательных веществ в клетку, экспорте **метаболи-**

тов, секретирует **белки**, экскретирует **токсины** и **антибиотики**; обеспечивает неспецифическую **адгезию**, взаимодействуя с **антителами** и рецепторами клеток **прокариот**, **эукариот** и **бактериофагов**; не пропускает в **периплазматическое пространство** крупные **гидрофильные** и **гидрофобные** молекулы и т.д.

Наружная мембрана актинобактерий группы «mycolata» – наружная бислойная липидная мембрана **клеточной оболочки** у **актинобактерий группы «mycolata»**, структурно и функционально аналогичная **наружной мембране** бактерий с **грамотрицательным морфотипом**, но отличная по химическому составу. Наружная мембрана «mycolata» не содержит **липопротеин Брауна**, поэтому она ковалентно связана с **муреином** за счет полигликозидной цепи миколил-арабиногалактана, а не с помощью полипептидной цепи. Кроме того, между **цитоплазматической мембраной «mycolata»** и наружной мембраной не формируются зоны адгезии (**контакты Байера**). Цитоплазматический полумембранный листок наружной мембраны «mycolata» образован из плотноупакованных периферических углеводородных цепей **миколовых кислот** (входят в состав муреин-миколил-арабиногалактанового саккулуса), ориентированных перпендикулярно клеточной поверхности. Экзоплазматический полумембранный листок построен из **свободных липидов**, **гликопептидолипидов** и **липоолигосахаридов**, характерных для «mycolata». Наружная мембрана «mycolata» содержит мало **белков** и обладает низкой текучестью.

Нарушение комплементарности – наличие в двухцепочечной молекуле ДНК одной или нескольких пар некомплементарных оснований.

Наследственная изменчивость – изменения, возникающие у **прокариот** в результате **рекомбинации** генетического материала, при которой происходит частичное объединение **геномов** двух клеток. У прокариот известны три основных способа, приводящих к рекомбинации генетического материала: **конъюгация**, **трандукция** и **трансформация**.

Наследственная форма прионных заболеваний – результат **мутаций** (в том числе соматических) гена *prnp*, кодирующего синтез **прионного белка PrP^c** в организме человека. К настоящему времени известно 20 мутаций гена *prnp*, достоверно связанных с прионными заболеваниями. Так, например, генотип *prnpD 178N* ассоциируется с фенотипом **фатальной семейной бессонницы**, а генотип *prnpD 178N-129V* – с фенотипом наследственной формы **болезни Крейтцфельда – Якоба**.

Наследственность – постоянство специфических структурных и функциональных свойств организма на протяжении многих поколений.

Нативный – естественный, натуральный, неповрежденный при исследовании. Термин, используемый в биологии для описания **аминокислот**, **белков**, **нуклеиновых кислот** в естественном состоянии, в противоположность состоянию, обусловленному **денатурацией**.

Невесомый попарно-групповой метод с использованием средних значений в систематике – метод кластеризации **операционно-таксономических единиц** на основе величин сходства, в котором берется простое среднее ариф-

метическое из величин сходства по двум группам, причем каждому сходству придается равный вес. Результаты кластерного анализа представляют в виде дендрограммы, служащей основой для определения таксономического положения организмов, исходя из численных связей операционно-таксономических единиц.

Невирусные векторы – молекулы ДНК со свойствами **транспозонов** или вставочных последовательностей, используемые для переноса соответствующих **генов** в клетку-реципиент.

Негативная регуляция – тип регуляции, при котором **транскрипция гена** подавляется **регуляторным белком (репрессором)**. Соответственно при инактивации белка-регулятора структурные гены остаются в активном состоянии (рис. 101).

Негемовые железосодержащие белки – белки, содержащие железо, но не содержащие порфириновую группу.

Независимое распределение генов – распределение генов, локализованных на разных хромосомах, по гаплоидным гаметам с образованием всех возможных комбинаций генов.

Незрелая В-клетка – клетка, завершившая процесс В-клеточного развития в **костном мозге**, экспрессирующая поверхностный **IgM** и способная к миграции на периферию. Находится на стадии отбора на способность взаимодействовать с собственными **антигенами**.

Нейраминидаза – фермент, избирательно отщепляющий от различных **гликопротеинов, гликолипидов и полисахаридов** сиаловую (нейраминовую) кислоту и повышающий тем самым проницаемость различных тканей. Обеспечивает **инвазию** некоторых **патогенных микроорганизмов** и **вирусов** внутрь клеток и их распространение в межклеточных пространствах. Нейраминидазу продуцируют: **возбудители холеры** (*Vibrio cholerae*), **дифтерии** (*Corynebacterium diphtheriae*), **вирусы гриппа** и др.

Нейропробазия – распространение в организме **патогенных микроорганизмов** по отросткам нейронов.

Нейстон – совокупность устойчивых к действию **ультрафиолетового излучения** пигментированных бактерий, обитающих в поверхностной пленке воды на границе раздела воздух – вода.

Нейтрализм – отсутствие влияния друг на друга организмов, находящихся в составе одного **микробного сообщества**.

Нейтральные жиры – сложные эфиры жирных кислот, которые образуются в результате этерифицирования всех трех гидроксильных групп **глицерола**.

Нейтральные липиды – разнообразные по структуре и функциям соединения, синтезирующиеся из **ацетил-КоА** через образование C_5 -изопреноидных единиц, которые полимеризуются в изопреноиды. К изопреноидам прокариот относятся: **хиноны**, участвующие в транспорте **электронов**; ундекапренол и долихол, обеспечивающие перенос **моносахаридов** и **олигосахаридов** через мембрану; **каротиноиды** и **ретиаль**, поглощающие свет для использования

световой энергии; **сквален** и **гопаноиды**, поддерживающие стабильность **цитоплазматической мембраны** и др.

Нейтроны – электрически нейтральные частицы, входящие в состав **ядра атома с молекулярной массой**, примерно равной массе **протона**.

Нейтрофилы – тип полиморфно-ядерных **лейкоцитов**, которые являются основными **эффektorными клетками** острого **воспаления** на ранних этапах инфекционной агрессии. Большая часть нейтрофилов циркулирует в **крови**, меньшая – скапливается в капиллярах, кратковременно прикрепляясь к эндотелию. В таком состоянии нейтрофилы готовы немедленно покинуть кровеносное русло. Обладают высокой мобильностью, способностью к **фагоцитозу** и бактерицидным потенциалом.

Нейтрофилы прокариоты – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea*, лучше всего развивающиеся в среде при значении рН, близком к нейтральному (рН-7,0). Большинство природных мест обитания таких прокариот – пресноводные **экосистемы**, многие почвы, организм животных, растения и т.п. (табл. 18).

Нековалентные связи – слабые взаимодействия, возникающие между отдельными частями одной и той же **макромолекулы** или разными макромолекулами. В совокупности нековалентные связи определяют пространственную **конфигурацию** макромолекул, а также способы взаимодействия между ними. К нековалентным связям относят: **водородные, гидрофобные, ионные связи** и **силы Ван-дер-Ваальса**.

Неконкурентное ингибирование – тип ингибирования активности **ферментов**, которое не снимается при повышении концентрации субстрата.

Неконъюгативные, или нетрансмиссивные плазмиды – плазмиды, не способные модулировать **конъюгацию** и собственный перенос от одной клетки к другой. Существуют в клетке хозяина только в автономном состоянии. Содержат **гены репликации** и гены, детерминирующие какой-либо признак. Лишены генов переноса. Могут передаваться от клетки к клетке с помощью **бактериофагов, конъюгативных плазмид, конъюгативных транспозонов** и т.д.

Некристаллические магнитные включения – частицы сферической формы, окруженные однослойной белковой **неунитарной мембраной**. Характерны для представителей домена *Bacteria* и **экстремально галофильных архей**. Состоят из органического ядра и обогащенного железом матрикса (рис. 81А). Железо может быть заменено на хром или кобальт. Некристаллические магнитные включения обеспечивают: пассивное притяжение клеток к любому субстрату с магнитными свойствами; выполняют функцию депо железа; защищают клетки от токсического воздействия высоких концентраций растворимого катиона Fe^{3+} путем его частичного окисления в малорастворимый катион Fe^{2+} .

Некроз – гибель клеток или тканей в результате биологического, химического или физического повреждения (на уровне мембран, реже в цитоплазме). Клеточный дебрис, который образуется при **некрозе**, удаляется **фагоцитами**.

Некротизирующий фасцит – прогрессирующая **инфекционная болезнь**, которая проявляется **некрозом** тканей кожи, мягких тканей и фасции. Причиной некротизирующего фасцита являются **стрептококки группы А**, а также некоторые другие бактерии с **грамположительным** и **грамотрицательным морфотипами**.

Некультивируемые формы бактерий – особое жизнеспособное, но не культивируемое состояние **сапротрофных** и **патогенных микроорганизмов**, при котором происходит глубокая **дифференцировка** клетки. Для некультивируемых форм характерны падение содержания **РНК** и **АТФ**, уменьшение мембранного потенциала, синтез **белков**, не продуцируемых в норме, и т.д. Несмотря на это, бактерии приобретают устойчивость к физическим и химическим воздействиям. Некультивируемые формы рассматривают как адаптивную реакцию прокариот, в основе которой лежит перестройка **метаболизма** клетки, адекватная новым условиям среды (табл. 19).

Неомицин – **антибиотик**, синтезируемый *Streptomyces fradiae* (фила *Actinobacteria*). Блокирует синтез **белка** в клетке, связываясь с **рибосомами**, что приводит к неправильному считыванию **генетического кода**.

Неполное окисление низкомолекулярных органических субстратов – частичное окисление простых органических веществ **облигатно аэробными** бактериями, протекающее с выделением в среду продуктов неполного окисления – органических кислот, оксикислот, кетонов и даже **аминокислот**. Такой процесс осуществляют **уксуснокислые бактерии**, способные при избытке спирта (р. *Acetobacter*) или сахаров (р. *Gluconobacter*) окислять их с образованием уксусной кислоты.

Неполярная группа – **гидрофобная** группа (например, углеводородная).

Непрямые Na^+ -транспортеры – **мембранные биотрансформаторы**, создающие **Smf** по схеме: **Pmf**→Smf или **АТФ**→Smf. Например, **Na^+ -транслоцирующая F_0F_1 – АТФаза/АТФ-синтаза** – создает Smf за счет гидролиза АТФ, а **Na^+ /H⁺-антипортер** создает Smf за счет Pmf, выполняя функцию непрямого Na^+ -транспортера. Например, у **алкалифилов**, таким образом, обеспечиваются синтез АТФ, активный **транспорт** и **подвижность** (табл. 14).

Несбалансированный рост клетки прокариот – вызванное стрессом (смена **экониши**, истощение питательных веществ) непропорциональное увеличение на уровне отдельной клетки количества каких-либо ее структур. Например, в клетке в одностороннем порядке может увеличиться количество **рибосом** или **интрацитоплазматических мембран**.

Несовместимость плазмид – неспособность двух различных **плазмид** стабильно сосуществовать в одной клетке прокариотного **хозяина**. Классификация по принципу несовместимости отражает сходство и различие генетических систем плазмид, контролирующих **репликацию** и **сегрегацию**. В связи с этим принадлежность плазмид к определенной группе несовместимости далеко не всегда коррелирует с фенотипическими свойствами. Плазмиды одной группы несовместимости могут быть совместимы с плазмидами из других групп.

Нестандартные аминокислоты – производные одной из **стандартных аминокислот**, (например, 4-гидрооксипролин – производное пролина). Нестандартные аминокислоты присутствуют в клетках организма и входят в состав некоторых **белков**, например, γ -карбоксихлутаминовая кислота включена в состав белка-протромбина, ответственного за свертывание **крови**.

Неунитарные мембраны бактерий и архей – оболочки специализированных органелл клетки **прокариот**, состоящие из монослоя **белка** или **липида**. Выполняют функцию барьера, а также служат докинг-площадкой для отдельных ферментов **конструктивного метаболизма**. Неунитарные мембраны не содержат транспортных систем и систем для создания **Pmf** и **Smf**. Образуются путем самосборки адаптивно, редко – конститутивно. К неунитарным белковым мембранам относятся оболочки **газовых везикул, полигидроксиалканоатных гранул, карбоксисом, экстрацеллюлярных газовых баллонов**, а липидным – оболочка **хлоросом**.

Нефропатия – поражение почечных канальцев и паренхимы почек различной этиологии (нефропатия: диабетическая, септическая, инфекционная, гипертензивная и др.).

Нефротический синдром – специфический **симптомокомплекс**, характеризующийся массивными **отеками**, повышением содержания **белка** в моче, нарушением белково-липидного и водно-солевого обмена. Нефротический синдром является следствием многих заболеваний, при которых почки вовлекаются в патологический процесс (**артрит ревматоидный, системная красная волчанка, туберкулез, сифилис, актиномикоз, малярия, амилоидоз** и др.).

Нециклический перенос электронов – индуцированный светом перенос электронов от воды к **НАДФ⁺** в процессе **оксигенной фототрофии**.

Нециклический путь окисления ацетил-КоА – расщепление $\text{CH}_3\text{-CO-SKoA}$ на метильную (CH_3) и карбонильную (COOH) группы с их последующим окислением до CO_2 .

Нитевая минус РНК – однонитевая **вирусная РНК**, не обладающая функциями **иРНК** и не способная транслировать **генетическую информацию** непосредственно на **рибосомы**. Синтез иРНК у таких вирусов осуществляется в зараженной клетке на матрице минус-нитевой РНК с помощью вирусоспецифического фермента транскриптазы, который присутствует в составе **вирионов** (табл. 27).

Нитевая плюс РНК – однонитевая **вирусная РНК**, обладающая функциями **иРНК**. Способна непосредственно переносить закодированную в ней информацию на **рибосомы** и служить матрицей для синтеза вновь образующихся вирионных РНК и **белков** (табл. 27).

Нитратная и нитритная регуляция анаэробного дыхания – процессы, осуществляемые при участии двух гомологичных и взаимодействующих друг с другом двухкомпонентных сигнальных систем, которые регулируют нитрат- и нитритзависимую **экспрессию** генов. Состоят из проводников сигнала (**NarX** и **NarQ**) и регуляторов ответа (**NarL** и **NarP**). При взаимодействии в **периплазма-**

тическом пространстве белков NarX и NarQ с анионами NO_3^- и NO_2^- происходят изменения их **конформации**, которые передаются на регуляторы ответа NarL и NarP. В результате этого регуляторы ответа изменяют свою **конформацию** и приобретают способность связываться с регуляторными участками оперонов-мишеней. Это открывает экспрессию **оперонов** таких ферментов, как **нитратредуктазы, фумаратдегидрогеназы** и т.д.

Нитратное дыхание – тип энергетического метаболизма, включающий процесс восстановления нитрата в нитрит с помощью нитратредуктазы. Нитрат в анаэробных условиях выполняет роль **акцептора электронов**, которые поступают в индуцибельную **электрон-транспортную цепь** от окисляемых соединений – либо органических (процесс ведут **хемоорганогетеротрофы**), либо неорганических (процесс осуществляют **хемолитоавтотрофы**). Энергия ассимилируется в форме **Pmf**.

Нитратные вакуоли – уникальные структуры, ограниченные **унитарной мембраной**. Используются морскими **хемолитотрофными** бактериями из родов *Thiomargarita*, *Thioploca*, *Beggiatoa* для запасания нитратов (NO_3^-), которые, в свою очередь, выступают конечными **акцепторами электронов** при анаэробном окислении сульфида (H_2S). В результате NO_3^- восстанавливается до NH_3 или N_2 .

Нитратредукция ассимиляционная – восстановление нитратов до NH_4^+ , в реакции: $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NH}_4^+$, требующей затраты энергии в форме **АТФ** и **восстановительных эквивалентов**. NH_4^+ расходуется в процессах **биосинтеза** на образование азотсодержащих компонентов клетки у **прокариот, грибов и водорослей**.

Нитраты – соли азотной кислоты.

Нитритное дыхание, или дыхательная аммонификация нитрита – анаэробный энергодающий процесс, при котором NO_2^- превращается в NH_4^+ за один этап без образования свободных промежуточных продуктов. При дыхательной аммонификации нитрита **электроны** от окисляемого субстрата, главным образом, формиата или H_2 , переносятся через пул **хинонов** (менахиноны) на индуцибельную нитритзависимую **электрон-транспортную цепь**, состоящую из акцепторного блока, т.е. **нитритредуктазы** и донорного блока, – это **формиатдегидрогеназы** или **гидрогеназы**. Акцепторный и донорный блоки заякорены в **цитоплазматической мембране** при помощи **цитохромов** в и с. Энергия ассимилируется в форме **Pmf**. Электрический и осмотический компоненты Pmf создаются при действии электрон-протонофорной петли.

Нитритредуктаза – фермент, катализирующий за один этап восстановление нитритного аниона (NO_2^-) до NH_3 без образования свободных промежуточных продуктов в процессе «дыхательной аммонификации нитрита» или **нитритного дыхания**. В этом случае связанный азот переходит из более подвижной формы в менее подвижную, в связи с тем, что катион NH_4^+ сильнее связывается почвенными коллоидами, чем NO_2^- и NO_3^- .

Нитриты – соли азотистой кислоты.

Нитрификация – процесс последовательного биологического окисления аммиака (NH_3) до **нитритов** и **нитратов**.

Нитрифицирующие бактерии – одноклеточные (палочки, сферы, извитые, дольчатые и т.д.), неподвижные или подвижные с помощью экзоплазматических **жгутиков** бактерии с **грамтрицательным морфотипом**, размножающиеся **бинарно-эквивалентно** или **почкованием**. **Облигатные аэробы** и, редко, **микроаэрофилы**. **Хемолитоавтотрофы**, использующие энергию окисления NH_3 (нитрозобактерии из **филы *Proteobacteria***) или NO_2^- (нитробактерии из **фил *Proteobacteria* и *Nitrospirae***) для синтеза органических веществ из CO_2 , т.е. осуществляют **хемосинтез** и **азотную автотрофию**. Присутствуют во всех **эконишах**, где образуется NH_3 и имеется O_2 . Играют важную роль в круговороте азота.

Нитрогеназа – ключевой фермент **диазотрофии**, представляющий собой металлопротеиновый комплекс, обеспечивающий восстановление молекулярного азота до аммиака с затратой шестнадцати молекул **АТФ** в форме магниевой соли в реакции: $\text{N}_2 + 8\text{H}^+ / 8\text{e}^- + 16\text{MgATP} + 2\text{H}^+ \rightarrow 2\text{NH}_4^+ + \text{H}_2 + 16\text{MgADP} + 16\text{P}$. Нитрогеназа состоит из двух компонентов (рис. 204): 1. МоFe-белка (динитрогеназа), в активном центре которого происходит восстановление N_2 , а также и других субстратов: ацетилен (C_2H_2), метилизоцианид ($\text{CH}_3\text{-CN}$); цианамид ($\text{H}_2\text{N-CN}$) и других; 2. Fe-белка, содержащего серу (редуктаза динитрогеназы) и обеспечивающего перенос **электронов** к МоFe-белку. Нитрогеназа одновременно выполняет роль **гидрогеназы**, в результате чего побочным продуктом является H_2 (рис. 205). Фермент крайне чувствителен к молекулярному кислороду, что объясняет наличие у **диазотрофов** особых механизмов защиты нитрогеназы от высокого парциального давления O_2 . Помимо молибденовых нитрогеназ известны «ванадиевая» нитрогеназа и «железная» (в составе отсутствует и Мо, и V).

Нитрозогуанидин – один из наиболее сильных химических **мутагенов**.

Ниша – комплекс специфических условий обитания **прокариот** и **эукариот**.

НК-клетки, или натуральные киллеры – большие зернистые **лимфоциты**, способные самостоятельно распознавать клетки-мишени (ауто-, алло- и ксеногенные клетки **опухоли**), а также клетки, инфицированные **вирусами**, бактериями и **простейшими**, и уничтожать их после установления прямого контакта с помощью специальных белков – **перфоринов**. Белки встраиваются в мембрану клетки-мишени и образуют в ней «пору». Это приводит к выравниванию ионного состава между цитоплазмой клетки и окружающей средой, следствием чего является гибель клетки-мишени. Цитолитическую активность натуральных киллеров усиливают **цитокины**. НК-клетки являются важным фактором врожденного **иммунитета**.

Нодулины – соединения, определяющие специфичность **клубеньковых бактерий** в отношении растения-хозяина (рис. 194). В соответствии со временем **экспрессии** нодулины подразделяются на ранние, работающие со стадии инициации инфекционного процесса и вплоть до формирования клубенькового

примордия, и поздние, функционирующие со стадии выхода бактерий из **инфекционной нити** в цитоплазму растительных клеток.

Нодулирующие diaзотрофы – недавно открытые азотфиксирующие симбиотические бактерии из классов *Alphaproteobacteria* и *Betaproteobacteria* (фила *Proteobacteria*), способные заражать бобовые растения, произрастающие в зоне умеренного и тропического климата, с формированием клубеньков на листьях и корнях (рис. 202). Согласно филогенетическому анализу нодулирующие бактерии принадлежат к родам: *Methylobacterium*, *Ensifer*, *Devosia*, *Ralstonia*, *Cupriavidus*, *Ochrobactrum*, *Phyllobacterium*.

Нозерн-блоттинг – перенос молекул **РНК**, подвергнутых электрофорезу, с геля на твердую подложку (нитроцеллюлозный или нейлоновый фильтр) с последующей **ДНК-РНК-гибридизацией**.

Нозоареал – участок или совокупность территорий, на которых регистрируются или регистрировались в прошлом активные очаги **инфекционных болезней**.

Нозокоминимальная, или внутрибольничная инфекция – **инфекционная болезнь**, при которой заражение пациента происходит внутри лечебно-профилактического учреждения.

Нозологическая форма болезни – конкретная **инфекционная болезнь** (например, **грипп, коклюш, дифтерия**), обособляемая на основе известной причины, механизмов развития, типичных признаков и характерного поражения органов и тканей и т.д.

Нокардии – неподвижные, палочковидные бактерии, обладающие **грам-положительным морфотипом**, в цикле развития которых присутствует мицелиальная стадия. Хорошо развитый, ветвящийся, слабо септированный субстратный **мицелий** по мере старения распадается на палочковидные или кокковидные элементы. Некоторые представители нокардий образуют слабо развитый воздушный мицелий, на котором формируются цепочки спор – **конидий**. **Аэробы** или **факультативные анаэробы**. **Хемоорганогетеротрофы с аэробным дыханием**, реже **брожением**. Большинство свободноживущих нокардиоформ являются **сапротрофами**, обитающими в разных типах почв и разлагающими органические соединения, в том числе и **гумус**. Нокардиоформы также живут в водных **экосистемах**, организме кровососущих насекомых и т.д. Ряд нокардий является возбудителями нокардиозов человека (бронхопневмония с **абсцессами** или без них, системные абсцессы мозга, почек и других органов, поверхностные кожные и подкожные абсцессы, поражение глаз и т.п.). Среди них также описаны возбудители заболеваний растений (например, образование галлов на чернике). Нокардии вызывают биоповреждения подземных сооружений. К нокардиям относят представителей **фила Actinobacteria**, класса *Actinobacteria*, порядка *Actinomycetales*, подпорядка *Corynebacterineae*, семейства *Nocardiaceae*, родов *Nocardia*, *Rhodococcus* и др.

Номенклатура – сборник правил наименования **таксонов**, например, международный кодекс номенклатуры бактерий. Дает названия группам или

организмам, принадлежащим к этим группам. Включает термины двух типов: названия категории **таксонов** (основные: **вид, род, семейство, порядок, класс, фила, домен**) и собственные названия отдельных таксонов, например, род *Staphylococcus*, семейство *Pseudomonadaceae*, порядок *Methanococci*, класс *Clostridia*.

Номенклатура бинарная – частное правило, в соответствии с которым каждый вид имеет название, состоящее из двух латинских слов. Первое слово означает **род** и пишется с заглавной буквы, а второе определяет конкретный **вид** этого рода, называется видовым эпитетом и пишется со строчной буквы, например, *Haloarcula quadrata*.

Номинализм – теория, отрицающая реальность таксономических категорий (**вид, род, семейство** и др.) и рассматривающая их как «артефакты» научного сознания.

Нонсенс-кодон – кодон, который не кодирует ни одну из **аминокислот**, а указывает место окончания синтеза полипептидной цепи.

Нормальная микрофлора человека – совокупность **микробных сообществ**, сформировавшихся в определенных органах и тканях в процессе эволюции в результате отбора микроорганизмов, максимально приспособившихся к условиям жизни в организме **хозяина**. Основными отделами организма человека, заселяемыми микроорганизмами, являются: кожные покровы, воздухоносные пути, желудочно-кишечный тракт, мочеполовая система. Многие ткани и органы здорового человека, несообщающиеся с внешним миром, свободны от микроорганизмов и являются стерильными. К ним относятся **кровь, лимфа**, внутренние органы, головной и спинной мозг и др. Такая стерильность обеспечивается **клеточным и гуморальным иммунитетом**. Микробные сообщества, заселяющие организм человека, характеризуются относительным постоянством. Вместе с тем на их качественный и количественный состав могут влиять различные факторы: возраст, пол, состав и качество пищи, курение, алкоголь, характер деятельности, взаимоотношения между членами сообщества (антагонистические, синергические и др.) и т.д. Организм здорового человека в норме содержит сотни видов микроорганизмов, среди которых доминируют представители **домена Bacteria. Грибы, простейшие и вирусы** представлены значительно меньшим числом видов. Многие из бактерий являются **сапротрофами** – комменсалами. Но бывает, что в состав нормальной микрофлоры 10% клинически здоровых лиц входят, например, **менингококки и пневмококки**, вызывающие у остальных 90% людей **менингиты, пневмонии и септицемии**.

Носители – 1. Структурированный материал (пластмасса, микропористое стекло и т.п.), используемый для выращивания на нем **прокариот** и **эукариот** или для иммобилизации **белков** и **ферментов**. 2. Высокомолекулярные белки, с которыми ковалентно связывают неиммуногенные антигены (**гаптены**) с целью получения специфического ответа на последние.

Носитель инертный – структурированный материал, обладающий низкой

химической активностью и используемый в аффинной хроматографии для **иммобилизации клеток, ферментов** и т.д.

Нуклеаза S₁ – фермент, специфически расщепляющий одноцепочечную ДНК и используемый в **генной инженерии**.

Нуклеазы – ферменты, способные гидролизовать межнуклеотидные связи в **нуклеиновых кислотах**. Нуклеазы участвуют в удалении чужеродных нуклеиновых кислот в клетке, регуляции синтеза и распада нуклеиновых кислот в клетках и т.д.

Нуклеиновые кислоты – природные линейные гетерополимеры, в которых остатки **нуклеотидов** соединены между собой в определенной последовательности фосфодиэфирными связями. Последовательность нуклеотидов определяет первичную структуру нуклеиновых кислот. Нуклеиновые кислоты присутствуют в клетках всех живых организмов. Они выполняют функции по хранению и передаче **генетической информации** и участвуют в механизмах реализации генетической информации в процессе синтеза клеточных **белков**. Различают: **ДНК** – дезоксирибонуклеиновую кислоту, в состав которой входит углевод **D-дезоксирибоза**; и **РНК** – рибонуклеиновую кислоту, содержащую углевод **D-рибозу** (рис. 66, 67, 70).

Нуклеозид – гликозид, состоящий из **азотистого основания** (**пурина** или **пиримидина**), ковалентно связанного с пятиуглеродным сахаром (**пентозой**). Если сахаром является **D-рибоза**, то мы имеем дело с рибонуклеозидом, а если **D-дезоксирибоза**, то с дезоксирибонуклеозидом. В клетках **прокариот** и **эукариот** присутствуют следующие нуклеозиды: **аденозин, гуанозин, цитидин, уридин** и **тимидин** (рис. 69).

Нуклеозиддифосфат-киназа – фермент, катализирующий перенос концевого фосфата с нуклеозид-5'-трифосфата на нуклеозид-5'-дифосфат.

Нуклеоид – хромосома у **прокариот**, не отграниченная **цитоплазматической мембраной** от **цитоплазмы** (рис. 72).

Нуклеокапсид – вирусная частица, состоящая из **нуклеиновой кислоты** и **белковой оболочки** – **капсида**.

Нуклеопротеиды – сложные комплексы, состоящие из простых **белков** и нуклеиновых кислот – **ДНК** или **РНК** (у вирусов).

Нуклеотидная асимметрия хромосом прокариот – неравномерное распределение **нуклеотидов** по длине ДНК-дуплекса или между **комплементарными** цепями ДНК.

Нуклеотидный состав ДНК – показатель инфраструктуры ДНК. Выражается соотношением содержания **гуанина** и **цитозина** (в молярных %) в молекуле ДНК к содержанию **аденина** и **тимина**. У **прокариот** этот показатель колеблется от 16,5 (*Candidatus Carsonella ruddii*) до 83% (*Micrococcus radiophilus*). Существует зависимость между нуклеотидным составом ДНК и способностью прокариот переносить стресс.

Нуклеотиды – фосфорные эфиры **нуклеозидов**. Состоят из **азотистого основания** (**пурина** или **пиримидина**), пятиуглеродного сахара (**D-рибоза** или

D-дезоксирибоза) и одного или нескольких остатков фосфорной кислоты. Нуклеотиды являются структурными единицами **нуклеиновых кислот** и многих **коферментов** (рис. 66, 67).

Нуклеофильная группа – богатая электронами группа с сильно выраженной способностью отдавать электроны группам, испытывающим в них недостаток.

Нумерическая таксономия – компьютерный метод расположения организмов по **таксонам** на основе большого числа **признаков фенотипических** без учета **филогении** таксонов. Основная идея метода – равноценность всех признаков, характеризующих организм. Согласно принципам нумерической таксономии, степень сходства организмов рассматривается как функция количества совпадающих признаков, а оценка и классификация организмов основываются на корреляции признаков (рис. 1, 2).

Облигатные анаэробы – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea*, энергетический и конструктивный метаболизм у которых происходит без участия кислорода. В присутствии кислорода в среде анаэробы быстро погибают.

Облигатные аэробы – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea*, для роста которых кислород необходим в высоких концентрациях (40–100%).

Облигатные паразиты – организмы, утратившие некоторые метаболические функции и не способные существовать вне организма хозяина. Им необходим постоянный и обильный приток **метаболитов** от хозяина.

Облигатные психрофилы – микроорганизмы, растущие и размножающиеся в диапазоне температур от -12° до $+20^{\circ}\text{C}$ с оптимумом ниже $+15^{\circ}\text{C}$. Медленно размножаются при низких температурах (табл. 27, рис. 154, 155). Например, **время генерации** *Psychrobacter ingrahamii*, живущего в переохлажденных солевых растворах в линзах при -12°C , составляет 12 дней. Облигатные психрофилы обитают в **экосистемах** с постоянно низкой температурой, где ее колебания незначительны (льды, почвы вечной мерзлоты, морены и т.д.).

Облигатные термофилы – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea* с максимальной температурой роста около 70°C , температурным оптимумом $60\text{--}70^{\circ}\text{C}$ и нижней температурой роста около 42°C (рис. 154).

Облигатный – термин, определяющий состояние или условие, обязательное для данного организма. Например, **облигатный аэроб** или **облигатный анаэроб**.

Обнаружение вирусов в инфекционном материале – этап диагностического исследования, осуществляемый с помощью методов: иммунной электронной микроскопии; иммунофлуоресценции; гемагглютинации; ПЦР; гемадсорбции и др.

Обновление клетки прокариот – замена старых структур клетки новыми.

Обработка отходов – биологическое разложение органических соединений.

Обратная реакция непрямой гемагглютинации (обратная РНГА) – реакция гемагглютинации, основанная на способности антигенов взаимодействовать с антителами, фиксированными на эритроцитах, которые при этом агглютинируют. Реакции этого типа применяются при диагностике инфекционных болезней, выявления повышенной чувствительности к антибиотикам и т.п.

Обратная транскриптаза – РНК-зависимая ДНК-полимераза, синтезируемая вирусами и использующая молекулу РНК в качестве матрицы для синтеза комплементарной цепи ДНК.

Обратная транскрипция – способ транскрипции у ретровирусов, осуществляемый с помощью обратной транскриптазы. При участии этого фермента на матричной одноцепочечной вирусной РНК последовательно синтезируется одна нить минус-ДНК, с которой копируется цепь плюс-ДНК. Далее обе нити ДНК (+ и –) соединяются с формированием двухцепочечной ДНК, которая интегрируется в клеточный геном. В результате образуется новая рекомбинантная ДНК, которая при участии клеточной ДНК-зависимой РНК-полимеразы транскрибируется в вирусную +РНК. Часть молекул +РНК используется для образования геномов дочерних популяций, а часть подвергается сплайсингу с образованием иРНК для синтеза структурных белков и ферментов.

Обратный транспорт электронов – направленный против термодинамического градиента потенциала поток электронов, осуществляемый с расходом энергии на этот процесс части энергии в виде P_{mf} , созданной в ходе прямого транспорта электронов от донора к акцептору (O_2) в результате работы электрон-транспортной цепи (рис. 121). За счет обращенного транспорта электронов некоторые хемолитоавтотрофы синтезируют восстановительные эквиваленты (НАДН, НАДФН). Например, у железобактерий редокс-потенциал пары Fe^{2+}/Fe^{3+} выше, чем у пары НАД(Ф)/НАД(Ф)Н, в силу чего образование восстановительных пиридиннуклеотидов у них путем прямой передачи электронов от железа находится под термодинамическим запретом. Поэтому в этом случае периплазматический цитохром c_{552} восстанавливает не цитохром оксидазу aa_3 , которая переносит электроны на O_2 , а цитохром bc_1 -комплекс. Последний передает электроны мембраносвязанной НАДН-гидрогеназе.

Обсидиан Пул – горячий источник Йеллоустоунского национального парка США. Содержит высокие концентрации Fe^{2+} , H_2S , H_2 и CO_2 . Микробное сообщество Обсидиан Пул обитает в области нейтральных значений pH при температуре 74–93°C. В Обсидиан Пул открыто свыше 40 ранее неизвестных прокариот – представителей домена *Bacteria* и домена *Archaea* из фил *Crenarchaeota* и *Euryarchaeota*.

Обучение Т-клеток – процессы положительной и отрицательной селекции развивающихся тимоцитов. Положительный отбор проходят незрелые Т-клетки, способные отвечать на антигенные пептиды, ассоциированные

ОБЩ

с собственными молекулами МНС. Отрицательному отбору с последующей гибелью подвергаются Т-клетки, которые отвечают на собственные антигены МНС.

Общая микробная обсемененность (ОМО) – количество микроорганизмов в 1 мл жидкости, в 1 г твердого вещества, в 1 м³ воздуха или на 1 см² поверхности.

Общее микробное число (ОМЧ) – количественный показатель зараженности бактериями объектов окружающей среды. Представляет собой число мезофильных **аэробных** и **факультативно анаэробных** бактерий, содержащихся в исследуемом образце (в 1 мл жидкости или 1 г твердого субстрата, или на 1 см² поверхности) и образующих колонии при выращивании на питательном агаре при t 37°C в течение 24 часов.

Общие *nod*-гены (*nod ABC*) – гены **клубеньковых бактерий**, ответственные за образование основных структур **нодулинов**, а именно, липоолигосахаридов, содержащих хитоолигосахаридную цепь с тремя-пятью β-1,4-связанными остатками **N-ацетилглюкозамина**. Гены *nod ABC* обеспечивают образование **клубеньков**.

Общие колиформные бактерии (ОКБ) – палочки с **грамотрицательным морфотипом**, оксидаза-отрицательные, не образующие спор, способные расти на дифференциальных лактозных средах и ферментировать **лактозу** до кислоты, альдегида и газа при температуре 37°C в течение 24–48 часов.

Объектив – основной оптический элемент **микроскопа**, представляющий собой многолинзовую короткофокусную систему, от качества которой зависит изображение объекта. Объектив формирует обратное (перевернутое) изображение объекта с определенным увеличением. Далее это изображение дополнительно увеличивается при помощи **окуляра**.

Объемный процент – количество миллилитров вещества в 100 миллилитрах объема смеси.

Однокомпонентные Pmf или Smf-зависимые симпортеры и антипортеры – гидрофобные **белки**, использующие при транспорте субстратов электрохимический потенциал катионов Na⁺ или H⁺. Симпортеры осуществляют импорт субстратов, а антипортеры вовлечены в их экспорт. Например, широко распространены **Pmf-** или **Smf-**зависимые симпортеры **сахаров** (арабиноза, галактоза, ксилоза и т.д.) и **аминокислот** (аланин, валин, тирозин, триптофан, глутамат и т.д.), а также антипортеры γ-лактона и т.д.

Одноосновная кислота – кислота, диссоциирующая с образованием только одного **протона**.

Однорядный трихом – ветвящийся или неветвящийся **трихом**, в котором клетки расположены в один ряд.

Одноцепочечный разрыв – разрыв фосфодиэфирной связи между соседними **нуклеотидами** в одной цепи **ДНК**.

Одонтогенные заболевания – группа гнойно-воспалительных поражений околозубных тканей (**периодонтиты**, **остеомиелиты** челюстей, **абсцессы**

и т.д.). Одонтогенные заболевания вызывают бактерии, населяющие полость рта, – **стафилококки, стрептококки**, актинобактерии (фила *Actinobacteria*), бактероиды (фила *Bacteroidetes*) и др.

Озера амиктические – водоемы в полярных областях с никогда не перемешивающейся водой, поскольку их ледяной покров не тает.

Озера димиктические – водоемы в зоне умеренного климата, в которых вода перемешивается весной и осенью от поверхности до донных осадков за счет **турбулентной конвекции**.

Озера дистрофные – водоемы с низким уровнем первичной продукции, со слегка кислыми и мягкими водами, богатые гуминовыми кислотами.

Озера мелководные ледниковые – водоемы, сформировавшиеся в процессе проседания пород, покрывающих ледник.

Озера меромиктические – глубоководные водоемы, в которых перемешивание не всегда охватывает всю толщу воды, в связи с чем нижние слои **гиполимниона**, названные **монолимнион**, не участвуют в обмене с поверхностными водными массами.

Озера мономиктические теплые – водоемы, в которых перемешивание воды по всей толще происходит один раз в летнее время года.

Озера мономиктические холодные – водоемы, в которых перемешивание воды по всей толще происходит однократно и только в зимний период.

Озера пресные глубоководные – водоемы, образовавшиеся в результате тектонической деятельности.

Озера провального типа – водоемы, возникшие на месте воронки, появившейся, в свою очередь, за счет обвала осадочных пород – известняка, гипса или каменной соли, вымываемых грунтовыми водами.

Озера суффозионные – водоемы, образовавшиеся в мелких, блюдцеобразных впадинах, остающихся после выщелачивания солей из почвогрунтов, отложившихся на месте бывших морских бассейнов.

Озера талассофильные – водоемы, возникшие при испарении морской воды, либо воды из внутренних водоемов и др.

Окислительное дезаминирование аминокислот – эндергоническая реакция с участием **НАД-дегидрогеназ**, катализирующих окисление **аминокислот** до органических кислот и NH_3 . Например, окисление аланина до **пирувата** и NH_3 (аланиндегидрогеназа) или глутамата до 2-оксоглутарата и NH_3 (**глутаматдегидрогеназа**).

Окислительное фосфорилирование – образование **АТФ** из **АДФ** и неорганического фосфата, сопряженное с транспортом **электронов** по **электрон-транспортной цепи** при окислении химических соединений.

Окислительные биопруды, или лагуны – простейшие и наиболее дешевые системы ступенчатой **биологической очистки сточных вод**, с искусственной или естественной **аэрацией**. В окислительных прудах микроорганизмы находятся во взвешенном состоянии и в осадке. Помимо **прокариот**, в прудах присутствуют **простейшие**, черви, коловратки, насекомые и другие **эукарио-**

ты. Снабжение кислородом осуществляется за счет **диффузии** и фотосинтетической активности водных растений.

Окислительный пентозофосфатный цикл, или цикл Варбурга-Дикенса-Хориккера – полностью сбалансированная циклическая последовательность реакций, протекающих в цитоплазме и обеспечивающих окисление **глюкозы** или глюконата до CO_2 с образованием **восстановительных эквивалентов** в форме НАДФН. Энергетическая эффективность процесса составляет тридцать шесть молекул **АТФ** на одну молекулу нефосфорилированной глюкозы (рис. 139). В окислительном пентозофосфатном цикле выделяются два этапа. На первом, окислительном, экзогенная глюкоза, поступающая в цикл, превращается в глюкозо-6-фосфат. Еще 5 молекул глюкозо-6-фосфата имеют «эндогенное» происхождение. Все шесть молекул глюкозо-6-фосфата в последующем окисляются сначала до 6-фосфоглюконата, а затем через 3-кето-6-фосфоглюконат до рибулозо-5-фосфата. При переходе к неокислительной ветви шесть молекул рибулозо-5-фосфата претерпевают реакции изо- и эпимеризации и обратимо превращаются в ксилулозо-5-фосфат и рибозо-5-фосфат. Все три типа субстратов – ксилулозо-5-фосфат, рибулозо-5-фосфат и рибозо-5-фосфат находятся между собой в динамическом равновесии. На неокислительной ветви цикла они рекомбинируются таким образом, что происходит регенерация пяти молекул глюкозо-6-фосфата, которые вместе с «экзогенной» молекулой глюкозо-6-фосфата замыкают цикл. Шестая молекула глюкозы окисляется до диоксида углерода в реакции: $6 \text{ глюкозо-6-фосфат} + 12\text{НАДФ} + 7\text{H}_2\text{O} \rightarrow 5 \text{ глюкозо-6-фосфат} + 6\text{CO}_2 + 12\text{НАДФН} + \text{Фн}$. Пентозофосфатный цикл является эффективным способом получения энергии в форме **Pmf** у **аэробных** бактерий (например, у представителей **филы *Proteobacteria***) и, кроме того, служит источником субстратов для биосинтезов, в которых участвуют **интермедиаты** цикла: эритрозо-4-фосфат, рибулозо-5-фосфат и седогептулозо-7-фосфат.

Окислительный стресс – комплекс сублетальных изменений, вызванных повышенным содержанием в клетке окислительных реагентов (прооксиданты) и пониженным содержанием восстановительных реагентов (**антиоксиданты**). При окислительном стрессе повышается концентрация свободных радикалов, запускающих цепь неконтролируемых реакций, в результате которых повреждаются **нуклеиновые кислоты, ферменты** и мембранные **липиды**.

Окклюзия – нарушение проходимости кровеносных и лимфатических сосудов в результате закрытия их просвета на каком-то участке.

Окрашивание – подготовка образца для исследования с использованием **микроскопа**. Осуществляется с применением **красителей**, усиливающих контрастность изображения и окрашивающих клетку полностью или только ее определенные структуры.

Окрашивание витальное – окрашивание живых клеток микроорганизмов «прижизненными» **красителями** – метиленовым синим, нейтральным красным и др.

Окрашивание дифференциальное – способ окраски микроорганизмов, при котором отдельные структуры клетки окрашиваются разными **красителями**.

Окрашивание по Граму – метод дифференциальной окраски бактерий, отражающий их тинкториальные свойства и позволяющий разделить бактерии на две группы – грамположительные (Гр⁺) и грамотрицательные (Гр⁻). Метод предложен в 1884 г. датским ученым Хансом Христианом Грамом и заключается в последовательной обработке мазка кристаллическим фиолетовым, раствором иода и спиртом. Бактерии, сохраняющие сине-фиолетовую окраску после обработки спиртом, получили название грамположительных, а обесцвевшиеся в результате вымывания спиртом комплекса красителей – грамотрицательных.

Окрашивание простое – способ окраски микроорганизмов, при котором для окрашивания всей клетки используется один **краситель**.

Оксигеназы – **ферменты**, катализирующие реакцию прямого присоединения одного или двух атомов кислорода к акцепторной органической молекуле.

Оксигенная фототрофия – тип **фототрофии**, при котором **донором электронов** для нециклической **электрон-транспортной цепи** служит H₂O, а побочным продуктом является O₂ (рис. 123, 124). При оксигенной фототрофии в состав **фотосинтетического аппарата** входят два взаимодействующих друг с другом различных **реакционных центра (ФС I и ФС II)** в комбинации с различными **светособирающими антеннами**. Оксигенная фототрофия характерна для **цианобактерий (фила *Cyanobacteria*)**.

Оксидоредуктазы – многочисленный класс **ферментов**, катализирующих все окислительно-восстановительные реакции процессов **энергетического метаболизма**, сопровождающиеся переносом **электронов** или **протонов** с одной молекулы на другую. К оксидоредуктазам относятся **дегидрогеназы (НАД, НАДФ, ФАД), цитохромы (a, a₃, b, c, c₁)** и др.

Октаэдр – одна из форм структурной организации **бактериофагов, вирионы** которых представляют собой правильный многогранник с 8 гранями и 6 вершинами.

Окуляр – элемент **микроскопа**, обращенный к глазу. Представляет собой оптическую систему, состоящую из двух линз – **глазной (верхней) и собирающей (нижней)**, заключенных в металлическую оправу. Предназначен для построения микроскопического изображения на сетчатке.

Окуляр-микромметр – аппарат для определения размеров микроскопических объектов, представляющий собой стеклянную пластину со шкалой 5мм, разделенную на 50 делений.

Олиго... – первая часть сложных слов, указывающая на малое количество или на немногочисленность чего-либо.

Олигомерный белок – белок, состоящий из двух или нескольких **полипептидных цепей**.

Олигомеры – полимеры с относительно низкой молекулярной массой, например, синтетические смолы и т.д.

Олигонуклеотид – короткий (6–10 нуклеотидов) сегмент одноцепочечной ДНК или РНК. Обычно получают химическим путем.

Олигонуклеотидные зонды – короткие ДНК-последовательности (длинной не более 50 нуклеотидов), способные гибридизоваться с комплементарными участками хромосом в лизатах колоний, в препаратах нуклеиновых кислот и даже в целых клетках. Используются при клинической диагностике патогенных микроорганизмов, идентификации микроорганизмов в природных эконишах, для изучения эндобионтов и паразитов, которых не удается культивировать в лабораторных условиях, и т.д.

Олигопептиды – продукты расщепления белков внеклеточными протеазами; состоят из нескольких аминокислотных остатков.

Олигосахариды, или олигосахара – сахара, распадающиеся при гидролизе на несколько (от 2 до 10) моносахаров, например, сахароза (глюкоза и фруктоза), лактоза (глюкоза и галактоза) и др.

Олиготрофные водные экосистемы – моря и озера, бедные элементами минерального питания и организмами, и, следовательно, с низкой продукцией.

Олиготрофы – медленно растущие прокариоты, эволюционно приспособленные к эксплуатации экониш с постоянно низкой концентрацией питательных веществ и низким потоком энергии. Рост олиготрофов обеспечивается высокоэффективными транспортными системами и экономным расходом полученного вещества и энергии.

Онкогенез – процесс трансформации нормальных клеток в злокачественные.

Онкогенные вирусы – вирусы, способные в виде провируса встраиваться в хромосомный аппарат клетки, вызывать его трансформацию и создавать опухолевый фенотип. В настоящее время выявлено более 200 видов ДНК- и РНК-геномных онкогенных вирусов, входящих в состав различных семейств. Они вызывают развитие опухолей у различных животных (птиц, грызунов, травоядных, плотоядных) и человека.

Онкогенные ДНК-геномные вирусы – вирусы семейств *Papovaviridae*, *Herpesviridae* и *Hepadnaviridae*, вызывающие развитие опухолей у человека. Содержат в своем геноме особый трансформирующий *onc*⁺ген (онкоген). Внедрение вируса, несущего *onc*⁺ген в хромосому клетки, в виде провируса придает ей способность к неконтрольному размножению, вследствие чего происходит опухолевая трансформация.

Онкогенные РНК-геномные вирусы – онкогенные ретровирусы семейства *Retroviridae*, подсемейства *Oncovirinae*, вызывающие у различных позвоночных развитие опухолей трех групп: солидных опухолей (саркомы, карцинома); острых лейкозов (лимфомы, миелобластомы) и хронического лимфоидного лейкоза (рис. 222). Онкогенный потенциал онковирусов обусловлен наличием обратной транскриптазы, обеспечивающей образование из ви-

русной РНК ДНК-геномного провируса, способного после интеграции в клеточный геном «захватывать» клеточный протоонкоген. Вирус, захвативший протоонкоген, становится **onc⁺-вирусом**, способным оказывать прямое трансформирующее действие на клетки, которые начинают бурно размножаться.

Онкогены (onc⁺ген) – особые трансформирующие гены, присутствующие в геноме некоторых онкогенных ДНК- и РНК-содержащих вирусов. Онкогены обуславливают превращение нормальных клеток **эукариот** в злокачественные. Действие онкогенов реализуется посредством кодируемых ими онкобелков. Онкогены не кодируют репродукцию жизненно важных для вируса белков. Их утрата не лишает вирус способности репродуцироваться в чувствительных клетках.

Онотогенез трихомных бактерий – период между двумя последовательно происходящими процессами фрагментации **трихома**.

Оогамия – слияние образующихся на одном и том же вегетативном теле **гриба** морфологически различных половых клеток – оогония и антеридия с формированием **ооспоры**.

Оомицеты (Oomycetes) – группа **грибов**, имеющих хорошо развитый, ветвящийся, многоядерный **мицелий ценотический**. Бесполое размножение оомицетов происходит с помощью подвижных **зооспор**, формирующихся в **зооспорангиях**. Половое размножение осуществляется по типу **оогамии** с образованием ооспор. Прорастая, ооспоры формируют зооспорангии с **зооспорами** (рис. 251, 252). Оболочки клеток оомицетов содержат не **хитин**, а **целлюлозу** и глюкан. К оомицетам относятся фитопатогенные грибы, вызывающие такие заболевания растений, как фитофтороз картофеля (*Phytophthora infestans*), мильдью, или ложномучнистая роса винограда, подсолнечника, хмеля (*Plasmopara viticola*), загнивание всходов различных сельскохозяйственных культур (*Pythium debaryanum*) и т.д.

Ооспора – спора **грибов**, образующаяся в результате слияния двух различных клеток.

Оператор – участок **ДНК**, непосредственно примыкающий к структурному **гену** и регулирующий его **транскрипцию** при участии **репрессора** или **активатора**.

Операционная таксономическая единица – обозначение объекта **классификации** в **нумерической таксономии** (как правило, **штаммы, виды**).

Оперон – группа сцепленных **генов**, функционально связанных между собой, использующих общий **промотор** и совместно регулируемых. Оперон состоит из гена-оператора, гена-промотора и двух или более структурных **генов**, расположенных последовательно в одной хромосоме. Оперон обычно контролирует синтез **ферментов**, характеризующих отдельные этапы одного **метаболического пути**. Экспрессия оперона, гены которого отвечают за **биосинтез**, репрессуется конечным продуктом биосинтетического пути, а экспрессия генов оперона, определяющего катаболический процесс, активируется субстратами данного процесса.

Опистотонус – спазм мышц при **столбняке**, опосредованный нейротоксическим действием бактериального экзотоксина (**тетаноспазмин**), когда позвоночник и конечности согнуты, а больной, находясь в горизонтальном положении, опирается на затылок и пятки.

Опорная клетка – основание **конидиеносца** у грибов.

Опоясывающий лишай – **инфекционная болезнь**, вызываемая β -герпесвирусами рода *Varicellovirus* и сопровождающаяся **лихорадкой** и высыпаниями на коже по ходу отдельных чувствительных нервов розовых пятен, трансформирующихся в болезненные **пузырьки**, наполненные жидкостью и окруженные четкой демаркационной зоной.

Оппортунистические микозы – группа **инфекций**, вызываемых **грибами-сапротрофами**, которые проникают в организм человека либо из окружающей среды (плесневые грибы), либо входят в состав **микробных сообществ** организма (р. *Candida*). Оппортунистические микозы характерны для лиц с различными нарушениями иммунологической резистентности и глубокими **иммунодефицитами** и не возникают у здоровых людей. Это связано с низкой **патогенностью** возбудителей. Большинство оппортунистических микозов протекает как **моноинфекция**, но известны и **инфекции смешанные**, возбудителями которых является сразу несколько видов грибов. К группе оппортунистических микозов относят: **аспергиллез**, **кандидоз**, **цефалоспориоз** и др. Среди СПИД-ассоциированных микозов отмечают **пневмоцистоз**, **мукомикоз**.

Оппортунистические микроорганизмы, или оппортунистические патогены – микроорганизмы, достаточно редко способные вызвать заболевание у нормального индивида, но инфицирующие лиц с нарушениями **иммунного статуса**. К ним относятся, например, **грибы** рода *Candida*, некоторые **микобактерии**, **синегнойная палочка**, **клебсиелла**, **ацинетобактер** и др.

Определение метаболических активностей микробных популяций – осуществляют путем измерения: скорости микробной продукции с использованием меченого тритием тимидина {[³H]-Тд}, который включается непосредственно в **ДНК** при биосинтезе и отражает скорость роста микроорганизмов в **популяции** или **прироста биомассы**; скорости **фотосинтеза (фототрофы)**; скорости дыхания – по выделению ¹⁴CO₂ при минерализации **прокариотами** органического вещества в данной **эконише**; активности **ферментов**, отражающей энзиматический потенциал либо всего сообщества (**дегидрогеназы**, **эстеразы**, **фосфатазы**), либо специфической части сообщества (**целлюлаза**, **хитиназа**, **нитрогеназа** и др.) и т.д.

Определение микробной биомассы – оценка путем измерения общего содержания **белка**, **ДНК**, **АТФ**, либо более специфических компонентов, таких как жирные кислоты, **хлорофилл (цианобактерии)**, **липиды**, **N-ацетилмурамовая кислота**, **хитин** (грибы). Часто при определении микробной биомассы используют методы с применением флуоресцентно меченых **антител**.

Определение численности микроорганизмов в природных образцах –

осуществляют путем прямого подсчета под **микроскопом** флуоресцентно окрашенных клеток, радиоавтографии клеток, меченных ^{14}C или ^3H , подсчета **колоний**, выросших на плотных **питательных средах** в **чашках Петри**, определения роста в жидкой среде с учетом разведения бактериальной суспензии и т.д.

Определитель Берги (1994 г.) – руководство для практической идентификации **прокариот** по таблицам, содержащим основные сведения о прокариотных **фенотипах**.

Опсонизация – процесс, облегчающий **фагоцитоз**. Обусловлен связыванием **опсонинов**, например (**IgG** и **C3b** компонент **комплемента**) с поверхностными **антигенами** бактерий, что приводит к захвату опсонизированных клеток **фагоцитами**, имеющими соответствующие специфические рецепторы (рис. 270, 271).

Опсонины – белки сыворотки крови, обеспечивающие прикрепление фагоцитирующих клеток (например, **макрофагов**) к поверхности **патогенных микроорганизмов**. Опсонины делают их поглощение более эффективным за счет стабильного взаимодействия с соответствующими рецепторами на мембране **фагоцита**. Опсонизирующим действием обладают: **C3b** компонент **комплемента**, **IgG** и, в отдельных случаях, **IgA** и **IgM**.

Оптимальная температура – достаточно узкий интервал температур ($2\text{--}5^\circ\text{C}$), в котором культура микроорганизмов имеет максимальную скорость роста.

Оптимальный массообмен – гомогенное распределение **молекул** и **клеток** в постоянном объеме **питательной среды**, обеспечиваемое перемешиванием и **аэрацией**.

Опухоли – новообразования в организме, вызванные избыточной **пролиферацией** клеток.

ОРВИ – острые респираторные вирусные инфекции.

Органическая жизнь – потенциально неограниченная экспансия полинуклеотидных матриц, копирование которых происходит в клетках или мультивариантных мембранных компартментах, способных к самовоспроизведению.

Органические вещества почвы – гумин, гуминовые кислоты и фульвокислоты. Составляют $>90\%$ органического вещества почвы.

Органические отходы промышленного, сельскохозяйственного или коммунального происхождения – смесь **углеводов**, **белков**, **липидов**, **гемицеллюлозы**, **целлюлозы**, **лигнина** и неорганических солей в широком интервале концентраций.

Органотропность патогенных микроорганизмов – способность **патогенных микроорганизмов** поражать определенные органы и ткани макроорганизма.

Органотрофы – **прокариоты**, использующие для питания органические субстраты в качестве **доноров электронов**.

Органы иммунной системы – система органов, обеспечивающая специфическую защиту организма от генетически чужеродных **антигенов**, а так-

же структурное и генетическое постоянство клеток организма. Органы иммунной системы человека подразделяют на центральные и периферические. В центральных органах (**костный мозг** и **тимус**) происходит дифференцировка клеток-предшественников, размножение и созревание **иммунокомпетентных клеток**, которые затем заселяют периферические органы. В периферических органах (**селезенка**, **лимфатические узлы**, лимфоидная ткань, ассоциированная со слизистыми и др.) зрелые **лимфоциты** взаимодействуют между собой, со вспомогательными клетками и антигенами. Взаимодействие центральных и периферических органов осуществляется через кровеносную и лимфатическую системы (рис. 273).

Орнитоз – острая **зоонозная** инфекция, характеризующаяся природной и хозяйственной очаговостью. **Источник инфекции** – домашние и дикие птицы (более 140 видов), выделяющие возбудителя (*Chlamydia psittaci*) с носовой слизью и экскрементами. Далее **хламидии** попадают на перья, пух, яйца и различные объекты окружающей среды. Основными путями передачи *C. psittaci* являются **воздушно-пылевой** и **воздушно-капельный**. Орнитоз характеризуется общей **интоксикацией** организма, высокой температурой (38–39°C), поражением эпителиальных клеток бронхов, бронхиол, легких, а также лимфоидной ткани и нервной системы. **Пневмония** развивается к 8–12-му дню болезни.

Ортологи – гомологичные гены в составе разных **геномов**.

Ортомиксовирусы (*Orthomyxoviridae*) – семейство пневмотропных вирусов, имеющих высокое сродство к слизистой оболочке верхних дыхательных путей. К этому семейству относятся вирусы **гриппа** из родов *Influenzavirus A*, *B* и *C*. Геном ортомиксовирусов представлен односторонней линейной минус нитевой РНК, состоящей из 8 отдельных фрагментов, из которых 7 кодируют синтез структурных белков, а восьмой – неструктурные белки, существующие только в инфицированных клетках. **Нуклеокапсид** организован по типу **спиральной симметрии**. **Суперкапсид** образован липидным бислоем, который пронизывают гликопротеиновые шипы, сформированные двумя субъединицами – **гемагглютинином** и **нейраминидазой**. Репликация ортомиксовирусов первично реализуется в цитоплазме инфицированной клетки, а синтез вирусной РНК происходит в ядре.

Осветление – удаление взвешенных частиц из раствора.

Осмолиты, или осмопротекторы – специфические низкомолекулярные растворенные органические соединения и некоторые **ионы**, накапливающиеся в клетке в условиях осмотического стресса для поддержания необходимого тургорного давления (рис. 156). Осморегуляторами у представителей **домена Bacteria** являются: бетаин, эктоин, некоторые **аминокислоты** и их производные, сахара и др. **Экстремально-галофильные археи** компенсируют высокое осмотическое давление среды путем аккумуляции в цитоплазме ионов K^+ .

Осмоз – тип **диффузии пассивной**, обеспечивающий **транспорт** воды через трансмембранный водный канал – аквапорин AqpZ (интегральный белок).

Аквапорин играет важную роль в осморегуляции свободноживущих бактерий и архей.

Осмотаксис – активное перемещение **прокариот** в область с оптимальной водной активностью или оптимальной осмомолярностью среды.

Осмотический шок – нарушение, произошедшее в клетке при помещении ее в гипертонический или гипотонический раствор.

Осмотическое давление – избыточное давление со стороны раствора, препятствующее поступлению растворителя из менее концентрированного раствора в более концентрированный раствор через разделяющую их мембрану, непроницаемую для растворенных веществ.

Осмоторантные микроорганизмы – бактерии, археи и **грибы**, способные переносить высокие концентрации растворимых веществ, но лучше всего растущие при более низком **осмотическом давлении**.

Осмофилы – обобщенное название организмов, способных расти на средах с высоким содержанием органических веществ, т.е. с высоким **осмотическим давлением**. Например, высокое осмотическое давление не препятствует размножению **микоплазм** из рода *Spiroplasma* в нектаре цветов или росту **дрожжей** в сахарном сиропе и варенье.

Осмофильный – термин, обозначающий способность организма расти в среде с высоким **осмотическим давлением**, т.е. высоким содержанием растворенных веществ.

Основное состояние – стабильное состояние **атома** или **молекулы**, характеризующееся минимальной энергией.

Особь прокариот – одиночная **клетка** или **трихом**.

Оспа ветряная – **инфекционная болезнь**, вызываемая β -герпесвирусами рода *Varicellovirus* и характеризующаяся **лихорадкой**, папулезно-везикулярной **сыпью** на коже и слизистых оболочках.

Оспа натуральная – вирусная высококонтагиозная, острая, особо опасная **инфекция** дыхательных путей. Характеризуется ознобом, **цефалгией**, высокой температурой, поражениями центральной нервной системы и образованием кожных **папул**, превращающихся далее в нагнаивающиеся **пузырьки**, из которых развиваются **пустулы**. При подсыхании пустул формируются струпья, после опадания которых остаются рубцы. Вирус оспы относится к роду *Orthopoxvirus*, семейству *Poxviridae*. Путь передачи инфекции в основном **воздушно-капельный**, но возможно инфицирование пылевым и **контактным** путями.

Остеомиелит – острое или хроническое инфекционное заболевание всех частей кости (надкостница, кость, **костный мозг**). Вызывается гноеродными бактериями (**стафилококк**, **стрептококк**, **синегнойная палочка** и др.). Остеомиелит характеризуется повышением температуры тела, ознобом, **цефалгией**, **миалгией**, болью в пораженном участке конечности и т.п.

Острова патогенности – мобильные генетические элементы размером от 10 до 200 т.п.н., объединяющие группы **генов**, связанные с **вирулентными**

свойствами **возбудителей болезней**. Могут входить в состав **бактериофагов**, **транспозонов** или **плазмид**, а также быть интегрированы в районах **хромосомы прокариот** вблизи генов, кодирующих **РНК**. Острова патогенности распространяются среди широкого круга **патогенных микроорганизмов** (домен *Bacteria*) путем естественной **конъюгации**, **трансдукции** или **трансформации** и несут гены, контролирующие **адгезию**, проникновение, внутриклеточное размножение и межклеточное распространение возбудителя, синтез **токсинов** и **иммуномодуляторов**, усвоение железа, **антибиотикорезистентность**, секроторные функции и т.д.

Отбор групповой – отбор, обеспечивающий распространение признаков, связанных с адаптацией к изменяющимся условиям среды групп клеток **прокариот**, имеющих клональное происхождение.

Отбор индивидуальный – отбор, обеспечивающий адаптацию отдельных клеток **прокариот** к стрессовым факторам (**бактериофагам**, **антибиотикам** и др.).

Отбор родичей – отбор, действующий на надорганизменном уровне и обеспечивающий **апоптоз** отдельных клеток **прокариот** в популяции.

Отбор частотнозависимый – отбор, обеспечивающий преимущества редко встречающимся в популяции генотипам **прокариот** (например, **штаммам**, способным использовать альтернативный субстрат).

Отдел – одна из высших таксономических категорий в **систематике**, объединяющая близкие по происхождению **классы**.

Отек – патологическое состояние, характеризующееся накоплением избыточного количества лимфатической жидкости в тканях и ведущее к их увеличению и опуханию. Происходит в результате перехода жидкости из кровяного русла в межклеточное пространство и клетки тканей организма.

Отек Квинке – ангионевротический аллергический отек языка, век, губ, гортани, слизистых оболочек. Может быть обусловлен лекарственными препаратами, пищевыми, пыльцевыми и химическими **аллергенами**, а также ядом насекомых. В основе патогенеза лежит **гиперчувствительность немедленного типа**.

Отжиг – процесс образования двухцепочечных молекул (ДНК-ДНК или ДНК-РНК) из одиночных полинуклеотидных **комплементарных** цепей.

Отит – воспалительный **инфекционный процесс** в наружном, среднем или внутреннем ухе. Наиболее распространенной разновидностью отита считается средний отит, проявлением которого является **воспаление** в тканях барабанной полости, слуховой трубы и сосцевидного отростка. К основным симптомам отита относятся: боль, заложенность и шум в ухе, повышение температуры, понижение слуха, **интоксикация**, гнойные выделения из уха и т.п. Средний отит вызывают **стафилококки**, **стрептококки**, **пневмококки**, **гемофильная палочка**, моракселлы, **вирусы гриппа**, **кори**, **РС-вирус** и др.

Открытая рамка считывания – последовательность **нуклеотидов**, не содержащая **терминирующих кодонов**; кодирует **полипептид** или **белок**.

Открытая система – система, обменивающаяся материей и энергией с окружающей средой.

Открытые окислительные каналы, или резервуары – простые и дешевые очистные сооружения, в которых установлены вращающиеся диски, обросшие микробной **биопленкой** и наполовину погруженные в медленно протекающую сточную воду. Микробная биопленка, как правило, включает два слоя – наружный светлый с преобладанием аэробных микроорганизмов и внутренний темный, содержащий анаэробных **сульфатредуцирующих прокарриот**. Сооружения используются в теплых регионах или устанавливаются в помещениях.

ОТ-ПЦР (обратная транскрипция, совмещенная с последующей амплификацией) – модификация метода **ПЦР**, используемая для выявления последовательностей молекул **рРНК** в ходе двух последовательных реакций ПЦР. В ходе первой ПЦР амплифицируют фрагменты рДНК-генов, кодирующих рРНК. Для этого в реакции обратной транскрипции, при помощи одного **праймера, комплементарного** исследуемой **РНК**, субстратов реакции (dNTPs), **обратной транскриптазы** и рРНК-матрицы, осуществляют синтез копий рДНК-генов с рРНК-матрицы. Вторая ПЦР – это классическая ПЦР.

Отрицательная селекция – процесс удаления из популяции аутореактивных **лимфоцитов**. **Т-клетки** подвергаются отрицательной селекции в **тимусе**, **В-клетки** – в **костном мозге**. Этот механизм лежит в основе развития и поддержания естественной **иммунологической толерантности**.

Отторжение трансплантата – иммунный ответ, обусловленный Т-клеточными реакциями организма-реципиента. Состоит в разрушении после пересадки **реципиенту от донора** тканевого или органного **трансплантата иммунокомпетентными клетками** генетически отличающегося реципиента. Период времени от момента пересадки до начала отторжения определяется **главным комплексом гистосовместимости (МНС)** и иммунной активностью лимфоидной системы реципиента. Основными клетками-эффекторами в реакции отторжения являются **Т-киллеры, воспалительные CD4-Т-клетки**, гуморальные факторы, **антитела**.

Оценка качества питательных сред – проводится по разнообразным унифицированным показателям: прозрачность, цветность, рН, содержание хлоридов и аминного азота, стерильность, прочность студня среды, эффективность (по выходу микробных клеток), скорость роста микроорганизмов, стабильность основных свойств тест-культур и т.п.

Очаг инфекции – место внедрения в организм болезнетворного начала или место локализации патологического процесса.

Очаг природного заболевания – территория, на которой наблюдается заболевание, вызванное циркулирующими в природе **патогенными микроорганизмами** (бактерии, **грибы, простейшие**), **вирусами**.

Пакующая клеточная линия – клеточная линия, созданная для продуцирования вирусных частиц, не содержащих инфекционной **нуклеиновой кислоты**.

Палиндром – участок двухцепочечной молекулы ДНК, обе цепи которого обладают одинаковой нуклеотидной последовательностью при прочитывании от 5'- к 3'- концу. Такие участки часто распознаются **рестриктазами** (эндонуклеазы типа II).

Пангеном – совокупность **генов** всех **штаммов** определенного **вида**.

Пандемия – **инфекционная болезнь**, охватывающая несколько стран и даже континентов. При пандемии уровень заболеваемости конкретной инфекцией за определенный период резко превышает уровень **эпидемий**. К наиболее широко известным относятся пандемии **холеры, чумы, гриппа, ВИЧ-инфекция** и др.

Панзоотия – географически широкое распространение **эпизоотии** инфекционной болезни на больших территориях с охватом стран и континентов. Сопровождается высокой заболеваемостью.

Панкреатит – воспаление поджелудочной железы. Одной из причин панкреатита являются **инфекции** брюшной полости.

Панмиксия – свободное скрещивание особей в ареале.

Пантотенат, или витамин В₃ – продукт соединения β-аланина с остатком диметилмасляной кислоты. Входит в состав некоторых **коферментов**, например, **коэнзима А**. Продуцируется растениями и многими **прокариотами**. В составе кофермента А витамин В₃ участвует в обмене **липидов, углеводов, белков** и т.д.

Пантропизм – способность **патогенных микроорганизмов** вызывать заболевание человека и животных вне зависимости от пути их проникновения в макроорганизм.

Папилломы – доброкачественные эпителиальные **опухоли** у людей, в виде обыкновенных **бородавок** и кондилом слизистых оболочек (гортани, мочеполовых путей). Вызываются **вирусами** рода *Papillomavirus*, семейства *Papovaviridae*. Известно более 30 типов вирусов папилломы человека.

Паповавирусы (Papovaviridae) – онкогенные ДНК-геномные вирусы, способные вызывать опухолевые трансформации клеток в виде **папиллом** у человека (род *Papillomavirus*), **карцином** и **сарком** (род *Polyomavirus*) у различных млекопитающих. **Вирионы** имеют сферическую форму диаметром 45–50 нм, **капсид**, организованный по типу **кубической симметрии**, и кольцевую двухцепочечную ДНК, иногда со сверхзавитками (табл. 27, рис. 154, 155). Репликация протекает в ядре инфицированных клеток.

Папулы воспалительные – плотные, бесполостные узелки различной формы (сферические, остроконечные, плоские, усеченные и др.), возвышающиеся над поверхностью кожного покрова. Характеризуются наличием инфильтрата, расширением сосудов и отеками кожи.

Парааминобензойная кислота, или витамин Н₁ – ростовой фактор различных микроорганизмов, синтезирующих из него фолиевую кислоту.

Парагрипп – острая вирусная инфекция, вызываемая членами семейства *Paramyxoviridae* и протекающая, чаще всего, с поражением верхних отделов

дыхательного тракта в виде **ларингита, ложного крупа, бронхита, пневмонии**, гриппоподобных заболеваний. Вирусы парагриппа 1-го и 3-го типов включены в род *Paramyxovirus*, а парагриппа 2-го и 4-го типов – в род *Rubulavirus*. Тяжесть течения болезни определяется типом вируса. Легкую форму парагриппа вызывают вирусы 1-го и 2-го типов (першение в горле, охриплость, кашель), тяжелую, со **стенозом** гортани – вирусы 3-го типа, а тяжелейшую, с глубокой **интоксикацией** – 4-го типа.

Парадоксальность филогенетической систематики прокариот – ситуация в **систематике прокариот**, когда глубина **дивергенции фенотипа** не соответствует глубине **дивергенции генотипа**, и наоборот. Например, близкородственные микроорганизмы имеют контрастные фенотипы, как будто их разделяет большая эволюционная дистанция.

Паразит – организм, использующий в качестве среды обитания и источника питания другие организмы.

Паразит временный – паразит, посещающий хозяина только для питания.

Паразит облигатный – паразит, не способный существовать вне партнера-хозяина самостоятельно.

Паразит специфический – паразит, **адаптированный к какому-то определенному партнеру-хозяину**.

Паразит факультативный – паразит, способный существовать самостоятельно при отсутствии партнера-хозяина.

Паразитарная система – биологическая система, компонентами которой являются популяции **паразита** и **хозяина**, а также **абиотические факторы** окружающей среды.

Паразитемия – наличие в крови **простейших**.

Паразитизм – форма отношения между двумя организмами разных видов, при которой один из партнеров (**паразит**) использует другого (**хозяин**) в качестве среды обитания, развиваясь за счет компонентов его клеток и часто нанося вред хозяину. Уровни паразитизма различны: организменный (представители домена *Bacteria*, некоторые **простейшие, грибы**); клеточный (**риккетсии, хламидии, простейшие**); генетический – **вирусы**. Влияние паразитов на состояние **экосистем** осуществляется не за счет **трофических связей**, а благодаря патогенным воздействиям (табл. 22).

Паразитозы – общее определение для всех групп инфекционных болезней (бактериальных, микозов и др.) в том случае, если их возбудители являются паразитами восприимчивого хозяина и образуют с ним устойчивую паразитарную систему (табл. 50).

Паралич – полная утрата способности к произвольным движениям в одной или нескольких частях тела, вследствие поражения двигательных центров спинного и/или головного мозга, проводящих путей центрального или периферического отделов нервной системы. Паралич развивается при переломах или смещениях костей, рассеянном склерозе, злокачественных образованиях,

инфекционных болезнях (**сифилис, туберкулез, менингит, полиомиелит, вирусный энцефалит**) и т.д.

Параллелизм – независимое развитие в процессе эволюции сходных признаков у родственных групп.

Паралоги – гомологичные **гены** в составе одного **генома**.

Парамиксовирусы – пневмотропные вирусы семейства *Paramyxoviridae*, которое включает возбудителей различных **инфекций** у человека: род *Paramyxovirus* – вирусы **парагриппа** типа 1 и 3; род *Rubulavirus* – вирусы **эпидемического паротита** (свинка) и **парагриппа** типа 2 и 4; род *Morbillivirus* – вирусы **кори**; род *Pneumovirus* – **РС-вирус**. Парамиксовирусы имеют сферическую форму и средний размер – 100-800 нм (рис. 221). Геном представлен линейной нефрагментированной минус-нитевой молекулой РНК. **Нуклеокапсид** организован по типу **спиральной симметрии** и окружен матриксным **М-белком**. **Суперкапсид** образован липидным бислоем, пронизанным гликопротеиновыми «шипами», обладающими **гемагглютинирующей** и **нейраминидазной** активностями, а также F-шипами, отвечающими за слияние **вириона** с клеточной мембраной, гемолитическую и цитотоксическую активности и образование **симпластов**. **Репродукция** вирусов протекает в цитоплазме клетки хозяина.

Параспоральные микрокристаллы – кристаллические δ -**эндотоксины**, продуцируемые некоторыми бациллами, например, *Bacillus thuringiensis* (рис. 87А). Располагаются в цитоплазме **материнской клетки** или экзоспориуме **эндоспоры**. При попадании в кишечник личинок насекомых δ -эндотоксин под воздействием щелочных **фосфатаз** преобразуется в активный **полипептид**, который изменяет ионную проницаемость клеток кишечного эпителия, что и приводит к гибели насекомого.

Парафизы – выросты, расположенные между **асками** или направленные к отверстию плодового тела гриба – **перитеция** (рис. 255).

Парвовирусы (*Parvoviridae*) – семейство ДНК-геномных крошечных вирусов, имеющих очень маленький диаметр, не превышающий 26 нм и форму **икосаэдра** (рис. 222). Геном парвовирусов представлен однонитевой линейной молекулой ДНК, вследствие чего генетическая информация у них реализуется по схеме: одноцепочечная линейная ДНК→промежуточный двухцепочечный ДНК-транскрипт→иРНК→белок. Репликация ДНК парвовирусов происходит в ядре. Семейство парвовирусов включает: *Parvovirus* – вирусы животных и птиц; *Densovirus* – вирусы насекомых; *Dependovirus* – дефектные вирусы, ассоциирующиеся с тканями миндалин, **репликация** которых возможна только с помощью **аденовирусов**.

Парез – ограничение активных движений, обусловленное ослаблением какой-либо мышцы или группы мышц за счет поражения нервной системы.

Париентальные клетки желудка – один из видов клеток желез желудка, продуцирующих соляную кислоту и внутренний фактор Кастля.

Пародонтиты – воспаление пародонта, т.е. десны, альвеолярной кости,

периодонта и зубов. Вызываются разными бактериями (**стафилококки**, фузобактерии и др.).

Партитность генома прокариот – физическое существование генома прокариот в виде какого-либо числа неидентичных групп сцепления.

Пассаж – пересев уже выращенных микробных клеток из одной **питательной среды** в другую или в новую по составу среду. Обычно термин употребляется с числовыми значениями (1-й пассаж, 2-й пассаж и т.д.), что указывает на способность организма адаптироваться к этой среде. При полной адаптации число пассажей не ограничено. При отсутствии адаптации рост возможен в первом пассаже, например, за счет компонентов среды **инокулята**. При дальнейших пассажах рост культуры совсем прекратится.

Пассивная подвижность – изменение расположения клеток в пространстве, не связанное с затратой энергии и осуществляемое либо за счет изменения плавучести клеток, либо в результате **твитчинга** – разборки или сборки филаментозных структур, например, **фимбрий IV** типа, обеспечивающих контакт клетки с субстратом.

Пассивная подвижность за счет изменения плавучести – тип подвижности, не связанный с затратой энергии и позволяющий **прокариотам**, обитающим в водных **экосистемах**, мигрировать вертикально в толще воды с целью выбора горизонта с оптимальными условиями развития, либо за счет образования **газовых везикул**, либо путем формирования в клетке **полигликозидных гранул**. В первом случае клетки становятся легче воды и всплывают (флотация), во втором становятся тяжелее воды и погружаются.

Пассивный рН-гомеостаз – поддержание рН **цитоплазмы** в пределах определенного диапазона за счет низкой проницаемости мембраны для **ионов**, высокой буферной емкости клеточной цитоплазмы, а также пулов глутамата и **полиаминов**.

Пассирование – пересев микробных клеток в новые стерильные **питательные среды** с временными интервалами, зависящими от **вида** микроорганизма, состава среды, условий культивирования и хранения.

Пастбищные пищевые цепи – тип пищевых цепей в водных **экосистемах**, по которым **первичная продукция** используется **гетеротрофами**. Пастбищные цепи начинаются с **фототрофных** организмов и идут к растительноядным животным, а от них – к хищным.

Пастеризация – способ уничтожения **вегетативных клеток** микроорганизмов в пищевых продуктах и **питательных средах** путем однократного прогрева при температуре 60–80°C в течение 10–30 минут.

Патогенез – механизмы, обеспечивающие возникновение и развитие **инфекционных болезней**.

Патогенность – видовой генетически полидетерминантный признак, характеризующий видовую способность микроорганизма вызывать **инфекционный процесс**. Патогенность определяет специфичность патологических процессов, вызываемых конкретным **возбудителем болезни**, что проявляется

развитием соответствующего типа **инфекционной болезни**. В экологическом представлении патогенность – главный механизм отрицательного влияния популяции **паразита** на популяцию хозяина.

Патогенные микроорганизмы – микроорганизмы, эволюционно приспособившиеся к **паразитизму** в чувствительном организме и способные вызывать **инфекционные болезни**. Паразитирование – важная часть жизненного цикла патогенных микроорганизмов.

Пейеровы бляшки – лимфоидная ткань, ассоциированная со слизистыми покровами и локализованная в виде узелковых скоплений в тонком кишечнике. **Лимфоциты** этих образований представлены **В-** и **Т-клетками**. Среди В-клеток более 50% имеют поверхностный **IgA**. Оставшаяся часть представлена клетками с поверхностными **IgM** и **IgG**. Кроме того, в слизистой находятся **фагоциты**, которые поглощают патогены, оказавшиеся на эпителиальной слизистой поверхности кишечного просвета. Пейеровы бляшки являются эффективным инструментом защиты от проникновения **патогенных микроорганизмов** через желудочно-кишечный тракт.

Пектиновая кислота – растворимый в воде полимер галактуроновой кислоты, не содержащий метилэфирных связей. Присутствует в растительных тканях.

Пектины – сложные линейные **полисахариды**, состоящие, например, из остатков D-галактуроновых кислот, соединенных α -1-4-гликозидными связями. Карбоксильные группы D-галактуроновой кислоты этерифицированы метильными группами. Пектины входят в число полисахаридов матрикса клеточной стенки растений, в межклеточное вещество тканей растений и, кроме того, присутствуют в растительном соке. Пектины разлагают бактерии, например из родов *Erwinia*, *Bacillus*, *Clostridium*, и грибы *Fusarium*, *Botrytis* с помощью пектинолитических ферментов: пектинэстеразы, гидролизующей метилэфирную связь пектина с образованием пектиновой кислоты и метилового спирта, и пектин-лиазы, расщепляющей СО-связь между α -1,4-связанными остатками **гексоз** с образованием сахаров.

Пелагиаль – толща воды.

Пенетрантность – частота проявления данного **аллеля** в группе родственных организмов. При полной пенетрантности наблюдается проявление аллеля у всех членов выборки.

Пенетрация – проникновение **вирусов** в клетку, осуществляемое за счет двух механизмов: 1. путем своеобразной формы **эндоцитоза**, или **виропексиса**; и 2. путем слияния или **интеграции** вирусной оболочки **капсида**, либо **суперкапсида**, с клеточной мембраной при участии специфических F-белков, известных как белки слияния.

Пенициллин – **антибиотик**, синтезируемый **грибами** из рода *Penicillium* (*P. notatum*, *P. chrysogenum* и др.) и ингибирующий синтез **муреина** – компонента **клеточной стенки** у бактерий.

Пенициллиназа – **фермент**, расщепляющий бета-лактамное кольцо у пе-

пенициллина и некоторых других бета-лактамовых **антибиотиков**, и тем самым обеспечивающий **резистентность** бактерий к пенициллину.

Пентозы – **моносахариды**, содержащие пять атомов углерода в молекуле (арабиноза, ксилоза и др.).

Пентоны – пентамерные белковые структуры, располагающиеся в вершинах икосаэдрических **капсидов** у **вирусов** (рис. 220).

Пенящие вирусы – **ретровирусы** приматов и других млекопитающих, принадлежащие к семейству *Retroviridae*, роду *Spumavirus*. Вызывают вакуолизацию («вспенивание») пораженных клеток в виде кружева. **Патогенность** для человека не установлена.

Пептид – соединение, состоящее из двух или большего числа остатков **аминокислот**, ковалентно соединенных друг с другом **пептидными связями**.

Пептидаза – **фермент**, катализирующий гидролиз **пептидной связи**.

Пептидил-тРНК – молекула **тРНК** с присоединенной к ней растущей полипептидной цепью.

Пептидная связь – амидная **ковалентная связь**, образующаяся в полипептидной цепи в результате конденсации между свободной α -аминогруппой одной **аминокислоты** и свободной α -карбоксовой группой соседней аминокислоты.

Пептоны животные – продукты ферментативного гидролиза **белков** мяса, содержащие в большом количестве высокомолекулярные **пептиды**, либо простые пептиды и свободные **аминокислоты**. Используются в качестве компонентов многих **питательных сред** для выращивания микроорганизмов.

Пептоны растительные – продукты, получаемые из растительного сырья (соя, картофель, кукуруза) путем их ферментативного и кислотного гидролиза. Богаты **белком**, **витаминами**, минеральными веществами. На основе растительных пептонов разработаны составы более 750 **питательных сред**, которые используются для культивирования **сапротрофных** и **патогенных микроорганизмов**, выделения их из различного материала, при диагностике.

Первичная культура – культура клеток или тканей, взятых непосредственно от организма.

Первичная продукция – вся сумма органических веществ, синтезированных **автотрофными** организмами в процессах **фотосинтеза** и **хемосинтеза**.

Первичная структура белка – последовательность аминокислотных остатков, связанных друг с другом **пептидными связями** и формирующих непрерывный остов пептидной цепи, где чередуются три типа связи. Вокруг пептидной связи ($-\text{CO}-\text{NH}-$) вращения невозможны, а вокруг двух остальных ($-\text{NH}-\text{CaH}-$ и $\text{CaH}-\text{CO}-$) – вращения возможно. Это приводит к образованию **вторичной** и **третичной структур** белка.

Первичные анаэробы – **бактерии-гидролитики** и **бактерии-диссипаторы**, осуществляющие первый этап диссимилиации органических субстратов. Первичные анаэробы обладают метаболизмом бродильного типа и, как правило, не зависят от внешних **акцепторов электронов**. Они осуществляют **бро-**

жение за счет «внутренних» **акцепторов**, получаемых исключительно из субстрата. Почти все продукты брожений первичных анаэробов представлены: H_2 и CO_2 , карбоновыми кислотами (ацетат, бутират, лактат, формиат и др.), низкомолекулярными спиртами и кетонами (бутанол, метанол, этанол, пропанол, диацетил и др.). Диссипотрофы и гидролитики связаны между собой продукт-субстратным взаимодействием, т.е. **трофическими связями**.

Первичные продуценты – автотрофы, которые из CO_2 , H_2O , N, P, S, K и других **биогенных элементов**, используя энергию солнечного света, синтезируют разнообразные органические соединения, необходимые для построения и функционирования клетки. Первичными продуцентами являются зеленые растения, а также **фототрофные прокариоты**, из которых первостепенное значение имеют **цианобактерии**. **Хемолитоавтотрофные** прокариоты отвечают за первичную продукцию органического вещества в экстремальных **эконишах** – океанических гидротермах с температурой выше $75^\circ C$.

Первичные транспортеры – мембранные биотрансформаторы, создающие трансмембранный электрохимический потенциал H^+ (**Pmf**) или Na^+ (**Smf**). Первичные транспортеры локализованы в **цитоплазматической** или **интраплазматической мембранах** (табл. 13, 14).

Первичный аффект – размножение **возбудителя заболевания** в месте внедрения после проникновения в макроорганизм с формированием первичного очага поражения.

Первичный иммунный ответ – клеточная или гуморальная иммунная реакция, развивающаяся после первого контакта организма с **антигеном**.

Первичный транскрипт – молекула **РНК**, транскрибированная со **структурного гена** и не подвергшаяся **процессингу** (т.е. содержащая все **экзоны** и **интроны**).

Первичный фактор передачи возбудителя болезни – **абиотические** и **биотические факторы** внешней среды, на которые попадает **возбудитель** болезни, на стадии выделения из зараженного организма.

Первое антитело – антитело, связывающееся с молекулой-мишенью при проведении иммунологического анализа (например, с помощью **иммуноферментного анализа**).

Перекись водорода (H_2O_2) – соединение, легко отдающее **атом** кислорода. Используется как окисляющий агент.

Перекрестные реакции – взаимодействие **антител** не только с гомологичным **антигеном**, но и с антигенами, близкими по химическому и аллостерическому строению.

Переносчик – промежуточный **хозяин** для **возбудителя заболевания**, осуществляющий его транспортировку от **донора** к **реципиенту**. Например, переносчиками **арбовирусов** являются комары, клещи, москиты, иногда мокрыцы.

Пересев – перенесение уже выращенных клеток микроорганизмов из одной **питательной среды** в другую (стерильную).

Пересептальные кольца – синтезируемая перед делением клетки пара колец, между которыми закладываются **цитоплазматическая мембрана** и **клеточная стенка**. Каждое из колец локализуется с двух сторон клетки от срединной линии между точками прикрепления двух молекул ДНК.

Перибактериальная мембрана – структура, отделяющая **бактериоиды** от цитоплазмы растительной клетки и имеющая растительно-микробное происхождение. Большая часть материала перибактериальной мембраны происходит от телец аппарата Гольджи и эндоплазматического ретикулума, растительной клетки, а меньшая – представлена бактериальными **белками**. Через перибактериальную мембрану растительная клетка получает аммоний (NH_4^+) и **гем**, служащий простетической группой **леггемоглобина**, а бактериоид – углеводный субстрат (**источник энергии**) и молекулярный кислород (O_2), необходимые для регенерации **восстановительных эквивалентов** и **АТФ**.

Перикард – наружная соединительная оболочка сердца, окружающая также аорту, устье полых и легочных вен, легочный ствол.

Период развития болезни – фаза развития болезни, на которой проявляются либо признаки индивидуальной болезни, либо признаки, общие для многих **инфекций** (лихорадка, **воспаление** и т.д.).

Периодонтит – гнойно-воспалительное поражение околозубных мягких тканей.

Периплазма – растворимое содержимое **периплазматического пространства**. Периплазма представляет собой гелеобразный матрикс, состоящий из функционально активных молекул: специфических **белков**, обеспечивающих транспорт субстратов от **наружной мембраны** к **цитоплазматической мембране**; **олигосахаридов**, участвующих в осморегуляции клетки; **шаперонов**, корректирующих структуру белков; ферментов (**нуклеазы**, **фосфатазы**, **гидролазы**; **автолизины**, **тиоредоксины** и др.). Кроме того, через периплазму проходят разнообразные молекулы, необходимые для обновления **клеточной стенки**, **наружной мембраны**, **капсул**, **чехла**, а также в нее секретируются субъединицы **жгутиков**, **фимбрий**, **шипов**. В зоне периплазмы осуществляется изоляция от **цитоплазмы** метаболитов, представляющих угрозу для клетки.

Периплазматический стресс у прокариот – стресс, при котором мишенью для **стрессора** являются **периплазма**, **цитоплазматическая мембрана** и **наружная мембрана**.

Периплазматическое пространство – зона между **цитоплазматической мембраной** и **наружной мембраной** у бактерий с **грамотрицательным морфотипом** (рис. 34). Это мультифункциональная и динамичная транзитная зона. В периплазматическом пространстве находятся **периплазма** и ригидный слой, обычно представленный **мурейном**. Очень редко у бактерий встречается периплазматический ригидный слой, состоящий из белковых или гликопротеиновых субъединиц. Белковый саккулус характерен для бактерий **филы *Chlamydia*** и **филы *Thermomicrobia***.

Перитеции – бутылевидные **плодовые тела у грибов** с отверстием на вершине (рис. 255Б).

Перитонит – **воспаление** серозных покровов стенок и органов брюшной полости, сопровождающееся тяжелым общим состоянием организма с нарушением функций жизненно важных органов. Возникает либо как следствие проникновения **инфекции** гематогенным и лимфогенным путями (первичный перитонит), либо в результате попадания микроорганизмов в брюшную полость при развитии острых хирургических заболеваний и травматических повреждений органов брюшной полости (вторичный перитонит). Возбудителями специфического перитонита являются **гонококки, пневмококки, стрептококк группы А** и др., а неспецифического – микроорганизмы, заселяющие желудочно-кишечный тракт (**кишечная и синегнойная палочки, протей, клебсиелла, бактероиды, фузобактерии** и др.). Перитонит сопровождается болью в животе, тошнотой, рвотой, повышением температуры тела, ознобом и потливостью и т.д.

Перитрихи – **прокариоты**, у которых **жгутики** распределены по всей поверхности клетки (рис. 54Д).

Перифитон, или гаптобентос – микроорганизмы, развивающиеся в толще водной массы в прикрепленном к плавающим частицам естественного субстрата и водным растениям состоянии. Большинство бактерий перифитона подвижны.

Пермеазы, или транслоказы, или портеры – белковые переносчики, осуществляющие **транспорт** субстратов по градиенту концентрации или против него за счет двух различных источников энергии: трансмембранного электрохимического потенциала неорганических катионов – H^+ или Na^+ (соответственно **Pfm** и **Smf**) или химического потенциала **фосфагена**, в роли которого, чаще всего, выступает **АТФ** и реже – фосфоэнолпируват. Пермеазы не изменяют структуру своего субстрата (т.е. не катализируют химическую реакцию), относительно специфичны в отношении субстрата, а в ряде случаев способны осуществлять как прямой перенос субстратов, так и обратный. Биосинтез пермеаз происходит индуцибельным путем (рис. 104).

Пермиссивные экзониши – абиотические и биологические **экзониши**, в которых возможна жизнь **прокариот**.

Пероксид водорода (H_2O_2) – активная форма кислорода, возникающая как побочный продукт аэробного **метаболизма** на уровне мембранных или растворимых окислительных систем. Обладает выраженным окислительным действием и атакует **катионы** металлов переходной валентности, а также некоторые биомолекулы (**белки, жирные кислоты** и др.). При рН, близком к нейтральному, H_2O_2 находится в недиссоциированной форме и проходит через мембраны. Опасен при окислительном стрессе.

Пероксидаза – **фермент**, содержащий железопорфирин и катализирующий процесс восстановления перекиси водорода до воды с участием восстановителя в реакции: $H_2A + H_2O_2 \rightarrow A + 2H_2O$. Широко используется в качестве метки в **иммуноферментном анализе**.

Персистенция – состояние, при котором факторы резистентности хозяина не обеспечивают элиминацию **возбудителя болезни**, вследствие чего происходит длительная циркуляция инфекционного агента в организме без клинических проявлений болезни. При персистенции (в отличие от **микробноносительства**) инфицированный человек во внешнюю среду возбудитель не выделяет и, следовательно, не опасен для окружающих в эпидемиологическом отношении.

Персистирующие вирусные инфекции – тип инфицирования организма, при котором образование дочерних популяций некоторых РНК-вирусов осуществляется после завершения острой фазы болезни. При этом происходит постепенное выделение вирусных частиц, а инфицированные клетки не лизируются. Персистирующие вирусные инфекции проявляются в латентной, хронической и медленной формах.

Перфорин – белок, продуцируемый **Т-киллерами** или **НК-клетками** и образующий в мембране **клеток-мишеней** гидрофильные каналы. Через эти каналы в клетки-мишени проникают специальные **протеазы**, так называемые **гранзимы**. Помимо них, в клетку поступают низкомолекулярные соединения и H_2O , что способствует развитию **осмотического шока**.

Пестициды – обобщенное название синтетических химических веществ, применяемых в сельскохозяйственном производстве для борьбы с сорняками (**гербициды**), насекомыми-вредителями (**инсектициды**), грызунами (**зооциды**), фитопатогенными бактериями (**бактерициды**) и грибами (**фунгициды**).

Петехии – точечные кровоизлияния (**геморрагии**) в кожу и слизистые оболочки, например, при **сыпном тифе**, **гриппе**, **менингококкемии**.

Пигменты микроорганизмов – красящие вещества, образуемые многими микроорганизмами в процессе жизнедеятельности и различающиеся по цвету, химическому составу и растворимости. Одни из пигментов локализируются в **цитоплазме** микробных клеток, другие – только в **клеточной оболочке**, а третьи выделяются во внешнюю среду. По химической природе пигменты весьма разнообразны. Пигменты защищают микроорганизмы от природной ультрафиолетовой радиации, участвуют в процессах **дыхания**, реакциях **фотосинтеза**, обладают антибиотическим действием и т.д.

Пиелонефрит – инфекционное воспалительное заболевание почек бактериальной этиологии, характеризующееся нарушением структуры и функций почечной паренхимы, чашечно-лоханочной системы и канальцев почек. Возбудителями пиелонефрита являются **протей**, **кишечная и синегнойная палочки**, **стрептококки**, **стафилококки**, клебсиелла, а также микробные ассоциации. Инфекция проникает в ткани почек гематогенным и лимфогенным путями. Острый пиелонефрит начинается с повышения температуры тела до 39–40°C и сопровождается недомоганием, тошнотой, рвотой, болями в поясничном отделе, **цефалгией** и т.д. Хронический пиелонефрит является следствием неэффективного лечения острого пиелонефрита.

Пикнида – сплетение обычно темных меланизированных **гиф** в виде шара, внутри которого находятся **конидии**, попадающие наружу через отверстие (рис. 241). Пикниды обеспечивают бесполое размножение **грибов**.

Пикорнавирусы (*Picornaviridae*) – семейство мелких РНК-содержащих сферических вирусов диаметром 25–40 нм с **нуклеокапсидом** в форме **икосаэдра**. Геном образован плюс-однонитевой линейной молекулой РНК (рис. 222). **Репродукция** пикорнавирусов происходит в цитоплазме. Выход **вирионов** сопровождается лизисом клетки. К семейству пикорнавирусов относится несколько родов: *Enterovirus* (**энтеровирусы**); *Cardiovirus* (кардиовирусы вызывают миокардиты); *Rhinovirus* (**риновирусы**) и *Aphthovirus* (**афтовирусы**). Пикорновирусы вызывают заболевания у человека и животных, поражая различные органы и системы.

Пиноцитоз – поглощение и внутриклеточное разрушение макромолекулярных соединений (**белки, полисахариды, нуклеиновые кислоты** и др.) клетками, способными к **эндоцитозу**.

Пинта, или карате – хронически протекающая **антропонозная инфекционная болезнь**, возбудителем которой является **трепонема** вида *Treponema carateum*. Наиболее распространена пинта в странах Южной Америки, может встречаться в Африке, на островах юга Тихого океана, в Индии, на Филиппинах. Возбудитель попадает в организм от больного человека через поврежденные кожные покровы; реже **входными воротами инфекции** являются слизистые оболочки полости рта. В месте внедрения возбудителя появляются пятна красного или сине-фиолетового цвета. На поздних стадиях болезни происходят атрофия кожи, гибель ее пигментных клеток – меланоцитов и формирование депигментированных участков типа **витилиго**.

Пиодермия – общее наименование группы острых или хронических, поверхностных (**импетиго** и др.) или глубоких (**фурункул** и др.) гнойно-воспалительных поражений кожи. Пиодермия возникает как на неизменной коже (первичная), так и на фоне какого-либо заболевания (вторичная), сопровождающегося зудом (**экзема, атопический дерматит, чесотка, микозы** и др.). Пиодермию вызывают **стафилококки, стрептококки** и значительно реже **протей, синегнойная и кишечная палочки** и др. Причиной пиодермии может быть снижение **иммунитета**, авитаминоз, изменение рН кожи в сторону щелочной реакции, нарушение углеводного обмена и гормонального фона и т.п.

Пиоцины – **бактериоцины**, синтезируемые *Pseudomonas aeruginosa*. Они убивают родственные **виды и штаммы *Pseudomonas***, либо тормозят их рост.

Пиридоксин, или витамин В₆ – предшественник кофермента пиридоксальфосфата. Незаменимый фактор роста при культивировании **прокариот**.

Пиримидины – один из двух типов гетероциклических **азотистых оснований**, входящих в состав **нуклеотидов и нуклеиновых кислот**. К пиримидинам относятся **тимин, цитозин и урацил** (рис. 66).

Пирогены – вещества, продуцируемые бактериями и вызывающие повышение температуры у человека. К первичным пирогенам относят: **липотейное**

вые кислоты, липополисахариды, а также **эндо- и экзотоксины** бактерий, выступающие в роли **суперантигенов**. Они стимулируют образование истинных – лейкоцитарных пирогенов, которые и вызывают **лихорадку**.

Пироллиз – разложение веществ в инертной атмосфере под действием высоких температур или лазерного излучения.

Пирофосфат – продукт расщепления **АТФ**, состоящий из двух фосфатных групп, связанных между собой фосфорильной связью.

Пирофосфатаза – фермент, катализирующий гидролиз неорганического **пирофосфата** с образованием двух молекул (орто) фосфата.

Пирролизин – нестандартная (22-я) основная **аминокислота**. Обнаружена у **метаноархей**. Входит в состав фермента, катализирующего распад метиламинов с образованием метана (CH_4).

Пируват, или **пировиноградная кислота** – кетокислота (CH_3COCOON), занимающая центральное положение в **метаболизме** у **прокариот**. Образуется в результате **гликолиза**, при **фотосинтезе**, окислении и переаминировании **аминокислот**, **декарбоксилировании** и т.д. (рис. 131). Пируват служит предшественником разнообразных соединений. В анаэробных условиях пируват является **акцептором** водорода в целом ряде **брожений** (**молочнокислое, спиртовое** и др.).

Пируватдегидрогеназа – мультиферментный комплекс, катализирующий реакцию окислительного **декарбоксилирования пирувата** с образованием **ацетил-КоА** и CO_2 у **прокариот**.

Пируваткарбоксилаза – фермент, катализирующий реакцию присоединения CO_2 к **пирувату**.

Пируваткиназа – фермент, катализирующий реакцию превращения фосфоэнолпирувата в **пируват**, сопряженную с образованием **АТФ**.

Пируватсинтаза – фермент, катализирующий реакцию восстановительного карбоксилирования **ацетил-КоА** с образованием **пирувата**.

Питание – совокупность процессов **метаболизма**, с помощью которых организмы используют в своей жизнедеятельности экзогенные **энергоносители** и строительный материал.

Питательные среды – среды, предназначенные для выращивания микроорганизмов. Различаются по составу, физическому состоянию и по назначению. Должны содержать набор определенных компонентов (источники азота, углерода и другие биогенные элементы, **факторы роста**, микроэлементы и т.п.), необходимых микроорганизмам для реализации **конструктивного** и **энергетического метаболизма** в клетке.

Пищевая сеть – переплетение пищевых путей.

Пищевые зоонозы – составная часть категории **инфекций пищевых**. Включает **инфекции** и **инвазии**, общие для человека и животных.

Плавание прокариот – перемещение клеток в жидкой среде с помощью **экзоплазматических жгутиков** или **периплазматических жгутиков**.

Плавание прокариот с помощью экзоплазматических жгутиков – перемещение бактерий и архей с помощью специализированных локомоторных органелл – **экзоплазматических жгутиков**, обеспечивающих индивидуальное плавание клеток в жидкой среде (рис. 53, 55). Движения клетки происходят за счет вращения жгутика по или против часовой стрелки при одновременном вращении самой клетки в противоположном направлении. При вращении жгутика по часовой стрелке жгутик располагается перед клеткой, по ходу ее движения. При вращении жгутика против часовой стрелки клетка выталкивается вперед, а жгутик остается «сзади». Некоторые монотрихи вращают жгутик только по часовой стрелке, поэтому для смены направления клеткам необходимо остановиться и переориентироваться. У **перитрихов** в процессе плавания жгутики собираются в пучок. Вращение может происходить как по часовой стрелке, так и против нее (жгутики остаются «сзади» клетки). При изменении направления вращения единый пучок жгутиков распадается, и клетка делает «кувырок». Это приводит к развороту бактерии в другом направлении. Прокариоты движутся с разной скоростью, например, *Escherichia coli* плывет со скоростью 30 мкм/сек, *Vibrio cholerae* – 200 мкм/сек, *Thiovulum majus* – 615 мкм/сек, а архея *Halobacterium salinarum* – 2–3 мкм/сек.

Плазма крови – жидкая часть **крови**, лишенная клеточных элементов и включающая в себя воду (более 90%), растворенные в ней соли, **белки**, различные **пептиды**. В плазме крови растворены также питательные вещества (**глюкоза** и **липиды**), **гормоны**, **витамины**, **ферменты**, промежуточные и конечные продукты **метаболизма**, а также неорганические **ионы**. Компоненты плазмы поддерживают нормальный объем циркулирующей крови и ее жидкое состояние. Белки плазмы (альбумины, глобулины и **фибриноген**) определяют ее коллоидно-осмотическое давление и баланс с гидростатическим давлением, а также поддерживают в равновесном состоянии системы свертывания крови и фибринолиза. Кроме того, плазма обеспечивает баланс электролитов и кислотно-щелочное равновесие крови. Изменения в составе плазмы крови имеют диагностическое значение при различных заболеваниях организма (**ревматизм**, сахарный диабет и др.). Из плазмы крови готовят лекарственные препараты (альбумин, **фибриноген**, **иммуноглобулин** и др.).

Плазмида криптическая – плазмида, несущая **гены** с неизвестными функциями.

Плазмида онкогенности *Agrobacterium tumefaciens* – **Ti-плазмида**, присутствующая в клетках вирулентных **штаммов** почвенной бактерии *A. tumefaciens*. Переносит онкогенный фрагмент **ДНК** из хромосомы *A. tumefaciens* в геном растительных клеток большого числа двудольных растений, следствием чего является образование **корончатых галлов**.

Плазмида-помощник – плазмида, восполняющая функции другой плазмиды в той же клетке. Некоторые плазмиды-помощники способствуют переносу **неконъюгативных плазмид** из донорной клетки в реципиентную.

Плазмидные профили целых плазмид – наборы полос, получаемые пу-

тем **электрофореза** грубых экстрактов клеток **прокариот**. Используются для мониторинга источников распространения **возбудителей болезней** и микроорганизмов, вызывающих порчу пищевых продуктов.

Плазмидные фингерпринты – одномерные профили ДНК-фрагментов **плазмид**, получаемых путем обработки плазмидной ДНК **рестриктазами**. Используют для эпидемиологического анализа, выявления источников распространения **возбудителей болезней** и микроорганизмов, вызывающих порчу продуктов.

Плазмиды – нехромосомные мобильные генетические элементы, присутствующие в **цитоплазме** клетки **прокариот** и стабильно наследующиеся во внехромосомном состоянии (рис. 75). Представляют собой двухцепочечную **ДНК** либо в виде кольцевых, либо в виде линейных молекул. Имеют размеры от 2 до 300 т.п.н. и более. Плазмиды способны к автономной саморепликации, для чего используют компоненты репликационного комплекса клетки-хозяина (**полимераза, геликаза, гирана** и др.). Плазмиды бывают одно- и мультикопийными (по числу копий, приходящихся на клетку или хромосому). В отличие от хромосом, в плаزمидах отсутствуют **гены информации** и **гены домашнего хозяйства**. Плазмиды могут циркулировать в пределах одной клетки и от одного хозяина к другому, преодолевая межвидовые и даже родовые барьеры. Плазмиды наделяют прокариот определенными свойствами, которые дают им возможность противостоять неблагоприятным условиям окружающей среды. Они несут: **гены**, обеспечивающие устойчивость прокариот к действию **сыворотки крови, полиморфноядерных лейкоцитов, бактериофагов, антибиотиков, бактериоцинов, тяжелых металлов**; гены синтеза **токсинов, антибиотиков, адгезинов, мелланоидных пигментов, ферментов** катаболизма различных веществ; гены **систем рестрикции-модификации**; гены **репарации ДНК** при повреждениях; гены образования **галлов** у растений и др. Вместе с тем при **элиминации** плазмиды клетка-хозяин не теряет жизнеспособности. Плазмиды используются в **генетической инженерии** в качестве **векторов** при **клонировании**.

Плазминоген – предшественник фермента плазмина (**фибринолизин**), циркулирующий в **крови** и трансформирующийся под действием активаторов в свою активную форму – плазмин. Последний вызывает лизис **фибриногена**, фибрина и других белков, участвующих в образовании сгустка крови.

Плазмовирус – генетическая конструкция, которая содержит **гены ретровируса**, находящиеся под контролем 5'-LTR-промотора, а также «терапевтический» ген и ген *env*, управляемые цитомегаловирусным **промотором**.

Плазмогамия – слияние двух протопластов мужской и женской клеток в процессе полового размножения **грибов**. Возникшая в результате слияния клетка (дикарион) содержит два ядра, слияние которых происходит позднее.

Плазмодесмы – цитоплазматические структуры, соединяющие **протопласты** соседних клеток у **трихонных** прокариот. Через плазмодесмы происходит передвижение веществ от клетки к клетке.

Плазмокоагулаза – протеолитический фермент, способствующий образованию фибриновых барьеров в крови. Является фактором агрессии патогенных микроорганизмов.

Плазмолиз – потеря воды клеткой при помещении ее в гипертонический раствор.

Плазмоциты, или плазматические клетки – В-клетки, находящиеся на конечной стадии дифференцировки (после контакта с антигеном) и продуцирующие антитела.

Планахроматы – разновидность апохроматов, имеющих плоское поле зрения. Объективы-планахроматы полностью устраняют искривление поля зрения, обуславливающее неравномерность фокусировки объекта.

Планктон – свободно живущие микроорганизмы, приспособившиеся к пассивному существованию в толще водной массы и находящиеся во взвешенном состоянии. Многие из них подвижны с помощью жгутиков.

Пластиды – фототрофные ксеносомы растений, имеющие фотосинтетический аппарат, в состав которого входят реакционные центры ФСІ и ФСІІ, светособирающие комплексы, электрон-транспортная цепь и АТФ-синтаза. Ассимилируют неорганический углерод в цикле Кальвина-Бенсона и световую энергию в форме АТФ. Образуют восстановитель – НАДФН. Пластиды различаются по происхождению, функциональным особенностям и физиологической специализации.

Пластичность генома – способность генома прокариот к изменчивости под влиянием факторов окружающей среды.

Плейотропность – способность гена влиять одновременно на несколько признаков.

Плейотропный эффект – способность некоторых веществ (например, цитокинов) воздействовать на различные клетки и вызывать разнообразные эффекты.

Плеоморфизм – наличие у прокариот в жизненном цикле вида различных форм.

Плеоморфизм грибов – образование в цикле развития одного гриба несколько различающихся типов спороношения, например, грибы рода *Fusarium* образуют многоклеточные серповидные макроконидии и одноклеточные микроконидии.

Плодовое тело – крупная, сложная структура у грибов, дающая начало спорам полового размножения или конидиям.

Плодовые тела миксобактерий – специальные многоклеточные репродуктивные структуры различной формы – от простых глобул до разветвленных древовидных образований (рис. 98). Формируются при исчерпании источника питания и достижении пороговой плотности вегетативных клеток. Плодовые тела окрашены в красный, желтый и коричневый цвета за счет пигментов – каротиноидов. Состоят из слизи и покоящихся клеток – миксоспор, образующихся из вегетативных клеток. При разрушении плодового тела миксоспоры

попадают в окружающую среду и дают начало сразу целой **популяции**, состоящей из тысяч вегетативных клеток миксобактерий.

Плоидность прокариотной клетки – присутствие в индивидуальной клетке прокариот несколько идентичных копий одной хромосомы. Плоидность зависит от **вида** прокариот и фазы их роста. Например, *Escherichia coli* в состоянии покоя содержит 1–2 хромосомы, а в **экспоненциальной фазе роста** – 11 хромосом.

Пневмококки (*Streptococcus pneumoniae*) – неподвижные, **факультативно анаэробные**, овальные или ланцетовидные кокки с **грамположительным морфотипом**. В мазках из клинического материала располагаются парами, каждая из которых окружена **капсулой** полисахаридной природы, защищающей бактерии от действия **фагоцитов** и **опсоинов**. **Хемоорганогетеротрофы**. Пневмококки дифференцируются по антигенным особенностям капсульных **полисахаридов**. Известно более 80 **К-сероваров**, определение которых имеет эпидемиологическое значение. Пневмококки продуцируют α - и β -**гемолизины**, **лейкоцидин**, **протеазу**, способную расщеплять **IgA₁** слизистой оболочки, и другие **ферменты**. Специфической пневмококковой инфекцией являются **крупозная пневмония**, **средний отит** и **менингит**. Внутрисосудистая инфекция может стать причиной **артрита**, **эндокардита**, **перитонита**. Пневмококки относятся к **филе *Firmicutes***, классу *Bacilli*, порядку «*Lactobacillales*», семейству *Streptococcaceae*, роду *Streptococcus*.

Пневмония – острое заболевание с преимущественным поражением альвеол легких. Возникает как самостоятельная болезнь или как проявление осложнения какого-либо заболевания. Возбудителями пневмонии являются бактерии (**пневмококк**, **стафилококк**, **стрептококк**, **клебсиелла**, иногда **протей**, **гемофильная** и **синегнойная палочки**, **легионелла**, **микоплазма** и др.), вирусы (**аденовирусы**, **вирус гриппа**, **реовирусы**, **миксовирусы** и др.) и **грибы**. Патогенные микроорганизмы проникают в легкие различными путями: **воздушно-капельным**, гематогенным и лимфогенным. Пневмония сопровождается кашлем (сухим или с мокротой), болями в грудной клетке, одышкой, **лихорадкой**, **интоксикацией**, повышением температуры тела до 40°C, **цефалгией** и т.п.

Пневмония пневмококковая – **инфекционная болезнь**, вызываемая **пневмококками *Streptococcus pneumoniae***. **Резервуаром возбудителя** являются больные люди и **микробоносители**. Основной путь передачи – **контактный**, а в период вспышек – еще и **воздушно-капельный**. Пневмококковая пневмония характеризуется высокой температурой, кашлем, болями в груди, а иногда нарушением сознания и признаками легочно-сердечной недостаточности.

Пнеумоцистоз – **оппортунистический микоз**, протекающий у взрослых и детей по типу **пневмонии**. **Возбудителем заболевания** выступает условно-патогенный **гриб *Pneumocystis carinii*** класса *Blastomycetes*, обладающий тропностью к легочной ткани. Лица с нормальным **иммунным статусом** резистентны к *P. carinii*. Развитие пнеумоцистной пневмонии возможно только у лиц с нарушениями **клеточного** и **гуморального иммунитета**, а также у людей,

страдающих тяжелыми заболеваниями. У лиц с выраженным **иммунодефицитом** пневмоцистоз носит фатальный характер со 100%-ным летальным исходом. **Резервуар возбудителя** – человек, овцы, собаки, грызуны. Основной путь передачи – **воздушно-капельный** (со слюной или мокротой), иногда трансплацентарный. Инфекционной единицей *P. carinii* является спорозоит (овальная клетка, окружена **капсулой**), который, после попадания в альвеолоциты, преобразуется в трофозоит (мелкие одноядерные клетки). Последний делится на две особи. После цикла делений наступает стадия спорогонии – половой цикл размножения, завершающийся образованием цисты, содержащей 8 спорозоитов. При разрыве оболочки цисты в альвеолы попадают спорозоиты новой генерации. Они либо продолжают цикл развития в альвеолах, давая начало новой популяции трофозоитов, либо с капельками слизи и мокроты при кашле выходят в окружающую среду, обретают нового хозяина и продолжают цикл развития. Заболевание сопровождается высокой температурой, поражением межальвеолярных перегородок, нарушением дыхания и газообмена, одышкой, развитием **гипоксии**. Типичным проявлением пневмоцистной пневмонии является накопление в динамике процесса пенистых масс, состоящих из размножающегося гриба и клеточного детрита.

Поведение прокариот – интегральная адаптивная реакция клетки (индивидуальное поведение) или **популяции** (коллективное поведение).

Поверхностно-активные вещества, или ПАВы – вещества-детергенты, снижающие поверхностное натяжение и вызывающие изменение проницаемости оболочки клетки **прокариот**. ПАВы нарушают функции **цитоплазматической мембраны** и тем самым задерживают рост микроорганизмов и даже вызывают их гибель. К группе ПАВов относятся амины, амфолитные вещества, четвертично-аммонийные соединения и др. ПАВы широко используются как моющие средства и эмульгаторы, а в микробиологии – как **дезинфектанты** и пеногасители.

Поверхностное исключение – предотвращение образования стабильного межклеточного контакта при **конъюгации** между клетками-**реципиентами** и клетками-**донорами**, содержащими идентичные или близкородственные **плазмиды**. Находится под контролем **конъюгативных плазмид**.

Поверхностные белки «голых» вирусов – специальные белки в составе **капсида**, обеспечивающие взаимодействие вируса с клеточными рецепторами и его последующее проникновение в клетку путем **эндоцитоза**.

Поверхностный иммуноглобулин (sIg) – поверхностная мономерная форма **IgM**, способная взаимодействовать со свободным **антигеном**, не связанным с какими-либо дополнительными **молекулами**.

Погрешность – разница между измеренной величиной и истинной или ожидаемой величиной.

Подвид – группа в пределах **вида**, обладающая признаками, не характерными для остальной части членов **популяции** данного вида.

Подвижность по типу роения – коллективное перемещение колонии кле-

ток **прокариот** с помощью **жгутиков экзоплазматических** по увлажненной поверхности твердых субстратов с целью быстрого освоения новых **экониш**. К такому движению способны представители родов *Aeromonas*, *Serratia*, *Proteus* и др. Эти бактерии под контролем системы «**Quorum sensing**» **дифференцируются** в особые клетки-швермеры, у которых увеличивается количество жгутиков, иногда до 50 раз, что облегчает быстрое распространение **колонии** бактерий.

Подвижность по типу скольжения – ровное движение клеток по твердой поверхности без участия **жгутиков**. Этот тип движения характерен для представителей классов *Alpha-*, *Beta-* и *Gamma**proteobacteria*, **цианобактерий**, **зеленых аноксигенных фототрофных бактерий**, **микоплазм**, членов **филы *Planctomycetes*** и др. У различных, в таксономическом плане, **прокариот** подвижность по типу скольжения определяется разными механизмами. Различают: скольжение нитчатых цианобактерий, например *Phormidium uncinatum*, основанное на однонаправленной секреции экзополисахаридов через специальные контактные поры, которые расположены вблизи септ, разделяющих клетки **трихома** (рис. 58); социальный тип скольжения миксобактерий в составе роя, определяемый одновременной работой двух систем: первой – полимеризации/деполимеризации **фимбрий IV** типа, расположенных на ведущем конце и обеспечивающих **твитчинг** клеток вперед, и второй – системы секреции слизи, на «заднем» конце клетки, действующей как проталкивающая сила; скольжение микоплазм (р. *Mycoplasma*) с помощью терминальных органелл, внутри которых находится **эндоскелет**, взаимодействующий с твердым субстратом; скольжение микоплазм (р. *Spiroplasma*) вследствие линейного сокращения цитоскелета, прикрепленного к внутренней поверхности **цитоплазматической мембраны**; скольжение бактерий из родов *Cytophaga* и *Flavobacterium*, осуществляемое за счет взаимодействия белков цитоплазматической мембраны с белками **наружной мембраны** по принципу «храповика», что позволяет сместить наружную мембрану вдоль специальных локусов муреинового саккулула (рис. 59).

Подвижность спирохет с помощью периплазматических жгутиков – перемещение клеток в жидких или вязких средах, осуществляемое с помощью **периплазматических жгутиков**, отличающихся от **экзоплазматических жгутиков** других бактерий морфологией, структурой и локализацией (рис. 56). Данный тип подвижности характерен для представителей **филы *Spirochaetes***, которые могут совершать движение нескольких типов: 1. Перемещение по прямой «вперед», когда жгутики на «переднем» конце клетки вращаются против часовой стрелки, а на «заднем» – по часовой; 2. Перемещение по прямой «назад», когда жгутики на «переднем» конце клетки вращаются по часовой стрелке, а на «заднем» – против часовой; 3. Изгибание клеток без перемещения в пространстве, за счет вращения жгутиков на обоих полюсах клетки либо по часовой стрелке, либо против нее. Особенности жгутиков и морфология клетки позволяют спирохетам двигаться в очень вязких средах (**вискозитаксис**), где

бактерии, обладающие экзоплазматическими жгутиками, теряют способность к перемещению. Подвижность спирохет имеет адаптивное значение, так как многие из них являются возбудителями болезней человека (**сифилис, фрамбезия** и др.) и существуют в условиях повышенной вязкости среды, где их скорость достигает 20 мкм/сек.

Подвижность, основанная на полимеризации актина – перемещение патогенных бактерий в цитоплазме инфицированных клеток, а также из одной клетки в другую – соседнюю с использованием **актина** клеток млекопитающих. Патогенные бактерии для генерации собственной активности индуцируют **de novo** полимеризацию хозяйского актина, формируя из актиновых нитей структуру в виде «хвоста кометы» или так называемого «актинового хвоста», с помощью которого они передвигаются в цитоплазме клетки.

Подкисление – процесс снижения рН при внесении кислоты или под действием каких-либо других факторов.

Подкожные микозы – хронические **инфекции**, вызываемые **грибами** (р.р. *Sporothrix*, *Fonsecaea*, *Phialophora*, *Cladosporium*, *Exophiala* и др.), обитающими в почве, навозе, на поверхности растений, разлагающихся растительных остатках. Заболевание начинается с момента попадания в подкожные ткани (например, при травмах) инфицированного материала и медленно прогрессирует с образованием подкожных **абсцессов** и **гранулем**. Возбудитель может лимфогенно **диссеминировать** с развитием **фунгемий**, грануломатозных поражений в регионарных **лимфатических узлах** и вовлечением в **инфекционный процесс** мышечных тканей, костей и суставов. Заболевание характеризуется образованием узлов, **отеков, свищей** с гнойными выделениями и часто приводит к обезображиванию участков тела. К подкожным микозам относятся споротрихоз, **хромобластомикоз, эумикотическая мицетома** и др.

Позитивная регуляция – тип регуляции, при котором регулируемый ген транскрибируется только в присутствии белка-активатора.

Позитивный отбор – отбор клеток по наличию в них **маркерного гена**, благоприятствующего росту на селективной среде (например, среде с **антибиотиком**).

Показатель кислотности среды, или рН – величина, представляющая собой отрицательный логарифм концентрации ионов H^+ и предназначенная для количественной характеристики среды. Диапазон величин рН лежит в интервале от 0 до 14, при нейтральной точке 7,0.

Покровное стекло – тонкая (0,2–0,25 мм) стеклянная пластинка размером 1–2 см², используемая для приготовления бактериологических, гематологических, гельминтологических и гистологических препаратов, служащих для микроскопического исследования.

Поксвирусы (*Poxviridae*) – семейство самых крупных ДНК-содержащих дерматотрофных вирусов, которые патогенны для насекомых, птиц, млекопитающих. Вызывают на коже и слизистых оболочках у человека разнообразные высыпания, заканчивающиеся образованием не только **пузырьков**, но и **пу-**

стул, наполненных гнойным содержимым и покрытых корками, после отпадания которых остаются глубокие рубцы. Семейство подразделяется на два подсемейства: *Chordopoxvirinae* (вирусы позвоночных) и *Entomopoxvirinae* (вирусы насекомых). В составе хордопоксвирусов выделяют 8 родов вирусов оспы человека и животных: *Orthopoxvirus* (вирусы осповакцины и **натуральной оспы**); *Parapoxvirus* (вирусы «узелков доярок» и пустулезного дерматита); *Avipoxvirus* (вирусы птиц); *Capripoxvirus* (вирус овец); *Suipoxvirus* (свиной вирус); *Leporipoxvirus* (вирус миксомы зайцев); *Molluscipoxvirus* (вирус контагиозного моллюска); *Yatapoxvirus* (вирусы оспы обезьян). Поксвирусы имеют кирпичеобразную форму и большие размеры – 250–390 x 200–260 нм. Геном представлен двунитевой молекулой ДНК. Вирионы имеют **капсид** и **суперкапсид**. В состав вирионов входят структурные белки (около 30), включая ДНК-зависимую РНК-полимеразу и **ферменты**, связанные с **транскрипцией ДНК** и модификацией **иРНК** (рис. 221). Вирус проявляет **гемагглютинирующие** свойства. **Репродукция** поксвирусов осуществляется в цитоплазме пораженной клетки.

Полиаденилирование – ферментативное присоединение остатков **аденина** к 3'-концу молекулы эукариотической **иРНК**. Этот богатый аденином 3'-конец называется poly(A)-хвостом.

Полиамины – алифатические амины, синтезируемые клеткой из **аминокислот** – аргинина, лизина или орнитина. Эти многофункциональные соединения присутствуют не у всех **прокариот**. Они необходимы клетке для поддержания внутриклеточного рН, нейтрализации отрицательного заряда **нуклеиновых кислот**, регуляции ионной силы **цитоплазмы** и стабилизации структуры **рибосом**. Предположительно амины косвенно участвуют в синтезе **нуклеиновых кислот**, **белка** и выполняют функцию **сидерофоров**.

Полигидроксилалканоатные гранулы – округлые кристаллические включения, окруженные белковой **неунитарной мембраной**. Представляют собой полиэферы, состоящие из различных 3-, 4- или 5-гидроксикарбоновых кислот. В стрессовых для организма ситуациях являются эндогенным резервным источником углерода и энергии. Распространены у представителей **домена Bacteria** и **домена Archaea**.

Полигликозидные гранулы – твердофазные цитоплазматические нерастворимые включения углеводной природы, не ограниченные мембраной (**гликоген**, **крахмал**, **гранулеза**, **трегалоза**). Имеют форму гомогенных или структурированных палочек диаметром 30 нм и длиной 50–300 нм. Резервные эндогенные источники углерода и энергии.

Полигостальные вирусы – вирусы, имеющие широкий круг хозяев. Размножаются в организме насекомых и животных, циркулируя со сменой хозяина.

Полиеновые антибиотики – противогрибковые **антибиотики** (нистатин, леворин и др.), продуцируемые бактериями из рода *Streptomyces* (**фила Actinobacteria**). Связывают **эргостерин** цитоплазматической мембраны клетки **гриба**, что приводит к потере низкомолекулярных соединений.

Полиизопреноиды – гидрофобные продукты полимеризации **изопрена**, содержащие систему сопряженных двойных связей на центральной оси мономерной единицы $[-\text{CH}_2-\text{C}(\text{CH}_3)=\text{CH}-\text{CH}_2-]_n$. Выполняют важные функции в клетке **прокариот**: формируют **унитарные мембраны** у архей; стабилизируют структуру унитарной мембраны у бактерий; предохраняют клетку от **окислительного стресса**; входят в состав **светособирающих комплексов** у **фототрофов**; обеспечивают окраску. В полиизопреноидную цепь могут быть включены внутренние кольца (**кальдархеолы**), терминальные циклопентановые кольца (К-каротиноиды), циклогексановые кольца (β -каротиноиды) и т.д. В качестве боковых заместителей в полиизопреноидах могут находиться различные кислородсодержащие группы (гидрокси-, кето-, эпокси-, метокси-, формил-, карбокси- и гликозидная). К полиизопреноидам относят: **каротиноиды, хиноны, гопаиноиды, стероиды**.

Поликетидные антибиотики – класс **антибиотиков**, которые образуются в результате последовательной ферментативной конденсации карбоновых кислот (ацетата, пропионата и т.д.).

Поликетидсинтаза – **фермент**, участвующий в биосинтезе **поликетидных антибиотиков**.

Поликлональная активация – одномоментная активация многих клонов **лимфоцитов**, например, под действием **митогенов**.

Поликлональный ответ – разновидность **иммунного ответа**, состоящая в вовлечении в иммунный процесс **лимфоцитов** различных клонов. Обычно является результатом действия поликлональных стимуляторов, к которым относятся многие бактериальные продукты, полиэлектролиты и др. Поликлональный ответ неэффективен из-за отсутствия специфичности и создает опасность включения **аутоиммунных реакций**.

Полилинкер – короткий участок **ДНК**, содержащий несколько уникальных **сайтов** узнавания для **эндонуклеаз**. При **клонировании** в эти сайты встраивают чужеродную **ДНК**.

Полимер – длинная цепочка, состоящая из неопределенного числа мономерных единиц.

Полимераза – **фермент**, катализирующий реакцию синтеза **полимера**.

Полимиксин – **антибиотик**, продуцируемый *Bacillus polymyxa* и подавляющий рост и развитие бактерий с **грамотрицательным морфотипом**.

Полиморфизм – индивидуальная изменчивость формы клетки **прокариот** в генетически детерминированных пределах.

Полиморфизм прионных генов – аллельное состояние **кодонов прионного белка PrP^c**, обуславливающих связь между его аллельным вариантом и спонтанной заболеваемостью, т.е. **прионными болезнями**.

Полиморфно-ядерные лейкоциты – клетки миелоидного ряда, имеющие дольчатое ядро и множество мелких цитоплазматических гранул. Являются элементами **крови** и представлены **нейтрофилами, базофилами, эозинофилами**. Принимают участие в защите организма от возбудителей заболеваний.

Каждая группа клеток выполняет не только специфические функции, но и проявляет способность к **фагоцитозу** и удалению погибших и деградировавших структур организма (дренажная функция).

Полиморфный сайт – участок хромосомы, представленный в популяции более чем одним вариантом и встречающийся с частотой не менее 1%.

Полиморфный тип развития прокариот – способ вегетативного размножения, при котором образуется несколько различных по форме типов клеток.

Полинуклеотид – линейный **полимер**, состоящий из 20 и более **нуклеотидов**, соединенных друг с другом фосфодиэфирными связями. Полинуклеотидами являются, например, молекулы **ДНК** и **РНК**.

Полиомиелит – острая вирусная инфекция с поражением нейронов продолговатого мозга и передних рогов спинного мозга, вследствие чего в 60–80% случаев развивается атрофия мышц с асимметричным поражением нижних конечностей. Вызывается вирусом рода *Enterovirus*, семейства *Picornaviridae*. Основным **механизм передачи инфекции** – **фекально-оральный**, реже – **контактный**.

Полипептид – линейный **полимер**, состоящий из остатков **аминокислот**, соединенных друг с другом **пептидными связями**. На N-конце полипептида находится свободная $-NH_2$ -группа, а на C-конце – свободная $-COOH$ -группа.

Полипептидная вакцина – короткий линейный **полимер**, построенный из остатков **аминокислот**. Представляет собой протективный **антиген** патогена, индуцирующий образование **антител** к специфическому инфекционному агенту.

Полирибосома, или полисома – комплекс, состоящий из молекулы **иРНК** и нескольких расположенных на ней активных **рибосом**, на каждой из которых синтезируется молекула **белка**.

Полисахариды – линейные или разветвленные **полимеры**, образованные множеством моносахаридных единиц, соединенных друг с другом гликозидными связями.

Политентный таксон – **таксон**, у членов которого нет ни одного свойства, которое было бы особенно необходимым для их принадлежности к этому таксону.

Политрофы – организмы, обладающие широкими возможностями в использовании разнообразных субстратов.

Полифазный подход – подход в **систематике** прокариот, включающий много уровней информации и учитывающий наряду с **признаками фенотипическими** и **экологическими** – **признаки генотипические**, и, в первую очередь, первичную структуру 16S рРНК. Данный подход в **мегасистематике прокариот** широко использован во 2-ом издании «Руководства Берги по систематике бактерий».

Полифилия – происхождение одной группы организмов от нескольких, не связанных близким родством.

Полифосфатные гранулы – крупные твердофазные нерастворимые цитоплазматические структуры, не ограниченные мембраной и состоящие из

100 – 1000 остатков неорганического фосфата, которые соединены высокоэнергетическими фосфоэфирными связями (рис. 84). Полифункциональны. Служат: резервным эндогенным источником энергии и фосфора; эндогенным регулятором метаболизма **прокариот**; хелаторами 2-валентных **катионов** металлов, что позволяет клетке устранить токсичный для нее **супероксидный анион радикал** (O_2^-) и т.д.

Полицистронная иРНК – молекула иРНК, кодирующая более чем один **белок**. Образуется при **транскрипции** двух или более соседних **генов**, входящих в состав одного **операона**.

Полиэдрин – белок **капсида** бакуловирусов. Накапливается в больших количествах в ядрах пораженных клеток насекомых.

Полиэтиленгликоль – **поверхностно-активное вещество**, которое используется при слиянии **протопластов**.

Поллиноз – **аллергическое заболевание**, проявляющееся у лиц с аллергической предрасположенностью в ответ на повторное попадание пыльцевого **аллергена**. Характеризуется сезонностью, поражением дыхательных путей, конъюнктивы оболочек глаз, режее кожи и т.п. Этиологический фактор – пыльца злаковых, трав, деревьев.

Поллютанты – вещества антропогенного происхождения, загрязняющие окружающую среду, например, CO , H_2S , NH_3 , сельскохозяйственные и бытовые стоки, и т.д.

Полное сцепление – совместное наследование двух или более соседних генных **локусов** в хромосоме. Проявляется отсутствием **рекомбинаций** между ними и стабильным попаданием в одну **гамету** при **митозе**.

Половой путь передачи возбудителя – путь, при котором **возбудитель болезни** передается от одного человека к другому при сексуальном контакте.

Положительная селекция – процесс отбора клеток, способных распознавать и взаимодействовать с собственными **молекулами** МНС I и II класса. Для **T-лимфоцитов** этот процесс протекает в **тимусе**. **Тимоциты**, не способные к подобным реакциям, погибают **in situ**.

Полугаптены – неорганические вещества (йод, хром и др.), присоединение которых к молекуле **белка** меняет его иммуногенные свойства.

Популяция – совокупность способных к самовоспроизводству генетически родственных клеток **прокариот** одного **вида** в пространстве и временном интервале, находящихся в относительной изоляции от других популяций. Популяция является системой надорганизменного уровня, со свойствами, не сводящимися к сумме свойств отдельных индивидуумов.

Порин FhuA – **высокоафинный порин**, формирующий непостоянно открытые гидрофильные каналы в **наружной мембране** бактерий с **грамотрицательным морфотипом**. Обеспечивает энергозависимый транспорт хелатов Fe^{3+} в **периплазматическое пространство** клеток.

Порин PhoE – **специализированный порин**, образующий гидрофильные каналы, пронизывающие **наружную мембрану** у **эшерихий** (*Escherichia*

coli), и проявляющий предпочтение в отношении неорганического фосфата и фосфорорганических соединений. Такая избирательность связана с протонированным радикалом аминокислотного остатка лизина, который выступает в просвет канала. Фосфопорин PhoE является также одновременно рецептором для **бактериофага** ТС 45.

Порины – интегральные белки **наружной мембраны** бактерий с **грам-отрицательным морфотипом**. Формируют в мембране **гидрофильные** поры, через которые осуществляется экспорт и импорт **ионов** и **молекул**. Порины пронизывают наружную мембрану насквозь, имеют **молекулярную массу** от 30 до 50 кДа и не содержат протяженных **гидрофобных** доменов. Канал порина выстлан полярными остатками, образующими систему **водородных связей**. Порины подразделяют на: «**порины общего назначения**»; **специализированные порины**; **высокоаффинные порины**.

Порины «общего назначения», или **неспециализированные порины** – интегральные **белки** в составе **наружной мембраны** бактерий с **грам-отрицательным морфотипом**. Формируют постоянно раскрытые **гидрофильные** каналы, через которые диффундируют небольшие гидрофильные **молекулы** не крупнее 600 Да. Неспециализированные порины не содержат сайтов для связывания субстрата и не обладают строгой пропускной селективностью. Тем не менее они оказывают предпочтение нейтральным молекулам при **пассивной диффузии** и **катионам**, а также создают барьер на пути проникновения полярных молекул. Например, **эшерихии** имеют два порина общего назначения – OmpF и OmpC, которые преимущественно пропускают **катионы**.

Порядок – таксономическая категория, в составе которой объединены родственные **семейства**.

Посев – внесение клеток микроорганизмов или какого-либо исследуемого материала (образца почвы, воды и т.п.) в стерильную **питательную среду** для получения **культуры чистой** или **культуры накопительной**.

Посев уколом – метод посева клеток микроорганизмов **бактериологической петлей** в центральную часть **столбика** агаризованной **питательной среды**.

Посев штрихом – метод посева микроорганизмов **бактериологической петлей** на поверхность твердой **питательной среды**.

Послабляющая лихорадка – тип **лихорадки**, характеризующийся суточными колебаниями температуры в 1–2°C, при этом снижение температуры тела до нормы не происходит. Наблюдается при **орнитозе**, **геморрагических лихорадках**, **энцефалитах вирусных**, клещевом **риккетсиозе** и др.

Последний универсальный общий предок – гипотетическая проклетка, представляющая собой поливариантный продукт **горизонтального переноса генов** между разными формами жизни и обладающая главными атрибутами клетки: **геномом**, **рибосомами**, системами **рекомбинации**, **репарации**, пост-трансляционного **процессинга белка**, регенерации **АТФ**; механизмами контроля клеточного деления; **электрон-транспортной цепью** и т.д.

Посттранскрипционная модификация – модификации в **иРНК** после завершения **транскрипции**.

Посттрансляционные модификации белка – ферментативное преобразование белковых молекул после завершения их синтеза на **рибосомах**. К таким модификациям относятся: фосфорилирование, гликозилирование, окисление цистеина, отщепление **сигнальных последовательностей** и т.д.

Почва – поверхностный слой суши земного шара, образовавшийся в результате изменения горных пород при воздействии **биоты**, климата и других факторов почвообразования. Как среда обитания микроорганизмов, почва представляет собой полифазную и гетерогенную систему, состоящую из одновременно существующих, но совершенно различных микросред, меняющихся во времени и пространстве.

Почка – **дочерняя клетка**, образующаяся в процессе вегетативного размножения некоторых бактерий и **дрожжей**.

Почкование, или бинарно-неэквивалентное деление – способ вегетативного размножения, при котором после деления **материнской клетки** образовавшиеся **дочерние клетки** различаются по размеру, а иногда и по форме. Меньшая дочерняя клетка называется **почкой**. Почкование заключается в образовании выпячивания материнской клетки, которое развивается в новую клетку – почку (рис. 90). У **прокариот** почки могут образовываться на: одном из полюсов материнской клетки; обоих полюсах; разных частях клеточной поверхности; конце особого выроста – **гифы**, который у некоторых архей может дихотомически ветвиться, образуя ветви второго порядка. После формирования перегородки почка может отделяться от материнской клетки или оставаться прикрепленной к ней, образуя многоклеточные комплексы.

Правовращающий изомер – **стерический изомер**, который вращает плоскость плоскополяризованного света вправо.

Праймаза – особая **РНК-полимераза**, обеспечивающая при **репликации ДНК** биосинтез РНК-праймеров длиной 10–15 **нуклеотидов** для ведущей цепи однократно, а для отстающей цепи – многократно.

Праймеры, или затравки – одноцепочечные короткие последовательности **нуклеотидов**, гибридизирующиеся с **комплементарным** участком исходной расплавленной ДНК-матрицы, с образованием двунитевой ДНК. Каждый праймер гибридируется на двух цепях ДНК-матрицы с двух разных концов (5' и 3') таким образом, чтобы их 3'-ОН-концы, способные удлиниться, были направлены навстречу друг другу. После **гибридизации** праймеры строго ограничивают специфический участок ДНК, что позволяет **ДНК-полимеразе** синтезировать ДНК-последовательность, находящуюся между двумя праймерами.

Праймосома – белковый комплекс, являющийся частью органеллы **репликации ДНК** – **реписомы**. В состав праймосомы входят **ДНК-гираза**, **праймаза** и вспомогательные **белки**. Праймосома обеспечивает присоединение **геликазы** к ДНК-матрице при **репликации**.

Пребиотики – биологические добавки немикробного происхождения,

способные оказывать позитивный эффект на организм через селективную стимуляцию роста или метаболической активности **нормальной микрофлоры** организма человека (например, микрофлоры кишечника). Свойствами пребиотиков обладают пектин, инулин, фрукто-олигосахариды, галакто-олигосахариды и др.

Пре-В-клетка – клеточный тип, окончательно вышедший на В-клеточный путь дифференцировки **лимфоцитов**.

Пределы толерантности – крайние пределы изменений экологического фактора, которые организм способен еще переносить.

Предельно допустимые концентрации (ПДК) – нормативы, устанавливающие концентрации вредного вещества в единице объема (воздуха, воды), массы (пищевых продуктов, почвы) или поверхности (кожа работающих), которые при воздействии за определенный промежуток времени практически не влияют на здоровье человека и не вызывают неблагоприятных последствий у его потомства.

Предметное стекло – стеклянная пластина толщиной 2–3 мм, шириной 2,5 см и длиной 5 см, используемая для приготовления бактериологических, гематологических, гельминтологических и гистологических препаратов, служащих для микроскопического исследования.

Презентация антигена – представление **антигена** на поверхности **фагоцита** в иммуногенной форме, доступной для распознавания **лимфоцитами**. Антигенпрезентирующую функцию выполняют **макрофаги**, **В-лимфоциты**, **дендритные клетки**, фолликулярные клетки **лимфатических узлов**. При этом макрофаги захватывают и перерабатывают до иммуногенной формы бактерии и другие корпускулярные антигены; дендритные клетки – вирусы, а **В-клетки** – белки, включая бактериальные **токсины**.

Пререпликационный комплекс прокариот – совокупность факторов, участвующих в подготовке к **репликации**. У **прокариот** в состав комплекса входят: **геликаза**, которая расплетает **ДНК** впереди **репликационной вилки**; **праймаза**, синтезирующая **РНК-праймер**, используемый в репликации; холофермент, который является комплексом **ферментов**, осуществляющих репликацию.

Пресноводные организмы – негалофильные формы **прокариот**, чувствительные к концентрации NaCl, начиная с 3%.

Пре-Т-клетки – предшественники **Т-лимфоцитов**. Представляют собой **лимфобласты**, имеющие определенный набор поверхностных молекул, но лишённые основных **маркеров дифференцировки**: CD4 и CD8. Они заселяют верхнюю часть коры **тимуса** – субкапсулярную область. Пре-Т-клетки обладают к тому же нативной организацией генов для **Т-клеточного рецептора** (состояние зародышевой линии). Фенотип этих клеток: CD4-CD8-ТКР⁻. Отсюда их название – «двойные негативы».

Преципитация иммунная – формирование нерастворимых **иммунных комплексов** с образованием преципитата (осадок) при взаимодействии растворимых **антигенов** с **антителами**. Преципитаты, образующиеся **in vivo**, погло-

щаются и разрушаются **фагоцитами**. При патологии возможно отложение иммунных комплексов на клетках, стенке сосудов, тканевых мембранах. Реакция преципитации **in vitro** широко используется в лабораторных исследованиях и является основой **иммуноэлектрофореза, иммуноблотинга, реакций иммунодиффузии**.

Прививка – предупреждение **инфекционной болезни** у человека, а также домашних животных и ослабление формы ее течения посредством введения в организм **вакцины** или **иммунной сыворотки**.

Признак рецессивный – признак, который передается по наследству, но может быть подавлен у потомков.

Признаки культуральные – признаки, учитываемые при росте **прокариот** на плотных и жидких **питательных средах**: размер, морфология, цвет, форма, поверхность, оптические свойства поверхности, структура и консистенция колонии; образование **плодовых тел** у **миксобактерий**; **подвижность по типу роения**; поверхностный или глубокий рост; образование пленки или осадка и др.

Признаки морфологические – признаки, отражающие: форму и размер клетки; образование клеточных агрегатов; наличие **почек** или их отсутствие; формирование дифференцированных клеток; тип деления; тип жгутикования; тип подвижности; наличие **капсул, чехлов, шипов** и др.

Признаки серологические – признаки, учитывающие взаимодействие **антигена** и **антитела** в реакциях **гемагглютинации, иммунопреципитации** и **иммунодиффузии**.

Признаки тинкториальные – признаки, учитывающие **окрашивание по Граму**; кислотоустойчивость; цитохимические тесты на **запасные вещества**.

Признаки ультраструктурные – признаки, отражающие строение **цитоплазматической мембраны** и **клеточной стенки**; присутствие и морфологию **интрацитоплазматических мембран**; образование **включений** и др.

Признаки фенотипические – признаки, отражающие лишь небольшую часть **генома** организма.

Признаки физиолого-биохимические – признаки, выявляющие: отношение **прокариот** к источникам энергии, углерода и азота; тип **брожения** или **дыхания**; набор используемых субстратов; образование специфических **ферментов** и продуктов; наличие специфических путей **метаболизма**; потребность в **витаминах** и **факторах роста** и др.

Признаки хемотаксономические – признаки, используемые на разных таксономических уровнях – от идентификации **штаммов** до построения системы на основе **филогенетического подхода**. К хемотаксономическим маркерам относят: химический состав **клеточных стенок, запасных веществ, капсул, жгутиков**; состав и тип **липидов**; набор **пигментов, полиаминов** и компонентов **электрон-транспортной цепи**; спектр растворимых внутриклеточных, внеклеточных и суммарных **белков**; спектр рибосомальных и мембранных белков и др.

Признаки цитогенетические – признаки, определяющие: число хромосом; размер генома; форму хромосом; присутствие **плазмид** и **бактериофагов**.

Признаки экологические – признаки, учитывающие отношение микроорганизмов к O_2 , рН, температуре, ионной силе внешней среды, излучению, свету, гидростатическому давлению, осмотическому давлению, тяжелым металлам и т. д.

Признаки элективные – признаки, учитывающие рост микроорганизмов на **средах дифференциально-диагностических**; чувствительность к **бактериофагам, антибиотикам, бактериоцинам, токсинам** и другим химическим агентам.

Примирование – процесс формирования из **наивных лимфоцитов** их активных форм. Понятие введено для того, чтобы отличать **лимфоциты**, не взаимодействовавшие с **антигеном**, от лимфоцитов, взаимодействовавших с тем же антигеном.

Принцип дублирования в почве – теория, согласно которой каждый протекающий в почве процесс преобразования или синтеза веществ осуществляется несколькими дублирующими друг друга микроорганизмами.

Принцип Либиха – теория, согласно которой рост микроорганизмов ограничивается концентрацией субстрата (источник углерода, азота, серы, фосфора, **донор** или **акцептор электронов** и т.д.), который исчерпывается первым, в то время как остальные могут присутствовать еще в избытке.

Принцип множественного лимитирования в почве – теория, согласно которой в почве, благодаря ее микроразнообразию, возможно наличие как двойного, так и множественного лимитирования, т.е. лимитирования по множеству факторов.

Принцип обратимости микробиологических процессов в почве – теория, согласно которой любой процесс превращения вещества в почве микроорганизмы осуществляют в двух взаимно противоположных направлениях. Например, **прокариоты** совершают противоположные процессы – **азотную автотрофию** и **денитрификацию**, разрушают **белки** и синтезируют их и т.д.

Приобретенная иммунологическая толерантность – толерантность, приобретенная организмом, к чужеродным **антигенам**.

Прионные болезни, или губкообразные энцефалопатии – особый класс нейродегенеративных болезней, встречающихся у человека и животных (табл. 35). Известны три формы прионных болезней: **спорадическая, наследственная** и **инфекционная**. Патогенез прионных болезней различен, но их общими чертами, характерными для последней стадии развития, служит образование в тканях головного и спинного мозга **амилоидных бляшек** и тяжелой, состоящих из аномального **прионного инфекционного белка PrP^{Sc}**. Патогенез включает губкообразную дегенерацию нейронов головного мозга, астроцитоз и **глиоз**. Клиническими проявлениями прионных болезней у человека являются быстро прогрессирующая **деменция**, **церебральная атаксия**, амнезия (потеря

памяти) различной степени, выпадение функций органов чувств, 100%-ный летальный исход и т.п.

Прионный белок PrP^c – клеточная, нормальная форма прионного белка PrP^c, существующая в организме всех млекопитающих, включая человека (рис. 230). Играет чрезвычайно важную роль в жизнедеятельности организма. Участвует в передаче нервных импульсов, регуляции суточных циклов **гормонов**, регуляции суточных циклов активности и покоя в клетках, органах и организме в целом.

Прионный инфекционный белок PrP^{Sc} – патологическая, инфекционная, аномальная изоформа нормального клеточного **прионного белка PrP^c**, возникающая в результате глубокого конформационного изменения его структуры (рис. 230). Белок PrP^{Sc} отличается от белка PrP^c вторичной структурой (высоким содержанием структур с β- конформацией – 43% по сравнению с 3% PrP^c), тесной связью с **гликопротеином**, способностью к агрегации/олигомеризации, кислото-, термо- и протеазоустойчивостью, гидрофобностью и т.п. Белок PrP^{Sc} является причиной ряда нейродегенеративных заболеваний человека и животных (табл. 35).

Прионы – особый класс агентов белковой природы, причастных к развитию летальных нейродегенеративных заболеваний центральной нервной системы человека и животных (**болезни Кройцфельда-Якоба, куру, синдром Герстмана-Штраусслера-Шейнкера, скрепи** и т.д.).

Природная очаговость – экологический феномен, заключающийся в приуроченности некоторых **инфекционных болезней** к определенным **природным очагам**, где **возбудитель болезни** циркулирует в природных резервуарах без участия домашних животных, но может им передаваться разными путями.

Природный очаг – наименьшая территория, где в современных биогеоценозах осуществляется непрерывная циркуляция **возбудителя болезни** без заноса его извне. Каждый природный очаг – индивидуальное явление. Его границы могут быть реально определены на местности и отражены на карте.

Приспособляемость – способность организма адекватно реагировать и переживать селективное давление в конкретных условиях.

Проантителы – **гаптены**, способные присоединяться к **белкам** организма и тем самым сенсibilизировать его как **аутоантителы**.

Пробиотики – препараты из живых микроорганизмов и веществ микробного происхождения, которые при введении в организм оказывают позитивное воздействие на физиологические, биохимические и иммунные реакции организма-хозяина (принимают участие в пищеварении, обладают иммуностимулирующим действием и др.) через оптимизацию его **микробного сообщества**. Проявляют антагонистическую активность против ряда **патогенных** и **условно-патогенных микроорганизмов** за счет собственной продукции органических кислот, **гидролаз, антибиотиков**, конкуренции за питательные вещества и др. Часто в состав пробиотиков входят живые бактерии, представляющие **нормальную микрофлору** организма, например, в состав пробиотика

«Бифидумбактерин» входят **бифидобактерии**, «Лактобактерин» – **молочно-кислые бактерии** и т.д.

Продромальный период – проявление первых неспецифических **симптомов** заболевания (слабость, **цефалгия** и др.), развивающихся в результате общей **интоксикации** макроорганизма продуктами жизнедеятельности **патогенных микроорганизмов** и возможным действием **эндотоксинов**, освобождающихся при гибели возбудителя.

Продуктивная инфекция – взаимодействие **вируса** с клеткой, при котором цикл **репродукции вириона** завершается образованием многочисленного потомства и **лизисом** инфицированной клетки.

Производные нитроимидазола – антибактериальные препараты, способствующие накоплению в клетках бактерий в больших концентрациях нитрозо-гидроксиламиногрупп, вызывающих нарушения структуры **ДНК**.

Производные нитрофурана – синтетические альдегиды нитрофурана. Применяются либо в виде **антисептиков** местно (фурацилин), либо в качестве **химиопрепаратов** для лечения **инфекций** желудочно-кишечного тракта и мочевыводящих путей (фуразолидон, нитрофурантоин).

Производственная очистка сточных вод – удаление из воды взвешенных растворимых органических и неорганических соединений до концентраций, которые не превышают заранее регламентированные. Наиболее распространены следующие способы очистки сточных вод: механические (отстаивание, фильтрование); механофизические (коагуляция, нейтрализация с последующим отстаиванием); физико-химические (ионный обмен, сорбция); термические и биохимические.

Производственные питательные среды – среды, используемые в производственных условиях для получения биологических препаратов – **вакцин, анатоксинов, ферментов, антибиотиков** и т.д.

Прокариотная стратегия – стратегия клеточной эволюции, сочетающая множественные пути **метаболизма** с мультифункциональностью клеточных структур.

Прокариоты – члены домена *Bacteria* и домена *Archaea*, у которых нет ограниченного **цитоплазматическими мембранами** ядра и органелл. Исключение составляют представители **филы *Planctomycetes***, для которых характерен **квази-эукариотизм**.

Проксимальный участок – участок, расположенный ближе к центру.

Проллиферативно покоящиеся клетки – стационарные, т.е. не делящиеся клетки, для которых характерны: эндотрофный **метаболизм**; синтез **вторичных метаболитов** и компонентов, повышающих устойчивость **популяции** к неблагоприятным факторам; морфодифференцировка клеток и т.п.

Проллиферация – размножение клеток путем деления, например, **лимфоцитов**. Предпосылки пролиферации лимфоцитов создаются в результате их активации, за счет индукции синтеза факторов роста и экспрессии рецепторов лимфоцитов. Альтернативой пролиферации служат **апоптоз** и дифференциров-

ка клеток, которые иногда автоматически реализуются по завершении цикла клеточных делений.

Промискуитет плазмид – способность некоторых плазмид к конъюгативному переносу практически между любыми бактериями с **грамотрицательным морфотипом**. При помощи таких плазмид распространяется резистентность к **антибиотикам** между разными в фенотипическом и филогенетическом аспектах бактериями, например, *Anabaena spp.* и *Xanthomonas spp.*

Промотор – участок молекулы ДНК, с которым связывается РНК-полимераза, что сопровождается инициацией **транскрипции** соответствующих **генов**. Обычно находится перед 5'-концом регулируемого гена.

Проницаемость – способность **цитоплазматической мембраны** пропускать через себя те или иные вещества.

Пропагулы – структуры **грибов**, сформировавшиеся из клеток, в которых не происходил **мейоз**.

Пропердин – белок, участвующий в **активации комплемента по альтернативному пути**. В **сыворотке крови** находится в неактивной форме. Его активация происходит после соединения с фактором В на поверхности клетки.

Пропионовокислые бактерии – гетерогенная группа бактерий, получающая энергию в форме **Pmf** за счет особого типа **анаэробного дыхания** – **пропионогенеза**. Пропионовокислые бактерии относятся к **филе Firmicutes** (р.р. *Clostridium*, *Selenomonas*, *Veillonella* и др.) и **филе Actinobacteria** (*Propionibacterium*, *Micromonospora* и др.) и заселяют пищеварительный тракт животных и термитов.

Пропионогенез – особый тип **анаэробного дыхания**, когда терминальным **акцептором электронов** является эндогенный фумарат, образующийся в комплексном пути **энергетического и конструктивного метаболизма**, побочным продуктом которого является пропионат. Пропионогенез осуществляется **пропионовокислыми бактериями**, у которых для образования терминального акцептора электронов для **дыхания** – фумарата используется продукт **гликолиза** – **пируват**. Синтез фумарата реализуется через цикл метилмалонила-КоА, где пируват вначале **декарбоксилируется** с образованием оксалоацетата, который далее восстанавливается до малата. Последний дегидрируется в фумарат. Далее, благодаря **фумаратному дыханию**, **электрон-транспортная цепь**, в состав которой входит мембраносвязанная **фумаратредуктаза**, создает **Pmf** и восстанавливает фумарат до сукцината. Побочный продукт цикла метилмалонила-КоА превращается в пропионил-КоА, который дезактивируется. Пропионат выводится из процесса и накапливается вне клетки в окружающей среде.

Простагландины – биологически активные вещества, тканевые **гормоны**. Представляют собой гидроксильированные продукты превращения в организме полиненасыщенных жирных кислот. Продуцентами простагландинов являются активированные **макрофаги** и, в меньшей степени, **эозинофилы**, **нейтрофилы**, **тромбоциты** и др. **Антигены** и **митогены** стимулируют образование про-

стагландинов **моноцитами**, **T- и В-лимфоцитами**. Простагландины участвуют в возникновении **лихорадки** и **воспаления**, в регуляции температуры тела. Они действуют на гладкие мышцы, вызывая их сокращение или расслабление; на нервные окончания волокон типа С, что провоцирует болевую реакцию и т.д.

Простейшие – многочисленная и повсеместно распространенная группа микроскопических одноклеточных **эукариот**, относящихся к порядку *Protozoa*. Среди простейших известны **паразиты**, **сапротрофы**, хищники и **возбудители заболеваний**.

Простека – вырост клетки **прокариот**, не отделенный от **цитоплазмы** перегородкой, но окруженный **клеточной стенкой** и **цитоплазматической мембраной**.

Простекобактерии – одноклеточные бактерии с **грамотрицательным морфотипом** палочковидной, кокковидной, вибриоидной или конусообразной формы, обладающие специальными клеточными выростами – **простеками**, не отделенными от **цитоплазмы** перегородкой (рис. 25). Простеки содержат цитоплазму и окружены **цитоплазматической мембраной** и **клеточной стенкой**. Число, расположение, размеры и форма простек служат отличительными признаками **рода** или группы родов. У представителей ряда родов на конце простеки часто образуется прикрепительный диск. Простеки обеспечивают повышенный **транспорт** веществ в клетку, служат для прикрепления клеток к субстрату и друг к другу и имеют отношение к репродуктивной функции. Размножение простекобактерий происходит путем **почкования** и **бинарно-эквивалентного деления**. У некоторых видов **почки** образуются на концах простек. Простекобактерии представлены неподвижными или подвижными с помощью **жгутиков** формами. **Аэробы** и **факультативные анаэробы**. **Хемоорганогетеротрофы** и **олиготрофы**. Энергию получают за счет **аэробного дыхания**, редко, **анаэробного дыхания** (конечный **акцептор электронов** NO₃⁻) и **брожения**. Широко распространены в различных почвах, пресной и соленой воде, в искусственных **экосистемах**, где происходит полное разложение сложных органических веществ. Эта разнообразная в таксономическом плане группа включает представителей **филы** *Proteobacteria* (р.р. *Prosthecomicrobium*, *Stella*, *Caulobacter* и др.), **филы** *Actinobacteria* (р. *Blastococcus*) и **филы** *Verrucomicrobia* (р. *Verrucomicrobium*) (рис. 100).

Простетическая группа – соединения небелковой природы (например, **рибофлавин**, **НАД**, **НАДФ** и др.), входящие в состав активного центра **фермента**. Прочно связаны с ферментным белком и не отделяются от него во время присоединения и переноса субстрата.

Простой герпес – вирусное заболевание, вызываемое **α-герпесвирусами** рода *Simplexvirus* и сопровождающееся **лихорадкой** и поражением многослойного эпителия по красной кайме вокруг губ, с образованием **пузырьков**, наполненных жидкостью. Вирус простого герпеса вызывает также **экзему**,

кератит (изъязвления роговицы и пузырьковидные высыпания на веках), менингоэнцефалит (поражение нервных волокон) и т.д.

Простые транспозоны (Tn) – мобильные генетические элементы, размером от 5 до 15 т.п.н. Состоят из **генов**, детерминирующих какой-либо признак (устойчивость к **антибиотикам**, синтез **токсинов** и т.д.), и **генов**, связанных с **транспозицией**. Не способны к самостоятельной **репликации**. Их репликация обеспечивается **репликоном**, в состав которого они включены. Циркулируют внутри клетки в пределах репликаона из одного сайта хромосомы или плазмиды в другой, не гомологичный ему сайт. Транспозоны кодируют факторы, обеспечивающие экологическую адаптацию **прокариот**, например, лекарственную устойчивость.

Протеазы, или протеиназы – протеолитические ферменты, относящиеся к классу **гидролаз**, катализирующие гидролиз **белков** и **пептидов**, с разрывом **пептидных связей** между определенными **аминокислотами**. Протеазы классифицируют в соответствии с природой активного центра, подразделяя их на сериновые, цистеиновые, аспарагиновые и металлсодержащие. Многие протеазы, локализованные в **цитоплазме**, **периплазме** или **цитоплазматической мембране**, участвуют в регуляции клеточных процессов, а также являются важными факторами **вирулентности** патогенных бактерий, например, **стрептокиназа**, **гемолизины**, **субтилизин**, **эластаза** и т.д.

Протеи (род *Proteus*) – подвижные с помощью перитрихальных **жгутиков** прямые палочки с **грамотрицательным морфотипом** (рис. 61). Способны к **подвижности по типу роения** при колонизации твердых субстратов (например, клетки паренхимы почечной ткани, или эпителий мочевого пузыря). Протеи являются **хемоорганогетеротрофами** и **факультативными анаэробами** с оптимальной температурой роста 35–37°C. У них обнаружены **O-, H- и K-антигены**. К основным факторам **патогенности** протеев относят: **эндотоксин**; **фимбри** (вызывают **гемагглютинацию**); **гемолизины** (разрушают **эритроциты**, **нейтрофилы** и **фибробласты**); **протеазы** (нарушают структуру **IgA** и **IgG**, повышают проницаемость сосудов); **уреазу** и др. Протеи широко распространены в окружающей среде. Они заселяют кишечник многих животных и человека, а также почву, сточные воды, органические остатки и т.п. Бактерии рода *Proteus* относятся к **условно-патогенным микроорганизмам** и могут вызывать у человека инфекции мочевыводящих путей, пищевые **токсикоинфекции**, диспепсию у детей, **отиты**, а также вторичные **септицемии** у пациентов с ожогами и после хирургических вмешательств. При септицемиях наблюдается **диссеминация** возбудителя в **эндокард**, мозговые оболочки, почки, легкие. Род *Proteus* включен в семейство *Enterobacteriaceae*, класс *Gamma**proteobacteria*, **филу *Proteobacteria***.

Протеинкиназы – специальные регуляторные **ферменты**, способные фосфорилировать за счет фосфорильных групп **АТФ** строго определенные **белки**, по строго определенным **аминокислотным** остаткам серина, треонина или тирозина.

Протеогликаны – макромолекулы, состоящие из **олигосахаридов** или **полисахаридов**, присоединенных к **полипептиду**. Доля **углевода** в протеогликане составляет до 95 %. Углеводы и **белки** в молекулах протеогликанов связаны гликозидными связями через ОН-группы серина, треонина и NH_2 -группы лизина, аспарагина и глутамина. **Функции протеогликанов:** механическая, структурная, опорная (основа всех видов соединительной ткани), антитромбообразующая и т.п.

Протеолиз – ферментативное расщепление **белков** при участии **протеаз**.

Протеомика – наука, изучающая **белки**, их модификации, структурно-функциональные свойства и взаимодействие между собой в организме.

Протеосома – мультиферментный комплекс, служащий для уничтожения путем **протеолиза белков**, которые под воздействием стрессовых факторов или по возрасту утратили свои функциональные свойства.

Противогрибковые препараты – разнообразная по химической структуре группа препаратов, действующая на различные этапы **метаболизма** патогенных **грибов**. Например, азолы (имидазолы, триазолы) нарушают синтез стеролов (**эргостерин**), входящих в состав клеточной стенки, или фторцитозин – нуклеотидный аналог – подавляет синтез **нуклеиновых кислот**.

Противоинфекционная защита организма – биологическое явление, обуславливающее различные формы и последствия биотической конфронтации между **возбудителем болезни** и макроорганизмом от врожденной устойчивости до восприимчивости в самом широком смысле. Основу ее реализации составляют принципиально различные по своей природе **три системы защиты** – **конституциональная, фагоцитарная и иммунная**.

Протокооперация – форма взаимоотношений, при которой микроорганизмы, развиваясь в составе одного сообщества, взаимно стимулируют рост и развитие друг друга, в результате выгодного обмена субстратами, **факторами роста и витаминами**.

Протомеры – структурные полипептидные единицы **вирусов**, образующие **капсомеры** (рис. 220). Могут быть одномерными (содержат один **полипептид**) либо полимерными (включают несколько полипептидов).

Протонофор – **мембранный биотрансформатор**, обладающий способностью переносить **протоны**.

Протонофорные системы – **мембранные биотрансформаторы**, выполняющие роль протонного канала. Например, светозависимый электрогенератор архей – **бактериородопсин** обеспечивает транслокацию **протонов** в экзоплазму, в результате чего создается **Pmf**. Либо же бактериальная **F_0F_1 -АТФаза/АТФ-синтаза**, интегральный **домен** которой выполняет функции канала и пропускает протоны по градиенту их концентрации с образованием **Pmf**.

Протоны – положительно заряженные частицы **ядра атома**, например, H^+ .

Протон-электронофорные системы – **мембранные биотрансформаторы**, создающие **Pmf** путем транслокации **протонов** с одновременным перене-

сом **электронов** от **донора** к **акцептору**, расположенному на той же самой или на противоположной стороне **цитоплазматической мембраны**.

Протопластирование – удаление **клеточной стенки** у микробных и растительных клеток.

Протопласты прокариот – клетки бактерий, полностью утратившие **клеточную оболочку** под воздействием определенных факторов. Могут образовываться в результате **мутаций**, автолитических процессов, действия некоторых **антибиотиков** и т.п.

Прототрофы – микроорганизмы, самостоятельно синтезирующие все необходимые им компоненты клетки и поэтому не испытывающие потребности в **факторах роста**.

Проточная цитометрия – метод анализа клеточных популяций в суспензии, основанный на выявлении различий между клетками по поверхностным маркерам. Основан на лазерной регистрации флуоресцирующих клеток, обработанных **моноклональными антителами**, помеченными **флюорохромами**. При определенном режиме работы проточного цитофлуориметра осуществляется препаративное выделение (сортировка) меченых клеток.

Профаг – геном умеренного **бактериофага**, ассоциированный с **хромосомой прокариот** и ставший ее частью. При размножении бактериальной клетки **реплицируется** синхронно с **геномом** бактерии, не вызывая ее **лизиса**. Передается по наследству от клетки к клетке неограниченному числу потомков.

Процессинг – совокупность процессов образования зрелых молекул **РНК** и **белков** в клетке. Включает ряд последовательных расщеплений молекулы предшественника **эндонуклеазой** или **протеазами**.

Процессинг антигена – внутриклеточное разрушение **белков** до отдельных **пептидов**, которые связываются с **молекулами МНС**, чтобы представить **антиген** в иммуногенной форме для **Т-лимфоцитов**. Осуществляется **макрофагами**, **дендритными клетками** и **В-лимфоцитами**.

Пряжки – небольшие полукруглые клетки, «лежащие» на **гифе грибов базидиомицетов**. Участвуют в синхронном делении дикарионов в гифе.

Прямой Na⁺-транспортер – **мембранный биотрансформатор**, непосредственно создающий **Smf** с помощью **электрон-транспортной цепи** за счет преобразования энергии внешнего или запасенного **энергоносителя**. Например, НАДН-дегидрогеназа *Vibrio alginolyticus* при аэробном росте образует Smf благодаря **декарбоксилированию** оксалоацетата в **пируват**.

Псевдовирусы – особая форма дефектных **вирионов**, содержащих в **капсиде нуклеиновую кислоту** клетки-хозяина. Образование псевдовирioнов происходит вследствие нарушения белок-нуклеинового механизма «узнавания» при сборке вирусных частиц.

Псевдогены – 1. Участки **ДНК**, обладающие высокой **гомологией** с функционирующими **генами**, но несущие либо **мутацию**, либо **мутацию миссенс**, либо **мутацию со сдвигом рамки считывания**, что лишает их возможности кодировать функциональный **пептид**. 2. Сплайсированные **ДНК-копии**, не со-

держащие **интронов** и вновь встроенные в хромосому в результате обратной транскрипции цитоплазматических **иРНК**.

Псевдомуреин – археотный аналог **муреина** бактерий (рис. 38). Стоит из полигликозидных цепей, построенных из **N-ацетилглюкозамина** и **N-ацетил-галактозаминуроновой кислоты** (не встречается у бактерий), соединенных β -1,3-гликозидной связью, что не характерно для бактерий. Полигликозидные цепи связаны друг с другом боковыми три- или тетрапептидами, в состав которых входят только **аминокислоты** (L-аланин, L-лизин, L-глутаминовая кислота) в L-форме.

Психроактивные организмы – прокариоты, способные развиваться при 0°C и даже минусовых температурах, но в отличие от облигатных **психрофилов**, имеющие температурный оптимум в пределах 25–30°C при максимальной температуре роста 35°C. В основном водные организмы, заселяющие зону холодного и умеренного климата с резкими температурными колебаниями зимы и лета. К этой группе также относятся **прокариоты**, вызывающие порчу пищевых продуктов, хранящихся в холодильных камерах.

Психрофилы – стенотермные холодолюбивые микроорганизмы, имеющие температурный оптимум в области низких температур – близких к 4°C, а порой и ниже 0°C. Психрофилы занимают 7% земной поверхности и подразделяются на **облигатные** и **психроактивные** организмы (табл. 17).

Пузырек, или **везикула** – полостной элемент, образовавшийся в результате отслойки эпидермиса и заполненный прозрачным, мутным или кровянистым содержимым.

Пурины – один из двух типов азотсодержащих гетероциклических соединений, входящих в состав **нуклеотидов** и **нуклеиновых кислот**. Пурины состоят из конденсированных друг с другом пиримидинового и имидазольных колец. К пуринам относятся **аденин** и **гуанин** (рис. 66).

Пурпура – множественные кровоизлияния (**геморрагии**) округлой формы размером от 2 до 5 мм в кожу, под кожу или в слизистые оболочки.

Пурпурные аноксигенные фототрофные бактерии – облигатно или факультативно **фототрофные**, подвижные с помощью **жгутиков** или неподвижные бактерии разнообразной морфологии, имеющие **реакционный центр РСП-типа**, в состав которого входит **бактериохлорофилл а** или **в**. Реакционный центр получает энергию от интегральных **светособирающих комплексов** – проксимального LHI- и дистального LIII-типов, которые, так же, как и реакционный центр, содержат бактериохлорофилл а или в. Комплекс LHI окружает реакционный центр, а комплекс LIII расположен с внешней стороны и передает ему поглощенную энергию. У пурпурных бактерий **фотосинтетический аппарат** входит в состав модульных элементов **интрацитоплазматических мембран**. Основным способом существования пурпурных серных бактерий является **фотолитоавтотрофия**, при которой они ассимилируют CO₂ в **цикле Кальвина**. В качестве **донора электронов** используют H₂S или другие восстановленные соединения серы, окисляя их до S⁰. Последняя в качестве

промежуточного продукта, в виде серных глобул, откладывается в периплазме или внеклеточно. У пурпурных «несерных» бактерий при **фотолитотрофии** донорами электронов служат H_2 и Fe^{2+} , а при **фотоорганотрофии** – простые органические субстраты. Пурпурные бактерии не способны синтезировать **восстановительные эквиваленты** непосредственно в световых реакциях **фотосинтеза**. При образовании восстановителей они либо используют в качестве **донора** электронов H_2 , который напрямую восстанавливает **НАДФ⁺** в НАДФН, либо осуществляют **обратный транспорт электронов** с затратой **АТФ** и синтезом НАДФН. Пурпурные бактерии принадлежат к **филе *Proteobacteria*** и двум классам: 1. *Alphaproteobacteria*, порядки *Rhodospirillales* (семейство *Rhodospirillaceae*) и *Rhodobacterales* (семейство *Rhodobacteraceae*), которые объединяют пурпурные несерные бактерии из родов *Rhodospirillum*, *Rhodobacter* и др. 2. *Gammaaproteobacteria*, порядок *Chromatiales*, который содержит пурпурные серные бактерии из родов *Chromatium*, *Allochromatium* и др. Пурпурные бактерии обитают в анаэробных зонах водных **экосистем** и являются важным звеном в круговороте серы.

Пустула – образование в эпидермисе или в дерме, представляющее собой **пузырек**, заполненный гноем. Пустула возникает на коже как следствие дерматитов или инфекционных заболеваний (**герпес, ветряная оспа, сибирская язва** и др.).

Пути передачи возбудителей болезней – определенные элементы окружающей среды, способствующие переносу **возбудителя болезни** в конкретной эпидемической обстановке из одного организма в другой – восприимчивый. Например, **фекально-оральный механизм передачи** реализуется **алиментарным** и **контактным** путями, а **аэрогенный** – **воздушно-капельным** и **воздушно-пылевым**.

Пути углеродной автотрофии – различные механизмы автотрофной ассимиляции неорганического углерода. Биохимический смысл термина «путь» состоит в том, что органические акцепторы C_1 -блока не включаются в состав продукта ассимиляции, а только выполняют роль переносчика C_1 -блока на отдельных этапах его восстановления, после чего он конденсируется с другим C_1 -блоком. Пути углеродной автотрофии поставляют клетке энергию. Известны два пути автотрофной ассимиляции углерода: **путь Вулфа** и **путь Вудал-Льюнгдала**.

Путресцин – биогенный **амин**, образующийся при анаэробном распаде **белков** с участием бактерий в результате **декарбоксилирования** орнитина. Является ядовитым веществом.

Путь Вулфа, или восстановительный ацетил-коэнзимный путь метаноархей – простейший **путь углеродной автотрофии**, когда синтез «минимальной» органической молекулы – **ацетил-КоА** ($CH_3COS\sim KoA$) происходит из двух C_1 -блоков – метильной группы [CH_3-], образующейся в реакции: $CO_2 + 6H + /6e^- \rightarrow [CH_3]$, и карбонильной группы [CO], образующейся в реакции: $CO_2 + 2H + /2e^- \rightarrow [CO]$. Взаимодействие метильной [CH_3-] и карбонильной [CO]

групп с КоА~SH приводит к синтезу ацетил-КоА ($\text{CH}_3\text{CO}\sim\text{SKoA}$), который восстановительно карбоксилируется в **пируват**. Источником метильной группы служит конечный продукт автотрофного **метаногенеза** – N-метил- H_4MPT (H_4MPT – тетрагидрометанооптерин), а карбонильной – бифункциональный фермент СО-дегидрогеназа, одновременно выполняющий функцию ацетил-КоА-синтазы. Этот фермент превращает CO_2 в ферментсвязанную карбонильную группу [СО]. Для восстановления двух молекул CO_2 используется H_2 . При **автотрофном ацетогенезе** клетка не только не расходует энергию, но и попутно ассимилирует ее в реакции трансметилирования в форме **Smf**. Путь Вулфа характерен для **метаноархей** и автотрофных сульфатредуцирующих архей из рода *Archaeoglobus*.

ПЦР в реальном времени – одна из модификаций метода **ПЦР**, позволяющих регистрировать ПЦР-продукты (**ампликоны**) в каждый временной промежуток реакции **амплификации** (без дополнительной стадии **электрофореза**) по изменению интенсивности свечения флуоресцентной метки видимого на экране прибора. Тест-система ПЦР в реальном времени содержит: два **прайма**; ДНК-матрицу; **ДНК-зонд** с «пришитой» флуоресцентной меткой (короткая одноцепочечная ДНК, **комплементарная** внутреннему участку ДНК-матрицы); субстраты реакции (dNTPs); Taq ДНК-полимеразу, способную не только синтезировать нить ДНК на ДНК-матрице другой нити, но и расщеплять двуцепочечные фрагменты ДНК, встречающиеся на ее пути. В реакции амплификации Taq ДНК-полимеразы, передвигаясь по одноцепочечной ДНК-матрице, достигает ДНК-зонда, гибридного с внутренним участком ДНК-матрицы, расщепляет его и тем самым обеспечивает **флуоресценцию**. ПЦР в реальном времени, при использовании в эксперименте различных флуоресцентных красителей, позволяет определить в пробе сразу несколько бактериальных агентов, в том числе и инфекционных.

ПЦР гнездовая – модификация метода **ПЦР**, базирующаяся на проведение двух полимеразных цепных реакций последовательно: после первой реакции проводится реамплификация, т.е. вторая ПЦР, в которой в качестве ДНК-матрицы выступает специфический ДНК-продукт (**ампликон**) первой ПЦР. При гнездовой ПЦР неспецифические продукты первой ПЦР, если таковые образуются, не могут выступать в роли матрицы во второй ПЦР. Такой эффект достигается за счет подбора для второй ПЦР **праймеров**, места гибридизации которых находятся внутри исходного участка ДНК-матрицы, ограниченного праймерами первой ПЦР.

ПЦР, или полимеразная цепная реакция – метод получения **in vitro** множества копий специфического фрагмента ДНК, в количестве, достаточном для **секвенирования**, **клонирования**, гель-хроматографического анализа или получения **геномного «фингерпринта»** бактерий. Основной принцип ПЦР – ферментативная **амплификация** фрагмента ДНК, фланкированного двумя **праймерами**, которые гибридизуются с противоположной цепью ДНК. Каждый цикл ПЦР состоит из следующих стадий: денатурации – разделение при

94–95°C двухцепочечной ДНК на два одонитевых фрагмента; отжига праймеров – гибридизация праймеров (прямая и обратная) на двух цепях ДНК с двух разных концов нитей (5' и 3') с ограничением специфической последовательности ДНК; полимеризации, или элонгации – удлинения затравки с синтезом специфической последовательности ДНК-ампликона, путем присоединения **нуклеотидов** к 3'-ОН-концам праймеров с помощью термостабильной ДНК-полимеразы при 72°C. Следующий цикл реакции начинается с **денатурации** ампликона в качестве ДНК-матрицы. После 25–30 циклов происходит увеличение количества исходного специфического фрагмента в 10^6 – 10^8 раз. ПЦР используется для диагностики **инфекционных болезней** бактериальной и вирусной природы, генных дефектов у человека, дифференциальной диагностики, идентификации **прокариот** из природных образцов без их выделения в чистые культуры и т.д.

Пьезотолерантные организмы – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea*, хорошо развивающиеся как при нормальном атмосферном давлении, так и при повышенном до $4 \cdot 10^7$ Па (рис. 153).

Пьезофилы, или барофилы – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea*, рост которых облигатно зависит от повышенного давления (экстремальные пьезофилы) или стимулируется им (умеренные пьезофилы). Обитатели глубоководных гидротерм, нефтяных скважин, земной коры и т.д. (рис. 153).

Пьезочувствительные организмы – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea*, полностью прекращающие рост и размножение при повышении давления выше нормального.

Пятнистая клещевая лихорадка, или североазиатский клещевой риккетсиоз – **инфекция трансмиссивная**, вызываемая *Rickettsia sibirica* и передаваемая человеку иксодовыми клещами, преимущественно из родов *Dermacentor* и *Haemaphysalis*. **Резервуаром возбудителя** в природе являются иксодовые клещи и мелкие грызуны (суслики, бурундуки, мыши и др.), на которых клещи паразитируют. Личинки клещей нападают на грызунов, а взрослые особи – на человека. **Природные очаги** распространены в Сибири и на Дальнем Востоке России, в Казахстане, Монголии, Китае. Клинически заболевание проявляется **лихорадкой, регионарным лимфаденитом, розеолезно-папулезной сыпью**, распространяющейся по всему телу, преимущественным поражением сосудов кожи и т.д. Прогноз благоприятный.

Пятно – элемент **сыпи** при **инфекционных болезнях**. Пятно имеет размер от 5 до 20 мм, неправильную форму и не выступает над уровнем кожи.

Рабдовирусы (*Rhabdoviridae*) – семейство вирусов, вызывающих у человека **бешенство** (р. *Lissavirus*) и везикулярный **стоматит** (р. *Vesiculovirus*). Зрелые **вирионы** имеют пулевидную форму (один конец закруглен, другой плоский) и размеры 75 x 180 нм. Геном представлен минус-одонитевой линейной молекулой РНК (рис. 222). Структурным компонентом вирионов является вирусспецифическая РНК-полимераза (транскриптаза). **Нуклеокапсид** ор-

ганизован по типу **спиральной симметрии** и снаружи покрыт **суперкапсидом**, включающим поверхностные гликопротеиновые «шипы». **Репродукция** вируса осуществляется в цитоплазме клетки.

Равновесие – состояние системы, соответствующее минимуму свободной энергии. В такой системе больше не происходит никаких изменений.

Радиационный стресс – биоповреждения, вызываемые **ультрафиолетовым излучением** и ионизирующей радиацией. Радиационный стресс связан с задержкой роста, в частности, из-за нарушения **репликации** при повреждении ДНК.

Радиопротекторы – вещества, используемые для защиты биологических объектов от ионизирующих излучений (например, **аминокислота** цистеин).

Радиорезистентность – устойчивость организма к действию ионизирующих излучений.

Радиосенсибилизация – повышенная чувствительность организма к облучению. Сопровождается усилением повреждающего действия ионизирующего излучения.

Разветвленные жирные кислоты – терминально разветвленные жирные кислоты, обладающие изо-конфигурацией ($R-CH_3CH_3$) или антеизо-конфигурацией ($R-CH_3CH_2H_3$).

Раздавленная капля – метод приготовления препаратов для микроскопии живых клеток **прокариот** с целью установления их формы, размера, расположения, наличия или отсутствия их подвижности и т.п. На предметное стекло наносят каплю жидкости, вносят в нее небольшое количество исследуемой культуры, размещивают и накрывают покровным стеклом, избегая образования пузырьков воздуха. Микроскопируют препарат с помощью «сухих» **объективов**.

Размножение – увеличение числа клеток микроорганизмов в **популяции**.

Разноцветный лишай – поверхностный **кератомикоз**, возбудителем которого является диморфный **гриб** *Pityrosporum orbiculare*, колонизирующий роговой слой эпидермиса большинства взрослых людей. Заболевание проявляется в виде гипер- или гипопигментированных **пятен** на коже, малоконтагиозно.

Разрешающая способность – одна из важнейших характеристик **объектива** микроскопа, определяющая наименьшее расстояние между двумя точками на препарате, при котором их изображение будет раздельным.

Рамноза – сахар, входящий в состав олигосахаридов **клеточной стенки** и полисахаридов **капсул** бактерий.

Растворимые F_{420} -восстанавливающие гидрогеназы – ферменты гидрогенотрофных **метаноархей**, которые способны к росту на CO_2/H_2 или формиате ($HCOOH$). Окисляют водород и передают **электроны** на фактор F_{420} (5-деазофлавин), который используется при восстановлении CO_2 до метана (CH_4).

Растворимые НАД-сопряженные обратимые гидрогеназы – ферменты, обеспечивающие удаление лишних «низкопотенциальных» **электронов**, или

получение **восстановительных эквивалентов** для энергетического и конструктивного метаболизма.

Растворитель – органическое жидкое соединение, используемое для растворения разных веществ.

Расхождение хромосом – процесс разделения дочерних хромосом и перемещение их к центрам будущих дочерних клеток.

Ратициды – химические и бактериологические средства для уничтожения вредных гризунов.

Рацемат – эквимольная смесь D- и L-стереоизомеров оптически активного соединения.

Реагент – соединение, принимающее участие в химической реакции.

Реактогенность вакцин – свойство вакцинных препаратов вызывать послепрививочные реакции и осложнения, обусловленные остаточной **вирулентностью** вакцинного штамма, присутствием в препаратах токсических веществ разбавителя, консерванта, с избыточным количеством чужеродного белка.

Реакционный центр – интегральная единица **фотосинтетического аппарата** бактерий – **фототрофов**, где происходит преобразование физического **энергоносителя** (кванты электромагнитного поля) в электрохимический носитель (**Pmf**). Тип реакционного центра и тип **светособирающей антенны** являются критерием биоразнообразия фототрофных бактерий и определяют **эконишу**, которую они занимают. В связи с этим у фототрофных бактерий известны два основных типа реакционных центров – **реакционный центр RCI-типа** и **реакционный центр RCIИ-типа**. Эти реакционные центры обслуживаются разнообразными антеннами, которые построены из **хлорофилл/бактериохлорофилл-каротиноид-белковых** компонентов.

Реакционный центр RCIИ-типа, или хинонового типа – реакционный центр, в котором терминальным **акцептором электронов** является **хинон**. Он непосредственно окисляется **цитохром $bc_1(b_6f)$ -комплексом**, в результате чего создается **Pmf**. Первичным **донором электронов** в RCIИ-типа служат две кооперированные молекулы **бактериохлорофилла** или **хлорофилла**. Реакционный центр RCIИ-типа образован двумя гомологичными (40 кДа) **полипептидами**. У аноксигенных фототрофных бактерий RCIИ обособлен от **светособирающей антенны**, а у оксигенных совмещен с ней. Реакционный центр RCIИ-типа характерен для **зеленых нитчатых аноксигенных фототрофных бактерий** (фила *Chloroflexi*), **пурпурных аноксигенных фототрофных** и **квази-фототрофных бактерий** (фила *Proteobacteria*), а также входит в состав **ФСII** у **цианобактерий** (фила *Cyanobacteria*).

Реакционный центр RCI-типа, или железо-серного типа – реакционный центр, в котором терминальным **акцептором электронов** служит **ферредоксин**. Он через посредников передает электроны на **цитохром $bc_1(b_6f)$ -комплекс**, в результате чего создается **Pmf**. Первичным **донором электронов** служат две кооперированные молекулы **хлорофилла** или **бактериохлорофилла**. RCI образован двумя гомологичными **полипептидами** (80кДа) и совмещен

со светособирающей антенной. Реакционный центр RCI-типа характерен для зеленых одноклеточных аноксигенных фототрофных бактерий (фила *Chlorobi*), гелиобактерий (фила *Firmicutes*), а также входит в состав ФСІ у цианобактерий (фила *Cyanobacteria*).

Реакция конденсации – реакции замещения, при которых выделяется низкомолекулярный продукт.

Реакция непрямой, или пассивной гемагглютинации (РНГА, РПГА) – серологическая реакция, основанная на способности антител взаимодействовать с антигенами, фиксированными на эритроцитах, вследствие чего последние агглютинируют. РНГА применяют при идентификации возбудителей болезней, определении повышенной чувствительности к лекарствам и т.д.

Реакция отщепления, или элиминирования – реакция, при которой от молекулы отщепляется два или более атомов или атомных группировок без замены их другими. Например, реакция дегидрирования, т.е. отщепление H_2 .

Реакция поликонденсации – ступенчатая реакция замещения, при которой образуются все более и более высокомолекулярные вещества.

Реакция полимеризации – реакция присоединения, при которой большое число молекул, содержащих кратные связи, взаимодействуют друг с другом, с образованием одной макромолекулы.

Реакция Стикленда, или сбраживание аминокислот – особый путь сбраживания аминокислот, которые в энергетическом метаболизме отдельно бактериями использоваться не могут (рис. 149). Смысл пути Стикленда состоит в том, что одна аминокислота одновременно выполняет как роль источника энергии, так и роль донора электронов (например, аланин, метионин), а другая играет только роль ловушки электронов (например, аргинин, триптофан). Энергия ассимилируется в форме АТФ в результате фосфорилирования АДФ на уровне субстрата. Энергетический выход одна молекула АТФ на две или три молекулы катаболизируемой аминокислоты. Конечными продуктами брожения являются NH_3 , CO_2 , H_2 и короткоцепочечные жирные кислоты, обычно сохраняющие скелет исходной аминокислоты.

Реакция трансплантат против хозяина (РТПХ) – иммунологическая реакция с участием иммунокомпетентных клеток донора на аллоантигены генетически чужеродного реципиента. В клинике наблюдается при пересадке костного мозга.

Ревакцинация – повторное введение вакцины через определенные промежутки времени после первой вакцинации.

Реверсия истинная – восстановление первичного генотипа.

Ревертант – мутант, появляющийся в результате реверсии (возвращения) к исходному фенотипу с восстановлением в ДНК исходной последовательности нуклеотидов.

Ревматизм – системное воспалительное заболевание инфекционно-аллергического характера, при котором поражаются соединительная ткань, в основном сердечно-сосудистой системы, а также суставы, внутренние органы и

центральная нервная система. Основную роль в этиологии ревматизма играет гемолитический **стрептококк группы А**.

Ревматоидный фактор – высокомолекулярный белок, относящийся к **IgM** и представляющий собой **аутоантитело** против **IgG**.

Ревмокардит – воспаление соединительной ткани при **ревматизме** с вовлечением в процесс оболочек сердца (**эндокард, перикард**).

Регенератор активного ила – отдел **аэротенка**, куда подается только суспензия возвратного **активного ила** и не подается вода.

Регенерация сред – удаление растворенного в **питательных средах** кислорода путем кипячения на водяной бане с последующим быстрым охлаждением.

Регулон – группа **оперонов**, экспрессия которых координированно контролируется общим белком-регулятором под воздействием физико-химических факторов внешней среды.

Регулоны-глобальные – **опероны** и **гены**, контролирующие несколько систем клетки.

Регулоны-локальные – **опероны** и **гены**, контролирующие только одну клеточную систему.

Регуляторная последовательность – последовательность **нуклеотидов** в **ДНК**, которая регулирует экспрессию **генов**, например, **промотор** или **оператор**.

Регуляторная сеть – регуляторные системы клетки, объединенные в разветвленную или многоуровневую командную структуру. Регуляторная сеть обеспечивает **адаптацию** организма за счет сохранения достигнутого уровня **гомеостаза** или в результате перехода на новый гомеостатический уровень.

Регуляторные аллостерические белки – белки, не имеющие каталитической активности и регулирующие синтез определенных **ферментов** путем присоединения к **хромосоме прокариот** вблизи соответствующих **генов**, активность которых находится под контролем этих белков.

Регуляторный белок – белок, «включающий» или «выключающий» **транскрипцию**.

Регуляторный ген – **ген**, продукт которого участвует в регуляции экспрессии какого-либо другого гена, например, ген, кодирующий белок-**репрессор**.

Редуктаза закиси азота – фермент класса **оксидоредуктаз**, участвующий в дыхательной **денитрификации** на этапе восстановления N_2O в N_2 . Локализован в **периплазме**.

Редуктаза окиси азота – мембраносвязанный фермент класса **оксидоредуктаз**, участвующий в дыхательной **денитрификации**. Транслоцирует протоны со стехиометрией $0,5H^+/NO$ на этапе восстановительного превращения $NO \rightarrow N_2O$.

Редукция генома прокариот – уменьшение размера **генома** за счет сокращения количества **генов**. Потеря гена у **прокариот** может происходить за

счет крупных **делеций** или за счет сдвига рамки считывания. В последнем случае ген превращается в нефункциональный псевдоген, который далее в результате нейтральных **мутаций** либо удаляется, либо вырождается в **спейсер**.

Редуценты – микроорганизмы, обеспечивающие **деструкцию** «мертвого» органического вещества в виде остатков отмерших растений, животных и микроорганизмов, а также разнообразных продуктов **метаболизма** любых членов сообщества – от **первичных продуцентов** до **консументов** последнего трофического уровня. К редуцентам относят главным образом **прокариоты** и из **эукариот** – **грибы**. Редуценты – заключительное звено в пищевой цепи и экологической пирамиде.

Резервуар возбудителя – определенная биотическая или абиотическая среда (животные, растения, корма, почва, воздух, органические остатки и т.д.), где возбудитель может жить неопределенное время независимо от **трансмиссии** восприимчивому организму и переживать межэпидемический период.

Резистентность – устойчивость организма к воздействию биотических или абиотических факторов.

Резистентность организма естественная – устойчивое состояние организма, при котором **инфекция** не может состояться или не развивается в полной мере. Обуславливается не активной **иммунизацией**, а природными механизмами анатомио-физиологической природы и факторами врожденного **иммунитета**. К последним относят: активность **макрофагов**; стимуляцию **лимфоцитов**, неспецифичных к **антигену**; образование **интерферона**; синтез **лизоцима**; регуляторное действие **простагландинов** и т.д.

Резольваза декатенации – фермент класса **топоизомераз** типа II. Обеспечивает необратимое разъединение двух взаимосцепленных кольцевых молекул **ДНК** в сестринском ДНК-дуплексе, образовавшемся после завершения **репликации ДНК**. Например, резольваза (топоизомеразы Торо IV) имеет две субъединицы – ParE и ParC. Субъединица ParE включает АТФ-азный комплекс, а субъединица ParC – два **домена**. Один участвует в связывании ДНК, а второй обеспечивает двухцепочечный разрез в одном из двух сцепленных колец ДНК и последующее **легирирование** молекулы ДНК в кольцевую форму.

Резольвасома RuvABC – белки RuvABC, функционально объединенные в органеллу, осуществляющую демонтаж **хиазмы Холлидея** с образованием двух свободных **гетеродуплексных** молекул **ДНК**. Первый белок – RuvA (тетрамер) идентифицирует хиазму Холлидея, связывается с ней и придает оптимальную **конформацию**. Второй белок – RuvB (два гетеромера **геликазы**) после присоединения к RuvA обеспечивает смещение двухцепочечной ДНК относительно зоны перекреста. Третий белок – RuvC (**резольваза**) после объединения с белками RuvA и RuvB делает симметричные разрезы в двух цепях ДНК на одинаковом расстоянии от хиазмы Холлидея, а затем соединяет образовавшиеся свободные концы с формированием двух гетеродуплексов ДНК.

Реинфекция – повторное заболевание, развивающееся в организме после его выздоровления в результате заражения тем же самым возбудителем.

Рекальцитрантные биомолекулы – некоторые типы **липидов** (ненасыщенные **углеводороды** с разветвленным и/или циклическим скелетом), специфические для каждого из трех филогенетических **доменов**: фитаны – для домена *Archaea*; стероиды – для домена *Eucarya*; **гопаноиды** – для домена *Bacteria*.

Рекомбинантная ДНК – молекула **ДНК**, образованная за счет объединения **генов** или группы генов в новой комбинации в ходе лабораторного манипулирования **in vitro**.

Рекомбинантная плаزمида – **плазмида**, измененная методами **генной инженерии**. Состоит из участков разных плазмид, либо содержит сегменты **ДНК** других организмов.

Рекомбинантный белок – белок, кодируемый клонированной рекомбинантной **ДНК**.

Рекомбинационная репарация ДНК – устранение структурных повреждений в двухцепочечном участке **ДНК** с привлечением посторонней матрицы в виде **гомологичной** молекулы **ДНК**.

Рекомбинация – 1. Включение участка **хромосомы прокариот, транспозонов, инсерционных последовательностей** или других мобильных генетических элементов одного микроорганизма в хромосому другого в результате естественного биологического процесса или в ходе лабораторного манипулирования. 2. Обмен участками хромосом между различными **штаммами у прокариот**. Рекомбинация приводит к новым комбинациям генетического материала в пределах конкретной группы сцепления и обеспечивает **изменчивость** прокариот.

Рекомбинация генетическая – перегруппировка генетического материала (**хромосом, плазмид** и др.), приводящая к появлению новых сочетаний **генов** у потомства.

Рекомбинация гомологичная – сложный процесс, при котором происходит обмен участка **ДНК** одной клетки на гомологичный участок **ДНК**, поступившей из другой клетки. Процесс гомологичной рекомбинации протекает в три стадии: образование одноцепочечной **ДНК**; соединение гомологичных участков и обмен участками между цепями; разделение двух молекул **ДНК** путем разрезания промежуточных продуктов рекомбинации.

Рекомбинация негомологичная – рекомбинационные процессы, в которых участвуют фрагменты **ДНК**, не имеющие генетической **гомологии**. Рекомбинации подобного типа часто происходят при транспозиции мобильных генетических элементов (**транспозонов, инсерционных последовательностей** и др.), что приводит к перестройке инфраструктуры отдельного **генома**.

Рекомбинация сайт-специфическая – молекулярный процесс, при котором короткая двухцепочечная **ДНК**, имеющая очень короткую область **гомологии**, встраивается в определенном месте в длинную двойную спираль.

В этом случае меньший партнер теряет свою автономность, например, при интеграции **бактериофага** λ в **геном** клетки **прокариот**.

Рекон – наименьшая единица **генетической информации**, участвующая в **рекомбинации** или **кроссинговере** между двумя **гомологичными** хромосомами. Теоретически рекон соответствует единичному **нуклеотиду** ДНК, а практически – одному **гену**.

Реконвалесценция – конечный период выздоровления при **инфекционной болезни**, который может быть быстрым (кризис) или медленным. Реконвалесценция может завершиться переходом в хроническое состояние.

Релаксосома – цитоплазматическая органелла бактерий с **грамотрицательным морфотипом**, осуществляющая при **конъюгации** процессинг ДНК, т.е. ферментативное превращение суперспирализованной кольцевой двухцепочечной ДНК в линейную одноцепочечную форму.

Реликтовые сообщества микроорганизмов – высокоприспособленные экстремофильные, преимущественно сообщества **прокариот**, обитающие в додоемах с экстремальными условиями среды.

Ремиссия – переход **инфекционной болезни** из активной в скрытую фазу болезни. Характерна для хронических болезней, но иногда наблюдается и при острых болезнях. Ее наступление определяют по исчезновению или значительному ослаблению клинических **симптомов**. Может быть кратковременной и длительной, частичной и глубокой, с выделением **возбудителя болезни** и без его выделения. При ремиссии наблюдается резкое снижение титра диагностических **антител** или их исчезновение. Возможно выделение возбудителя или его **L-форм**.

Ренатурация – 1. Воссоединение **комплементарных** цепей ДНК, разошедшихся при **денатурации** с образованием двухцепочечной молекулы. 2. Сворачивание расплетенного, т. е. денатурированного, глобулярного **белка** в исходную **конформацию** с восстановлением его активности.

Реовирусы (*Reoviridae*) – семейство РНК-содержащих вирусов, объединяющее несколько родов, представители которых патогенны: для человека (*Orbivirus* – **лихорадочные** инфекции, лихорадка Кемерово, *Rotavirus* – **гастроэнтериты** у детей, *Reovirus* – острые катары дыхательных путей и **гастроэнтериты**, *Coltivirus* – колорадская клещевая лихорадка и т.д.); растений (*Phytoreovirus* и *Fijivirus* – раневые опухоли, карликовость растений); насекомых (*Cypovirus* – цитоплазматический полиэдроз насекомых). Реовирусы представляют собой **нуклеокапсиды** диаметром 60–80 нм, организованные по типу **кубической симметрии**. **Капсид** имеет кольцевую форму и включает многочисленные белковые шипы. **Суперкапсид** отсутствует. Характерной особенностью реовирусов является наличие фрагментированной минус-двунитевой молекулы РНК, состоящей из 10–12 фрагментов (рис. 222). Геномная РНК и РНК-полимераза образуют сердцевину **вириона**. **Репродукция** и сборка реовирусов происходят в цитоплазме.

Реотаксис – движение **прокариот** против потока движущейся жидкости.

Репарация ДНК – полное или частичное восстановление исходной структуры молекулы ДНК, поврежденной при воздействии каких-либо физических или химических факторов.

Репелленты – вещества, «отталкивающие» клетки **прокариот**.

Репликативная вилка – промежуточная разветвленная часть молекулы ДНК, возникающая при ее деспирализации. Служит матрицей для синтеза дочерней ДНК. В ходе **репликации** репликативная вилка перемещается вдоль ДНК.

Репликативная форма – промежуточная форма двухцепочечной вирусной **нуклеиновой кислоты**, служащая матрицей для синтеза ДНК и РНК. Представляет собой релаксированное (открытое) кольцо.

Репликативные ДНК-полимеразы – **ферменты**, осуществляющие **репликацию ДНК** и исправление ошибок при спаривании **азотистых оснований**, а также участвующие в **эксцизионной репарации**. Синтезируются в клетке конститутивно.

Репликация – процесс удвоения ДНК, в котором цепи родительской ДНК, содержащие одинаковую информацию, раскручиваются и разделяются с образованием **репликативной вилки** (рис. 71). На каждой из двух цепей репликативной вилки, как на матрице, из четырех типов дезоксирибонуклеотидов, с помощью ДНК-зависимой ДНК-полимеразы, синтезируется новая **комплементарная** цепь. Индивидуальные цепи образуются только в направлении 5'→3'. Каждая из двух дочерних двухспиральных молекул ДНК состоит из одной «родительской» цепи и вновь синтезированной цепи и идентична «родительской» молекуле ДНК. Процесс репликации ДНК обеспечивает воспроизведение наследственной **генетической информации** при образовании новых клеток.

Репликация вирусной РНК – уникальное явление, присущее только РНК-вирусам. Репликация РНК-геномных вирусов осуществляется с помощью вирусных РНК-зависимых РНК-полимераз (репликазы). Вирусы с одноцепочечным геномом реплицируются полуконсервативным способом, при котором родительская молекула является одноцепочечной матрицей для одновременного синтеза нескольких **комплементарных** цепей.

Репликон – автономная единица клетки **прокариот**, способная к самостоятельной **репликации** и содержащая в цис-положении **точку начала репликации** (oriG), с которой взаимодействует инициаторный **белок**. Репликоны представлены **хромосомой прокариот**, **плазмидами** и **ДНК бактериофагов**.

Реплисома – мультиферментный комплекс, в форме временно существующей органеллы, участвующей в **репликации ДНК** у **прокариот**. В состав реплисомы входят **ДНК-полимераза**, две **праймсомы**, вспомогательные **ферменты** и **белки**.

Репрессия – один из двух альтернативных (наряду с индукцией) механиз-

мов регуляции **генов**. Состоит в подавлении **транскрипции** или **трансляции** путем связывания **репрессора** с **оператором**.

Репрессия гена – ингибирование **транскрипции** или **трансляции**.

Репрессия конечным продуктом – подавление синтеза **ферментов** определенного биосинтетического пути в присутствии его конечного продукта.

Репрессия координированная – подавление, в одинаковой степени, синтеза каждого **фермента** одного метаболического пути конечным продуктом.

Репрессор – регуляторный белок, связывающийся с **оператором** или **промотором** данного **гена** и блокирующий связывание с этими элементами **РНК-полимеразы**, в результате чего прекращается синтез **иРНК** с определенного **оперона**.

Репродукция вирусов – уникальный процесс подчинения матрично генетических механизмов клетки чужеродной вирусной информации, протекающий с воспроизведением многочисленных копий вирусных нуклеиновых кислот и белков с последующей организацией этих компонентов в зрелые вирусные частицы. Репродукция вирусов осуществляется **дисъюнктивным способом** и включает следующие фазы: **адсорбцию** вириона на клетке; **пенетрацию**; «раздевание» **вириона**; транскрипцию вирусной **иРНК** и трансляцию раннего белка; репликацию вирусной ДНК или РНК; трансляцию позднего белка; сборку вирусных частиц (**ассамблирование**) и **выход вирусов из клетки путем взрыва** или **путем почкования** (рис. 226).

Респираторно-синцитиальная инфекция – заболевание нижних дыхательных путей, проявляющееся в виде **пневмоний** и **ринита** у новорожденных, детей раннего возраста и взрослых, вызываемое **вирусами** рода *Pneumovirus* (**РС-вирус**) из семейства *Paramyxoviridae*.

Рестриктазы, или рестрицирующие эндонуклеазы – бактериальные **ферменты**, расщепляющие двухцепочечную молекулу **ДНК** в специфических **сайтах**, которые определяются **нуклеотидными** последовательностями, обладающими симметрией второго порядка относительно центра.

Рестрикционная карта – диаграмма расположения на молекуле **ДНК** **сайтов** узнавания **рестриктазами**.

Ретиналь-С₂₀ – **каротиноид**, связанный через протонированное шиффово основание **ковалентной связью** с остатком лизина в позиции 216 апофермента **бактериородопсина**, построенного из 248 остатков **аминокислот**. Полипептидная цепь включает 7 α -спиральных структур, ориентированных перпендикулярно плоскости **цитоплазматической мембраны** и пронизывающих ее. α -Спиральные структуры формируют трансмембранное пространство, заполненное протонируемыми аминокислотными остатками и ретиналем, расположенным параллельно плоскости мембраны.

Ретровирусы (*Retroviridae*) – лимфотрофные вирусы, характеризующиеся уникальным строением генома, присутствием в составе вирусной частицы обратной транскриптазы (РНК-зависимой ДНК-полимеразы) и механизмом реализации **генетической информации** (рис. 153). Геном ретровирусов представлен

двумя идентичными молекулами плюс-однонитевой РНК, на матрице которых, в процессе **репродукции вирусов**, с помощью **обратной транскриптазы** образуются промежуточные минус-однонитевые ДНК-транскрипты (копии). С молекул минус-однонитевых ДНК копируются цепи плюс-однонитевых ДНК. Далее, +ДНК и –ДНК-цепи соединяются с образованием полноценной двунитевой ДНК, которая транспортируется в ядро клетки. Клеточные **эндонуклеазы** и **лигазы** (интегразы) обеспечивают **сплайсинг** ДНК-клетки с вирусной ДНК с образованием новых **рекомбинантных ДНК**. Интегрированная молекула вирусной ДНК транскрибируется клеточной ДНК-зависимой РНК-полимеразой, с образованием вирусной плюс-однонитевой молекулы РНК. Часть молекул +РНК расходуется на формирование дочерних геномов, а часть преобразуется в **иРНК**, которая транслируется с образованием структурных **белков** и **ферментов**, входящих в состав новых вирионов. Самосборка вирусов и созревание вирусных частиц осуществляются в цитоплазме. **Выход вирусов из клетки путем почкования** осуществляется после созревания вирусных частиц. Семейство подразделяется на три подсемейства: *Oncovirinae* – онкогенные вирусы В, С и D типов, вызывающие у животных рак молочной железы, **лейкозы** и лимфосаркому; *Sputnavirinae* – **пенящие вирусы** и *Lentivirinae* – вирус иммунодефицита человека (ВИЧ).

Рефрактильные тела, или R-тела бактерий – спирализованные белковые ламеллы, присутствующие в **цитоплазме** некоторых членов домена *Bacteria* (р.р. *Caedibacter*, *Lyticum*, *Holospira* и др.), являющихся симбионтами парамеций. В смешанной популяции парамеций, которая состоит из незараженных особей и носителей бактериальных симбионтов, бактерии делают своих хозяев эффективными убийцами, что дает преимущество в борьбе против сородичей. **Токсины**, продуцируемые бактериям, вызывают либо лизис, либо паралич чувствительных особей **простейших**.

Рецепторные белки – компоненты регуляторных систем, с помощью которых **прокариоты** оценивают состояние внешней среды и адаптивно изменяют характер своего **метаболизма** или развития в ответ на действие стрессоров. Различают: сенсорные гистидинкиназы; трансдукторы сигнала при **хемотаксисе** (хемотрецепторы); дигуанилатциклазы (цикло-ди-ГМФ), участвуют в контроле **транскрипции** и др.

Рецепторы эукариот – молекулы клеточной мембраны **эукариот**, специфически связывающие определенные внеклеточные **молекулы**. Результатом связывания **лигандов** с рецепторами является зарождение сигнала, который затем передается внутрь клетки и приводит к активации индуцибельных **генов**.

Рецессивный аллель (ген) – **аллель**, кодирующий признак, который проявляется только у особей, несущих этот аллель в гомозиготном состоянии.

Рецидив – возврат клинических проявлений болезни не за счет повторного заражения, а под действием **возбудителя заболевания**, уже циркулирующего в организме.

Реципиент – 1. Любая клетка, способная принимать **ДНК** от бактерии-

донора в процессе **горизонтального переноса генов**. 2. Организм (индивидуум), воспринимающий органы или ткани от другого организма (**донора**).

Рибозимы – РНК, обладающие каталитическими свойствами и участвующие в процессах, связанных с превращениями полинуклеотидных цепей самих РНК.

Рибонуклеазы, или РНКазы – ферменты, катализирующие реакцию расщепления определенных межнуклеотидных связей в РНК.

Рибосомная филогенетика – экспериментальный подход к изучению филогенетических (родственных) взаимоотношений организмов, основанный на сравнении первичной структуры последовательностей **генов** рДНК – 16S- и 23S рРНК у **прокариот**, и 18S- и 28SpРНК у **эукариот**.

Рибосомы прокариот – мультимолекулярные комплексы, расположенные в **цитоплазме** клетки и выполняющие роль универсального аппарата для синтеза **белка** из **аминокислот** по заданной матрице на основе **генетической информации**, предоставляемой **иРНК** (рис. 77). Этот процесс получил название **трансляции**. Рибосомы состоят из **рРНК**, играющих роль в организации рибосомы и рибосомных белков, в массовом соотношении 2:1. Прокариотная рибосома построена из двух субъединиц – большой L-субъединицы и малой S-субъединицы, имеет **коэффициент седиментации** 70S (субъединицы 50S и 30S) и содержит три молекулы рРНК. Малая S-субъединица включает одну молекулу 16S рРНК, а большая L-субъединица – две молекулы 5S рРНК и 23S рРНК. В результате каждая субъединица рибосомы представляет собой свернутый рибонуклеопротеидный тяж.

Риботипирование – использование в качестве зондов меченых фрагментов **рРНК**, либо рибосомной **ДНК** (рДНК), либо ген-специфических **олигонуклеотидов**.

Рибофлавин, или витамин В₂ – производное гетероциклического соединения изоаллоксазина, связанное с многоатомным спиртом рибитом.

Ризоиды – корнеподобные образования у некоторых наземных форм **водорослей**, служащие для прикрепления к субстрату.

Ризоплана – поверхность корневой системы растений, колонизируемая микроорганизмами.

Ризосфера – слой почвы (от 1 до 8 мм), непосредственно прилегающий к корням растений и характеризующийся повышенным содержанием микроорганизмов. Состав микроорганизмов ризосферы зависит от типа почвы, вида и возраста растений, климатических условий, географической зоны и других факторов.

Ризосферные бактерии – факультативные малоспециализированные эктосимбионты растений, обитающие в **ризосфере** и **ризоплане**. Их рост в занимаемых зонах обеспечивается **корневыми ризодепозитами**. Ризосферные бактерии: улучшают снабжение растений азотом и фосфором; продуцируют фитогормоны, участвующие в регуляции различных процессов в растении (синтез **белка**, **РНК**, **пигментов**, некоторых **ферментов**, формирование хлоро-

пластов и т.д.); снижают уровень этилена, ускоряющего процессы старения растений; ограничивают или подавляют рост **фитопатогенных микроорганизмов**. Осуществляют **деструкцию** растительных остатков и органического вещества в целом и т.д. В состав **микробных сообществ ризосферы** и **ризопланы** входят представители **филы Proteobacteria** (*Azospirillum*, *Alcaligenes*, *Burkholderia*, *Pantoea* и др.), **филы Actinobacteria** (*Nocardia*, *Micromonospora*, *Streptomyces* и др.), **филы Firmicutes** (*Bacillus*, *Paenibacillus* и др.), а также **грибы** из родов *Penicillium*, *Gliocladium*, *Talaromyces*, *Humicola* и др.

Ризоторфин – биопрепарат на основе **симбиотических диазотрофов**, относящихся к родам *Rhizobium* и *Bradyrhizobium*. Представляет собой стерилизованный γ -облучением низинный торф, к которому добавлены живые клетки **ризобий** и необходимые для них питательные вещества. Используется для бактериализации семян бобовых растений перед посевом. Препарат разработан практически для всех бобовых, возделываемых на территории РФ.

Риккетсии – подвижные и неподвижные, неспорообразующие мелкие **плеоморфные** бактерии (от кокковидной формы до палочковидной) с **грам-отрицательным морфотипом**, имеющие **фимбрии**. **Аэробы** и **хемоорганогетеротрофы** с дыхательным типом метаболизма. У риккетсий отсутствуют ферменты **гликолиза** и **глюконеогенеза**. Они импортируют из цитоплазмы хозяина НАДН и УДФ-глюкозу. Источником энергии для риккетсий служит окисление глутамата через **цикл Кребса**. Кроме того, они получают **АТФ** от хозяина в обмен на **АДФ** с помощью АДФ/АТФ – транслоказы. Риккетсии являются облигатными цитоплазматическими **паразитами** и поэтому не способны к росту на бесклеточных **питательных средах**. В лабораторных условиях их культивируют в куриных эмбрионах и в культуре клеток млекопитающих. Среди риккетсий известны непатогенные (свыше 40) и патогенные для человека виды возбудителей **риккетсиозов**, естественным резервуаром которых являются членистоногие. Заражение человека в большинстве случаев происходит через укусы членистоногих-переносчиков. В жизненном цикле риккетсий выделяют две стадии – вегетативную и покоящуюся. На первой стадии бактерии представлены палочковидными, подвижными клетками, способными к **бинарному делению**. На второй – сферическими и неподвижными клетками, находящимися в клетках членистоногих и теплокровных животных. Для риккетсий характерна **подвижность, основанная на полимеризации актина**. Патогенные риккетсии для человека относятся к **филе Proteobacteria**, семействам *Rickettsiaceae* (класс *Alphaproteobacteria*, порядок *Rickettsiales*) и *Coxiellaceae* (класс *Gammaproteobacteria*, порядок *Legionellales*) и трем родам: *Rickettsia* – **возбудители сыпных тифов** (*R.prowazekii*, *R.typhi*) и **пятнистых лихорадок** (*R.rickettsii*, *R.conorii*, *R.sibirica*, *R.australis*, *R.akari* и др.); *Coxiella* – возбудитель **Ку-лихорадки** (*C.burnetii*) и *Rochalimaea* – возбудитель траншейной (вольнской) лихорадки (*R.quintana*), клещевого пароксизмального риккетсиоза (*R.rutckovskiyi*) и болезни «кошачьих царапин» (*R.henselae*) у лиц с **ВИЧ-инфекцией** и др.

Риккетсиозы – группа **инфекционных болезней (инфекции трансмиссивные)**, которые вызываются облигатными внутриклеточными **паразитами – риккетсиями** – и характеризуются рядом общих патогенетических, клинических и иммунологических свойств. Среди риккетсиозов человека выделяют: группу тифов (эпидемический **сыпной тиф**, блошиный сыпной тиф, эндемический крысиный сыпной тиф); группу пятнистых лихорадок (пятнистая лихорадка Скалистых Гор, марсельская лихорадка, североавстралийский **клещевой риккетсиоз**, осповидный везикулезный риккетсиоз, клещевой сыпной тиф Северной Азии) и прочие риккетсиозы (**Ку-лихорадка**, траншейная лихорадка, клещевой пароксизмальный риккетсиоз, лихорадка цуцугамуши и др.).

Ринит – заболевание, характеризующееся слизистыми или слизисто-гнойными выделениями из носа, чиханьем, зудом в носу и в глазах и т.п.

Риновирусы (род *Rhinovirus*) – кислотоустойчивые РНК-содержащие вирусы семейства *Picornaviridae*, вызывающие у человека острые респираторные инфекции. Риновирусы локализуются в эпителиальных клетках слизистой носа и бронхов человека, вызывая **ринит, бронхиты** и, реже, бронхопневмонии. Передаются **воздушно-капельным путем**. **Вирионы** риновирусов имеют размеры 22–30 нм, сферическую форму и **кубический тип симметрии**. Геном представлен плюс-однонитевой молекулой РНК. **Репродукция** риновирусов реализуется в цитоплазме. **Выход вирусов из клетки путем «взрыва»** заканчивается ее лизисом.

РНК, или рибонуклеиновая кислота – линейные **полинуклеотиды** с определенной нуклеотидной последовательностью, в которых остатки **нуклеотидов** соединены между собой 5', 3'-фосфодиэфирными связями. Каждый из четырех видов нуклеотидов включает азотистое основание (**аденин, гуанин, цитозин и урацил**), пентозу (**рибоза**) и фосфорный остаток. Центральная ось полинуклеотидной цепи построена из чередующихся остатков рибозы и фосфата. Кроме четырех главных (мажорных) оснований в РНК присутствуют несколько редких (минорных) – псевдоурацил, диметиладенин, диметилгуанин и другие, которые не могут участвовать в **комплементарных** взаимодействиях. Молекулы РНК **прокариот** и **эукариот** (кроме РНК ряда вирусов) являются одноцепочечными. Только в отдельных участках цепь РНК может образовывать петли или «шпильки» с двухцепочечной структурой, которая стабилизируется за счет взаимодействия оснований в парах **аденин – урацил** и **гуанин – цитозин**, а иногда гуанин – урацил («неправильные» пары). Различают три основных вида РНК: **иРНК** или **мРНК** – информационные РНК или матричные соответственно; **тРНК** – транспортные РНК; **рРНК** – рибосомальные РНК. Некоторые РНК являются **рибозимами**.

РНК-затравка – короткие цепи РНК со свободным 3'-ОН-концом, необходимые для синтеза новой цепи ДНК при **репликации**. РНК-затравку синтезируют **праймазы**.

РНК-полимераза – фермент, катализирующий реакцию синтеза РНК из рибонуклеозид-5'-трифосфатов. Матрицей в этом процессе может служить

ДНК или **РНК** (у **вирусов**). Соответствующие РНК-полимеразы называют ДНК- или РНК-зависимыми.

РНК-содержащие вирусы – гетерогенная группа **вирусов**, относящихся к различным семействам (*Picornaviridae*, *Orthomyxoviridae*, *Togaviridae*, *Retroviridae* и др.). Отличаются структурой, геномом, репродуктивной способностью, антигенными и другими признаками, а также патогенетическими, клиническими и эпидемиологическими особенностями вызываемых ими заболеваний. Поражают позвоночных, насекомых и растения.

Робовирусы – вирусы рода *Hantavirus*, семейства *Bunyaviridae*, циркуляция которых в природе связана с грызунами. В организм человека проникают **контактным, воздушно-пылевым и алиментарным путями** и вызывают **геморрагическую лихорадку с почечным синдромом, эпидемическую нефропатию** и острые респираторные заболевания с поражением легких.

Род – центральная таксономическая категория в систематике **прокариот**, состоящая из одного или нескольких близких **видов**. Родовое название всегда пишется с заглавной буквы и обычно характеризует какой-либо отличительный признак микроорганизма или отражает фамилию ученого, открывшего этот организм. Например, род *Salmonella* (фамилия ученого Salmon), или *Staphylococcus* («Staphylo» – гроздь, «soccus» – зерно). Категория «род» занимает особое положение, поскольку, в соответствии с правилами **номенклатуры**, вид не может получить название, если он не относится к определенному роду.

Родентициды – химические вещества, применяемые для уничтожения грызунов (мышей, крыс) в зернохранилищах, складских помещениях, теплицах, а также в посевах зерновых культур.

Рожа – острое, иногда рецидивирующее, воспалительное инфекционное заболевание кожи с общей **интоксикацией** организма, вызываемое **стрептококком группы А** (*Streptococcus pyogenes*). Сопровождается **гиперемией**, уплотнением кожи, **отеком**, ознобом, повышением температуры тела и т.д.

Розеола – пятнышко на коже округлой или неправильной формы бледно-розового или красного цветов. Встречается при некоторых инфекционных заболеваниях (**брюшной тиф, скарлатина** и др.).

Розеолезно-папулезная сыпь – полиморфные высыпания на коже, состоящие из разного вида поражений – **розеол** и **папул**.

Розеткообразование – метод, используемый для идентификации или выделения клеток определенного типа. Исследуемые клетки смешивают с корпускулярными частицами (например, **Т-лимфоциты** человека с **эритроцитами** барана). Розетка представляет собой клеточный агрегат, состоящий из центральной клетки (эритроцит) и окружающих ее связанных за счет специфических рецепторов лимфоцитов.

Рост – пропорциональное увеличение количества всех химических компонентов клетки (**РНК, ДНК, белка** и др.), ведущее, в конечном итоге, к возрастанию размеров и массы клетки.

Ротавирусы (род *Rotavirus*) – патогенные для человека вирусы группы А и В из семейства *Reoviridae*, вызывающие **гастроэнтерит** у детей в возрасте от 6 месяцев до 2 лет. **Вирионы** имеют сферическую форму диаметром 65–75 нм. Геном представлен фрагментативной двунитевой молекулой РНК, разделенной на 11 сегментов (рис. 222). **Нуклеокапсид** состоит из двух полипептидных слоев: внутреннего (икосаэдрического) и наружного, напоминающего обод колеса со спицами. **Репродукция** ротавирусов происходит в цитоплазме клетки.

рРНК, или РНК рибосомная – класс молекул **РНК**, которые входят в состав **рибосом** или полирибосом, и нековалентно связаны с рибосомными белками. Во вторичной структуре рРНК имеется много двухцепочечных участков и петель. Рибосомные РНК являются основой формирования субъединиц рибосом. В малой субъединице рибосом **прокариот** присутствует одна молекула 16S рРНК, а в большой находятся две различные молекулы – 5S рРНК и 23S рРНК. Рибосомная РНК составляет около 80% общей клеточной РНК.

РС-вирус, или респираторный синцитиальный вирус – парамиксовирус, вызывающий респираторные инфекции у детей младшего возраста, а также **пневмонию** и **бронхит** у грудных детей.

Рубец – начальный отдел 4-камерного желудка жвачных животных, составляющий 85% пищеварительного тракта (рис. 173). В нем происходит расщепление от 70 до 85% растительного корма под действием микрофлоры. Процесс разложения **целлюлозы** кормов включает гидролиз **полимеров** и **брожение** образовавшихся **углеводов** с выделением органических кислот (ацетат, пропионат, бутират и др.), которые всасываются слизистой оболочкой рубца. При дистрикции корма образуются газы (CO_2 , H_2 , немного H_2S и NH_3). Сложное сообщество рубца включает экзо- и эндосимбионты, **консорциумы**, свободноживущие организмы и представлено 200–300 **видами** бактерий (60–90%), из которых ведущими являются 20 видов. Доля **простейших** и **грибов** в микробиоте рубца составляет от 3 до 30%, а архей – от 0,5 до 3% (рис. 174, табл. 26).

РуБисКО – бифункциональный ключевой фермент **цикла Кальвина** – **Бенсона**, характерный для всех членов **филы *Cyanobacteria***, а также **фототрофных** и **хемолитотрофных** представителей **филы *Proteobacteria***. Этот фермент находится в **карбоксисомах** бактерий и способен одновременно катализировать карбоксилазную и оксигеназную реакции, участвуя тем самым в двух взаимно конкурирующих физиологических процессах – цикле восстановления углерода и цикле окисления углерода. РуБисКО связывает CO_2 в реакции карбоксилирования рибулозо-1,5-бифосфата и далее расщепляет образовавшийся шестиуглеродный **интермедиат** на две молекулы 3-фосфоглицерата. Последний используется в разнообразных биосинтезах и, в первую очередь, при **глюконеогенезе**. Обладая оксигеназной активностью, РуБисКО катализирует присоединение O_2 к рибулозо-1,5-бифосфату.

Образовавшийся пятиуглеродный интермедиат затем расщепляется спонтанно на молекулу 3-фосфоглицерата и молекулу 2-фосфогликолата. У **прокариот** скорость карбоксилазной реакции выше, чем оксигеназной. Несмотря на это, образование наряду с 3-фосфоглицератом в аэробных условиях 2-фосфогликолата приводит к потерям акцептированного углерода (иногда до 50%).

C₁-блоки – соединения углерода, используемые углеродными **автотрофами** в качестве энергетических и конструктивных субстратов. Степень восстановленности углерода в этих субстратах возрастает в ряду $\text{CO}_2 \rightarrow (\text{HCO}_3^-, \text{HCOO}^-) \rightarrow \text{CO} \rightarrow \text{HCHO} \rightarrow \text{CH}_3$. Непосредственное акцептирование C₁-блока возможно только в трех формах: CO_2 , HCO_3^- , HCHO .

C₁-соединения, или одноуглеродные субстраты – соединения углерода, в состав молекулы которых входит один атом углерода или даже несколько, но при этом молекула никогда не содержит C-C-связей (например, CO, HCHO, $\text{CH}_3\text{-O-CH}_3$ и т.п.).

Сайт – последовательность **нуклеотидов** в молекуле ДНК.

Сайт встраивания, или сайт клонирования – специфический участок **вектора**, в который встраивают фрагмент чужеродной ДНК. Очень часто это уникальный **сайт рестрикции**.

Сайт рестрикции – последовательность **нуклеотидов** в молекуле ДНК, узнаваемая **рестриктазами**. Обычно представляет собой короткий **палиндром**.

Сайт специфичность фермента – специфичность фермента к определенному сайту в молекуле **субстрата**.

Сайты att – фрагменты генома **бактериофага** и **хромосомы прокариот**, **рекомбинация** между которыми приводит к **интеграции** или исключению фага.

Сайты сопряжения – отдельные звенья **электрон-транспортной цепи**, где при транслокации **протонов** и **электронов** выделяется свободная энергия в количестве, достаточном для создания **Pmf** или **Smf**.

Сальмонеллы (род *Salmonella*) – мелкие палочки с **грамотрицательным морфотипом**, большинство из которых подвижны с помощью перитрихальных **жгутиков**. **Хемоорганогетеротрофы** с температурным оптимумом 35–37°C. Оксидаза-отрицательны и каталаза-положительны. Сальмонеллы содержат **O-, H-, K- антигены**, а также антиген **вирулентности (Vi-антиген)**. Помимо **эндотоксина**, угнетающего деятельность центральной нервной системы, сальмонеллы синтезируют **экзотоксины**: LT-токсин, увеличивающий количество внутриклеточного **цАМФ** и способствующий выходу жидкости из клетки, и ST-токсин, нарушающий синтез **белка** и активирующий продукцию **простагландинов**. Сальмонеллы паразитируют в желудочно-кишечном тракте человека и животных, способны к гематогенному **диссеминированию** и являются возбудителями **брюшного тифа**, паратифов А, В и С, **гастроэнтеритов**. Род *Salmonella* включен в семейство *Enterobacteriaceae*, порядок «*Enterobacteriales*», класс *Gammaproteobacteria*, филу *Proteobacteria*.

Самоочищение водоема – сумма процессов, которые приводят загрязненную воду по содержанию органических веществ и наличию микроорганизмов к исходному состоянию. Способность водоема к самоочищению обусловлена присутствием в нем **автохтонных** видов **микроорганизмов**, водной фауны и флоры.

Самореплицирующийся репликон – единица **репликации**, например, **плазида**, способная контролировать время и скорость собственного синтеза без участия хромосомной ДНК.

Самосборка – спонтанное упорядоченное объединение **биополимеров**, приводящее к образованию биологически важных структур: **рибосом**, **цитоплазматической мембраны**, ферментных комплексов, **вирионов** и т.д. Самосборка не требует затрат энергии и осуществляется за счет образования вторичных **нековалентных связей**. Важную роль в самосборке играет **комплементарность** поверхностей взаимодействующих **молекул**.

Санитарно-показательные микроорганизмы – косвенный показатель, по которому судят о возможном загрязнении окружающей среды **патогенными микроорганизмами**. Санитарно-показательные микроорганизмы (бактерии, **грибы**) должны отвечать следующим критериям: иметь общее **местообитание** с соответствующими патогенными микроорганизмами; аналогичным способом распространяться в окружающей среде; сохранять жизнеспособность в окружающей среде в течение сроков, близких к срокам выживания патогенных микроорганизмов; быть достаточно типичными; не изменять свои свойства в окружающей среде; постоянно содержаться в выделениях человека и животных и поступать в окружающую среду и т.п.

Сапробность водоема – весь комплекс особенностей водоема, определяемый развитием соответствующих микроорганизмов в воде, содержащей органические вещества в определенных концентрациях и определенной степени минерализации.

Сапронозы – **инфекции**, развивающиеся в организме человека после проникновения бактерий или грибов из окружающей среды, или с поверхности тела (например, в рану). Возбудители сапронозов постоянно живут и размножаются в почве, воде, на поверхности тела человека и животных, в пищевых продуктах и т.д. Для поддержания своего существования в природе они не обязательно нуждаются в эпидемическом процессе. Как правило, возбудители сапронозов характеризуются множественной патогенностью и вызывают тяжелую патологию, что обусловлено отсутствием взаимной **адаптации** патогенов и восприимчивых организмов. К сапронозам относятся **иерсиниозы**, **легионеллез**, **аспергиллез** и др.

Сапротрофы – микроорганизмы-деструкторы растительного опада, животных останков и отмерших клеток микроорганизмов. Участвуя в **деструкции** органических соединений, сапротрофы составляют важное звено в биологическом круговороте веществ и энергии в природе.

Саркома – множественная злокачественная или доброкачественная **опухоль**, образовавшаяся из малодифференцированной сосудистой ткани. Состоит из веретенообразных клеток и мелких сосудистых полостей. Встречается в коже в виде **пятен**, **бляшек**, **узелков**. Возбудителем саркомы является **герпес-вирус** человека из семейства *Herpesviridae*.

Саттелитизм – форма взаимоотношений между членами **микробного сообщества**, базирующаяся на передаче **факторов роста**.

Саузерн-блоттинг – обнаружение специфических нуклеотидных последовательностей путем переноса фрагментов денатурированных молекул **ДНК**, подвергнутых **электрофорезу**, с агарозного геля на нитроцеллюлозный за счет капиллярного эффекта и **гибридизации** с меченым **зондом**, **комплементарным** искомой последовательности. Метод **генной инженерии**, используемый в тестах на гибридизацию.

Сахароза – **дисахарид**, построенный из остатков **глюкозы** и **фруктозы**.

Сбалансированный рост клетки прокариот – пропорциональное увеличение на уровне отдельной клетки количества всех ее структур (**хромосомной ДНК**, **РНК**, **рибосом**, **мембранных липидов** и **белков**, **шаперонов**, **ферментов**, **ригидного слоя клеточной стенки** и т.д.).

Световая микроскопия – метод визуализации микробных клеток, при использовании которого изображение объекта формируется либо за счет того, что объект и различные элементы его структуры избирательно поглощают свет с различной длиной волны (**абсорбционный контраст**), либо за счет изменения фазы световой волны при прохождении света через прозрачный объект (**фазовый контраст**).

Светособирающие антенны – мультимолекулярный агрегат, состоящий из фотосинтетических **пигментов**, ковалентно или нековалентно связанных со специализированными **белками** и выполняющий функцию **фоторецептора** в составе **фотосинтетического аппарата**. Светособирающие антенны поглощают **кванты** света длиной 400–700 нм и энергией 1–3,5 эВ, преобразуя ее в возбужденное состояние электронных облаков. Энергия возбужденного синглетного состояния мигрирует по антенне от периферии к **реакционному центру** резонансным путем и достигает **хлорофилла** или **бактериохлорофилла** за 10^{-10} с. Тип светособирающей антенны определяет **эконишу**, которую занимают бактерии, способные к **фототрофии**. Различают светособирающие антенны, структурно совмещенные с реакционным центром (**антенна реакционного центра ФС I и ФС II**) и обособленные от него (**светособирающий комплекс**).

Светособирающие комплексы – **светособирающие антенны** бактерий, способных к **фототрофии**, структурно обособленные от **реакционного центра**, входящего в состав **фотосинтетического аппарата**. Светособирающий комплекс подразделяется на внутреннюю интегральную антенну и периферическую антенну.

Свищ, или фистула – канал, соединяющий между собой или с внешней средой полые органы и через который выделяется жидкое содержимое глубже

расположенной полости. Свищи возникают как следствие какого-либо патологического процесса или после хирургического вмешательства.

Свободная энергия – составная часть общей энергии физико-химической системы, например, энергии реагирующих веществ, которая при постоянных температуре и давлении может быть преобразована в полезную работу, или быть ассимилированной в форме **Pmf, Smf** или **АТФ**.

Свободноживущие diaзотрофы – **аэробные и анаэробные**, одноклеточные и **трихомные, фотолитоавтотрофные, хемолитоавтотрофные, хемоорганогетеротрофные, фотолитогетеротрофные** бактерии и археи из родов *Azotobacter*, *Azomonas*, *Derxia*, *Clostridium*, *Rhodospirillum*, *Pelodictyon*, *Heliophilum*, *Methylocystis*, *Cyanospira*, *Methanococcus* и других, способные к **фиксации молекулярного азота** с образованием NH_3 . Например, суммарная деятельность свободноживущих diaзотрофов в почвах умеренного климата приводит к накоплению от 26 до 80 кг N_2 на га в год, а в почвах тропической зоны – до 100 и более кг N_2 на га в год.

Свободные липиды – липиды, входящие в состав экзоплазматического полумембранного листка **наружной мембраны** клеточной оболочки **актинобактерий группы «mycolata»** и не связанные **ковалентными связями** с муреин-арабиногалактановым комплексом. Примером свободных полярных липидов служат: тетраацил-сульфолипид SL, пентаацилтрегалоза, фенольные гликолипиды. Неполярные свободные липиды представлены триацилглицеридами, в состав которых входят жирные кислоты с алифатическим радикалом средней длины. Неполярные свободные липиды составляют минорную фракцию свободных липидов.

Сегрегация – ориентированное расхождение после **декатенации** свободных сестринских хромосом к противоположным клеточным полюсам перед делением клетки. В перемещении сестринских хромосом у некоторых **прокариот** участвуют аналоги митотического аппарата **эукариот**, представленные разными системами – MinCDE/SeqA, MreB/Mb1, FtsK/SpoIIIЕ и др.

Секвенирование – определение последовательности **аминокислотных остатков в белках** или последовательности **нуклеотидов в нуклеиновых кислотах**. Ключевая операция, используемая для характеристики **геномов** разных организмов.

Секреторный компонент – **полипептид** в составе молекулы **IgA**, продуцируемый клетками секреторного эпителия. Облегчает транспорт IgA через эпителий и защищает **иммуноглобулин** от действия секретов слизистых оболочек.

Секреция – выведение за пределы **цитоплазмы** высокомолекулярных и низкомолекулярных соединений, функционально полезных клетке **прокариот**. Такие соединения либо входят в состав клеточных структур, например, **полисахарады капсул**, либо функционируют за пределами клетки, как, например, сигнальные молекулы, **экзоферменты** и т.п.

Селезенка – орган периферического лимфо-миелоидного комплекса, расположенный в брюшной полости вблизи желудка. Снаружи орган окружен

соединительнотканной капсулой, от которой внутрь отходят перегородки – трабекулы. Характерной чертой строения селезенки является наличие красной и белой пульпы. Белая пульпа (мальпигиевы тельца) представляет скопление **лимфоцитов** вокруг артериального канала, красная пульпа – место локализации **эритроцитов, макрофагов, мегокариоцитов, гранулоцитов** и перемещающихся сюда из белой пульпы лимфоцитов. В селезенке, как в периферическом органе, развивается **иммунный ответ**, который обусловлен взаимодействием **T- , В-лимфоцитов** и **макрофагов** при контакте с **антигеном**.

Селектины – семейство адгезивных молекул клеточной поверхности **лейкоцитов** и эндотелиальных клеток, принимающих участие в **хоминге лимфоцитов** в лимфоидные органы.

Селекция – 1. Отбор организмов или клеток с нужными свойствами в смешанной популяции. 2. Наука о методах создания новых и улучшения существующих сортов культурных растений и пород животных.

Селенатное дыхание – тип анаэробного **энергетического метаболизма**, в котором **донорами электронов** выступают органические субстраты или молекулярный водород H_2 , а терминальными **акцепторами** электронов – оксианионы селена. Свободная энергия ассимилируется в форме **Pmf**. **Прокариоты** с помощью соответствующих **терминальных редуктаз электрон-транспортной цепи**, расположенных в **цитоплазматической мембране**, восстанавливают или селенат (SeO_4^{2-}) в селенит (SeO_3^{2-}), или селенит в элементный селен (Se^0), что приводит к их обезвреживанию в реакциях: $H_2 + SeO_4^{2-} \rightarrow H_2O + SeO_3^{2-}$ и $H_2 + SeO_3^{2-} \rightarrow 3H_2O + Se^0$. Элементный селен, в виде микросфер, откладывается либо вне клетки, либо в ее **цитоплазме**. В число **прокариот**, восстанавливающих оксианионы селена, входят как представители бактериальных **фил** – *Proteobacteria*, *Firmicutes*, так и археотных **фил** – *Crenarchaeota* и *Euryarchaeota*.

Селеноцистеин – основная нестандартная 21-я **аминокислота** некоторых **прокариот** (домен *Bacteria*) и **эукариот**.

Семантиды – носители генетической информации: **ДНК** (первичные семантиды), **РНК** (вторичные семантиды) и **белки** (третичные семантиды).

Семейство – таксономическая категория в **систематике**, объединяющая группы близких **родов**, имеющих общее происхождение. Латинское название семейства образуется путем прибавления к основе названия типового рода окончания – *idea* (в зоологии и вирусологии) и *-aceae* (в ботанике, микологии и микробиологии).

Сенсибилизация – повышение чувствительности организма к воздействию какого-либо фактора окружающей или внутренней среды. Происходит путем контакта с **антигенами (аллергенами)**.

Сенсор – рецепторный белок, который интегрирован в **цитоплазматическую мембрану** клетки или присутствует в **цитоплазме** в растворимом виде. Сенсор воспринимает **стимул** и преобразует его в сигнал.

Сенсорные родопсины (СР) – фотоактивные **пигменты**, содержащиеся **ретиаль**, обеспечивающие фототаксис **экстремально-галофильных архей**

и их пространственную ориентацию, но не участвующие в светозависимом транспорте ионов. СР I синтезируется конститутивно, а биосинтез СР II индуцируется аноксигенными условиями. СР I отвечает за действие на галоархеи красного, желтого, желто-зеленого, ультрафиолетового и синего света, а СР II – только синего. Свет с длиной волны короче 500 нм (синий, ультрафиолетовый) действует как **репеллент**, а область спектра более 520 нм (от оранжевого до зеленого) – как **аттрактант**.

Сепсис – системное заболевание, характеризующееся присутствием в циркулирующей **крови** и тканях организма больших количеств различных гноеродных бактерий или других **патогенных микроорганизмов**, или их **токсинов**. Патогенные микроорганизмы, проникшие из первичного **очага инфекции** в **кровь**, размножаются в ней и заносятся во все ткани организма. При развитии генерализованной формы **инфекции** может наступить массовое поступление в кровь токсинов, продуцируемых бактериями и, как следствие, развиваться токсико-септический шок, вызывающий летальный исход в довольно короткие сроки. Известны: сепсис раневой, послеродовой, хирургический, сибиреязвенный первичный или вторичный, **септицемия** и т.д.

Септа – поперечная или продольная перегородка в **гифе**, споре размножения, или **конидии**. Септы могут быть с простыми или со сложными отверстиями – порами.

Септикопиемия – смешанная форма **сепсиса**, при которой происходит периодическое поступление **патогенных микроорганизмов** из **очага инфекции** в **кровь** и образование вторичных очагов гнойного воспаления (**абсцессов**).

Септированный мицелий, или клеточный – мицелий гриба, разделенный **септами** на отдельные клетки, содержащие одно или несколько ядер. Септы могут быть с простыми или со сложными отверстиями – порами.

Септитенк – **биореактор**, применяемый для анаэробной очистки сточных вод при t 25°C и ниже, без какого-либо перемешивания. Большая часть **активного ила** удаляется из септитенка один раз в год, а меньшая остается в тенке для поддержания в нем анаэробной активности. Септитенки используются в городских очистных сооружениях и перерабатывают осадки, удаляемые из первичных отстойников, а также пену и активный ил из **вторичных отстойников**.

Септицемия – системное заболевание, вызванное размножением **патогенных микроорганизмов** в циркулирующей **крови** и множественным поражением различных тканей и органов.

Серная хемолитотрофия – **энергетический метаболизм**, основанный на окислении серы S^0 , ее восстановленных неорганических растворимых соединений (сульфид – S_2^- , сульфит – SO_3^{2-} , тиосульфат – $S_2O_3^{2-}$, тетратионат – $S_4O_6^{2-}$ и др.) и нерастворимых сульфидных минералов – пирит (FeS_2), сфарелит (ZnS), халькопирит ($CuFeS_2$) и др. **Электроны** от окисляемого субстрата поступают в **электрон-транспортную цепь** на уровне **цитохром bc_1 -комплекса**, в связи с

чем образование **восстановительных эквивалентов** (НАДН) происходит путем **обратного транспорта электронов**. Свободная энергия ассимилируется в форме **Pmf**. Серная хемолитотрофия встречается как у представителей домена *Bacteria*, так и у членов домена *Archaea*. У серных бактерий и архей **литотрофное окисление серы** и ее соединений нередко сочетается с **миксотрофией** и **углеродной автотрофией**. Неорганический углерод ассимилируется в **цикле Кальвина-Бенсона** или **цикле Ивенса-Бьюкенена**.

Серное дыхание – анаэробный **энергетический метаболизм**, в котором энергия ассимилируется в форме **Pmf**, а истинным терминальным **акцептором электронов** служит не сера в форме циклооктосеры (S_8), а ее растворимые и промежуточные продукты – полисульфиды. Они образуются абиотическим путем в результате нуклеофильной атаки гидросульфида на циклические молекулы серы: $S_8 + HS^- \rightarrow S_7^{2-} + H^+$. При взаимодействии с **электрон-транспортной цепью** от полисульфида отщепляется атом серы, который восстанавливается до гидросульфида: $S_7^{2-} + 2e^- + H^+ \rightarrow S_6^{2-} + HS^-$. Способность восстанавливать элементную серу до сероводорода при анаэробном окислении водорода или органических субстратов (формиат, ацетат, этанол и т.д.) характерна для **автотрофных** и **гетеротрофных, мезофильных** и **термофильных, ацидофильных** и **алкалофильных** представителей домена *Bacteria* (например, из родов *Campylobacter*, *Spirillum*, *Thermotoga*) и гипертермофильных архей (**домен Archaea**) из родов *Pyrobaculum*, *Thermophilum*, *Pyrodictium*, *Sulfolobus*, *Sulfurococcus* и др.

Серные бактерии бесцветные – чрезвычайно гетерогенная группа непигментированных бактерий, способных к **серной хемолитотрофии**. Общим признаком группы является способность откладывать в глубоких «карманах» **периплазматического пространства** «элементную серу», которая впоследствии может быть использована как источник энергии при исчерпании H_2S во внешней среде. Серные бактерии растут **хемолитогетеротрофно** и **хемолитоавтотрофно**. Представлены одноклеточными овальными, палочковидными и извитыми формами, неподвижными или подвижными с помощью **жгутиков** (р.р. *Achromatium*, *Macromonas*, *Thiovulum* и др.), а также **трихомными** организмами, образующими **чехлы**, обладающими **подвижностью по типу скольжения** или неподвижностью (р.р. *Thiothrix*, *Beggiatoa*, *Thioploca* и др.). Обладают отрицательными **фототаксисом** и **аэротаксисом**. Принимают активное участие в глобальном цикле серы. Природные места обитания – граница раздела сульфидной и кислородной зон у поверхности донных отложений морских и пресных водоемов, аэробные слои почв разного типа и т.п.

Серные бесцветные тионовые прокариоты – облигатно или факультативно **хемолитоавтотрофные** бактерии и археи, способные к **серной хемолитотрофии** и окисляющие серу и сульфид с образованием сульфата SO_4^{2-} (H_2SO_4). Кроме серы многие могут окислять $S_2O_3^{2-}$, политионаты ($S_2O_6^{2-}$, $S_4O_6^{2-}$), тиоцианат (CNS^-) и другие не до конца окисленные соединения серы. Молекулярная сера S^0 , образующаяся как промежуточный продукт, откладыва-

ется не в клетке, а только за ее пределами. Свободная энергия ассимилируется в форме **Pmf**. Тионовые бактерии представлены родами: *Thiobacillus*, *Acidithiobacillus*, *Thiococcus*, *Thiomicrospira* и другими, а археи – *Sulfolobus* и *Acidianus*. Среди серных **прокариот** известны **мезофилы** ($t_{\text{opt}} - 30^{\circ}\text{C}$), **нейтрофилы** (рН 7,0), **алкалифилы** (рН 8–10), **ацидофилы** (рН 2–4) и **термоацидофилы**, например, археи *Sulfolobus* и *Acidianus*, сочетающие экстремальную ацидофилию (рН 1–2) с термофилией ($t - 70\text{--}75^{\circ}\text{C}$). В анаэробных условиях некоторые серные бактерии используют вместо O_2 **нитраты**, восстанавливая их до NO_2^- или N_2 . *Thiobacillus* и *Sulfolobus* способны окислять S^0 и Fe^{2+} , а также сульфиды металлов, например, сфалерит (ZnS), пирит (FeS_2) и др. Обитают серные бесцветные тионовые прокариоты в почвах, соленых болотах, сточных водах, кислых водах шахт, на выходе горячих серных источников и т.п. Играют важную роль в глобальном цикле серы. Могут быть причиной разрушения различных строительных конструкций.

Серные глобулы – включения округлой формы в клетках **прокариот**, ограниченные белковой **неунитарной мембраной** и содержащие серу либо в форме циклооктосеры (S_8), либо политионата, либо в виде S_0 -серных цепей (рис. 83). Серные глобулы откладываются некоторыми **хемолитотрофами** и **фотолитотрофами** в **цитоплазме** или **периплазматическом пространстве** в качестве промежуточного продукта при окислении экзогенного **донора электронов** – сульфида (H_2S). Сера используется бактериями в качестве эндогенного донора электронов при истощении запасов H_2S в местах обитания.

Серовар – **штаммы** одного **вида**, отличающиеся от **типового штамма** по антигенной структуре.

Серодиагностика – методы лабораторной диагностики **инфекционной болезни** по иммунологическим показателям. Для **иммунодиагностики** используют различные **серологические реакции**, определяющие наличие **антител** (или **антигена**) в **сыворотке крови**.

Сероконверсия – приобретение или повышение титров **антител** к **антигену**, который попадает в макроорганизм в результате **инфекции** или **иммунизации активной**.

Серологические реакции – реакции между **антигеном** и **антителом**. Используются в **иммунодиагностике** для выявления специфических антител к соответствующему антигену в **сыворотке крови**, либо для серологического типирования **возбудителя болезни**. К серологическим реакциям относятся реакции **агглютинации**, **преципитации иммунной**, связывания **комплемента**, **нейтрализации**, **гемагглютинации**, **иммуноферментный анализ**.

Серопротекция, или **пассивная иммунизация** – метод, при котором для предотвращения **инфекционной болезни** в организм вводятся готовые специфические **антитела** (**иммунные сыворотки**, **иммуноглобулины специфические**). Серопротекция создает краткосрочный, ненапряженный **иммунитет** и обеспечивает, по сравнению с **вакцинопрофилактикой**, более быстрое его достижение.

Серотерапия – лечение инфекционных больных путем введения в организм **иммунной сыворотки**, содержащей специфические **антитела**, соответствующие **возбудителю болезни**. Широко применяется при бактериальных инфекциях, возбудители которых отличаются **токсигенностью** (клостридиозы, рожа и др.).

Серотип – **антигенная** характеристика клетки (бактерии, клетки **крови** и т.д.), установленная на основе ее взаимодействия с **антителами**.

Серрации (род *Serratia*) – подвижные с помощью перитрихиальных **жгутиков** прямые палочки с **грамтрицательным морфотипом**. Способны к слабой **подвижности по типу роения** при колонизации плотных субстратов. **Факультативные анаэробы** и **хемоорганогетеротрофы**. Имеют **O-** и **H-антигены**. Основные факторы **патогенности** серраций – **фимбрии**, **гемолизины**, **протеазы** (обуславливают **геморрагии** на коже и слизистых оболочках), **сидерофоры** (обеспечивают поглощение ионов Fe^{2+} из **крови** и тканей), термолabileный цитотоксин. Представителей рода *Serratia* выделяют из водных **экосистем**, почвы, воздуха, с поверхности растений, различных предметов, испражнений насекомых и грызунов. Некоторые виды, например, *S. marcescens*, вызывают госпитальные **пневмонии** и **бактериемии**, гнойничковые поражения кожи, инфекции мочевыводящих путей и хирургических ран. Бактерии попадают в организм через руки медицинского персонала, постоянные катетеры, а также лекарственные препараты, используемые для внутривенных вливаний. Род *Serratia* относится к семейству *Enterobacteriaceae*, порядку *Enterobacteriales*, классу *Gammaproteobacteria*, **филе *Proteobacteria***.

Сибирская язва – острая **зоонозная инфекция**, возбудителем которой является *Bacillus anthracis*. Источником заражения человека являются больные домашние животные (крупный рогатый скот, лошади, овцы, козы и др.), изделия, приготовленные из инфицированного материала (шкуры, мясные продукты, внутренние органы животных и т.д.), а также почва, вода, предметы среды, обсемененные **эндоспорами** сибирезязвенных бацилл. В ряде случаев заражение возбудителем сибирской язвы происходит через кровососущих насекомых – слепней, мух-жигалок и др. Клинические проявления сибирской язвы зависят от пути заражения. Выделяют следующие формы сибирской язвы: кожную, легочную и желудочно-кишечную. Кожная форма встречается наиболее часто и характеризуется формированием зудящих **папул** медно-красного цвета, преобразующихся через 12–24 часа в **пузырьки** с серозно-геморрагическим содержимым. Через некоторое время везикулы лопаются с образованием черно-коричневых струпов, окруженных инфильтратом в виде багрового валика. Кишечная форма характеризуется общей **интоксикацией**, рвотой и **диареей** с примесью **крови**, болями в животе, сердечной недостаточностью и, как правило, через 3–4 дня заканчивается смертью. Легочная форма сибирской язвы протекает крайне тяжело, носит выраженный профессиональный характер и сопровождается резким подъемом температуры (до 40°C), **пневмонией** и **отеком** легких. Смерть больного наступает через 2–3 суток.

Сивушные масла – продукты нормального брожения, осуществляемого дрожжами, к которым относятся: пропанол, 2-бутанол, 2-метилпропанол, амиловый и изоамиловый спирты. Образуются как примеси при промышленном производстве этанола методом брожения.

Сигнал полиаденилирования – последовательность нуклеотидов, ответственная за окончание транскрипции и детерминирующая ферментативное присоединение остатков аденина к 3'-концу молекулы иРНК.

Сигналы терминации – участки ДНК, на которых транскрипция останавливается и вновь синтезированная РНК отделяется от РНК-полимеразы.

Сигнальная последовательность – нуклеотидная последовательность в гене, служащая местом связывания белка (фактора транскрипции), который регулирует транскрипцию.

Сигнальный пептид, или лидерный пептид – N-концевой участок молекулы белка длиной 15–30 аминокислот, обеспечивающий секрецию белка (перенос через мембрану). После секреции этот участок отщепляется от белковой молекулы.

Сигнатуры, или «подписи» – олигонуклеотидные участки 16S рРНК, уникальные для определенных групп прокариот. Известны сигнатурные последовательности, специфичные для каждого домена, групп внутри доменов, определенных родов и даже видов. Исключительность сигнатурных последовательностей позволяет быстро проводить таксономическую идентификацию прокариот и относить их к соответствующим таксонам.

Сидерофоры, или хелаторы Fe^{3+} – специализированные железоспецифические лиганды с молекулярной массой 500–1000 Да, образующие с Fe^{3+} комплексы, транспортируемые в клетку. По химическому строению сидерофоры относятся к гидроксаматам, катехолам или α -гидроксикарбоксилатам. Известно свыше 500 бактериальных сидерофоров (феррихром, энтеробактин и др.), которые синтезируются многими почвенными микроорганизмами. Сидерофоры обеспечивают микробные клетки железом, которое затем поставляется растениям, находящимся в симбиозе с определенными видами бактерий (рис. 105).

Силикагель, или двуокись кремния (SiO_2) – уплотнитель питательных сред, используемый только для выращивания хемолитотрофов.

Силы Ван-дер-Ваальса – силы межмолекулярного взаимодействия, имеющие электрическую природу и складывающиеся из сил притяжения (ориентационные, дисперсионные, индукционные) и сил отталкивания. Ответственны за формирование пространственной структуры биологических молекул.

Симбиогенез – гипотеза о происхождении эукариот. В соответствии со сценарием симбиогенеза, пластиды и митохондрии являются потомками эндосимбиотических бактерий, потерявших способность к автономному существованию и специализировавшихся на снабжении клетки хозяина энергией и органическими веществами.

Симбиоз – совместное длительное существование различных организмов в условиях тесного и длительного контакта в рамках единого сообщества.

Основой для возникновения симбиозов могут быть **трофические**, пространственные, защитные и другие типы связей. Понятие «симбиоз» охватывает широкий круг связей от нейтральных и взаимовыгодных до антагонистических.

Симбиоз «бактерии – губки» – специализированные стабильные ассоциации морских и пресноводных губок *Porifera* с **фототрофными, автотрофными** и **гетеротрофными** представителями фил *Proteobacteria*, *Cyanobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Cloroflexi*, *Planctomycetes*, *Gemmatimonadetes*, *Candidatus «Poribacteria»*, *Firmicutes*. Бактериальные эпи- и эндосимбионты обеспечивают своих хозяев комплексом **витаминов** и питательными субстратами, поддерживают чистоту каналов внутри тела губок, а также защищают животных от вторжения **патогенных микроорганизмов**, захвата хищниками и обрастания водными микроорганизмами. Губки, в свою очередь, служат весьма подходящими для прокариот **эконишами** в бедной питанием воде (рис. 174, 176, 178–184, 187–190).

Симбиоз «Bathymodiolus – бактерии» – **мутуалистический** симбиоз, в котором пищевая стратегия двустворчатых моллюсков *Bathymodiolus japonicus* и *B.planifrons* определяется одновременным присутствием в их жаберной ткани стабильно сосуществующих в одном **бактериоците** двух типов эндосимбионтов – **серных бесцветных тионовых бактерий** (домен *Bacteria*) и **метанотрофов** из домена *Archaea*. Двойной симбиоз дает возможность животным получать «усиленное» питание за счет **биомассы** их симбиотов (**симбиотрофное питание**), использующих энергетический потенциал восстановленных неорганических соединений серы и CH_4 , поступающих из гидротермального флюида. В качестве первичного источника углерода при образовании биомассы **прокариот** выступают CO_2 и CH_4 .

Симбиоз «Calyptogena magnifica – Ruthia magnifica» – **мутуалистическая** ассоциация двустворчатого моллюска *Calyptogena magnifica* с сульфидокисляющими **автотрофными** γ -протеобактериями – *Candidatus Ruthia magnifica* из **филы Proteobacteria**, живущими внутри жаберных клеток животного. Хозяин активно снабжает *R.magnifica* O_2 и H_2S , а эндосимбионты обеспечивают своего хозяина **аминокислотами, витаминами, кофакторами** и утилизируют отходы его жизнедеятельности, например, NH_3 и NO_3 . Кроме того, животное при **симбиотрофном питании** переваривает часть клеток эндосимбионтов, используя в качестве питательных субстратов соединения, образующиеся при **лизисе** микробных клеток (рис. 186).

Симбиоз «Paramecium – бактерии» – эндосимбиоз **простейших** (*Paramecium aurelia*) и бактерий из родов *Caedibacter*, *Tectibacter* или *Lyticum*, превращающих своих хозяев в эффективных убийц других парамеций, лишенных эндосимбионтов. Бактерии продуцируют **токсины**, вызывающие либо лизис, либо паралич чувствительных к ним парамеций. В свою очередь, присутствие бактерий в клетках простейших способствует распространению самих бактерий в окружающей среде.

Симбиоз «Prochloron – асцидии» – симбиотическая ассоциация **фото-**

трофных бактерий и колониальных асцидий из семейств *Didemnidae*, *Polycliniidae* и др. **Фотоавтотрофные** эпибионты рода *Prochloron* (фила *Cyanobacteria*) располагаются вокруг ротовой полости асцидии или в материале туники, окутывающей животное, и обеспечивают хозяина аминокислотой триптофаном, по которой он является **ауксотрофом**.

Симбиоз «Rimicaris – бактерии» – эктосимбиоз креветок *Rimicaris exoculata* и сероокисляющих ϵ -протеобактерий (фила *Proteobacteria*), живущих на внутреннем щитке и на щетинках ротовых конечностей животных. Креветки используют **автотрофных** эпибионтов для **симбиотрофного питания**, собирая их с ротовых конечностей небольшими клешнями и специальным приспособлением – «щеткой». В свою очередь, неподвижные нитчатые серобактерии получают возможность к оптимизации условий **миксотрофного** и **автотрофного** роста в районах гидротермальных выходов, куда они доставляются высокоподвижными креветками.

Симбиоз «бактерии – коралловые полипы» – специализированные стабильные ассоциации малоподвижных животных – коралловых полипов с фото-трофными цианобактериями из фило *Cyanobacteria* и гетеротрофами из фил *Proteobacteria*, *Verrucomicrobia*, *Actinobacteria*, *Firmicutes*. Гетеротрофные бактерии в качестве экзосимбионтов обеспечивают защиту хозяина от **патогенных микроорганизмов**, а цианобактерии в роли эндосимбионтов, снабжают животных продуктами **фиксации молекулярного азота** и **фотосинтеза** (глицерол, триглицериды, липиды и др.).

Симбиоз «бактерии рода Buchnera – тли» – облигатно мутуалистический эндосимбиоз между γ -протеобактериями рода *Buchnera* (фила *Proteobacteria*) и тлями, основанный на единой системе метаболизма **аминокислот**. Бактерии обеспечивают тлей незаменимыми аминокислотами (триптофан, лейцин), а сами получают от хозяина заменимые аминокислоты (рис. 175–176). Другая линия метаболической интеграции симбиоза состоит в совместном синтезе **коэнзима А**.

Симбиоз «бактерии рода Wolbachia – насекомые» – облигатный эндосимбиоз бактерий рода *Wolbachia* (класс *Alphaproteobacteria*, фила *Proteobacteria*) с различными насекомыми (жуки, клопы, блохи, бабочки, термиты, ногохвостки), основанный на модификации полового размножения насекомых-хозяев под воздействием бактерий. Передача вольбахий потомству осуществляется вертикально по материнской линии (рис. 177). Бактерии управляют размножением, развитием и даже эволюцией своих партнеров с целью обеспечения собственного распространения в окружающей среде с популяцией хозяина. Вольбахии вызывают следующие модификации полового размножения насекомых: повышают жизнеспособность и плодовитость самок; сдвигают соотношение полов в популяции хозяев в сторону преобладания самок; осуществляют процесс феминизации, т.е. превращение генетических самцов в самок, и тем самым регулируют соотношение насекомых, вызывая гибель самцов, и т.п.

Симбиосомы – специализированные структурные внутриклеточные органеллы **дiazотрофии** бобово-ризобияльного **симбиоза**, в которых происходит **фиксация молекулярного азота**. Представляют собой **бактероиды**, окруженные **перибактериальной мембраной**. В симбиосоме содержится ряд ферментов: **протеазы**, **маннозидазы II** и др.

Симбиотики – препараты или биологически активные добавки (БАД), полученные в результате рациональной комбинации **пробиотиков** и **пребиотиков**. Как правило, они представляют собой БАДы, обогащенные одним или несколькими штаммами **бифидобактерий**, **молочнокислых бактерий** или другой **нормальной микрофлорой**.

Симбиотические diaзотрофы – бактерии, способные вступать в высокоспециализированный **симбиоз** с бобовыми и небобовыми покрытосеменными растениями с образованием на корнях специальных органов – **клубеньков**. В клетках клубенька симбиотические diaзотрофы осуществляют восстановление N_2 до NH_3 , большая часть которого усваивается растениями. Эффективность процесса **фиксации молекулярного азота** в актиноризом (род *Frankia*) и бобово-ризобияльном (р.р. *Azorhizobium*, *Rhizobium*, *Mesorhizobium*, *Allorhizobium* и др.) симбиозах составляет от 60 до 220 кг N_2 на га в год.

Симбиотрофное питание – способ питания глубоководных морских животных за счет биомассы их симбионтов-**прокариот**, которая накапливается в результате интенсивных процессов **хемосинтеза** и/или **метанотрофии**, осуществляемых бактериями-симбионтами.

Симпласт – тип строения ткани **эукариот**, характеризующийся отсутствием границ между клетками, а также многоядерностью.

Симпорт – однонаправленное поступление в клетку пары **катион** – **субстрат** с помощью однокомпонентных **Pmf** или **Smf**-зависимых симпортеров. **Транспорт** растворенных веществ, например, **аминокислот**, **моно-** и **дисахаридов**, органических кислот, путем **симпорта** в большинстве случаев сопряжен с переносом H^+ или Na^+ . Молекула транспортируемого субстрата может быть как заряженной, так и незаряженной.

Симптом – любой признак болезни, доступный для определения. В инфекционной патологии различают неспецифические симптомы (повышение температуры тела, озноб, рвота, слабость, снижение аппетита и т.п.) и специфические симптомы, которые характерны только для одной болезни и не встречаются при других (**описотонус** при **столбняке**, «**водобоязнь**» при **бешенстве**, судорожный кашель при **коклюше** и т.п.).

Симптоматические препараты – соединения, купирующие **симптомы**, сопутствующие заболеванию, например **ринит**, **цефалгии**, кашель и др.

Симптомокомплекс – сочетание патогенетически взаимосвязанных **синдромов** и **симптомов**, встречающихся в абсолютном большинстве случаев при определенной **нозологической форме болезни**.

Сингенная трансплантация – пересадка органа или ткани между однояйцовыми близнецами или особями животных одной и той же **инбредной линии**.

Синглетный кислород (*O₂) – активная форма кислорода, образующаяся при **окислительном стрессе**. Является сильным и нестабильным окислителем, способным передавать свою избыточную энергию разнообразным химическим соединениям или реагировать с ними. Активно вступает в оксигеназные реакции, повреждающие клетку за счет образования перекисных и гидроперекисных соединений.

Синдром – совокупность ряда **симптомов**, обусловленных единым патогенезом и характерных для данного заболевания (например, интоксикационный синдром, геморрагический, колитический, энтеральный и др.).

Синдром «ошпаренных младенцев» – поражения кожи у новорожденных, вызванные действием токсинов, продуцируемых **стафилококком золотистым**. Заболевание характеризуется образованием очагов **эритемы** на коже с последующим образованием **пузырьков** и обнажением мокнущих эрозированных участков. **Эксфолиатины А и В** вызывают разрушение эпидермиса и отслоение рогового слоя.

Синдром Герстмана-Штраусслера-Шейнкера – редкая наследственная форма прионного заболевания, хотя встречается и **спорадическая форма**. Для большинства больных характерна замена пролина на лейцин в 102 кодоне гена *prnp*. Клинические проявления болезни – утрата рефлексов с нижних конечностей, нарушения глотания, слепота, мышечная гипотония, слабоумие и т.п. Характерно формирование **амилоидных бляшек** практически во всех отделах мозга. Заболевание продолжается в среднем около 5 лет и заканчивается гибелью больного.

Синдром Гудпасчера – редко встречающееся заболевание, возникающее в результате выработки организмом **аутоантител** к базальным мембранам клубочковых капилляров почек и альвеол легких. Часто развивается на фоне различных бактериальных и вирусных **инфекций**, под воздействием абиотических факторов внешней среды и т.п. Клинически синдром Гудпасчера проявляется **гломерулонефритом**, кровотечением из альвеол легких, **анемией**. Возможны одышка, лихорадка и т.д.

Синдром мокрой древесины – поражение древесины внутри крупных стволов деревьев, вызываемое смешанным **микробным сообществом**, состоящим из **аэробных бактерий** и **анаэробных бактерий** – **бродильщиков**.

Синдром токсического шока стрептококковый – эндотоксическая инфекция, вызываемая **стрептококками группы А**. Характеризуется повышением температуры тела, рвотой, **диареей**, скарлатиноподобной **сыпью**, снижением артериального давления с развитием шока. Смертность может достигать 30%.

Синегнойная палочка (*Pseudomonas aeruginosa*) – строго **аэробные**, подвижные с помощью полярно расположенных **жгутиков** (один или два) палочки с **грамотрицательным морфотипом**, не образующие спор. Клинические изоляты *P. aeruginosa* синтезируют такие пигменты, как **сине-зеленый пиоцианин** (общий для всех известных штаммов), **желто-зеленый пиовердин** (характерен

для большинства культур), красный пиорубин и желтый L-оксифеназин (продуцируют лишь некоторые штаммы), а также **бактериоцины** (пиоцины), угнетающие жизнедеятельность других бактерий. Существенным культуральным признаком *P. aeruginosa* является образование слизи (**полисахарид** типа альгината), которая диффундирует в среду, что делает колонии мукоидными, а бульонные культуры – вязкими. **Серодиагностику** культур проводят по наличию у выделенного **штамма** сочетания группоспецифического **О-антигена** и типоспецифического **Н-антигена**. Синегнойная палочка растет в широком диапазоне рН (4,5–9,0) и температур (5–41°C) и является **хемоорганогетеротрофом** с окислительным типом **метаболизма**. Ее выделяют из почвы, водных **экосистем**, растений, животных, клинического материала при различных воспалительных процессах, из глотки, желудочно-кишечного тракта и ушных раковин людей и т.д. Этот **оппортунистический микроорганизм** вызывает у лиц со сниженной резистентностью заболевания с различными клиническими проявлениями: **септицемию, менингит, эндокардиты, пневмонию, остеомиелит, гнойный тромбофлебит** и другие, а также является причиной 15–20% всех **инфекций госпитальных** и, особенно, гнойных, ожоговых и хирургических (20–25%). **Патогенность** определяется способностью возбудителя проникать в ткани и разрушать их, **персистировать** в организме, поддерживая **воспаление** и вызывать общую **интоксикацию**. *P.aeruginosa* образует: **экзотоксин А** (вызывает **некрозы, отеки**, артериальную гипотензию и т.п.), экзоэнзим S (развитие патологических процессов в легких); цитотоксин (цитотоксическое действие на **нейтрофилы** и др.); фосфолипазу С (**некроз** тканей печени и легких), **эндотоксин** (пирогенная реакция организма, **воспаление**) и другие токсические субстанции (**протеаза, нейроминидаза**). *P. aeruginosa* относится к роду *Pseudomonas*, семейству *Pseudomonadaceae*, классу *Gamma*proteobacteria, порядку *Pseudomonadales*, **филе Proteobacteria**.

Синергизм – усиление эффективности действия каждого из двух веществ при их совместном использовании.

Синтетические антигены – искусственно синтезируемые вещества, обладающие антигенными свойствами за счет наличия в их составе известных химических групп.

Синтрофия – полная взаимозависимость членов **микробного сообщества** друг от друга в процессе преобразования питательного субстрата, когда ни один из партнеров не может существовать в отдельности.

Синхронная культура – **популяция**, все **клетки** которой находятся на одной и той же стадии **клеточного цикла** и делятся синхронно, т.е. одновременно.

Синцианозы – симбиозы **цианобактерий** с другими **прокариотами**, животными, **грибами** и растениями.

Синцианозы растительные – симбиоз **дiazотрофных цианобактерий** с высшими растениями, в котором в результате **коммуникации** партнеров путем обмена экстрацеллюлярными сигнальными молекулами происходит согласо-

ванная структурно-функциональная модификация обоих членов, направленная на повышение их жизнеспособности.

Синцитий – структура из клеток, соединенных выростами цитоплазмы. Образуется при слиянии инфицированной **РС-вирусом** клетки **эукариот** с прилегающими незараженными клетками.

Синэкология – наука, изучающая характер формирования сообщества организмов и зависимость его членов друг от друга в комплексной природной экосистеме.

Система «Quorum sensing» (кворум-сенсинг) – плотно-зависимая система, представляющая собой особый тип регуляции экспрессии **генов** бактерий, функционирующих только в условиях высокой плотности микробных клеток, т.е. «кворума». Для запуска механизма «Quorum sensing» аутоиндукторы, продуцируемые клетками, взаимодействуют с соответствующими регуляторными **белками**. Это приводит к включению или выключению тех или иных групп генов и изменению **метаболизма** клетки, следствием чего являются резкое изменение поведения **прокариот** и их быстрая **адаптация** к меняющимся условиям окружающей среды. Механизм «Quorum sensing» позволяет бактериям действовать коллективно, подобно тому, как ведут себя многоклеточные организмы (табл. 24, 25).

Система рестрикции-модификации – бифункциональный комплекс клетки **прокариот**, обеспечивающий, с одной стороны, расщепление с помощью эндогенных **рестриктаз** чужеродной **ДНК** на крупные фрагменты, а с другой – модификацию своей **ДНК** с помощью **метилаз** для придания ей устойчивости к воздействию собственных рестриктаз. Известно несколько типов систем рестрикции-модификации, которые различаются между собой: по составу субъединиц; используемым **кофакторам**; структуре **сайта** узнавания; расположению **сайта рестрикции**. Системы рестрикции-модификации характерны для представителей домена *Archaea* и домена *Bacteria*.

Система транслокации групп – вид **транспорта**, при котором субстрат, при участии ферментов транслоказ, поступает в **цитоплазму** клетки **прокариот** в химически модифицированной форме (чаще в виде фосфорного эфира) и может непосредственно включаться в биосинтетические процессы без дополнительных энергетических затрат (рис. 104). Таким способом, с использованием энергии гидролиза специфического **фосфагена** – фосфоэнопирувата, в клетку транспортируются сахара (глюкоза, фруктоза, целлобиоза и др.), многоатомные спирты и др.

Систематика – отрасль биологии, которая изучает многообразие форм живого мира и связи между различными группами организмов, обладающих определенной степенью однородности. Такие группы получили название **таксонов**.

Системная красная волчанка – аутоиммунное заболевание, при котором продуцируются **антитела** к **ДНК**, **РНК**, **гистонам** и формируются **иммунные комплексы**, поражающие, главным образом, капилляры (малые

кровеносные сосуды). Одним из частых **симптомов** красной волчанки служит **лейкопения**, поражение кожных покровов (**эритема**), суставов, сердца (по типу **миокардита**), нервной системы (психозы, нарушения памяти и т.д.), почек и др.

Системные лихорадки – состояние организма, при котором температура тела поднимается выше 37°C. Часто сопровождаются высыпаниями на коже и **артралгиями**. Протекают сравнительно легко. Вызываются **арбовирусами**.

Системы репарации – совокупность **ферментов**, катализирующих коррекцию повреждений **ДНК**.

Сифилис – хроническое инфекционное заболевание, передающееся преимущественно **половым путем** и протекающее с поражением кожи, слизистых оболочек, внутренних органов, сердечно-сосудистой, костно-мышечной и нервной систем. Возбудителем сифилиса является бледная **трепонема** (*Treponema pallidum* подвид *pallidum*). Сифилису свойственно волнообразное многолетнее течение с периодическими **ремиссиями** (латентная стадия) и обострениями, которые сопровождаются образованием очагов специфического **воспаления** во всех органах и тканях. В организм человека возбудитель проникает через микротравмы слизистых оболочек (половых путей, рта, прямой кишки) или кожных покровов. В патогенезе сифилиса различают три стадии. При первичном сифилисе обычно через 6–7 недель наблюдается образование первичного очага – **твердого шанкра** в месте **входных ворот инфекции**, с последующим проникновением возбудителя в регионарные **лимфатические узлы**, где *T.pallidum* размножается и накапливается. Вторая стадия характеризуется генерализацией инфекции, сопровождающейся проникновением и циркуляцией возбудителя в **крови**, с поражением внутренних органов и нервной системы. Характерный симптом – **розеолезно-папулезные** и **пустулезные** высыпания на коже. Продолжительность вторичного сифилиса у больных при отсутствии лечения колеблется в пределах 3–4 лет. На третьей стадии в кожных покровах образуются инфекционные **гранулемы** – **гуммы**, склонные к распаду, изъязвлению и рубцеванию, что может вызвать серьезные нарушения внутренних органов. При проведении неправильного лечения или при его отсутствии у больных (через 8–15 лет) происходит поражение центральной нервной системы (**прогрессивный паралич**), либо спинного мозга (спинная сухотка).

Сканирующая (растровая) электронная микроскопия – метод визуализации поверхности биологических объектов с помощью подвижного, очень тонкого электронного луча, диаметром в несколько **ангстрем**. Такой луч способен быстро и последовательно, шаг за шагом, сканировать поверхность образца по квадратному растру и передавать полученную информацию на электронно-лучевую трубку, покрытую люминофором, светящимся под действием **электронов**, вследствие чего создается изображение объекта. Метод позволяет получить объемное, трехмерное изображение с разрешением нескольких **нанометров**.

Сканирующая ближнепольная оптическая микроскопия – метод получения изображения поверхностей объекта, основанный на использовании луча света (оптического зонда) с диаметром меньше, чем длина волны источника. Изображение объекта получают путем сканирования каждой точки поверхности образца вследствие перемещения источника света парциальной длины волны (оптический зонд) в горизонтальном направлении в пределах заданной области. Ближнепольное оптическое возбуждение образца можно наблюдать как перенос энергии диполь-дипольного взаимодействия. Сканирующая ближнепольная оптическая микроскопия находит применение в клеточной биологии, **микробиологии** и **протеомике**.

Сканирующая зондовая микроскопия – метод визуализации объектов в их естественном состоянии (в **нанометровом** диапазоне) путем сканирования с помощью микроскопических механических, электрических, оптических, тепловых и иных зондов. К сканирующим зондовым **микроскопам** относят: атомно-силовой микроскоп, сканирующий ближнепольный оптический микроскоп, сканирующий тепловой микроскоп и сканирующий ионную проводимость микроскоп. С помощью сканирующей зондовой микроскопии получены данные о строении нативных биологических объектов – **вирусов, прокариот**, отдельных структур микробных клеток, например, **жгутиков, фимбрий**, а также **ферментов, нуклеиновых кислот, антибиотиков, токсинов** и др.

Сканирующая инфракрасная спектроскопия с преобразованием Фурье – метод определения структуры и **конформационных изменений белков** и других **молекул** в микросекундном масштабе времени. Основан на измерении интерферограмм – изменений интенсивности спектра, падающего от инфракрасного источника света в зависимости от разности оптических путей (Фурье-преобразование).

Сканирующая тепловая микроскопия – метод определения локальных тепловых эффектов в биологических объектах в процессе клеточного метаболизма с использованием медь-никелевого (Cu/Ni) термодатчика зонда, способного измерять тепловое микроокружение. Сканирующая тепловая микроскопия с возможностями **атомно-силовой микроскопии** позволяет получать информацию одновременно о рельефе поверхности и химическом составе изучаемого объекта.

Сканирующая туннельная микроскопия – метод определения морфологии поверхностей с разрешающей способностью до отдельных **атомов**. Метод основан на квантовом явлении прохождения **электронов** сквозь небольшой промежуток (туннельный зазор) между тонкозаостренным токопроводящим металлическим зондом и поверхностью токопроводящего исследуемого образца (**туннельный эффект**). Измерение локальной плотности электронов в туннельном зазоре является мерой морфологии поверхности и ее состава. Сканирующая туннельная микроскопия позволяет одновременно изучать электрохимические и топографические свойства **белков**, особенности прохождения электронов в **цитохромах** и т.д.

Скарлатина – острая **инфекционная болезнь**, обусловленная действием эритрогенного **токсина**, продуцируемого **стрептококками группы А**. Заболевание характеризуется общей **интоксикацией** организма, генерализованной **ярко-красной сыпью** на коже, **ангиной**, **эритемой** языка («малиновый язык»).

Сквален – ациклический C_{30} -каротиноид, состоящий из двух остатков фарнезилпирофосфата. В больших количествах входит в состав **цитоплазматических мембран** представителей **филы *Actinobacteria***, **стафилококков** и **стрептококков (фила *Firmicutas*)**. Остальные члены домена *Bacteria* содержат незначительное количество сквалена. Для членов домена *Archaea* сквален и его гомологи (сквалан, фарнезан и др.) являются характерными неполярными **липидами** и составляют около 20% общего количества липидов в **цитоплазматической мембране**. Сквален принимает участие в **гомеовязкостной адаптации** бактерий. Он корректирует структуру липидного бислоя и тем самым делает мембрану более упорядоченной. Сквален также выступает в качестве предшественника для биосинтеза **стероидов** и **гопаноидов**.

Склеротиции – твердые, темные образования из плотно переплетенных **гиф**, различных размеров и форм. Являются покоящейся стадией **гриба** при неблагоприятных условиях среды, например, рожки спорыньи (рис. 233).

Скорость разбавления – количество объемов свежей **питательной среды**, прошедших через **биореактор** за один час в условиях **хемотрата**.

Скорость роста – показатель интенсивности роста культуры, равный отношению прироста **биомассы** в **экспоненциальной фазе** к соответствующему интервалу времени.

Скрининг – 1. Выделение **прокариот** из смешанной **популяции** путем получения **клона** от единичной клетки. 2. Метод идентификации единичного объекта (особи в популяции, клетки с искомыми свойствами, участка последовательности **нуклеотидов** и т.д.) путем перебора большого числа объектов.

Слизистые слои – аморфное, бесструктурное образование **полисахаридной** природы, легко отделяющееся от поверхности клетки и не имеющее заметной наружной границы.

Сложные белки – белки, содержащие **простетическую группу**, прочно связанную с белковой частью молекулы. **Классификация сложных белков** зависит от строения **простетической группы**: **гликопротеины**, **липопротеины**, **фосфопротеины**, **хромопротеины** (содержат окрашенную простетическую группу), **металлопротеины** (содержат ионы различных металлов), **нуклеопротеины** (содержат **нуклеиновые кислоты**).

Слот- и дот-блот-гибридизация – технология гибридационного анализа в молекулярно-экологических исследованиях, базирующаяся на использовании при изучении состава различных природных сообществ специфических зондов и препаратов **ДНК** и/или **РНК**, выделенных из образцов внешней среды.

Смертность – показатель тяжести возникновения и распространения болезни. Выражается отношением числа погибших от болезни к общей численности контролируемой популяции.

СО-дегидрогеназы («конструктивные») – железоникелевые ферменты, обладающие обратным действием. У одних прокариот (например, гидрогено-трофные метаноархеи или гомоацетатные бактерии) с их помощью синтезируется ацетил-КоА из метильной группы, карбонильной группы и коэнзима А, а у других (например, ацетокластические метаноархеи или ацетотрофные сульфатредуцирующие бактерии) они катализируют расщепление ацетил-КоА на метильную группу, карбонильную группу и коэнзим А.

СО-дегидрогеназы («энергетические») – мембраносвязанные ферменты, обладающие однонаправленным действием и катализирующие прямую реакцию окисления монооксида углерода (СО) в процессе дыхания у ряда представителей домена *Bacteria* (например, карбоксидотрофов). От СО электроны передаются акцептору – убихинону, а от него – цитохром b/c-комплексу. Роль терминальной оксидазы выполняет цитохром b 563.

Соединения типа $\text{CH}_3\text{-X-R}$ – метилированные субстраты, в которых метильная группа ($\text{CH}_3\text{-}$) присоединена через атом кислорода, азота или серы (X) к другим группам (R). Например, метиламин ($\text{CH}_3\text{-NH}_2$), диметиловый эфир ($\text{CH}_3\text{-O-CH}_3$), диметилсульфоксид ($\text{CH}_3\text{-SO-CH}_3$), метансульфонат ($\text{CH}_3\text{-SO}_3\text{H}$), бромистый метил (CH_3Br), хлористый метилен (CH_2Cl) и др.

Солод – смесь продуктов гидролиза крахмала, полученная из проросшего ячменя.

Сольфатары – богатые серой термальные площадки, расположенные в вулканических областях, куда поступают горячие (90–300°C) струи газов – сернистого, сероводорода с примесью паров воды, углекислого и других, которые выделяются из мелких каналов и трещин в кратере или на склонах вулкана.

Соматическая клетка – любая неполовая клетка многоклеточного организма.

Соматическая рекомбинация – изменение расположения генов в геноме клетки в процессе митоза, например, реорганизация генных сегментов, контролирующих V-домены иммуноглобулинов. Образовавшийся локус не наследуется и является свойством только данного клона лимфоидных клеток.

Сопряжение – конфигурация, при которой две доминантные или две рецессивные формы двух разных генов находятся на одной хромосоме. Аналогично цис-конфигурации.

Сорбент – вещество, адсорбирующее другое соединение.

Сорбция – процесс поглощения одного вещества (сорбтива) другим (сорбентом) независимо от механизма поглощения. Сорбция разделяется на виды: адсорбция, абсорбция, хемосорбция.

Состояние – подразделение в систематике прокариот, не имеющее таксономического статуса и не располагающееся в порядке классификационных рангов. Обозначает различия штаммов одного вида по консистенции колоний (шероховатая, гладкая, мукоидная), выросших на плотной питательной среде.

Состояние покоя – форма адаптации прокариот к изменяющимся условиям окружающей среды.

Социальные факторы – совокупность условий жизни людей: производственная деятельность; тип жилища и санитарно-техническое состояние; плотность населения и место жительства; условия быта, труда и отдыха; особенности питания; состояние здравоохранения; обеспеченность медицинской помощью; санитарная грамотность населения и т.д.

СОЭ, или скорость оседания эритроцитов – показатель скорости оседания эритроцитов под действием гравитации, по которому судят о наличии в организме воспаления.

Спаривание оснований в ДНК – взаимодействие гуанина (Г) с цитозином (Ц) и аденина (А) с тиминном (Т). В паре А–Т основания соединены двумя водородными связями, а в паре Г–Ц имеются три водородные связи (рис. 68).

Спейсер – короткий нетранскрибируемый участок ДНК между соседними генами.

Специализированная Sec-зависимая секреторная система II – система транслокации белка, осуществляющая его экспорт у бактерий с **грамотрицательным морфотипом** в два этапа. На первом – белок в развернутой форме при участии **генеральной секреторной Sec-системы** транслоцируется на наружную поверхность **цитоплазматической мембраны**. На втором этапе белок экспортируется через **наружную мембрану** и приобретает на ее наружной поверхности свернутую **конформацию**. Секреторная система II участвует в экспорте разнообразных **гидролаз**. Например, у фитопатогенных бактерий из рода *Erwinia* это секрета **пектиназ** и **целлюлаз**, у *Pseudomonas aeruginosa* – **аминопептидазы**, **эластазы** и **экзотоксина А** и т.д.

Специализированная Sec-зависимая секреторная система IV – секреторная система, обеспечивающая транслокацию белка через **наружную мембрану** самостоятельно, без участия переносчиков. С помощью этой системы у **возбудителей болезни** (бактерии) секретируются **факторы патогенности**. Например, у возбудителя **гонореи** *Neisseria gonorrhoeae* так транслоцируется протеаза IgA1.

Специализированная Sec-независимая секреторная система I – секреторная система, обеспечивающая одноэтапную транслокацию непосредственно в окружающую среду **белка** в развернутой **конформации** без его промежуточного высвобождения в **периплазматическое пространство** бактерии. Источником энергии для секрета служит **АТФ**. Бактерии с **грамотрицательным морфотипом** при участии различных модификаций специализированной секреторной системы I экспортируют: **экзоферменты** (например, аденилатциклаза у **возбудителя коклюша**); **токсины**; **субъединицы S-слоя**; **липополисахаридные Nod-факторы** у **клубеньковых бактерий** и т.д.

Специализированная Sec-независимая секреторная система III – секреторная система, осуществляющая доставку непосредственно в цитоплазму клетки **эукариот** секретируемого **белка** в развернутой **конформации** без его промежуточного высвобождения в **периплазматическое пространство** бактерии и выхода в межклеточное пространство хозяина. Источником энергии

для секреции служит **АТФ**. Особенностью специализированной системы III является то, что секретируемый белок одноэтапно транслоцируется через **цитоплазматическую мембрану**, периплазматическое пространство и **наружную мембрану** бактерии и далее через цитоплазматическую мембрану эукариотной клетки в ее цитоплазму. Секреторная система III имеется у **возбудителей заболеваний** человека и животных, а также у некоторых **фитопатогенных микроорганизмов** и служит для доставки белковых факторов **вирулентности** прямо в клетку хозяина. Кроме того, она используется при **конъюгации** и иногда при **трансформации**.

Специализированные покоящиеся формы – морфологически разнообразные структуры **прокариот** (**цисты, акинеты, эндоспоры** и др.), различающиеся между собой по способу образования и времени сохранения в окружающей среде (табл. 20). Специализированные покоящиеся формы отличаются от **вегетативных клеток** повышенной устойчивостью к действию экстремальных факторов и иной ультраструктурной организацией (агрегация хромосом, образование дополнительных покровов, утолщение **клеточной стенки** и т.д.).

Специализированные порины – интегральные белки **наружной мембраны**, образующие постоянно раскрытые гидрофильные каналы и имеющие сайты для связывания субстратов, что облегчает их диффузию. Известны порины отдельно для **катионов** и порины для **анионов**. Через специализированные порины при **облегченной диффузии** в **периплазматическое пространство** поступают: **моно-, ди- и олигосахариды** (например, порин ScrY *Salmonella typhimurium* предназначен для транспорта **сахарозы**); дипептиды (порин OprD *Pseudomonas aeruginosa*); **нуклеозиды** (порин Tsx **эшерихий**); ортофосфат (порин OprP *P. aeruginosa*) и т.д.

Специализированный метаболизм – биосинтез из первичных **метаболитов** и стандартных **интермедиатов** низкомолекулярных нестандартных соединений – **идиолитов** в цепи нестандартных реакций. **Гены**, детерминирующие синтез **ферментов** специализированного метаболизма, экспрессируются в идиофазе, т.е. при остановке роста и размножения клеток.

Специфическая трансдукция – перенос **бактериофагом** ограниченного числа **генов** клетки **хозяина**, расположенных в участке включения **ДНК** фага в **хромосому прокариот**.

Специфичность антигена – структурные особенности, отличающие один антиген от другого. Специфичность связана с небольшими участками молекулы антигена – **эпитопами**, которые **комплементарны** активным центрам **антигенспецифических рецепторов Т- и В-клеток**. Распознавание эпитопов предсуществующими рецепторами определяет вовлечение в **иммунный ответ** клеток-носителей этих рецепторов и формирование эффекторных факторов (**Т-киллеров, антител**), характеризующихся той же специфичностью.

Специфичность патогенных микроорганизмов – способность возбудителей заболеваний вызывать определенную **инфекционную болезнь** после проникновения в макроорганизм.

Спиральный тип симметрии вириона – упорядоченная организация **нуклеокапсида**, при которой взаимодействие **нуклеиновой кислоты** и **белка** осуществляется по одной оси вращения (рис. 218). В спиральном **капсиде** белковые субъединицы уложены по спирали вокруг оси. При таком расположении белковых субъединиц образуется полый канал, внутри которого компактно уложена молекула вирусной нуклеиновой кислоты.

Спирты – органические соединения алифатического ряда, содержащие гидроксильную группу (–ОН).

Сплайсинг – вырезание из предшественника **иРНК интронов** и ковалентное соединение друг с другом **экзонов** с образованием зрелых молекул иРНК.

Сплайсинг генов – катализируемое **ферментами** присоединение одного **гена** или части гена к другому.

Сплайсосома – рибонуклеопротеиновый комплекс, передающий предшественнику **иРНК конформацию**, необходимую для **сплайсинга интронов**. Сплайсосома состоит из пяти небольших ядерных snРНК и из ~ 50 дополнительных белковых факторов.

Спора – любая репродуктивная структура, например, **аскоспоры** (возникают без предшествующего полового процесса), или **базидиоспоры грибов** (возникают после завершения полового процесса) (рис. 242, 243).

Спорадическая заболеваемость – уровень заболеваемости конкретной **инфекцией** в отдельной местности за определенный период (год, несколько лет), на протяжении которого регистрируется обычное число случаев **инфекционной болезни** без резких подъемов. Для характеристики распространенности инфекционного заболевания учитывают число заболевших на 100 тыс. жителей.

Спорадическая форма прионных заболеваний – результат гиперэкспрессии нормального нейронального **прионного белка PrP^c**, ведущий к **конформационной** перестройке и последующей олигомеризации его в форму **прионного инфекционного белка PrP^{Sc}**. При одной и той же первичной структуре PrP^c без всяких изменений кодирующего **гена** может возникнуть несколько вариантов укладки **приона**.

Спорангиеносец – специализированная **гифа у грибов**, дающая начало **спорангию** (рис. 249).

Спорангий – особая клетка, образующаяся на концах **гиф у грибов** или актиномицетов (**фила Actinobacteria**), внутреннее содержание которой постепенно распадается на бесполое репродуктивные структуры – **спорангиоспоры** (рис. 249).

Спорангиоспоры – споры **грибов**, образующиеся вегетативным путем в специализированных клетках – **спорангиях** (рис. 249).

Спорангиофоры – специализированные **гифы у грибов**, несущие репродуктивные структуры.

Спородохий – подушковидное сплетение **гиф** у **грибов**, покрытое **кони-диеносцами**.

Способность к колонизации – свойство **патогенных микроорганизмов** заселять очаги первичного инфицирования.

Среды дифференциально-диагностические – **питательные среды**, используемые для **идентификации** микроорганизмов (**вид, род**) и изучения их культуральных, а также биохимических свойств по характеру ферментативной активности. К таким средам относят: мясопептонный желатин (протеолитическая активность), сахара Гисса (способность к ферментации сахаров), кровяной агар (гемолитическая активность), среду Эндо (для идентификации бактерий группы **кишечной палочки**) и др.

Среды жидкие – **питательные среды**, состоящие из воды и растворенных в ней веществ. Применяются для изучения биохимических особенностей микроорганизмов, накопления **биомассы** или продуктов обмена, поддержания и хранения микроорганизмов, которые плохо развиваются на плотных средах.

Среды консервирующие, или транспортные – **питательные среды**, используемые в клинической практике для сохранения жизнеспособности **патогенных микроорганизмов** в клиническом материале во время их транспортировки от места взятия образца.

Среды натуральные, или естественные – **питательные среды**, состоящие из продуктов растительного, животного и микробного происхождения и имеющие сложный, неопределенный химический состав. К таким средам относятся: овощные или фруктовые соки, **кровь**, молоко, вода морей и океанов, а также отвары или экстракты мяса, навоза, растений, микроорганизмов и т.д. Применяются для поддержания культур микроорганизмов, накопления их **биомассы** и диагностических целей.

Среды общего назначения – **питательные среды**, предназначенные для выращивания микроорганизмов из различных таксономических групп. Могут применяться для одноразового посева или длительного культивирования, а также в качестве основы для приготовления сред специального назначения, например, **агар мясо-пептонный** (МПА), бульон Хотингера, среда Чапека и др.

Среды плотные – **питательные среды**, приготовленные путем добавления к жидким средам уплотняющих веществ (**агар**, силикагель и др.). Используются для выделения **чистых культур**, количественного учета микроорганизмов, хранения культур и т.д.

Среды полусинтетические – **питательные среды**, содержащие, наряду с известными химическими веществами, взятыми в строго определенной пропорции, соединения неопределенного состава (**дрожжевой автолизат**, **пептон растительный** и т.п.). Применяются в микробиологической промышленности для получения **антибиотиков, ферментов** и др.

Среды синтетические – **питательные среды**, имеющие постоянный состав и содержащие только чистые химические вещества в строго определенных

концентрациях. Используются для изучения метаболизма **прокариот** и их потребности в различных соединениях, при производстве **вакцин** и др.

Среды специальные – питательные среды, предназначенные для культивирования только определенных **видов** или групп **прокариот**, изучения их свойств и хранения.

Среды сыпучие – среды, приготовленные из разваренного пшена, риса, отрубей, опилок, а также кварцевого песка, пропитанного определенными веществами. Применяются, главным образом, в микробиологической промышленности для культивирования продуцентов **биологически активных веществ**.

Среды элективные, или селективные – питательные среды, обеспечивающие преимущественный рост и развитие одного **вида** или одной группы микроорганизмов, для которых характерна общность физиологических свойств. Не пригодны для развития других видов или групп **прокариот**. Селективность питательной среды для определенных микроорганизмов создается за счет добавления веществ, угнетающих рост других микроорганизмов (азид натрия, **антибиотики** и др.), или путем создания для них оптимальных условий (рН, t° , O_2 , Eh, концентрация питательных веществ и т.п.). Используются для получения **культур накопительных**, выделения микроорганизмов из мест естественного обитания и т.п.

Стандартные аминокислоты – аминокислоты, из которых построены молекулы **белка**. Характеризуются общей структурной особенностью – наличием карбоксильной группы ($-COOH$) и аминогруппы ($-NH_2$), связанных с одним и тем же атомом углерода. Различаются боковыми цепями (R-группами), которые у различных аминокислот неодинаковы по структуре, электрическому заряду и растворимости в воде.

Старение прокариотной клетки – потеря жизнеспособности клетки и способности к размножению по причине истощения питательных субстратов в среде обитания.

Стартовая точка, или иницирующий сайт – участок в молекуле **ДНК**, который соответствует первому **азотистому основанию**, включающемуся в **РНК**.

Стафилодермия – гнойничковые поражения кожи, вызываемые **стафилококками**.

Стафилокиназа – нейтральная **протеиназа**, продуцируемая **стафилококком золотистым**.

Стафилококк золотистый (*Staphylococcus aureus*) – возбудитель **болезней опорно-двигательного аппарата (остеомиелиты, артриты и др.), бактериемии, эндокардита, кожных гнойничковых инфекций, конъюнктивита, перитонита, отита, пневмонии** и других инфекций. Особое место среди патологий, вызываемых стафилококками вида *S. aureus*, занимают поражения, обусловленные **токсинами – синдром «ошпаренных младенцев»**, и пищевые **токсикоинфекции**. Золотистый стафилококк колонизирует слизистые оболочки носовой полости и носоглотки, кожные покровы, а также обитает в тол-

стой кишке и влагалище. Все это создает предпосылки для распространения возбудителя в организме. **Источником инфекции** служат **микробоносители** и больные, страдающие стафилококковыми поражениями. В основе клинического разнообразия стафилококковой патологии лежит способность *S. aureus* поражать практически любые ткани организма человека, проникать в **кровь** и индуцировать гнойно-деструктивные поражения внутренних органов, а также вызывать неспецифическую (септическую) и специфические **интоксикации**. К факторам **патогенности** *S. aureus* относят **адгезины**, **капсулу**, компоненты **клеточной стенки**, ферменты (**каталаза**, **липазы**, **коагулаза**, **стафилокиназа** и др.) и токсины (**стафилолизины**, **эксфолиатины А и В**, **лейкоцидин**, **энтеротоксины А, В, С₁₋₂, Д, Е** и др.). Среди **стафилококков** широко распространены **R-плазмиды**.

Стафилококк сапрофитический (*Staphylococcus saprophyticus*) – возбудитель **циститов**, **пиелонефритов**, **эндокардитов** и других заболеваний. Стафилококк колонизирует кожные покровы половых органов и слизистую оболочку мочеиспускательного канала.

Стафилококк эпидермальный (*Staphylococcus epidermidis*) – возбудитель **инфекционных болезней** у лиц с пониженной резистентностью (**инфекции госпитальные**). Не обладая естественной **инвазивностью**, стафилококк проникает в организм человека благодаря либо травматичным инструментальным процедурам (введение катетеров, установка дренажей), либо при имплантации протезов, либо за счет гематогенного **диссеминирования** возбудителя после хирургических вмешательств. Например, *S. epidermidis* вызывает инфекцию суставов после имплантации протеза, или **эндокардиты** у людей с протезированными клапанами сердца. Эпидермальные **стафилококки** все чаще упоминаются как возбудители **сепсиса**, **перитонита**, воспалительных заболеваний мочевыводящего тракта.

Стафилококки (род Staphylococcus) – неподвижные, не образующие спор кокки правильной формы с **грамположительным морфотипом**. В мазках расположены одиночно, парами или в виде скоплений. **Факультативные анаэробы**, **хемоорганогетеротрофы** с окислительным или бродильным типами метаболизма. Каталаза-положительны и оксидаза-отрицательны. В аэробных условиях синтезируют липохромовые **пигменты**, защищающие бактерии от токсических кислородных радикалов. У стафилококков выделяют свыше 50 антигенных субстанций – родовые, видовые и типовые **антигены**. Многие из них признаны **аллергенами**. Известно около 30 **видов** стафилококка, из которых 14 видов являются симбионтами человека. По наличию **коагулазы** все стафилококки разделены на две группы. Среди коагулаза-положительных в патологии человека имеет значение **стафилококк золотистый** (*S. aureus*), а среди коагулаза-отрицательных – **стафилококк эпидермальный** (*S. epidermidis*) и **стафилококк сапрофитический** (*S. saprophyticus*). Основными **факторами патогенности** стафилококков являются **токсины** (α -, β - и γ -гемолизины, **лейкоцидин** и др.) и разнообразные внеклеточные ферменты (**гиалуронидаза**,

лецитиназа, фибринолизин, плазмокоагулаза и др.). Стафилококковые инфекции, как правило, носят вторичный характер и протекают в виде гнойного **воспаления**. Стафилококки широко распространены в окружающей среде, а также заселяют кожные покровы и слизистые оболочки человека и животных (домашняя птица, крупный рогатый скот, собаки, зайцы, свиньи и т.д.). Род *Staphylococcus* относится к семейству *Staphylococcaceae*, классу *Bacilli*, порядку *Bacillales*, филе *Firmicutes*.

Стафилококкозы – различные инфекции, вызываемые **стафилококками**: **золотистым** (*Staphylococcus aureus*), **эпидермальным** (*S.epidermidis*) и **сапрофитическим** (*S.saprophyticus*).

Стафилолизин – гемолизин, синтезируемый **стафилококками**.

Стационарная фаза – фаза динамического равновесия процессов деления и гибели клеток микроорганизмов в условиях **культивирования периодического**.

Стационарное состояние – состояние непрерывного процесса ферментации, при котором число клеток, удаляемых из **биореактера** и поступающих в него, одинаково.

Стволовые клетки – митотически активные стволовые кроветворные клетки, являющиеся общими предшественниками для всех ростков дифференцировки **лимфопоэза** и **миелопоэза**. У взрослых людей стволовые клетки локализованы в **костном мозге**.

Стенобионты – организмы, способные существовать только в относительно узких пределах изменений экологического фактора.

Стеноз – аномальное сужение любой анатомической полости в организме, например, аорты, трахеи, гортани, спинномозгового канала и др.

Стенотермные организмы – микроорганизмы, способные развиваться лишь в определенных пределах температуры.

Степень аэрации питательной среды – показатель, характеризующий объем воздуха, продуваемый через определенный объем среды за единицу времени.

Степень окисления – знак и величина заряда свободных элементов в их соединениях.

Стереоизомеры – изомеры молекул, зеркальные изображения которых несовместимы друг с другом.

Стеригмы – наружные выросты на сумках – **базидиях**, в каждом из которых располагаются **базидиоспоры** (обычно четыре).

Стерилизация облучением – метод стерилизации ультрафиолетовыми лучами и γ -лучами различных объектов и биологических жидкостей (**кровь, плазма крови, вакцины**); жидких и плотных **питательных сред**, компоненты которых при нагревании разрушаются или меняют свои свойства; микробиологической посуды; воздуха в боксе или в помещениях; пищевых продуктов и т.д. Метод применяется в практике только крупных предприятий, что связано со специфическими требованиями по технике безопасности при работе с источниками этих излучений и с их высокой стоимостью.

Стерилизация фильтрованием, или холодная стерилизация – метод

стерилизации **питательных сред**, содержащих легко разрушающиеся или летучие компоненты (**витамины, белки, аминокислоты**, ароматические **углеводороды** и др.). **Фильтрация** осуществляется через мелкопористые фильтры с разной пропускной и адсорбционной способностью (асбестовые, стеклянные, фарфоровые, мембранные и т.д.).

Стерилизация, или обеспложивание – полное уничтожение микроорганизмов и их спор в **питательных средах**, посуде, различных материалах, инструментах, а также других предметах микробиологической лаборатории. Осуществляется фильтрацией, с помощью высокой температуры и химических веществ.

Стероиды – циклические полиизопреноидные **липиды**, типичные для **эукариот** и входящие в состав **цитоплазматической мембраны** лишь некоторых бактерий. Самостоятельно синтезировать стероиды способны *Methylococcus capsulatus* (**метилотроф**) и миксобактерии *Polyangium sp.* и *Nannocystis exedens*. **Трепонема** (р. *Treponema*) и **молликуты** (р.р. *Mycoplasma*, *Ureaplasma*, *Spiroplasma*, *Entomoplasma* и др.) включают в состав своих мембран только экзогенные стероиды. Плоские молекулы стероидов играют важную роль в **гомеовязкостной адаптации бактерий**, выполняя функцию стабилизаторов мембраны.

Стимул, или триггер – специфические изменения в состоянии внешней или внутренней среды. Например, роль стимула может играть повреждение **ДНК** или изменение рН в **эконише**, занимаемой организмом.

Стимулон – совокупность **оперонов** и **регулонов**, уровень **экспрессии** которых координированно регулируется неизвестным общим **лигандом** при участии разных регуляторных белков в ответ на стрессовые воздействия внешней среды.

Столбик – плотная **питательная среда**, застывшая при вертикальном положении пробирки.

Столбняк – тяжелая острая **инфекционная болезнь**, характеризующаяся поражением нервной системы и сопровождающаяся болезненными сокращениями скелетной мускулатуры, приводящими к **асфиксии**. Заболевание вызвано действием нейротропного экзотоксина (**тетаноспазмина**), продуцируемого **возбудителем столбняка** (*Clostridium tetani*). К характерным признакам столбняка относят **тетанус, опистотонус, разбитость, тахикардию, аритмию** и др. Заболевание связано с травматизмом.

Столон – горизонтальная **гифа у грибов**, от которой возникают новые гифы, **спорангиеносцы** или любые комбинации этих структур.

Стоматит – **воспаление** слизистой оболочки полости рта, сопровождающееся покраснением, **отеком**, а в тяжелых случаях образованием **пузырьков, пустул, эрозий**, кровоточивости десен и т.п. Возбудителями стоматитов являются: **стафилококки, стрептококки, арбовирус** семейства *Rhabdoviridae* (род *Vesiculovirus*), **гонококки**, ассоциация *Fusobacterium plautii* и *Treponema vincentii*, **грибы-сапрофиты** и др.

Сточные воды – органические отходы, включающие бытовые (туалетные и кухонные стоки), ливневые (дождевые и снеговые воды) и промышленные воды. Сточные воды содержат от 200 до 400 мг/л различных загрязнений, из которых 50% приходится на углеводы, 35–40% составляют азотсодержащие соединения, 10% – жиры и детергенты и около 5% других соединений. К наиболее значимым неорганическим загрязнениям относятся соединения аммония и **нитраты** (до 40 мг N/л), а также фосфаты (до 10 мг P/л). В сточных водах присутствуют бактерии из различных таксономических групп (pp. *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Proteus*, *Enterobacter*, *Zoogloea* и др).

Стратификация – распределение в водоемах по вертикали слоев воды с различной плотностью и температурой.

Стрептокиназа – фибринолитический фермент, продуцируемый стрептококками группы А и актинобактерией *Streptomyces griseus*. Активирует плазминоген, в результате чего образуется плазмин, растворяющий фибриновые волокна.

Стрептококк пиогенный (*Streptococcus pyogenes*) – стрептококк группы А, вызывающий большую часть болезней стрептококковой этиологии у человека.

Стрептококки (род *Streptococcus*) – неподвижные, неспорообразующие, сферические клетки с **грамположительным морфотипом**, имеющие **фимбрии** и формирующие при неблагоприятных условиях **Л-формы**. Патогенные виды синтезируют **капсулу**. В мазках стрептококки располагаются парами или образуют цепочки. **Факультативные анаэробы** и **хемоорганогетеротрофы** с бродильным типом метаболизма. По характеру **гемолиза эритроцитов** при росте стрептококков на агаре с добавлением **крови** выделяют: α -гемолитические (дают **α -гемолиз**); β -гемолитические (**β -гемолиз**) и γ -гемолитические (дают визуально не обнаруживаемый гемолиз). Наибольшей **патогенностью** обладают β -гемолитические виды. По специфическому полисахаридному **антигену** (субстанция С), который является компонентом **клеточной стенки**, стрептококки разделяют на 17 **серогрупп**, обозначаемых заглавными латинскими буквами (от А до О). Патогенными для человека являются стрептококки, относящиеся к серогруппам А, В, С, G. **Стрептококки зеленящие** (*S. salivarius*, *S. mutans*, *S. sanguis* и др.) и **пневмококки** (*S. pneumoniae*) лишены групповых антигенов в связи с чем не включены в какую-либо серологическую группу. Стрептококки относятся к **филе Firmicutes**, классу *Bacilli*, порядку *Lactobacillales*, семейству *Streptococcaceae*, роду *Streptococcus*.

Стрептококки группы А (род Streptococcus) – возбудители большинства стрептококковых инфекций человека, дающие выраженный **β -гемолиз** при культивировании штаммов на кровяных средах. Большая часть известных изолятов стрептококков группы А относится к виду *S. pyogenes* (**стрептококк пиогенный**), в связи с чем оба названия рассматриваются как синонимы. Стрептококки группы А содержат субстанцию С (группоспецифический **полисахарид клеточной стенки**) и **белок М**, структурно оформленный в виде **фимбрий**.

Белок М, наряду с ферментом С5а-пептидазой и **капсулой**, является фактором защиты от фагоцитов. Выделено более 80 **сероваров** белка М, что значительно снижает эффективность гуморальных защитных реакций. **Инвазивность** бактерий определяется наличием экзоферментов – **стрептокиназы** и **гиалуронидазы**. Важную роль в патогенезе играют **экзотоксины** со свойствами **суперантигенов**: **стрептолизин О** (разрушает **эритроциты**), стрептолизин S (разрушает эритроциты и **фагоциты**, поглотившие бактерии), кардиогапатический **токсин** (вызывает поражение **миокарда** и диафрагмы), **лейкоцидин** (лизует полиморфноядерные **лейкоциты**), эритрогенные или пирогенные токсины (оказывают митогенное действие на **Т-клетки**) и др. Стрептококки группы А колонизируют кожные покровы и слизистые оболочки человека. Главными путями их передачи являются **воздушно-капельный**, **контактный** и **алиментарный**. Основные **нозологические формы** болезни представлены поверхностными (**ангина**, **фарингит**, **импетиго**, **рожа**), инвазивными (**некротизирующий фасциит**, **миозит**, **менингит**, **эндокардит**, **пневмония**, **послеродовой сепсис**) и токсин-опосредованными (**скарлатина**, **синдром токсического шока**) инфекциями. После острой стрептококковой инфекции у человека возможны осложнения: **ревматизм** и **гломерулонефрит**, которые рассматриваются как **аутоиммунные реакции**, развивающиеся в организме, **сенсibilизированном** к антигенам стрептококка.

Стрептококки группы В (*pod Streptococcus*) – обитатели носоглотки, желудочно-кишечного тракта и влагалища женщин. Подавляющую часть изолятов этой группы составляет вид *S. agalactiae*. К наиболее тяжелым формам стрептококковой инфекции (смертность достигает 37%) относятся заболевания новорожденных детей (**менингит**, **сепсис**, **пневмония**). Заражение происходит при прохождении плода по родовым путям, инфицированным стрептококками. У рожениц бактерии вызывают послеродовые инфекции (осложнения хирургических ран после кесарева сечения, поражения мочевыводящих путей), а у лиц старшего возраста – поражение кожных покровов и мягких тканей, **пневмонии**, **эндокардиты** и **менингиты**.

Стрептококки зеленящие (*pod Streptococcus*) – негемолитические **стрептококки**, входящие в состав **микробных сообществ** полости рта (составляют 30–60% всей микрофлоры) и кишечника человека. При травмировании слизистых оболочек проникают в кровоток. Вызывают развитие злокачественных **эндокардитов**, которые сопровождаются поражением сердечных клапанов. Зеленящие стрептококки биогруппы *mutans* (*S. mutans* и др.) способствуют развитию **кариеса** зубов.

Стрептолизин – гемолитин, синтезируемый стрептококками.

Стрептомицеты (*pod Streptomyces*) – актинобактерии с **грамположительным морфотипом**, образующие хорошо развитый, стабильный, неспитированный субстратный и воздушный **мицелий** (рис. 95). Споры формируются в специальных спороносных участках воздушных **гиф** – спороносцах, путем **фрагментации мицелия**. Спороносцы могут иметь форму крюка, завитка, клу-

бочка, спирали и т.п. Число спор в спороносе варьирует в зависимости от вида организма и составляет от 3 до нескольких десятков. Поверхность спор может быть гладкой, узорчатой, с шипами и т.п. (рис. 96, 97). **Колонии** стрептомицетов обычно ярко пигментированы. **Клеточная стенка** содержит **диаминопимелиновую кислоту** и глицин. Стрептомицеты являются **облигатными аэробами** и **хемоорганогетеротрофами**, обладающими мощными **гидролазами** и использующими широкий спектр соединений. Энергию получают за счет **аэробного дыхания**. Широко распространены в почвах, где участвуют в разложении разнообразных органических веществ. Стрептомицеты являются продуцентами многих высокоэффективных **антибиотиков**, используемых в медицине и ветеринарии. Некоторые вызывают заболевания растений (например, парша картофеля). Род *Streptomyces* включен в семейство *Streptomycetaceae*, порядок *Actinomycetales*, подпорядок *Streptomycineae*, подкласс *Actinobacteridae*, класс *Actinobacteria*, **филу Actinobacteria** и представлен более чем 500 видами.

Стрессоры – абиотические факторы окружающей среды (рН, t° , a_w и др.), оказывающие экстремальное воздействие на клетку **прокариот** и вызывающие адаптационный ответ организма, зависящий от типа и интенсивности действия стрессора.

Строма – компактная вегетативная структура, на которой, или внутри которой, развиваются **плодовые тела**.

Строматолиты – слоистые окаменелости, сформировавшиеся в прошедшие геологические периоды в результате прижизненной минерализации **микробных матов**. Представляют собой стратифицированные сообщества, основным компонентом которых являются **цианобактерии**.

Структура Холлидея – промежуточный продукт **рекомбинации гомологичной**, в котором два дуплекса **ДНК** соединены за счет частичного обмена гомологичными участками ДНК.

Структурный ген – ген, кодирующий какой-либо **белок**.

Ступенчатый разрыв – разрезание двухцепочечной **ДНК**, при котором разрывы в **комплементарных** цепях располагаются не строго один напротив другого, а немного смещены.

Субклонирование – перенос части уже клонированной молекулы **ДНК** в другой клонирующий **вектор**.

Сублимация – переход вещества из твердого состояния в газообразное, минуя стадию жидкости.

Субстрат – вещество, превращение которого катализируется специфическим **ферментом**.

Субстратная специфичность фермента – проявление специфичности фермента по отношению к определенному **субстрату** или определенному классу химических соединений.

Субстратное питание – тип питания, состоящий из двух разных по своей природе процессов: 1. **Транспорта трофического**, включающего доставку в **цитоплазму** питательных субстратов и выведение из клетки продуктов жизне-

деятельности. 2. **Метаболизма**, обеспечивающего превращение поступивших в клетку питательных субстратов.

Субтилизин – протеаза, синтезируемая клетками *Bacillus subtilis*.

Субфибрилитет – повышение температуры тела не выше 37,9°C.

Субъединица – одна или несколько частей, которые вместе дают целую единицу или структуру.

Субъединичная вакцина – вакцина, содержащая лишь отдельные компоненты патогенного микроорганизма.

Сукцессия – последовательная и закономерная во времени смена на определенной территории видового состава сообщества, от слабо зависящих друг от друга эфемеров до членов зрелого сообщества, где все компоненты взаимосвязаны и строго уравновешены. Каждому этапу сукцессии соответствует сообщество организмов со своей жизненной стратегией.

Сукцессия микробная – взаимосвязанные, строго уравновешенные, последовательные и закономерные изменения численности и видового состава микроорганизмов, а также направленности и напряженности микробиологических процессов на определенной территории.

Сукцинатдегидрогеназа – единственный мембраносвязанный ФАД-зависимый фермент цикла **Кребса**. Присутствует у всех аэробных **прокариот** и катализирует окисление эндогенного сукцината в фумарат в реакции: сукцинат \rightarrow фумарат + $2\bar{e}/2H^+$. Сукцинатдегидрогеназа состоит: из каталитической субъединицы SdhA, содержащей **простетическую группу** ФАД; амфипатической субъединицы SdhB с простетической группой $[Fe_2S_2]$; якорной субъединицы SdhC с простетической группой $[Fe_nS_n]$. **Электроны** от сукцината последовательно переносятся по цепочке простетическими группами субъединиц SdhA, SdhB, SdhC и далее передаются **хинонам** (убихиноновый пул) **электрон-транспортной цепи**.

Сульфаниламидные препараты – производные амида сульфоновой кислоты, получаемые в результате замещения атома водорода в амидной группе (например, стрептоцид, сульфидин). Подавляют рост и размножение многих бактерий с **грамположительным морфотипом** (**стрептококки**, актинобактерии и др.), **грибов** и **простейших**. Ингибируют образование тетрагидрофолиевой кислоты, используемой для синтеза **пуринов** и **пиримидинов**.

Сульфатредукция ассимиляционная – процесс восстановления сульфата до S^0 , которая затем в виде сульфида (H_2S) расходуется в процессах **биосинтеза** на образование серосодержащих компонентов клетки. Требуется затраты энергии в форме **АТФ** и **восстановительных эквивалентов**. Осуществляется многими **прокариотами**.

Сульфатное дыхание, или сульфатредукция диссимиляционная – анаэробный тип **энергетического метаболизма**, в котором **прокариоты** получают энергию в форме **Pmf** за счет окисления молекулярного водорода H_2 или органических субстратов с использованием в качестве терминального **акцептора** сульфата. Сульфатное дыхание с восстановлением SO_4^{2-} до H_2S происходит в

два этапа: на первом осуществляется восстановление SO_4^{2-} до SO_3^{2-} с затратой энергии в форме АТФ на активирование сульфата, а на втором – восстановление SO_3^{2-} до H_2S с образованием энергии в форме Pmf. Сульфатное дыхание осуществляют **сульфатредуцирующие прокариоты** из группы **облигатных анаэробов**.

Сульфатредуцирующие прокариоты – специализированная группа представителей домена *Bacteria* и домена *Archaea*, восстанавливающая сульфат до сероводорода в процессе **сульфатного дыхания** в реакции: $8[\text{H}] + \text{SO}_4^{2-} \rightarrow \text{H}_2\text{S} + 2\text{H}_2\text{O} + 2\text{OH}^-$. **Донорами электронов** в этом процессе могут служить H_2 или органические субстраты – сахара, **спирты**, органические и жирные кислоты, а также некоторые ароматические соединения, **ксенобиотики** и др. Сульфатредукторы обладают **грамположительным** или **грамотрицательным морфотипами**, гетерогенны в метаболическом плане и разнообразны морфологически (одноклеточные, **трихомные**, подвижные и неподвижные и т.д.). Среди них известны **хемолитоавтотрофы**, **хемолитогетеротрофы** и **хемоорганогетеротрофы**. **Автотрофы** ассимилируют CO_2 через путь Вудал-Льюнгадала. У **гетеротрофов** окисление органических субстратов протекает по-разному. Одни полностью окисляют органические соединения до CO_2 и H_2O , а другие – только до ацетата и CO_2 . В число сульфатредукторов входят бактерии из родов *Desulfospira*, *Desulfobulbus*, *Desulfonema*, *Thermodesulfobacterium*, *Desulfovibrio* и других, а также археон *Archaeoglobus fulgidus*. Благодаря пластичности **метаболизма**, сульфатредукторы широко распространены в илах, почвах с режимом **анаэробноз**, лиманных грязях, пластовых водах месторождений, кишечнике насекомых, **рубце** животных. Играют важную роль в цикле серы.

Сульфидогенез – восстановление соединений серы в сероводород.

Сульфиды – соединения серы с другими элементами, например, H_2S , FeS_2 и т.д.

Сульфогидрогеназа – растворимая тетрамерная бифункциональная **гидрогеназа** гипертермофильных архей (**фила Crenarchaeota**), обеспечивающая восстановление S^0 за счет окисления H_2 или использующая H^+ в качестве **акцептора электронов** для поддержания редокс-баланса при **брожении** органических субстратов.

Сульфолобины – **токсины**, продуцируемые археями из рода *Sulfolobus* (**фила Crenarchaeota**) и вызывающие гибель членов того же рода.

Сульфонаты – органические соединения природного (кофермент М, сульфолипид хлоропластов, сульфоновые кислоты **гумуса**) и неприродного (красители, детергенты) происхождения, содержащие стабильную С–S-связь. Служат источником углерода и/или серы для некоторых **прокариот**, способных осуществлять удаление сульфонатной группы в виде SO_3^- по оксигенолитическому пути, катализируемому **моно-** или **диоксигеназами**. Включение ОН-группы в молекулу делает связь С– SO_3^- лабильной, а всю группу – легко отщепляемой.

Сульфуретум – микробные маты в засоленных маршах, в которых метаболизм различных членов сообществ матов основан на интенсивном круговороте соединений серы.

Сумка, или аск – репродуктивный орган, в котором после плазмогамии, кариогамии и мейоза эндогенно образуются аскоспоры (рис. 253).

Суперантиген – антиген, который реагирует с Т-клеточным рецептором CD4-лимфоцитов, минуя традиционный механизм презентации. Это приводит к стимуляции большего количества Т-клеток, чем при стимуляции антигеном, который подвергается процессированию и традиционной презентации Т-лимфоцитам.

Суперинтегроны, или хромосомные интегроны – специфическим образом организованные структуры в составе хромосом прокариот, содержащие множество генных кассет с неизвестными функциями и кассет с генами, кодирующими: антибиотикорезистентность; факторы патогенности; рестриктазы; психрофильную липазу и т.п. Например, суперинтегрон *Vibrio cholerae* имеет протяженность, равную 126 т.п.н. и содержит 179 генных кассет. Хромосомные суперинтегроны найдены также у представителей домена *Bacteria* из родов *Pseudomonas*, *Shewanella*, *Geobacter*, *Treponema*, *Nitrosomonas* и др.

Суперинфекция – инфекция, возникающая на фоне уже имеющегося заболевания.

Суперинфекция фагом – повторное заражение бактериофагом клетки прокариот, несущей профаг.

Суперкапсид, или пеплос – дополнительная оболочка сложноустроенных вирусов (вирусы «одетые»), расположенная поверх капсида (рис. 216). В большинстве случаев представляет собой модифицированный, путем встраивания специфических вирусных белков, липидный бислой цитоплазматической мембраны хозяина. Поксивирусы синтезируют собственные липиды под контролем самого вируса. Вирусные белки в суперкапсиде часто организованы в виде шипов длиной 5–10 нм, пронизывающих липидный бислой. Шипы могут быть построены из гликопротеинов, углеводный компонент которых также определяется клеткой хозяина. Суперкапсид выполняет: защитную функцию; обуславливает проникновение вирионов только в нужные чувствительные клетки; определяет антигенные и иммуногенные свойства вирионов.

Супероксиддисмутаза (СОД) – фермент, превращающий высокореакционноспособную форму кислорода – супероксид-анион (O_2^-) в менее токсичную перекись водорода (H_2O_2), которая далее под действием фермента каталазы разлагается на нетоксичные продукты (H_2O и O_2) в реакции: $2O_2^- + 2H^+ \rightarrow H_2O_2 + O_2$. Супероксиддисмутаза присутствует в клетках практически всех аэробных бактерий.

Супероксидный анион-радикал (O_2^-) – активная форма кислорода, возникающая при окислительном стрессе либо под прямым воздействием абиотических факторов окружающей среды, либо в момент работы электрон-транспортной цепи при фототрофии или аэробном дыхании, либо при спон-

танном окислении флавинов, катехолов и других растворимых органических соединений.

Суперсемейство иммуноглобулинов – иммуноглобулинподобные молекулы, которые по основным структурным характеристикам (гомология аминокислотной последовательности и доменная организация полипептидов) объединены в единую молекулярную систему, которая включает молекулы **Т-клеточного рецептора**, молекулы **МНС I** и **II** классов, корцепторы Т-клеток **CD4** и **CD8**, **адгезины**, рецепторы к иммуноглобулинам.

Супрессия – восстановление утраченной генетической функции, обусловленное подавлением эффекта одной **мутации** под действием второй.

Сухожаровой шкаф – металлический ящик с двойными стенами, снабженный электронным терморегулятором, цифровой индикацией температуры и электрообогревателем. Предназначен для воздушной стерилизации под воздействием сухого горячего воздуха стеклянной посуды, ваты, марли и изделий медицинского назначения.

Сухой объектив – многолинзовая короткофокусная система **микроскопа**, предусматривающая присутствие воздуха между фронтальной линзой **объектива** и объектом исследования.

Сферическая аберрация – явление, связанное со свойством линз **объектива микроскопа** неравномерно преломлять периферические и центральные лучи, в результате чего изображение приобретает вид расплывчатого пятна.

Сферопласты – клетки бактерий, частично сохранившие **клеточную оболочку** на отдельных участках своей поверхности при воздействии определенных факторов.

Сцепление – взаимосвязанная передача от клетки к клетке **генов**, локализованных на одной хромосоме.

Сцепленное распознавание – распознавание **Т-лимфоцитами** и **В-лимфоцитами** эпитопов, которые физически сцеплены на одной и той же клетке или молекуле.

Сыворотка крови – жидкая часть **крови** без форменных элементов и фибрина, образующаяся при их отделении в процессе свертывания крови вне организма.

Сыворотки антитоксические – специфические сыворотки, содержащие **антитела** против **экзотоксинов**. Их получают путем **иммунизации** животных соответствующим **анатоксином**. В медицинской практике используются противодифтерийная, противостолбнячная, противогангренозная, противоботулиническая сыворотки, а также сыворотки против ядов змей.

Сывороточная болезнь – **симптомокомплекс**, развивающийся в ответ на однократное внутримышечное или внутривенное введение в организм чужеродной сыворотки (преимущественно гетерологичной). В основе сывороточной болезни лежит образование **иммунных комплексов** с последующим их отложением в стенке кровеносных сосудов. Заболевание проявляется по-разному –

кожными высыпаниями, сопровождающимися сильным зудом, повышением температуры тела, **артралгией, отеком** в области лица и т.п.

Сыпной тиф – острое **антропонозное** заболевание, при котором циркуляция возбудителя (*Rickettsia prowazekii*) происходит в паразитарной системе: человек (резервуар) – платяная вошь (переносчик). Вошь заражается при сосании **крови** человека. Зараженная вошь, попав на кожные покровы здорового человека, выделяет с фекальными массами большое количество **риккетсий**, которые через поврежденную кожу при расчесах попадают в ранку, а далее – с кровью в сосуды, где размножаются в эндотелиальных клетках. Сыпной тиф характеризуется высокой температурой, **лихорадкой, интоксикацией**, поражением нервной и сердечно-сосудистой систем, обильной **розеолезно-папулезной сыпью** на кожных покровах, **миалгией, цефалгией** и т.д. Для борьбы с сыпным тифом применяется живая сыпнотифозная **вакцина**. Однако наибольшее значение имеет борьба с педикулезом, своевременное лабораторное обследование на сыпной тиф длительно лихорадящих больных, особенно из категорий риска (завшивленные, бездомные, беженцы и др.).

Сыпь – множественные **пятна**, появляющиеся на коже и слизистых оболочках при различных **инфекциях** или **аллергии**. Сыпь является обязательным компонентом клинической картины при некоторых заболеваниях (**корь, краснуха, сыпной тиф, ветряная оспа, скарлатина, герпес** и др.). Различают мелкопятнистую сыпь, например, при краснухе (пятна размером от 5 до 10 мм) и крупнопятнистую сыпь, например, при кори и аллергии (пятна размером от 10 до 20 мм).

Таксис – активное направленное перемещение в пространстве подвижных **прокариот** в ответ на действие тех или иных сигналов, поступающих из окружающей среды. Движение при таксисах происходит с помощью **жгутиков** или за счет **подвижности по типу скольжения**. Различают: таксисы, не зависящие от **метаболизма** клетки (**хемотаксис, фототаксис** и др.); таксисы, зависящие от метаболизма (**энерготаксис**), и таксисы, зависящие от **транспорта**. В первом случае таксис вызывается экзогенным регуляторным сигналом, во втором – изменением **метаболизма** клетки, а в третьем – поступлением в клетку **аттрактанта** – **глюкозы, маннозы** и т.д.

Таксон – таксономическая категория в систематике, объединяющая группу организмов, обладающих определенной степенью однородности (табл. 1).

Таксономия – раздел **систематики**, включающий методы и правила **классификации** организмов, учение о системе таксономических категорий и т.п. Таксономия устанавливает границы **таксонов** и отношения их подчинения. Основной задачей таксономии является описание таксономических единиц, разработка удобного способа их расположения и систематического перечисления.

Талассогалинные археи – развивающиеся при испарении морской воды **экстремально галофильные археи**.

Таллом – вегетативное тело **грибов, водорослей, лишайников**, не дифференцированное на органы и не имеющее тканей.

Таллоспоры, или таллоконидии – неполовые репродуктивные структуры грибов, образующиеся по бокам или на концах **гиф** путем их септирования или **фрагментации**. Наиболее типичными таллоспорами являются **арто-** и **хламидоспоры** (рис. 234, 238).

Тандемный повтор – последовательность **нуклеотидов**, состоящая из нескольких одинаковых элементов, соединенных «голова к хвосту».

Таргетинг – доставка **белков** при участии **шаперонов** в определенные области клетки, и перенос белков через **цитоплазматическую мембрану**.

ТАТА-бокс, или бокс Хогнесса – участок, располагающийся в промоторной области **генов у эукариот** за **25 нуклеотидов** до **сайта** инициации **транскрипции**, с которым связывается **РНК-полимераза**. Обычно состоит из восьми нуклеотидов. Аналогом у **прокариот** служит **бокс Прибнова**.

Тахикардия – увеличение частоты сердечных сокращений – свыше 90 ударов в минуту.

Твердая фаза почвы – совокупность минеральных веществ материнской породы, продуктов **минерализации** органических соединений, органических веществ **биомассы** живых микроорганизмов.

Твердый шанкр – темно-красная **папула**, либо болезненное изъязвление в виде плотного инфильтрата с поверхностной **эрозией** или **язвой**. Один из важных **симптомов сифилиса**. Возникает на месте проникновения бледной **трепонемы** (*Treponema pallidum* подвид *pallidum*) в организм человека.

Твитчинг, или подтягивающий тип движения – скачкообразное быстрое перемещение клеток бактерий по увлажненной поверхности твердого субстрата за счет полимеризации/деполимеризации **фимбрий IV** типа (т.е. увеличения или уменьшения их длины). Подтягивающее движение осуществляется путем уменьшения длины нижнего конца фибрий, который как бы «разбирается» на отдельные субъединицы **белка** пилина. Вследствие сокращения фимбрий, клетка рывком подтягивается либо к организму-партнеру, либо к субстрату. Благодаря твитчингу происходит быстрое распространение бактерий на большие расстояния и образование **биопленок**. Данный тип подвижности характерен для **патогенных, условно-патогенных и сапротрофных микроорганизмов** из родов *Moraxella*, *Neisseria*, *Pasteurella*, *Dichelobacter* и др.

Тейхоевые, или стеночные тейхоевые кислоты – структурные компоненты **клеточных стенок** многих членов домена *Bacteria* с **грамположительным морфотипом**. Стеночные тейхоевые кислоты ковалентно связаны с **муреином**. На их долю приходится 30–70% массы муреина. Разнообразны по составу и длине. Построены либо из остатков рибитол-5-фосфата (рибитолтейхоевые кислоты), либо глицерол-3-фосфата (глицеролтейхоевые кислоты) (рис. 33). Реже образуются сополимеры этих двух полиолов. В молекулах тейхоевых кислот свободные ОН⁻ группы, не участвующие в образовании фосфодиэфирной связи, могут быть замещены на сахараиды, состоящие из остатков галактозы, **глюкозы, N-ацетилглюкозамина** и т.д. Среди заместителей могут быть остатки D- или L-аминокислот, ацетата и др. Функции тейхоевых кислот: уча-

ствуют в обновлении **клеточной стенки**; клеточном росте и делении; служат рецепторами для некоторых **бактериофагов**; являются факторами **патогенности** и (не)специфической **адгезии** бактерий на субстратах и т.д.

Тейхуроновые кислоты – структурные компоненты **клеточных стенок** некоторых членов домена *Bacteria* с **грамположительным морфотипом**. Представлены неразветвленной цепью, построенной из 10–40 моноблоков, каждый из которых состоит из **глюкозы** и N-ацетил-маннозаминуруновой кислоты, связанных β ,1-4-гликозидной связью. Моноблоки соединены β ,1-6-гликозидной связью.

Телеоморфа – половая стадия развития **гриба**, связанная с **мейозом**.

Теллуритное дыхание – тип анаэробного **энергетического метаболизма**, в котором свободная энергия ассимилируется в форме **Pmf**, а терминальным **акцептором электронов** является оксианион теллурита (TeO_3^{2-}). Некоторые бактерии из фил «*Deinococcus-Thermus*» и *Proteobacteria* восстанавливают теллурит в инертный теллур: $\text{TeO}_3^{2-} + 6\text{H}^+ / 6\text{e}^- \rightarrow \text{Te}^0 + 3\text{H}_2\text{O}$. Игольчатые кристаллы теллура откладываются в **цитоплазме** клетки (рис. 86).

Теломер – конец **хромосомы эукариот**, лежащий дистально от **центромеры**.

Тельца Бабеша-Негри – специфические для **вируса** бешенства включения, представляющие скопления **вирионов** с продуктами реакции в цитоплазме клеток: ножки гиппокампа (аммонова нога), клетки Пуркинью мозжечка и нейроны коры. Имеют округлую форму; размер от 1 до 27 мкм. Характеризуются полиморфизмом и резко ограничены от прилегающей цитоплазмы. Обнаружение телец Бабеша-Негри в мозгу погибших животных или человека имеет диагностическое значение.

Тельца бактериальные – мелкие частицы из кристаллизовавшегося белка, образующегося в избыточном количестве в бактериальной клетке при заражении ее **вирусом** или при встраивании вирусного генома в **ДНК** клетки-хозяина. Их наличие свидетельствует о патологических изменениях в клетке.

Темнопольная микроскопия – метод визуализации микробных клеток, основанный на изучении объекта при сильном боковом освещении косыми лучами, которые не попадают в **объектив**, в связи с чем поле зрения выглядит темным. В случае прохождения косых лучей через оптически неоднородные клетки, находящиеся в поле, происходит отклонение косых лучей от их первоначального направления, и они попадают в объектив. Микроорганизмы при темнопольной микроскопии выглядят ярко светящимися на черном фоне.

Температура плавления, T_m – температура, при которой происходит разрыв половины **водородных связей** в полинуклеотидном дуплексе.

Температура фазового перехода – значение температуры, при которой происходит переход определенного **липида** из кристаллического состояния в жидкокристаллическое. Температура фазового перехода зависит от: длины углеводородных цепей; введения метильных групп в углеводородные цепи молекул липидов; различий в строении полярных головок и т.д.

Тендовагинит – острое или хроническое **воспаление** сухожильного влагалища. Развивается в области кисти, лучезапястного сустава, предплечья (лучевой и локтевой).

Тенк – резервуар для хранения, доработки и транспортировки жидкостей.

Тепловое движение – хаотическое движение **атомов и молекул**, определяющее температуру системы.

Теплоемкость – количество тепла, необходимое для нагревания определенного объема вещества на 1°C.

Теплопередача – передача тепла от одного тела к другому телу или его участку.

Теплота испарения – число калорий, которое расходуется на преобразование 1 г жидкости в пар при постоянной температуре.

Терапевтический индекс – частное от деления минимальной токсической дозы соединения на минимальную дозу, проявляющую антимикробную активность.

Териозы – **инфекционные болезни** диких животных.

Термин – слово или сочетание слов, точно обозначающее понятие, используемое в научной литературе.

Терминальная трансфераза – **фермент**, катализирующий присоединение к 3'-концу молекулы ДНК дезоксинуклеозидмонофосфатов. Используется для клонирования **комплементарной ДНК** (кДНК) при участии комплементарных гомополимерных «хвостов» [poly (A) – poly (T)].

Терминальные оксидазы – компоненты **электрон-транспортной цепи**, которые определяют коэффициент полезного действия **аэробного дыхания** – восстанавливают молекулу O₂ с образованием двух молекул воды и создают **Pmf**. Терминальные оксидазы представляют собой геминные медьсодержащие кислородредуктазы, которые различаются по составу белковых субъединиц, а также по **простетическим группам**, **металлическим кофакторам**, и используемым **донорам электронов**. Имеют обозначения по типу **гема**, входящего в состав фермента – aa₃, b₂, ba₃, caa₃, cbb₃ и т.д., что соответствует разным комбинациям гемов в составе одного фермента. Наиболее важным компонентом оксидаз является субъединица I, которая включает две простетические группы – гем и биметаллический центр, состоящий из гема и **катиона** меди. Гем передает **электроны** биметаллическому центру, в котором и происходит ферментативная реакция. Большинство терминальных оксидаз прокариотного типа передают **протоны** со стехиометрией H⁺/ē.

Терминальные редуктазы – терминальные ферменты **электрон-транспортной цепи** у **факультативно анаэробных** и **облигатно анаэробных** бактерий и архей, восстанавливающие молекулы терминальных органических и неорганических **акцептров электронов** и способствующие ассимиляции энергии в форме **Pmf**.

Терминатор – специфическая область молекулы ДНК, служащая сигналом прекращения синтеза **иРНК** у конца **оперона** или отдельного **гена**.

Терминация – остановка синтеза **макромолекулы**.

Терминирующий кодон – сигнальный **кодон**, определяющий **терминацию** синтеза **полипептидной** цепи. Обычно это кодоны УАА, УАГ и УГА.

Термоклин – зона температурного скачка в водоемах.

Термостат – прибор, в камере которого на заданном уровне равномерно, по всему внутреннему рабочему объему, поддерживается стабильная температура. В микробиологической практике термостаты используются для создания оптимальной температуры при культивировании микроорганизмов и хранения культур клеток.

Термостат-шейкер – прибор, предназначенный для культивирования микроорганизмов при определенной температуре в жидких **питательных средах** при перемешивании.

Термотаксис – перемещение **прокариот** в зону оптимальной температуры.

Термотолерантные колиформные бактерии (ТКБ) – бактерии группы **кишечной палочки**, которые входят в число **общих колиформных бактерий** и обладают всеми их признаками. Кроме того, они еще способны ферментировать **лактозу** до кислоты, альдегида и газа при $t\ 44^{\circ}\text{C}$ в течение 24 часов.

Термофилы – обширная и разнообразная группа членов **домена *Archaea*** и **домена *Bacteria***, приспособленных к обитанию в условиях постоянно высоких температур. Термофилы имеют оптимальные температуры роста выше 50°C , а в некоторых случаях и выше точки кипения воды. Населяют наземные и морские горячие источники, термальные площадки вулканического происхождения, осадки сточных вод в **метантенках**, саморазогревающиеся органические субстраты – влажное зерно, навоз, торф и т.д. В зависимости от кардинальных температур термофилы подразделяют на: **факультативные термофилы; облигатные термофилы; экстремальные термофилы** и **гипертермофилы**.

Тест-система – комплекс расходных материалов, необходимый для проведения лабораторных исследований определенного типа.

Тетанолизин – **экзотоксин** полипептидной природы, продуцируемый **возбудителем столбняка *Clostridium tetani***. Проявляет гемолитическое, кардиотоксическое и летальное действие.

Тетаноспазмин – нейротоксин полипептидной природы, продуцируемый **возбудителем столбняка *Clostridium tetani***. Действуя в основном на клетки передних рогов спинного мозга, тетаноспазмин вызывает сокращение мышц за счет подавления высвобождения тормозных нейромедиаторов (глицин, γ -аминомасляная кислота) в синапсах.

Тетанус – болезненные сокращения мышц, возникающие при **столбняке**.

Тетрапирролы – соединения, содержащие систему двойных связей и поглощающие свет в видимой части спектра. Построены из четырех пятичленных N-гетероциклических пиррольных колец, образующих макроцикл, способный лигандировать катионы металлов или небольшие органические молекулы. Выполняют разнообразные функции: выступают в роли **фоторецепторов**, поглощая видимый свет при **фототрофии** (фикобилины, **бактериохлорофиллы** и

хлорофиллы у светособирающих антенн); векторно переносят электроны (геммы цитохромов, $\text{Fe}^{2+/3+}$; бактериохлорофиллы и хлорофиллы фотосинтетических реакционных центров, Mg^{2+}); участвуют в восстановлении HSO_3^- до H_2S и NO_2^- до NH_3 (сирогем, Fe^{2+}), участвуют в реакциях изомеризации и переносе метильной группы (корриноиды, $\text{Co}^{1+/2+/3+}$), а также в восстановлении, связанном с коферментом М метильной группы (CH_3^-) до метана (кофермент F_{430} , Ni^{2+}) и т.д.

Тетрациклины – антибиотики, синтезируемые стрептомицетами (фила *Actinobacteria*), например, *Streptomyces aureofaciens*. Ингибируют синтез белка у прокариот, затрудняя присоединение аминоацил-тРНК к рибосомам.

Технология-FISH – метод, позволяющий выявлять микробные клетки и количественно оценить соотношение членов природных микробных сообществ. Основан на применении флуоресцентно меченных олигомерных филогенетических зондов, использующих в качестве мишени рибосомные РНК в фиксированных клетках членов сообщества. Олигомерные зонды способны проникать через неповрежденную клеточную поверхность и гибридизоваться с рРНК клетки-мишени, после чего последняя приобретает флуоресцентную окраску, хорошо заметную в флуоресцентном микроскопе.

Тиамин, или витамин В₁ – гетероциклическое водорастворимое соединение, производное пиримидина и тиазола. Фактор роста многих прокариот. Предшественник кофермента тиаминпирофосфата.

Тиллакоиды – интрацитоплазматические мембраны разной организации (в форме цилиндра, пластин и т.д.), несущие кислородный фотосинтетический аппарат у цианобактерий.

Тимидин – нуклеозид, состоящий из тимина и D-дезоксирибозы, связанных через β-гликозидную связь.

Тимин (Т) – пиримидиновое основание, комплементарное аденину; одно из четырех азотистых оснований, входящих в состав ДНК (рис. 66).

Тимоциты – популяция дифференцирующихся лимфоцитов в тимусе.

Тимус, или вилочковая железа – центральный (первичный) орган иммунной системы, ответственный за развитие потенциально зрелых Т-лимфоцитов из костно-мозговых предшественников (пре-Т-клеток), коммитированных в сторону Т-клеточного пути развития (рис. 275). В тимусе происходят реаранжировка генов Т-клеточного рецептора, экспрессия рецепторов на тимоцитах и селекция их клонов, в результате которой формируется антиген-распознающий репертуар Т-лимфоцитов. Кроме того, Т-клетки в тимусе дифференцируются на функциональные субпопуляции: CD4-Т-клетки (Т-хелперы) и CD8 Т-клетки (Т-киллеры). Под влиянием гормонов тимуса Т-клетки завершают свое развитие в периферическом отделе иммунной системы.

Тимэктомия – удаление тимуса.

Тиоредуктазы – ферменты (тиол: дисульфид-оксидоредуктазы и тиол: дисульфид-изомеразы), исправляющие положение дисульфидной связи в белках, что позволяет им принять правильную стабильную конформацию.

Тиоэфир – эфир, образованный карбоксильной группой и тиоловой группировкой или меркаптаном.

Типовой штамм – чистая культура клеток прокариот, однократно выделенная из природного материала и описанная с использованием различных признаков: морфологических, хемотаксономических, цитогенетических, физиолого-биохимических и ряда других, дифференцирующих ее от близкородственных организмов и представленная как новый таксон. За типовым штаммом закреплено видовое название, в связи с чем он становится номенклатурным типом вида.

Тиреоидит аутоиммунный – аутоиммунное заболевание, характеризующееся диффузным поражением щитовидной железы. При этом заболевании образуются аутоантитела к рецептору для тиреоидстимулирующего гормона на клетках щитовидной железы.

Тирозиназа – медьсодержащий фермент, осуществляющий перенос четырех электронов на O_2 .

Титр санитарно-показательных микроорганизмов – наименьший объем исследуемого материала (в мл), в котором обнаружена хотя бы одна клетка СПМ.

Тиф возвратный эпидемический – острая трансмиссивная природно-очаговая инфекция, вызываемая боррелиями и протекающая в виде рецидивирующих приступов лихорадки, сопровождающихся интоксикациями. Резервуар возбудителя – больной человек; переносчики – вши, реже – постельные клопы. После укуса боррелии поглощаются фагоцитами, размножаются в них и поступают в кровоток, что определяет начало клинических проявлений болезни. Гибель боррелий сопровождается высвобождением эндотоксинов, которые действуют или системно (лихорадка, цефалгия, сосудистые расстройства), или местно (очаговый некроз, эмболии и т.п.). Возбудителем «вшивого» тифа является *Borrelia recurrentis*.

Тканевый активатор пламиногена – белок, участвующий в разрушении сгустков крови.

Т-киллеры, или цитотоксические Т-лимфоциты, или CD8 Т-клетки – основные эффекторные клетки, участвующие в специфическом клеточном иммунном ответе при вирусной инфекции, опухолевом росте или отторжении трансплантата и разрушающие клетки-мишени, к антигенам которых примированы. После распознавания чужеродного антигена Т-киллеры продуцируют различные цитотоксические белки, совместное действие которых вызывает либо некроз, либо апоптоз клеток-мишеней. К активным медиаторам цитотоксического действия относятся: перфорин; гранзимы; фактор некроза опухолей (ФНО- β). Т-киллеры распознают не собственно антиген (эпитоп), а его комплекс с молекулами МНС I класса.

Т-клеточный рецептор (ТКР), или антигенраспознающий рецептор Т-лимфоцитов – поверхностный комплекс Т-лимфоцитов, состоящий из полипептидного $\alpha\beta$ -гетеродимера, ковалентно связанного с однодоменными CD3-

белками. ТКР распознает на поверхности **антигенпрезентирующей клетки** и клетки, инфицированной вирусом, не собственно чужеродный **антиген**, а его комплекс с **молекулами МНС I** или II класса.

Т-лимфоциты, или Т-клетки – иммунокомпетентные клетки, созревающие в **тимусе** и являющиеся главными участниками **Т-системы иммунитета**. Имеют **Т-клеточный рецептор**, ассоциированный с CD3-белками. Существует несколько субпопуляций Т-лимфоцитов, выполняющих различные функции: цитотоксические CD8 Т-клетки, которые в зависимости от конкретной иммунологической обстановки могут выступать в роли **Т-киллеров** или **Т-супрессоров**; CD4-Т клетки – **Т-хелперы**, включающие Th₁ и Th₂ клеточные популяции, различающиеся по спектру синтезируемых **цитокинов** и выполняемых функциям. Th₂-клетки выполняют регуляторную функцию в **гуморальном и клеточном иммунном ответах**. Th₁-клетки (**воспалительные CD4-клетки**) являются участниками **клеточного иммунитета**, усиливая фагоцитарную активность **макрофагов**.

Тогавирусы (*Togaviridae*) – семейство сферических вазотропных вирусов диаметром 45–75нм, обладающих сродством к сосудам. Геном представлен линейной нефрагментированной плюс-однонитевой молекулой РНК. **Нуклеокапсид** организован по типу **кубической симметрии** и снаружи покрыт **суперкапсидом**, содержащим на поверхности **гликопротеиновые шипы** (рис. 222). **Репродукция** вирусов происходит в цитоплазме. Семейство тогавирусов включает род *Alphavirus* и *Rubivirus* и др. Поражения человека альфавирусами протекают по типу **системных лихорадок** и **энцефалитов**, а рубивирусами – по типу **краснухи**. Заражение людей альфавирусами в основном происходит **трансмиссивным путем** через укусы кровососущих членистоногих – комаров и клещей. Рубивирусы, в отличие от альфавирусов, проникают в организм человека **воздушно-капельным путем** через слизистую оболочку верхних дыхательных путей.

Токсигенность – способность микроорганизмов продуцировать **эндо- и экзотоксины**, оказывающие негативное воздействие на организм.

Токсигенный – термин, обозначающий способность микроорганизма продуцировать **токсины**.

Токсикоинфекции – острые пищевые **интоксикации**, вызываемые попаданием в желудочно-кишечный тракт пищи, содержащей определенные **патогенные микроорганизмы** или их **токсины**. К ним относят заболевания, вызываемые **сальмонеллами, кишечной палочкой, шигеллами, стафилококками, возбудителем ботулизма** и др.

Токсинемия – циркуляция экзо- и эндотоксинов в крови.

Токсины – факторы **патогенности**, продуцируемые **патогенными микроорганизмами**. В молекулу токсина входят рецепторные участки, с помощью которых он адсорбируется на определенных рецепторах клетки, и группы, ответственные за **токсичность** и **антигенные свойства** (табл. 15). Для токсинов патогенных микроорганизмов характерны: **органоатропность** (способность

поражать определенные органы и ткани); **антигенность**; **иммуногенность**; **специфичность** и другие свойства. Среди микробных токсинов различают **экзотоксины (белки)** и **эндотоксины (липополисахариды)**.

Токсичность – способность вещества вызывать нарушения физиологических функций организма, в результате чего возникают симптомы **интоксикаций** (заболевания), а при тяжелых поражениях – его гибель. Степень токсичности вещества характеризуется величиной токсической дозы – количеством вещества (отнесенным, как правило, к единице массы животного или человека), вызывающим определенный токсический эффект. Чем меньше токсическая доза, тем выше токсичность

Толерантность иммунологическая – явление специфической иммунологической неответственности. Индуцируемая неответственность к одному **антигену** не отменяет полноценного ответа к другим антигенам.

Толерогены – группа **антигенов**, способных подавлять иммунные реакции с развитием **толерантности иммунологической**, т.е. неспособности **иммунной системы** реагировать на антигены.

Топические связи – связи между членами **микробного сообщества** по характеру **местообитания**.

Топоизомеразы – ферменты, катализирующие взаимопревращение **топоизомеров ДНК**. Известно четыре фермента: топоизомеразы I, III, IV и **ДНК-гираза**, или топоизомераза II. Из них только гириза осуществляет сверхспирализацию **ДНК**, создавая отрицательные сверхвитки. Все топоизомеразы производят временный разрыв цепи **ДНК** путем образования ковалентного промежуточного продукта – **ДНК-белок**, позволяя тем самым одной цепи **ДНК** пересечь другую цепь.

Топоизомеры ДНК – молекулы **ДНК** с одной и той же последовательностью **нуклеотидов**, но различной топологией, например, в виде релаксированного или сверхспирализованного кольца.

Точка начала репликации, или точка ориджин (oriG) – АТ-богатая последовательность **нуклеотидов** в геноме, на которых начинается инициация **репликации**. Это может быть репликация **ДНК** у **прокариот** и **эукариот** или репликация **РНК** у **РНК-содержащих вирусов**. Репликация **ДНК** может начинаться от точки начала репликации в одном или двух направлениях. До начала репликации с точкой начала репликации обычно связывается **пререпликационный комплекс**.

Транзиции – замены в молекуле **ДНК**, при которых порядок **нуклеотидов** в последовательности сохраняется, например, один **пиримидин** или **пурин** в одной цепи **ДНК** заменяется другим соответствующим **азотистым основанием**.

Трансаминазы, или аминотрансферазы – ферменты, катализирующие перенос аминогрупп от **α-аминокислот** к **α-кетокислотам** с образованием новых **амино- и кетокислот**.

Трансаминирование – ферментативный перенос аминогруппы от α -аминокислоты к α -кетокислоте.

Трансверсии – замены в молекуле ДНК, при которых порядок нуклеотидов в последовательности нарушается, например, замена пурина на пиримидин, и наоборот.

Трансгенный организм – организм, геном которого содержит чужеродный генетический материал, включенный методами **генной инженерии**.

Трансгеноз – введение чужеродного гена из клетки прокариот в растительную или животную клетку и его передача в ряду поколений эукариотного организма.

Трансдуктант – клетка-реципиент, получившая генетический материал от клетки-донора путем **трансдукции**.

Трансдукция – перенос генетического материала (хромосомных генов или плазмид), осуществляемый **бактериофагами**, из одной клетки прокариот в другую с последующей фенотипической экспрессией. Различают два вида трансдукции – **трансдукцию специфическую** и **трансдукцию неспецифическую**, которые обусловлены двумя типами жизненного цикла бактериофагов.

Трансдукция abortивная – перенос **бактериофагом** бактериальных генов в клетку другого хозяина, не сопровождающийся интеграцией нового генетического материала в хромосому прокариотной клетки-реципиента. Привнесенные гены, в этом случае, располагаются в цитоплазме автономно и могут сохраняться в виде единственной копии. Перенесенная ДНК транскрибируется в клетке-реципиенте (происходит синтез продукта), но не **реплицируется**.

Трансдукция общая, или неспецифическая – перенос **бактериофагом** любых фрагментов ДНК хромосомы хозяина, расположенных в различных участках генома бактерии и способных поместиться в головку фага.

Транскрипт – молекула РНК, синтезированная на специфической ДНК как на матрице.

Транскрипционное картирование – «привязка» индивидуальных **транскриптов** (клонов **комплементарной ДНК** или экспрессированных последовательностей-мишеней) к хромосомным сегментам с помощью метода флуоресцентной гибридизации **in situ**, ПЦР и т.д.

Транскрипционные факторы – ДНК-связывающие белки с регуляторной функцией, которые активируют или репрессируют взаимодействие между **промоторами** и **σ -факторами**. Содержат два функциональных сайта: ДНК-связывающий и аллостерический. Последний не ковалентно взаимодействует с субстратом-лигандом или модифицируется при участии ферментов. Транскрипционные факторы изменяют **экспрессию** генов на стадии инициации **транскрипции**. Различают **глобальные транскрипционные факторы** и **локальные транскрипционные факторы**.

Транскрипция – процесс синтеза **иРНК** с использованием ДНК в качестве матрицы. При транскрипции **генетическая информация**, содержащаяся в одной цепи ДНК, используется для синтеза **комплементарной** нуклеотидной

последовательности в цепи иРНК. Транскрипция катализируется ферментом **РНК-полимеразой**, которая движется по матричной цепи ДНК в направлении 3' к 5' концу. Транскрипция состоит из стадий – **инициации**, **элонгации** и **терминации**.

Транслокация – 1. Перемещение фрагмента ДНК в новое положение, в пределах одной хромосомы, либо между гомологичными и негомологичными хромосомами. 2. Перемещение молекулы иРНК во время **трансляции** на один **кодон**.

Транслокон – конъюгационная пара в **клеточной оболочке** бактерий с **грамотрицательным морфотипом**, необходимая для секреции ДНК при **конъюгации**.

Трансляционный контроль – регуляция синтеза белка за счет изменения скорости его **трансляции** в **рибосоме**.

Трансляция – синтез полипептидной цепи из **аминокислот** на **рибосоме** в соответствии с **генетической информацией**, записанной в виде последовательности **нуклеотидов** в молекуле иРНК. Осуществляется при участии **тРНК**.

Трансметилирование – ферментативная реакция, с помощью которой метильная группа ($-CH_3$) перемещается от одного соединения к другому.

Трансмиссивный (кровяной) механизм передачи возбудителя – перенос инфекционного агента через укусы насекомых-переносчиков, парентеральный или половой пути передачи.

Трансмиссия – передача и распространение возбудителя **инфекционной болезни** от источника к восприимчивому организму в **эпидемическом процессе**. Пути **передачи возбудителя болезни** при трансмиссии различны. Первый (горизонтальный) путь осуществляется: **при прямом, непосредственном контакте организма** с возбудителем; **при косвенном контакте**, опосредованном одушевленными или неодушевленными векторами; при разобщении во времени и пространстве источника возбудителя и восприимчивого организма (комариные, клещевые, кормовые, воздушно-капельные, воздушно-пылевые и другие инфекции). Второй – **вертикальный** (от матери потомству), происходит при **непосредственном контакте**.

Транспептидазы – **ферменты**, катализирующие последние стадии синтеза **мурина клеточных стенок** бактерий. Транспептидазы обеспечивают образование связи между аминокислотными остатками пептидных мостиков и предпоследним остатком D-аланина боковых **пептидов**.

Трансплантат – участок ткани или орган, используемый для **трансплантации**.

Трансплантационные антигены – антигены клеточной поверхности, контролируемые **главным комплексом гистосовместимости (МНС)**.

Трансплантационный иммунитет – специфическая реакция организма **реципиента** на генетически чужеродный биологический материал – **трансплантат**. Проявляется в отторжении неродственных тканей или органов в

результате узнавания их поверхностных клеточных **антигенов иммунной системы** организма-реципиента. Отторжение трансплантата обусловлено, главным образом, **Т-системой иммунитета**.

Трансплацентарный механизм передачи возбудителя – вертикальный механизм передачи **возбудителя болезни**, обеспечивающий переход инфекционного агента от матери к плоду, т.е. от одного поколения к другому.

Транспозаза – фермент, обеспечивающий самостоятельное перемещение **транспозонов** из одного места в другое внутри **репликона** (**плазмида, хромосома прокариот**) или между **репликонами**.

Транспозиция – 1. Перемещение **гена** или группы генов из одного места **генома** в другое. 2. Перемещение мобильных генетических элементов (**транспозоны, «острова патогенности»** и др.) из одного **локуса** в другой внутри **репликона** или между репликонами (**плазмида, хромосома прокариот**).

Транспозоны – мобильные фрагменты **ДНК**, способные к самостоятельной **транспозиции** как единая структура. Различают **простые транспозоны** (Tn) и **конъюгативные транспозоны** (CTn).

Транспорт – поступление веществ из окружающей среды в клетку и перемещение веществ во внеклеточное пространство. Имеет фундаментальное значение для всех живых клеток, определяя поглощение ими питательных веществ из внешней среды. Транспорт веществ в клетку осуществляется при помощи нескольких механизмов, к которым относятся: **транспорт активный, транспорт пассивный**, транслокация химических групп и др.

Транспорт downhill – перемещение экзогенных субстратов через мембранный барьер вниз по **градиенту концентрации**.

Транспорт uphill – перемещение экзогенных субстратов через мембранный барьер вверх по **градиенту концентрации**.

Транспорт внутренний – перемещение в пределах **цитоплазмы** либо **периплазматического пространства** субстрата, находящегося в свободном виде или в связанном с белком-переносчиком.

Транспорт железа – активный импорт Fe^{3+} при участии **сидерафоров** за счет образования хелатного комплекса – Fe^{3+} -сидерафор (рис. 105). У бактерий с **грамтрицательным морфотипом** хелатный комплекс вначале проникает в **периплазматическое пространство**, где связывается с белком-переносчиком, который передает его **АВС-пермиазе**, расположенной в **цитоплазматической мембране**. Последняя переносит железо в **цитоплазму**. У бактерий с **грамположительным морфотипом** хелатный комплекс доставляется к АВС-транспорттеру с помощью липопротеинового рецептора, находящегося в плазматической мембране.

Транспорт макромолекул – перенос через мембранные барьеры или в пределах **цитоплазмы** и **периплазматического пространства** макромолекул, выполняющих генетическую, структурную или ферментативную функции. Например, выделение **ДНК донором** и поглощение **ДНК реципиентом** при генетической **трансформации**, или же секреция **белка** из клетки.

Транспорт пассивный – поступление в клетку **прокариот** веществ из окружающей среды под действием разности концентрации (для неэлектролитов) или разности электрических потенциалов (для **ионов**) по обе стороны **цитоплазматической мембраны**, не требующее свободной энергии. Пассивный транспорт не приводит к накоплению веществ в клетке. Посредством пассивного транспорта в клетку попадают некоторые **газы** (O_2 , H_2 , N_2), **углеводороды**, **токсины**, **ингибиторы**, некоторые **ионы**, вода и т.д. Выделяют следующие типы пассивного транспорта: **осмос**, **диффузия пассивная**, **диффузия облегченная**, **фильтрация**.

Транспорт пограничный – перемещение **молекул** через биологические мембраны.

Транспорт трофический – проникновение низкомолекулярных питательных **субстратов** (например, сахаров) в **периплазму** и **цитоплазму** и выведение из этих компартментов низкомолекулярных отходов клетки.

Транспорт эндогенных продуктов метаболизма – транспорт **молекул**, осуществляемый путем **диффузии пассивной** строго по градиенту концентрации и только в том случае, если они обладают липофильными свойствами.

Транспортные системы – специальные мембранные белки-переносчики, обеспечивающие поступление растворенных веществ через **цитоплазматическую мембрану** в **цитоплазму**, со скоростью, необходимой для протекания процессов **роста** и **метаболизма** клетки. Мембранные белки осуществляют векторный перенос растворенных веществ из одного компартмента в другой, извне клетки внутрь ее или изнутри клетки наружу.

Трансфекция – проникновение в клетку **прокариот** небольших фрагментов ДНК **бактериофагов**.

Трансфекция баллистическая – введение ДНК в растительные и животные клетки или органеллы с помощью вольфрамовых или золотых шариков. ДНК осаждают, покрывают ею шарики и «обстреливают» ими клетки.

Трансферазы – отдельный класс **ферментов**, катализирующих реакции переноса функциональных групп и молекулярных остатков от одной **молекулы** к другой. Участвуют в превращениях **углеводов**, **липидов**, **нуклеиновых кислот** и **аминокислот**.

Трансформация – 1. Поглощение клеткой **прокариот** чужеродной ДНК (плазмидной, хромосомной или бактериофага) с последующим включением в хромосому или сохранением в качестве автономно реплицирующейся **плазмиды**. Трансформация происходит без прямого контакта **донора** и **реципиента**, а также без участия плазмид, **бактериофагов** или **транспозонов**. Трансформация часто приводит к изменению **фенотипа** клетки-реципиента. 2. Превращение нормальных клеток организма в опухолевые.

Трансфузия – переливание **крови** от здорового человека к больному.

Трахома – инфекционный кератоконъюнктивит, начинающийся с воспаления конъюнктивы и роговицы и заканчивающийся рубцеванием конъюнктивы и слепотой. Вызывается **хламидиями** (*Chlamydia trachomatis*). Возбудитель

передается **контактным путем**, особенно при нарушении правил личной гигиены (грязные руки, общее полотенце и т.п.).

Трегалоза – фермент, катализирующий гидролиз **трегалозы** с образованием двух молекул **глюкозы**.

Трегалоза – дисахарид, построенный из двух молекул **глюкозы**, соединенных α -1,1-гликозидной связью. Откладывается в клетках некоторых **прокариот** в качестве **запасного вещества**.

Трепонематозы – группа близких инфекций, клинические проявления которых очень сходны и зависят от влияния различных факторов внешней среды. Возбудителями трепонематозов являются **трепонемы** – *Treponema pallidum* и *T. carateum*. Трепонематозы делят: на венерические, спорадические и невенерические, эндемические. К первой группе относят **сифилис**, ко второй – тропические трепонематозы – **фрамбезию, пинту, беджель**, а также эндемический сифилис и другие, сходные с ними заболевания.

Трепонемы (род *Treponema*) – бактерии с грамотрицательным морфотипом, клетки которых туго закручены в правильные или неправильные спирали, имеющие от 8 до 12 завитков. Подвижны с помощью **периплазматических жгутиков**, что позволяет им плавать в очень вязкой среде (до 10^{-4} мПа). Строгие **анаэробы** или **микроаэрофилы**. **Хемоорганогетеротрофы** с бродильным типом метаболизма, утилизирующие **аминокислоты** и/или **углеводы**. Каталаза-, уреаза- и оксидаза-отрицательны. Трепонемы входят в состав **филы *Spirochaetes***, класс *Spirochaetia*, порядок *Spirochaetales*, семейство *Spirochaetaceae*, род *Treponema*. Патогенными для человека свойствами обладают: *Treponema pallidum* (подвиды: *pallidum* – возбудитель **сифилиса**, *pertenue* – возбудитель **фрамбезии**, *endemicum* – возбудитель эндемического сифилиса), *Treponema carateum* – возбудитель **пинты** и *Treponema vincentii*. Последний вид относится к **условно-патогенным микроорганизмам**, местом обитания которых является ротовая полость. *Treponema vincentii* в **симбиозе** с *Fusobacterium nucleatum* и *Prevotella melaninogenica* вызывают язвенно-некротическую **ангину**.

Третичная, или трехмерная структура белка – конформация глобулярного **белка**, т.е. укладка в пространстве α -спиральных, β -структурных и бесструктурных участков пептидной цепи (рис. 78). Третичная структура образуется и удерживается за счет образования связей непосредственно между радикалами **аминокислот**. В стабилизации третичной структуры принимают участие: **ковалентные связи** (между двумя остатками цистеина – **дисульфидные мостики**); **ионные связи** между противоположно заряженными боковыми группами аминокислотных остатков; **водородные связи**; **гидрофильно-гидрофобные** взаимодействия.

Третья биосфера – подземные оазисы в толще земной коры, представляющие собой локальные **экосистемы** с упрощенным биологическим циклом. Максимальное количество **прокариот** (97%) живет на глубине 10–600м, где занимает **вкрапления водной фазы** (пленки, капилляры, полости) в «твердой»

нише. В состав подземного прокариотного сообщества входят **хемолитотрофы** и **хемоорганотрофы**, представители **домена *Archaea*** и **домена *Bacteria***.

Триглицериды – сложные эфиры трехатомного спирта **глицерола** с тремя молекулами жирных кислот.

Триплет – комбинация из трех последовательно расположенных **нуклеотидов** в кодирующей цепи **ДНК**, являющаяся единицей **генетической информации**.

Триплетный кислород – неактивированная форма молекулярного кислорода, используемая **прокариотами** в качестве конечного **акцептора электронов** в процессе **аэробного дыхания**. В природных **эконишах** молекулярный кислород в основном представлен неактивированной формой.

Тритий – радиоактивный изотоп водорода, применяемый в биологических исследованиях в качестве радиоактивной метки.

Тритомическая мегасистема – таксономическая система, подразделяющая глобальное **филогенетическое дерево** жизни на три основных ствола, соответствующих трем филогенетическим мегатаксонам, названных **доменами**: **домен *Archaea***, **домен *Bacteria***, **домен *Eucarya***.

Трихлоруксусная кислота (ТХУ) – органическое соединение, часто используемое для осаждения **белков** и **нуклеиновых кислот**.

Трихом – многоклеточные неразветвленные нитевидные или сферические агрегаты, в которых клетки окружены общей наружной мембраной и соединены трубчатыми микроплазмодесмами, пронизывающими поперечные клеточные стенки (рис. 26). Трихомные бактерии встречаются в разных **филах**: ***Cyanobacteria*** (р.*Prochlorothrix*), ***Proteobacteria*** (р.*Beggiatoa*), ***Fusobacteria*** (р.*Leptotrichia*) и др. **Рост** трихома происходит путем деления отдельных клеток, а размножение трихома осуществляется с помощью **фрагментации трихома**. Число клеток в трихоме не постоянно и зависит от ряда факторов.

Трихоспоров, или белая пьедра – поверхностный **кератомикоз**, характеризующийся образованием мелких беловато-желтых узелков, расположенных на поверхности волосяных стержней головы и конечностей. Возбудитель – **гриб *Trichosporon beigelli***. Заболевание распространено в странах с теплым или тропическим климатом.

тРНК, или РНК транспортная – класс низкомолекулярных молекул **РНК**, связывающих с помощью специфических **ферментов** аминоксил-тРНК-синтетаз **аминокислоты** и доставляющих их к **рибосомам** для включения в полипептидную цепочку при **трансляции**. Количество различных тРНК в клетке составляет несколько десятков – от одного до шести видов для каждой из 22 аминокислот. Благодаря образованию нескольких «шпилек», цепь тРНК имеет структуру «клеверного листа». В тРНК в **антикодовой петле** находится участок – **антикодон**, включающий три **нуклеотида**. Он **комплементарно** взаимодействует с соответствующим **кодоном** в цепи **иРНК**. **Акцепторная ветвь** тРНК на 3' конце тРНК ковалентно присоединяет аминокислоту. Соединение аминокислот в цепь происходит на рибосомах.

Тройное деление – крайне редкий способ вегетативного размножения, при котором **материнская клетка** одновременно делится на три **дочерние клетки** (рис. 91). Так размножаются, например, морская бактерия *Citromicrobium bathyomarinum* и зеленая **аноксигенная фототрофная** бактерия *Pelodictyon spp.*

Тромбоз – образование сгустков **крови** (тромбов) в просвете сосудов или в полостях сердца, приводящее к расстройству кровообращения в тканях или даже к **некрозу** тканей.

Тромбоциты – мелкие безъядерные форменные элементы **крови**, участвующие в обеспечении **гемостаза**. Тромбоциты образуются в **костном мозге**. Они способны к агрегации (соединению друг с другом) и **адгезии** на стенках поврежденных сосудов. Тромбоциты содержат большое количество гранул, в которых сосредоточены факторы свертывания крови, серотонин, АДФ, тромбоцитарный **фибриноген** и другие соединения, которые выбрасываются при стимуляции. Ряд факторов свертывания крови, антикоагулянты и другие вещества тромбоциты переносят на своей поверхности. Главная функция тромбоцитов – участие в процессе свертывания крови и предотвращение кровотечения при травмах сосудов.

Трофическая, или пищевая цепь – последовательность превращений органических веществ в сообществах. Вместе с потоком веществ по трофической цепи идет также поток энергии.

Трофические связи – пищевые связи между членами сообщества по используемым **субстратам** питания.

Трофогенная зона – «продуктивный» слой воды, в котором происходит синтез органического вещества (**первичная продукция**), осуществляемый оксигенными **фототрофными** организмами – **водорослями** и **цианобактериями**.

Трофолитическая зона – лишённые света слои воды, в которых доминирует потребление органического вещества различными организмами.

Трофосома – специализированный массивный орган некоторых погонофор (например, *Riftia pachyphita*), включающий особые клетки **бактериоциты**, в которых в качестве эндобионтов живут тионовые бактерии из класса *Gammaproteobacteria*, **филы** *Proteobacteria*. Они окисляют сероводород и используют полученную в процессе **дыхания** энергию на синтез органического вещества из CO_2 в **цикле Кальвина**. Клетки трофосомы пронизаны кровеносными сосудами, через которые в бактериоциты поступают O_2 , H_2S и CO_2 . По мере накопления **биомассы** бактерий происходит медленный **лизис** микробных клеток. Продукты лизиса используются животными в качестве питательных субстратов (рис. 184, 185).

Т-система иммунитета – система органов, клеток и **цитокинов**, осуществляющая **клеточный иммунный ответ**. Она включает: **тимус** – центральный орган системы; различные субпопуляции **Т-лимфоцитов** (**Т-киллеры/Т-супрессоры**, **Т-хелперы**, **воспалительные CD4 Т-клетки**); **цитокины**, продуцируемые Т-лимфоцитами. Основные функции Т-системы: 1. Регуляция

клеточного и гуморального иммунного ответа за счет включения в иммунный процесс Т-хелперов, Т-супрессоров и Т-клеточных цитокинов; 2. Цитотоксическое уничтожение Т-киллерами генетически чужеродных агентов (чужеродные **трансплантаты, опухоли, внутриклеточные патогенные микроорганизмы**). Т-клетки распознают не собственно чужеродный **антиген (эпитоп)**, а его комплекс с **молекулами МНС I или II классов**.

Т-супрессоры – цитотоксические CD8 Т-клетки, которые в зависимости от сложившейся иммунологической ситуации (доза **антигена**, его характер и время поступления в организм, длительность развития иммунного процесса и т.д.) могут выступать в роли регулятора **иммунного ответа**. Они способны подавлять иммунный ответ других **Т-клеток и В-клеток**, либо же направлять его по другому пути (переключение типа ответа). Т-супрессоры предотвращают развитие **аутоиммунных реакций**.

Туберкулез – хроническая **инфекция**, клинически проявляющаяся в трех формах: туберкулезная **интоксикация** у детей и подростков; туберкулез органов дыхания; туберкулез костей, суставов, глаз, кишечника, брюшины, кожи, органов мочеполовой системы, мозговых оболочек и др. Более 90% случаев заболевания связано с **возбудителем туберкулеза** *Mycobacterium tuberculosis*. Наиболее часто *M. tuberculosis* локализуется в легких с образованием **гранулем** в виде туберкулезных **бугорков**. В центре каждого бугорка имеется некротический очаг, в котором находятся бактерии. Участок **некроза** окружен эпителиоидными и гигантскими многоядерными клетками. Далее по периметру располагаются **лимфоциты и фагоциты**. Так формируется первичный комплекс. При доброкачественном течении процесса в гранулемах развитие возбудителя прекращается, пораженный участок кальцинируется и рубцуется. Если **иммунитет** организма ослаблен, то может развиваться прогрессирующий процесс в виде хронического туберкулеза. Клинически реактивный туберкулез проявляется кашлем, частым кровохарканием, снижением массы тела и т.п. К числу возбудителей туберкулеза человека относят также *M. bovis* (5% случаев) и *M. africanum* (основной возбудитель туберкулеза в Африке).

Туберкулема – опухолеподобное образование, появляющееся в легком или головном мозге за счет локализации в тканях **возбудителя туберкулеза** *Mycobacterium tuberculosis*.

Туляремия – острое инфекционное заболевание всего организма, протекающее: со специфической **интоксикацией**, вызванной **эндотоксином**; **лихорадкой**; **миалгией**; **цефалгией**; развитием **лимфаденита** и поражением различных тканей и органов (печень, **селезенка**, легкие, **костный мозг** и др.). Выделяют четыре основные клинические формы туляремии, обусловленные локализацией **возбудителя туляремии** (*Francisella tularensis*) в организме: бубонную, легочную, генерализованную и желудочно-кишечную. Основными источниками заражения человека служат грызуны (обыкновенная полевка, домашние мыши, хомяки, зайцы, водяные крысы и др.). В организм человека **возбудитель болезни** попадает различными путями: **контактным** (через кожу

и слизистые оболочки глаз, ротовой полости); **трансмиссивным** (при укусе кровососущих насекомых (клещей, комаров, слепней, moskitov); **алиментарным** (через желудочно-кишечный тракт с водой, пищевыми продуктами); **аэрогенным** (через дыхательные пути). Из **входных ворот инфекции** *F.tularensis* распространяется с током **лимфы** в ближайшие **лимфатические узлы**, где интенсивно размножаются. Периодически возбудитель из сформировавшихся очагов переходит в кровоток, что приводит к метастазированию органов и вызывает вторичные поражения, например, **менингит**, **пневмонию** и др.

Туннельный эффект – прохождение частиц **электронов** сквозь потенциальный барьер, когда полная энергия частиц меньше высоты этого барьера.

Тупой конец – конец двухцепочечной молекулы **ДНК**, у которого не выступает ни одна из цепей.

Турбидостат – метод непрерывного культивирования микроорганизмов в **биореакторе**. Основан на поддержании постоянно заданной плотности бактериальной суспензии при помощи автоматической системы, которая регулирует скорость подачи свежей **питательной среды** в соответствии с изменением плотности культуры по мере удаления части микробных клеток вместе с **метаболитами**.

Турбулентная конвекция – перемешивание весной в небольших водоемах воды от поверхности до донных осадков, вызываемое ветром, или в связи с выравниванием температуры по всей глубине.

Тучные клетки – клетки, присутствующие в большинстве тканей человека вблизи кровеносных сосудов. Заполнены гранулами, содержащими **медиаторы воспаления** (**гистамин**, **гепарин** и др.). **Дегрануляция** тучных клеток не сопровождается их повреждением или гибелью. Тучные клетки экспрессируют на своей поверхности рецепторы для **Fc-фрагмента IgE**, **IgG**, **IgM**, компонента **C3b комплемента** и др. Играют важную роль в развитии **гиперчувствительности I типа**, а также являются компонентом противоопухолевого, **трансплантационного**, **противоинфекционного иммунитета** и т.д.

T-хелперы, или **CD4 T-клетки**, или **T_H2-клетки** – субпопуляция **T-лимфоцитов**, которые способствуют генерации **T-киллеров** и участвуют в межклеточной кооперации с **B-лимфоцитами**, инициируя их **пролиферацию** и дифференцировку в антителообразующие клетки **плазмоциты**. Оказывают также прямое действие на переключение синтеза **антител** с одного **изотипа** на другой. T-хелперы распознают **антигены** в ассоциации с **молекулами МНС II класса**.

Углеводороды – органические соединения, состоящие только из атомов углерода (C) и водорода (H). В зависимости от топологии углеродного скелета подразделяются на две группы: 1. Ациклические – алифатические линейные или с разветвленной открытой цепью (с одинарной, двойной, тройной связью или двумя двойными связями); 2. Циклические с замкнутой цепью – алифатические циклические (предельные с одинарной связью) и ароматические (непредельные с одним или несколькими циклами C₆H₆).

Углеводы – органические вещества, состоящие из углерода (С), водорода (Н) и кислорода (О). В зависимости от степени полимеризации **мономеров углеводов** подразделяются на **моносахариды** (альдозы, кетозы), **олигосахариды** (дисахариды, трисахариды и т.д.), **полисахариды** (гомополисахариды, гетерополисахариды). Гомополисахариды построены из моносахаридов только одного типа, а гетерополисахариды содержат разные мономерные звенья. Углеводы выполняют следующие функции: **строительную, энергетическую и резервную.**

Углеводы вирусов – компоненты поверхностных структур **суперкапсида** у **вирусов «одетых»**, функцией которых является укрепление белкового скелета **суперкапсида** и обеспечение адсорбции **вириона** на клеточных рецепторах с его последующим проникновением в клетку хозяина путем **эндоцитоза**. Углеводы входят в состав шипов различной формы в виде моно- или аминосахаридов в комплексе с белковым (**гликопротеин**) или липидным (гликолипопротеид) компонентами. Обычно углеводы происходят из клетки-хозяина. Их количество может достигать 10–13% общей массы **вириона**. Например, гликопротеины вируса **гриппа** представлены **гемагглютинином** и **нейроминидазой**, у ВИЧ – gp41 и gp120 структурами и т.д.

Углеродная автотрофия, или С₁-трофия – совокупность биосинтетических реакций, приводящих к образованию углеродных скелетов из **С₁-соединений**, не содержащих С-С-связей, или из метильных групп. Субстратами углеродной автотрофии служат карбондioxid (СО), диоксид (СО₂), формиат (НСООН), формальдегид (НСНО), метанол (СН₃ОН), метан (СН₄), а также метильная группа (СН₃), входящая в состав соединений типа СН₃-Х-R (например, СН₃-О-СН₃, СН₃-SO-СН₃ и др.).

Углеродная хемолитотрофия – тип **энергетического метаболизма**, основанный на окислении метана (СН₄), метанола (СН₃ОН), формальдегида (НСНО), формиата (НСООН), диоксида углерода (СО₂), монооксида углерода (СО), субстратов типа СН₃-Х-R, (СН₃-О-СН₃, СН₃-SO-СН₃ и др.), а также соединений, содержащих С-С-связи. Энергия, которая освобождается при диссимиляции субстратов, ассимилируется в форме **Pmf. Прокариоты**, потребляющие такие соединения в качестве источника энергии, очень часто сочетают углеродную хемолитотрофию с **углеродной автотрофией**, используя экзогенные или эндогенные субстраты – СО₂ и НСОН в качестве строительного материала и ассимилируя их в различных циклах: **Квайла, О'Коннора-Хенсона, Кальвина-Бенсона** и др. Классическими типами углеродной хемолитотрофии являются **метанотрофия, метилотрофия, формиатотрофия и карбоксидотрофия**, осуществляемые соответственно различными представителями домена *Bacteria* – метанотрофами, метилотрофами, формиатотрофами и карбоксидотрофами.

Углеродные ресурсы Земли – представлены шестью основными резервуарами: неорганическими карбонатами в осадочных породах и осадках; органическим восстановленным углеродом биогенного происхождения; в виде

ископаемых – каменного угля, природного газа, нефти и осадков; карбонатами, бикарбонатами и растворенным CO_2 в морской воде; органическим углеродом в составе почвенного **гумуса**; CO_2 в биосфере и органическим углеродом в составе живой и отмершей **биомассы**.

Удельная теплота – количество тепла в калориях, необходимое для увеличения температуры 1 г вещества на 1°C .

Узел – бесполое, ограниченное, глубоко уходящее внутрь кожи уплотнение. Часто выступает над уровнем кожи и имеет величину от лесного ореха до куриного яйца. Узлы имеют плотную консистенцию, резко отграничены от окружающих тканей, склонны к распаду и изъязвлению с последующим рубцеванием. Возникают при специфическом **воспалении (туберкулез, сифилис и др.)**.

Укорененное филогенетическое дерево – конструкция, графически отображающая внутренние отношения между организмами и положение (точкой) общего для всех организмов предка, т.е. корня **филогенетического дерева** жизни (рис. 5).

Уксуснокислое брожение – один из вариантов образования ацетата (CH_3COOH) в качестве конечного продукта **хемотрофии** при катаболизме **глюкозы** по пути **гликолиза** в соответствии с общим уравнением реакции: $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 \rightarrow 2\text{CH}_3\text{COOH} + 2\text{CO}_2 + \text{H}_2$. Этот способ образования ацетата связан с ассимиляцией энергии в форме **АТФ** в результате **фосфорилирования АДФ на уровне субстрата**. Энергетический выход процесса составляет четыре молекулы АТФ на одну молекулу катаболизируемой глюкозы (рис. 135). Данный вариант брожения приводит к образованию большого количества H_2 , что создает условия, неблагоприятные для бактерий, осуществляющих этот процесс. В роли избавителя бактерий от избытка H_2 выступают их партнеры по **синтрофной ассоциации**. Например, такой **симбиоз**, основанный на **межвидовом переносе водорода**, существует в сложном многокомпонентном **микробном сообществе**, обитающем в желудочном тракте травоядных животных или у древесных насекомых (термиты и др.). В этом случае H_2 , образующийся в результате катаболизма глюкозы целлюлолитической бактерией *Ruminococcus albus*, используется ее симбиотическими партнерами – **метаноархеями** *Methanobrevibacter ruminantium* и *M. smithii*, или же бактерией *Wolinella succinogenes*. Последняя использует H_2 в качестве **донора** при **фумаратном дыхании**. Уксуснокислое брожение является важным звеном круговорота углерода в анаэробных условиях.

Уксуснокислые бактерии – неподвижные или подвижные с помощью **жгутиков** мелкие палочковидные бактерии с **грамотрицательным морфотипом**. Облигатные **аэробы**. **Хемоорганогетеротрофы** с **аэробным дыханием**. Получают энергию в форме **АТФ**, осуществляя неполное окисление ряда органических субстратов, например: сорбит \rightarrow сорбоза; глицерин \rightarrow диоксиацетон. Характерной особенностью уксуснокислых бактерий (р.р. *Acetobacter*, *Gluconobacter*) является способность окислять этиловый спирт в ацетат. Уксуснокислые бактерии применяются в производстве уксуса на основе этанолсо-

держающих жидкостей, а также глюконата, ацетона и аскорбиновой кислоты (на этапе окисления сорбита в сорбозу). Включены в **филу** *Proteobacteria*, класс *Alphaproteobacteria*, порядок *Rhodospirillales*, семейство *Acetobacteraceae*.

Ультрамикробактерии, или нанобактерии, или пикобактерии – прокариоты «карлики», имеющие диаметр клетки в интервале от 0,12 до 1 мкм (табл. 9). Такие бактерии сохраняют свои размеры при культивировании в лабораторных условиях. Ультрамикробактерии – это обитатели морских, пресноводных и геотермальных **экосистем** (например, археот *Thermodiscus sp.*, d~0,2 мкм), различных почв (архея *Vulcanisaeta distributa*, d~0,4 мкм), непатогенные эндосимбионты **простейших** (*Holospira obtuse*, d~0,5 мкм), эндпатогенные бактерии, вызывающие заболевания человека (*Chlamydia psittaci*, d~0,3–0,4 мкм, *Mycoplasma sp.*, d~0,5 мкм), эктосимбионты архей (археот *Nanoarchaeum equitans*, d~0,4 мкм, симбионт другого археота *Ignicoccus sp.*) и т.д.

Ультрафиолетовое излучение, или УФ-излучение – невидимое глазом электромагнитное излучение в диапазоне длин волн 10 – 400 нм, обладающее высокой энергией. УФ-лучи вызывают фотохимические изменения в поглощающих их клетках и **молекулах**, главным образом, **нуклеиновых кислотах** и **белках**. УФ-лучи нарушают деление клеток, способствуют возникновению **мутаций**, тормозят отдельные процессы обмена и т.д. Наибольшим **бактерицидным действием** обладают лучи с длиной волны 250–260 нм. На этих свойствах основано применение ультрафиолета в практической микробиологии – стерилизация воздуха в помещениях, плотных и жидких **питательных сред**, бактериологической посуды и т.д.

Ультращетрифуга – аппарат для создания с помощью вращающегося ротора поля центробежных сил, превосходящих поле земного тяготения. Используется в бактериологической практике для получения фракций клеток, мембран, **нуклеиновых кислот** и других **макромолекул**. Ультращетрифуги имеют скорость вращения ротора свыше 100 тысяч оборотов в минуту и ускорение 10^6g и более.

Умеренные галлофилы – прокариоты, хорошо развивающиеся при концентрации NaCl от 5 до 15% в засоленных почвах, водоемах, соленых продуктах и т.д.

Умеренные пьезофилы – прокариоты, нуждающиеся для роста и размножения в повышенном давлении, но не превышающем $8.5 \cdot 10^7$ Па.

Ундекапренол – полиеновый спирт (C_{55}), содержащий одиннадцать изопреноидных групп и служащий у **прокариот** переносчиком субъединиц **муреина**, **псевдомуреина** и полисахаридов **капсул**.

Унипартитный геном прокариот – геном, расположенный в одной **хромосоме прокариот**, которая может присутствовать в клетке в виде одной копии или в виде многих копий.

Унипорт – активный транспорт, осуществляемый по **градиенту** электрохимического потенциала **субстрата** (рис. 106). Благодаря унипорту, из клетки выводятся накопленные в **цитоплазме** заряженные молекулы (обычно

катион, органический или неорганический), не способные диффундировать через мембрану. Посредством унипорта через **цитоплазматическую мембрану**, с помощью специальных мембранных **белков**, переносится одно вещество. Источником энергии служит собственный химический или электрохимический потенциал субстрата.

Унитарная мембрана – структура, состоящая из двух зеркально ориентированных **липидных** монослоев, в которые интегрированы и с поверхностью которых связаны **белки** (интегральные периферические, амфипатические) (рис. 44).

Уравнение Михаэлиса-Ментон – уравнение, связывающее скорость ферментативной реакции с концентрацией **субстрата**.

Урацил (У) – пиримидиновое **азотистое основание**; одно из четырех оснований, входящих в состав **РНК** (рис. 66).

Уреаза – фермент **аминогидролаза**, осуществляющий расщепление **мочевины** до NH_3 , CO_2 и H_2O . Присутствует в клетках *Sporosarcina urea*, *Proteus vulgaris* и других бактерий.

Уридин – **нуклеозид**, состоящий из **урацила**, соединенного с **D-рибозой** β -гликозидной связью (рис. 69).

Урожай культуры – максимальное количество клеток или **биомассы**, которое может быть получено при заданных условиях в единице объема.

Условно-патогенные микроорганизмы – потенциально **патогенные микроорганизмы**, обитающие в макроорганизме как комменсалы и вызывающие **инфекционную болезнь** лишь при ослаблении **иммунитета** у хозяина. Не способны к длительному существованию в окружающей среде. Лишены **органотропности**, поэтому заболевание, вызванное ими, не имеет выраженной специфичности.

Устойчивые клеточные линии – культуры клеток, способные к неограниченному росту **in vitro**. Получаются из перевиваемых клеточных культур, часть клеток которых приобретает селективные преимущества и обладает повышенной скоростью роста.

Фаги хелперные – фаги-помощники, необходимые трансдуцирующему **бактериофагу** для его **репродукции** в следующей клетке.

Фагмиды – модули **ДНК**, содержащие компоненты **ДНК бактериофагов** и **плазмид** и обладающие поэтому смешанными функциями.

Фагосома – вакуоль, образующаяся в цитоплазме клетки **эукариот** в процессе **фагоцитоза**.

Фаготрофия – способность организмов захватывать твердые частицы, проводить их через мембрану внутрь клетки и осуществлять их внутриклеточное переваривание.

Фагоцитарная активность – способность **фагоцитов** связывать на своей поверхности, поглощать и переваривать микробную тест-культуру или другие объекты. Выражается процентным отношением активно фагоцитирующих **лейкоцитов** (фагоцитов) к общему числу подсчитанных лейкоцитов.

Фагоцитарный индекс – показатель, характеризующий интенсивность фагоцитоза. Выражается средним числом фагоцитированных объектов (микроорганизмов, частиц латекса и др.), приходящихся на один лейкоцит.

Фагоцитоз – процесс поглощения и переваривания крупных **вирусов**, клеток **прокариот**, погибших эндогенных клеток и чужеродных частиц специализированными клетками – **фагоцитами**. В результате фагоцитоза образуется **фагосома** с заключенными внутри чужеродными объектами. Затем мембраны фагосомы и лизосом сливаются, и ферменты лизосом поступают в образовавшуюся фаголизосому, где происходит переваривание чужеродного **антигена** (рис. 270). Наиболее выраженной фагоцитарной активностью обладают **нейтрофилы, моноциты и макрофаги**. Предпосылкой для фагоцитоза служит сближение фагоцита и его объекта на основе **хемотаксиса**. Поглощение фагоцитируемого объекта не обязательно сопровождается их перевариванием. В случае отсутствия последнего (незавершенный фагоцитоз) микробные клетки могут размножаться внутри фагоцита.

Фагоциты – клетки миелоидного ряда (полиморфно-ядерные **лейкоциты**) и макрофагально-моноцитарной системы (**моноциты, тканевые макрофаги**), выполняющие в организме защитные (поглощают и разрушают чужеродные **антигены**) и дренажные функции (удаляют погибшие и деградирующие структуры организма).

ФАД, или флавинадениндинуклеотид – кофермент, принимающий участие в окислительно-восстановительных реакциях (рис. 111).

Фаза «раздевания» вируса, или депротеинизация – постепенное освобождение **нуклеиновых кислот** вируса от оболочек и модификация его **нуклеопротеида**. При **виropексисе** «раздевание» **вириона** происходит с помощью ферментов лизосом, а при проникновении путем слияния вирусной оболочки с клеточной мембраной – за счет ферментов плазматической мембраны клетки-хозяина. «Раздевание» осуществляют ферменты клетки: **липазы и протеазы**.

Фаза замедления – период, наступающий по мере исчерпания в **питательной среде** субстратов и накопления продуктов обмена микроорганизмов в условиях **культивирования периодического**.

Фаза ионного притяжения вируса – процесс **адсорбции** вируса на клеточной поверхности, обусловленный неспецифическим взаимодействием.

Фаза отмирания – фаза, характеризующаяся высокой скоростью гибели клеток **прокариот** вследствие предельного исчерпания **питательной среды**, накопления в ней токсичных веществ и продуктов **метаболизма** в условиях **культивирования периодического**.

Фаза прикрепления вируса – процесс **адсорбции** вируса, обусловленный **комплементарностью** рецепторов **вириона** и клетки.

Фаза ускорения – короткий период, когда скорость роста микроорганизмов увеличивается до достижения постоянной величины в условиях **культивирования периодического**.

Фаза эклипса, или тневая фаза – этап репродукции вируса, включающий репликацию нуклеиновых кислот вируса и синтез вирусных белков. Тневая фаза заканчивается после образования составных компонентов вируса, необходимых для сборки дочерних популяций.

Фазмиды – линейные дуплексные молекулы ДНК, на концах которых расположены сегменты **бактериофага**, содержащие все гены, требующиеся для литической инфекции, а средняя часть представлена линеаризованной плазмидой. Функция репликации как фага, так и плазмиды в фазмидах полностью сохранена.

Фазово-контрастная микроскопия – метод визуализации прозрачных объектов. Основан на преобразовании фазовых изменений световых лучей, возникающих при их прохождении через прозрачные объекты, в видимые амплитудные колебания, в результате чего объекты становятся контрастными и видимыми. Фазово-контрастная микроскопия дает возможность изучать живые объекты, не прибегая к их окрашиванию и фиксации.

Фазовый контраст – контраст изображения объекта, обусловленный разностью фаз между невозмущенными лучами, образующими светлый фон в поле зрения, и лучами, испытавшими рассеяние на исследуемых объектах. Достигается применением в световом микроскопе специального **конденсора** и **объектива**.

Фактор некроза опухолей (ФНО) – цитокин, продуцируемый активированными макрофагами (ФНО- α) и Т-лимфоцитами (ФНО- β) и оказывающий лизирующее действие на различные опухолевые клетки. Механизм действия ФНО на опухоли связан с деградацией их ДНК и нарушением функционирования митохондрий.

Фактор терминации – белок, ответственный за высвобождение полипептидной цепи из рибосомы на стадии терминации при трансляции.

Фактор транскрипции – белок, помогающий РНК-полимеразе пройти все этапы транскрипции и обеспечивающий избирательность этого процесса.

Факторы d_1 – внеклеточные аутоиндукторы прокариот, которые в местах их обитания способствуют взаимодействию клеток между собой и с окружающей средой и тем самым обеспечивают либо успешный рост микроорганизмов, либо сохранение вида за счет формирования специализированных покоящихся форм – цист, акинет, цистоподобных покоящихся клеток и др. Факторы d_1 могут выступать также в роли аутоиндукторов прорастания покоящихся форм. По химической природе факторы d_1 являются производными алкилбензолов.

Факторы d_2 – внеклеточные аутоиндукторы прокариот, обеспечивающие при сильном стрессовом давлении среды сопряженность процессов автолиза микробной популяции в стадии отмирания и цитодифференцировки оставшихся интактных клеток с образованием специализированных покоящихся форм. По химической природе факторы d_2 относятся к жирным ненасыщенным кислотам.

Факторы адгезии и колонизации – структуры, с помощью которых патогенные микроорганизмы распознают рецепторы на мембранах клеток, прикрепляются к ним и колонизируют клетки-мишени.

Факторы инвазии – факторы, благодаря которым патогенные микроорганизмы проникают в клетку (белки наружной мембраны).

Факторы инициации – особые белки, специфически связывающиеся с малой субчастицей **рибосомы** и обеспечивающие **инициацию** синтеза **полипептида** в рибосомах.

Факторы инфекционного процесса – факторы, необходимые для возникновения и развития **инфекции**: **возбудитель болезни**, восприимчивый макроорганизм и внешняя среда, в которой все компоненты взаимодействуют.

Факторы патогенности – факторы, ответственные за проявление конкретных свойств микроорганизма в **инфекционном процессе**. К ним относят: факторы **адгезии, колонизации, инвазии**; факторы, препятствующие **фагоцитозу**; **ферменты** «защиты и агрессии» бактерий, обеспечивающие распространение бактерий по тканям хозяина (**гиалуронидаза, лецитиназа, протеазы** и др.); **эндо- и экзотоксины**.

Факторы роста – органические соединения, необходимые **прокариотам** в незначительных количествах и регулирующие их рост и жизнедеятельность. К факторам роста относят: **аминокислоты, пурины, пиримидины** и их производные, **холестерол, полиамины, жирные ненасыщенные кислоты, витамины, липиды, железо-порфирины** и др.

Факторы элонгации – специфические белки, циклично ассоциирующиеся с **рибосомой** и обеспечивающие **элонгацию** синтеза **полипептидных** цепей в рибосомах.

Факультативно аноксигенная фототрофия – адаптивный переход **цианобактерий** от **оксигенной** к **аноксигенной фототрофии**. Факультативно аноксигенная фототрофия обусловлена обратимой инактивацией **кислородвыделяющего комплекса** и использованием вместо воды альтернативных **доноров электронов**, чаще всего H_2S .

Факультативные анаэробы – **прокариоты**, которые при контакте с O_2 не погибают, а выбирают альтернативный путь развития, переключаясь с одного способа получения энергии на другой, например, с **анаэробного дыхания** на **аэробное дыхание**, и наоборот.

Факультативные паразиты – организмы, способные, в зависимости от микробиологической обстановки, вести себя либо как **паразиты**, либо как **сапротрофы**.

Факультативные термофилы – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea* с температурным максимумом роста между 50° и $60^\circ C$, минимумом около $20^\circ C$ и оптимумом $50-55^\circ C$. Особенностью этой группы **прокариот** является способность к **росту** и размножению в интервале от 20 до $40^\circ C$.

Факультативный – термин, определяющий состояние или условия, необязательные для организма. Например, **факультативные анаэробы** спо-

способны расти не только в бескислородных условиях, но и в присутствии кислорода.

Фантомные филы – филы, включающие **фантомные формы** с неизвестным **фенотипом**. Они существуют в виде «фрагментов» **генома** и обособлены на основе прямого анализа генных структур, выявленных в различных объектах окружающей среды с помощью **ПЦР**. Фантомные филы, тем не менее, отвечают уровням различий, принятым для **таксонов** высокого ранга (табл. 1).

Фантомные формы – **прокариотные** объекты, **фенотип** которых не известен. Они выявлены косвенно, по присутствию в природных **эконишах сигнатурных** последовательностей **генов** 16S рННК, которые амплифицируются с помощью **ПЦР**, секвенируются и сравниваются с банком данных.

Фарингит – острое или хроническое **воспаление** слизистой оболочки и лимфоидной ткани ротоглотки, которое вызывается бактериями (**стафилококки**, **стрептококки**), вирусами (вирусы **гриппа** и **парагриппа**, **аденовирусы**, **риновирусы**, **коронавирусы**) или **грибами**.

Фатальная семейная бессонница – наследственное **прионное заболевание**, передающееся по аутосомнодоминантному типу (мутация в 178 кодоне гена *prnp*). Клиническими признаками болезни являются прогрессирующая бессонница, артериальная гипертензия, снижение болевой чувствительности, двигательные расстройства, слабоумие и т.д. При болезни характерно поражение таламуса, где погибает более 50% нейронов. Продолжительность болезни – около 5 лет.

Фекально-оральный механизм передачи возбудителя – алиментарный (пищевой) или **контактный** пути передачи инфекционного агента.

Фенолоксидазы – **экзоферменты**, продуцируемые бактериями, осуществляющими **деструкцию лигнина**. Катализируют реакцию расщепления ароматических соединений.

Феносистематика – подход в **систематике**, базирующийся на учете комплекса фенотипических **признаков**: **культуральных**, **тинкториальных**, **морфологических**, **ультраструктурных**, **экологических**, **физиолого-биохимических**, **элективных**, **серологических**, **цитогенетических** и др.

Фенотип – совокупность всех признаков и свойств особи, присущих организму и формирующихся в процессе взаимодействия ее **генотипа** и внешней среды.

Фенотипическая маскировка вируса – образование при множественном инфицировании клетки **нуклеокапсида**, состоящего из генома одного **вируса** и **капсида** близкородственного вируса.

Фенотипическое смешивание вирусов – образование **вирионов** с гибридными **капсидами**, в состав которых входят **капсомеры**, кодируемые геномами двух близкородственных вирусов, одновременно инфицирующих клетку-хозяина.

Феофитин – **хлорофилл а**, в котором центральный **атом** магния (Mg^{2+}) заменен двумя атомами водорода.

Ферментативная активность – способность фермента катализировать специфическую биохимическую реакцию.

Ферментация в промышленной микробиологии – крупномасштабный биохимический процесс переработки сырья при участии ферментов, продуцируемых микроорганизмами. Осуществляется в специальных емкостях – **био-реакторах**.

Ферментация периодическая – культивирование микроорганизмов в течение ограниченного интервала времени. Свежую **питательную среду** инокулируют посевным материалом и проводят культивирование в непрерывном режиме, не добавляя новых порций среды и не удаляя конечных продуктов, пока процесс не завершится сам собой.

Ферменты – биологические катализаторы, обладающие активностью и специфичностью в отношении **субстрата** и природы катализируемой метаболической реакции. Существуют однокомпонентные ферменты, представляющие собой простые **белки**, и двухкомпонентные ферменты, состоящие из белка-носителя (апофермента) и небелковой группы – **кофактора**, определяющего активность фермента. Кофакторами могут быть: ионы металла (Fe, Cu, Co, Zn, Mo и др.); сложные органические соединения (**НАД, НАДФ, витамины** и др.); либо те и другие вместе. Игруют роль промежуточных переносчиков **электронов, атомов, групп**, которые в результате ферментативной реакции перемещаются с одного соединения на другое. По типу катализируемых реакций ферменты подразделяются на 6 классов: **оксидоредуктазы, трансферазы, гидролазы, лиазы, изомеразы, лигазы**.

Ферменты агрессии и защиты возбудителей заболеваний – ферменты, обеспечивающие способность **патогенных микроорганизмов** к **инвазии** и **колонизации** микроорганизма. Это – **нуклеазы, протеазы, лецитиназа, плазмокоагулаза, фибринолизин, гиалуронидаза, нейраминидаза** и др.

Ферменты аллостерические – ферменты, обладающие двумя сайтами – каталитическим (активный центр) и аллостерическим (регуляторный центр), которые пространственно разобщены, но функционально тесно связаны. За счет аллостерического сайта под воздействием молекулы-эффектора могут происходить **конформационные** изменения каталитического сайта фермента и, как следствие, изменение его активности.

Ферменты индуцибельные – ферменты, синтезируемые клеткой в ответ на изменение условий окружающей среды и появление в среде **индуктора**. Регуляция синтеза индуцибельных ферментов происходит на генетическом уровне под действием индукторов, в роли которых выступают соответствующие **субстраты** и **метаболиты**.

Ферменты конститутивные – ферменты, непрерывно синтезируемые клеткой с постоянной скоростью вне зависимости от факторов окружающей среды и наличия соответствующих **субстратов**.

Ферменты маркерные – ферменты, локализация которых известна.

Ферменты периплазматические – ферменты, присутствующие в свободной или связанной форме в **периплазме** у бактерий с **грамотрицательным морфотипом**.

Ферменты репарации – ферменты, катализирующие процесс замены поврежденных участков двойной спирали молекулы ДНК (**полимеразы, эндонуклеазы**).

Ферредоксины – суперсемейство кислых низкомолекулярных (6–13 кДа) растворимых редокс-белков, содержащих $[Fe_nS_n]$ -кластеры. В силу присущего им высокого по абсолютной величине электронегативного редокс-потенциала (–400мВ) участвуют в окислении низкопотенциальных **доноров электронов** или выступают в качестве сильного восстановителя. Являются переносчиками электронов.

Фертильность – способность организмов приносить жизнеспособное потомство.

Фибриллярные белки – нерастворимые белки, которые в организме выполняют защитную или структурную роль. В таких белках полипептидная цепь вытянута или скручена в одном направлении. Фибриллярные белки образуют: микрофиламенты, микротрубочки, фибриллы; армируют мембраны; поддерживают структуру клеток тканей. К фибриллярным белкам эукариот относятся **кератин и коллаген**.

Фибриноген – белок **плазмы крови**, который вырабатывается в печени. При активации системы свертывания крови фибриноген подвергается ферментативному расщеплению с помощью **фермента** тромбина. Образующийся фибрин-мономер под действием активного XIII фактора крови полимеризуется и выпадает в осадок в виде белых нитей фибрина-полимера – основы сгустка при свертывании крови, который впоследствии образует тромб, тем самым завершая процесс свертывания крови. Содержание фибриногена в крови повышается при возникновении острого **воспаления и некроза**. Фибриноген влияет и на **СОЭ**.

Фибринолизин – протеолитический **фермент**, который растворяет сгустки фибрина и способствует растворению тромбов и распространению бактерий по кровяному руслу.

Физиологическая группа – множество микроорганизмов из разных **таксонов**, обладающих одинаковыми функциональными характеристиками, например, способностью минерализовать органические соединения с выделением аммиака (аммонификаторы) или восстанавливать неорганические соединения серы (сульфатредукторы).

Фикобилины, или фикобилипротеины – компоненты **светособирающих антенн у цианобактерий**, которые поглощают кванты света в области 450–700 нм, а затем передают их на **хлорофилл**. Составляющие **фикобилисом** представляют собой красные или синие **пигменты**, у которых хромофорные группы – фикобилины ковалентно связаны через тиоэфирные мостики с водорастворимыми **белками**. Фикобилины построены из четырех незамкнутых пир-

рольных колец, не содержат **ионы** металлов и имеют вид развернутой цепи. Известны четыре группы фикобилинов: фикоцианобилины, фикобиливиолины, фикоэритробилины и фикоуробилины. Фикобилипротеины обеспечивают специфическую окраску клеток цианобактерий, например, багряный цвет обусловлен фикоэритрином, а голубой – фикоцианином.

Фикобилисома – периферическая **светособирающая антенна** у **цианобактерий** (фила *Cyanobacteria*), построенная из **фикобилинов** (фикоэритрина, фикоцианина и др.), стабилизированных линкерными **полипептидами**, и представляющая собой частицу размером 12x32 – 24x70 нм. Фикобилисомы расположены параллельными рядами на **интрацитоплазматической мембране** цианобактерий. Типичная фикобилисома состоит из двух морфологически оформленных доменов – ядра из двух цилиндров и шести периферических стержней. Цилиндры образованы из тримеров аллофикоцианина, а стержни построены из проксимально расположенных гексамеров фикоцианина и дистальных гексомеров фикоэритрина, либо фикоэритроцианина. Такая организация **пигментов** в фикобилисоме обеспечивает быструю миграцию энергии возбуждения к **реакционным центрам**: фикоэритрин (560 нм) → фикоэритроцианин (575 нм) → фикоцианин (645 нм) → аллофикоцианин (660 нм) → хлорофилл (680 нм).

Фикобионт – фотосинтезирующий компонент **лишайника** (**водоросль, цианобактерия**), обеспечивающий партнера органическими веществами, а в случае цианобактерий еще и доступными соединениями азота в формах, пригодных для питания (**аминокислоты, аммоний**).

Фиксация молекулярного азота – превращение атмосферного азота в аммиак в клетке **прокариот**. Катализируется ферментом **нитрогеназой**, обнаруженным только у членов **домена *Bacteria*** и **домена *Archaea***.

Фиксация препарата – обеспечение прочного прикрепления клеток прокариот к стеклу за счет термической обработки живого объекта в открытом пламени – термическая фиксация, или химическими соединениями (формалин, осмиевая кислота, ацетон и др.) – химическая фиксация.

Фила – ветвь глобального **филогенетического дерева** жизни, соответствующая крупному филогенетическому **таксону**. Например, **фила *Firmicutes*** – крупная бактериальная ветвь **домена *Bacteria***, содержит очень богатый ассортимент **фенотипов** (235 родов). Категория «фила» введена в **мегасистематику прокариот**.

Фила *Acidobacteria* – небольшая фила **домена *Bacteria***. На основании анализа 16S рРНК охватывает два класса (*Acidobacteriia* и *Holophagae*), три порядка (*Acidobacteriales*, *Holophagales* и *Acanthopleuribacterales*) и три семейства: *Acidobacteriaceae* (р.р. *Acidobacterium*, *Edaphobacter*, *Terriglobus*), *Holophagaceae* (р.р. *Holophaga*, *Geothrix*) и *Acanthopleuribacteraceae* (род *Acanthopleuribacter*). В состав филы входят неподвижные или подвижные с помощью перитрихальных **жгутиков** палочковидные бактерии (р.р. *Acidobacterium*, *Acanthopleuribacter* и некоторые штаммы *Edaphobacter*). Обладают **грамотрицательным морфотипом**. Некоторые образуют **капсулу** (р.р. *Acidobacterium*,

Terriglobus). Размножаются **бинарно-эквивалентно** (прямое деление или перетяжкой). **Облигатные аэробы** или **облигатные анаэробы** (р.р. *Geothrix* и *Holophaga*). **Мезофилы**, растущие в интервале температур от 10 до 40°C, с оптимальной температурой роста в диапазоне от 12 до 35°C. **Ацидофилы** (р.р. *Acidobacterium*, *Terriglobus*), **нейтрофилы** или умеренные **алкалофилы** (род *Acanthopleuribacter*). **Хемоорганогетеротрофы** с броодильным или дыхательным типами метаболизма. Спектр органических соединений, утилизируемых в качестве источника энергии и углерода, определяется видовой принадлежностью бактерий. Субстратами при **дыхании** служат: **глюкоза, арабиноза, ксилоза, галактоза, манноза, мальтоза, лактоза, трегалоза, сахароза, крахмал**, глюкуроновая кислота, **маннитол, глицерол**, сорбитол, ацетат, пропионат, сукцинат, фумарат, лактат, **пептон, дрожжевой экстракт**, казामीновые кислоты, аланин, серин, пролин, треонин, аспартат, глутамат, **уридин, тимидин** и другие вещества. При брожении ферментируют цитрат, фумарат (род *Geothrix*), а также 3, 4, 5-триметоксибензойную, сириговую, ферулиновую, кофейную и 5-гидроксиванильную кислоты, пирогаллол, пируват (род *Holophaga*) с образованием основного продукта – ацетата. В качестве конечных акцепторов электронов используют O₂ и при **анаэробном дыхании** Fe(III), Mn(IV), NO₃⁻, фумарат (род *Geothrix*). Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 55–62,5 мол. %.

Члены филы *Acidobacteria* (по результатам анализа последовательностей рДНК) широко распространены в лесных и луговых почвах, тундре, пресноводных и морских осадках, морском бактериопланктоне, термальных источниках, угольных пластах, залежах сульфидных минералов, пластовых водах нефтяных месторождений.

Фила *Actinobacteria* – хорошо очерченный филогенетический **таксон**, который включает бактерии с преимущественно **аэробным метаболизмом** и высоким содержанием **гуанина** и **цитозина** в ДНК (более 55 мол. %). Фила *Actinobacteria* по объему занимает третье место в домене *Bacteria*. В нее входит класс *Actinobacteria*, который на основе гомологии 16S рПНК подразделяется на 5 подклассов (*Acidimicrobidae*, *Rubrobacteridae*, *Coriobacteridae*, *Sphaerobacteridae* и *Actinobacteridae*), 6 порядков (*Acidimicrobiales*, *Rubrobacterales*, *Coriobacteriales*, *Sphaerobacterales*, *Actinomycetales*, *Bifidobacteriales*), 10 подпорядков, 35 семейств и более 130 родов (описание филы дано по первому изданию «Руководство Берджи по систематике бактерий», так как пятый том второго издания «*The Actinobacteria*» выйдет из печати в 2012 г.). Имеют разную форму клетки – кокковидную, палочковидную (палочки прямые, изогнутые, короткие, длинные, с разветвлением на одном конце), булавовидную, лимонovidную, нитевидную. Известны актинобактерии с мицелиальным типом организации клетки, образующие ветвящийся **мицелий**. Единичные, в парах, тетрадах, кубических пакетах, агрегатах неопределенной формы и, редко, в виде Т-, Х-, V- и Y-образных фигур. При росте на плотных **питательных средах** ряд видов образуют субстратный и воздушный мицелий, который может

быть септированным или несептированным. Воздушные **гифы** имеют плотную липофильную оболочку, поэтому хорошо переносят высушивание. Актинобактерии имеют **грамположительный** или **грамотрицательный морфотипы**. Актинобактерии группы «*mycolata*» обладают **наружной мембраной**, которая, однако, не содержит **липополисахариды**, белки-порины и **липопротеин Брауна**. Неподвижны или подвижны с помощью **жгутиков**. Размножаются **бинарно-эквивалентно, фрагментацией** мицелия, а также с помощью специальных репродуктивных структур – спор. Последние формируются либо непосредственно на гифах воздушного или субстратного мицелия, либо на очень коротких спороносных гифах – спорофорах, либо в спороносцах (могут быть прямыми, изогнутыми, волнистыми, спиральными), либо в спорангиях (рис.94–97). Число спор – от одной до нескольких десятков. Обычно споры неподвижны, но у некоторых актинобактерий они перемещаются с помощью перитрихальных или монотрихальных жгутиков. Ряд видов имеют жизненный цикл «палочки-кокки». Актинобактерии часто продуцируют желтые, оранжевые, красные, синие, фиолетовые и черные пигменты. По **фенотипу** среди актинобактерий выделяют две группы, каждая из которых, в свою очередь, состоит из нескольких подгрупп. К первой группе относятся не образующие спор одноклеточные бактерии разной формы, в том числе и мицелиальной. Во вторую группу входят образующие споры мицелиальные актинобактерии с септированным или несептированным мицелием. В филе *Actinobacteria* встречаются **гетеротрофы** и **автотрофы**, **хемолитотрофы** и **хемоорганотрофы**, получающие энергию за счет **брожения**, **аэробного дыхания** и/или **анаэробного дыхания (фумаратное дыхание)**. **Термофилы**, **мезофиллы**, **нейтрофилы**, **алкалифилы**, **ацидофилы** и даже облигатные экстремальные **галлофилы**. **Диазотрофы**. От облигатных **анаэробов** до строгих **аэробов**. Для актинобактерий характерны различные формы социального поведения и типы **симбиозов (актинолишайники, актинориза** и др.). Местом обитания актинобактерий являются эко ниши с умеренными и экстремальными условиями: почвы, иловые отложения морских и пресноводных водоемов, горячие источники, растительные остатки, желудочно-кишечный тракт, поверхность тела и ткани животных и людей, ротовая полость человека (род *Actinomyces*). Входят в состав **нормальной микрофлоры** кожи человека. В окружающей среде участвуют в разложении органических соединений, в том числе и высокомолекулярных. Играют важную роль в круговороте биогеохимических элементов в природе, особенно в почве. Применяются при изготовлении бифидопродуктов (**бифидобактерии**) и сыров (род *Propionibacterium*). **Стрептомицеты** являются продуцентами важнейших **антибиотиков**. Среди актинобактерий известны патогенные виды. Они вызывают такие болезни человека, как **актиномикозы**, нокардиозы (нокардии, род *Nocardia*), **дифтерия** (*Corynebacterium diphtheriae*), проказа (**возбудитель *Mycobacterium leprae***), **туберкулез** (*Mycobacterium tuberculosis*) и др. Стрептомицеты (род *Streptomyces*) служат причиной такого заболевания, как парша картофеля и др. Кроме того, актинобактерии наносят большой вред техниче-

ским материалам и процессам – разрушают резину и машинное масло, образуют пену в очистных сооружениях и т.д.

Фила *Aquificae* – старейшая эволюционная линия домена *Bacteria*. В филю *Aquificae* входит один класс *Aquificae*, один порядок *Aquificales*, одно семейство *Aquificaceae* и 5 родов: *Aquifex*, *Calderobacterium*, *Hydrogenobacter*, *Thermocrinis*, *Desulfurobacterium*. Семейство объединяет **термофильные** и гипертермофильные ($t_{opt} - 70-85^{\circ}\text{C}$) бактерии. **Аэробны, микроаэрофилы и анаэробы**. Неподвижные или подвижные с помощью **жгутиков** неспорообразующие бактерии палочковидной формы. Одиночные или в цепочках. Оптимальное значение pH – 5,5-8,0. Исключение составляет род *Hydrogenobacter* с оптимумом pH – 3,0-4,0. Обладают **грамотрицательным морфотипом** и имеют в составе клеточной оболочки **S-слой**. **Цитоплазматическая мембрана** членов филю *Aquificae* содержит **липиды** как с простой эфирной связью, так и со сложной. **Хемолитоавтотрофы**, использующие в качестве **доноров электронов** H_2 , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$, S^0 , либо факультативные **хемоорганогетеротрофы** с дыхательным типом метаболизма. **Акцепторами** электронов в обоих случаях является O_2 или NO_2^- . Ассимиляция CO_2 происходит в **цикле Ивенса-Бьюкенена**.

Заселяют термальные почвы, наземные термальные источники, подводные вулканические гидротермы на глубине 3 км. Широко распространены на Камчатке, в Японии, Италии, Исландии, Северной Америке и Центральной Атлантике.

Фила *Bacteroidetes* – филогенетическая группа домена *Bacteria*, объединяющая морфологически, метаболически, экологически и функционально разнообразны бактерии с **грамотрицательным морфотипом**, которые размножаются **бинарным делением**. Фила содержит 128 родов и состоит из четырех классов, четырех порядков (*Bacteroidales*, *Flavobacteriales*, *Sphingobacteriales* и *Cytophagales*) и 15 семейств.

Класс I *Bacteroidia* (семейства *Bacteroidaceae*, *Marinilabiliaceae*, *Rikenellaceae*, *Porphyromonadaceae* и *Prevotellaceae*) – включает неподвижные, **подвижные по типу скольжения** или с помощью **жгутиков** бактерии. Прямые, искривленные либо веретенообразные (род *Tannerella*) тонкие палочки диаметром 0,18–3 мкм и длиной 1–50 мкм. Редко коккобациллы (р.р. *Porphyromonas*, *Dysgonomonas*). Представители рода *Acetofilamentum* образуют длинные (>100мкм) нити, состоящие из палочковидных клеток и спейсеров между ними. Для ряда видов характерен **плеоморфизм** (р.р. *Marinilabilia*, *Anaerorhabdus* и др.). Одиночные, в парах или коротких цепочках. У *Acetofilamentum* в состав **муреина** вместо мезо-диаминопимелиновой кислоты входит L-орнитин. Некоторые синтезируют желтые, оранжевые, розовые, красные, серые, коричневые и черные пигменты. Каротиноидные пигменты продуцируют члены родов *Acetomicrobium*, *Anaerophaga* и *Alcaliflexus*. Доминирующими в липидах являются C_{15} - C_{17} жирные кислоты в изо- и антеизо-конфигурациях. Главными респираторными **хинонами**, в зависимости от вида бактерий, служат менахиноны – МК-8, МК-9, МК-10, МК-11, МК-12, МК-13. Большинство членов клас-

са *Bacteroidia* являются **облигатными анаэробами** (р.р. *Bacteroides*, *Rikenella*, *Alistipes*, *Barnesiella*, *Tannerella* и др.), но есть и **факультативные анаэробы** (р.р. *Marinilabilia*, *Dysgonomonas*) и анаэробы с толерантностью к O_2 (род *Alkaliflexus*). **Мезофиллы**, редко **термофилы** с оптимальной температурой роста 50–73°C (р.р. *Acetothermus*, *Acetomicrobium*, *Anaerophaga*). **Нейтрофилы**, умеренные **ацидофилы** ($pH_{opt} - 5,5-6,0$) и, иногда, **алкалифилы** (род *Alkaliflexus*, $pH_{opt} - 8,5$). **Хемоорганогетеротрофы**. Энергию получают за счет **брожения** или **дыхания**. Используют в качестве экзогенных **энергоносителей глюкозу, лактозу, сахарозу, раффинозу, ксилозу, арабинозу, глицерол, декстран, пектин, ксилан, крахмал, трегалозу, гликоген, пуллулан, пептиды** и, редко, **аминокислоты**. Главными продуктами при **брожении углеводов** служит смесь кислот (ацетат, лактат, сукцинат, формиат, пропионат и др.) и H_2 в различных сочетаниях, в зависимости от метаболических возможностей организма и исходного ферментируемого **субстрата**. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 38–60,7 мол. %.

Местом обитания многих видов класса *Bacteroidia* служат пищеварительный тракт человека, животных и насекомых, ротовая полость и мочеполовая система человека. Некоторые виды из родов *Bacteroides*, *Porphyromonas* и *Prevotella* относятся к **патогенным микроорганизмам** и вызывают у человека: внутрибрюшные и тазовые **абсцессы; бактериемии; инфекции** кожи, пролежней и женских половых органов; **остеомиелиты и артриты**; поражения мягких тканей головы и шеи; аспирационные **пневмонии; гингивиты и периодонтиты; халитозис** и т.д. **Возбудители** продуцируют следующие **факторы патогенности: нейроминидазу, гиалуронидазу, коллагеназы, фибринолизин** и т.д. Ряд представителей класса *Bacteroidia* заселяют морские осадки, содержащие гниющие **водоросли** (род *Marinilabilia*), сточные воды (р.р. *Acetomicrobium*, *Acetothermus*), содовые озера (род *Alkaliflexus*), почву рисовых полей (р.р. *Paludibacter*, *Xylanibacter*). Выделены из месторождений нефти (род *Petrimonas*).

Класс *Flavobacteriia* (семейства *Flavobacteriaceae*, *Blattabacteriaceae* и *Cryomorphaceae*) содержит в своем большинстве одиночные в парах или коротких цепочках прямые палочки. Нитевидные клетки длиной от 15 до 52 мкм (р.р. *Flavobacterium*, *Aequirivita*, *Tenacibaculum*, *Fluviicola*, *Crocinitomix*), а также клетки в форме кольца или спирали (р.р. *Psychroserpens*, *Polaribacter*, *Psychroflexus*) встречаются в границах класса редко. Единичные виды образуют **капсулу** (род *Flavobacterium*) и **газовые везикулы** (род *Polaribacter*). Размножаются **бинарно-эквивалентно**. **Почкование** характерно только для *Formosa agariphyla*. Неподвижны или **подвижны по типу скольжения**. С помощью **жгутиков** перемещается только несколько видов, например, *Polaribacter ingensii*. Часто содержат в клетках желто-оранжевые пигменты (**каротиноиды** и/или флексирубин). Менахинон-6 является главным респираторным **хиноном**. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 27–56 мол.%. В основном **мезофиллы** с оптимальной температурой роста 25–30°C, но есть и **психрофи-**

лы (р.р. *Psychroserpens*, *Subsaxibacter*, *Subsaximicrobium*, *Cryomorpha* и др.), растущие в интервале температур от -2 до $+20^{\circ}\text{C}$ с $t_{\text{opt}} - 10-15^{\circ}\text{C}$. **Нейтрофилы** и, крайне редко, **алкалифилы**, например, виды рода *Formosa* ($\text{pH}_{\text{opt}} - 8,5$). **Галофилы** (р.р. *Lishizhenia*, *Gillisia*, *Gramella*) и **галотолерантные** виды (р.р. *Leeuwenhoekiella*, *Salegentibacter* и др.). **Облигатные аэробы**, иногда **микроаэрофилы** (р.р. *Coenonia*, *Riemerella* и др.) и **факультативные анаэробы** (р.р. *Muricauda*, *Cloacibacterium*, *Capnocytophaga* и др.). **Хемоорганогетеротрофы**. Большинство получают энергию в процессе **аэробного дыхания** и только несколько видов за счет **брожения** (р.р. *Brumimicrobium*, *Capnocytophaga*), **нитратного** или **фумаратного дыхания** (р.р. *Flavobacterium*, *Chryseobacterium*). Полностью восстановление NO_2^- до свободного молекулярного азота (**денитрификация**) осуществляют *Flavobacterium denitrificans* и *Costertonia sp.* Ряд видов утилизирует **хитин** (р.р. *Flavobacterium*, *Aequorivita*), **агар** (р.р. *Aquimarina*, *Maribacter*, *Formosa*), **крахмал** (р.р. *Kordia*, *Croceibacter*, *Sandarakinotalea*), **желатин** (р.р. *Empedobacter*, *Arenibacter*, *Mesononia*), **целлюлозу** (род *Algibacter*). Бактерии рода *Cellulophaga* атакуют и лизируют живые клетки эукариот (**дрожжи, водоросли**).

Представители класса *Flavobacteriia* широко распространены в зонах умеренного климата, тропиках и полярных регионах. Обитают в различных типах почв, пресной и морской воде, соленых и гиперсоленых озерах, илах, а также выделены из морского льда, **ризосферы** и **ризопланы** растений, **микробных матов**, **биопленок**, замороженных овощей и т.п. Многие ассоциированы с морскими микро- и макроводорослями, **бентосом**, **детритом**, морскими животными (губки, голотурии, рыбы). В почве и водных экосистемах играют важную роль в минерализации органического вещества. Ряд видов патогенны для морских водорослей, морских рыб и земноводных, а также для домашних птиц, у которых вызывают в комплексе с другими инфекционными агентами респираторные заболевания. *Bergeyella zoohelcum* входит в состав назальной и оральной микрофлоры собак и кошек, а при попадании в организм человека вызывает **пневмонию**, **септицемию**, **абсцессы** конечностей и т.д. Род *Riemerella* связан с респираторными заболеваниями птиц (уток, голубей). Виды рода *Elizabethkingia* являются **оппортунистическими патогенами** человека.

Семейство *Blattabacteriaceae* представлено (один род *Blattabacterium*) неподвижными прямыми или слегка изогнутыми палочками размером $1,6 \times 9,0$ мкм. Размножаются **бинарно-эквивалентно**. Являются облигатными внутриклеточными **паразитами** беспозвоночных животных, в частности тараканов и термитов. Играют роль в превращении мочевой кислоты в азотсодержащие соединения.

Класс «Sphingobacteriia» включает один порядок *Sphingobacteriales* и три семейства, объединенные на основе анализа 16SpPHK. В состав семейств *Sphingobacteriaceae* (р.р. *Sphingobacterium*, *Pedobacter*) и «*Chitinophagaceae*» (р.р. *Chitinophaga*, *Terrimonas*) входят короткие прямые ($0,3-0,5 \times 0,9-3$ мкм) и тонкие гибкие длинные палочки в форме нитей ($0,5-0,8 \times 10-80$ мкм). Не-

подвижные или **подвижные по типу скольжения** (р.р. *Pedobacter*, *Chitinophaga*). В **цитоплазматической мембране** рода *Sphingobacterium* присутствуют сфингофосфолипиды и керамиды (церамиды), характерные для **эукариот** и практически не встречающиеся у **прокариот**. Микроцисты формируют только некоторые виды рода *Chitinophaga*. Типичные представители этих семейств продуцируют желтые и оранжево-красные **пигменты**. Основной **полиамин** – гомоспермидин. Главным респираторным **хиноном** является менахинон-7. В липидах доминируют разветвленные и неразветвленные, насыщенные или ненасыщенные жирные кислоты. Иногда изо-конфигурации или с одним гидроксильным заместителем ($C_{15:0iso}$; $C_{15:0iso}$ -2-ОН, $C_{15:0iso}$ -3-ОН, $C_{16:0}$, $C_{16:1}$ ω7c, $C_{17:0iso}$ -3-ОН. **Мезофилы**, растущие, в зависимости от вида, в интервале температур от 2–15 до 25–45°C. **Нейтрофилы**. **Облигатные аэробы** или **факультативные анаэробы** (род *Chitinophaga*). **Хемоорганогетеротрофы**, получающие энергию за счет **аэробного дыхания** или **брожения**. Метаболизируют, в зависимости от видовой принадлежности, определенный круг органических соединений: **глюкозу**, **фруктозу**, **лактозу**, **сахарозу**, **раффинозу**, **мальтозу**, **фукозу**, **трегалозу**, **галактозу**, **ксилозу**, **глицерол**, **изонитол**, **маннитол**, **эскулин**, **сорбитол**, **формиат**, **лактат**, **сукцинат**, **пропионат**, **α-кетоглутарат**, **аспарагин**, **аспарагиновую кислоту**, **серин**, **треонин**, **пролин**, **N-ацетилглюкозамин**, **декстран**, **N-ацетилгалактозамин** и др. Некоторые виды гидролизуют **хитин** (*Chitinophaga pinensis*, *C. skermanii*, *C. filiformis*) и **агар** (*C. arvensicola*).

Представители семейства *Saprospiraceae* образуют гибкие неразветвленные (р.р. *Saprospira*, *Aureispira*, *Lewinella*) или разветвленные (род *Haliscomenobacter*) **трихомы**, состоящие из клеток размером 0,5–1,5 x 3,5–5 мкм. Спирализованные трихомы длиной от 10 до 500 мкм характерны для родов *Saprospira* и *Aureispira*. В состав трихомов входят от 300 до 500 цилиндрических клеток, окрашенных в красный, розовый, желтый или оранжевый цвета (пигменты-**каротиноиды**). Трихом бактерий рода *Haliscomenobacter* покрыт тонким **чехлом**. Три рода – *Saprospira*, *Aureispira* и *Lewinella* **подвижны по типу скольжения**. Скорость передвижения клеток рода *Saprospira* составляет 180 мкм/мин. Доминирующим **хиноном** является менахинон-7, минорным – менахинон-6. Основные **полиамины** – спермидин (р.р. *Haliscomenobacter*, *Lewinella*) и агматин (род *Saprospira*). Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 30–53 мол.%. **Мезофиллы**, **нейтрофилы**, **аэробы**. **Хемоорганогетеротрофы**, утилизирующие в различных сочетаниях, в зависимости от вида, в качестве источника энергии и углерода **маннитол**, **инозитол**, **глицерол**, **сорбитол**, **глюкозу**, **фруктозу**, **сахарозу**, **мальтозу**, **ксилозу**, **целлобиозу**, **карбоксиметилцеллюлозу**, **галактозу**, **пептон**, **казаминовые кислоты**, **желатин**, **аминокислоты**, **ацетат**, **формиат**, **лактат**, **крахмал**.

Члены класса «*Sphingobacteriia*» обитают в различных типах почв, морской и пресной воде, илах, разлагающихся растительных остатках, компостированном навозе, торфяниках (Восточная Сибирь); выделены из экскрементов многоножки, кленового сока, помета травоядных животных, крови и мочи

человека. Ряд видов живут в **симбиозе** с морскими рыбами и **грибами** (род *Pedobacter*), морскими **водорослями** и губками (род *Aureispira*) или живут в мутуалистическом симбиозе как «*Candidatus comitans*» с миксобактериями *Chondromyces crocatus*. Вид *Sphingobacterium multivorum* изолирован из клинического материала, выделенного от людей с такими серьезными заболеваниями, как **септицемия**, цистит и др. Некоторые (*Sphingobacterium spiritivorum*, *S. mizutae*, *S. thalpopnilum*) выступают в роли **оппортунистических патогенов**.

Класс *Cytophagia* состоит из четырех порядков, три из которых *incertae sedis* и один – *Cytophagales*. К этому классу относятся семейства *Cytophagaceae*, *Cyclobacteriaceae*, *Flammeovirgaceae*, объединяющие неподвижные или **подвижные по типу скольжения** бактерии. С помощью **жгутиков** перемещается только род *Belliella*. Преимущественная форма клеток – прямые или искривленные гибкие палочки, длиной от 1,5 до 15 мкм (р.р. *Adhaeribacter*, *Algoriphagus*, *Echinicola*, *Cytophaga*, *Fabibacter*, *Persicobacter*, *Rhodonellum* и др.). Рост и развитие в виде неразветвленных нитей длиной до 50–150 мкм характерны, например, для родов *Flexibacter*, *Microscilla*, *Flammeovirga*. У некоторых видов клетки могут быть не только палочковидными, но и искривленными, S-образными, спиральными или в форме C-открытого кольца (р.р. *Arcicella*, *Meniscus*, *Larkinella*, *Cyclobacterium* и др.). Наиболее оригинальная форма клеток – в виде закрытого кольца (образуется путем перехлестывания концов клетки) свойственна родам: *Spirosoma*, *Cyclobacterium*, *Runella*, *Flectobacillus* и др. Агрегация клеток (до 100 и более) в виде частокола известна только у рода *Hymenobacter*. Окруженные фибриллярной **капсулой** округлые **цисты** образует род *Sporocytophaga*. Организмы из родов *Flectobacillus* и *Meniscus* формируют **газовые везикулы**. **Полифосфатные гранулы** на полюсах клетки запасают бактерии из рода *Hymenobacter*. Многие члены класса *Cytophagia* продуцируют желтые, оранжевые, розовые, красные и, редко, белые и коричневые пигменты (**каротиноиды** и/или флексирубин). Доминирующим **хиноном** служит менахинон-7. В **липидах** основными являются разветвленные или неразветвленные, насыщенные и мононенасыщенные, гидроксилсодержащие жирные кислоты, иногда в изо- и антеизо-конфигурациях (например, C_{15:0}, C_{17:0}, C_{15:0anteiso}, C_{15:1iso}, C_{17:0iso}, C_{17:0anteiso}, C_{15:0iso} 3-ОН, C_{16:1}, C_{17:1}, C_{17:1iso} 3-ОН и др.). Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 31–68 мол. %. Обычно **облигатные аэробы**, но есть **факультативные анаэробы** (р.р. *Spirosoma*, *Flexibacter*, некоторые виды *Persicobacter*) и **микроаэрофилы**. Большинство видов **мезофилы**. Редко **психрофилы** и, одновременно, **алкалифилы** (*Rhodonellum psychrophilum*, t_{opt} – 5°C, рН_{opt} – 9,7). **Нейтрофилы**. **Хемоорганогетеротрофы**. Роды *Hymenobacter* и *Emticicia* предпочитают **олиготрофы**. Энергию получают за счет **аэробного дыхания** и/или **брожения** (некоторые виды *Dyadobacter*, *Meniscus*, *Runella*, *Spirosoma* и др.). Утилизируют **глюкозу**, **фруктозу**, **лактозу**, **мальтозу**, **раффинозу**, **рамнозу**, **галактозу**, **рибозу**, **целлобиозу**, **маннитол**, **сорбитол**, **этанол**, **метанол**, **формиат**, **ацетат**, **пируват**, **цитрат**, **оксалат**, **сукцинат**, **малат**, **пропионат**, **глюконат**, **декстран**, **креатинин**, **аминокислоты**, **альгинат** и

др. Спектр органических соединений, используемых бактериями, определяется их видовой и родовой принадлежностью. Многие виды способны катаболизировать один или несколько высокомолекулярных субстратов, таких как **казеин**, **желатин**, **липиды**, эскулин, **пектин**, **целлюлоза** (р.р. *Cytophaga*, *Sporocytophaga* и др.), **хитин** (*Flexibacter*, *Microscilla* и др.), **агар** (*Algoriphagus*, *Echinicola*, *Pontibacter*, *Reichenbachiella* и др.), **крахмал** (*Spirosoma*, *Effluviibacter*, *Emticicia* и др.) и другие соединения. Бактерии из родов *Flexibacter* и *Microscilla* способны к лизису структурных **белков** (кератин) и клеток других **прокариот**.

Представители класса *Cytophagia* заселяют различные типы почв, **ризосферу** растений, морскую и пресную воду, морские осадки, щелочные и холодные озера, горячие морские источники, морской лед, морские солеварни, соленые озера, **эстуарии**, кишечник термитов, **микробные маты** в озерах. Выделены из воздуха музеев в Италии, образцов песка в пустыне, сточных вод фармацевтического производства (Бельгия), из **биопленок** с поверхности изделий из нержавеющей стали. Ряд видов ассоциирован с морскими губками и рыбами, морскими бурыми и зелеными **водорослями**, поверхностью корней, листьев и стеблей растений маиса, с **нейстоном**.

Порядок II. *Incertae Sedis*. Включает семейство *Rhodothermaceae* fam. nov. (р.р. *Rhodothermus*, *Salinibacter*). Прямые или искривленные палочки. Единичные. Неподвижные или подвижные с помощью **жгутиков** (род *Salinibacter*). *Rhodothermus marinus* продуцируют слизистую **капсулу**. Размер генома *Salinibacter ruber* – 3551823 п.н. Бактерии синтезируют красные или оранжевые **каротиноидные** пигменты. Доминирующим **хиноном** служит менахинон-7; минорным – менахинон-5. Главными в **липидах** являются C₁₅- и C₁₇-жирные кислоты в изо- и антеизо-конфигурациях (род *Rhodothermus*). **Термофилы**, растущие в интервале температур от 55 до 77°C (род *Rhodothermus*) или **мезофилы** (род *Salinibacter*, t_{opt} – 35–45°C). **Нейтрофилы**. **Галотолерантные** или экстремальные **галофилы** (NaCl_{opt} – 20–30%). **Аэробы** с дыхательным типом метаболизма. Члены рода *Rhodothermus* преимущественно окисляют сахара. В свою очередь для рода *Salinibacter* предпочтительны **аминокислоты**.

Обитают в горячих источниках, геотермальных водах, буровых скважинах, щелочных глубоководных морских источниках, солеварнях (Испания), в биопленках, колонизирующих известняки (Мексика).

Порядок III. *Incertae Sedis*. Содержит один род *Thermonema* (два вида). **Подвижны по типу скольжения**. Клетки в форме длинных тонких нитей (0,7х60 мкм), иногда в цепочках длиной до нескольких сотен мкм. Продуцируют оранжевые или желтые **пигменты**. В **цитоплазматической мембране** присутствуют сфингофосфолипиды. Основной **хинон** – менахинон-7. Главные жирные кислоты в липидах – C_{15:0iso}, C_{17:0iso}^{3-OH}, C_{15:0anteiso}, C_{15:0iso}^{2-OH} и C_{15:0iso}^{3-OH}. **Термофилы** (t_{opt} ~ 60°C), растущие при 70°C. **Аэробы**. Каталаза- и оксидаза-положительны. **Нейтрофилы**. **Хемоорганогетеротрофы**. Гидролизуют **казеин**, **желатин**, эскулин. Рост имеет место только при использовании смеси **аминокислот**.

Заселяют горячие источники в Новой Зеландии.

Порядок IV. *Incertae Sedis*. В состав порядка входит один род *Toxothrix*. В чистой культуре не получены. Цилиндрические клетки, размером 0,5–0,7 x 3–6 мкм, собраны в **трихомы** длиной до 400 мкм. **Чехол**, покрывающий трихом, инкрустирован окислами железа. Запасное вещество – **полифосфаты**. **Хемоорганогетеротрофы** и **психрофилы** ($t_{opt.} - 5-10^{\circ}C$).

Распространены в анаэробных зонах холодных источников, ручьев, лесных прудов и озер, содержащих воду, насыщенную Fe^{2+} .

Фила «Chlamydiae» – сильно обособленная по результатам анализа 16S рРНК от других фил **домена Bacteria** группа облигатных внутриклеточных **паразитов** человека, животных и **простейших**. Характеризуются **диморфным циклом развития** и редуцированным **геномом**. К филе относится один класс *Chlamydia* и единственный порядок *Chlamydiales*, который включает семейства «*Candidatus Clavichlamydiaceae*» (род «*Candidatus Clavichlamydia*»), *Criblamydiaceae* (р. *Criblamydia*), *Parachlamydiaceae* (р.р. *Parachlamydia*, *Neochlamydia*, *Protochlamydia*), «*Candidatus Piscichlamydiaceae*» (р. «*Candidatus Piscichlamydia*»), *Rhabdochlamydiaceae* (род *Rhabdochlamydia*), *Simkaniaceae* (р.р. *Simkania*, «*Candidatus Fritschea*») и *Waddliaceae* (род *Waddlia*). В восьмом семействе *Chlamydiaceae* недавно официально было выделено два рода – *Chlamydia* и *Chlamydophila* (*C. abortus*, *C. caviae*, *C. felis*, *C. pecorum*, *C. pneumoniae* и *C. psittaci*). В связи с тем, что научная общественность неоднозначно отнеслась к внесению в семейство *Chlamydiaceae* рода *Chlamydophila*, во втором издании «Руководства Берджи по систематике бактерий» род *Chlamydia* был сохранен в составе семейства как единственный, а пять новых видов классифицированы в его пределах. Все известные члены этой филы являются неподвижными, кокковидными (0,2–1,2 мкм в диаметре) или, редко, палочковидными бактериями (в интервале от 1,8 до 4 мкм в длину). Обладают **грамотрицательным морфотипом**, но не содержат **муреина**. Его роль в **клеточной стенке** выполняет ригидный белковый слой. Деление **бинарно-эквивалентное**. Размножаются в вакуолях клетки **эукариот**, проходя сложный диморфный жизненный цикл, связанный с образованием двух типов клеток: «ретикулярных тел», 0,5–1,5 мкм в диаметре (вегетативная стадия) и метаболически неактивных «элементарных тел», 0,2–0,4 мкм в диаметре (расселительная стадия). Хламидии являются **хемоорганогетеротрофами** и «энергетическими **паразитами**». У них отсутствуют собственные энергетические системы для ассимиляции энергии. **АТФ** транспортируется в клетки паразита из клеток хозяина. Они также нуждаются в некоторых **аминокислотах** (валин, фенилаланин, лейцин), **нуклеотидах**, **кофакторах**.

Члены филы «*Chlamydiae*» являются внутриклеточными паразитами амёб (например, из родов *Parachlamydia*, *Neochlamydia*, *Protochlamydia*), крупного рогатого скота (р. *Waddlia*); инфицируют поврежденные жабры лососевых рыб (р.р. «*Candidatus Clavichlamydia*», «*Candidatus Piscichlamydia*»), эпителиальные клетки пищеварительного тракта тараканов (род *Rhabdochlamydia*). Род *Protochlamydia* ассоциирован с респираторными заболеваниями человека (**пнев-**

мония, бронхит), а также атеросклерозом и отнесен к группе **оппортунистических патогенов**. Патогенные виды рода *Chlamydia* вызывают у человека **трахому, орнитоз, артрит, конъюнктивит, пневмонию** у новорожденных, **фарингит**, заболевание урогенитального тракта.

Фила *Chlorobi* – фила домена *Bacteria*, которая состоит из одного класса «*Chlorobi*», единственного порядка *Chlorobiales* и одного семейства *Chlorobiaceae*, в состав которого входит пять родов – *Chlorobium*, *Ancalochloris*, *Chloroherpeton*, *Pelodictyon* и *Proscthecochloris*. См. **зеленые одноклеточные аноксигенные фототрофные бактерии**.

Фила *Chloroflexi* – включает класс «*Chloroflexi*», состоящий из двух порядков. Порядок I «*Chloroflexales*» – включает одно семейство «*Chloroflexaceae*» (р.р. *Chloroflexus*, *Chloronema*, *Heliothrix*, *Oscillochloris*) – см. **зеленые нитчатые аноксигенные фототрофные бактерии**. Порядок II «*Herpetosiphonales*» (семейство «*Herpetosiphonaceae*») содержит всего один род *Herpetosiphon*, который представлен неветвящимися **трихомами**, окруженными тонким **чехлом** или одиночными палочковидными клетками. Имеют газовые вакуоли. Запасают в **цитоплазме** поли-β-гидроксиалканоаты. Способны к **подвижности по типу скольжения**. Обладают **грамотрицательным морфотипом**. **Мурин** в качестве диаминокислоты содержит L-орнитин. У представителей рода *Herpetosiphon* отсутствуют **бактериохлорофиллы** и имеются только **каротиноиды**, придающие клеткам желтый или оранжевый цвет. **Термофилы** (t_{opt} – 60–80°C) или **мезофиллы**, имеющие оптимальное значение pH в зоне от 8,0 до 9,0. **Хемоорганогетеротрофы**, осуществляющие **аэробное дыхание**. Обитают в почве, пресноводных и морских **экосистемах**, на гниющих органических остатках, а также выделены из **активного ила** очистных сооружений.

Фила *Chrysiogenetes* – содержит один класс *Chrysiogenetes*, состоящий из одного порядка *Chrysiogenales* с единственным семейством *Chrysiogenaceae* (р. *Chrysiogenes*), представленным видом *Ch.arsenatis*. Бактерии (изогнутые одиночные палочки) имеют **грамотрицательный морфотип** и способны к **подвижности по типу роения** и **плаванию с помощью экзоплазматического жгутика** (монополярные монотрихи). **Облигатные анаэробы, мезофиллы** (t_{opt} – 25–30°C) с оптимальным pH в области от 7,0 до 9,4. **Хемоорганогетеротрофы**, осуществляющие **арсенатное дыхание** или **нитратное дыхание**. В качестве **доноров электронов** используют лактат, ацетат, сукцинат или фумарат, а в качестве **акцепторов электронов** арсенат – AsO_4^{3-} и, иногда, NO_3^- или NO_2^- . Выделены из очистных сооружений золотого прииска.

Фила *Crenarchaeota* – фила домена *Archaea* весьма гетерогенная и многочисленная по таксономическому составу. Состоит из культивируемых организмов, растущих при высоких температурах (80–121°C), и **фантомных форм** с диапазоном температуры от –1,5 до 32°C. Фила *Crenarchaeota* включает один класс *Thermoprotei*, состоящий из четырех порядков: *Thermoproteales* (семейства *Thermoproteaceae* и *Thermofilaceae*), *Desulfurococcales* (семейства *Desulfurococcaceae* и *Pyrodictiaceae*), *Sulfolobales* (семейство *Sulfolobaceae*) и *Cald-*

isphaerales (семейство *Caldisphaeraceae*). К культивируемым кренархеям (рис. 11–14) относятся морфологически разнообразные формы: прямые или слегка искривленные палочки; нитевидные клетки длиной до 70–80 мкм, иногда ветвящиеся (р.р. *Thermoproteus*, *Thermofilum*); кокки правильной или неправильной формы; клетки в виде дисков или сфер, разделенные на доли. Единичные, в парах или коротких цепочках (род *Sulfurococcus*; от 3 до 5 клеток), а также гроздевидных скоплениях неопределенной формы (род *Staphylothermus*, до 100 клеток) или агрегатах из нескольких сотен клеток (род *Hyperthermus*). Неподвижные или подвижные за счет **жгутиков**. Некоторые виды образуют прямые или изогнутые **фимбрии** (р.р. *Metallosphaera*, *Thermofilum*, *Thermoproteus*, *Thermodiscus*, *Sulfolobus*). Ряд видов имеет **вакуоли** (например, род *Hyperthermus*). **Клеточная стенка** представлена **S-слоем** из гексагонально упакованных белковых и/или гликопротеиновых субъединиц. У *Pyrobaculum organotrophum* S-слой состоит из двух белковых слоев, между которыми присутствует фибриллярный материал. У археона из рода *Ignicoccus* самым поверхностным слоем является наружная мембрана (содержит 3 вида белковых частиц разного размера). К ней примыкает периплазматическое пространство, в котором находится много мембранных везикул, производных от **цитоплазматической мембраны**. Представители родов *Pyrobaculum* и *Sulfurococcus* продуцируют **капсулу**. У кренархей полярные **липиды** и их сульфатированные производные образованы на основе особых глицеролипидов – **кальдархеолов** и **археолов**. Для рода *Sulfolobus* характерна исключительно монослойная **цитоплазматическая мембрана**, состоящая на 95% из кальдархеолов. Бифитанильные цепи кальдархеолов могут быть ациклическими или содержать от 1 до 4 циклопентильных колец. Нейтральные липиды представлены изопреноидными и гидроизопреноидными **углеводородами**. У рода *Sulfolobus* в качестве нейтральных липидов встречаются разветвленные алкилбензолы. У видов *Aeropyrum* имеются **протеосомы**. Кольцевая **ДНК** кренархей рода *Sulfolobus* и *Desulfurococcus* имеет, в отличие от ДНК других бактерий и архей, положительную сверхспирализацию. В **генах** архей присутствуют **интроны** и **интеины**. У *Sulfolobus* найдены гистоноподобные белки. Помимо хромосомной ДНК в клетках обнаружены **вирусы** (рис. 229, табл. 32), мобильные генетические элементы, **плазмиды**. В качестве **запасных веществ** синтезируют **гликоген** (р.р. *Sulfolobus*, *Thermoproteus*, *Desulfurococcus*) и **трегалозу** (род *Sulfolobus*). Размножение **бинарно-эквивалентное**, **бинарно-неэквивалентное (почкование)** или путем септации на доли (род *Sulfolobus*). Почки могут возникать синхронно от 2 до 5 одновременно либо на поверхности материнской клетки, либо на гифообразных выростах, которые иногда дихотомически ветвятся, образуя ветви второго порядка. **Термофилы** и **гипертермофилы** с t_{opt} – 60–85°C или 85–106°C. Железовосстанавливающий кренархеон «*Candidatus Geogemma barosii 121*» имеет верхний температурный предел роста 121°C (рис. 10). **Мезофилы** и **психрофилы** с диапазоном температуры от 1,5 до 32°C. **Нейтрофилы** или крайние **ацидофилы** (pH_{opt} – 0,5–2,0). **Аэробы**, **облигатные анаэробы** или **факультативные анаэробы**.

Облигатные или факультативные **автотрофы** и **гетеротрофы**, **литотрофы** и **органотрофы**. Метаболизм кренархей облигатно или факультативно связан с S^0 и, редко, с ее соединениями (табл. 5, 6). Механизмы использования серы различны. Одни кренархеи используют S^0 как **донор электронов** в **аэробном дыхании** и окисляют ее до H_2SO_4 (например, представители родов *Sulfolobus*, *Metallosphaera*, *Stygioglobus*). Другие – в качестве облигатного или факультативного **акцептора электронов** при **анаэробном дыхании** восстанавливают S^0 до H_2S (р.р. *Thermofilum*, *Pyrobaculum*, *Pyrodictium*). Для третьих – сера служит дополнительным акцептором избытка электронов с целью детоксикации H_2 путем образования H_2S (например, *Hyperthermus butyllicus*) при сбраживании органических субстратов. **Факультативно анаэробные** археи из родов *Acidianus* и *Desulfurococcus* обладают двумя взаимно противоположными типами S^0 -хемолитотрофии. В зависимости от окислительно-восстановительной обстановки эти археи используют серу как **донор** электронов, окисляя ее до H_2SO_4 , либо как **акцептор** – восстанавливая до H_2S . Хемолитотрофы используют большой набор доноров электронов (H_2 , S^0 , Fe^{2+}) и акцепторов электронов. Некоторые кренархеи в природных **экосистемах** способны окислять железо ($Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+}$) и сульфидные минералы: пирит (FeS_2), халькозин (CuS_2), халькопирит ($CuFeS_2$) и другие, а также восстанавливать в анаэробных условиях NO_3 до N_2 , уран ($U^{6+} \rightarrow U^{4+}$), кобальт ($Co^{3+} \rightarrow Co^{2+}$), марганец ($Mn^{4+} \rightarrow Mn^{2+}$), технеций ($Tc^{7+} \rightarrow Tc^{4+}$) и т.д. Кренархеи-органотрофы в качестве источника энергии утилизируют **пептиды**, реже **аминокислоты** или **белки** в процессах аэробного и анаэробного дыхания либо **брожения**. Факультативным **автотрофам** и облигатным **гетеротрофам**, в зависимости от видовой принадлежности, источниками углерода служат: **дрожжевой экстракт**, гидролизат **казеина**, глутамин, аланин, **крахмал**, **гликоген**, **глюкоза**, **сахароза**, **мальтоза**, формальдегид, формиат, этанол и другие соединения, которые утилизируются различными путями. Некоторые виды *Sulfolobus* и *Pyrodictium* могут расти **миксотрофно**, одновременно используя органические и неорганические доноры электронов (H_2S , $S_2O_3^{2-}$). **Денитрификацию** (диссимиляционная) осуществляет *Pyrobaculum islandicum*. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК у термофильных кренархей составляет от 60 до 69 мол.%, у фантомных форм – 51–58 мол.%.

Члены филы *Crenarchaeota* заселяют почвы вулканических полей, морские осадки, донные грязи, термальные наземные источники, подводные геотермальные системы, кальдеры, сульфатарные поля, богатые серой ручьи, нефтяные скважины на глубине около 3500 м под дном Северного моря, тлеющие угольные отвалы (Германия); горячие выбросы геотермальных мощных заводов, разломы земной коры. В природной обстановке термофильные кренархеи в сообществе с некоторыми микроорганизмами из **домена Bacteria** представляют собой важное звено, связывающее потоки углерода и серы в **биотопах**, содержащих серу и ее соединения. Восстанавливая неорганические акцепторы электронов (S^0 , SO_3^{2-} , SO_4^{2-} , $S_2O_3^{2-}$, $S_4O_6^{2-}$) за счет органических доноров электронов, кренархеи могут осуществлять полную аэробную деструк-

цию органического вещества и, следовательно, обеспечивать замкнутость анаэробного цикла углерода. Восстановление неорганических акцепторов электронов может идти за счет использования неорганических доноров электронов, формируя малый хемосинтетический цикл углерода и обеспечивая поступление органических соединений в окружающую среду. Фантомные представители этой филы, выявленные по результатам анализа 16S рРНК, являются постоянными компонентами **микробных сообществ** в торфяниках, почвах лесов, полей, пастбищных лугов и арктической тундры, ледниковых ручьев, морского **детрита**, донных отложений, а также известны как симбионты губок рода *Axinella*, обитающих при низкой температуре ($t = -10^{\circ}\text{C}$). Низкотемпературные филоциты кренархеот найдены в кишечнике морского огурца, обитающего на глубине 4870 м в Северной Атлантике.

Фила *Cyanobacteria* – фила домена *Bacteria*, включающая один класс *Cyanobacteria* (см. **Цианобактерии**). Во втором издании «Руководства Берджи по систематике бактерий» (2001 г.) класс *Cyanobacteria* разделен на пять таксономических групп или «субсекций», равнозначных **порядкам**: *Chroococcales*, *Pleurocapsales*, *Oscillatoriales*, *Nostocales* и *Stigonematales*. Секции выделены в соответствии с морфологией цианобактерий, способом их деления, наличием или отсутствием **акинет** и **гетероцист**, а также наличием или отсутствием ветвления **трихома**. При характеристике родов привлечены данные, полученные при изучении ультраструктуры клеток, **генома**, физиолого-биохимических, экологических и других признаков. С другой стороны, по данным секвенирования 16S рРНК, цианобактерии образуют 14 кластеров разного объема, внутри которых подразделяются на роды. Например, кластер I содержит трихомные формы, образующие гетероцисты (р.р. *Nostoc*, *Fischerella* и др.), кластер 8 включает одноклеточные организмы, образующие **баециты** (р. *Pleurocapsa* и др.), кластер 10 объединяет одноклеточные (р. *Synechococcus* и др.) и трихомные (р. *Leptolyngbya* и др.) формы и т.д. По числу родов (58) цианобактерии занимают ведущее место в домене *Bacteria*.

Фила *Deferribacteres* – фила домена *Bacteria*. Состоит из одного класса *Deferribacteres*, порядка *Deferribacterales* и единственного семейства «*Deferribacteraceae*», содержащего четыре рода (*Deferribacter*, *Flexistipes*, *Geovibrio* и *Synergistes*), которые объединяют неподвижные и подвижные с помощью **жгутиков** палочковидные, вибриоидные или овальные бактерии. Обладают **грамотрицательным морфотипом**. **Анаэробы** и **хемоорганогетеротрофы** с бродильным (р. *Deferribacter*) или дыхательным типами метаболизма. Терминальными **акцепторами электронов в электрон-транспортной цепи** выступают Fe^{3+} , Mn^{4+} или NO_3^- (р. *Deferribacter*) либо Fe^{3+} , S^0 или Co^{3+} (р. *Geovibrio*). **Нейтрофилы** ($\text{pH}_{\text{opt}} = 6,5-8,0$). Рост от **мезофильного** до **термофильного** ($t_{\text{opt}} = 35-60^{\circ}\text{C}$).

Выделены из нефтяных скважин (р. *Deferribacter*), проб, отобранных с глубины 2 км в Красном море (р. *Flexistipes*) и котлована, загрязненного нефтепродуктами (р. *Geovibrio*).

Род *Synergistes* обитает в **рубце** крупного рогатого скота, питающегося ядовитым бобовым растением из рода *Leucaena*. Бактерии предотвращают пищевое отравление животных, сбрасывая токсичный 3,4-пириндиол, образующийся при переваривании корма.

Фила «Deinococcus-Thermus» – одна из древних филогенетических ветвей эволюционного дерева домена *Bacteria*. Включает один класс *Deinococci*, состоящий из двух порядков.

Первый порядок *Deinococcales* (семейство *Deinococcaceae*) является филогенетически компактной группой экстремально радиостойчивых неподвижных сферических или палочковидных бактерий. В парах или тетрадах за счет деления клеток в двух взаимно перпендикулярных плоскостях с использованием необычного механизма образования септы – крестообразное расхождение центрально растущих краев. Обладают **грамотрицательным морфотипом** и имеют **муреин**, в котором вместо мезо-диаминопимелиновой кислоты включен L-орнитин. В состав **клеточной оболочки** входит дополнительный слой неизвестного состава. Иногда образуют дополнительно **S-слой**. В клетке присутствуют две кольцевые **хромосомы** (2640 и 410 т.п.н.), каждая с копийностью $\times 4$ в стационарной и $\times 10$ в **экспоненциальной фазе**. Содержат **каротиноиды**, окрашивающие клетки в розовый, оранжевый или красный цвет. Основной в липидах является мононенасыщенная $C_{16:1}$ жирная кислота. **Мезофиллы** ($t_{opt} - 25-30^{\circ}C$) или **термофилы** ($t_{opt} - 45-50^{\circ}C$) с оптимальным pH в зоне от 6,5 до 8,0. **Аэробы** и **хемоорганогетеротрофы**. Чрезвычайно радиорезистентны и устойчивы к обезвоживанию. Сохраняют жизнеспособность (80% популяции) два года при относительной влажности 5%. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 62–70 мол. %. Выживают при дозе **ультрафиолетового излучения** до $1,5 \cdot 10^3$ Дж·м⁻² и дозе гамма-лучей до $1,5 \cdot 10^4$ грей.

Выделены из **экосистем** и образцов, которые предварительно подвергались рентгеновскому облучению или воздействию γ -лучей (например, почва в зоне Чернобыльской АС), либо из экосистем с естественным повышенным радиоактивным фоном (горячие источники, из смеси образцов песка в пустыне Сахара).

Второй порядок *Thermales* (семейство *Thermaceae*, рода *Thermus* и *Meiothermus*) – содержит неподвижные неспорообразующие палочковидные бактерии, одиночные или в цепочках. Обладают **грамотрицательным морфотипом** и имеют **S-слой**. В состав **муреина** вместо мезо-диаминопимелиновой кислоты входит L-орнитин. Накапливают **каротиноиды**, придающие клеткам желтый или красный цвет. Разветвленные жирные кислоты в липидах содержит род *Meiothermus*. **Факультативные анаэробы, термофилы** ($t_{opt} - 70-75^{\circ}C$) или умеренные термофилы ($t_{opt} - 50-65^{\circ}C$, род *Meiothermus*) с оптимальным pH в интервале от 7,5 до 8,0. **Хемоорганогетеротрофы**, получающие энергию за счет **аэробного** или **анаэробного дыхания** (терминальные **акцепторы электронов** NO_3^- или NO_2^-), реже **гликолиза**. Есть среди них **хемолитогетеротрофы**, окисляющие неорганические соединения серы.

Заселяют антропогенные и природные гидротермы (до глубины 3,5 км), компостные кучи и т.д.

Фила *Dictyoglomi* – представлена классом *Dictyoglomia*, одним порядком *Dictyoglomales*, единственным семейством *Dictyoglomaceae* и одним родом *Dictyoglossus*, содержащим два вида – *D. thermophilum* и *D. turgidum* и несколько штаммов. Фила *Dictyoglomi* включена в домен **Bacteria** и содержит неподвижные, не образующие спор тонкие палочки или нитевидные клетки (0,3–0,4x5–30 мкм). Единичные либо в парах. Отдельные клетки при неблагоприятных условиях среды могут собираться в сферические агрегаты (15–100 мкм в диаметре), содержащие сотни организмов, окруженных общей оболочкой, происходящей от **S-слоя**. Обладают **грамотрицательным морфотипом**. Делятся **бинарно-эквивалентно**. **Термофилы** (t_{opt} – 70–80°C) и **нейтрофилы** с оптимумом pH – 7,0–7,5. **Облигатные анаэробы**. **Хемоорганогетеротрофы** с бройдильным типом метаболизма. Ферментируют **арабинозу**, целлобиозу, фруктозу, **галактозу**, **глюкозу**, **лактозу**, **мальтозу**, **раффинозу**, **ксилозу**, **маннозу**, **пектин**, **крахмал**, **рибозу**, **сахарозу**, **трегалозу**. Конечными продуктами **брожения** являются лактат, ацетат, этанол, CO₂ и H₂.

Выделены из природных и антропогенных горячих источников (Россия, Япония и Новая Зеландия), вулканических горячих источников (pH от 2,8 до 9,0; температура от 55 до 90°C) в Италии и России, а также древесной массы.

Фила *Euryarchaeota* – чрезвычайно гетерогенная в таксономическом, филогенетическом, физиологическом и морфологическом плане фила домена **Archaea** (см.: **метаноархеи**; **облигатные экстремально-галофильные археи**; **облигатные экстремально-ацидофильные археи**; **экстремально-термофильные археи**, **восстанавливающие сульфат и/или сульфит**; **гипертермофилы**, **восстанавливающие серу**). Фила включает семь классов и девять порядков – *Methanobacteria* (порядок *Methanobacteriales*), *Methanococci* (порядки *Methanococcales*, *Methanomicrobiales* и *Methanosarcinales*), *Halobacteria* (порядок *Halobacteriales*), *Thermoplasmata* (порядок *Thermoplasmatales*), *Thermococci* (порядок *Thermococcales*), *Archaeoglobi* (порядок *Archaeoglobales*) и *Methanopyri* (порядок *Methanopyrales*). Гипертермофильные эуриархеи, восстанавливающие S⁰ (рис. 8; табл. 4 и 6), принадлежат к классу *Thermococci*. Кокки, сферы, дольчатые кокки. Одиночные, в парах или агрегатах до 30 клеток. **Клеточная стенка** представлена **S-слоем** (тетрагональная симметрия). Некоторые термококки (*Thermococcus gorgonarius* и *T. pacificus*) образуют отростки в виде **протек**, цепочек пузырьков или сети **фимбрий**. Неподвижные или подвижные с помощью **жгутиков**. Делятся **бинарно-эквивалентно**, перетяжкой. В клетках *Thermococcus kandleri* присутствует термосома, гомологичная **шаперонинам**. **Облигатные анаэробы** с оптимумом pH в диапазоне от 6,0 до 8,0. **Хемоорганотрофы** и **хемолитотрофы**, получающие энергию за счет **брожения** или **анаэробного дыхания**. Утилизируют **белки**, **пептиды**, **аминокислоты**, реже, **углеводы**. Среди продуктов метаболизма идентифицированы H₂, CO₂, ацетат, изобутират, изовалерат. Некоторые штаммы рода *Thermococcus* катаболизируют

ют **хитин**. Нуждаются в сере. Физиологически близки к представителям **филы *Crenarchaeota*** и используют разнообразные **метаболические пути** для существования в уникальных **эконишах**. Например, одни термофильные зуриархеи восстанавливают S^0 до H_2S , окисляя органические соединения (род *Thermococcus*), другие окисляют Fe^{2+} , H_2 или H_2S с восстановлением NO_3 до NO и NO_2 (род *Ferroglobus*), третьи – сбраживают органические субстраты до CO_2 и H_2 и осуществляют детоксикацию H_2 путем образования H_2S (род *Pyrococcus*). В число экстремально гипертермофильных архей, заселяющих сольфатары и глубоководные гидротермы, входят **метаноархеи** из родов *Methanothermus* и *Methanococcus*, имеющие температурный оптимум в пределах $80-88^\circ C$, а также *Methanopyrus kandleri* (класс *Methanopyri*, порядок *Methanopyrales*), являющийся наиболее древним из известных *Euryarchaeota*. Этот археон занимает уникальную филогенетическую позицию у основания универсального дерева жизни (рис. 5) и сочетает способность к **метаногенезу** с экстремальной термофилией. *M. kandleri* растет в диапазоне температур от 85 до $113^\circ C$ с $t_{opt} - 100^\circ C$ и продуцирует метан только в реакции $H_2 + CO_2$. Имеет палочковидные клетки ($0,5 \times 2-14$ мкм). Одиночные или в цепочках (до 70 клеток). Клеточная стенка состоит из **псевдомуреина** и дополнительно покрыта двойным **S-слоем**. Подвижен с помощью жгутиков. Облигатный анаэроб с оптимальным значением $pH - 6,5$. **Хемолитоавтотроф**. В клетках присутствует циклический 2,3-дифосфоглицерат, который является стабилизирующим агентом, предотвращающим денатурацию **ферментов** и **ДНК**. Имеет в составе **цитоплазматической мембраны** необычный липид (2,3-ди-О-геранил-геранил-sn-глицерол), где **глицерол** связан простой эфирной связью с ненасыщенными разветвленными цепями **углеводородов**.

Гипертермофильные археи обитают в наземных горячих источниках, мелководных или глубинных гидротермах, континентальных сольфатарах. Они выделены из разлома Окинава, Южной Марианской впадины, Восточно-Тихоокеанского поднятия, из горячих пластовых вод нефтяных скважин на глубине $1800-2300$ м в Западной Сибири, из морских сольфатарных полей, окружающих кратер на севере Курильских островов, а также со стен черных курильщиков на глубине 106 м (Исландия) и из осадков в районе Срединно-Атлантических хребтов на глубине 3650 м (род *Methanopyrus*). К филе *Euryarchaeota* относятся также **фантомные формы**, которые постоянно обнаруживаются в **микробных сообществах** различных почв, **ризосфере** и **ризоплане** растений, поверхностных водах, афотической толще Тихого и Атлантического океанов и других **экосистемах**.

Фила «Fibrobacteres» – фила домена *Bacteria*, включающая по результатам филогенетического анализа 16S рРНК три класса. Только один из них – класс *Fibrobacteria* (порядок *Fibrobacterales*, семейство *Fibrobacteraceae*) содержит культивируемые организмы, которые хорошо охарактеризованы фенотипически. Единственный род этого класса – *Fibrobacter* (два вида: *F.succinogenes* и *F.intestinales*) представлен неподвижными или **подвижными**

по типу скольжения бактериями палочковидной (0,3–0,5x0,8–2,0 мкм) или эллипсоидной (0,8–1,6x0,8–1,6 мкм) формы. Одиночные, в парах или коротких цепочках. Делятся **бинарно-эквивалентно** или перетяжкой. Имеют **грамтрицательный морфотип**. **Облигатные анаэробы** и **мезофиллы** ($t_{\text{opt}} - 40^{\circ}\text{C}$) с оптимумом pH 6,0–6,5. **Хемоорганогетеротрофы**, гидролизующие **целлюлозу** до **глюкозы**, которую впоследствии сбраживают по пути **гликолиза**. В качестве конечных продуктов образуют ацетат, сукцинат и, в меньшей степени, формиат. Все штаммы способны расти на **глюкозе**, целлобиозе, **лактозе** или **мальтозе**.

Второй класс – *Fibrobacteria-2* и третий класс, обозначенный как «*Environmental clones*», состоят из **фантомных форм** косвенно выявленных в природных объектах по клонированным последовательностям рДНК.

Культивируемые представители филы *Fibrobacteres* обитают в пищеварительном тракте животных, где принимают участие в разрушении растительной пищи, прикрепляясь к стенкам растительных клеток. Фантомные формы обнаружены в кишечнике термитов *Macrotermes gilvus*, (класс *Fibrobacteria-2*), в почвах (Оклахома, Калифорния) и водных **экосистемах** (класс «*Environmental clones*»), в биопленках в ручьях и пресноводных кислых озерах (класс *Fibrobacteria*).

Фила *Firmicutes* – одна из основных филогенетических линий домена ***Bacteria***, которая содержит три сильно дивергировавших филогенетических класса («*Bacilli*», «*Clostridia*», *Erysipelotrichia*), шесть порядков (*Bacillales*, «*Lactobacillales*», *Clostridiales*, *Halanaerobiales*, *Thermoanaerobacterales*, *Erysipelotrichales*), 44 семейства (из которых 14 являются *Incertae Sedis*), 235 родов и 1346 видов. Существует несколько организмов из семейств *Erysipelotrichaceae* и *Thermoanaerobacteraceae*, которые до сих пор включены в филу *Firmicutes*, но по результатам анализа 16S рРНК находятся за пределами **филогенетического дерева** фирмикут. Их таксономический статус впоследствии может быть пересмотрен, вследствие чего они могут дать начало новым филам. Большинство представителей фирмикут имеет низкое содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК (составляет менее 50 мол. %) и обладает **грамположительным морфотипом**. Исключение составляют, например, представители семейств *Veillonellaceae*, *Syntrophomonadaceae*, а также аноксигенные фототрофные **гелиобактерии**, имеющие **грамтрицательный морфотип**. Ряд видов способны формировать специальные дифференцированные структуры – **эндоспоры**. Эта фила объединяет морфологически, метаболически, экологически и функционально разнообразные организмы, в число которых входят **фототрофы**, **хемолитотрофы**, **гетеротрофы**, **автотрофы**, **диазотрофы** и **хемоорганогетеротрофы** с бродильным и дыхательным типами метаболизма, а также **паразиты**. У фирмикутных бактерий выявлены все известные в мире **прокариот** формы социального поведения, типы **экологических стратегий** и **биотических связей**. Они легко адаптируются к экстремальным и умеренным условиям окружающей

среды, что позволяет им занимать различные **эко ниши**. В состав филоны входят микроорганизмы, используемые в **биотехнологии**, а также **возбудители болезней** человека, животных и растений. Фирмикутные бактерии играют одну из главных ролей в циклах биогеохимических элементов в природе.

Класс «Bacilli», на основании филогенетического анализа 16S рРНК, разделен на два порядка *Bacillales* и «*Lactobacillales*».

Порядок *Bacillales* описан на сравнении последовательностей 16SpРНК и состоит из семейств *Bacillaceae* (содержит типовой род *Bacillus*), «*Alicyclobacillaceae*», «*Listeriaceae*», «*Paenibacillaceae*», *Pasteuriaceae*, *Planococcaceae*, «*Sporolactobacillaceae*», *Staphylococcaceae*, «*Thermoactinomycetaceae*» и трех семейств *Incertae Sedis*. Большинство названий семейств публично не утверждены, но их размещение в составе порядка находится в согласии с филогенетической схемой, представленной в третьем томе второго издания «Руководства Берджи по систематике бактерий».

Семейство *Bacillaceae* обозначено на основе анализа 16S рРНК, является парафилетическим и содержит 19 родов: *Bacillus*, *Alkalibacillus*, *Amphibacillus*, *Anoxybacillus*, *Cerasibacillus*, *Filobacillus*, *Geobacillus*, *Gracilibacillus*, *Halobacillus*, *Halolactibacillus*, *Lentibacillus*, *Marinococcus*, *Oceanobacillus*, *Paraliobacillus*, *Pontibacillus*, *Saccharococcus*, *Tenuibacillus*, *Thalassobacillus* и *Virgibacillus*. Некоторые виды бактерий, рассматриваемые ранее в первом издании «Руководства Берджи по систематике бактерий» в составе семейства *Bacillaceae*, во втором издании были трансформированы в новые таксоны на уровне рода (например, рода *Alkalibacillus*, *Geobacillus*, *Virgibacillus*, *Anoxybacillus*) либо трансформированы в новые таксоны и перенесены в другие семейства (например, *Bacillus marinis* реклассифицирована в род *Marinibacillus* в составе семейства *Planococcaceae*) и, наоборот, род *Marinococcus* был перенесен из семейства «*Sporolactobacillaceae*» в семейство *Bacillaceae*. Большинство членов семейства *Bacillaceae* имеют форму прямых или искривленных палочек различной величины (0,3–1,4 x 1,5–10 мкм). Редко клетки сферические, овальные (р.р. *Halobacillus*, *Marinococcus*, *Saccharococcus*), ветвящиеся на одном конце (род *Anoxybacillus*). Иногда нитевидные (длина более 100 мкм) или ветвящиеся крестообразно (род *Bacillus*). Вид *Bacillus cereus*, ранее известный как «*Arthromitus*», образует **трихомы** до 100 мкм длиной, состоящие из 180–190 клеток. Деление **бинарно-эквивалентное** в одной, реже в двух или трех плоскостях. Клетки многих бактерий после деления склонны не «расходиться», в связи с чем образуют пары, короткие или длинные цепочки, агрегаты неправильной формы, пакеты из четырех и более клеток. Обладают **грамположительным морфотипом**. **Муреин** А-типа, подтипы А4α, А4β или А1γ, т.е. вставочный мостик в пептидогликане базируется на L-лизине, L-орнитине или мезо-диаминопимелиновой кислоте соответственно. В состав **клеточной оболочки** видов из родов *Bacillus* и *Anoxybacillus* входит **S-слой** (гексогональная или тетрагональная симметрия) с размером пор от 2 до 8 нм. Многие формируют одну **эндоспору** в форме банана, либо овальной, сферической или ци-

линдрической формы иногда с раздуванием спорангия (род *Bacillus*). Споры расположены в клетке центрально, латерально, термально или субтермально. Эндоспоры не образуют рода *Halolactibacillus*, *Marinococcus* и *Saccharococcus*. Ряд бацилл продуцируют **капсулы** пептидной (*Bacillus anthracis*) или гетерополисахаридной природы (*B. subtilis*, *B. megaterium*, *B. licheniformis* и др.). Синтез пептидной капсулы кодируется генами (capA, capB, capC), расположенными на **плазмиде** pX02. Капсула является важным фактором **вирулентности** у **возбудителя сибирской язвы**. В свою очередь капсулы гетерополисахаридной природы используются бациллами как источник энергии и углерода. *Bacillus vesiculiferus* образует на поверхности клетки **экстрацеллюлярный газовый баллон**. Многие представители семейства *Bacillaceae* подвижны с помощью перитрихальных **жгутиков**. Неподвижны представители рода *Saccharococcus* и ряд видов и штаммов *Bacillus*, *Amphibacillus*, *Anoxybacillus*, *Cerasibacillus*, *Halobacillus* и *Lentibacillus*. Доминирующими в **липидах** являются неразветвленные насыщенные C₁₄-C₁₆ жирные кислоты и терминально разветвленные C₁₅, C₁₆ и C₁₇ жирные кислоты в анте-, изо- и антеизо-конфигурациях. Главным изопреноидным **хиноном** у тестированных организмов служит менахинон-7. Ряд видов продуцируют белые, кремово-серые, черные, коричневые, оранжевые, розовые, красные и желтые пигменты. **Мезофилы** с оптимальной температурой роста в диапазоне от 25 до 41°C (например, р.р. *Alkalibacillus*, *Filobacillus*, *Oceanobacillus*, *Paraliobacillus*), **термофилы** с $t_{opt} = 55-70^\circ\text{C}$ (р.р. *Geobacillus*, *Saccharococcus* и виды *Bacillus schlegelii*, *B. thermocloacae*) или **психрофилы**, живущие в интервале температур от 0° до 25°C с $t_{opt} = 20^\circ\text{C}$ (*Bacillus psychrotolerans*, *B. psychrodurans*). От **галотолерантных** (растут при концентрации NaCl от 0 до 25%, например, р.р. *Alkalibacillus*, *Filobacillus*, *Marinococcus*, *Virgibacillus*) до облигатных **галофилов** (например, р.р. *Halobacillus*, *Halolactibacillus*, *Lentibacillus*, NaCl_{opt} – 20–26%). В зависимости от рода синтезируют и аккумулируют в **цитоплазме осмолиты** – глицин-бетаин, эктоин, гидроксиэктоин, пролин, глутамат. **Нейтрофилы** (например, р.р. *Marinococcus*, *Pontibacillus*, *Thalassobacillus*), **ацидофилы** (*Anoxybacillus amylolyticus*, рН_{opt} – 5,6) или **алкалифилы** (например, *Alkalibacillus haloalkaliphilus*, рН_{opt} – 9,7; *Amphibacillus tropicus*, рН_{opt} – 9,5–9,7). **Аэробы** (р.р. *Alcalibacillus*, *Marinococcus*, *Pontibacillus* и др.), **факультативные анаэробы** (многие виды), **облигатные анаэробы** (род *Lentibacillus*). Оксидаза-положительны или оксидаза-отрицательны. **Каталазу** продуцируют многие виды. **Хемоорганогетеротрофы**. В зависимости от видовой принадлежности утилизируют в различных сочетаниях: глюкозу, фруктозу, галактозу, мальтозу, арабинозу, рибозу, целлюлозу, ксилозу, маннозу, трегалозу, декстран, N-ацетилглюкозамин, этанол, метанол, глицерол, маннитол, сорбитол, эскулин, салицин, формиат, ацетат, лактат, цитрат, крахмал, гликоген, пуллулан, пектин, пептон, желатин, казеин, аминокислоты, белки. Энергию получают за счет **аэробного** и/или **анаэробного дыхания**. При анаэробном дыхании в большинстве случаев в качестве терминального **акцептора** электронов выступает NO₃⁻ (**нитратное**

дыхание), который восстанавливается до NO_2^- . Представители рода *Bacillus* осуществляют **арсенатное дыхание**, **селенатное дыхание** (*B. arseniciselenatis*, *B. selenitireducens*), **фумаратное дыхание** (*B. subterraneus*), а также могут использовать как акцепторы электронов Fe^{3+} , MnO_2 (*B. infernus*, *B. subterraneus*), триметил N-оксид и NO_2^- . В отсутствии экзогенных акцепторов электронов некоторые бактерии получают энергию за счет **брожения**, ферментируя сахара с образованием таких главных продуктов, как ацетат, лактат, этанол, формиат, H_2 . Среди бацилл известны факультативные **хемолитоавтотрофы** – *Bacillus schlegelii* и *B. tusciae*, использующие H_2 как донор электронов, а CO_2 – как источник углерода. *B. schlegelii* способна к **карбоксидотрофии**. При переходе на хемоорганогетеротрофный образ жизни *Bacillus schlegelii* утилизирует ацетат, бутират, формиат, пропионат, сукцинат, фенол, 1-пропанол и ряд аминокислот; *Bacillus tusciae* – спирты, аминокислоты и органические кислоты. Не используют сахара. *Bacillus pumilus* метаболизируют цианид. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 32–66 мол. %.

Представители семейства *Bacillaceae* широко распространены: в различных почвах (10^5 – 10^6 КОЕ/г) – кислых, нейтральных и щелочных (р.р. *Bacillus*, *Geobacillus*), гиперсоленых (р.р. *Marinococcus*, *Alkalibacillus*, *Amphibacillus*, *Thalassobacillus*, *Virgibacillus*), с высоким содержанием бора (род *Bacillus*); в пресной и морской воде, отложениях ила в водоемах (р.р. *Bacillus*, *Geobacillus*, *Gracilibacillus*, *Halobacillus*, *Virgibacillus*); из донных осадков подводного хребта Ихея с глубины 1050 м (род *Oceanobacillus*); в соленых озерах, солеварнях, соленых маршах, гиперсоленых лагунах, гиперсоленых осадках водных экосистем (р.р. *Lentibacillus*, *Gracilibacillus*, *Halobacillus*, *Marinococcus*, *Amphibacillus*, *Tenuibacillus* и др.); горячих наземных источниках (р.р. *Bacillus*, *Anoxybacillus* и др.); **ризосфере** многих сельскохозяйственных растений (род *Bacillus*). Ряд видов выделены из: **микробных матов** (р.р. *Geobacillus*, *Oceanobacillus*); разлагающихся морских **водорослей** (р.р. *Halolactibacillus*, *Paraliobacillus*); экскрементов животных; компостов; тканей растений (р.р. *Saccharococcus*, *Bacillus*); бумаги; воды теплосетей; из глубоководных термальных вентов с глубины от 2000 до 3500 м (род *Geobacillus*); **биопленок** трубопроводов, высокотемпературных подземных скважин (род *Geobacillus*); с чешуи рыб (род *Oceanobacillus*); поверхности камней и памятников, фресок, стеновых покрытий; образцов бурого и каменного угля, вулканических полей (род *Anoxybacillus*); золотоносных руд, где принимают участие в процессе растворения золота (род *Bacillus*), кристаллов кальцита. Бациллы имеют значительный удельный вес в микрофлоре воздуха, например, воздух над Москвой содержит до 15% представителей рода *Bacillus*, среди которых ведущее место занимает *B. subtilis*. В Голландии, в отдельные периоды, доля членов рода *Bacillus*, в общем составе микрофлоры воздуха, достигает 80–90%. Определенные виды бацилл (*Bacillus subtilis*, *B. megaterium* и др.) постоянно обнаруживаются на коже человека (голова, руки, ноги, реже ноздри), а также в толстом кишечнике человека. Резистентность эндоспор к нагреванию, радиации, **ультрафиолетовому облучению**, дезинфек-

тантам, высушиванию приводит к контаминации продуктов питания и кормов для животных (р.р. *Bacillus*, *Geobacillus*), операционных блоков, хирургических инструментов, родильных залов, палат для новорожденных, фармацевтических продуктов и т.п. Некоторые виды бацилл являются **оппортунистическими патогенами** и вызывают госпитальные поражения – **пневмонии, септицемии, эндокардиты, менингиты** и т.д. (*B. subtilis*, *B. megaterium*, *B. pumilus*, *B. sphaericus*, *B. licheniformis*). Бациллы служат причиной осложнений у хирургических больных, вызывая очаговые поражения **селезенки**, желчного пузыря, поджелудочной железы, суставов и костей. Играют роль в инфицировании ожоговых больных. **Метаболиты**, продуцируемые бациллами, а также сами вегетативные клетки и эндоспоры могут вызывать **аллергические реакции** в организме, протекающие по типу **гиперчувствительности замедленного типа**. Патогенным для человека и животных видом является *Bacillus anthracis* (**возбудитель сибирской язвы**). Пищевые отравления вызывают *Bacillus cereus*, *B. licheniformis*. Отравление возникает через 16–18 часов после поступления в организм человека контаминированных пищевых продуктов (молоко, мясо, овощи, паштеты, пирожные и т.п.) и протекают с **диареей**, рвотой, повышением температуры тела и обезвоживанием. *Bacillus cereus* вызывает **инфекции госпитальные (бактериемии, эндокардиты, менингиты)** у лиц с протезированными органами, катетерами, длительно получающими цитостатики и **иммунодепрессанты**. Поражения протекают тяжело и часто заканчиваются смертью. *Bacillus thuringiensis* вызывает заболевания насекомых. На основе этого энтомопатогенного вида созданы **инсектициды**, используемые для борьбы с вредителями леса и сельскохозяйственных культур. Представители рода *Bacillus* являются активными продуцентами **протеаз** (применяются в кожевенной промышленности, сыроделии, стабилизации сгущенного молока и т.д.), **амилаз** (используют для получения **глюкозы, мальтозы**), **пектиназ** (для замачивания льна), глюкоизомеразы (используют при производстве фруктовых сиропов и кристаллической фруктозы). Ряд синтезируемых бациллами **антибиотиков** применяются в медицине, сельском хозяйстве, пищевой промышленности и в других отраслях. Это полимиксины, бацитрацин, тиротрициновый комплекс, грамицидин С, субилин, эдеин и др.

Семейство «Alicyclobacillaceae» – включает тонкие прямые палочковидные бактерии переменной длины (от 1,5 до 6,5 мкм) с **грамположительным морфотипом**. Формируют одну овальную **эндоспору**, расположенную терминально или субтерминально. Большинство неподвижны, но некоторые перемещаются с помощью **жгутиков**. Основными липидами в **цитоплазматической мембране** являются аминогликолипиды, гликолипиды и сульфолпиды. У ряда видов в мембране присутствуют **гопаноиды**. Главный **хинон** – менахинон-7. У 14 из 17 официально признанных видов обнаружены ω-циклогептановые и ω-циклогексановые кислоты, а также редко встречающиеся у бактерий терминально разветвленные жирные кислоты в изо-конфигурации и в антеизо-конфигурации. В состав семейства «*Alicyclobacillaceae*» входят **мезофилы**

($t_{\text{opt}} - 35-40^{\circ}\text{C}$), термотолерантные виды ($t_{\text{opt}} - 42-55^{\circ}\text{C}$) и **термофилы** ($t_{\text{opt}} - 65^{\circ}\text{C}$). **Ацидофилы**, растущие в интервале рН от 0,5 до 6,5 с оптимумом рН 1,5–5,5. **Аэробы** и **факультативные анаэробы**. Большинство – **хемоорганогетеротрофы**, утилизирующие в качестве источника энергии и углерода **моно- и дисахариды, аминокислоты**, органические кислоты и иногда полиолы. Энергию получают за счет **аэробного** и **анаэробного дыхания**, используя в качестве терминальных **акцепторов** электронов O_2 , NO_3 , Fe^{3+} . Два вида являются **миксотрофами**, использующими Fe^{3+} , S^0 и сульфидные минералы в присутствии **дрожжевого экстракта** или органических соединений. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 49–62 мол. %. Члены семейства «*Alicyclobacillaceae*» распространены в почвах и водах геотермальных зон, рудниках, выделены из фруктового сока, травяного чая.

Семейство Listeriaceae – монофилетическая группа, ограниченная на основе анализа 16S рРНК и представленная двумя родами *Listeria* и *Brochothrix*. Семейство содержит короткие (0,4–0,75 x 1–2 мкм) палочковидные бактерии с **грамположительным морфотипом**. Единичные, в коротких или длинных цепочках (род *Brochothrix*). Образование нитевидных клеток длиной от 20 до 96 мкм характерно только для некоторых **штаммов возбудителя листериоза** (*Listeria monocytogenes*). Все члены семейства *Listeriaceae* не образуют **эндоспоры**. Неподвижны (род *Brochothrix*) или подвижны с помощью перитрихальных **жгутиков** (род *Listeria*), когда растут при температуре ниже 30°C . **Муреин** А-типа (подтип А1γ; мезо-диаминопимелиновая кислота). В составе **клеточной стенки** присутствуют **тейхоевые** и **липотейхоевые кислоты**. **Липиды** содержат остатки C_{15} - C_{17} жирных кислот с разветвленной цепью в антиизо- и изо-метилконфигурациях. К основным полярным липидам относятся – фосфатидилглицерол, дифосфатидилглицерол, L-лизилкардиолипид и галактозилгликозилдиацилглицерол. Основным респираторным **хиноном** является менахинон –7, минорными – менахинон–5 и менахинон–6. Имеются **цитохромы**. Все виды хорошо растут на мезо- и мезофильных **питательных средах** в интервале температур от 0 до 45°C (род *Listeria*; $t_{\text{opt}} - 20-25^{\circ}\text{C}$), а также в диапазоне рН от 6 до 9. **Аэробы** или **факультативные анаэробы**. Каталаза-положительны и оксидаза-отрицательны. Энергию получают за счет **аэробного дыхания** или **брожения**. Осуществляют **гомоферментативное молочнокислое брожение**. Ферментируют глюкозу и другие сахара с преимущественным образованием в качестве конечного продукта L-лактата. В клетках бактерий из рода *Listeria* присутствуют **плазмиды**, несущие гены резистентности к кадмию, тетрациклину, хлорамфениколу, эритромицину, стрептомицину.

Представители рода *Listeria* широко распространены в почве, водных **экосистемах**, сточных водах, кормах для животных, экскрементах человека и животных, а также изолированы из охлажденных тушек домашней птицы и других пищевых продуктов. Патогенными для человека является *Listeria monocytogenes*, а для обширного круга животных, особенно овец и коз – *L. ivanovii*. Члены роды *Brochothrix* вызывают порчу мяса, мясопродуктов и рыбы, храня-

щихся в вакуумных упаковках при температуре от 1 до 4°C. Имеются сообщения о выделении *Brochothrix* из шерсти овец, почвы, экскриментов животных.

Члены семейства «*Paenibacillaceae*» по результатам анализа 16S рРНК распределены между двумя филогенетическими кластерами, каждый из которых является монофилетическим и в определенной степени обособлен один от другого. Первый кластер представлен родами *Paenibacillus*, *Brevibacillus*, *Cohnella* и *Thermobacillus*, а второй – *Aneurinibacillus*, *Ammoniphilus* и *Oxalophagus*. Весьма вероятно, что в дальнейшем может произойти отделение второго кластера в самостоятельную филогенетическую линию внутри фило *Firmicutes*. В состав семейства «*Paenibacillaceae*» входят неподвижные (р.р. *Thermobacillus*, *Cohnella*) и подвижные с помощью перитрихиальных **жгутиков** бактерии с **грамположительным морфотипом**. Клетки имеют форму прямых или изогнутых палочек, размером 0,5–1,0х2–8 мкм. Единичные, в парах или коротких цепочках. Формируют одну овальную или эллипсоидную **эндоспору**, диаметр которой часто превышает диаметр «материнской» клетки, в связи с чем спорангий может быть расширен (р.р. *Aneurinibacillus*, *Brevibacillus*, *Thermobacillus*). Большую **капсулу** полисахаридной природы образуют несколько **штаммов** рода *Paenibacillus*. **Клеточная стенка** содержит мезо-**диаминопимелиновую кислоту** (A1γ-подтип **мурейна**). **S-слой** выявлен у родов *Paenibacillus* и *Aneurinibacillus*. Некоторые виды продуцируют светло-коричневые, белые, светлорозовые (род *Paenibacillus*) или красные (род *Brevibacillus*) **пигменты**. Могут быть **облигатными аэробами** (р.р. *Ammoniphilus*, *Aneurinibacillus*, *Cohnella*, большинство видов *Brevibacillus*), **микроаэрофилами**, **факультативными анаэробами** (род *Paenibacillus* – большинств видов; род *Brevibacillus* – некоторые виды) или **облигатными анаэробами** (род *Oxalophagus*). **Нейтрофилы** (р.р. *Paenibacillus*, *Aneurinibacillus*, *Brevibacillus*) или **алкалифилы** (род *Ammoniphilus*). **Мезофиллы**, термотолерантные виды или **термофилы** (род *Thermobacillus* $t_{opt} - 63^{\circ}\text{C}$). **Хемоорганогетеротрофы**, утилизирующие в зависимости от метаболических способностей **углеводы**, органические кислоты и некоторые **аминокислоты**. Род *Ammoniphilus* в качестве единственного источника энергии и углерода использует оксалат. Бактерии рода *Oxalophagus* декарбоксилируют оксалат и оксамат до формата. Ацетат ассимилируют как источник углерода и не растут на других органических кислотах, а также сахарах, спиртах, **аминокислотах**. Ряд видов из различных родов гидролизуют: **хитин**, **пектин**, пуллулан, **крахмал**, **ксилан**, **казеин**, **желатин** и т.д. Энергию получают за счет **брожения** или **аэробного дыхания**. Ферментируют **глюкозу** и другие сахара с образованием в качестве основных конечных продуктов ацетата и этанола и иногда 2,3-бутандиола, а также CO_2 и H_2 . Род *Paenibacillus* включает виды, способные фиксировать молекулярный азот. Все виды семейства «*Paenibacillaceae*» имеют в качестве главного изопреноидного **хинона** – менахинон-7. Из жирных кислот в **липидах** большей частью представлены C_{15} -разветвленные насыщенные жирные кислоты в обычной ($\text{C}_{15:0}$), изо- ($\text{C}_{15:0\text{iso}}$) и антеизо- ($\text{C}_{15:0\text{anteiso}}$) конфигурациях, а также неразветвленные насыщенные

жирные кислоты в обычной ($C_{16:0}$) и изо-конфигурации ($C_{16:0iso}$). Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 36–59 мол. %.

Представители семейства «*Paenibacillaceae*» изолированы: из различных типов почв, включая вулканические почвы Антарктиды; пресной и морской воды; разлагающихся растительных остатков; компоста; оксигенных пресноводных осадков; почвы, контаминированной нефтью, **гербицидами** и **инсектицидами**; корней и **ризосферы** растений (продуцируют **фитогормоны** и антифугальные вещества, подавляющие рост и развитие фитопатогенных грибов); солеварен; экскрементов животных и человека; пищевых продуктов; бумажных упаковок для продуктов питания; фармацевтической продукции. *Paenibacillus larvae*, *P. popilliae*, *P. lentimorbus*, *Brevibacillus laterosporus* в период спорообразования продуцируют кристаллические включения, токсичные для личинок насекомых.

Семейство Pasteuriaceae включает бактерии с мицелиальным типом организации клетки и **грамположительным морфотипом**. Образуют дихотомически разветвленный септированный **мицелий**. Являются облигатными **паразитами** беспозвоночных животных, обитающих в почве, воде и на растениях. Не культивируются на **питательных средах**, но могут быть выращены в лабораторных условиях совместно с их **хозяевами**. Неподвижны. **Эндоспоры** формируют в спорангиях, которые образуются путем расширения концов терминальных **гиф**. В каждом округлом спорангии формируется только одна эндогенная спора. Вегетативные микроколонии по форме напоминают «цветную капусту». Спорангии и вегетативные микроколонии являются эндопаразитической стадией бактерий. Паразитируют на водяных блохах (*Pasteuria ramosa*), а также нематодах (*Pasteuria penetrans*, *P. thornei*, *P. nishizawae*, *Candidatus Pasteuria usgae*), обитающих в почве и на растениях. Инфекционной единицей бактерий, паразитирующих на нематодах, являются эндоспоры, которые прикрепляются к кутикуле животных. Эндоспоры формируют зародышевую ростковую трубку, которая проникает через кутикулу нематоды и прорастает в мицелий. Сформировавшиеся в дальнейшем микроколонии локализуются в мышечной ткани хозяина. Рост и развитие микроколоний заканчивается их фрагментацией на дочерние колонии, которые разносятся гемолимфой по всему организму хозяина. Далее происходит образование спорангиев и эндоспор, а вегетативный мицелий лизируется. В конечном итоге хозяин полностью утилизируется бактериями и становится мешком, набитым эндоспорами. Из одной умершей нематоды может освободиться до 2 млн. эндоспор. Они попадают в окружающую среду и хорошо выживают в почве, на дне водоемов, в воде. Передача возбудителя происходит горизонтально через инфицированную почву и ил.

В состав *семейства Planococcaceae* по результатам филогенетического анализа 16S рРНК входит группа близкородственных организмов (р.р. *Planococcus*, *Caryophanon*, *Filibacter*, *Jeotgalibacillus*, *Kurthia*, *Marinibacillus*, *Planomicrobium*, *Sporosarcina*) с **грамположительным морфотипом**. Клетки большинства бактерий имеют форму палочек (0,5–1,6 x 1–8 мкм) или кокков (1–1,5 мкм в диаметре). Единичные, в парах или коротких цепочках либо тетрадах

или агрегатах, не имеющих формы. Возможно образование нитевидных клеток (род *Kurthia*; до 10 мкм в длину). Некоторые бактерии формируют неразветвленные **трихомы** (например, род *Filibacter* до 150 мкм в длину, или род *Caryophanon* до 20 мкм в длину), собранные из цилиндрических, прямых или искривленных клеток. Несколько трихомов (род *Caryophanon*) могут быть объединены в цепочку. Многие виды перемещаются с помощью полярно или перитрихиально расположенных **жгутиков** или способны к **подвижности по типу скольжения** со скоростью 5 мкм/мин. Имеются и неподвижные виды (р.р. *Kurthia*, *Sporosarcina*). Члены родов *Jeotgalibacillus*, *Marinibacillus*, *Sporosarcina* формируют овальные или сферические **эндоспоры**, расположенные в различных частях «материнской» клетки в «раздутых» спорангиях. В **клеточных стенках** присутствует **муреин** или A4 α -подтипа (L-лизин–D-глутаминовая кислота, L-лизин–D-аспарагин), или A1 γ -подтипа (L-лизин). **S-слой** обнаружен у рода *Filibacter*. В **липидах** доминируют остатки C₁₅-жирных кислот с разветвленной цепью в изо- и антеизо-конфигурациях. Главным респираторным **хиноном** у представителей 8 родов является менахинон-7. У рода *Caryophanon* доминирует менахинон-6. В качестве минорных хинонов известны менахинон-8 и, редко, менахинон-9. Некоторые виды (р.р. *Planococcus*, *Jeotgalibacillus*, *Kurthia*, *Planomicrobium*, *Sporosarcina*) продуцируют **пигменты** – палевые, оранжевые, желтые. Обычно **облигатные аэробы**, но ряд видов (р.р. *Sporosarcina*, *Jeotgalibacillus*) **факультативные анаэробы**. **Галотолерантные** (растут в интервале концентраций NaCl от 1 до 17 %), но есть и **галофилы** (род *Planococcus*). **Мезофилы** или **психрофилы** и психротолерантные организмы. Известны **термофилы** (род *Ureibacillus*; t_{opt} – 50–60°C). Некоторые виды из родов *Marinibacillus*, *Sporosarcina* не растут при температуре выше 8°C. **Нейтрофилы** и редко **алкалифилы** (*Sporosarcina pasteurii*; рН_{opt} – 9,0). **Хемоорганогетеротрофы**, получающие энергию за счет **аэробного** или **анаэробного дыхания**. В последнем случае конечным **акцептором** электронов выступает NO₃⁻. В зависимости от метаболических возможностей вида используют в различных сочетаниях в качестве источника углерода и энергии сахара, органические кислоты, **спирты** или только **аминокислоты** (род *Filibacter*). Некоторые виды гидролизуют **мочевину** (р.р. *Sporosarcina*, *Filibacter*). Содержание **гуанина** и **цитозина в ДНК** составляет 34–48 мол. %.

Представители семейства *Planococcaceae* обитают в морской и речной воде, эвтрофных пресноводных озерах, глубоководных морских осадках, морском льде, арктических прудах, солеварнях, почве, кишечном тракте крупного рогатого скота (род *Caryophanon*), цианобактериальных матах, серных источниках. Некоторые ассоциированы с морскими рыбами, моллюсками, креветками. Представители рода *Kurthia* изолированы из ротовой полости собак, носоглотки морских котиков, кишечного тракта и желудка мамонта, кишечника крабов, экскрементов птиц и теплокровных животных, клинического материала, экскрементов пациентов, страдающих **диареей**, а также мяса и мясопродуктов. Вызывают гемолиз **эритроцитов**. Патогенность для человека не доказана.

Семейство «Sporolactobacillaceae» включает единственный род *Sporolactobacillus*. По форме это прямые палочки (0,4–1,0 x 2,0–4,0 мкм) с **грамположительным морфотипом**. Единичные, в парах или коротких цепочках. Образуют **эндоспоры**. Многие подвижны с помощью перитрихально расположенных **жгутиков**. Клеточная стенка содержит **муреин А1γ-подтипа** (мезодиаминопимелиновая кислота). Доминирующие жирные кислоты представлены C₁₅- и C₁₇-разветвленными жирными кислотами в анте-конфигурации. Главным респираторным **хиноном** является менахинон-7, минорными – менахинон-5 и менахинон-6. **Мезофилы**. **Факультативные анаэробы** и **микроаэрофилы**. **Хемоорганогетеротрофы**, хорошо растущие на глюкозе и, в зависимости от метаболических возможностей видов, на других сахарах (например, галактозе, лактозе, раффинозе, рибозе, ксилозе), спиртах (маннитол, сорбитол), салицине и др. Осуществляют **гомоферментативное молочнокислое брожение**, продуцируя в качестве основных конечных продуктов D- или DL-лактат. Содержание **гуанина** и **цитозина в ДНК** составляет 43–45 мол. %. Обитают в различных почвах. Выделены из **ризосферы** растений.

Семейство «Staphylococcaceae» объединяет четыре рода: *Staphylococcus*, *Jeotigalicoccus*, *Macrococcus*, *Salinicoccus*. Клетки сферические или кокковидные (0,5–2,5 мкм в диаметре); единичные, в парах, тетрадах. Характеризуются делением в более чем одной плоскости с формированием конгломератов неправильной формы (р.р. *Staphylococcus*, *Macrococcus*, *Salinicoccus*). Неподвижны. Не образуют **эндоспоры**. Имеют **грамположительный морфотип**. **Муреин** А3-типа с L-лизином в роли диаминокислоты, например, L-лизин-глицин_{5,6}, L-лизин-глицин₄, серин (род *Staphylococcus*); L-лизин-глицин₃, серин (род *Macrococcus*); L-лизин-глицин₅ (род *Salinicoccus*). В данном случае связь между олигопептидами разных гликановых цепей муреина осуществляется с помощью вставочного пептидного мостика, построенного из остатков глицина (от одного до шести), часть из которых может быть заменена на остатки серина. Некоторые виды образуют **капсулу** (род *Staphylococcus*) и продуцируют **пигменты**: от серых до желто-оранжевых (род *Staphylococcus*), светло-желтые (*Jeotigalicoccus*), кремово-оранжевые ((род *Macrococcus*); от розово-красных до оранжевых (род *Salinicoccus*). **Мезофилы** (t_{opt} – 20–25°C или t_{opt} – 30–37°C). **Нейтрофилы** или **алкалифилы** (некоторые виды *Salinicoccus* с рН_{opt} – 8–9,5). Умеренные **галлофилы** (NaCl_{opt} – 2–10%) или **галотолерантные** (рост возможен в диапазоне от 1,0 до 25% NaCl). Основной **осмолит** – пролин; минорный – глицин-бетаин. **Факультативные анаэробы** или **облигатные аэробы** (*Salinicoccus*). **Хемоорганогетеротрофы**, получающие энергию за счет **аэробного дыхания** и/или **брожения**. Имеют **цитохромы** a, b или c (р.р. *Staphylococcus*, *Macrococcus*). Спектр органических соединений, используемых в качестве источника углерода и энергии, определяется видовой и родовой принадлежностью бактерий. В анаэробных и аэробных условиях многие члены семейства «*Staphylococcaceae*» могут утилизировать сахара (**глюкоза**, **галактоза**, **фруктоза**, **трегалоза**) и **спирты** (глицерол, **маннитол** и др.) с образованием кислот. Некоторые ис-

пользуют **аминокислоты** в качестве источника энергии и углерода (р.р. *Staphylococcus*, *Salinicoccus*) и даже азота (ряд штаммов рода *Salinicoccus*). Основными **хинонами** являются: менахинон-7 (род *Jeotigalicoccus*) и менахинон-6 (род *Salinicoccus*). Главные жирные кислоты представлены C₁₅-разветвленными насыщенными жирными кислотами в анте- и изо-конфигурациях (род *Jeotigalicoccus*). **Горизонтальный перенос генов** осуществляется путем **трансформации, трансдукции и конъюгации**. Размер генома у тестируемых видов рода *Staphylococcus* лежит в диапазоне от 2·10⁶–3·10⁶ п.н. Содержание **гуанина и цитозина** в ДНК составляет 30–51 мол. %.

Представители семейства «*Staphylococcaceae*» выделены из соленых и содовых озер, засоленных почв, морских солеварен (род *Salinicoccus*), шкур животных, из молока коров и коз, из мясopодуктов (род *Macroccoccus*), морепродуктов (род *Jeotigalicoccus*), почвы, песка, воздуха, воды, продуктов питания, тушек птиц (род *Staphylococcus*). В патологии человека имеют значение **стафилококк золотистый, стафилококк эпидермальный, стафилококк сапрофитический**. *Staphylococcus haemolyticus* вызывает **эндокардиты, септицемии, перитониты**, поражения урогенитального тракта, а также ассоциирован, наряду с *S. warneri* и *S. simulans*, с маститами крупного рогатого скота.

Семейство «*Thermoactinomycetaceae*» было введено в класс *Bacilli*, порядок *Bacillales* в 2006 году. В семейство вошел типовой род *Thermoactinomyces*, известный по первому изданию «Руководства Берги по систематике бактерий» и содержащий мицелиальные спорообразующие термофильные бактерии. На основании **признаков фенотипических и хемотаксономических**, а также по результатам ДНК-ДНК гибридизации и анализа 16S рРНК, в пределах рода была проведена ревизия видов, в результате которой виды *Thermoactinomyces putidus* и *T. sacchari* были определены в новый род *Laceyella* и реклассифицированы как *Laceyella putida* и *L. sacchari*; вид *Thermoactinomyces peptonophilus* определен в новый род *Seinonella* и реклассифицирован как *Seinonella peptonophila*; вид *Thermoactinomyces dichotomicus* введен в новый род *Thermoflavimicrobium* и обозначен как *Thermoflavimicrobium dichotomicum*. По результатам многочисленных исследований в 2007 году в состав семейства дополнительно включены три новых рода, два из которых – *Mechercharimyces* и *Shimazuelia* состоят из мезофильных организмов, а третий *Planifilum* – из термофильных. Представители семейства «*Thermoactinomycetaceae*» имеют мицелиальный план организации клетки и **грамположительный морфотип. Муреин** А-типа (диаминокислота – мезо-диаминопимелиновая кислота). Формируют на плотных субстратах два типа **мицелия** – субстратный и воздушный. Первый – разветвленный и хорошо развитый, образуется в толще субстрата. Второй – обычно белый, редко, желтый (род *Thermoflavimicrobium*) является продолжением субстратного мицелия и разрастается над поверхностью среды. Единичные **эндоспоры** формируются непосредственно на гифах воздушного и субстратного мицелия («сидячие» эндоспоры) либо на специальных гифах, называемых «спорифоры». Они могут быть: короткими неразветвленными (р.р.

Thermoactinomyces, *Mechercharimyces*, *Laceyella*); длинными неразветвленными (некоторые виды *Laceyella*); нитевидными разветвленными (род *Shimazuella*); дихотомически разветвленными (род «*Thermo flavimicrobium*»). Род *Planifilum* образует только субстратный мицелий, на гифах которого формируются «сидячие» эндоспоры. Все члены семейства «*Thermoactinomycetaceae*» **аэробы** с дыхательным типом метаболизма. **Мезофилы** $t_{opt} - 30-35^{\circ}\text{C}$ (р.р. *Mechercharimyces*, *Shimazuella*) или **термофилы** с оптимальной температурой роста в интервале от 50 до 63°C. **Хемоорганогетеротрофы**, катаболизирующие, в зависимости от метаболической возможности, **глюкозу**, фруктозу, **крахмал**, хитин, **маннитол**, **казеин** и т.п. Доминирующие **хиноны** – менахинон-7 и менахинон-9 (р.р. *Laceyella*, *Shimazuella*, *Mechercharimyces*). Минорными, в зависимости от родовой принадлежности, могут быть менахинон-8 и менахинон-10. Липиды в основном содержат насыщенные разветвленные $C_{15}-C_{17}$ жирные кислоты в изо- и антеизо-конфигурациях.

Представители семейства «*Thermoactinomycetaceae*» заселяют почву, торф, морские осадки, ил, сточные воды, растительные материалы, разлагающиеся органические остатки, компост, навоз, хлопок, зерно, корма для скота, а также выделены из атмосферного воздуха, отходов при производстве сахара из сахарного тростника, воздуха кондиционеров. Некоторые виды патогенны для человека и вызывают аллергическое заболевание «фермерские легкие».

Порядок «*Lactobacillales*» обозначен на основе филогенетического анализа 16S рРНК и включает семейство *Lactobacillaceae* и близкие к нему семейства «*Aerococcaceae*», «*Carnobacteriaeae*», «*Enterococcaceae*», «*Leuconostocaceae*» и *Streptococcaceae*.

Семейство *Lactobacillaceae* является монофилетической группой и объединяет три рода – *Lactobacillus* (96 видов), *Paralactobacillus* (1 вид) и *Pediococcus* (9 видов). Бактерии, входящие в состав семейства, морфологически различны и представлены тонкими длинными или короткими изогнутыми палочками, собранными в цепочки (рр. *Lactobacillus*, *Paralactobacillus*), либо сферическими или овальными клетками в парах или тетрадах (род *Pediococcus*). Неподвижные или редко подвижные с помощью перитрихальных **жгутиков** (штаммы *Lactobacillus*). Не образуют **эндоспоры**. Имеют **грамположительный морфотип**. **Муреин** А-типа (у многих L-лизин–D-аспарагин тип; редко мезо-диаминопимелиновая кислота или L-орнитин–D-аспарагин тип). **S-слой** обнаружен у некоторых видов *Lactobacillus*. Жирные кислоты в липидах представлены в основном неразветвленными насыщенными или мононенасыщенными $C_{16}-C_{18}$ жирными кислотами, редко C_{19} -жирными кислотами. Помимо обычных жирных кислот, присутствующих в клетках прокариот, в состав мембранных липидов входят циклопропановые жирные кислоты, содержащие трехчленное кольцо, присоединенное вдоль углеводородной цепи. Обнаружены также жирные кислоты с метильными заместителями. Члены семейства *Lactobacillaceae* продуцируют экстрацеллюлярные гомо- и гетерополисахариды (р.р. *Lactobacillus*, *Pediococcus*), а также желтые, оранжевые и красные пигменты

(род *Lactobacillus*). Деление **бинарно-эквивалентное** (*Lactobacillus*, *Paralactobacillus* и *Pediococcus*) или в двух взаимно перпендикулярных плоскостях с формированием тетрад (род *Pediococcus*). **Мезофилы** ($t_{\text{opt}} - 25-40^{\circ}\text{C}$); некоторые лактобациллы термотолерантны (растут при температуре 55°C). **Ацидофилы** ($\text{pH}_{\text{opt}} - 5,0-6,2$). **Факультативные аэробы. Хеморганогетеротрофы** со слабо развитыми биосинтетическими способностями. Их рост зависит от присутствия в среде **аминокислот, пептидов, витаминов, пуринов, пиримидинов** и жирных кислот. В зависимости от метаболических возможностей утилизируют в различных сочетаниях **гексозы, пентозы**, сахароспирты, органические кислоты. Некоторые виды способны расти на аргинине как источнике энергии, деградируя его до CO_2 и NH_3 . Основным способом получения энергии большинства представителей родов *Lactobacillus*, *Paralactobacillus* и *Pediococcus* является **гомоферментативное молочнокислое брожение**, в основе которого лежит **гликолиз**. Основным конечным продуктом при сбраживании углеводов выступает лактат (1 молекула гексозы/2 молекулы лактата) в виде оптических изомеров – в L- или D-форме, либо в виде смеси L- и D- форм. Лактатдегидрогеназа, катализирующая превращения **пирувата** в лактат, также стереоспецифична и у разных видов бактерий присутствует в форме определенных оптических изомеров. У ряда видов семейства *Lactobacillaceae* (*Lactobacillus brevis*, *L. fermentum*, *L. kefir* и др.) отсутствуют два ключевых фермента гликолиза – фруктозо-1,6-бисфосфат-альдолаза и триозофосфатизомераза. В качестве альтернативы эти бактерии осуществляют **гетероферментативное молочнокислое брожение**, ферментируя сахара по **гексозомонофосфатному пути Варбурга-Диккенса-Хоррекера** с образованием нескольких конечных продуктов – лактата, ацетата, этанола, CO_2 , сукцината или формиата. Еще ряд видов (*Lactobacillus casei*, *L. sakei*, *L. plantarum* и др.) сбраживают **гексозы** по пути гликолиза, а **пентозы** – по гексозомонофосфатному пути Варбурга-Диккенса-Хоррекера, осуществляя в первом случае гомоферментативное, а во втором – гетероферментативное молочнокислое брожение. Бактерии семейства *Lactobacillaceae* не содержат **хиноны, цитохромы**. У них отсутствует **электрон-транспортная цепь**. **АТФ** образуется в процессе **фосфорилирования АДФ на уровне субстрата**. При необходимости энергия, ассимилированная в форме АТФ, конвертируется в **Pmf**. Несмотря на то что **молочнокислые бактерии** не синтезируют гемсодержащую **каталазу**, они являются аэротолерантными анаэробами и нуждаются в кислороде, который используют через флавиновые оксидазы и **пероксидазы** в биосинтетических оксигеназных реакциях. В клетках молочнокислых бактерий присутствуют **плазмиды**, которые несут **гены**, определяющие устойчивость к **антибиотикам** (например, к эритромицину у *Pediococcus acidilactici*) и регулирующие ферментацию сахаров (например, раффинозы у *Pediococcus pentosaceus*). Плазмиды свободно циркулируют между членами рода *Pediococcus* и видами из родов *Enterococcus*, *Streptococcus* и *Lactococcus*. Молочнокислые бактерии продуцируют вещества (бензойную кислоту, пироглютаминовую кислоту и др.), обладающие широким

спектром антагонистической активности – против бактерий, **грибов** и **простейших**. Многие виды синтезируют **бактериоцины** (педиоцины, курвацин А, сакацин Р, баварицин MN, лактоцин S, плантарицин А и С и др.).

Представители семейства *Lactobacillaceae* постоянно присутствуют в бродящих растительных материалах, разлагающихся остатках растительного и животного происхождения, зерне, молочных и мясных продуктах, пиве, вине, соках, маринадах, заквасках для ржаных сортов хлеба, квашеных овощах и т.д. Они ассоциированы с поверхностью вегетирующих растений, ягод и фруктов, кожей человека, слизистой ротовой полости и кишечного тракта животных и человека. Лактобациллы обнаруживаются в городских сточных водах (*Lactobacillus fermentum*, *L.ruteri*, *L.brevis* и др.) в количестве 10^4 – 10^5 клеток/мл, в навозе (*L.coryniformis*, *L.curvatus* и др.), в воде, почве. Некоторые штаммы педиококков (род *Pediococcus*) могут быть причиной посттравматической локальной **инфекции**. Лактобациллы (*Lactobacillus paracasei*, *L.rhamnosus*, *L.plantarum*) в сообществе с другими бактериями способны участвовать в возникновении инфекционных **эндокардитов** и **бактериемий**. Молочнокислые гомо- и гетероферментативные бактерии широко применяются в пищевой промышленности при приготовлении кисломолочных продуктов (кефир, кислосливочное масло, ацидофилин и др.), сырокопченых колбас (салями, сервелат), некоторых сортов сосисок, заквасок для рыбных продуктов и различных рыбных блюд японской кухни, квашеных овощей и кислой капусты, а также при силосовании кормов. Деятельность молочнокислых бактерий лежит в основе изготовления сыров, в хлебопечении. Молочнокислые бактерии используют при микробиологическом производстве молочной кислоты, применяемой в различных отраслях легкой, пищевой и фармацевтической промышленности, а также при изготовлении **пробиотиков** (лактиферм, лактобактерин), для нормализации микрофлоры желудочно-кишечного тракта.

Семейство «*Aerococcaceae*» по результатам анализа 16S рРНК объединяет две парафилитические группы. Большинство родов включены в филогенетически компактную группу, охватывающую *Abiotrophia*, *Dolosicoccus*, *Eremococcus*, *Facklamia*, *Globicatella* и *Ignavigranum*. И только типовой род – *Aerococcus* представлен отдельной линией. Члены семейства имеют клетки сферической или овальной формы, делящиеся **бинарно-эквивалентно** в одной или двух плоскостях. Склонны не «расходиться» после деления и поэтому часто образуют пары, тетрады, короткие цепочки или агрегаты. Встречаются в виде единичных клеток. Неподвижны. Не формируют **эндоспоры**. Обладают **грамположительным морфотипом**. **Муреин** А1α -подтипа (L-лизин) или А4α-подтипа (L-лизин–аспарагиновая кислота) (*Facklamia*). Доминантная композиция жирных кислот в липидах представлена насыщенными, мононенасыщенными и ω-ациклическими жирными кислотами ($C_{16:0}$, $C_{18:0}$, $C_{16:1\omega9C}$, $C_{18:1\omega9C}$, $C_{20:0\omega9C}$). Не содержат менахинонов и **цитохромов**. Растут при концентрации NaCl 6,5% (р.р. *Aerococcus*, *Abiotrophia*, *Globicatella*, *Ignavigranum*). Осуществляют **α-гемолиз** (рр. *Aerococcus*, *Abiotrophia*, *Eremococcus*) либо

α - и γ -гемолиз (р.р. *Facklamia*, *Ignavigranum*). **Факультативные анаэробы**. Каталаза-отрицательны. **Хемоорганогетеротрофы**, получающие энергию за счет брожения. Ферментируют глюкозу и, в зависимости от метаболических возможностей вида, – лактозу, сахарозу, мальтозу, рибозу, эскулин, трегалозу, гликоген, маннитол, сорбитол, пируват и т.д. Одни виды продуцируют кислоту из глюкозы и других сахаров (рр. *Aerococcus*, *Facklamia*, *Globicatella* и *Ignavigranum*), другие (рр. *Abiotrophia*, *Dolosicoccus*, *Eremococcus*) – только из глюкозы. Содержание гуанина и цитозина в ДНК составляет 35–46 мол. %.

Основные места обитания большинства членов семейства «*Aerococcaceae*» до сих пор не известны. Они часто изолируются из клинического материала, полученного от человека: при септицемии и бактериемии, при абсцессах различных органов, эндокардитах, септических артритях костной ткани, инфицированных ран, при гнойных поражениях слизистой мочевыводящих путей, цереброспинальной жидкости, желчного пузыря, вагины и т.д. Известны виды, выделенные из репродуктивных органов лошадей (р. *Eremococcus*), назальной полости тюленей (р. *Facklamia*), больных коров (р. *Aerococcus*) и свиней (р. *Globicatella*), а также из нюхательного табака (*Facklamia tabacinasalis*). Сапротрофный вид – *Aerococcus viridans* широко распространен в почве, морской воде на поверхности растений и постоянно изолируется из воздуха и пыли. Входит также в состав нормальной микрофлоры, заселяющей респираторный тракт и кожные покровы здоровых людей.

Семейство «*Carnobacteriaceae*» включает на основе филогенетического анализа 16S рРНК два парафилитических кластера. Первый представлен типовым родом *Carnobacterium* и тесно связанными с ним *Alkalibacterium*, *Allofustis*, *Alloiococcus*, *Atopococcus*, *Atopostipes*, *Desemzia*, *Dolosigranulum*, *Isobaculum*, *Marinilactobacillus*, *Trichococcus*. Второй кластер содержит роды *Granulicatella* и *Atopobacter*, филогенетическая позиция которых до сих пор остается неясной. Сферические или овальные клетки (рр. *Alloiococcus*, *Atopococcus*, *Dolosigranulum*, *Trichococcus*, *Granulicatella*), либо прямые или изогнутые палочки. Редко (штаммы рода *Carnobacterium*) в виде нитей от 13 до 20 мкм в длину. Единичные, в парах, в коротких или длинных цепочках, агрегатах; кокковидные клетки – в тетрадах. Эндоспоры не образуют. Неподвижные (рр. *Alloiococcus*, *Atopobacter*, *Atopostipes*, *Granulicatella*) или подвижные с помощью полярных, либо перитрихиальных жгутиков. Обладают **грамположительным морфотипом**. Для семейства «*Carnobacteriaceae*» характерен **мурейн** А-типа с несколькими подтипами: А1 α (L-лизин); А1 γ (мезо-диаминопимелиновая кислота); А3 α (L-лизин–L-аланин); А4 α (L-лизин–D-аспарагиновая кислота; L-лизин–D-глутамин; L-орнитин–D-аспарагиновая кислота); А4 β (L-орнитин–D-глутамин). Доминирующими жирными кислотами являются: неразветвленные насыщенные (C_{16:0}, C_{18:0}) и мононенасыщенные (C_{16:1}, C_{18:1}) жирные кислоты, а также жирные кислоты с циклопропановыми кольцами и ω -ациклические. Обычно **факультативные анаэробы**, иногда **аэробы** (некоторые виды *Alloiococcus*, *Alkalibacterium*) и **микроаэрофилы** (рр. *Desemzia*, *Trichococcus*). Большинство

каталаза- и оксидаза-отрицательны. **Каталазу** продуцируют только несколько видов из родов *Carnobacterium* и *Alloioococcus*. **Мезофилы** ($t_{opt} - 20-37^{\circ}\text{C}$), но есть и **психротолерантные** виды, растущие при температуре от 4 до 15 °C. У ряда видов рост имеет место при температуре $-1,8^{\circ}\text{C}$ (*Marinilactibacillus psychrotolerans*) и при -5°C (*Trichococcus collinsii*, *T.patagoniensis* и др.). **Нейтрофилы** или облигатные **алкалифилы** (pp. *Alkalibacterium*, *Marinilactobacillus*; $\text{pH}_{opt} - 8,5-11,5$). **Галотолерантные**; растут в зависимости от родовой принадлежности при концентрации NaCl от 2 до 17%. Ряд видов вызывают частичный гемолиз эритроцитов (**α -гемолиз**) и визуально не обнаруживаемый **γ -гемолиз**. **Хемоорганогетеротрофы** с бродильным и редко дыхательным типами метаболизма. В зависимости от метаболических возможностей утилизируют в различных сочетаниях **глюкозу, лактозу, мальтозу, сахарозу, целлобиозу, ксилозу, арабинозу, рамнозу, раффинозу, трегалозу, маннитол, сорбитол, гликоген, N-ацетилглюкозамин, пируват, цитрат** и другие соединения в качестве источника углерода и энергии. Большинство получают энергию за счет **гетероферментативного молочнокислого брожения**. Ферментируют глюкозу и другие сахара с образованием лактата в L- и/или D-конфигурации (с выходом до 75%), ацетата, этанола, формиата. Образование CO_2 зависит от катаболизируемого субстрата. Ряд видов *Alloioococcus* не продуцируют кислоты при ферментации глюкозы и других сахаров. Аргинин гидролизуют как дополнительный источник энергии. Содержание **гуанина и цитозина в ДНК** составляет 32 до 49 мол. %.

Представители семейства «*Carnobacteriaceae*» заселяют: различные почвы, болота, **активный ил**, отложения гидрокарбоната (род *Trichococcus*); гниющие водоросли и морские организмы, морскую воду (глубина 4790 м), морские осадки (род *Marinilactobacillus*); содовые озера (род *Alkalibacterium*); **озера меромиктические** (Антарктика; $t - 1-2^{\circ}\text{C}$), арктические озера (область **монимолимниона**), вечную мерзлоту на Аляске (род *Carnobacterium*). Некоторые входят в состав **нормальной микрофлоры** ротовой полости, глотки, кишечного и урогенитального трактов человека (род *Granulicatella*), либо ассоциированы с губками, рыбами (кишечник, жабры) и другими морскими животными (pp. *Marinilactobacillus*, *Carnobacterium*). Члены рода *Carnobacterium* постоянно изолируются: из мяса, мясопродуктов, рыбы, изделий из мяса птицы, выпускаемых в вакуумной упаковке; охлажденного мяса; молока; сыра, приготовленного из непастеризованного молока. Для многих видов семейства «*Carnobacteriaceae*» природные **экониши** до сих пор остаются неизвестными. Они выделены из спинного мозга людей с рассеянным склерозом, конъюнктив глаз, мокроты, выделений из носа (род *Dolosigranulum*), мочи и крови пациента с **эндокардитом** (pp. *Dolosigranulum*, *Granulicatella*); **абсцесса** на голове выдры (р. *Atopobacter*); среднего уха человека с хроническим **отитом** (род *Alloioococcus*); свиного навоза (род *Atopostipes*); спермы свиней (род *Allofustis*), кишечника барсука, погибшего в результате несчастного случая на дороге (род *Isobacu-*

lum); цикад (род *Desemzia*); порошка табака (*Atopobacter*); растения *Polygonum tinctorium*; крови, гноя человека (род *Carnobacterium*).

Семейство «*Enterococcaceae*» состоит из четырех родов: *Enterococcus*, *Melissococcus*, *Vagococcus*, *Tetragenococcus*. Недавно описанный род *Catelicoccus* пока еще не представлен в семействе *Enterococcaceae*, хотя по результатам филогенетического анализа является кластером, близким к другим родам семейства. Члены семейства имеют сферические или овальные клетки, редко палочковидные или ланцетовидные, как у рода *Melissococcus*. Единичные, в парах, в цепочках или тетрадах (род *Tetragenococcus*). Энтерококки (род *Enterococcus*) продуцируют желтые каротиноидные пигменты. **Эндоспоры** не образуют. Неподвижны или подвижны с помощью **жгутиков**. Обладают **грамположительным морфотипом**. Имеют **мурейн** А-типа подтипы: А4а (L-лизин–D-аспарагиновая кислота), А3а (L-лизин–L-аланин). Доминантными являются разветвленные насыщенные (C_{16:0}, C_{18:0}) и мононенасыщенные (C_{18:1ω7}, C_{18:1ω9}, C_{16:1ω9}, цис-вакценовая) жирные кислоты. Некоторые виды продуцируют циклопропановые жирные кислоты, большей частью лактобацилловую. **Мезофилы** (t_{opt} 25–37°C). Многие виды устойчивы к высушиванию. **Нейтрофилы**, иногда **алкалофилы** (род *Tetragenococcus*, рН_{opt} 9,0). Умеренные **галофилы** (род *Tetragenococcus*, NaCl_{opt} – 5–10%) и **галотолерантные** виды, растущие в диапазоне от 4 до 18% NaCl. **Факультативные анаэробы** с предпочтением анаэробных условий. Известны **микроаэрофилы** (род *Melissococcus*). Определенные виды (pp. *Enterococcus*, *Melissococcus*) лучше растут в присутствии CO₂ в концентрации от 1 до 5 %. Каталаза-отрицательны. Не образуют **цитохромов**, но имеют флавиновую **НАДН-дегидрогеназу**, с помощью которой микроаэрофилы используют O₂ в биосинтетических реакциях. В аэробных условиях некоторые виды *Enterococcus* синтезируют **супероксиддисмутазу**. **Хемоорганогетеротрофы**, утилизирующие в зависимости от видовой принадлежности обширный круг **субстратов** в определенных сочетаниях: целлобиозу, фруктозу, галактозу, лактозу, мальтозу, рибозу, раффинозу, трегалозу, **N-ацетилглюкозамин**, глицерол, маннитол и т.д. Ферментируют **глюкозу** по пути **гликолиза** с образованием лактата в L-конфигурации, осуществляя **гомоферментативное молочнокислое брожение**. При анаэробных условиях глюкоза метаболизируется в ацетат, ацетоин и CO₂. Некоторые виды сбрасывают сахара с образованием L-лактата и небольших количеств ацетата и сукцината. Ряд видов устойчив к 40%-ной желчи. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет от 34 до 44,9 мол. % и только у рода *Melissococcus* – 29–30 мол. %.

Представители рода *Enterococcus* изолированы с поверхности растений (особенно цветов), из почвы, воды. Их часто выделяют из молока и молочных продуктов, тушек цыплят-бройлеров, сыра, мяса и мясопродуктов и т.д. К патологии человека имеют отношение *Enterococcus faecalis*, *E. faecium*, *E. durans* и др. В роли оппортунистических патогенов могут выступать бактерии рода *Vagococcus*, которые изолируются из **крови**, цереброспинальной жидкости, брюшины, ран, а также миндалин домашних животных, больных рыб, тюле-

ней и т.п. Болезнь медоносных пчел вызывает *Melissococcus plutonius*. Представители рода *Tetragenococcus* широко распространены в окружающей среде и занимают **эко ниши** с высокой концентрацией NaCl и карбонатов, а также выделены из продуктов, приготовленных с использованием соли (соевый соус, анчоусы, рыбный соус, соленья и т.п.).

Семейство «Leuconostocaceae» организовано по результатам анализа 16S рРНК и включает три рода: *Leuconostoc*, *Oenococcus* и *Weissella*. Обычно клетки сферические или овальные, иногда в виде коротких палочек. Для видов из рода *Weissella* характерен **плеоморфизм**. Неподвижны. **Эндоспоры** не образует. На среде с **сахарозой** определенные виды *Leuconostoc* продуцируют экстрацеллюлярный толстый слой из **декстрана**, который обволакивает поверхность клетки. Обладают **грамположительным морфотипом**. Имеют **муреин** А-типа (базируется на L-лизине) с несколькими подтипами. Аминокислотный состав вставочного пептидного мостика варьирует в зависимости от вида бактерий (например, у *Weissella kandleri* – L-лизин–L-аланин–глицин–L-аланин₂; у *Oenococcus oeni* – L-лизин–L-серин–L-серин; у *Leuconostoc lactis* – L-лизин–L-аланин–L-аланин; у *Leuconostoc mesenteroides* – L-лизин–L-серин–L-аланин–L-аланин и т.п.). В **липидах**, в зависимости от вида бактерий, доминируют неразветвленные насыщенные, моно-*cis*-ненасыщенные, циклопропановые и ω -ациклические жирные кислоты, такие как тетрадекановая (C_{14:0}), гексадекановая (C_{16:0}), 7-гексадекановая (C_{16:1 ω 7}), *cis*-9-октадекановая (C_{18:1 ω 9}), *cis*-9-,10-метиленоктадекановая (C_{19цикло9}), эйкозеновая (C_{20:1}). **Мезофилы** (t_{опт} 20–30°C). Известны виды, способные развиваться при температуре 4–5°C и 42–45°C. Многие растут в диапазоне pH от 4,5 до 8,8, но имеют pH_{опт} – 6,0–6,8. Некоторые виды из рода *Oenococcus* являются **ацидофилами** (pH_{опт} – 4,8). **Факультативные анаэробы**, предпочитают в своем большинстве анаэробные условия. Каталаза-отрицательны. **Цитохромы** отсутствуют. **Хемоорганогетеротрофы**, получающие энергию за счет **гетероферментативного молочнокислого брожения**. Глюкозу ферментируют преимущественно с образованием лактата в D- или DL-конфигурации, CO₂, этанола и/или ацетата. В зависимости от метаболических возможностей в различных сочетаниях сбраживают фруктозу, лактозу, сахарозу, маннозу, мальтозу, рибозу, раффинозу, трегалозу, салицин и другие соединения. Ряд видов ассимилируют цитрат и малат (род *Leuconostoc*) или только малат (род *Oenococcus*) с образованием L-лактата и CO₂. Цитрат метаболизируется в ацетат и лактат. Рост некоторых бактерий стимулируется CO₂ в концентрации 10–19,8%. Многим членам семейства «*Leuconostocaceae*» требуется для роста никотиновая кислота, **тиамин**, биотин, **пантотенат**, **аминокислоты**. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 37–47 мол. %.

Представители рода *Leuconostoc* непатогенны для человека, животных и растений. Способностью к **гемолизу** эритроцитов не обладают. Обнаруживаются постоянно на растительном материале, в кишечном тракте человека и животных (в составе **нормальной микрофлоры**), иногда в молоке и в об-

ширном круге мясopодуlков. Могут вызывать порчу копченной и малосоленной рыбной продукции, мяса и мясopодуlков. Принимают активное участие (*Leuconostoc mesenteroides* и *L. dextranicum*) в сбраживании углеводов при квашении капусты и силосовании кормов. *Leuconostoc mesenteroides* и *L. lactis* используются как компоненты заквасок, применяемых в производстве масла и сыроделии. Местообитанием *Weissella soli* является почва, а *W. confusa* – желудочно-кишечный тракт человека. Известно, что *W. confusa* вызывает системные инфекции у приматов и **абсцессы**. *Weissella veridescens*, *W. hellenica* и *W. halotolerans* ассоциированы с мясом и мясopодуlками и могут быть причиной их порчи. *Oenococcus oeni* обитают на винограде, в вине, где играют важную роль при преобразовании малата в L-лактат.

Семейство *Streptococcaceae* содержит три рода *Streptococcus*, *Lactococcus* и *Lactovum*. Клетки овальные или сферические. В парах или цепочках, иногда состоящих из 50 клеток и более (род *Streptococcus*). Неподвижны. Не образуют **эндоспор**. Обладают **грамположительным морфотипом**. Имеют **мурейн А-типа** (L-лизин в качестве **диаминокислоты** в позиции три пептидной субъединицы). У большинства стрептококков (род *Streptococcus*) вставочный пептидный мостик типа L-лизин–L-аланин- $n_{(1-4)}$, но у некоторых видов L-аланин может быть заменен на L-треонин и/или L-серин. У лактококков (род *Lactococcus*) аминокислотный состав вставочного мостика варьирует в зависимости от вида бактерий, например, у *Lactococcus lactis* – L-лизин–D-аспарагиновая кислота, у *L. garvieae* – L-лизин–L-аланин–глицин–L-аланин и т.п. Синтезируют **капсулу** (род *Streptococcus*) и экстрацеллюлярные **полисахариды**. У лактококков **гены**, детерминирующие синтез экстрацеллюлярных полисахаридов, расположены на **плазмиде** размером 20 т.п.н. и организованы в **опероны**. Число плазмид, размером от 2 до 100 т.п.н., в клетках различных видов лактококков варьирует от 1 до 12. В естественных эконических условиях возможен перенос плазмид от лактококков в клетки бактерий из родов *Lactobacillus*, *Bacillus*, *Leuconostoc*, *Pediococcus*, *Listeria* и *Streptococcus* путем **конъюгации**. Члены семейства *Streptococcaceae* продуцируют **бактериоцины**. **Мезофилы**, развивающиеся в интервале температур от 10 до 40°C. **Нейтрофилы**, но лактококки могут расти при pH – 4,5. **Факультативные анаэробы** и **микроаэрофилы** (род *Lactococcus*). Определенные виды стрептококков (*Streptococcus mutans*, *S. pneumoniae* и др.) интенсивнее растут в присутствии CO₂ (5%). Каталаза-отрицательны, но лактококки обладают НАДН-оксидазами/пероксидазами, **супероксиддисмутазами**, которые обеспечивают защиту от производных кислорода (супероксидный анион и др.). **Хемоорганогетеротрофы** с бродильным типом метаболизма. Ферментируют **глюкозу** и другие сахара с образованием в качестве основного конечного продукта L-лактата и небольших количеств ацетата, формиата, этанола и CO₂. Менахиноны (МК-9, МК-8) продуцируют только лактококки. Содержание **гуанина** и **цитозина** в **ДНК** составляет 33–46 мол. %.

Представители рода *Lactococcus* обитают на поверхности растений, в кишечном тракте человека и животных. Их много в молоке, молочных продуктах

и других субстратах. Широко используются в качестве компонентов заквасок (*Lactococcus lactis subsp. cremoris*, *L. lactis subsp. lactis biovar diacetylactis* и др.), которые применяются в пищевой промышленности для приготовления масла, сыров, некоторых кисломолочных продуктов. *Lactococcus garvieae* является причиной маститов у коров. В свою очередь *Lactococcus piscium* вызывает порчу продуктов в вакуумных упаковках. Многие виды *Streptococcus* известны как комменсалы или **паразиты** человека и животных. **Стрептококки группы А, стрептококки группы В и стрептококки зеленящие** вызывают развитие большинства стрептококковых инфекций человека.

Класс «Clostridia» фенотипически, хемотаксономически, физиологически и экологически весьма разнообразен. Содержит три порядка, один из которых *Halanaerobiales* является монофилетическим, два других – *Clostridiales* и *Thermoanaerobacterales* – парафилетическими.

Порядок *Clostridiales* включает девятнадцать семейств; девять из них имеют статус *insertae sedis*.

Семейство Clostridiaceae состоит из тринадцати родов, которые распределены в три парафилетических кластера и одну кладу. Первый кластер составлен из родов: *Clostridium* (168 видов), *Anaerobacter*, *Caloramator*, *Oxobacter*, *Sarcina* и *Thermobrachium*; второй – охватывает рода *Alkaliphilus*, *Anoxyratronum*, *Natronincola*, *Tindallia*; третий – рода *Thermohalobacter*, *Caloranaerobacter*. Четвертая парафилетическая линия представлена единственным родом – *Caminiella*. Состав семейства *Clostridiaceae* до сих пор окончательно не определен и филогенетическое положение ряда видов и родов остается до конца не ясным. Это связано с тем, что некоторые организмы были включены в семейство только на том основании, что ранее были описаны как виды рода *Clostridium*. Более того, из тринадцати родов девять представлены пока единственным видом. Весьма вероятно, что подробный анализ 16S рРНК и изучение других свойств представителей этого семейства приведут в недалеком будущем к переносу ряда видов в другие роды, семейства и в некоторых случаях даже в другие порядки.

Вегетативные клетки большинства бактерий семейства *Clostridiaceae* имеют форму прямых или слегка изогнутых палочек с закругленными, заостренными либо тупыми концами. Некоторые виды имеют нитевидные клетки до 100 мкм в длину (род *Caloramator*), овальные (род *Anaerobacter*), с тенденцией к ветвлению (род *Thermobrachium*) или сферические (род *Sarcina*). Единичные, в парах или коротких цепочках (от 5 до 8 клеток). У рода *Sarcina* клетки собраны в симметричные пакеты, состоящие из 4–8 клеток (*Sarcina maxima*), либо 64 и более клеток (*S. ventriculi*). Слой из волокон **целлюлозы**, продуцируемый сарцинами, окружает каждую клетку и функционирует как матрикс, скрепляющий клетки в пакеты. Деление **бинарно-эквивалентное** в одной, двух или, как у сарцин, в трех взаимно перпендикулярных направлениях. Род *Anaerobacter* синтезирует **капсулу** полисахаридной природы. Имеют **грамположительный морфотип**; исключение составляет род *Thermohalobacter* (**грамотрицатель-**

ный морфотип). Муреин А-типа; подтипы А1γ (мезо-диаминопимелиновая кислота), А4β (L-орнитин-D-аспарагиновая кислота) и др. У рода *Sarcina* пептидный вставочный мостик построен из остатков глицина, что является редкостью для пакетформирующих кокков. **S-слой** обнаружен у родов *Thermobrachium* (гексагональная симметрия) и *Tindallia* (тетрагональная симметрия). Большинство видов семейства *Clostridiaceae* формируют **эндоспоры**, но есть роды (*Clostridium*, *Caloramator*, *Natronincola*), содержащие аспорогенные виды. У двух родов (*Anoxytrichum* и *Thermohalobacter*) способность к эндоспориальному спорообразованию отсутствует. Эндоспоры могут располагаться в разных частях клетки; при этом форма клетки либо остается неизменной, либо клетка раздувается, приобретая вид булавы, веретена или барабанной палочки. У рода *Clostridium* диаметр споры часто бывает больше диаметра вегетативной клетки, что способствует образованию клостридиальной или плектридиальной формы клеток. Одна клетка, как правило, формирует одну эндоспору, но *Anaerobacter polyendosporus* образует от 2 до 9 эндоспор. Среди членов семейства *Clostridiaceae* имеются неподвижные (р.р. *Anaerobacter*, *Sarcina*), слабо подвижные (род *Thermobrachium*) и активно подвижные (род *Thermohalobacter*) с помощью перитрихальных или латеральных **жгутиков** бактерии. Большинство видов семейства являются **облигатными анаэробами**, но есть и **аэротолерантные формы** (р.р. *Clostridium*, *Sarcina*, *Anaerobacter*, *Anoxytrichum*), в клетках которых присутствует **супероксиддисмутаза**. **Мезофилы** ($t_{opt} - 25-40^{\circ}\text{C}$) или **термофилы** (р.р. *Caloramator*, *Caloranaerobacter*, *Caminicella*, *Thermohalobacter*), растущие в интервале температур от 45 до 80°C с оптимумом для роста 50–75°C. **Нейтрофилы** или **алкалифилы** (р.р. *Alkaliphilus*, *Anoxytrichum*, *Natronincola*, *Sarcina*), обитающие в диапазоне pH от 7,1 до 12,5 и имеющие $\text{pH}_{opt} - 9,1-10,5$. **Галофилы** (род *Thermohalobacter*, $\text{NaCl}_{opt} - 5-6\%$), **галотолерантные** алкалифилы (род *Tindallia*) и **пъезотолерантные** виды (род *Caloranaerobacter*), выдерживающие давление от 40 МПа до 50 МПа. В зависимости от метаболических способностей утилизируют обширный круг субстратов: **моно-, ди-, три- и полисахариды** (целлюлоза, крахмал), спирты (**маннитол**, **глицерол**, сорбитол и др.), органические кислоты (**пируват**, ацетат), **аминокислоты**, **белки**, **пептиды**, **дрожжевой экстракт**, **пептон**, **триптон**, **пурины**, **пиримидины**, ванилин, стероиды и др. **Хемоорганогетеротрофы** и **хемолитоавтотрофы**. Энергию получают за счет **брожения** и/или **анаэробного дыхания**. Виды *Alkaliphilus* используют в качестве конечных **акцепторов** электронов S^0 , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$, фумарат, Fe (III), Co (III), Cr (VI). Конечными продуктами при ферментативном типе метаболизма служат лактат, ацетат, этанол, пропанол, изопропанол, сукцинат, валерат, бутират, бутанол, H_2 , CO_2 в различных комбинациях и разных количественных соотношениях. «Сахаролитические» клостридии осуществляют **брожение маслянокислое** (*C. pasteurianum*, *C. tyrobutyricum*) и **ацетонобутиловое** (*C. acetobutylicum*) по гексозодифосфатному пути и играют роль первичных анаэробов-гидролитиков в анаэробном деструктивном сообществе в окружающей среде. *Clostridium*

thermocellum, *C.thermosaccharolyticum* способны к редко встречающемуся у бактерий **брожению спиртовому**. Субстратами брожения «сахаролитических» клостридиев выступают сахара, а также **крахмал, целлюлоза, пектин, хитин**, предварительно гидролизуемые соответствующими экзоферментами. Протеолитические виды *Clostridium* (*C. paraputrificum*, *C. peptidivorans*, *C. sporogenes*) обладают мощными **протеазами** и интенсивно гидролизуют **белки и пептиды** до **аминокислот** (лизин, аланин, серин, аргинин и др.), которые далее подвергаются сбраживанию. Для многих клостридиев одна аминокислота может одновременно быть и источником энергии и источником углерода. Но для ряда видов (*Clostridium sticklandii* и др.) характерен особый путь сбраживания аминокислот, когда они утилизируются только парами (**реакция Стикленда**). Совместное использование в энергетических целях одновременно двух разных аминокислот (например, глицин+L-валин, L-пролин+L-лейцин) также ведут бактерии рода *Tindallia*. Определенные виды *Clostridium* сбраживают гетероциклические азотсодержащие соединения, в том числе **пурины и пиримидины**. Пурины превращаются в ацетат, CO_2 , NH_3 и формиат, а пиримидины расщепляются до β -аланина, CO_2 и NH_3 (урацил) или ацетата, CO_2 и NH_3 (оротовая кислота). Некоторые члены семейства *Clostridiaceae* сбраживают сахара практически до одного конечного продукта – ацетата (гомоацетатное брожение, но часть реакций происходит за счет анаэробного дыхания). Представители родов *Caloramator*, *Clostridium*, *Natronincola*, *Oxobacter*, *Tindallia* осуществляют **автотрофный ацетогенез** (восстановление CO_2 молекулярным водородом), используя нециклический ацетил-КоА путь, или путь Вуда-Льюнгдала, связанный с N-метилтен-тетрагидрофолатным дыханием. При автотрофном ацетогенезе энергия первично ассимилируется в трех формах – **Pmf, Smf и АТФ**, а из двух молекул CO_2 образуется **ацетил-КоА**. Альтернативным окисляемым субстратом, а также источником углерода, вместо CO_2 может выступать СО. Ряд видов *Clostridium* и *Anaerobacter polyendosporus* являются **диазотрофами** и способны фиксировать молекулярный азот.

Большинство бактерий семейства *Clostridiaceae* являются **сапротрофами** и обитают: в различных типах почв; содовых озерах Африки и Северной Америки (род *Tindallia*); глубоководных морских гидротермах (род *Caloranaerobacter*); почвах вулканического происхождения, артезианских и горячих источниках (род *Caloramator*); насыщенных бором осадках щелочных (pH – 11,6) водоемов (род *Alkaliphilus*); илах соленых озер (род *Anoxynatronum*); солеварах (род *Thermohalobacter*); горячих источниках и компосте (род *Thermobrachium*); почвах рисовых полей (род *Anaerobacter*), а также в пищеварительном тракте человека и животных (р.р. *Clostridium*, *Sarcina*, *Oxobacter*). Некоторые виды (род *Natronincola*) ассоциированы с **цианобактериями**, обитающими в озерах Кении, или являются симбионтами (род *Caminiella*) полихет (*Alvinella pompejana*). Сарцины заселяют внешние и внутренние ткани зерен пшеницы, риса, овса и других культур (*Sarcina maxima*, *S. ventriculi*). К роду *Clostridium* относятся весьма опасные для человека патогенные формы: **возбудитель**

столбняка (*C.tetani*), **возбудители газовой гангрены** (*C.perfringens*, *C.novyi*, *C.sporogenes*), **возбудитель ботулизма** (*C.botulinum*). Интенсивное развитие в желудке в результате патологического процесса *Sarcina ventriculi* задерживает продвижение пищи в кишечник. Представители рода *Clostridium* находят практическое применение. Их используют для получения: масляной кислоты, столь необходимой для парфюмерной промышленности; ацетона, применяемого для производства искусственной кожи, цемента и других продуктов; бутанола, используемого для производства лаков и т.д.

Семейство «*Eubacteriaceae*» включает шесть монофилетических родов: *Eubacterium*, *Acetobacterium*, *Alkalibacter*, *Anaerofustis*, *Garciella* и *Pseudoramibacter*. Клетки в форме коротких палочек, иногда **плеоморфные**. Единичные, в парах, коротких цепочках (3–5 клеток) или небольших агрегатах. Имеют **грамположительный морфотип**. **Муреин** А-типа (род *Pseudoramibacter*, некоторые виды *Eubacterium*) или В-типа (р.р. *Acetobacterium*, *Eubacterium*). **Эндоспores** и **газовые вакуоли** образует только *Garciella nitratreducens*. Неподвижны или подвижны с помощью субтермальных (род *Garciella*) или перитрихальных **жгутиков** (род *Acetobacterium*). Члены родов *Acetobacterium* и *Anaerofustis* продуцируют бледно-желтые флуоресцирующие пигменты. **Мезофилы** ($t_{opt} - 25-37^{\circ}C$) или **термофилы** (род *Garciella*, $t_{opt} - 55^{\circ}C$). Некоторые виды рода *Eubacterium* **психротолерантны** ($t_{opt} - 20^{\circ}C$). Оптимальная реакция среды для роста – от слабокислой до слабощелочной ($pH_{opt} - 6,0-8,0$) и щелочной (род *Alkalibacter*, $pH_{opt} - 9,0$). **Галотолерантны** (р.р. *Alkalibacter*, *Garciella*). **Облигатные анаэробы**; каталаза-отрицательны, за исключением *Acetobacterium wieringae*. **Супероксиддисмутаза** характерна для *Acetobacterium woodii* и *A.wieringae*. **Цитохромы** не обнаружены. Все виды *Acetobacterium* способны к **диазотрофии**. **Хемоорганогетеротрофы** и/или **хемолитоавтотрофы**. Многие (р.р. *Alkalibacter*, *Anaerofustis*, *Garciella*, *Pseudoramibacter*, большинство *Eubacterium*) получают энергию за счет **брожения**, ферментируя, в зависимости от видовой принадлежности, разнообразные соединения с образованием смеси продуктов (ацетат, формиат, бутират, этанол, H_2 , CO_2) в различных соотношениях и сочетаниях. В качестве энергоносителей утилизируют **глюкозу, целлюлозу, фруктозу, галактозу, лактозу, мальтозу, маннозу, рибозу, глицерол, маннитол, сорбитол, лактат, пируват, малат, пептон, триптон, казаминовые кислоты** и другие соединения. Представители родов *Eubacterium* и *Acetobacterium* способны к **автотрофному ацетогенезу** и используют H_2 в качестве **донора** электронов для восстановления CO_2 через ацетил-КоА путь (путь Вудал-Льюнгадала) в ацетат, который является продуктом их **энергетического метаболизма**. При биосинтезе ацетата происходит реакция Na^+ -электрогенного трансметилирования, во время которой энергия ассимилируется в форме **Smf**, а затем расходуется на синтез **АТФ**. **Мембранным биотрансформатором**, создающим **Smf**, служит «ацетатсинтезирующая» N-метил- H_4 фолат: C/Fe-SP-метилтрансфераза. АТФ генерируется при участии Na^+ -АТФазы/АТФ-синтазы. **Хемоорганотрофы** из рода *Acetobacterium* получают энергию за счет гомоаце-

татного брожения, при котором часть реакций происходит за счет анаэробного тетрагидрофолатного дыхания. В зависимости от метаболических способностей в энергетических реакциях синтеза ацетата бактерии ферментируют сахара, спирты (этанол, метанол), алифатические **спирты** и их производные, CH_2Cl и CH_3Cl , а также в присутствии CO_2 (CO) используют O-метильные группы метоксилированных ароматических кислот (ванильная, ферулиновая, 3,4,5-триметоксибензойная и т.п.).

Члены семейства «*Eubacteriaceae*» широко распространены в почвах, илах, осадках очистных сооружений, пресноводных водоемах, морских эстуариях, солоноватых карбонатных озерах, на растительных остатках, в подземных водах нефтяных скважин. Постоянно изолируются из экскрементов человека и животных (р.р. *Eubacterium*, *Anaerofustis*). Автотрофные ацетогены и гомоацетогены (род *Acetobacterium*, некоторые виды *Eubacterium*) играют важную роль в анаэробных деструктивных сообществах, они связаны синтрофными связями с ацетокластическими **метаноархеями**, осуществляющими реакцию: ацетат \rightarrow метан+ CO_2 . Представители родов *Eubacterium* и *Pseudoramibacter* входят в состав **нормальной микрофлоры** ротовой полости, а также кишечного тракта человека и животных. Ряд видов в составе **микробного сообщества** (р.р. *Eubacterium*, *Pseudoramibacter*, *Fusobacterium*, *Bacteroides* и др) являются причиной **гингивитов**, воспаления мягких околозубных тканей, **кариеса**. *Pseudoramibacter alactolyticus* изолирован от пациентов с различными инфекциями, включая гнойные **плевриты**, **абсцессы** кишечного тракта, головного мозга, легких, ротовой полости, постоперационных ран.

Семейство «Gracilibacteraceae» представлено единственным видом *Gracilibacter thermotolerans*. Короткие или искривленные палочки. **Полиморфны**. Единичные или в цепочках. Имеют **грамположительный морфотип**. В **липидах** доминируют остатки C_{15} - C_{17} – жирных кислот с разветвленной цепью в изо- и анте-конфигурациях ($\text{C}_{15:0\text{iso}}$, $\text{C}_{15:0\text{ante}}$, $\text{C}_{17:0\text{iso}}$), а также неразветвленная насыщенная C_{16} -жирная кислота в изо-конфигурации ($\text{C}_{16:0\text{iso}}$). **Эндоспores** не образуют. Подвижны с помощью **жгутиков**. **Термотолерантны** (t_{opt} – 42–47°C). Растут в интервале pH от 6,0 до 8,25 (pH_{opt} – 6,8–7,7). **Облигатные анаэробы**. **Хемоорганогетеротрофы**. Требуют для роста и развития **дрожжевой экстракт**. В присутствии 0,02% дрожжевого экстракта ферментируют **мальтозу**, **сахарозу**, **арабинозу**, **фруктозу**, **галактозу**, **маннозу**, **ксилозу**, **маннитол** и **сорбитол**. Основными конечными продуктами при ферментации глюкозы являются ацетат, лактат и этанол. Не растут на H_2/CO_2 . Содержание **гуанина** и **цитозина** в **ДНК** составляет 43 мол. %. Местообитание не известно. Типовой штамм изолирован из влажной почвы. По результатам анализа «природной» рДНК представители этого семейства распространены в различных **эконишах**, включая метаногенные **консорции**, почвы под посевами риса, месторождения нефти и т.п.

Семейство «Heliobacteriaceae» включает четыре рода *Heliobacterium*, *Heliobacillus*, *Heliophilum* и *Heliorestis*. Имеют клетки в форме прямых коротких

или длинных, слегка искривленных палочек, а также в виде спиралей длиной до 20 мкм. Единичные или собраны в пакеты по 8–16 клеток (род *Heliophilum*). Обладают **грамотрицательным морфотипом** (кроме *Heliophilum fasciatum*). **Муреин** содержит L,L-диаминопимелиновую кислоту вместо мезодиаминопимелиновой. **Подвижны по типу скольжения** (некоторые виды *Heliobacterium*) или с помощью **жгутиков** – латеральных, полярных, субполярных (род *Heliophilum*) или перитрихиальных. Клетки, объединенные в пакеты (род *Heliophilum*), перемещаются с помощью жгутиков как единое целое. **Нейтрофилы** ($pH_{opt} - 7,0$) или **алкалифилы** (род *Heliorestis*, $pH_{opt} - 8,5-9,0$), растущие только в интервале pH от 8,0 до 10,5. Оптимальная температура роста для большинства бактерий лежит в диапазоне от 37 до 42°C (у *Heliobacterium modesticaldum* – 52°C); для алкалифилов $t_{opt} - 25-35^{\circ}C$. **Облигатные анаэробы**. **Фототрофы с реакционным центром RCI-типа**, в который входят **бактериохлорофилл g** и гидроксихлорофилл a. Имеют только одну маленькую **антенну реакционного центра**, содержащую 35 молекул бактериохлорофилла g. **Фотосинтетический аппарат локализован в цитоплазматической мембране**. **Каротиноиды** представлены C_{30} – производными нейроспорина. Из переносчиков **электронов** обнаружены **цитохромы c, bc₁** и менахиноны. Гелиобактерии предпочитают **фотогетеротрофный** образ жизни. Ассимилируют небольшое число органических субстратов (ацетат, лактат, малат, **пируват**, пропионат, бутират, **глюкоза**, рибоза, **дрожжевой экстракт**, гидролизат **казеина**) в зависимости от видовой принадлежности. В качестве **доноров электронов** для получения **восстановительных эквивалентов** используют восстановленные соединения серы и H₂. У некоторых видов показана сульфатредукция ассимиляционная (р.р. *Heliophilum*, *Heliorestis*). В темноте растут как **хемоорганогетеротрофы**. Энергию получают за счет **серного дыхания**, окисляя органические соединения, или **брожения**, ферментируя пируват с образованием ацетата. Все тестированные виды способны к **диазотрофии**. Многим для роста требуется биотин. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 45–57 мол. %.

Главной экологической нишей для членов семейства «*Heliobacteriaceae*» является почва, содовые озера, термальные источники; выделены из почвы под посевами риса и почвы в зоне вулканической активности.

Семейство «Lachnospiraceae» описано на основе филогенетического анализа 16SpPHK и является монофилетической группой. Состоит из девятнадцати родов, из которых рода *Acetitamaculum*, *Anaerostipes*, *Bryantella*, *Catonella*, *Johnsonella*, *Lachnobacterium*, *Moryella*, *Oribacterium*, *Parasporobacterium*, *Shuttleworthia*, *Sporobacterium*, *Syntrophococcus* содержат один вид, рода *Lachnospira*, *Dorea*, *Hespellia*, *Pseudobutyrvibrio*, *Roseburia* – два вида, а рода *Butyrvibrio*, *Coprococcus* – три вида. Семейство включает морфологически разнообразные бактерии – прямые или изогнутые, короткие или длинные палочки. Могут иметь клетки нитевидной (род *Lachnobacterium*), спиральной (род *Lachnospira*), овальной (род *Oribacterium*) или сферической (р.р. *Coprococcus*, *Syn-*

trophococcus) форм. Единичные, в парах, коротких цепочках либо в небольших агрегатах. Обладают **грамположительным морфотипом**. **Муреин** А-типа (у тестированных видов). Терминальные **эндоспоры** формируют *Sporobacterium olearium* и *Lachnospira multipara*. Многие штаммы *Butyrivibrio fibrisolvens* синтезируют **капсулу** полисахаридной природы. В клетках *Butyrivibrio fibrisolvens* присутствуют **плазмиды**, несущие ген *tet(W)*, детерминирующий устойчивость бактерий к тетрациклину. Отмечена свободная циркуляция гена *tet(W)* между штаммами *B.fibrisolvens*. Члены семейства «*Lachnospiraceae*» неподвижны или подвижны, в зависимости от вида, с помощью полярных, субполярных или латеральных **жгутиков**. **Мезофилы** (t_{opt} – 35–38°C). **Нейтрофилы**. **Облигатные анаэробы**. Оксидаза- и каталаза-отрицательны. Большинство представителей семейства «*Lachnospiraceae*» являются **хемоорганогетеротрофами**. Получают энергию за счет **брожения**. В зависимости от видовой принадлежности ферментируют разнообразные соединения в различных сочетаниях. Способны утилизировать: **глюкозу, сахарозу, галактозу, фруктозу, целлобиозу, мальтозу, лактозу, маннозу, рибозу, ксилозу, трегалозу, сорбитол, глицерол, пируват** и т.п. В качестве конечных продуктов, в зависимости от метаболических возможностей, образуют в разных соотношениях и сочетаниях ацетат, формиат, бутират, лактат, сукцинат, этанол, пропионат, CO_2 и H_2 . Пектинолитической активностью обладают *Lachnospira multipara*, *L.pectinoschiza*, *Butyrivibrio fibrisolvens*, которые играют важную роль в переваривании **пектина** и полигалактурановой кислоты в **рубце** жвачных животных. Гомоацетатное брожение с образованием ацетата в качестве единственного продукта ферментации глюкозы осуществляют *Bryantella formatexigens*. **Автотрофный ацетогенез** характерен для *Acetivomaculum ruminis*. Все штаммы этого вида при **хемолитоавтотрофном** типе питания испльзуют в качестве **доноров** электронов H_2 для восстановления CO , CO_2 и формиата через ацетил-КоА путь (путь Вуда-Льюнгдала) в ацетат. При переходе на **хемоорганотрофный** тип метаболизма ферментируют глюкозу, целлобиозу, фруктозу, эскулин, а также метоксилированные ароматические кислоты – ферулиновую, сириговую и ванильную с образованием ацетата. Некоторые виды (р.р. *Sporobacterium*, *Parasporobacterium*) используют в качестве источника углерода и энергии обширный круг метоксилированных ароматических кислот и их производных в присутствии H_2S (сириговая, ферулиновая, ванильная, 3,4,5-триметобензойная, 3,4,5-триметокси-фенилпропионовая, 5-гидроксиванильная и др.), трансформируя их, в конечном итоге, в ацетат или ацетат и бутират, с образованием диметилсульфида и меркаптана. Эти бактерии наряду с ароматическими соединениями могут утилизировать **углеводы**. Род *Syntrophococcus* окисляет сахара в ацетат в синтрофной ассоциации с **метаноархеями**, или когда в среде присутствуют формиат, либо метоксибензоаты в качестве электронакцепторной системы.

Многие представители семейства «*Lachnospiraceae*» (р.р. *Lachnospira*, *Acetivomaculum*, *Butyrivibrio*, *Lachnobacterium*, *Pseudobutyrvibrio*) входят в состав **микробных сообществ**, заселяющих **рубец** жвачных животных и осущест-

вляющих деградацию растительного материала. Они эффективно сбрасывают различные органические соединения с образованием ацетата, бутирата и, в меньших количествах, формиата, которые являются основным энергетическим материалом в питании травоядных животных. Ряд видов обитают в ротовой полости и респираторном тракте человека (род *Oribacterium*), в кишечном тракте теплокровных животных (р.р. *Dorea*, *Roseburia*), а также изолируются из экскрементов человека (р.р. *Bryantella*, *Anaerostipes*, *Coprococcus*) и животных (род *Hespellia*). Некоторые бактерии имеют отношение к патологии человека и выделяются при **одонтогенных заболеваниях** (р.р. *Catonella*, *Johnsonella*, *Shuttleworthia*), а также **остеомиелитах, абсцессах** мягких тканей и брюшной полости (род *Moryella*). **Сапротрофная** бактерия *Parasporobacterium paucivirans* выделена из осадков **озера эвтрофного**.

Семейство Peptococcaceae состоит из трех филогенетических групп. Первый монофилетический кластер сформирован из родов *Peptococcus*, *Dehalobacter*, *Desulfotobacterium*, *Desulfonispora*, *Desulfosporosinus* и *Syntrophobotulus*, и, вероятно, является *Peptococcaceae stricto sensu*. По результатам анализа 16S рРНК недавно ряд видов рода *Peptococcus*, изолированных из вагины, ротовой полости человека, кишечника человека и животных, выделены в семейство XI *Insentae Sedis* и реклассифицированы как роды *Anaerococcus*, *Peptoniphilus*, *Finegoldia* и *Parvimonas*. Вторая группа включает рода *Cryptanaerobacter*, *Pelotomaculum*, *Desulfotomaculum* и *Sporotomaculum*. Последний род недавно перенесен в семейство *Thermoanaerobacteriaceae*, но тем не менее рассматривается во втором издании руководства Берджи по систематике бактерий в составе семейства *Peptococcaceae*. Два вида – *Desulfotomaculum orientis* и *D. auripigmentum* переведены в новый таксон и реклассифицированы как *Desulfosporosinus orientis* и *Desulfosporosinus auripigmenti* соответственно. Третий кластер включает только один род *Thermincola* с неясной таксономической позицией и слабыми связями с *Peptococcaceae stricto sensu*. Члены семейства *Peptococcaceae* представлены прямыми или искривленными палочками, редко кокковидными клетками (род *Peptococcus*). Единичные, в парах, коротких цепочках, тетрадах или небольших агрегатах неопределенной формы. Деление **бинарно-эквивалентное** в одной или двух плоскостях. Обладают **грамположительным морфотипом**; известны штаммы с **грамотрицательным морфотипом** (род *Desulfotobacterium*). **Мурен** А-типа. У некоторых обнаружен **S-слой** с гексогональной симметрией (р.р. *Dehalobacter*, *Desulfosporosinus*). За исключением видов из родов *Peptococcus*, *Cryptanaerobacter* и *Dehalobacter* остальные члены семейства формируют **эндоспоры**. Неподвижны или подвижны с помощью **жгутиков**. **Мезофилы** (t_{opt} – 25–37°C) или **термофилы** с оптимальной температурой роста в диапазоне от 50 до 60°C (род *Thermincola*, или некоторые виды из родов *Desulfotomaculum* и *Pelotomaculum*). **Нейтрофилы** и умеренные **алкалофилы**. Все виды – **облигатные анаэробы**. Среди членов семейства *Peptococcaceae* известны виды с различными типами **метаболизма**. Одни, являясь **хемоорганогетеротрофами**, получают энергию за счет **броже-**

ния, ферментируя **пептон** и **аминокислоты** с образованием ацетата, бутирата, изокапроата (род *Peptococcus*) или сбразивая таурин с образованием ацетата, NH_3 и S_2O_3^- (род *Desulfonispora*). Другие живут в **синтрофных** ассоциациях (на основе межвидового переноса H_2 и формиата) с гидрогенотрофными **метаноархеями** (*Methanospirillum hungatei*) или ацетогенами (*Acetobacterium woodii*), ферментируя такие субстраты, как гликолат (род *Syntrophobotulus*), бутират, кротонат, бензоат (*Sporotomaculum syntrophicum*), либо 3-гидроксибензоат, орто-фталат, 3-фенилпропионат и другие (род *Pelotomaculum*). Некоторые виды из рода *Pelotomaculum* осуществляют **анаэробное дыхание**, используя в качестве **доноров** электронов лактат, этанол, пропионат, а в качестве **акцептора** электронов – фумарат, который восстанавливается до сукцината. Необычный тип анаэробного дыхания, когда акцептором электронов выступают фенол или 4-гидроксибензоат, осуществляет род *Pelotomaculum*. Для бактерий из родов *Dehalobacter* и *Desulfitobacterium* характерен процесс **галореспирации** (анаэробное дыхание), когда в качестве терминальных акцепторов используются галогенсодержащие ароматические и алифатические соединения. Многие из таких веществ образуются в абиотических и биотических процессах и крайне токсичны. Причем токсичность галогенсодержащих веществ прямо пропорциональна числу заместителей (I, Br, Cl, F) в молекуле. При галореспирации имеет место **дегалогенирование**, т.е. отнятие атомов хлора, брома или фтора от молекулы, в результате чего образуются соединения менее токсичные, чем исходные. Способные к дегалореспирации **хемолитогетеротрофы** растут только на молекулярном водороде и используют в качестве терминальных акцепторов либо трихлорэтаны и тетрахлорэтаны (род *Dehalobacter*, продукт дегалогенирования цис-1,2-дихлорэтан), либо хлорфенолы, хлорбензолы, хлорэтаны и их производные (род *Desulfitobacterium*). Терминальными акцепторами электронов для ряда **хемолитотрофов** из рода *Desulfitobacterium*, утилизирующих H_2 , могут также служить S^0 , SO_3^{2-} , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$, N_3^- , Mn(IV), Fe(III), Cr(VI), фумарат, аланин-3-сульфонат, 2-гидроксиэтансульфонат и другие. В отсутствии неорганических акцепторов электронов *Desulfitobacterium dehalogenans* ферментирует пируват с образованием ацетата, лактата и CO_2 , получая энергию за счет брожения. Хемоорганогетеротрофы из рода *Desulfitobacterium* при **аэробном дыхании**, в зависимости от видовой принадлежности, используют в разных сочетаниях в качестве энергетических субстратов малат, лактат, фумарат, сукцинат, пируват, бутират, этанол, бутанол, а в качестве акцепторов электронов – Fe(III), Cr(VI), $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$, хлорбензолы, трихлорэтан и другие соединения. Вид *Desulfitobacterium chlororespirans* способен дегалогенировать некоторые йод- и бромсодержащие ароматические **гербициды**. *Desulfitobacterium metallireducens* осуществляет **арсенатное дыхание**. Термофилы из рода *Thermotoga* живут как **хемолитоавтотрофы**, если H_2 является энергоносителем, Fe(III) – акцептором электронов, а CO_2 – источником углерода. В присутствии ацетата растут хемоорганогетеротрофно, восстанавливая металлы с переходной валентностью – Mn(IV) и Fe(III). Хемолитогетеротрофы (некоторые штаммы

рода *Thermincola* окисляют CO_2 молекулярным водородом и используют ацетат как источник углерода. Бактерии из рода *Desulfotomaculum* (22 вида) сочетают **хемоорганотрофию** или **хемолитотрофию** с **конструктивным метаболизмом** как **гетеротрофного**, так и **автотрофного** типов. В зависимости от видовой принадлежности энергию получают за счет **сульфатного дыхания**, либо **брожения**, ферментируя **глюкозу**, **фруктозу**, **лактат**, **пируват** и другие **углеводы**, с образованием различных продуктов (например, пируват с образованием ацетата, малат – сукцината, пропионата и ацетата). При хемолитотрофном росте *Desulfotomaculum* основным энергоносителем является H_2 . Некоторые виды в процессе сульфатредукции могут окислять CO молекулярным водородом. Помимо SO_4^{2-} конечными акцепторами электронов, при анаэробном дыхании, могут служить S^0 , SO_3^- , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$. Вид *Desulfosporinus auripigmentum* осуществляет **арсенатное** и **селенатное дыхание**. У многих представителей семейства *Peptococcaceae* выявлена способность к **дiazотрофии**. У тестированных видов (р.р. *Dehalobacter*, *Desulfosporosinus*, *Desulfotomaculum*, *Pelotomaculum*) основным **хиноном** является менахинон-7, иногда совместно с менахиноном-8 или менахиноном-9 или менахиноном-5. У некоторых видов (р.р. *Dehalobacter*, *Desulfotomaculum*, *Desulfosporosinus*) найдены **цитохромы** с и b.

Члены семейства *Peptococcaceae* широко распространены в пресных водах, морских и пресноводных донных осадках, илах **сточных вод**, болотах, наземных горячих источниках, почвах, на рисовых полях, в почвенных компостах, пластовых водах нефтяных разработок, а также кишечнике человека (род *Peptococcus*). Часто изолируются из метаногенных **консорциев** некоторых испорченных продуктов, **метантенков**, **микробных матов**, вагины и пупка человека, кишечника термитов, экскрементов человека, горячих сольфатарных полей.

Семейство «*Peptostreptococcaceae*» ранее было представлено 12 родами, но по результатам анализа 16S рРНК многие члены этого семейства были реклассифицированы как члены родов *Anaerococcus*, *Peptoniphilus*, *Fingoldia*, *Micromonas*, *Gallicola*, *Slackia*, *Ruminococcus* и *Atopobium*. Сегодня семейство *Peptostreptococcaceae* охватывает три монофилетических рода – *Peptostreptococcus*, *Filifactor* и *Tepidibacter*, которые представлены кокками, прямыми или слегка искривленными палочками, либо клетками в виде нитей длиной от 24 до 30 мкм (род *Filifactor*). В парах, коротких цепочках, либо небольших скоплениях (род *Peptostreptococcus*) сферической или неправильной формы. Имеют **грамположительный морфотип**. **Муреин** А-типа. Образуют **эндоспоры** (род *Tepidibacter*, некоторые штаммы из рода *Filifactor*). Неподвижные или подвижные (род *Tepidibacter*) с помощью перитрихальных **жгутиков**. Некоторые виды (род *Filifactor*) подвижны за счет **фимбрий** IV типа (**твитчинг**). **Мезофилы** (t_{opt} – 30–37°C) или **термофилы** (род *Tepidibacter*) с оптимальной температурой роста 50°C. **Нейтрофилы**. **Облигатные** или **факультативные анаэробы**. **Хемоорганогетеротрофы**. Ферментируют пептон и аминокислоты с образованием ацетата, бутирата, изобутирата, капроновой и изокапро-

новой кислот. Продуцируют кислоты при ферментации **глюкозы** и **маннозы** (род *Peptostreptococcus*). Члены рода *Tepidibacter* утилизируют триптон, **казеин**, **пептон**, **дрожжевой экстракт**, а также осуществляют сопряженное сбраживание пары **аминокислот** – амин+пролин (**реакция Стикланда**). Ферментируют **глюкозу**, **мальтозу**, **пируват** в присутствии дрожжевого экстракта с образованием ацетата и этанола как основных продуктов.

Представители семейства «*Peptostreptococcaceae*» выделены из кишечника, вагины, различных **абсцессов** на теле человека (род *Peptostreptococcus*), из ротовой полости людей с **гингивитами** и **периодонтитами**, ротовой полости кошек, подкожных абсцессов кошек (род *Filifactor*), а также глубоководных гидротермальных вентов в Тихом и Атлантическом океанах. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 28–43 мол. %.

Семейство «*Ruminococcaceae*» по результатам анализа 16S рРНК является монофилетической линией, охватывающей 11 родов: *Ruminococcus* (типовой род), *Acetanaerobacterium*, *Acetivibrio*, *Anaerofilum*, *Anaerotruncus*, *Faecalibacterium*, *Fastidiosipila*, *Oscillospira*, *Papillibacter*, *Sporobacter*, *Subdoligranulum*. Кокки, либо, прямые тонкие или слегка искривленные палочки различной длины (от 2 до 14 мкм). Редко – нитевидные клетки (род *Anaerofilum*, длина 30 мкм). Единственный представитель рода *Oscillospira* – вид *O. guilliermondii* имеет клетки в форме крупных дисков или нитей (3–6 мкм в диаметре и 10–40 мкм в длину). Клетки разных видов ассоциированы в пары, триплеты, короткие или длинные цепочки (до 40 клеток). Обладают **грамположительным морфотипом**. **Муреин** А-типа. У рода *Sporobacter* присутствует **S-слой**. Неподвижны или подвижны с помощью **жгутиков** (р.р. *Acetanaerobacterium*, *Acetivibrio*, *Anaerofilum*, *Oscillospira*, *Sporobacter*). Часть видов формирует **эндоспоры** (р.р. *Anaerotruncus*, *Oscillospira*, *Sporobacter*). **Мезофилы** (t_{opt} – 32–37°C). **Нейтрофилы** (pH_{opt} – 6,7–7,4). **Облигатные анаэробы**. Каталаза- и оксидаза-отрицательны. **Хемоорганогетеротрофы**. Многие получают энергию за счет **брожения**. Спектр органических соединений, используемых в качестве источника углерода и энергии, определяется видовой принадлежностью бактерий. Ферментируют **глюкозу**, **лактозу**, **маннозу**, раффинозу, 3-метил-D-глюкозу, **N-ацетилглюкозамин**, **маннитол**, сорбитол, салицин, **пируват** и другие соединения с образованием в качестве конечных продуктов в различных сочетаниях и соотношениях: ацетата, формиата, сукцината, лактата, бутирата, этанола, 2,3-бутандиола, CO₂ и H₂. Некоторые виды утилизируют **целлюлозу** и **гемицеллюлозу** (р.р. *Ruminococcus*, *Acetivibrio*), эскулин, **желатин** (р.р. *Acetanaerobacterium*, *Subdoligranulum*), **крахмал** (род *Faecalibacterium*). Циннамат метаболизируется с образованием 3-фенилпропионата, бензоата и ацетата (род *Acetivibrio*). Род *Anaerotruncus* метаболизирует **пептон** и **дрожжевой экстракт** с образованием ацетата и бутирата в качестве конечных продуктов. Единственный вид рода *Papillibacter* – *P. cinnamivorans* – утилизирует только определенные метоксилированные ароматические кислоты (циннамат, 3-метоксициннамат, 4-метоксициннамат) и кротонат, трансфор-

мируя их в зависимости от исходного субстрата в ацетат и другие продукты (3-метоксибензоат, 4-метоксибензоат, бутират). Род *Sporobacter* окисляет более широкий круг метоксилированных ароматических соединений, включая 3,4,5-триметоксициннамат, сипарат (3,5-диметокси-4-гидроксициннамат), 3,4-диметоксициннамат, 3,4,5-триметоксибензоат, фирулат, сириглат (3,4-диметокси-4-гидроксибензоат) и ванилат (4-гидрокси-3-метоксибензоат) только в присутствии H_2S и цистеина, которые акцептируют метильную группу. В результате в качестве промежуточных продуктов метаболизма образуются диметилсульфид и метилмеркаптан, а одним из главных продуктов является ацетат. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 32,9–57 мол. %.

Представители семейства «*Ruminococcaceae*» изолированы из экскрементов человека и животных (р.р. *Ruminococcus*, *Anaerotruncus*, *Faecalibacterium*, *Subdoligranulum*), слепой кишки теплокровных (род *Ruminococcus*), **крови** человека (р.р. *Anaerotruncus*, *Fastidiosipila*), **активного ила** очистных сооружений (р.р. *Anaerofilum*, *Acetivibrio*, *Papillibacter*), отходов фабрики по производству бумаги (*Acetanaerobacterium*). Гигантские бактерии *Oscillospira guilliermondii* заселяют **рубец** и кишечный тракт травоядных животных. **Популяция** бактерий в рубце может быть организована в подвижные **трихомы**, состоящие из множества плотно упакованных дисковидных клеток, имеющих латеральные жгутики. В пищеварительном тракте травоядных животных бактерии прикреплены к стенкам растительных клеток. В чистой культуре не получены. Вносят определенный вклад в ферментацию растительной массы в рубце. Эндобионтами древесных термитов являются *Sporobacter termitidis*. Они входят в состав **микробного сообщества**, заселяющего заднюю кишку термитов *Nasutitermus lujae* и участвуют в разложении некоторых компонентов **лигнина**, окисляя метоксиароматические соединения главным образом в ацетат и диметилсульфид. К важнейшим обитателям рубца травоядных животных относятся бактерии рода *Ruminococcus*. Они осуществляют сбраживание целлюлозы и гемицеллюлозы, а также гидролиз **пектина**, обеспечивая тем самым оптимальное питание животных-хозяев.

Семейство *Syntrophomonadaceae* представлено близкими в филогенетическом отношении родами *Syntrophomonas*, *Pelospora*, *Syntrophospora*, *Syntrophothermus* и *Thermosyntropha*. Прямые или искривленные палочки размером 0,3–1х2–8 мкм. Склонны к **полиморфизму** (род *Thermosyntropha*). Единичные, в парах или коротких цепочках. В состав семейства входят бактерии с **грамположительным морфотипом** и с **грамотрицательным морфотипом** (род *Syntrophomonas*). **Муреин** А-типа (мезо-диаминопимелиновая кислота). **Эндоспоры** образуют бактерии из родов *Pelospora*, *Syntrophospora*, а также вид *Syntrophomonas erecta* subsp. *sporosyntropha*. Некоторые **штаммы** формируют эндоспоры только в **синтрофной** ассоциации. Неподвижные или подвижные с помощью **жгутиков** (р.р. *Syntrophothermus*, *Pelospora*, *Syntrophomonas*). При благоприятных условиях для ряда видов отмечен подтягивающий тип подвижности – **твитчинг**. Деление **бинарно-эквивалентное**. Накапливают в цитоплазме

ме поли- β -оксиалканоаты – резервный источник энергии (род *Syntrophomonas*). **Мезофилы** ($t_{\text{opt}} - 27-37^{\circ}\text{C}$) либо **термофилы** с оптимальной температурой роста 55°C (род *Syntrophothermus*) или $60-66^{\circ}\text{C}$ (род *Thermosyntropha*). **Нейтрофилы** ($\text{pH}_{\text{opt}} - 7,0-7,3$). **Облигатные анаэробы**. Каталаза- и оксидаза-отрицательны. **Хемоорганогетеротрофы**. Большинство членов семейства *Syntrophomonadaceae* (исключение род *Pelospora*) в зависимости от видовой принадлежности осуществляют в синтрофной ассоциации с гидрогенотрофными **метеноархеями** из родов *Methanospirillum* и *Methanobacterium* **β -окисление жирных кислот** – разветвленных и неразветвленных, с четным или нечетным числом атомов углерода ($\text{C}_4 - \text{C}_{18}$) в молекуле. В зависимости от источника углерода и энергии деградация жирных кислот в синтрофной ассоциации происходит с образованием различных продуктов – ацетата, пропионата, бутирата, формиата, H_2 . В синтрофной культуре также возможна утилизация 2-метилпропионата с образованием бутирата (род *Syntrophothermus*). Члены рода *Thermosyntropha* способны осуществлять β -окисление жирных кислот не только в сообществе с *Methanothermobacter thermalcaliphilum*, но и в ко-культуре с H_2 -утилизирующими сульфатредуцирующими бактериями *Desulfotomaculum nigrificans*, растущими при pH 8,0. В чистой культуре виды утилизируют, только кротонат (иногда, **пептон**) в качестве источника углерода и энергии. Продуктами ферментации кротоната являются ацетат и бутират (в соотношении 1:1 или 1:2). Единственный вид рода *Pelospora* – *P. glutarica* – растет без участия гидрогенотрофных партнеров, превращая глутарат, метилсукцинат и сукцинат в соответствующие соединения. Продуктами ферментации глутарата служат бутират, изобутират и CO_2 . Сукцинат и метилсукцинат в реакции электрогенного декарбоксилирования преобразуются через метилмалонил-КоА путь в пропионат. Электрогенное **декарбоксилирование** субстрата сопряжено с действием Na^+ -транспортера благодаря чему энергия запасается в форме **Smf**, а потом расходуется на синтез **АТФ**. Содержание **гуанина** и **цитозина** в **ДНК** составляет 37–48 мол.%.

Члены семейства *Syntrophomonadaceae* выделены из анаэробных **экосистем**, таких как пресноводные и морские осадки, почва рисовых полей, сточные воды, **активный ил** метантенка, **рубец** травоядных животных, а также щелочные горячие источники (Кения).

Семейство Veillonellaceae описано на основе филогенетического анализа 16S рНК и является монофилетическим. Включает двадцать шесть родов: *Acetonema*, *Acidaminococcus*, *Allisonella*, *Anaeroarcus*, *Anaeroglobus*, *Anaeromusa*, *Anaerosinus*, *Anaerovibrio*, *Centipeda*, *Dendrosporobacter*, *Dialister*, *Megasphaera*, *Mitsuokella*, *Pestinatus*, *Phascolarctobacterium*, *Propionispira*, *Propionispora*, *Quinella*, *Schwartzia*, *Selenomonas*, *Sporomusa*, *Succiniclasticum*, *Succinispira*, *Thermosinus*, *Zymophilus* и *Veillonella* (типовой род). Морфологически разнообразны. Многие имеют форму прямых или искривленных палочек, иногда в виде полумесяца (р.р. *Selenomonas*, *Sporomusa*). У некоторых видов клетки ветвящиеся (р.р. *Phascolarctobacterium*, *Succiniclasticum*), кокковидные, овальные, S-образные или спиральные от 3 до 30 мкм в длину (р.р. *Anaerosinus*, *Cent-*

tipeda, *Propionispira*, *Succinispira*). Нитевидные клетки длиной до 50–60 мкм характерны для родов *Acetonema* и *Pestinus*. Единичные, в парах, коротких цепочках или агрегатах, неопределенной формы (р.р. *Mitsuokella*, *Succiniclasticum*). Все члены семейства обладают **грамотрицательным морфотипом**. Липид F является характерным компонентом **клеточной оболочки**. **Муреин А-типа** (мезо-диаминопимелиновая кислота). **Эндоспоры** образуют только члены родов *Propionispora*, *Sporomusa*, *Dendrosporobacter*. Розовые и красные флуоресцирующие **пигменты** продуцирует род *Veillonella*. Неподвижны или подвижны с помощью **жгутиков**, которые у ряда видов иногда прикреплены к вогнутой стороне клетки (р.р. *Propionispira*, *Quinella*, *Sporomusa* и др.). **Мезофилы** с оптимальной температурой роста в интервале 28–39°C или **термофилы** (род *Thermosinus*, $t_{opt} - 60^\circ\text{C}$). Оптимум pH для роста многих бактерий лежит в диапазоне от 6,0 до 7,8. **Облигатные анаэробы**. Большинство видов являются **хемоорганогетеротрофами** и получают энергию за счет **брожения**. В зависимости от видовой принадлежности ферментируют разнообразные сахара, органические кислоты и **спирты** с образованием, в качестве главных конечных продуктов, ацетата, пропионата, бутирата, сукцината, лактата, CO_2 и H_2 в различных сочетаниях и соотношениях. Ряд видов метаболизируют только узкий круг соединений: полиолы, например, **маннитол**, сорбитол, ксилитол (род *Propionispora*); органические кислоты (**пируват**, цитрат, оксалоацетат, сукцинат, фумарат) и **аминокислоты**, например, глутамат, аспартат (род *Succinispira*); сукцинат (р.р. *Schwartzia*, *Succiniclasticum*); **глицерол** и диолеин (род *Anaerosinus*); глицерол, лактат, рибозу, фруктозу (род *Anaerovibrio*); глутамат, цитрат, транс-аконитат (род *Acidaminococcus*); глутамат и аспартат (род *Anaeromusa*), продуцируя в зависимости от исходного **субстрата** и метаболических возможностей организма в различных сочетаниях: ацетат, пропионат, формиат, малат, бутират и в небольших количествах – CO_2 , H_2 , NH_3 , сукцинат. Род *Allisonella* утилизирует гистидин как единственный источник энергии, продуцируя **гистамин** и CO_2 как конечные продукты. Представители двух родов – *Dendrosporobacter* и *Dialister* растут на пептонно-дрожжевой среде с добавлением фруктозы или **глюкозы** и образованием, в качестве основных продуктов, ацетата и пропионата. Бактерии из рода *Thermosinus* растут **хемолитотрофно** на CO , восстанавливая **сахарозу** или **лактозу** с образованием H_2 и CO_2 в эквимольных количествах. Способны к **селенатному дыханию**. Факультативные **хемолитоавтотрофы** из родов *Acetonema* и *Sporomusa* осуществляют **автотрофный ацетогенез**, утилизируя CO_2 по ацетил-КоА пути (путь Вуда-Льюнгдала) и синтезируя ацетат. **Донором электронов** при ацетогенезе служит H_2 . Энергия ассимилируется в форме **Pmf**, **Smf** и **АТФ**. Для синтеза ацетата ряд видов из рода *Sporomusa* используют О-метильные группы метоксилированных ароматических соединений (ванилат, сиригат, ферулат, триметоксициннамат, триметоксибензоат). Некоторые бактерии (р.р. *Succiniclasticum*, *Succinispira*, *Schwartzia*, *Selenomonas* и др.) получают энергию в форме Smf за

счет электрогенного **декарбоксилирования** экзогенных сукцината или малоната с образованием пропионата. Смf расходуется на синтез АТФ. *Propionispira arboris* и *Zymophilus raffinosivorans* фиксируют N₂.

Свободноживущие виды семейства *Veillonella* живут в речной воде, болотах, морских и пресных осадках, почве затопленных рисовых полей, очистных сооружениях, горячих наземных источниках (род *Thermosinus*), влажной древесине (р.р. *Propionispira*, *Zymophilus*). Многие являются комменсалами и обитают в гастроэнтеральном, урогенитальном и респираторном трактах человека и животных (р.р. *Veillonella*, *Acidaminococcus*, *Anaeroglobus*, *Megasphaera*, *Mitsuokella* и др.), **рубце** жвачных животных (р.р. *Quinella*, *Schwartzia*, *Succinoclasticum* и др.), кишечнике термитов (р.р. *Acetonema*, *Sporomusa*), а также в ротовой полости человека (р.р. *Centipeda*, *Dialister* и др.). Представители рода *Veillonella* колонизируют ротовую полость человека в первые три месяца его жизни и сосредоточены в составе **нормальной микрофлоры** на слизистой оболочке, языке и в зубном налете. Естественное обитание ряда видов неизвестно; они изолированы из экскрементов коала (род *Phascolarctobacterium*), испорченного пива (р.р. *Pectinatus*, *Megasphaera*), из сообществ микроорганизмов, осуществляющих деградацию полипропилена (род *Propionispora*) и глицерола (род *Anaerosinus*), из отходов фабрики по производству **крахмала** (род *Anaeromusa*). Некоторые бактерии (р.р. *Selenomonas*, *Mitsuokella*, *Megasphaera*, *Sporomusa* и др.) играют важную роль в питании травоядных животных. Они ответственны за сбраживание продуктов распада **полисахародов**, которые являются основными энергетическими субстратами жвачных, а также за гидролиз **липидов** (род *Anaerovibrio*). В семейство также входят организмы, которые в составе **микробных сообществ** ассоциированы с **менингитом**, **эндокардитом**, **остеомиелитом**, **бактериемией**, респираторными инфекциями детей (род *Veillonella*), **септициемией** (род *Selenomonas*), **гингивитами** и **периодонтитами** (р.р. *Centipeda*, *Dialister*, *Selenomonas*), **кариесом** (род *Megasphaera*), раневыми **инфекциями** (род *Dialister*), **абсцессами** (р.р. *Megasphaera*, *Dialister*).

Семейство XI *Incertae Sedis* содержит роды *Anaerococcus*, *Finegoldia*, *Gallicola*, *Helcococcus*, *Parvimonas*, *Peptoniphilus*, *Sedimentibacter* (ранее были размещены внутри семейства *Peptostreptococcaceae*), *Soehngenia*, *Sporanaerobacter*, *Tipedimicrobium* и *Tissierella*. Таксономический статус представленных родов до сих пор не определен, в связи с чем они и классифицированы внутри семейства *Incertae sedis*. Кокки или палочки (р.р. *Sedimentibacter*, *Soehngenia*, *Sporanaerobacter*, *Tissierella*) с **грамположительным морфотипом**. **Муреин А-типа** (**диаминокислота** в зависимости от вида – L-лизин, L-орнитин или мезо-диаминопимелиновая). Бактерии из родов *Sedimentibacter*, *Soehngenia*, *Sporanaerobacter* образуют **эндоспоры** с раздуванием **спорангия**. Неподвижны или подвижны с помощью **жгутиков**. **Мезофилы** (t_{opt} – 30–37°C). **Нейтрофилы** (pH_{opt} – 7,0–7,5). **Облигатные анаэробы** или **факультативные анаэробы** (род *Helcococcus*), редко аэротолерантные (род *Soehngenia*). **Хемоорганогетеротрофы**. Одни виды получают энергию за счет **брожения**,

ферментируя только **пептон** и **аминокислоты** (р.р. *Finegoldia*, *Gallicola*, *Parvimonas*, *Peptoniphilus*) с образованием главного продукта – ацетата. Другие способны ферментировать разнообразные субстраты: **пептиды**, **олигопептиды**, сахара, спирты, органические кислоты с образованием бутирата и лактата как основных продуктов (род *Anaerococcus*). Третьи – род *Sedimentibacter* – ферментируют **пируват** в ацетат и бутират или сбраживают аминокислоты в **реакции Стикленда**. Могут также декарбоксилировать 4-гидроксibenзоат и 3, 4-дегидроксибутират в фенол или катехол соответственно. Бактерия *Soehngenia saccharolytica* получает энергию не только за счет **брожения**, ферментируя, например, **глюкозу**, **фруктозу**, **пируват**, малат, **маннитол**, **целлюлозу**, **ксилан**, **крахмал**, но и за счет **анаэробного дыхания**, используя в качестве конечных **акцепторов** электронов SO_4^{2-} и $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$. Единственный вид рода *Sporanaerobacter* – *S. acetigenes* – утилизирует, в процессе брожения, сахара и аминокислоты с образованием ацетата, CO_2 и H_2 как основных продуктов, сбраживает аминокислоты в реакции Стикленда и восстанавливает S^0 до H_2S в присутствии сахаров и аминокислот, осуществляя **серное дыхание**. *Tissierella creatinini* и *T. creatinophila* метаболизируют креатин и креатинин в ацетат, NH_3 и CO_2 .

Представители семейства *XI Incertae sedis* выделены из анаэробных осадков водоемов (р.р. *Sedimentibacter*, *Soehngenia*), очистных сооружений (род *Sporanaerobacter*), а также входят в состав **нормальной микрофлоры** организма человека (род *Helcococcus*, некоторые штаммы). Многие рассматриваются как **оппортунистические патогены**. Изолируются из вагины, гноя (р.р. *Anaerococcus*, *Finegoldia* и др.), фекалий птиц (род *Gallicola*), ротовой полости (например, род *Parvimonas*), **абсцессов**, **крови** (род *Tissierella* и др.), молока овец, страдающих маститом (род *Helcococcus*).

Семейство XII Incertae Sedis представлено не образующими **эндоспор** палочковидными или кокковидными бактериями с **грамположительным морфотипом** (три рода). Единичные или в парах. Неподвижные (рр. *Acidaminobacter*, *Guggenheimella*) или подвижные с помощью **жгутиков** (род *Fusibacter*). **Мезофилы** (t_{opt} – 30–37°C). **Нейтрофилы** (pH_{opt} – 7,3) или **алкалифилы** (pH_{opt} – 8,0). **Галотолерантные** (рост имеет место в интервале концентраций NaCl от 0 до 10%). **Облигатные анаэробы**. **Хемоорганогетеротрофы**. *Fusibacter paucivorans* получают энергию за счет **брожения**, ферментируя целлобиозу, фруктозу, **глюкозу**, **маннитол** и **рибозу** в бутират, ацетат, CO_2 и H_2 , а также **анаэробного дыхания**, восстанавливая S^0 и $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ в H_2S в присутствии глюкозы. Главным источником энергии для *Acidaminobacter hydrogeniformans* являются **аминокислоты**, которые ферментируются с образованием ацетата как основного продукта. В **синтрофной** ассоциации с сульфатредуцирующими бактериями (род *Desulfovibrio*) или утилизирующими H_2 **архехями** (род *Methanospirillum*) используют обширный круг **субстратов**.

Выделены из вод нефтяных скважин (род *Fusibacter*) и анаэробных осадков **эстуариев** (род *Acidaminobacter*), тканей копыта коровы (род *Guggenheimella*).

Семейство XIII Incertae Sedis включает подвижные (род *Anaerovorax*) или неподвижные (род *Mogibacterium*) бактерии палочковидной формы с **грамположительным морфотипом**. Не формируют эндоспор. **Мезофилы. Нейтрофилы. Облигатные анаэробы. Хемоорганогетеротрофы**, получающие энергию за счет **брожения**. В качестве энергетических субстратов утилизируют путресцин, 4-аминобутират и 4-гидроксibuтират с образованием ацетата, бутирата, NH_4 и H_2 в разных сочетаниях, в зависимости от исходного субстрата (род *Anaerovorax*). Бактерии из рода *Mogibacterium* растут на пептонно-дрожжевой среде с добавлением **глюкозы**, продуцируя фенилаланин.

Обитают в аноксигенных пресноводных и морских осадках (род *Anaerovorax*), а также изолированы из слизистой ротовой полости, с языка, из пульпы и дентинных каналов зубов, десневых карманов, из гнойно-воспалительных очагов периодонта (род *Magibacterium*).

Семейство XIV Incertae Sedis содержит единственный род *Anaerobranca* (три вида). Клетки имеют форму палочек и обладают **грамположительным морфотипом**. Подвижны с помощью перитрихальных **жгутиков**. **Эндоспоры** не формируют, хотя некоторые **гены**, ответственные за споруляцию, в **геноме** присутствуют. **Термофилы** ($t_{\text{opt}} - 50-58^\circ\text{C}$). **Алкалифилы** ($\text{pH}_{\text{opt}} - 8,5-9,5$). **Облигатные анаэробы. Хемоорганогетеротрофы**. Окисляемыми субстратами, в зависимости от вида, служат **глюкоза, фруктоза, манноза, галактоза, рибоза, ксилоза, целлобиоза, лактоза, сахароза, целлюлоза, крахмал, пируват, глицерол, пептон, триптон, дрожжевой экстракт**. Энергию получают за счет **брожения**. Главным продуктом ферментации является ацетат. При **гетеротрофном** росте в зависимости от вида осуществляют **селенатное дыхание, серное дыхание, фумаратное дыхание и металлзависимое дыхание** (акцептором электронов служит Fe(III) в нерастворимом состоянии).

Выделены из геотермально разогретых полей в Северной Америке и на Африканском континенте, горячих источников (США), а также из озера в Кении ($\text{pH} - 9,0$; $t - 50^\circ\text{C}$).

Семейство XV Incertae Sedis состоит из родов *Aminobacterium*, *Aminomonas*, *Anaerobaculum*, *Dethiosulfovibrio* и *Thermanaerovibrio*, формирующих монофилетический кластер. Ранее были помещены в семейство *Syntrophomonadaceae*, однако в связи с тем, что все пять родов обладают низким сходством с типовым родом этого семейства, были в дальнейшем вполне оправданно реклассифицированы. Представлены прямыми или искривленными палочками, либо вибриоидными клетками (род *Dethiosulfovibrio*). Единичные или в парах. Имеют **грамположительный** (род *Aminobacterium*) или **грамотрицательный морфотипы**. **S-слой** обнаружен у рода *Aminobacterium*. Не образуют **эндоспор**. Неподвижные или подвижные с помощью **жгутиков**. **Мезофилы** ($t_{\text{opt}} - 28-42^\circ\text{C}$) или **термофилы** с оптимальной температурой роста в интервале от 55 до 65°C (р.р. *Anaerobaculum*, *Thermanaerovibrio*). **Нейтрофилы** ($\text{pH}_{\text{opt}} - 6,5-7,3$). **Облигатные анаэробы. Хемоорганогетеротрофы**. Члены всех пяти родов в качестве источника энергии утилизируют **пептиды** и/или

определенный круг **аминокислот** с образованием в качестве основного продукта ацетата. Такие аминокислоты как, например, аланин, глутамин, валин, лейцин бактерии (исключение – род *Anaerobaculum*) способны окислять только в **синтрофной** ассоциации с H_2 -использующими **метаноархеями** (*Methanobacterium formicicum* и др.). Помимо аминокислот и пептидов ряд видов (р.р. *Anaerobaculum*, *Thermanaerovibrio*) метаболизируют сахара и органические кислоты с продуцированием ацетата, H_2 , CO_2 , этанола в различных сочетаниях, в зависимости от вида. Энергию получают за счет **брожения**, а также **анаэробного дыхания** (р.р. *Anaerobaculum*, *Dethiosulfovibrio*). Конечными акцепторами электронов служат тиосульфат $S_2O_3^{2-}$ и S^0 (**серное дыхание**). К **хемолитотрофии** способны только виды рода *Thermanaerovibrio*, использующие в качестве **донора электронов** H_2 , а **акцептора электронов** – S^0 .

Изолированы из осадков **сточных вод**, пластовых вод нефтяных месторождений, **метантенков**, термофильных цианобактериальных матов, серного мата «*Thiodendron*» (в **консорции** со спирохетами), обитающего в минеральном источнике и в зоне **литорали** (Белое море).

Семейство XVI Incertae Sedis представлено одним родом *Carboxydocella* (два вида). Короткие прямые палочки. Единичные или в коротких цепочках (3–5 клеток). Подвижные с помощью **жгутиков**. Имеют **грамположительный морфотип**. Делятся **бинарно-эквивалентно**. *Carboxydocella sporoproducens* формирует эндоспоры. **Термофилы** ($t_{opt} = 58–60^\circ C$). **Нейтрофилы** ($pH_{opt} = 6,8–7,0$). **Хемолитоавтотрофы**, использующие CO как источник энергии в реакции $CO + H_2O \rightarrow CO_2 + H_2$. Относятся к группе **карбокситрофов**. Вид *Carboxydocella sporoproducens* способен к органогетеротрофии, утилизируя **дрожжевой экстракт**, **сахарозу** или **пируват** в присутствии N_2 в газовой фазе.

Обитают в горячих наземных источниках.

Семейство XVII Incertae Sedis включает два рода *Sulfobacillus* и *Themaerobacter*, которые представляют собой глубоко обособленную линию внутри филы *Firmicutes* или, возможно, даже новую **филу**. Прямые или слегка искривленные палочки. Единичные или в парах. Имеют **грамположительный морфотип**. Подвижны с помощью **жгутиков**. Образуют эндоспоры. Тем не менее в составе обоих родов встречаются неподвижные виды и штаммы, а также неспорообразующие формы. **Термофилы** с оптимальной температурой роста в интервале от 42 до $55^\circ C$ (род *Sulfobacillus*) и в диапазоне от 70 до $75^\circ C$ (род *Themaerobacter*). **Ацидофилы** (род *Sulfobacillus*, $pH_{opt} = 1,9–2,4$), а также **нейтрофилы** и **алкалофилы** (род *Themaerobacter*, $pH_{opt} = 7,0–8,5$). **Облигатные аэробы**. Некоторые штаммы рода *Sulfobacillus* могут расти **анаэробно**, используя в качестве конечного **акцептора электронов** железа. Энергию получают за счет **аэробного дыхания**. **Хемоорганотрофы** (род *Themaerobacter*). Виды рода *Sulfobacillus* являются **миксотрофами** с ограниченным **автотрофным** и **хемогетеротрофным** ростом. При миксотрофном росте окисляют Fe^{2+} , S^0 , $S_2O_3^{2-}$, $S_4O_6^{2-}$ и сульфидные минералы в присутствии органических субстратов (**дрожжевой экстракт**, сахара и органические кислоты).

Широко распространены в кислых почвах, горячих источниках на суше, отвалах каменного угля, медно-цинковых месторождениях, урановых рудниках, золото-мышьяковом концентрате (род *Sulfobacillus*), осадках пресных вод, морских гидротермальных вентях (род *Themaerobacter*). Вид *T.marianensis* выделен из образца морского осадка, взятого на глубине 10897 м в Марианской впадине.

Семейство XVIII Incertae Sedis содержит один род *Symbiobacterium*, который по результатам анализа 16S рНК весьма отдален от других членов **фили Firmicutes**. Тонкие прямые палочки; единичные или в парах, имеют **грамтрицательный морфотип**. Образуют структуры, подобные **эндоспорам**. Подвижны с помощью **жгутиков**. **Термофилы** ($t_{\text{opt}} - 60^{\circ}\text{C}$). **Нейтрофилы** ($\text{pH}_{\text{opt}} - 7,5$). **Факультативные анаэробы**. Оптимальный рост наблюдается в ассоциации с термофилом *Geobacillus sp.* Партнер обеспечивает членов рода *Symbiobacterium* NH_3 **аминокислотами** и бикарбонатом.

Широко распространены в компостах, почве, кишечном тракте животных, кормах для животных. Изолированы из морских шельфов (Корея).

Семейство XIX Incertae Sedis включает один род *Acetoanaerobium* и один вид *Acetoanaerobium noterae*. Неспорообразующие палочки с **грамтрицательным морфотипом**. **Мезофилы** ($t_{\text{opt}} - 37^{\circ}\text{C}$). **Нейтрофилы**. **Облигатные анаэробы**. **Хемоорганогетеротрофы**, получающие энергию за счет **брожения**. Ферментируют **мальтозу** и **глюкозу**, продуцируя ацетат и пропионат как главные продукты. Некоторые штаммы – **хемолитоавтотрофы**, растут на H_2 и CO_2 в присутствии **дрожжевого экстракта**.

Выделены из осадка, собранного в зоне нефтяного месторождения.

Порядок II *Halanaerobiales* состоит из двух монофилетических семейств и одиннадцати родов.

Семейство Halanaerobiaceae содержит три рода *Halanaerobium*, *Halocella* и *Halothermothrix*. Имеют клетки в форме прямых или слегка изогнутых палочек с **грамтрицательным морфотипом**. **Муреин А-типа**. **Эндоспоры** не образуют. Большинство подвижны с помощью перитрихальных **жгутиков**. Неподвижны несколько видов из рода *Halanaerobium*. **Нейтрофилы**, редко умеренные **ацидофилы** ($\text{pH}_{\text{opt}} - 6,1$, *Halanaerobium salsuginis*). **Мезофилы** ($t_{\text{opt}} - 34-40^{\circ}\text{C}$) или **термофилы** ($t_{\text{opt}} - 60^{\circ}\text{C}$, род *Halothermothrix*). **Галофилы**, растущие в зависимости от вида, в диапазоне концентраций NaCl от 4 до 34% с оптимумом NaCl в интервале от 5 до 20%. **Облигатные анаэробы**. Оксидаз- и каталаза-отрицательны. **Хемоорганогетеротрофы**. Энергию получают за счет **брожения**, ферментируя в зависимости от метаболических способностей сахара (например, **маннозу**, **арабинозу**, **глюкозу**, **галактозу**, **сахарозу**, **крахмал**), спирты (**глицерол**, **маннитол**, **сорбитол** и др.), органические кислоты (**пируват**) и **пептиды** с образованием в качестве главных продуктов ацетата, H_2 , CO_2 , этанола, а в качестве дополнительных – лактата, формиата, пропионата, бутирата. Некоторые виды *Halanaerobium* могут использовать S^0 , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ как **акцепторы** электронов при **анаэробном дыхании**. *Halanaerobium praevalens*

метаболизует нитрофенол, 2,4-динитрофенол, 2,4-динитроанилин. *Halocella cellulositytica* утилизирует **целлюлозу** в разных формах, включая фильтровальную бумагу, микрокристаллическую целлюлозу, карбоксиметилцеллюлозу с образованием ацетата, этанола, лактата, H_2 и CO_2 . Бактерии хорошо растут на гниющей массе зеленых **водорослей** из рода *Cladophora*. Целлюлозный комплекс *Halocella cellulositytica* содержит только одну эндогликоназу. Один вид – *Halanaerobium praevalens* ферментирует **пектин**. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 27–40 мол. %.

Распространены в **эконихах**, где накапливается соль. Выделены из соленых озер (Великое Соленое Озеро в США, соленые озера в Сенегале, Тунисе, Кении, озеро Сиваш и др.), из соленой кромки морских **лагун**, цианобактериальных матов (преобладает цианобактерия *Microcoleus chthonoplastes*), из массы разлагающихся зеленых водорослей, продуктов, приготовленных с использованием соли, прудов для выпаривания соли (Калифорния, Франция).

Семейство *Halobacteroidaceae* является компактным монофилетическим кластером, состоящим из восьми родов: *Halobacteroides*, *Acetohalobium*, *Halanaerobacter*, *Halonatronum*, *Natroniella*, *Orenia*, *Selenihalanaerobacter*, *Sporohalobacter*. Представлены короткими (до 5–8 мкм в длину) или гибкими длинными (13–20 мкм) палочковидными клетками. Неподвижны (род *Selenihalanaerobacter*) или подвижны с помощью перитрихальных **жгутиков**. **Эндоспоры** образуют или не образуют (р.р. *Halanaerobacter*, *Selenihalanaerobacter*, несколько штаммов *Acetohalobium*). Имеют **грамотрицательный морфотип**. *Sporohalobacter lortetii* формирует **газовые везикулы**, прикрепленные к эндоспоре. **Галофилы** ($NaCl_{opt}$ – 1.2–3.7 М). **Нейтрофилы**, **алкалифилы** (pH_{opt} – 8,0–8,4, род *Halonatronum*) или экстремальные алкалифилы (pH_{opt} – 9,7–10,0, род *Natroniella*). **Мезофилы** или **термофилы** с оптимальной температурой роста в диапазоне от 36 до 55°C. **Облигатные анаэробы**. Каталаза- и оксидазаотрицательны. Ряд видов (р.р. *Halobacteroides*, *Halonatronum*, *Orenia*, *Sporohalobacter*, *Halanaerobacter*) обладают бродильным типом метаболизма и, в зависимости от вида или штамма, ферментируют в различных сочетаниях сахара, органические кислоты, спирты, **аминокислоты** с образованием в качестве основных конечных продуктов ацетата, этанола, H_2 и CO_2 . Некоторые штаммы рода *Halanaerobacter* утилизируют аминокислоты в **реакции Стикленда** или с H_2 как **донором** электронов (**литотрофы**), а также осуществляют **серное дыхание** и катаболизируют **хитин**. Для отдельных членов семейства наряду с **брожением** характерна способность к **автотрофному ацетогенезу** (р.р. *Acetohalobium*, *Natroniella*) и **метилотрофии** (штаммы рода *Acetohalobium*). Единственный вид рода *Selenihalanaerobacter* получает энергию, используя в качестве источника энергии органические вещества (**глюкоза**, **глицерол**), а в качестве **акцептора** электронов – селенат (**селенатное дыхание**) и нитрат (**нитратное дыхание**). Способность к **диазотрофии** отмечена только у рода *Orenia*. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 30–50 мол. %.

Члены семейства *Halobacteroidaceae* обитают в осадках соленых озер Ке-

нии, озера Сиваш, Мертвого моря (Израиль), а также изолированы из цианобактериальных матов соленых лагун и солеварен.

Порядок III *Thermoanaerobacterales* состоит из двух семейств: *Thermoanaerobacteraceae*, *Thermodesulfobiaceae* и двух семейств *Incertae sedis*.

Семейство *Thermoanaerobacteraceae* содержит восемь родов, шесть из которых (*Thermoanaerobacter*, *Ammonifex*, *Caldanaerobacter*, *Carboxydotherrmus*, *Thermacetogenium*, *Thermanaeromonas*) составляют монофилетический кластер, а два рода – *Gelria* и *Moorella* – представляют отдельную линию внутри семейства. Палочки правильной формы, иногда искривленные. Склонны к **плеоморфизму** в стрессовой ситуации. Единичные, в парах, коротких или длинных цепочках (до 50 мкм в длину), либо в агрегатах в форме частокола, состоящего из примыкающих друг к другу клеток (род *Carboxydotherrmus*). Обладают **грамположительным морфотипом**. **Муреин** А-типа. В составе клеточной оболочки **S-слой** присутствует у родов *Thermoanaerobacter*, *Caldanaerobacter*, *Carboxydotherrmus*. Большинство образуют **эндоспоры** (исключение р.р. *Ammonifex*, *Carboxydotherrmus*, некоторые виды *Thermoanaerobacter*). Неподвижны (р.р. *Gelria*, *Moorella*, *Thermacetogenium*, *Thermanaeromonas*) или подвижны с помощью **жгутиков**. Деление **бинарно-эквивалентное**. **Термофилы** (t_{opt} – 50–58°C) или **экстремальные термофилы** с оптимальной температурой роста в диапазоне от 65 до 75°C. **Нейтрофилы** или **ацидофилы** (ряд видов из родов *Thermoanaerobacter*, *Carboxydotherrmus*, *Moorella* с pH_{opt} – 5,8–6,3). **Облигатные анаэробы**. Каталаза- и оксидаза-отрицательны. Большинство бактерий семейства *Thermoanaerobacteraceae* растут как **хемоорганогетеротрофы**, получая энергию за счет **брожения** и/или **анаэробного дыхания**. Спектр органических соединений, утилизируемых в качестве источника углерода и энергии, определяется видовой и родовой принадлежностью. Способны ферментировать моно-, ди-, и трисахариды, органические кислоты, **спирты** и редко **аминокислоты** (лейцин, изолейцин и валин). Типичными конечными продуктами брожения являются ацетат, CO_2 , H_2 , а также этанол, пропионат, лактат в различных сочетаниях и соотношениях. *Thermoanaerobacter ethanolicus* проявляет редко встречающуюся у **прокариот** способность к брожению спиртовому, ферментируя **глюкозу** по пути классического **гликолиза** с преимущественным образованием этанола. Ряд видов могут утилизировать как источник энергии и углерода **пектин** (с образованием **метана**), **целлюлозу**, **гемицеллюлозу**, эскулин, **желатин**, **пептон**, **дрожжевой экстракт**. При анаэробном дыхании **акцепторами** электронов служат S^0 , SO_3^{2-} , SO_4^{2-} , $S_2O_3^{2-}$, NO_2^- , NO_3^- , MnO_2 , $Fe(III)$ и фумарат в различных сочетаниях. Характерной особенностью *Thermoanaerobacter sulfirigignens* и *T. italicus* является способность редуцировать $S_2O_3^{2-}$, с образованием не только H_2S , но и S^0 . Элементарная сера аккумулируется либо в окружающей среде, либо в клетках бактерий. Среди членов семейства известны **хемолиотоавтотрофы**, например, при **автотрофном** образе жизни бактерий из рода *Ammonifex* H_2 служит источником энергии, CO_2 – углерода, а NO_2^- , SO_4^{2-} или S^0 – акцепторами электронов. В отсутствии в окружающей среде неорганиче-

ских акцепторов электронов бактерии ферментируют **пируват** в ацетат, H_2 и CO_2 . Ключевой реакцией **энергетического метаболизма** облигатного **карбоксидотрофа** *Carboxydotherrmus hydrogenoformans* является окисление CO с использованием **протонов** как акцепторов электронов. Монооксид углерода у таких бактерий служит не только энергетическим, но и конструктивным **субстратом**, поскольку при его окислении образуется эндогенный CO_2 . Вид *S. ferrireducens* при окислении CO использует иные, чем H^+ акцепторы электронов – фумарат, $Fe(III)$, а также растет хемолитоавтотрофно на H_2 , восстанавливая $Fe(III)$, и утилизируя в качестве источника углерода CO_2 или CO . Способны расти **хемоорганогетеротрофно**. Автотрофный путь биосинтеза ацетата имеется у хемолитоавтотрофных бактерий из родов *Moorella* и *Thermacetogenium*. Они осуществляют **автотрофный ацетогенез** с ассимиляцией энергии в форме **Pmf** и **Smf** в линейной системе сопряженных реакций с тремя встроенными циклами (путь Вида-Льонгдала). Для синтеза ацетата *Thermacetogenium* кроме H_2/CO_2 используют метоксилированные ароматические кислоты, включая ванильную, сириговую, 3, 4, 5-триметоксибензойную, бензойную. В **синтрофной** ассоциации с H_2 -использующими **метаноархеями** *Thermacetogenium phaeum* окисляет ацетат в CO_2 . Гибкая физиология позволяет членам родов *Moorella* и *Thermacetogenium* переключаться на хемоорганогетеротрофию. *Gelria glutamica*, являясь хемоорганогетеротрофным организмом в синтрофной ассоциации с H_2 -использующими метаноархеями, утилизирует глутамат и пролин с образованием пропионата, H_2 , NH_4^+ и HCO_3^- . Пропионат образуется через метилмалонил-КоА путь. Содержание **гуанана** и **цитозина** в **ДНК** составляет 30–55 мол. %.

Представители семейства *Thermoanaerobacteraceae* обитают в различных почвах, горячих наземных источниках, глубоководных морских вентях, расщелинах на глубине 550 м ниже уровня моря, рифтовом африканском озере Киву, морских и пресноводных осадках вулканических полей, а также выделены из осадков **сточных вод**, **активного ила**, **метантенков**, горячих пластовых вод нефтяных скважин, цианобактериальных матов, смешанных матов, состоящих из бактерий и **водорослей**, конского навоза, болот.

Семейство *Thermodesulfobiaceae* состоит из двух родов – *Thermodesulfobium* и *Coprothermobacter*. Неподвижные палочки с **грамотрицательным морфотипом**. Единичные или в парах, в старой культуре – **плеоморфные**. **Термофилы** с оптимальной температурой роста в интервале от 50 до 55°C (род *Thermodesulfobium*, вид *Coprothermobacter platensis*) и в диапазоне от 56 до 70°C (*C. proteolyticus*). **Нейтрофилы** (pH_{opt} – 6,8–7,5, род *Coprothermobacter*) или **ацидофилы** (pH_{opt} – 5,5, род *Thermodesulfobium*). **Облигатные анаэробы**. **Хемолитоавтотрофы** (род *Thermodesulfobium*), получающие энергию за счет **анаэробного дыхания**. Растут на H_2/CO_2 или формиате, используя SO_4^{2-} , $S_2O_3^{2-}$, NO_3^- либо NO_2^- в качестве **акцепторов электронов**. Виды рода *Coprothermobacter* являются **хемоорганогетеротрофами**. Ферментируют **пептон**, **желатин**, **казеин**, **альбумин**, **дрожжевой экстракт**. Растут на **глюкозе**, **фруктозе**, **сахарозе**, **мальтозе** и **крахмале** в присутствии дрожжевого экстракта.

Основными продуктами при ферментации белков и сахаров является ацетат, CO_2 и H_2 . Тиосульфат используется как **акцептор** электронов при анаэробном дыхании. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 35–43 мол. %.

Thermodesulfobium narugense выделен из микробного мата, обитающего в горячем источнике (Япония). Партнерами *T. narugense* по сообществу являются умеренно термофильные серуоокисляющие бактерии *Thiomonas thomosulfata* (фила *Proteobacteria*, класс *Betaproteobacteria*). Виды рода *Coprothermobacter* выделены из термофильного **биореактора**, используемого для обработки отходов кожевенной и пищевой промышленности.

Семейство *III Incertae Sedis* включает четыре рода: *Caldicellulosiruptor*, *Thermoanaerobacterium*, *Thermosediminibacter* и *Thermovenabulum*. Прямые или искривленные палочки, иногда ветвящиеся клетки или Y-образной формы (род *Thermovenabulum*). Единичные, в парах, коротких или длинных цепочках. Обладают **грамположительным морфотипом**. У родов *Caldicellulosiruptor* и *Thermoanaerobacterium* в составе **клеточной оболочки** присутствует **S-слой** (гексогональная симметрия). Большинство бактерий подвижны с помощью **жгутиков**. **Эндоспores** с раздуванием **спорангия** образуют члены родов *Thermoanaerobacterium* и *Thermovenabulum*. **Термофилы** с оптимальной температурой роста в диапазоне от 55 до 75°C. **Нейтрофилы**, **алкалифилы** (некоторые члены рода *Thermosediminibacter*, $\text{pH}_{\text{opt}} - 8,0-8,4$) или **ацидофилы** (ряд видов рода *Thermoanaerobacterium*, $\text{pH}_{\text{opt}} - 5,2-6,0$). Все **облигатные анаэробы**. **Хемоорганогетеротрофы**. Энергию получают за счет **анаэробного дыхания** и/или **брожения**. Строго ферментативный тип метаболизма имеет только один род *Caldicellulosiruptor*, члены которого сбраживают **моно-, ди- и полисахариды** с образованием, в качестве основных конечных продуктов, ацетата, этанола, H_2 и CO_2 . Большинство **видов** и **штаммов** этого рода активно гидролизуют **целлюлозу**. Представители родов *Thermoanaerobacterium*, *Thermosediminibacter* и *Thermovenabulum* в зависимости от вида и штамма ферментируют в различных сочетаниях следующие субстраты: **пектин**, **крахмал**, полигалактуроновую кислоту, эскулин, **сахарозу**, **глюкозу**, **рибозу**, **ксилозу**, **маннозу**, **маннитол**, **инозитол**, **ацетат**, **лактат**, **пируват**, **пептон**, **дрожжевой экстракт**, казиминовыпе кислоты и другие соединения с образованием ацетата, этанола, H_2 и CO_2 как главных продуктов брожения. При анаэробном дыхании окисляют дрожжевой экстракт, казиминовые кислоты, **пептон** и сахара в присутствии $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ (род *Thermoanaerobacterium*), а также SO_3^{2-} , S^0 и MnO_2 . Род *Thermovenabulum* окисляет пептон, дрожжевой экстракт и казиминовые кислоты, используя широкий круг **акцепторов** электронов – Fe(III) , MnO_2 , **фумарат**, NO_3^- , SO_3^{2-} , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$, S^0 . Некоторые виды рода *Thermoanaerobacterium* откладывают S^0 в цитоплазме клеток.

Представители различных родов изолированы из морских и пресноводных осадков и вод, геотермальных природных и искусственных горячих источников, континентальных шельфов на глубине 252–426 м, осадков на глубине 5086 м, горячих пластовых вод нефтяных скважин, кальдер (кальдера Узон),

соломы, древесины, со свалок с органическими отходами, навоза, различных почв, **микробных матов**, смешанных матов (бактерии, **водоросли**), морских осадков, содержащих вулканический пепел, глубоководных термальных вентов.

Семейство IV Incertae Sedis содержит один род *Mahella* и один вид *M. australensis*. Палочки размером 0,5x3–20 мкм. Единичные или в парах. Имеют **грамположительный морфотип**. Подвижны с помощью перитрихальных **жгутиков**. Формируют **эндоспоры**. **Термофилы** с оптимальной температурой роста 50°C. **Нейтрофилы**. **Галотолерантны**; растут при концентрации NaCl 4%. **Хемоорганогетеротрофы**, получающие энергию за счет **брожения**. Ферментируют **арабинозу**, целлобиозу, фруктозу, **галактозу**, **глюкозу**, **маннозу**, **ксилозу**, **пируват**, **дрожжевой экстракт** с образованием основных конечных продуктов – ацетата, формиата, этанола H₂, CO₂ в различных соотношениях и сочетаниях в зависимости от исходного субстрата.

Изолированы из образцов воды с нефтяных полей (Австралия).

Класс III Erysipelotrichia по результатам филогенетического анализа 16S рПНК включает только один порядок *Erysipelothrichales* и одно семейство *Erysipelothrichaceae*, состоящее из восьми родов: *Erysipelothrix*, *Allobaculum* (род описан недавно), *Bulleidia*, *Catenibacterium* (род перенесен из семейства *Lachnospiraceae*), *Coprobacillus* (род перенесен из класса *Clostridia*), *Holdemania*, *Solobacterium* и *Turicibacter* (род перенесен из порядка *Bacillales*). Прямые или слегка искривленные тонкие палочки. Некоторые штаммы, в зависимости от фазы роста, формируют нитевидные клетки до 60 мкм в длину. Единичные, в парах, коротких или длинных цепочках (род *Turicibacter*), либо в форме клубка, состоящего из множества отдельных цепочек (род *Catenibacterium*). У представителей рода *Erysipelothrix* клетки после деления не расходятся, что приводит к формированию V-форм. Неподвижны. **Эндоспоры** не образуют. Имеют **грамположительный морфотип**. **Муреин** либо А-типа (р.р. *Allobaculum*, *Catenibacterium*), либо В-типа (р.р. *Erysipelothrix*, *Holdemania*). Образуют **Л-формы** (род *Erysipelothrix*). Доминирующими в **липидах** являются неразветвленные насыщенные или мононенасыщенные жирные кислоты (C_{16:0}, C_{18:0}, C_{18:1cis9}). **Мезофилы**. **Нейтрофилы**. **Облигатные** и **факультативные анаэробы**. Каталаза- и оксидаза-отрицательны. **Хемоорганогетеротрофы** с бродильным и дыхательным типами метаболизма. В зависимости от метаболических способностей ферментируют в различных сочетаниях, **глюкозу**, **лактозу**, **сахарозу**, фруктозу, **галактозу**, рибозу, целлобиозу, **трегалазу**, **глицерол**, **маннитол** и ряд других субстратов, с образованием в качестве главных продуктов ацетата и лактата. Некоторые виды гидролизуют аргинин (род *Bulleidia*), эскулин (род *Allobaculum*), салицин (р.р. *Catenibacterium*, *Coprobacillus*). Содержание **гуанина** и **цитозина** в **ДНК** составляет 36–40 мол. %.

Представители семейства *Erysipelothrichaceae* широко распространены в окружающей среде (почва, вода), а также изолируются из экскрементов людей и животных, миндалин (*Erysipelotrix tonsillarum*), периодонта (*Bulleidia extruc-*

та), кишечного тракта (*Solobacterium moorei*) и крови (*Turicibacter sanguinis*). Многие паразитируют в организме животных, птиц и рыб. Некоторые виды патогенны (род *Erysipelothrix*) и вызывают заболевания, сопровождающиеся **эндокардитом**, **артритом** или **септициемией** у домашних животных (овцы, коровы, лошади, свиньи, собаки) и птиц (гуси, фазаны, индейки, цыплята), а также зверей, живущих в зоопарке. Заболеваемость у животных может носить характер **эпизоотии** (особенно у молодняка – поросят, ягнят, телят). Из организма больных животных и птиц возбудитель выделяется с мочей, испражнениями и носовым отделением, контаминируя почву и воду. Экономически важным, остро протекающим заболеванием, является **рожа** свиней. У животных происходят настолько глубокие изменения органов и тканей, что их мясо становится непригодным к использованию в пищу человека. У больных индеек заболевание сопровождается **диареей**, в результате чего через 24 часа смертность достигает 50% популяции птиц. У людей *Erysipelothrix rhusiopathiae* вызывает поражение кожи (заболевание эризипелоид). Заражение происходит через поврежденную кожу.

Фила «Fusobacteria» – фила домена *Bacteria*, описанная на основе анализа 16SpPHK. В нее входит один класс *Fusobacteriia*, состоящий из единственного порядка *Fusobacteriales* и двух семейств – *Fusobacteriaceae* (р.р. *Fusobacterium*, *Cetobacterium*, *Ilyobacter*, *Propionigenium*) и *Leptotrichiaceae* (р.р. *Leptotrichia*, *Sebaldella*, *Sneathia*, *Streptobacillus*). Класс *Fusobacteriia* содержит **плеоморфные**, неподвижные прямые, веретеновидные или в форме нитей палочки (0,2–0,8 x 0,7–15 мкм), а также коккобациллы (0,3–0,8 мкм). Единичные, в парах либо коротких цепочках. Неподвижны или подвижны с помощью **жгутиков**. Обладают **грамотрицательным морфотипом**. В состав **муреина** у одних видов входит необычная **диаминокислота** – мезо-лантионин (*Fusobacterium nucleatum*, *F. necrophorum*, *F. russii*, *F. simiae*), у других – мезо-диаминопимелиновая кислота (*F. varium*, *F. equinum*, *F. ulcerans*), у третьих – обе аминокислоты (*F. equinum* и *F. canifelinum*). Делятся **бинарно-эквивалентно**. Доминирующими в **липидах** являются насыщенные и мононенасыщенные C₁₂–C₁₈ жирные кислоты. У ряда видов (р.р. *Fusobacterium*, *Sebaldella* и др.) присутствуют жирные кислоты с одним гидроксильным заместителем или разветвленные в антеизо- и изо-конфигурациях. **Облигатные анаэробы** (р.р. *Fusobacterium*, *Ilyobacter*, *Propionigenium*, *Sebaldella*, *Sneathia* и др.). Редкие виды (р.р. *Leptotrichia*, *Cetobacterium*, *Streptobacillus*) способны к росту в аэробных условиях. **Нейтрофилы**. **Мезофилы** (t_{opt} – 30–37°C). **Хемоорганогетеротрофы**, использующие, в зависимости от вида, в качестве источника энергии определенный круг органических соединений (глюкоза, фруктоза, мальтоза, малат, цитрат, 3-гидроксibuтират, **пептон**, **пептиды**, аспартат, **глутамат**, **треонин** и др.). Органические соединения сбраживают по пути **гликолиза**. В зависимости от метаболических возможностей организма и от исходного субстрата при **брожении** в качестве конечных продуктов образуется смесь органических кислот (ацетат, бутират, лактат, пропионат, сукцинат и

формаат) в различных сочетаниях. Род *Propionigenium* осуществляет **дегалогенирование** бромфенолов. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 22–46 мол. %.

Представители филы «*Fusobacteria*» в составе **нормальной микрофлоры** обитают в ротовой полости, желудочно-кишечном тракте, органах мочеполовой системы человека, кошачьих, парнокопытных, крыс (р.р. *Fusobacterium*, *Cetobacterium*, *Leptotrichia*), а также в кишечном тракте термитов (род *Sebalde-la*). Имеются патогенные для человека виды (*F. nucleatum*, *F. necrophorum*, *Streptobacillus moniliformis*). У человека вызывают **гингивиты**, **периодонтиты**, поражения мягких тканей головы и шеи, аспирационные **пневмонии**, **остеомиелиты**. Могут вызывать **воспаление** соединительной ткани, **абсцессы** в местах после кошачьих и собачьих укусов, а также **отиты** (в комплексе с *Mycoplasma pulmonis* и *Pasteurella pneumotrophica*). Патогенез поражений обусловлен способностью бактерий секретировать фосфолипазу А (обеспечивает **инвазию** клеток в глубокие ткани), **лейкоцидин** (проявляет цитотоксическое действие на различные клетки). Некоторые фузобактерии (р.р. *Ilyobacter*, *Propionigenium*) заселяют морские осадки.

Фила *Gemmatimonadetes* – новая фила домена *Bacteria*. В нее входит один класс *Gemmatimonadetes*, один порядок *Gemmatimonadales* с единственным семейством *Gemmatimonadaceae* и родом *Gemmatimonas*. **Штаммы** единственного вида *Gemmatimonas aurantiaca* имеют палочковидную форму (0,7x2,5–3,2 мкм), подвижны с помощью **жгутиков** и размножаются **бинарно-эквивалентно** или **почкованием**. Обладают **грамотрицательным морфотипом** и гипертрофированным **периплазматическим пространством**. Мурейн не содержит **диаминопимелиновую кислоту**. Среди мембранных липидов преобладает разветвленная насыщенная жирная кислота в изо-конфигурации C_{15:0 iso} (47%), что не свойственно бактериям с **грамотрицательным морфотипом**, но характерно для бактерий с **грамположительным морфотипом**. Главным **хиноном** в электрон-транспортной цепи служит менахинон-9. **Мезофилы** (t_{opt} – 30°C) и **нейтрофилы**. Активно накапливают **полифосфатные гранулы**. Облигатные **аэробы**. Каталаза- и оксидаза-положительны. **Хемоорганогетеротрофы** с дыхательным типом метаболизма, использующие в качестве субстратов ацетат, бензоат, сукцинат, **пептон**, **дрожжевой экстракт**, **желатин**. Слабо утилизируют **глюкозу**, **сахарозу**, **галактозу**, **мальтозу**, **мелибиозу**, **формаат** и **гидроксипутират**. Содержание **гуанина** и **цитозина** в ДНК составляет 66 мол. %.

Выделены из биоустановки для извлечения фосфора из **сточных вод**. **Фантомные формы** филы *Gemmatimonadetes*, согласно результатам анализа «природной» рДНК, распространены в почвах, очистных сооружениях, илах, подземных источниках, а также в морских губках.

Фила *Korarchaeota* – наиболее древнее в эволюционном аспекте ответвление ствола домена *Archaea*, которое произошло еще до разделения **филы *Crenarchaeota*** и **филы *Euryarchaeota***. Эта филогенетическая линия существует

в виде **фантомных форм**, обозначенных буквами RJP, PUWA и др. В **чистых культурах** не получены. «Корархеоты» выявлены на основании анализа последовательностей 16S рРНК с помощью **ПЦР** при исследовании геотермальных источников Исландии, США, на рисовых полях Японии, образцов морской воды и т.д.

Фила *Lentisphaerae* – фила домена *Bacteria*, включающая один класс *Lentisphaeria*, два порядка *Lentisphaerales* и *Victivallales* и два монофилетических семейства *Lentisphaeraceae* (род *Lentisphaera*) и *Victivallaceae* (род *Victivallis*). В состав филы входят неподвижные, кокковидные или сферические бактерии (0,5–1,3 мкм) с **грамотрицательным морфотипом**. Единичные или в парах. Продуцируют прозрачный слизистый материал, покрывающий клетки тонким слоем. Делятся **бинарно-эквивалентно**. Размер генома *Lentisphaera araneosa* – 6020000 п.н. Главные жирные кислоты – C_{16:1} ω9c (5%) и C_{14:0} (26%). **Психрофилы**, растущие в интервале температур от 4 до 25°C (род *Lentisphaera*, t_{opt} – 16–20°C) или **мезофилы** (род *Victivallis*, t_{opt} – 37°C). **Нейтрофилы** и умеренные **алкалофилы** (род *Lentisphaera*, рН_{opt} – 8,0). **Облигатные аэробы** (род *Lentisphaera*) или **облигатные анаэробы** (род *Victivallis*). **Хемоорганогетеротрофы**, получающие энергию за счет **аэробного дыхания** или **брожения**. Утилизируют, в зависимости от вида, в различных сочетаниях **глюкозу, галактозу, фруктозу, лактозу, рамнозу, рибозу, ксилозу, целлобиозу, трегалозу, меллибиозу, мальтозу, маннозу, маннитол, сорбитол, пируват, сукцинат, малат** и другие соединения. При **брожении** (род *Victivallis*) в качестве основных конечных продуктов образуются ацетат, этанол, Н₂ и бикарбонат. Важным свойством рода *Lentisphaera* является способность расти в **олиготрофных** условиях. Известны как **К-стратеги**.

Члены филы *Lentisphaerae* широко распространены в пресной (реки, озера) и морской воде (Тихий и Антарктический океаны), глубоководных морских осадках, анаэробных очистных сооружениях. Выделены из фекалий человека и обезьян. Некультивируемые представители филы *Lentisphaerae*, выявленные по клонированным последовательностям «природной» ДНК широко распространены в морских и пресноводных **эконишах, микробных матах**, в кишечнике термитов и птиц, **рубце** коров, а также ассоциированы с морскими беспозвоночными животными – полихетами (*Paralvinella palmiformis* и *Alvinella pompejana*), живущими в глубоководных морских вентях.

Фила *Nanoarchaeota* – древняя изолированная фила домена *Archaea*, положение которой в архейной филогении остается пока неясным. На основании анализа 16S рРНК новая фила домена *Archaea* дивергировала перед разделением архей на две главные **филы** – *Crenarchaeota* и *Euryarchaeota*. По результатам анализа последовательностей р-белков малой субъединицы РНК филы *Nanoarchaeota* представляет собой быстро эволюционирующую линию филы *Euryarchaeota*, в связи с чем наноархеи рассматривают как дальних родственников членов порядка *Thermococcales*. Фила *Nanoarchaeota* представлена единственным культивируемым организмом – *Nanoarchaeum equitans* (рис.

23) и тремя **фантомными формами** в виде фрагментов 16S рНК. Клетки *N.equitans* («карликовый архей, едущий верхом на огненном шаре») являются правильными кокками с диаметром 0,3–0,4 мкм, иногда с одним отростком. **Клеточная стенка** образована **S-слоем** (гексагональная симметрия), который совместно с **цитоплазматической мембраной** ограничивает **периплазматическое пространство** шириной 20 нм. *N.equitans* имеет наименьший среди архей **геном** размером 480000 п.н. *N.equitans* растет в качестве эписимбионта на поверхности хемолитотрофного кренархеота *Ignicoccus sp.* и не может быть культивирован независимо от партнера. В лабораторных условиях оба партнера культивируют в минеральной среде, содержащей элементную серу, в атмосфере H_2/CO_2 (80:20% по объему) при 90°C. Игниккок использует H_2 в качестве источника энергии, а S^0 как терминальный **акцептор электронов** (**серное дыхание**), восстанавливая ее до H_2S . *Nanoarchaeum equitans* размножается только в контакте с поверхностью *Ignicoccus sp.* и является **облигатным анаэробом** и **термофилом** ($t_{opt} - 90^\circ C$).

Игниккок и его симбионт обитают на глубине 106 м в гидротермах, около Исландии. Наноархейные 16SpрНК-гены были выделены из подводных высокотемпературных биотопов Восточно-Тихоокеанского поднятия (фрагмент черного курильщика; рН 5, 6), а также из двух континентальных сольфатарных гидротерм – **Обсидиан Пул** (Йеллоустонский национальный парк, США) и Кальдера Узон (Камчатка, Россия; рН 5,5, $t - 85^\circ C$).

Фила Nitrospirae – одна из древнейших филогенетических линий **домена Bacteria**. Состоит из одного класса «*Nitrospira*», одного порядка «*Nitrospirales*», единственного семейства «*Nitrospiraceae*» и четырех родов – *Nitrospira*, *Leptospirillum*, *Candidatus «Magnetobacterium»*, *Thermodesulfovibrio*. Фила объединяет неподвижные или подвижные с помощью **жгутиков** неспорообразующие палочковидные, изогнутые, вибриоидные или спиральные бактерии, обладающие **грамотрицательным морфотипом**. Представители рода *Nitrospira* имеют гипертрофированное **периплазматическое пространство** шириной 30–40 нм. Бактерии из рода *Candidatus «Magnetobacterium»* содержат до 10^3 **магнетосом** в клетке, которые состоят из магнетита (Fe_3O_4). Магнетосомы собраны в цепочки и обеспечивают магнитную ориентацию бактерий. Большинство членов филы являются **мезофилами** ($t_{opt} - 25-40^\circ C$). Известны **термофилы** с оптимумом температуры $65^\circ C$ (род *Thermodesulfovibrio*). **Нейтрофилы** или **ацидофилы** с оптимальным рН 1,3–2,0 (род *Leptospirillum*). **Аэробы** или **облигатные анаэробы**, получающие энергию за счет **аэробного дыхания** или **анаэробного дыхания**. **Хемолитотрофы**, **автотрофы** и иногда проявляют способность к **миксотрофному** питанию. Используют в качестве **доноров электронов** либо NO_2^- (род *Nitrospira*), либо Fe^{2+} и железосодержащие сульфидные минералы (род *Leptospirillum*), либо S^{2-} (*Candidatus «Magnetobacterium»*). Терминальными **акцепторами электронов** выступают O_2 (р.р. *Nitrospira*, *Leptospirillum*), а в случае *Candidatus «Magnetobacterium»* – O_2 , NO_3^- , SO_4^{2-} или Fe^{3+} . Члены рода *Thermodesulfovibrio* являются **хемоорганогетеротрофами** с

метаболизмом дыхательного и/или броидильного типов. В качестве терминальных акцепторов используют SO_4^{2-} , SO_3^{2-} , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ или NO_3^- . Некоторые члены филы *Nitrospirae* проявляют способность к **дiazотрофии**.

Представители филы *Nitrospirae* заселяют: морские и пресные воды, различные типы почв, **активный ил** очистных сооружений (р. *Nitrospira*); угольные шахты, установки для микробного выщелачивания металлов, антропогенные гидротермы и горячие источники на суше (р. *Leptospirillum*); ил пресноводных водоемов (Candidatus «*Magnetobacterium*»); гидротермы Йеллоустонского национального парка в США и на побережье Исландии (р. *Thermodesulfobivrio*).

Фила «Planctomycetes» – рано дивергировавшая и филогенетически обособленная по результатам сравнительного анализа 16S рРНК от других фил домена *Bacteria* специализированная группа организмов с необычной морфологией, физиологией и ультраструктурой клетки. На **филогенетическом древе** жизни ближайшими родственниками планктомицетов являются члены **филы Verrucomicrobia** и **филы Chlamydiae**, а также две группы, претендующие на ранг фил – *Poribacteria* и ОРЗ. В состав филы «*Planctomycetes*» входит единственный класс *Planctomycetia*, состоящий из двух порядков *Planctomycetales* и «*Candidatus Brocadiales*», двух семейств *Planctomycetaceae* и «*Candidatus Brocadiaceae*», и 13 родов (*Planctomyces*, *Blastopirellula*, *Gemmata*, *Isosphaera*, *Pirellula*, *Rhodopirellula*, *Singulisphaera* и др.), 5 из которых имеют статус «*Candidatus*» (табл. 10). Планктомицеты обладают рядом черт, не свойственных для подавляющего большинства членов домена *Bacteria*. Уникальной особенностью планктомицетов является наличие мембранной органеллы – **анаммоксосомы** (рис. 62), **квази-эукариотизм** (рис. 73) и внутриклеточная **компарментализация**. Для **геномов** планктомицетов характерно отсутствие оперонной структуры **генов** некоторых важных метаболических путей. Планктомицеты, так же как и члены филы *Chlamydiae* и некоторые представители филы *Verrucomicrobia*, не содержат **мурейн** – основной компонент **клеточных стенок** бактерий. Его функции выполняет белковый саккулус, содержащий большое количество глутамата, цистеина/цистина и богатый **дисульфидными связями**, которые придают устойчивость клеточной стенке. На поверхности клетки расположены необычные «кратерообразные» структуры (глубина 12 нм, диаметр ~30–36 нм) с неизвестной функцией.

Класс *Planctomycetia*. Клетки имеют сферическую, эллипсоидную, грушевидную или каплевидную форму. Единичные, в парах, коротких цепочках или агрегатах (рис. 64, 65). Некоторые виды (р.р. *Planctomyces*, *Schlesneria*) образуют наружный фибриллярный стебелек (ширина 0,05–0,1 мкм, длина 0,2х5–10 мкм), на конце которого находится прикрепительный диск. Стебелек может быть инкрустирован окислами железа или марганца. Род *Isosphaera* образует длинные нити, состоящие из сферических клеток (часто свыше 100). Для планктомицетов характерно объединение клеток в агрегаты, получившие название «розетки». Одни виды формируют розетки с помощью

прикрепительных дисков, имеющих на конце стебелька, другие объединяются, соединяясь полюсами клеток, третьи образуют розетки за счет прикрепительных дисков, расположенных непосредственно на одном из полюсов клетки. К субстрату клетки могут прикрепляться либо с помощью прикрепительных дисков, либо посредством секретируемого слизистого аморфного материала. У многих видов встречаются **фимбрии**. **Газовые везикулы** представлены только у рода *Isosphaera*. Планктомицеты неподвижны или подвижны с помощью **жгутиков**. **Подвижность по типу скольжения** со скоростью 0,05 мкм/сек характерна только для рода *Isosphaera*. Размножаются **почкованием (бинарно-неэквивалентно)**. Все представители класса *Planctomycetia*, за исключением рода *Isosphaera* (**мономорфный клеточный цикл**), проходят через **диморфный клеточный цикл**, в котором на первом этапе неподвижная **материнская клетка** путем почкования образует почку. Из нее развивается дочерняя подвижная клетка-**швермер** (расселительная стадия), обладающая жгутиком. После достижения полного развития дочерней клетки (у некоторых видов на этой стадии формируется стебелек), она теряет жгутик и преобразуется во «взрослую» клетку. Планктомицеты реализуют необычный план клеточной **компарментализации**, когда **интрацитоплазматическая мембрана** делит клетку на два отдела – внутренний (пиреллюосома) и внешний (парифоплазма). Первый компартмент содержит конденсированный **нуклеоид, РНК, рибосомы** и окружен одной интрацитоплазматической мембраной. Второй – свободен от рибосом, окружает пиреллюосому и находится между интрацитоплазматической мембраной пиреллюосомы и **цитоплазматической мембраной** клетки (например, у родов *Planctomyces*, *Pirellula*, *Blastopirellula*). Такой план архитектуры клетки, с некоторыми вариациями, известен для всех культивируемых организмов класса *Planctomycetia*, а также для ряда недавно открытых бактерий из филы *Verrucomicrobia*. У представителей рода *Gemmata* **нуклеоид** с нуклеоплазмой изолирован от **цитоплазмы** двумя параллельно расположенными **цитоплазматическими мембранами**, разделенными промежутком в 14–21 нм. Такой компартмент обозначен как «ядерное тело» и рассматривается как аналог ядра у **эукариот**. Компарментализация информационной структуры (**хромосомы**) с помощью квази-ядерной оболочки определяется как **квази-эукариотизм**. Планктомицеты имеют одну кольцевую хромосому. Содержание **гуанина** и **цитозина** (в мол. %) в **ДНК** у большинства членов класса *Planctomycetia* составляет от 50,5 до 57,74% и только у двух родов больше 60% (62,2 и 64,4 соответственно у *Rhodopirellula* и *Gemmata*). Размер **генома** определен только у двух видов – *Planctomyces limnophilus* (5200000 п.н.) и *Rhodopirellula baltica* (7145000 п.н.). Гены 16SpРНК и 23SpРНК разделены. У большинства планктомицетов в цитоплазматической мембране в качестве основного **липида** представлен фосфатидилглицерол, реже, фосфатидилхолин (род *Rhodopirellula*). Главным **хиноном** в **электрон-транспортной цепи** является менахинон МК-6. Среди **полиаминов** ведущее положение занимает сум-гомоспермидин; у некоторых видов спермидин (род *Pirellula*), а также пу-

тресцин и кадаверин (р.р. *Rhodopirellula*, *Planctomyces*). Планктомицеты, за исключением рода *Schlesneria*, продуцируют белые, кремовые, желтые, розовые и красные пигменты-каротиноиды. Способность к фототаксису обнаружена только у рода *Isosphaera*. Члены класса *Planctomycetia* являются мезофилами с оптимальными температурами роста в интервале от 21 до 35°C и 15–20°C (р.р. *Schlesneria*, *Singulisphaera*). Нейтрофилы, умеренные ацидофилы (р.р. *Schlesneria*, *Singulisphaera*; $\text{pH}_{\text{opt}} - 5,0-6,2$) или алкалофилы (род *Isosphaera*). Облигатные аэробы, некоторые виды (род *Planctomyces*) факультативные анаэробы или микроаэрофилы (р.р. *Schlesneria*, *Singulisphaera*). Хемоорганогетеротрофы, утилизирующие в зависимости от метаболических способностей моно-, ди- и полисахариды, а также органические кислоты и спирты. Многие виды (р.р. *Planctomyces*, *Blastopirellula*, *Pirellula*, *Rhodopirellula* и др.) используют N-ацетилглюкозамин как источник углерода и/или азота. Энергию получают за счет аэробного дыхания, брожения или нитратного дыхания (*Planctomyces*, *Schlesneria*), используя в качестве терминального акцептора электронов NO_3^- . Восстановление NO_3^- до молекулярного азота (денитрификация диссимиляционная) осуществляют *Planctomyces limnophilus* и *Schlesneria paludicola*. Способностью гидролизовать ламинарин, пектин, пуллулан, желатин, хондроитин, ксилан обладают *Schlesneria paludicola* и *Singulisphaera acidophila*. Стероиды синтезируют *Gemmata obscuriglobus* и *Gemmata sp. Wal-1*.

Планктомицеты занимают экониши с различными физико-химическими характеристиками. Они обитают в различных типах почв (пахотные, лесные и др.), сточных водах, сфанговых болотах, мусорных свалках, щелочных меловых шахтах, соленых озерах, горячих источниках, биореакторах очистных сооружений, эстуариях рек и морей, а также являются важным компонентом морских фито-детритных макроагрегатов (>0,5 мм), известных как «морской снег» и обеспечивающих перенос биогенного углерода от поверхности в глубины океана. Эти бактерии в больших количествах встречаются в олиготрофных, эвтрофных и просто загрязненных водоемах и ведут планктонный образ жизни. Некоторые представители класса *Planctomycetia* образуют ассоциации с цианобактериями, водорослями, дафниями, губками, насекомоядными растениями, гигантскими тигровыми креветками (насекают гемолимфу и кишечник), термитами. Природа подобных взаимоотношений остается до конца не изученной.

Порядок «*Candidatus Brocadiales*» – группа неподвижных планктомицетов, осуществляющих анаэробное окисление аммония, или анаммокс («*Anammox*» от англ. anaerobic ammonia oxidation). Включает пять родов со статусом «*Candidatus*» – *Brocadia*, *Anammoxoglobus*, *Jettenia*, *Kuenenia*, *Scalindua*. Планктомицеты группы анаммокс имеют кокковидную форму (диаметр клетки 0,7–1,1x1,1x1,3 мкм). Одиночные или собраны в агрегаты. В оболочке присутствует S-слой. Размер генома «*Candidatus Kuenenia stuttgartiensis*» составляет 4200000 п.н. Облигатные анаэробы. Факультативные хемолитотрофы по аммонии и нитрату. Автотрофы. Относятся к медленно растущим организмам.

Время удвоения 2–3 недели. Анаммокс планктомицеты имеют необычный план клеточной организации. Система мембран делит клетку на три компартмента. Первый – **анаммоксосома** (рис. 62) – ограничен **унитарной мембраной** и находится внутри центрального компартмента (переллюлосома или рибоплазма), который (второй), в свою очередь, окружен **интрацитоплазматической мембраной** и содержит **нуклеоид** и **рибосомы**. Третий периферический компартмент (парифоплазма) тонким слоем располагается по краю клетки между интрацитоплазматической мембраной и **цитоплазматической мембраной** клетки. Анаммоксосома является уникальным дыхательным компартментом, который запасает энергию путем анаэробного окисления NO_3^- . Мембрана анаммоксосомы, состоящая из уникальных липидов леддеранов (рис. 63), содержит три фермента: гидразингидролазу, гидразиндегидрогеназу и нитритредуктазу. Гидразингидролаза катализирует реакцию между NH_3 , который находится в анаммоксосоме, и гидроксиламином, присутствующим в **цитоплазме** с образованием токсического соединения – гидразина ($\text{NH}_2\text{-NH}_2$). Последний накапливается в анаммоксосоме и далее окисляется короткой анаэробной **электрон-транспортной цепью**, состоящей из гидразиндегидрогеназы и нитритредуктазы. В результате на мембране создается **Pmf**. Локализованная в мембране анаммоксосомы АТФ-синтаза обеспечивает фосфорилирование **АДФ** при движении H^+ из анаммоксосомы в цитоплазму. Молекулярный азот N_2 , образовавшийся при окислении гидразина, удалится из клетки. Энергия, полученная в аммоксосоме, расходуется на **автотрофную** фиксацию CO_2 по ацетил-КоА пути. Ферменты, участвующие в анаэробном окислении аммония, функционируют в интервале температур от 6 до 43°C и pH – от 6,5 до 8,3. Анаммокс, бактерии могут использовать органические кислоты как дополнительные **доноры электронов** для восстановления NO_3^- в NO_2^- и NO_2^- в NH_3 .

Планктомицеты группы анаммокс являются компонентом **микробных сообществ**, обитающих в морских **экосистемах** и илах очистных сооружений. В анаэробных морских осадках, а также в зонах с крайне низким содержанием кислорода они отвечают за образование 20–79% молекулярного азота N_2 от его общей продукции. Источником нитритов, столь необходимых бактериям для анаэробного окисления аммония, служит либо процесс окисления NH_3 на границе раздела между кислородной и бескислородной зонами, либо анаэробная нитратредукция. Эти процессы осуществляют партнеры планктомицетов по экоценозу – бактерии из различных таксономических групп.

Фила *Proteobacteria* – самая крупная фила **домена *Bacteria***, состоящая из 5 сильно дивергировавших филогенетических классов (*Alphaproteobacteria*, *Betaproteobacteria*, *Gammaproteobacteria*, *Deltaproteobacteria* и *Epsilonproteobacteria*), 33 порядков, 72 семейств, 425 родов и около 2000 видов. Классы обозначены буквами греческого алфавита – α , β , γ , δ , и ϵ . Группирование *Proteobacteria* на уровне пяти классов основано на результатах секвенс-анализа 16SpРНК, 23SpРНК и ДНК-ДНК-гибридизации. Три из пяти классов содержат фототрофные бактерии. В состав филы вошли метаболически, экологически

и функционально разнообразные бактерии. В рамках филы есть **фототрофы**, **квази-фототрофы**, **хемолитотрофы**, **хемоорганотрофы**, **автотрофы** и **гетеротрофы**, **дiazотрофы**, **диссипотрофы**, **копитрофы**, **сапротрофы**, а также **паразиты**, вызывающие заболевания человека, животных и растений. У протеобактерий обнаружены почти все известные у **прокариот** формы социального поведения, различные типы **биотических связей** и **экологических стратегий**. Они способны адаптироваться как к умеренным, так и к экстремальным условиям окружающей среды, в связи с чем заселяют самые разнообразные **эко ниши**. Протеобактериям принадлежит ведущая роль в круговороте биогенных элементов в природе.

Фила Spirochaetes – самостоятельная и сильно обособленная от других фил домена **Bacteria** эволюционная линия своеобразных бактерий. Одна из пяти бактериальных фил, в которой морфологические и физиолого-биохимические свойства членов группы отражают их филогенетические отношения, базирующиеся на сравнительном анализе 16S рРНК. В состав филы входит класс *Spirochaetia* с единственным порядком *Spirochaetales* и четыре семейства *Spirochaetaceae* (р.р. *Spirochaeta*, *Treponema*, *Borrelia*, *Cristispira*), *Brachyspiraceae* (род *Brachyspira*), *Brevinemataceae* (род *Brevinema*) и *Leptospiraceae* (р.р. *Leptonema*, *Leptospira*, *Turneriella*). Клетки спирохет закручены в правильную или неправильную спираль с мелкими или крупными завитками. Спираль может быть прямой, согнутой пополам (сем. *Brachyspiraceae*), свернутой в сферу, а также иметь на конце крюк (сем. *Leptospiraceae*) либо боковой гребень (сем. *Spirochaetaceae*). Спирохеты сильно варьируют по размеру, например, мелкие клетки характерны для родов *Brachyspira* (диаметр 0,2–0,4 мкм, длина 2–11 мкм) и *Turneriella* (диаметр 0,3 мкм, длина 3,5–7,5 мкм), средние – для *Leptonema* и *Treponema* (диаметр 0,1–0,7 мкм, длина 1–21 мкм), а крупные – для *Spirochaeta* и *Cristispira* (диаметр 0,1–3 мкм, длина 30–250 мкм). Клетки спирохет одиночные, но иногда образуют «многоклеточные тела», которые представлены или взаимно перевитыми отдельными спиралями, или взаимно переплетенными протоплазматическими цилиндрами, находящимися внутри одной общей **наружной мембраны**. При неблагоприятных внешних условиях формируют специфические структуры, известные как «сферические тела». Они могут быть физически связаны со спиральной клеткой или находиться в свободном состоянии. Все члены филы *Spirochaetes* обладают **грамотрицательным морфотипом**. В состав **муреина** клеточной стенки членов семейств *Spirochaetaceae* и *Brachyspiraceae* входит L-орнитин; у *Leptospiraceae* – α , ε -**диаминопимелиновая кислота**. Делятся **бинарно-эквивалентно**. Подвижность обеспечивается **периплазматическими жгутиками**, которые обвивают протоплазматический цилиндр, состоящий из слоя муреина, **цитоплазматической мембраны** и **цитоплазмы** клетки с ее содержимым. Сверху жгутики и протоплазматический цилиндр покрыты наружным чехлом, аналогичным **наружной мембране** клеточной стенки бактерий с **грамотрицательным морфотипом**. Число жгутиков колеблется от 2 до 100. Иногда их количество коррели-

рует с размером клетки, например, маленькие клетки рода *Brachyspira* имеют от 2 до 8 жгутиков, крупные – от 20 до 30. Жгутики расположены в периплазматическом пространстве клетки поодиночке или пучками. Каждый из них с помощью диска прикреплен только одним концом к какому-то одному субтермальному полюсу протоплазматического цилиндра. Свободные концы жгутиков, прикрепленных у разных полюсов могут либо не доходить до середины протоплазматического цилиндра (сем. *Leptospiraceae*), либо перекрываться в центральной части цилиндра. В том случае, когда одиночные встречные жгутики или пучки жгутиков перекрываются, они формируют «аксиальную нить». Иногда жгутики соединяются друг с другом и образуют структуру, известную как «гребень». Периплазматические жгутики не выходят на наружную поверхность клетки. Исключение составляют представители семейства *Leptospiraceae*. Периплазматические жгутики позволяют спирохетам двигаться винтообразно со скоростью 20 мкм/сек в очень вязкой среде (до 10^4 мПа), в которой другие бактерии теряют подвижность. В жидкой среде они плавают достаточно быстро (род *Criptospira*, 100 мкм/сек); по твердой увлажненной поверхности медленно «ползут». Подвижность спирохет имеет адаптивное значение и контролируется системами **хемотаксиса** и **вискозитаксиса** (внешним сигналом служит **градиент** вязкости). Перемещение спирохет обеспечивается энергией в форме **Pmf**. **Геном** спирохет может быть представлен как кольцевыми, так и линейными **хромосомами** (род *Borrelia*). Для рода *Leptospira* характерна мультипартитность, когда геном распределен между двумя кольцевыми хромосомами разного размера – большей и меньшей (*L.interrogans*, *L.borgpetersenii*). В доминирующей хромосоме находится много «генов домашнего хозяйства», тогда как вторая хромосома содержит больше генов, имеющих адаптивное значение. У *Leptospira biflexa* геном распределен между тремя кольцевыми хромосомами. Размер генома членов филы *Spirochaetes* варьирует в пределах от 1 млн п.н. (род *Treponema*) до 5,2 млн п.н. (род *Leptospira*). Содержание **гуанина** и **цитозина** в **ДНК** составляет 24–65 мол. %. Наименьшее количество цитозина и гуанина в ДНК характерно для представителей родов *Brachyspira* (24–27%) и *Borrelia* (27–32%); наибольшее для *Leptonema* (54%) и *Spirochaeta* (45–65%). У спирохет отмечена необычная организация рНК генов, которые не образуют **оперона**, а рассеяны по всей хромосоме, причем у рода *Leptospira* они располагаются в большой кольцевой хромосоме. В геномах ряда спирохет существует по две копии генов 16S рНК и 23S рНК. У рода *Borrelia* наряду с кольцевыми **плазмидами** распространены редко встречающиеся у бактерий линейные плазмиды. В присутствии кислорода члены филы *Spirochaetes* продуцируют желтые, оранжевые или красные пигменты-**каротиноиды**. Большинство представителей филы являются **мезофилами** с оптимальной температурой роста 25–40°C. Среди видов рода *Spirochaeta* известны **термофилы** – *S. caldaria* (t_{opt} – 52°C) и *S. thermophila* (t_{opt} – 66–68°C). **Облигатные** или **факультативные анаэробы** (сем. *Spirochaetaceae*), **облигатные аэробы** (сем. *Leptospiraceae*) или **микроаэрофилы** (сем. *Brevinemataceae*). **Нейтрофилы**, но есть и **алкали-**

фи́лы с $rH_{opt} - 8,5-9,7$ (род *Spirochaeta*). **Хемоорганогетеротрофы**, существенно различающиеся по степени требовательности к **субстрату**. В зависимости от вида используют в различных сочетаниях в качестве источника углерода и энергии: фруктозу, **мальтозу**, **сахарозу**, целлобиозу, **глюкозу**, **ксилозу**, **лактозу**, **трегалозу**, **гликоген**, рибозу, **маннитол**, **глицерол**, галактуроновую и **глюкуроновую кислоты**, инулин, ксилан, **декстрин**, лейцин, валин, изолейцин и некоторые другие соединения. Члены семейства *Leptospiraceae* требуют для роста длинноцепочечные жирные кислоты и **спирты**. Некоторые виды *Spirochaeta asiatica*, *S. cellobiosiphila*, *Treponema saccharophilum*, *T. pectinovorum* и др.) гидролизуют **пектин**. Энергию получают за счет **аэробного дыхания**, окисляя субстраты через **электрон-транспортную цепь**, или **брожения**, ферментируя субстраты по пути **гликолиза** с образованием в качестве конечных продуктов ацетата, этанола, CO_2 , H_2 и редко бутирата. Спирохеты отличаются широкой адаптацией к физико-химическим факторам окружающей среды.

Свободноживущие члены фила *Spirochaetes* (р.р. *Spirochaeta*, *Leptonema*, *Leptospira*) и **фантомные формы**, выявленные по результатам анализа 16S рРНК, обитают в пресной и морской воде, соленых и щелочных озерах, илах, морских осадках, прудах, влажной почве и почве, контаминированной нефтью, геотермальных источниках, водопроводной воде (род *Turneriella*), а также входят в состав нормальной микробиоты кишечного тракта морских и пресноводных моллюсков членистоногих (термиты, тараканы), **рубца** крупного рогатого скота, мышей, хомяков. У человека живут в ротовой полости (р.р. *Treponema*, *Leptospira*) в складках слизистой и десневых карманах. Некоторые виды изолированы из **крови**, мочи, цереброспинальной жидкости, кожи с поверхности голени человека и т.п. Патогенными для человека и животных видами спирохет являются: *Treponema pallidum* (**сифилис**, **фрамбезия**) и *T. carateum* (**пинта**); *Borrelia recurrentis* (**тиф возвратный эпидемический**), *B. burgdorferi* (**лаймборрелиоз**), *B. duttonii*, *B. persica* (**боррелиозы клещевые эпидемические**); *Brachyspira hyodysenteriae* (дизентерия свиней), *B. pilosicoli* (колиты, диареи у птиц, свиней и, возможно, у человека), *B. intermedia* (колиты у птиц).

Фила Tenericutes – разнообразная группа организмов домена *Bacteria*, клетки которых отграничены от внешней среды только эластичной **цитоплазматической мембраной**. Не имеют **клеточной стенки**. Не являются **L-формами**. Фенотипическая характеристика членов фила *Tenericutes* согласуется с их филогенетической классификацией на основе анализа 16SpРНК. В состав фила входит один класс *Mollicutes*, содержащий четыре порядка *Mycoplasmatales* (р.р. *Mycoplasma*, *Ureaplasma*, *Eperythrozoon*, *Haemobartonella*), *Entomoplasmatales* (р.р. *Entomoplasma*, *Mesoplasma*, *Spiroplasma*), *Acholeplasmatales* (р.р. *Acholeplasma*, «*Candidatus Phytoplasma*»), *Anaeroplasmatales* (р.р. *Anaeroplasma* и *Asteroleplasma*) и семь семейств, два из которых имеют статус *Insertae sedis*. В настоящее время для обозначения всех представителей класса *Mollicutes*, независимо от их родовой принадлежности, Международным коми-

тетом по систематической бактериологии рекомендовано использовать тривиальный термин «молликут(ы)». Это связано с тем, что ранее используемый в этих целях термин «микоплазма(ы)» сегодня применяется исключительно для обозначения членов рода *Mycoplasma*.

Основной для подавляющего большинства членов класса *Mollicutes* является кокковидная форма клетки размером от 0,2 до 0,8 мкм в диаметре. Более крупные клетки – 2,2 мкм встречаются только у рода *Asteroleplasma*. Для представителей рода *Spiroplasma* свойственны спиралевидные клетки размером 0,15–0,2 x 3,0–5,0 мкм, с регулярной длиной волны вдоль спирали и одинаковой амплитудой каждого кольца. Иногда в конце спирали можно наблюдать шаровидную структуру, называемую «главное тело». Для молликут характерен ярко выраженный **полиморфизм**, обусловленный отсутствием ригидной **клеточной стенки**. В культуре одного вида могут одновременно присутствовать клетки основной кокковидной формы, а также эллипсовидные, дисковидные, палочковидные и нитевидные. Последние могут ветвиться, образуя подобие мицелия. У родов *Mycoplasma* и *Ureaplasma* длина разветвленных нитей варьирует от 10 до 150 мкм. У остальных молликут (р.р. *Acholeplasma*, *Entomoplasma*, *Mesoplasma* и др.) нити короткие – 2–5 мкм. Гемоплазмы (*Family II. Insentae sedis*, порядок *Mycoplasmatales*), тривиальное название членов родов *Eperythrozoon* и *Haemobartonella*, которые наряду с кокковидными клетками имеют клетки в виде деформированных палочек и колец. Размножаются молликуты **бинарно-эквивалентно**, **почкованием** или **фрагментацией** нити или спирали. При фрагментации вначале происходит сжимание «материнской» нити или спирали в определенных участках мембраны, а затем деление на индивидуальные **вегетативные клетки** – кокковидные или спиралевидные. Иногда нити фрагментируются в цепочку кокков. Репродукция молликут может осуществляться при участии минимальных репродуктивных тел размером от 0,1 до 2 мкм в диаметре. Их называют «элементарные тела». У «*Candidatus Phytoplasma*» (*Family II. Insentae sedis*, порядок *Acholeplasmatales*) они образуются путем сжимания нитевидной клетки и имеют диаметр 0,1 мкм, а у *Ureaplasma* – 0,33 мкм. У некоторых молликут обнаружены **фимбрии** (род *Spiroplasma*), ассоциированные с цитоплазматической мембраной и **капсулы** (р.р. *Mycoplasma*, *Ureaplasma*) **полисахаридной** или липополисахаридной природы. Эти структуры обеспечивают **адгезию** бактерий на нейтральных поверхностях или клетках **эукариот**. Многие молликуты неподвижны, но ряд видов рода *Mycoplasma*, которые имеют локализованные на поверхности клетки структуры в виде «стебелька» (*M. pulmonis*), «вздутия» (*M. gallisepticum*) или «конуса» (*M. pneumoniae*), демонстрируют **подвижность по типу скольжения**. Эти терминальные органеллы, обладающие сложным внутренним **цитоскелетом**, обеспечивают прикрепление клеток к субстрату и обуславливают перемещение микоплазм. Движение клеток по увлажненной поверхности может совершаться по прямой, по кругу и при неблагоприятных обстоятельствах зигзагообразно. В движении могут участвовать одна клетка, парные клетки или многоклеточные конгломераты.

Ведущий конец клетки всегда постоянный. Микоплазмы «скользят» по поверхности субстрата с разной скоростью, например, *Mycoplasma mobile* – 7 мкм/сек, *M. pneumoniae* – 20 мкм/сек. Члены рода *Spiroplasma* способны к активному движению, когда их клетки имеют спиралевидную форму. При росте в жидких **питательных средах** им свойственна либо флексирующая подвижность – сгибание и разгибание клетки без какого-либо продвижения вперед или назад, либо вращение вдоль продольной оси. В последнем случае с одного конца спирали до другого проходит своеобразная «сжимающая» волна, вследствие чего клетка поворачивается. В полужидкой агаризованной среде спироплазмы передвигаются винтообразно (по типу «штопора»), а находясь на границе среда – стекло – «ползут» вдоль стекла. За подвижность и **хемотаксис** спироплазм несет ответственность цитоскелет, прикрепленный к внутренней поверхности цитоплазматической мембраны вдоль короткой стороны спирали. Структурной единицей цитоскелета (у *Spiroplasma citri*) является лента шириной 5 нм, построенная из димеров фибриллярного белка. Каждая лента состоит из семи пар фибрилл. Функциональной единицей ленты является пара фибрилл, вдоль которых пары димеров формируют тетрамерные кольцеобразные повторы. Известно несколько белков с молекулярной массой от 26 до 170 кДа, формирующих цитоскелет. Он крепится к цитоплазматической мембране посредством актиноподобного MreB белка – спиралина. Сокращение фибриллярных нитей обеспечивает движение спироплазм. На плотных сухих питательных средах многие молликуты образуют типичные мелкие колонии (<1 см в диаметре) с приподнятым плотным центром и просвечивающей периферической зоной, которые имеют характерный вид «яичницы-глазуньи» с четко очерченными краями. У рода *Spiroplasma* на агаризованной среде с влажной поверхностью формируются колонии с диффузной границей и расположенными по краям мелкими «дочерними» колониями. Это является следствием продвижения отдельных клеток спироплазм из первичных колоний за их границы и образования «центров» новых колоний-сателлитов. Основным компонентом мембранных **липидов** представителей родов *Mycoplasma*, *Ureaplasma*, *Entomoplasma*, *Anaeroplasma* и некоторых *Spiroplasma* является холестерин. Его содержание достигает 25–30% от веса общих мембранных липидов и сопоставимо с содержанием холестерина в клетках эукариот. Ни один из стеринзависимых видов не синтезирует его самостоятельно. Молликуты извлекают холестерин из клеток хозяина или сыворотки, добавленной в питательные среды. Члены родов *Acholeplasma*, *Mesoplasma*, *Asteroleplasma* и ряд *Spiroplasma* не нуждаются в холестерине. У стериннезависимых молликут функцию холестерина выполняют **каротиноиды**. Большинству молликут нужны для роста жирные кислоты с длинной цепью. **Геном** членов филы *Tenericutes* представлен кольцевой молекулой ДНК с низким содержанием **гуанина** и **цитозина** – 23–40,5 мол. %. Размер генома варьирует в пределах от 530 до 2200 т.п.н. Самые маленькие геномы имеют виды из родов «*Candidatus Phytoplasma*» (530 т.п.н.), *Mycoplasma* (580 т.п.н.), *Ureaplasma* (760 т.п.н.) и *Spiroplasma* (780 т.п.н.). Геном молликут включает

Is-элементы, транспозоны, вирусные и плазмидные сегменты. У многих молликут UGAкодон не используется как стопкодон, а несет ответственность за синтез триптофана. Число рибосомальных **оперонов** у молликут один или два, редко – три (род *Mesoplasma*), что гораздо меньше, чем у бактерий (до десяти) из других фил. 5SpРНК содержит от 104 до 113 **нуклеотидов**, в то время как другие члены домена *Bacteria* имеют больше 114. ДНК-зависимая РНК-полимераза в отличие от аналогичных ферментов бактерий устойчива к рифампицину. У молликут (р.р. *Mesoplasma*, *Spiroplasma*, *Acholeplasma*) обнаружены кольцевые **плазмиды** (криптические, конъюгативные, неконъюгативные), гены которых вовлечены в метаболизм, а также различные типы ДНК-содержащих **бактериофагов** (умеренные, вирулентные) палочковидной и сферической формы. Некоторые вирусы имеют головку в виде многогранника с коротким или длинным отростком. Все члены филы *Tenericutes* являются **мезофилами** с оптимальной температурой роста 25–37°C и **нейтрофилами**. Исключение составляет род *Ureaplasma* с pH_{opt} 6,0–6,5. Большинство тестированных видов молликут **факультативные анаэробы**, но есть **аэробы** (некоторые виды микоплазм) и **облигатные анаэробы** (р.р. *Anaeroplasm*, *Asteroleplasm*). Все члены класса *Mollicutes* являются **хемоорганогетеротрофами**. Энергию получают за счет **брожения, анаэробного дыхания** или **аэробного дыхания**. Большинство видов катаболизируют **глюкозу**, а также, в зависимости от метаболических возможностей, другие сахара. При ферментации сахаров в качестве конечных продуктов образуются органические кислоты (ацетат, формиат, лактат, пропионат, сукцинат), этанол, CO₂ и H₂ в различных сочетаниях, в зависимости от вида, осуществляющего процесс. Среди молликут известны виды (р.р. *Mycoplasma*, *Mesoplasma*, *Spiroplasma*), получающие энергию за счет окисления аргингина и/или органических веществ. Члены рода *Ureaplasma* инертны к сахарам. Для них характерна облигатная потребность в **мочевине**, которую уреаплазмы с целью получения энергии гидролизуют с помощью **уреазы** до CO₂ и NH₃.

Сапрофитные свободно живущие представители класса *Mollicutes* широко распространены в окружающей среде – почве, компостах, навозе, сточных водах, пресных водоемах, горячих источниках, цветках тропических растений. Многие молликуты (р.р. *Mycoplasma*, *Spiroplasma*, *Anaeroplasm* и др.) существуют в различных симбиотических ассоциациях с грибами, растениями, насекомыми, земноводными, рептилиями, рыбами, птицами и млекопитающими, включая человека. Облигатно анаэробные молликуты из родов *Anaeroplasm* и *Asteroleplasm* приспособлены к росту только в **рубце** крупного рогатого скота и овец. Ряд паразитарных форм патогенны для **эукариот**. Заболевания у человека вызывают: *Mycoplasma hominis* (вагиноз, уретриты, **гломерулонефриты**, пиелонефрит, воспалительные заболевания органов малого таза, урогенитальный микоплазмоз беременных, **септицимии**, плеввропневмонии и т.д.); *M. pneumoniae* (атипичная **пневмония, бронхиты, фарингиты**); *M. genitalium* (уретриты у мужчин); *M. fermentans* (нефропатия у ВИЧ-инфицированных больных);

Ureaplasma urealyticum (уретриты у мужчин, уреоплазменные простатиты, а также участвуют в развитии мочекаменной болезни). У животных микоплазмы являются внутриклеточными паразитами с выраженным тропизмом в отношении клеток мезотелия – плевры, брюшины, клеток суставов и вызывают: *M. bovis* – маститы у коров, коз, полиартриты и респираторные заболевания у крупного рогатого скота; *M. mycoides* – плевропневмонии крупного рогатого скота, часто со смертельным исходом, а также агалактию овец и коз (генерализованная инфекция с очаговым поражением кожи, глаз, вымени, суставных сумок); *M. conjunctivae* (кероконъюнктивиты у коз, овец, крупного рогатого скота). У домашних птиц, а также на птицефабриках микоплазмы вызывают острые респираторные заболевания, имеющие экономическое значение. Патогенный потенциал членов рода *Mycoplasma* обусловлен: конкурентным уничтожением микоплазмами веществ (аргинин, **глюкоза** и другие сахара), важных для метаболизма **хозяина**; выделением H_2O_2 , оказывающей токсическое действие на клетки хозяина; локальным повреждением хозяйских клеток за счет сдвига рН в кислую или щелочную сторону при катаболизме сахаров или аргинина; способностью разрушать **IgA** с образованием неактивных фрагментов; иммунологической мимикрией за счет обмена **антигенами** между контактирующими клетками патогена и хозяина; быстрой сменой поверхностных **антигенов** микоплазм, предотвращающей иммунное узнавание патогена; наличием структур или субстанций, либо препятствующих перевариванию патогенов в **фагоцитах**, либо оказывающих повреждающее действие на фагоциты; нарушением нормальной кооперации **иммунокомпетентных клеток**, приводящим к развитию **иммунодефицита**; прямым цитотоксическим действием микоплазм на **лимфоциты** и т.п. Гемотрофные молликуты (тривиальное название гемоплазм) из родов *Eperythrozoon* и *Haemobartonella* обнаружены в **крови** человека и животных. Адгезированы на поверхности **эритроцитов**. Вызывают гемолитическую **анемию** у человека, овец, коз, мышей, домашних кошек и собак и других животных. Могут передаваться через кровососущих насекомых, при инъекциях, перорально с кровью и т.д.

Этиологическими агентами, вызывающими заболевания свыше 1000 видов растений, являются молликуты из рода «*Candidatus Phytoplasma*». Они причастны к мелколистности, пожелтению, курчавости, хлорозу и увяданию листьев, карликовости злаковых, увяданию косточковых, столбуру томатов, пожелтению плодов и другим заболеваниям растений. Фитоплазмы распространяются инфицированными побегами, через корневую систему, прививки, но в большей степени они передаются от растения к растению насекомыми-переносчиками (псиллиды, цикадки). В теле насекомых, куда фитоплазмы попадают при питании, они аккумулируются в слюнных железах, кишечнике, гемолимфе, нейролеме и жировой ткани. После инфицирования растения они размножаются в клетках флоэмы и осуществляют переход от одной растительной клетки к другой. Вызывают нарушения метаболизма в растительных клетках, разрушение мембранных элементов и хлоропластов, деформацию ядерной

оболочки и т.п. С насекомыми-переносчиками (жуки, бабочки, комары, слепни, пчелы, сифиды, стрекозы и др.) ассоциированы молликуты из рода *Spiroplasma*. Обитают на поверхности цветов, листьев и стеблей растений, откуда попадают в организм насекомого. Некоторые спироплазмы вызывают заболевания растений (например, *Spiroplasma citri* патоген цитрусовых, *S. kunkelii* – маиса) и насекомых (медоносных пчел).

Фила *Thermodesulfobacteria* – одна из архаичных фил **филогенетического дерева** в домене *Bacteria*. Включает класс *Thermodesulfobacteria*, один порядок *Thermodesulfobacteriales* и единственное семейство *Thermodesulfobacteriaceae*, представленное родом *Thermodesulfobacterium*, в который входят неподвижные или подвижные с помощью **жгутиков** бактерии палочковидной формы, обладающие **грамотрицательным морфотипом**. Одиночные, в парах или цепочках. **Наружная мембрана** образует **блебинг-везикулы**. **Экстремальные термофилы** ($t_{\text{opt}} - 60-70^{\circ}\text{C}$), **нейтрофилы** ($\text{pH}_{\text{opt}} - 6,5-7,0$), **облигатные анаэробы**. **Хемоорганогетеротрофы** с дыхательным типом метаболизма. В качестве **доноров электронов** используют лактат или **пируват**, а терминальных **акцепторов** электронов – SO_4^{2-} или $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$. Энергетические **субстраты** окисляют до ацетата. Могут существовать как **хемолитогетеротрофы**, окисляя H_2 и используя вышеперечисленные терминальные акцепторы.

Встречаются в термальных источниках, подземных водах нефтяных скважин. Изолированы из проб, отобранных в Северном море, а также на побережье Каспийского моря.

Фила *Thermomicrobia* – одна из древних ветвей домена *Bacteria*. Содержит единственный класс *Thermomicrobia*, один порядок *Thermomicrobiales*, одно семейство *Thermomicrobiaceae* и единственный род *Thermomicrobium* с единственным видом *T. roseum*, который обладает **грамотрицательным морфотипом**. Клетки в форме коротких палочек. **Плеоморфны**, в связи с чем могут приобретать гантелевидную форму. Иногда на поверхности клетки образуются нерегулярные субтермальные вздутия. Неподвижны. **Муреин в клеточной стенке** отсутствует. Вместо него функцию ригидного слоя выполняет белковый слой, расположенный в **периплазматическом пространстве**. Имеется дополнительно **S-слой**. **Облигатные аэробы** и **экстремальные термофилы** ($t_{\text{opt}} - 70-75^{\circ}\text{C}$) с оптимальным pH 8,2–8,5. **Хемоорганогетеротрофы**, получающие энергию за счет **аэробного дыхания**.

Выделены из горячего источника **Обсидиан Пул** Йеллоустонского парка в США.

Фила *Thermotogae* – старейшая медленно эволюционирующая ветвь домена *Bacteria*. В нее входит класс *Thermotogae*, порядок *Thermotogales*, семейство *Thermotogaceae* (р.р. *Thermotoga*, *Fervidobacterium*, *Geotoga*, *Petrotoga*, *Thermosipho*). Фила объединяет бактерии палочковидной формы. Обладают **грамотрицательным морфотипом**. В состав **муреина** вместо **диаминопимелиновой кислоты** входит D- или L-лизин. Имеют **S-слой**, который образует булавовидные вздутия либо на одном конце одиночной клетки (род *Fervido-*

bacterium), либо на обоих концах (род *Thermotoga*). Иногда клетки собраны в цепочки и лежат в цилиндрическом S-слое без терминальных вздутий (род *Geotoga*). Редко клетки в цепочках (до 12) одеты S-слоем, формирующим вздутия на обоих концах (род *Thermosipho*). Все виды подвижны с помощью **жгутиков**. **Цитоплазматическая мембрана** представителей фила *Thermotogae*, так же, как и мембрана членов **фила *Aquificae***, содержит **липиды** как с простой, так и со сложной эфирной связью. В составе мембранных липидов присутствуют дикарбоновые C₂₈-C₃₄ жирные кислоты. К филе *Thermotogae* относятся **облигатные анаэробы, нейтрофилы** (pH_{opt} – 6,5–7,5), **гипертермофилы** (t_{opt} – 65–85°C). Облигатные **хемоорганогетеротрофы**, способные использовать в процессе **брожения углеводы, белки** и более сложные субстраты (**дрожжевой экстракт** и др.). Восстанавливают тиосульфат и/или S⁰.

Обитают в наземных термальных источниках, подводных гидротермах, подземных водах нефтяных скважин, сульфотарах.

Фила *Verrucomicrobia* – фила домена *Bacteria*, близкая по результатам филогенетического анализа к **филам «*Chlamydiae*», *Lentisphaerae*** и особенно **филе «*Planctomycetes*»**. Содержит три класса, четыре порядка *Verrucomicrobiales*, *Opitutales*, *Puniceococcales* и *Chthoniobacteriales*, шесть семейств и тринадцать родов – *Verrucomicrobiaceae* (p.p. *Verrucomicrobium*, *Prothecobacter*), *Akkermansiaceae* (род *Akkermansia*), *Rubritaleaceae* (род *Rubritalea*), *Opitutaceae* (p.p. *Opitutus*, *Alterococcus*), *Puniceococcaceae* (p.p. *Puniceicoccus*, *Cerasicoccus*, *Coralimargarita*, *Pelagicoccus*), *Chthoniobacteraceae* (p.p. *Chthoniobacter*, «*Candidatus Xiphinematobacter*»). Помимо трех общепризнанных классов – *Verrucomicrobiae*, *Opitutae* и *Spartobacteria* в состав фила входят пока еще малоизученные и официально не обозначенные группы на уровне классов – субфила 3, 5, 6 и 7. Две из них – субфила 3 и 6 включают культивируемые организмы, а две другие – субфила 5 и 7 представлены исключительно последовательностями 16S рРНК. Все культивируемые организмы фила *Verrucomicrobia* обладают **грамтрицательным морфотипом**, а у некоторых в **хромосоме** присутствуют **гены**, кодирующие **белки**, подобные тубулину **эукариот**. Характерной особенностью ряда членов фила *Verrucomicrobia*, так же, как и представителей **фила «*Planctomycetes*»**, является **компаратментализация** клетки – т.е. деление **цитоплазмы** на компартменты (два) посредством **цитоплазматической мембраны**. Центральный отдел (назван парифоплазма) содержит конденсированный **нуклеотид** и **рибосомы**. Периферический – пиреллюлосома – свободен от рибосом. Такая архитектура клетки описана у родов *Verrucomicrobium*, *Prothecobacter*, *Chthoniobacter*, а также у вида «*Ellin 514*» из субфила 3.

Класс *Verrucomicrobiae* включает неподвижные бактерии, содержащие в **клеточной стенке мезо-диаминопимелиновую кислоту**. Представители рода *Verrucomicrobium* имеют палочковидную или кокковидную форму и образуют множество **простек**, равномерно расположенных на поверхности клетки. На тонких концах простек локализованы многочисленные **фимбрии** различной длины. Размножаются **бинарно-эквивалентно** или **почкованием**. Почки об-

разуются или на теле клетки, или на поверхности простек. Представители рода *Prostheco bacter* имеют веретеновидные клетки с единственной терминальной простекой в форме бульбовидного утолщения. Простекобактеры делятся симметрично, так что у обеих клеток оказывается по одной простеке (**мономорфный клеточный цикл**). Типичные члены родов *Akkermansia* и *Rubritalea* представлены кокковидными или палочковидными клетками, не формирующими простек. Некоторые виды класса *Verrucomicrobiae* продуцируют **сквален** (*Rubritalea*), а также желтые, розовые или красные пигменты-каротиноиды. Все члены филы являются **мезофилами** ($t_{opt} - 24-37^{\circ}\text{C}$) и **нейтрофилами**. **Облигатные аэробы** (р.р. *Prostheco bacter*, *Rubritalea*), **факультативные анаэробы** (род *Verrucomicrobium*) и **облигатные анаэробы** (род *Akkermansia*). **Хемоорганогетеротрофы**, утилизирующие разнообразные сахара. Энергию получают за счет **аэробного дыхания**, **брожения** или **анаэробного дыхания** (род *Rubritalea*), используя в качестве конечного акцептора электронов NO_3^- , который восстанавливают до NO_2^- . В аэробных условиях некоторые виды *Rubritalea* гидролизуют **пектин**.

Класс *Opiritatae* представлен филогенетически, физиологически и экологически различными родами. Объединяет неподвижные или подвижные с помощью **жгутиков** (р.р. *Opiritatus*, *Alterococcus*, *Pelagicoccus*) кокки или коккобациллы (0,4x1,2 мкм). Мурамовая и **диаминопимелиновая кислоты** не идентифицированы в **клеточной стенке** членов класса *Opiritatae*, что предполагает отсутствие **муреина** у этих организмов. Делятся **бинарно-эквивалентно**. Продуцируют белые, палево-желтые (род *Pelagicoccus*) или палево-розовые каротиноидные **пигменты** (р.р. *Puniceicoccus*, *Cerasicoccus*). **Мезофилы** или умеренные **термофилы** (род *Alterococcus*; $t_{opt} - 48^{\circ}\text{C}$). **Нейтрофилы**; редко **алкалифилы** (*Puniceicoccus*, $\text{pH}_{opt} - 9,5$). **Облигатные анаэробы** или **облигатные аэробы** (р.р. *Cerasicoccus*, *Coralimargarita*). **Хемоорганогетеротрофы**, утилизирующие в зависимости от метаболисемких способностей **моно-, ди- и полисахариды**, органические кислоты, **спирты** и редко **пептон** и **дрожжевой экстракт** (род *Alterococcus*). При **брожении** (сем. *Puniceicoccaceae*) в качестве основных конечных продуктов образуют ацетат, пропионат, CO_2 и H_2 . При **анаэробном дыхании** в качестве терминального **акцептора электронов** используют NO_3^- . Некоторые виды гидролизуют **агар** (род *Alterococcus*) и **пектин** (род *Opiritatus*).

Класс *Spartobacteria* содержит два рода – *Chthoniobacter* (палочковидные клетки, размером 0,9x1,4 мкм, единичные или в парах) и «*Candidatus Xiphinematobacter*» (**плеоморфные** клетки), а также **фантомные** формы. Неподвижны. В составе клеточной стенки *Chthoniobacter flavus* присутствует **муреин**. В свою очередь у «*Candidatus Xiphinematobacter*» в **периплазматическом пространстве** вместо муреина обнаружен паракристаллический монослой, состоящий из белковых субъединиц размером 10 нм. **Облигатные анаэробы** или **облигатные аэробы**. **Хемоорганогетеротрофы**. *Chthoniobacter flavus* в качестве источника углерода и энергии при аэробном дыхании использует сахара.

Суперфилы 5 и 7 представлены только **фантомными формами** в виде

олигонуклеотидных последовательностей 16S рННК, изолированных из разных **экосистем** – осадков водоемов, геотермальных матов, гиперсоленых озер, а также кишечного тракта позвоночных. В состав суперфила 3 и 6 наряду с фантомными формами входят культивируемые организмы – **метанотрофы** (суперфила 6) и сахаролитические кокки с **грамотрицательным морфотипом**, помещенные в новый род «*Pedosphaera*» (суперфила 3; шесть малоизученных видов, включая *Ellin* 514, 516 и S18). Метанотрофные бактерии – «*Methylacidiphilum infernorum*», «*M.kamchatkensis*» и «*Acidimethylosilex fumarolicum*» – изолированы из почвы и ила в зонах вулканической активности (Новая Зеландия; Россия, Камчатка; Италия). Эти бактерии являются **ацидофилами** ($pH_{opt} = 2.5-3.5$) и **термофилами** ($t_{opt} = 55-60^{\circ}C$). *M.kamchatkensis* **фиксирует молекулярный азот**. Все три изолята имеют мембраносвязанную **монооксигеназу** и внутриклеточные мембранные структуры трубчатой или пластинчатой формы, функционально подобные **интрацитоплазматической мембране** у **метилов** из **филы Proteobacteria**. Размер генома «*Methylacidiphilum infernorum*» равен 2 300 000 п.н.

Большинство членов филы *Verrucomicrobia* обитают: в различных типах почв, где составляют до 10% всех бактерий; в пресной и морской воде (**пелагиаль**); термальных источниках; кишечнике человека и термитов. Среди них известны: эпibiонты морских растений; эктосимбионты жгутиковых (защита хозяина от хищников) и морских цилиат; облигатные эндосимбионты, («*Candidatus Xiphinematobacter*») живущие в нематодах и вызывающие переход к партеногенезу (сдвиг соотношения полов в сторону преобладания самок). «*Fucophilus fucoidanalyticus*» (класс *Opitutae*) изолирован из кишечника морского огурца *Stichopus japonicus*.

Филлоплана – поверхность надземных вегетативных органов растений.

Филлосфера – пространство вокруг надземных частей растения, а также ткани этого растения.

Филовирусы – опасные для человека вирусы семейства *Filoviridae* с единственным родом *Filovirus*, объединяющим палочковидные или нитевидные, ветвящиеся вирусы средних размеров – 14x80 нм с одноцепочечной, предположительно минус-нитевой РНК. **Нуклеокапсид вирионов** организован по типу **спиральной симметрии** и покрыт **суперкапсидом** с гликопротеиновыми шипами. **Репродукция** происходит в цитоплазме. Для человека опасны вирусы Марбург и Эбола, передающиеся **контактным** и, возможно, **воздушно-капельным путем** и вызывающие **геморрагические лихорадки**.

Филогенез – путь эволюционного развития какой-либо группы организмов.

Филогенетический подход – подход в **систематике**, учитывающий родственные связи организмов и пути их эволюции.

Филогенетические зонды – рибосомные рДНК-гены, гибридизующиеся с различными участками последовательностей рибосомных генов малой (16/18S рННК) и большой (23/28S рННК) субъединиц **рибосомы**. Успешно применя-

ются для **идентификации** отдельных организмов, а также для поиска соответствующих им организмов или групп организмов в составе различных природных сообществ.

Филогенетические маркеры – универсально распространенные, функционально эквивалентные, генетически стабильные и жизненно важные гомологичные **гены** или их продукты. В настоящее время на роль филогенетического маркера в **систематике** у **прокариот** представлена молекула 16S рРНК, которая является стандартом для построения **филогенетического дерева**.

Филогенетическое дерево – конструкция, графически выражающая филогенетические взаимоотношения организмов и состоящая из внутренних точек и терминальных точек (узлов), связанных ребрами (ветвями). Терминальные точки представляют собой исследуемые организмы. Ребра (ветви) отображают филогенетические дистанции (расстояния) между организмами (рис. 3–5).

Фило-фенетическая концепция вида – концепция, определяющая **вид** у **прокариот** как монофилетический и геномно связанный (сцепленный) кластер индивидуальных микроорганизмов с высокой степенью сходства по многим независимым характеристикам, которые можно идентифицировать по дискриминативным **признакам фенотипически**.

Фильтрация – 1. Избирательный перенос **ионов** (Li, Na⁺, R⁺, Pb⁺ и т.д.) через **ионные каналы**. 2. Разделение смеси на жидкую и твердую фазы с использованием различных пористых материалов.

Фимбрии – длинные, тонкие придаточные структуры, состоящие из одного или нескольких типов белковых субъединиц, которые отходят от **цитоплазматической мембраны**. Различаются по размеру, морфологии, месту локализации на поверхности клетки, числу копий на клетку (от 1 до 500), механизму биогенеза, **антигенным** свойствам и выполняемым функциям. Подразделяются на **фимбрии главного типа** и **фимбрии альтернативного типа**.

Фимбрии альтернативного типа – придаточные структуры бактерий (домен *Bacteria*), представляющие собой жесткие или гибкие полые цилиндры. Состоят из субъединиц белка пилина. Образуются в количестве 1–2 на клетку и располагаются на одном из ее полюсов. У фимбрий альтернативного типа имеется базальное тело, субъединицы которого гомологичны субъединицам базального тела **жгутика**. С помощью базального тела фимбрии закрепляются в клетке. Они принимают участие: в **транспорте** низкомолекулярных соединений в клетку; в **секреции** факторов **вирулентности** и **токсинов** (Hgr-фимбрии); образовании **биопленок** и **твитчинге** (фимбрии IV типа); контактной передаче ДНК от одной клетки к другой в процессе **конъюгации** и **трансформации** (F и P – фимбрии); в защите от паразитов; транспорте ДНК при конъюгации фитопатогенной бактерии *Agrobacterium tumefaciens* в геном растительной клетки (T– фимбрии). Фимбрии альтернативного типа также обеспечивают **адгезию** клеток.

Фимбрии главного типа – придаточные структуры бактерий (домен

Bacteria), представляющие собой прямые и жесткие полые цилиндры, построенные из протомеров белка пилина. Образуются в большом количестве и располагаются на клетке перитрихально. У них отсутствует базальное тело, поэтому нить непосредственно прикрепляется к наружной поверхности клетки. Фимбрии главного типа выполняют только **адгезивные** функции. Наиболее известными из них являются Fim- и Pap-фимбрии. Fim-фимбрии образуются у **эшерихий**. Лектин FimH, входящий в состав Fim-фимбрий, обеспечивает презентацию фимбрий **гликопротеинам** клетки **хозяина**. Pap-фимбрии образуют уропатогенные **штаммы** энтеробактерий. Их лектин PapG презентует фимбрии гликопептидным рецепторам **эритроцитов** человека.

Фитоалексины – вещества, обладающие специфической антимикробной активностью и продуцируемые растением в присутствии потенциальных **возбудителей болезней**.

Фитогормоны – вещества, стимулирующие рост или другие процессы у растений (например, **ауксин, цитокинин, этилен** и т.д.)

Фитонциды – биологически активные летучие вещества, синтезируемые растениями и убивающие или подавляющие рост и размножение микроорганизмов. Играют важную роль в иммунитете растений.

Фитопатогенные микроорганизмы – возбудители заболеваний растений, различные по систематическому положению, степени **паразитизма, патогенности, вирулентности, специализации, органотропности** и другим признакам. Первое место среди них принадлежит **грибам**, второе – **вирусам** и представителям **домена Bacteria**. Фитопатогенные микроорганизмы распространены во всех регионах мира и могут поражать однолетние, многолетние, травянистые и древесные растения, а также вызывать порчу зерна, овощей, фруктов при хранении (рис. 223, табл. 29, 36).

Фитопротекторные бактерии – обитатели **ризосферы, эндосферы** и **филлосферы** растений. Принадлежат к родам *Azotobacter*, *Pseudomonas*, *Streptomyces*, *Bacillus*, *Burkholderia* и др. Конкурируют с **фитопатогенными микроорганизмами** за **эко ниши**, источники питания и **факторы роста**, ограничивая тем самым развитие естественных врагов растений. Многие из них осуществляют защиту растений за счет: продукции **антибиотиков**, подавляющих или замедляющих рост и развитие фитопатогенных бактерий (р.р. *Erwinia*, *Xanthomonas*, *Clavibacter* и др.) и **грибов** (р.р. *Fusarium*, *Bipolaris*, *Rhizoctonia* и др.); синтеза гидролитических экзоферментов (**хитиназа, глюконоза, протеаза** и др.), вызывающих лизис клеточной стенки грибов; конкуренции за доступные ионы Fe^{3+} ; подавления фитопатогенов цианистым водородом, NH_3 , салициловой кислотой, экскретируемыми во внешнюю среду и т.д. Биоконтрольная функция фитопротекторных бактерий связана также с их способностью вызывать у растений индуцированную системную устойчивость в ответ на атаку почвенных и листовых фитопатогенов.

Фитотоксины – вещества токсичные для растений. Продуцируются многими почвенными бактериями и микроскопическими **грибами**. Например, фе-

назинкарбоновая кислота (*p.Pseudomonas*), гельвелевая кислота (*Aspergillus fumigatus*), патулин (*p.Penicillium*) и т.п.

Флавивирuсы – возбудители природно-очаговых **инфекций**, передающихся через укусы кровососущих насекомых. Включены в группу **арбовирусов** *p.Flavivirus*, семейство *Flaviviridae*. Флавивирuсы представлены сферическими **вирионами** диаметром 37–50 нм. Геном образован плюс-однонитевой молекулой РНК и заключен в **капсид** с **кубическим типом симметрии**. **Суперкапсид** содержит **гликопротеиновые шипы** (рис. 222). **Репродукция** флавивирuсов осуществляется в цитоплазме. Поражения у человека протекают по типу: **системных** (вирус Денге) и **геморрагических лихорадок** (омская, крымская, **желтая лихорадка**); **энцефалитов** (клещевой, японский) и т. д.

Флавинадениндинуклеотид (ФАД) – **кофермент** некоторых окислительно-восстановительных **ферментов**, содержащий **рибофлавин** (рис. 111).

Флавиномононуклеотид (ФМН) – рибофлавинфосфат; **кофермент** некоторых окислительно-восстановительных **ферментов** (рис. 111).

Флавины – производные **рибофлавина**, выступающие в качестве **протестических групп флавопротеинов**.

Флавоноиды – фенольные соединения, синтезируемые растениями. Их структурную основу составляют два ароматических кольца, соединенных трехуглеродным мостиком. Отвечают за пигментацию растений, защищают их от **грибов** и насекомых.

Флавопротеины – **белки**, имеющие в качестве **протестических групп флавины**. Входят в состав **электрон-транспортных цепей** бактерий.

Флагеллин – специфический **фибрилярный белок**. Входит в состав нити **жгутика** бактерий, образуя спирализованный цилиндр, состоящий из $\sim 2 \times 10^4$ идентичных субъединиц флагеллина (~ 50 кДа). Также может служить **лигандом** для рецептора TLR5 **иммунной системы**.

Флип-флот – «перескок» молекул **липидов** из одного монослоя плазматической мембраны в другой. Происходит редко.

Флоккулирующий агент – вещество, способствующее образованию хлопьев.

Флоккуляция – осаждение частиц или клеток в виде хлопьев.

Флуоресценция – явление свечения некоторых веществ после освещения их светом. Происходит за счет испускания света **молекулами**, находящимися в возбужденном состоянии при их возвращении в основное или менее возбужденное состояние.

Флуоресцин – флуоресцирующий краситель, часто использующийся в качестве метки для **антител**. Позволяет визуализировать антитела после их связывания с **антигеном**.

Флуорофор – химическая группа, ответственная за **флуоресценцию** данного соединения.

Флуорохром – вещество, поглощающее свет и испускающее его в виде **флуоресценции**.

Фолдинг – правильная укладка белка с помощью молекулярных шаперонов в клетке при синтезе *de novo*.

Формиатотрофы – аэробные и анаэробные представители домена *Bacteria*, способные к углеродной хемолитотрофии и использующие в качестве источника энергии и углерода либо только формиат (облигатные формиатотрофы), либо формиат и субстраты, содержащие С–С-связи (факультативные формиатотрофы). Окисление формиата катализируется растворимыми или мембранными формиат-дегидрогеназами в реакции: $\text{НСООН} \rightarrow \text{СО}_2 + \text{Н}^+ + 2\bar{\text{e}}$. Облигатные формиатотрофы ассимилируют экзогенный или эндогенный СО_2 через цикл Кальвина-Бенсона. Формиатотрофы участвуют в глобальном цикле углерода.

Формиаты – соли и эфиры муравьиной кислоты.

Фосфагены – вещества, несущие энергию (АТФ, ГТФ, пирофосфат ФФ, фосфоэнолпируват, О-ацилфосфаты и др.) и осуществляющие сопряжение между экзергоническими и эндергоническими процессами (рис. 107, 108).

Фосфатазы – ферменты класса гидролаз, катализирующие расщепление сложноэфирных связей в субстратах (моноэфиры фосфорной кислоты, фосфолипиды, полифосфаты) с образованием свободного ортофосфата.

Фосфаты – соли фосфорной кислоты.

Фосфдиэфирная связь – связь между фосфатными группами при 3'- и 5'- углеродных атомах соседних нуклеотидов одной полинуклеотидной цепи (рис. 70).

Фосфоглицериды – алифатические ацилглицеролы, в которых одна из гидроксильных групп глицерола этерифицирована фосфорной кислотой, а одна или обе оставшиеся ОН-группы – жирными кислотами.

Фосфоенолпируват-карбоксилаза – фермент, катализирующий образование фосфоенолпирувата из оксалоацетата.

Фосфолипазы – мембранные ферменты, гидролизующие фосфолипиды в различных участках их молекул с образованием лизофосфолипидов, представляющих собой поверхностно-активные вещества, эффективно лизирующие биомембраны. Фосфолипазы относятся к факторам вирулентности патогенных бактерий и обеспечивают их колонизацию на коже и клеточных поверхностях в организме хозяина. Некоторые фосфолипазы представляют собой бактериальные токсины.

Фосфолипиды – производные оптически активного D-изомера 3-фосфоглицерола, содержащие два (редко один) остатка жирных кислот, состав которых весьма разнообразен. В основном это неразветвленные мононенасыщенные или жирные насыщенные кислоты с 16–18 атомами углерода в молекуле (рис. 40, 43). У некоторых бактерий (например, цианобактерии) найдены полиненасыщенные жирные кислоты ряда $\text{C}_{16:2}$, $\text{C}_{18:2}$, $\text{C}_{18:3}$, $\text{C}_{18:4}$ или циклопропановые жирные кислоты, имеющие одно или более трехчленных колец, или жирные кислоты с одним метильным, либо гидроксильным заместителем [типа 2-ОН (α), или 3-ОН (β)]. Очень редко встречаются терминально

разветвленные C₁₅-C₁₇ жирные кислоты (род *Flexibacter*), ω-алициклические жирные кислоты (*Alicyclobacillus sendaiensis*) и др. В большинстве случаев жирные кислоты образуют с **глицеролом** сложные эфиры. Исключение представляют бактерии из родов *Thermodesulfobacterium*, *Ammonifex*, *Aquifex* и *Thermotoga*, у которых фосфолипиды представлены простыми эфирами. Остатки жирных кислот образуют **гидрофобную** часть молекулы фосфолипида, известную как «гидрофобный хвост». В свою очередь «полярная голова» фосфолипида формируется в результате присоединения к остатку фосфорной кислоты 3-фосфоглицерола или азотного остатка (этанолламин, серин, холин и др.), или остатка полиспиртов (инозитол и др.).

Фосфопротеины – сложные белки, у которых **простетической группой** является фосфорная кислота. В фосфопротеине остатки фосфата соединяются с белковой частью молекулы сложноэфирными связями через гидроксигруппы **аминокислот** серина и треонина. **К фосфопротеинам относятся казеины** (белки молока), вителлины (белки яичного желтка), овальбумин (белки куриного яйца). Фосфопротеины являются источником энергетического и пластического материала.

Фосфорилирование АДФ на уровне субстрата – механизм генерации АТФ путем переноса на АДФ фосфорильной группы (~PO₃⁻) от другого **фосфагена** (ацетилфосфат, фосфоэнолпируват, бифосфоглицерат) при участии **цитозольных биотрансформаторов**. Этот механизм реализуется при **гликолизе**, разнообразных **брожениях** и некоторых других процессах.

Фосфорилирование мембранное – механизм генерации АТФ, сопряженный с переносом **электронов** по **электрон-транспортной цепи** при окислении органических и неорганических соединений. При мембранном фосфорилировании молекула АДФ непосредственно присоединяет к себе ортофосфат с помощью мембраносвязанной АТФазы/АТФ-синтазы. Источником энергии в этой реакции служит **Pmf**. Этот механизм реализуется в процессах **дыхания** (окислительное фосфорилирование) и **фотосинтеза** (фотофосфорилирование).

Фосфорилирующий потенциал (ΔG_p) – изменение свободной энергии при гидролизе АТФ в определенных условиях.

Фосфорная анаэробная хемолитотрофия – тип энергетического метаболизма, основанный на окислении фосфита (P³⁺) в фосфат (P⁵⁺) с ассимиляцией освобожденной энергии в форме **Pmf** в реакции: 4HPO₃²⁻ + SO₄²⁻ + H⁺ → 4HPO₄²⁻ + HS⁻. **Акцептором электронов** выступает сульфат, восстанавливающийся до гидросульфида. Бактерии, способные к фосфорной литотрофии, принадлежат к **филю Proteobacteria**, классу *Deltaproteobacteria*.

Фотогетеротрофия – метаболический процесс, при котором ассимиляция энергии квантов электромагнитного поля в форме **Pmf** сочетается с одной стороны с одновременным использованием органических веществ как материала в **конструктивном метаболизме**, а с другой – как **доноров электронов** для создания пула **восстановительных эквивалентов**.

Фотолитотрофия – метаболический процесс, при котором ассимиляция

энергии квантов электромагнитного поля в форме **Pmf** сочетается с созданием пула **восстановительных эквивалентов** за счет экзогенных неорганических **доноров электронов**.

Фотон – минимальная единица световой энергии.

Фотоорганотрофия – метаболический процесс, при котором ассимиляция энергии квантов электромагнитного поля в форме **Pmf** сочетается с созданием пула **восстановительных эквивалентов** за счет экзогенных органических **доноров электронов**.

Фоторецепторы – световоспринимающие **молекулы**, способные поглощать свет и вызывать фотобиологические процессы (**фототаксис** и т.п.).

Фотосенсибилизация – усиление светом обычной чувствительности клеток к молекулярному кислороду. Обуславливает гибель клеток микроорганизмов в воздухе и на поверхности почвы под действием солнечного света.

Фотосинтез, или фотолитоавтотрофия – комплексная ассимиляция энергии квантов света в форме **Pmf** и неорганического углерода с использованием экзогенных неорганических **доноров электронов** для создания **восстановительных эквивалентов**.

Фотосинтетический аппарат – полипептидный комплекс, преобразующий поглощенную энергию квантов света в **Pmf** у бактерий, способных к **фототрофии**. Функционально фотосинтетический аппарат эквивалентен **электрон-транспортной цепи**. Состоит из хромопротеинов, пигмент-белковых комплексов, а также бесцветных полипептидов и небелковых **коферментов**. Фотосинтетический аппарат включает три компонента: **светособирающие антенны**, или **фоторецепторы**, которые поглощают энергию **квантов** света и передают ее резонансным путем в **реакционные центры**; фотохимические **реакционные центры**, где происходит трансформация электромагнитной формы энергии в химическую; **электрогенератор**, или соединенные последовательно друг с другом **электрон-транспортные цепи**, одна из которых расположена в реакционном центре, а другая представляет собой **цитохром $bc_1(b_6f)$ -комплекс**.

Фототаксис – направленное движение **прокариот** либо по направлению к источнику света, либо в противоположную сторону от светового сигнала.

Фототрофия – метаболический процесс, при котором энергия квантов электромагнитного поля, поглощенных специализированными пигментными структурами, ассимилируется в форме **Pmf**.

Фототрофия истинная – полное удовлетворение энергетических потребностей организма путем ассимиляции световой энергии с помощью постоянно присутствующего в клетке **фотосинтетического аппарата**, биогенез которого сопряжен с клеточным ростом.

Фототрофный пикопланктон – **цианобактерии** и микроскопические **водоросли**, ответственные за создание **первичной продукции** в водных экосистемах.

Фототрофы – бактерии, способные поглощать свободную энергию **квантов** света и использовать ее для синтеза **АТФ** и **восстановительных эквивалентов**. Способность к **фототрофии** проявляют представители пяти фил домена *Bacteria*: **зеленые нитчатые аноксигенные фототрофные бактерии** (фила *Chloroflexi*), **цианобактерии** (фила *Cyanobacteria*), **зеленые одноклеточные аноксигенные фототрофные бактерии** (фила *Chlorobi*), **пурпурные аноксигенные фототрофные бактерии** (фила *Proteobacteria*), **гелиобактерии** (фила *Firmicutes*).

Фрагмент Кленова – более крупный из двух фрагментов **ДНК-полимеразы I** *Escherichia coli*, образующийся при ее протеолитическом расщеплении. Сохраняет полимеразную активность в направлении 5'—>3' и экзонуклеазную – в направлении 3'—>5'. Используется, в частности, при **секвенировании ДНК**.

Фрагментация ДНК – разрыв молекул **ДНК** под действием гидродинамических сил (например, при пропускании раствора ДНК через иглу шприца). Гидродинамические силы в растворе возникают в результате скольжения одного слоя жидкости относительно другого.

Фрагментация мицелия – способ вегетативного размножения актинобактерий с мицелиальным типом организации клетки (**фила *Actinobacteria***) и **грибов**. Осуществляется путем деления нити **мицелия** множественными септами с последующим распадом **гифы** на фрагменты различной величины и формы, которые затем прорастают и образуют мицелий обычного типа.

Фрагментация трихома – способ вегетативного размножения трихомных бактерий из **фил *Chloroflexi*, *Cyanobacteria*, *Proteobacteria*, *Bacteroidetes* и *Fusobacteria***. Происходит за счет фрагментации **трихома** на отдельные дочерние трихомы и крайне редко в стрессовой ситуации – на отдельные клетки, которые дают начало новому трихому в результате **бинарного деления** входящих в его состав клеток. Трихом увеличивается за счет **роста** и деления интеркалярных и/или терминальных клеток. Размножение трихома происходит в результате случайной или запрограммированной фрагментации.

Фрагменты Оказаки – отдельные полинуклеотидные блоки, из которых при **репликации** хромосомы происходит сборка «отстающей» цепи **ДНК**.

Фрамбезия – хроническое **антропонозное** высококонтагиозное инфекционное заболевание, характеризующиеся поражением кожи, костей и суставов. Возбудителем фрамбезии является **трепонема** – *Treponema pallidum* – подвид *pertenue*. Болезнь распространена главным образом в жарких влажных тропических районах Африки, Азии, Латинской Америки у местного населения. Основной **путь передачи** возбудителя – **контактный** (через поврежденные кожные покровы), реже – **половой**. Клинические проявления фрамбезии имеют много общего с **сифилисом**. Первоначально в месте проникновения возбудителя развивается крупная **папулёзная** или **пустулёзная** бляшка – фрамбезиома. Первичная стадия сопровождается **лихорадкой**, **цефалгией**, **артралгией**, регионарным **лимфаденитом**. Во второй стадии появляются полиморфные вы-

сыпания – фрамбезиды, далее трансформирующиеся в гуммоподобные узлы, подвергающиеся распаду. Конечная стадия проявляется язвенно-гуммозными поражениями костей и тяжелыми деструктивными нарушениями. После перенесенного заболевания развивается стойкий **иммунитет** к повторным заражениям.

Фронтальная линза – наружная линза **объектива**, обращенная плоской стороной к препарату. Именно она обеспечивает увеличение объекта.

ФСІ, или фотосистема І цианобактерий – интегральный пигмент-белковый комплекс, состоящий из **светособирающей антенны** и **реакционного центра**. ФСІ имеет молекулярную массу 340 кДа и построен из одиннадцати **полипептидов**, антенного **хлорофилла а** (~100 молекул) и β -каротина (10–25 молекул). В состав ФСІ включены шесть переносчиков **электронов**: первичный **донор** реакционного центра P700 («димер» хлорофилла а или хлорофилла d); первичный акцептор A_0 (хлорофилл а); промежуточный акцептор A_1 (филлохинон); вторичные акцепторы F_x , F_A , F_B и $[F_4S_4]$ -кластеры. ФСІ обладает собственной **антенной реакционного центра** и периферической антенной – **фикобилисомой**. При специфическом возбуждении ФСІ «дальним» красным светом (≤ 700 нм) антенны ФСІ передают световую энергию к хлорофиллу P700 реакционного центра, после чего он переходит в возбужденное состояние и передает электрон через цепочку переносчиков к акцептору-**ферредоксину**. При циклическом пути электрон возвращается через ряд переносчиков обратно к окисленному P700. При этом на участке цитохрома b_6f синтезируется **АТФ** (циклическое **фотофосфорилирование**). При нециклическом пути работают две фотосистемы – ФСІ и ФСП. Именно ФСП поставляет электрон для заполнения электронной вакансии в акцепторном участке ФСІ.

ФСП, или фотосистема ІІ цианобактерий – светозависимая ферментная система, состоящая из двух компонентов: **реакционного центра** (взаимодействует с **антенной реакционного центра**) и **кислородвыделяющего комплекса**. Мономерный комплекс ФСП построен из **полипептидов** и включает переносчики **электронов**: первичный **донор** P680 (мономерная молекула **хлорофилла а**); первичный **акцептор (феофетин а)**; вторичные акцепторы (две молекулы менахинона). В состав ядра ФСП входят дополнительные молекулы хлорофилла а, цитохром c550 и набор низкомолекулярных полипептидов. Антенны ФСП поглощают «ближний» красный свет (≤ 680 нм) и передают энергию на P680, который специфически возбуждается и восстанавливает феофетин а. От него последовательно **электроны** переносятся через **хиноны** (пластохинон) и ряд переносчиков на **цитохром b_6f -комплекс** и далее поступают в ФСП, где заполняют вакансию в P700. Хлорофилл-пигмент P680 получает, в свою очередь, необходимые электроны при окислении воды, протекающим с выделением O_2 . При движении двух электронов от воды до **НАДФ⁺** синтезируется одна молекула **АТФ** путем нециклического **фотофосфорилирования**. Уникальным свойством ФСП является то, что она производит не только трансмембранное разделение зарядов, но и непосредственно участвует

в транспорте электронов от **кислородвыделяющего комплекса**, расположенного на экзоплазматической стороне мембраны, к пластохиному, находящемуся на плазматической стороне.

Фумаратное дыхание – тип анаэробного энергетического метаболизма, где **донорами электронов** служат молекулярный водород (H_2) или органические соединения (3-фосфоглицерат, лактат и т.д.), от которых электроны с помощью субстратспецифических **дегидрогеназ** передаются менахинонному пулу, а затем переносятся терминальной **фумаратредуктазой** на экзогенный фумарат, восстанавливающийся до сукцината. Такая **электрон-транспортная цепь** имеет только один **сайт сопряжения**, связанный с ассимиляцией энергии в форме **Pmf**. Фумаратное дыхание широко распространено у представителей **филы *Proteobacteria*** (например, из родов *Escherichia*, *Klebsiella*, *Proteus*, *Vibrio* и др.) и **филы *Bacteroidetes*** (*Bacteroides succinogenes*).

Фумаратредуктаза – **терминальная редуктаза**, входящая в состав **электрон-транспортной цепи факультативных и облигатных анаэробов** (pp. *Escherichia*, *Proteus*, *Salmonella*, *Vibrio*, *Bacteroides* и др.), получающих энергию в форме **Pmf** при **фумаратном дыхании**. Например, фумаратредуктаза *Wolinella succinogenes* состоит: из каталитической субъединицы FrdA, содержащей в качестве простетической группы **ФАД**; амфипатической субъединицы FrdB, в состав которой входят $[Fe_2S_2]$ -кластер, $[Fe_3S_4]$ -кластер и $[Fe_4S_4]$ -кластер, лигандированные остатками цистеина; гидрофобной «якорной» субъединицы FrdC, или **цитохрома b**. При фумаратном дыхании **электроны** от субстрата (H_2 , фумарат, 3-фосфоглицерат и др.) передаются **хинонам** (менахинонному пулу), а затем последовательно передаются **простетическими группами** субъединиц фумаратредуктазы – FrdC, FrdB, FrdA на экзогенный фумарат.

Фумарол – источник горячих газов в кратерах и на склонах вулканов, а также в корке остывающих лавовых потоков. Помимо воды, через фумаролы выделяется углекислый газ, всевозможные оксиды серы, сероводород, галогеноводороды и другие химические соединения,

Фунгемия – гематогенная **диссеминация возбудителя болезни** при различных типах микозов (**кандидоз**, **аспергиллез**, **криптококкоз**, **бластомикоз** и др.) из первичного очага в период генерализации **инфекции**.

Фунгистатическое действие – способность различных биотических и **абиотических факторов** вызывать замедление роста и размножения **грибов**.

Фунгицидное действие – способность различных биотических и **абиотических факторов** вызывать гибель **грибов**.

Фунгициды – химические вещества, способные частично (**фунгистатическое действие**) или полностью (**фунгицидное действие**) подавлять развитие фитопатогенных **грибов**. Используются в сельском хозяйстве для борьбы с возбудителями заболеваний растений. Фунгициды применяют для протравливания семян, обеззараживания почвы, опрыскивания растений в период покоя и вегетации, обработки плодо-, овоще- и зернохранилищ.

Функциональные зонды – **гены**, кодирующие ключевые **ферменты** раз-

личных процессов **метаболизма** и использующиеся для выявления всех членов природного сообщества, выполняющих определенную функцию, даже если между ними нет филогенетического родства. В качестве молекулярных маркеров используют гены, детерминирующие процесс автотрофной **диазотрофии** (гены **нитрогеназ**), **углеродной автотрофии** (ген **РуБисКо**), **метаногенеза** (гены метанмонооксигеназ) и др.

Фураноза – **углевод**, в составе которого присутствует пятичленное фуранозное кольцо.

Фурункул – острое гнойно-некротическое **воспаление** кожного волосяного фолликула и окружающей его соединительной ткани. Вызывается **стафилококками**, главным образом *Staphylococcus aureus*.

Фурье-преобразование спектра падающего света – изменения интенсивности света как функции от волнового числа.

Футпринтинг – метод идентификации участков **ДНК**, специфически связывающихся с **белками**. В его основе лежит защита **ДНК** в местах контакта с белком от эндонуклеазного расщепления.

Халитозис – неблагоприятное состояние полости рта, проявляющееся неприятным запахом изо рта вследствие повышенного содержания в выдыхаемом воздухе метилмеркаптана и сероводорода, которые образуются в результате разложения остатков пищи и клеток микроорганизмов. Халитозис может быть вызван **дисбактериозом** микрофлоры полости рта, когда в микробных сообществах начинают преобладать **облигатные анаэробы** родов *Bacteroides*, *Prevotella*, *Fusobacterium* и др.

Хелатирующие агенты – химические компоненты, связывающие свободные **ионы**.

Хеликобактер (род *Helicobacter*) – короткие, спиралевидные бактерии, подвижные с помощью 4–5 **экзоплазматических жгутиков**, покрытых чехлами. Обладают **грамотрицательным морфотипом**. **Хемоорганогетеротрофы**. Каталаза- и оксидаза-положительны. У хеликобактеров присутствуют **О-** и **Н-антигены**, а также поверхностные белковые антигены. В состав рода *Helicobacter* включены: *H. pylori*, *H. ennelliae*, *H. cinaedi* и *H. mustelae*. Первые три вида вызывают поражения у человека. Многие случаи **язв желудка** и двенадцатиперстной кишки, **гастритов**, **дуоденитов**, и, возможно, некоторые случаи **лимфом** желудка этиологически связаны с инфицированием *H. pylori*. Одним из важных факторов **вирулентности *H. pylori*** является наличие у него жгутиков, благодаря которым обеспечивается быстрая **колонизация** слизистой. **Липополисахариды** и белки **наружной мембраны** способствуют прикреплению хеликобактера к эпителиальным клеткам, а также вызывают **иммунный ответ** организма **хозяина** и развитие **воспаления** слизистой. Секретируемые бактерией во внешнюю среду литические ферменты – **муциназа**, **протеаза**, **липаза** – вызывают деполимеризацию и растворение защитной слизи (состоящей в основном из **муцина**) и повреждение слизистой желудка. Очень важную роль в **вирулентности** хеликобактера и в его способности вы-

живать в кислом содержимом желудка играет секреция клетками **уреазы**, расщепляющей **мочевину** с образованием NH_3 , CO_2 и H_2O . Аммиак нейтрализует соляную кислоту желудка и обеспечивает для *H. pylori* локальное поддержание комфортного pH – 6,0–7,0. Кроме того, аммиак вызывает химическое раздражение, воспаление, а впоследствии и гибель клеток слизистой желудка. Продукция *H. pylori* различных **экзотоксинов**, в частности, вакуолизирующего экзотоксина (продукт гена *vacA*), также вызывает вакуолизацию, повреждение и гибель клеток слизистой желудка. Специальная пилообразная «инъекционная система», имеющаяся у хеликобактера, предназначена для непосредственного впрыскивания в клетки слизистой оболочки желудка различных эффекторных белков (в частности, продуктов гена *cagA*), вызывающих воспаление, повышение продукции **интерлейкина-8**, угнетение **апоптоза** и избыточный рост определенных типов клеток. Полагают, что именно этим обусловлена наблюдающаяся при хеликобактерной инфекции **гиперплазия** париетальных (кислотообразующих) клеток желудка, гиперсекреция соляной кислоты и пепсина, и в конечном итоге повышение вероятности рака желудка. Хеликобактер принадлежит к роду *Helicobacter*, семейству *Helicobacteraceae*, порядку *Campylobacteriales*, классу *Epsilonproteobacteria*, филе *Proteobacteria*

Хемилюминесценция – испускание света в ходе химической реакции.

Хемиосмотическое сопряжение – сопряжение синтеза **АТФ** и транспорта электронов через **цитоплазматическую мембрану** за счет **Pmf**.

Хемовар – штаммы одного вида, отличающиеся от **типового штамма** по способности синтезировать определенные химические соединения.

Хемолитоавтотрофы – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea*, получающие энергию в форме **Pmf** за счет окисления неорганических субстратов (NH_3 , NO_2 , S, H_2 , Fe^{2+} и др.) и использующие в конструктивных целях CO_2 и/или другие C_1 -соединения (HCHO , CO , HCOOH и т.п.). При хемолитоавтотрофии неорганический субстрат может быть не только источником энергии, но и **донором электронов в конструктивном метаболизме**. У ряда хемолитоавтотрофов при окислении неорганических соединений электроны поступают в **электрон-транспортную цепь** на уровне **цитохрома b** или цитохрома c, что сокращает число **сайтов сопряжения** до одного или двух и сводит к минимуму количество синтезируемых молекул **АТФ** в расчете на молекулу окисляемого субстрата. Энергетическую неэффективность неорганических **энергоносителей** (Fe^{2+} , NO_2^-) такие **прокариоты** компенсируют за счет переработки большого количества субстрата, высокой скорости его окисления и повышенного содержания цитохромов в клетке. **Восстановительные эквиваленты** хемолитоавтотрофы получают за счет **обратного транспорта электронов**.

Хемолитогетеротрофы – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea*, получающие энергию за счет окисления неорганических соединений и использующие в качестве источника углерода органические соединения. При хемолитогетеротрофии органическое вещество выступает как **донор электро-**

нов для различных биосинтетических процессов и одновременно с этим – как конструктивный субстрат (источник углерода).

Хемолитотрофия – тип энергетического метаболизма, основанный на окислении разнообразных неорганических субстратов – NH_3 , NO_2 , S^0 , H_2S , SO_3^- , H_2 , Fe^{2+} , Mn^{2+} , P^{3+} , As^{3+} , Sn^{2+} , в том числе и углеродсодержащих (CO , HCHO , HCOOH , CH_3 – группа и др.). При хемолитотрофии энергия ассимилируется в форме **Pfm** и/или **Smf**. Неорганические доноры электронов окисляются только за пределами цитоплазмы – в периплазматическом пространстве, в то время как терминальные акцепторы электронов (O_2 , SO_4^{2-} , NO_3^- и др.) восстанавливаются в цитоплазме. Хемолитотрофное окисление неорганических соединений происходит в аэробных и анаэробных условиях. Нередко хемолитотрофия сопровождается углеродной автотрофией. Известны следующие типы дыхательной хемолитотрофии: углеродная, водородная, азотная, серная, железная, марганцевая, фосфорная, мышьяковая и др.

Хемолитотрофы – прокариоты, окисляющие неорганические субстраты (CH_4 , HCHO , HCOO^- , H_2 , NH_3 , NO_2^- , S^0 и ее соединения, Fe^{2+} , Mn^{2+} , P(III) , As(III) , Cu^+ , Sb(III) , U(IV) и др.) с целью получения энергии в форме **Pmf** и/или **Smf**. В соответствии с преобразуемым типом энергоносителя выделяют несколько групп хемолитотрофов: формиатотрофы, метанотрофы, карбоксидотрофы, нитрифицирующие бактерии и др.

Хемоорганогетеротрофы – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea*, получающие необходимую для жизнедеятельности энергию и углерод из разнообразных органических соединений природного и неприродного происхождения. При хемоорганогетеротрофии донором электронов для биосинтетических реакций выступает также органическое вещество. Хемоорганогетеротрофы могут осуществлять гетеротрофную ассимиляцию CO_2 в реакциях карбоксилирования Вуда-Веркмана с достраиванием углеродного скелета.

Хемоорганотрофия – тип энергетического метаболизма, основанный на окислении органических субстратов. Источниками энергии при бактериальной и археотной хемоорганотрофии являются разнообразные органические соединения природного и неприродного происхождения, которые могут окисляться в цитоплазме и в периплазме. Свободная химическая энергия при дыхательной органотрофии ассимилируется как в форме **Pmf** и/или **Smf**, так и в форме химического потенциала субстрата, то есть **фосфагена**. При хемоорганотрофии окисляемое органическое вещество всегда играет двойственную роль – энергоносителя и донора электронов для образования восстановительных эквивалентов, расходуемых в биосинтетических реакциях.

Хемоорганотрофы – прокариоты, окисляющие органические соединения с целью получения энергии.

Хемосинтез – тип метаболизма, основанный на ассимиляции организмами CO_2 и других неорганических соединений углерода (углеродная автотрофия) за счет энергии, получаемой при ферментативном окислении неорганических субстратов (хемолитотрофия).

Хемосистематика – подход в систематике, который с таксономическими целями характеризует состав и структуру отдельных компонентов клетки. Хемотаксономическими маркерами являются: тип и состав липидов **цитоплазматической мембраны**; **полисахариды** и **белки капсул**; **каротиноиды**; **полиамины**; **липополисахариды**, **муреин**, **миколовые** и **тейхоевые кислоты** клеточных стенок; **белки рибосом**; **электрон-транспортные цепи** и др.

Хемотростат – метод непрерывного культивирования микроорганизмов в **биореакторе**, основанный на постоянной подаче свежей среды и фиксации какого-нибудь химического параметра процесса, например, концентрации одного из **субстратов**, которая поддерживается на уровне, лимитирующим рост.

Хемотаксис – способность клеток к определению направления их движения вдоль **градиента** химических веществ – **аттрактантов** и **репеллентов**.

Хемотаксис патогенных микроорганизмов – направленное движение клеток, обусловленное действием хемотаксических агентов (чаще всего химических веществ, например, **хемокинов** и других **пептидов**). Является необходимым компонентом **фагоцитоза**, а также условием проникновения клеток в очаг **воспаления** и т.д.

Хемотрофия – ассимиляция организмами энергии, освобождающейся в ходе окислительно-восстановительных превращений органических и неорганических **энергонасителей**. При хемотрофии **электроны** переносятся от терминального **донора** (в его первоначальном виде или после подготовительных превращений) к терминальному **акцептору** – органическому или неорганическому соединению. В роли органических акцепторов могут выступать соединения как эндогенного, так и экзогенного происхождения. Неорганические акцепторы, за исключением **протонов**, всегда представлены экзогенными соединениями. Хемотрофный способ ассимиляции энергии в форме **Pmf** и/или **Smf**, или в форме **фосфагена** лежит в основе двух важнейших метаболических процессов – **брожения** и **дыхания**.

Хемотрофы – организмы, получающие энергию в форме **Pmf**, **Smf**, или **фосфагенов** за счет ферментативного окисления органических или неорганических соединений.

Хемофоссилии – молекулярные ископаемые (химические вещества), представляющие собой продукты жизнедеятельности древних микроорганизмов, сохранившиеся в горных породах, горючих ископаемых и т.д.

Хиазма Холлидея – «крестообразный локус», где пересекаются одиночные цепи двух молекул **ДНК**, которые обменялись друг с другом участками одиночных цепей. Гибридная молекула, возникшая как результат обмена двух молекул **ДНК** фрагментами цепей, обозначается как «перекрест». За образование хиазмы отвечает **белок RecA**.

Химера – организм, включающий клетки, ткани и органы разных организмов.

Химерная ДНК – рекомбинантная ДНК, в состав которой входят **гены** из двух разных видов организмов.

Химиопрепараты – средства неспецифической лекарственной профилактики и лечения **инфекционных болезней**, направленные на уничтожение или подавление активности их возбудителей, т.е. обладающие этиотропным защитным действием. Это природные и синтетические соединения различных классов – **антибиотики, сульфаниламиды, хинолины**, ингибиторы метаболизма **патогенных микроорганизмов** и т.п.

Химиопрофилактика – метод предупреждения **инфекционных болезней** с помощью этиотропных **химиопрепаратов** в профилактических, умеренных дозах.

Химиотерапия – метод лечения инфекционных больных с помощью этиотропных **химиопрепаратов**. Широко применяется при гельминтозах, кровопаразитарных инфекциях, **микозах, бактериозах**, отдельных вирусных болезнях.

Химический способ передачи информации – химическая **коммуникация** посредством синтезируемых всеми клетками микробной **популяции** или частью из них низкомолекулярных **метаболитов** со специфическими сигнальными функциями, которые легко диффундируют через **клеточную стенку** в окружающую среду. Такие метаболиты названы аутоиндукторами. К ним относят: ацилированные производные лактоны L-гомосерина, **пептиды**, некоторые **аминокислоты** и **олигосахариды**, жирные кислоты с разветвленной цепью и др. С помощью аутоиндукторов происходит передача сигналов в популяциях между клетками, принадлежащими к одному или разным **видам, родам** и даже **семействам**.

Химическое потребление кислорода (ХПК) – общее количество O_2 , требуемое для полного окисления микроорганизмами органических и неорганических загрязнителей до CO_2 .

Хинолины – антибактериальные препараты (например, невигамон), мишенью действия которых является **топоизомераза**. Ингибирование топоизомеразы препятствует спирализации молекулы **ДНК**. Эффективны при **инфекциях**, вызываемых представителями родов *Pseudomonas*, *Proteus* и др.

Хиноны – небелковые компоненты **электрон-транспортной цепи** (менахинон, убихинон, диметилменахинон и др.), способные в силу своей липофильности свободно диффундировать в липидной фазе **цитоплазматической мембраны** и переносить водород и **электроны** (рис. 118). Служат «сборщиками» водорода, поставляемого разными **коферментами** и **простетическими группами** в электрон-транспортной цепи. Передают электроны от субстрата-**донора** на ферменты (например, **цитохром b**), катализирующие восстановление субстрата-**акцептора**.

Хиральная специфичность фермента – проявление специфичности фермента к одному из двух энантиомеров **субстрата** – правому или левому.

Хиральное соединение – соединение, имеющее асимметрический центр и способное находиться в двух формах, зеркальные изображения которых несовместимы.

Хитин – гомополимер, построенный из остатков **N-ацетилглюкозамина**, соединенных β -1,4-гликозидной связью. Прочность его структуры обеспечивается с помощью **водородных связей**, действующих между боковыми N-ацетильными группами. Хитин является основным структурным элементом твердого наружного скелета беспозвоночных – насекомых, ракообразных, **простейших**, а также клеточной стенки грибов (**базидиомицетов, аскомицетов, зигомицетов**). Под действием ферментов (**хитиназа, хитобиаза**), продуцируемых микроорганизмами, хитин расщепляется до уксусной кислоты, **глюкозы** и NH_3 . Способностью разлагать хитин обладают **аэробные и анаэробные** бактерии из родов *Alteromonas*, *Cytophaga*, *Vibrio*, *Pseudomonas*, *Aeromonas*, *Streptomyces*, *Arthrobacter*, *Bacillus* и др. Из грибов деструкцию хитина ведут *Aspergillus*, *Mucor*, *Mortierella* и др.

Хитиназа и хитобиаза – ферменты (гликозилгидролазы), обеспечивающие деградацию **хитина**. Экзохитиназа отщепляет диацетилхитобиозный остаток (хитобиозу) от нередуцирующего конца цепи хитина. Эндохитиназа расщепляет гликозидные связи внутри цепи хитина с образованием хитобиозы и триацетилхитобиозы. Хитобиаза (β -N-ацетилглюкозаминидаза) гидролизует димер хитобиозы с образованием **N-ацетилглюкозамина**. Полное разложение хитина приводит к появлению в среде уксусной кислоты, **глюкозы** и NH_3 .

Хитозан – деацетилированная форма **хитина**, образующаяся у некоторых **дрожжей и грибов** под действием деацетилазы.

Хитридиомицеты (*Chytridiomycota*) – группа микроскопических многоядерных **грибов**, имеющих **ценотический мицелий** и размножающихся бесполом путем с помощью снабженных жгутиками **зооспор**, образующихся внутри зооспорангиев. Клеточная стенка хитридиомицетов состоит в основном из **хитина**. Отдел включает сапротрофные водные (морские и пресноводные) и почвенные формы. Многие хитридиомицеты паразитируют эндогенно на планктонных водорослях, цветковых растениях, беспозвоночных и грибах. К экономически важным паразитам относятся возбудители рака картофеля (*Synchytrium endobioticum*) и черной ножки рассады капусты (*Olpidium brassicae*).

Хищничество – особый тип конкурентных взаимоотношений, при которых микроорганизмы-хищники, удовлетворяют свои потребности за счет жертв, вначале убивая их, а лишь потом используя в качестве источника питания, например, хищные грибы (рис. 259).

Хламидии – облигатные внутриклеточные **паразиты**, вызывающие заболевания человека и животных, известные как хламидиозы. Под действием неблагоприятных факторов переходят в **L-формы**. Относятся к **филе *Chlamydiae***, семейству *Chlamydiaceae*, роду *Chlamydia*. **Факторами патогенности** хламидий являются компоненты поверхности клетки (подавляют защитные ре-

акции), **экзо- и эндотоксины** (ингибируют фагосома-лизосомальное слияние). Хламидии проявляют тропность к определенным тканям (воздухоносные пути, мочеполовой тракт, кожные покровы). У человека хламидии вызывают **орнитоз** (*C.psittaci*), **трахому**, урогенитальный хламидиоз (*C.trachomatis*), **пневмонию**, **фарингит**, **бронхит** (*C.pneumoniae*), венерическую лимфогранулему (*C.trachomatis* биовар LGV) и др. Основные пути передачи возбудителей – **контактный, воздушно-капельный, воздушно-пылевой, половой**. Промежуточным хозяином *C.psittaci* являются домашние и дикие птицы.

Хламидоспоры, или хламидоконидии – неполовые репродуктивные структуры **грибов**, представляющие собой уплотненные, покрытые толстой оболочкой отдельные участки **гиф** (рис. 238). Терминальные хламидоспоры располагаются на конце гиф, а интеркалатные, т.е. промежуточные, располагаются в середине гифы.

Хлоратное и перхлоратное дыхание – типы анаэробного **энергетического метаболизма**, в котором свободная энергия ассимилируется в форме **Pmf**, а конечными **акцепторами электронов** служат оксианионы хлората ClO_3^- или перхлората ClO_4^- , представляющие собой отходы различных производств, токсичные для **эукариот**. Хлоратное и перхлоратное дыхание могут осуществлять **хемогетеротрофы** из **филы Proteobacteria**, родов *Dechloromonas*, *Dechlorosoma*, *Ideonella*, *Wolinella* и др. в реакциях: $\text{ClO}_3^- + 6\text{H}^+ / 6\text{e}^- \rightarrow \text{Cl}^- + 3\text{H}_2\text{O}$; $\text{ClO}_4^- + 8\text{H}^+ / 8\text{e}^- \rightarrow \text{Cl}^- + 4\text{H}_2\text{O}$. Микробная **детоксикация** оксианионов хлора имеет важное значение для **биоремедиации** окружающей среды.

Хлоросома – светособирающая **периферическая антенна** у **зеленых аноксигенных фототрофных бактерий** из **фил Chlorobi** и *Chloroflexi*. Представляет собой органеллу в виде продолговатого пузырька, прикрепленного к внутренней поверхности **цитоплазматической мембраны** при помощи базальной пластинки. Хлоросома окружена однослойной **неунитарной мембраной**, толщиной 2–3 нм, построенной из моногалактозил-диглицерида. В хлоросоме локализованы агрегаты пигмент-белкового комплекса В750, содержащего **бактериохлорофилл c, d** или **e** (иногда одновременно с и d). Каждая хлоросома взаимодействует с 5–10 **реакционными центрами**. **Пигменты**, локализованные в хлоросоме, поглощают кванты света и передают их энергией в реакционные центры.

Хлорофиллы – фотосинтетические пигменты растений и **цианобактерий**, имеющие в основе порфириновое ядро, состоящее из четырех пиррольных колец, замкнутых в макроцикл с помощью метинильных мостиков (–СН=). Четыре атома азота пиррольных колец связаны с ионом Mg^{2+} . Идентифицировано несколько видов хлорофиллов (a, a₂, b, b₂, c₁, c₂, d), среди которых выделяют главные (a, b) – входят в состав **реакционных центров**, и вспомогательные (a₂, b₂, c₁, c₂, d) – включены в **светособирающие комплексы**. Главные хлорофиллы (у цианобактерий – хлорофилл a; у цианобактерий-прохлорофитов – хлорофиллы a и b) в возбужденном состоянии передают **электроны** в

электрон-транспортную цепь, в результате чего запасается энергия в форме **Pmf**. Хлорофиллы в составе **фотосинтетического аппарата** формируют с полипептидами пигмент-белковые комплексы.

Хозяин – организм, являющийся средой обитания микроорганизма-паразита.

Холера – острая антропонозная инфекционная болезнь с фекально-оральным механизмом передачи возбудителя, склонная к пандемическому распространению. Характеризуется интоксикацией, диареей, рвотой и последующим обезвоживанием организма с потерей электролитов. Болезнь сопровождается слабостью, болями в животе, артериальной гипотензией, нарушением сознания, а в тяжелых случаях – развитием почечной и сердечной недостаточности и т.д. **Источником инфекции** при холере являются больные люди и **микробоносители**, а **факторами передачи возбудителей заболевания** – вода, пищевые продукты, объекты окружающей среды, а также мухи, способные переносить возбудителя и испражнения. Возбудителями холеры являются два **биовара**: классический (*Vibrio cholerae* биовар *asiaticae*) и Эль-Тор (*V.cholerae* биовар *eltor*).

Холестаз – уменьшение или прекращение синтеза, секреции и оттока желчи, обусловленное нарушением ее выработки клетками печени. Основными причинами холестаза являются повреждение клеток печени при вирусных инфекциях (гепатит и др.), побочном действии **антибиотиков**, первичном **циррозе** и т.п.

Холецистит – воспаление стенки желчного пузыря, сопровождаемое болями в правом подреберье, тошнотой, отрыжкой, иногда рвотой и т.д. Холецистит может быть связан с нарушением оттока желчи, нерегулярным питанием, желчекаменной болезнью, а также иметь бактериальную, вирусную или паразитарную природу. Возбудителями заболевания в большинстве случаев являются: **кишечная палочка**, **стрептококки**, **энтерококки**, **стафилококки**, попадающие в желчный пузырь из кишечника по желчевыводящим путям, а также с током **крови** или **лимфы**.

Холофермент – молекула **фермента**, включающая все необходимые для функционирования субъединицы и **кофакторы**.

Хоминг лимфоцитов – выход **лимфоцитов** из кровеносного русла в лимфоидную ткань. Хоминг обеспечивается специфическим взаимодействием рецепторов лимфоцитов и сосудистых **адрессинов** эндотелиоцитов.

Хоуминг интронов, или «возвращение домой» – сайт-специфическое возвращение **интрона** в лишённые интрона **аллели гена**. Хоуминг осуществляется с помощью **транспозаз** и ревертаз.

Хроматическая аберрация – не пересечение в одной точке лучей с разной длиной волны в связи с их различным преломлением при прохождении через линзу.

Хромобластомикоз, или **хромомикоз (веррукозный дерматит)** – хрони-

ческая грануломатозная **инфекция** кожи и подкожной клетчатки нижних конечностей. Возбудителями хромомикоза служат диморфные **грибы** (*Exophiala jeanselmei*, *Cladosporium carrionii*, *Fonsecaea pedrosoi*, *Phialophora verrucosa* и др.), заселяющие почву и гниющие растительные остатки. У человека заболевание развивается вследствие травм (укол, царапина и т.п.) после попадания в рану инфекционного агента. В месте заражения образуется **папула**, позднее принимающая форму **бородавки**. В дальнейшем вокруг первичного очага возникают грубые и деформирующие изменения кожи, внешним видом напоминающие цветную капусту. Хромомикоз протекает в различных формах: узелковые поражения (мягкие бородавки розовато-лилового цвета), опухолевидные поражения (папилломатозные образования, покрытые корочками), веррукозный дерматит (розовые или фиолетовые приподнятые, уплотненные участки кожи).

Хромогенный субстрат – вещество, приобретающее определенную окраску после расщепления специфическим **ферментом**.

Хромосома искусственная бактериальная – векторная система на основе **F-плазмиды** *Escherichia coli*, используемая для клонирования длинных (100–300 т.п.н.) неклеотидных последовательностей.

Хромосома искусственная дрожжей – рекомбинантная ДНК, состоящая из плазмиды **дрожжей** и интегрированных в нее **центромерных** и **теломерных** областей хромосом дрожжей и **маркерных генов**. Содержит несколько **сайтов** инициации **репликации**.

Хромосома искусственная фаговая – векторная система на основе **бактериофага P1**, используемая для введения с помощью **электропорации** в клетки *Escherichia coli* **вектора** с крупной вставкой (100–300 т.п.н.).

Хромосома искусственная человека – хромосома, полученная объединением **теломеры**, **центромеры** и участков геномной ДНК человека.

Хромосома прокариот – структура, основу которой составляет компактно упакованная молекула ДНК. Хромосома прокариот локализована в **цитоплазме** и не отделена от нее **цитоплазматической мембраной**. В компактной упаковке ДНК участвуют: молекулы **РНК**, стягивающие между собой петли ДНК; фермент гираза и специфические белки, играющие роль «каркаса». Хромосома имеет от 20 до 100 независимо спирализованных петель и включает точку origin, т. е. точку начала **репликации** (двунаправленной) ДНК. Способна к воспроизведению с сохранением структурно-функциональной индивидуальности в ряду поколений. Хромосома присутствует в клетке в кольцевой, реже линейной форме. У ряда прокариот в клетке может присутствовать от 2 до 4 хромосом, различных не только по величине, но и по **конфигурации**, как, например, у *Agrobacterium tumefaciens* (линейная и кольцевая).

Хромосомный сайт интеграции – место в хромосоме, куда может встроиться чужеродная ДНК, часто без всяких последствий для организма-хозяина.

Хромофоры – компоненты **фотосинтетического аппарата**, представляющие собой небольшие органические **молекулы**, которые благодаря резонанс-

ному строению своих внешних электронных оболочек интенсивно поглощают свет в интервале длин волн 300–1200 нм. Хромофоры в составе фотосинтетического аппарата взаимодействуют с полипептидами, образуя либо хромопротеины, либо пигмент-белковые комплексы. По химической природе выделяют металпорфиноиды (**хлорофиллы** и **бактериохлорофилы**), **полиизопреноиды (каротиноиды)** и линейные **тетрапирролы (фикобилины)**.

цАМФ, или циклический аденозинмонофосфат – универсальный внутриклеточный вторичный посредник, участвующий в регуляции скорости множества различных процессов в клетке.

Царство – высшая таксономическая категория в систематике **прокариот**, объединяющая **отделы** (таксоны высокого ранга).

Цветение воды – массовое размножение **цианобактерий** или **зеленых водорослей** в водоемах при попадании в них вод, богатых органическими и минеральными веществами.

Цвинтер-ионы, или биполярные ионы – ионы, имеющие два противоположных заряда, например, $^-OOC-CH_2-NH_3^+$ (ион 2-аминоуксусной кислоты).

Целлюлазы – ферментный комплекс, осуществляющий разложение **целлюлозы** до **глюкозы** и состоящий из нескольких компонентов (эндо- β -1,4-глюканаза, экзо- β -1,4-глюканаза, экзо- β -1,4-глюкозидаза, целлобиаза), которые физически и синергидно взаимодействуют друг с другом, с волокнами субстрата и с поверхностью клеток микроорганизмов.

Целлюлоза – главный структурный компонент клеточной стенки растений. **Молекула** целлюлозы представляет собой высокомолекулярный линейный **полисахарид**, состоящий из $5 \cdot 10^2 - 1,5 \cdot 10^4$ остатков **D-глюкозы**, соединенных β -1,4-гликозидными связями. Поскольку в полимерной цепи целлюлозы каждый остаток глюкозы развернут относительно соседнего на 180° , повторяющейся единицей молекулы целлюлозы является **дисахарид** целлобиоза. Целлюлозные цепи, связанные между собой **водородными связями** и **силами Ван дер Вальса**, образуют нерастворимые в воде фибриллы, содержащие как высокоупорядоченные, кристаллические участки, так и рыхлые, аморфные. Обычно в составе клеточной стенки целлюлозные микрофибриллы погружены в матрикс, состоящий из **гемицеллюлоз**, **лигнина** и **пектинов**. В аэробных условиях в разрушении целлюлозы принимают участие целлюлозоразрушающие бактерии (например, р.р. *Cytophaga*, *Mycococcus*, *Sorangium*, *Cellulomonas* и др.), актинобактерии (р.р. *Micromonospora*, *Streptomyces* и др.) и грибы (р.р. *Botrytis*, *Trichoderma*, *Aspergillus* и др). При анаэробном разложении целлюлозы в почвах, компосте, навозе, сточных водах участвуют представители рода *Clostridium*, а в **рубце** жвачных животных – бактерии из родов *Ruminococcus*, *Bacteroides*, *Butyrivibrio* и др.

Целлюлосомы – особые сферические органеллы, осуществляющие гидролиз **целлюлозы**. Представляют собой крупный надмолекулярный комплекс, в состав которого входят ферменты (**целлюлазы**, **гемицеллюлазы**, а иногда

пектиназы и **хитиназы**) и **белки**, участвующие в фиксации органеллы на клеточной поверхности и на фибриллах целлюлозы. Целлюлосома гидролизует как аморфную, так и кристаллическую целлюлозу и обеспечивает поступление растворимых продуктов гидролиза к поверхности клетки.

Ценотический мицелий, или неклеточный мицелий – мицелий гриба, не имеющий перегородок и представляющий собой как бы одну гигантскую клетку с большим числом ядер.

Централизованные очистные сооружения – крупные промышленные предприятия для очистки бытовых (коммунальные стоки), ливневых (дождевые и снеговые воды) и промышленных (стоки различных предприятий) сточных вод.

Центральные (первичные) органы иммунной системы – органы, в которых образуются и дифференцируются клетки **иммунной системы**. К ним относятся: **костный мозг** – «фабрика клеток» и место дифференцировки **В-лимфоцитов**, **тимус** – орган, в котором костномозговые **пре-Т-клетки** превращаются в зрелые эффекторные Т-лимфоциты (**Т-киллеры** и **Т-хелперы**).

Центральный ион – ион, к которому присоединено определенное число молекул или атомов. При этом образуется **комплексный ион**.

Центрифуга – аппарат для механического разделения смеси на составные части под действием центробежной силы.

Центрифугирование в градиенте плотности сахарозы – метод разделения **макромолекул** по форме и размеру, основанный на различии их **коэффициентов седиментации**.

Центробласты – крупные, быстро делящиеся клетки, относящиеся к В-клеточной линии и представляющие собой предшественники **плазмоцитов** и **клеток памяти**.

Центромера – плотное сферическое тельце, располагающееся в области первичной или центрической перетяжки хромосомы **эукариот**.

Цефалгия, или головная боль – один из наиболее частых симптомов при различных **инфекционных болезнях** (**грипп**, **ангина** и др.). Локализуется на уровне орбит глаз до подзатылочной части. Цефалгия обусловлена спазмом или дилатацией интра- и экстракраниальных артерий.

Цефалодии – особые органы гриба-**микобионта** в трехкомпонентном **лишайнике**, в которых локализованы **цианобактерии**. У цефалодий до 30% **вегетативных клеток** дифференцировано в **гетероцисты**.

Цианобактерии – одноклеточные, колониальные или трихомные бактерии с усложненным **грамотрицательным морфотипом**. Облигатные или факультативные **фототрофы**. Содержат **тиллакоиды**. Одноклеточные цианобактерии имеют сферическую, эллипсоидную, палочковидную или веретенообразную форму. Нитчатые цианобактерии формируют интеркалярные клетки цилиндрической, сплюснутой или лопастной формы, а терминальные – с закругленными концами. **Трихомы** могут быть прямыми или спирализованными,

однорядными или многорядными, простыми или ветвящимися. Многие трихомы окружены общим **чехлом** или слизью и обладают **подвижностью по типу скольжения**. Некоторые виды имеют **газовые везикулы**, обеспечивающие пассивную вертикальную миграцию клеток или **полигликозидные гранулы**, способствующие погружению. Образуют **акинеты** и **гетероцисты**. Размножаются обрывками трихома, **почкованием**, **бинарно-эквивалентно**, а также помощью **баеоцитов** и **гормогоний**. Осуществляют кислородную **фототрофию**, обладают двумя **реакционными центрами (ФС I и ФС II)**, содержащими **хлорофилл а** или хлорофиллы **a/d** и имеют **кислородвыделяющий комплекс**. **Фотосинтетический аппарат** локализован в специальных интрамембранных структурах – **тиллакоидах**, а светособирающий периферический пигментный комплекс – в **фикобилисомах**, расположенных на наружной мембране тиллакоидов. CO_2 ассимилируют в **цикле Кальвина**. У некоторых видов возможны **фотогетеротрофия** или **миксотрофия**, **серное дыхание** или **гликолиз**. Многие способны к **диазотрофии**. **Мезофилы** ($t_{\text{opt}} - 20-25^\circ\text{C}$), реже **термофилы** ($t_{\text{max}} - 80^\circ\text{C}$) или **психрофилы**, **нейтрофилы**, **алкалофилы** (pH 8,0–10,0) и редко **ацидотолерантные формы** (pH 4,5–5,0). Цианобактерии относятся к **филе *Cyanobacteria***. Обитают во льдах Арктики, термальных источниках, пресных и морских водах, различных почвах, пустынях, а также способны к **симбиозу** с другими **прокариотами**, **простейшими**, **грибами**, растениями, животными, как **эписимбионты** и **эндосимбионты**. Вызывают цветение воды в водоемах. Некоторые виды токсичны для рыб и беспозвоночных.

Цианобионты – цианобактерии-диазотрофы, образующие **синцианозы** с высшими растениями – голосеменными, покрытосеменными, папоротниками, печеночниками и антоцеровыми. Биосистемы «цианобактерии–высшие растения» базируются на сопряжении процессов фиксации CO_2 и N_2 .

Цианофаги – вирусы, паразитирующие на **цианобактериях**

Цианофициновые гранулы – сферические структуры, состоящие из **белка**, в состав которого входят аспарагиновая кислота и L-аргинин в эквимолярных количествах. Характерны только для некоторых **цианобактерий**. В темноте используются как резервный источник энергии, а на свету – в условиях стресса – служат источником азота.

Цикл азота – циклическое превращение биологически доступного азота из одной формы в другую в растениях, животных, микроорганизмах, а также в атмосфере и геосфере (рис. 208).

Цикл Ивенса-Бьюкенена-Эрнона, или восстановительный цикл карбоновых кислот – анаэробный циклический механизм **углеродной автотрофной** ассимиляции CO_2 , в основе которого лежат реакции восстановительного карбоксилирования органических кислот: две – в основном варианте цикла и четыре – в шунтированном варианте (рис. 140). Органическими акцепторами **C_1 -блока**, т.е. CO_2 , служат – двухуглеродный (**ацетил-КоА**), трехуглеродный (фосфоэнолпируват), четырехуглеродный (сукцинил-КоА) и пятиуглеродный

(α -кетоглутарат) **субстраты**. В цикле участвуют восстановители – **ферредоксин**, НАДФН, НАДН и ФАДН₂ – и используется энергия в форме АТФ. Продукты цикла – оксалоацетат и его **интермедиаты** расходуются на синтез **аминокислот** и жирных кислот. Цикл Эрнона встречается у **зеленых серных аноксигенных фототрофных бактерий**, у хемолитотрофных **водородных бактерий** из родов *Aquifex* и *Hydrogenobacter*, у **сульфатредуцирующих прокариот** (например, род *Desulfobacter*), а также у представителей домена *Archaea* – *Sulfolobus* и *Thermoproteus*.

Цикл Кальвина-Бенсона-Бэссема, или восстановительный пентозофосфатный цикл – механизм **углеродной автотрофии**, при котором акцептором СО₂ выступает активированная молекула **пентозы** – рибулозо-1,5-бисфосфат. Ключевыми ферментами цикла Кальвина являются: фосфорибулокиназа и бифункциональная рибулозо-1,5-бисфосфат-карбоксилаза/оксигеназа (**РуБисКО**). Первый фермент активирует три молекулы акцептора путем вторичного фосфорилирования. Второй – катализирует реакцию акцептирования тремя молекулами рибулозо-1,5-бисфосфата молекул СО₂ и последующее гидролитическое расщепление трех образовавшихся шестиуглеродных **интермедиатов** на шесть молекул 3-фосфоглицерата. Последние фосфорилируются киназой с образованием шести молекул 1,3-бисфосфоглицерата, которые восстанавливаются с помощью НАДФ-зависимой дегидрогеназы в шесть молекул глицеральдегид-3-фосфата. Одна из них покидает цикл и используется при **биосинтезе** клеточного материала, и, в первую очередь, **глюкозы**. Остальные пять молекул глицеральдегид-3-фосфата расходуются на генерацию акцептора – рибулозо-1,5-бисфосфата (рис.145). В цикле Кальвина у **прокариот** на одну молекулу конечного продукта затрачивается девять молекул АТФ и двенадцать молекул восстановителей. Среди всех циклов и путей автотрофной фиксации углерода цикл Кальвина распространен наиболее широко. Он имеется у **фототрофных** и **хемотрофных** представителей **фил *Proteobacteria* и *Cyanobacteria***.

Цикл Квайла, или рибулозомонофосфатный цикл – механизм **углеродной автотрофии**, обеспечивающий членам домена *Bacteria* возможность использовать в качестве **С₁-блока** формальдегид. Цикл протекает с затратой энергии в форме АТФ и включает три этапа: акцептирование С₁-блока; расщепление продукта акцептирования; регенерация **акцептора** (рис.142). Продуктом цикла является 2-фосфоглицерат, который расходуется в биосинтетических процессах для образования клеточного материала. **Интермедиатами** цикла выступают трех- и семиуглеродные сахара. Особенностью цикла Квайла является то, что в нем не расходуются, а образуются **восстановительные эквиваленты** (НАДН), столь необходимые клетке в **конструктивном метаболизме**. Существует рибулозомонофосфатный цикл у **метанотрофов** типа I, из родов *Methylobacter*, *Methylococcus*, *Methylomonas* и других.

Цикл Кребса, или циклический путь окисления ацетил-КоА – циклическая, взаимно сбалансированная последовательность ферментативных реак-

ЦИК

ций, протекающих в **цитоплазме** и обеспечивающих **гетеротрофам** полное окисление органических субстратов (**углеводы, аминокислоты, липиды** и т.п.) через **ацетил-КоА** до CO_2 (рис.138). Ключевой реакцией цикла Кребса является синтез цитрата из ацетил-КоА и оксалоацетата с помощью цитрат-синтазы. В последующих реакциях цитрат вступает в сложный цикл превращений с образованием ди- и трикарбоновых кислот, последовательно декарбоксилирующихся (отщепление CO_2) и дегидрирующихся (отщепление H_2). На завершающем этапе цикла образуется оксалоацетат, который далее вновь взаимодействует с ацетил-КоА с образованием цитрата. Цикл Кребса выполняет в клетке важные функции: осуществляет полное окисление субстратов до CO_2 ; снабжает ключевые биосинтезы **восстановительными эквивалентами** в форме НАДН и ФАДН и субстратами для биосинтеза **белков, жирных кислот, моносахаридов, полиизопреноидов и тетрапирролов**; обеспечивает клетку энергией в двух формах – **Pmf** и **АТФ**. Энергетический выход при окислении одной молекулы ацетил-КоА составляет двенадцать молекул АТФ: девять за счет окисления **электрон-транспортной цепью** трех молекул НАДН, одна – за счет окисления дыхательной цепью одной молекулы ФАДН и одна в результате образования **ГТФ** в реакции **фосфорилирования АДФ на уровне субстрата** с последующей регенерацией АТФ с помощью нуклеозиддифосфакиназы в реакции: $\text{АДФ} + \text{ГТФ} \rightarrow \text{АТФ} + \text{ГДФ}$. Цикл Кребса характерен для представителей всех трех доменов: *Eucarya*, *Bacteria* и *Archaea*.

Цикл О'Коннора-Хэнсона, или сериновый цикл – механизм **углеродной автотрофии**, обеспечивающий одновременную ассимиляцию двух **C_1 -блоков** – CO_2 и НСНО , из которых один – формальдегид – первоначально акцептируется неферментативным путем. Его акцептором служит тетрагидрофолат, в результате чего образуется N-формил- H_4 фолат, от которого формильная группа при помощи ключевого фермента цикла – серин-оксиметил-трансферазы переносится на глицин с образованием серина. Для того чтобы этот путь действовал как замкнутый цикл с регенерацией глицина в качестве акцептора формильной группы, серин превращается в 2-фосфоглицерат, а затем – в фосфоэнолпируват. Далее 2-фосфоглицерат частично превращается в 3-фосфоглицерат, используемый в разнообразных **биосинтезах**, в том числе и при **глюконеогенезе** (рис.144). Затраты **АТФ** в сериновом цикле больше, чем в **цикле Квайла**. Дополнительные молекулы АТФ расходуются для фиксации второго C_1 -блока – CO_2 . **Интермедиатами** цикла являются оксалоацетат и **ацетил-КоА**, которые используются в **конструктивном метаболизме**. Сериновый цикл характерен для **метанотрофов** типа-II из родов *Methylocystis*, *Methylosinus*, *Methylovibrio* и других факультативных метанотрофов типа-II из **филы Proteobacteria**.

Цикл Фукса-Холо, или β -оксипропионатный цикл – механизм **углеродной автотрофии** неорганического углерода, в котором используется энергия гидролиза **АТФ**, а **C_1 -блоком**, т.е. первым продуктом акцептирования неорганического углерода, служит физиологический эквивалент диоксида

углерода (CO₂) в форме бикарбоната (HCO₃⁻) (рис. 141). Конечным продуктом цикла является гликосилат, используемый для биосинтеза **аминокислот**, жирных кислот и **полиизопrenoидов**. Многие **прокариоты** с помощью этого пути ассимилируют пропионат. Цикл Фукса-Холо встречается у прокариот редко и используется **зелеными нитчатými аноксигенными фототрофными бактериями** рода *Chloroflexus*, а также несколькими представителями домена *Archaea* из родов *Sulfolobus*, *Acidianus* и *Metallosphaera*.

Циклосерин – антибиотик, синтезируемый различными видами бактерий из рода *Streptomyces* (фила *Actinobacteria*). Оказывает **бактериостатическое действие** на бактерии с **грамположительным** и **грамотрицательным морфотипами**, ингибируя включение D-аланина в **муреин** клеточной стенки.

Циклоспорин А – циклопептид, состоящий из 11 аминокислотных остатков и обладающий **иммуносупрессорными** свойствами. Из всех популяций **иммунокомпетентных клеток** циклоспорин селективно оказывает воздействие на **Т-лимфоциты**, которые участвуют в развитии **аутоиммунных заболеваний**. Связываясь со специфическими внутриклеточными рецепторами (циклофилинами), циклоспорин селективно ингибирует **экспрессию генов**, участвующих в ранних этапах активации Т-лимфоцитов. К эффектам циклоспорина относят подавление **транскрипции тРНК** Т-клеточных **цитокинов** и экспрессии **молекул МНС II** класса. Показана эффективность циклоспорина при широком круге аутоиммунных и хронических воспалительных заболеваний, включая идиопатический нефротический синдром, псориаз, увеит, инсулинзависимый сахарный диабет, неспецифический язвенный колит, болезнь Крона, первичный билиарный **цирроз печени** и др.

Циклы углеродной автотрофии – различные механизмы автотрофной ассимиляции неорганического углерода. Биохимический смысл цикла состоит в том, что акцептором **С₁-блока** служит органическое соединение, которое включается в состав продукта ассимиляции. Циклы углеродной автотрофии всегда затрачивают метаболическую энергию в форме **АТФ** для активации **С₁-блока**, а также некоторых **интермедиатов**. Известны пять циклов автотрофной ассимиляции углерода: **цикл Ивенса-Бьюкенена-Эрнона; цикл Фукса-Холо; цикл Квайла; цикл О'Коннора-Хэнсона; цикл Кальвина-Бенсона-Бессема**.

Циркадный ритм – волнообразное изменение интенсивности биологических процессов. Применительно к **прокариотам** колебательный характер могут принимать: **экспрессия генов**, метаболическая активность, процессы развития и т.д.

Цирроз печени – заболевание печени, в процессе которого происходит необратимое изменение паренхиматозной ткани на рубцовую ткань. При циррозе печени нарушается выработка клетками необходимых организму соединений (**белки, углеводы, гормоны** и др.), ухудшается **детоксикация** токсических веществ и обезвреживание инфекционных агентов. Причиной развития цирроза печени являются **вирусы гепатита В и С**, нарушение обмена веществ и **иммунитета** и т.д.

Цистит – воспаление слизистой оболочки мочевого пузыря, сопровождаемое болями, нарушением мочеиспускания, пиурией (гной в моче) и т.п. Возбудителями цистита могут быть бактерии (**хламидии, синегнойная палочка, кишечная палочка, микоплазмы, протей, клебсиелла** и др.) и **вирусы**.

Цистоподобные покоящиеся клетки – особые анабиотические структуры, образуемые в условиях холода неспорообразующими бактериями с **грамположительным и грамотрицательным морфотипами**. Имеют фибриллярно-гранулярную **капсулу**, утолщенную **клеточную стенку** (от 2 до 4 слоев **мурина**, синтезированного **de novo**), обезвоженную **цитоплазму**, конденсированный **нуклеоид**, низкие значения отношения P/S и высокие Ca/K и т.д. (табл. 20).

Цистрон – последовательность **нуклеотидов**, эквивалентная **гену** и кодирующая одну **полипептидную цепь**. У бактерий цистроны одного гена обычно расположены в **ДНК** друг за другом.

Цисты – **специализированные покоящиеся формы прокариот**, образующиеся путем преобразования в покоящуюся форму всей **вегетативной клетки**. Устойчивы к механическим нагрузкам, высушиванию, **ультрафиолетовому излучению**, но чувствительны к действию высоких температур. Обнаружены у представителей **фил: Spirochaeta, Proteobacteria Euryarchaeota** и др. (табл. 20).

Цитидин – **нуклеозид**, состоящий из **цитозина**, связанного с **D-рибозой** с помощью β-гликозидной связи (рис. 69).

Цитозин (Ц) – пиримидиновое **азотистое основание**, входящее в состав **ДНК** и **РНК** (рис. 66).

Цитозоль – водная фаза **цитоплазмы** с растворенными в ней соединениями.

Цитозольные биотрансформаторы – специализированные молекулярные структуры (**киназы, дегидрогеназы**), присутствующие в растворенном виде в **цитозоле** и обеспечивающие ассимиляцию химической энергии только органических соединений в форме химического потенциала **фосфагенов**.

Цитокинез – обособление сестринских хромосом внутри своих цитоплазматических компартментов при размножении **прокариот**, осуществляемом за счет деления клетки.

Цитокинины – растительные гормоны, индуцирующие деление клеток.

Цитокины – эндогенные белковые регуляторы, секретируемые **лейкоцитами** и иногда другими клетками и обуславливающие межклеточные взаимодействия при **иммунном ответе**. Цитокины действуют на основе рецепторного механизма. К цитокинам относятся **интерлейкины, интерфероны, хемокины, факторы некроза опухоли, гемопоэтины** (табл. 44). Они составляют систему (цитокинетическую сеть), характеризующуюся активным взаимодействием компонентов и избыточностью (одна и та же функция обеспечивается разными цитокинами). Некоторые цитокины используют для **иммунотерапии**.

Цитомегалия – вирусная инфекция с разнообразными клиническими проявлениями (атипичная **пневмония**, поражение внутренних органов, включая головной мозг, почки, печень и органы кроветворения, **воспаление** слюнных желез и т.д.), выраженность которых зависит от иммунологической резистентности больного. Возбудитель цитомегалии включен в род *Cytomegalovirus* семейства *Herpesviridae*.

Цитоплазма – содержимое клетки, ограниченное от окружающей среды **цитоплазматической мембраной**. Состоит на 70–80% из воды и содержит: структурные элементы (органеллы, **включения**, **запасные вещества**, **эндоспоры**); растворимые **РНК**; **ферменты**; продукты и **субстраты** различных реакций и т.д.

Цитоплазматическая мембрана – полифункциональная органелла, обеспечивающая структурную целостность клетки **прокариот** и являющаяся площадкой для иммобилизации ферментов, а также транспортных, регуляторных и других белков. Соответствует «жидкостно-мозаичной» модели **унитарной мембраны** у бактерий и большинства архей (рис. 44). На долю цитоплазматической мембраны приходится 8–15% сухого вещества клеток. Цитоплазматическая мембрана выполняет разнообразные функции: поддерживает осмотический баланс клетки; осуществляет различные виды **транспорта**; участвует в делении клетки, **биосинтезе** внеклеточных полимеров, **репликации** и сегрегации дочерних хромосом, в векторном транспорте **ДНК** в клетку, в процессах **трансформации** и **конъюгации**; способствует проникновению **вирусов** в клетку; ассимилирует энергию в форме **Pmf** или **Smf**; обеспечивает **коммуникативные** процессы и т.д.

Цитоплазматический стресс у прокариот – стресс, при котором **стрессор** оказывает действие на процессы, протекающие в **цитоплазме** клетки. Различают следующие цитоплазматические стрессы: «общие» стрессы (вызывают SOS- и RpoS-ответ); физические стрессы (термический, водный, осмотический, радиационный, гидростатический); химические стрессы (рН-стресс, токсический, окислительный).

Цитохром b 563 – терминальная оксидаза в электрон-транспортной цепи у **карбоксидотрофов**, использующих в качестве источника энергии крайне ядовитое вещество – монооксид углерода (CO). Дигемовый цитохром b 563 имеет высокое сродство к кислороду, благодаря чему он постоянно находится в окисленном состоянии и не связывается с CO. Это определяет резистентность электрон-транспортной цепи карбоксидотрофов к монооксиду углерода.

Цитохром bc₁(b₆f)-комплекс, или протон-электронофорная система – центральное звено электрон-транспортных цепей у **фототрофных** и многих **хемотрофных** представителей домена *Bacteria* и домена *Archaea* (рис. 117). В состав цитохром bc₁(b₆f)-комплекса входят два цитохрома – **цитохром b-типа** и **цитохром c-типа**, а также железо-серный белок **Риске**. У **цианобактерий** в состав цитохром bc₁(b₆f)-комплекса входит дополнительный ком-

понент – белковая субъединица IV, а цитохром обозначается как цитохром f. В основе работы цитохром $bc_1(b_6f)$ -комплекса лежит способность **хинонов** одновременно выполнять функцию **электронофора** и **протонофора**. Цитохром $bc_1(b_6f)$ -комплекс окисляет восстановленную форму хинона (убихинол у аэробных бактерий, пластохинол у **цианобактерий** и менахинол у анаэробных бактерий) и передает **электроны** на периферический низкопотенциальный **акцептор** – либо **цитохром c** у хемотрофов, либо медьсодержащий белок пластоцианин у цианобактерий. Одновременно с переносом электронов, восстановленный хинон транслоцирует протоны из **цитоплазмы** в экзоплазматическое пространство в стехиометрическом соотношении $2H^+/e^-$.

Цитохром bd-комплексы – не содержащие меди, гетерологичные **терминальные оксидазы**, создающие **Pmf** в отсутствие переноса **протонов**, например, цитохром bd-комплексы *Escherichia coli* и *Azotobacter vinelandii* (рис. 116). Цитохром bd-оксидаза *E. coli* построена из двух субъединиц различной **молекулярной массы**. Субъединица I (48 кДа) включает: семь интегральных **доменов**; сайт для связывания восстановленного **хинона** (убихинон-8); **гем b558**. Субъединица II (36 кДа) содержит: восемь интегральных доменов; **гем b595** – промежуточный переносчик **электронов**; **гем d** – непосредственно реагирует с O_2 . Цитохром bd-комплекс действует как хинолоксидаза и не функционирует как протонная помпа. При переносе через **цитоплазматическую мембрану** цитохром bd-оксидазой четырех **электронов**, четыре **протона** появляются в экзоплазме и четыре протона удаляются из **цитоплазмы**, что эквивалентно транслокации протонов со стехиометрией $2H^+/2e^-$, т.е. образование трансмембранного электрохимического потенциала обеспечивается только тем, что окисление хинона и восстановление O_2 происходят на противоположных сторонах мембраны. Цитохром bd-оксидаза обладает высоким сродством к O_2 , в связи с чем с ее помощью бактерии могут ассимилировать энергию в микроаэрофильных условиях среды.

Цитохром оксидаза aa_3 – медьсодержащая **терминальная оксидаза** аэробной **электрон-транспортной цепи**, восстанавливающая молекулу O_2 с образованием двух молекул H_2O и участвующая в создании **Pmf** (рис. 115). Цитохром оксидаза aa_3 содержит четыре кофактора: два **гема** – гем a и гем a_3 , бинуклеарный кластер $Cu_A \times 2$ и моонуклеарный кластер Cu_B .

Цитохром c_3 – специализированный внеклеточный цитохром *Geobacter sulfurreducens*, сочетающий одновременно две функции – функцию железоредуктазы и функцию межвидового переносчика **электронов** между **электрон-транспортными цепями**, принадлежащими разным бактериям, например, в **синтрофной** ассоциации *G. sulfurreducens* и *Wolinella succinogenes*.

Цитохромы – окислительно-восстановительные **ферменты** белковой природы, имеющие в качестве **протестической группы** железопорфиноиды или **гема**. В цитохромах геминовое железо лигандируется атомами азота порфиринового кольца (рис. 112). При работе цитохромов за счет изменения

валентности атома железа в геме в реакции: $Fe^{3+} + \bar{e} \leftrightarrow Fe^{2+}$ осуществляется перенос **электронов**. Последние поступают к цитохромам от пула **хинонов**. Цитохромы обозначают по типу **гема** – a, a₃, b, c, d и ряд других. В зависимости от степени гидрофобности и характера распределения гидрофобных остатков по длине полипептидной цепи выделяют цитихромы растворимые и мембранные.

Цитохромы b-типа – дигемовые цитохромы, входящие в состав **фумаратредуктазы, нитратредуктазы, нитритредуктазы, сукцинатдегидрогеназы, цитохром bc₁(b₆f)-комплекса** и т.д. Содержат две геминные группы и различаются по способу лигандирования **гемов**, ориентации в мембране и характеру взаимодействия с пулом **хинонов**. Например, цитохром b в составе фумаратредуктазы окисляет хинон на периплазматической стороне **цитоплазматической мембраны**, а цитохром b, входящий в состав цитохром bc₁(b₆f)-комплекса, окисляет и восстанавливает хинон на двух противоположных сторонах мембраны.

Частота аллеля – отношение встречаемости одного из **аллелей** данного локуса к сумме встречаемостей всех аллелей у достаточно большого числа индивидуумов в данной популяции.

Частота использования кодона – средняя частота использования **кодона** данным организмом, полученная для большой выборки структурных **генов**.

Частота рекомбинаций, или рекомбинационный индекс – число рекомбинантов (или рекомбинантных хромосом) по отношению к общему числу потомков (или хромосом).

Частота трансформации – доля клеток в клеточной популяции, получивших чужеродную **ДНК**; выражается числом трансформантов к общему числу клеток.

Чашка Петри – плоский, круглый контейнер с крышкой диаметром 8–10 см, изготовленный из стекла или прозрачной пластмассы и используемый для культивирования микроорганизмов на агаризованной **питательной среде**.

Челночный вектор – плазмидная **ДНК**, способная к **репликации** в клетках **прокариот** и **эукариот** (например, в *Escherichia coli* и клетках **дрожжей**).

Черная пьедра – поверхностный **кератомикоз**, протекающий с формированием плотно спаянных черных узелков, расположенных на волосах головы, бороды и усов. Возбудитель – плесневый **гриб** *Piedraia hortae*. Заболевание регистрируют во влажных тропических регионах Южной Америки и Индонезии.

Черные курильщики – геотермальные постройки из сульфида кальция и полиметаллических сульфидов высотой от нескольких метров до 50–70 м и диаметром в основании от 20–30 до 100 м. Расположены на глубине от 800 до 3500 м в рифтовых зонах океанов. Через вершины построек выбрасывается геотермальный флюид, похожий на клубы густого черного дыма, за счет содержания в нем солей железа, марганца и аморфного кремнезема с примесью сульфидов цинка и меди.

Четвертичная структура – взаимное расположение нескольких полипептидных цепей в составе единого белкового комплекса. Молекулы **белка**, входящие в состав белкового комплекса с четвертичной структурой, образуются на **рибосомах** по отдельности и лишь после окончания синтеза формируют общую надмолекулярную структуру. В состав белка с четвертичной структурой могут входить как идентичные, так и различающиеся полипептидные цепи.

Четвертное деление – способ вегетативного размножения бактерии *Deinococcus radiodurans* из **филы** *Deinococcus-Thermus*, при котором происходит деление **материнской клетки** на четыре **дочерние клетки**, равные по размеру и одинаковые по форме. Перед делением материнская клетка растет и увеличивается в размере.

Чехлы – внешние, плотные, упорядоченные покровы дифференцированных и **вегетативных клеток** (**цисты**, **эндоспоры**, **гетероцисты**, **везикулы** азотофиксирующих актинобактерий рода *Frankia*) с четко очерченной внешней гранью, но не плотно прилегающие к поверхности клетки (рис. 52). Обладают упорядоченной структурой, имеют сложный химический состав и нередко состоят из нескольких слоев с разным строением. Чехлы образуют как одноклеточные, так и **трихомные** бактерии. Важнейшими функциями чехла являются адгезионная и защитная.

Число Авогадро – число молекул в одном моле любого соединения ($6,023 \cdot 10^{23}$).

Числовая апертура – мера количества света, попадающего в линзу, т.е. оптический охват линзы светового **микроскопа**.

Чистая культура – культура **прокариот**, содержащая микроорганизмы одного **вида**, полученные из одной клетки.

Чужеродность – свойство **антигенов**, заключающееся в том, что молекулы данного типа должны отсутствовать во внутренней среде организма.

Чума – особо опасное **антропозоонозное** заболевание с природной очаговостью из группы **инфекций карантинных**. Вызывается *Yersinia pestis*. Носителями **возбудителя чумы** являются крысы, обыкновенная полевка, суслики, хомяки и другие грызуны, а переносчиками – кровососущие насекомые (блохи, клещи). Чума также передается человеку **контактным**, **алиментарным**, **воздушно-капельным** и **воздушно-пылевыми путями**. Заболевание характеризуется сильной **интоксикацией**, **лихорадкой**, серозно-геморрагическим **воспалением лимфатических узлов** с образованием **бубонов**, развитием **септицемии** и **пневмонии**. По клиническим проявлениям выделяют четыре основные формы чумы: бубонную, первично-легочную, кишечную и первично-септическую. Важнейшим признаком бубонной чумы является формирование болезненных бубонов в лимфатических узлах, чаще локализованных в подмышечной и паховой области. Кишечная форма проявляется **диареей** с обильным выделением **крови** и слизи. Первично-септическая форма сопровождается многочисленными **геморрагиями** в кожу и слизистые оболочки, а при тяжелом течении болезни развиваются кровотечения из почек, кишечника и желудка.

ка. Наиболее тяжелой молниеносной и **контагиозной** формой чумы является первично-легочная, которая характеризуется высокой температурой, **цефалгией**, одышкой, **пневмонией** и т.д. Кашель сопровождается выделением мокроты (в конце заболевания кровавой), содержащей огромное количество чумных бактерий. Обычно смертность без лечения при любой форме чумы достигает 75–100%.

Шайна-Дальгарно последовательность, или сайт связывания рибосомы – последовательность нуклеотидов на 5'-конце иРНК (обычно АГГАГТ), спаривающаяся с **комплементарной** последовательностью рРНК малой субчастицы **рибосомы**.

Шаперонины – двухкольцевые структуры в форме полого цилиндра с «крышкой» на одном торце, состоящие из белков-шаперонов и их **кофакторов**. Шапероны обладают АТФ-азной активностью и предназначены для коррекции **конформации** неправильно сложенных или поврежденных белков.

Шапероны – гетерогенное суперсемейство **белков** (более 50), различающихся по первичной последовательности и **третичной структуре**. Обеспечивают: правильную укладку белка при его синтезе **de novo**; сборку белков в надмолекулярные комплексы; доставку белков в определенные области клетки; ренатурацию белка, поврежденного при стрессе; разборку патологических белковых агрегатов, изменение **конформации** регуляторных белков и т.п.

Шарнирный участок иммуноглобулина – область молекулы тяжелых цепей иммуноглобулина (связаны с помощью **дисульфидных связей**), расположенная между **Fc-** и **Fab-фрагментами**. Обеспечивает гибкость молекулы и дает возможность независимого функционирования двух **активных центров иммуноглобулинов**. Обычно кодируется отдельным **экзоном** (рис. 267).

Швермеры – дифференцированные клетки некоторых **прокариот** (например, род *Proteus*) особого типа, формирующиеся в **популяции** в определенных ситуациях. Характеризуются избыточным количеством **жгутиков**, обеспечивающих **подвижность по типу роения**. Используя систему **хемотаксиса**, швермеры быстро передвигаются по твердой поверхности от края **колонии** и осваивают новые территории. Швермеры не способны к **репликации** и размножению, поэтому, выполнив свою задачу, они **дифференцируются в вегетативные клетки**.

Шигеллез, или бактериальная дизентерия – повсеместно распространенная **инфекционная болезнь**, вызываемая **шигеллами** (р.*Shigella*), способными проникать в эпителий слизистой оболочки толстой кишки и размножаться в нем. Источником инфекции являются больные люди и **микробоносители**, а основными механизмами передачи возбудителей – **фекально-оральный** и **контактный** (вода, продукты питания). Бактериальная дизентерия протекает с **интоксикацией** организма, поражением слизистой оболочки толстой кишки и выходом форменных элементов **крови** в просвет кишечника. Заболевание сопровождается **лихорадкой**, ознобом, болями в животе, **диареей** с кровью и слизью и т.п.

Шигеллы (род *Shigella*) – прямые неподвижные палочки с **грамотрицательным морфотипом**. **Хемоорганогетеротрофы** с оптимальной температурой 37°C. Каталаза-отрицательны и оксидаза-положительны. В соответствии со структурой **О-антигена** и биохимическими свойствами род *Shigella* подразделяется на четыре вида – *S. dysenteriae*, *S. flexneri*, *S. boydii* и *S. sonnei*. **Токсигенность** шигелл связана: с **эндотоксином**, который выделяется во внешнюю среду при разрушении клеток и действует на нервную и сосудистую системы; с **экзотоксинами**, среди которых присутствует энтеротоксин, усиливающий приток жидкости и солей в просвет кишечника; с цитотоксином, вызывающим нарушение синтеза белка и гибель клеток. Шигеллы являются патогенными для человека и приматов и вызывают у них бактериальную дизентерию, или **шигеллез**. Род *Shigella* отнесен к семейству *Enterobacteriaceae*, порядку «*Enterobacteriales*», классу *Gammaproteobacteria*, **филе *Proteobacteria***.

Шипы – жесткие, полые конические или конусообразные структуры белковой природы. Закреплены на **наружной мембране** и ориентированы перпендикулярно клеточной поверхности. Обеспечивают некоторым бактериям с **грамотрицательным морфотипом** защиту от **простейших**, прикрепление к биотическим и абиотическим субстратам и повышенную плавучесть.

Шкала Цельсия – температурная шкала, в которой температура таяния льда составляет 0°, а температура кипения воды – 100°.

Штамм – культуры **прокариот** одного и того же **вида**, выделенные из разных источников или даже одного, но в разное время. Обладают всеми основными признаками, характеризующими их как вид. Могут быть идентичными или различаться по отдельным признакам (например, по активности **ферментов**, по чувствительности к тяжелым металлам и т.д.).

Штамм возбудителя – штамм **возбудителя болезни**, представляющий собой определенную, локальную **популяцию** с оригинальными, стабильными свойствами, отражающими своеобразие эволюционирующих систем «паразит-хозяин». Природные штаммы характеризуют возбудителей в конкретных ситуациях.

Штамм госпитальный – штамм микроорганизма, выделенный от больного или медицинского работника в стационаре. Обычно характеризуется устойчивостью к различным **антибиотикам** и **дезинфектантам**.

Штамм-Hfr – штамм-**донор**, в клетке которого **конъюгативная плазмида** интегрирована в один из нескольких хромосомных **сайтов** путем **рекомбинации гомологичной** с участием **инсерционных последовательностей** (IS-элементов).

Эвакуационно-заместительный метод – удаление воздуха из герметически закрытых сосудов (анаэроостат, анаэробный бокс) при помощи вакуумного насоса, с последующей заменой воздуха инертным **газом** (азот, аргон, гелий) или газовой смесью (N₂, CO₂, H₂ в соотношении 8:1:1).

Эволюционное расстояние (E_p) – соотношение количества негомологич-

ных последовательностей 16S рРНК любых двух сравниваемых организмов к их общему числу.

Эврибионты – организмы с широкими **пределами толерантности** по отношению к какому-либо экологическому фактору и способные существовать в очень разнообразных условиях среды.

Эвригалинные микроорганизмы – организмы с широкими **пределами толерантности** по отношению к концентрации NaCl.

Эвритермные организмы – микроорганизмы, для которых температурный диапазон развития составляет десятки градусов.

Эвтрофные водные экосистемы – высокопродуктивные моря и озера, богатые **биогенными элементами** и с обильным развитием **фототрофов**.

Эдификаторы – организмы, формирующие облик сообщества и определяющие его структуру. Обычно – **фототрофы**.

Экзантема – поражение кожи (кожная сыпь) в виде **розеол, папул, везикул, пустул**. Бывает мономорфной, состоящей из одного вида поражений (пятнистая экзантема и др.) и полиморфной, состоящей из разного вида поражений (**розеолезно-папулезная экзантема** и др.). Возникает при некоторых инфекционных заболеваниях (**корь, краснуха, ветряная оспа, скарлатина** и др.).

Экзема – воспалительный зудящий **дерматит атопический**. Сопровождается: шелушением эпителия; образованием мелких **папул** с небольшими **пузырьками**, которые быстро лопаются с выделением серозной жидкости; **пустул** и т.д.

Экзергонические реакции – реакции, сопровождающиеся выделением энергии.

Экзогенная ДНК – ДНК, выделенная из организма-**донора** и встроенная в **вектор** или хромосомную ДНК организма-**хозяина**. Называется также чужеродной или гетерологичной ДНК.

Экзон – участок **гена**, несущий информацию о первичной структуре **белка** и входящий в состав первичного транскрипта, который остается в нем после вырезания **интронов**. Вместе с другими экзонами образует зрелую **иРНК**.

Эксонуклеаза III – эксонуклеаза *Escherichia coli*, отщепляющая **нуклеотиды** с 3'-концов двухцепочечной ДНК.

Эксонуклеазы – **ферменты**, последовательно отщепляющие **нуклеотиды** либо с 5'-, либо 3'-концов молекул ДНК или РНК.

Экзополисахарид – высокополимерное соединение, состоящее из остатков сахаров и секретируемое в окружающую среду некоторыми микроорганизмами.

Экзоскелет – разнообразные ригидные клеточные структуры, расположенные в **периплазматическом пространстве** и/или за пределами **цитоплазматической мембраны**. Имеют разный химический состав. У бактерий с **граммотрицательным морфотипом** экзоскелет находится в периплазматическом пространстве и представлен **мурейновым** или белковым саккулусом (**филы Chlamydiae и Thermomicrobia**). Бактерии с **грамположительным морфоти-**

пом образуют экзоскелет в виде муреин-тейхоевого саккулуса или муреин-миколил арабиногалактанового саккулуса (**фила *Actinobacteria***), или паракристаллического поверхностного слоя (**S-слой**). У архей экзоскелет представлен белковым S-слоем, **псевдомуреиновым** саккулусом или гетерополисахаридным слоем. У членов **филы *Spirochaetes*** экзоскелетом является осевая структура, образованная пучком **периплазматических жгутиков**.

Экзоспоры – 1. **Специализированные покоящиеся формы** некоторых **фототрофов** и **метанотрофов**. Для экзоспор характерен экзогенный тип образования путем почкования **вегетативной клетки**. Устойчивы к **ультрафиолетовому излучению**, высушиванию, высокой температуре и другим факторам. 2. Специальные репродуктивные структуры, за счет которых происходит бесполое размножение представителей **филы *Actinobacteria*** из **рода *Streptomyces***. Экзоспоры могут образовываться: непосредственно на **субстратном** и **воздушном мицелиях** или на одном из них; формироваться в специальных воздушных **гифах** – **спорангиеносцах**, располагаясь одиночно, попарно или в цепочках; образовываться в специальных сумках – **спорангиях**, различающихся формой, строением, числом подвижных или неподвижных спор, имеющих разную поверхность (волосистую, гладкую, шероховатую и т.д.) (рис. 94–97).

Экзотоксины – секреторные **белки** разной **молекулярной массы**, обычно проявляющие ферментативную активность. **Гены**, кодирующие экзотоксины, локализованы большей частью в **плазмидах** или **профагах**, а не в **хромосоме прокариот**. Все экзотоксины обладают высокой специфичностью (поражают определенные ткани) и **иммуногенностью**. По характеру мишеней экзотоксины подразделяют на: **нейротоксины** – поражают клетки нервной ткани; **гемолизины** – разрушают **эритроциты**; **энтеротоксины** – поражают эпителий тонкого кишечника; **дерматонекротоксины** – вызывают **некроз** кожных покровов; **лейкоцидины** – повреждают **лейкоциты** (табл. 48, 51). Экзотоксины часто вызывают **апоптоз** клеток-мишеней. По механизму действия экзотоксина на клетку выделяют: **цитотоксины**, **мембранотоксины**, **функциональные блокаторы**, **эксфолиатины** и **эритрогенины**. Механизм действия экзотоксинов сводится к нарушению жизненно важных процессов в клетке: повышению проницаемости мембран; блокады синтеза белка; разобщении взаимодействия и взаимокоординации между клетками и т.п. Экзотоксины обладают высокой **токсичностью**, которая обусловлена особенностью их фрагментов, имитирующих строение субъединиц **гормонов**, **ферментов** или нейромедиаторов **хозяина**. Примеры экзотоксинов: дифтерийный токсин (*Corynebacterium diphtheriae*), холероген (*Vibrio cholerae*), **энтеротоксины А, В, С₁₋₂, Д, Е** (*Staphylococcus aureus*), **тетаноспазмин** (*Clostridium tetani*) и др.

Экзоферменты – разнообразные внеклеточные **ферменты**, выделяемые через **цитоплазматическую мембрану** во внешнюю среду и участвующие в метаболических реакциях. К ним относят также ферменты, связанные с внешней стороной мембраны. Локализация экзоферментов у **прокариот** зависит главным образом от строения наружных покровов. Экзоферменты **возбуди-**

телей болезней (например, **коллагеназа**, **гиалуронидаза**, **лецитиназа** и др.) являются важными факторами их **патогенности**. Они нарушают **гомеостаз** клеток, что приводит к их поражению.

Эккристотрофы – микроорганизмы, живущие в **филлосфере** и **ризоплане** растений и использующие в качестве питания выделения живого растения, поступающие в окружающую среду.

Экологическая стратегия – совокупность реакций и приспособлений организма, обеспечивающих **виду** возможность взаимодействовать с внешней средой, обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующем сообществе. Выделяют: **К-**, **г-** и **L-стратегии**.

Экологический стресс – реакция клетки **прокариот** на экстремальное воздействие **абиотических факторов** окружающей среды.

Экология микроорганизмов – наука, изучающая взаимоотношения микроорганизмов с окружающей средой.

Экониша, или экологическая ниша – понятие, в которое входит вся совокупность условий среды, в границах которых возможно существование **вида**, его положение в **трофической цепи** и функциональная роль в сообществе, а также физическое пространство, занимаемое видом.

Экономический коэффициент – показатель продуктивности культуры. Выражается отношением количества **биомассы** бактерий к количеству потребленного **субстрата**.

Экосистема, или экологическая система – функционирующая экологическая единица, представляющая собой совокупность организмов и их физического и химического окружения. В каждой экосистеме имеются две противоположно направленные ветви: одна – продукционная, обеспечивающая синтез **de novo** органических веществ из CO_2 и других неорганических веществ, и вторая – деструкционная, ответственная за **деградацию биополимеров** и возвращение в окружающую среду минеральных веществ.

Экотипы – популяции организмов, занимающие одни и те же **экониши**, чья **дивергенция** поддерживается периодической естественной селекцией.

Экотопический полиморфизм – особый вид **изменчивости микроорганизмов**, при котором отмечается одновременное присутствие в их **популяциях** форм как симбиотически активных, так и асимбиотических, способных только к автономному образу жизни. Экотопический полиморфизм связан с присутствием либо отсутствием «симбиотических» **генов**, локализованных или в составе **генных кассет**, или **островах патогенности**, или на специальных **плазмидах**.

Экскреция – удаление из **цитоплазмы** низкомолекулярных соединений либо не нужных клетке, либо оказывающих на нее негативное воздействие, например, чужеродных токсичных агентов, поступивших в клетку **прокариот** или побочных продуктов **метаболизма**.

Экспоненциальная, или логарифмическая фаза – период, характеризующийся максимально активным **ростом** микроорганизмов и делением клеток

с максимальной скоростью и минимальным **временем генерации** в условиях **культивирования периодического** (рис. 109).

Экспортные системы – мембранные биотрансформаторы, создающие **Pmf** косвенным путем за счет **симпорта** протонов и эндогенного конечного продукта **метаболизма**. Например, симпорт лактата вместе с двумя H^+ у *Lactobacillus lactis* создает оба компонента Pmf – осмотический и электрический.

Экспрессивность – степень фенотипического выражения наследственного признака, кодируемого данным аллелем. Различают постоянную экспрессивность (в отсутствие изменчивости признака) и вариабельную.

Экспрессирующий вектор – плазмидный вектор, сконструированный таким образом, чтобы экспрессия клонированного **гена** осуществлялась только в определенной фазе **клеточного цикла** и только в течение определенного времени. Для этого в **плазмиду** встраивают сильный регулируемый **промотор**.

Экспрессия – транскрипция и трансляция гена.

Экспрессия генов – специфика и интенсивность считывания генов.

Экссудат – 1. Жидкость, выделяемая из мелких вен и капилляров в окружающие ткани и полости тела при **воспалении**. Экссудат содержит **белки**, форменные элементы **крови** и клетки гистогенной природы, а также продукты их распада. Экссудат, образующийся при **инфекционной болезни**, часто содержит **патогенные микроорганизмы**. 2. Капли жидкости, часто интенсивно окрашенные и образующиеся на поверхности культур микроорганизмов, например, у **грибов** из рода *Penicillium*.

Экстенсивный способ биологической очистки сточных вод – способ очистки, не связанный непосредственно с управляемым культивированием микроорганизмов. Включает поля орошения и поля фильтрации, в которых микроорганизмы, находящиеся в верхних слоях почвы этих сооружений, образуют сообщества, обеспечивающие очистку воды.

Экстрагенная супрессия – подавление проявления **мутации**, произошедшей в одном **гене**, вследствие мутации во втором гене.

Экстракт – препарат, приготовленный из биологического материала после разрушения клеток и удаления клеточных фрагментов **центрифугированием**, осаждением или **фильтрацией**. Экстракты используются как компоненты **питательных сред** (дрожжевой экстракт и др.).

Экстрацеллюлярные газовые баллоны – редко встречающаяся у бактерий специализированная крупная структура в виде сферического или цилиндрического пузырька, наполненного **газом** ($N_2:O_2$ в соотношении 8:2). Экстрацеллюлярный газовый баллон ограничен **неунитарной мембраной** и прочно закреплен «мостиками» на наружной поверхности клетки (рис. 80). Обеспечивает клетку O_2 в условиях дефицита.

Экстремально-ацидофильные археи – облигатно-ацидофильные представители **филы Euryarchaeota**, обитающие в отвалах угольных шахт, наземных горячих источниках, почвах вулканических полей, **сульфатарах**, рудничных стоках и т.п. К наиболее известным из них относятся не имеющие

клеточной стенки эуриархеи рода *Thermoplasma* – факультативные анаэробы, облигатные термофилы ($t_{\text{opt}} - 60-70^{\circ}\text{C}$) и экстремальные ацидофилы ($\text{pH}_{\text{opt}} - 0,5-2,5$), склонные к полиморфизму (сферы, булавы, гантели, нити и т.д.), и подвижные с помощью жгутиков. *Thermoplasma acidophilum* ведет хемогетероорганотрофный образ жизни и получает энергию как за счет аэробного дыхания, так и за счет брожения. *T.thiooxidans* является факультативным автотрофом, осуществляющим серное дыхание с восстановлением S^0 до H_2S . Вторая группа – не имеющих клеточной стенки, факультативно анаэробных, экстремально-ацидофильных архей ($\text{pH}_{\text{opt}} - 0,5-2,2$) – включает мезофилов ($t_{\text{opt}} - 35-42^{\circ}\text{C}$) из родов *Ferroplasma* и *Feromonas*, окисляющих в аэробных условиях Fe^{2+} , S^0 и FeS_2 (рис. 9). К кислотолюбивым эуриархеям относятся и представители рода *Picrophilus*. Эти строго аэробные, неподвижные термоацидофильные органотрофы ($t_{\text{opt}} - 50-55^{\circ}\text{C}$, $\text{pH}_{\text{opt}} - 0,7$) имеют клеточную стенку, образованную S-слоем с тетрагональной симметрией и получают энергию при аэробном дыхании, окисляя аминокислоты и пептиды.

Экстремально-галофильные археи – группа архей из фило *Euryarchaeota*, обитающих в крайне специфических эконивах, характеризующихся высокой соленостью и интенсивным солнечным излучением (рис. 15,16, табл. 7). Типичными местами их обитания являются соленые и содовые озера, лагуны, соляные шахты, сульфатные солончаки, бассейны для выпаривания соли, гиперсоленые озера системы Vestfold Hills в восточной Антарктике на глубине 36 м (температура от -14 до -18°C ; 320 г/л NaCl), круто засоленные продукты (сало, мясо, рыба), соевый соус, кожаные изделия (вызывают порчу). Галоархеи обнаружены на глубине 1200 м в соляных коях Пермского периода, на глубине 170 м в солевых отложениях Триаса, возрастом 250 млн. лет, а также в пластовых водах нефтяных месторождений. Большинство галоархей растет при концентрации NaCl от 2,5 до 4,5 М и лишь единицы – при 1,5 М. Фактически все галоархеи растут в насыщенном растворе NaCl – 5,4 М (табл. 7). Высокое осмотическое давление среды археи компенсируют повышенной концентрацией ионов K^+ в цитоплазме клетки (от 30 до 40% сухого вещества). Галоархеи имеют клетки палочковидной, кокковидной, квадратной, треугольной и чашевидной формы (рис. 27). Клеточная стенка у многих палочковидных галоархей образована S-слоем, а у галококков построена из высокосульфатированных гетерополисахаридов. Некоторые почвенные виды (р.р. *Halococcus*, *Halobacterium*, *Natronococcus*, *Natronobacterium*) синтезируют двухслойную капсулу. Полярные липиды в цитоплазматической мембране у многих галоархей представлены археолами (рис. 47), а у галоалкалофильных архей – C_{20} , C_{25} и C_{25} , C_{20} , а также C_{25} , C_{25} и C_{20} , C_{20} – диэфирами глицерола (рис. 49, 50). Неполярные липиды представлены C_{20} - C_{50} изопреноидными углеводородами (ретиаль, сквалены, ликопин, α - и β -каротины, фитоин, бактериоруберины). У ряда галоархей имеются газовые везикулы. В качестве запасного вещества продуцируют поли- β -оксибутират и ортофосфат магния (резервный источник

фосфора). Движение подвижных форм осуществляется с помощью **жгутиков** (рис. 57). Некоторые виды образуют **покоящиеся специализированные формы – галоцисты** – либо покоящиеся агрегаты, заключенные в общий **чехол**. Колонии окрашены в красный цвет разнообразных оттенков за счет содержания в клетках **каротиноидных** пигментов. Синтезируют **бактериоцины** (галоцины). Размножаются **бинарно-эквивалентно** в одной либо двух плоскостях («квадратные» археи) образуя «таблички» из 8 или 16 клеток. «Треугольные» археи делятся или симметрично на две треугольные по форме дочерние клетки, или ассиметрично на «треугольную» и «ромбовидную» дочерние клетки; последняя делится на две дочерние клетки «треугольной формы». Экстремальные **галофилы**. **Мезофилы** с оптимумом роста 35–45°C. Оптимальное значение pH лежит в диапазоне от 5,0 до 8,0 или в интервале от 9,5 до 10,5 у обитателей содовых озер. **Аэробы** и **факультативные анаэробы**. **Хемоорганогетеротрофы**. Получают энергию за счет: **аэробного дыхания**, окисляя **аминокислоты**, и с разной степенью эффективности **спирты**, сахара, три- и дикарбоновые кислоты, низшие жирные кислоты; **анаэробного дыхания**, используя в качестве конечных **акцепторов** электронов NO_3^- (**нитратное дыхание**), фумарат (**фумаратное дыхание**) и в редких случаях **брожения** (ферментируют аргинин и цитрулин). Основным фактором, определяющим направленность **энергетического метаболизма** (при условии доступности органических соединений в среде), является концентрация O_2 . При недостатке кислорода, в условиях энергетического стресса, они временно переходят на **квази-фототрофию** и осуществляют светозависимый синтез **АТФ** при участии **бактериородопсина**. Ряд видов содержат фотоактивные, содержащие **рети-наль** пигменты: фобородопсин и сенсорный родопсин, которые обеспечивают фототактическую реакцию клеток и их пространственную ориентацию; галородопсин – участвует в светозависимом транспорте Cl^- в клетку, сопряженном с поступлением в нее H^+ и синтезом АТФ. Выброс ионов Na^+ имеет осморегуляторную функцию и связан с поступлением в клетку K^+ . Обратное поступление Na^+ в клетку сопряжено с транспортом аминокислот.

Экстремально-галофильные археи участвуют в циклах углерода, азота и фосфора в занимаемых **эко нишах**.

Экстремально-галофильные прокариоты – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea*, требующие для роста высоких концентраций NaCl , начиная с 12–15% и вплоть до насыщенных растворов соли ~ 32%. Заселяют бассейны для выпаривания соли, сульфатные солончаки, соленые артезианские воды и т.д.

Экстремальные пьезофилы – **прокариоты**, хорошо развивающиеся только при высоком гидростатическом давлении (рис. 153). Снижение давления приводит к ухудшению параметров роста организма и его последующей гибели. Например, бактерии из родов *Shewanella* и *Moritella* оптимально развиваются при давлении 70–80 МПа соответственно и не способны расти при давлении ниже 50 МПа.

Экстремальные термофилы – представители домена *Bacteria* и домена *Archaea*, развивающиеся в диапазоне температур от 60 до 90°C с оптимумом выше 70°C.

Экстремальные факторы – крайние физико-химические условия обитания организмов в природе, отличные от повсеместно распространенных.

Экстренная профилактика – введение защитных препаратов (**антибиотики, бактериофаги, иммунные сыворотки** и др.) с целью предотвращения развития **инфекционного процесса** в организме, в который проник (или мог проникнуть) **возбудитель болезни**.

Эксфолиатины А и В – **токсины**, продуцируемые *Staphylococcus aureus*. Вызывают слущивание эпидермиса и обуславливают развитие **синдрома «опшаренных младенцев»**.

Экцизионная репарация ДНК – удаление точечного поврежденного участка в одной цепи ДНК с его заменой на новый фрагмент. При «заполнении» образовавшейся одноцепочечной бреши неповрежденная комплементарная цепь ДНК играет роль матрицы.

Экцизия – 1. Вырезание **плазмиды** из **хромосомы прокариот**. 2. Выщепление фрагмента хромосомы.

Эктобионты – **прокариоты**, непосредственно взаимодействующие с поверхностью растительной или животной клетки.

Эктопаразиты – паразиты, обитающие на поверхности тела **хозяина**.

Эктосимбиоз – тип **симбиоза**, когда один партнер находится вне клеток другого.

Экхимозы – **геморрагии** в кожу и слизистые оболочки неправильной формы размером более 5 мм. Экхимозы диаметром более 10 мм в последующем подвергаются некротизации.

Эластаза – **фермент** класса **гидролаз**, катализирующий расщепление **пептидов** и ряда **белков** (например, эластин) преимущественно по связям, прилегающим к остаткам нейтральных **α -аминокислот**.

Электрон – отрицательно заряженная частица (массой, равной примерно 1/1836 массы **протона**), двигающаяся с очень большой скоростью вокруг **ядра** в оболочке **атома**.

Электронная вакансия – потеря **донором** одного **электрона** в результате фотореакции (у **цианобактерий**).

Электронная, или просвечивающая (трансмиссивная) микроскопия – метод получения изображения объекта с высоким разрешением (0,15 нм) за счет волновых свойств тонкого пучка ускоренных **электронов**, проходящих сквозь образец и попадающих в магнитное поле линзы **объектива**, формирующей первичное увеличенное (около 1000 крат) изображение объекта. С помощью промежуточных линз (обычно двух) и проекционной линзы, первичное увеличенное изображение может быть увеличено дополнительно до 100 тысяч крат. Просвечивающая трансмиссивная микроскопия используется

для изучения строения **вирусов**, ультратонких срезов клеток **прокариот** и их структур (например, **жгутиков**, **фимбрий** и др.), контрастированных фосфорно-вольфрамовой кислотой, уранилацетатом или напылением тяжелыми металлами (палладием, золотом, хромом) в вакууме.

Электронофор – мембранный биотрансформатор, обладающий способностью переносить электроны.

Электронофорные системы – мембранные биотрансформаторы, создающие **Pmf** за счет переноса электронов от донора к акцептору, которые расположены на разных сторонах цитоплазматической мембраны. Протоны при этом освобождаются на наружной поверхности цитоплазматической мембраны, а заимствуются из цитоплазмы. Такие генераторы Pmf используют **хемолитотрофы**, например, бесцветная серная бактерия *Achromatium oxaliferum* при окислении сульфида ($H_2S \rightarrow S^0 + 2H^+ + 2e^-$) или *Nitrobacter agilis* при окислении нитрита ($NO_2^- + H_2O \rightarrow NO_3^- + 2H^+ + 2e^-$), где источником H^+ служит H_2O .

Электрон-транспортная цепь, или дыхательная цепь – комплекс мембранных окислительно-восстановительных ферментов-переносчиков (**флавопротеины**, **хиноны**, **цитохромы** и др.), функционально связанных между собой и обеспечивающих транспорт электронов и протонов от окисляемого субстрата (донора) на терминальный эндогенный или экзогенный акцептор. Отдельные звенья электрон-транспортной цепи служат сайтами сопряжения, то есть создают протондвижущую силу за счет свободной энергии донор-акцепторной пары. Свободная энергия ассимилируется в форме **Pmf** или **Smf**. Электрон-транспортные цепи прокариот отличаются набором и количеством переносчиков, природой и числом сайтов сопряжения (рис. 119, 120, 122).

Электропорация – образование пор в клеточных мембранах под действием электрического тока. Через эти поры в клетки проникает чужеродная ДНК.

Электрофорез – метод разделения заряженных молекул (ДНК, РНК или белки), основанный на разной скорости их перемещения в электрическом поле.

Элиминация – исключение, удаление, например, устранение плазмиды из клетки прокариот.

Элонгация – последовательное присоединение мономеров к полимерной цепи и ее удлинение.

Эмболия бактериальная – окклюзия сосудов бактериальными конгломератами, а также частицами тромба или тканей, содержащих скопление микроорганизмов. Приводит к нарушению кровообращения тканей или органов. Бактериальная эмболия является осложнением различных гнойно-воспалительных процессов различной локализации.

Эмбриональные стволовые клетки – клетки из эмбрионов на стадии бластоцисты, которые способны к дифференцировке в любые типы клеток, в том числе и в клетки зародышевой линии при введении их в другой эмбрион на стадии бластоцисты.

Эмпирицизм – теория, отрицающая необходимость эволюционного подхода при создании систем **классификации**.

Энантема – высыпания в виде **пятен, розеол, петехий** на слизистых оболочках мягкого и твердого неба, щеках, конъюнктиве. Встречаются при многих инфекционных болезнях (**корь, краснуха, сыпной тиф**, лептоспироз и др.). Энантема предшествует **экзантеме**.

Эндемические болезни – заболевания, которые регистрируются на строго определенных территориях. Тесно связаны с ареалом (местом) обитания животных-хозяев и переносчиков, например, эндемические **риккетсиозы, боррелиоз, энцефалиты** вирусные (клещевые).

Эндемичные зоонозы – **инфекции природно-очаговые**, ареал которых связан с ареалом животных-хозяев и переносчиков, например, клещевой **энцефалит вирусный**.

Эндемия – заболеваемость, характерная для определенной местности и зависящая от природных, биологических и **социальных факторов**, оказывающих влияние на **эпидемический процесс** в конкретном месте.

Эндергонические реакции – реакции, протекающие с поглощением энергии.

Эндобионты – **прокариоты**, поселяющиеся в клетке **эукариота**-хозяина либо в цитоплазме, ядре, фагоцитарной вакуоли, либо в специальных органеллах – **бактериоцитах**.

Эндокард – оболочка, выстилающая внутреннюю поверхность полостей сердца и формирующая створки сердечных клапанов.

Эндокардит – **воспаление эндокарда**, часто сопровождающееся поражением клапанов сердца и внутренней оболочки ближайших сосудов. Инфекционный эндокардит сопровождается изменениями в печени, почках, сетчатке глаз, увеличением **селезенки, эмболиями** и т.д. К основным симптомам эндокардита относятся: **лихорадка, озноб, потливость, миалгия, артралгия**, кожные высыпания, кашель, боль в груди, потеря веса и др. Возбудителями инфекционного эндокардита являются бактерии (**стрептококк зеленающий, стафилококк золотистый**, реже **энтерококк, кишечная и синегнойная палочки, протей, риккетсии**) и грибы (**дрожжи** рода *Candida*, **аспергиллы**). Иногда эндокардит не является самостоятельным заболеванием, а представляет собой частное проявление других инфекций: **сепсиса, ревматизма, сифилиса, туберкулеза** и др.

Эндолитические бактерии – обитатели «нетрадиционных» **экониш**, живущие в трещинах и порах камней, скал, а также в толще земной коры, нефтеносных пластах и т.д.

Эндонуклеазы – **ферменты**, гидролизующие внутренние фосфодиэфирные связи и расщепляющие молекулы **ДНК** или **РНК** на фрагменты. Эндонуклеазы участвуют в **рекомбинации, репарации** и рестрикции; в последнем случае называются **рестриктазами**.

Эндопаразиты – паразиты, живущие в полостях тела, в тканях или клетках хозяина.

Эндоризосфера – пространство вокруг корня и слой почвы, прилегающий к поверхности корня, а также поверхностные ткани самого корня.

Эндоскелет – система белковых фибрилл, локализованных под **цитоплазматической мембраной** и отвечающих за форму клетки у **прокариот**. Например, актиноподобные белки MreB или Mbl образуют эндоскелет, который отвечает за палочковидную форму клетки, а цитоскелетный белок CreS обеспечивает вибриоидную или спиральную форму бактерии *Caulobacter crescentus*.

Эндоспоры – сложные **специализированные покоящиеся формы** бактерий с **грамположительным** и **грамотрицательным морфотипами** из родов: *Bacillus*, *Clostridium*, *Geobacillus*, *Sporosarcina*, *Sporomusa*, *Oscillospira* и др. Формируются эндогенно внутри **цитоплазмы** материнской клетки путем «поглощения» одной клетки (будущей эндоспоры) – другой (материнской). Для эндоспор характерны: специфические многослойные покровы; наружная и внутренняя **унитарные мембраны**; **кортекс**; особое физическое состояние протопласта и высокая устойчивость к действию разнообразных **абиотических факторов**. В большинстве случаев одна **вегетативная клетка** формирует одну эндоспору. Известны бактерии, образующие в клетке от 2 до 9 спор, например из родов *Clostridium*, *Anaerobacter*, *Metabacterium* и *Epulopiscium* (рис. 157–160, табл. 21, 22).

Эндотоксины – интегральные компоненты **клеточной стенки** бактерий с **грамотрицательным морфотипом**, освобождающиеся большей частью после гибели микроорганизмов (табл. 51). По химической природе являются комплексом **белков, липидных** и **полисахаридных** остатков. **Токсигенные** свойства эндотоксина определяются его целой **молекулой**. Эндотоксины не обладают специфичностью, термостабильны, менее токсичны, чем **экзотоксины** и имеют слабую **иммуногенность**. При поступлении в организм в больших дозах эндотоксины угнетают активность **фагоцитов, гранулоцитов, моноцитов**, увеличивают проницаемость капилляров, оказывают разрушающее действие на клетки. Эндотоксины стимулируют синтез **интерферонов, активируют систему комплемента по классическому пути**, обладают свойствами **аллергенов**. При введении небольших доз эндотоксина повышается резистентность организма. К эндотоксинам относят токсины возбудителей: **брюшного тифа, бруцеллеза, туляремии** и др.

Эндотрофные организмы – паразиты, живущие в тканях или внутренних органах хозяина.

Эндоферменты – разнообразные внутриклеточные ферменты, участвующие в метаболических реакциях, протекающих в пределах клетки.

Эндофитные ризобактерии – **прокариоты**, способные жить и размножаться в тканях высших растений (корнях, стеблях, листьях) и длительное время там находиться, мигрируя от корней к листьям, и наоборот.

Эндофиты – микроорганизмы (бактерии и грибы), заселяющие внутрен-

ние ткани семян в виде **вегетативных клеток**, **эндоспор**, фрагментов **гиф** актинобактерий, обрывков **мицелия** и спор **грибов**.

Эндоцитобиоз – **симбиоз**, в котором младший партнер-**прокариот** поселяется в цитоплазме, фагоцитарной вакуоли или ядре клетки-хозяина **эукариота**. Основой эндоцитобиоза является **фотосинтез**, **хемосинтез** или **диазотрофия** младшего партнера-прокариота, а также его способность снабжать хозяина органическими соединениями, которые тот не может синтезировать.

Эндоцитоз – реакция клеток, обеспечивающая поглощение и переваривание растворимых **макромолекул**, а также генетически чужеродных или структурно измененных собственных клеток. Термин «эндоцитоз» является обобщающим для двух самостоятельных процессов – **пиноцитоз** и **фагоцитоз**.

Энергетически разобщенное дыхание – тип дыхания, при котором **Pmf** или **Smf** по той или иной причине не создается, а если создается, то в количестве, недостаточном для поддержания **эндергонических процессов**.

Энергетически сопряженное дыхание – тип дыхания, при котором **Pmf** или **Smf** образуются в количестве, достаточном для поддержания **эндергонических процессов**.

Энергетический метаболизм – совокупность процессов ассимиляции энергии в форме трансмембранного электрохимического потенциала катионов H^+ и Na^+ (**Pmf** и **Smf** соответственно) и в форме химического потенциала **фосфагенов** (АТФ, фосфоэнолпирувата, ацилфосфата и др.). Энергия, ассимилированная в процессе энергетического метаболизма, расходуется в различных энергозависимых процессах (**конструктивный метаболизм**, мембранный **транспорт**, регуляторные процессы, **подвижность** и др.).

Энергетическое сопряжение – перенос энергии от одного процесса к другому.

Энергия связи – энергия, необходимая для разрыва связи.

Энергоносители – кванты электромагнитного поля (**фототрофия**), а также разнообразные органические (**хемоорганотрофия**) или неорганические (**хемолитотрофия**) **субстраты** экзогенного и, редко, эндогенного происхождения, используемые **прокариотами** в качестве источников энергии.

Энерготаксис – перемещение **прокариот** в условия, обеспечивающие максимально энергезированное состояние клеток. При энерготаксисе регуляторным стимулом служит скорость **дыхания** и уровень градиента **протонов**. Различают несколько типов энерготаксиса: **аэротаксис**; таксис к альтернативному терминальному **акцептору электронов**; таксис к **субстратам**, изменяющим редокс-состояние промежуточных переносчиков **электрон-транспортной цепи**; таксис к субстратам, восстанавливающим донорный участок электрон-транспортной цепи.

Энзоскелет, или **метаболический скелет** – функциональный ансамбль цитозольных **ферментов** в виде филаментозных структур. По такому мультиэнзимному комплексу, как по конвейеру, передвигаются субстраты и **интермедиаты метаболических путей**. Энзоскелет взаимодействует с **нуклеотидом**,

рибосомами и цитоплазматической мембраной. Примером энзоскелета являются: триптофансинтаза *Salmonella typhimurium*, представляющая собой «молекулярный туннель», по которому происходит диффузия индола; суперкомплекс ферментов, участвующих в гликолизе и др.

Энниатины – мембранный ионофор, способный связывать и транспортировать по градиенту концентрации ионы различных размеров и валентностей. Ионы удерживаются в молекулярной плоскости с помощью ион-дипольного взаимодействия.

Энтальпия – свойство вещества, указывающее количество энергии, которое можно преобразовать в теплоту.

Энтеробластический конидиогенез – процесс образования конидий у грибов, в котором участвует только внутренний слой (или слои) клеточной стенки.

Энтеровирусы – мелкие, сферические, кислотоустойчивые, резистентные к действию желчных кислот вирусы рода *Enterovirus* из семейства *Picornaviridae*, диаметром 22–30 нм. **Нуклеокапсид** организован по типу **кубической симметрии**. Геном представлен плюс-однонитевой линейной молекулой РНК. Энтеровирусы имеют значение в патологии человека и объединены в род по патогенетическому признаку – первичной локализации в **лимфатических узлах** тонкой кишки или носоглотки. К энтеровирусам относят: **вирус полиомиелита, вирусы Коксаки А и В, ЕСНО-вирусы.** Энтеровирусы являются возбудителями болезней человека с разнообразными симптомами – **полиомиелит, ангина, миозит, миокардит, асептический менингит, кишечные инфекции** и т.п.

Энтерококки (род *Enterococcus*) – подвижные с помощью **жгутиков** овальные бактерии с **грамположительным морфотипом**, не образующие капсул. В мазках располагаются парами или короткими цепочками. Содержат групповой **антиген D. Хемоорганогетеротрофы.** Каталаза-отрицательны и антибиотикорезистентны. Энтерококки входят в состав **микробных сообществ** полости рта, кишечника и мочеполовой системы взрослых людей, а также кишечного тракта животных. Один грамм фекалий человека содержит 10^5 - 10^7 КОЕ. Некоторые виды патогенны для человека (*E.faecalis*, *E.faecium* и *E.durans*) и вызывают эндогенные инфекции за счет **инвазии** при избыточной колонизации. Энтерококки способны вызывать **септицемию, остеомиелиты**, поражения мочеполовой системы у пациентов с установленными катетерами, а также процессы в брюшной полости, куда попадают при травмах и хирургических вмешательствах. Энтерококки являются причиной 10–20% всех инфекционных **эндокардитов**, сопровождающихся патологическими изменениями сердечных клапанов, а также 5% **бактериемий**. Гемолизирующие энтерококки ответственны за пищевые **токсикоинфекции** и **дисбактериозы** кишечника. Энтерококки включены в **филу *Firmicutes***, класс *Bacilli*, порядок *Lactobacillales*, семейство *Enterococcaceae*.

Энтероколит – одновременное **воспаление** слизистой оболочки толстой и тонкой кишок, протекающее в острой и хронической формах. Причиной энтероколита являются: **инфекции** (бактерии, вирусы, грибы); паразитарные **инвазии**; нарушение питания; лекарственная **интоксикация**; пищевая **аллергия** и т.д. **Симптомы** энтероколита: **диарея**, тошнота, боли в околопупочной области живота, бродильная диспепсия (выделение газов) и др.

Энтеросомы – органеллы бактерий, имеющие форму полиэдра и ограниченные белковой **неунитарной мембраной**. Имеют в своем составе **ферменты** (диолдегидратаза и этаноламинаммиаклиаза), ответственные за **дегидратацию** пропандиола, этаноламина и других соединений.

Энтеротоксины – низкомолекулярные бактериальные **белки**, которые при попадании в кишечник вызывают пищевые отравления. Например, энтеротоксины А, В, С_{1,2}, Д и Е **стафилококка золотистого**.

Энтропия – мера необратимого рассеивания энергии.

Энхансер – специфический участок **ДНК**, многократно увеличивающий уровень **транскрипции** генов, расположенных на той же молекуле ДНК.

Энцефалит вирусный – острая **инфекция**, протекающая по типу гриппоподобного **синдрома** с преимущественным поражением головного мозга и центральной нервной системы. Заражение людей происходит через укусы комаров (японский энцефалит), клещей (клещевой энцефалит) и, в меньшей степени, москитов, мокрецов и др. Возбудители энцефалитов относятся к родам *Alphavirus* (семейство *Togaviridae*) и *Flavivirus* (семейство *Flaviviridae*).

Эозинофилы – гранулярные **лейкоциты**, присутствующие в **крови** и тканях здоровых людей в небольших количествах (до 350 клеток/мл). Эозинофилы способны: к выходу из кровеносных сосудов; **хемотаксису** (преимущественно в направлении очага **воспаления** или повреждения ткани); **фагоцитозу** (в отношении мелких чужеродных частиц или **патогенных микроорганизмов**); к разрушению или высвобождению **медиаторов гиперчувствительности немедленного типа** и **воспаления** (гистамин и др.). Эозинофилы обладают цитотоксической активностью в отношении гельминтов и защищают организм от паразитарных **инвазий**, а также участвуют в аллергических заболеваниях (**поллиноз**, **астма бронхиальная**, **аллергия лекарственная** и др.). В активации эозинофилов важную роль играют **IgE**, образующиеся в ответ на **сенсibilизацию** организма **аллергенами** (микробные и др.).

Эпibiоз – поверхностное симбиотическое взаимодействие между двумя **прокариотами** или прокариотами и **простейшими**.

Эпидемиологические показания – показания к проведению профилактических мероприятий, вызванные неблагоприятной эпидемиологической ситуацией на определенной территории.

Эпидемиологический мониторинг – система постоянного слежения за **эпидемическим процессом** на определенной территории с целью выработки комплекса рекомендаций по повышению эффективности профилактических и противоэпидемических мероприятий.

Эпидемиологический прогноз – прогноз распространения **инфекционной болезни** и развития эпидемической ситуации в целом, основанный на всестороннем анализе факторов природной и социальной среды, выявлении причинно-следственных связей и результата анализа **эпидемического процесса**.

Эпидемиология – наука, изучающая закономерности возникновения, развития, распространения, проявления и профилактики **инфекционных болезней**. Эпидемиология рассматривает такие проблемы, как сохранение **возбудителя болезни** во внешней среде, формирование коллективного **иммунитета**, влияние деятельности человека на распространение **инфекции**, эволюция возбудителя заболевания, снижение показателей заболеваемости совокупного населения, ликвидация отдельных инфекций и т.д.

Эпидемическая вспышка – заболевания, не выходящие за пределы семьи, коллектива, населенного пункта и связанные между собой единым источником, путями и факторами передачи.

Эпидемический очаг – группа людей, среди которых обнаружен инфекционный больной (больные) и существует угроза распространения **инфекции** среди членов этого коллектива.

Эпидемический паротит, или свинка – острая **инфекция**, вызываемая **вирусами** семейства *Paramyxoviridae* рода *Rubulavirus* и протекающая с поражением околоушных слюнных желез и других железистых органов, а также, изредка, твердой мозговой оболочки и ткани мозга.

Эпидемический процесс – процесс возникновения, развития и распространения клинически выраженной **инфекционной болезни** или **микробоносительства**. Биологической основой эпидемического процесса служит **паразитарная система** (табл. 46).

Эпидемия – массовое, прогрессирующее во времени и пространстве в пределах определенного региона распространение **инфекционной болезни** людей, резко превышающее обычно регистрируемый на данной территории уровень **спорадической заболеваемости**.

Эпизоотия – одновременное прогрессирующее во времени и пространстве в пределах определенного региона распространение **инфекционной болезни** среди большого числа одного или многих видов сельскохозяйственных животных, значительно превышающее обычно регистрируемый на данной территории уровень **спорадической заболеваемости**.

Эпилимнион – верхний слой более прогретой теплой воды с практически одинаковой температурой по всей толще. Зона **первичной продукции** в водоеме, т.е. **эуфотическая зона**.

Эписемантиды – продукты деятельности семантид, например, АТФ, каротиноиды, полиамины, тейхоевые кислоты и др.

Эпитеты с окончанием «-фильный» или «-толерантный» – обозначают связь определенных микроорганизмов со специфическими условиями существования.

Эпитоп, или антигенная детерминанта – часть молекулы **антигена**,

характеризующаяся структурной индивидуальностью и реагирующая с **антигенспецифическими рецепторами Т- и В-клеток**, а также **антителами**. Молекула антигена может иметь несколько **эпитопов**, способных вызывать развитие **иммунного ответа** и определять его специфичность. Спектр эпитопов, распознаваемых Т- и В-лимфоцитами, различен. Эпитопы, распознаваемые В-клетками, бывают линейными и конформационными. Эпитопы Т-клеток всегда имеют линейную структуру и представляют собой фрагменты **белков**, встраивающихся в специальную полость **молекул МНС I или II классов**.

Эпифитотия – массовое, прогрессирующее во времени и пространстве инфекционное заболевание сельскохозяйственных растений и/или резкое увеличение численности вредителей растений, сопровождающееся массовой гибелью сельскохозяйственных культур и снижением их продуктивности.

Эпифиты – микроорганизмы, успешно колонизирующие **филлосферу**, а также поверхность покровов семян.

Эргостерин – полициклический спирт, превращающийся под действием **ультрафиолетового излучения** в витамин D₂. Источником эргостерина являются фитопланктон, бурые и зеленые **водоросли**, но особенно богаты эргостерином **дрожжи** и плесневые **грибы**. Бактерии, как правило, синтезируют незначительные количества стериннов.

Эритема – обширные участки гиперемии кожи красного, пурпурно-красного или пурпурного цвета. Эритема образуется в результате слияния крупных **пятен**, образованных расширением сосудов, как сосочкового слоя кожи, так и подсосочкового сосудистого сплетения. Эритема характерна для **боррелиоза клещевого**, рожистого **воспаления** и т.д.

Эритроциты – форменные элементы **крови**, содержащие **гемоглобин**. Зрелые эритроциты не содержат ядра и имеют дисковидную форму. Эритроциты осуществляют перенос O₂ от легких к тканям организма и транспорт диоксида углерода (CO₂) от тканей к органам дыхания, а также участвуют в регуляции кислотно-щелочного равновесия, поддерживают изотонию крови и тканей и др.

Эрлифтный биореактор – цилиндрический биореактор, в котором перемешивание осуществляется потоком газа, подаваемого снизу.

Эрозия – поверхностный дефект кожи, возникающий как результат вскрытия **пузырька**, гнойника и т.д.

Эстуарии – прибрежные районы океанов, где пресная вода смешивается с морской водой. Эстуарии характеризуются высокими величинами **первичной продукции** и микробной активности.

Этанольные бактерии – представители домена *Bacteria*, осуществляющие **спиртовое брожение**. Способность к спиртовому брожению встречается у **мезофилов** (*Sarcina ventriculi*, *Erwinia amylovorans*); **термофилов** (*Clostridium thermocellum*, *C. thermosaccharolyticum*); экстремальных термофилов (*Thermoanaerobacter ethanolicus*, *Thermoanaerobium brockii*), а также у бактерий *Zymomonas mobilis*, используемых в Мексике для получения спиртных напитков –

пульке (вино из агавы) и продукта его перегонки – текилы. Представители рода *Zymomonas* катаболизируют **глюкозу** и дисахариды (**лактоза, сахароза**) по **гексозомонофосфатному пути Энтнера-Дудорова** до **пирувата**, который **декарбоксилируется** с образованием CO_2 и ацетальдегида. Последний восстанавливается в этанол. Энергетический выход – одна молекула **АТФ** на одну молекулу окисленной глюкозы.

Этилен – газ, действующий как растительный **гормон**. Способствует созреванию плодов, сохранению цветков, прорастанию семян, образованию корней. Этилен участвует в ответе растения на стрессовые воздействия.

Этиологический фактор болезни – причина, обуславливающая возникновение и развитие определенного заболевания. Различают следующие причины болезни: биологические (патогенные бактерии, **вирусы, грибы, простейшие**); генетические (наследственные изменения); химические (ядовитые соединения); механические (травмы и т.д.) и другие.

Этиотропная терапия – целенаправленное воздействие на **возбудителя болезни** в целях прекращения **инфекционного процесса**. Этиотропная терапия включает: антибактериальные и противовирусные средства; антипаразитарное лечение; иммунотерапию (**иммунные сыворотки** и **иммуноглобулины специфические**).

Этиотропные противовирусные препараты – соединения, воздействующие на определенные этапы **репродукции вирусов**, например, на адсорбцию (Iq), проникновение (амантадин, ремантадин) и депротеинизацию **вирионов** (дизокрасил), или синтез **нуклеиновых кислот** (видарабин, ациклавир, рибавирин), или сборку дочерних популяций (метисазон).

Эукариоты – организмы, в клетках которых присутствуют: оформленное ядро и уникальный мембранный аппарат, состоящий из двух обособленных частей – цитоплазматической мембраны и эндомембран, представляющих собой систему топологически замкнутых микрокомпарментов (ядерная оболочка, аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, микросомы и т.д.). Эндомембраны взаимодействуют между собой и с цитоплазматической мембраной при помощи системы везикулярного транспорта. Эукариоты составляют филогенетический **домен Eucarya**, к которому относятся растения, животные и человек (табл. 2).

Эумикотическая мицетома, или мадуромикоз – медленно прогрессирующее деструктивное заболевание, затрагивающее кожу и подкожную клетчатку и распространяющееся в ряде случаев на фасции, мышцы и кости. Основным возбудителем является плесневый **гриб Pseudoallescheria boydii**, обитающий в почве, навозе, на разлагающихся растительных остатках, в сточных и прибрежных водах. *P. boydii* проникает в подкожную ткань в результате травм кожи. У человека наиболее часто возникают поражения стоп и кистей и реже поражения дыхательных путей и головного мозга. Заболевание характеризуется локальными очагами поражения с **отеками** и множественными **абсцессами со свищами**. В серозно-кровянистых выделениях из свищей

присутствуют друзы (зерна), представляющие собой желтые, красные, белые, коричневые и черные микроколонии гриба. Причиной эумикотической мицеллы могут быть также грибы из родов *Curvularia*, *Phialophora*, *Exophiala*.

Эуфотическая зона – толща водной массы Мирового океана и континентальных водоемов, в которой обитают **фототрофные прокариоты и зукариоты**, осуществляющие синтез органического вещества.

Эффект Пастера – явление подавления кислородом воздуха процесса **брожения спиртового** с одновременной активацией процесса **дыхания**. В условиях свободного доступа кислорода воздуха клетки **дрожжей** получают большее количество энергии, вследствие чего их **рост** происходит более интенсивно.

Эффективность трансформации – число клеток, получивших чужеродную ДНК, отнесенное к количеству трансформирующей ДНК. Выражается числом трансформантов на 1 мкг ДНК.

Эффектор – небольшая **молекула**, связывающаяся с **репрессором** или **аллостерическим центром** регуляторного **фермента**, приводящая к их ингибированию или активации.

Эффекторные клетки – клетки **иммунной системы** (**лимфоциты** и **фагоциты**), разрушающие чужеродные **антигены**.

Эффекторы иммунитета – факторы и механизмы, участвующие в разрушении **антигенов** и уничтожении живых клеток, а также веществ с признаками генетической чужеродности. Действующим началом эффекторных реакций являются **антитела** и **Т-киллеры**. В связи с этим выделяются три иммунологические системы эффекторов – **секреторный, гуморальный и клеточный иммунитет**. С ними тесно сопряжены еще две эффекторные системы неспецифической защиты – **система мононуклеарных фагоцитов и система комплемента**.

Эфферентная терапия – выведение из организма токсических и балластных веществ, а также **метаболитов** с помощью медико-технических систем.

Эшерихии (род *Escherichia*) – не образующие спор, подвижные с помощью перитрихальных **жгутиков** палочковидные бактерии с **грамотрицательным морфотипом**. В мазках расположены одиночно. Образуют **капсулы** или микрокапсулы. **Факультативные анаэробы и аэробы. Хемоорганогетеротрофы**. Оксидаза-отрицательны и каталаза-положительны. Род *Escherichia* представлен единственным видом *Escherichia coli* (**кишечная палочка**) и многочисленными **биоварами** и **сероварами**, отличающимися некоторыми биохимическими, антигенными (имеют **О-, К-, Н-антигены**) и патогенными свойствами. Эшерихии входят в состав **нормальной микрофлоры** толстой кишки почти всех теплокровных животных, пресмыкающихся, рыб и насекомых, а также широко распространены в воде, почве и других объектах окружающей среды. Эшерихии вызывают обширную группу заболеваний человека, известных как **эшерихиозы**. Род *Escherichia* включен в семейство

Enterobacteriaceae, порядок *Enterobacteriales*, класс *Gammaproteobacteria*, фила *Proteobacteria*.

Эшерихиозы – группа заболеваний человека (геморрагическая диарея, менингит, энтерит, перитонит, цистит, сепсис, бактериемия и др.), вызываемых **кишечной палочкой** (*Escherichia coli*).

Ядерное клонирование – получение живого организма из безъядерной яйцеклетки с вживленным диплоидным соматическим ядром.

Ядро атома – часть **атома**, находящаяся в его центре и заряженная положительно. Ядро состоит из **протонов** и **нейтронов**.

Язва желудка – локальные язвенные дефекты слизистой оболочки стенок желудка различной глубины. Одной из причин возникновения язвы желудка является **хеликобактер** (*Helicobacter pylori*), жизнедеятельность которого приводит к повышению кислотности желудочного сока (до pH 3,0), а также прием нестероидных противовоспалительных препаратов, неправильное питание, уменьшение продукции слизи и т.д.

Язва кожи – глубокий дефект кожи, достигающий дермы, подкожной жировой клетчатки, мышц, костей. Возникает в результате распада ткани **узла**, **бугорка** и т.п. Величина язвы от 1 мм до нескольких см и более. Язвы заживают с образованием рубцов.

Якорные аминокислотные остатки – остатки **аминокислот** в составе антигенных **пептидов**, необходимых для их взаимодействия с рецепторами молекул МНС.

Ящур – острая **зоонозная вирусная инфекция**, характеризующаяся высокой **контагиозностью**. Возбудитель ящура относится к семейству *Picornaviridae* рода *Aphthovirus* и вызывает **эпидемии** домашних и диких животных. У крупного рогатого скота, овец, коз, свиней заболевание проявляется в виде рыльно-копытных поражений. У человека вирус вызывает **лихорадку** и локализуется в ящурных афтах – **пузырьках** на губах, языке, твердом и мягком небе, внутренней поверхности щек. Афты лопаются и на их месте впоследствии появляются язвы.

β_2 – **микроглобулин-полипептид**, являющийся составной частью некоторых мембранных **белков**, в том числе **молекул МНС I класса**.

к-цепь иммуноглобулинов – один из двух изотипов легких цепей **иммуноглобулинов**.

λ-цепь иммуноглобулинов – один из двух изотипов легких цепей **иммуноглобулинов**.

АВС-пермеазы – мембранные белки-переносчики, использующие для активного **транспорта** ионов **субстратов** энергию гидролиза **АТФ**. Обеспечивают транспорт **ионов**, **аминокислот**, сахаров и других **молекул**, создавая высокие концентрационные **градиенты** этих **субстратов**.

А-форма ДНК – форма двойной спирали **ДНК**, у которой плоскости образуют с перпендикуляром к оси спирали угол, равный 20°. Расстояние между

парами азотистых оснований по вертикали составляет $2,9 \text{ \AA}$ (0,29 нм), а число пар на виток равно 11–12. Сахарофосфатные остовы обеих цепей ДНК в А-форме образуют правую спираль.

В-клетки – лимфоциты, продуцирующие антитела, происходящие из клеток костного мозга.

В-лимфоциты, или бурсазависимые лимфоциты – основные участники гуморального иммунного ответа. Дифференцируются у млекопитающих в костном мозге (у птиц в бурсе – фабрициевой сумке). Локализуются во всех периферических органах иммунной системы, где приобретают характерные для них поверхностно-клеточные маркеры: иммуноглобулины, способные к специфическому распознаванию чужеродного антигена; рецепторы к Fc-фрагменту иммуноглобулинов, C3b и C3d компонентам комплемента; молекулы MHC I и II классов, рецепторы CD19, CD20, CD21, CD22 и CD23, участвующие в клеточной активации. После антигенспецифической стимуляции В-лимфоциты дифференцируются в клетки памяти и плазмоциты, интенсивно синтезирующие и секретирующие антитела, связывающие только один эпитоп антигена. В-лимфоциты выполняют также функцию антигенпрезентирующих клеток, представляя антиген Т-хелперам.

В-система иммунитета – система органов, клеток и эффекторных молекул, обеспечивающая гуморальный иммунный ответ. В-система включает: костный мозг; В-клетки различной степени зрелости, в том числе плазмоциты, которые продуцируют эффекторные молекулы, представленные иммуноглобулинами – IgG, IgA, IgM, IgE, IgD.

В-форма ДНК – молекула ДНК, состоящая из двух антипараллельных комплементарных цепей, взаимно закрученных в правостороннюю спираль, в которой гидрофобные основания обращены внутрь. В-форма ДНК имеет диаметр 2 нм и шаг спирали 3,4 нм; на один виток приходится 10,4 пар оснований. Большая часть ДНК в клетке или в растворе представлена В-формой.

C3-конвертазы – ферментные комплексы C3bBb (конвертаза альтернативного пути) и C4bC2a (конвертаза классического пути), образующиеся в результате активации системы комплемента и способные расщеплять C3 с образованием C3a и C3b компонентов, с дальнейшим участием C3b в образовании C5-конвертазы.

C5-конвертазы – ферментные комплексы, образующиеся в результате взаимодействия C3-конвертазы с C3b компонентом комплемента. В результате активируются белковые комплексы C4b2a3b (C5-конвертаза классического пути) и C3bBb3b (C5-конвертаза альтернативного пути), которые расщепляют C5 компонент и запускают каскад реакций, которые приводят к формированию мембраноатакующего комплекса в клетке-мишени. Процесс завершается гибелью клетки-мишени.

Candidatus – новая таксономическая категория для обозначения некультивируемых прокариот либо прокариот с неполным фенотипическим или фи-

логенетическим описанием, или идентифицированных только при сравнении 16S рРНК, выделенной из объектов внешней среды.

CDR, или участки, определяющие комплементарность – гипервариабельные участки в вариабельных доменах легкой и тяжелой цепей, образующие активный центр иммуноглобулинов.

CD-маркеры, или маркеры дифференцировки – молекулы клеточной поверхности лейкоцитов и тромбоцитов, являющиеся маркерами дифференцировки и указывающие на функциональные способности клеток. Так, например, CD8-молекула присутствует на поверхности зрелых **Т-киллеров**, а CD4 – **Т-хелперов**. Определяются с помощью **моноклональных антител** с использованием **проточной цитометрии**.

С-гены – гены, кодирующие **константные домены** тяжелых и легких цепей **иммуноглобулинов** и **Т-клеточного рецептора лимфоцитов**.

С-реактивный белок – белок плазмы крови, относящийся к группе **белков острой фазы**, концентрация которых повышается при **воспалении**. Играет защитную роль, связывая полисахарид **пневмококка** (*Streptococcus pneumoniae*). С-реактивный белок используется в клинической диагностике наряду с показателем **СОЭ** как индикатор воспаления.

Д-галактоза – **моносахарид** из группы **гексоз**. Входит в состав **лактозы**, а также растительных, животных и бактериальных **полисахаридов**.

Д-гены иммуноглобулинов – генные сегменты, расположенные между V- и J- сегментами генов тяжелых цепей **иммуноглобулинов** и **Т-клеточного рецептора лимфоцитов**. Участвуют в процессе соматической рекомбинации с V и J – сегментами, приводящей к формированию антигенного разнообразия иммуноглобулинов.

Д-дезоксирибоза – пятиуглеродный **моносахарид**, который входит в состав **ДНК** (рис. 67).

Д-рибоза – пятиуглеродный **моносахарид**, который входит в состав **РНК** (рис. 67).

ЕСНО-вирусы – группа кислотоустойчивых РНК-содержащих **энтеровирусов** рода *Enterovirus*, семейства *Picornaviridae*, объединяющая 34 серовара на основе специфического **антигена** в **капсиде** (рис. 222). В зависимости от отношения к определенному **серовару** вызывают: «простудные» инфекции (серовары 8–11 и 20), асептические **менингиты** (серовары 2–9, 12, 14, 16 и 21), лихорадочные заболевания, сопровождающиеся красными пятнистыми высыпаниями (серовары 9 и 16) и т.д. Заражение ЕСНО-вирусами происходит с помощью **фекально-орального механизма передачи возбудителя**, реже **аэрогенного**.

Ex planta – вне растения.

Extempore – 1. Неподготовленный, импровизированный. 2. Без подготовки, экспромтом.

Fab-фрагмент иммуноглобулинов – часть молекулы, содержащая **активный центр**, комплементарный эпитопу **антигена**. Fab-фрагмент состоит

из **вариабельных доменов**, локализованных в N-концевой области легкой и тяжелой цепей **иммуноглобулинов**, и обеспечивает взаимодействие со специфическим антигеном.

Fc-рецепторы – молекулы поверхности разнообразных клеток человека и животных, связывающиеся с **Fc-фрагментом иммуноглобулинов**. Специфичны к определенному классу **антител** и избирательны по **изотипу иммуноглобулинов**.

Fc-фрагмент иммуноглобулинов – часть молекулы, состоящая из C-концевых областей тяжелых цепей (γ , α , μ , ϵ , δ), объединенных **дисульфидными связями**. Fc-фрагменты участвуют во взаимодействии **антител** с клетками-эффекторами (**макрофаги, фагоциты, тучные клетки** и др.), имеющими на своей поверхности **Fc-рецепторы**. Кроме того, Fc-фрагмент определяет **активацию комплемента по классическому пути**. В области Fc-фрагментов локализуются детерминантные группы, обеспечивающие видовую, групповую и индивидуальную антигенную специфичность данного иммуноглобулина.

F-белки – специальные поверхностные белки «одетых» **вирусов**, обеспечивающие проникновение **вирионов** в клетку за счет слияния **суперкапсида** с плазматической мембраной клетки.

F-плазмиды – плазмиды, определяющие способность **прокариот** к векторному **горизонтальному переносу генов** при **конъюгации**.

Family insertae sedis – семейство, временно не имеющее определенного таксономического статуса из-за недостатка данных, необходимых для его помещения в **таксон** более высокого ранга.

Genus insertae sedis – род, временно не имеющий определенного таксономического статуса из-за недостатка данных, необходимых для его помещения в **таксон** более высокого ранга.

H-антигены, или антигены жгутиковые – **антигены**, входящие в состав **жгутиков у патогенных микроорганизмов**. H-антигены образованы термолabileм белком – **флагеллином**.

IgD, или иммуноглобулины класса D – **иммуноглобулины**, присутствующие в нормальной **сыворотке крови** в незначительных количествах и представленные на мембране некоторых популяций **B-лимфоцитов**. Эффекторные функции IgD не известны, но отмечается увеличение их титра в сыворотке крови у больных **астмой бронхиальной, системной красной волчанкой**, при беременности и у лиц с **иммунодефицитами** (рис. 269, табл. 41).

IgG, или иммуноглобулины класса G – основной класс иммуноглобулинов **сыворотки крови** человека (составляют 75% всех иммуноглобулинов). Защищают макроорганизм от бактерий, **вирусов** и **токсинов**. Обеспечивают формирование у плода пассивного **иммунитета**. Выделяют четыре подкласса IgG – IgG1, IgG2, IgG3 и IgG4 (рис. 269, табл. 41). Иммуноглобулины класса G принимают участие в реакциях иммунного цитолиза, реакциях нейтрализации, а также усиливают **фагоцитоз** и участвуют в развитии многих аллергических

заболеваний (**астма бронхиальная, поллиноз, ринит аллергический, дерматиты атопические** и др.).

IgA, или иммуноглобулины класса А – иммуноглобулины, участвующие в реакциях нейтрализации и агглютинации возбудителей болезней и способные к активации системы комплемента по альтернативному пути после образования **иммунного комплекса**. IgA циркулируют в **сыворотке крови** в виде двухвалентных **мономеров**, а также присутствуют в форме **димеров** в слюне, слезной жидкости, молоке и на поверхности слизистых оболочек ротовой полости, пищеварительного тракта, дыхательных, половых и мочевыделительных путей. Структурной особенностью секреторного четырехвалентного IgA является наличие **Ј-цепи**, служащей для полимеризации молекулы и **секреторного компонента** (рис. 269, табл. 41). Эта молекула обеспечивает внутриклеточный транспорт IgA, их выделение на поверхность слизистых, а также защищает секреторные иммуноглобулины от разрушения **протеазами**.

IgE, или иммуноглобулины класса Е – иммуноглобулины **сыворотки крови**, обеспечивающие защиту организма от гельминтов при паразитарной **инвазии**, а также несущие ответственность за разворачивание в организме острых аллергических реакций (**крапивница, ринит аллергический** и др.). IgE представляет собой **мономер**, способный связываться через **Fab-фрагмент** с **аллергеном** с образованием **иммунного комплекса** (рис. 269, табл. 41). Сформированный комплекс IgE–аллерген специфически взаимодействует с **тучными клетками** и **базофилами**, следствием чего является их **дегрануляция** с высвобождением биогенных аминов (**гистамина, серотонина** и др.) и разворачивание **острой аллергической реакции**

IgM, или иммуноглобулины класса М – антитела, синтезируемые организмом при первичном попадании **антигена**. В **сыворотке крови** IgM присутствуют в виде пентамеров, т.е. состоят из пяти субъединиц, связанных **Ј-цепью**, в связи с чем молекула IgM имеет десять потенциально **активных центров** (рис. 269, табл. 41). Рецепторная форма IgM представлена **мономером**. IgM принадлежит важная роль в защите от **патогенных микроорганизмов**. Они участвуют в реакциях **преципитации, агглютинации, опсонизации** и **лизисе** структур, содержащих антигены, а также способны к **активации системы комплемента по классическому пути**.

In situ – на месте нахождения.

In vitro – в пробирке или вне организма.

In vivo – на живом организме, в естественных условиях.

Ј-гены иммуноглобулинов – генные сегменты, входящие в состав **генов** тяжелых и легких цепей **иммуноглобулинов** и **Т-клеточного рецептора** и участвующие в рекомбинации с другими генами, кодирующими **варибельные домены** в процессе формирования **лимфоцитов**.

Ј-цепь иммуноглобулинов – мономорфный **полипептид** в составе молекул **IgM и IgA**.

К-антигены, или антигены капсульные – **антигены**, входящие в состав

капсул, синтезируемых **патогенными микроорганизмами**. У большинства бактерий капсульные антигены имеют **полисахаридную природу** (**пневмококки**, **клебсиеллы** и др.).

К-стратеги – устойчивые, равновесные, высококонкурентные **популяции прокариот** со сложными жизненными циклами, высокой популяционной плотностью, экономным обменом, высоким соотношением поверхности и объема и четким стремлением к стабилизации.

LD-карбокисептидаза – фермент, разрывающий в **мурейне** связь между **диаминокислотой** и остатком D-аланина в боковой полипептидной цепи.

L-стратеги – популяции у прокариот, сохраняющиеся благодаря их высокой приспособленности к переживанию неблагоприятных условий среды за счет образования **эндоспор, цист, конидий** и т.п.

L-трансформация – частичная или полная потеря бактериями **клеточной оболочки** под действием определенных факторов: **антибиотиков, ферментов** (автолизина, лизостафин), **аминокислот** (глицин, аргинин и др.), факторов иммунитета (**комплемент, иммуноглобулины**). L-трансформация патогенных бактерий в макроорганизме под воздействием антибиотиков способствует формированию хронических форм болезней и/или развитию **микробоносительства**.

L-формы бактерий – особые формы прокариот (**домен *Bacteria***), полностью или частично утратившие **клеточную оболочку**. Образуются у некоторых бактерий с **грамотрицательным и грамположительным морфотипами** спонтанно или под воздействием факторов **иммунитета, антибиотиков, аминокислот** или **ферментов**. Сохраняют способность к размножению, синтезу **токсинов** и т.п. Стабильные L-формы после прекращения действия трансформирующего агента не способны к реверсии в исходные бактериальные клетки. Нестабильные L-формы, после удаления трансформирующего агента и создания оптимальных условий, легко ревертируют в исходную бактериальную форму. L-формы названы в честь института имени Д. Листера (Лондон), где были открыты.

N-ацетилглюкозамин – производное **глюкозы**. N-ацетилглюкозамин широко распространен в природе, в частности, участвует в построении из **полисахаридов** капсул **пневмококков**, гликановой части **мурейна, тейхоевых кислот** и т.д.

N-ацетилглюкозаминидаза – фермент, катализирующий разрыв гликозидной связи в **мурейне** между концевым (экзоглюкозаминидаза) или внутренним (эндоглюкозаминидаза) остатком **N-ацетилглюкозамина** и остатком **N-ацетилмурамовой кислоты**.

N-ацетилмурамидаза – фермент, катализирующий разрыв гликозидной связи в **мурейне** между остатком **N-ацетилмурамовой кислоты** и остатком **N-ацетилглюкозамина** с переносом гликозидной связи в положение 6 того же самого остатка мурамовой кислоты и образованием ангидромурамовой кислоты.

N-ацетилмурамил – L-аланинамидаза – фермент, расщепляющий в муреине амидную связь между **N-ацетилмурамовой кислотой** и L-аланином в боковой полипептидной цепи.

N-ацетилмурамовая кислота – эфир молочной кислоты и **N-ацетилглюкозамина**, являющийся составной частью муреина клеточной стенки бактерий.

N-эндопептидаза – фермент, расщепляющий сеть муреина посредством разрыва связи внутри боковой полипептидной цепи, либо между боковыми полипептидными цепями.

NBU-единицы, или нереплицирующиеся единицы *Bacteroides* – генетические элементы размером 10–12 т.п.н. Содержат гены **антибиотикорезистентности** и ген мобилизации (*mob*-ген), который придает им способность передаваться через конъюгационные поры, образующиеся под действием трансформации и **конъюгативных плазмид IncP-группы**. NBU-единицы при внедрении в немобилизуемые и **неконъюгативные плазмиды** превращают их в мобилизуемые на перенос **конъюгативными транспозонами** или **конъюгативными плазмидами**.

Nod-факторы – продуцируемые **ризобиями** сигнальные молекулы, в основе которых лежит липо-хито-олигосахаридный скелет (коровая часть), состоящий из 3–6 остатков **N-ацетилглюкозамина** и жирнокислотного хвоста (16–20 атомов углерода). Специфичность Nod-факторов различных **ризобий** в отношении растения-хозяина обеспечивается модификациями в коровой части их молекулы (присоединение CH_3OH или SO_3 – групп, арабинозных и фукозильных остатков, изменение длины и степени насыщения жирнокислотных цепей и т.п.). Nod-факторы индуцируют у растения каскад сигналов, обуславливающих протекание начальных этапов бобово-ризобияльного **симбиоза**, а именно: изменение структуры и физиологии корневых волосков, проникновение в них бактерий, формирование **инфекционной нити, симбиосом**, запуск деления растительных клеток при закладке клубеньковой меристемы и т.п. (рис. 194).

O-антигены, или соматические антигены – термостабильные липо-полисахаридно-полипептидные комплексы многих патогенных бактерий. У бактерий с **грамотрицательным морфотипом** O-антиген представляет собой **эндотоксин**.

pH-гомеостаз – поддержание pH **цитоплазмы** в клетках **прокариот** в пределах узкого диапазона, несмотря на изменение pH среды

Pmf, или протондвижущая сила – форма ассимилированной энергии, выраженная в трансмембранном электрохимическом потенциале **протонов**. Этот источник энергии складывается из двух компонентов: разности химического потенциала этого катиона по обе стороны **цитоплазматической мембраны** и разности электрического потенциала на противоположных поверхностях мембраны. Pmf используется в **эндергонических реакциях**, важнейшими из которых являются: биосинтез **АТФ** или пиррофосфата **ФФ**; **активный транс-**

порт питательных субстратов; экспорт продуктов **метаболизма**; **секреция** белков; транспорт в клетку гетерологичной **ДНК**; **подвижность по типу скольжения** и т.д.

R-плазмиды – плазмиды, несущие **гены**, определяющие устойчивость **прокариот** к тяжелым металлам, лекарственным препаратам и др.

r-стратеги – **популяции у прокариот** с высокой максимальной скоростью роста и размножения при освоении **субстрата**, с простыми жизненными циклами и широким диапазоном уровней стабилизации. Подвержены резким колебаниям численности.

Smf, или **натрийдвижущая сила** – форма ассимилированной энергии, выраженная в трансмембранном электрохимическом потенциале катионов Na^+ . Этот источник энергии складывается из разности химических потенциалов Na^+ по две стороны **цитоплазматической мембраны** и разности электрических потенциалов на противоположных поверхностях мембраны. Smf обеспечивает энергией: процесс фосфорилирования **АДФ** на уровне мембраны; **активный транспорт**; вращение **жгутиков** и т.д. Играет важную роль в биоэнергетике **алкалифилов**, у которых Smf расходуется не на синтез **АТФ**, а на поступление питательных **субстратов** в клетку и другие **эндергонические реакции**.

Species insertae sedis – вид, временно не имеющий определенного таксономического статуса из-за недостатка данных, необходимых для его помещения в какой-либо **таксон** более высокого ранга (**род, семейство**).

S-слой, или **паракристаллический поверхностный слой бактерий** – дополнительный ригидный слой, покрывающий всю поверхность клетки ряда бактерий с **грамположительным** и **грамотрицательным морфотипами** (рис. 36, 37). Состоит из регулярно организованных отдельных **белковых** или **гликопротеиновых** субъединиц, образующих упорядоченную кристаллическую решетку с порами. S-слой выполняет следующие функции: поддерживает форму клетки; определяет доступ к клетке экзогенных **молекул** и **катионов**; отвечает за **адгезию** клеток на твердых поверхностях и между собой; защищает клетку от **бактериофагов**; выполняет роль рецептора для бактериофагов и т.д.

Ti-плазмида – плазмида почвенной бактерии *Agrobacterium tumefaciens* с **грамотрицательным морфотипом**. *A. tumefaciens* – фитопатоген, способный вызывать образование корончатых **галлов** у растений. Ti-плазмида используется в генной инженерии для трансформации растений (рис. 167).

Ty-элемент – мобильный генетический элемент дрожжей.

T-ДНК– фрагмент **Ti-плазмиды**, который встраивается в ядерную ДНК клетки-хозяина и стабильно наследуется ею. Вызывает образование **галлов** у растений.

V-гены иммуноглобулинов – **гены**, кодирующие переменные области легких и тяжелых цепей **иммуноглобулинов**.

Vir-плазмиды – плазмиды, несущие **гены вирулентности** у **патогенных микроорганизмов**.

Z-форма ДНК – форма двойной спирали молекулы ДНК, состоящая из двух антипараллельных **комплементарных** цепей, взаимно закрученных в левостороннюю спираль. У такой ДНК расстояние между соседними парами оснований составляет 3,4 Å (0,34 нм), а число пар на один виток равно двенадцати.

α -гемолиз – неполное разрушение **эритроцитов** с сохранением клеточной стромы под действием **гемолизинов**.

α -интерфероны (ИНФ- α), или **лейкоцитарные интерфероны** – **цитокины**, продуцируемые гемопозитическими клетками при **вирусных** инфекциях. Расшифрована первичная структура двадцати четырех α -интерферонов человека. Их **молекулярная масса** колеблется от 18 до 25 кДа. Большинство известных ИНФ- α представлены негликозилированными **белками**, имеющими приблизительно 80%-ную гомологию. Гликозилированы только некоторые ИНФ- α , выделенные из лейкоцитов **опухолей**. Основные функции ИНФ- α – антивирусное действие, обеспечение усиление экспрессии **молекул МНС I класса**, активация **НК-клеток, Т-киллеров и макрофагов**.

α -спираль – скрученная спиральная **конформация** полипептидной цепи, характеризующаяся максимальным числом внутримолекулярных **водородных связей**.

β -гемолиз – полное разрушение **эритроцитов** под действием **гемолизинов**.

β -интерфероны (ИНФ- β), или **фибробластные интерфероны** – **цитокины**, вырабатываемые фибробластами и эпителиальными клетками в ответ на **вирусную** инфекцию или на обработку клеток вирусной двухцепочечной РНК. Представлены **гликопротеинами** с **молекулярной массой** 20 кДа. Белковая часть ИНФ- β человека состоит из 166 аминокислотных остатков и содержит участок гликозилирования. По своему биологическому действию сходны с **α -интерферонами**. Основные функции: антивирусное действие; усиление экспрессии **молекул МНС I класса**; активация **НК-клеток, Т-киллеров и макрофагов**.

β -конформация – вытянутое зигзагообразное расположение **полипептидной цепи**.

β -окисление насыщенных жирных кислот – циклический процесс, при котором окислению подвергается атом углерода в β -положении относительно активированного атома углерода. За один оборот цикла отщепляется одна молекула **ацетил-КоА** и образуется по одной молекуле ФАДН и НАДН, а также жирная кислота, содержащая на два атома углерода меньше, чем исходная (рис. 150). Полное окисление жирных кислот с четным числом атомов углерода приводит к образованию в качестве конечного продукта ацетил-КоА, а с нечетным – пропионил-КоА, который впоследствии катаболизируется с образованием сукцинил-КоА.

γ -Интерфероны (ИНФ- γ), или **иммунные интерфероны** – **цитокины**, синтезируемые **НК-клетками, Т- и В-лимфоцитами, дендритными клетками**

и другими клетками, активированными **антигенами** или **митогенами**. Представляют собой **гликопротеины**, белковая часть которых состоит из 143 аминокислотных остатков и имеет два потенциальных участка гликозилирования. ИНФ- γ действуют на другие клеточные рецепторы, нежели **α -интерфероны** и **β -интерфероны**, и отличаются от последних менее выраженной антивирусной и более выраженными иммунорегуляторной и антиопухолевой активностями. Стимулируют антибактериальную и противоопухолевую активности **макрофагов**, модулируют синтез **антител** и цитокинов, индуцируют экспрессию **молекул МНС I и II классов**, усиливают **клеточный иммунный ответ** и подавляют **гуморальный иммунный ответ**.

σ -фактор, или **σ -субъединица** – дополнительная субъединица в составе бактериальной **РНК-полимеразы**, обеспечивающая специфическое узнавание **сайта инициации транскрипции** и связывания с ним.

ИССЛЕДОВАТЕЛИ, ВНЕСШИЕ СУЩЕСТВЕННЫЙ ВКЛАД В РАЗВИТИЕ МИКРОБИОЛОГИИ

Аббе Э. (1840–1905 гг.) – немецкий физик-оптик. Внес значительный вклад в усовершенствование микроскопа: апохроматические линзы (1868 г.), конденсор (1870 г.), иммерсионный объектив (1878 г.).

Адансон М. (1727–1806 гг.) – французский ботаник, впервые применил математические методы в систематике (**нумерическая таксономия**).

Арбер В. (1929 г.) – швейцарский микробиолог и генетик. Открыл в 1962 г. рестрикцию и модификацию ДНК и **рестриктазы** у бактерий (совместно с Д. Натансом и Х. Смитом, Нобелевская премия, 1978 г.).

Аристовский В. М. (1882–1950 гг.) – российский микробиолог. В 1920 г. в Казанском университете под его руководством была создана кафедра микробиологии. Труды по иммунологии и медицинской микробиологии. Автор учебника по медицинской микробиологии (1949 г.). Разработал метод культивирования спирохет-возбудителей возвратного тифа. Предложил прибор для культивирования **анаэробов** (аппарат Аристовского).

Балтимор Д. (1938 г.) – американский биохимик, молекулярный биолог и вирусолог. В 1971 г. предложил классификацию **вирусов** в зависимости от типа геномной **нуклеиновой кислоты** и способа ее **репликации**. Открытие в 1970 г. (одновременно с Г.Теминым и независимо от него) обратной транскрипции позволило ему раскрыть механизм возникновения многих форм злокачественных **опухолей** и **лейкозов**. (Нобелевская премия 1975 г., совместно с Р. Дульбекко и Г.Теминым). После 1973 г. открыл и описал восемь ранее неизвестных онкогенных вирусов, относящихся к так называемым **ретровирусам**.

Баркер Г. (1907 г.) – американский биохимик. Впервые в 1944 г. использовал радиоактивный углерод (^{14}C) для изучения обмена веществ у бактерий.

Бейеринг М. (1851–1931 гг.) – голландский ботаник и микробиолог. В 1888 г. выделил из корневищ бобовых растений чистые культуры **клубеньковых бактерий** (р.*Rhizobium*), обладающих способностью к фиксации молекулярного азота (**диазотрофия**). Впервые сообщил о сульфатредуцирующих бактериях и описал метод получения обогатительных культур для анаэробных бактерий (1894 г.); выделил свободно живущую **азотфиксирующую бактерию** *Azotobacter chroococcum* (1901 г.); открыл тионовые бактерии (р.*Thiobacillus*), окисляющие серу до сульфата (1904 г.).

Белозерский А. Н. (1905–1972 гг.) – российский биохимик. Основоположник молекулярной биологии в СССР. Заложил основы эволюционной **геносистематики**.

Берг П. (1926 г.) – американский биохимик. В 1972 г. сконструировал и получил первую молекулу **рекомбинантной ДНК** – биологически активную гибридную **плазмиду** путем обработки **рестриктазой** двух плазмид с последующей их сшивкой ДНК-лигазой. В 1980 г. Бергу была присуждена Нобелевская премия по химии «За фундаментальные исследования биохимических свойств нуклеиновых кислот, в особенности рекомбинантных ДНК».

Берджи Д. (1860–1937 гг.) – американский бактериолог. Предложил классифицировать бактерии по небольшому числу наиболее характерных признаков. В 1923 г. издан первый «Определитель бактерий Берджи».

Беринг Э. (1854–1917 гг.) – немецкий микробиолог. Предложил противостолбнячную и противодифтерийную сыворотки; разработал способ активной **иммунизации** против **дифтерии** (Нобелевская премия, 1901 г.).

Бидл Г. (1903–1989 гг.) – американский генетик. Вместе с Э. Теэтемом (1909–1975 гг.) выделили в 1941 г. **ауксотрофные** мутанты *Neurospora crassa* и использовали их для изучения метаболизма (Нобелевская премия, 1958 г.).

Бинниг Г. (1947 г.) – немецкий физик. Совместно с Г. Рорером изобрел сканирующий туннельный **микроскоп** (Нобелевская премия по физике, 1986 г.).

Бламберг Б. (1925 – 2011 гг.) – американский врач и ученый. Выявил **антиген** сывороточного **гепатита** (HbSAg, австралийский антиген) и разработал метод лабораторного контроля доноров **крови** на его присутствие (1963 г.). Внес существенный вклад в изучение вирусных гепатитов (Нобелевская премия, 1976 г., совместно с К. Гайдусеком). В 1982 г. разработал эффективную вакцину против гепатита В, выделив HbSAg непосредственно из крови носителей.

Борде Ж. (1870–1961 гг.) – бельгийский иммунолог и микробиолог. Совместно с О. Жангу открыл **возбудитель коклюша** (*Bordetella pertussis*) и разработал метод **иммунизации** против коклюша. (Нобелевская премия, 1907 г.)

Боткин С. П. (1832–1889 гг.) – русский врач. При клинике Медико-хирургической академии Петербурга в 1861 г. открыл первую в России бактериологическую лабораторию.

Браэрли Д. – выделил в 1966 г. первого представителя **архей** из рода *Sulfolobus* из кислотного термального источника на территории Йеллоустонского национального парка в США.

Брефельд О. (1839–1925 гг.) – немецкий ботаник. Предложил использовать в микологии плотные **питательные среды** с **желатином**; впервые применил такие среды для выращивания **гриба** *Empusa muscae*, патогенного для насекомых, и исследовал полный цикл развития гриба (1871 г.). Разработал метод «висячей капли» для получения моноспоровой культуры гриба.

Брэчет Дж. (1909–1988 гг.) – бельгийский цитолог. Предположил в 1952 г., что **РНК** играет важную роль в синтезе **белков**.

Брюс Д. (1855–1931 гг.) – английский военный врач. В 1886 г. на острове Мальта обнаружил **бруцеллы** (*Brucella melitensis*) – возбудителя бруцеллеза. Его имя увековечили в названии рода *Brucella*.

Будер И. (1884–1966 гг.) – немецкий ботаник. В 1919 г. обнаружил **пурпурные аноксигенные фототрофные бактерии** и охарактеризовал их как анаэробные фотолитотрофные организмы.

Бухнер Э. (1860–1917 гг.) – немецкий химик и биохимик. В 1897 г. открыл сбраживание сахара бесклеточным экстрактом **дрожжей**, что послужило началом изучения **ферментов** (Нобелевская премия, 1907 г.).

Ваксман С. (1888–1973 гг.) – американский микробиолог. В 1922 г. описал (совместно с Ю.С. Иоффе) серную бактерию *Thiobacillus thiooxidans*. Установил распространение и экологическую роль актиномицетов в почве. Открыл ряд новых **антибиотиков** – актиномицин (1940 г.), клавицин (1942 г.), стрептомицин (1943 г.; Нобелевская премия, 1952 г.), гризеин (1946 г.).

Ван Ниль К (1897–1985 гг.) – голландский микробиолог. В работе «Концепции о бактериях», вышедшей в 1962 г., постулировал различия клеток **прокариот** и **эукариот**.

Ван Эрменгем Е. (1851–1952 гг.) – бельгийский бактериолог. Обнаружил в 1895 г. *Clostridium botulinum* – **возбудителя ботулизма**, опасного пищевого отравления.

Варбург О. (1883–1970 гг.) – немецкий биохимик. В период с 1920 по 1943 г. открыл функцию ферментов дыхания (Нобелевская премия, 1931 г.) и выделил **НАД, НАДФ, ФАД** и апоферменты.

Вассерман А. (1866–1925 гг.) – немецкий микробиолог. Совместно с Нейссером и Бруном в 1906 г. разработал методику диагностики **сифилиса** (реакция Вассермана).

Виноградский С. Н. (1856–1953 гг.) – русский микробиолог. Описал новый способ жизни – литоавтотрофию (**хемосинтез**), обнаружив, что серобактерия рода *Beggiatoa* получает энергию, окисляя сероводород (1887 г.). Сформулировал концепцию об элективных условиях развития бактерий в природных экосистемах; применил метод накопительных культур, включающий использование селективных сред для выделения **хемолитотрофов** (1887 г.). В 1891 г. доказал существование процесса автотрофной фиксации углекислоты из воздуха и получил чистые культуры **нитрифицирующих бактерий** – *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus* и *Nitrobacter*. Выделил первую свободноживущую азотфиксирующую бактерию *Clostridium pasterianum* (1888 г.). Впервые описал газовые вакуоли в клетках *Lamprocystis roseopersicina* (1895 г.).

Воронин М. С. (1838–1903 гг.) – русский ботаник, миколог. В 1866 г. одним из первых описал **клубеньковые бактерии**; связал образование **клубеньков** у бобовых растений с деятельностью бактерий.

Вуд Г. (1907–1991 гг.) – американский биохимик. В 1935 г. открыл гетеротрофную ассимиляцию углекислоты при сбраживании глицерина *Propionibacterium pentosaceum* (совместно с К.Г. Веркманом) и описал участвующие в

ней ферментные реакции; в 1965 г. исследовал синтез ацетата из двух молекул углекислоты.

Габричевский Г. Н. (1860–1907 гг.) – русский микробиолог. В 1891 г. создал бактериологическую лабораторию в терапевтической клинике Московского университета, где впервые в России начал читать лекции по бактериологии. Основатель первого Российского бактериологического общества. В 1893 г. написал первый в России учебник по медицинской бактериологии; в 1895 г. организовал при Московском университете Бактериологический институт, который возглавлял до конца жизни. Основные труды посвящены изучению **дифтерии**, **скарлатины**, **возвратного тифа**. Доказал стрептококковую этиологию скарлатины и предложил метод получения скарлатинозных **вакцин и сывороток антитоксических**. Впервые в России ввел в практику сывороточное лечение дифтерии. Ему принадлежит заслуга в организации производства бактериологических препаратов в России.

Гамалея Н. Ф. (1859–1949 гг.) – русский микробиолог и эпидемиолог. Открыл в 1885 г., что чума коров вызывается микроскопической фильтрующейся частицей, позднее названной вирусом. Проводил в 1886 г. исследования по этиологии бешенства и эффективности применения и безопасности антирабических вакцин (испытывал вакцины на себе). В 1887 г. открыл возбудителя куриной холеры и назвал его «вибрион Мечникова». Открыл в 1898 г. бактериолизины, которые позднее Ф. Туорт и Ф. Де Эррель описали как **бактериофаги**. В 1912 г. организовал массовое производство оспенного детрита и разработал оригинальный метод получения оспенных вакцин; участвовал в проведении вакцинации населения. Впервые высказал идею о получении химических вакцин. Уделял внимание вопросам иммунологии и эпидемиологии инфекционных заболеваний (**бешенство, сибирская язва, чума, холера, оспа, туберкулез, грипп**). Исключительно велик его вклад в практическую борьбу с этими инфекциями. Гамалея разработал оригинальную теорию происхождения раковых заболеваний и первый выдвинул идею вирусного происхождения рака.

Гамов Дж. (1904–1968 гг.) – американский физик теоретик. Совместно с Ф. Криком в 1957 г. предложили концепцию «центральной догмы» молекулярной **биотехнологии**: информация о структуре клеточных белков закодирована в **нуклеотидной последовательности** клеточной **ДНК**. Они также утверждали, что **перенос генетической информации** между биологическими макромолекулами происходит только в одном направлении – **ДНК→мРНК → белок**.

Гарден А. (1865–1940 гг.) – английский химик. В 1904–1906 гг. проводил изучение действия фосфатов на бесклеточное **брожение**, обусловленное **дрожжами**; открыл накопление гексозо-1,6-дифосфата и начал исследования на бактериях (Нобелевская премия, 1929 г.).

Гаузе Г. Ф. (1910–1986 гг.) – российский микробиолог. Важнейшие научные работы посвящены экологии и протозоологии, а также поиску **антибиотиков** и установлению механизма их действия. В 1942 г. получил первый советский антибиотик – грамицидин С. Далее исследовал и внедрил в производство

неомицин, мономицин, ристомицин, гелиомицин и линкомицин, противоопухолевые антибиотики олиомицин и рубомицин. Разрабатывал классификацию актиномицетов (**актинобактерий**) – продуцентов антибиотиков.

Гаффки Г. (1850–1919 гг.) – немецкий бактериолог. Выделил в 1884 г. **чистую культуру** и идентифицировал возбудителя брюшного тифа (*Salmonella typhi*).

Гейденрейх Л. Л. (1846–1920 гг.) – русский бактериолог. Впервые в 1876 г. применил анилиновые **красители** в микробиологической технике. Он же впервые (еще до Петри) предложил двойные стеклянные чашки для бактериологических исследований.

Геккель Э. (1834–1919 гг.) – немецкий биолог. Впервые в 1866 г. выделил бактерии и другие одноклеточные организмы в самостоятельное царство *Protista*.

Гельман Х. И. (1848–1902 гг.) – русский микробиолог. В 1886 г. организовал в Петербурге Пастеровскую прививочную станцию.

Герен К. (1872–1961 гг.) – французский ветеринарный врач. Совместно с А. Кальметтом проводил исследования по созданию вакцины против **туберкулеза** крупного рогатого скота посредством аттенуации *Mycobacterium bovis*. Полученная вакцина (**вакцина БЦЖ**) оказалась применима и для профилактики туберкулеза у человека.

Гессе В. (1846–1911 гг.) – немецкий врач. Предложил в 1888 г. **агар-агар** как средство для получения твердой питательной среды.

Гест Х. – обнаружил в 1950 г. **диазотрофию** у **пурпурных аноксигенных фототрофных бактерий**. В 1959 г. показал связь **фотосинтетического аппарата** пурпурных аноксигенных бактерий (*Rhodospirillum rubrum*) с хроматофорами или внутриклеточными мембранами. В 1983 г. открыл **гелиобактерии** – аноксигенные бактерии, содержащие **бактериохлорофил** g.

Гофман Э. (1869–1959 гг.) – немецкий врач дерматовенеролог. В 1905 г. совместно с Ф.Шаудином открыли возбудителя **сифилиса** (*Treponema palidum*).

Грам Г. (1853–1938 гг.) – датский микробиолог. В 1884 г. применил дифференцирующее окрашивание бактерий, названное впоследствии его именем (**окрашивание по Граму**).

Гриффит Ф. (1879–1941 гг.) – английский генетик. Открыл в 1928 г. явление генетической **трансформации** бактерий. Позднее О. Эвери, Маклеод С., Маккарти М. доказали, что трансформирующим фактором является **ДНК** (1944 г.).

Де Эррель Ф. (1873–1949 гг.) – французский и канадский микробиолог. В 1917 г. открыл **бактериофаги** и детально описал бактериофагию. Успешно вылечив фагом первого пациента в 1919 г., предложил использовать бактериофаги для лечения **инфекционных болезней**.

Давен К. (1812–1882 гг.) – французский врач. В 1851 г. в крови больных **сибирской язвой** обнаружил палочковидные клетки, которые назвал бактериями.

Дайсен Л. – установил в 1952 г. наличие у **пурпурных аноксигенных фо-**

тотрофных бактерий структурной единицы **фотосинтетического аппарата – реакционного центра**, в котором происходит светозависимая окислительно-восстановительная реакция.

Де Бари Г. (1831–1888 гг.) – немецкий ботаник. Впервые в 1854 г. сообщил о **фитопатогенных** грибах, которые вызывали ржавчину и головню злаков, тем самым придал сильный импульс развитию микологии.

Де Латур Ш. (1777–1859 гг.) – французский ботаник. Сообщил в 1837 г. об участии живых организмов в образовании **спирта** в процессе винного **брожения**. Независимо от него немецкие естествоиспытатели Шванн и Кютцинг опубликовали аналогичные данные.

Дженнер Э. (1749–1823 гг.) – английский врач. В 1796 г. впервые произвел **вакцинацию** человека **вирусом** коровьей оспы. Открыл в Лондоне первый в мире оспопрививальный пункт и за 2 года провел вакцинацию 100 тысяч человек.

Джэнеш Х. – провел в 1975–1980 гг. исследования микрофлоры Мирового океана и установил увеличение численности **психрофилов** с увеличением глубины обитания.

Домагк Г. (1895–1964 гг.) – немецкий патолог и микробиолог. Открыл в 1936 г. антибактериальное действие сульфамида (Нобелевская премия, 1939 г.).

Дудоров М. (1911–1975 гг.) – американский микробиолог. Изучение **ферментов** и **интермедиатов** углеводного обмена у *Pseudomonas saccharophila* привело к открытию в 1952 г. «2-кето-3-дезоксиглюконовой пути» Энтнера-Дудорова.

Ермольева З. В. (1898–1974 гг.) – российский микробиолог. Проводила фундаментальные исследования по **холере**; получила холерный **бактериофаг**; разработала ускоренный метод бактериологической диагностики, возглавляла борьбу с **инфекциями, особо опасными** на фронтах Великой Отечественной войны. Получила первые отечественные образцы **антибиотиков**: пенициллина (1942 г.), стрептомицина (1947 г.). В 1960 г. под ее руководством впервые в нашей стране получен противовирусный препарат **интерферон**, а в 1970 г. – кристаллический **лизоцим**, который она впервые предложила использовать для лечения некоторых глазных болезней, заболеваний носоглотки.

Жакоб Ф. (1920 г.) – французский микробиолог, генетик. Один из авторов гипотезы переноса **генетической информации** и регуляции синтеза **белка** в бактериальных клетках (концепция **оперона**). (Нобелевская премия, 1965 г., совместно с А. Львовым и Ж. Моно).

Жданов В. М. (1914–1987 гг.) – российский вирусолог. Известен работами по этиологии и эпидемиологии различных вирусных заболеваний (инфекционному **гепатиту** и **гриппу**), автор оригинальных исследований по систематике **вирусов**.

Заварзин Г. А. (1933–2011 гг.) – российский микробиолог. Исследовал структуры и закономерности функционирования реликтовых **экосистем**: со-

обществ гидротерм, гиперсоленых, щелочных водоемов, психрофильных сообществ. В 1976 г. открыл аэробные **карбоксидотрофы**, способные использовать окись углерода для **энергетического и конструктивного метаболизма**. Позднее Дж. Зейкус обнаружил карбоксидобактерии – анаэробы.

Зенген Н. – голландский микробиолог. Впервые изучил бактерии, которые использовали **метан**, метанол или другие одноуглеродные соединения в качестве источника энергии и углерода. В 1913 г. выделил 6 видов микобактерий, которые хорошо развивались на нефти или ее очищенных фракциях – бензине, парафиновом масле, твердом парафине.

Зильбер Л. А. (1894–1966 гг.) – российский вирусолог и иммунолог. В 1937 г. обнаружил вирус и переносчика дальневосточного клещевого энцефалита; изучил его эпидемиологию. Сформулировал в 1946 г. и развил вирусогенетическую концепцию происхождения **опухолей**. Открытие им в 1947 г. специфических **антигенов** опухолей положило начало онкоиммунологии. Открыл в 1957 г. патогенность куриной саркомы для млекопитающих.

Зобел С. – является пионером в изучении морских микроорганизмов и автором классических работ по бактериям – **галофилам** (1940–1950 гг.).

Ивановский Д. И. (1864–1920 гг.) – русский физиолог растений и микробиолог. В 1892 г. описал фильтрующийся **вирус** табачной мозаики; является одним из основоположников **вирусологии**.

Имшенецкий А. (1904–1992 гг.) – российский микробиолог. Труды по морфологии, физиологии, экспериментальной изменчивости микроорганизмов, их роли в круговороте веществ в природе. Основные труды по микробиологии **целлюлозы** (1953 г.). Доказал в 1954 г. возможность окисления аммиака бесклеточными препаратами из клеток **нитрифицирующих бактерий**. В 1960–1970-х гг. – исследования по космической биологии (действие высокого вакуума и радиации на земные микроорганизмы, методы обнаружения жизни вне Земли и микробиологического анализа метеоритов).

Исаченко Б. Л. (1871–1948 гг.) – российский, украинский ботаник и микробиолог. Автор гипотезы биогенного происхождения месторождений серы и кальция. Один из основоположников морской микробиологии.

Йерсен А. (1863–1943 гг.) – французский бактериолог В 1894 г. открыл (независимо от С. Китазато) **возбудителя чумы** (*Yersinia pestis*). Его именем названы несколько видов бактерий (**иерсинии**), один из которых вызывает заболевание иерсиниоз. Совместно с Э. Ру в 1888 г. открыл дифтерийный **токсин**.

Кавасуми Т. – получил в 1980 г. культуру представителя **водородных прокариот** – аэробной бактерии *Hydrogenobacter thermophilus*, а следом за ним в 1992 г. Г.Хубер выделил аэробную термофильную водородную бактерию *Aquifex pyrophilus*.

Кальвин М. (1911–1997 гг.) – американский биохимик. Открыл этапы восстановления углекислоты при **фотосинтезе** (цикл Кальвина). Нобелевская премия 1961 г.

Кальметт А. (1872–1961 гг.) – французский бактериолог. В 1921 г. (совместно с К. Гереном) получил вакцинный штамм *M. bovis*, используемый для профилактики **туберкулеза**, позднее названный в их честь бациллой Кальметта-Герена (**вакцина БЦЖ**).

Кастенхольц Р. – впервые в 1974 г. описал нитчатые зеленые бактерии.

Кирхгоф К. (1764–1833 гг.) – русский химик. В 1814 г. описал процесс осахаривания **крахмала** и открыл фермент **амилазу**, содержащийся в вытяжке из проросших семян ячменя и осуществляющий гидролиз **крахмала**.

Кирхер А. (1602–1680 гг.) – немецкий ученый-энциклопедист и изобретатель. В 1658 г. высказал предположение о том, что причиной **чумы** является «живая зараза», которая, попав в организм здоровых людей, превращается в «живые частицы».

Китазато С. (1853–1931 гг.) – японский микробиолог. Один из основоположников **серотерапии**. В 1890 г. открыл **токсин** столбняка и выявил (совместно с Э. Берингом) антигенные свойства столбнячного и дифтерийного токсинов. В 1894 г. открыл (независимо от А. Йерсена) **возбудителя чумы**.

Клебан Х. – впервые в 1919 г. описал **археи** под видом «экстремально галофильные бактерии».

Клебс Э. (1834–1913 гг.) – немецкий патолог и бактериолог. В 1884 г. впервые выделил (совместно с Ф. Лёффлером) бактерию *Corynebacterium diphtheriae* – **возбудителя дифтерии**. Внес существенный вклад в развитие микробиологии: доказал необходимость выделения **чистых культур**; предложил использование прозрачных **питательных сред**; ввел понятие «колония» бактерий. Выделил особый род анаэробных бактерий, вызывающих ряд **инфекционных болезней** и названных в его честь клебсиеллами. Изучал возбудителей раневых инфекций, **туберкулеза, дифтерии, пневмонии и тифа**.

Клюйвер А. (1888–1956 гг.) – голландский микробиолог. В 1925 г. установил, что отдельные специфические процессы, такие как окисление, **брожение**, биосинтетические реакции, можно рассматривать как цепи общего пути превращения, в которых водород передается от донора акцептору.

Кон Ф. (1828–1898 гг.) – польский ботаник. В 1875 г. предложил систему **классификации** бактерий, которая стала основой для последующих классификаций; в 1877 г. обнаружил **эндоспоры** у сенной палочки (*Bacillus subtilis*).

Корана Х.Г. (1922 г.) – американский биохимик. В 1960-е гг. проводил исследования по расшифровке **генетического кода** и его роли в синтезе **белков**; впервые осуществил синтез **ДНК** и **РНК** (Нобелевская премия, 1968 г., совместно с Р. У. Холли и М. У. Ниренбергом). В 1970 г. синтезировал ДНК, содержащую 27 **нуклеотидов**, соответствующую гену дрожжей, а в 1971 г. – ген **кишечной палочки** *Escherichia coli*.

Корнберг А. (1918–2007 гг.) – американский биохимик. Впервые в 1953 г. выделил и очистил **ДНК-полимеразу** – фермент, отвечающий за синтез **ДНК** у *Escherichia coli*. В 1957 г. с помощью ДНК-полимеразы синтезировал ДНК в

бесклеточной системе в присутствии предшественников дезоксирибонуклеозидтрифосфатов (совместно с С. Очоа – Нобелевская премия, 1959 г.).

Коссель А. (1853–1927 гг.) – немецкий медик. Открыл **аденин, тимин, гуанин и цитозин** (Нобелевская премия, 1910 г.).

Костычев С. П. (1877–1931 гг.) – российский биохимик, физиолог растений и микробиолог. Труды по химии спиртового **брожения**, почвенной микробиологии.

Кох Р. (1843–1910 гг.) – немецкий бактериолог. В 1876 г. выделил чистую культуру **возбудителя сибирской язвы**; разработал новую питательную среду и продемонстрировал на ней цикл развития *Bacillus anthracis*. Разработал метод получения **чистых культур** на плотных средах (1881 г.). Сформулировал в 1882 г. постулаты, на основании которых можно констатировать связь заболевания с определенным микроорганизмом (триада Коха). Открыл **возбудителя туберкулеза** (палочка Коха – *Mycobacterium tuberculosis*); внес существенный вклад в диагностику **туберкулеза** (туберкулиновая проба) (Нобелевская премия, 1905 г.). В 1883 г. открыл **возбудителя холеры** (вибрион Коха – *Vibrio cholerae*). Разработал важнейшие методы исследования: ввел в практику анилиновые **красители**; разработал метод культивирования микроорганизмов на биологических жидкостях и плотных **питательных средах**; ввел в практику ставший классическим метод **дробных посевов**; применил в исследовательских целях **микрофотографирование**.

Красильников Н. А. (1896–1973 гг.) – российский микробиолог. Внес существенный вклад в изучение актиномицетов (**актибактерий**). В 1939 г. выделил первый **антибиотик** актиномицетного происхождения – мицетин. В 1941 г. создал определитель актиномицетов, а в 1949 г. – определитель бактерий, основанный на новой оригинальной **классификации**.

Кребс Х. (1900–1981 гг.) – английский биохимик. В 1932 г. открыл орнитинный цикл, в ходе которого в тканях животных из аммиака образуется мочевина. В 1937 г. предложил цикл из восьми реакций, протекающих в клетках животных и обеспечивающих превращение продуктов расщепления сахаров, жиров и белков в диоксид углерода, воду и **АТФ**. (Нобелевская премия, 1953 г., совместно с Ф. А. Липманом). Эта последовательность реакций, известная как **цикл Кребса** (или цикл трикарбоновых кислот).

Крик Ф. (1916–2004 гг.) – английский молекулярный биолог. В 1953 г. совместно с Дж. Уотсоном расшифровали структуру **ДНК**. С 1954 по 1961 г. проводил исследования по расшифровке **генетического кода**. Вместе с Дж. Уотсоном и М. Уилкинсом в 1962 г. был удостоен Нобелевской премии «За открытия, касающиеся молекулярной структуры нуклеиновых кислот и их значения для передачи информации в живых системах».

Кузнецов С. (1900–1987 гг.) – российский микробиолог. Основные труды по изучению геологической деятельности и экологии водных микроорганизмов, их роли в круговороте веществ и кислородном режиме озер.

Курсанов Л. И. (1877–1954 гг.) – российский миколог. Труды по биоло-

гии почвенных и ржавчинных грибов. Автор первого отечественного учебника «Микология» (1933, 1940 гг.).

Кюцинг Ф. (1807–1893 гг.) – немецкий ботаник. В 1834 г. открыл **дрожжи**, вызывающие **брожение**, однако опубликовал свои данные позднее Каньяра де Латура и Т. Шванна, что лишило его приоритета в этом открытии; в 1843 г. описал пигментированную бактерию *Leptotrix ochraceae*.

Лаверан Ш. (1845–1922 гг.) – французский врач-паразитолог. В 1880 г. открыл возбудителя малярии.

Левенгук А. (1632–1723 гг.) – голландский натуралист. Один из основоположников научной микроскопии. В 1676 г. впервые наблюдал в свой микроскоп бактерии, чем положил начало становлению бактериологии как науки.

Ледерберг Д. (1925 г.) – американский генетик. В 1948 г. открыл перенос наследственных признаков через **конъюгацию** мутантов *Escherichia coli* (Нобелевская премия, 1958 г.). Применил (совместно с Б.Д. Дэвис) **пенициллин** для селекции **ауксотрофных** мутантов, с помощью которых за короткий срок было найдено объяснение большому числу метаболических путей. В 1952 г., совместно с Н.Циндером, открыл феномен **трансдукции** – направленного переноса умеренным фагом информации от бактерии-**донора** к бактерии-**реципиенту**. В 1953 г. этот феномен был продемонстрирован на сальмонеллах. Опыты по трансдукции положили начало исследованиям по картированию генов.

Лёффлер Ф. (1852–1915 гг.) – немецкий бактериолог. Работал в различных направлениях бактериологии: открыл **возбудителя дифтерии** (совместно с Э.Клебсом) и сапа у лошадей; вирус **ящура** (совместно с П.Форшем); изучал возбудителя **тифа**, занимался вопросами водной микробиологии.

Липман Ф. (1899–1986 гг.) – американский биохимик В 1941 г. открыл **коэнзим А** и установил роль в обмене веществ богатых энергией фосфорных соединений (Нобелевская премия, 1952 г.).

Листер Д. (1827–1912 гг.) – английский хирург и ученый. В 1867 г. исследовал патогенез и происхождение гнойных процессов и **сепсиса** в хирургической практике; предложил химическую антисептику (фенольные соединения) для стерилизации открытых ран и операционных полей. Выделил в 1878 г. чистую культуру *Streptococcus lactis*, применяя метод разведений.

Лурия С. (1912–1991 гг.) – американский вирусолог и генетик. Один из основоположников генетики микроорганизмов. Исследовал структуру и механизм воспроизведения ряда **бактериофагов** (Нобелевская премия, 1969 г.).

Львов А. (1902–1994 гг.) – французский бактериолог и генетик. В 1949 г. открыл у *Bacillus megaterium* **лизогению** – феномен индуцированного фагом лизиса клетки (Нобелевская премия, 1965 г., совместно с Ф. Жакобом и Ж. Л. Моно).

Люголь Ж. (1786–1851 гг.) – французский врач-дерматолог. Изучал терапевтическое действие препаратов йода. Ввел в практику бактериологии йодосодержащий **краситель**, носящий теперь его имя.

Мак-Клинток Б. (1902–1992 гг.) – американский генетик. Сообщила в 1947 г. об открытии у бактерий подвижных генетических элементов – **транспозонов** (Нобелевская премия, 1983 г.).

Манассеин В. А. (1841–1901 гг.) – русский врач-терапевт. В 1871 г. впервые установил антимикробные свойства зеленых плесеней.

Маршал Б. (1951 г.) – австралийский врач. Впервые совместно с Р.Уорреном в 1979 г. выделили первичную культуру **хеликобактера** (*Helicobacter pylori*) у больного и выдвинули гипотезу о том, что эта бактерия вызывает язву и рак желудка (Нобелевская премия, 2005 г.).

Мезельсон М. (1930 г.) – американский молекулярный биолог. Совместно с Ф.Сталь в 1957 г. продемонстрировали полуконсервативный механизм **репликации ДНК**. Он заключается в том, что обе цепи ДНК разделяются, и на каждой синтезируется **комплементарная** ей цепь.

Мечников И. И. (1845–1916 гг.) – русский биолог и патолог. В 1883 г. изучал **инфекционные болезни** домашних животных и человека (чуму рогатого скота, **туберкулез**). Обнаружил явление **фагоцитоза**, осуществляемого особыми клетками – **фагоцитами**. Охарактеризовал **воспаление** как защитную реакцию организма в борьбе с болезнью. В 1886 г. организовал (вместе с учеником Н.Ф. Гамалеей) первую бактериологическую станцию в России, проводившую прививки против бешенства. В 1901 г. опубликовал книгу «Невосприимчивость в инфекционных болезнях», в которой сформулировал фагоцитарную теорию **иммунитета** (Нобелевская премия, 1908 г.). Разработал экспериментальную модель **сифилиса**, проводя исследования по инфицированию человекообразных и низших обезьян (1903–1906 гг.). Проводил исследования по проблеме старения, указывая на роль кишечной микрофлоры и микробных **токсинов**.

Мигуэль П. – впервые в 1888 г. описал термофильную бациллу.

Минх Г. Х. (1836–1896 гг.) – русский инфекционист и патологоанатом. Впервые в истории микробиологии (1874 г.) провел эксперимент на себе и доказал способ передачи возбудителя возвратного тифа через кровь при укусах насекомых. Посвятил свои труды изучению проблемы **чумы** (впервые описал возбудителя чумы, 1878 г.), **сибирской язвы** (установил, что две формы сибирской язвы – кишечная и легочная – имеют единое происхождение), **лепры**, сыпного и возвратного тифов.

Митчелл П. (1920–1992 гг.) – английский биохимик. В 1961 г. обнаружил связь **транспорта** электронов с перемещением протонов в **цитоплазматической мембране** и обосновал хемоосмотическую теорию (Нобелевская премия, 1978 г.).

Михель Х. (1948 г.) – немецкий биохимик. В 1981 г. получил кристаллы реакционного центра **пурпурной аноксигенной фототрофной бактерии** *Rhodospseudomonas viidis* (Нобелевская премия, 1989 г.).

Молиш Г. (1856–1937 гг.) – австрийский физиолог растений. В период с 1907 по 1919 г. открыл у пурпурных бактерий способность к **фотосинтезу** без

выделения кислорода. Выделил чистую культуру *Leptotrix ochraceae*, кристаллизовал и описал фикоэритрин, фикоцианин, антационин, бактериопурпурин.

Моно Ж. (1910–1976 гг.) – французский микробиолог и биохимик. Автор основополагающих работ по теории роста и культивирования бактерий, индукции и репрессии бактериальных **ферментов**, расшифровке механизма биосинтеза белка. В 1961 г., совместно с Ф. Жакобом и А. М. Львовым, предложил гипотезу генетической регуляции синтеза **ферментов** (Нобелевская премия, 1965 г.).

Монтаньё Л. (1932 г.) – французский вирусолог. Открыл в 1983 г. совместно с Барре-Синусси **ретровирус**, вызывающий **ВИЧ-инфекцию**, или синдром приобретенного иммунного дефицита у человека (Нобелевская премия, 2008 г.).

Мочутковский О. О. (1845–1903 гг.) – русский врач. В 1876 г., привив себе кровь больного сыпным тифом, а позже – возвратным тифом, и перенеся оба заболевания, доказал, что заразное начало находится в крови больного (вслед за Г. Минхом). Установил возможность передачи этих заболеваний через укусы вшей (задолго до Ш. Николая – лауреата Нобелевской премии 1928 г.). Определил длительность инкубационного периода при сыпном тифе.

Мюллер О. (1730–1784 гг.) – датский естествоиспытатель. В 1786 г. сделал первую попытку **классификации** микробов, которых он объединил под названием «инфузории». В своей работе «Анималкулы в настояях, реках и морях» описал 379 различных видов микробов.

Мюнц А. (1848–1927 гг.) – французский агрохимик. Совместно с Т. Шлезингером в 1882 г. доказал, что **нитрификация** в почве является микробиологическим процессом.

Надсон Г. А. (1867–1939 гг.) – российский микробиолог. В 1925 г. показал возможность получения искусственных **мутантов** под действием ионизирующего излучения.

Натанс Д. (1928 г.) – американский молекулярный биолог. Впервые, с использованием ферментов **рестрикции**, изучил геном онкогенного вируса 40 обезьян и создал первую детальную **генетическую карту** молекулы ДНК, включая сайты начала и окончания процесса репликации (совместно с В. Арбером и Х. Смитом, Нобелевская премия, 1978 г.).

Нейберг К. (1877–1956 гг.) – немецкий химик. В период с 1911 по 1914 г. изучал механизмы спиртового **брожения**, декарбоксилирование пирувата, ацетальдегида. Описал разные формы **брожения спиртового**.

Нейссер А. (1855–1916 гг.) – немецкий дерматовенеролог. В 1879 г. обнаружил возбудителя (*Neisseria gonorrhoeae*) венерической болезни – **гонореи**. Его имя увековечено в названии рода.

Ниренберг М. (1927–2010 гг.) – американский генетик и биохимик. Провел первые опыты по бесклеточному синтезу протеинов с естественными или синтетическими полинуклеотидами в качестве матрицы (совместно с Р. У. Холли и Х. Г. Кораной, Нобелевская премия, 1968 г.).

Омелянский В. Л. (1867–1928 гг.) – российский микробиолог. Основные труды по выяснению роли бактерий в круговороте углерода, азота, анаэробному разложению клетчатки. Автор первого отечественного учебника «Основы микробиологии» (1909 г.) и первого практического руководства по микробиологии (1922 г.).

Орла-Йенсен С. (1870–1949 гг.) – датский химик. В 1897–1906 гг. проводил исследования по молочнокислому и пропионокислому **брожению** в производстве сыров; описал большое число **молочнокислых бактерий**. В 1909 г. опубликовал работу «Основные направления развития естественных систем бактерий», в которой отразил свое видение эволюции бактерий.

Пастер Л. (1822–1895 гг.) – французский микробиолог. В 1857–1861 гг. описал образование **дрожжами** этанола, а также молочной, масляной и уксусной кислот различными бактериями; открыл явление **анаэробноз**. В 1860–1862 гг. опроверг теорию о самозарождении микроорганизмов; разработал методы стерилизации («сухой жар», автоклавирование, пастеризация). В 1865 г. провел изучение болезней вина и пива. Совместно с Ф.Коном в 1870 г. установил, что процесс гниения представляет собой разложение азотсодержащих веществ под действием бактерий. Сформулировал в 1881 г. принципы ослабления (аттенуации) патогенных свойств микробов и обосновал их применение в качестве вакцин для профилактики инфекционных болезней; открыл (совместно с Г.Штернбергом) возбудителя бактериальной **пневмонии**. Проводил в 1885 г. исследования по борьбе с бешенством, завершившиеся созданием первой антирабической **вакцины**.

Петри Ю. (1851–1921 гг.) – немецкий врач и бактериолог. Проводил исследования по медицинской микробиологии и гигиене. Предложил в 1887 г. для применения стеклянную чашку с крышкой, названную впоследствии его именем.

Полотебнов А. Г. (1838–1907 гг.) – русский врач. Впервые открыл в 1872 г. антимикробные свойства **грибов** и доказал возможность использования пенициллина для лечения гнойных ран.

Раус Ф. (1879–1970 гг.) – американский онколог. Открыл в 1911 г. первый **онкогенный вирус**, вызывающий саркому у кур. За исследования роли вирусов в опухолеобразовании получил Нобелевскую премию (1966 г.).

Рикетс Г. (1871–1910 гг.) – американский микробиолог. Открыл семейство бактерий (**риккетсии**), размножающихся подобно **вирусам**, лишь внутри клеток хозяина.

Розенбах Ф. (1851–1907 гг.) – немецкий врач. Выделил в 1884 г. чистую культуру **стафилококка** и доказал ее значение в этиологии гнойных процессов; описал возбудителя стрептококковых инфекций человека – **стрептококк пиогенный**.

Ру П. (1853–1933 гг.) – французский микробиолог. Совместно с Э. Берингом предложил противостолбнячную и противодифтерийную сыворотки; разработал способ активной **иммунизации** против **дифтерии** (Нобелевская премия, 1901 г.).

Руска Э. (1906–1988 гг.) – немецкий физик. Сконструировал в 1934 г. электронный микроскоп (Нобелевская премия, 1986 г.).

Савченко И. Г. (1862–1932 гг.) – русский микробиолог и патолог. В 1895 г., работая в Институте Пастера, установил стадии **фагоцитоза**. В 1901 г. основал бактериологический институт при Казанском университете, где открыл скарлатинозный **токсин** (1905 г.) и получил лечебную **сыворотку антитоксическую** скарлатинозную (1907 г.).

Самойлович Д. С. (1742–1805 гг.) – русский врач. Во время эпидемии **чумы** в Москве в 1771 г. пытался найти возбудителя этого заболевания. Бесстрашный исследователь заражал себя гноем больных чумой, от которой, вероятно, и умер позднее.

Сангер Ф. (1918–1982 гг.) – английский биохимик. Применил в 1944 г. метод, названный хроматографией, для определения последовательности **аминокислот** в белке.

Сведберг Т. (1884–1971 гг.) – шведский физико-химик. Разработал в 1924 г. методы ультрацентрифугирования для определения **молекулярной массы** в истинных растворах высокомолекулярных веществ (Нобелевская премия, 1926 г.).

Смит Х. (1931 г.) – американский молекулярный биолог и генетик. В 1970 г. обнаружил у *Haemophilus influenzae* первую сайт-специфическую **рестриктазу** Hind II, а также установил специфическую нуклеотидную последовательность ДНК, которую распознает этот **фермент** (совместно с В. Арбером и Д. Натансом, Нобелевская премия, 1978 г.).

Смит Э. (1854–1927 гг.) – американский фитопатолог. Описал в 1907 г. несколько **фитопатогенных** бактерий, в том числе *Agrobacterium tumefaciens*, образующий **галлы**. В честь Эрвина Смита был назван род бактерий *Erwinia*.

Сморodinцев А. А. (1901–1986 гг.) – русский микробиолог и вирусолог. Создал в 1941 г. **вакцину** против клещевого энцефалита. Дальнейшие его исследования привели к созданию вакцин против **гриппа, кори, свинки, ветрянки, краснухи**.

Спалланцани Л. (1729–1799 гг.) – итальянский естествоиспытатель. В 1776 г. показал, что длительное кипячение убивает низшие существа; опроверг теорию о самозарождении; показал возможность консервирования методом кипячения.

Тарасевич Л. А. (1868–1927 гг.) – выдающийся российский и советский иммунолог, эпидемиолог, микробиолог, патолог. В 1902 г. изучал закономерности развития **иммунного ответа** на чужеродные эритроциты. В годы Первой мировой войны в России стал организатором здравоохранения; добился широкой **вакцинации** армии против **тифа** и **холеры**. С 1918 по 1927 г. создал Институт контроля сывороток и вакцин, где проводил научные исследования по эпидемиологии холеры, брюшного тифа, малярии, сыпного тифа, дизентерии, **сифилиса, туберкулеза**. Способствовал широкому внедрению в СССР профилактической противотуберкулезной вакцинации.

Темин Г. (1934–1994 гг.) – американский генетик. Открыл в 1970 г. (независимо от Д. Балтимора) **обратную транскриптазу** – фермент, катализирующий синтез ДНК на матрице РНК в процессе **обратной транскрипции**. (Нобелевская премия, 1975 г., совместно с Ренато Дульбекко).

Тиндаль Дж. (1820–1893 гг.) – английский физик. Предложил в 1876 г. температурную стерилизацию **питательных сред**.

Трюпер Х. – описал в 1977 г. экстремально галофильные **цианобактерии** родов *Synechocystis* и *Spirulina*.

Уоррен Р. (1937 г.) – австралийский патолог. В 1979 г. открыл **хеликобактер** (*Helicobacter pylori*). Дальнейшие исследования провел совместно с Б. Маршалом (выделили чистую культуру из слизистой оболочки желудка человека; впервые культивировали бактерии на искусственных **питательных средах**). Высказали идею об этиологической значимости *Helicobacter pylori* в возникновении гастрита и **язвы желудка** у человека (Нобелевская премия, 2005 г.).

Туорт Ф. (1877–1950 гг.) – английский вирусолог и бактериолог. Впервые в 1908 г. применил селективный метод для выделения бактерий. Установил в 1912 г., совместно с Ингремом, необходимость **витамина К** для культивирования некоторых бактерий. Открыл и описал в 1913 г. вирус бактерий – **бактериофаг**.

Уотсон Д. (1928 г.) – американский биолог. В 1952 г., совместно с Ф. Криком, стали работать над моделированием структуры ДНК; построили двухспиральную модель ДНК (Нобелевская премия, 1962 г.). С 1989 по 1992 г. – организатор и руководитель проекта «Геном человека» по расшифровке последовательности человеческой ДНК.

Флеминг А. (1881–1955 гг.) – английский бактериолог. Открыл в 1922 г. **лизоцим**; в 1928 г. – первый **антибиотик** – пенициллин (Нобелевская премия, 1945 г.).

Фогг Г. – обнаружил в 1942 г. **диазотрофию** у **цианобактерий**.

Фракасторо Д. (1478–1553 гг.) – итальянский ученый эпохи Возрождения – врач, астроном, поэт. В 1546 г. в своем научном труде «О контагии, контагиозных болезнях и лечении» впервые подробно охарактеризовал и классифицировал **инфекционные болезни**, считая, что они вызываются живыми возбудителями. Описал ряд болезней, которые передаются здоровому человеку от больного через контакты (чахотка, лишай, **оспа, проказа, чума**).

Френкель-Конрат Х. (1910–1999 гг.) – американский биохимик. В 1956 г. разделил **вирус** на его основные компоненты – **белок** и **нуклеиновую кислоту**, а затем вновь соединил их в активный вирус.

Фукс Г. – доказал в 1992 г. функционирование у **зеленых нитчатых аноксигенных фототрофных бактерий** ранее неизвестный «гидроксипропионатный» цикл **автотрофной** ассимиляции двуокиси углерода.

Хансен Е. (1841–1912 гг.) – норвежский врач. В 1874 г. обнаружил **возбудителя лепры** (*Mycobacterium leprae*).

Хаянос А. – при исследовании морских экосистем 1979 г. обнаружил барофильных бактерий, адаптированных к высокому гидростатическому давлению; описал наличие в океанических глубинах **олиготрофных** бактерий, довольствующихся низкими концентрациями питательных веществ.

Хейс У. (1918–1994 гг.) – английский микробиолог. Обнаружил в 1952 г. эффект **конъюгации** – однонаправленный перенос **ДНК** из одной контактирующей бактериальной клетки в другую.

Херши А. (1908–1997 гг.) – американский бактериолог и генетик. В 1969 г. получил Нобелевскую премию за открытия, касающиеся механизма **репликации** и генетической структуры **вирусов** (совместно с М.Дельбрюком и С. Лурией).

Ценковский Л. С. (1822–1887 гг.) – русский ботаник, протозоолог и бактериолог. Впервые в России в 1866 г. научно обосновал **классификацию** микробов, отнеся их к растительному миру, установив близость бактерий к сине-зеленым водорослям (**цианобактериям**). Исследовал микроорганизмы Соловецких островов в 1880 г. В 1884 г. предложил метод получения эффективной вакцины против сибирской язвы («живая вакцина Ценковского», успешно применяемая до настоящего времени в ветеринарной практике).

Цернике Ф. (1888–1966 гг.) – нидерландский физик. В 1935 г. разработал метод фазового контраста и создал фазово-контрастный **микроскоп** (Нобелевская премия, 1953 г.).

Циллиг В. – в 1981–1983 гг. открыл ряд новых гипертермофильных серазависимых ацидофильных **архей**, живущих в наземных или подводных термальных источниках, грязевых вулканах, почвах на Азорских островах и в Исландии.

Чаргафф Э. (1905–2002 гг.) – американский биохимик. В 1951 г. установил соотношение **пуриновых** и **пиримидиновых** оснований в молекуле **ДНК** (правило Чаргаффа). Показал видовую специфичность ДНК.

Чейз М. (1927–2003 гг.) – американский генетик. В 1952 г. совместно с А.Херши доказал, что **генетическая информация** (информация о структуре белков) содержится в **ДНК**.

Чизхолм С. – открыла в 1988 г. в Атлантическом океане превосходящую другие бактерии по численности и биологической продуктивности **цианобактерию** *Prochlorococcus marinus*, которая в настоящее время используется для изучения молекулярных механизмов **фотосинтеза**.

Шамберлан Ш. (1851–1908 гг.) – французский микробиолог. Исследования в области стерилизации, обусловившие применение **автоклава** и фарфоровых цилиндров (свечи Шамберлана) для **стерилизации** различных растворов и выявления фильтрующихся форм микроорганизмов.

Шапошников В.Н. (1884–1968 гг.) – российский микробиолог, один из основоположников промышленной микробиологии в СССР. Проводил исследования по физиологии бактерий, ведущих **молочнокислое** и **ацетонобутиловое брожение** (1929 г.), установил двухфазность процессов брожения. Разработал

основы промышленного производства молочной и масляной кислот, ацетона, бутанола.

Шаудин Ф. (1871–1906 гг.) – немецкий зоолог. Совместно с Э.Гофманом в 1905 г. открыли **возбудителя сифилиса** (*Treponema palidum*).

Шибя Т. – сообщил в 1979 г. о новой физиологической группе **квази-фототрофных бактерий**, способных использовать свет только в присутствии кислорода.

Шига К. (1871–1957 гг.) – японский врач и микробиолог. В 1897 г. впервые открыл и описал возбудителя бактериальной дизентерии (*Salmonella dysenteriae*).

Эмбден Г. (1874–1933 гг.) – немецкий биохимик. Установил наличие анаэробного ферментативного расщепления **глюкозы** до молочной кислоты с образованием **АТФ** (гликолиз).

Энгельман Т. (1843–1909 гг.) – немецкий биолог. Исследовал в 1888 г. **фототаксис пурпурных аноксигенных бактерий** и установил их способность к фотосинтезу.

Эндерс Дж. (1897–1985 гг.) – американский вирусолог. Основные работы по бактериологии, иммунологии, вирусологии. Выявил новый тип полисахарида **пневмококка**. Доказал каталитическую роль **комплемента** в **опсонизации** бактерий специфическими **антителами**. Разработал метод культуры клеток для выращивания вируса полиомиелита (Нобелевская премия 1952 г., совместно с Т. Уэллером и Ф. Роббинсом), послужившего основой для выделения многочисленных новых **вирусов**, их идентификации, клонирования, изучения их взаимодействия с клеткой. Создал вакцину против кори (1963 г.).

Эренберг К. (1795–1876 гг.) – немецкий ботаник. Описал в 1836 г. гигантские **фототрофные** бактерии, образующие пленки или взвесь в водоемах (в настоящее время известны как *Chromatium okenii* и *Thiospirillum jense*); в 1838 г. – бактерию, образующую гидроксид железа *Gallionella ferruginea*. Исследовал в 1848 г. пигментированные бактерии, вызывающие «чудо кровящего хлеба» и назвал их *Monas prodigiosa* (чудесная палочка). Ранее Б.Бизо ошибочно описал этот микроб как гриб *Serratia marcescens*.

Эшерих Т. (1857–1911 гг.) – немецкий врач и бактериолог. Открыл в 1885 г. **кишечную палочку** *Bacterium coli commune* (*Escherichia coli*).

ПРИЛОЖЕНИЕ

Результаты кластеризации

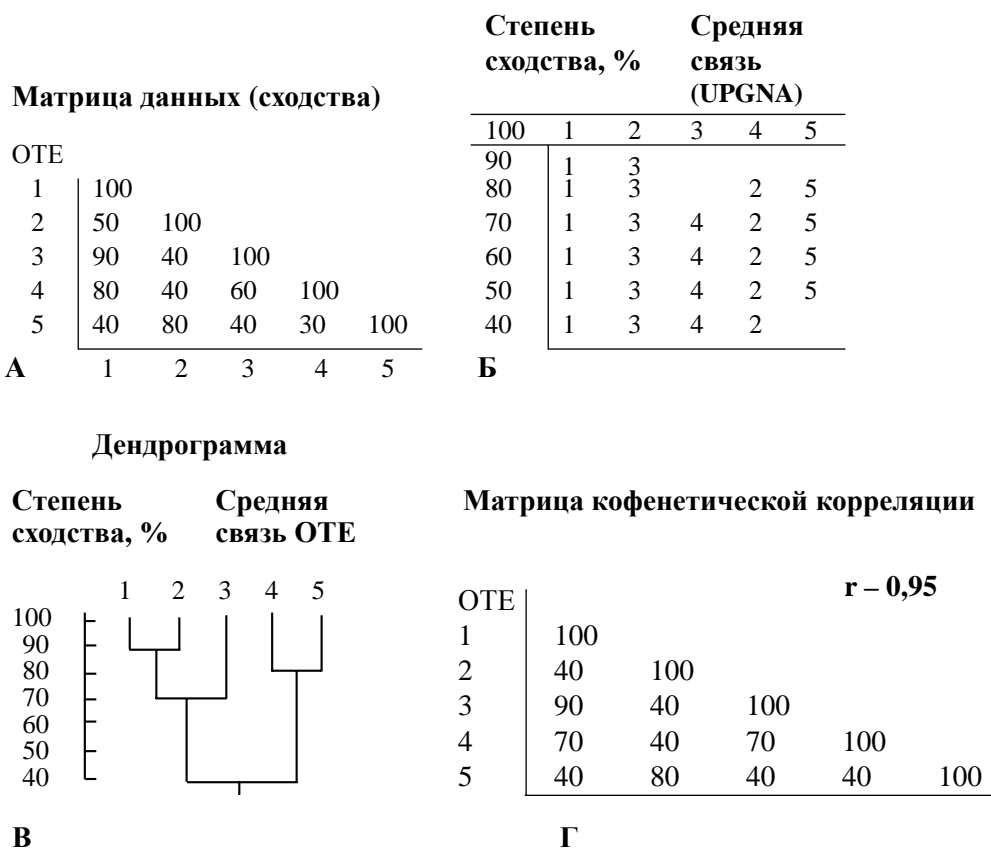


Рис. 1. Основные этапы анализа методом нумерической таксономии (по Lengeler, 1999)

А – Несортированная матрица сходства, в которой общее сходство между ОТЕ выражено в %

Б – Сходные ОТЕ с использованием алгоритмов кластеризации

В – Результаты кластерного анализа представлены в виде дендрограммы

Г – Коэффициент кофенетической корреляции (r) показывает, что результаты могут использоваться для иерархического анализа.

ОТЕ – операционная таксономическая единица

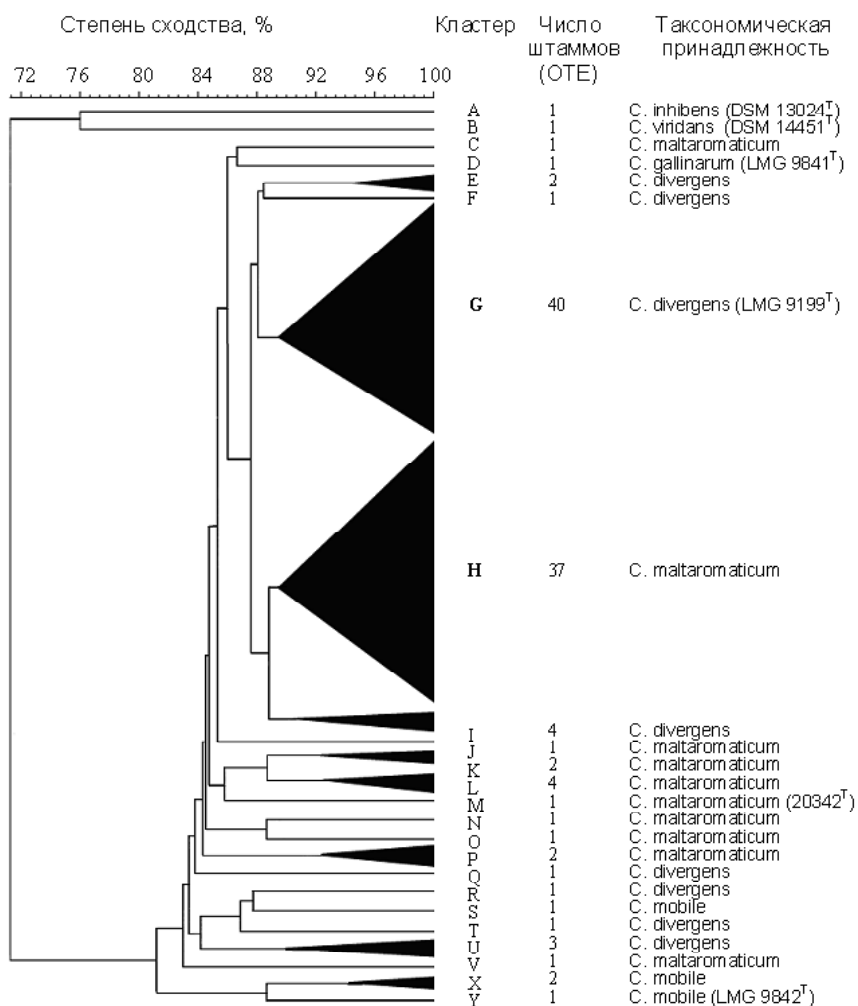
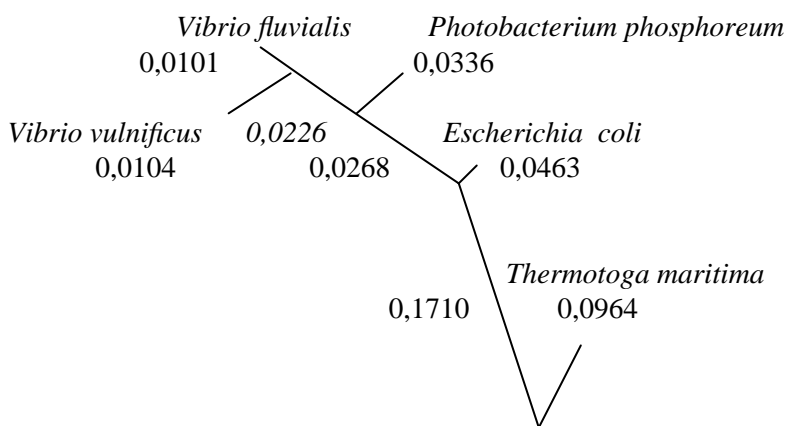
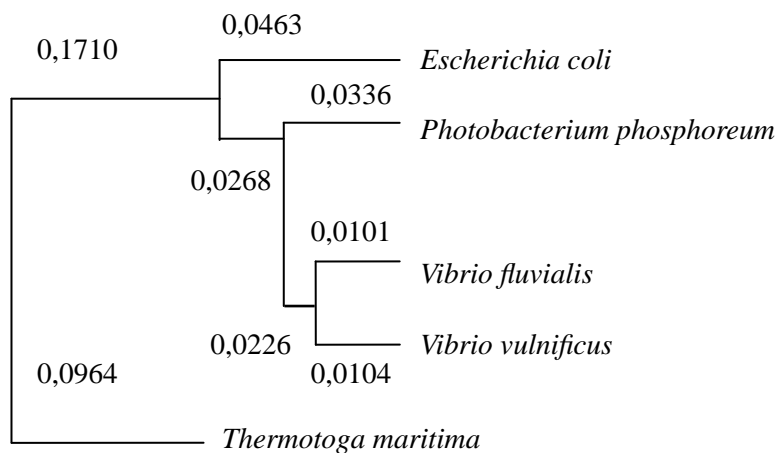


Рис. 2. Дендрограмма, показывающая связи между представителями рода *Carnobacteria*, выделенных из различных источников (по Laursen, 2005). Кластеры определены на уровне сходства 89% на основе коэффициента S_{SM} методом UPGMA



A



Б

Рис. 3. Радиальное дерево (А) и дендрограмма (Б) для пяти организмов, построенные на основании секвенс-анализа 16S рРНК (по Lengeler, 1999)

Организм	Последовательности
A	Ц Г У А Г А Ц Ц У Г А Ц
B	Ц Ц У А Г А Г Ц У Г Г Ц
C	Ц Ц А А Г А Ц Г У Г Г Ц
D	Г Ц У А Г А У Г У Г Ц Ц

Расчет E_D для $A \rightarrow B$
 E_D рассчитывается как соотношение неидентичных последовательностей между 16S рРНК двух организмов к их общему числу, т.е. $3/12 = 0,25$

Эволюционное расстояние				Откорректированное эволюционное расстояние	
E_D	A	\rightarrow	B	0,25	0,30
E_D	A	\rightarrow	C	0,33	0,41
E_D	A	\rightarrow	D	0,42	0,61
E_D	B	\rightarrow	C	0,25	0,30
E_D	B	\rightarrow	D	0,33	0,44
E_D	C	\rightarrow	D	0,33	0,44

Организм	A	B	C	D
A	0			
B	0,30	0		
C	0,44	0,30	0	
D	0,64	0,44	0,44	0

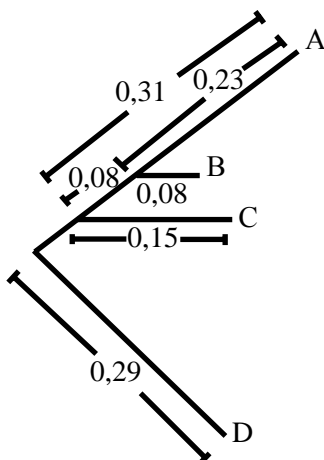


Рис. 4. Филогенетическое дерево гипотетических организмов (A, B, C, D), на основании анализа последовательностей 16S рРНК. Построено дистанционно-матричным методом (по Madigan, 2005)

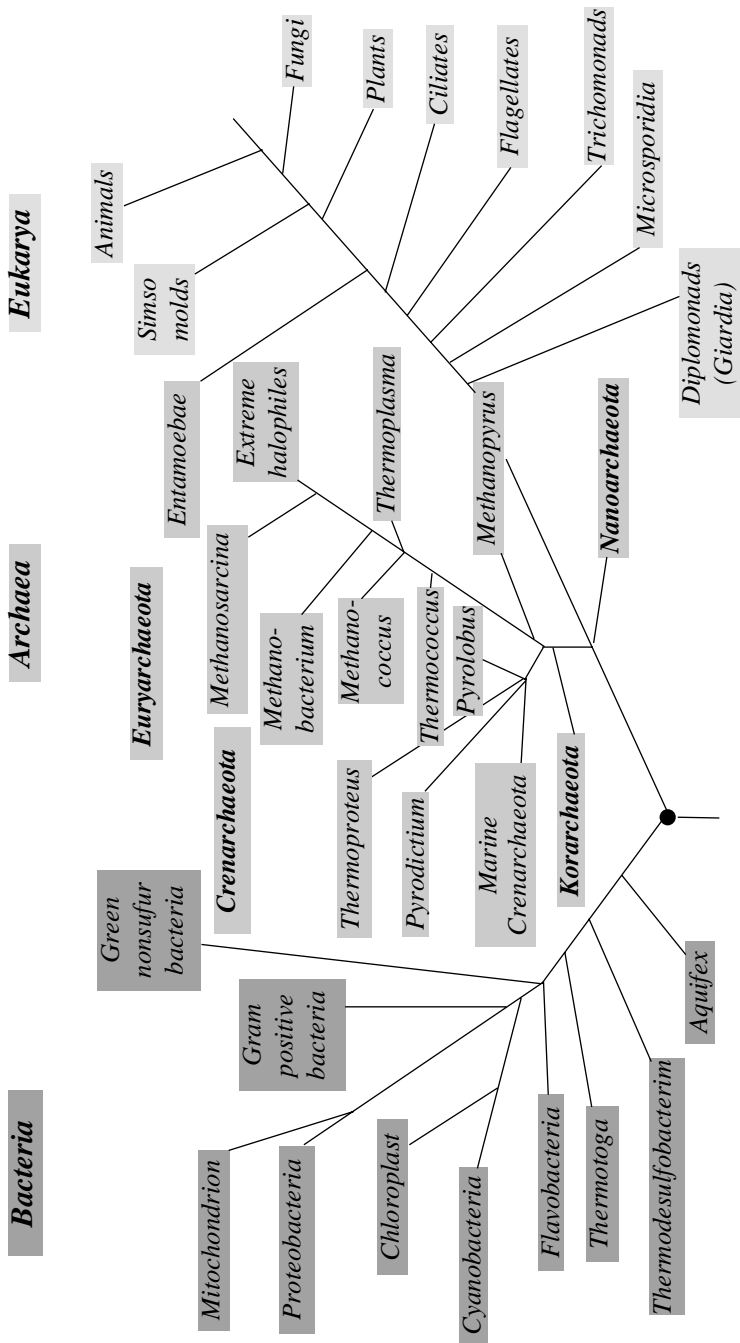


Рис. 5. Глобальное филогенетическое дерево, построенное на сравнении нуклеотидных последовательностей 16- и 18S рРНК (по Woese, 1997; Madigan, 2005)

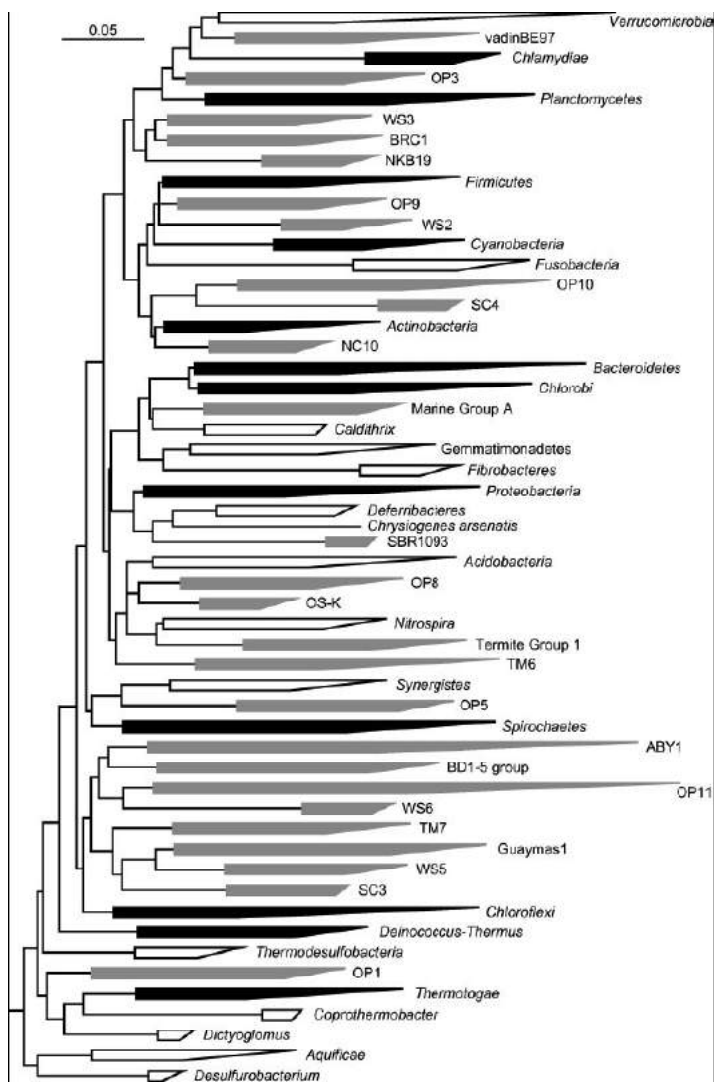


Рис. 6. Филогенетическое дерево домена *Bacteria*. Черным цветом обозначено 12 исходных фил (по Woese, 1987). Белым – 14 актуалистических новых фил и серым – 26 фантомных фил (по Rapp, 2003)

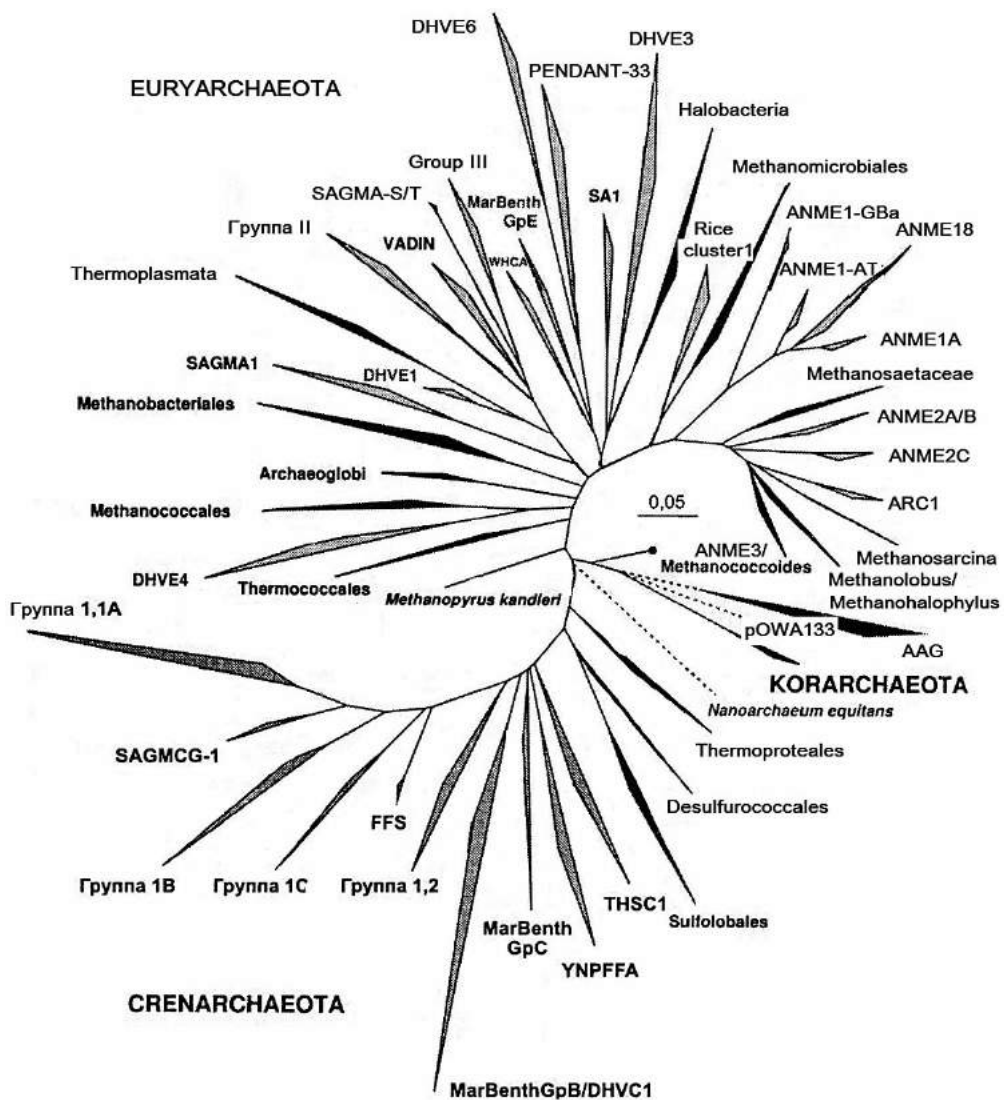


Рис. 7. Филогенетическое дерево, построенное на основе определения последовательностей 16S рРНК культивируемых и фантомных форм архей (по Scherer, 2005). Черным цветом обозначены ветви культивируемых видов. Светлым – фантомных. Величины треугольников пропорциональны числу проанализированных последовательностей

Таблица 1. Таксономические категории и число известных таксонов прокариот (по Garrity, 2005)

Категория	Суффикс	<i>Bacteria</i>	<i>Archaea</i>	Количество
Domain (Домен*)	—	1	1	2
Phyla (Фила*)	—	26	2 (3**)	31
Class (Класс)	— ia	34	9	43
Order (Порядок)	— ales	78	13	91
Family (Семейство)	— aceae	230	23	253
Genera (Род)	—	1227	79	1306
Species (Вид)	—	6740	289	7029

* – Категории «домен» и «фила» введены в 2001 году во второе издание «Руководство Берджи по систематике бактерий». Категория «домен» соответствует высшему филогенетическому мегатаксону и имеет ранг выше категории «царство». Категория «фила» соответствует эволюционной ветви филогенетического дерева бактерий и является интрадоменной категорией. Домены состоят из фил.

** – Две филы домена *Archaea*, *Nanoarchaeota* и *Thaumarchaeota* пока не имеют официального статуса.

Фантомные филы домена *Bacteria* (по Пиневичу, 2007 г.)

- OP3 – OP11 (гидротермы Йеллоустоунского парка, США);
- WS2 и WS6 (Западно-Сибирская тундра);
- OS – K (микробный мат в Йеллоустоунском источнике, США);
- Termite Group – 1 (кишечник термита *Reticulitermus speratus*);
- Marine Group A (бактериопланктон в Тихом океане);
- SC3 (почвы засушливых территорий);
- NKB19 (глубоководные илы и очистные сооружения);
- NC 10 (затопленные пещеры);
- BRC1 (рисовые поля);
- SBR1093 (очистные сооружения);
- ABY1 (планктон и илы озер);
- Guaumas 1 (термальные морские илы);
- WWE 2 (городской анаэробный отстойник);
- *Poribacteria* (морские губки) и другие.

Фантомные филы домена *Archaea*

- ANME-1 и ANME-2 – микробные маты холодных метановых сипов
- FFS – лесные почвы
- 1.1 A – морской планктон в Тихом океане, в морской губке
- 1.1 B – почвы

Таблица 2. Основные признаки доменов *Bacteria*, *Archaea* и *Eukarya*

Признак	<i>Bacteria</i>	<i>Archaea</i>	<i>Eukarya</i>
	Цитология		
Тип организации клетки	Прокариотный	Прокариотный	Эукариотный
Истинная многоклеточность	—	—	+
Квази-многоклеточность	+	+	—
Структура липидов	Сложный эфир глицерола с двумя жирными кислотами, <i>d</i> -изомер	Простой эфир глицерола с двумя молекулами фитанила, <i>l</i> -изомер	Сложный эфир глицерола с двумя жирными кислотами, <i>d</i> -изомер
Наличие стероидов	Гопаноиды	Фитанол и его производные	+
Внутриклеточные мембранные структуры	+	—	+
Органеллы в качестве производных ЦПМ	Известен пример фила <i>Planctomycetes</i>	Известен пример археон <i>Ignicoccus</i>	Эндосомы
Протеосомы	— (актинобактерий?)	+	+
Эзосомы	—	Эзосомные гомологи	+
Вакуоли	+	—	+
Включения	+	+	+
Регидный слой клеточной стенки	Муреин, белковый саккулус, S-слой	Псевдомуреин, S-слой, гетерополисахаридный слой	(Лигно) целлюлоза, хитозан

Цитоскелет Микротрубочки	Имяются гомологи тубулина с неизвестной функцией	+ ?	+
Актиновые волокна	Близкие к актину белки, определяющие форму клеток	— ?	Активный скелет, определяющий форму клеток, тип движения, фагоцитоз и т.п.
Сократительное кольцо	Из белков семейства FtsZ	Из белков семейства FtsZ	Из актиновых белков
Почкование	+	+	+
Множественное деление	+	—	—
Митоз	—	—	+
Редукционное деление	—	—	+
Подвижность	+	+	+
Клеточная дифференцировка	+	+	+
Наличие эндоспор	+	—	—
Генетика			
Хромосома(-ы)	Одна кольцевая (или линейная) хромосома или несколько хромосом	Одна кольцевая хромосома	Несколько линейных хромосом

Признак	<i>Bacteria</i>	<i>Archaea</i>	<i>Eukarya</i>
Центромеры и теломеры	+	—	+
Ядерная мембрана	Известны примеры: <i>Planctomycetes, Gemmata,</i> <i>Isophaera</i>	—	+
Интроны	+	+	+
Объединение генов в опероны	+	+	+
Мультикопийность хромосом	+	—	+
Партичность генома	+	—	+
Компактизация ДНК	Через множественное “перекручивание”	?	Через разноразмерную спирализацию при участии гистонов и конденсинов
Нуклеосомы	— ?	+	+
Начальная область репликации	Единственная	?	Множественные
Ядерные ДНК-полимеразы	Тип С	Тип В	Тип В
Разделение ДНК	Через сопряженный с ростом клеточной стенки процесс	Через сопряженный с ростом клеточной стенки процесс	С помощью митотического микротрубочкового аппарата
Плазмиды	+	+	+ ?

Мобильные генетические элементы	+	+	+	+
Половой процесс	—	—	—	+
Горизонтальный транспорт генов	+	+	+	—
Транскрипция и трансляция				
Размеры рибосом	70S	70S	70S	80S
Структура рибосомных белков	Эубактериальная	Эукариотическая	Эукариотическая	Эукариотическая
Число белков в субъединицах рибосом	21 (30S); 34 (50S)	21-28 (30S); 34-43 (50S)	21-28 (30S); 34-43 (50S)	30 (40S); 45-60 (60S)
Размеры рРНК	16S, 23S, 5S	16S, 23S, 5S	16S, 23S, 5S	18S; 28S; 5,8S; 5S
Гены рРНК	Гены 16S-, 23S- и 5S-рРНК, транскрибируются совместно, за некоторыми исключениями	Аналогично бактериям, с отклонениями	Аналогично бактериям, с отклонениями	Гены 18S-, 5,8S- и 28S-рРНК транскрибируются совместно, за исключением гена 5S-рРНК
РНК-полимеразы	Один класс (4 субъединицы)	Один класс (8-10 субъединиц)	Один класс (8-10 субъединиц)	Три класса (10-15 субъединиц)
Чувствительность к: дифтерийному токсину; хлорамфениколу; рифампицину	— + +	— — —	— — —	— — —

Признак	<i>Bacteria</i>	<i>Archaea</i>	<i>Eukarya</i>
Промоторы	— 10 (TATAAAT), — 35(TTGACA) и ва- риабельные боксы, за- висимые от различных сигма-факторов	Бокс А: TTGATE / AATA [-(24-28)]; Бокс В: пиримидин/ пурин (+1)	«TATA»-боксы для РНК-полимеразы II и другие боксы для РНК-полимераз I и III
мРНК	Нестабильная; короткий 3'-поли А-хвост	Нестабильная; короткий 3'- поли А-хвост	Стабильная; кэпированная; длинный 3'-поли А-хвост
Сайт связывания рибосом в мРНК	+	+	—
Инициаторная тРНК	Формилметиониновая	Метиониновая	Метиониновая
Структура IF4A	Асимметричная	Симметричная	Симметричная
Гомологи фактора элонгации II	EF-G	EF-2	EF-2
Фактор RF I	Бактериальный	Эукариотный	Эукариотный
Транскрипционные факторы (TFIIВ, ТВР)	—	+	+
Котрансляционное N-гликозилирование	—	+	+
Фактор RRF	+	—	—
Активаторы и репрессоры	Прокариот	Прокариот	Эукариот

Транспорт		
Цитоз	+	— +
Белки-порины	+	— +
Tat-система	+	— (+?) + (—?)
SRP-система	+ (—?)	— (+?) — (+?)
Рецепторы для SRP	Fts	Fts Y SR α и SR β
Генеральная Sec A-система	+	+ (—?) + (—?)
Фосфотрансферазная система	+	— —
Конструктивный метаболизм		
Углеродная автотрофия	+	+ —
Фиксация молекулярного азота	+	+ —
Гетеротрофия	+	+ +
Энергетический метаболизм		
Брожение	+	+ +
Дыхание	+	+ +
Истинная фототрофия	+	— +
Оксигенная фототрофия	+	— +

Признак	<i>Bacteria</i>	<i>Archaea</i>	<i>Eukarya</i>
Аноксигенная фототрофия	+	—	—
Квази-фототрофия	+	+	—
Хемолитотрофия	+	+	—
Регуляция			
Альтруизм	+	—	+
Апоптоз	+	+	+
Двухкомпонентные сигнальные системы	+	+	+
Циркадные ритмы	+	—	+
Ретинопрогеиновые фоторецепторы	+	+	+
Ориентированное движение	—	—	+
Ультраданные ритмы	+	—	+

Примечание: (+) – признак присутствует; (—) – признак не обнаружен

Таблица 3. Структура второго издания «Bergey's Manual of Systematic Bacteriology»

Таксономическое положение	Характерные представители (роды)
<p>Фила Crenarchaeota Класс Thermoprotei</p> <p>Фила Euryarchaeota Класс 1. Methanobacteria Класс 2. Methanococci</p> <p>Класс 3. Halobacteria</p> <p>Класс 4. Thermoplasmata Класс 5. Thermococci Класс 6. Archaeoglobi Класс 7. Methanopyri</p>	<p>Том 1. The Archaea and the Deeply Branching and Phototrophic Bacteria (2001 г.)</p> <p>ДОМЕН ARCHAEA</p> <p><i>Thermoproteus, Pyrobaculum, Thermofilum, Caldisphaera, Thermocladium, Stetteria, Desulfurococcus, Aeropyrum, Ignicoccus, Sulfolobus, Thermodiscus, Staphylothermus, Pyrodictium, Pyrolobus, Acidianus, Metallosphaera, Sulfurococcus, Thermosphaera, Vulkanisaeta, Caldivirga, Stygioglobus, Hyperthermus, Sulfurisphaera</i></p> <p><i>Methanobacterium, Methanosphaera, Methanobrevibacter, Methanothermobacter, Methanosarcina, Methanocaldococcus, Methanoculleus, Methanoterris, Methanofollis, Methanohalobium, Methanococcus, Methanomicrobium, Methanolobus, Methanosaeata, Methanogenium, Methanospirillum, Methanothermococcus, Methanocorpusculum, Methanolacinia, Methanosalsum, Methanohalophilus</i></p> <p><i>Halobacterium, Halococcus, Haloarcula, Halobaculum, Haloterrigena, Halorhabdus, Halorubrum, Haloferax, Halogeometricum, Natrinema, Natronobacterium, Natrionalba, Natronomonas, Natronococcus, Natronorubrum</i></p> <p><i>Thermoplasma, Picrophilus, Ferroplasma, Ferromonas</i></p> <p><i>Thermococcus, Pyrococcus, Palaeococcus</i></p> <p><i>Archaeoglobus, Ferroglobus, Geoglobus</i></p> <p><i>Methanopyrus</i></p>

Таксономическое положение	Характерные представители (роды)
<p>Фила <i>Aquificae</i> Класс <i>Aquificae</i></p>	<p>ДОМЕН ВАСТЕРИЯ <i>Aquifex, Hydrogenobacter, Calderobacterium, Desulfurobacterium, Thermocrinis</i></p>
<p>Фила <i>Thermotogae</i> Класс <i>Thermotogae</i></p>	<p><i>Thermotoga, Geotoga, Feravidobacterium, Thermosiphon, Petrotoga</i></p>
<p>Фила <i>Thermodesulfobacteria</i> Класс <i>Thermodesulfobacteria</i></p>	<p><i>Thermodesulfobacterium</i></p>
<p>Фила “<i>Deinococcus-Thermus</i>” Класс <i>Deinococci</i></p>	<p><i>Deinococcus, Thermus, Marinithermus, Vulcanithermus, Meiothermus</i></p>
<p>Фила <i>Chrysiogenetes</i> Класс <i>Chrysiogenetes</i></p>	<p><i>Chrysiogenes</i></p>
<p>Фила <i>Chloroflexi</i> Класс “<i>Chloroflexi</i>”</p>	<p><i>Chloroflexus, Herpetosiphon, Heliothrix, Oscillochloris, Chloronema</i></p>
<p>Фила <i>Thermomicrobia</i> Класс <i>Thermomicrobia</i></p>	<p><i>Thermomicrobium</i></p>
<p>Фила <i>Nitrospirae</i> Класс “<i>Nitrospira</i>”</p>	<p><i>Nitrospira, “Candidatus Magnetobacterium”, Thermodesulfovibrio, Leptospirillum</i></p>
<p>Фила <i>Deferribacteres</i> Класс <i>Deferribacteres</i></p>	<p><i>Geovibrio, Denitrovibrio, Flexistipes, Deferribacter, Synergistes</i></p>

<p>Фила Cyanobacteria Класс “Cyanobacteria”</p> <p>Фила Chlorobi Класс “Chlorobi”</p>	<p><i>Prochloron, Synecococcus, Pleurocapsa, Oscillatoria, Anabaena, Nostoc, Stigonema, Chroococcus, Stanieria, Starria, Spirulina, Lyngbya, Fischerella, Geitleria, Nodularia, Microcoleus, Cyanospira, Cyllindrospermum, Anabaenopsis, Prochlorothrix</i></p> <p><i>Chloroherpeton, Chlorobium, Anacalochloris, Pelodictyon, Prosthecochloris, Chlorobalum</i></p>
<p>Фила Proteobacteria Класс I. “Alphaproteobacteria”</p>	<p>Том 2. The Proteobacteria части A, B и C (2005 г.)</p> <p><i>Rhodospirillum, Azospirillum, Magnetospirillum, Stella, Roseococcus, Acetobacter, Gluconobacter, Rickettsia, Rhodobacter, Paracoccus, Caulobacter, Rhizobium, Bartonella, Brucella, Phyllobacterium, Devosia, Methylocystis, Beijerinckia, Seliberia, Bradyrhizobium, Hyphomicrobium, Labrys, Sinorhizobium, Methylobacterium, Anaplasma, Wolbachia, Roseobacter, Allorhizobium, Mesorhizobium, Methylosinus, Nitrobacter, Ancalomicrobium, Holospora, Ensifer, Azorhizobium, Xanthobacter, Zymomonas, Caedibacter, Tectibacter, Erythrobacter, Erythromonas, Agrobacterium, Mycoplasma, Blastobacter, Agromonas, Skermanella, Asaia, Hyphomonas, Maricaulis, Sulfotobacter, Sphingomonas, Defluviobacter, Oligotropha, Rhodoblastus, Ancylobacter, Gemmiger, Pedomicrobium, Starkeya, Rhodobium, Phaeospirillum, Rhodocista, Rhodospira, Roseospirillum, Acidiphilium, Acidisphaera, Acidocella, Craurococcus, Paracraurococcus, Orientia, Ehrlichia, Neorickettsia, Ahrensia, Amaricoccus, Antartobacter, Gemmobacter, Hirschia, Methylocella, Roseomonas,</i></p>

Таксономическое положение	Характерные представители (роды)
<p>Класс 2. “Betaproteobacteria”</p>	<p>“Citromicrobium”, Erythromicrobium, Porphyrobacter, Sandaracinobacter, Stappia, Brevundimonas, Aminobacter, Aquamicrobium, Liberibacter, Octadecabacter, Afipia, Rhodobaca, Rhodovulum, Roseibium, Roseinatronobacter, Bosea, Rosevivax, Staleya, Roseovarius, Rubrimonas, Sagittula, Blastomonas</p> <p>Burkholderia, Ralstonia, Oxalobacter, Alcaligenes, Zoogloea, Comamonas, Azospira, Thiobacillus, Methylophilus, Neisseria, Aquaspirillum, Nitrosomonas, Rhodocycclus, Azoarcus, Leptothrix, Propionibacter, Nitrosospira, Achromobacter, Simonsiella, Cupriavidus, Janthinobacterium, Delftia Sphaerotilus, Telluria, Spirillum, Acidovorax, Brachymonas, Variovorax, Methylobacillus, Formivibrio, Azovibrio, Derxia, Alysiella, Ferribacterium, Lautropia, Pandoraea, Bordetella, Polynucleobacter, Duganella, Massilia, Oligella, Pelistega, Pigmentiphaga, Kingella, Lampropedia, Polaromonas, Chromobacterium, Microvirgula, Vogesella, “Nitrovibrio”, Azonexus, Eikenella Dechloromonas, Nitrosolobus, Propionivibrio, Thermothrix, Gallionella</p>
<p>Класс 3. “Gammaproteobacteria”</p>	<p>Chromatium, Ectothiorhodospira, Nitrococcus, Erwinia, Acidithiobacillus, Buchnera, Xanthomonas, Cardiobacterium, Thiothrix, Francisella, Legionella, Leucothrix, Vibrio, Halomonas, Aeromonas, Achromatium, Beggiatoa, Thioploca, Hafnia, Thiomargarita, Oceanospirillum, Coxiella, Pseudomonas, Moraxella, Azotobacter, Escherichia, Xylella, Klebsiella, Proteus, Salmonella, Shigella, Yersinia, Haemophilus, Serratia, Shewanella, Xenorhabdus, Methylomonas, Methylococcus, Alteromonas, Lysobacter, Psychrobacter, Ferrimonas, Succinivibrio, Moritella, Photobacterium, Succinimonas, Providencia,</p>

	<p>Класс 4. “Deltaproteobacteria”</p>
<p><i>Citrobacter, Edwardsiella, Actinobacillus, Allochromatium, Lamprobacter, Serpens, Marichromatium, Nitrosococcus, Pfennigia, Thioalkalicoccus, Thiocapsa, Thiocystis, Thiolamprovum, Thiospirillum, Arhodomonas, Thioalkalivibrio, Halothiobacillus, Luteimonas, Nevskia, Rhodanobacter, Schineria, Dichelobacter, Piscirickettsia, Pragia, Methylophaga, Methylomicrobium, Methylosarcina, Methylosphaera, Neptunomonas, Carnimonas, Zymbacter, Cellvibrio, Mesophilobacter, Alishewanella, Glaciecola, Idiomarina, Microbulbifer, Oceanimonas, Ruminobacter, Cycloclasticus, Ewingella</i></p> <p><i>Desulfurella, Desulfovibrio, Desulfohalobium, Syntrophobacter, Pelobacter, Kofleria, Desulfobacter, Geobacter, Desulfuromonas, Bdellovibrio, Micavibrio, Bacteriovorax, Lawsonia, Syntrophus, Desulfothermus, Desulfosarcina, Vampirovibrio, Myxococcus, Cystobacter, Nitrospina, Polyangium, Stigmatella, Chondromyces, Nannocystis, Jahnia, Sorangium, Corallococcus, Pyxicoccus, Desulfofaba, Smithella, Bilophila, Archangium</i></p> <p><i>Campylobacter, Helicobacter, Thiovulum, Wolinella, Sulfurospirillum, Arcobacter</i></p>	<p>Класс 5. “Epsilonproteobacteria”</p>
<p>Фила Firmicutes Класс 1. Bacilli</p>	<p>Том 3. The Firmicutes (2009 г.)</p> <p><i>Bacillus, Anoxybacillus, Geobacillus, Sulfobacillus, Halobacillus, Marinibacillus, Caryophanon, Staphylococcus, Aerococcus, Pediococcus, Lactobacillus, Enterococcus, Leuconostoc, Listeria, Kurthia, Streptococcus, Gracilibacillus, Sporolactobacillus, Carnobacterium, Sporosarcina, Thermoactinomyces, Tenuibacillus, Exiguobacterium, Brochothrix, Salinicoccus, Isobaculum, Vagococcus, Allofusis, Atopobacter, Cohnella, Weissella, Lactovum, Laceyella, Seinonella, Gemella, Abiotrophia, Facklamia</i></p>

Таксономическое положение	Характерные представители (роды)
<p>Класс 2. Clostridia</p>	<p><i>Sporomusa, Anaeromusa, Dendrosporobacter, Acetonema, Gracilibacter, Terpidibacter, Clostridium, Peptostreptococcus, Eubacterium, Orenia, Veillonella, Heliobacillus, Desulfonisporea, Heliobacterium, Peptococcus, Sporohalobacter, Anaerobacter, Gelria, Sarcina, Sporobacter, Desulfitobacterium, Propionispora, Dehalobacter, Succinispira, Термоанаэробактер, Butyrivibrio, Анаэровогах, Catonella, Ammonifex, Oscillospira, Desulfotoculum, Natronincola, Alkalibacter, Lachnospira, Syntrophococcus, Dorea, Acetivibrio, Syntrophomonas, Anaeroarcus, Selenomonas, Carboxydothermus, Mahella, Cammicella, Tindallia, Oxobacter, Garciella, Heliorestis, Moryella, Syntrophothermus</i></p> <p><i>Erysipelothrix, Allobaculum, Bulleidia, Coprobacillus, Holdemania, Turicibacter, Catenibacterium, Solobacterium</i></p>
<p>Том 4. The Bacteroidetes, Spirochaetes, Mollicutes, Acidobacteria, Fibrobacteres, Fusobacteria, Dictyoglomi, Gemmatimonadetes, Lentisphaerae, Verrucomicrobia, Chlamydiae and Plantomycetes (2010 г.)</p>	
<p>Фила Bacteroidetes Класс 1. Bacteroidia</p>	<p><i>Bacteroides, Acetothermus, Marinilabilia, Rikenella, Porphyromonas, Dysgonomonas, Proteiniphilum, Prevotella, Xylanibacter, Acetofilamentum, Anaerorhabdus, Alistipes, Alkaliflexus, Barnesiella, Petrimonas, Tannerella, Anaerophaga, Paludibacter, Acetomicrobium</i></p>

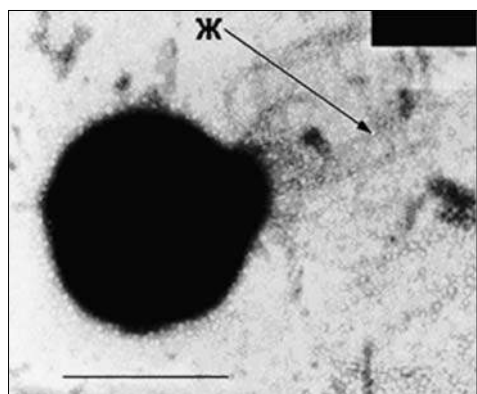
<p>Класс 2. Flavobacteriia</p>	<p><i>Flavobacterium, Algibacter, Cellulophaga, Elizabethkingia, Formosa, Kordia, Mesonia, Polaribacter, Psychroflexus, Subsaxibacter, Winogradskyella, Zobellia, Owenweeksia, Blattabacterium, Cryomorpha, Fluviicola, Aequorivita, Bizionia, Cloacibacterium, Costertonia, Dokdonia, Empedobacter, Epilithonimonas, Flaviramulus, Gelidibacter, Gillisia, Krokinobacter, Lacinutrix, Lutibacter, Maribacter, Mariniflexile, Nonlabens, Olleya, Persicivirga, Psychroserpens, Sandarakinotalea, Sedimnicola, Lishizhenia, Stenothermobacter, Ulvibacter, Vitellibacter, Wautersiella, Zhouia, Brumimicrobium, Yeosuana, Bergeyella, Coenonia, Kaistella, Robiginitalea, Sejongia, Tenacibaculum</i></p>
<p>Класс 3. Sphingobacteriia</p>	<p><i>Sphingobacterium, Pedobacter, Chitinophaga, Saprospira, Lewinella, Terrimonas, Haliscomenobacter, Aureispira</i></p>
<p>Класс 4. Cytophagia</p>	<p><i>Cytophaga, Arcicella, Flexibacter, Larkinella, Meniscus, Spirosoma, Sporocytophaga, Cyclobacterium, Rhodonellum, Flammeovirga, Flexithrix, Persicobacter, Algoriphagus, Dyadobacter, Effluviibacter, Enticicia, Leadbetterella, Microscilla, Reichenbachiiella, Pontibacter, Runella, Aquiflexum, Belliella, Fabibacter, Flectobacillus</i></p>
<p>Фила Spirochaetes Класс Spirochaetia</p>	<p><i>Spirochaeta, Borrelia, Treponema, Leptospira, Brevinema, Cristispira, Brachyspira, Leptonema, Turneriella</i></p>
<p>Фила Tenericutes Класс Mollicutes</p>	<p><i>Mycoplasma, Ureaplasma, Spiroplasma, Acholeplasma, Anaeroplasmata, Mesoplasma, Asteroleplasma, Eperythrozoon, Haemobartonella, Entomoplasma, "Phytoplasma"</i></p>

Таксономическое положение	Характерные представители (роды)
Фила Acidobacteria Класс 1. Acidobacteria	<i>Acidobacterium, Edaphobacter, Terriglobus</i>
Класс 2. Holophagae	<i>Geothrix, Holophaga, Acanthopleuribacter</i>
Фила “Fibrobacteres” Класс Fibrobacteria	<i>Fibrobacter</i>
Фила “Fusobacteria” Класс Fusobacteria	<i>Fusobacterium, Cetobacterium, Ilyobacter, Leptotrichia, Propionigenium, Sebadella, Sneathia, Streptobacillus,</i>
Фила Dictyoglomi Класс Dictyoglomia	<i>Dictyoglomus</i>
Фила Gemmatimonadetes Класс Gemmatimonadetes	<i>Gemmatimonas</i>
Фила Lentisphaerae Класс Lentisphaeria	<i>Lentisphaera, Victivallis</i>
Фила Verrucomicrobia Класс 1. Verrucomicrobiae	<i>Verrucomicrobium, Prostheco bacter, Akkermansia, Rubritalea</i>
Класс 2. Opitutae	<i>Opitutus, Alterococcus, Puniceicoccus, Cerasicoccus, Coraliomargarita, Pelagicoccus</i>

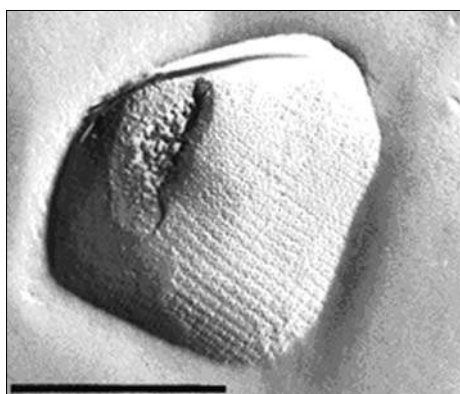
<p>Класс 3. Spartobacteria</p>	<p><i>Chthoniobacter</i>, “<i>Candidatus Xiphinematobacter</i>”</p>
<p>Фила “Chlamydiae” Класс Chlamydia</p> <p>Фила Planctomycetes Класс Planctomycetia</p>	<p><i>Chlamydia</i>, <i>Parachlamydia</i>, <i>Criblamydia</i>, <i>Neochlamydia</i>, “<i>Candidatus Fritschea</i>”, <i>Waddlia</i>, <i>Simkania</i>, “<i>Candidatus Clavichlamydia</i>”, “<i>Candidatus Piscichlamydia</i>”, <i>Protochlamydia</i>, <i>Rabdochlamydia</i></p> <p><i>Planctomyces</i>, <i>Gemmata</i>, <i>Isosphaera</i>, <i>Pirellula</i>, <i>Blastopirellula</i>, <i>Schlesneria</i>, <i>Singulisphaera</i>, <i>Rhodopirellula</i>, “<i>Candidatus Brocadia</i>”, “<i>Candidatus Scalindua</i>”</p>
<p>Фила Actinobacteria (по первому изданию)</p> <p>Класс Actinobacteria</p>	<p>Том 5. The Actinobacteria (2012г., в печати)</p> <p><i>Actinomyces</i>, <i>Micrococcus</i>, <i>Arthrobacter</i>, <i>Bifidobacterium</i>, <i>Streptomyces</i>, <i>Kitasatoa</i>, <i>Mycobacterium</i>, <i>Nocardia</i>, <i>Thermomonospora</i>, <i>Frankia</i>, <i>Sporichthya</i>, <i>Actinotadura</i>, <i>Propionibacterium</i>, <i>Actinoplanes</i>, <i>Micromonospora</i>, <i>Brevibacterium</i>, <i>Caseobacter</i>, <i>Rhodococcus</i>, <i>Clavibacter</i>, <i>Geodermatophilus</i>, <i>Corynebacterium</i>, <i>Oerskovia</i>, <i>Chaimia</i>, <i>Streptosporangium</i>, <i>Dactylosporangium</i>, <i>Actinopolyspora</i>, <i>Rothia</i>, <i>Hongia</i>, <i>Kribbella</i>, <i>Intrasporangium</i>, <i>Janibacter</i>, <i>Jonesia</i>, <i>Curtobacterium</i>, <i>Citricoccus</i>, <i>Renibacterium</i>, <i>Promicromonospora</i>, <i>Amorphosporangium</i>, <i>Ampullariella</i>, <i>Verrucosipora</i>, <i>Yania</i>, <i>Virgisporangium</i>, <i>Propioniferax</i>, <i>Pseudoamycolata</i>, <i>Saccharomonospora</i>, <i>Nocardioopsis</i>, <i>Kibdelosporangium</i>, <i>Streptovericillium</i>, <i>Kitasatospora</i>, <i>Herbidospora</i>, <i>Microbispora</i>, <i>Planomonospora</i>, <i>Nonomuraea</i>, <i>Exellospora</i>, <i>Gardnerella</i>, <i>Collinella</i>, <i>Conexibacter</i>, <i>Rubrobacter</i>, <i>Solirubrobacter</i>, <i>Sphaerobacter</i>, <i>Cryptobacterium</i>, <i>Saccharopolyspora</i></p>

Таблица 4. Характеристика некоторых свойств термофильных и гипертермофильных представителей филои *Euryarchaeota*

Род	Форма и размеры клеток, мкм	ДНК, мол., % Г+Ц	Т °С, Min-Opt-Max	pH _{opt}
<i>Thermococcus</i>	Кокки, 0,5-0,8; одиночные или в парах; некоторые виды образуют отростки	37-57	70-98-100	6,0-8,0
<i>Pyrococcus</i>	Кокки, 0,8×2,5; одиночные или в парах	38	70 - 100-103-106	7,0
<i>Palaeococcus</i>	Неправильные кокки, 0,6-1,5; одиночные или в парах	42,5-53	60-83-88	6,0
<i>Archaeoglobus</i>	От сферы до дисковидной формы, 0,3×1,0	46	65-83-95	7,0
<i>Ferroglobus</i>	Неправильные кокки, 0,7-1,3	45	65-85-95	7,0
<i>Geoglobus</i>	Дольчатые кокки, 0,3-0,5; одиночные или в парах	58,7	65-88-90	7,0
<i>Methanopyrus</i>	Палочки, 0,5×2,0-14,0; в цепочках от 10 до 70 клеток	60	85 - 98-100 -113	6,0

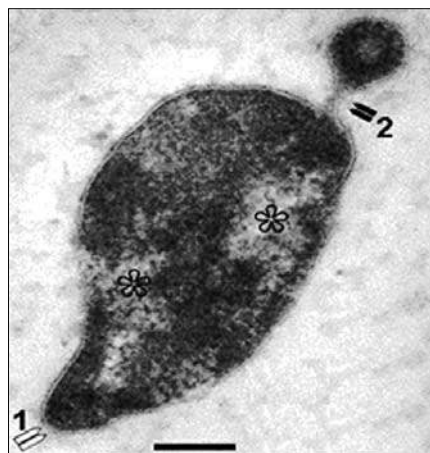


А

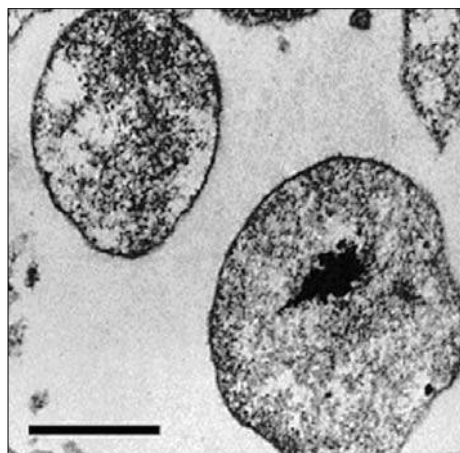


Б

Рис. 8. Термофильные эуриархеи (фила *Euryarchaeota*): А – *Thermococcus gamma-tolerans*. Видны полярные жгутики (Ж) (по Jolivet, 2003); Б – *Ferroglobus placidus* (по Hafenbradl, 1996). Шкала: А – 1 мкм, Б – 0,5 мкм. Электронная микрофотография



А



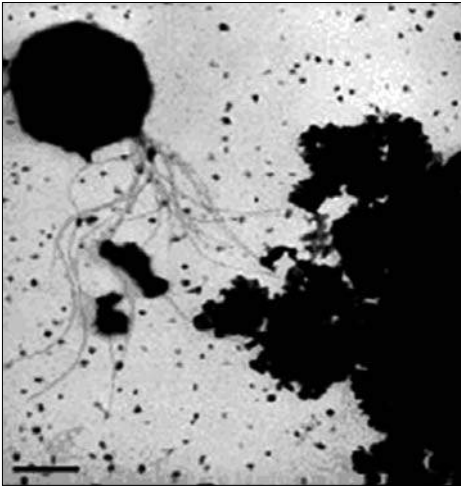
Б

Рис. 9. Тонкий срез клеток архей, не имеющих клеточной стенки: А – *Ferroplasma acidiphilum*. 1 – начало процесса почкования; 2 – отделение дочерней клетки от материнской (по Golyshina, 2000); Б – *Thermoplasma acidophilum* (по Prescott, 2002). Шкала: А, Б – 0,5 мкм. Электронная микрофотография

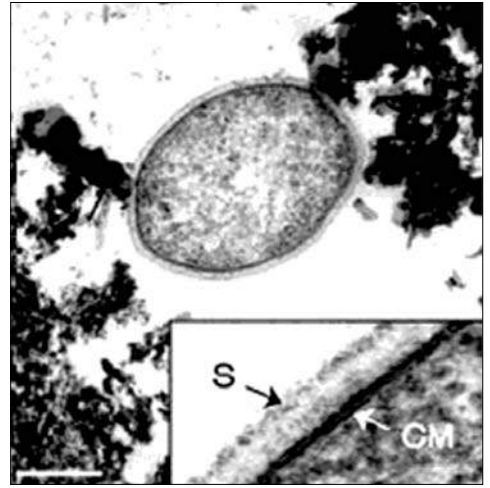
Таблица 5. Характеристика некоторых термофильных и гипертермофильных представителей филой *Crenarchaeota*

Род	Форма и размеры клеток, мкм	ДНК, мол., % Г+Ц	Т °С, Min-Opt-Max	pH _{опт}
<i>Vulcanisaeta</i>	Палочки, 0,4-0,6×3; прямые или искривленные, иногда ветвящиеся	44-46	85-90-99	4,0
<i>Thermoproteus</i>	Палочки, 0,4×1-100	60	60-88-96	6,0
<i>Pyrobaculum</i>	Палочки, 0,5-1,5×8-20; одиночные, либо в V-, X- и плотообразных агрегатах	46	74-100-104	6,0
<i>Thermofilum</i>	Тонкие нитевидные палочки 0,15-0,35×1,0 и более 100	57	70-88-95	5,5
<i>Aeropyrum</i>	Кокки; неправильные кокки, 0,8-1,0	67	70-95-100	7,0
<i>Stetteria</i>	Кокки, 0,5-1,5	65	68-95-102	6,0
<i>Ignicoccus</i>	Неправильные кокки, 1-3	41-45	70-90-98	5,8
<i>Staphylothermus</i>	Кокки, 0,5-1,5; одиночные, в цепочках или агрегатах	35	65-92-98	6,0-7,0
<i>Desulfurococcus</i>	Сферы или полусферы, 0,2-5,0	51	70-85-95	6,0

<i>Thermodiscus</i>	Блюдце- или дискообразные клетки, 0,2×0,3-3,0	49	75-90-98	5,5
<i>Pyrodictium</i>	Плоские диски, 0,2-0,3×2,5; заключены в сеть фибрилл	62	82-105-110	6,0
<i>Pyrolobus</i>	Дольчатые кокки, 1,0-2,0	53	90-105-113	5,5
<i>Hyperthermus</i>	Неправильные кокки, 1,2-1,5; одиночные, в парах или скоплениях из нескольких сотен клеток	56	95-106-108	6,0
<i>Sulfolobus</i>	Дольчатые сферы, 0,8-2,0	37	55 - 75-85 - 95	2,0-3,0
<i>Metallosphaera</i>	Кокки, 0,8-1,2; иногда в агрегатах	45	50-75-80	1,0-4,5
<i>Acidianus</i>	Дольчатые сферы, 1,0-2,0	31	65 - 85-90 - 96	2,0
<i>Sulfurisphaera</i>	Сферы, 1,2-1,5	33	63-84-92	2,0
<i>Stygiolobus</i>	Дольчатые сферы, 1,3-1,5	38	57-80-89	3,0



А



Б

Рис. 10. Железовосстанавливающий экстремально-термофильный кренархеон «*Candidatus Geogemma barosii 121*», имеющий верхний температурный предел роста 121° С (по Kashefi, 2003): А – негативно окрашенная клетка; Б – ультратонкий срез клетки: S – S-слой; CM – плазматическая мембрана

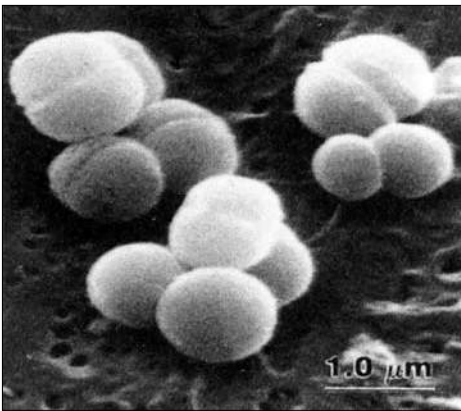


Рис. 11. Агрегаты клеток кренархеона *Staphylothermus marinus*. (по Woone, 2001). Электронная микрофотография



Рис. 12. Клетка кренархеи *Metallosphaera sedula* со жгутиком (по Woone, 2001). Шкала 1 . Электронная микрофотография

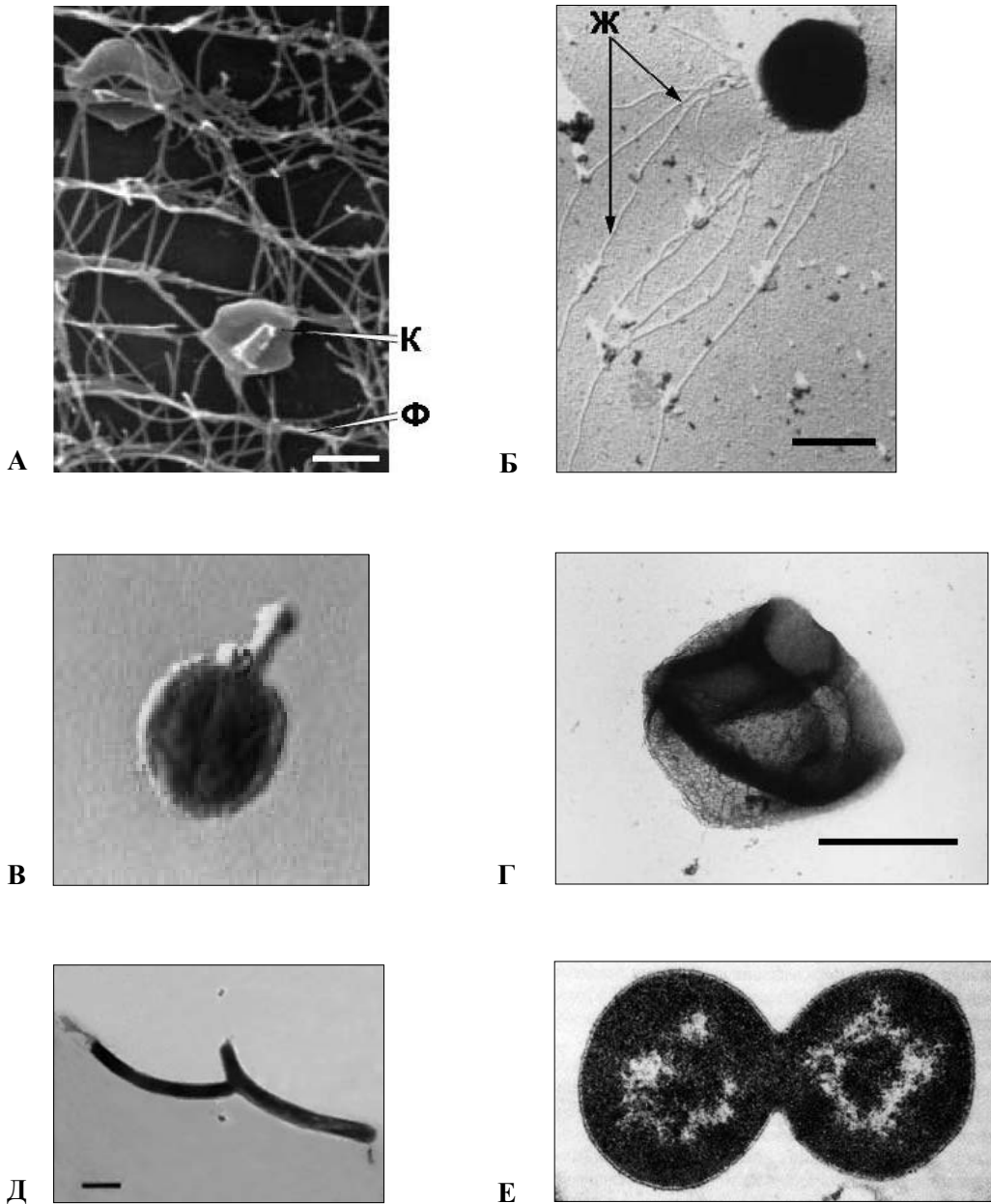
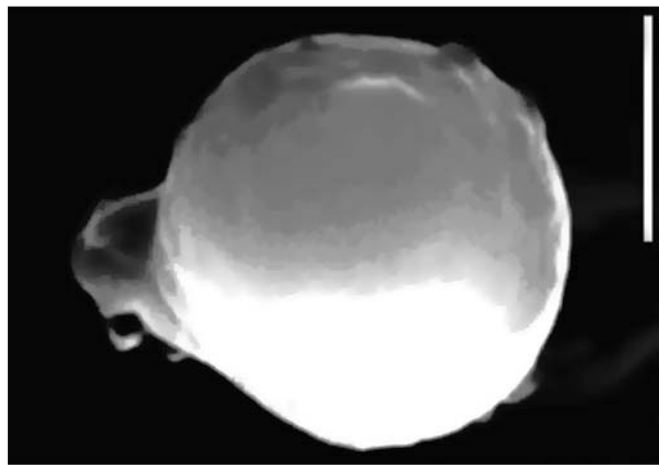
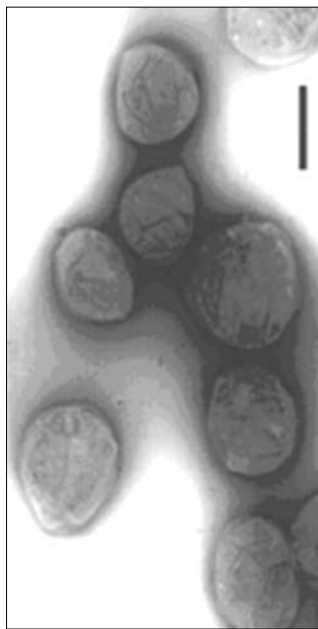


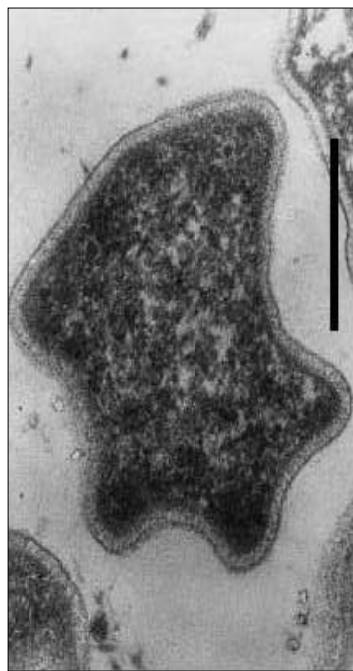
Рис. 13. Фи́ла Crenarchaeota: А – *Pyrodictium abyssi*. Клетки в форме дисков (К) заключены в сеть из фибрилл (Φ) (по Stetter, 1985); Б – *Ignicoccus islandicus*. Ж – жгутики (по Huber, 2002); В – клетка *Stetteria hydrogenophila* с простекой (по Jochimsen, 1997); Г – *Aeropyrum pernix* (по Sako, 1996); Д – ветвящаяся клетка *Vulcanisaeta distributa* (по Itoh, 2002); Е – тонкий срез диплоидной формы *Thermococcus celer* (по Woone, 2001). Шкала: А, Б, Г, Д – 1 мкм



А



Б



В

Рис. 14. Экстремально кислотофильные кренархеи (фила *Stenarchaeota*): А – *Sulfolobus yangmingensis* (по Jan, 1999); Б – *Sulfolobus ohwakiensis* (по Kurosawa, 1998); В – тонкий срез клетки *Acidilobus acetatus* (по Prokofeva, 2000). Шкала: А, В – 1 мкм, Б – 0,5 мкм. Электронная микрофотография

Таблица 6. Энергетодиающие реакции некоторых термофильных и гипертермофильных архей

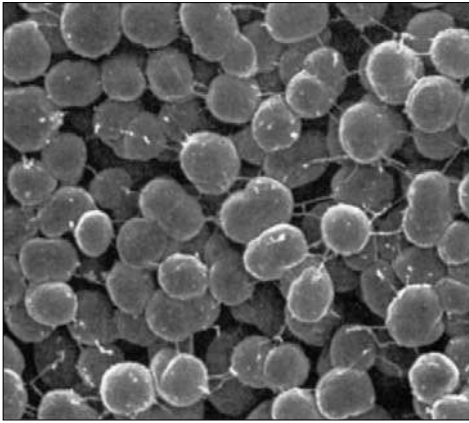
Тип питания	Энергетодиающая реакция	Примеры
Хемоорганотрофы		
Анаэробное дыхание	Органическое вещество + S ⁰ → H ₂ S + CO ₂	<i>Thermoproteus, Desulfurococcus, Thermofilum, Pyrococcus, Thermodiscus, Pyrobaculum, Thermococcus</i>
	Органическое вещество + SO ₄ ²⁻ → H ₂ S + CO ₂	<i>Archaeoglobus</i>
	Органическое вещество + NO ₃ ⁻ → N ₂ + CO ₂	<i>Pyrobaculum</i>
Аэробное дыхание	Органическое вещество + O ₂ → H ₂ O + CO ₂	<i>Sulfobolus, Aeropyrum</i>
Брожение	Органическое вещество → CO ₂ , H ₂ , а также, в зависимости от рода: изовалерат, изобутират, бутанол, ацетат, фенилацетат и др.	<i>Pyrodicticum, Pyrococcus, Thermoproteus, Thermosphaera, Desulfurococcus, Staphylothermus, Thermococcus</i>
Хемолитотрофы		
Анаэробное дыхание	H ₂ + S ⁰ → H ₂ S	<i>Thermoproteus, Stygiolobus, Acidianus, Pyrodicticum, Desulfurococcus, Thermofilum, Archaeoglobus</i>
	H ₂ + NO ₃ ⁻ + H ⁺ → NH ₄ ⁺ + 2H ₂ O + OH ⁻	<i>Pyrolobus</i>
	H ₂ + NO ₃ ⁻ → NO ₂ ⁻ + H ₂ O	<i>Pyrobaculum</i>
	H ₂ + 2Fe ³⁺ → 2Fe ²⁺ + 2H ⁺	<i>Pyrobaculum, Pyrodicticum, Sulfobolus, Thermococcus, Archaeoglobus, Acidianus</i>
	H ₂ + SO ₄ ²⁻ + 2H ⁺ → 4H ₂ O + H ₂ S	<i>Archaeoglobus</i>
	2FeCO ₃ + NO ₃ ⁻ + 6H ₂ O → 2Fe(OH) ₃ + NO ₂ ⁻ + 2H ₂ CO ₃ + 2H ⁺ + H ₂ O	<i>Ferroglobus</i>

Тип питания	Энергодоящая реакция	Примеры
Аэробное дыхание	$2\text{H}_2 + \text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O}$	<i>Acidianus, Sulfolobus, Pyrobaculum, Pyrolobus, Aeropyrum, Metallosphaera Sulfolobus, Acidianus, Metallosphaera Sulfolobus, Acidianus, Metallosphaera</i>
	$2\text{S}^0 + 3\text{O}_2 + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_2\text{SO}_4$	
	$2\text{FeS}_2 + 7\text{O}_2 + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 2\text{FeSO}_4 + 2\text{H}_2\text{SO}_4$	
	$\text{S}_2\text{O}_3^{2-} + \text{H}_2\text{O} + \text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{SO}_4$	<i>Sulfolobus, Pyrolobus</i>

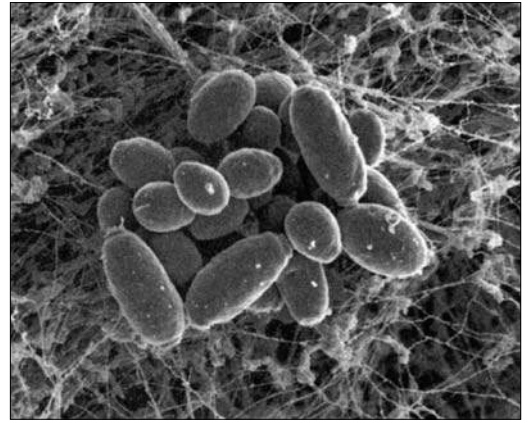
Таблица 7. Характеристика некоторых экстремально-галофильных архей

Род	Морфология	ДНК, мол., % Г+Ц	Экологические ниши	Опт. конц. NaCl, М	Опт. конц. Mg, М
<i>Halobacterium</i>	Палочки, диски	66-71	Соленая рыба, высолённые кожи, гипер-солёные озера	2,0-4,5	0,01-1,0
<i>Halorubrum</i>	Палочки, иногда плеоморфные	63-71	Мёртвое море, солёварни, солёные раз-работки. Некоторые растут при темпе-ратуре 4°C в озерах Арктики. Встре-чаются алкалофилы (рН _{опт} 9,5)	2,0-4,0	0,1-0,5
<i>Halorarcula</i>	Неправиль-ные диски, треугольники, прямоугольники, квадраты	63-65	Долина смерти, солёварни, морские осадки	3,0-4,0	0,005

<i>Halobaculum</i>	Палочки	70	Мертвое море	1,5-2,5	0,1-0,5
<i>Halococcus</i>	Кокки	59-66	Соленая рыба, солеварни	3,5-4,5	0,0005
<i>Haloferax</i>	Чашевидной формы или неправильные диски	59-66	Мертвое море, морские солеварни в Испании и Калифорнии	1,7-4,3	0,01-0,04
<i>Halorhabdus</i>	Плеоморфные палочки и кокки	64	Осадки Великого Соленого озера	4,6	0,05
<i>Haloterrigena</i>	Палочки, кокки	59-63	Соленое озеро, Китай; солнечные солеварни. Алкалофилы (рН _{опт} 9,5)	3,0-3,5	0,0005
<i>Halogeometricum</i>	Квадраты	59	Мертвое море	3,0-4,0	0,005
<i>Natronobacterium</i>	Палочки	64	Содовые озера Африки	3,0-4,0	0
<i>Natranococcus</i>	Кокки	63-65	Содовое озеро Магади	3,4-4,0	0,0005
<i>Natronomonas</i>	Палочки	64	Содовые озера Африки	3,0-4,0	0

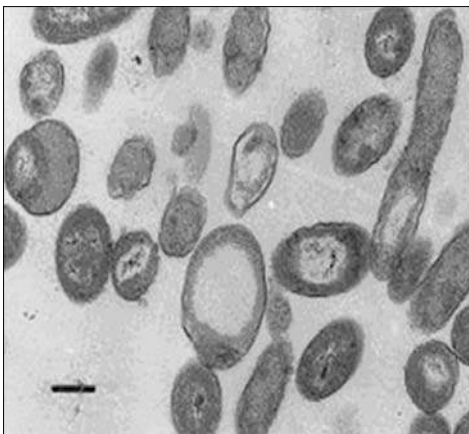


А

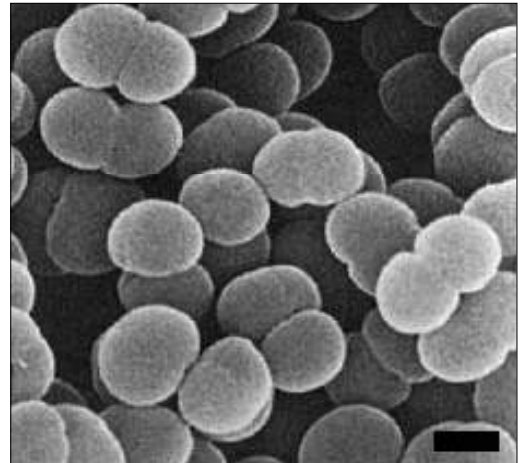


Б

Рис. 15. Экстремально галофильные археи (по Вооне, 2001): А – *Natronococcus occultus*; Б – *Natronobacterium gregori*. Сканирующая электронная микрофотография

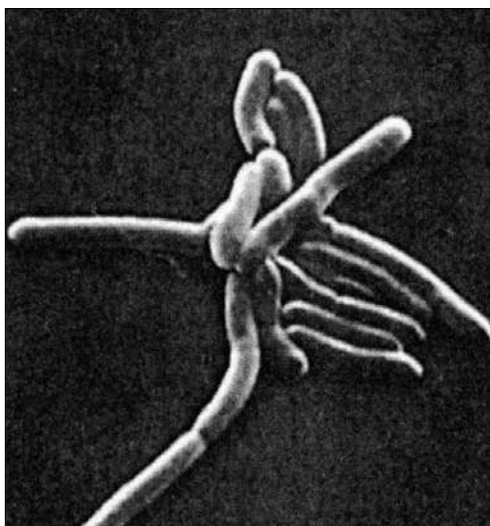


А

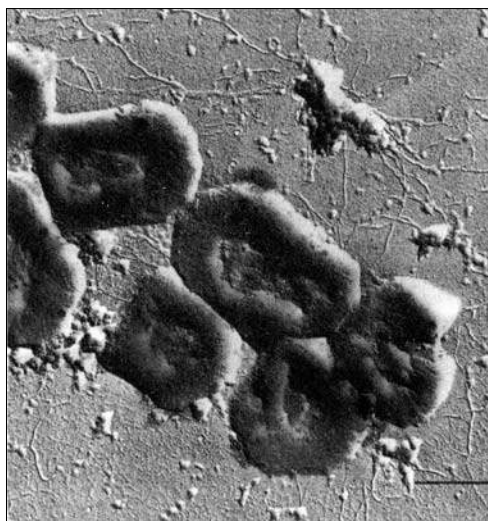


Б

Рис. 16. Экстремально галофильные археи: А – тонкий срез полиморфных клеток *Halorhabdus utahensis* (по Waino, 2000); Б – *Halococcus morrhuae* (по Prescott, 2002). Шкала: А, Б – 1 мкм. Электронная микрофотография

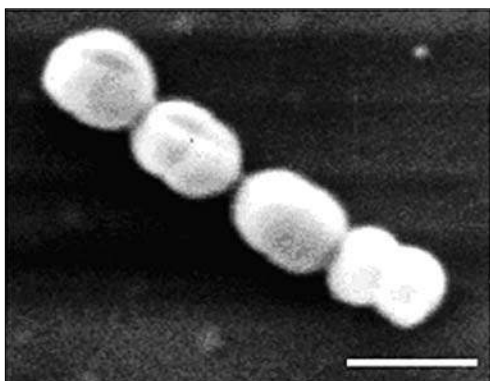


А

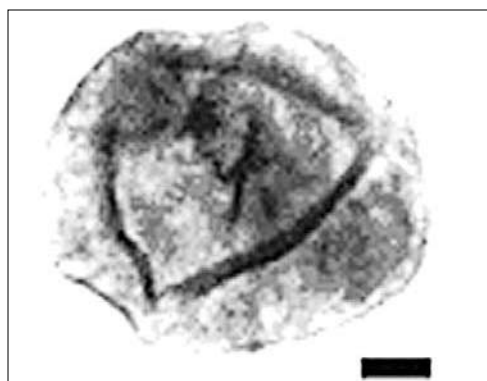


Б

Рис. 17. Метаноархеи (по Воопе, 2001): А – *Methanobrevibacter ruminantium*; Б – *Methanoplanus limicola*. Сканирующая электронная микрофотография



А



Б

Рис. 18. Метаноархеи: А – *Methanobrevibacter acididurans* (по Savant, 2002); Б – *Methanocalculus taiwanensis* (по Lai, 2002). Шкала: А, Б – 1 мкм. Электронная микрофотография

Таблица 8. Образование метана из различных субстратов метаноархеями

Реакция	Субстраты метаногенеза	$\Delta G^{o'}$, кДж/моль CH_4
$4\text{H}_2 + \text{CO}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$	Диоксид углерода, водород	-135,6
$4\text{HCOO}^- + 4\text{H}^+ \rightarrow \text{CH}_4 + 3\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$	Формиат	-145
$4\text{CO} + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{CH}_4 + 3\text{CO}_2$	Монооксид углерода	- 211, 0
$2\text{CH}_3\text{CH}_2\text{OH} + \text{CO}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + 2\text{CH}_3\text{COO}^- + 2\text{H}^+$	Этанол	-112
$4\text{CH}_3\text{CHONCH}_3 + \text{CO}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + 4\text{CH}_3\text{COCH}_3 + 2\text{H}_2\text{O}$	2-Пропанол	-32
$4\text{CH}_3\text{OH} \rightarrow 3\text{CH}_4 + \text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$	Метанол	-104
$\text{H}_2 + \text{CH}_3\text{OH} \rightarrow \text{CH}_4 + \text{H}_2\text{O}$	Метанол	-112
$4\text{CH}_3\text{NH}_2 + 2\text{H}_2\text{O} + 4\text{H}^+ \rightarrow 3\text{CH}_4 + \text{CO}_2 + 4\text{NH}_4^+$	Метиламин	-75
$2(\text{CH}_3)_2\text{NH}_2^+ + 2\text{H}_2\text{O} + 2\text{H}^+ \rightarrow 3\text{CH}_4 + \text{CO}_2 + 2\text{NH}_4^+$	Диметиламин	-73
$4(\text{CH}_3)_3\text{NH}^+ + 6\text{H}_2\text{O} + 4\text{H}^+ \rightarrow 9\text{CH}_4 + 3\text{CO}_2 + 4\text{NH}_4^+$	Триметиламин	-76
$2(\text{CH}_3)_2\text{SH} + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 3\text{CH}_4 + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{S}$	Диметил-сульфид	-73,8
$(\text{CH}_3)_2\text{S} + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{CH}_4 + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{S}$	Метилмеркаптан	НД
$\text{CH}_3\text{COO}^- + \text{H}^+ \rightarrow \text{CH}_4 + \text{CO}_2$	Ацетат	-36
$\text{CH}_3\text{COCOO}^- + \text{H}^+ + 0,5\text{H}_2\text{O} \rightarrow 1,25\text{CH}_4 + 1,75\text{CO}_2$	Пируват	-96

НД – нет данных. Донорами электронов для восстановления CO_2 до CH_4 могут быть: циклопентанол, 1-пропанол, 2-бутанол (р.р. *Methanospirillum*, *Methanogenium* и др.)

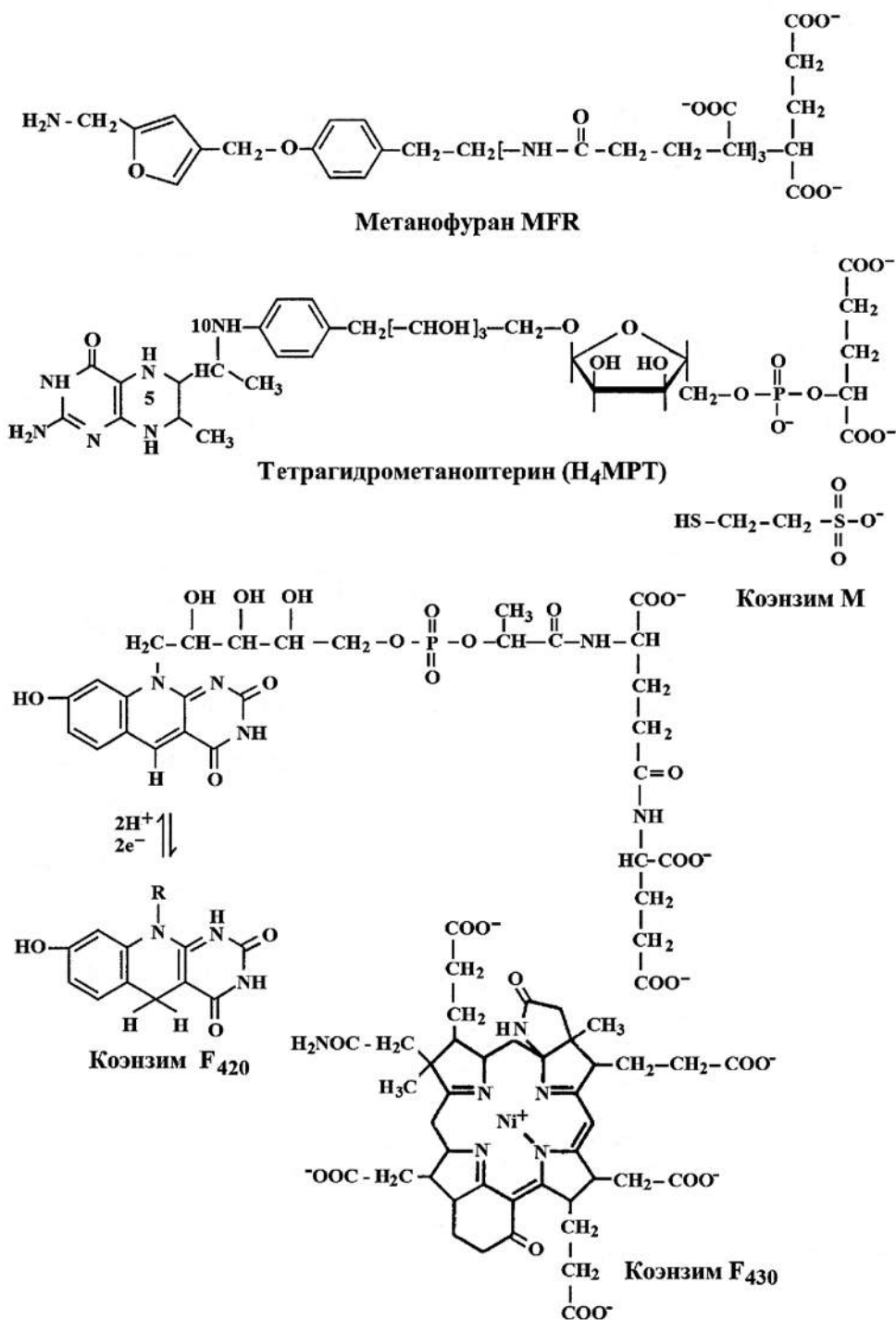


Рис. 19. Кофакторы метаноархей, которые участвуют в метаногенезе

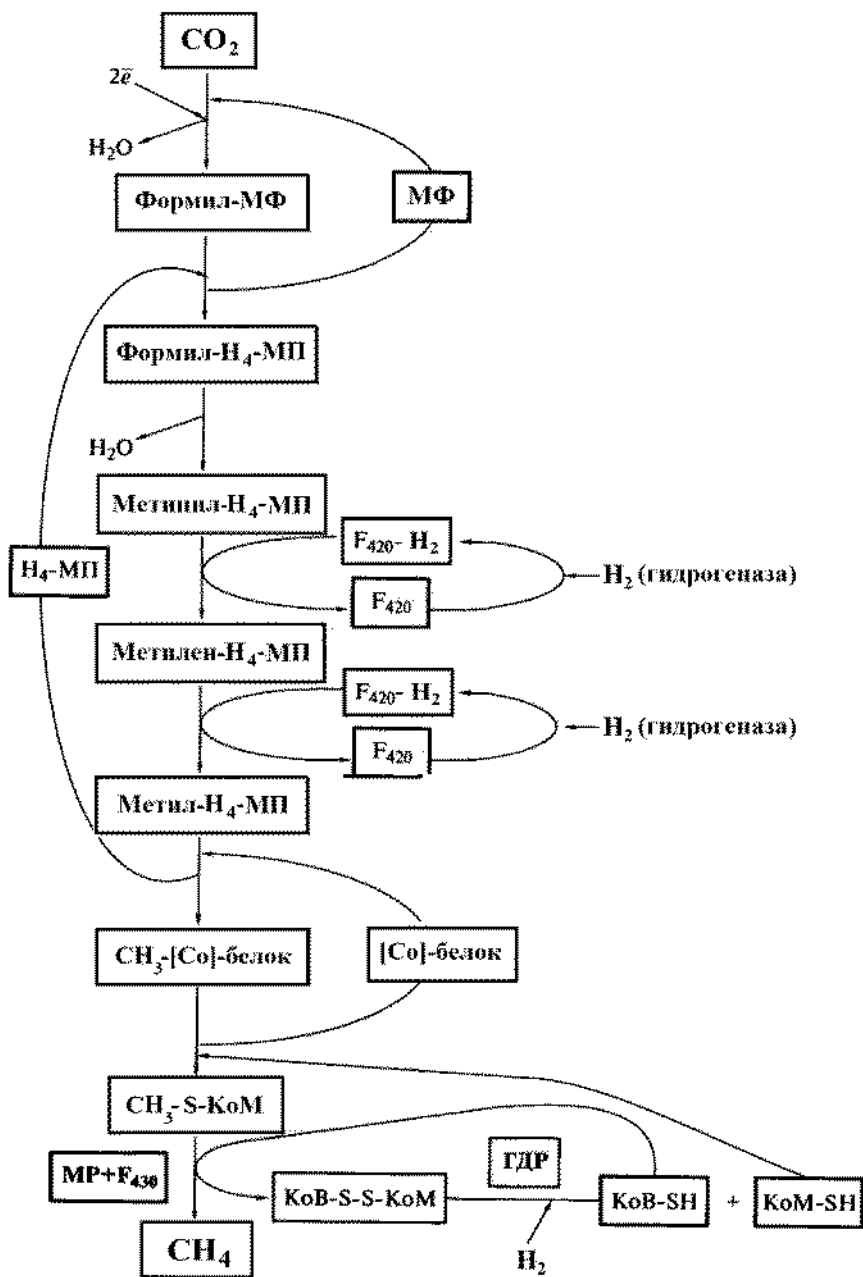


Рис. 20. Автотрофный метаногенез при росте метаноархей на H_2/CO_2 (по Нетрусову, 2009). МФ – метанофуран; H_4 МП – тетрагидрометаноптерин; МП – метаноптерин; МР – метилредуктаза; CoB-SH – коэнзим В; GTP – гетеродисульфидредуктаза; CoM-SH – коэнзим М

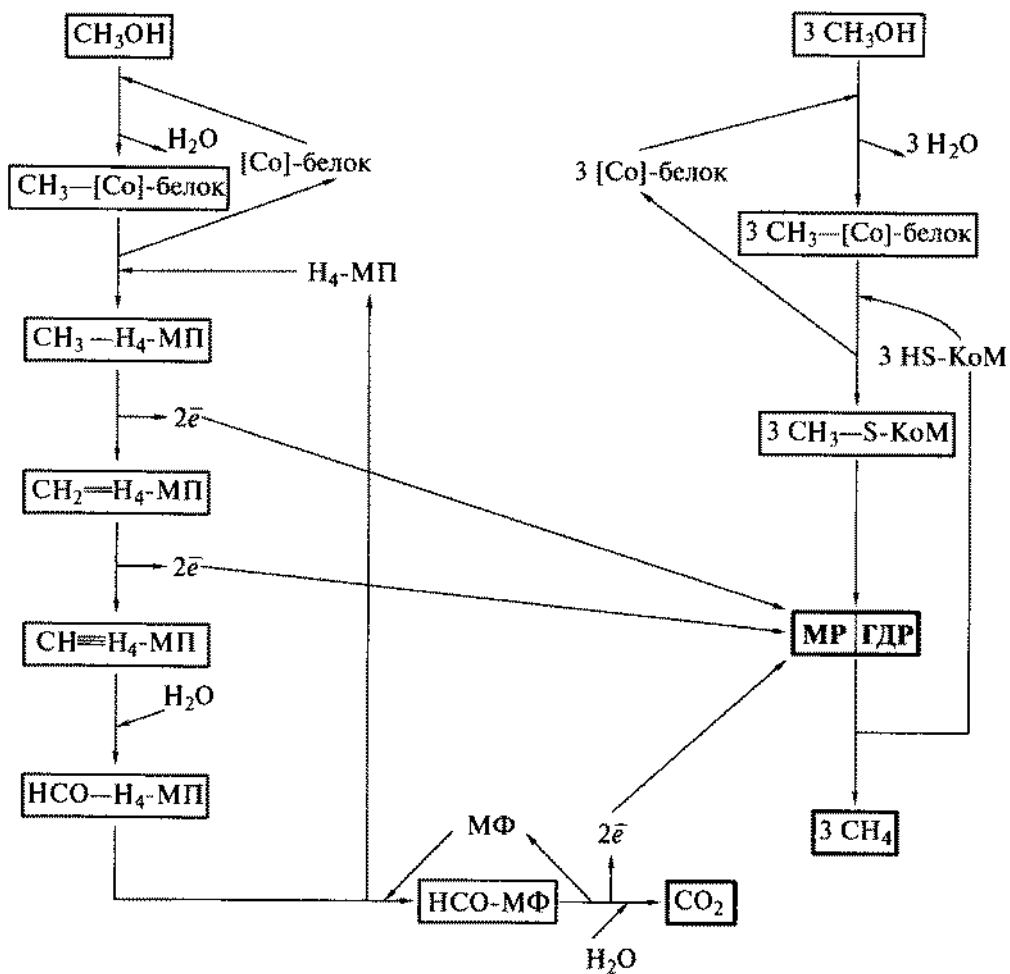


Рис. 21. Гетеротрофный путь метаногенеза при росте метаноархей на метаноле (CH_3OH) (по Нетрусову, 2009). МФ – метанофуран; $\text{H}_4\text{-МП}$ – тетрагидрометаноптерин; МР – метилредуктаза; ГДР – гетеродисульфидредуктаза; КоМ-SH – коэнзим М

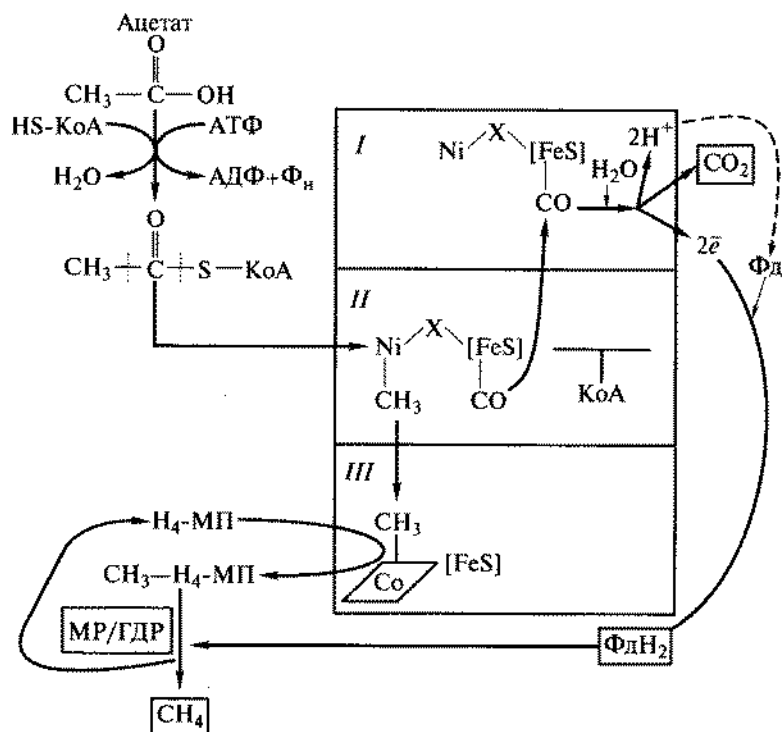


Рис. 22. Гетеротрофный путь метаногенеза при росте метаноархей на ацетате (CH_3COOH) (по Нетрусову, 2009). I, II и III – комплекс Co-дегидрогеназа/ацетил-CoA-синтаза; МР – метилредуктаза; ГДР – гетеродисульфидредуктаза; МП – метаноптерин; Фд – ферредоксин

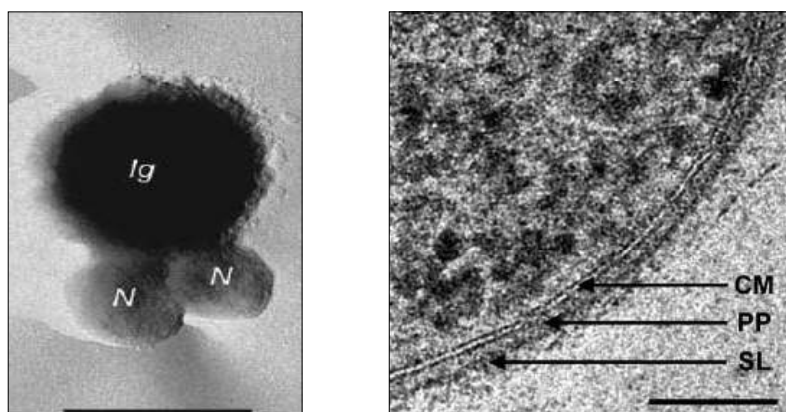


Рис. 23. *Nanoarchaeum equitans*: А – две клетки *N. equitans* (N) прикреплены к поверхности археота *Ignicoccus* (Ig) (по Stetter, 2004); Б – фрагмент ультратонкого среза клетки *N. equitans*. CM – плазматическая мембрана, PP – периплазма, SL – S-слой (по Huber, 2003). Шкала: А – 1 мкм; Б – 0,5 мкм. Электронная микрофотография

Таблица 9. Размеры и объем клеток некоторых прокариот

До-мен	Организм	Форма клеток	Размер клеток, мкм	Объем клеток, мкм ³
	Нанобактерии	сферическая	0,05-0,35	0,03-0,06
В	<i>Mycoplasma pneumoniae</i>	сферическая	0,2	0,005
В	<i>Veillonella parvula</i>	сферическая	0,3-0,5	НД
А	<i>Geoglobus ahangari</i>	сферическая	0,3-0,5	НД
А	<i>Thermosphaera aggregans</i>	сферическая	0,2-0,8	НД
А	<i>Caldisphaera lagunensis</i>	сферическая	0,8-1	НД
А	<i>Methallosphaera prunae</i>	сферическая	0,48-0,91	0,06-0,4
А	<i>Pyrolobus fumarii</i>	сферическая	0,91-1,28	0,4-1,1
А	<i>Ignicoccus islandicus</i>	сферическая	1,35-0,23	1,069
А	<i>Ignicoccus pacificus</i>	сферическая	2,2-1,095	4,38
В	<i>Thiovulum majus</i>	сферическая	18	3000
В	<i>Thiomargarita namibiensis</i>	сферическая	750	2•10 ⁸
А	<i>Pyrobaculum aerophilum</i>	цилиндрическая	0,35x3,05	0,293
В	<i>Escherichia coli</i>	цилиндрическая	1x2	1,5-2
В	<i>Thiothrix sp.</i>	цилиндрическая	2,5x5	25
В	<i>Leucothrix sp.</i>	цилиндрическая	4x6	70
В	<i>Beggiatoa sp. 3</i>	цилиндрическая	4x9	110
А	<i>Haloterrigena thermotolerans</i>	цилиндрическая	1x13	НД
А	<i>Natronobacterium gregoryi</i>	цилиндрическая	1x15	30
В	<i>Sphaerotilus gallus</i>	цилиндрическая	2,4x10	43
А	<i>Thermocladium modestius</i>	цилиндрическая	0,5x20	НД

До- мен	Организм	Форма клеток	Размер клеток, мкм	Объем клеток, мкм ³
В	<i>Thioploca sp.</i>	цилиндрическая	18x75	10000
А	<i>Thermofilum pendens</i>	цилиндрическая	0,4x100	НД
В	<i>Epulopiscium fishelsoni</i>	цилиндрическая	80x600	3000000
А	<i>Thermodiscus sp.</i>	дисковидная	0,08x0,2	0,003
В	<i>Thioploca araucae</i>	дисковидная	43x30	40000
В	<i>Beggiatoa spp.</i>	дисковидная	200x60	2•10 ⁸
В	<i>Macromonas mobilis</i>	эллипсоидальная	14x30	3500
В	<i>Achromatium oxaliferum</i>	эллипсоидальная	35x95	80000
В	<i>Levispirillum itersonii</i>	спиральная	1,4x4	6
В	<i>Simplicispira metanorpha</i>	спиральная	1,3x8,5	110
В	<i>Giesbergeria voronezhensis</i>	спиральная	2,1x60	210
В	<i>Titanospirillum velox</i>	спиральная	5x30	600
В	<i>Spirochaeta isovalerica</i>	спиральная	0,75x250	НД
В	<i>Spirochaeta sp.</i>	спиральная	0,4x200	40
А	<i>Haloarcula japonica</i>	треугольная	2,5x6,0	НД
А	<i>Haloarcula quadrata</i>	квадратная	1,5x1,5- 11x11	НД

А – домен *Archaea*; В – домен *Bacteria*; НД – нет данных

Рис. 24. Спирально закрученная клетка *Seliberia sp.* со жгутиком, $\times 50,000$ (по Hirsch, 1970)

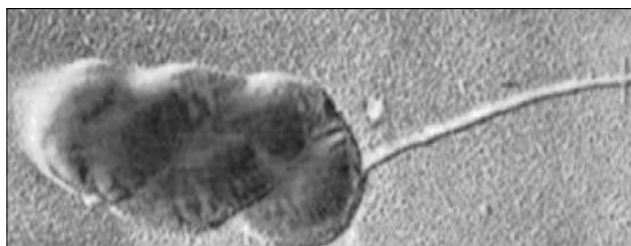
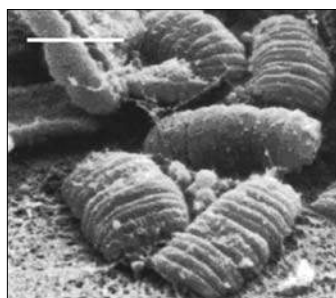
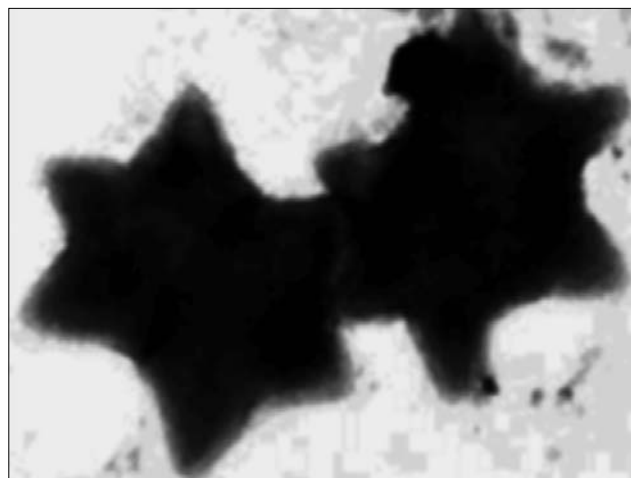
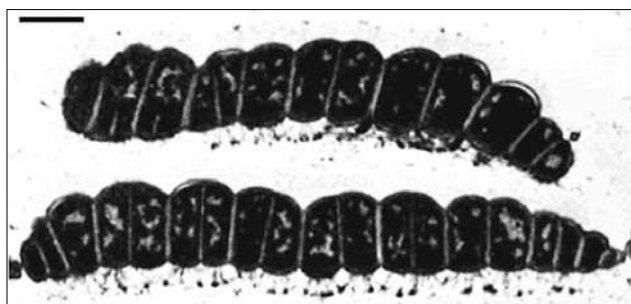


Рис. 25. Две клетки *Stella humosa* размером около 1 мкм в ширину в форме шестиконечной звезды (по Staley, 2002).

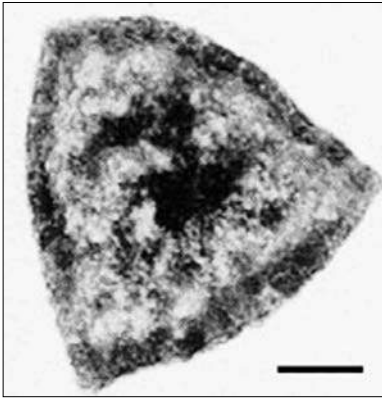


А

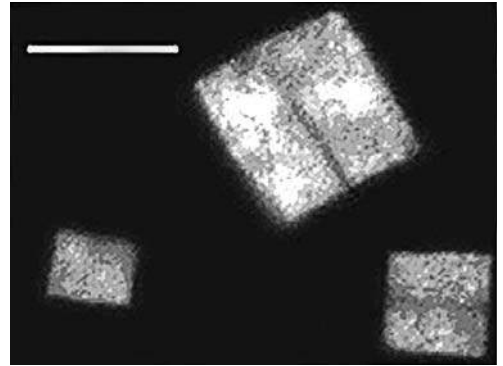


Б

Рис. 26. Трихомные бактерии *Simonsiella ATCC 27381* (по Rangborn, 1997):
А – сканирующая электронная микрофотография колонии, шкала 5 мкм;
Б – тонкий срез трихома, шкала 1 мкм

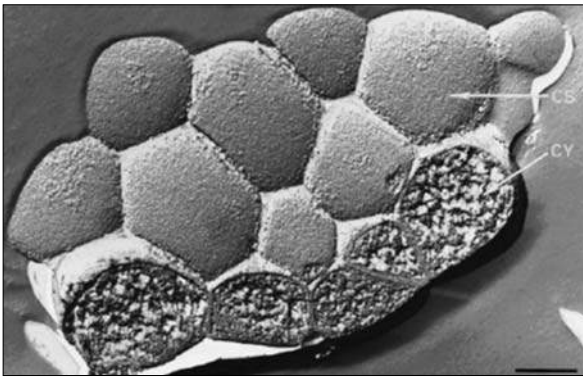


А

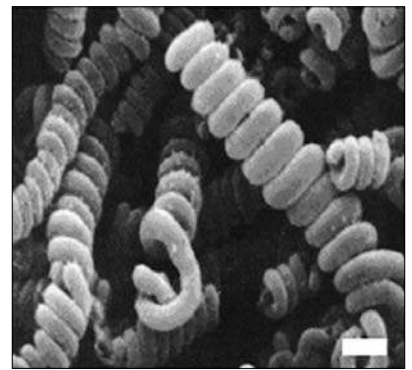


Б

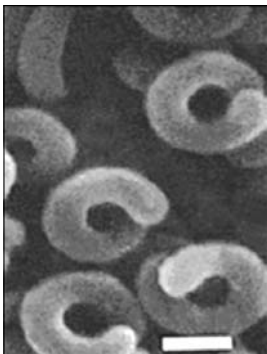
Рис. 27. Экстремально галофильные археи: А – *Haloarcula japonica*, шкала 0,1 мкм. Электронная микрофотография (по Takashina, 1994); Б – квадратная клетка *Haloquadratum walsbyi*, шкала 5 мкм (по Bolhuis, 2004)



А



Б



В

Рис. 28. Ассоциации клеток прокариот: А – *Thermosphaera aggregans* (метод замораживания-скальвания); CS – поверхность клетки; CY – цитоплазма. Шкала 5 мкм (по Huber, 1998); Б – многоклеточные образования клеток *Clostridium methylpentosum*, имеющих форму кольца (В). Шкала: Б – 1 мкм, В – 0,5 мкм (по Himelbloom, 1989).
Электронная микрофотография

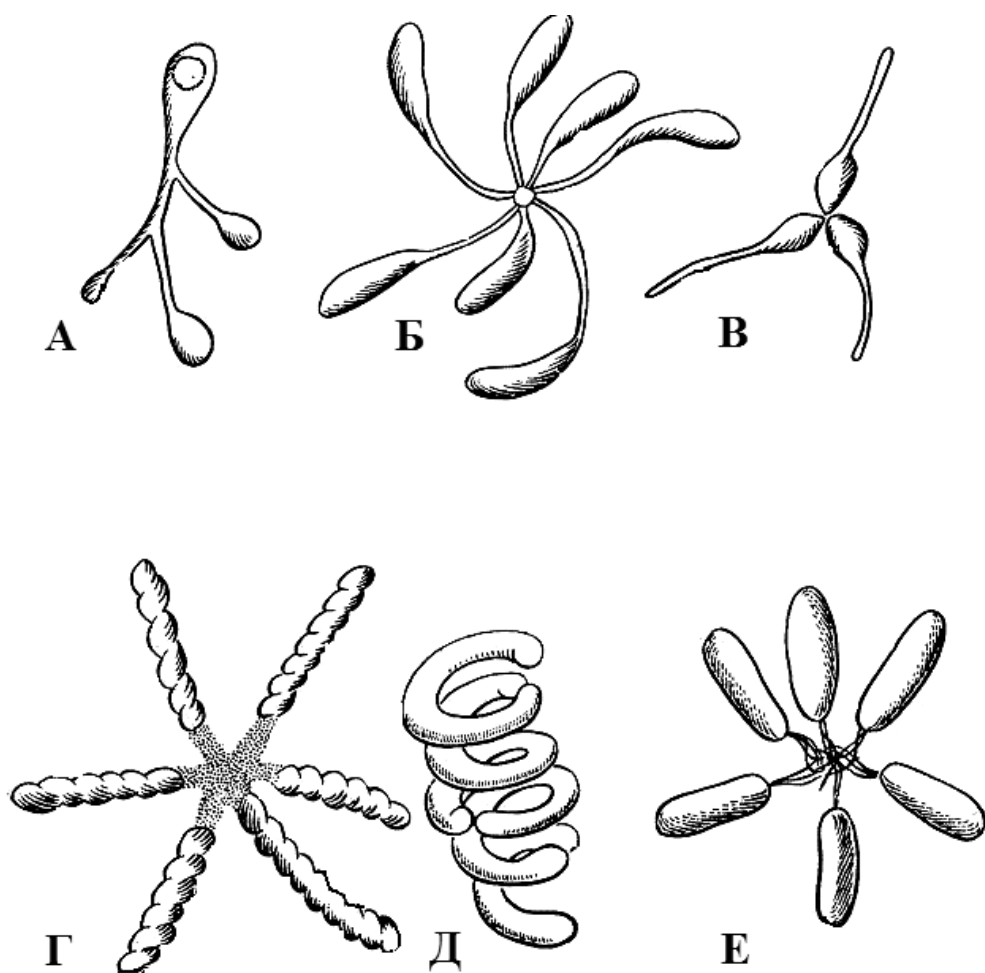


Рис. 29. Схема агрегирования клеток бактерий (по Никитину, 1978): А – группа почкующихся бактерий; Б – розетка клеток стебельковой бактерии, образованная при участии стебельков; В – розетка клеток *Blastocaulis*; Г – розетка клеток *Seliberia*, образованная с участием выделяемой клетками слизи; Д – спираль, состоящая из клеток *Spirosoma*; Е – розетка клеток бактерии, образованная с помощью фимбрий

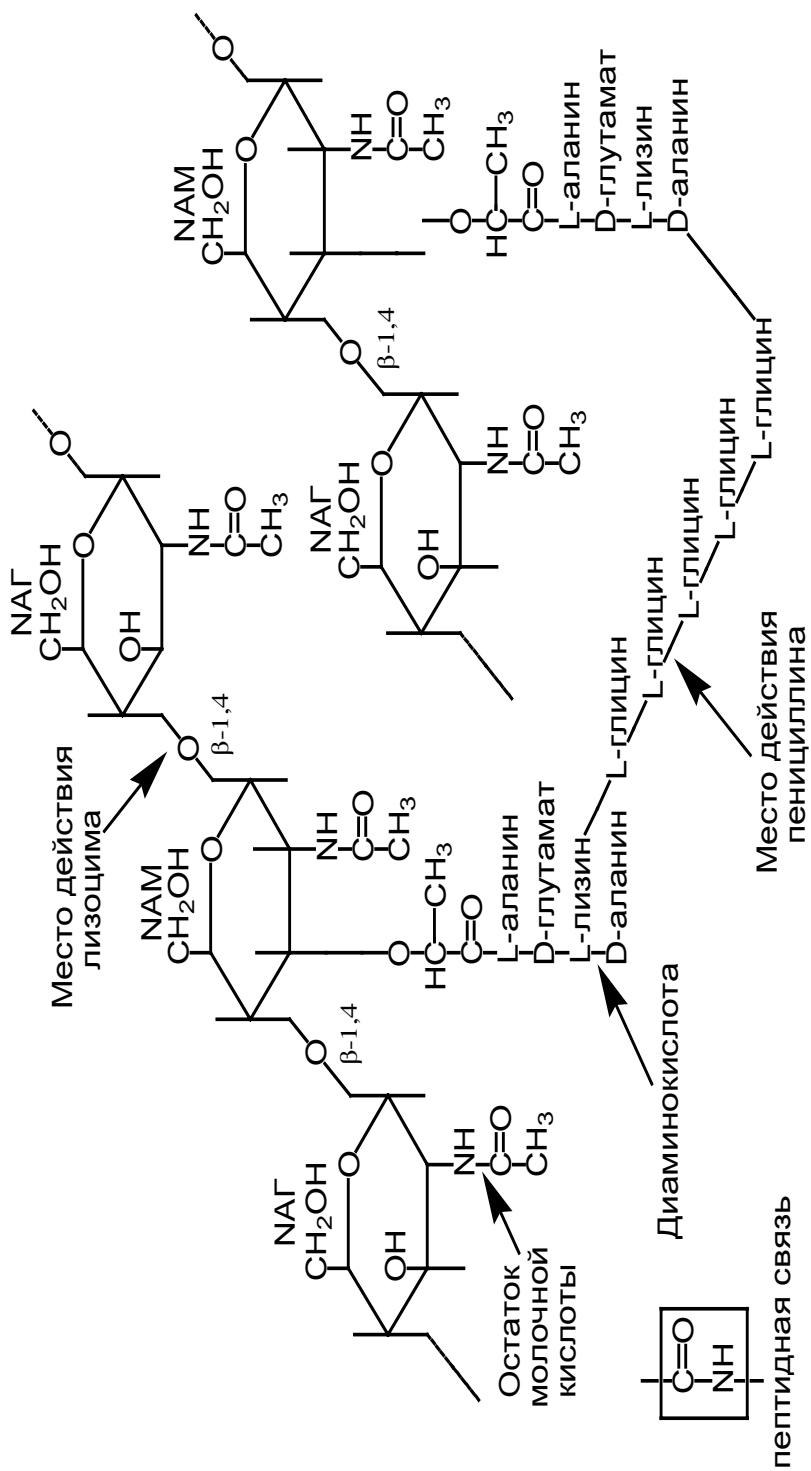


Рис. 30. Структура фрагмента муреина *Staphylococcus aureus*. NAG - N-ацетилглюкозамин; NAM – N-ацетилмурамовая кислота; β-1,4-гликозидная связь

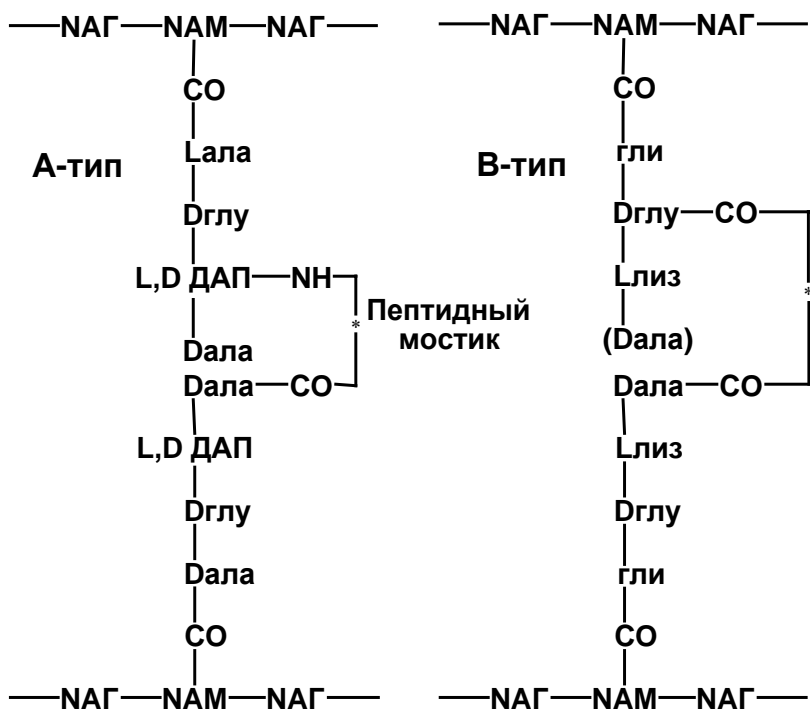


Рис. 31. Пептидные мостики А- и В-типов между гетерополисахаридными цепочками муреина. НАГ – N-ацетилглюкозамин; НАМ – N-ацетилмуравовая кислота; D- или Лала – аланин; Dглу – глутаминовая кислота; Ллиз – лизин; L,D ДАП – диамино-пимелиновая кислота; гли – глицин

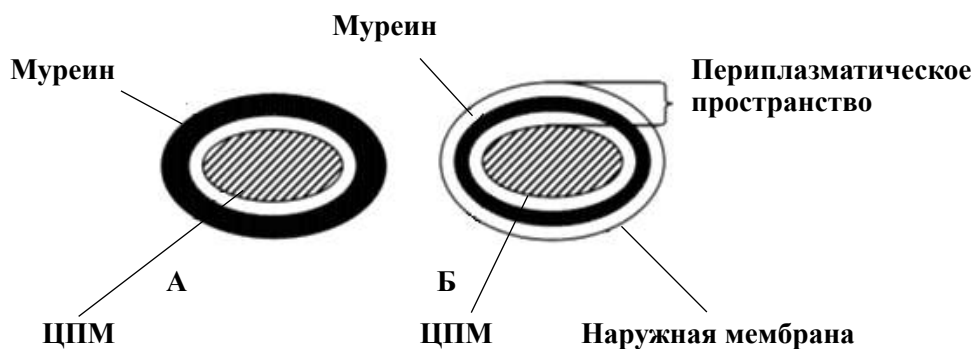


Рис. 32. Схема строения клеточных стенок бактерий с грамположительным (А) и грамотрицательным (Б) морфотипами. ЦПМ – цитоплазматическая мембрана

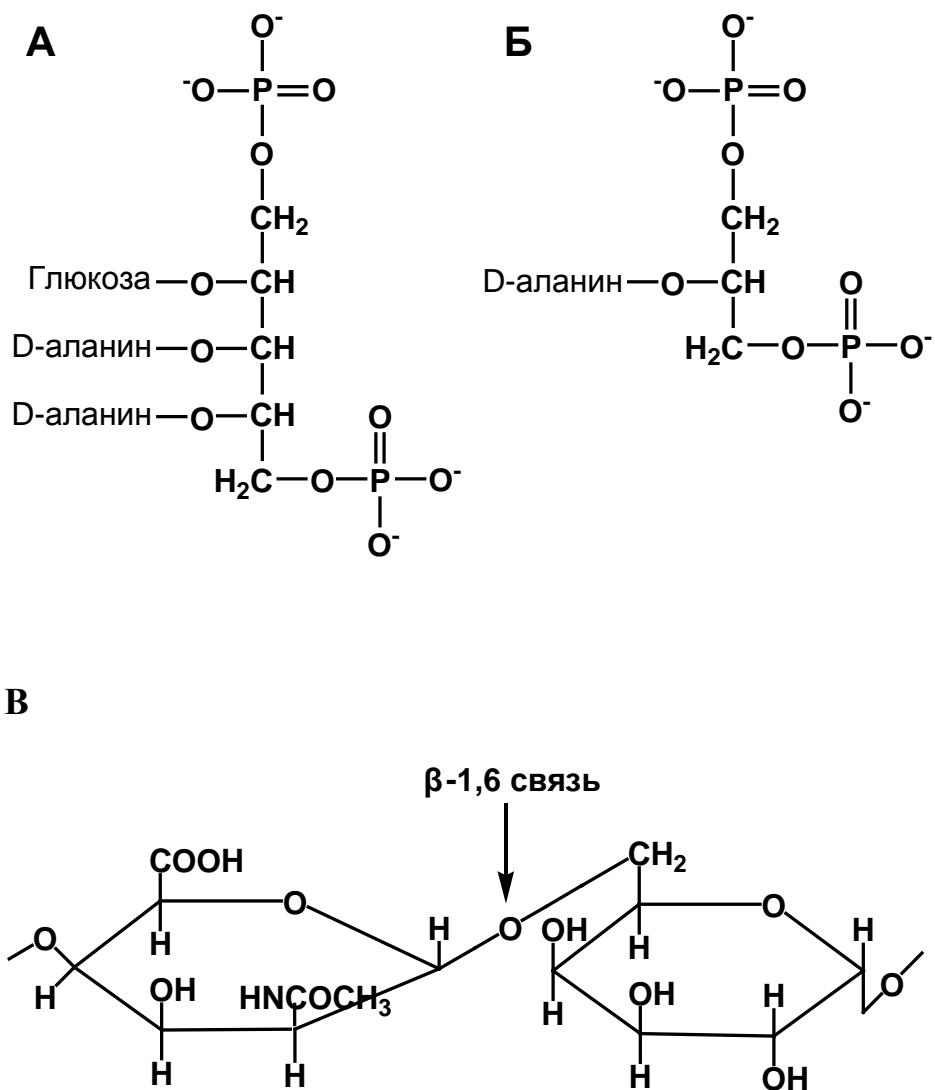


Рис. 33. Схема строения тейхоевых кислот (по Madigan, 2000): А– фрагмент глицеролтейхоевой кислоты *Bacillus subtilis*; Б – фрагмент рибитолтейхоевой кислоты *Lactobacillus sp.*; В – фрагмент тейхурановой кислоты *Micrococcus luteus*

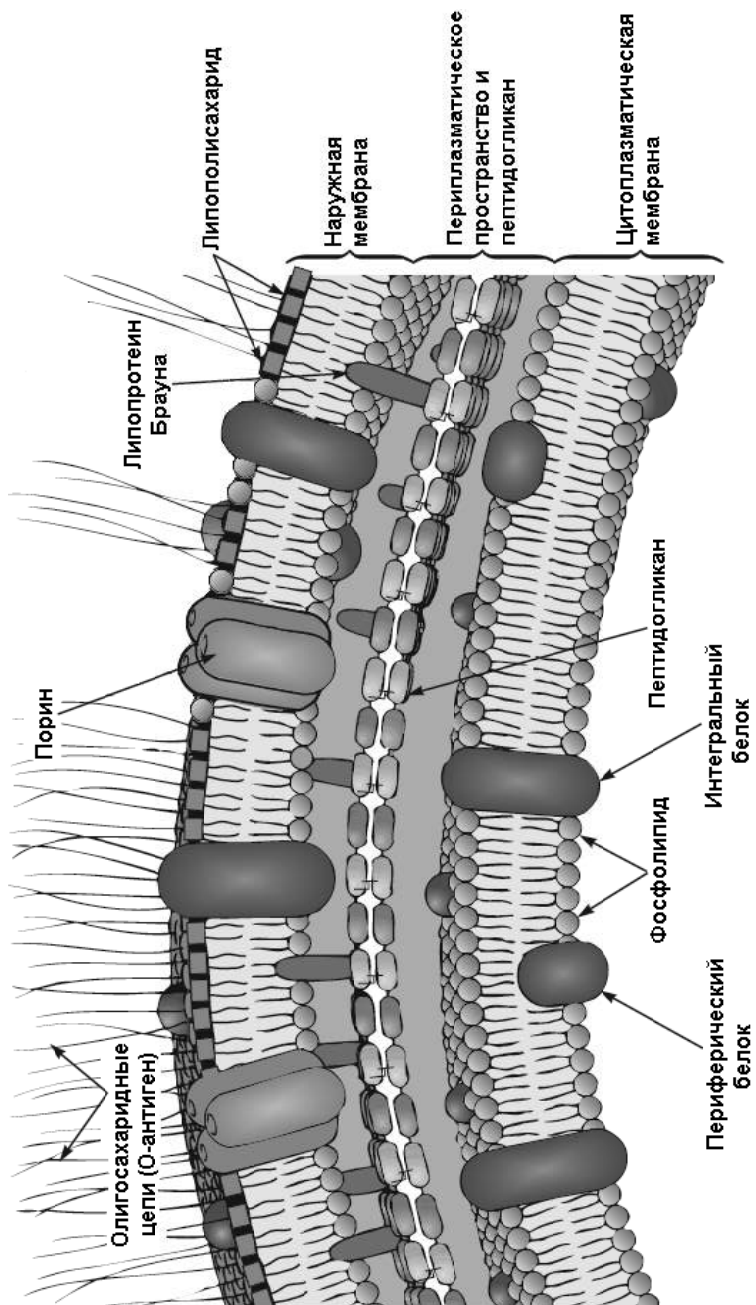


Рис. 34. Схема строения клеточной стенки бактерий с грамотрицательным морфотипом (по Prescott, 2002)

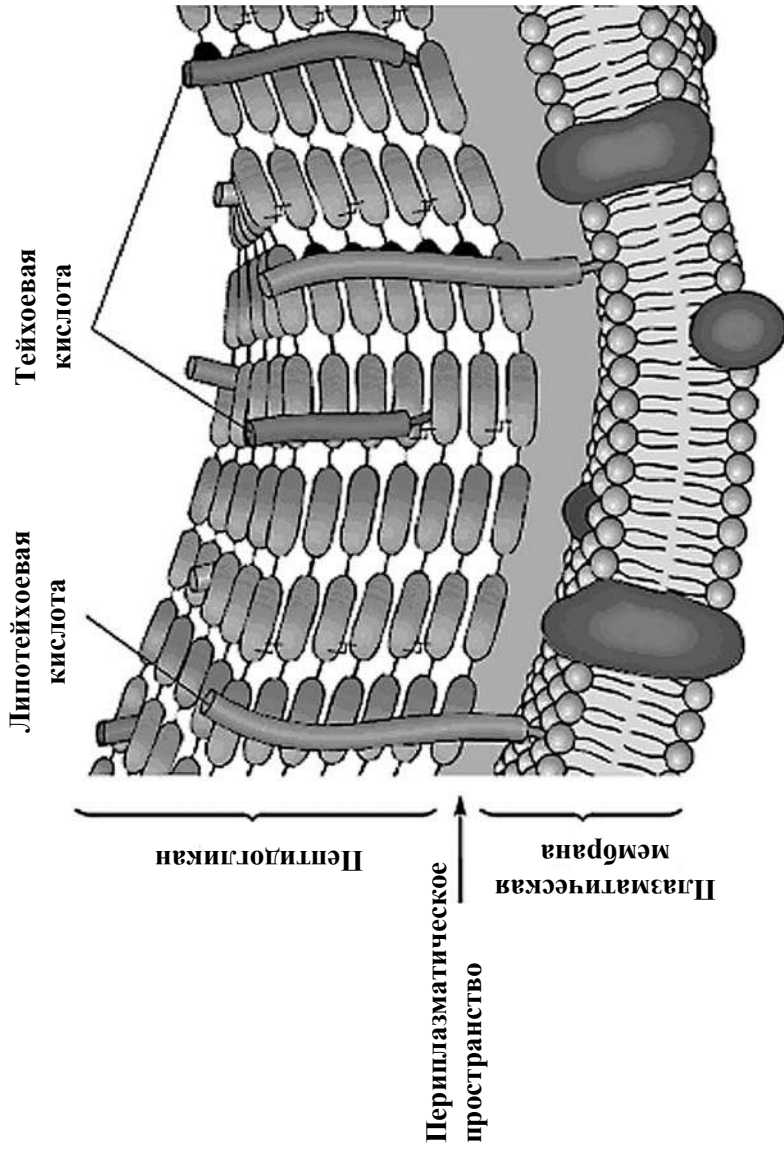


Рис. 35. Схема строения клеточной стенки бактерий с грамположительным морфотипом (по Prescott, 2002)

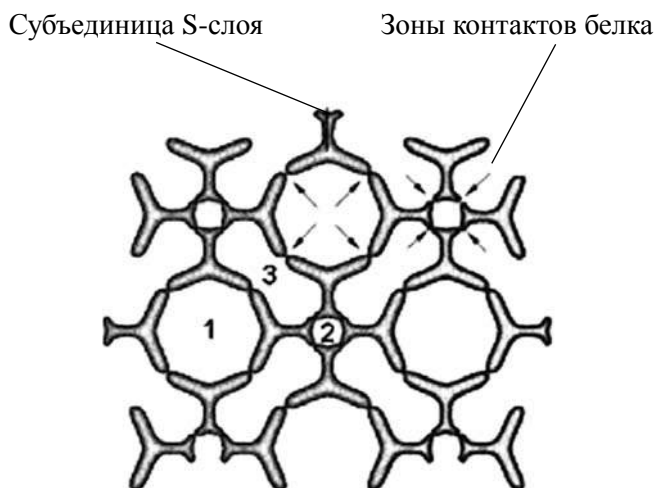


Рис. 36. Схема S-слоя с тетрагональной симметрией (p4) (по Дебабову, 2004).
S-слой содержит три вида пор – 1,2,3

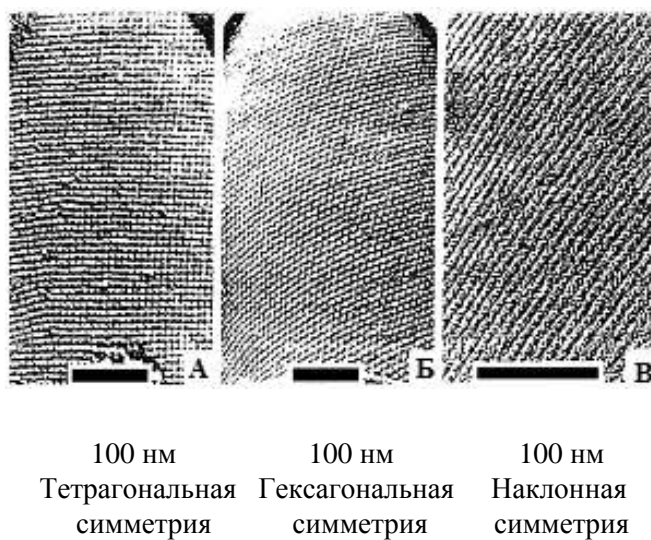


Рис. 37. Электронная микрофотография реплик препаратов, полученных методом замораживания-травления S-слоев (по Sleyter, 1983): А – *Desulfotomaculum nigrificans* (p4), Б – *Clostridium thermohydrosulfuricum* (p6), В – *Bacillus stearothermophilus* (p2)

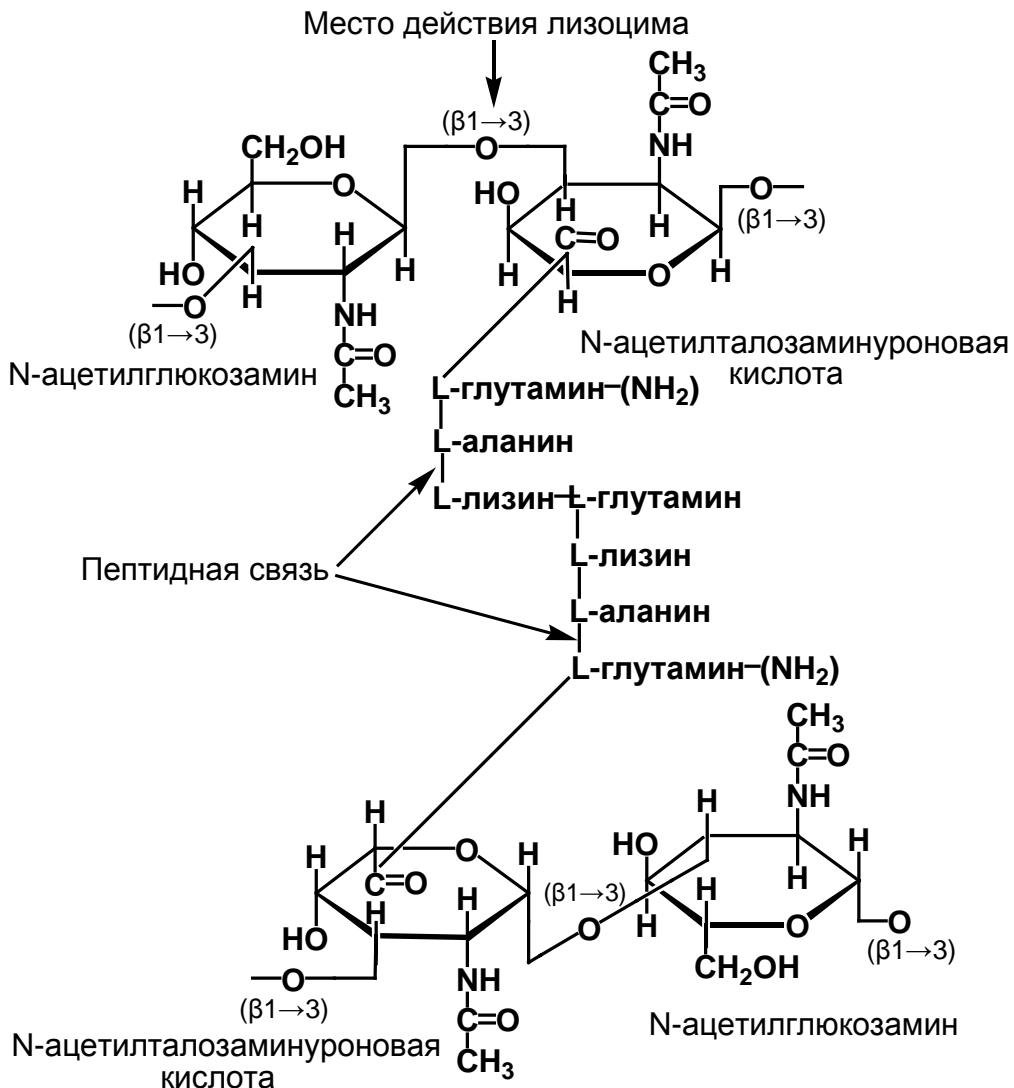


Рис. 38. Структура фрагмента псевдомуреина клеточной стенки метаноархеи *Methanobacterium* sp. (по Prescott, 2002)

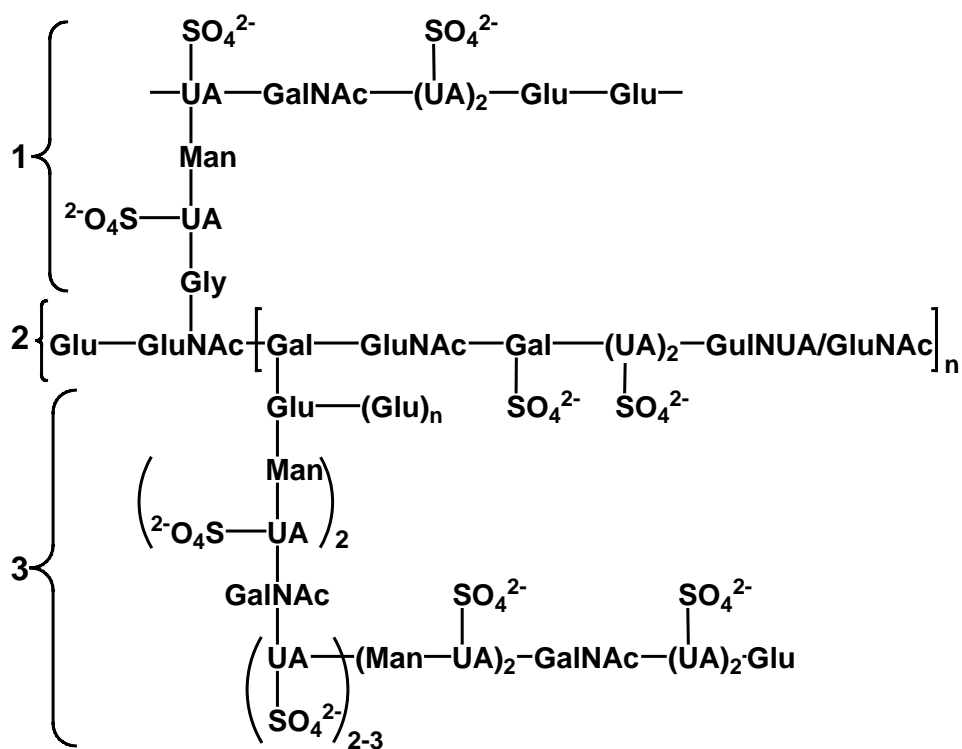
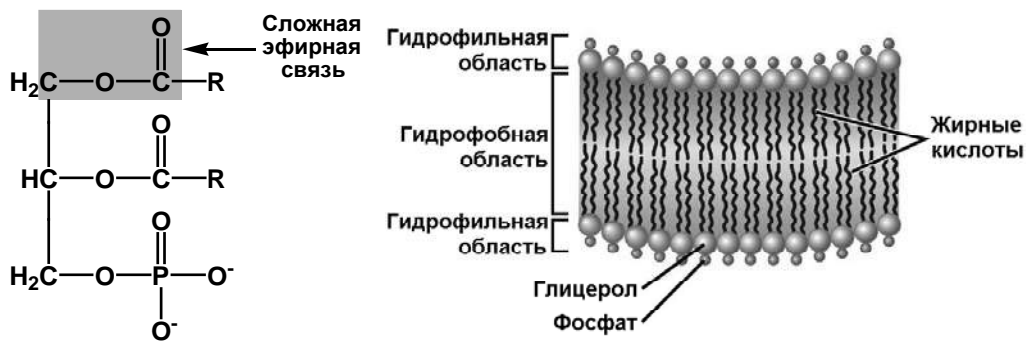
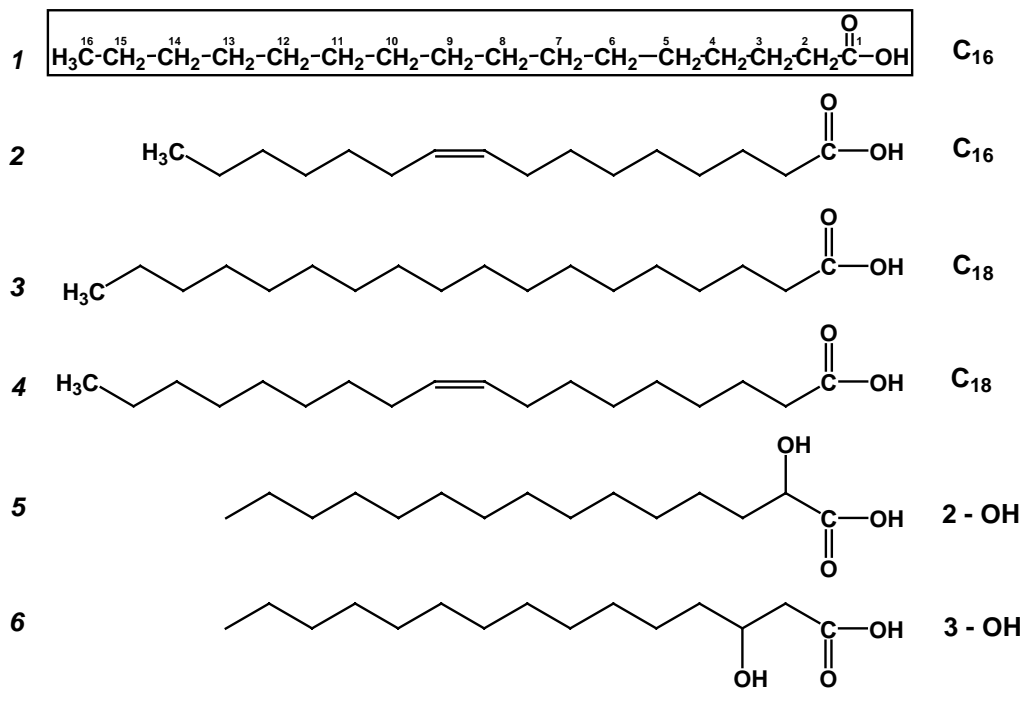


Рис. 39. Гетерополисахарид клеточной стенки *Halococcus morrhuae* (по Madigan,1997). Построен из трех полисахаридных фрагментов (1, 2, 3). UA – уоновая кислота, Glu – глюкоза, Gal – галактоза, Man – манноза, Gly – глицин, GluNAc – N-ацетилглюкозамин, GalNAc – N-ацетилгалактозамин, GulNUA – N-ацетилгулозаминуоновая кислота



А

Б



В

Рис. 40. Структура фосфолипидов бактерий (по Prescott, 2002): А – фосфатидная кислота; Б – расположение фосфолипидов в цитоплазматической мембране; В – насыщенные (1,3) и мононенасыщенные (2,4) жирные кислоты: 1 – пальмитиновая; 2 – пальмитолеиновая; 3 – стеариновая; 4 – олеиновая; 5 – 2-OH-(α); 6 – 3-OH-(β)

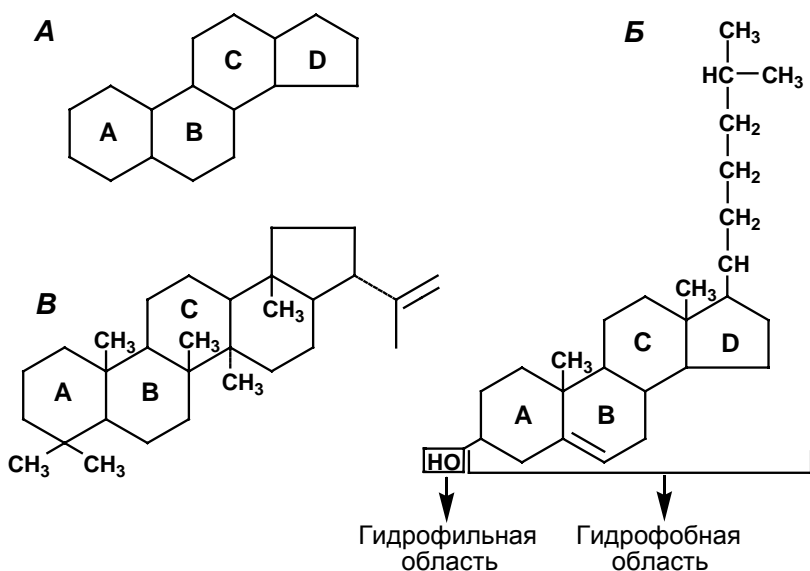
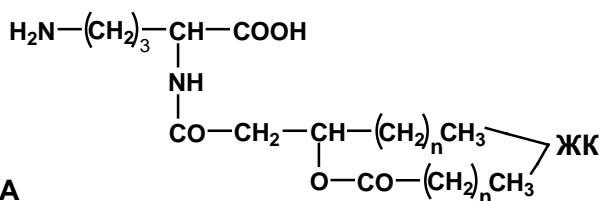


Рис. 41. Циклические полиизопреноидные липиды бактерий. А – общая структура стеролов; Б – холестерол; В – гопаноид диплоптен

Орнитин



Серин

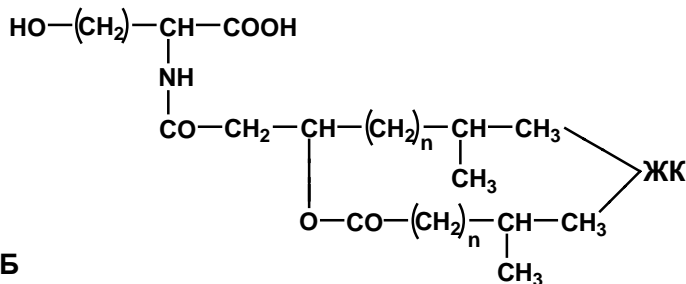


Рис. 42. Структура аминоллипидов: А – орнитинсодержащий; Б – серинсодержащий; ЖК – жирные кислоты

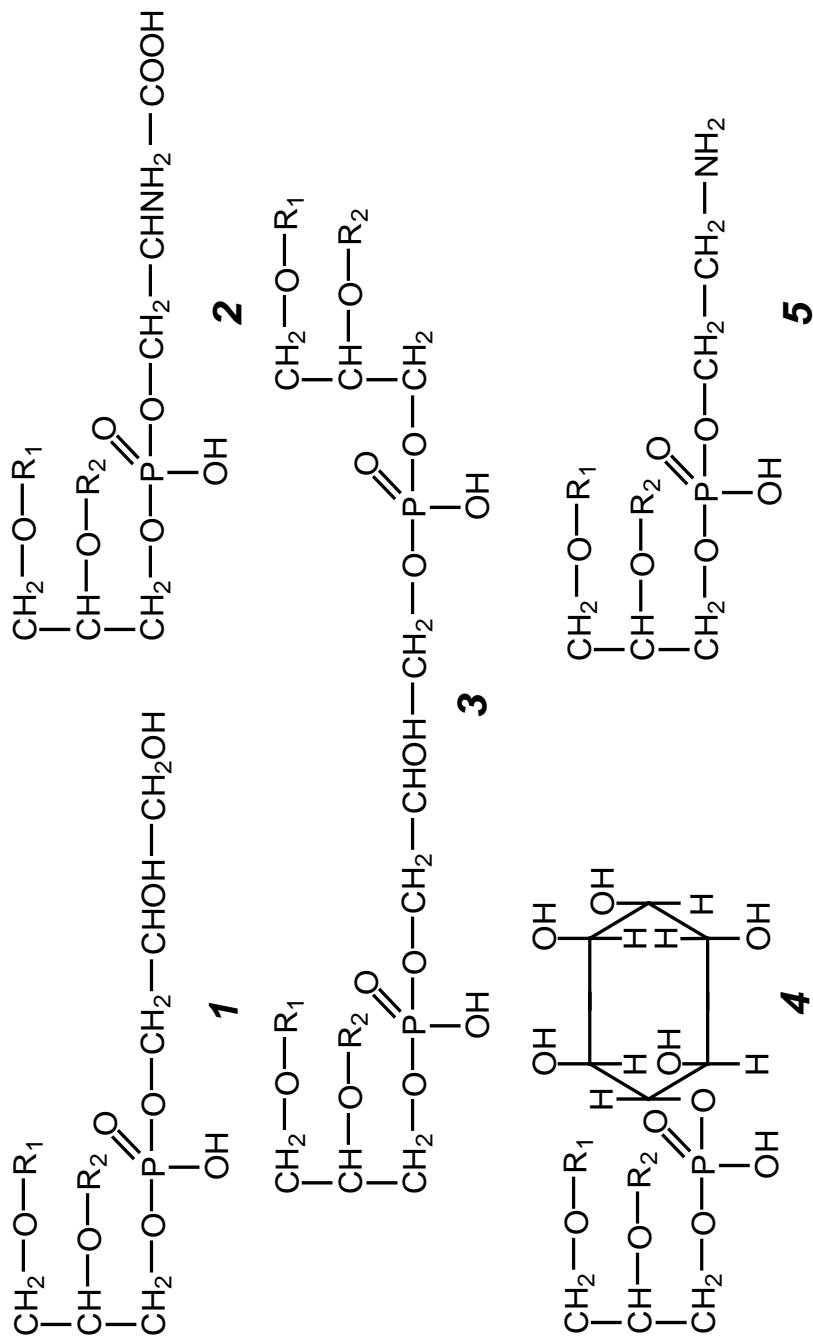


Рис. 43. Структура основных мембранных фосфолипидов бактерий: 1 – фосфатидилглицерол; 2 – фосфатидилсерин; 3 – дифосфатидилглицерол; 4 – фосфатидилинозитол; 5 – фосфатидилэтаноламин; R₁ и R₂ – остатки жирных кислот

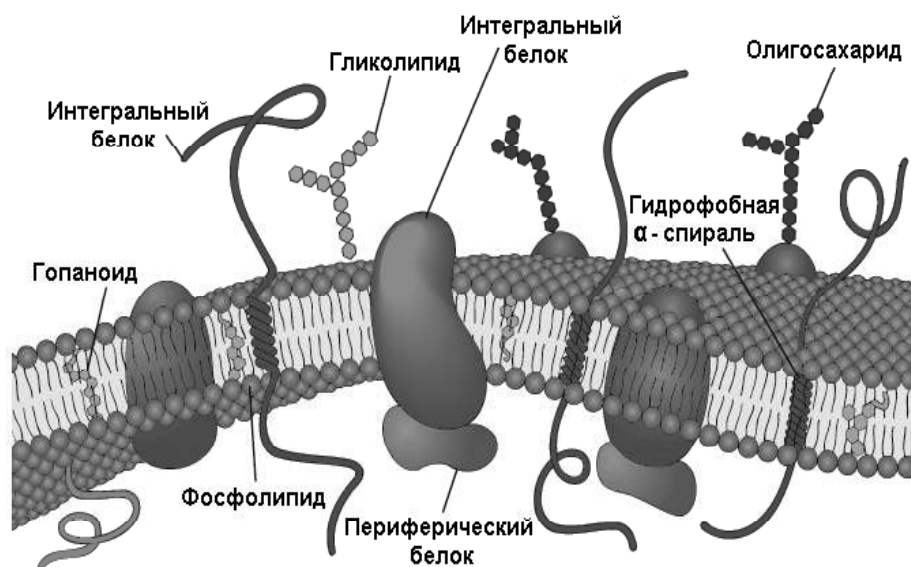


Рис. 44. Структура цитоплазматической мембраны бактерий (по Prescott, 2002)

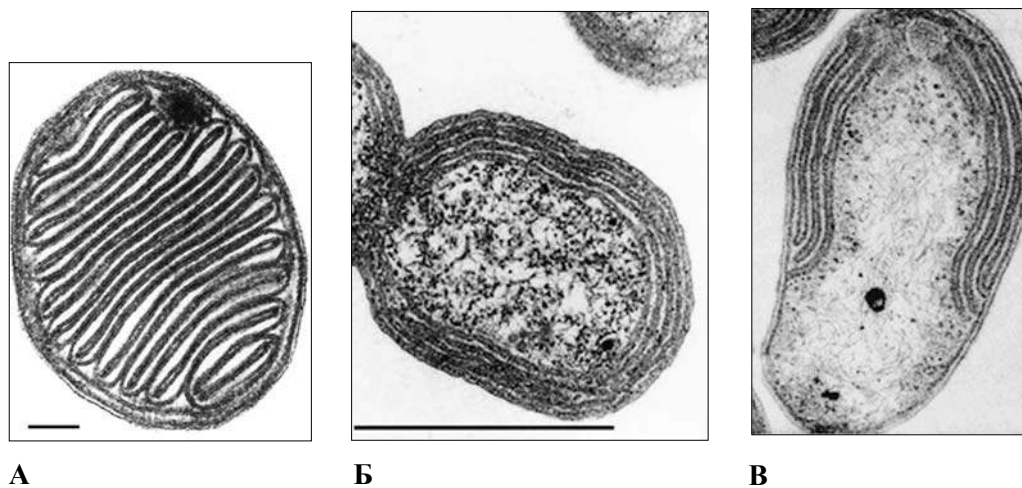


Рис. 45. Интрацитоплазматические мембраны бактерий. Ультратонкий срез клеток: А – пурпурной серной бактерии *Ectothiorhodospira mobilis* со стопками фотосинтетических мембран (по Remsen, 1968); Б – *Nitrosomonas communis* (по Bergey's Manual of Systematic Bacteriology, 2005); В – *Nitrosomonas winogradskyi* (по Prescott, 2002). Шкала: А – 0,2 мкм; Б – 1 мкм

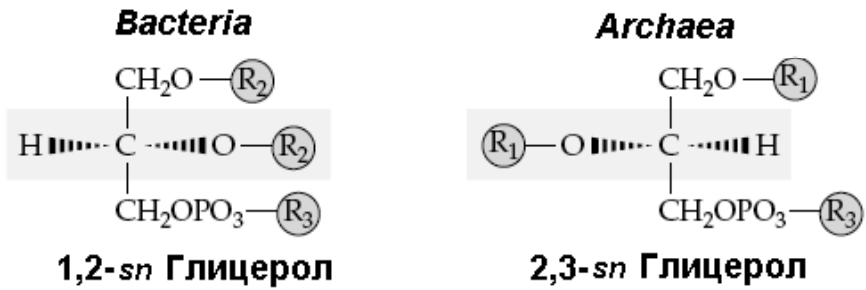
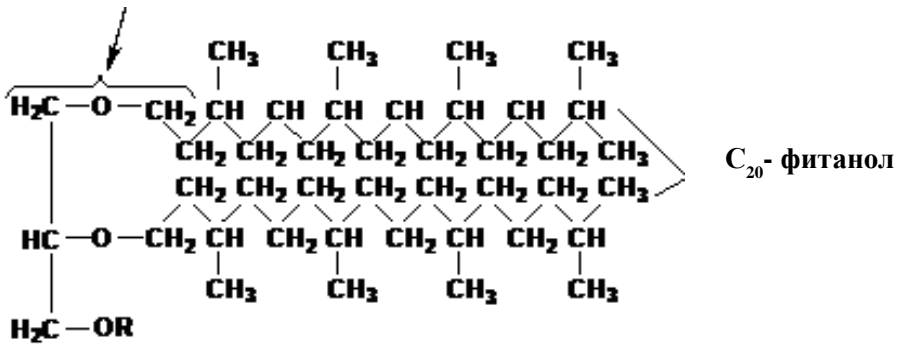


Рис. 46. Стереои́зометрия глицерола в липидах бактерий и архей (по Prescott, 2002). R₁ и R₂ – остатки жирных кислот; R₃ – полярная группа (этанолламин, инозитол, глицерол и др.)

Простая эфирная связь



А

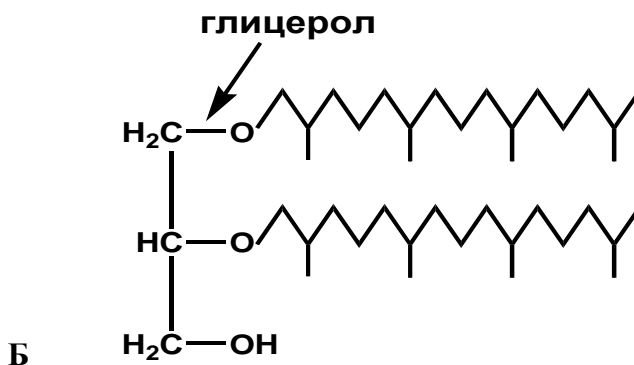
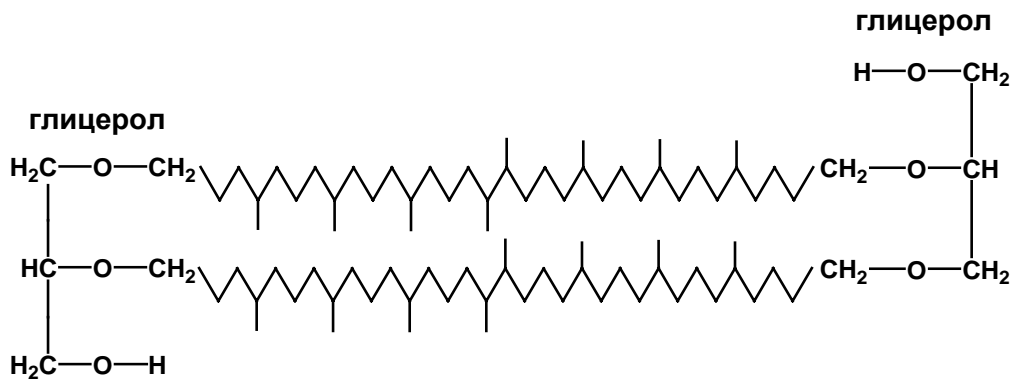
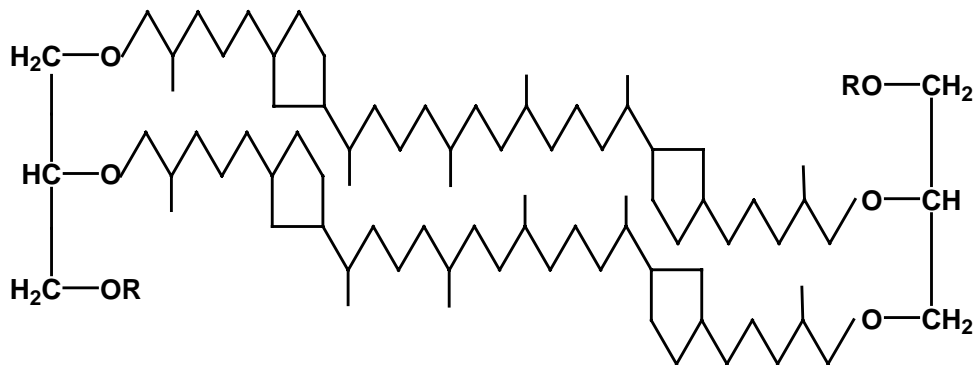


Рис. 47. Липиды архей (археолы): А – фитаниловый диэфир глицерола; Б – моноциклический фитаниловый диэфир глицерола



А



Б

Рис. 48. Липиды архей (кальдархеолы): А – бифитаниловый тетраэфир диглицерола; Б – бифитаниловый тетраэфир диглицерола, содержащий пятичленные циклические группировки; R – фосфатидная кислота либо глицерофосфат, глицеросульфат или этаноламин, а также разнообразные сахара – галактоза, глюкоза, манноза и др.

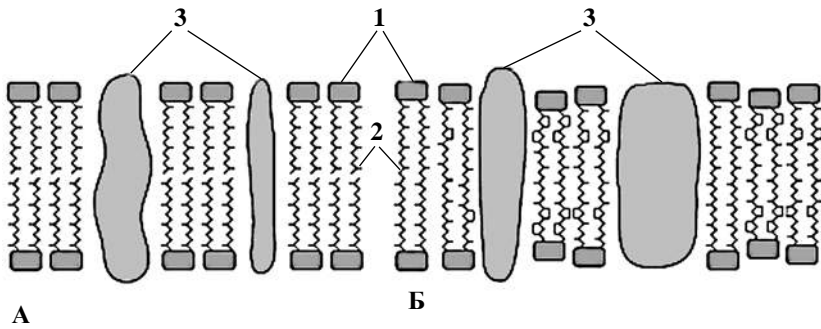


Рис. 49. Схема бислоистой и монослойной цитоплазматической мембраны архей (по Prescott, 2002): А – фитаниловый диэфир глицерола; Б – бифитаноловый тетраэфир диглицерола; 1 – молекула глицерола; 2 – фитаниловые цепи; 3 – белки

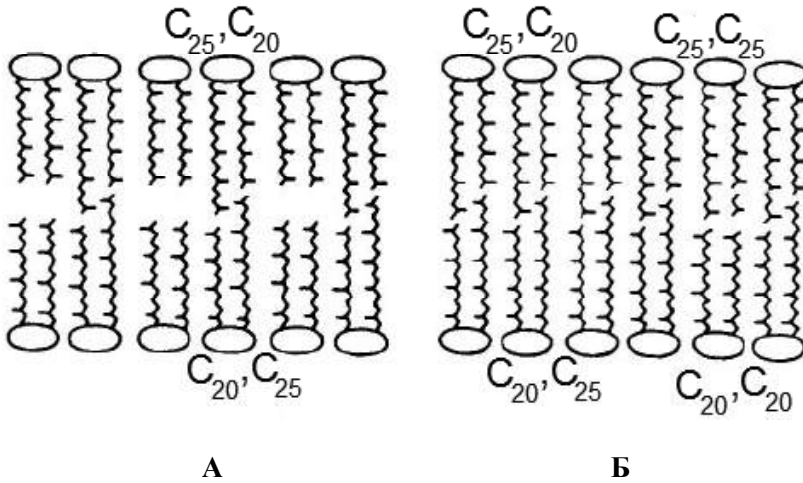
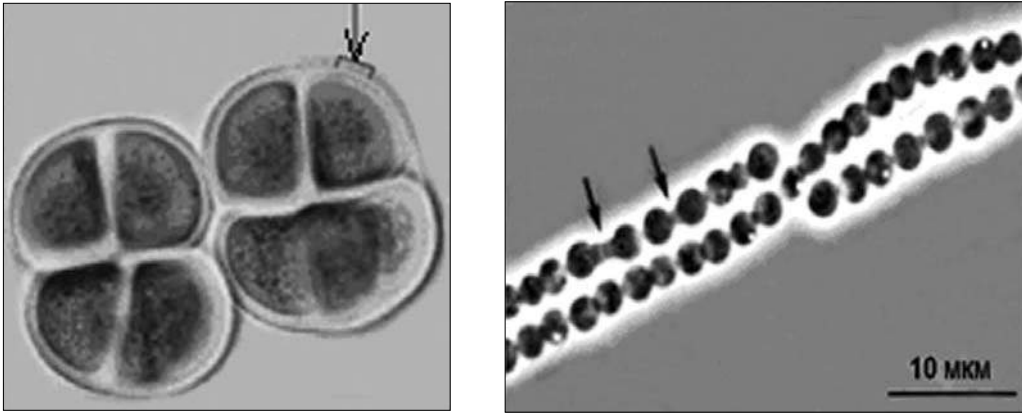


Рис. 50. Схема строения цитоплазматических мембран экстремально галофильных архей (по Talago, 2002): А – «Zip» тип 1 мембраны, образованной C₂₀, C₂₅ и C₂₅, C₂₀ - диэфирами; Б – «Zip» тип 2 мембраны, образованной C₂₅, C₂₅ и C₂₀, C₂₀ - диэфирами



А Б

Рис. 51. Капсулы: А – *Bacillus sp.* (по Staley, 2002); Б – *Cyanospira capsulate*, шкала – 10 мкм (по Florenzano, 1985). Негативное контрастирование



А Б

Рис. 52. Чехлы: А – колониальная цианобактерия *Chroococcus* (по Talaro, 2002); Б – *Isosphaera pallida* – нитчатая бактерия из филы *Planctomycetes* (по Staley, 2002).
Электронная микрофотография

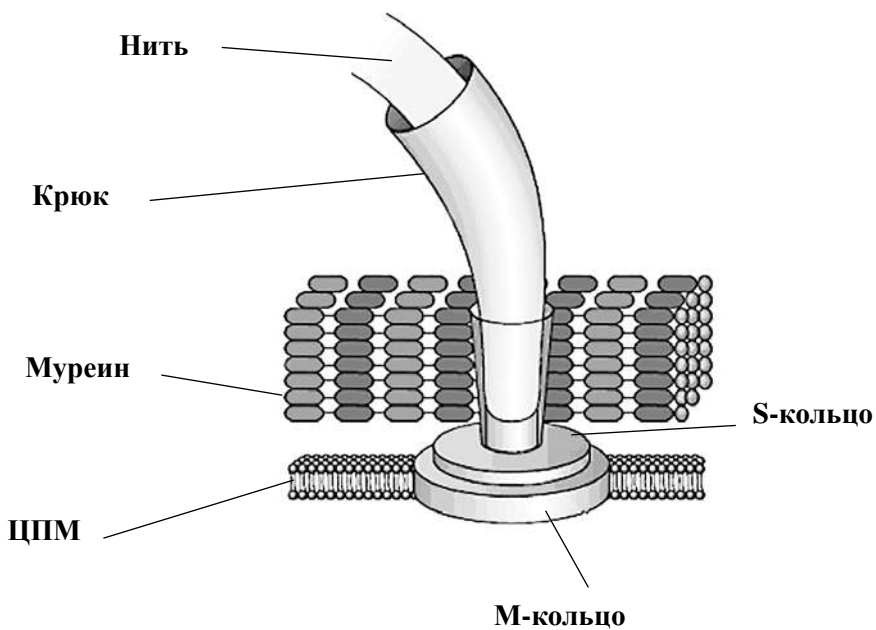


Рис. 53. Схема строения экзоплазматического жгутика бактерий с грамположительным морфотипом (по Prescott, 2002). ЦПМ – цитоплазматическая мембрана

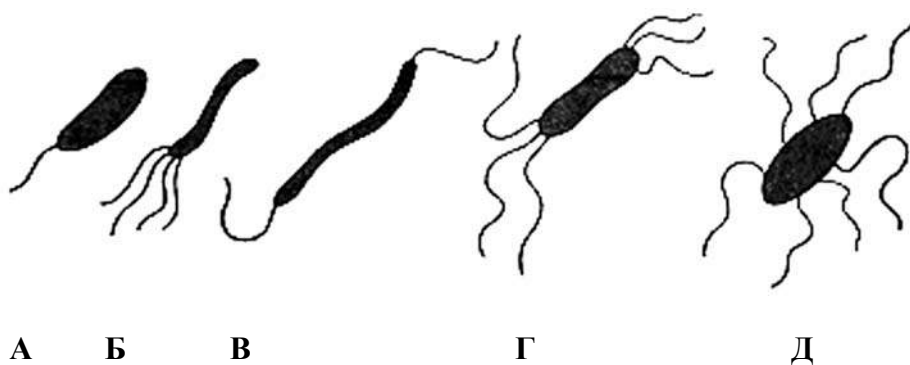


Рис. 54. Основные типы жгутикования бактерий: А – монополярные монотрихи; Б – монополярные политрихи; В – биполярные монотрихи; Г – биполярные политрихи; Д – перитрихи

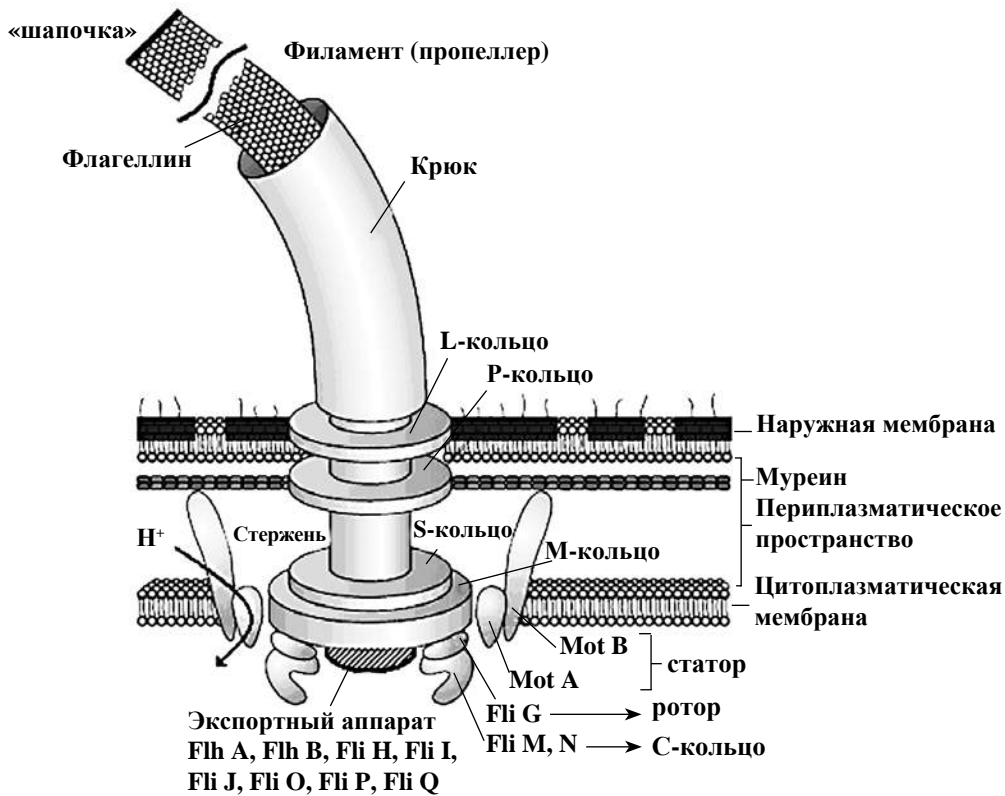


Рис. 55. Схема строения экзоплазматического жгутика бактерий с грамтрицательным морфотипом (по Prescott, 2002; с дополнениями)

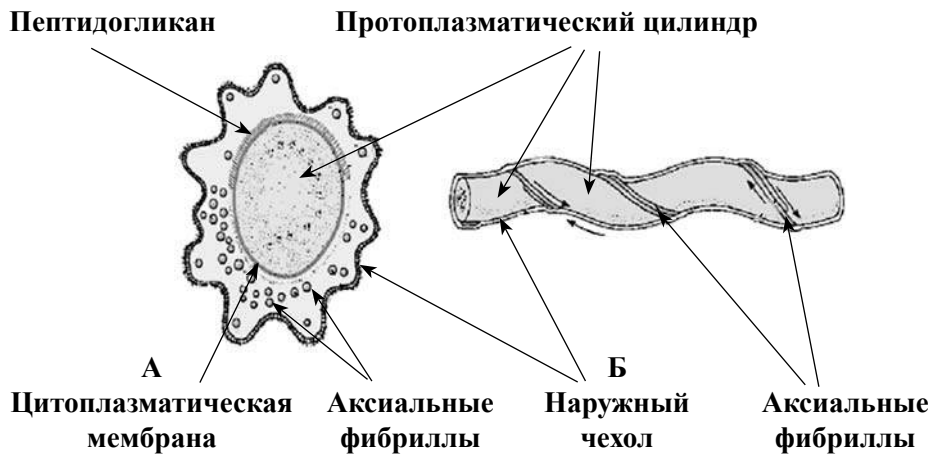
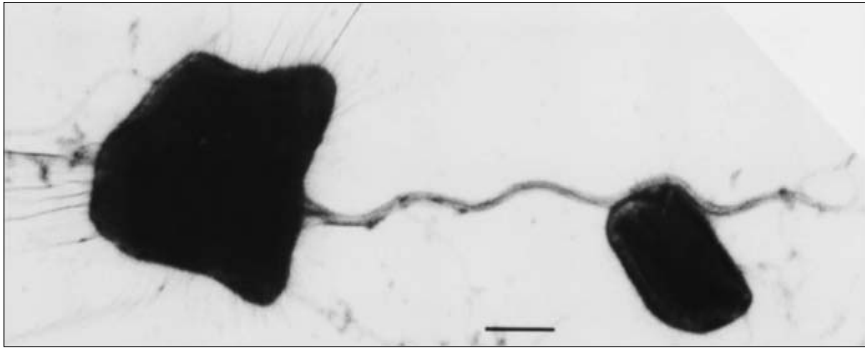
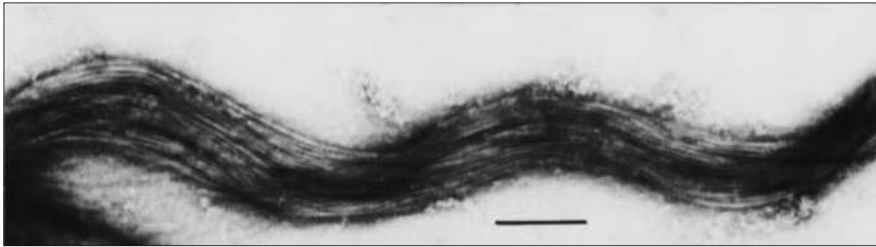


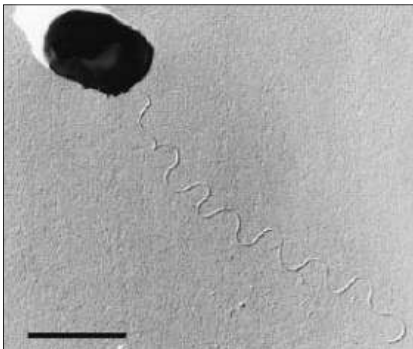
Рис. 56. Периплазматические жгутики бактерий (по Talaro, 2002). Клетка спирохеты в поперечном (А) и продольном (Б) разрезе: А – аксиальные фибриллы; Б – видны два пересекающихся пучка, состоящие из аксиальных фибрилл



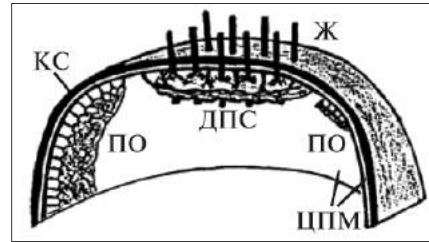
А



Б



В



Г

Рис. 57. Жгутики архей: А – квадратная бактерия «Wolsbyi» с гигантским пучком жгутиков; Б – отделенный от клетки пучок жгутиков (по Alam, 1984). Электронная микрофотография; В – *Thermococcus aegaicus* (по Arab, 2000); Г – схематическое изображение полюса клетки галофильного археона (продольный разрез): Ж – жгутики, КС – клеточная стенка, ЦПМ – цитоплазматическая мембрана, ДПС – дискообразная пластинчатая структура, ПО – полярная органелла. Шкала: А, Б, В - 1 мкм (по Метлиной, 2004)

Направление движения цианобактерий →

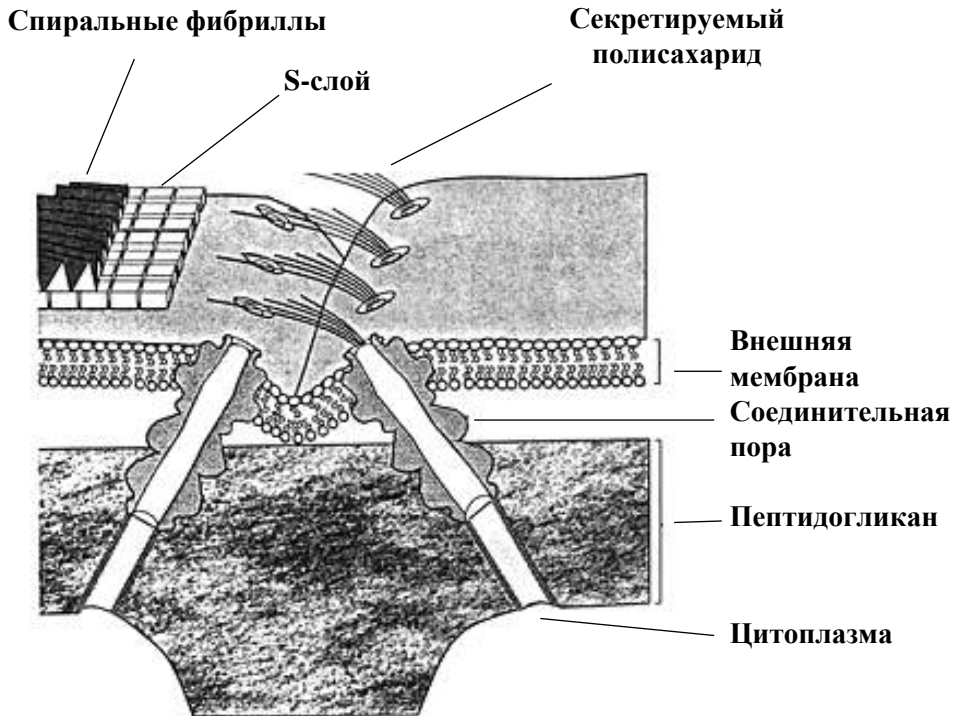
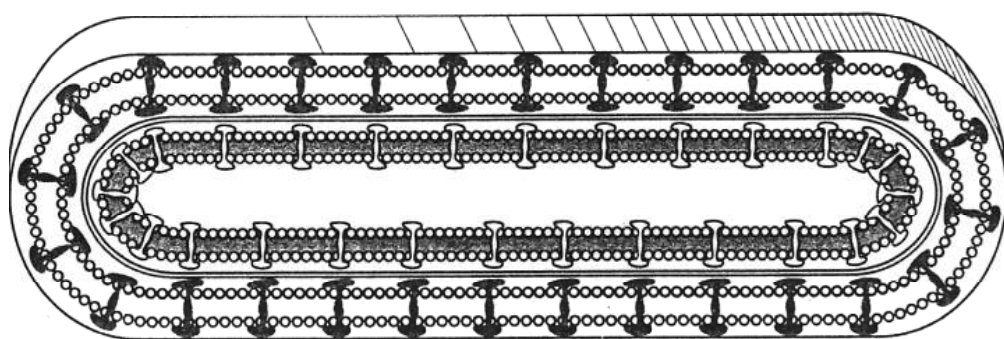
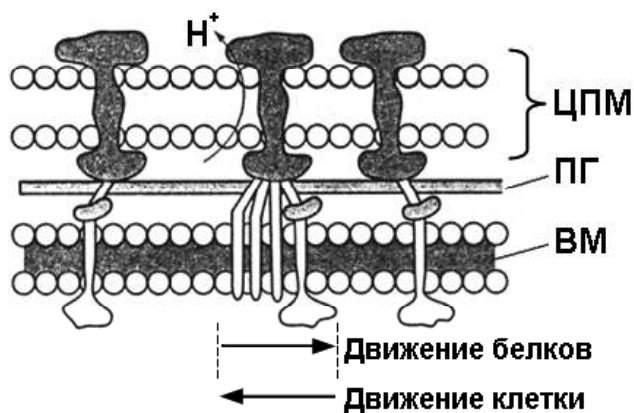


Рис. 58. Модель, демонстрирующая движение нитчатой цианобактерии *Phormidium incinatum* по типу скольжения (по Hoiczuk, 2000).



А



Б

Рис. 59. Схема предполагаемого механизма движения клеток *Flavobacterium johnsoniae* по типу скольжения (по McBride, 2001): А – схема среза клетки, демонстрирующая специфические белки скольжения, закрепленные в цитоплазматической мембране (ЦПМ) и внешней мембране (ВМ); Б – фрагмент среза клетки, показывающий детальное расположение белков скольжения. Вероятно, в слое пептидогликана (ПГ) закреплены частицы «гусеницы», которая соединяет белки цитоплазматической мембраны с белками внешней мембраны по принципу хрестовика и двигает их по твердой поверхности

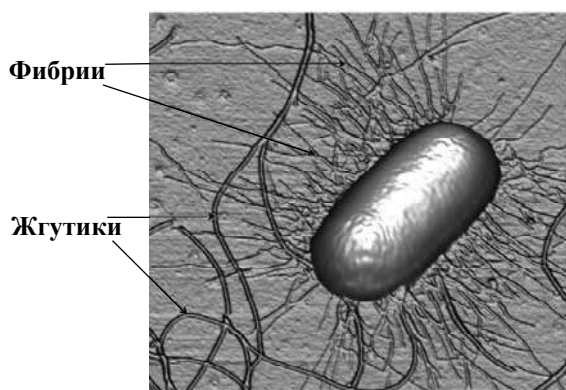


Рис. 60. Фимбрии *Escherichia coli*. Электронная микрофотография. Напыление платиной (по Zamora, SPM Image, 2007)

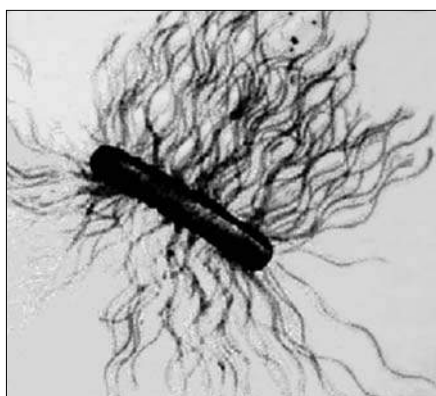
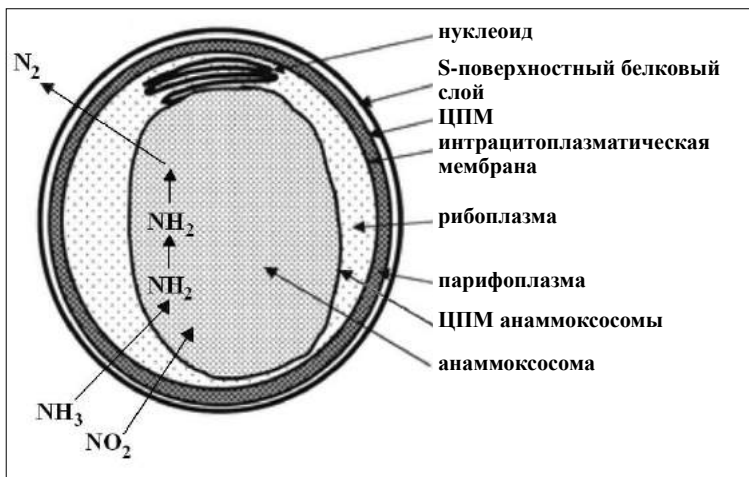


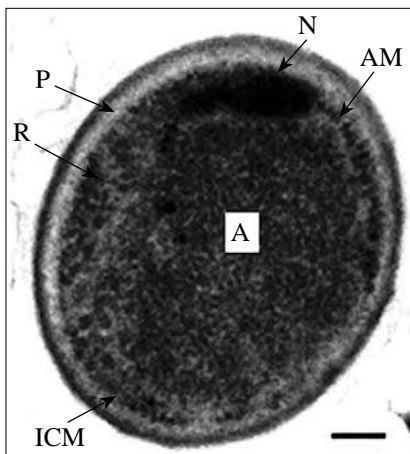
Рис. 61. Клетка-швермер *Proteus mirabilis*. Электронная микрофотография (по Hoeniger, 1965)

Таблица 10. Представители фила *Planctomycetes*, способные к анаммокс-процессу (по Анюшевой, 2007)

Анаммокс-бактерии	Место выделения
<i>Candidatus Brocadia Anammoxidans</i>	Ил пилотного реактора очистки сточных вод (Голландия)
<i>Candidatus Brocadia Fulgida</i>	Ил очистных сооружений
<i>Candidatus Scalindua Sorokinii</i>	Аноксигенная зона Черного моря Осадки мелководного эстуария (Дания) Шельфовые воды Намибии; Ил очистных сооружений (Великобритания)
<i>Candidatus Scalindua Brodae</i>	Шельфовые воды Намибии Ил очистных сооружений (Великобритания)
<i>Candidatus Scalindua Wagneri</i>	Ил очистных сооружений (Великобритания)
<i>Candidatus Kuenenia Stuttgartiensis</i>	Ил очистных сооружений (Великобритания)



А



Б

Рис. 62. Анаммоксосома планктомицета *Candidatus Brocadia anammoxidans* (по Webb, 2004): А – схема организации и компартментализации клетки; Б – тонкий срез клетки: А – анаммоксосома, N – нуклеоид, R – рибоплазма, P – парифоплазма, ICM – интрацитоплазматическая мембрана, AM – цитоплазматическая мембрана анаммоксосомы. Шкала – 0,1 мкм

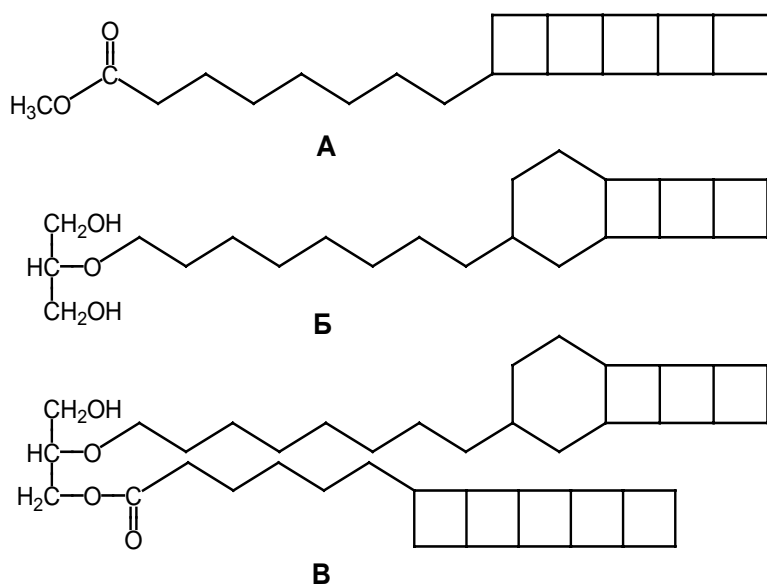


Рис. 63. Структура липидов планктомицета *Candidatus Brocadia anammoxidans* (по Lindsay, 2001): А – сложный эфир метанола и C_{20} - жирной кислоты, содержащий пять линейно соединенных бутановых колец; Б – простой моноэфир глицерола C_{20} - жирной и C_{20} - жирного спирта, содержащий три линейно соединенных циклобутановых кольца и одно кольцо циклогексана; В – эфир смешанного типа, содержащий как простую, так и сложную эфирную связь

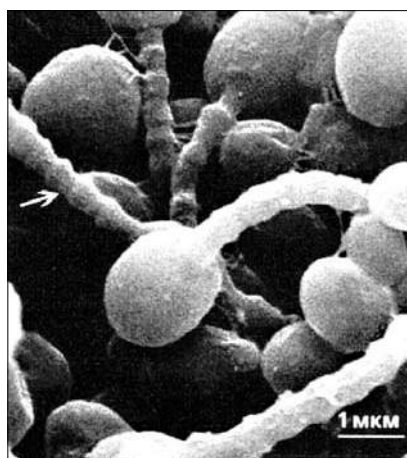


Рис. 64. Клетки *Zavarzinella formosa* (фила *Planctomycetes*), обладающие стебельками (↑) (по Kulichevskaya, 2009)

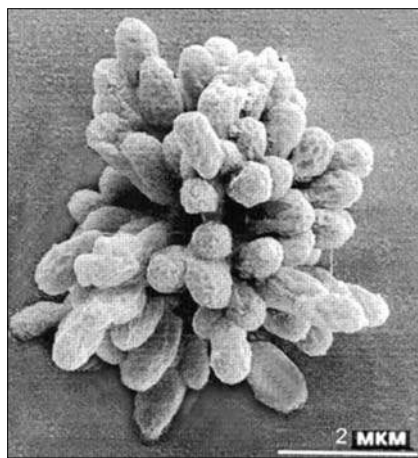
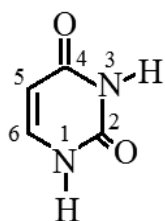
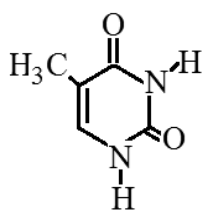


Рис. 65. Клетки *Planctomyces limnophilus* (фила *Planctomycetes*), собранные в розетки (по Perry, 2002)

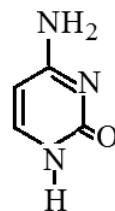
Пиримидины



Урацил

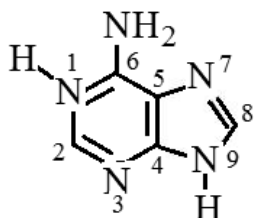


Тимин

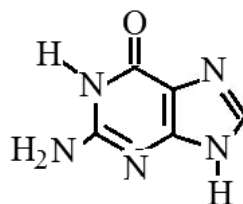


Цитозин

Пурины

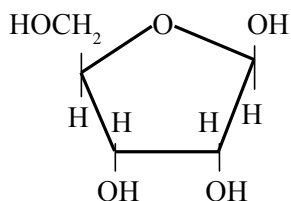


Аденин

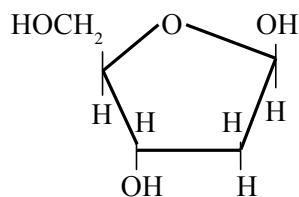


Гуанин

Рис. 66. Строение азотистых оснований



β -D-рибоза



β -D-2-дезоксирибоза

Рис. 67. Рибоза и дезоксирибоза

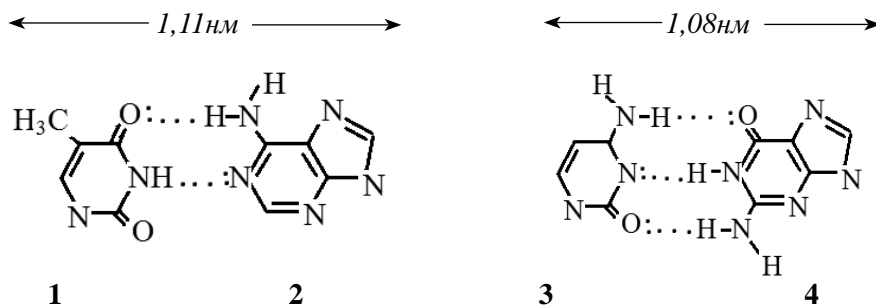


Рис. 68. Комплементарные пары азотистых оснований (правило Чаргафа):

1 – тимин; 2 – аденин; 3 – цитозин; 4 – гуанин

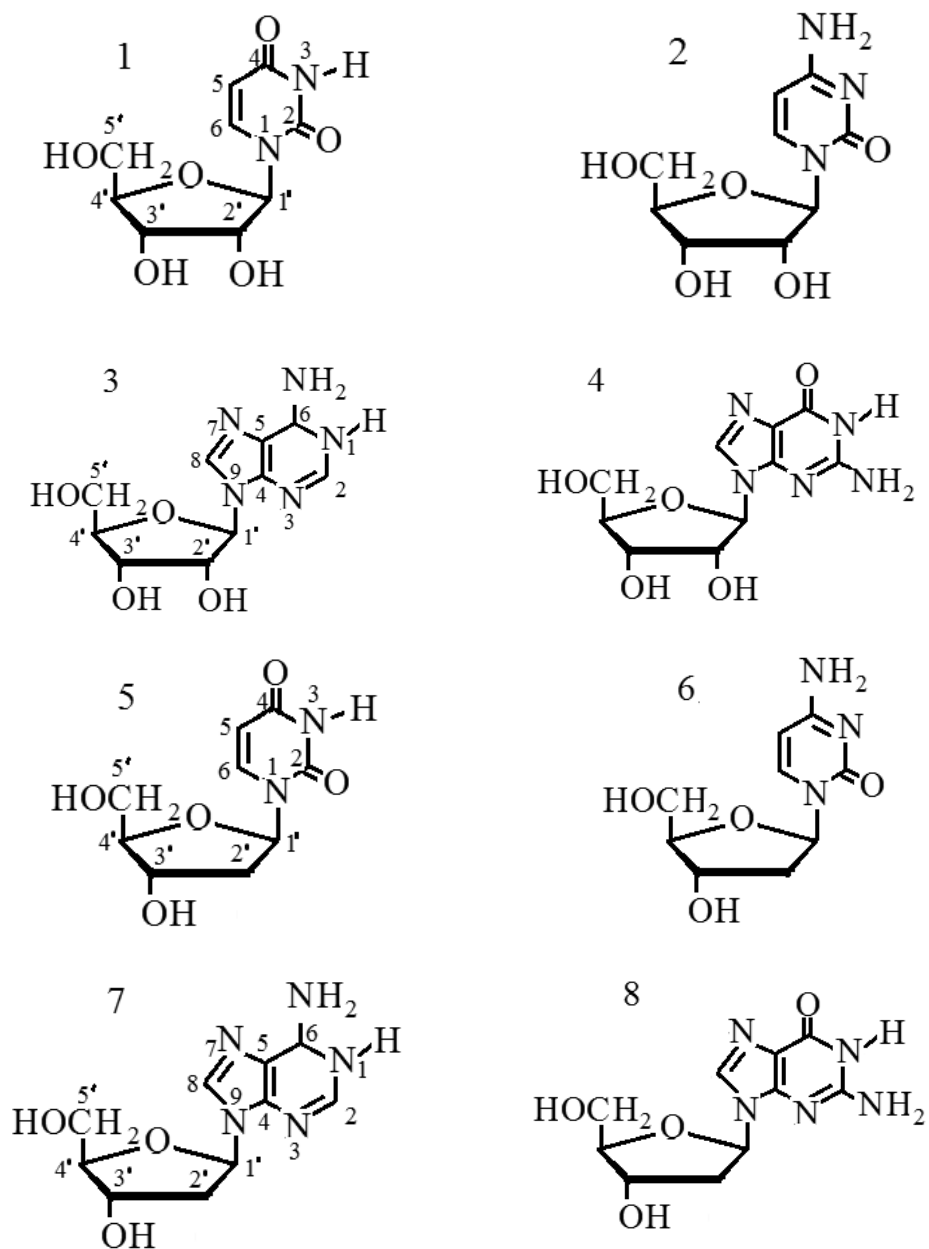


Рис. 69. Структура основных рибонуклеозидов и дезоксирибонуклеозидов:

- 1 – уридин, 2 – цитидин, 3 – аденозин, 4 – гуанозин, 5 – дезоксиуридин,
 6 – дезоксицитидин, 7 – дезоксиаденозин, 8 – дезоксигуанозин

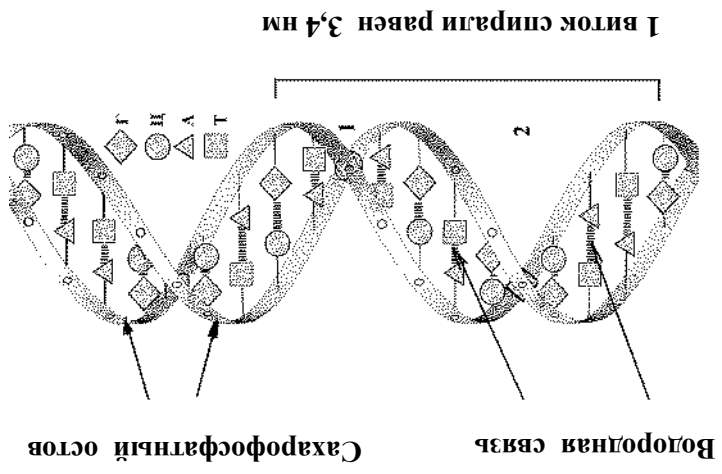
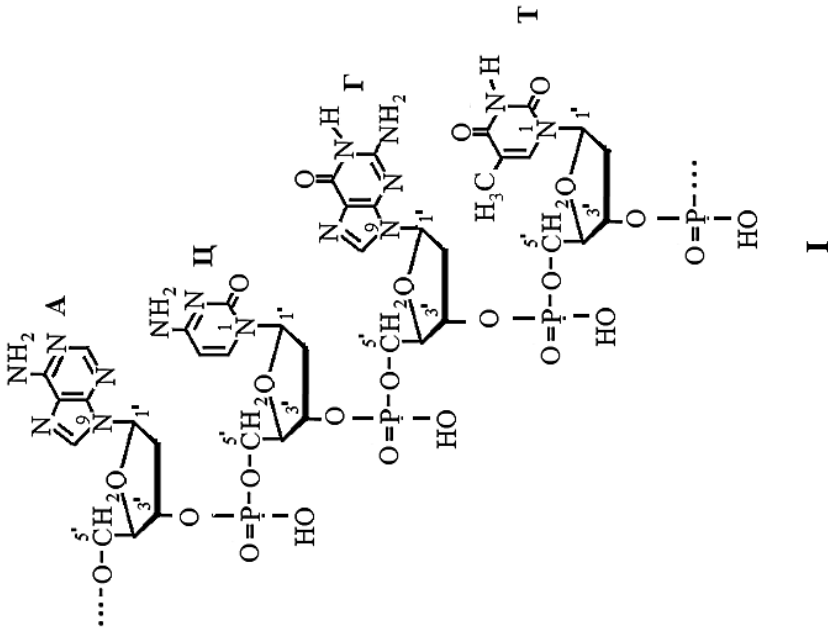


Рис. 70. ДНК. I – первичная структура; II – двойная спираль В-формы ДНК. А – аденин; Г – гуанин; Ц – тимин; Т – тимин; Ц – цитозин. 1 – малая бороздка; 2 – большая бороздка

Таблица 1.1. Генетический код

Первое положение (5'-конец)	Второе положение в кодоне				Третье положение (3'-конец)
У(Т)	фенил- алаанин лейцин	серин	тирозин **	УГУ УГЦ УГА УГГ	цистеин ** триптофан
Ц	лейцин	пролин	гистидин глутамин	ЦГУ ЦГЦ ЦГА ЦГГ	аргинин
А	изолейцин метионин	треонин	аспарагин лизин	АГУ АГЦ АГА АГГ	серин аргинин
Г	валин	аланин	аспарагин глутаминовая кислота	ГАУ ГАЦ ГАА ГАГ	глицин

*Иницирующий кодон; ** терминирующий (нонсенс) кодон. А – аденин; Г – гуанин; Т – тимин; Ц – цитозин; У – уридин

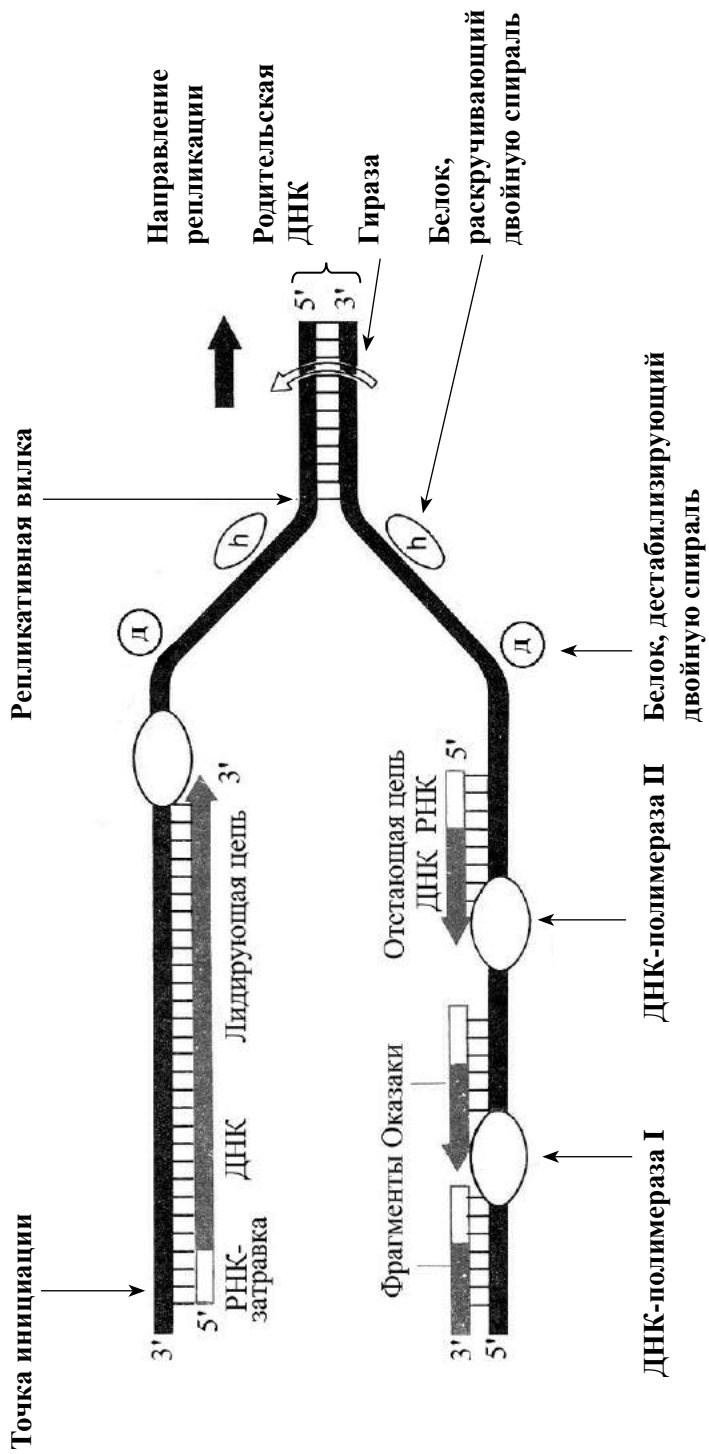
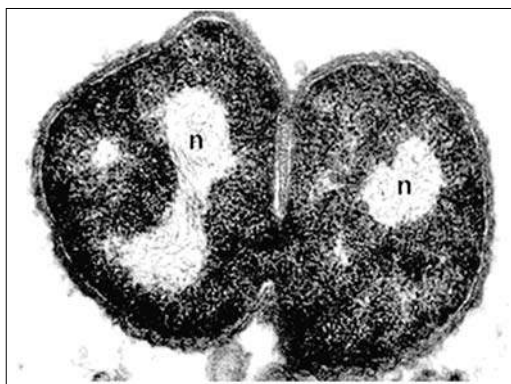
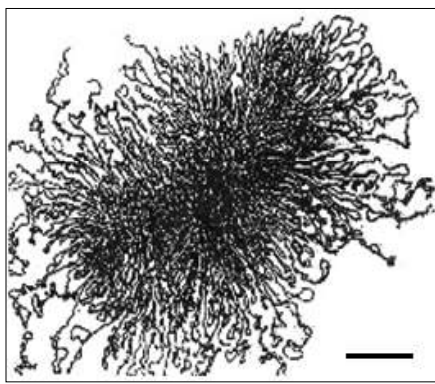


Рис. 71. Репликация хромосомной ДНК у бактерий

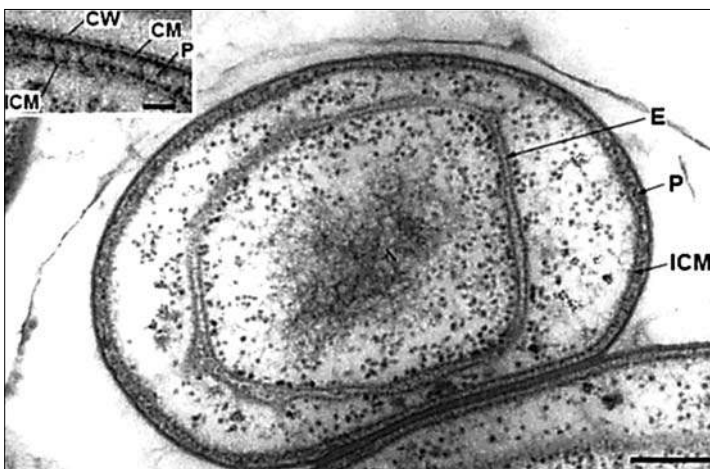


А



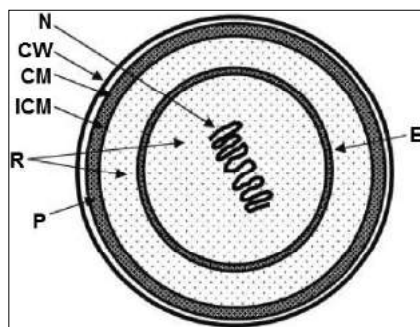
Б

Рис. 72. Нуклеоид *Escherichia coli* (по Kaiser, 1998): А – нуклеоид (n); Б – изолированный нуклеоид. Видны хромосомные домены-петли, многие из которых сверхспирализованы. Шкала – 1 мкм



А

Рис. 73. Квази-эукариотизм у планктомидея *Gemmata obscuriglobus* (по Webb, 2004): А – тонкий срез клетки, шкала А – 0,2 мкм. Электронная микрофотография; Б – схема компартиментализации клетки: CW – клеточная стенка; N – «нуклеоид»; Е – «ядерная» оболочка, состоящая из двух мембран, между которыми видна светлая зона; CM – плазматическая мембрана; ICM – интрацитоплазматическая мембрана; R – рибоплазма



Б

Таблица 12. Размер хромосомных геномов некоторых прокариот

До-мен	Организм	Размер, п.н.	Число генов	Характеристика
B	<i>Carsonella ruddii</i>	159662	182	Эндосимбионт псиллиды <i>Diaphorina citri</i>
B	<i>Buchnera aphidicola</i>	450000	396	Эндосимбионт тли <i>Cinara cedri</i>
A	<i>Nanoarchaeum equitans</i>	490000	НД	Симбионт кренархея <i>Ignisoccus</i>
B	<i>Mycoplasma genitalium</i>	580000	479	Вызывает воспаление мочеполовых путей человека
B	<i>Wigglesworthia glossinidia</i>	697000	611	Эндосимбионт мухи це-це <i>Tsetse fly</i>
B	<i>Ureaplasma urealyticum</i>	761719	605	Вызывает воспаление мочеполовых путей
B	<i>Chlamydia trachomatis</i>	1042519	894	Возбудитель трахомы у людей
B	<i>Rickettsia prowazekii</i>	1111523	834	Возбудитель сыпного тифа
B	<i>Aquifex aeolicus</i>	1551335	1512	Сапротроф, термофил, T _{опт} 85°C
A	<i>Methanococcus jannaschii</i>	1660000	1738	Метаноген, термофил, T _{опт} 85°C
A	<i>Pyrococcus horikoshii</i>	1738505	2061	Гипертермофил, T _{опт} 98° C
B	<i>Holospira undulata</i>	1740000	1509	Симбионт инфузории <i>Paramecium caudatum</i>
B	<i>Thermotoga maritima</i>	1860725	1877	Сапротроф, гипертермофил, T _{опт} 85°C
B	<i>Bartonella henselae</i>	1931047	1488	Болезнь кошачьих царапин

A	<i>Archaeoglobus fulgidus</i>	2178400	2436	Метаболизирует серу, гипертермофил, T _{опт} 85°C
B	<i>Prochlorococcus marinus</i>	2408873	НД	Фототроф, цианобактерия
A	<i>Haloferox mediterranei</i>	2900000	НД	Растет при концентрации NaCl ~ 32%
A	<i>Sulfolobus solfataricus</i>	2992245	НД	Термоацидофил, метаболизирует серу, T _{опт} 75 °С, рН _{опт} 4,5
B	<i>Synechocystis sp.</i>	3573470	3168	Фототроф, цианобактерия
A	<i>Methanohalobium mazaui</i>	4096345	НД	Метаноархея
B	<i>Bacillus subtilis</i>	4214810	4100	Почвенная бактерия
B	<i>Mycobacterium tuberculosis</i>	4411529	4000	Возбудитель туберкулеза
B	<i>Shigella flexneri</i>	4607203	НД	Возбудитель дизентерии
B	<i>Escherichia coli</i> CFTO 73	5231428	НД	Энтеробактерия, комменсал эукариот
A	<i>Methanohalobium acetivorans</i>	5751492	НД	Метаноархея
B	<i>Nostoc sp.</i>	7540000	НД	Фототроф, цианобактерия
B	<i>Streptomyces lividans</i>	7800000	НД	Актинобактерия
B	<i>Borrelia burgdorferi</i>	9100725	НД	Вызывает болезнь Лайма
B	<i>Mycobacterium xanthus</i>	9500500	НД	Сложная дифференцировка, деструктор целлюлозы

601 А – домен Archaea; В – домен Bacteria; НД – нет данных

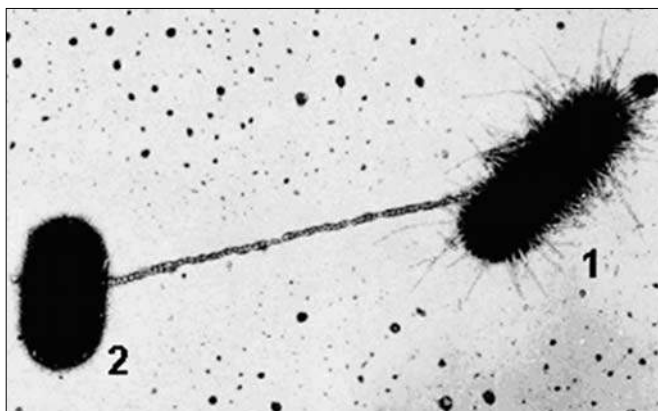


Рис. 74. Конъюгации у *Escherichia coli* (по Talaro, 2002): 1 – клетка-донор с большим количеством соматических коротких пилей и одной конъюгативной F-пилей; 2 – клетка-реципиент. Электронная микрофотография

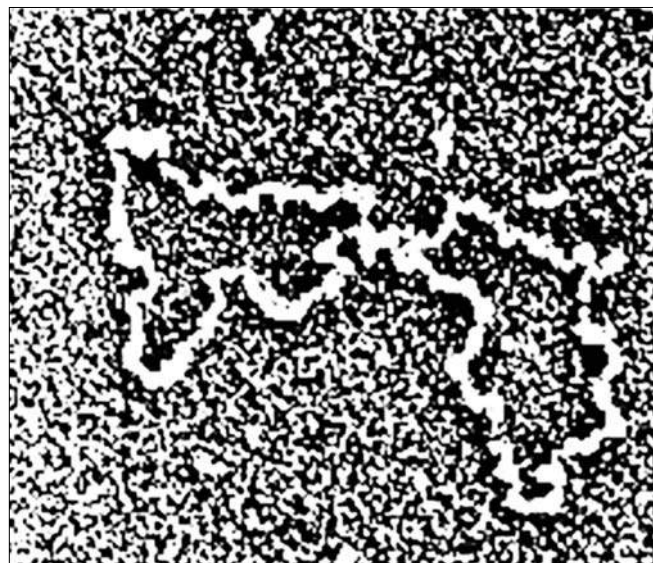


Рис. 75. Плазмида *Escherichia coli* (по Volk, 1991)

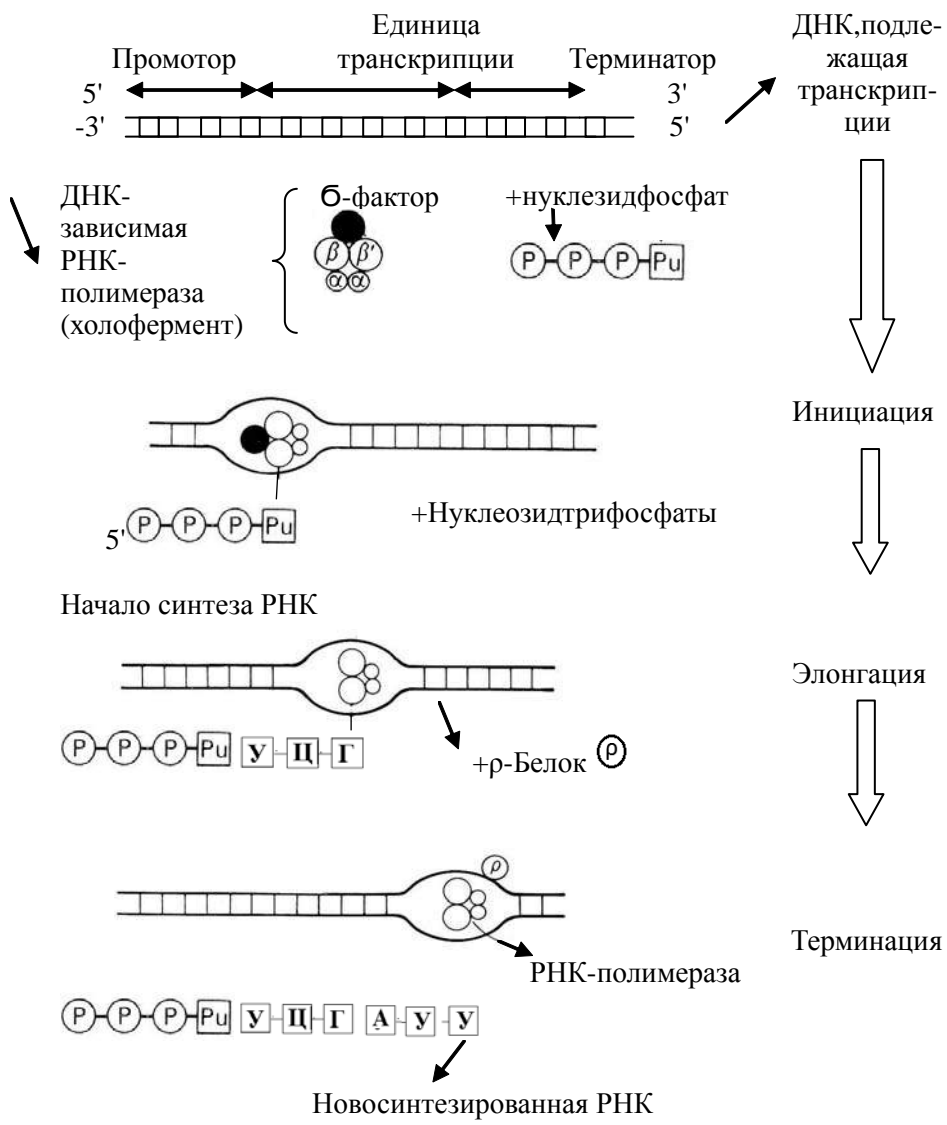


Рис. 76. Транскрипция у *Escherichia coli*

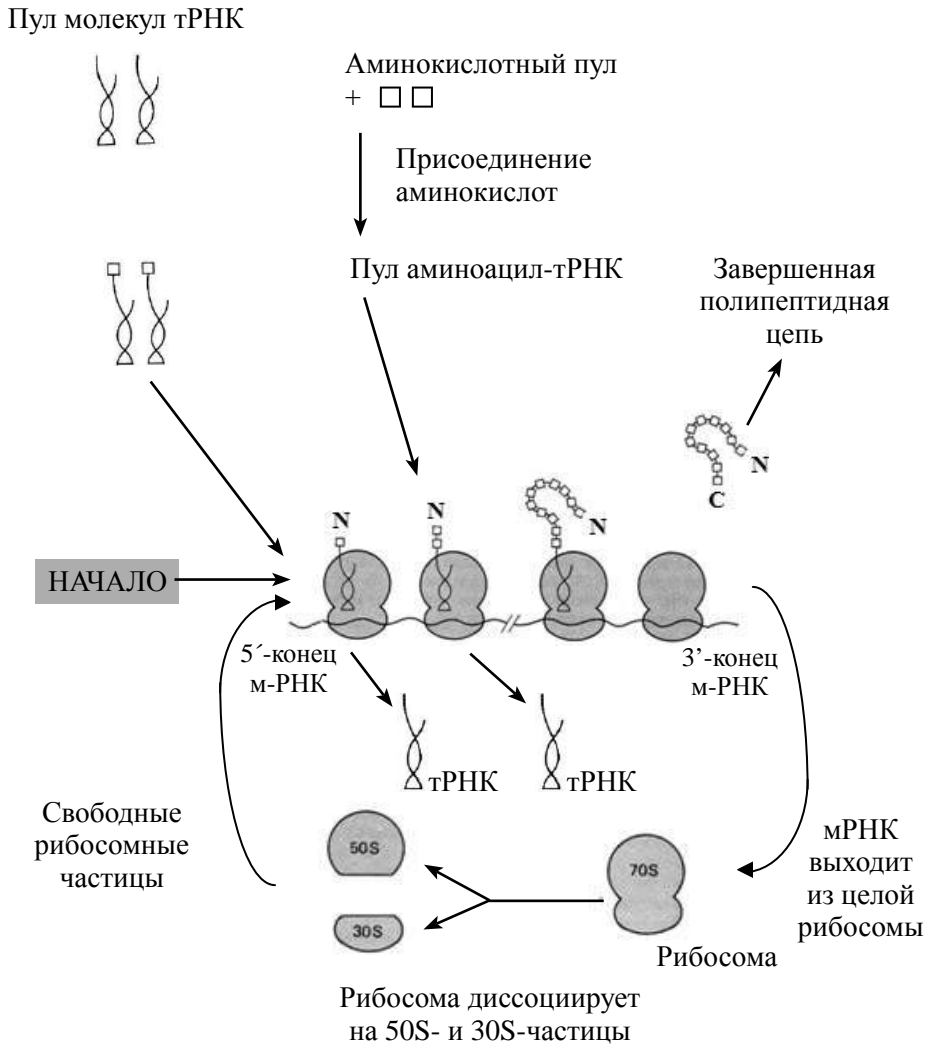
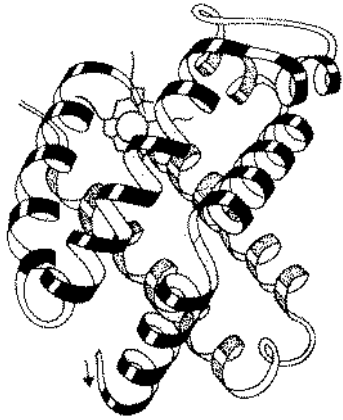
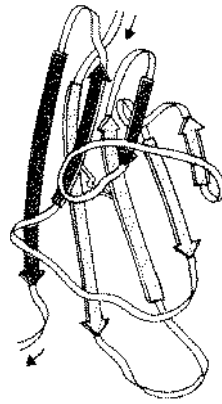


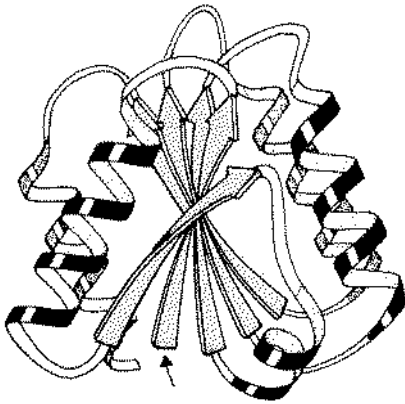
Рис. 77. Схема биосинтеза белка у прокариот



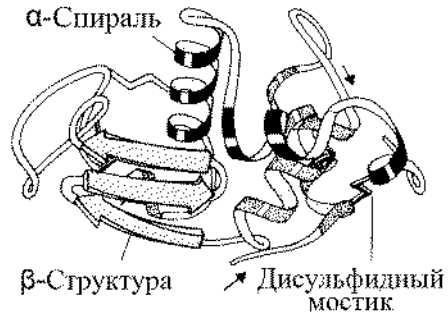
α/α
 β -субъединица гемоглобина



β/β
 Константный домен
 иммуноглобулина



α/β
 Флаводоксин

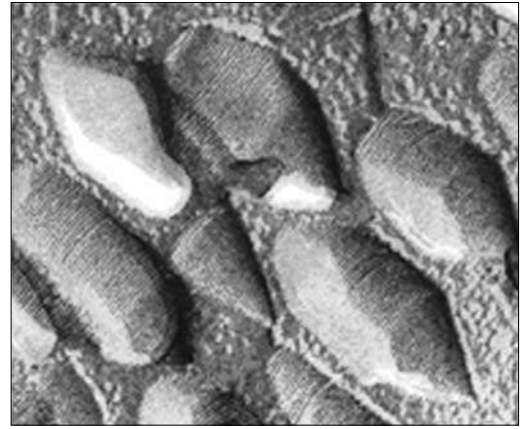


$\alpha + \beta$
 Лизоцим куриного яйца

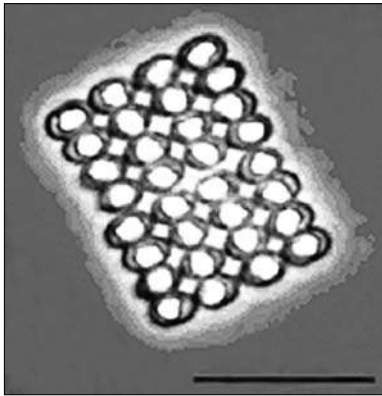
Рис. 78. Четыре типа структуры глобулярных белков



А



Б



В

Рис. 79. Газовые везикулы: А – Ультратонкий срез клетки археи *Haloferax volcanii* с газовыми везикулами (по The Prokaryotes, 2006). Б – Электронная микрофотография *Prosthecomicrobium pneumaticum*, полученная методом замораживания-скальвания, (по Walsby, 2004); В – тонкий срез ассоциации клеток *Thiopedia rosea*, шкала 10 мкм (по Staley, 2002).

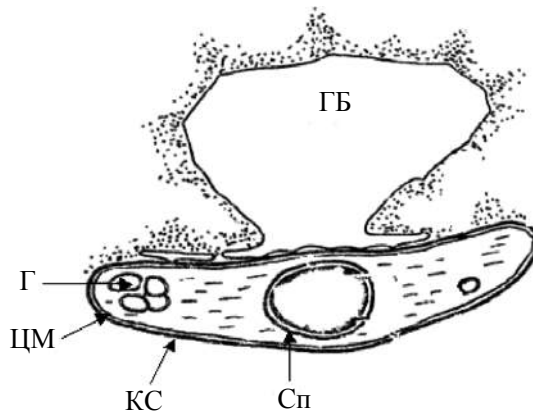
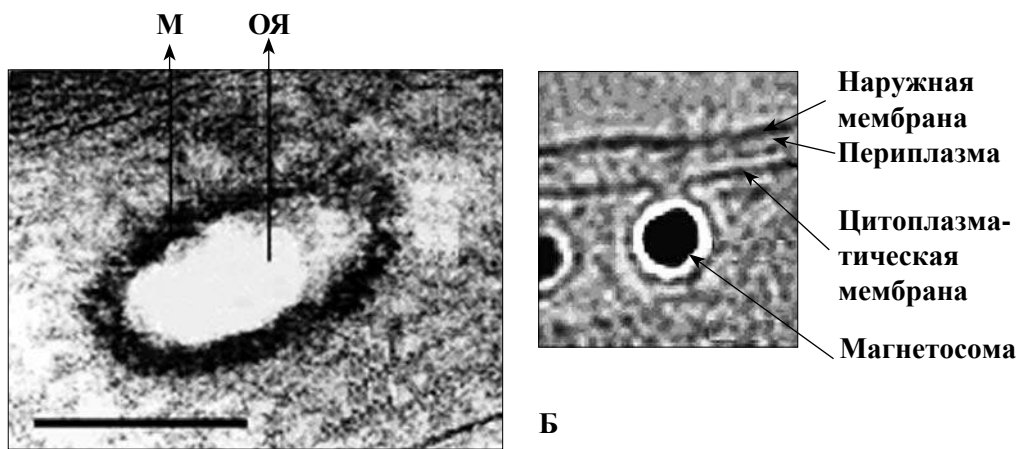
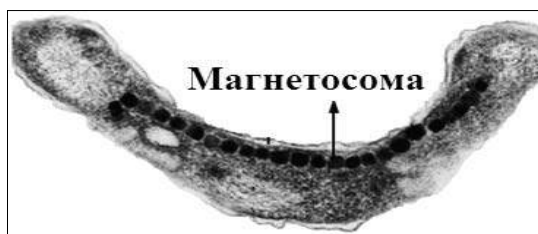


Рис. 80. Экстрацеллюлярный газовый баллон (ГБ) *Bacillus vesiculiferous* (по Трипкунайте, 1987): КС – клеточная стенка; ЦМ – цитоплазматическая мембрана; Г – гранулы поли-β-оксибутирата; Сп – эндоспора



А



В

Рис. 81. Магнитотактные бактерии: А – фрагмент ультратонкого среза *Rhodospirillum rubrum*, содержащий некристаллическое магнитное включение. М – электронно-плотный матрикс, обогащенный железом; ОЯ – электронно-прозрачное органическое ядро, шкала 0,1 мкм (по Ванштейну, 1998); Б – фрагмент клетки *Magnetospirillum magneticum*. Электронная криотомография, показывающая образование магнетосомы путем инвагинации ЦПМ. Шкала – 0,05 мкм (по Kameili, 2006); В – клетка *Magnetobacterium magnetotacticum* с магнетосомами (по Prescott, 2002)

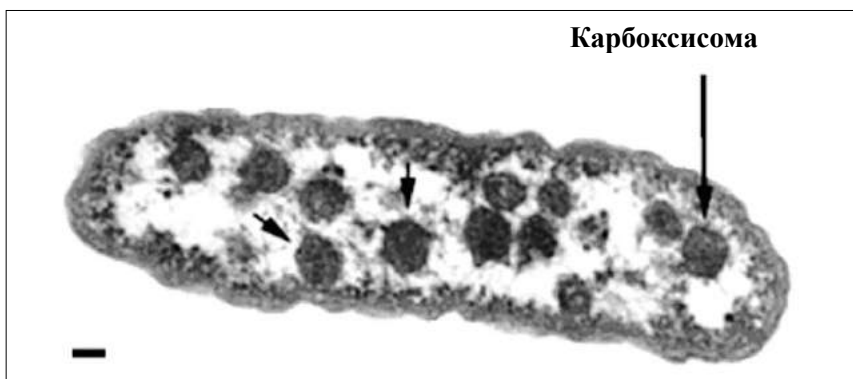
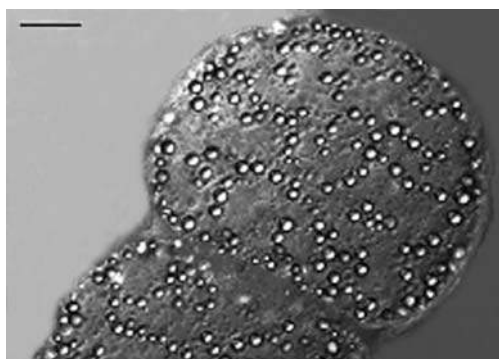
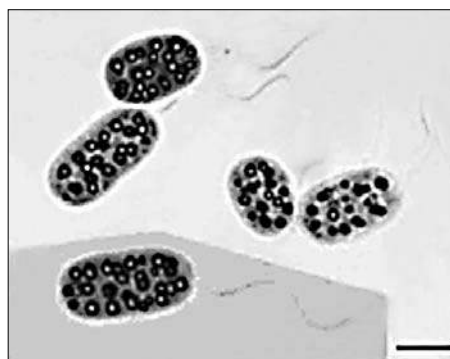


Рис. 82. Ультратонкий срез клетки *Halothiobacillus neapolitanus*, содержащей карбоксисомы. Шкала 0,2 мкм (по Heinhorst, 2006).



А



Б

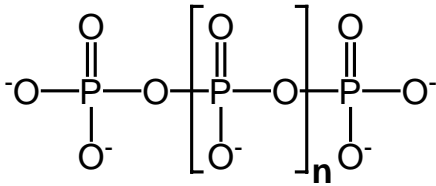


В

Рис. 83. Серные глобулы в клетках бактерий: А – *Thiomargarita namibiensis*. Электронная микрофотография. Шкала – 100 мкм (по Pickering, 1995); Б – *Chromatium okenii*, фазово-контрастная микрофотография. Шкала – 5 мкм (по Prescott, 2002);

В – структура форм серы, присутствующей в серных глобулах (по Pickering, 1995)

Полифосфат



Гранулы

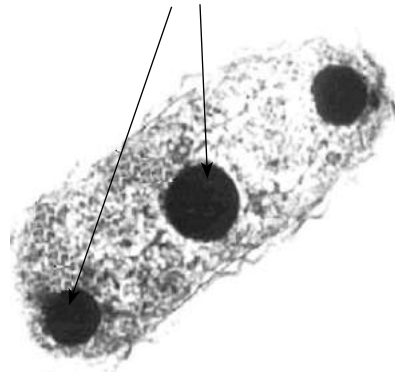


Рис. 84. Полифосфатные гранулы в клетке *Sandaracinobacter sibiricus*. Электронная микрофотография (по The Prokaryotes, 2006)

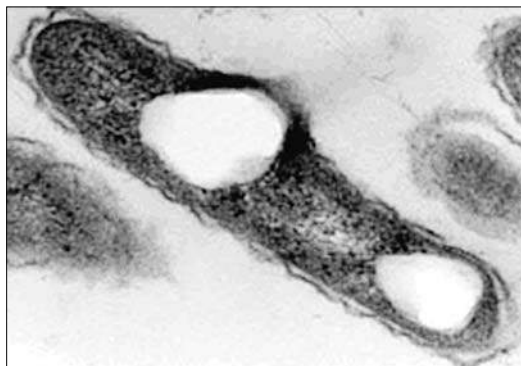
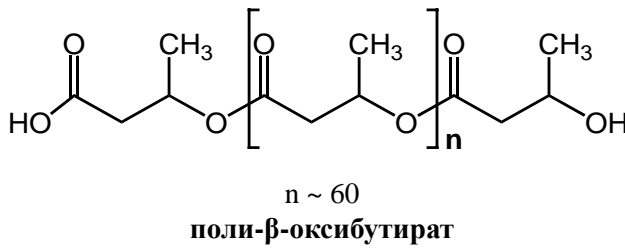
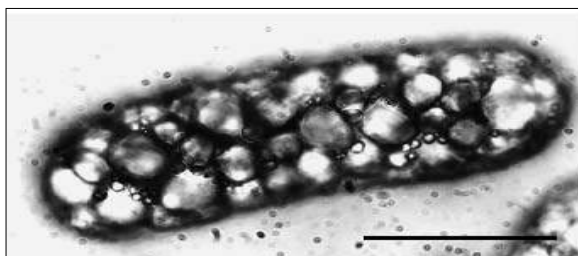
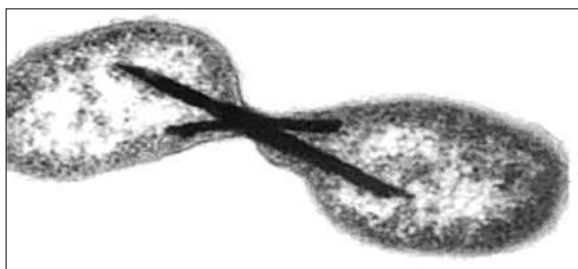


Рис. 85. Гранулы поли-β-оксибутирата в клетке *Sandaracinobacter sibiricus* (по The Prokaryotes, 2006)

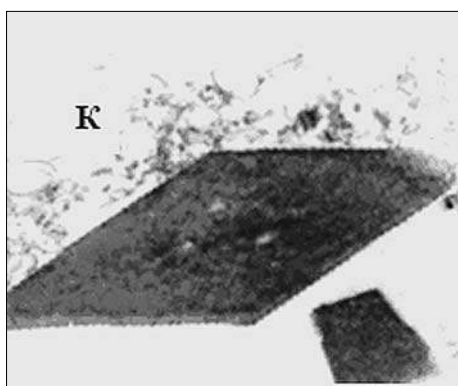


А

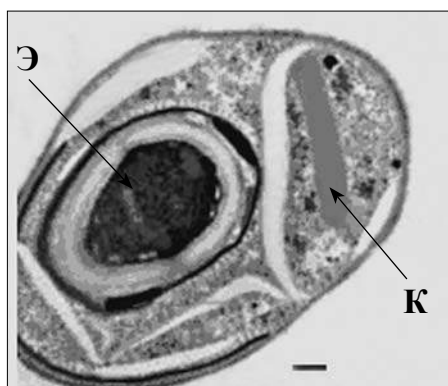


Б

Рис. 86. Включения: А – бактерия *Achromatium sp.*, содержащая гранулы кальцита. Шкала – 25 мкм (по Bergey's Manual of Systematic Bacteriology, 2005); Б – две дочерние клетки бактерии *Erythromicrobium ramosum* с кристаллами теллура (по The Prokaryotes, 2006). Электронная микрофотография



А



Б

Рис. 87. Токсины бактерий. Ультратонкий срез клеток: А – *Bacillus thuringiensis*; Б – *Clostridium perfringens*; Э – эндоспора; К – токсин; шкала 0,1 мкм (по Staley, 2002)

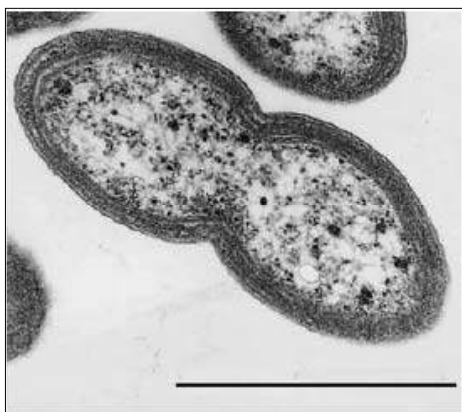


Рис. 88. Бинарно-эквивалентное деление *Nitrosomonas europaea*. Шкала – 1 мкм (по Bergey's Manual of Systematic Bacteriology, 2005). Электронная микрофотография

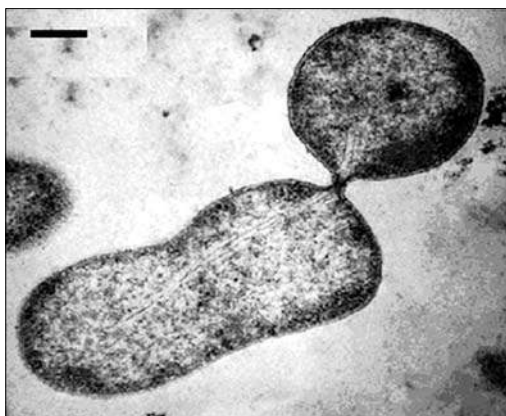
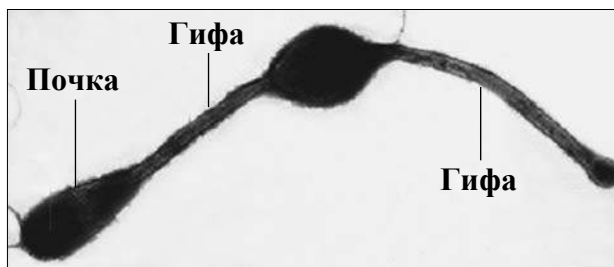
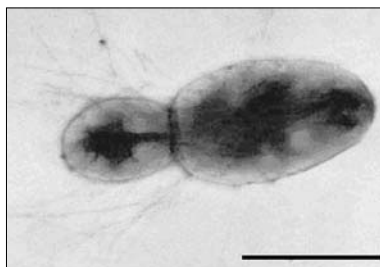


Рис. 89. Бинарно-эквивалентное деление *Palaeococcus helgesonii* перегородкой. Шкала – 0,2 мкм (по Amend, 2003). Электронная микрофотография



А



Б

Рис. 90. Бинарно-неэквивалентное деление (почкование) бактерий: А – *Hymnomicrobium* sp. (по Whittenbury, 1997); Б – *Blastopirellula marina* с единственной полярной почкой. Шкала – 1 мкм (по The Prokaryotes, 2006). Электронная микрофотография

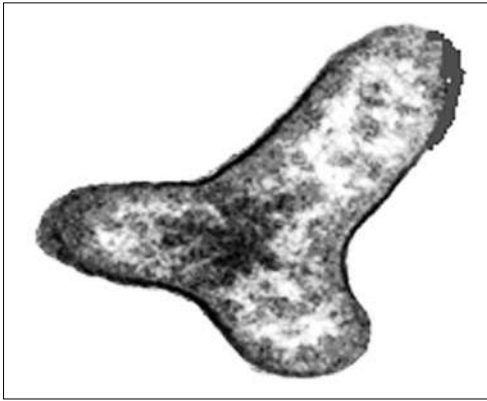


Рис. 91. Тройственное деление клетки *Citromicrobium bathyomarinum* Y-образной формы на три дочерние (по The Prokaryotes, 2006)

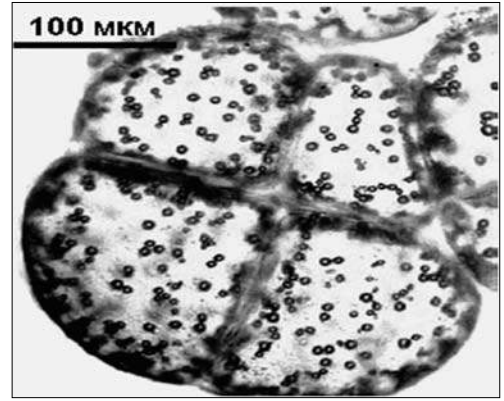
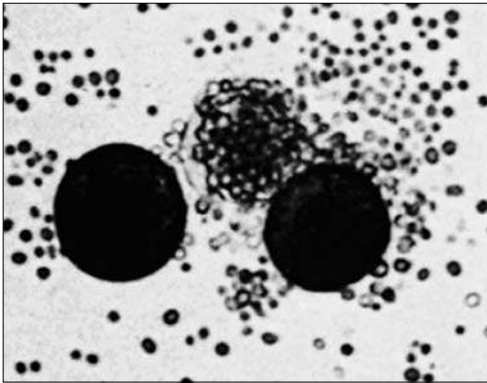


Рис. 92. Клетки *Thiomargarita namibiensis*, делящиеся в двух плоскостях (по The Prokaryotes, 2006). Электронная микрофотография



А



Б

Рис. 93. Множественное деление (дробление) цианобактерии рода *Dermocarpa* (по The Prokaryotes, 2006): А – фазово-контрастная микрофотография, иллюстрирующая выход бациллитов из клетки *Dermocarpa*; Б – тонкий срез клетки *Dermocarpa* с бациллитами. Шкала – 1 мк.

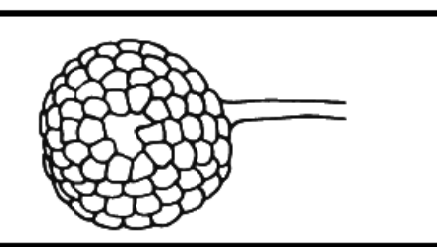
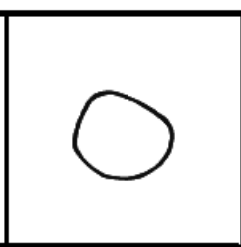
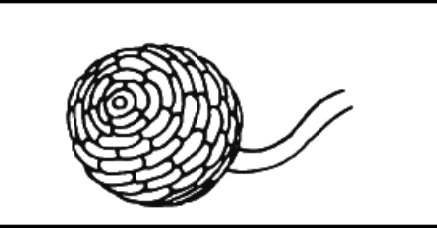
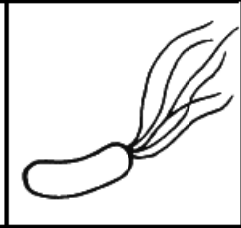
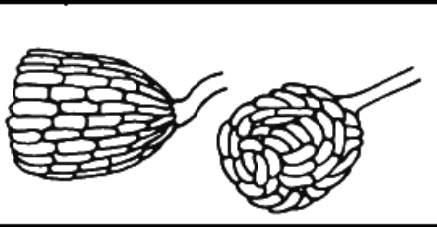

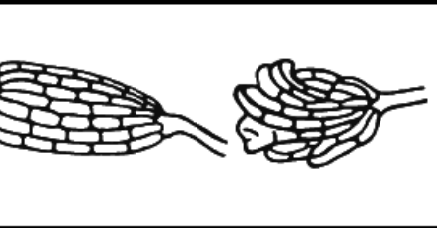
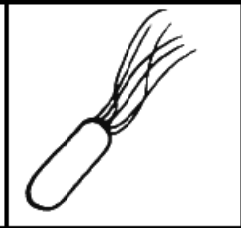
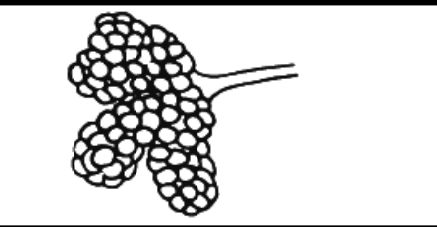
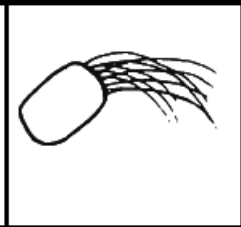
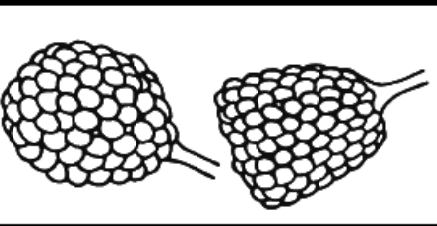
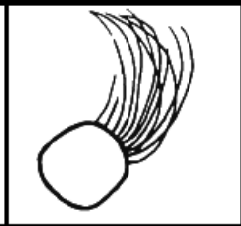
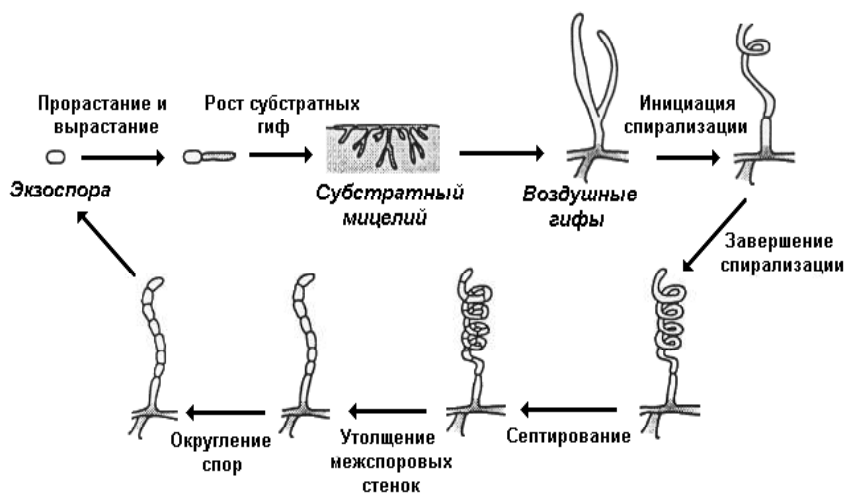
ACTINOPLANES		
AMORPHO-SPORANGIUM		
AMPULLARIELLA		
PILIMELIA		
SPIRILLOSPORA		
STREPTO-SPORANGIUM		

Рис. 94. Схематическое изображение спорангиев и спор различных актинобактерий
(по The Prokaryotes, 2006)

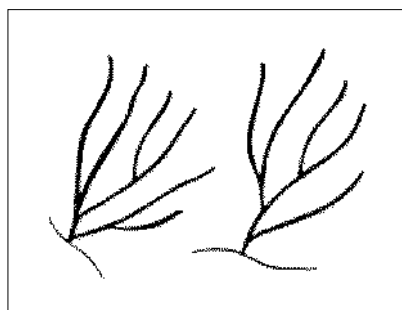


А

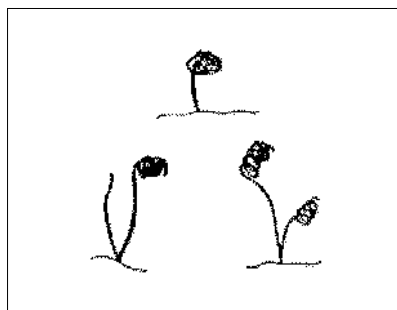


Б

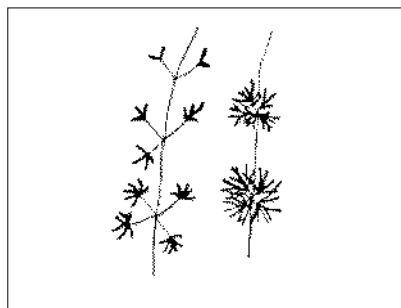
Рис. 95. Актинобактерия *Streptomyces coelicolor*: А – схема жизненного цикла (по Norwood, 1973); Б – воздушный мицелий и споры шириной 1 мкм. Сканирующая электронная микрофотография (по Buttner, 2002)



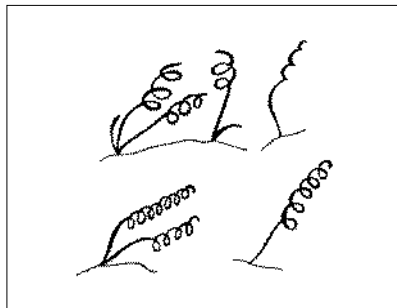
А



Б



Г

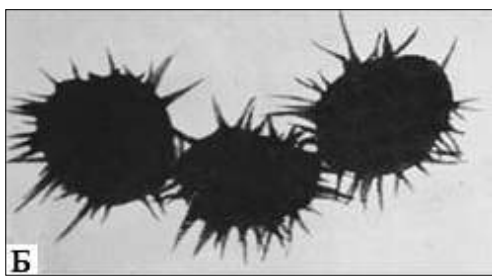


В

Рис. 96. Формы воздушных спороносцев у актинобактерий рода *Streptomyces*: А – прямые; Б – с плотно сжатыми спиралями; В – в виде правильных спиралей; Г – в мутовках прямые

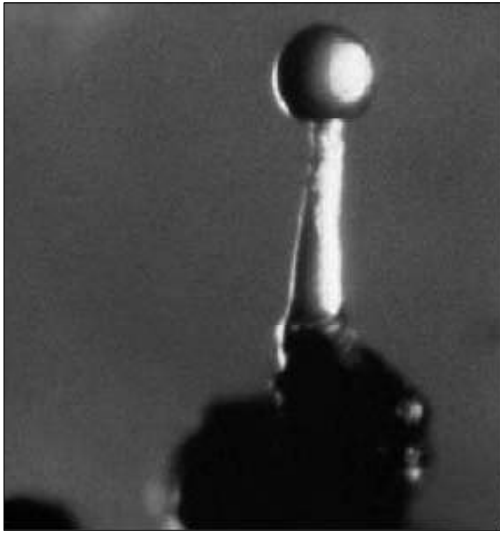


А



Б

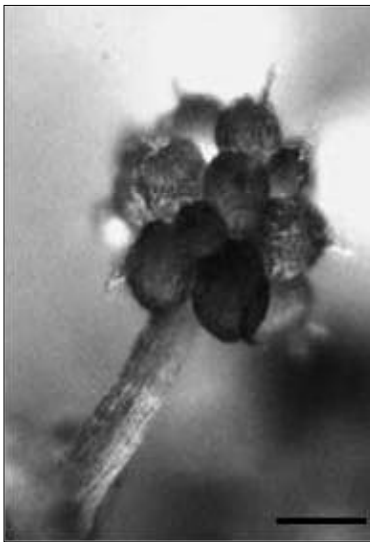
Рис. 97. Поверхность спор актинобактерий рода *Streptomyces*: А – споры гладкие; Б – споры с длинными шипами (по Гаузе, 1983)



А



Б



В

Рис. 98. Плодовые тела, образуемые миксобактериями: А – *Mucococcus stipitatus* (высота ножки может достигать 0,2 мм); Б – *Chondromyces crocatus*, шкала 100 мкм (по Moat, 2002); В – *Chondromyces robustus*, шкала 130 мкм (по Bergey's Manual of Systematic Bacteriology, 2005)

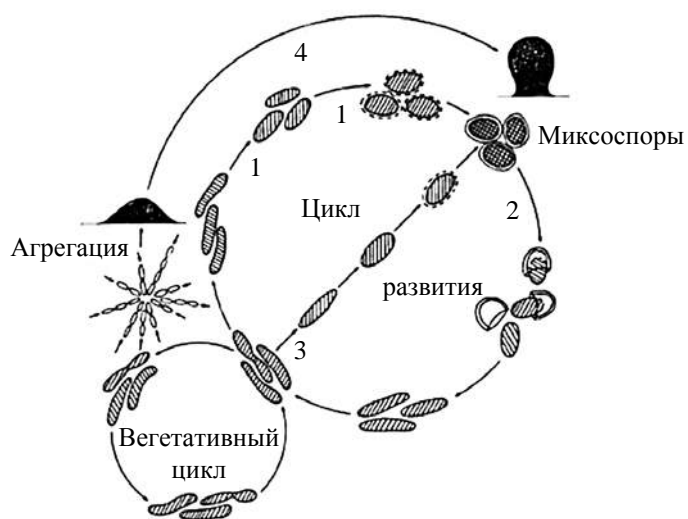


Рис. 99. Схема жизненного цикла *Mucococcus xanthus*: 1 – дифференцировка микроспор; 2 – прорастание; 3 – химическая индукция; 4 – формирование плодового тела (по Moat, 2002)

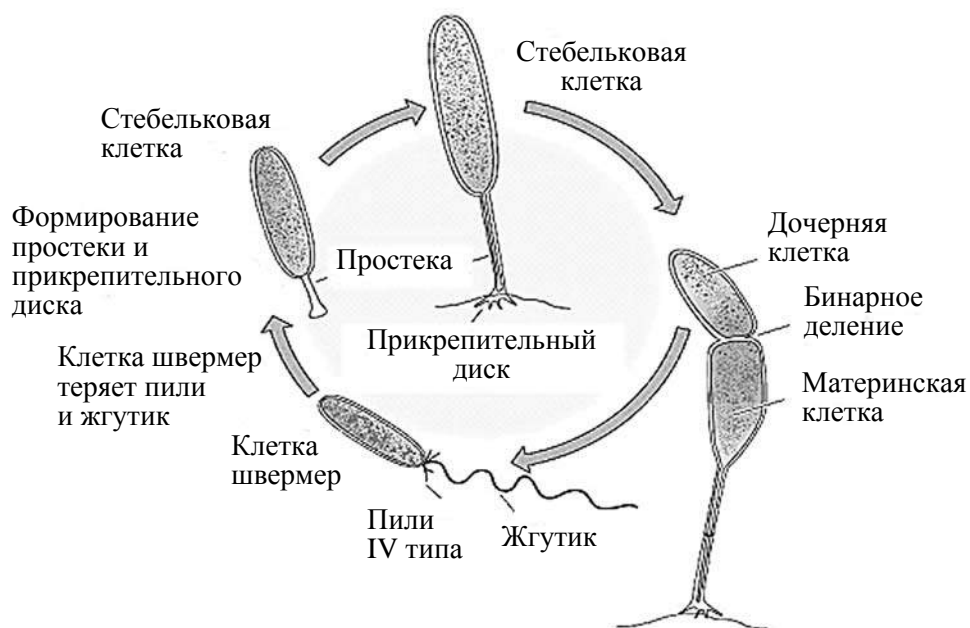


Рис. 100. Схема жизненного цикла *Caulobacter crescentus* (по Staley, 2002)

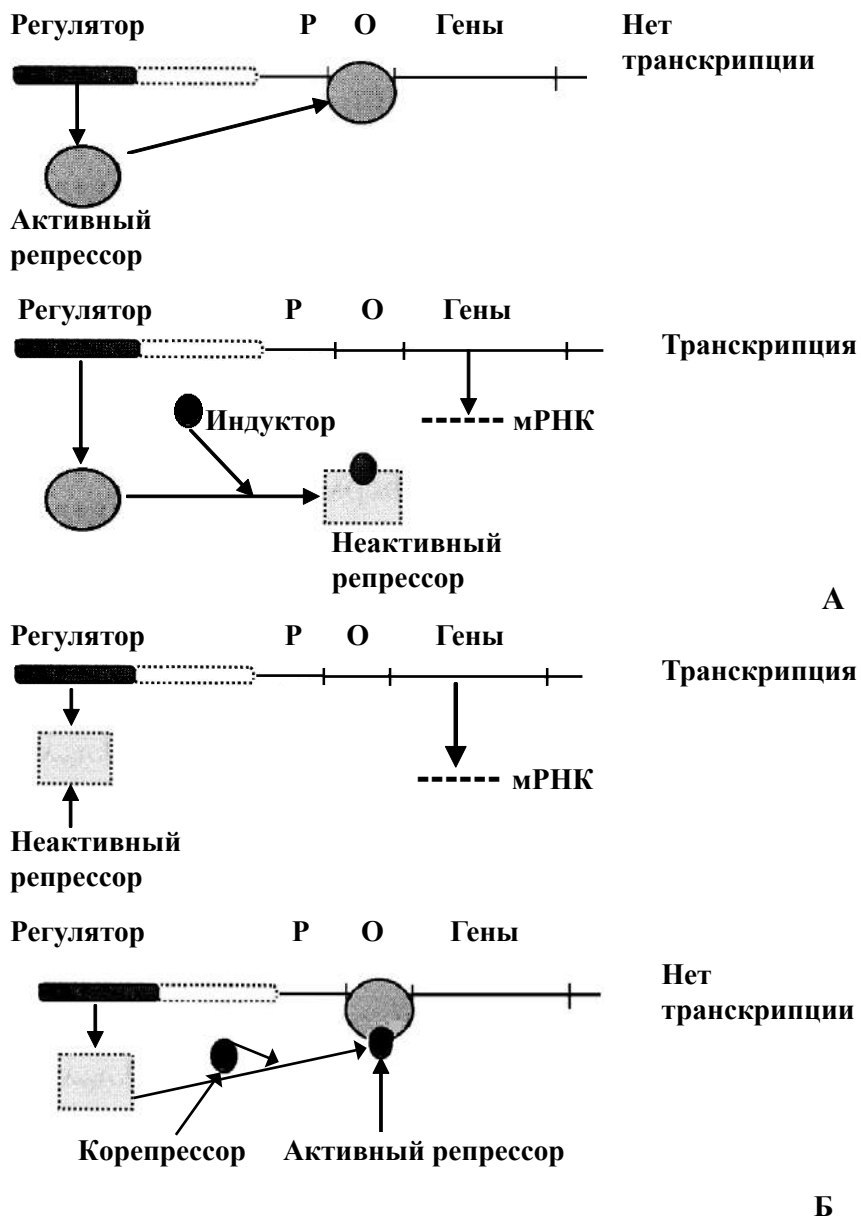


Рис. 101. Схемы индукции (А) и репрессии (Б) синтеза фермента (по Нетрусову, 2009). Р – промотор; О – оператор

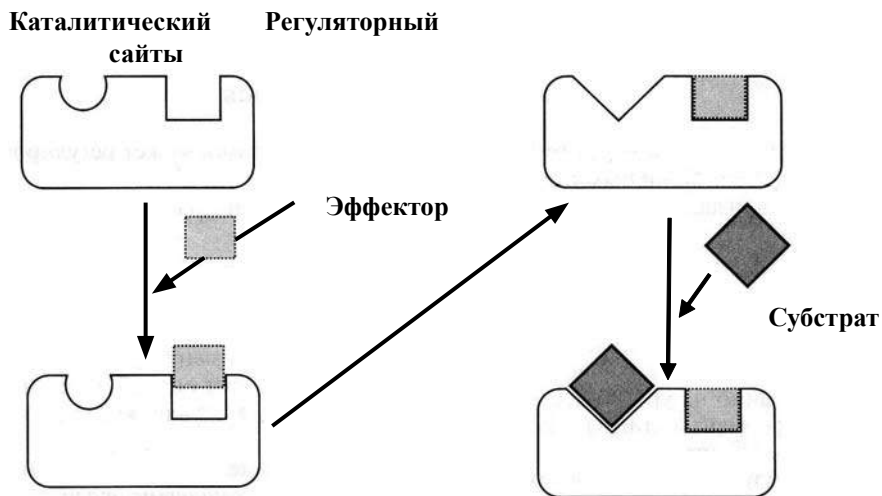


Рис. 102. Схема аллостерической регуляции активности фермента (по Нетрусову, 2009)

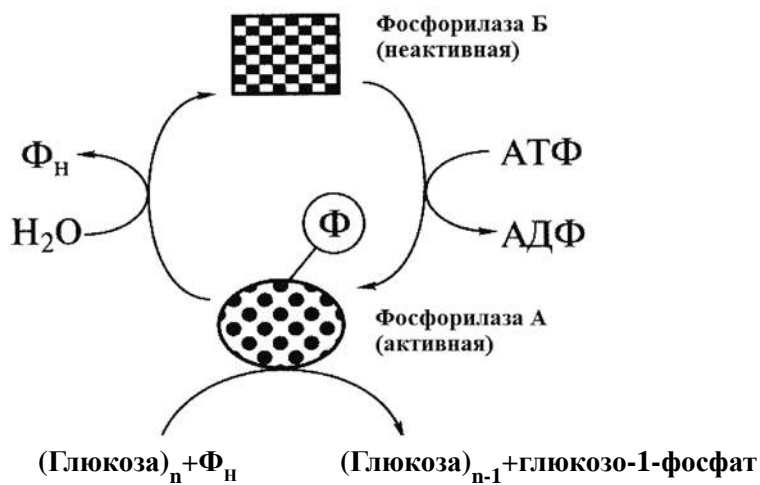


Рис. 103. Схема ковалентной модификации гликогенфосфорилазы из *Neurospora crassa* (по Нетрусову, 2009)

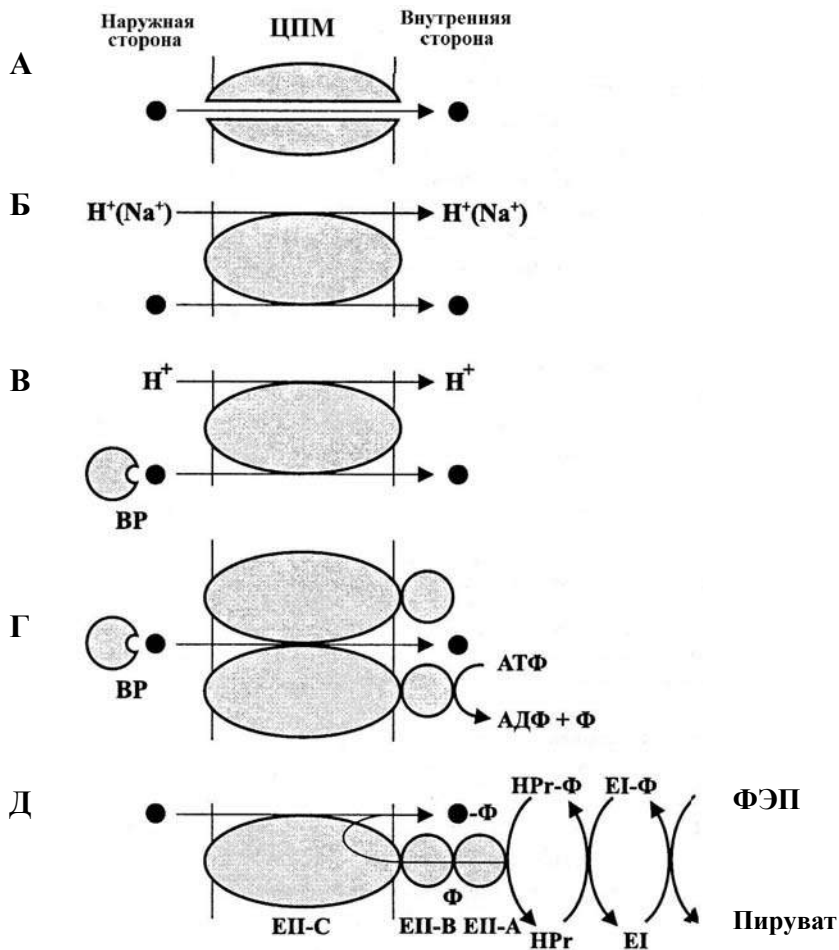


Рис. 104. Механизмы транспорта на уровне цитоплазматической мембраны (по Пиневицу, 2009): А – облегченная диффузия через белковый канал; Б – Pmf-, или Smf-зависимый симпортер; В – Pmf-зависимый симпортер, с использованием связывающего белка; Г – активный транспорт субстрата с участием ABC-пермеазы, энергизированный за счет химического потенциала фосфагена (АТФ); Д – транслокация групп; ВР – связывающий белок; ЕI и НPr – цитоплазматические ферменты (компоненты генеральной фосфотрансферазной системы); ЕП – мембраносвязанный фермент (специфический транспортер)

● – транспортируемый субстрат; ФЭП – фосфоэнолпируват;
ЦПМ – цитоплазматическая мембрана

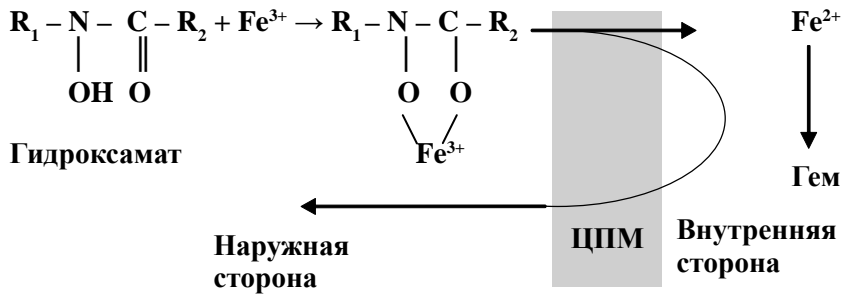


Рис. 105. Перенос ионов железа с помощью сидерофоров-гидроксаматов.
ЦПМ – цитоплазматическая мембрана

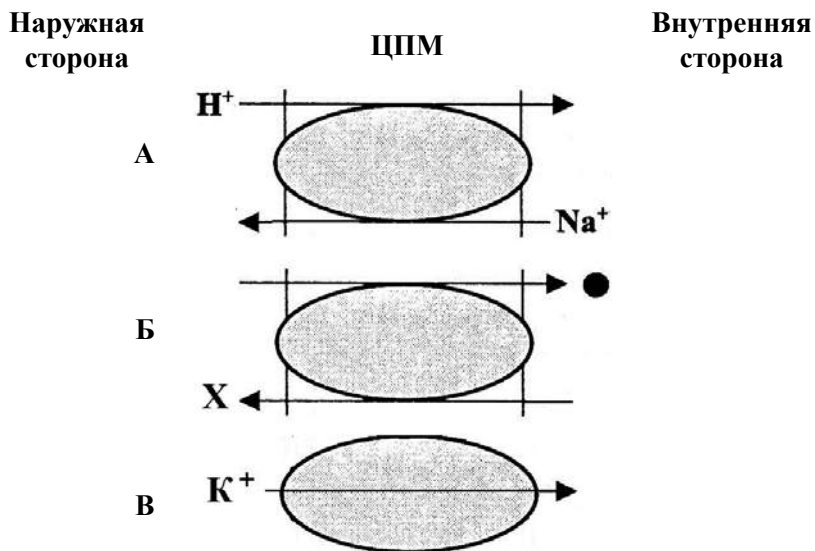
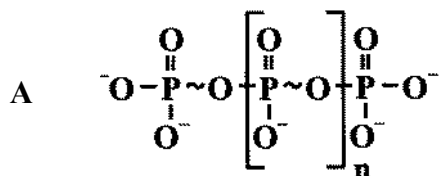
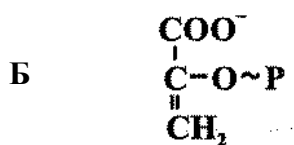


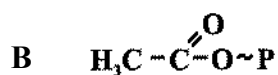
Рис. 106. Виды активного транспорта: А, Б – антипорт; В – унипорт. ● – субстрат; X – вещество, перенос которого сопряжен с транспортом субстрата; ЦПМ – цитоплазматическая мембрана



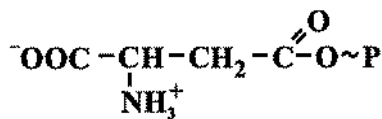
пирофосфат (n=0)
и конденсированные
неорганические фосфаты (n=1-10⁶)



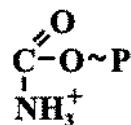
фосфоэнолпируват



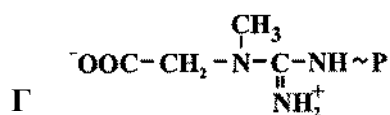
ацетилфосфат



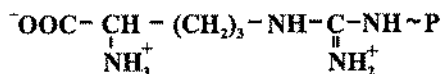
β-аспартилфосфат



карбамоилфосфат



креатинфосфат



аргининфосфат

Рис. 107. Структурные формулы некоторых фосфагенов, осуществляющих сопряжение между экзергоническими и эндергоническими реакциями путем обратимой мобилизации фосфорильной группы: А – конденсированные неорганические фосфаты; Б – энолфосфаты; В – О-ацилфосфаты; Г – N-ацилфосфаты

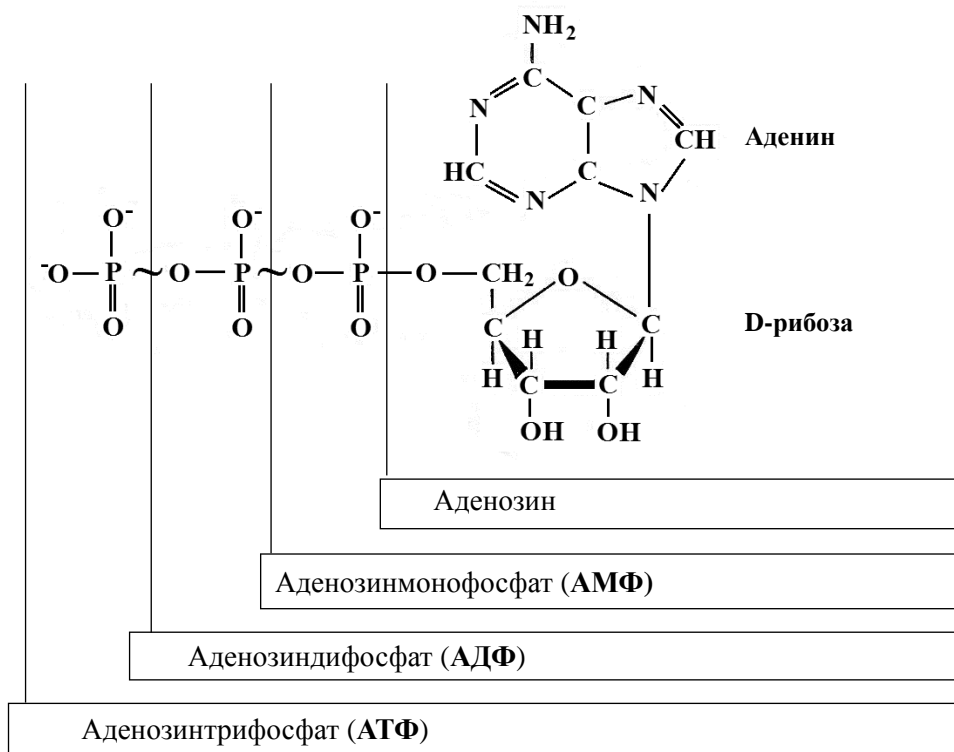


Рис. 108. Нуклеозидфосфаты: АТФ (фосфаген), АДФ и АМФ

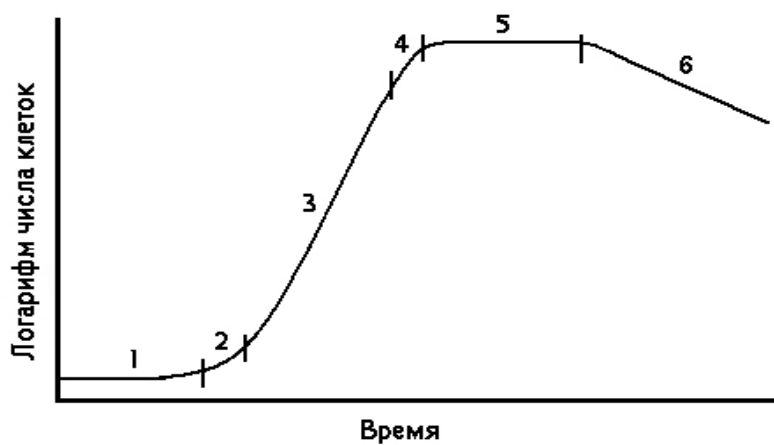


Рис.109. Фазы роста периодической культуры микроорганизмов: 1 – лаг-фаза; 2 – фаза ускорения роста; 3 – фаза экспоненциального роста; 4 – фаза замедления роста; 5 – стационарная фаза; 6 – фаза отмирания

Таблица 13. Мембранные биотрансформаторы, создающие Pmf
(по Пиневичу, 2007)

Тип биотрансформатора	Локализация биотрансформатора	Представитель прокариот
Протонофорные системы		
Бактериородопсин	CM	<i>Halobacterium salinarium</i>
Протеородопсин	–	фила <i>Proteobacteria</i>
F ₀ F ₁ -АТФаза/АТФ-синтаза	CM, ICM	<i>Escherichia coli</i>
P-АТФаза	CM	<i>Methanococcus jannaschii</i>
ФФаза/ФФ-синтаза	CM, ICM	<i>Rhodospirillum rubrum</i>
Протон-электронофорные системы		
НАДН-дегидрогеназа	CM	<i>Paracoccus denitrificans</i>
Цитохром bc ₁ (b ₆ f)-комплекс	CM, ICM	<i>Synechococcus sp</i>
Гетеродисульфид-редуктаза	CM	<i>Methanosarcina barkeri</i>
Цитохром с-оксидаза	CM, ICM	<i>Rhodobacter sphaeroides</i>
Электронофорные системы		
Цитохром bd-оксидаза	CM	<i>Azotobacter vinelandii</i>
Система экстрацитоплазматического окисления «простых» субстратов	CM	<i>Achromatium oxaliferum</i>
Системы вторичного транспорта		
Лактатпермеаза	CM	<i>Lactobacillus lactis</i>
Металлофосфат/H ⁺ симпортер	CM	<i>Acinetobacter sp.</i>
Оксалат: формиат-антипортер	CM	<i>Oxalobacter formigenes</i>

CM – цитоплазматическая мембрана;

ICM – интрацитоплазматическая мембрана

Таблица 14. Мембранные биотрансформаторы, создающие Smf
(по Пиневичу, 2007)

Тип биотрансформатора	Локализация биотрансформатора	Представитель прокариот
«Прямые» Na ⁺ -транспортёры		
НАДН-дегидрогеназа	CM	<i>Vibrio alginolyticus</i>
«Метансинтезирующая» метил-Н ₄ МРТ: СоМ-SH-метилтрансфераза	CM	<i>Methanosarcina barkeri</i>
«Ацетатсинтезирующая» N-метил- Н ₄ МРТ: C/Fe-SP-метилтрансфераза	CM	<i>Methanosarcina barkeri</i>
«Ацетатсинтезирующая» N-метил-Н ₄ -фолат: C/Fe-SP-метилтрансфераза	CM	<i>Acetobacterium woodii</i>
Оксалоацетат-декарбоксилаза	CM	<i>Klebsiella pneumoniae</i>
Метилмалонил-СоА-декарбоксилаза	CM	<i>Propionigenium modestum</i>
Малонатдекарбоксилаза	CM	<i>Malomonas rubra</i>
«Непрямые» Na ⁺ -транспортёры		
Na ⁺ /H ⁺ -антипортёр	CM	<i>Escherichia coli</i>
Na ⁺ -транслоцирующая F ₀ F ₁ -АТФаза/АТФ-синтаза	CM	<i>Propionigenium modestum</i>

CM – цитоплазматическая мембрана

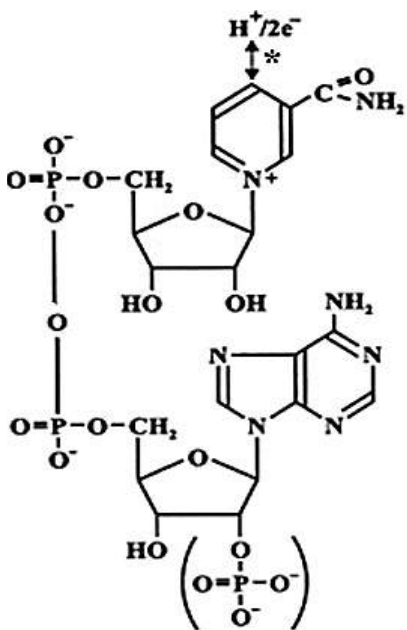


Рис. 110. Структура молекул никотинамидаде-
ниндинуклеотида (НАД) и никотинамидаденин-
динуклеотид-фосфата (НАДФ)

* место обратимого восстановления/протонирования

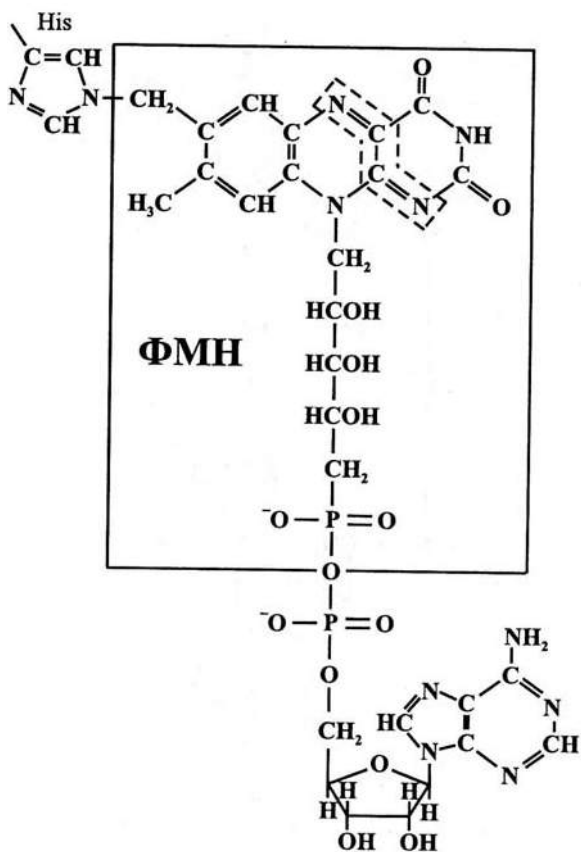
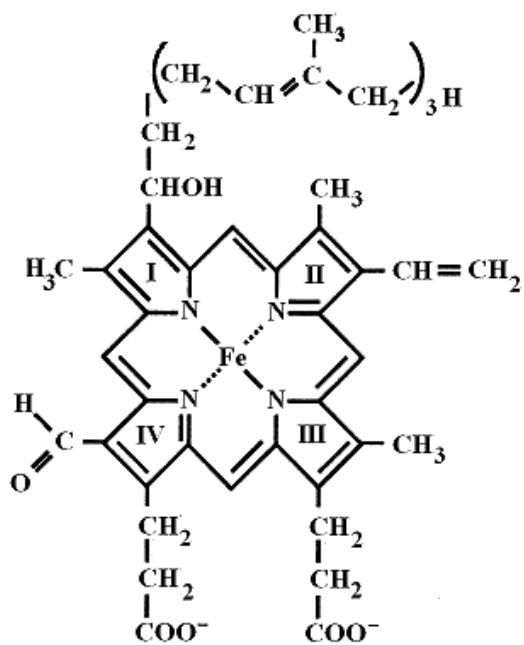
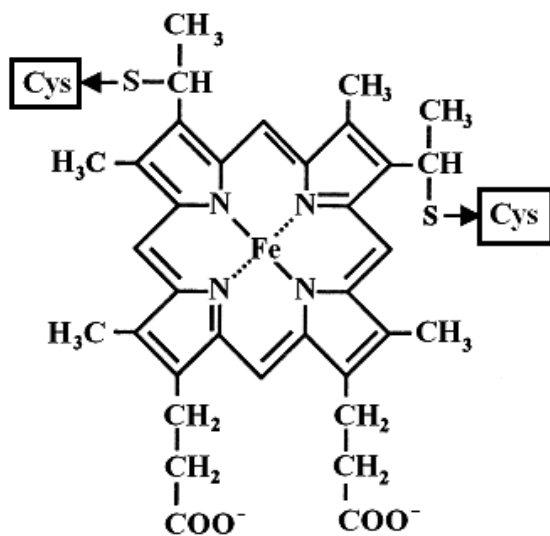


Рис. 111. Структура молекул фла-
винадениндинуклеотида (ФАД)
и флавинаденинмононуклеотида
(ФМН). Присоединены ковалент-
ной связью к апопротеину



Гем а



Гем с

Рис. 112. Простетические группы (гемы) некоторых цитохромов.
Cys – цистеин

Таблица 15. Структурные особенности бактериохлорофиллов фотогетеротрофных бактерий (по Пиневицу, 2007)

Варианты	Химическая природа радикалов						
	R_2	R_3	R_4	R_5	R_7	δ	
a*	- CO - CH ₃	- CH ₃	- C ₂ H ₅	-	Фитил или геранил-геранил	- Н	
b	- CO - CH ₃	- CH ₃	= CH - CH ₃	-	Фитил, фитиенил	- Н	
c**	- СНОН - CH ₃	- CH ₃	- C ₂ H ₅	- CH ₃ - C ₂ H ₅	Фарнезил, стеарил	- CH ₃	
d**	- СНОН - CH ₃	- CH ₃ - C ₃ H ₇	- C ₂ H ₅ - C ₃ H ₇ - C ₄ H ₉	- CH ₃	Фарнезил	- Н	
e**	- СНОН - CH ₃	- СНО	- C ₂ H ₅ - C ₂ H ₅ - C ₃ H ₇ - C ₄ H ₉ - C ₅ H ₁₁	- C ₂ H ₅	Фарнезил	- CH ₃	
g	- СН=СН ₂	- CH ₃		-	Геранил-геранил	- Н	

* - Zn-порфиноид в случае *Acidiphilium tubum*; ** - в положении 10 атом Н

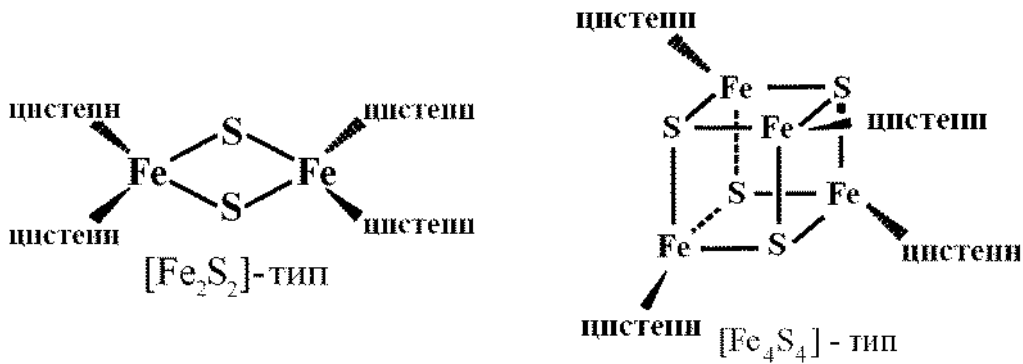


Рис. 113. Железо-серные кластеры редокс-белков прокариот (по Kiley, 2003)

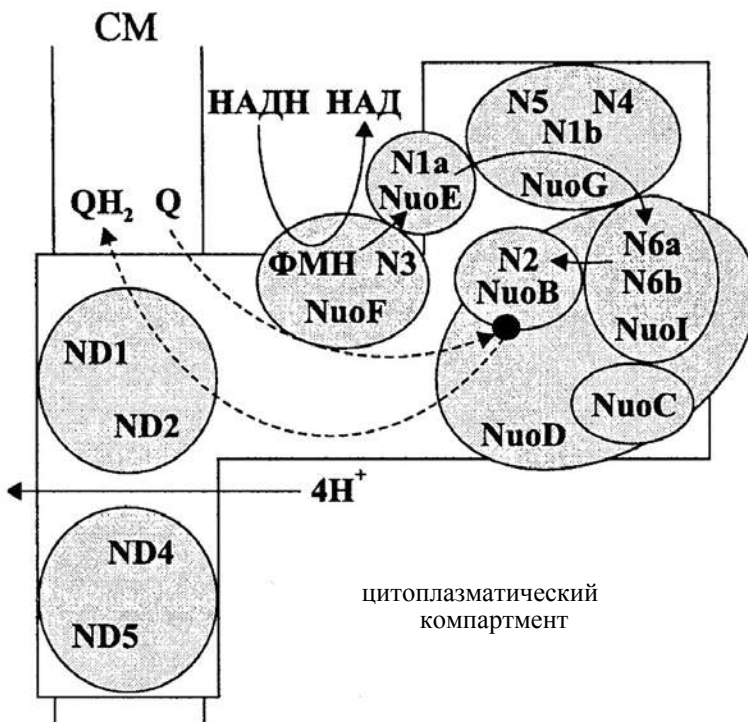


Рис. 114. НАДН-дегидрогеназа (по Brandt, 2003). NuoB, NuoC, NuoD, NuoE, NuoF, NuoG, NuoI – периферические субъединицы; ND1, ND2, ND4, ND5 – интегральные субъединицы; N1a, N1b, N2, N3, N4, N5, N6a, N6b – железо-серные кластеры; Q – хинон; CM – цитоплазматическая мембрана

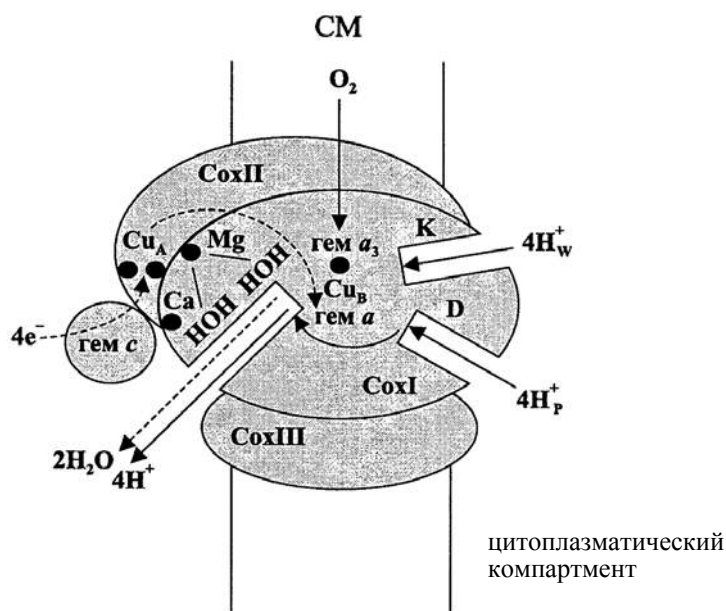


Рис. 115. Цитохром с-оксидаза aa₃ (по Mills, 1998). CoxI, CoxII и CoxIII – белковые субъединицы; Cu_A и Cu_B – медные центры; K и D – каналы для транспорта протонов; H_W⁺ – протон, который используется для образования молекулы воды; H_P⁺ – протон, который транслоцируется в периплазматическое пространство; CM – цитоплазматическая мембрана

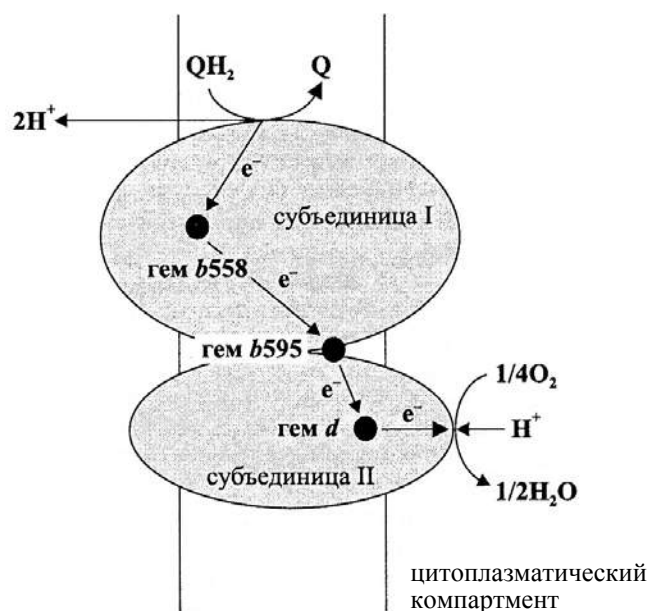


Рис. 116. Цитохром bd-оксидаза (*Escherichia coli*), создающая Pmf в отсутствие переноса протонов (по Jünemann, 1997). Q – хинон; CM – цитоплазматическая мембрана

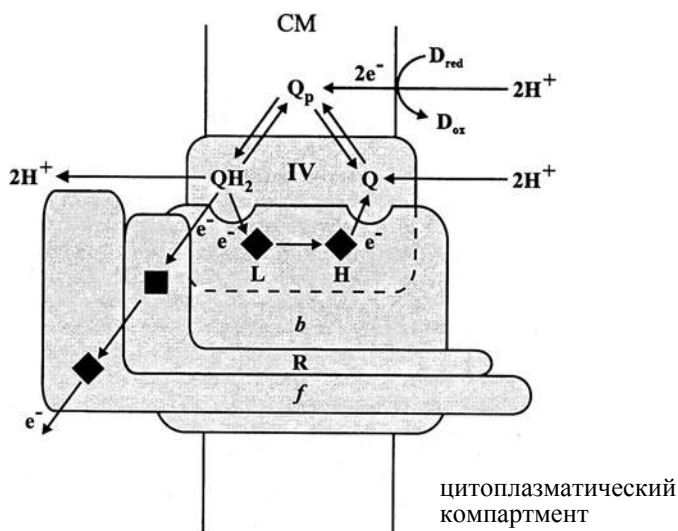


Рис. 117. Цитохром $bc_1(b_6f)$ -комплекс (по Пиневичу, 2007). R, f и IV – белковые субъединицы; L и H – геминные группы цитохрома b; темный квадрат – $[Fe_4S_4]$ -кластер белка Риске; темный ромб – геминная группа цитохрома f; Q – хинон; Q_p – хинонный пул; D – растворимый донор электрона; CM – цитоплазматическая мембрана

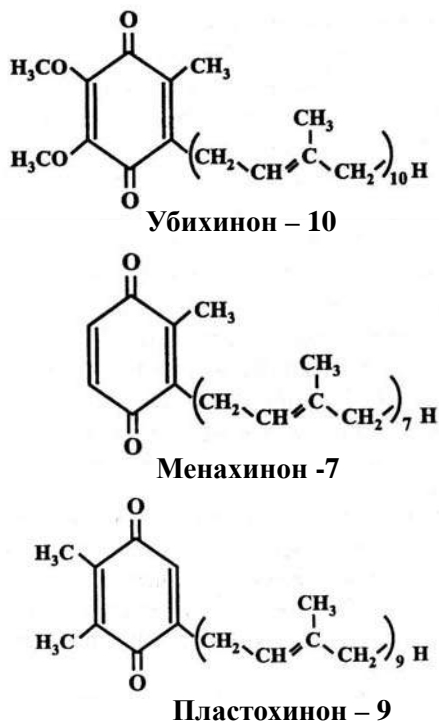


Рис. 118. Хиноны, взаимодействующие с цитохром $bc_1(b_6f)$ -комплексом

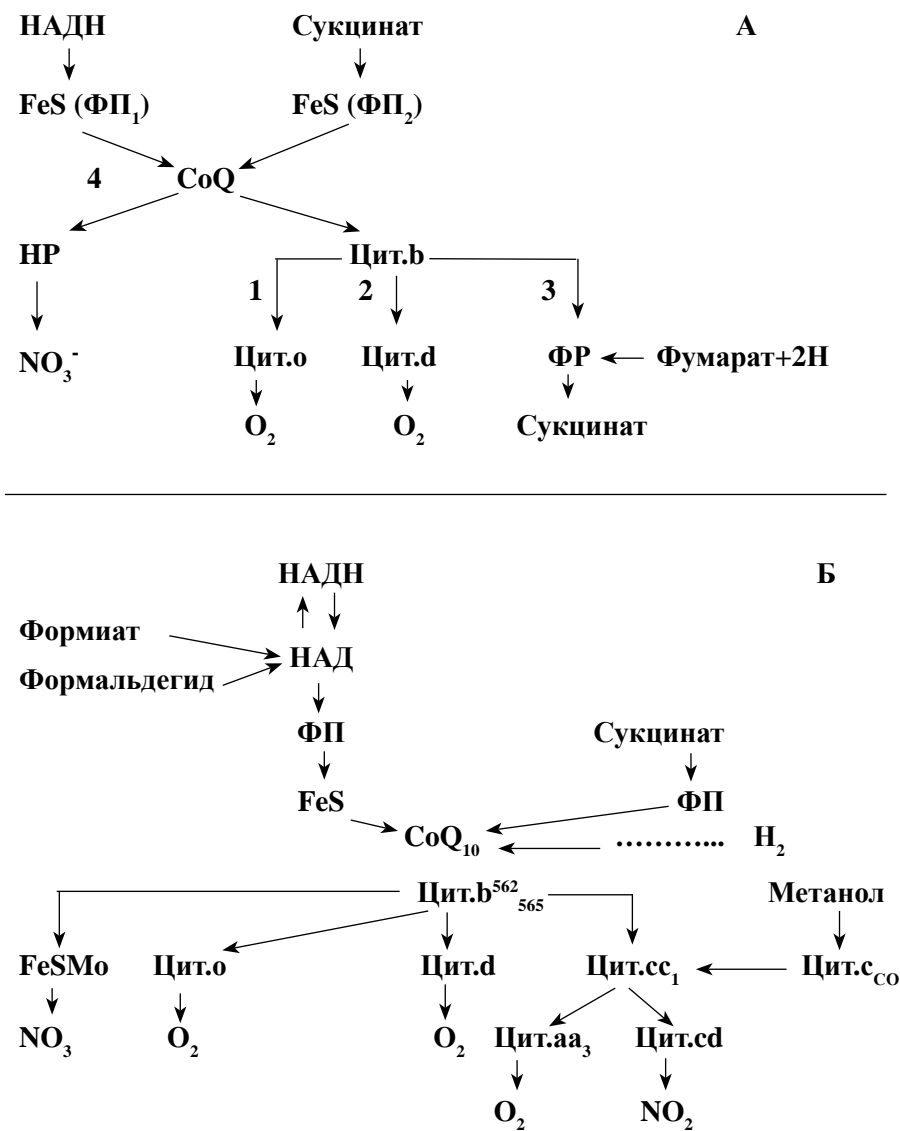
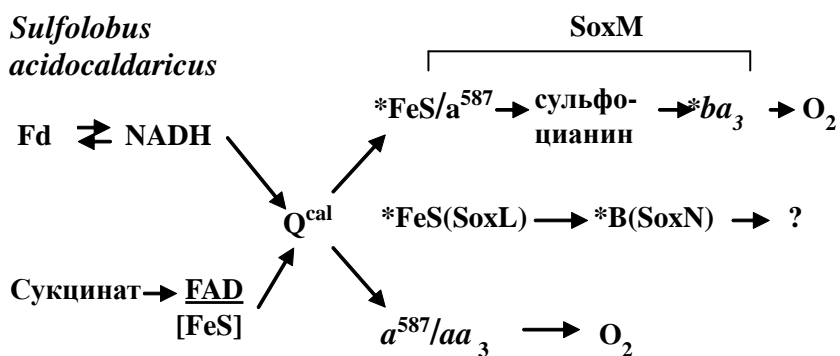
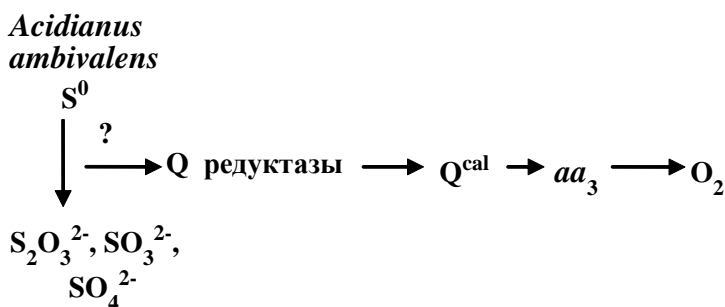


Рис. 119. Дыхательная электрон-транспортная цепь (ЭТЦ): А – *Escherichia coli*; Б – *Paracoccus denitrificans*. FeSMo – нитратредуктаза; ФП – флавопротеины, содержащие ФМН или ФАД, или FeS – кластеры; CoQ – убихинон; ФР – фумаратредуктаза; нр – нитратредуктаза; Цит.с_{CO} – цитохром, способный к аутоокислению и взаимодействию с ядовитым монооксидом углерода. ЭТЦ реализуется в: 1 – аэробных, 2 – микроаэрофильных, 3,4 – анаэробных условиях



А



Б

Рис. 120. Схема электрон-транспортных цепей у архей (по Воробьевой, 2007): А – *Sulfolobus acidocaldarius*; Б – *Acidianus ambivalens*. Fd – ферредоксин; SoxM – суперкомплекс, включающий: FeS – белок Риске, двугемовый цитохром a^{587} , сульфоцианин – голубой Cu-белок, ba_3 – терминальную цитохромоксиду; SoxL – FeS-белок Риске I; SoxN – цитохром b-типа; Q^{cal} – кальдариелла-хинон; aa_3 – терминальная цитохромоксидаза

* функциональные единицы, способные работать как протонные помпы.

Рис. 121. Обратный транспорт электронов (нитрификаторы I фазы)

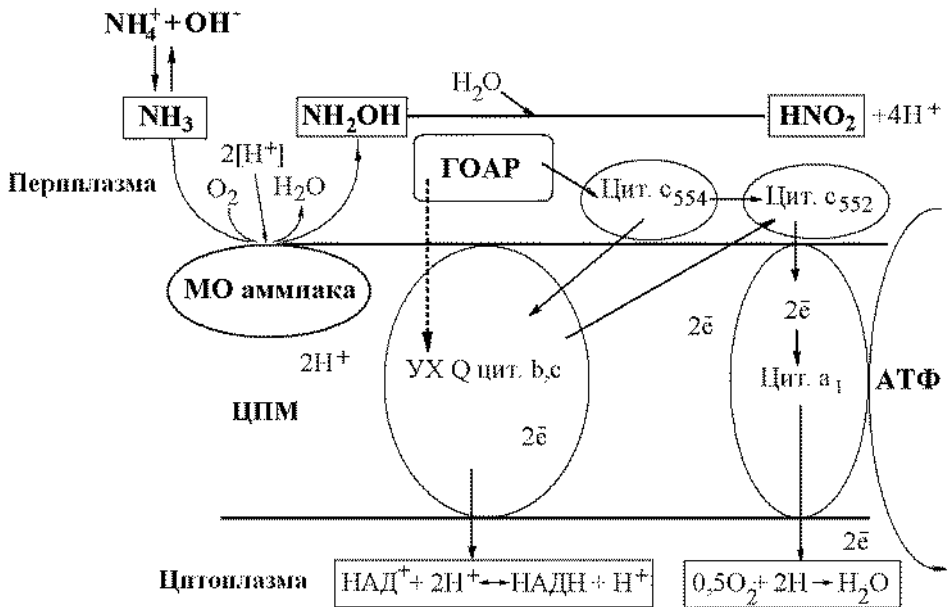
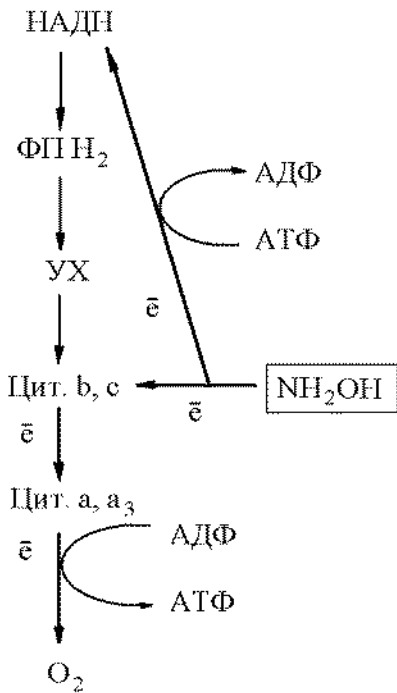


Рис. 122. Схема электрон-транспортной цепи при окислении субстратов нитрификаторами I фазы (по Нетрусову, 2009). МО – монооксигеназа; ГАОР – гидроксиламин-оксидоредуктаза; ЦПМ – цитоплазматическая мембрана

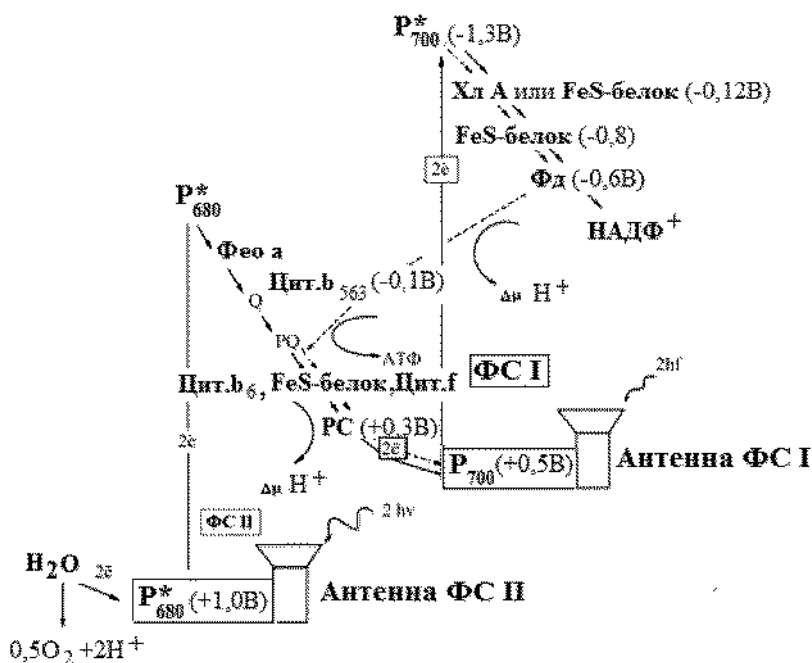


Рис. 123. Схема фотосинтеза у цианобактерий (по Нетрусову, 2009 г.). (----) – циклический путь; (→) – нециклический путь; ФС I и ФС II – фотосистемы I и II соответственно; P_{680} и P_{700} – хлорофиллы; Фео – феофитин; Q – хинон; RQ – пластохинон; PC – пластоцианин; ХлА – хлорофилл А; Фд – ферредоксин

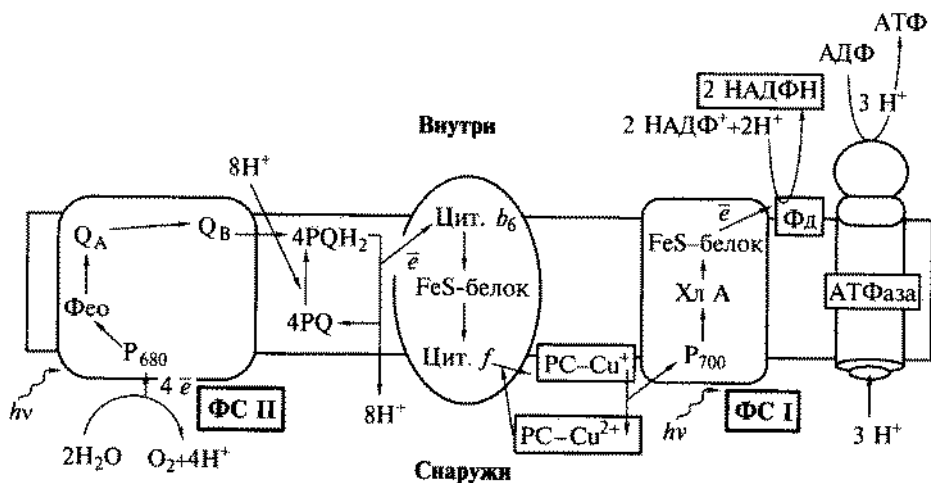


Рис. 124. Транспорт электронов при фотосинтезе у цианобактерий (по Нетрусову, 2009 г.). ФС I и ФС II – фотосистемы I и II соответственно; P_{680} и P_{700} – хлорофиллы; Фео – феофитин; Q – хинон; RQ – пластохинон; PC – пластоцианин; ХлА – хлорофилл А; Фд – ферредоксин

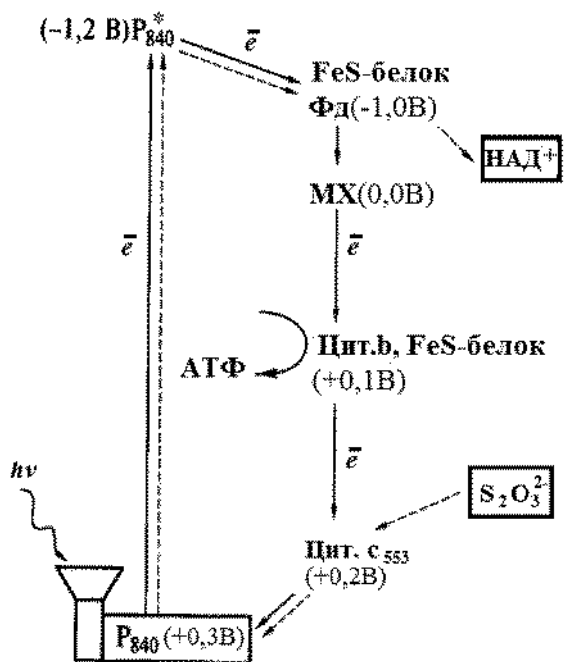


Рис. 125. Схема фотосинтеза у зеленых аноксигенных фототрофных бактерий (по Нетрусову, 2009). (→) – циклический путь; (- - -) – нециклический путь; МХ – менахинон; P_{840} – бактериохлорофилл; Фд – ферредоксин

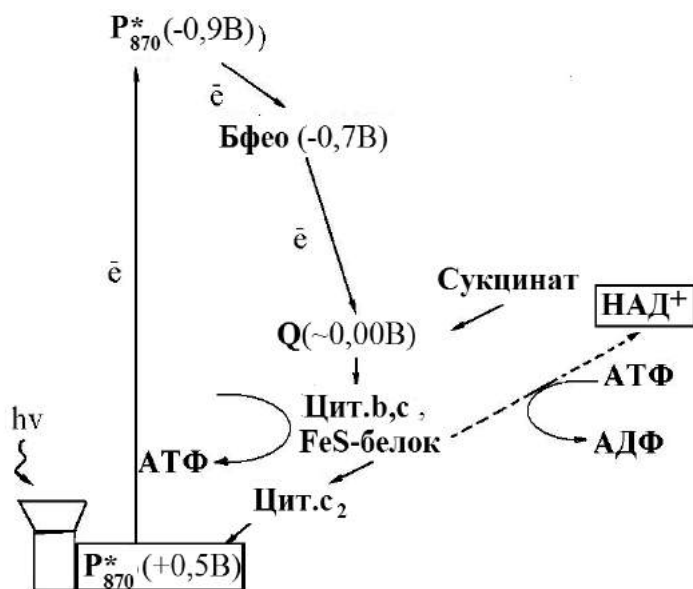


Рис. 126. Схема фотосинтеза у пурпурных фототрофных аноксигенных несерных бактерий (по Нетрусову, 2009 г.). (- - -) – обратный транспорт электронов; (→) циклический путь; P_{870} – бактериохлорофилл а; Бфео – бактериофеофитин; Q – хинон

ХИНОН

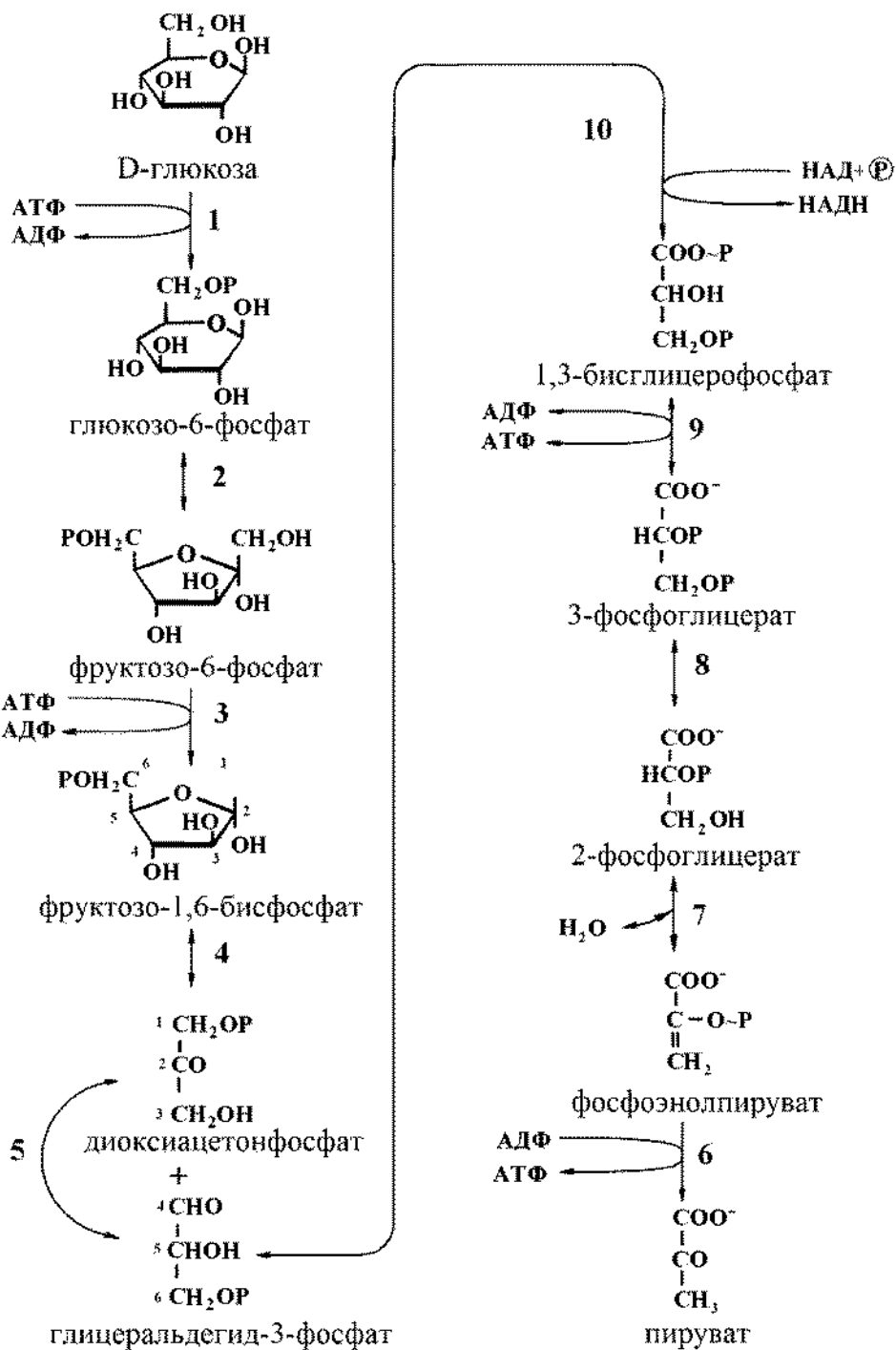


Рис. 127. Гексозобисфосфатный путь Эмбдена-Мейергофа-Парнаса, или гликолиз (по Пиневичу, 2007)

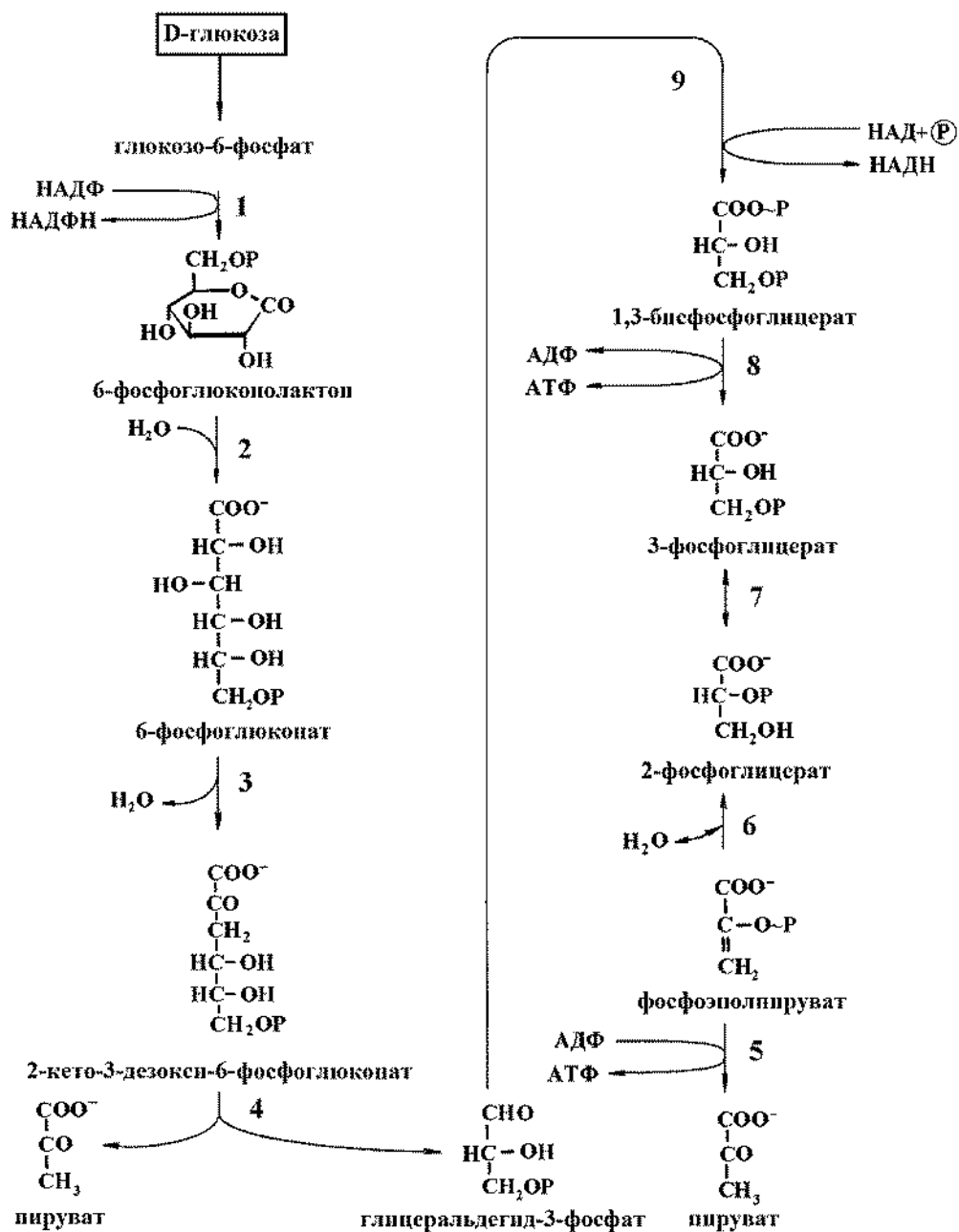


Рис. 128. Гексозомонофосфатный путь Энтнера-Дудорова (по Пиневичу, 2007)

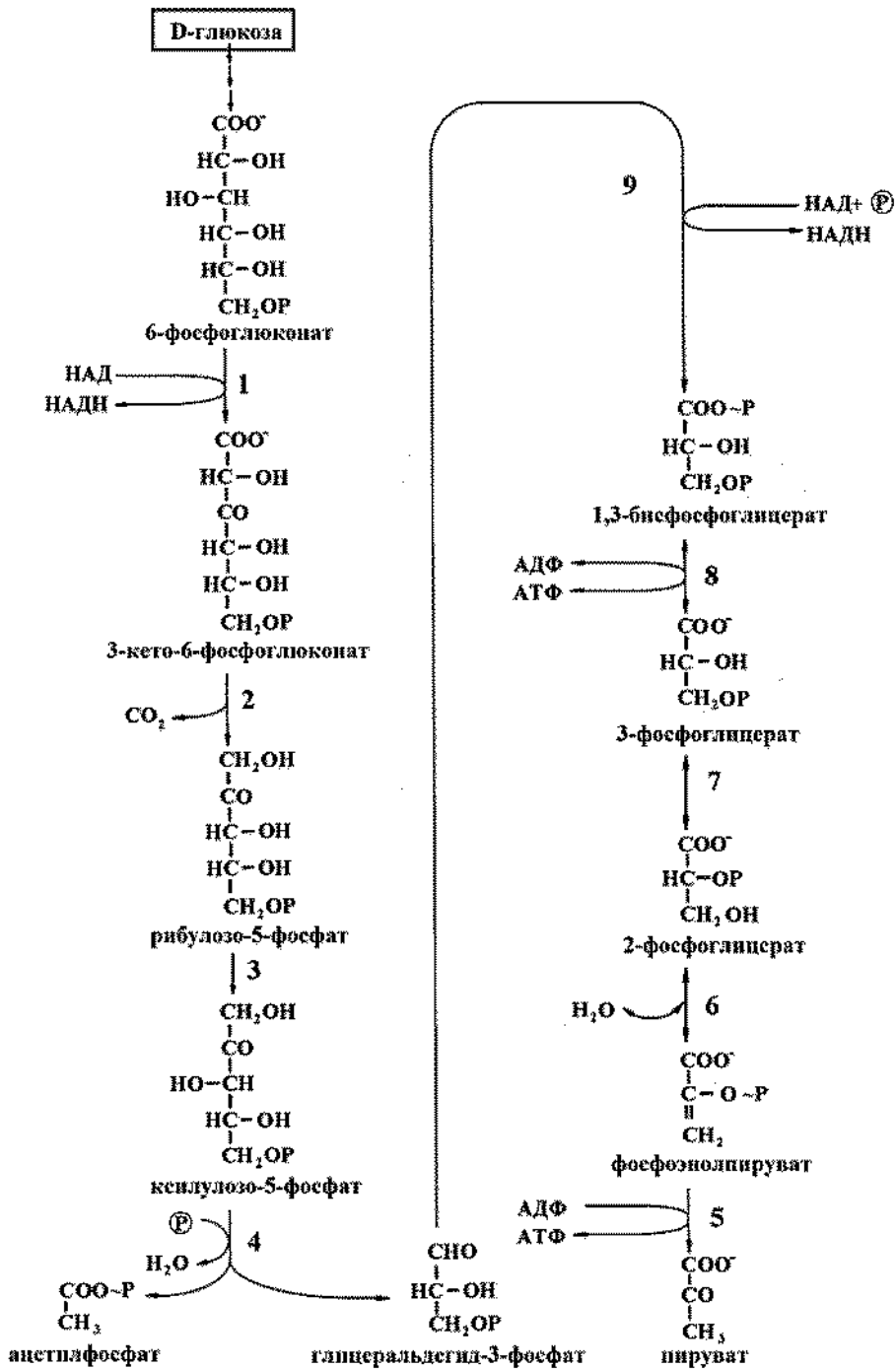


Рис. 129. Гексозомонофосфатный путь Варбурга-Хореккера (окислительный пентозофосфатный путь) (по Пиневицу, 2007)

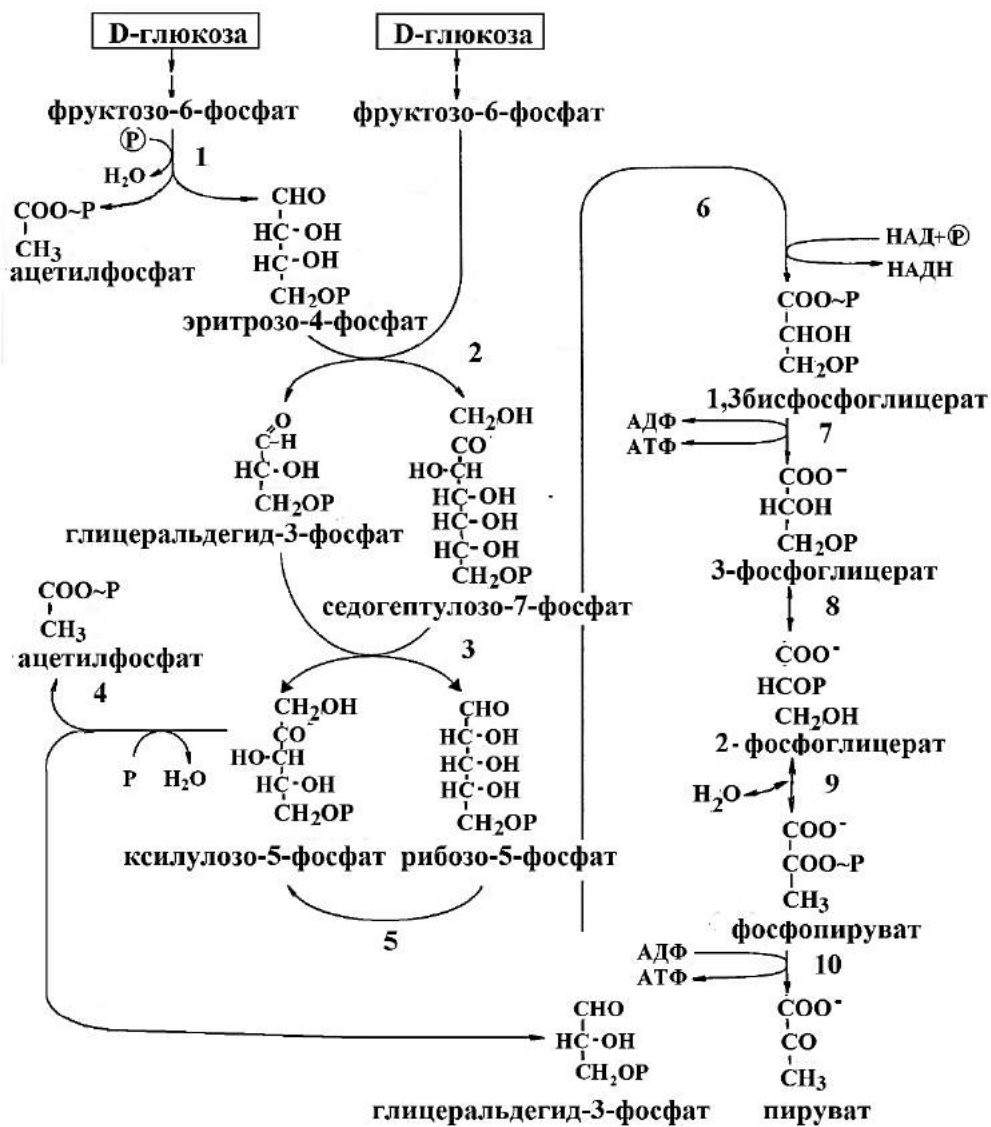


Рис. 130. Гексозомонофосфатный путь де Фриза-Стаутамера (бифидо-шунт)

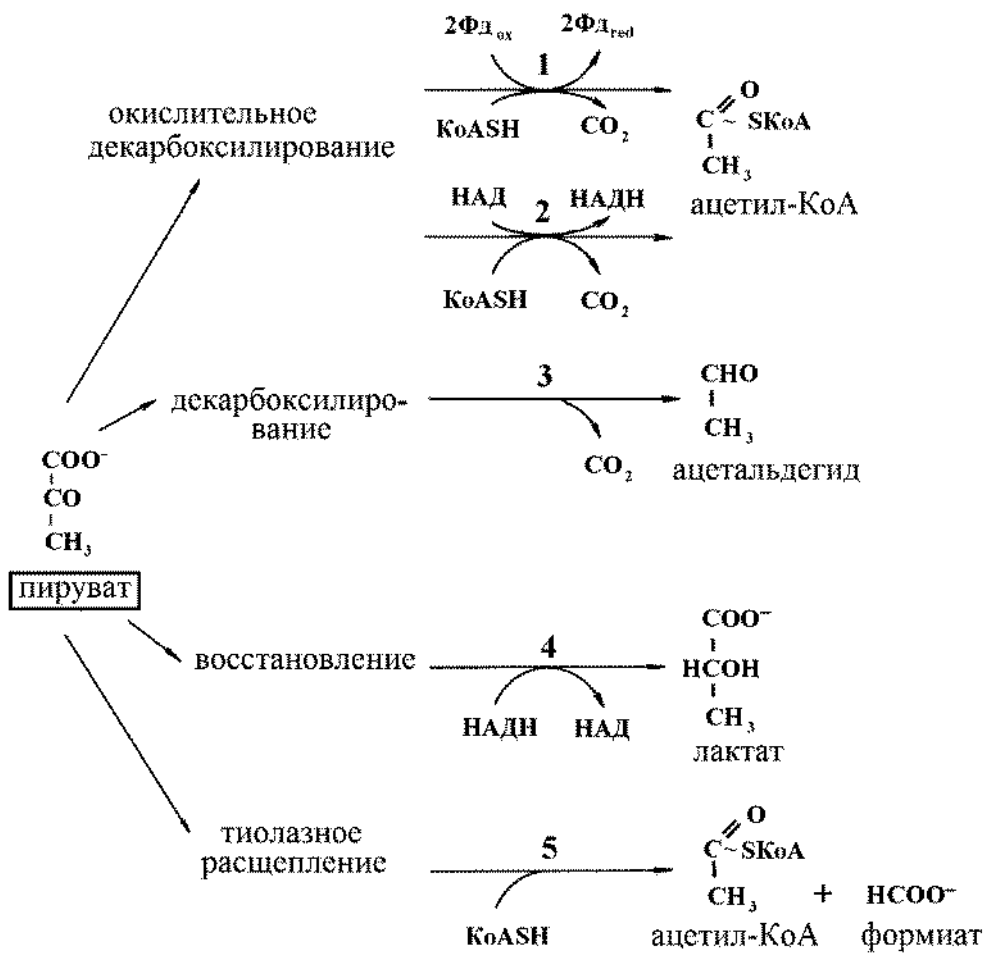


Рис. 131. Пути гетеротрофного превращения пирувата, не связанные с его карбоксилированием (по Пиневичу, 2007)

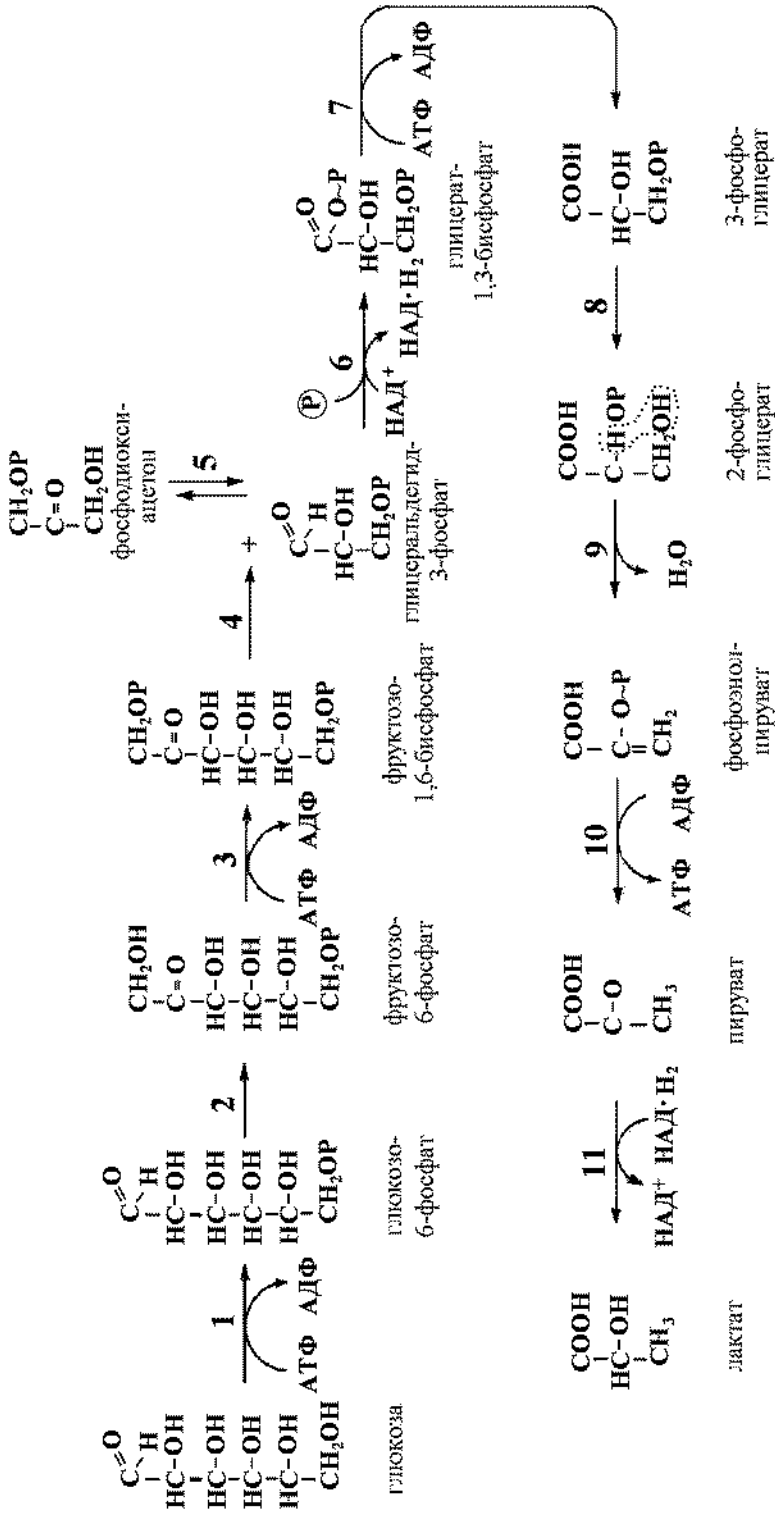


Рис. 132. Гомоферментативное молочнокислое брожение (по Пиневичу, 2007)

Пентозофосфатный путь

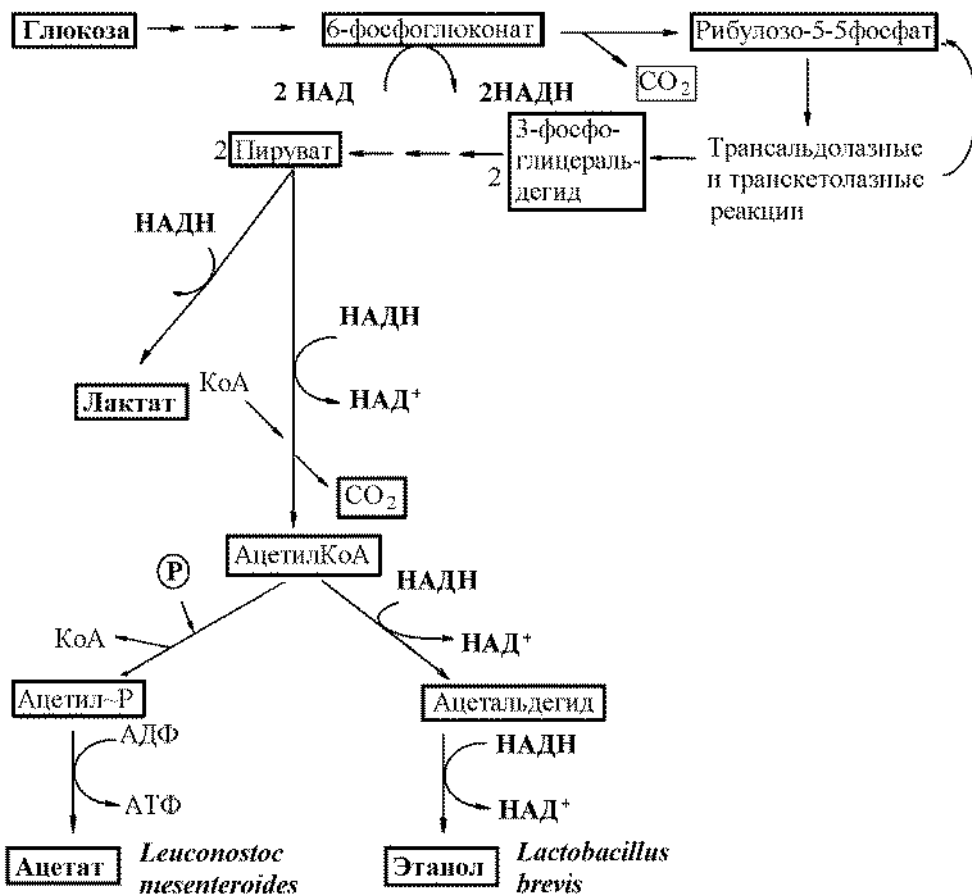


Рис. 133. Гетероферментативное молочнокислое брожение (по Нетрусову, 2009)

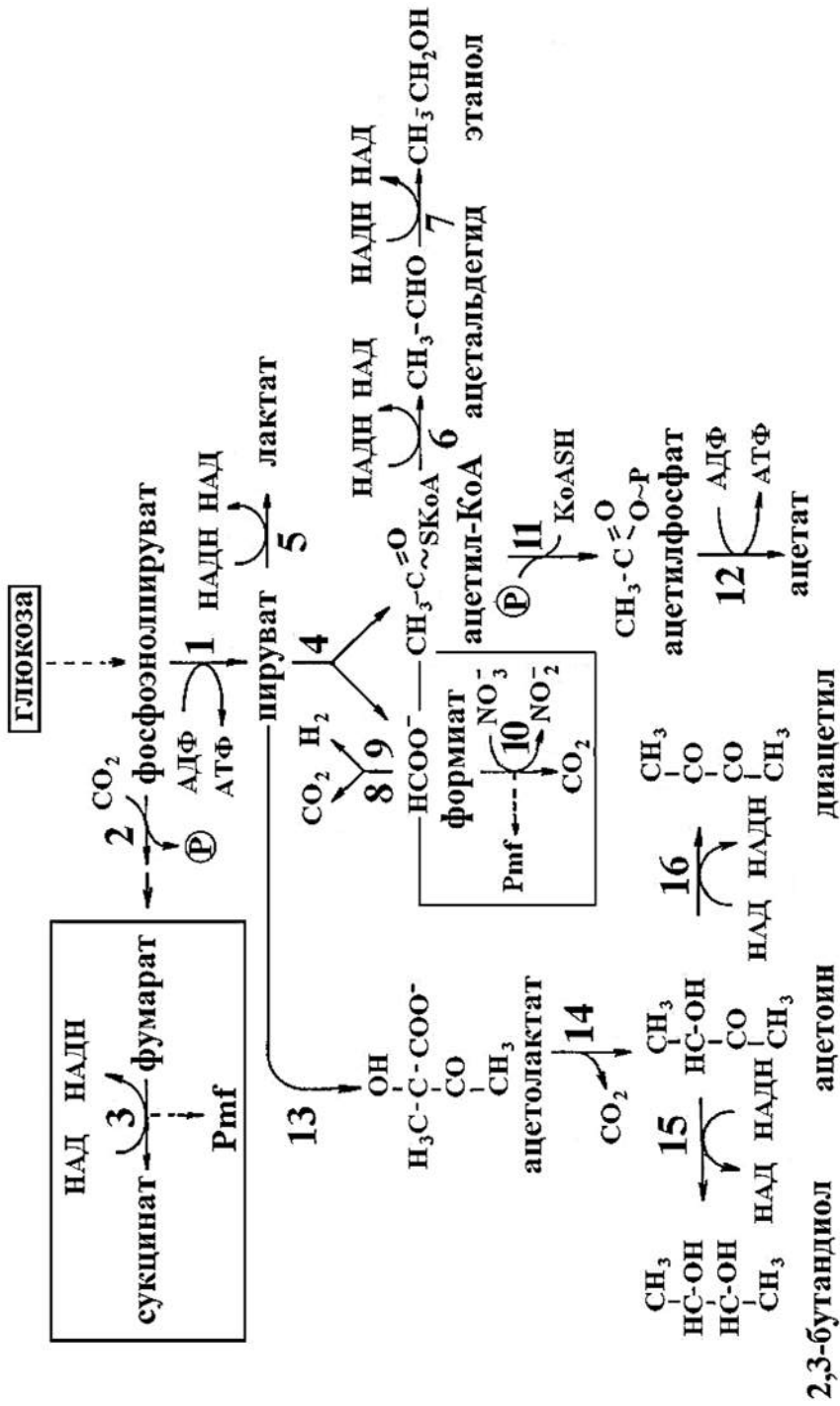


Рис. 136. Муравьинокислое брожение (по Пиневичу, 2007)

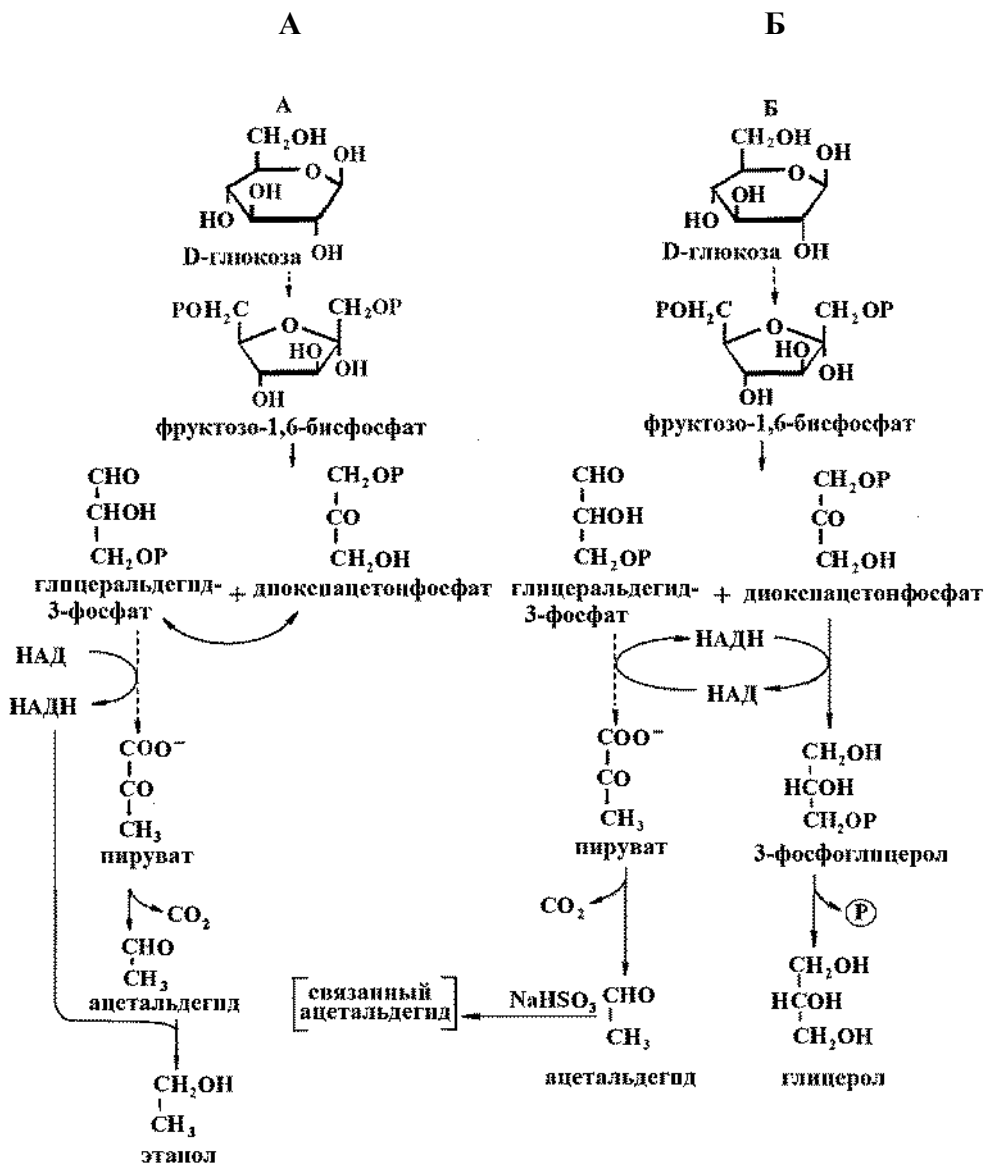


Рис. 137. Спиртовое (А) и глицириновое (Б) брожение

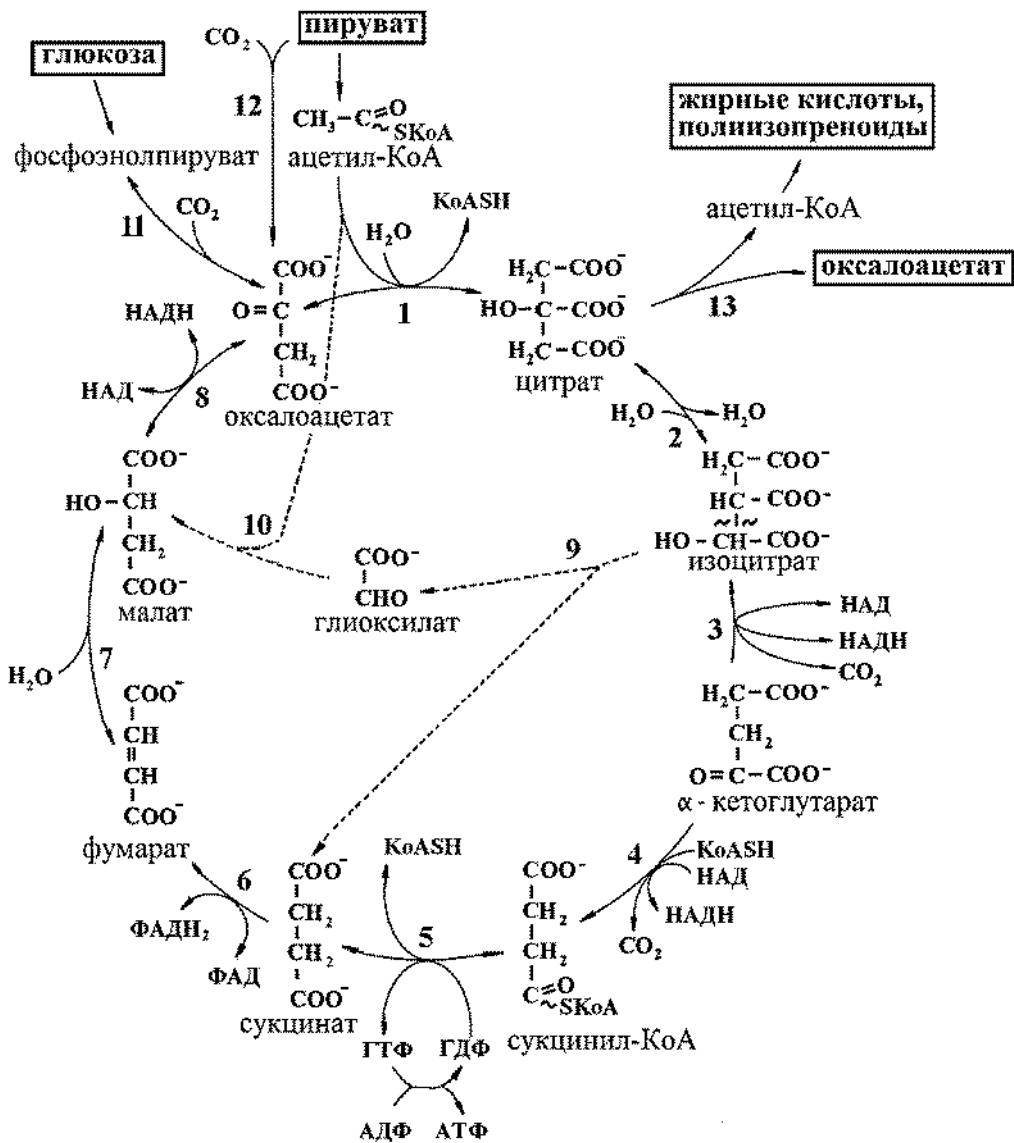


Рис. 138. Окислительный цикл трикарбоновых кислот, цикл Кребса. Пунктиром изображен глиоксилатный шунт (по Пиневичу, 2007)

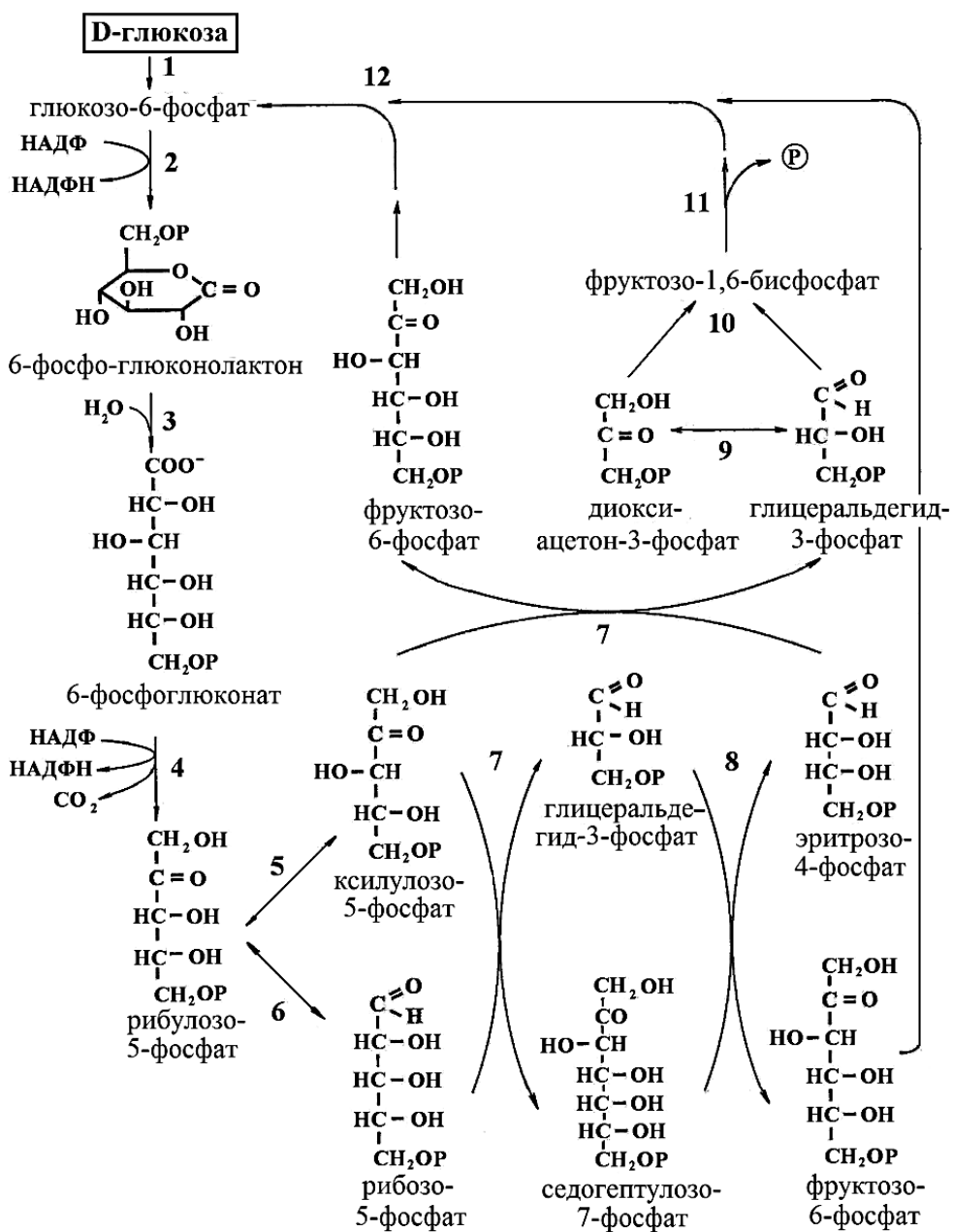


Рис. 139. Окислительный пентозофосфатный цикл, или цикл Варбурга-Диккенса-Хореккера (по Пиневичу, 2007)

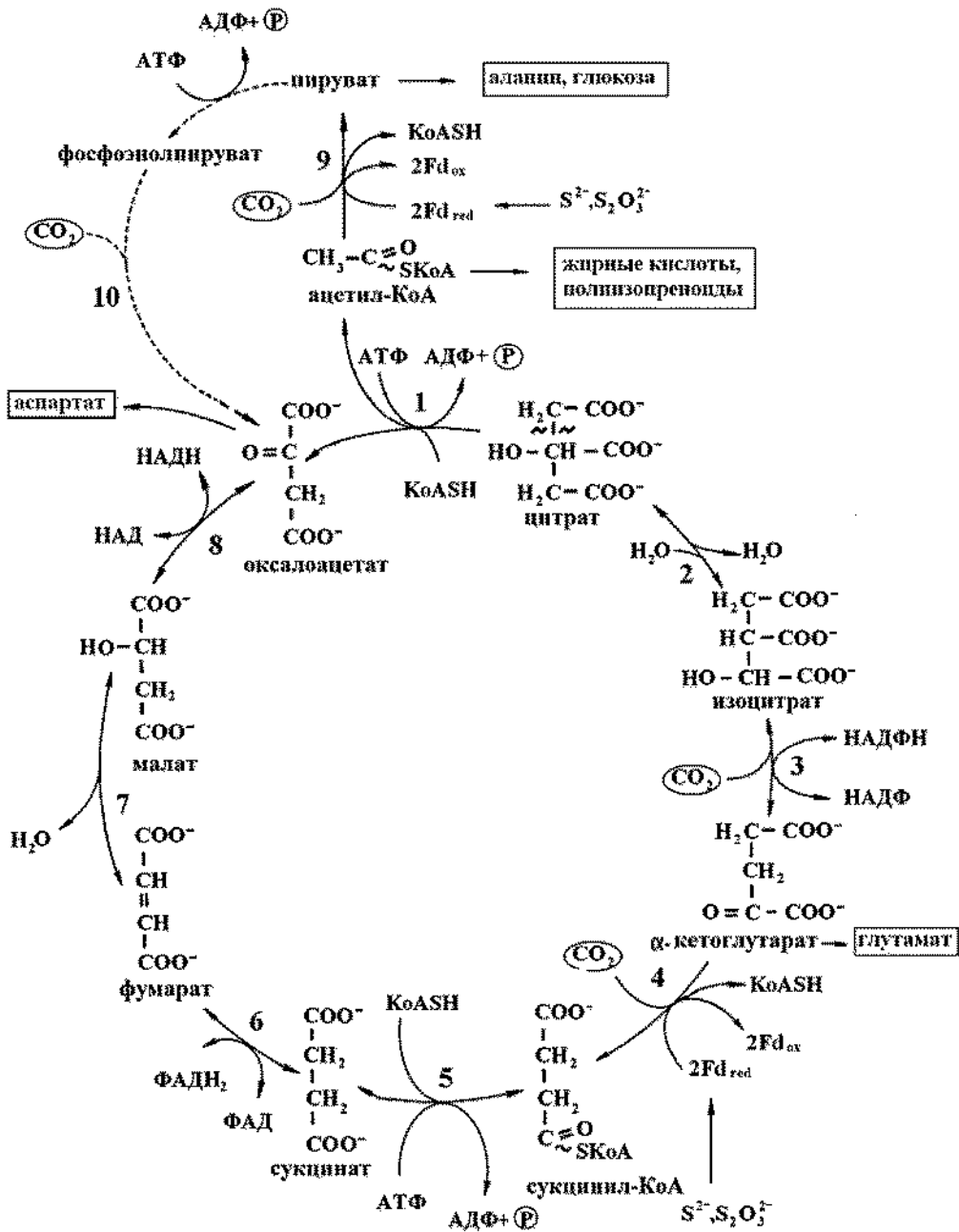


Рис. 140. Восстановительный цикл карбоновых кислот, или цикл Ивенса-Бьюкенена-Эрнста (по Пиневицу, 2007)

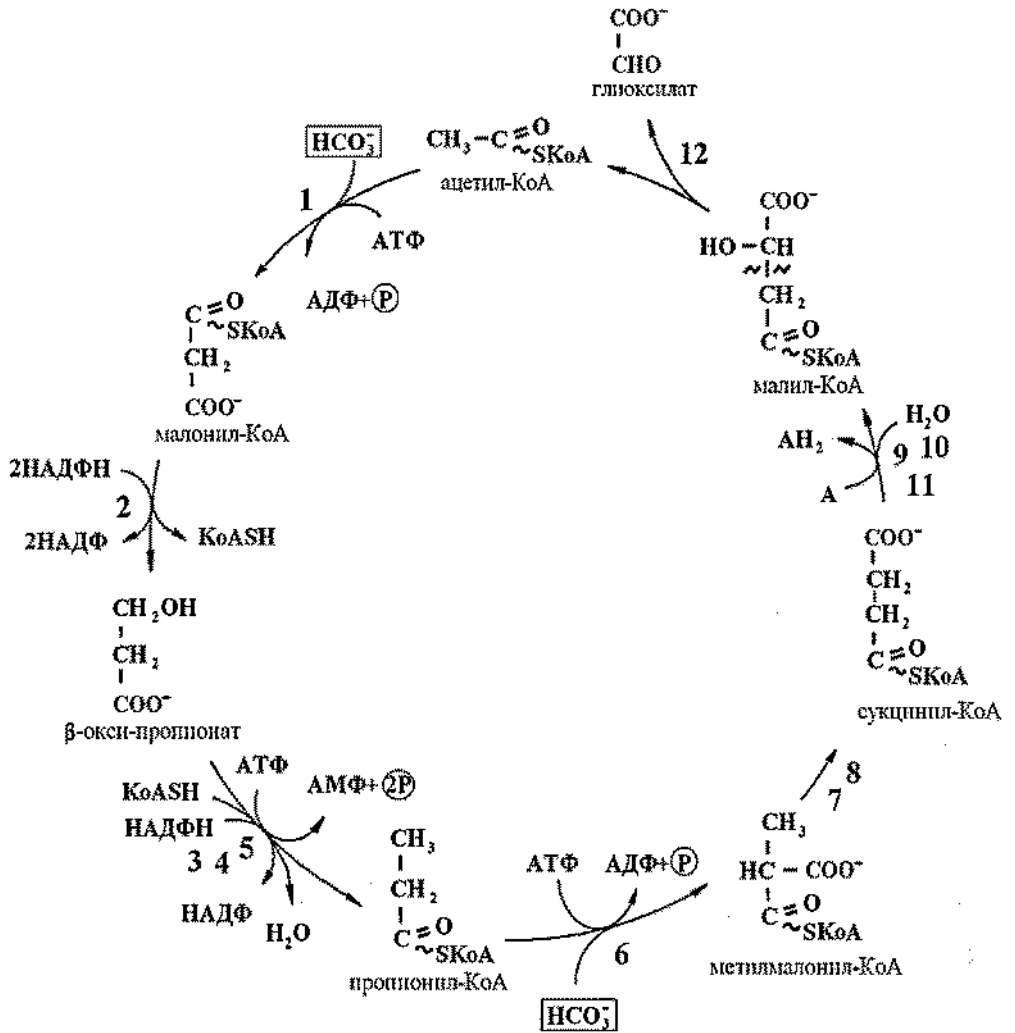


Рис. 141. β-окси-пропионатный цикл, или цикл Фукса-Холо (по Hügle, 2002)

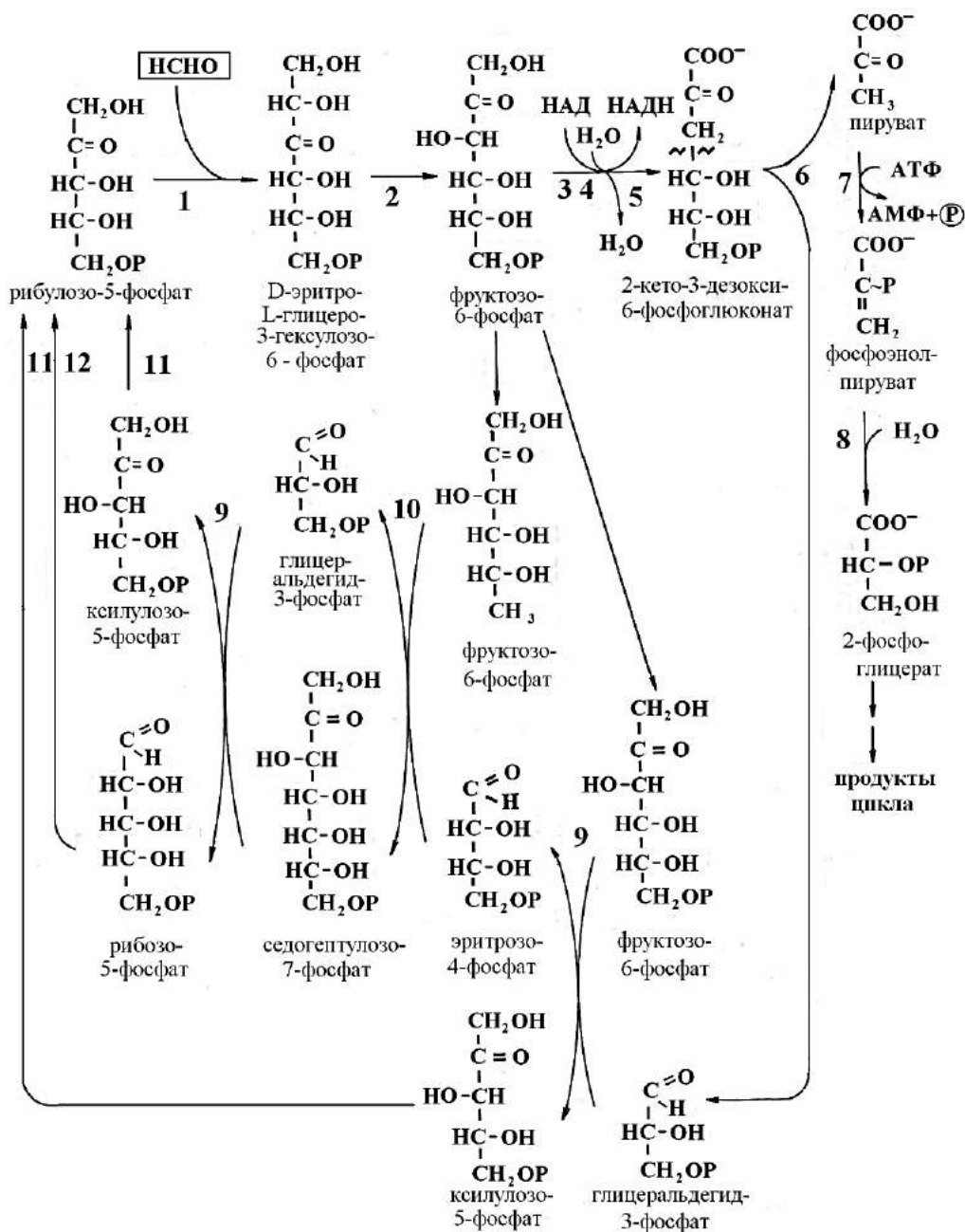


Рис. 142. Рибулозомонофосфатный цикл, или цикл Квайла (по Пиневицу, 2007)

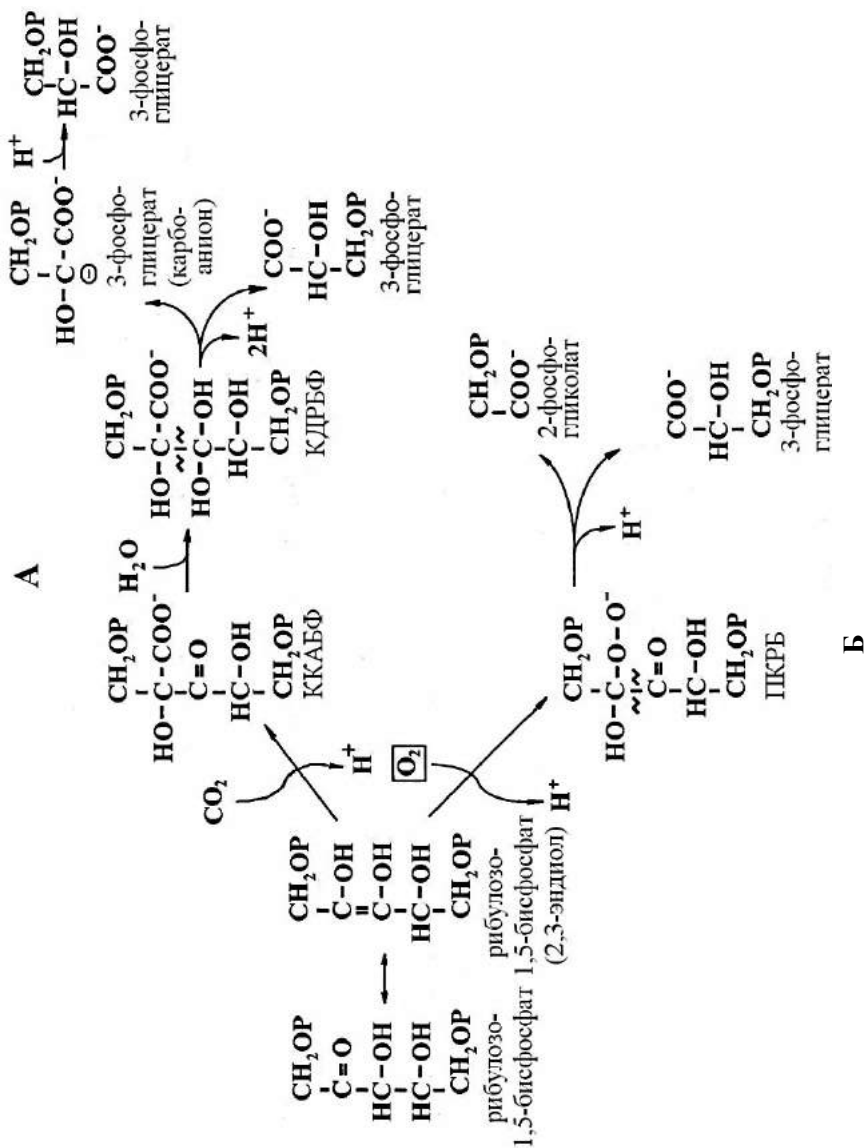


Рис. 143. Карбоксилазная (А) и оксигеназная (Б) реакции, осуществляемые рибулозо-1,5-бисфосфат-карбоксилазой/оксигеназой (по Пиневицу, 2007)

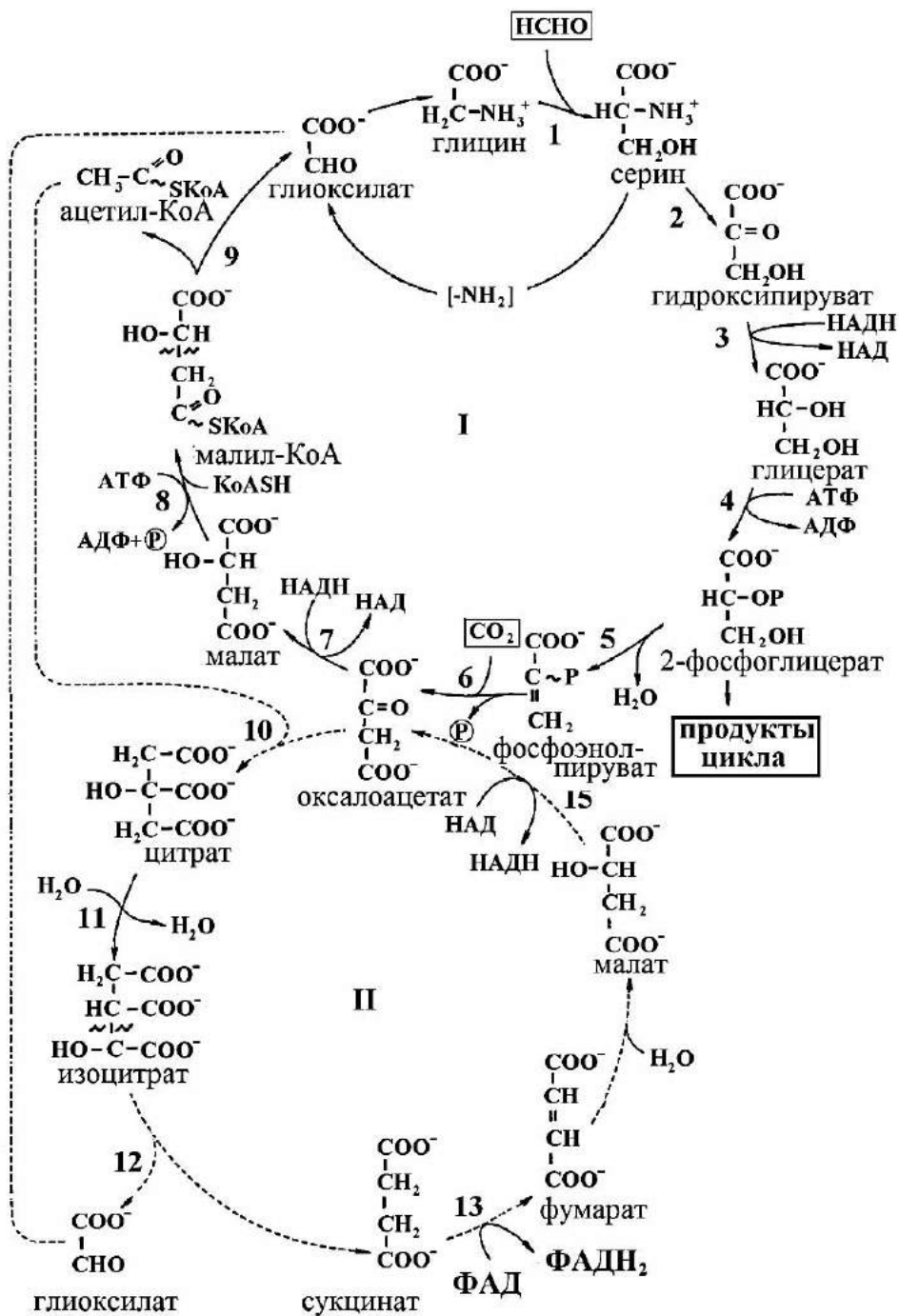


Рис. 144. Сериновый цикл, или цикл О'Коннора-Хэнсона (по Пиневицу, 2007)

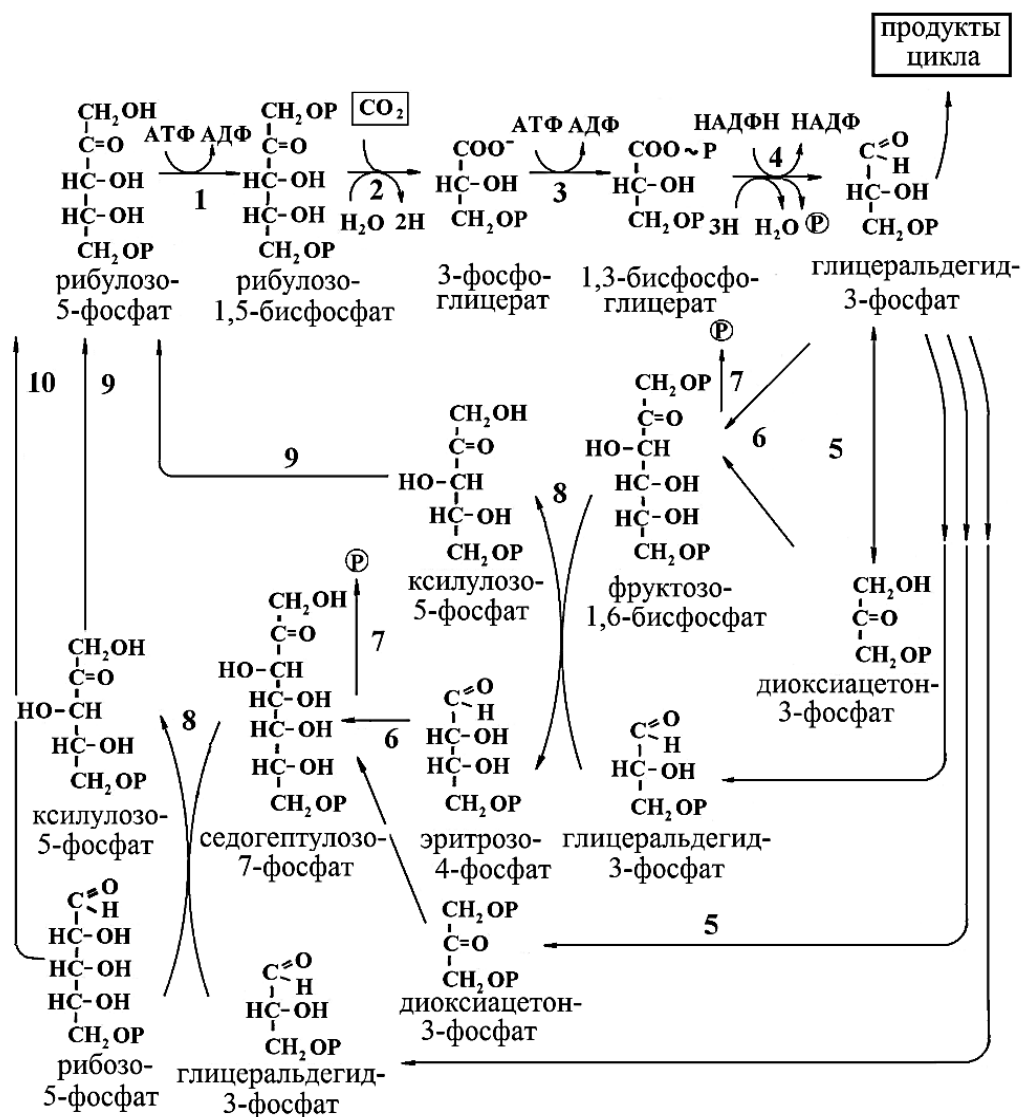


Рис. 145. Восстановительный пентозофосфатный цикл, или цикл Кальвина-Бенсона-Бэссема (по Пиневичу, 2007)

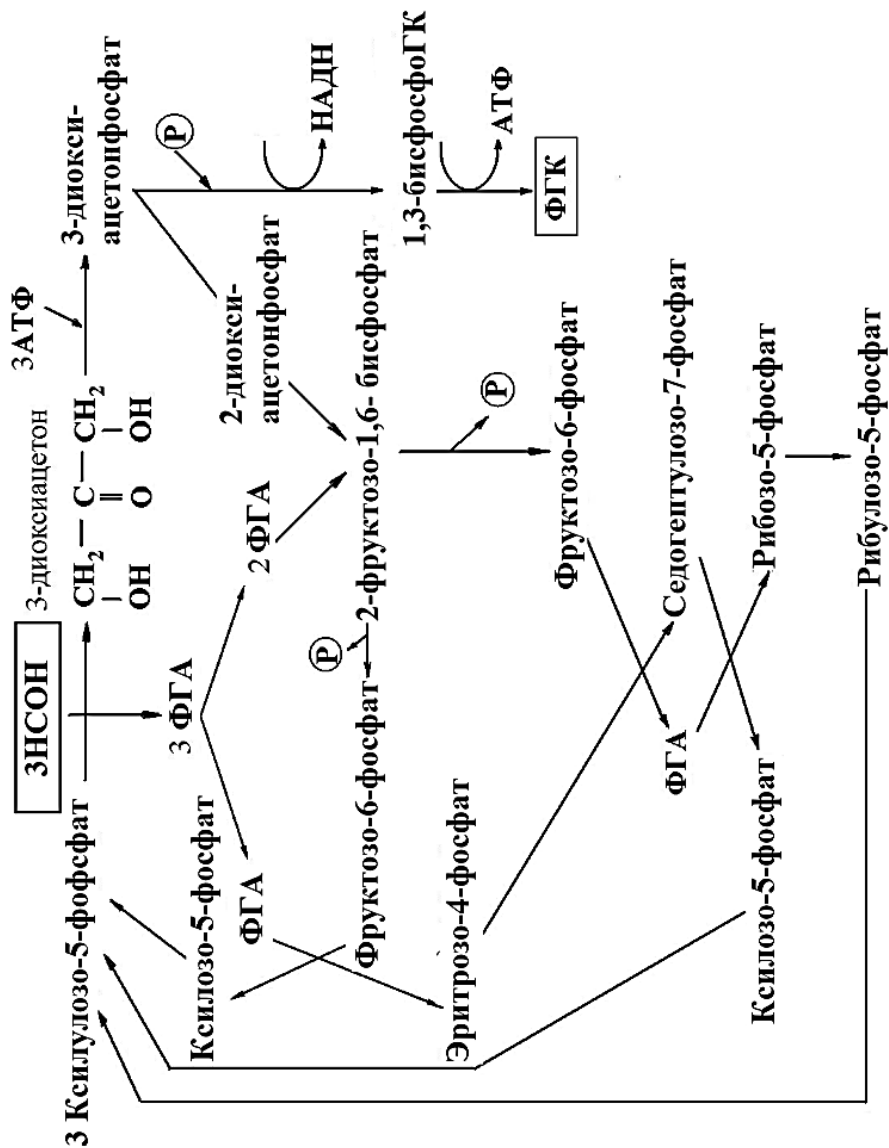


Рис. 146. Диоксиацетоновый цикл фиксации формальдегида у метилотрофов (по Петрусову, 2009). Р – неорганический фосфат; ФГК – трифосфоглицерат; ФГА – глицеральдегид-3-фосфат

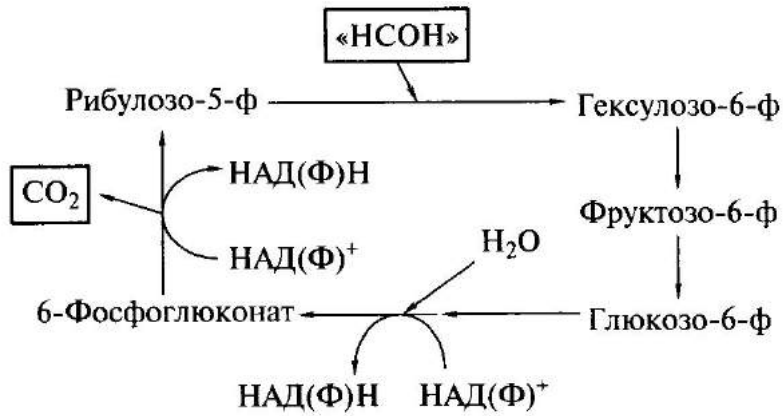


Рис. 147. Диссимиляционный цикл окисления формальдегида у метилотрофов (по Нетрусову, 2009)

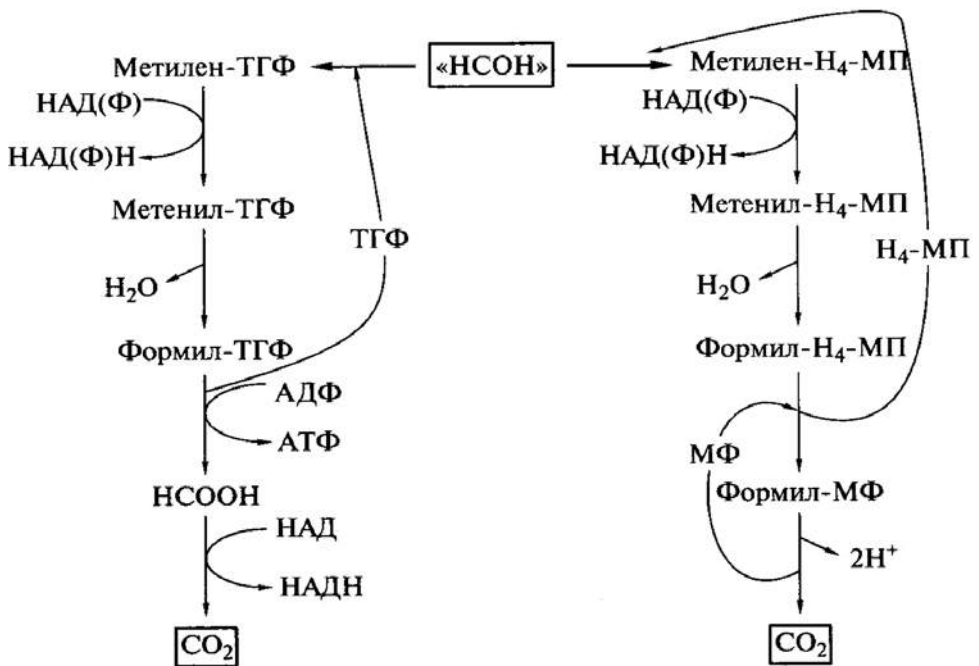


Рис. 148. Пути окисления формальдегида с участием различных переносчиков у метилотрофов (по Нетрусову, 2009). ТГФ – тетрагидрофолат; МП – метаноптерин; МФ – метанофуран; Н₄-МП – тетрагидрометаноптерин

ПОЯСНЕНИЯ К РИСУНКАМ

Рис. 127. Гексозобисфосфатный путь Эмбдена-Мейергофа-Парнаса (гликолиз)

1 – гексокиназа; 2 – фосфоглюкоизомераза; 3 – 6-фосфофруктокиназа; 4 – фруктозо-1,6-бисфосфат-альдолаза; 5 – триозофосфатизомераза; 6 – пируваткиназа; 7 – фосфопируватгидратаза; 8 – фосфоглицеромутаза; 9 – 3-фосфоглицераткиназа; 10 – глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа

Рис. 128. Гексозомонофосфатный путь Энтнера-Дудорова (2-кето-3-дезоксиглюкононатовый путь)

1 – глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа; 2 – фосфоглюконолактоназа; 3 – фосфоглюконатгидратаза; 4 – альдолаза; 5 – пируваткиназа; 6 – фосфопируватгидратаза; 7 – фосфоглицеромутаза; 8 – 3-фосфоглицераткиназа; 9 – глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа

Рис. 129. Гексозомонофосфатный путь Варбурга-Хореккера (окислительный пентозофосфатный путь)

1 – фосфоглюконатдегидрогеназа; 2 – 3-кето-6-фосфоглюконатдекарбоксилаза; 3 – эпимераза; 4 – фосфокетолаза; 5 – пируваткиназа; 6 – фосфопируватгидратаза; 7 – фосфоглицеромутаза; 8 – 3-фосфоглицераткиназа; 9 – глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа

Рис. 130. Гексозомонофосфатный путь де Фриза-Стаутамера (бифидо-шунт)

1 – фруктозо-6-фосфатфосфокетолаза; 2 – трансальдолаза; 3 – транскетолаза; 4 – ксилулозо-5-фосфатфосфокетолаза; 5 – пентозофосфатизомераза; 6 – глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа; 7 – 3-фосфоглицераткиназа; 8 – фосфоглицеромутаза; 9 – фосфопируватгидратаза; 10 – пируваткиназа

Рис. 131. Пути гетеротрофного превращения пирувата, не связанные с его карбоксилированием

1 – пируват:ферредоксин-оксидоредуктаза; 2 – пируватдегидрогеназа; 3 – пируватдекарбоксилаза; 4 – лактатдегидрогеназа; 5 – пируват:формиат-лиаза (тиолаза)

Рис. 132. Гомоферментативное молочнокислое брожение

1 – гексокиназа; 2 – глюкозофосфатизомераза; 3 – фосфофруктокиназа; 4 – фруктозо-1,6-бисфосфат-альдолаза; 5 – триозофосфатизомераза; 6 – 3-фосфоглицеральдегид-дегидрогеназа; 7 – фосфоглицераткиназа; 8 – фосфоглицеромутаза; 9 – эндолаза; 10 – пируваткиназа; 11 – лактатдегидрогеназа

Рис. 134. Маслянокислое и ацетонобутиловое брожение

1 – пируватдегидрогеназа; 2 – ферредоксин:НАД-оксидоредуктаза; 3 – тиолаза; 4 – 2-оксибутирил-КоА-дегидрогеназа; 5 – кротоназа; 6 – бутирил-КоА-дегидрогеназа; 7 – бутиральдегид-дегидрогеназа; 8 – бутанолдегидрогеназа; 9 – КоА-трансфераза; 10 – ацетальдегид-дегидрогеназа; 11 – алкогольдегидрогеназа; 12 – фосфотрансацетилаза; 13 – ацетаткиназа; 14 – КоА-трансфераза; 15 – ацетоацетат-декарбоксилаза; 16 – изопропанолдегидрогеназа

Рис. 135. Уксуснокислое брожение

1 – ферредоксин: НАД-оксидоредуктаза; 2 – гидрогеназа; 3–пируват: ферредоксин-оксидоредуктаза; 4 – фосфотрансацетилаза; 5 – ацетаткиназа; 6 – гидрогеназа; 7 – фумаратредуктаза

Рис. 136. Муравьинокислое брожение

1–пируваткиназа; 2–фосфоэнолпируват-карбоксилаза; 3–фумаратредуктаза; 4 – пируват:формиат-лиаза; 5 – лактатдегидрогеназа; 6 – ацетальдегид-дегидрогеназа; 7 – алкогольдегидрогеназа; 8 – формиатдегидрогеназа; 9 – гидрогеназа; 10 – формиат:нитрат-оксидоредуктаза; 11 – фосфотрансацетилаза; 12 – ацетаткиназа; 13 – ацетолактат-синтаза; 14 – ацетолактат-декарбоксилаза; 15 – 2,3-бутандиол-дегидрогеназа; 16 – диацетилредуктаза

Рис. 138. Окислительный цикл трикарбоновых кислот, или цикл Кребса.

Пунктиром изображен глиоксилатный шунт

1- цитратсинтаза; 2 – аконитаза; 3 – изоцитратдегидрогеназа; 4 – α -кетоглутаратдегидрогеназа; 5 – сукцинил-КоА-синтаза; 6 – сукцинатдегидрогеназа; 7 – фумараза; 8 – малатдегидрогеназа; 9 – изоцитратлиаза; 10 – малатсинтаза; 11 – фосфоэнолпируваткарбоксилаза; 12 – пируваткарбоксикиназа; 13 - цитратлиаза

Рис. 139. Окислительный пентозофосфатный цикл, или цикл Варбурга-Диккенса-Хореккера

1– гексокиназа; 2 – глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназа; 3 – фосфоглюконолактоназа; 4 – фосфоглюконат-дегидрогеназа; 5 – фосфопентоэпимераза; 6 – фосфопентоизомераза; 7 – транскетолаза; 8 – трансальдолаза; 9 – триозофосфатизомераза; 10 – альдолаза; 11– фосфатаза; 12 – гексозофосфатизомераза

Рис. 140. Восстановительный цикл карбоновых кислот, или цикл Ивенса-Бьюкенена-Эрнона

1 – АТФ-цитратлиаза; 2 – аконитатгидратаза; 3 – изоцитратдегидрогеназа; 4 – α -кетоглутаратсинтаза; 5 – сукцинил-КоА-синтаза; 6 – сукцинатдегидрогеназа; 7 – фумаратгидратаза; 8 – малатдегидрогеназа; 9 – пируватсинтаза; 10 – фосфоэнолпируваткарбоксилаза

Рис. 141. β -оксипропионатный цикл, или цикл Фукса-Холо

1 – ацетил-КоА-карбоксилаза; 2 – малонил-КоА-редуктаза; 3 – β -оксипропионил-КоА-синтаза; 4 – β -оксипропионил-КоА-дегидратаза; 5 – акрилоил-КоА-редуктаза; 6 – пропионил-КоА-карбоксилаза; 7 – метилмалонил-КоА-эпимераза; 8 – метилмалонил-КоА-мутаза; 9 – сукцинил-КоА:L-малат-КоА-трансфераза; 10 – сукцинатдегидрогеназа; 11 – фумаратгидратаза; 12 – L-малил-КоА-лиаза

Рис. 142. Рибулозомонофосфатный цикл, или цикл Квайла

1 – 3-гексулозофосфат-синтаза; 2 – фосфо-3-гексулоизомераза; 3 – фосфоглюкоизомераза; 4 – глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназа; 5 – фосфоглюконат-дегидратаза; 6 – альдолаза; 7 – фосфоэнолпируватсинтаза; 8 – фосфопируватгидратаза; 9 – транскетолаза; 10 – трансальдолаза; 11 – фосфопентоэпимераза; 12 – фосфопентоизомераза

Рис. 143. Карбоксилазная (А) и оксигеназная (Б) реакции, осуществляемые рибулозо-1,5-бисфосфат-карбоксилазой/оксигеназой

ККАБФ – 2-карбокси-3-кето-D-арабинитол-1,5-бисфосфат; КДРБФ – 2-карбокси-3-диол-D-рибитол-1,5-бисфосфат; ПКРБ – 2-перокси-3-кето-D-рибитол-1,5-бисфосфат

Рис. 144. Сериновый цикл, или цикл О'Коннора-Хэнсона

I – основной (восстановительный) цикл; II – вспомогательный (окислительный) цикл; 1 – серин-оксиметил-трансфераза; 2 – серин:глиоксилат-аминотрансфераза; 3 – оксипируват-редуктаза; 4 – глицераткиназа; 5 – фосфопируват-гидратаза; 6 – фосфоэнолпируват-карбоксилаза; 7 – малатдегидрогеназа; 8 – малат-тиокиназа; 9 – малил-КоА-лиаза; 10 – цитратсинтаза; 11 – аконитаза; 12 – изоцитратлиаза; 13 – сукцинатдегидрогеназа; 14 – фумараза; 15 – малатдегидрогеназа

Рис. 144. Восстановительный пентозофосфатный цикл, или цикл Кальвина-Бенсона-Бэссема

1 – фосфорibuлокиназа; 2 – рибулозо-1,5-бисфосфат-карбоксилаза/оксигеназа; 3 – фосфоглицерат-киназа; 4 – триозофосфат-дегидрогеназа; 5 – триозофосфат-изомераза; 6 – альдолаза; 7 – фосфатаза; 8 – транскетолаза; 9 – фосфопентоэпимераза; 10 – фосфопентоизомераза

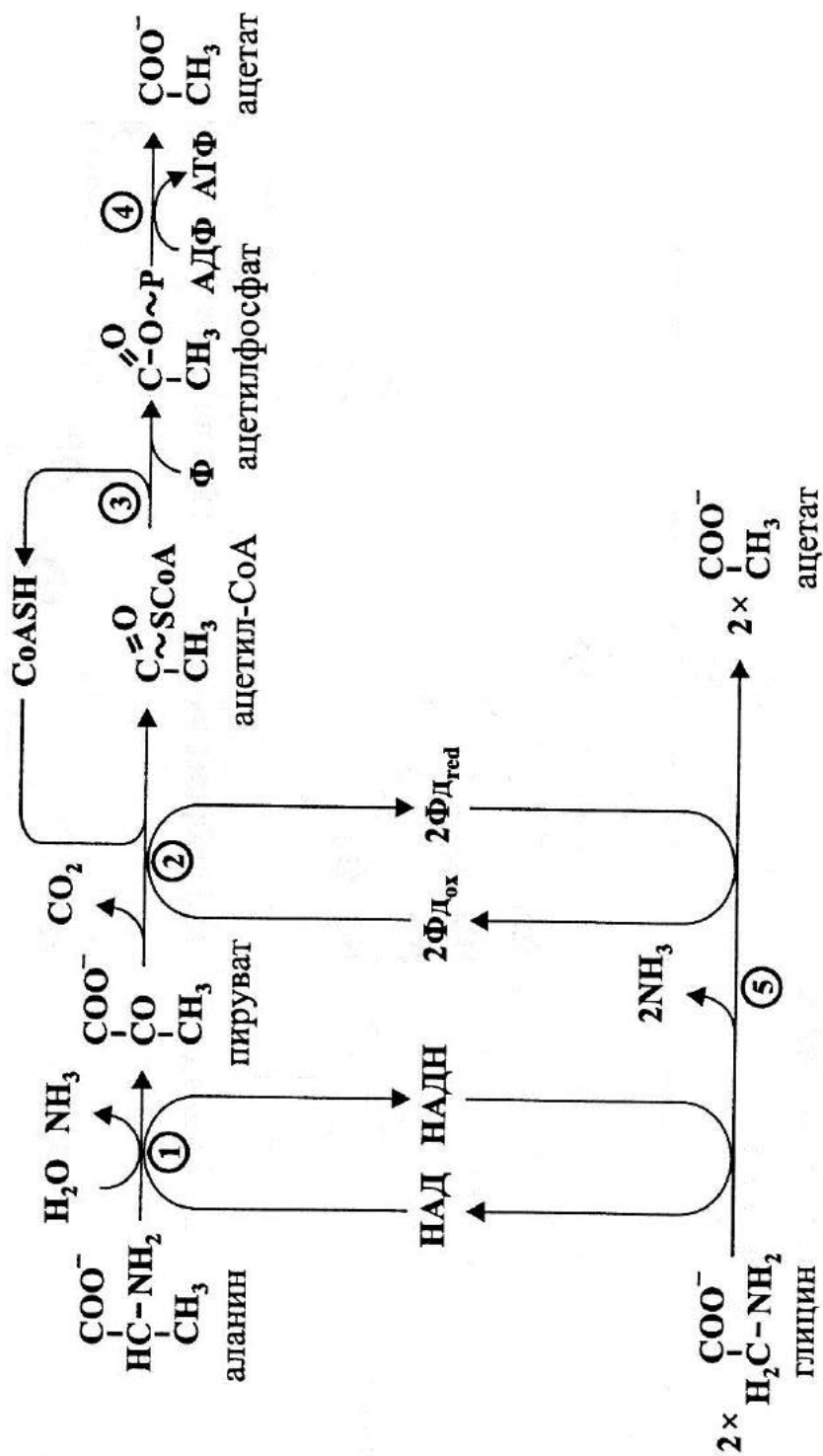


Рис. 149. Реакция Стикланда: 1 – аланиндегидрогеназа; 2 – пируват: ферредоксин-оксидоредуктаза; 3 – фосфотрансацетилаза; 4 – ацетаткиназа; 5 – глициндезаминидаза

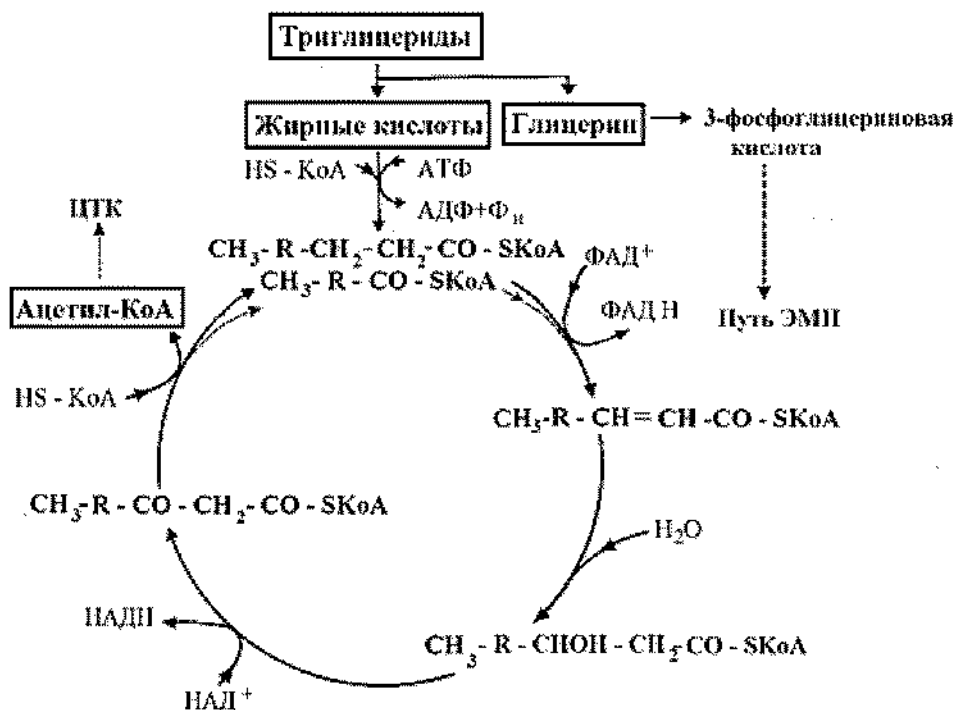


Рис. 150. Циклический путь β-окисления жирных кислот с длинной углеродной цепью. ЦТК – цикл трикарбоновых кислот; ЭМП – путь Эмбдена-Мейергофа-Парнаса (гликолилиз)

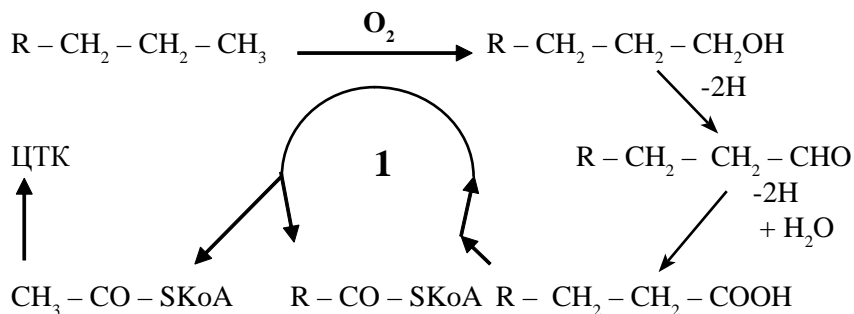
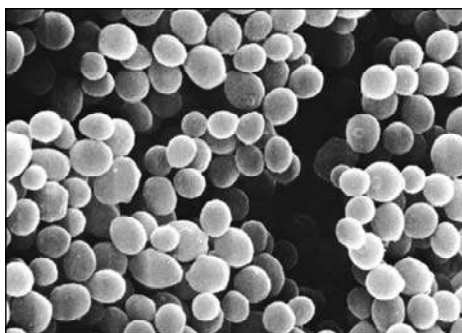


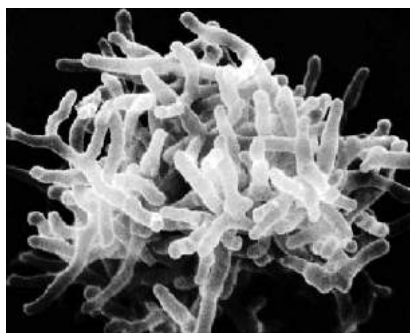
Рис. 151. Путь окисления углеводов (алканов). 1 – путь окисления жирных кислот. ЦТК – цикл трикарбоновых кислот

Таблица 16. Величины водной активности (a_w) для некоторых микроорганизмов

a_w	Микроорганизмы	Место нахождения
1,000	<i>Caulobacter, Spirillum, Pseudomonas</i>	Вода
0,995	<i>Streptococcus, Staphylococcus, Escherichia, Shigella, Klebsiella, Pseudomonas, Nanobacterium, Clostridium, Bacillus</i> , некоторые дрожжи и др.	Кровь человека, рыба, молоко, продукты, содержащие сахара (~40%), овощи, фрукты
0,993-0,990	<i>Bacillus, Clostridium</i> , некоторые цианобактерии	Почва, пресные водоемы
0,980	<i>Alteromonas, Photobacterium, Vibrio, Shewanella</i>	Морская вода
0,970	<i>Azotomonas insolita</i>	Почва
0,960	<i>Escherichia, Proteus, Bacteroides, Clostridium</i>	Толстый кишечник
0,950	Многие палочки с грамположительным морфотипом	Хлеб
0,920	Некоторые цианобактерии	Морская вода
0,900	Кокки с грамположительным морфотипом, <i>Lactobacillus, Bacillus</i> и дрожжи <i>Candida, Hansenula, Pichia</i>	Мясопродукты, сиропы, сыры, молочнокислые продукты
0,850	<i>Saccharomyces rouxii, Salmonella, Staphylococcus aureus, Leuconostoc, Debaryomyces</i>	Колбаса салями, ветчина, сахарный сироп, мука, рис
0,800	<i>Penicillium, Aspergillus</i> , некоторые дрожжи	Фруктовые джемы, мармелад
0,750	<i>Halobacterium, Halococcus, Haloferax, Actinospora, Ectothiorhodospira, Wallemia</i>	Соленая рыба, соленые озера, просоленные шкуры
0,700	<i>Aspergillus, Penicillium, Xeromyces bisporus</i>	Шоколад, сухофрукты, сухие продукты питания
0,650	<i>Aspergillus, Bacillus, Pseudomonas</i> , дрожжи	Зерно, карамель, мед, конфеты
0,550	<i>Penicillium dametzii</i>	Холодная пустынная почва
0,500	<i>Streptomyces odorifer, Micromonospora vinaceae</i>	Почва



А



Б

Рис. 152. Бактерии, растущие при A_w 0,995 (А – *Staphylococcus aureus*) и A_w 0,500 (Б – *Streptomyces odorifer*). Сканирующая электронная микрофотография (по Prescott, 2002)

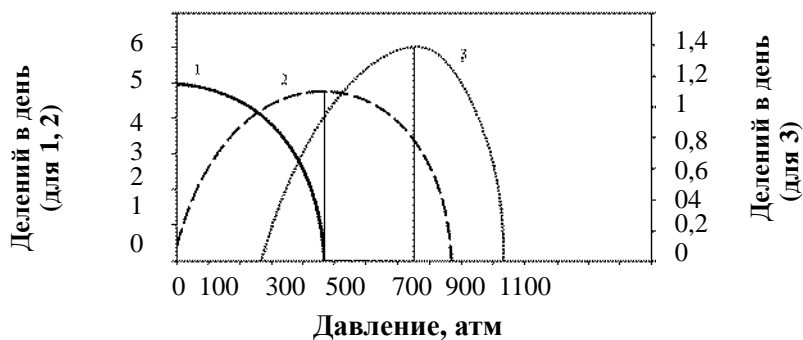


Рис. 153. Отношение прокариот к гидростатическому давлению: 1 – пьезотолерантные; 2 – умеренные пьезофилы; 3 – экстремальные пьезофилы

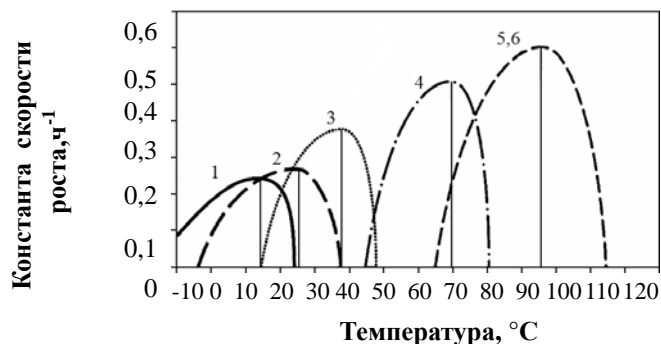
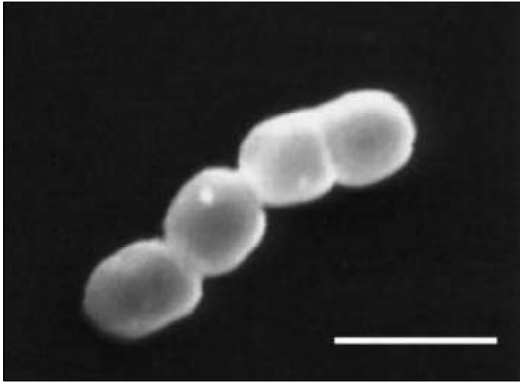


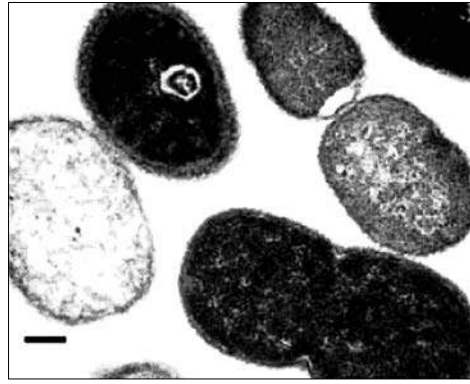
Рис. 154. Температурные пределы роста бактерий и архей: 1 – психрофилы; 2 – психротрофы; 3 – мезофилы; 4 – термофилы; 5,6 – экстремальные термофилы

Таблица 17. Температурные интервалы роста некоторых психрофильных и психротрофных бактерий

Организм	Т°С			Место обитания
	min	opt	max	
<i>Subtercola frigoramans</i>	-2	15-17	28	Северные грунтовые воды
<i>Phychromonas ingrahamii</i>	-12	5	20	Льды Арктики
<i>Rhodoglobus vestalii</i>	-2	18	21	Озеро в Антарктике
<i>Clostridium schirmacherensis</i>	-2	15	20	Вечная мерзлота
<i>Leifsonia rubra</i>	0	15	22	Цианобактериальный мат в Антарктике
<i>Planococcus maitriensis</i>	0	25	30	Микробный мат в Антарктике
<i>Rodoferax antarcticus</i>	0	15	25	-<<-
<i>Rodoferax ferrireducens</i>	4	25	30	Водоносный горизонт
<i>Pedococcus himalayensis</i>	4	25	25	Ледник
<i>Frigoribacterium faeni</i>	0	4-10	28	Антарктика
<i>Cryobacterium psychrophilum</i>	-2	9-12	18	Почва Антарктики

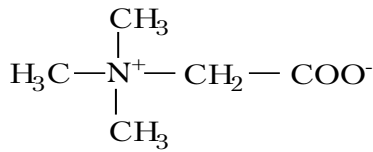


А

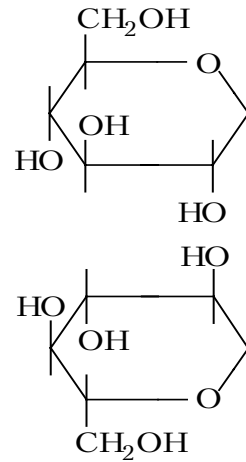


Б

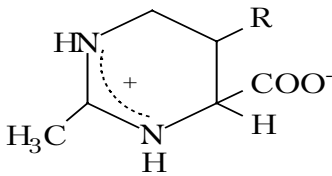
Рис. 155. *Psychrobacter luti* (по Bozal, 2003): А – Сканирующая электронная микрофотография; Б – тонкий срез клетки. Шкала: А – 1 мкм; Б – 0,2 мкм



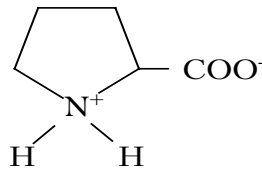
Бетаин



Трегалоза



Эктоин



Пролин

Рис. 156. Структура распространенных совместимых осморегуляторных веществ

Таблица 18. Величина рН для некоторых прокарриот

Домен	Организм	рН		Место обитания
		min	opt max	
A	<i>Picrophilus_oshimae</i>	0,1	0,7 3,5	Геотермальные сульфатные почвы
A	<i>Ferroplasma_acidarmanus</i>	0,0	1,2 2,5	Биореактор по переработке золотомышьякового концентрата
A	<i>Ferroplasma_acidiphilum</i>	1,3	1,7 2,2	Кислые геотермальные воды
B	<i>Acidithiobacillus_ferrooxidans</i>	0,5	1,8 5,5	Кислые рудничные стоки
B	<i>Sulfobacillus_thermosulfidooxidans</i>	1,1	1,8 2,4	Кислые рудничные стоки
B	<i>Leptospirillum_ferrooxidans</i>	1,1	2,0 2,5	Кислые рудничные стоки
A	<i>Sulfolobus_sibiricae</i>	1,0	3,0 4,0	Кислый горячий источник
A	<i>Calderosphaera_lagunensis</i>	2,0	4,0 5,0	Горячий источник
B	<i>Lactobacillus_acidophilus</i>	4,0	5,8 6,8	Кисломолочные продукты, вино
A	<i>Stetteria_hydrogenophila</i>	4,5	6,0 7,0	Глубоководные гидротермы
A	<i>Palaeococcus_ferrophilus</i>	4,0	6,0 8,0	Глубоководные гидротермы
A	<i>Thermosphaera_aggregans</i>	5,0	6,5 7,0	Горячий источник Обсидиан Пул, США
B	<i>Bacillus_subtilis</i>	4,5	6,7 8,5	Почвы, водоемы
B	<i>Escherichia_coli</i>	4,4	6,8 8,0	Почва, водоемы, организм животных
A	<i>Pyrococcus_furiosus</i>	5,0	7,0 9,0	Глубоководные гидротермы
A	<i>Haloterrigena_thermotolerans</i>	6,5	7,0 7,5	Бассейны для выпаривания соли – солеварни
A	<i>Aeropyrus_pernix</i>	5,0	7,0 9,0	Глубоководный морской источник

A	<i>Halorubrum terrestre</i>	5,0	7,0	9,0	Соленые почвы
B	<i>Erwinia carotovora</i>	5,6	7,1	9,3	Возбудитель заболеваний растений
B	<i>Staphylococcus aureus</i>	4,3	7,2	9,3	Возбудитель заболеваний человека
B	<i>Methylocladium gracile</i>	6,0	7,2	8,5	Навоз
B	<i>Streptococcus faecalis</i>	4,4	7,8	9,6	Возбудитель заболеваний человека
A	<i>Aeropyrum camini</i>	6,5	8,0	8,8	Глубоководные горячие гидротермы
A	<i>Natronobacterium nitratireducens</i>	8,0	8,5	10,5	Содовые озера (Китай, Африка)
B	<i>Tindallia magadiensis</i>	7,5	8,5	10,5	Содовое озеро Магади
A	<i>Thermococcus alcaliphilus</i>	6,5	9,0	10,5	Глубоководные гидротермы
A	<i>Methanohalophilus zhilinae</i>	8,2	9,2	10,3	Солевой водоносный пласт
A	<i>Halorubrum tibetense</i>	8,0	9,5	10,5	Озеро в Тибете
B	<i>Natroniella acetigena</i>	8,1	10,1	10,7	Содовые озера
B	<i>Amphibacillus fermentum</i>	8,0	10,0	11,7	Осадки содового озера
B	<i>Thioalkalispira microaerophila</i>	8,0	10,0	10,7	Содовые озера
B	<i>Bacillus firmus</i>	9,0	10,5	11,4	Почва
B	<i>Bacillus alcalophilus</i>	8,5	10,6	11,5	Фекалии; высохшие сточные осадки
B	<i>Alkalibacterium indicireducens</i>	9,0	11,5	12,3	Индиго (<i>Polygonum tinctorium</i>)

A – домен Archaea; B – домен Bacteria

Таблица 19. Бактерии, способные к переходу в некультивируемое состояние

Вид бактерий	Характеристика
<i>Acholeplasma laidlawii</i>	Почва, сточные воды, ткани человека, животных, растений
<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	Возбудитель корончатых галлов у растений
<i>Campylobacter jejuni</i> <i>Enterococcus faecalis</i>	Возбудитель гастроэнтерита Сапротроф; обитатель кишечника позвоночных
<i>Erwinia amylovora</i>	Возбудитель бактериальной гнили корней растений
<i>Escherchia coli</i>	Коли-бактериозы, почва, водоемы
<i>Francisella tularensis</i>	Возбудитель туляремии
<i>Helicobacter pylori</i>	Возбудитель язвы желудка
<i>Klebsiella pneumoniae</i>	Возбудитель тяжелых пневмоний, кишечных инфекций, поражений слизистой век, мозговых оболочек
<i>Legionella pneumophila</i>	Возбудитель болезни легионеров
<i>Listeria monocytogenes</i>	Возбудитель мононуклеоза
<i>Mycobacterium tuberculosis</i>	Возбудитель туберкулеза у человека и животных
<i>Pasteurella piscicida</i>	Паразиты человека и животных
<i>Pseudomonas putida</i>	Обитатель почвы
<i>Salmonella typhimurium</i>	Возбудитель сальмонеллеза
<i>Shigella dysenteriae</i>	Возбудитель дизентерии
<i>Vibrio cholerae</i>	Возбудитель холеры
<i>Yersinia pseudotuberculosis</i>	Возбудитель псевдотуберкулеза

Таблица 20. Свойство покоящихся клеток (по Бухарину, 2005)

Стационарные клетки	Специализированные покоящиеся формы (цисты, эндоспоры, акинеты, цистоподобные клетки и др.)
<p>Пролиферативный покой, т.е. отсутствие деления</p> <p>Сохранение экологической функции</p> <p>Сохранение редуцированной метаболической активности (эндотрофный обмен, вторичные синтезы)</p> <p>Длительность переживания ограничена</p> <p>Прорастание индуцируется условиями среды</p>	<p>Метаболический покой</p> <p>Выключение из экологического функционирования как каталитической, так и субстратной единицы</p> <p>Метаболический блок</p> <p>Длительность переживания достаточно велика, а в некоторых случаях, например, у эндоспор, не ограничена во времени</p> <p>Прорастание многостадийно при селективных условиях</p>
<p>Увеличение «объема покоя»</p>	
<p>Превращение в покоящиеся формы, или автолиз</p>	<p>Мумификация (образование нежизнеспособных, морфологически целостных, метаболически инертных клеток - микромумий)</p>

Таблица 21. Характеристика некоторых бактерий, образующих эндоспории

Род	Форма клеток	Отношение к O ₂	Тип питания	Места обитания
Бактерии с грамположительным морфотипом				
<i>Bacillus</i>	Палочки	Аэробы	Хемоорганотрофы, редко хемолитотрофы	Различные типы почв, морские и пресноводные водоемы, иловые отложения, ризосфера и т.д.
<i>Marinibacillus</i>	Палочки	Аэробы	Хемоорганотрофы	Донные осадки с глубины 1057м
<i>Amphibacillus</i>	Палочки	Анаэробы	Хемоорганотрофы	Осадки щелочного озера (рН 8,5-11,7)
<i>Acidithiobacillus</i>	Палочки	Аэробы	Хемолитотрофы	Рудные месторождения в различных регионах мира. При помощи <i>Acidithiobacillus</i> получают более половины мировой добычи меди и почти весь уран
<i>Geobacillus</i>	Палочки	Фак. анаэробы	Хемоорганотрофы	Геотермальные источники с t° 40-85°C, биопленки трубопроводов, сверхглубокие подземные скважины (4680м), компостированное сено
<i>Alkaliphilus</i>	Палочки	Аэробы	Хемолитотрофы	Глубоководные осадки (3200м)
<i>Virginibacillus</i>	Палочки	Фак. анаэробы	Хемоорганотрофы	Гиперсолёные почвы, солеварни, морская вода
<i>Thermoactinomyces</i>	Ветвящиеся клетки	Аэробы	Хемоорганотрофы	Компосты, разлагающиеся зерно, почва, водные экосистемы и т.п.
<i>Sulfobacillus</i>	Палочки	Фак. аэробы	Хемолитотрофы	Медно-цинково-колчедановые руды

<i>Paenibacillus</i>	Палочки	Фак. аэробы	Хемоорганотрофы	Вулканические почвы, ризосфера и т.д. Алкалифилы (рН 8,0–13,0)
<i>Clostridium</i>	Палочки	Анаэробы	Хемоорганотрофы	Почвы, водоемы, организм человека и животных Возбудители заболеваний человека
<i>Tepidibacter</i>	Изогнутые палочки	Анаэробы	Хемоорганотрофы	Глубоководный пресный источник на глубине 2650м; T _{opt} 55°C
<i>Sporosarcina</i>	Кокки	Аэробы	Хемоорганотрофы	Различные типы почв
<i>Oscillospira</i>	Дисковидные клетки в трихомах	Анаэробы	Хемоорганотрофы	Рубец и кишечный тракт травоядных животных; паразиты
<i>Arthromitus</i>	Нитевидные клетки или клетки в трихомах	Анаэробы	Хемоорганотрофы	Обитатели кишечника мышей, крыс и других животных; паразиты
<i>Metabacterium</i>	Палочки	Анаэробы	Хемоорганотрофы	Кишечник морских свинок; паразиты (образуют от 2 до 8 эндоспор)
<i>Anaerobacter</i>	Палочки	Анаэробы	Хемоорганотрофы	Почва под рисом (2 – 7 эндоспор)
<i>Epulopiscium</i>	Палочки	Анаэробы	Хемоорганотрофы	Симбионт тропических морских рыб (кишечник). Две эндоспоры в клетке
<i>Alicyclobacillus</i>	Палочки	Анаэробы	Хемоорганотрофы	Почвы и воды геотермальных зон; рудники

Род	Форма	Отношение к O ₂	Тип питания	Места обитания
<i>Sarcina</i>	Кокки в пакетах из 8 клеток	Анаэробы	Хемоорганогетеротрофы	Почва; желудок человека
<i>Pasteuria</i>	Ветвящиеся клетки	Анаэробы	Хемоорганогетеротрофы	Паразиты водяных блох и нематод. Передаются через почву и воду
<i>Lachnospira</i>	Спиральная	Анаэробы	Хемоорганогетеротрофы	Рубец травоядных животных
<i>Camnicella</i>	Палочки	Анаэробы	Хемоорганогетеротрофы	Ассоциированы с <i>Alvinella rotrejana</i> . Обитают в морских гидротермах
Бактерии с грамотрицательным морфотипом				
<i>Sporomusa</i>	Палочки в форме банана	Анаэробы	Хемолитотрофы	Почвы, сточные воды, ил водоемов
<i>Acetonea</i>	Палочки	Анаэробы	Хемолитотрофы	Кишечник термитов
<i>Heliobacterium</i>	Спиральная	Анаэробы	Фототрофы	Почвы, воды рисовых полей
<i>Heliobacillus</i>	Палочки	Анаэробы	Фототрофы	Почвы, воды рисовых полей
<i>Orenia</i>	Изогнутые палочки	Анаэробы	Хемоорганотрофы	Гиперсоленое озеро Сиваш

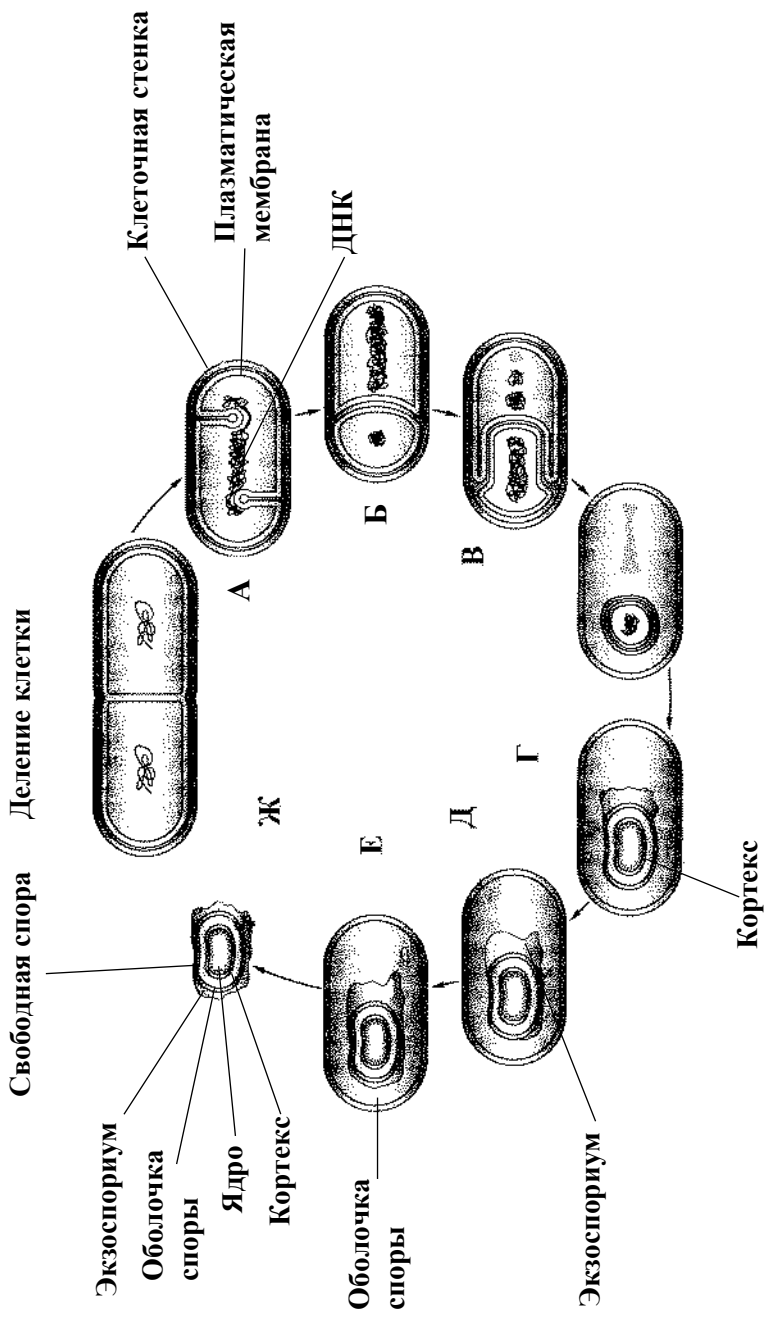
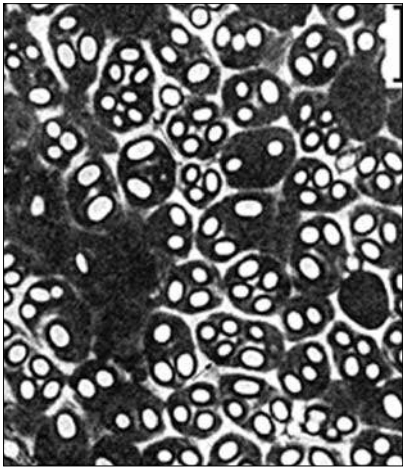


Рис. 157. Схема образования эндоспоры у бактерий (по Prescott, 2002): А – образование впячиваний; Б – образование септы; В – отделение преспоры; Г – образование кортекса; Д – синтез оболочки; Е – окончание синтеза оболочки, повышение светостойкости споры; Ж – лизис спорангия и выход споры



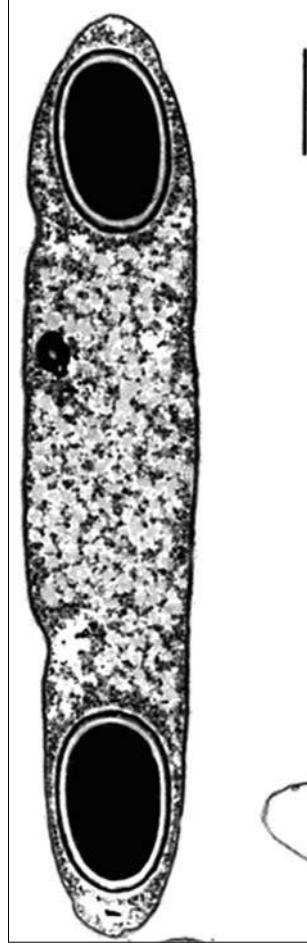
А



Б



В



Г

Рис. 158. Полиспоровые бактерии: А – живая культура *Anaerobacter polyendosporus* в фазово-контрастном микроскопе; Б – тонкий срез многоспорового спорангия *Anaerobacter polyendosporus* (по Дуде, 2004); В – *Metabacterium polyspora* (по Angert, 1998); Г – *Clostridium disporicum* (по Нотт, 1987). Шкала: А – 5 мкм, Б, Г – 1 мкм.

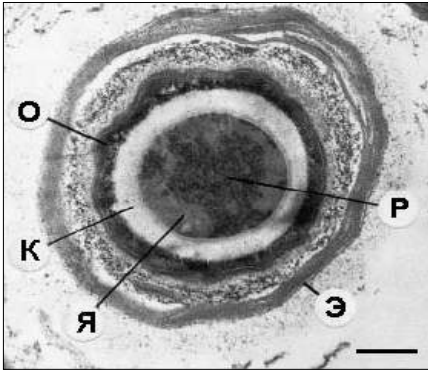


Рис. 159. Электронная микрофотография тонкого среза эндоспоры *Clostridium botulinum* (по Stevenson, 1972). Р – рибосомы; Я – ядро; Э – экзоспориум; О – оболочки; К – кортекс. Шкала – 0,2 мкм

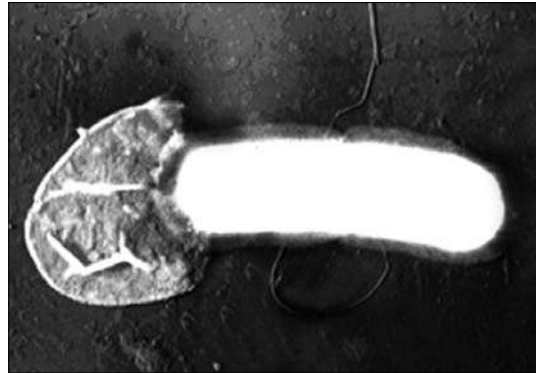


Рис. 160. Прорастание вегетативной клетки *Bacillus cereus* (по The Prokaryotes, 2006).
Электронная микрофотография

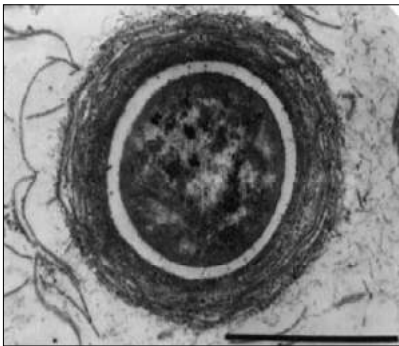


Рис. 161. Электронная микрофотография тонкого среза цист *Azotobacter vinelandii* (по The Prokaryotes, 2006).
Шкала – 1 мкм

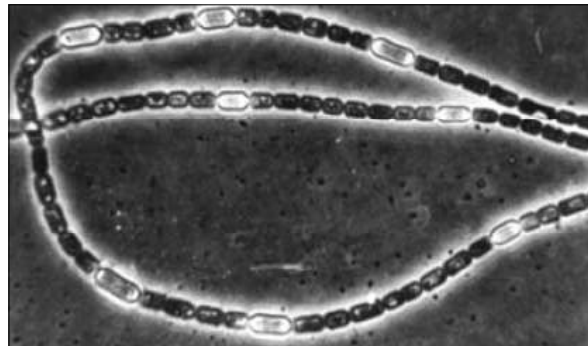


Рис. 162. Гетероцисты цианобактерии *Anabaena* (по Prokaryotes, 2006). Фазово-контрастная микрофотография

Таблица 22. Типы межпопуляционных взаимодействий
(по Нетрусову, 2004; с дополнениями)

Типы взаимоотношений	Действие		Характер взаимодействия
	1	2	
Нейтрализм	0	0	Ни одна из популяций не влияет на скорость роста другой
Комменсализм	0	+	В присутствии первой популяции вторая растет быстрее, что никак не отражается на скорости роста первой
Мутуализм	+	+	Две популяции взаимно ускоряют скорость роста друг друга
Аменсализм	0	-	В присутствии первой популяции скорость роста второй замедляется, что никак не отражается на скорости роста первой
Хищничество и паразитизм	+	-	Первая популяция выигрывает
Конкуренция	-	-	При совместном существовании скорость роста каждой популяции меньше, чем в отсутствии конкурента

Обозначения: (-) – отрицательное действие; (+) – положительное действие; (0) – отсутствие влияния; (1) и (2) – соответственно первая и вторая взаимодействующие популяции

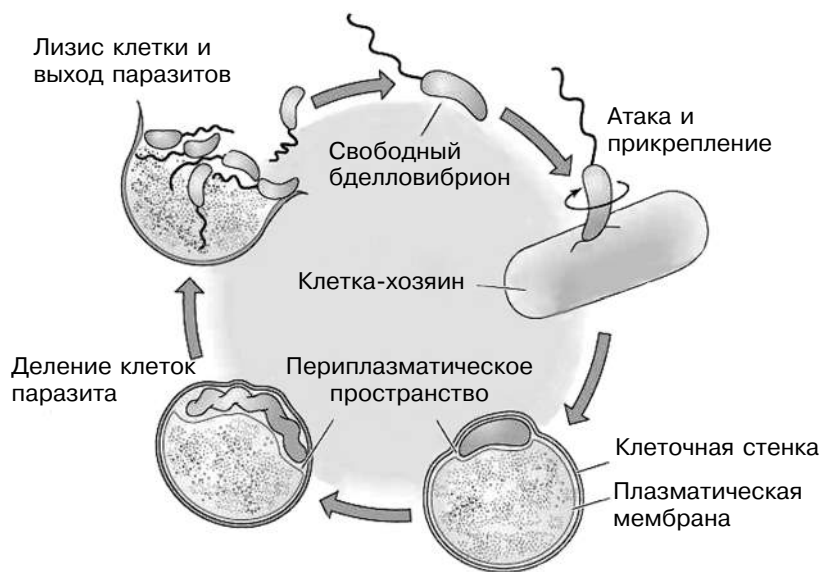


Рис. 163. Жизненный цикл *Bdellovibrio* (по Staley, 2002).

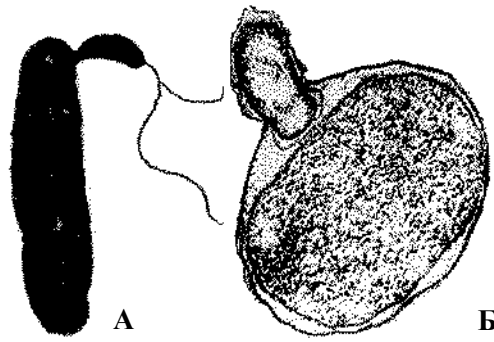


Рис. 164. *Bdellovibrio bacteriovorus* (по Talaro, 2002). А – прикрепление паразита к клетке (атака); Б – проникновение паразита в периплазматическое пространство

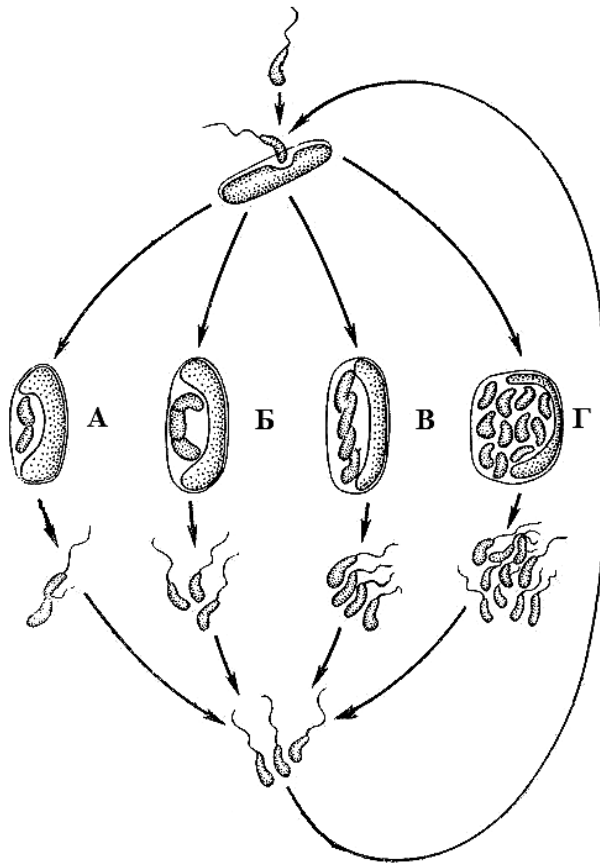


Рис. 165. Схема альтернативных путей развития *Bdellovibrio* в клетках хозяев-прокариот (по Никитину, 1978): А – образование двух клеток паразита в мелкой клетке хозяина; Б – образование С-образных клеток паразита в клетке хозяина; В – образование спиралей; Г – множественное развитие паразита в клетке хозяина



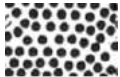



0		Желто-бурая окраска	Диатомеи Цианобактерии	<i>Navicula sp.</i> <i>Lyngbya</i>	Хл <i>a</i> 860 нм
1		Сине-зеленая окраска	Цианобактерии	<i>Microcoleus</i> <i>Oscillatoria</i> <i>Phormidium</i>	
2					
3					
4		Розовая Розово-красная окраска	Пурпурные серные бактерии	<i>Thiocapsa roseopersicina</i> <i>Thiocystis</i>	Бхл <i>a</i> 850 нм
5		Персиковая Оранжево-бурая окраска			
6		Оливково-зеленая окраска	Зеленые серные бактерии	<i>Prosthecochloris</i>	Бхл 740 нм
7		Окраска от темно-серой до черной	Сульфидные осадки, содержащие FeS	<i>Desulfovibrio</i>	

Рис. 166. Схема послылойного строения микробного мага в засоленном марше (по Шлегелю, 1987)
Хл – хлорофилл; Бхл – бактериохлорофилл

Таблица 23. Бактериоцины, образуемые бактериями и археями

Домен	Продуцент	Название бактериоцина
Bacteria	Бактерии с грамположительным морфотипом	
	<i>Lactobacillus bavaricus</i> MN	Баварицин MN
	<i>Lactobacillus amylovorus</i> 471	Амиловарин 471
	<i>Streptococcus pyogenes</i>	Стрептококцин
	<i>Streptococcus salivarius</i>	Саливарицин А
	<i>Lactococcus lactis</i>	Вариацин
	<i>Lactococcus casei</i>	Казеицин
	<i>Staphylococcus gallinarum</i>	Галлидермин
	<i>Brevibacterium linens</i> M 18	Липоцин М 18
	<i>Micrococcus</i> sp.	Микрококцин
	<i>Staphylococcus epidermidis</i>	Стафилококцин
	<i>Enterococcus faecium</i>	Энтерококцин
	<i>Pediococcus pentosaceus</i>	Педиоцин N ₅ P
	Бактерии с грамотрицательным морфотипом	
	<i>Klebsiella</i> sp.	Клебоцин
	<i>Escherichia coli</i>	Колицин
	<i>Pseudomonas</i> sp.	Пиоцин
	<i>Serratia marcescens</i> 28 в	Бактериоцин 28 В
	<i>Rhizobium leguminosarum</i>	Бактериоцин
	<i>Yersinia pestis</i>	Пестицин
<i>Vibrio cholerae</i>	Вибриоцин	
Archaea	<i>Haloferax gibbonsi</i> 239	Галоцин Н-6, Н-4
	<i>Sulfolobus</i> spp.	Сульфолобин

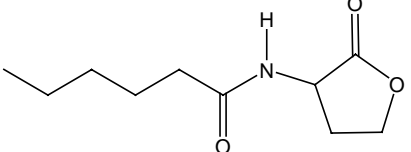
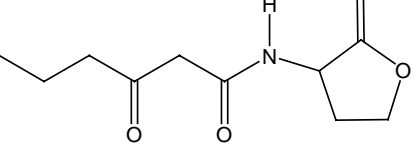
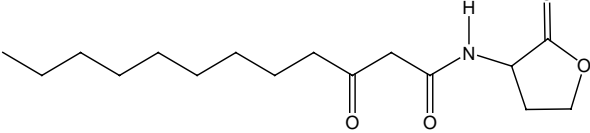
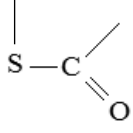
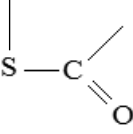
Таблица 24. Некоторые системы Quorum sensing (QS) у прокариот (по Олескину, 2001)

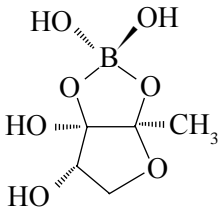
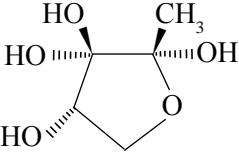
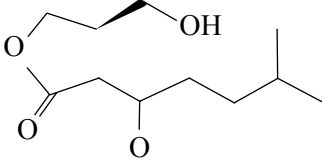
Микроорганизм	Функция	Аутоиндукторы
1. Системы типа «luxI-luxR» и другие системы с производными лактонов гомосерина		
<i>Vibrio fischeri</i>	Биоломинесценция Биоломинесценция	N-(3-оксогексаноил)-лактон L-гомосерина N-октаноил-лактон L-гомосерина
<i>Erwinia carotovora</i>	Синтез внеклеточных гидролитических ферментов (пектиназ, целлюлаз и др.), антибиотика карбапенема	N-(3-оксогексаноил)-лактон L-гомосерина
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Синтез факторов вирулентности (система <i>lasI-lasR</i>)	N-(3-оксододеканойл)-лактон L-гомосерина
<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	Конъюгативный перенос Ti-плазмид	N-(3-оксооктаноил)-лактон L-гомосерина
<i>Serratia liquefaciens</i>	Стимуляция движения клеток-швермеров по агару	N-бутаноил-лактон L-гомосерина
<i>Yersinia enterocolitica</i>	Инфекционный процесс с участием Yop-белков	N-(3-оксогексаноил)-лактон L-гомосерина и N-гексаноил-лактон L-гомосерина
<i>Streptomyces griseus</i>	Синтез стрептомицина, развитие воздушного мицелия, споруляция. Примечание: системы стрептомицетов отличаются от типичной системы «luxI-luxR»	2-изокапроил-3-оксиметил-γ-бутиролактон гомосерина
<i>Streptomyces virginiae</i>	Синтез виргиниамицина	Различные бутиролактоны и бутанолиды

2. Системы с пептидными (белковыми) аутоиндукторами

<i>Enterococcus faecalis</i>	Конъюгативный перенос плазмид	Гекса- или октапептиды, например сPD1 (H-Phe-Leu-Val-Met-Phe-Leu-Ser-Gly-OH)
<i>Bacillus subtilis</i>	Споруляция. Компетентность к трансформации	Пентапептид H-Ala-Arg-Asp-Glu-Thr-OH и др.
<i>Streptococcus pneumoniae</i>	Компетентность к трансформации	Гептадекапептид H-Glu-Met-Arg-Leu-Ser-Lys-Phe-Phe-Arg-Asp-Ile-Leu-Gln-Arg-Lys-Lys-OH
<i>Xanthomonas maltophilia</i>	Стимуляция роста	Гомолог хорионного гонадотропина
<i>Micrococcus luteus</i>	Стимуляция роста после периода покоя	Белок (мол. вес 19 кДа)
3. Системы с аминами/аминокислотами		
<i>Mucosoccus xanthus</i>	Роение и образование плодовых тел (ранние этапы)	Фактор А – смесь аминокислот (преобладают: тирозин, пролин, фенилаланин, лейцин, изолейцин) с примесью коротких пептидов
<i>Proteus mirabilis</i>	Формирование швермеров	Глутамин
<i>Escherichia coli</i>	Колониальная макро- и микроструктура	Аспарагиновая кислота

Таблица 25. Различные типы аутоиндукторов (АИ) QS-систем регуляции
(по Хмель, 2006)

Типы АИ	Структура АИ	Бактерия/АИ
N-ацетил-гомосерин лактоны		<i>Pseudomonas chlororaphis</i> /N-гексаноил-гомосеринлактон
		<i>Vibrio fischeri</i> /N-3-оксогексаноил-гомосеринлактон
		<i>Pseudomonas aeruginosa</i> /N-3-оксогексаноил-гомосеринлактон
Пептиды – линейные и содержащие тиолактоновое кольцо	ADPITRQWGD	<i>Bacillus subtilis</i>
	ERGMT	<i>Bacillus subtilis</i>
	YSTCYFIM 	<i>Staphylococcus aureus</i> /IP
	INCDFLL 	<i>Staphylococcus aureus</i> /IP

Типы АИ	Структура АИ	Бактерия/АИ
Типы АИ-2		<i>Vibrio harveyi</i>
		<i>Salmonella typhimurium</i> /2-метил-2,3-тетрагидрокси-фуран
Бутиролактоны		<i>Streptomyces griseus</i> /бутиролактон (А-фактор)

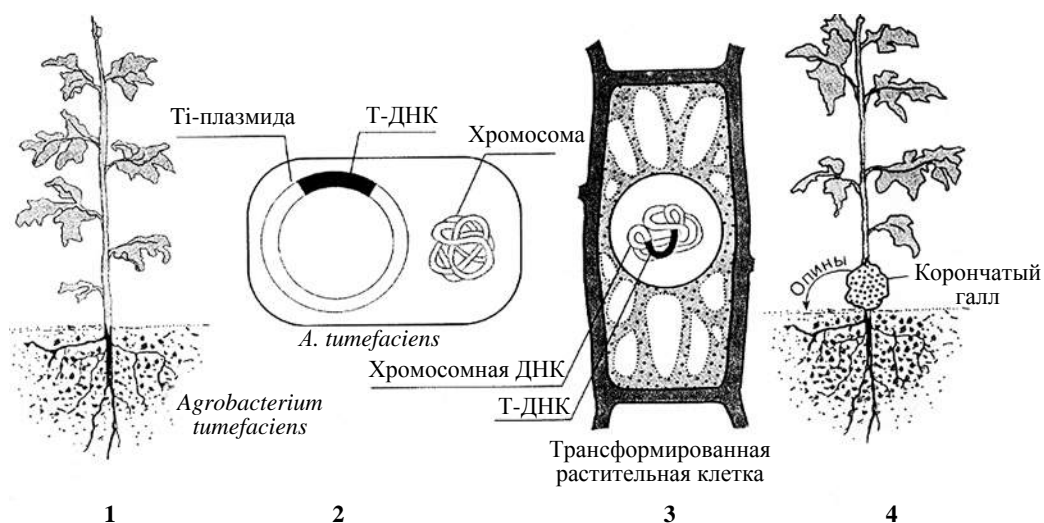


Рис. 167. Генетическая колонизация растения бактерией *Agrobacterium tumefaciens*, несущей Тi-плазмиду (по Weaver, 2002)

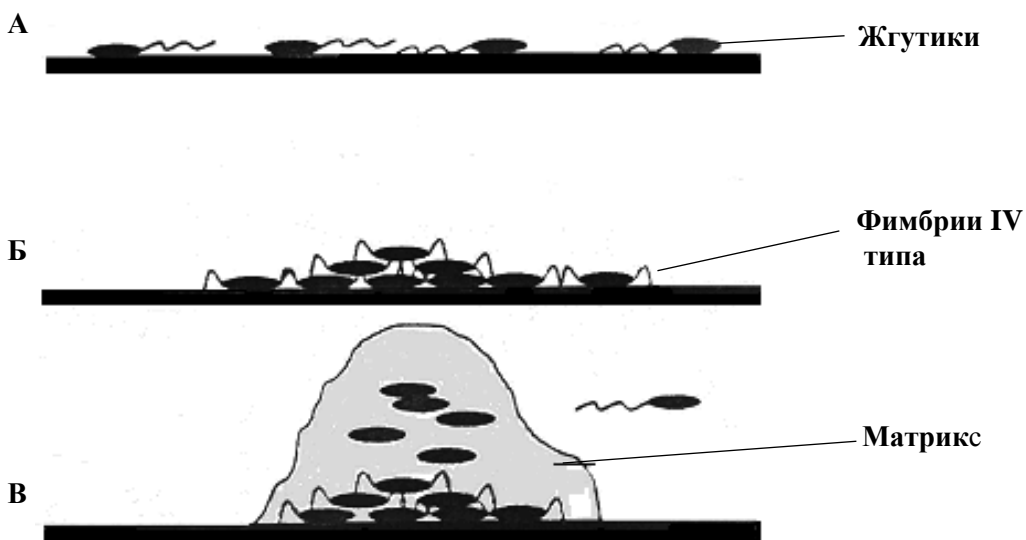


Рис. 168. Этапы образования биопленок у *Pseudomonas aeruginosa* (по Ильиной, 2004): А – прикрепление к твердой поверхности отдельных клеток; Б – агрегация клеток с помощью фимбрий IV типа, синтез которых осуществляется под контролем системы Quorum sensing (QS); В – активация генов, определяющих синтез экзополисахарида и находящихся под контролем QS; завершение этапа построения биопленки

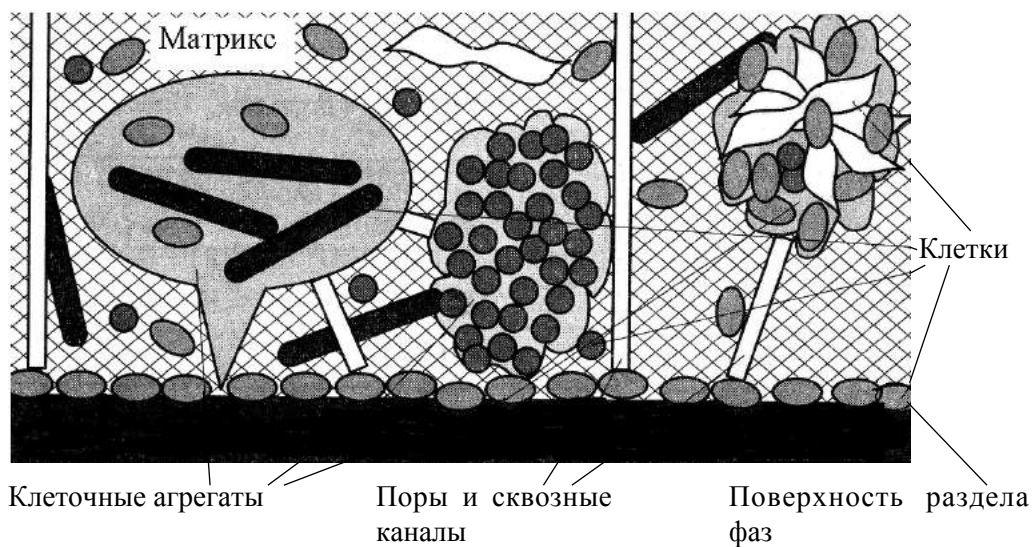


Рис. 169. Строение сложной трехмерной биопленки прокариот (по Нетрусову, 2009)

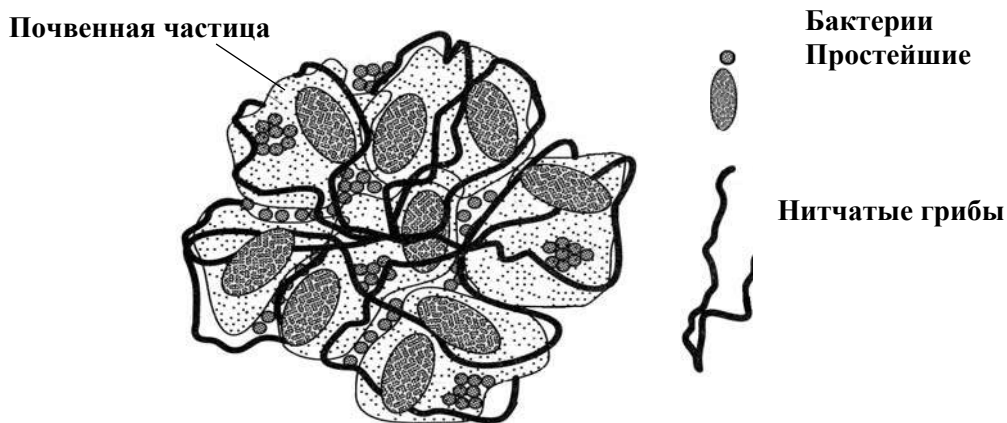


Рис. 170. Типичное распределение групп микроорганизмов в почве (по Звягинцеву, 2005)

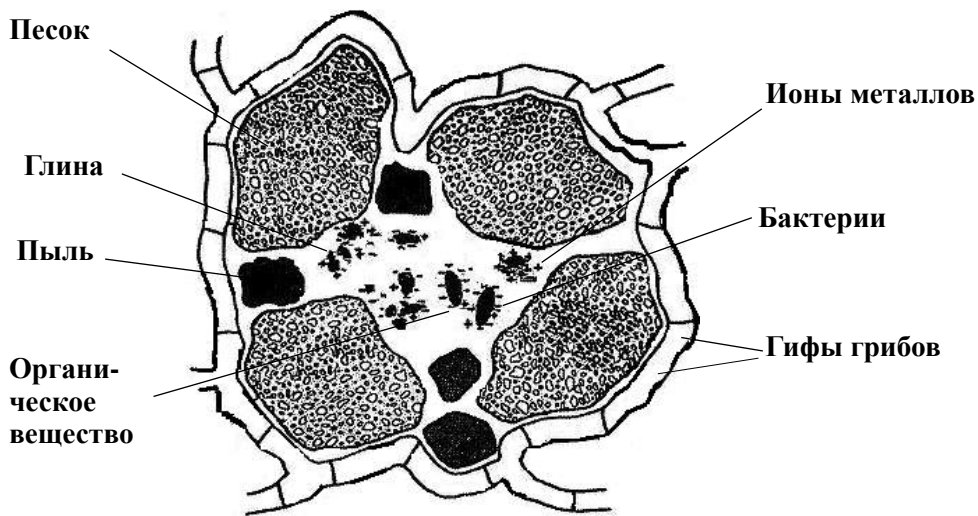


Рис. 171. Гифы грибов в агрегированной почве
(по Звягинцеву, 2005)

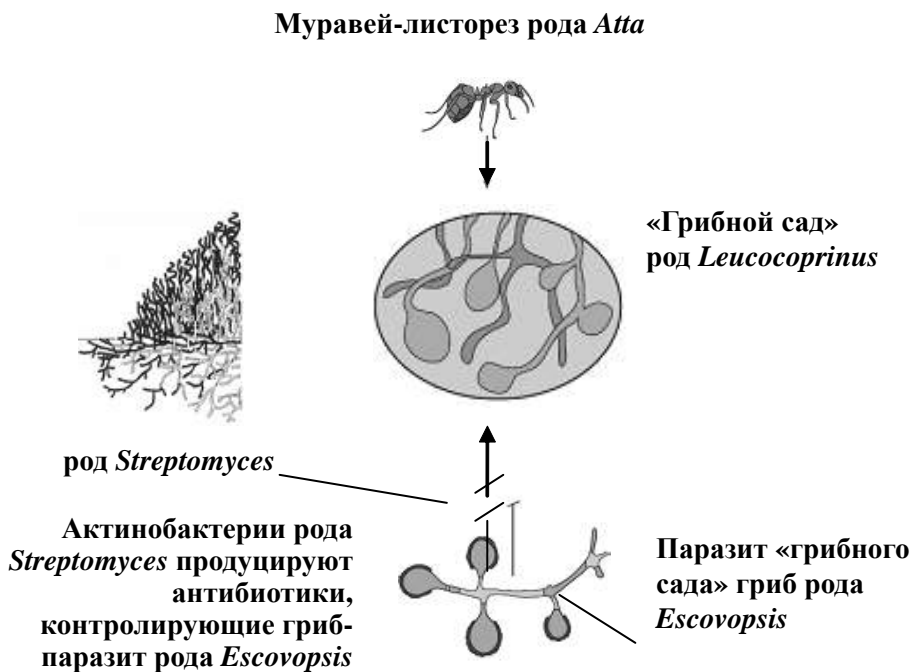


Рис. 172. Эволюционно-древний симбиоз между муравьями-листорезами рода *Atta*, грибами рода *Leucocoprinus* и актинобактериями рода *Streptomyces*

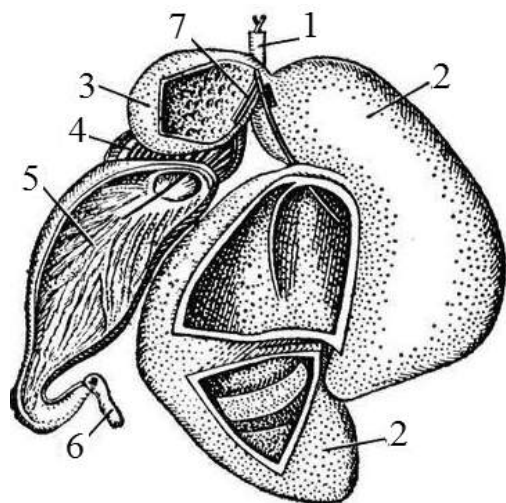


Рис. 173. Пищеварительная система жвачных животных: 1 – пищевод; 2 – рубец; 3 – сетка; 4 – книжка; 5 – сычуг; 6 – двенадцатиперстная кишка; 7 – желобок

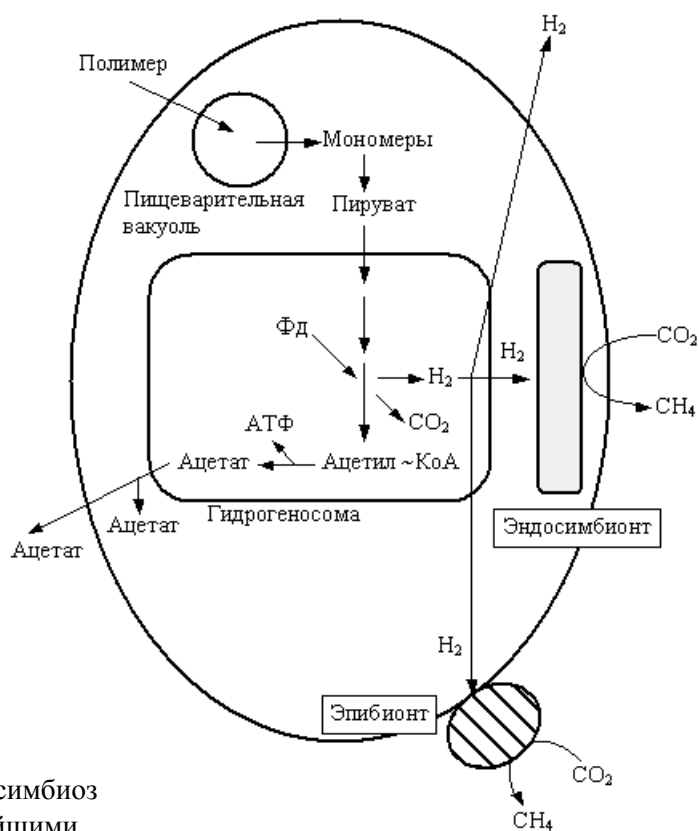


Рис. 174. Экто- и эндосимбиоз метаноархей с простейшими

Таблица 26. Свойства микробных сообществ из рубца жвачных и кишечника термитов (по Проворову, 2006)

Свойства микробного сообщества	Рубец животных	Кишечник низших термитов
Основные группы микроорганизмов, осуществляющих гидролиз целлюлозы	Бактерии (<i>Ruminococcus</i> , <i>Bacteroides</i> , <i>Butyrivibrio</i> , <i>Clostridium</i> , <i>Fibrobacter</i> , <i>Selenomonas</i>) и одноклеточные грибы-хитридиомицеты	Простейшие: инфузории (<i>Trichomitopsis</i> , <i>Trichomopsis</i> , <i>Oxymonas</i> , <i>Trichonympha</i>) и жгутиконосоцы (<i>Hypermastigina</i>)
Способ усвоения молекулярного водорода	Метаногенез (археи), восстановление сульфата (<i>Desulfovibrio</i> и др.)	Ацетогенез (<i>Spirochaeta</i> , <i>Sporomusa</i> , <i>Bifidobacterium</i>), метаногенез (<i>Methanobrevibacter</i> , <i>Methanomicrobium</i> , <i>Methanosarcina</i>)
Рециклируемые продукты азотного обмена	Карбамид (<i>Staphylococcus</i> , <i>Micrococcus</i>)	Мочевая кислота (<i>Bacteroides</i> , <i>Citrobacter</i>)
Азотфиксация	Не выявлена	Происходит (<i>Bacteroides</i> , члены семейства <i>Enterobacteriaceae</i> и др.)

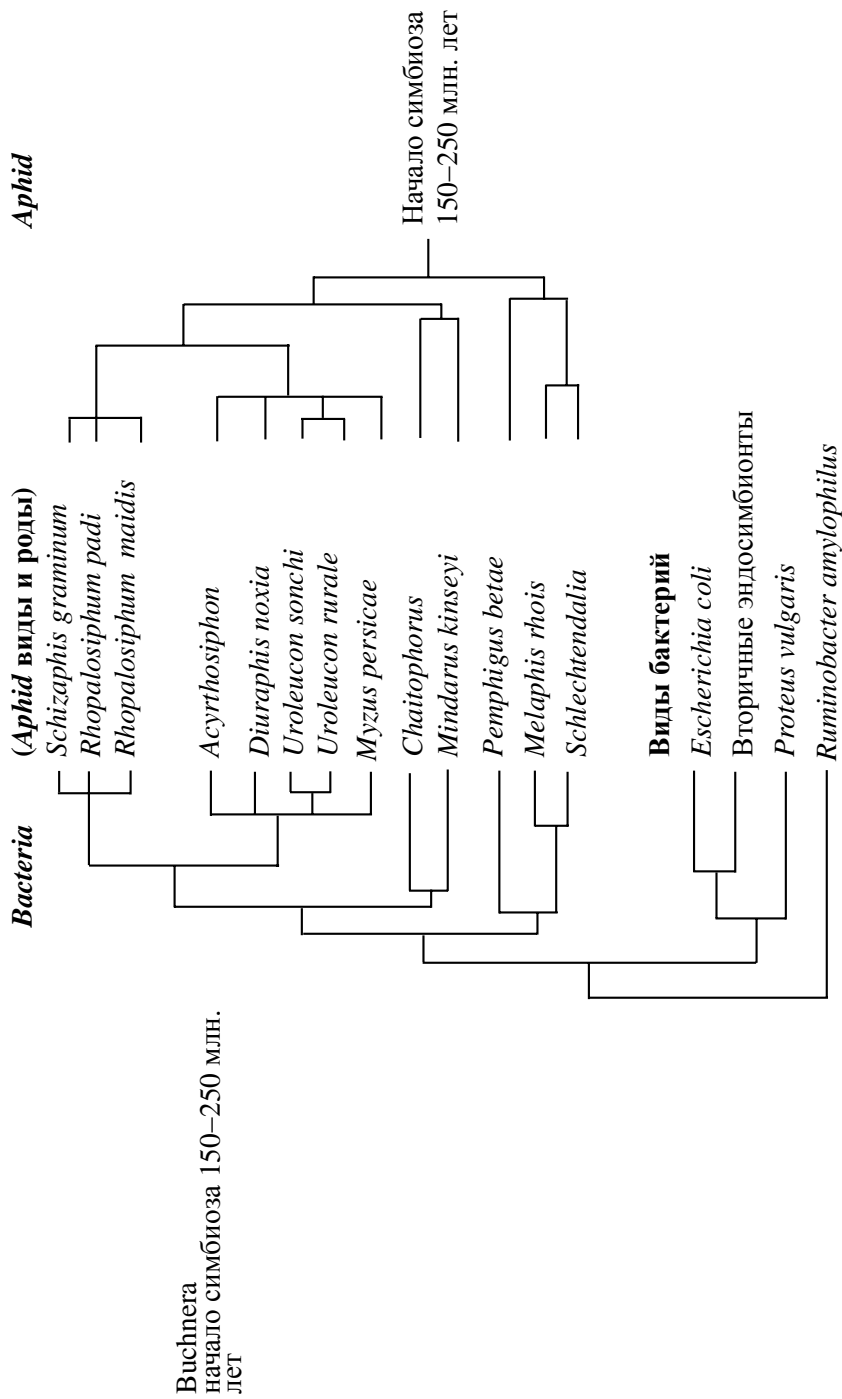


Рис. 175. Филогенетические деревья, показывающие начало симбиоза *Vicia-Aphid* и построенные на основе 16- и 18S рРНК (по Staley, 2002)

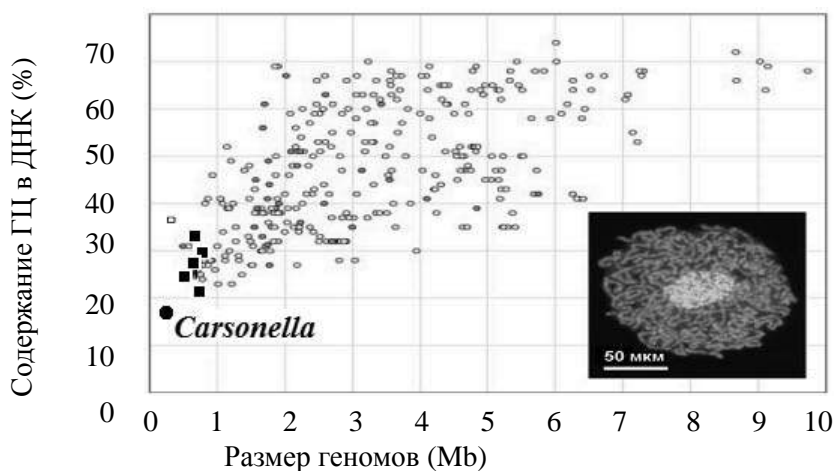


Рис. 176. Размеры геномов и содержание ГЦ в ДНК 358 представителей домена *Bacteria* и домена *Archaea* (по Nacabachi, 2006). ■ - отмечены геномы эндосимбионтов насекомых: *Buchnera*, *Blochmannia*, *Wigglesworthia*, *Baumannia* и других бактерий; ● – бактерия *Candidatus Carsonella ruddii*, имеющая самый маленький геном (159 662 пары нуклеотидов). Г – гуанин; Ц – цитозин

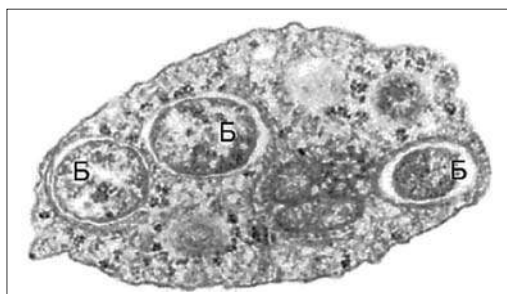


Рис. 177. Развитие бактерий рода *Wolbachia* (Б) в яйцеклетках моли *Ephesia cautella* (по The Prokaryotes, 2006).
Электронная микрофотография

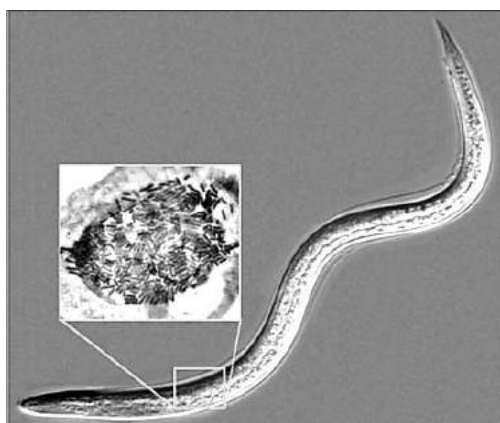
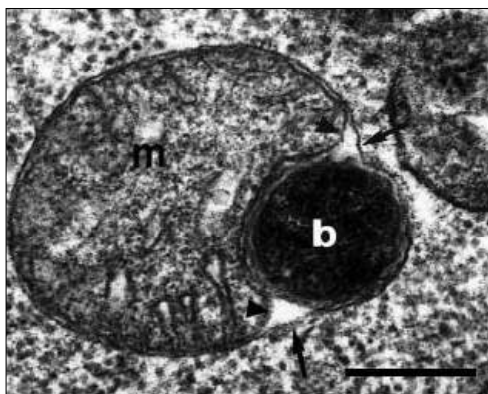
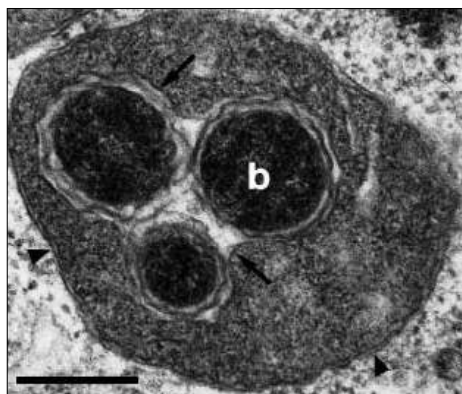


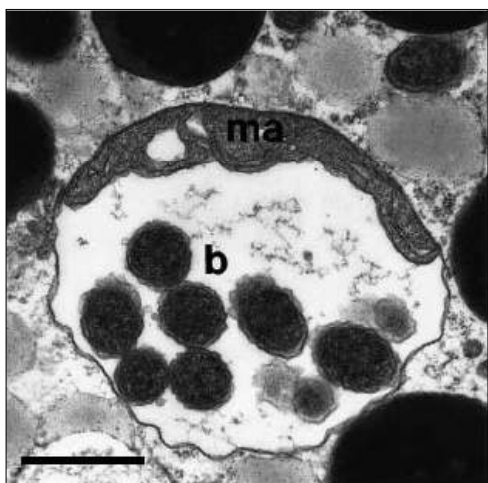
Рис. 178. Бактерия *Xenorhabdus nematophilus* внутри нематоды *Steinernema carpocapsae*



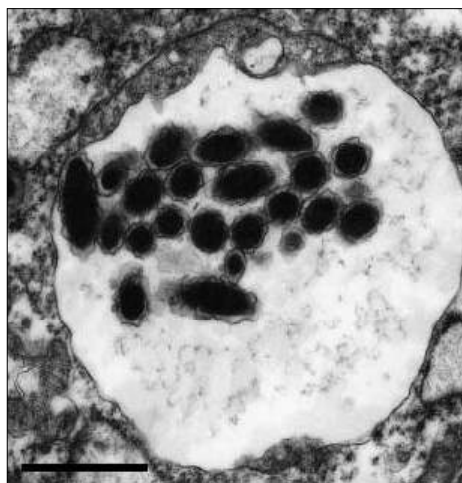
A



Б



В



Г

Рис. 179. Поперечное сечение митохондрии ооцита клеща *Ixodes ricinus*. (по Sacchi, 2004): А – инфицирующая бактерия IriES1 (b) располагается между наружной и внутренней мембранами митохондрии (m); Б – бактерии заключены во внутреннюю митохондриальную мембрану и расположены в матрике органеллы; В – видны остатки матрикса (ma); Г – митохондрия превратилась в пустой мешочек, содержащий популяцию бактерий. Шкала: А, Б – 0,3 мкм; В – 0,8 мкм; Г – 1,2 мкм.
Электронная микрофотография

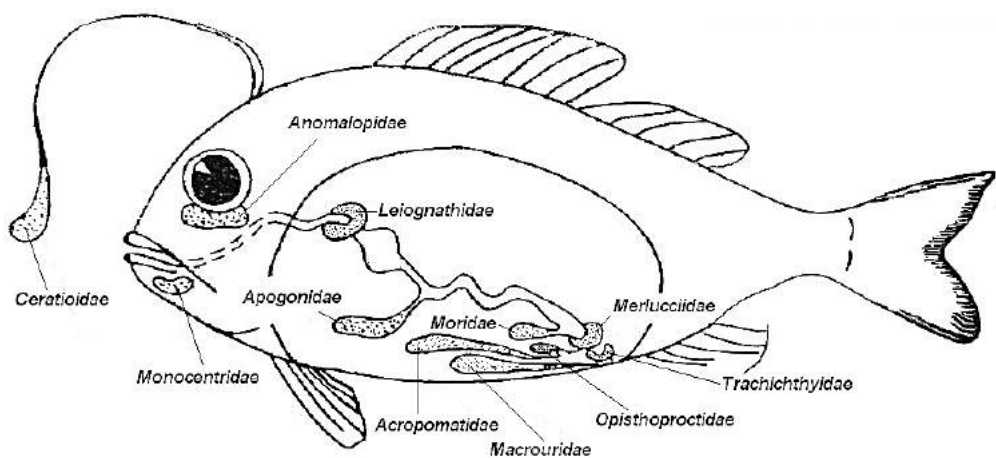


Рис. 180. Схема типичной локализации фотофоров со светящимися симбиотическими бактериями у рыб из различных семейств (по Гительзон, 1984)

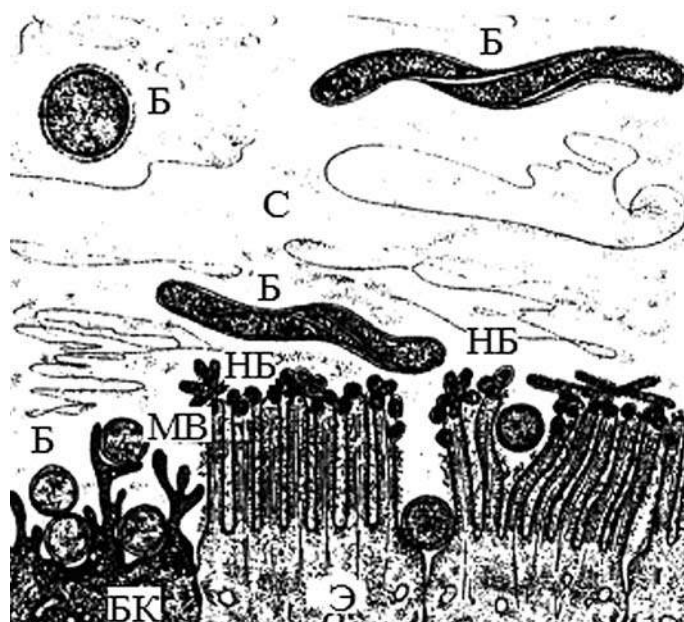
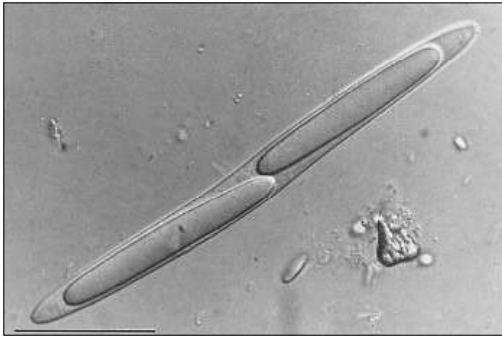
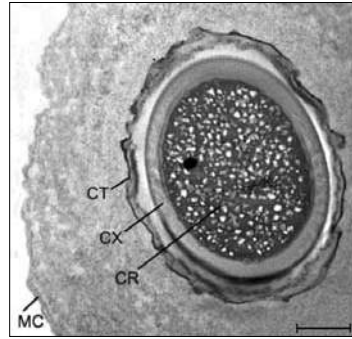


Рис. 181. Схема локализации бактерий-симбионтов на структурах пищеварительно-транспортной поверхности рыб (по Извекову, 2007): Э – энтероцит; БК – бокаловидная клетка; МВ – микроворсинки; С – слизистые отложения; Б – бактерия; НБ – нанобактерия



А



Б

Рис. 182. *Epulopiscium fishelsoni* – симбионт морских рыб *Acanthurus nigrofuscus*: А – *E. fishelsoni* в световом микроскопе (по Bresler, 1998); Б – ультраструктура эндоспоры *Epulopiscium sp.* МС – оболочка материнской клетки; СТ – наружный слой оболочки эндоспоры; СХ – кортекс; СР – ядро споры (по Flint, 2005). Шкала: А – 50 мкм; Б – 1 мкм

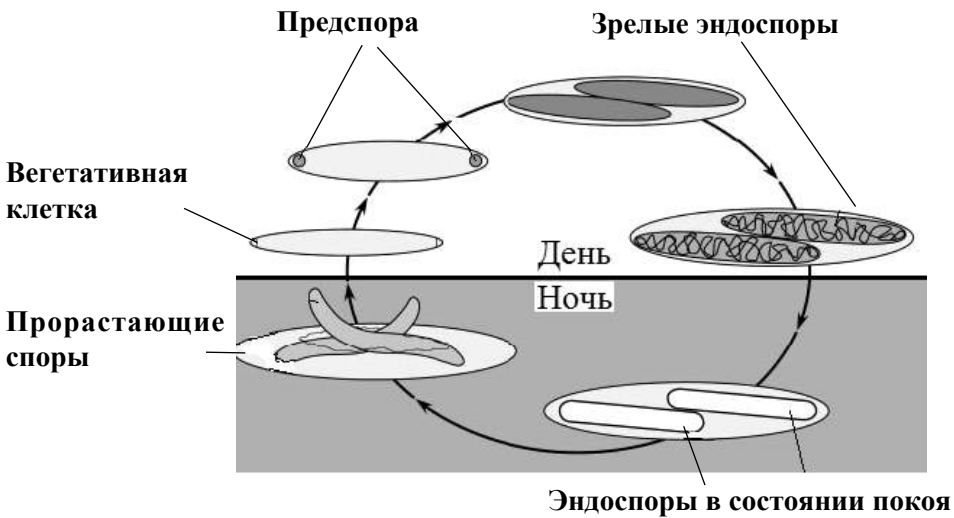
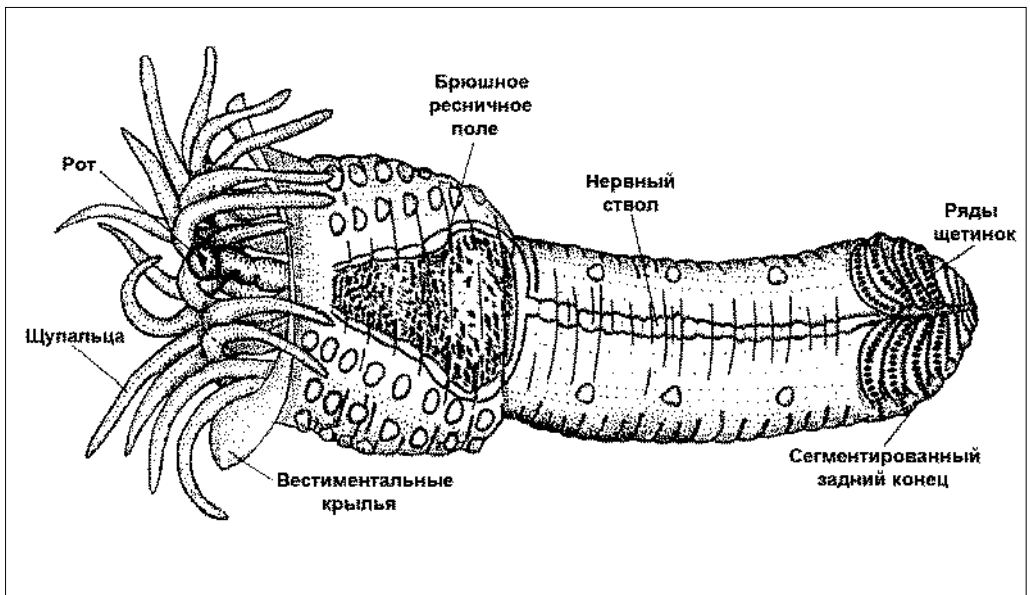


Рис. 183. Жизненный цикл подобного *Epulopiscium* симбионта с морфотипа из рыбы рода *Nasolituratus*, живущей в Тихом океане (по Flint, 2005)



А



Б

Рис. 184. Вестиментифера *Riftia pachyphita*: А – галапагосский рифт. Скопление вестиментифер *R. pachyphita* на стенке «черного курильщика». Видны крабы, рыбы и модиолы (по Короновскому, 1999); Б – вестиментифера *Riftia* во взрослом состоянии, извлеченная из трубки (по Малахову, 1977)

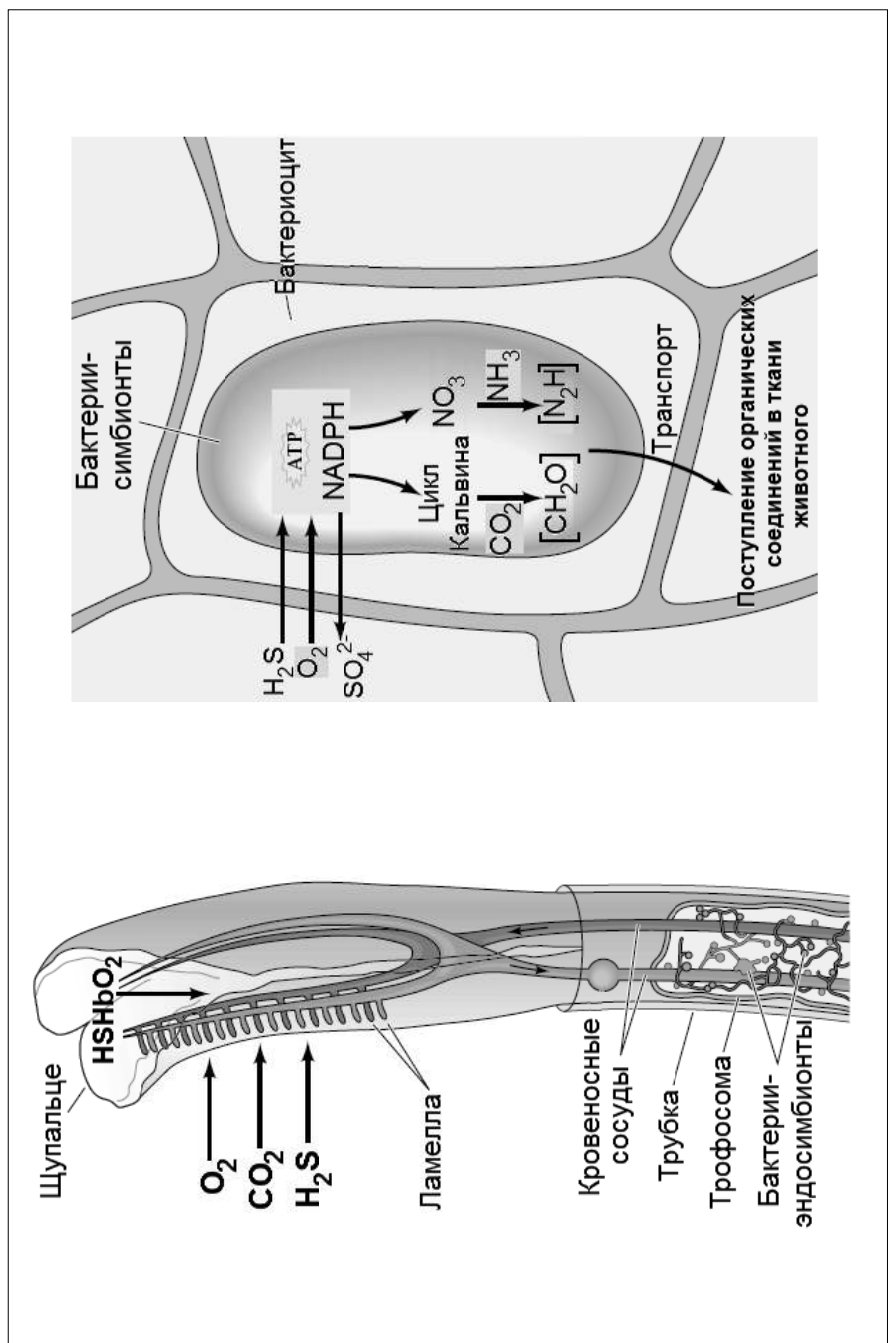


Рис. 185. Симбиотрофные отношения между вестиментиферой *Riftia pachytrita* и хемотрофными сульфидокисляющими бактериями (по Staley, 2002) NADPH – никотинамид-адениндинуклеотид-фосфат восстановленный

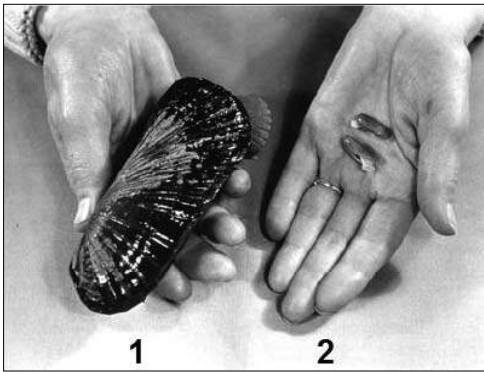


А

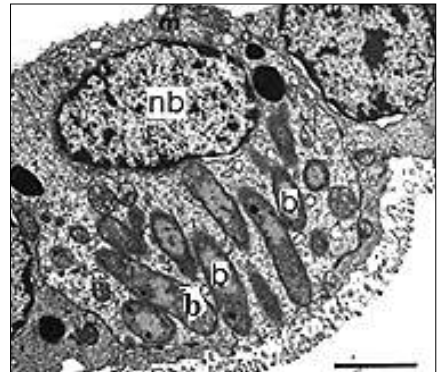


Б

Рис. 186. Двустворчатые моллюски *Calyptogenia magnifica* (по www.ifm-geomar.de): А – галапагосский рифт, усеянный цепочками двухстворчатых моллюсков *C. magnifica* в зоне диффузного истечения геотермального флюида; Б – внешний вид *C. magnifica*



А



Б

Рис. 187. Моллюски рода *Solemya* (по Stewart, 2006): А – внешний вид: 1 – *Solemya velum*, обитающая в морских осадках на глубине меньше 1 метра; 2 – *Solemya sp.*, живущая в глубоководных вентях (2380 метров); Б – тонкий срез жаберной ткани *S. borealis* с бактериями-симбионтами (b) в бактериоците; nb – ядро бактериоцита. Шкала – 3 мкм. Электронная микрофотография

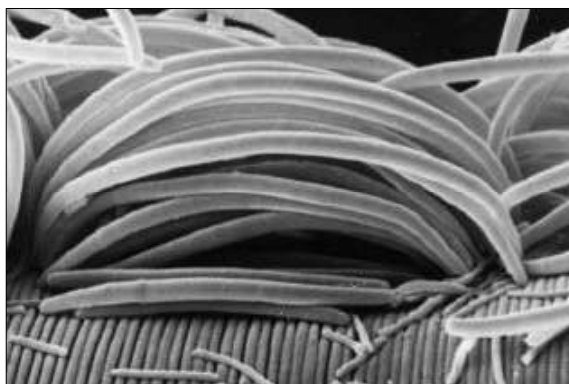


Рис. 188. Хемолитотрофные бактерии прикрепленные к кутикуле морской нематоды *Eubostrichus parasitiferus* двумя концами клетки (по Pozl, 2000). Сканирующая электронная микрофотография

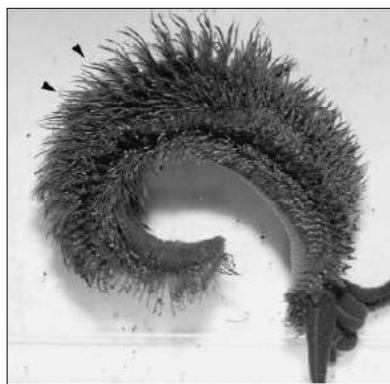
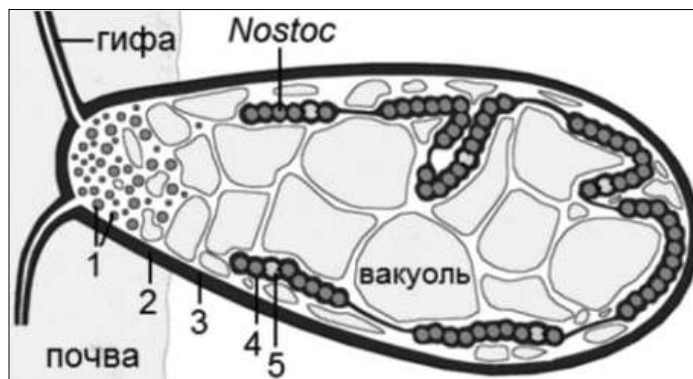


Рис. 189. Дорсальная поверхность многощетинкового червя *Alvinella pompejana* с массовыми обрастаниями «щетиннок» (▼) нитчатыми серобактериями (по Haddad, 1995)



А



Б

Рис. 190. Симбиоз *Geosiphon pyriformis* - *Nostoc purctiforme* (по Schubler, 2006): А – специализированные клетки гриба *Geosiphon pyriformis* – «bladders», содержащие в качестве эндосимбионтов цианобактерии *Nostoc purctiforme*; Б – схема строения «bladder»: 1 – липиды; 2 – клеточная стенка; 3 – плазматическая мембрана *Geosiphon*; 4 – мембрана симбиосомы; 5 – гетероциста

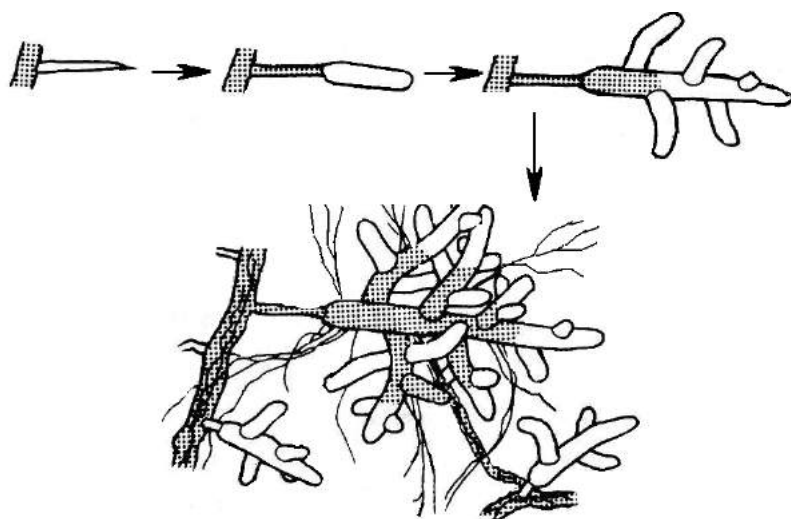


Рис. 191. Формирование микоризного узла на корне
(по Звягинцеву, 2005)

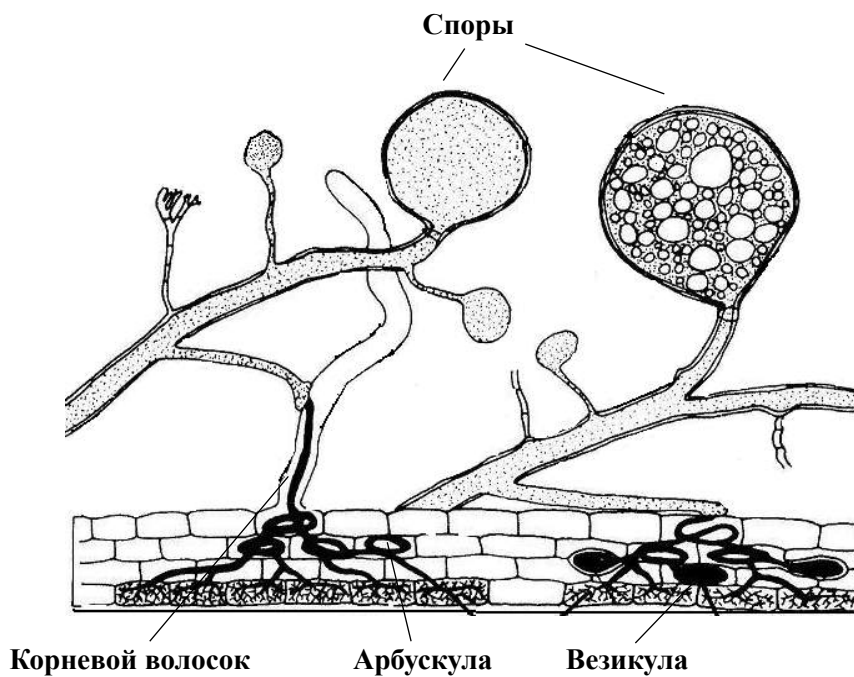


Рис. 192. Везикулярно-арбускулярная микориза (по Звягинцеву, 2005)

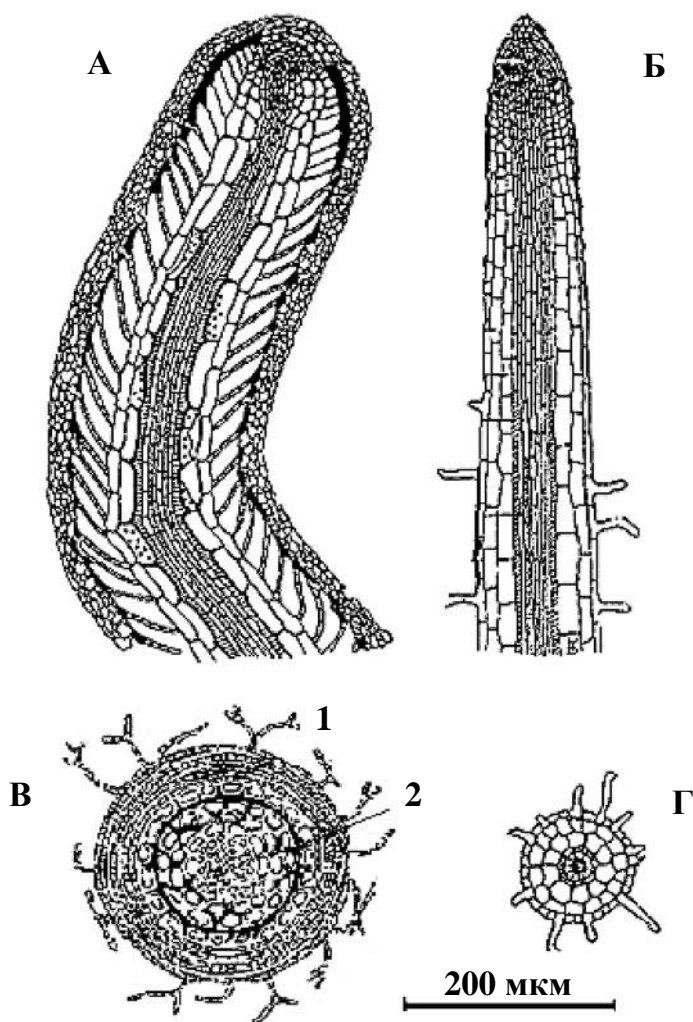


Рис. 193. Эктомикориза (по Звягинцеву, 2005):
 А,В – корень с чехлом из гиф гриба в продольном и поперечном разрезе;
 Б, Г – корень без микоризы; 1 – гифы, замещающие корневые волоски;
 2 – сеть Гартига

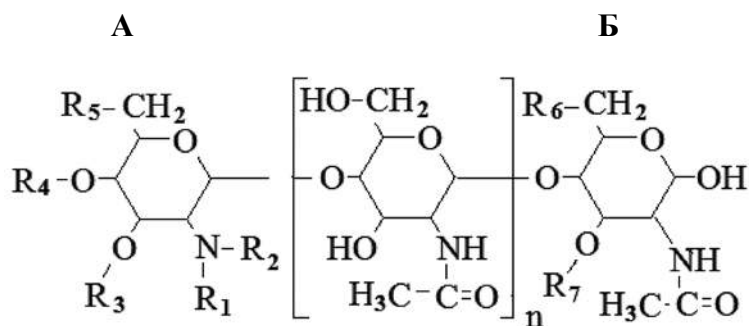
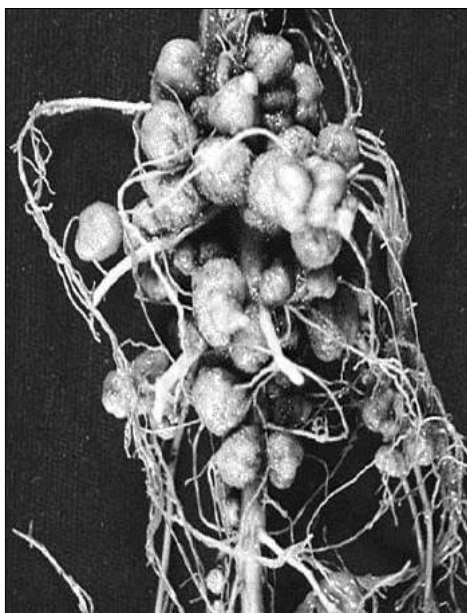


Рис. 194. Строение Nod-факторов. R_1 – жирнокислотный хвост (16-20 атомов углерода). Возможные замещения: R_2 – метил, R_3 , R_4 – карбамоил, R_5 – карбамоил или ацетил, R_6 – сульфат, ацетил, фукозил, метилфукозил, ацетилметилфукозил или сульфометилфукозил, R_7 – арабинозил. А – нередуцирующий конец; Б – редуцирующий конец Nod-фактора



Рис. 195. Формирование клубеньков у бобовых растений (по Prescott, 2002)



А



Б

Рис. 196. Клубеньки на корнях: А – гороха; Б – сои (по Моат, 2002)

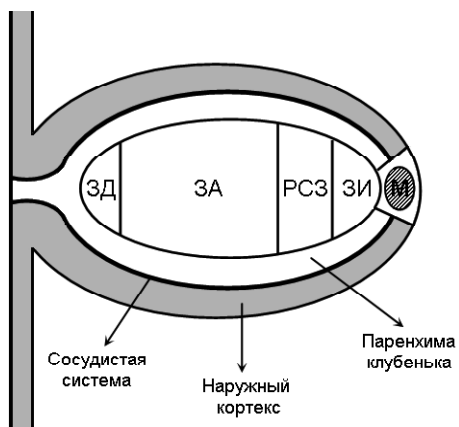


Рис. 197. Строение недетерминированного клубенька гороха (*Pisum sativum*) (Современная микробиология, 2009). М – меристема; ЗИ – зона инфекции, где бактерии эндоситируются из инфекционных нитей в цитоплазму растительных клеток; РСЗ – ранняя симбиотическая зона, где ризобии дифференцируются в бактериоиды; ЗА – зона активной фиксации азота; ЗД – зона старения и деградации бактерий

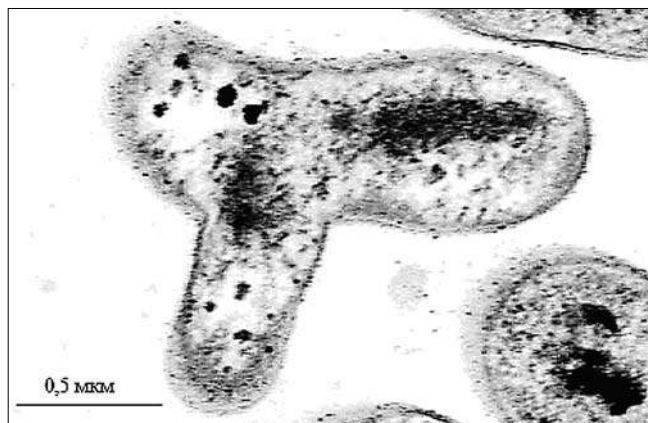
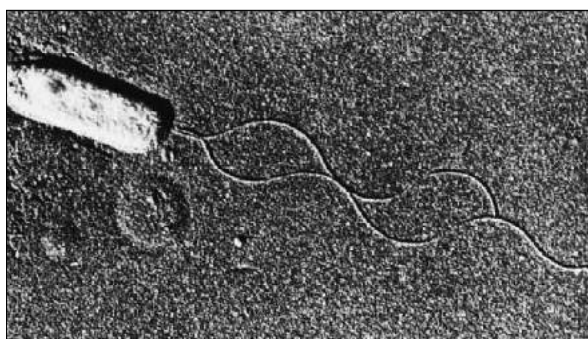
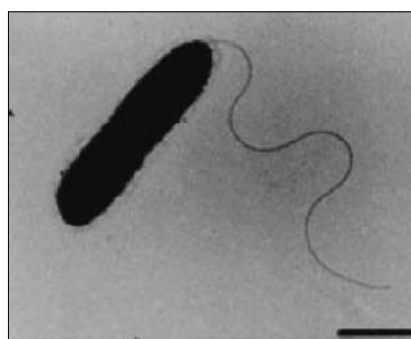


Рис. 198. Бактероид *Bradyrhizobium denitrificans*. Шкала – 0,5 мкм (по Leibold, 2006).
Электронная микрофотография



А

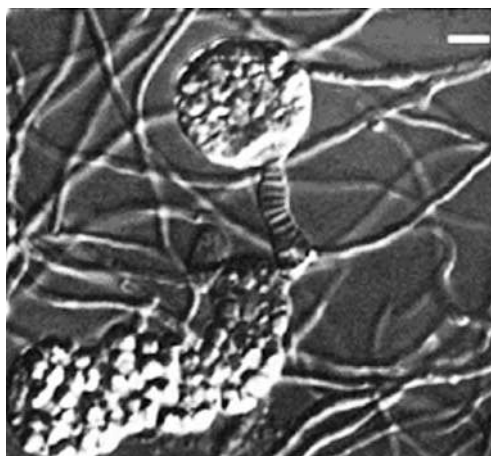


Б

Рис. 199. Диязотрофные бактерии: А – *Rhizobium leguminosarum* (по Prescott, 2002);
Б – *Azovibrio sp.*, шкала – 1 мкм (по The Prokaryotes, 2006). Электронная микро-
фотография

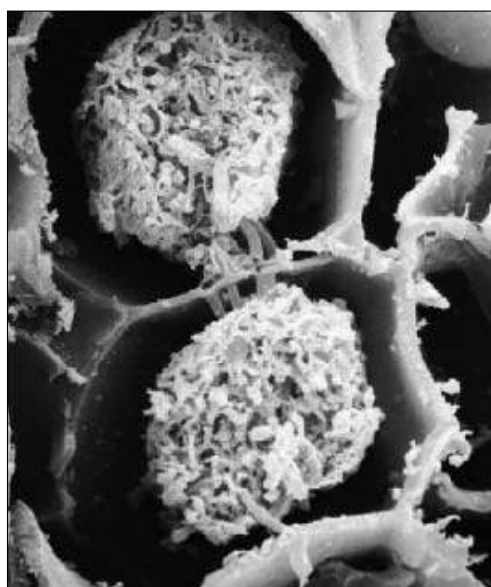


А



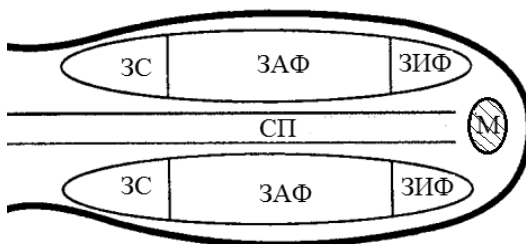
Б

Рис. 200. Актинориза (по Prescott, 2002): А – клубеньки на корнях *Ceanothus*; Б – спорангии *Frankia* со спорами, шкала – 5 мкм. Контрастная микрофотография; В – кортикальные клетки *Casuarina*, инфицированные *Frankia*. Сканирующая электронная микрофотография



В

Рис. 201. Внутренняя структура одной из лопостей клубеньков, образованных на корнях ольхи актинобактериями из рода *Frankia* (Современная микробиология, 2009). ЗС – зона старения; ЗАФ – зона азотфиксации; ЗИФ – зона инфицирования, содержащая гифы; СП – центральный сосудистый пучок; М – меристема



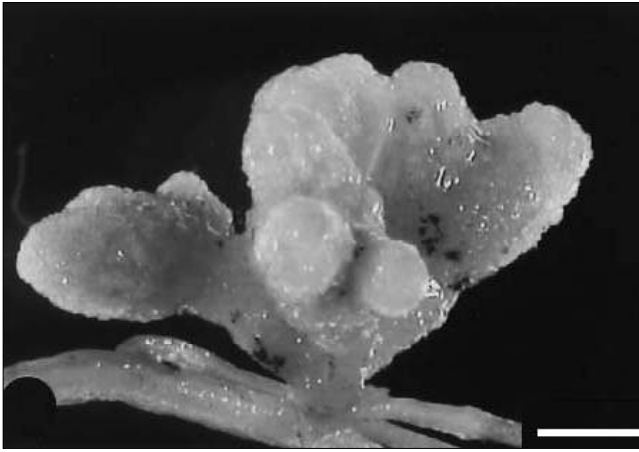


Рис. 202. Клубеньки, образованные *Methylobacterium strains* на корнях растения *Crotalaria perrottetii* (по Sy, 2001). Шкала – 1000 мкм. Сканирующая электронная микрофотография

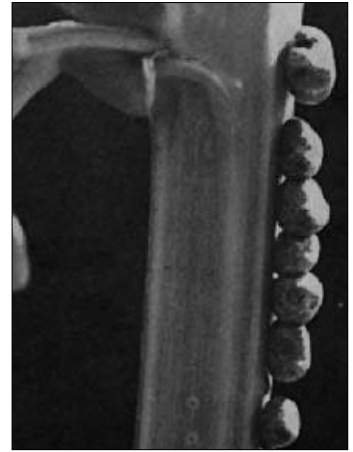


Рис. 203. Клубеньки на стебле тропического бобового растения *Sesbania rostrata* (по Goormachtig, 2004)

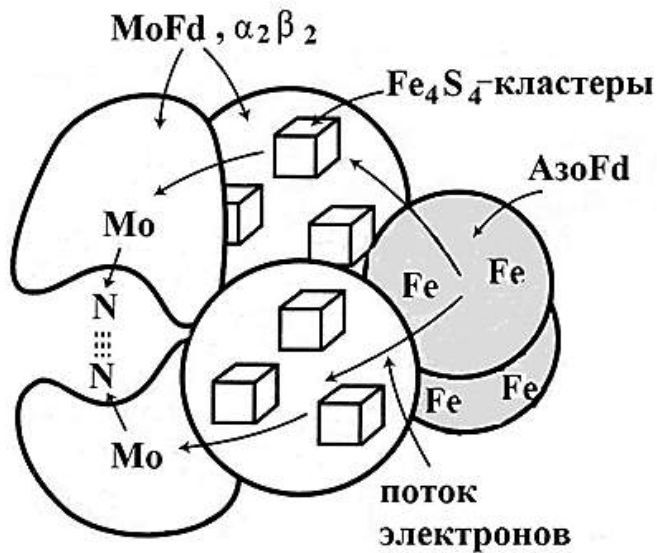


Рис. 204. Гипотетическая структура молекулы нитрогеназы (по Бутовой, 2003). АзоFd – азоферредоксин; MoFd- молибдоферредоксин

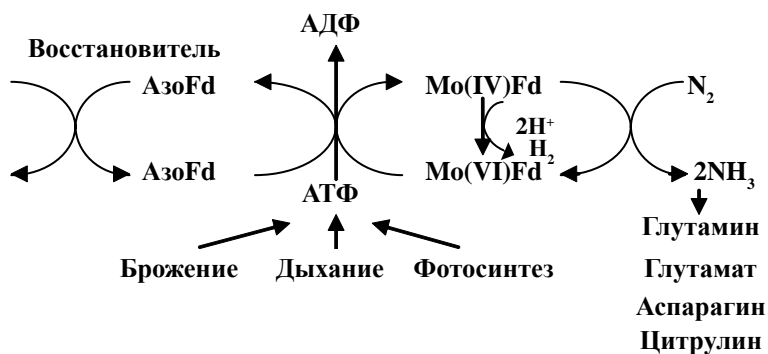


Рис. 205. Участие нитрогеназы в трансформации молекулярного азота (N₂)
 АзоFd – азоферредоксин; МоFd- молибдоферредоксин

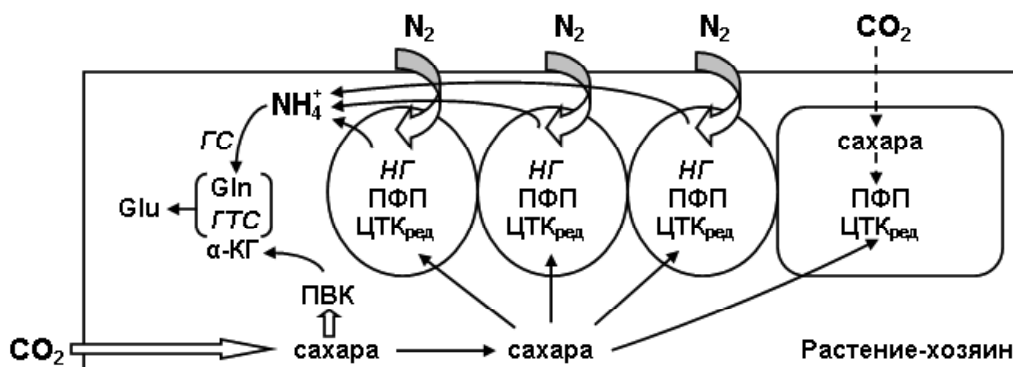


Рис. 206. Сопряжение фиксации N₂ и CO₂ у цианобактерий при симбиозе с растениями на примере системы *Nostoc-Gunnera* (по Проворову, 2006). НГ – нитрогеназа; ГТС-НАДФ – глутамат-синтаза; ПФП – пентозофосфатный путь; ЦТК_{ред} – редуцированный цикл трикарбоновых кислот, ограниченный образованием α-кетоглутарата (α-КГ); Gln – глутамин; Glu – глутамат; ПВК – пируват. Овалами обозначены азотфиксирующие гетероцисты, прямоугольниками – вегетативные клетки цианобактерий

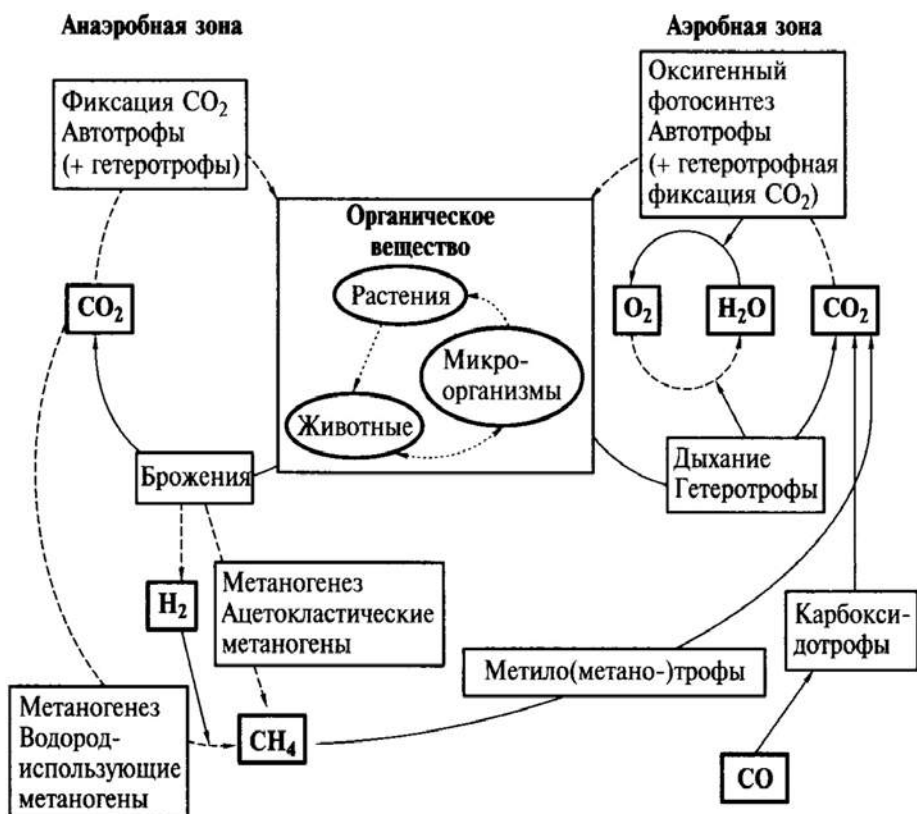


Рис. 207. Цикл углерода и его связь с циклом кислорода в биосфере (по Нетрусову, 2009). (→) – процессы окисления; (----) – процессы восстановления; (····) – процессы, идущие без изменения валентности

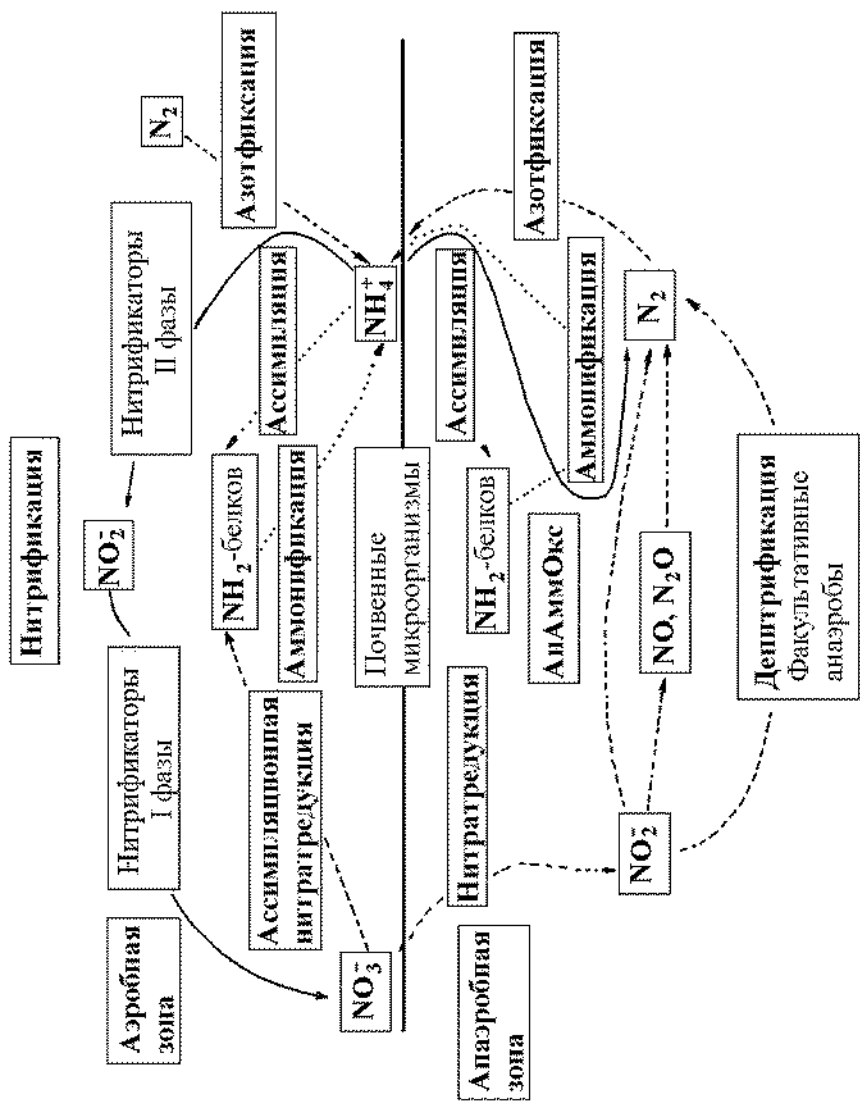


Рис. 208. Цикл азота в биосфере (по Нетрусову, 2009). (→) – процессы окисления; (----) – процессы восстановления; (····) – процессы, идущие без изменения валентности; АнаммОкс – анаэробное окисление аммиака



Рис. 209. Цикл серы в биосфере (по Нетрусову, 2009). (→) – процессы окисления; (----) – процессы восстановления; (.....) – процессы, идущие без изменения валентности

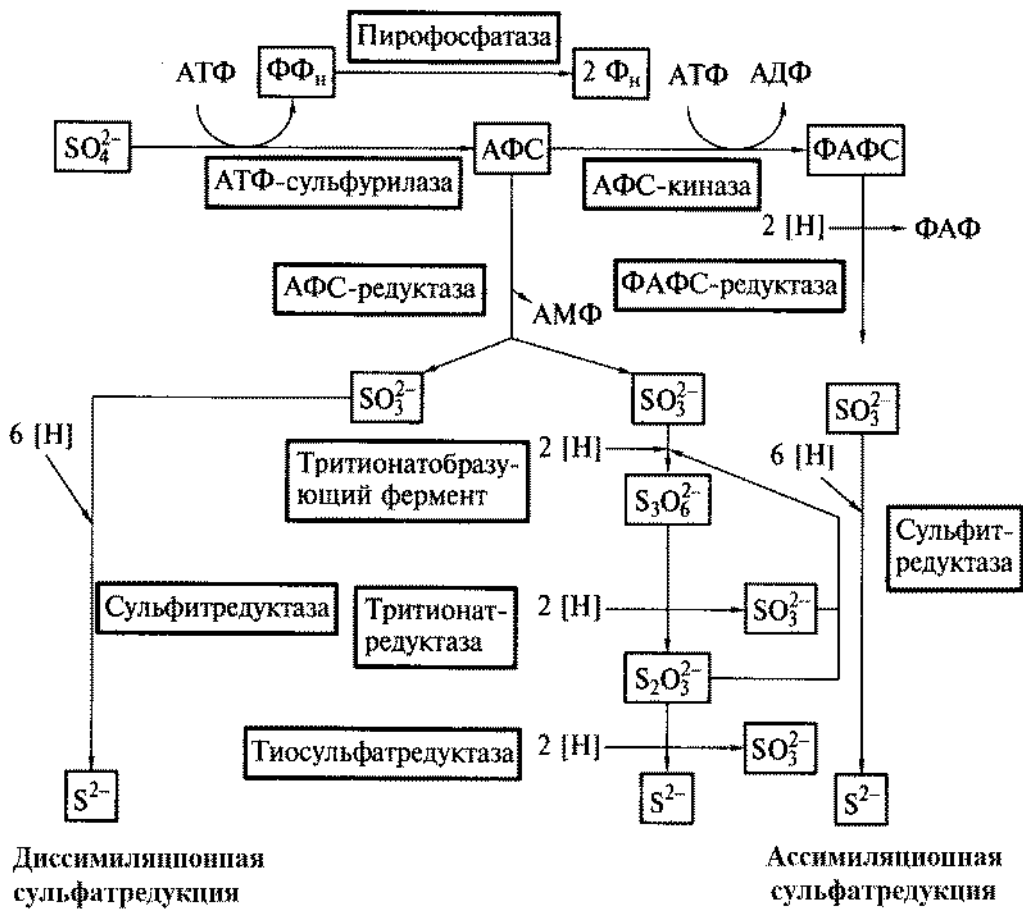


Рис. 210. Процессы ассимиляционной и диссимиляционной сульфатредукции. АФС — аденозинфосфосульфат; ФАФС — фосфоаденозинфосфосульфат; ФАФ — фосфоаденозинфосфат

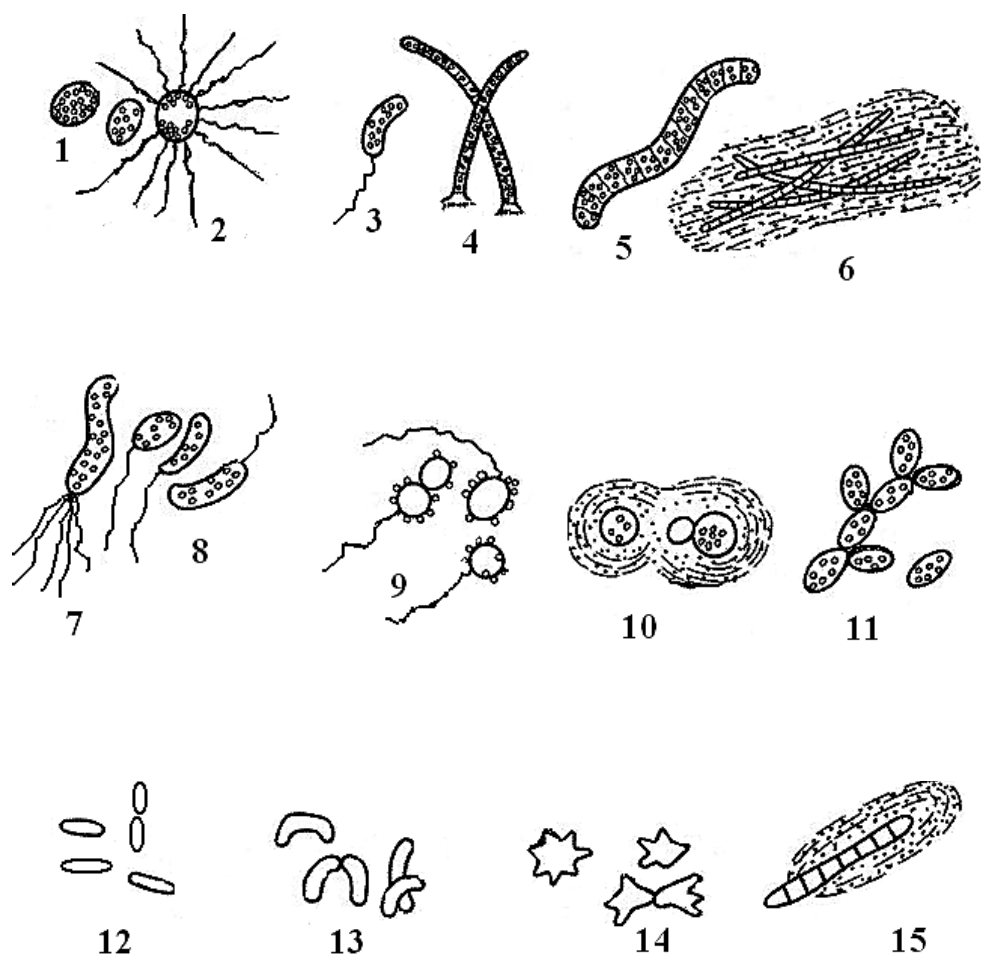


Рис. 211. Бактерии, окисляющие серу (по Горленко, 1977): Бесцветные серобактерии: 1 – *Achromatium*; 2 – *Thiovulum*; 3 – *Thiospira*; 4 – *Thiothrix*; 5 – *Beggiatoa*; 6 – *Thioploca*. Пурпурные серобактерии: 7 – *Thiospirillum*; 8 – *Chromatium*; 9 – *Thiocystis*; 10 – *Thiocapsa*; 11 – *Thiodictyon*. Зеленые серобактерии: 12 – *Chlorobium* spp. 1; 13 – *Chlorobium* spp. 2; 14 – *Prosthecochloris*; 15 – *Chloronema*



Рис. 212. Осадочный цикл фосфора в биосфере

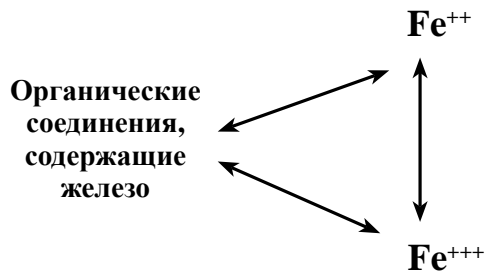


Рис. 213. Биологический цикл превращения железа

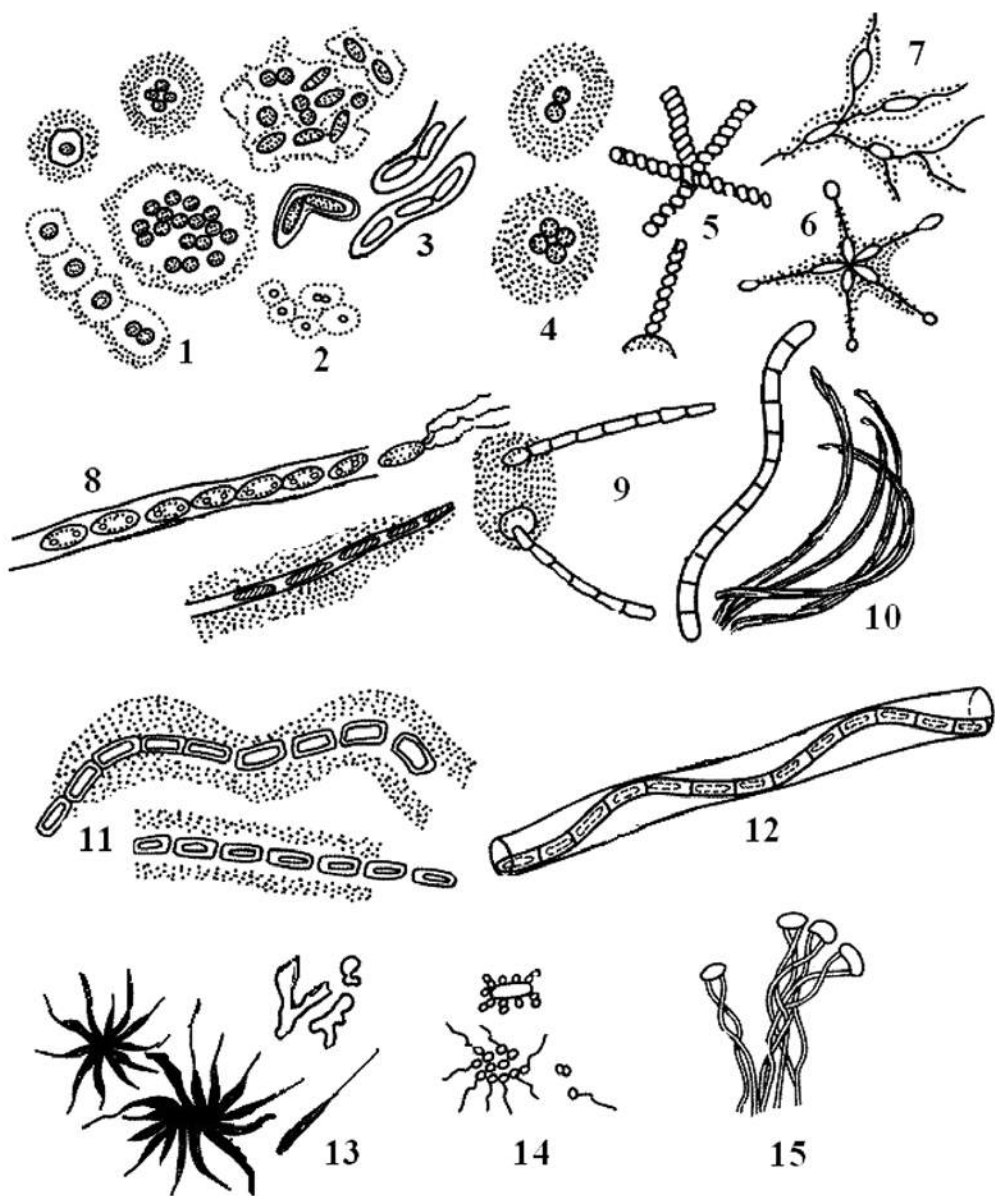


Рис. 214. Железобактерии (по Горленко, 1977): 1 – 3 – морфологические типы *Arthrobacter*; 4 – *Synechocystis ferruginea*; 5 – *Seliberia stellata*; 6 – *Hyphomicrobium*; 7 – *Pedomicrobium*; 8 – *Sphaerotilus*; 9 – *Leptorhrix*; 10 – *Toxothrix*; 11 – *Spirothrix*; 12 – *Chloronema*; 13 – *Metallogenium*; 14 – *Siderococcus*; 15 – *Gallionella*

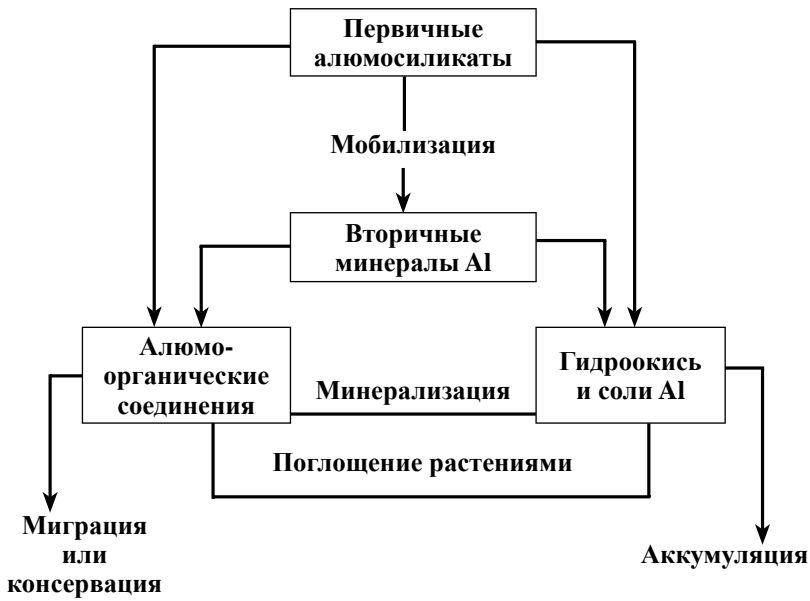


Рис. 215. Превращения алюминия в биосфере

Рис. 216. Структуры: А – «голых» (простых), Б – «одетых» (сложных) вирионов. НК – нуклеиновая кислота; 1 – капсид; 2 – капсомеры; 3 – сердцевина; 4 – суперкапсид

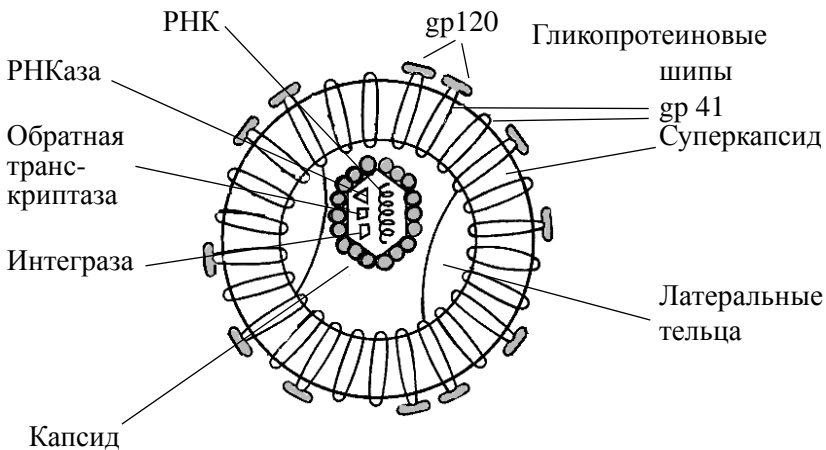
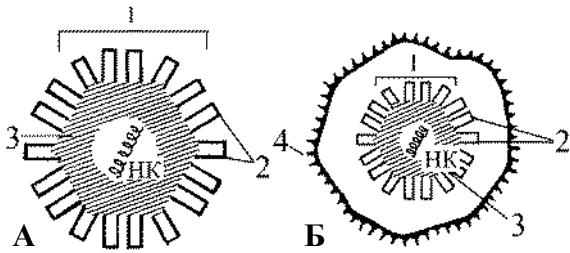


Рис. 217. Ультраструктура вируса иммунодефицита человека (ВИЧ)

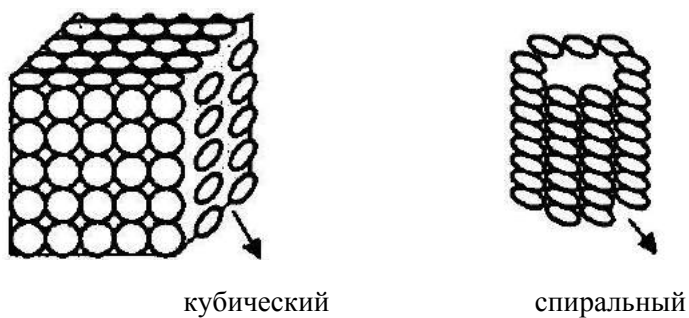


Рис. 218. Тип симметрии капсидов вирионов

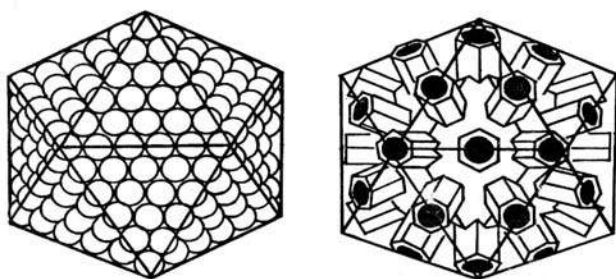


Рис. 219. Форма и схема расположения капсомеров в икосаэдральных вирионах

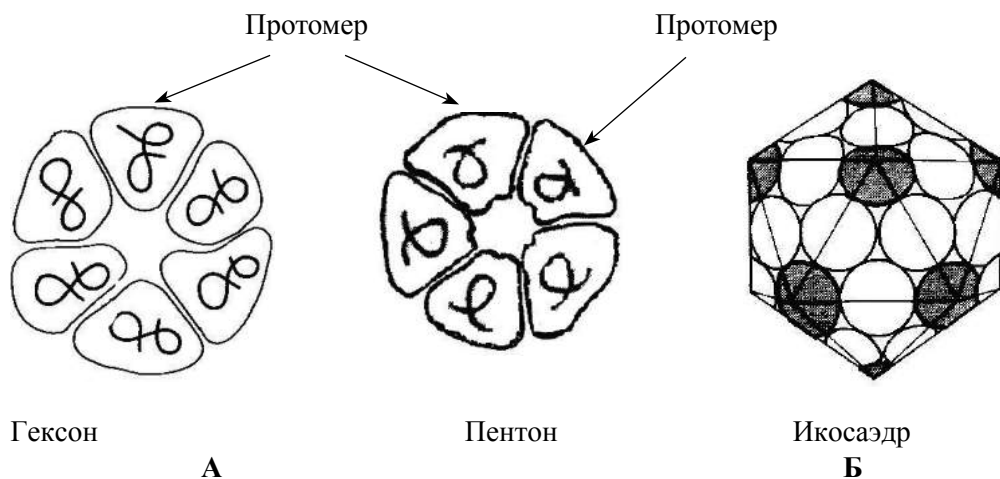


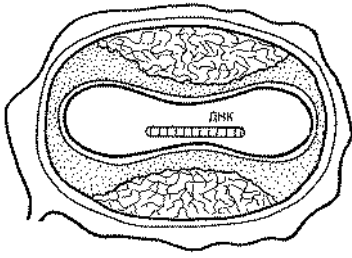
Рис. 220. Строение капсида икосаэдрических вирусов (по Шлегелю, 1987): А – капсомеры: гексон и пентон; Б – икосаэдр, состоящий из 12 пентонов и 30 гексонов, т.е. 42 капсомеров

Таблица 27. **Формы молекул нуклеиновых кислот вирусов**
(по Новиковой, 2002)

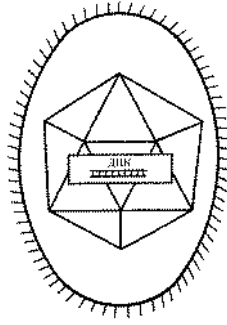
Геном	Особенности генома	Вирус
ДНК		
	Двухцепочечная, линейная с прямыми концевыми повторами	Герпесвирусы, фаги T7, T2
	Двухцепочечная, линейная с инвертированными повторами и терминальными белками	Аденовирусы
	Двухцепочечная, линейная с липкими концами	Фаг λ
	Двухцепочечная, с ковалентно замкнутыми концами (терминальные петли)	Поксвирусы Иридовирусы
	Двухцепочечная с разрывами одной цепи	Фаг T5
	Двухцепочечная, внешняя цепь замкнута в кольцо, а внутренняя, незамкнутая, на 1/3 короче; имеет белок	Гепаднавирусы
	Двухцепочечная, кольцевая	Папилломавирусы Фаг RM2
	Двухцепочечная, кольцевая, фрагментированная	Полиднавирусы
	Одноцепочечная, кольцевая	Фаги φX174, M13
	Одноцепочечная, линейная с самокомплементарной 3'-последовательностью	Парвовирусы
РНК		
	5'-кэп, 3'-поли-А последовательность	Флавирусы Коронавирусы
	5'-кэп, 3'-тРНК-подобная структура	Вирус табачной мозаики

Геном	Особенности генома	Вирус
+VPg ○— AAA	5'-терминальный геномный белок	Калицивирусы Пикорнавирусы
+Кэп — AAA +Кэп — AAA	Одноцепочечная, диплоидный набор; две идентичные нити	Ретровирусы
- —	Одноцепочечная, линейная	Парамиксовирусы Рабдовирусы
-	Одноцепочечная, линейная, фрагментированная	Ортомиксовирусы (7–8 сегментов)
L ○ M ○ S ○	Одноцепочечная, кольцевая, фрагментированная	Буньявирусы Ареновирусы
= = =	Двухцепочечная, линейная, фрагментированная	Реовирусы (10–11 сегментов)
+ -	Обоюдозначающая (амбисенс), т.е. +, - РНК	S-сегмент ареновирусов Тосповирусы

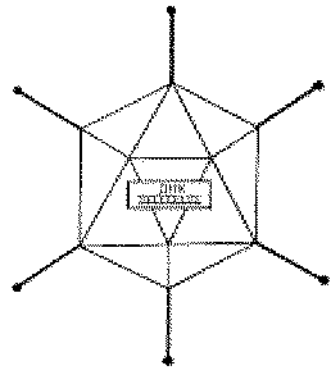
Кэп – 7-метилгуанозин; (+) РНК – РНК с позитивной полярностью; (-)РНК – РНК с негативной полярностью; амбисенс – РНК имеет 5'-конец позитивной полярности, а 3'-конец – негативной полярности; AAA – поли А-последовательность



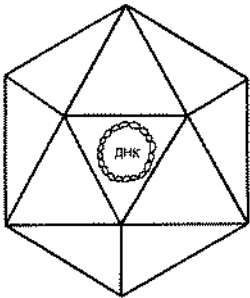
Поксвирус (вирус оспы)



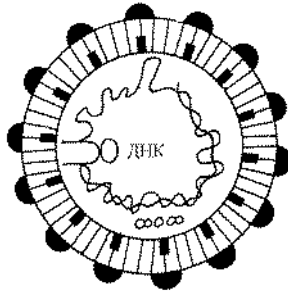
Герпесвирус



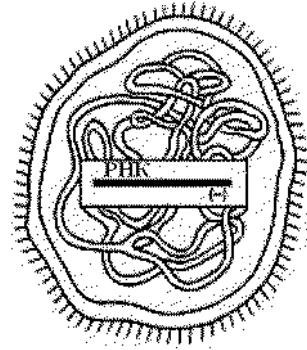
Аденовирус



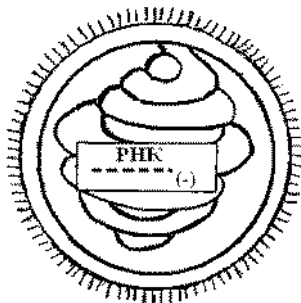
Паповавирус



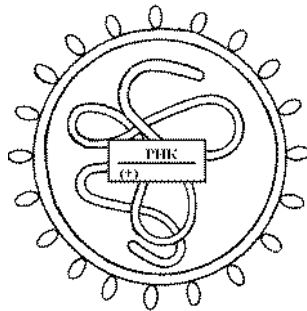
Гепаднавирус



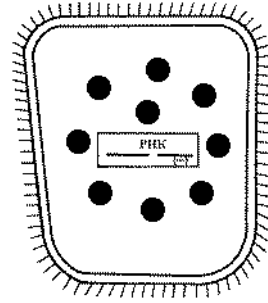
Парамиксовирус



Вирус гриппа

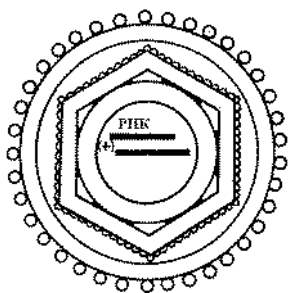


Коронавирус

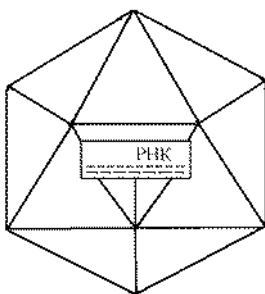


Ареновирус

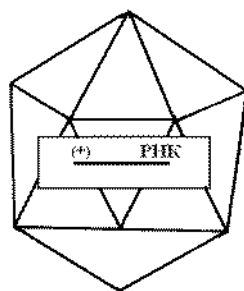
Рис. 221. Схема строения вирусов (по Павловичу, 2001)



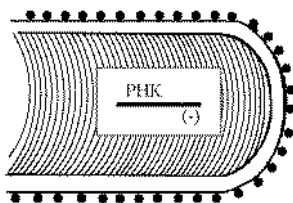
Ретровирус



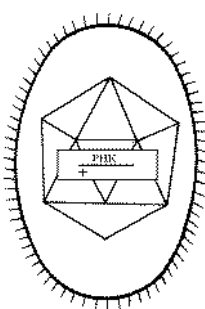
Реовирус



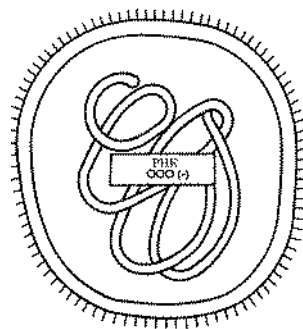
Пикорнавирус



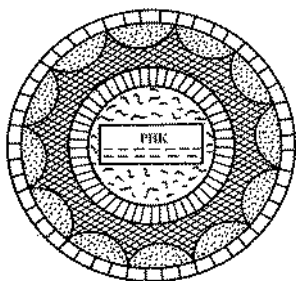
Вирус бешенства



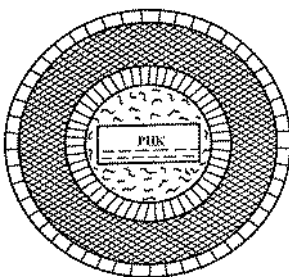
Тогавирус, флавивирус



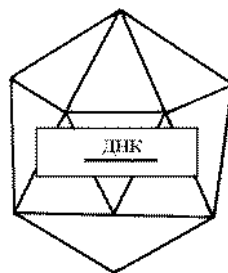
Буньявирус



Ротавирус



Орбивирус



Парвовирус

Рис. 221. Схема строения вирусов (по Павловичу, 2001)

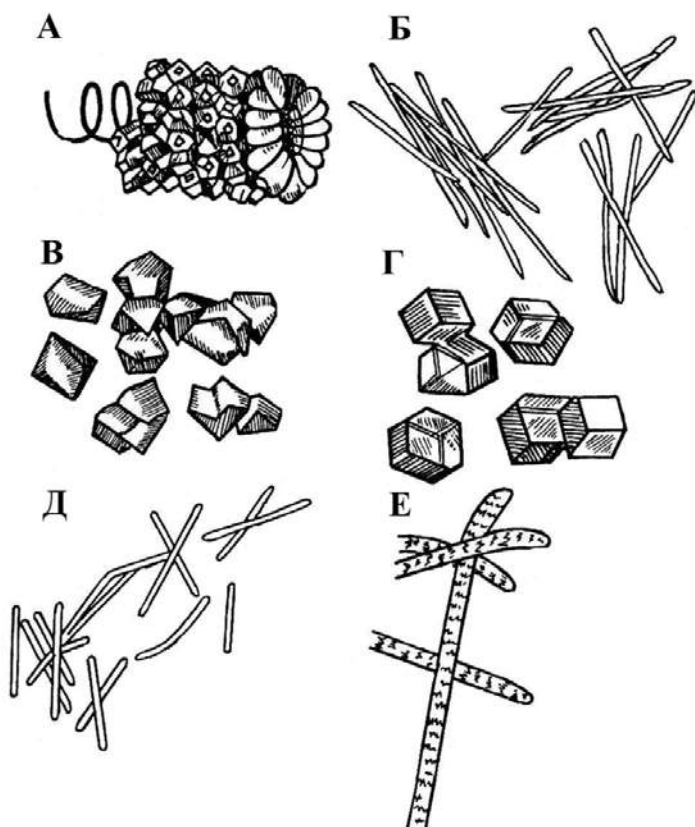


Рис. 223. Фитопатогенные вирусы: А – вирус табачной мозаики (ВТМ); Б – кристаллы ВТМ; В – кристаллы вируса карликовой кустистости томатов; Г – кристаллы вируса желтой мозаики турнепса; Д – вирусы тюльпанов; Е – вирусы желтухи сахарной свеклы

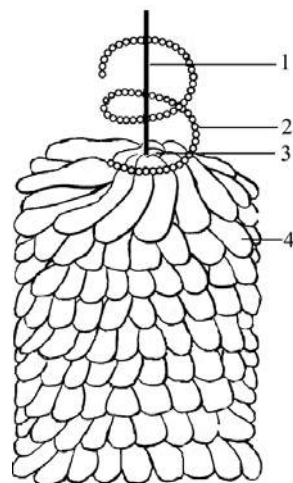


Рис. 224. Схема строения вируса табачной мозаики:
 1 – ось спирали; 2 – молекула РНК; 3 – полый канал;
 4 – субъединицы капсида

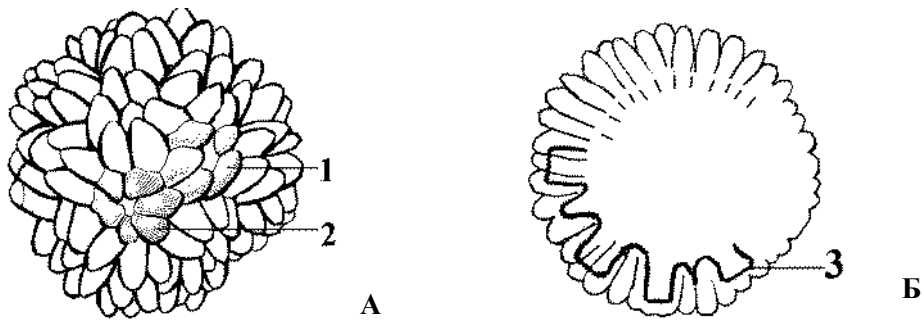


Рис. 225. Схема строения вируса желтой мозаики турнепса (по Шлегелю, 1987): А – модель вируса; Б – поперечный разрез модели: 1 – пентамеры; 2 – гексамеры; 3 – молекула РНК

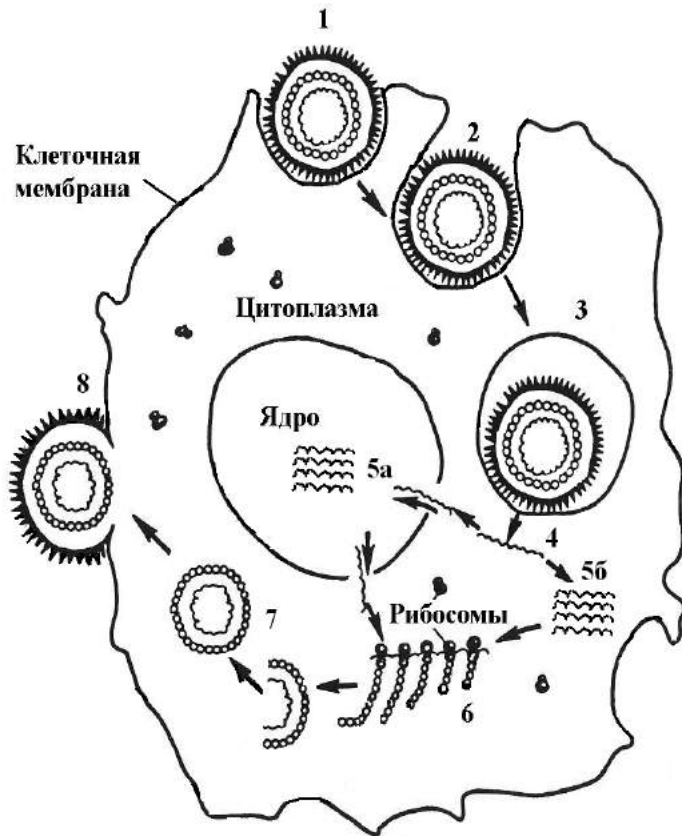


Рис. 226. Стадии репродукции вирусов: 1 – адсорбция вируса на клетке; 2 – проникновение вируса в клетку путем виропексиса; 3 – вирус внутри вакуоли клетки; 4 – «раздевание» вируса; 5 – репликация вирусной нуклеиновой кислоты в ядре (а) или цитоплазме (б) клетки; 6 – синтез вирусных белков на рибосомах клетки; 7 – сборка вирусных частиц; 8 – выход вируса из клетки путем почкования

Таблица 28. **Классификация семейств вирусов**
(данные Комитета по таксономии вирусов)




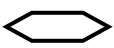








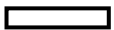



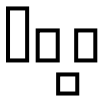
Вид генома	№	Семейство и подсемейства	Хозяин
Двухцепочечная ДНК	1	<i>Adenoviridae</i>	Млекопитающие, птицы
	2	<i>Ascoviridae</i>	Насекомые
	3	<i>Asfarviridae</i>	Млекопитающие, клещи
	4	<i>Baculoviridae</i>	Насекомые
	5	<i>Corticoviridae</i>	Бактерии
	6	<i>Fuselloviridae</i>	Археи (<i>Sulfolobus</i>)
	7	<i>Herpesviridae</i> Alphaherpesvirinae Betaherpesvirinae Gammaherpesvirinae	Млекопитающие, птицы
	8	<i>Iridoviridae</i>	Насекомые, рыбы, земноводные
	9	<i>Lipothrixviridae</i>	Термофильные бактерии
	10	<i>Papillomaviridae</i>	Человек, животные
	11	<i>Phycodnaviridae</i>	Хлорелла, зеленые простейшие
	12	<i>Plasmaviridae</i>	Молликуты
	13	<i>Polydnaviridae</i>	Насекомые-паразиты
	14	<i>Polyomaviridae</i>	Человек, животные
	15	<i>Poxviridae</i> Chordopoxvirinae Entomopoxvirinae	Позвоночные, моллюски Насекомые
	16	<i>Rudiviridae</i>	Археи (<i>Sulfolobus</i>)
	17	<i>Tectiviridae</i>	Бактерии
	18	<i>Myoviridae</i>	Бактерии
	19	<i>Podoviridae</i>	Бактерии
	20	<i>Siphoviridae</i>	Бактерии
н/к	<i>Rhizidiovirus</i>	Ризидиомицеты	
н/к	<i>SNDV-like virus</i>	Археи (<i>Sulfolobus</i>)	

Вид генома	№	Семейство и подсемейства	Хозяин
Одноцепочечная ДНК	21	<i>Circoviridae</i>	Млекопитающие, птицы
	22	<i>Geminiviridae</i>	Растения
	23	<i>Inoviridae</i>	Бактерии, молликуты
	24	<i>Microviridae</i>	Бактерии, хламидии, спирохеты
	25	<i>Parvoviridae:</i> <i>Densovirinae</i> <i>Parvovirinae</i>	Насекомые. Позвоночные
	н/к	<i>Nanovirus</i>	Растения
Ретровирусные ДНК- и РНК-вирусы	26	<i>Hepadnaviridae</i>	Млекопитающие, птицы
	27	<i>Caulimoviridae</i>	Растения
	28	<i>Retroviridae</i>	Млекопитающие, птицы
	29	<i>Metaviridae</i>	Сахаромицеты, дрозофила
	30	<i>Pseudoviridae</i>	Сахаромицеты, дрозофила
Двухцепочечная РНК	31	<i>Birnaviridae</i>	Насекомые, птицы, рыбы
	32	<i>Cystoviridae</i>	Бактерии
	33	<i>Hypoviridae</i>	Грибы-паразиты
	34	<i>Partitiviridae</i>	Грибы, растения
	35	<i>Reoviridae</i>	Позвоночные, растения, насекомые
	36	<i>Totiviridae</i>	Грибы, простейшие
(-)РНК	37	<i>Arenaviridae</i>	Млекопитающие, насекомые
	38	<i>Bunyaviridae</i>	Млекопитающие, насекомые, растения
	39	<i>Orthomyxoviridae</i>	Млекопитающие, птицы, клещи
	Порядок <i>Mononegavirales</i>		
	40	<i>Filoviridae</i>	Млекопитающие
	41	<i>Paramyxoviridae:</i> <i>Paramyxovirinae</i> <i>Pneumovirinae</i>	Млекопитающие, птицы
	42	<i>Rhabdoviridae</i>	Позвоночные, насекомые, растения
	43	<i>Bornaviridae</i>	Человек
	н/к	<i>Tenuivirus</i>	Растения

Вид генома	№	Семейство и подсемейства	Хозяин
	н/к	<i>Deltavirus</i>	Человек
(+)РНК	44	<i>Astroviridae</i>	Млекопитающие, птицы
	45	<i>Barnaviridae</i>	Грибы
	46	<i>Bromoviridae</i>	Растения
	47	<i>Caliciviridae</i>	Млекопитающие
	48	<i>Closteroviridae</i>	Растения
	49	<i>Comoviridae</i>	Растения
	50	<i>Flaviviridae</i>	Млекопитающие, насекомые
	51	<i>Leviviridae</i>	Бактерии
	52	<i>Luteoviridae</i>	Растения
	53	<i>Nodaviridae</i>	Насекомые
	54	<i>Picornaviridae</i>	Позвоночные, насекомые
	55	<i>Potyvriidae</i>	Растения
	56	<i>Sequiviridae</i>	Растения
	57	<i>Tetraviridae</i>	Насекомые
58	<i>Togaviridae</i>	Млекопитающие	
59	<i>Tombusviridae</i>	Растения	
60	<i>Narnaviridae</i>	Грибы	
Порядок <i>Nidovirales</i>			
	61	<i>Coronaviridae</i>	Млекопитающие
	62	<i>Arteriviridae</i>	Млекопитающие
	н/к	<i>Hepatitis E-like viruses</i>	Млекопитающие
	н/к	<i>Cricket paralysis-like viruses</i>	Насекомые
н/к роды вирусов растений			
		<i>Allxivirus, Benyvirus, Capillovirus, Carlovirus, Foveavirus, Furovirus, Hordeivirus, Idaevirus, Marafivirus, Pecluvirus, Potexvirus, Pomovirus, Tobamovirus, Trichovirus, Tymovirus, Umbravirus, Vitivirus, Sobemovirus</i> и др.	

Н/к – неклассифицированный род; РТ – ретровирусные ДНК- и РНК-вирусы, репликация/транскрипция которых включает стадию обратной транскрипции; (+) РНК – РНК, имеющая позитивную полярность; (-)РНК – РНК, имеющая негативную полярность

Таблица 29. Характеристика семейств фитопатогенных вирусов
(по Новиковой, 2002)


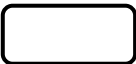


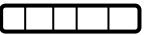

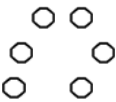
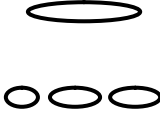




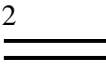



Семейство/род	Геном*	Вирион	Хозяин	Переносчик
Двухцепочечная ДНК				
<i>Phycodnaviridae</i> <i>Phycodnavirus</i>			Хлорелла, парамеции, микромонады, хризомонады	Водные потоки
Одноцепочечная ДНК				
<i>Geminiviridae:</i> <i>Mastrevirus</i> <i>Curtovirus</i> <i>Begomovirus</i>			Однодольные, двудольные	Прыгающие и летающие насекомые
РТ-РНК				
<i>Caulimoviridae:</i> <i>Caulimovirus</i>			Крестоцветные, злаковые	Механически Тли
<i>Badnavirus</i>			Однодольные, двудольные	Кокциды, псевдо- кокциды
Двухцепочечная ДНК				
<i>Reoviridae:</i> <i>Phytoreovirus</i> <i>Fijivirus</i> <i>Oryzavirus</i>			Однодольные, двудольные	Тли Тли, Цикаделиды
<i>Partitiviridae:</i> <i>Alphacryptovirus</i> <i>Betacryptovirus</i>			Однодольные, двудольные	Не установлен
(-) РНК				
<i>Rhabdoviridae:</i> <i>Cytorhabdovirus</i> <i>Nucleorhabdovirus</i>			Однодольные, двудольные	Тли, цикадки, кузнечики
<i>Bunyaviridae</i> <i>Tospovirus</i>			Однодольные, двудольные	Бахромчатокрылые
Н/к род <i>Tenuivirus</i>			Злаковые	<i>Delphacidae</i>

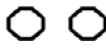


Семейство/род	Геном*	Вирион	Хозяин	Переносчик
(+) РНК				
Sequiviridae: <i>Sequivirus</i> <i>Waikavirus</i>			Зонтичные, маревые, сложноцветные, пасленовые	Механически Тли
Comoviridae: <i>Nepovirus</i> <i>Comovirus</i> <i>Fabavirus</i>			Бобовые, тыквенные, пасленовые, крестоцветные	Нематоды, жуки-листоеды, трипсы
Potyviridae: <i>Potyvirus</i> <i>Rymovirus</i>			Пасленовые	Тли, клещики
<i>Bimovirus</i>			Однодольные, двудольные	Грибы
Bromoviridae: <i>Bromovirus</i> <i>Cucumovirus</i>			Злаковые	Механически
<i>Alfavirus</i> <i>Iarvirus</i>			Плодово-ягодные культуры	Механически Тли
Tombusviridae: <i>Tombusvirus</i> <i>Carmovirus</i> <i>Machlomovirus</i> <i>Necrovirus</i> <i>Dianthovirus</i>			Однодольные, двудольные	Механически, семена, пыльца, вегетативно, грибы <i>Olpidium</i>
Closteroviridae: <i>Closterovirus</i> <i>Crinivirus</i>			Плодовые и тепличные культуры	Тли, белокрылка тепличная, червецы
Luteoviridae: <i>Luteovirus</i> <i>Polerovirus</i> <i>Enamovirus</i>			Пасленовые, злаковые	Цикадки

Неклассифицированные роды: (одноцепочечная ДНК) – *Nanovirus*; (двухцепочечная РНК) – *Varicosavirus*; (-РНК) – *Ophivirus*, *Tenuivirus*; (+РНК) – *Allxivirus*, *Benyvirus*, *Capillovirus*, *Carlavirus*, *Foveavirus*, *Furovirus*, *Hordeivirus*, *Idaeivirus*, *Marafivirus*, *Pecluvirus*, *Potomovirus*, *Potexvirus*, *Sobemovirus*, *Tymovirus*, *Tobravirus*, *Tobamovirus*, *Trichovirus*, *Vitivirus* и др.

*Описание геномов вирусов в таблице 27.

Таблица 30. Характеристика семейств вирусов насекомых
(по Новиковой, 2002)

Семейство/род	Геном*	Вирион	Хозяин
Двухцепочечная ДНК			
<i>Poxviridae</i>, <i>Poxvirinae:</i> <i>Entomopoxvirus A</i> <i>Entomopoxvirus B</i> <i>Entomopoxvirus C</i>			Жесткокрылые, прямокрылые, чешуекрылые. Двукрылые
<i>Ascoviridae:</i> <i>Ascovirus</i>			Чешуекрылые
<i>Iridoviridae:</i> <i>Iridovirus</i> <i>Chloriridovirus</i>			Долгоножки, звонцы Комары
<i>Polydnaviridae:</i> <i>Ichnovirus</i> <i>Bracovirus</i>			Наездники с яйцекладом Наездники без яйцеклада
<i>Baculoviridae:</i> <i>Nucleopolyhedrovirus</i>			Чешуекрылые, двукрылые, перепончатокрылые, ручейники, ракообразные
<i>Granulovirus</i>			Чешуекрылые
Одноцепочечная ДНК			
<i>Parvoviridae,</i> <i>Entomoparvovirinae:</i> <i>Iteravirus</i> <i>Contravirus</i> <i>Densovirus</i>			Чешуекрылые, жесткокры- лые, двукрылые, стрекозы
Двухцепочечная РНК			
<i>Birnaviridae</i> <i>Entomobirnavirus</i>			Мухи
<i>Reoviridae</i> <i>Cypovirus</i>			Чешуекрылые. Двукрылые

Семейство/род	Геном*	Вирион	Хозяин
(+) РНК			
<i>Nodaviridae:</i> <i>Alfanodavirus</i> <i>Betanodavirus</i>	кЭП _____		Широкий круг
<i>Tetraviridae:</i> <i>Betatetravirus</i> <i>Omeгатetravirus</i>			Бабочки-дефолиаторы
Н/к род <i>Criquet paralysis-like viruses</i>			Двукрылые, чешуекрылые
РТ-РНК			
<i>Pseudoviridae</i> <i>Hemivirus</i>			Дрозофила (<i>D. copia virus</i>)
<i>Metaviridae</i> <i>Errantivirus</i>			Дрозофила (<i>D. gipsi virus</i>)

*Описание геномов вирусов в таблице 27.

РТ – ретроидные РНК-вирусы, репликация/транскрипция которых включает стадию обратной транскрипции

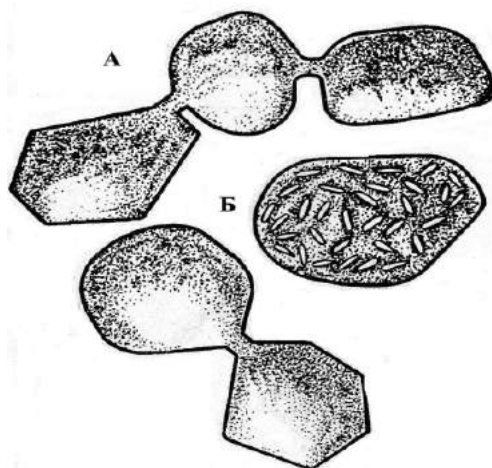
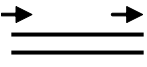

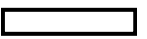
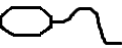
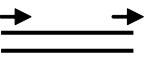

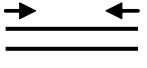



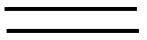
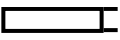
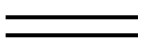










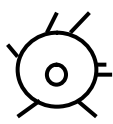




Рис. 227. Кристаллические включения (полиэдры), содержащие вирусы насекомых. Образуются в клетках разных тканей насекомых при их заражении

Таблица 31. Характеристика вирусов бактерий из различных семейств
(по Новиковой, 2002)

Семейство/род	Геном*	Вирион	Хозяин
Двухцепочечная ДНК			
<i>Myoviridae:</i> T4-, P1-, P2-, Mu-, SPOI-, φH-like			Энтеробактерии, псевдомонады, галобактерии
<i>Siphoviridae:</i> λ-, psiM-, T5, T1-, c2-, L5-like			Энтеро-, мико- и агробактерии
<i>Podoviridae:</i> T7-, φ29-, P22-like			Энтеробактерии
<i>Tectiviridae</i>			Бактерии с грамотрицательным морфотипом
<i>Corticoviridae</i>			<i>Alteromonas</i>
<i>Lipothrixviridae</i>			Термофильные бактерии
<i>Plasmaviridae</i>			Молликуты
Одноцепочечная ДНК			
<i>Microviridae:</i> <i>Microvirus</i> <i>Spiromicrovirus</i>			Энтеробактерии , спироплазмы, вибрионы
<i>Chlamydiamicrovirus</i>			Хламидии
<i>Inoviridae:</i> <i>Inovirus</i>			Энтеробактерии
<i>Plectovirus</i>			Молликуты

Семейство/род	Геном*	Вирион	Хозяин
Двухцепочечная РНК			
<i>Cystoviridae</i>			Псевдомонады
(+) РНК			
<i>Leviviridae</i> <i>Levivirus</i> <i>Allolevivirus</i>			Энтеробактерии

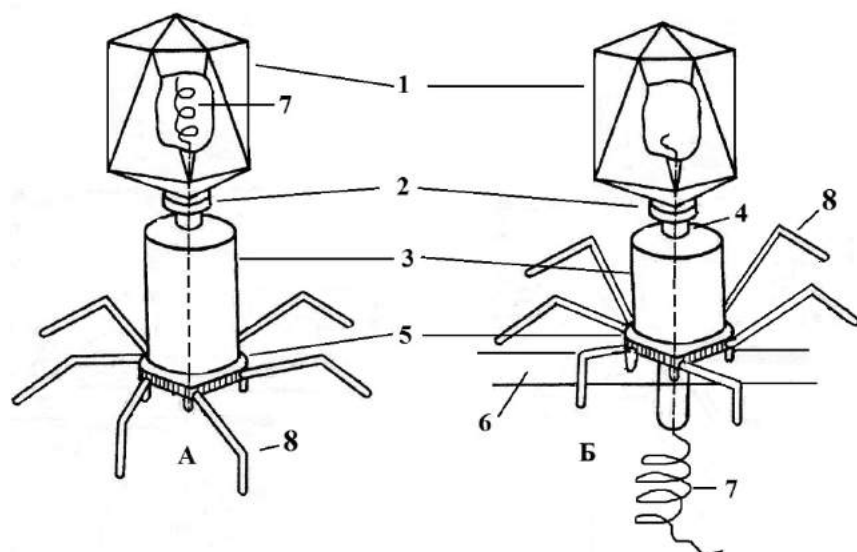


Рис. 228. Схематическое изображение бактериофага T2: А – стадия покоя; Б – атака бактериальной клетки фагом; 1 – головка; 2 – воротничок; 3 – чехол; 4 – полый стержень; 5 – базальная пластинка; 6 – оболочка бактерии; 7– ДНК; 8 – фибриллы

Таблица 32. Классификация вирусов архей (по Prangishvili, 2006)

Форма вириона	Семейство и род	Вирус
Веретеновидная	Fuselloviridae <i>Fusellovirus</i>	SSV1 (<i>Sulfolobus</i> spindle-shaped virus 1)
		SSV-Y1 (<i>Sulfolobus</i> spindle-shaped virus - Yellowstone 1)
		SSV-K1 (<i>Sulfolobus</i> spindle-shaped virus - Kamchatka 1)
Каплевидная или напоминающая бутылку	Fuselloviridae <i>Salterprovirus</i>	His1 (<i>Haloarcula hispanica</i> virus 1)
	Bicaudaviridae <i>Bicaudavirus</i>	ATV (<i>Acidianus</i> two-tailed virus)
Линейная	Не классифицированы	STSV1 (<i>Sulfolobus tengchongensis</i> spindle-shaped virus 1)
		PAV1 (<i>Pyrococcus abyssi</i> virus 1)
		<i>Methanococcus voltae</i> virus-like particle (?)
Каплевидная или напоминающая бутылку	Ampullaviridae <i>Ampullavirus</i>	ABV (<i>Acidianus</i> bottle-shaped virus)
	Guttaviridae <i>Guttavirus</i>	SNDV (<i>Sulfolobus neozelandicus</i> droplet-shaped virus)
Линейная	Rudiviridae <i>Rudivirus</i>	SIRV1 (<i>Sulfolobus islandicus</i> rod-shaped virus 1)
		SIRV2 (<i>Sulfolobus islandicus</i> rod-shaped virus 2)
		ARV1 (<i>Acidianus</i> rod-shaped virus 1)
Линейная	Lipothrixviridae <i>a-Lipothrixvirus</i>	TTV1 (<i>Thermoproteus tenax</i> virus 1)

Линейная	Lipothrixviridae <i>β-Lipothrixvirus</i>	SIFV (<i>Sulfolobus islandicus</i> filamentous virus)
		TT3 (<i>Thermoproteus tenax</i> virus 3)
		AFV1 (<i>Acidianus filamentous</i> virus 1)
Сферическая	Lipothrixviridae <i>γ-Lipothrixvirus</i>	AFV2 (<i>Acidianus filamentous</i> virus 2)
		PSV (<i>Pyrobaculum</i> spherical virus)
	Globulovirida , <i>Globulovirus</i>	TTSV1 (<i>Thermoproteus tenax</i> spherical virus 1)
		SH1 (<i>Haloarcula hispanica</i> virus)
		STIV (<i>Sulfolobus</i> turreted icosahedral virus)
Булавовидная	Myoviridae	φН (Изолирован из <i>Halobacterium halobium</i>)
		φCh1 (Изолирован из <i>Natronobacterium magadii</i>)
	Siphoviridae	ΨM1/2 (Инфицирует членов филы <i>Euryarchaeota</i>)
		HF1 (Инфицирует архей из родов <i>Haloferrax</i> , <i>Halobacterium</i>)
		HF2 (Инфицирует архей из рода <i>Halorubrum</i>)

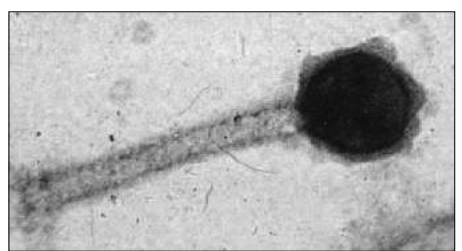
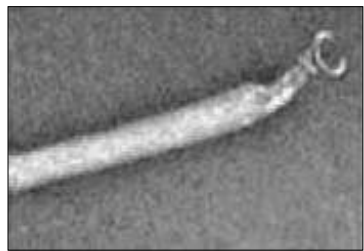
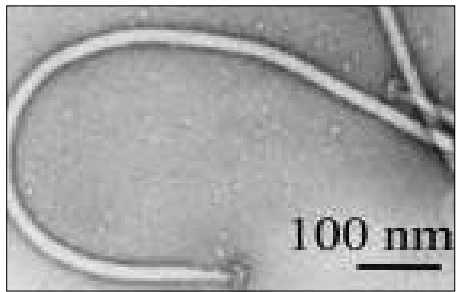
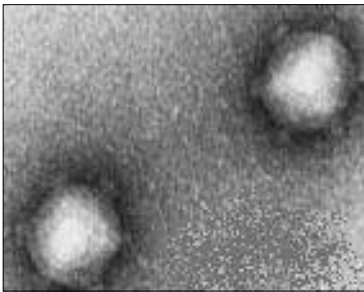
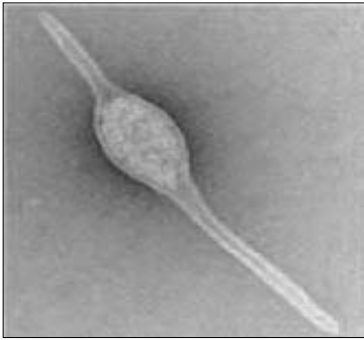
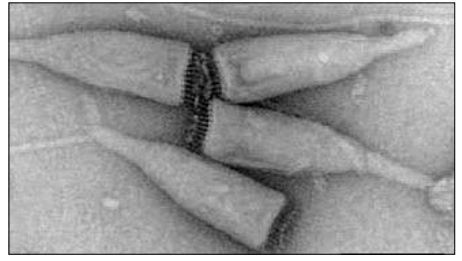
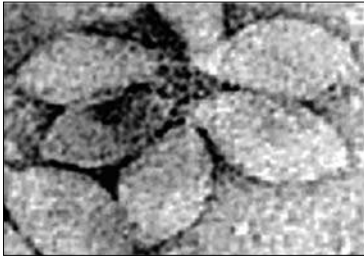


Рис. 229. Формы вирионов архей (по Prangishvili, 2006)

Таблица 33. **Классификация виридов** (данные Международного комитета по таксономии вирусов)

Семейство	Род	Типичный представитель	Другие виды рода
<i>Pospiviroidae</i>	<i>Pospiviroid</i>	<i>Potato spindle tuber viroid</i>	<i>Chrysanthemum stunt viroid</i>
			<i>Citrus exocortis viroid</i>
			<i>Columnnea latent viroid</i>
			<i>Mexican papita viroid</i>
			<i>Tomato planta macho viroid</i>
	<i>Hostuviroid</i>	<i>Hop stunt viroid</i>	
	<i>Cocadviroid</i>	<i>Coconut cadang-cadang viroid</i>	<i>Citrus viroid IV</i> <i>Coconut tinangaja viroid</i> <i>Hop latent viroid</i>
	<i>Apscaviroid</i>	<i>Apple scar skin viroid</i>	<i>Apple dimple fruit viroid</i>
			<i>Australian grapevine viroid</i>
			<i>Citrus bent leaf viroid</i>
			<i>Citrus viroid III</i>
<i>Grapevine yellow speckle viroid -1</i>			
<i>Grapevine yellow speckle viroid -2</i> <i>Pear blister canker viroid</i>			
<i>Coleviroid</i>	<i>Coleus blumei viroid 1</i>	<i>Coleus blumei viroid -2</i> <i>Coleus blumei viroid -3</i>	
<i>Avsunviroidae</i>	<i>Avsunviroid</i>	<i>Avocado sunblotch viroid</i>	
	<i>Pelamoviroid</i>	<i>Peach latent mosaic viroid</i>	<i>Chrysanthemum chlorotic mottle viroid</i>
	<i>Elaviroid</i>	<i>Eggplant latent viroid</i>	
Неклассифицированные вириды			<i>Blueberry mosaic viroid-like RNA</i> <i>Burdock stunt viroid</i> <i>Nicotiana glutinosa stunt viroid</i> <i>Pigeon pea mosaic mottle viroid</i> <i>Tomato bunchy top viroid</i>

Таблица 34. **Наиболее известные виroidы** (данные Международного комитета по таксономии вирусов)

Русское название	Английское название	Размеры в нуклеотидах
Виroid карликовости хризантем	<i>Chrysanthemum stunt viroid</i>	354,356
Виroid экзокортиса цитрусовых	<i>Citrus exocortis viroid</i>	370-375,463
Латентный вирус колумнеи	<i>Columnnea latent viroid</i>	370,372
Виroid ирезине 1	<i>Iresine viroid 1</i>	370
Мексиканский виroid папиты – паслена сердцелистного (<i>Solanum cardiophyllum</i>)	<i>Mexican papita viroid</i>	НД
Виroid веретеновидности клубней картофеля	<i>Potato spindle tuber viroid</i>	356, 359-360
Виroid апикальной карликовости томата	<i>Tomato apical stunt viroid</i>	360-363
Виroid карликовости хмеля	<i>Hop stunt viroid</i>	295-303
Виroid цитрусовых – IV	<i>Citrus viroid IV</i>	284
Виroid болезни каданг-каданг кокосовых пальм	<i>Coconut cadang-cadang viroid</i>	246, 287-301
Виroid болезни тинангайя кокосовых пальм	<i>Coconut tinangaja viroid</i>	254
Латентный виroid хмеля	<i>Hop latent viroid</i>	256
Виroid морщинистости плодов яблони	<i>Apple scar skin viroid</i>	329-330
Виroid ямчатости плодов яблони	<i>Apple dimple fruit viroid</i>	306-307
Австралийский виroid винограда	<i>Australian grapevine viroid</i>	369
Виroid усыхания листьев цитрусовых	<i>Citrus bent leaf viroid</i>	318

Русское название	Английское название	Размеры в нуклеотидах
Вироид цитрусовых – III	<i>Citrus viroid –III</i>	294,297
Вироид желтой крапчатости винограда – I	<i>Grapevine yellow speckle - 1</i>	366-368
Вироид желтой крапчатости винограда – 2	<i>Grapevine yellow speckle – 2</i>	363
Вироид пузырчатого рака груши	<i>Pear blister canker viroid</i>	315-316
Вироид колеуса Блюме - 1	<i>Coleus blumei viroid -1</i>	248,250-251
Вироид колеуса Блюме – 2	<i>Coleus blumei viroid –2</i>	301-302
Вироид солнечного ожога авокадо	<i>Avocado sunblotch viroid</i>	246-250
Вироид латентной мозаики персика	<i>Peach latent mosaic viroid</i>	НД
Вироид хлоротической крапчатости хризантем	<i>Chrysanthemum chlorotic mottle viroid</i>	НД
Вироид морщинистости плодов яблони	<i>Apple fruit crinkle viroid</i>	НД
Вироид задержки роста (карликовости) репейника	<i>Burdock stunt viroid</i>	НД
Латентный виroid баклажана	<i>Eggplant latent viroid</i>	НД
Вироид задержки роста табака клейкого	<i>Nicotiana glutinosa stunt viroid</i>	НД
Вироид крапчатой мозаики коянуса	<i>Pigeon pea mosaic mottle viroid</i>	НД
Вироид кустистости верхушки томата	<i>Tomato bunchy top viroid</i>	НД

НД – нет данных

Таблица 35. Прионные инфекции человека и животных

Болезнь	Поражаемые виды	Пути передачи
Скрепи	Овцы, козы	Заражение генетически предрасположенных особей
Губкообразная энцефалопатия копытных	Крупный рогатый скот	Заражение через пищевые добавки, мясокостную муку
Экзотическая губкообразная энцефалопатия	Экзотические копытные (орикс, антилопы, ньяла)	Заражение через мясокостную муку в зоопарках
Губкообразная энцефалопатия	Кошачьи	Заражение через инфицированную говядину или мясокостную муку
Трансмиссивная энцефалопатия норок	Норки	Заражение через корм от овец или коров; инфицирование через мясо
Хроническое истощение	Лоси, олени, ослы	Неизвестны
Куру	Человек	Инфицирование путем ритуального каннибализма
Болезнь Кройцфельдта-Якоба (инфекционная)	Человек	Заражение путем инъекций гормона роста, пересадки мозговой оболочки, роговиц и т.д.
Болезнь Кройцфельдта-Якоба (наследственная)	Человек	Мутации в гене PRNP
Болезнь Кройцфельдта-Якоба (новый вариант)	Человек	Заражение через пищевые продукты
Синдром Герстмана-Штраусслера	Человек	Мутации в гене PRNP
Фатальная семейная бессонница	Человек	Мутации в гене PRNP (D178N, 129M)
Амиотрофический лейкоспонгиоз	Человек	Неизвестны
Синдром Альперса	Человек (главным образом в детском возрасте)	Неизвестны

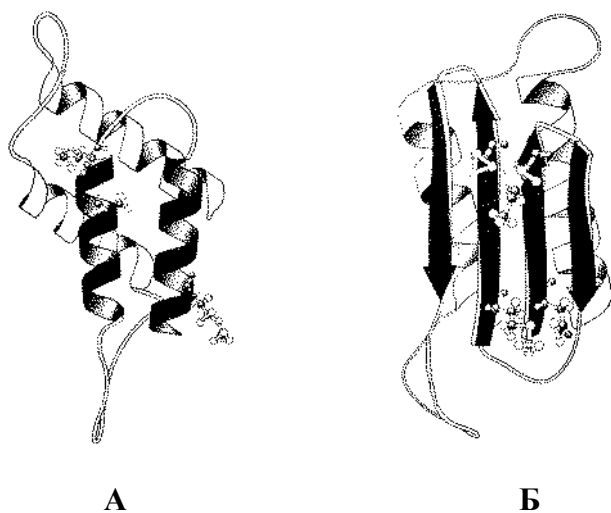


Рис. 230. Характер укладки полипептидной цепи при превращении нормального прионного белка PrP^C (А) в инфекционный прион PrP^{Sc} (Б)

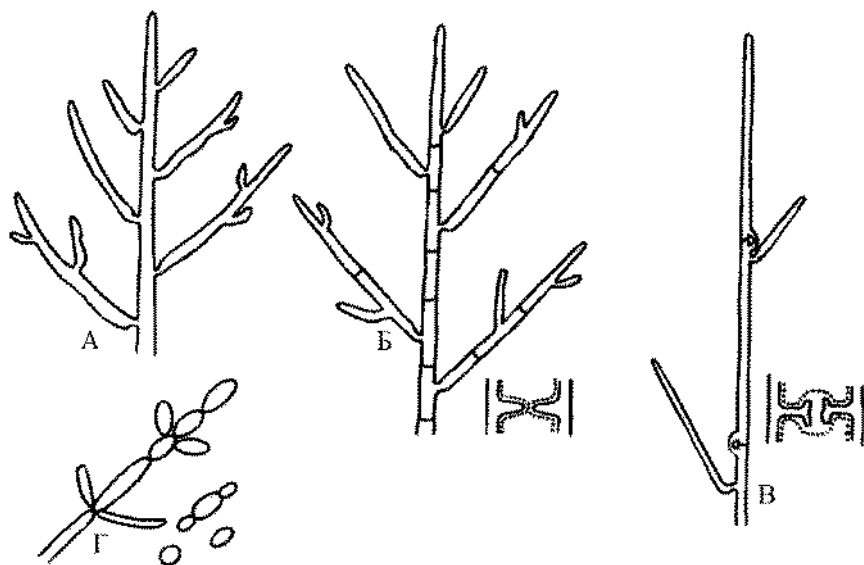


Рис. 231. Структура мицелия и септовых пор грибов (по Звягинцеву, 2005): А – не-септированный мицелий зигомиецев; Б – септы с простыми порами аскомицев; В – пражковый мицелий и септы с долипорами базидиомиецев; Г – почкующиеся клетки и ложный мицелий дрожжей

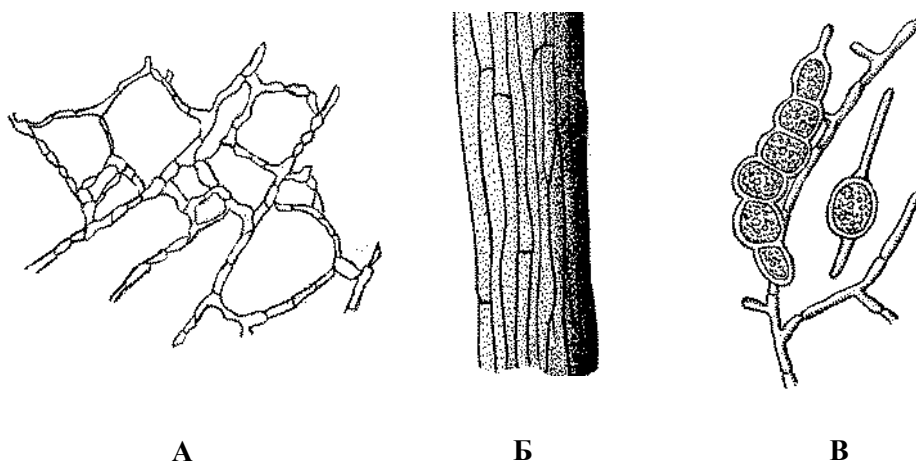


Рис. 232. Грибница и ее видоизменения. А – анастомозы; Б – ризоморфы; В – хламидоспоры

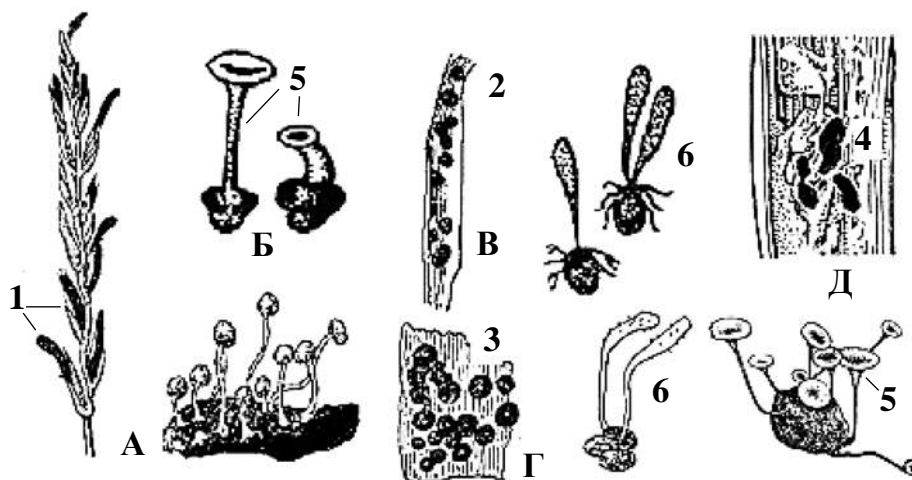


Рис. 233. Склеротии грибов: А – *Claviceps purpurea*; Б – *Sclerotinia borealis*; В – *Typhula incarnate*; Г – *Typhula idahoensis*; Д – *Sclerotinia sclerotiorum*. Склеротии в колосках пырея (1), на листе (2), на коре (3), внутри стебля (4). Прорастание склеротиев в апотеции на ножках (5) или в базидии (6)

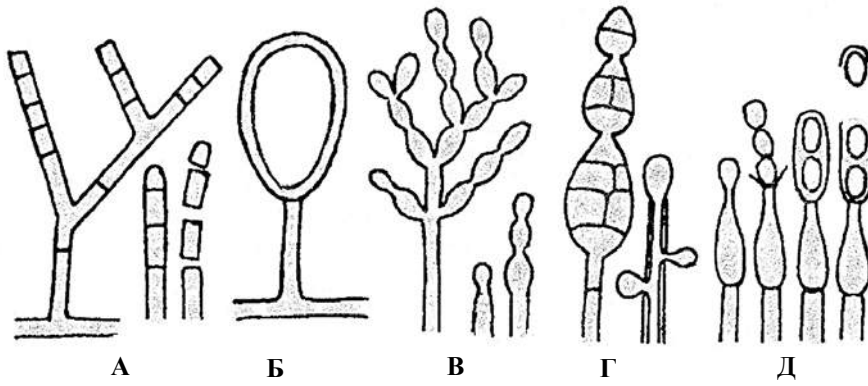


Рис. 234. Типы конидиогенеза у *Deuteromycetes*: А – артроспоры; Б – алевроспоры; В – бластоспоры; Г – пороспоры; Д – фиалоспоры

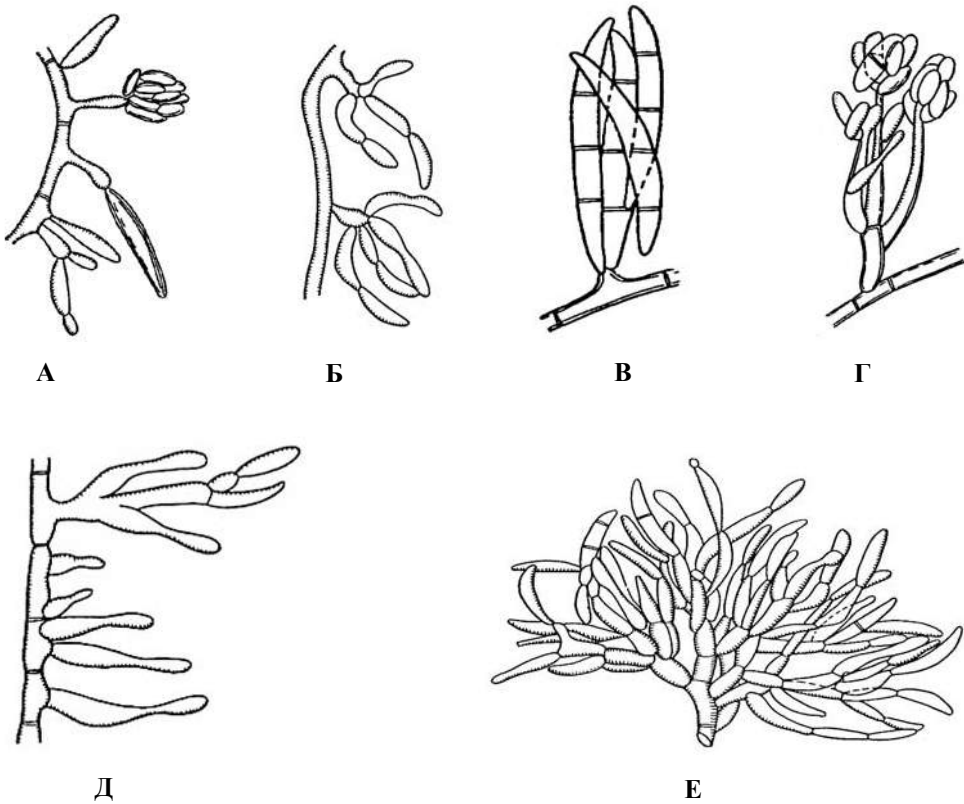


Рис. 235. Конидиеносцы у грибов рода *Fusarium*: А, В – неразветвленные; Б, Г, Д – слабо разветвленные; Е – сильно разветвленные

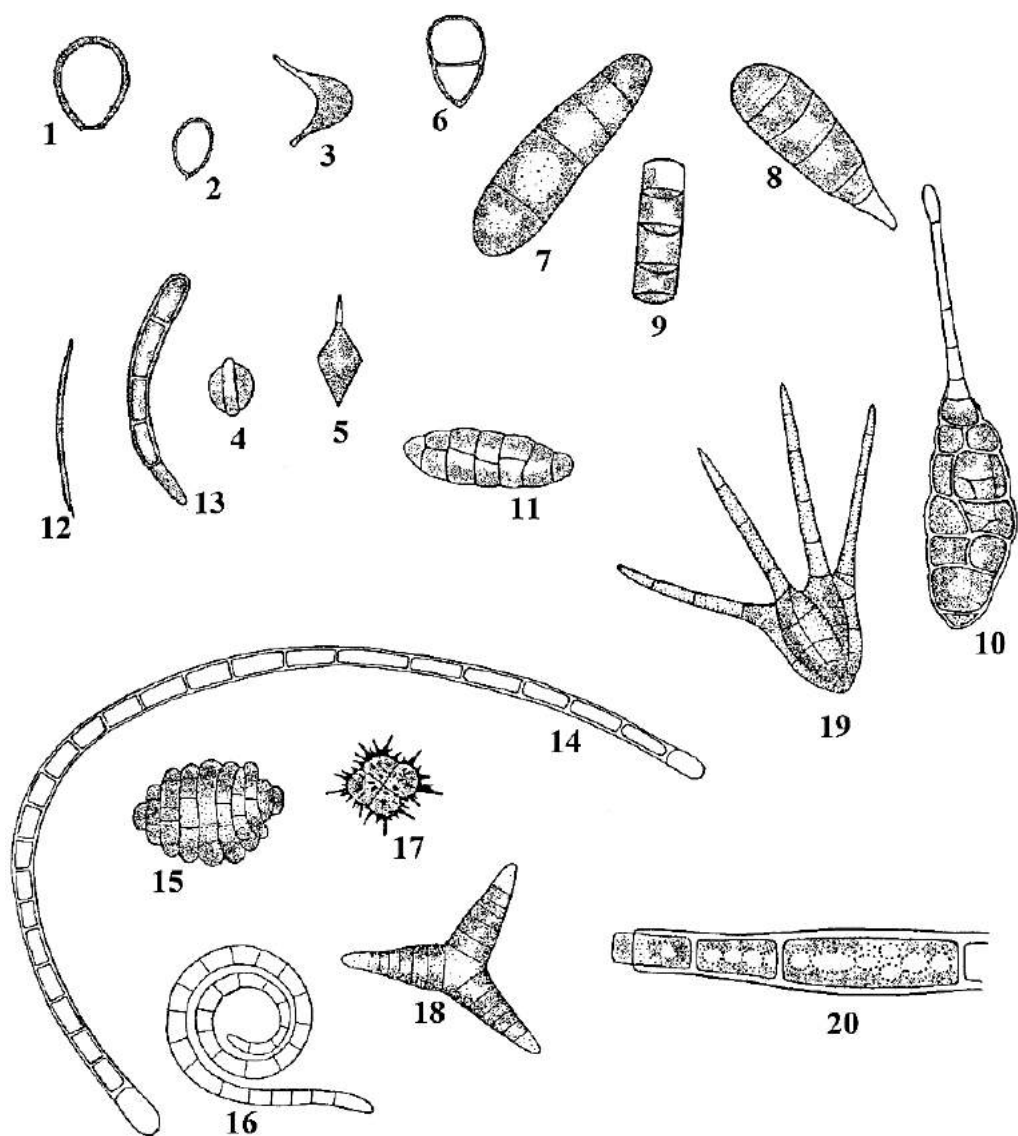


Рис. 236. Форма и строение спор у *Deuteromycetes*: 1 – 5 – одноклеточные (*Amerosporae*); 6 – двухклеточные (*Didymosporae*); 7 – 9 – многоклеточные с поперечными перегородками (*Phragmosporae*); 10 – 11 – многоклеточные с поперечными и продольными перегородками (*Dictyosporae*); 12 – 14 – нитевидные (*Scolecosporae*); 15, 16 – многоклеточные спирально закрученные (*Helicosporae*); 17 – 19 – звездообразные (*Staurosporae*); 20 – эндоконидии

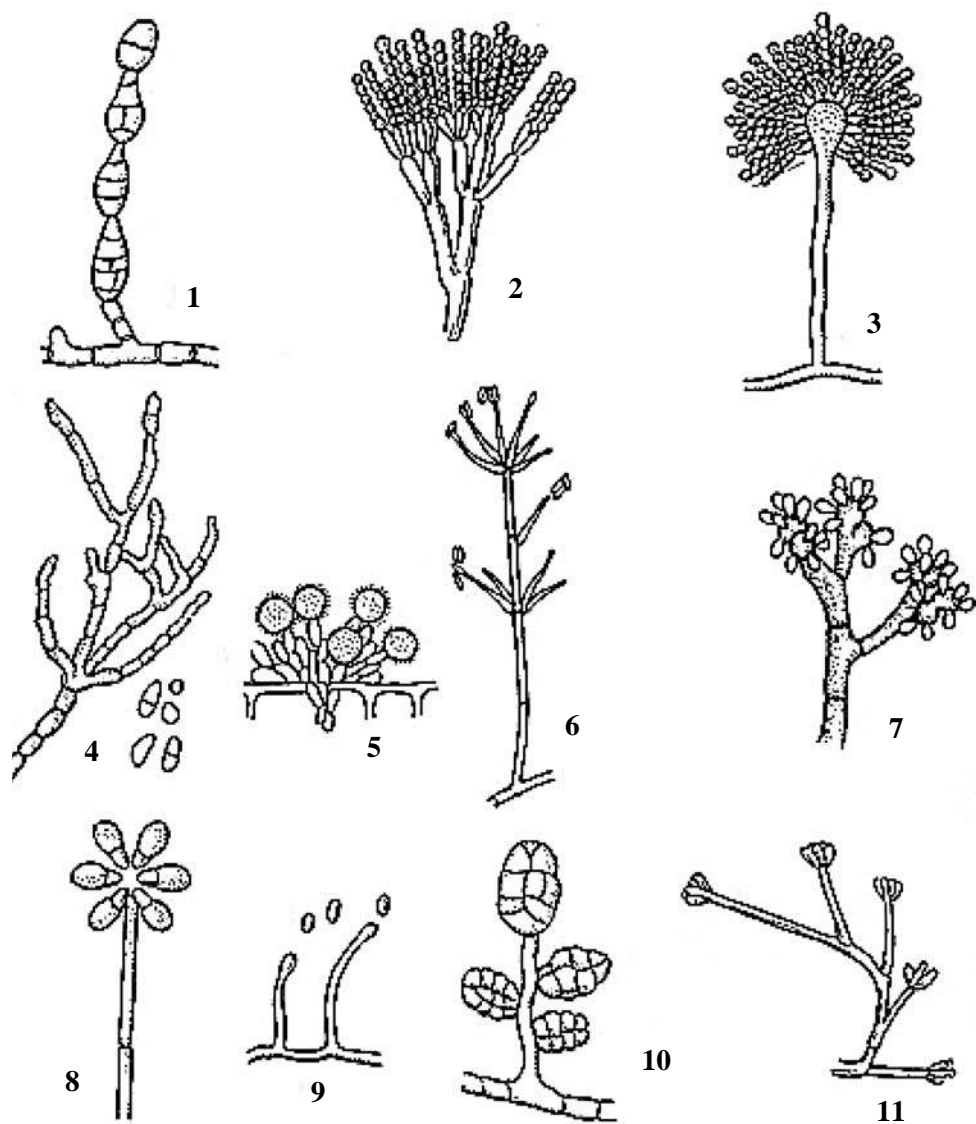


Рис. 237. Разнообразие форм спороношения несовершенных грибов (*Deuteromycetes*): 1 – *Alternaria tenuis*; 2 – *Penicillium glaucum*; 3 – *Aspergillus glaucum*; 4 – *Cladosporium herbarum*; 5 – *Epicoccum* sp.; 6 – *Botrytis* sp.; 7 – *Verticillium* sp.; 8 – *Trichothecium roseum*; 9 – *Cephalosporium acremonium*; 10 – *Macrosporium* sp.; 11 – *Stachybotris* sp.

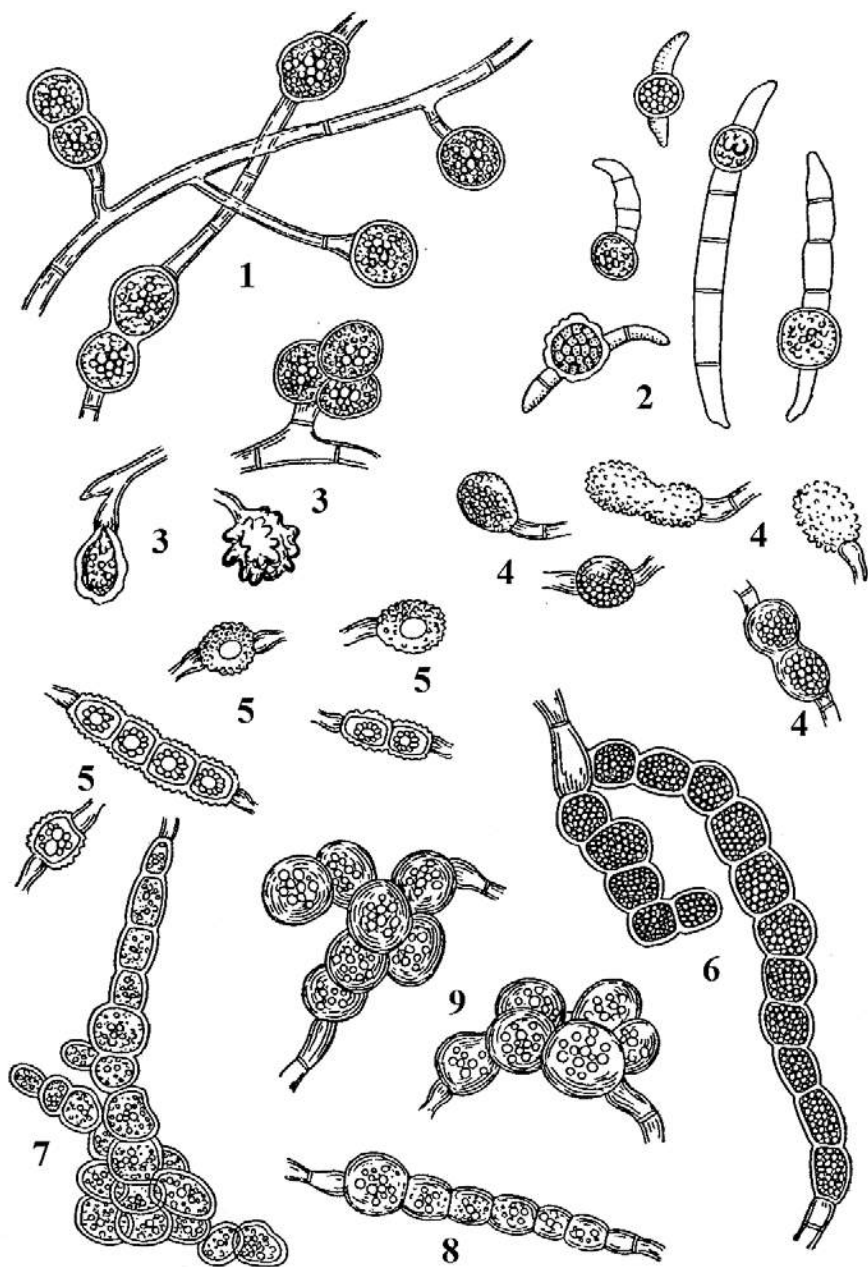


Рис. 238. Хламидоспоры грибов рода *Fusarium*: 1 – в грибнице; 2 – в конидиях; 3 – конечные; 4 – конечные и промежуточные по одной и по две; 5 – конечные и промежуточные одноклеточные, двуклеточные, небольшими цепочками; 6 – 8 – промежуточные цепочками; 9 – промежуточные с узлами цепочек

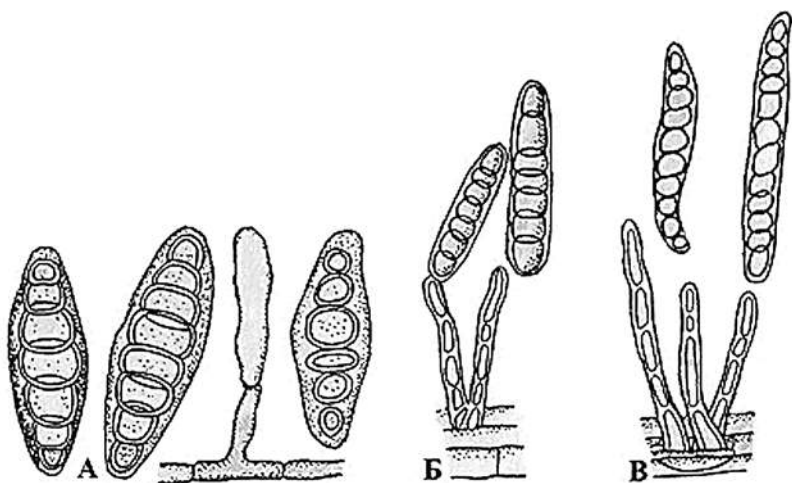


Рис. 239. Спороношение грибов рода *Drechslera* (*Deuteromycetes*): А – *D. sorokiniana*; Б – *D. graminea*; В – *D. teres*

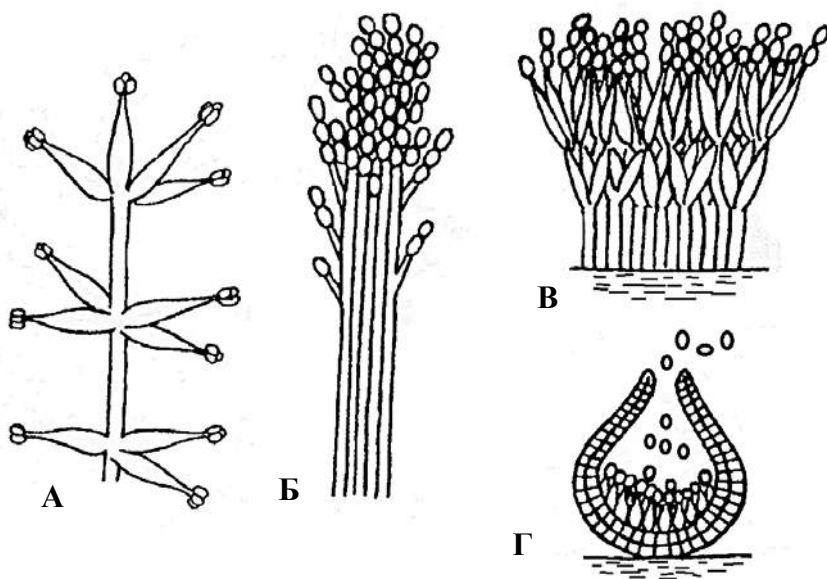


Рис. 240. Различные способы агрегаций конидиальных спороношений у несовершенных грибов *Deuteromycetes*: А – одиночные конидиеносцы; Б – коремия; В – ложе; Г – пикнида

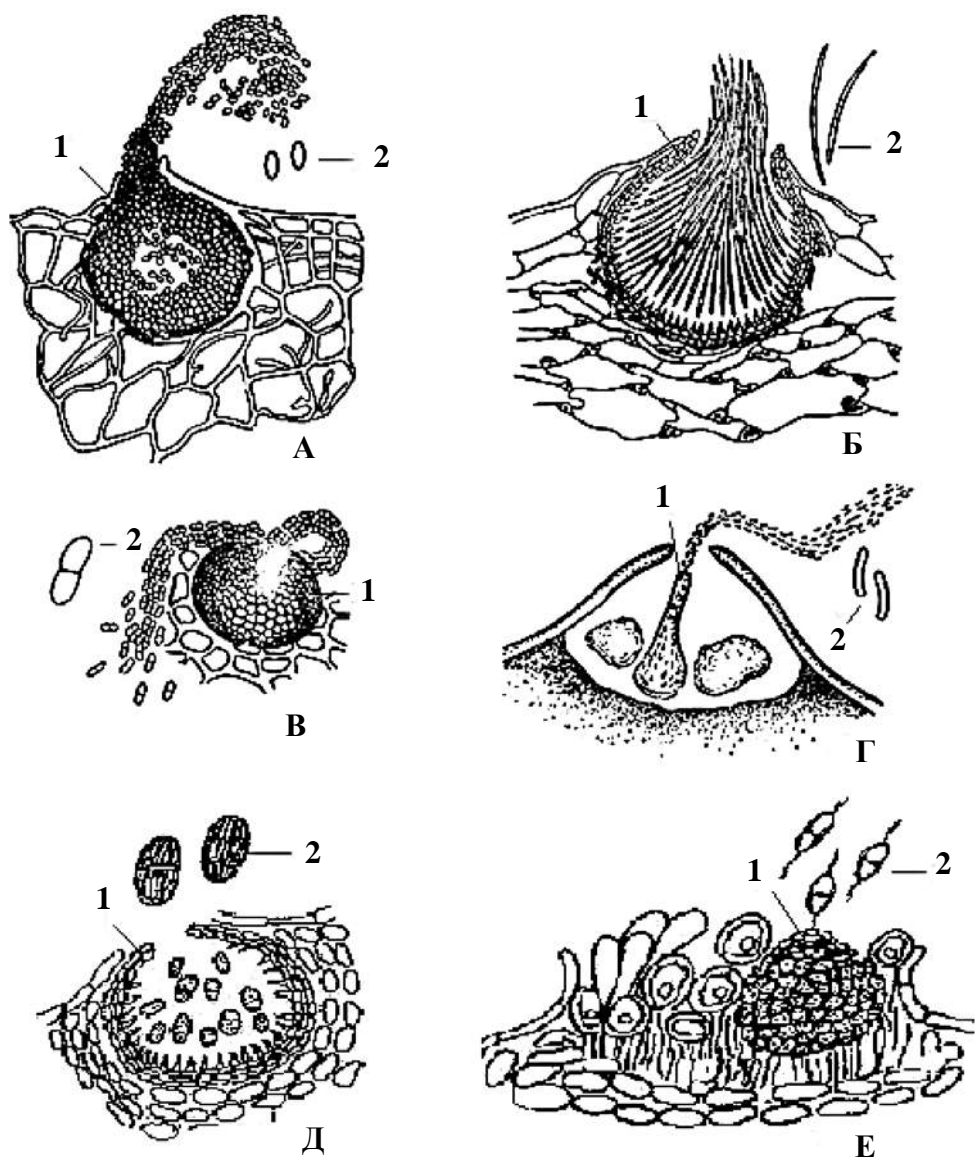


Рис. 241. Пикниды (1) и пикноспоры (2) несовершенных грибов (*Deuteromycetes*) из родов: А – *Phoma*; Б – *Ascoshyta*; В – *Septoria*; Г – *Cytospora*; Д – *Sphaeropsis*; Е – *Darluca*

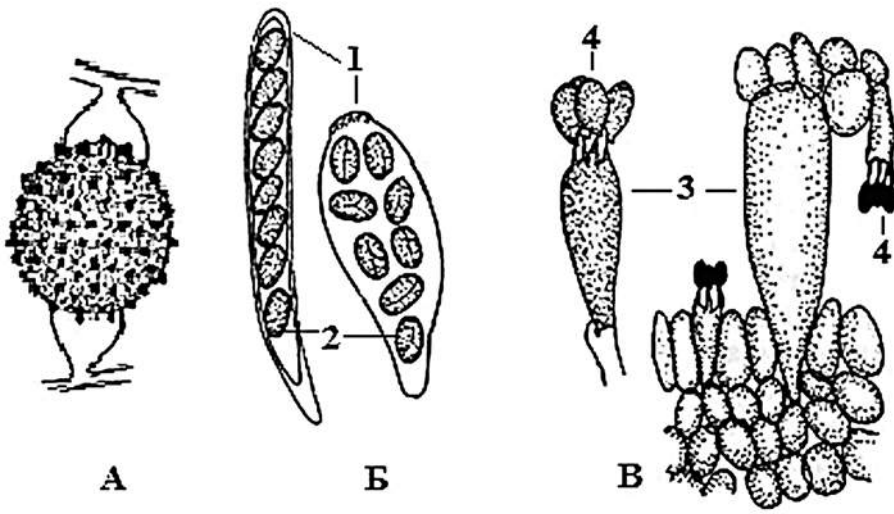


Рис. 242. Органы полового спороношения грибов из классов: *Ascomycetes*, *Zygomycetes*, *Basidiomycetes*: А – зигоспора; Б – аски (1), или сумки с аскоспорами (2); В – базидии (3) с базидиоспорами (4)

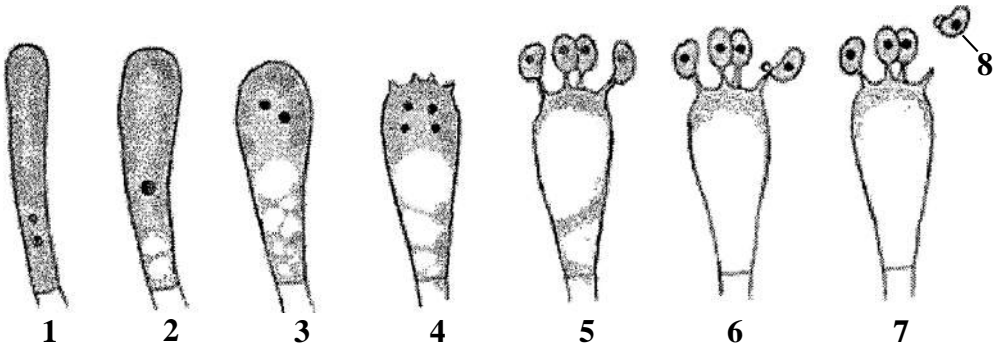


Рис. 243. Последовательные стадии формирования базидии и отделения базидиоспор (*Basidiomycetes*): 1 – двуядерная зигота; 2 – слияние ядер; 3 и 4 – деление ядер; 5 – образование базидиоспор; 6 и 7 – отделение базидиоспор (8)

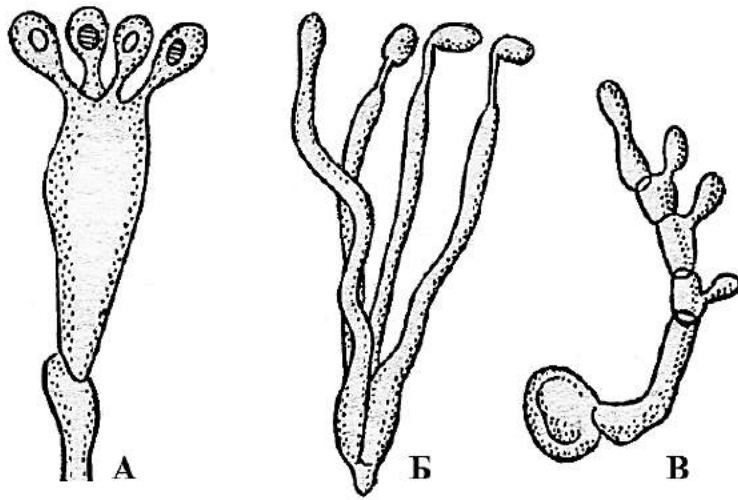


Рис. 244. Типы базидий: А – холобазидия; Б – гетеробазидия; В – фрагмобазидия или склеробазидия

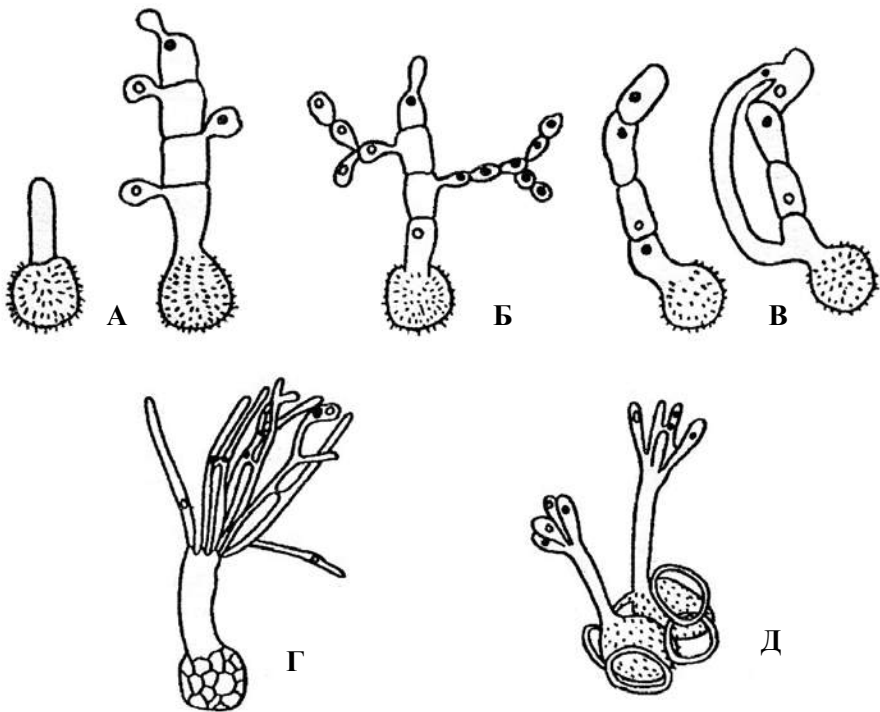


Рис 245. Прорастание различных типов базидий: А – *Ustilago longissima*; Б – *Ustilago zeae*; В – *Ustilago tritici*; Г – *Tilletia caries*; Д – *Urocystis occulta*

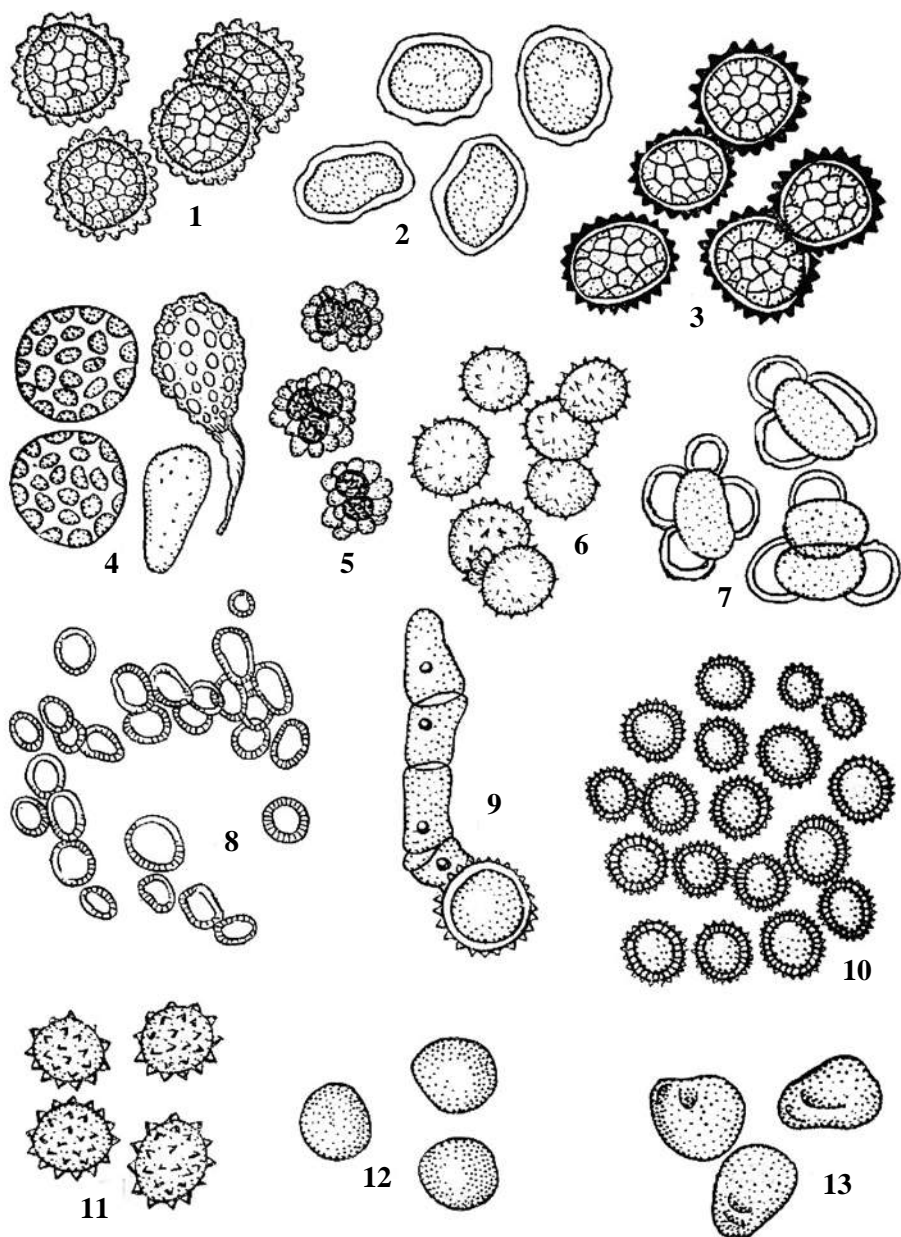


Рис. 246. Телиоспоры головневых грибов (*Basidiomycetes*): 1 – *Tilletia caries*; 2 – *T. foetida*; 3 – *T. controversa*; 4 – *Neovossia indica*; 5 – *Urocystis tritici*; 6 – *Ustilago tritici*; 7 – *Urocystis occulta*; 8 – *Ustilago hordei*; 9 – *U. nuda*; 10 – *U. zeae*; 11 – *U. avenae*; 12 – *U. levis*; 13 – *Sphacelotheca panici-miliacei*

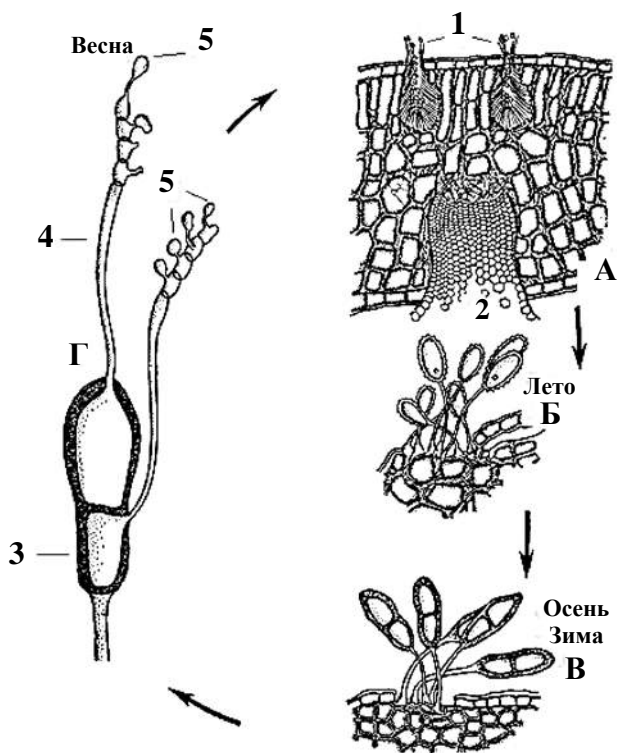


Рис. 247. Полный цикл развития ржавчинного гриба *Puccinia graminis* (*Basidiomycetes*): А – эцидиальная стадия: спермогонии со спермациями (1) и эцидий с эцидиоспорами (2); Б – уредостадия (несколько повторных генераций); В – телейтостадия; Г – прорастание телейтоспоры (3) и образование базидий (4) с базидиоспорами (5)

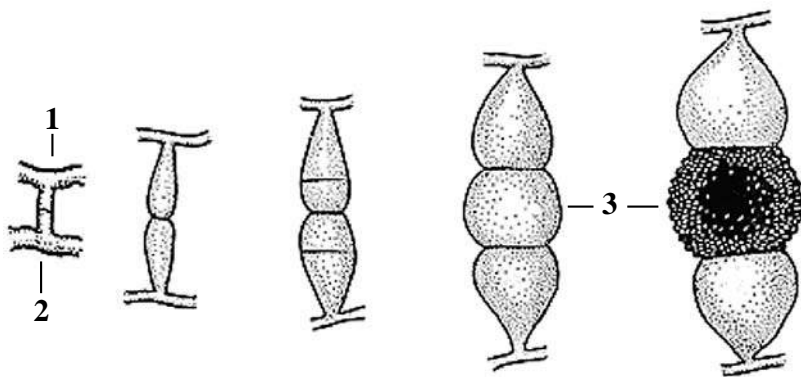


Рис. 248. Половой процесс по типу зигогамии у *Rhizopus* (*Zygomycetes*). Последовательные стадии слияния двух мицелиев (1,2) с образованием зигоспоры (3)

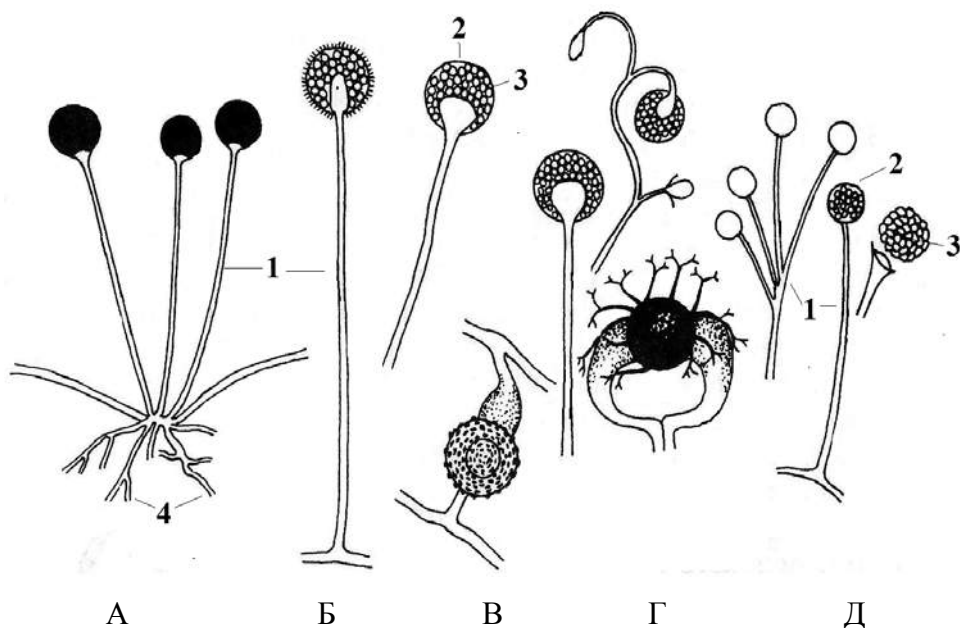


Рис. 249. Представители зигомизетов (по Звягинцеву, 2005): А – *Rhizopus*; Б – *Mucor*; В – *Zygorhynchus*; Г – *Phycomyces*; Д – *Mortierella*. 1 – спорангиеносец; 2 – спорангий; 3 – спорангиоспоры; 4 – ризиоды

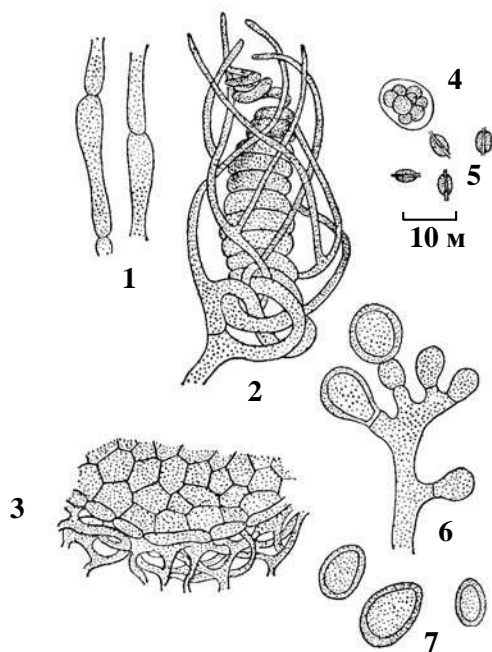


Рис. 250. *Diobotomyces seipii*: 1 – гифы; 2 – начало плодоношения; 3 – клетки перидия; 4 – сумка; 5 – сумкоспоры; 6 – конидиеносец; 7 – конидии

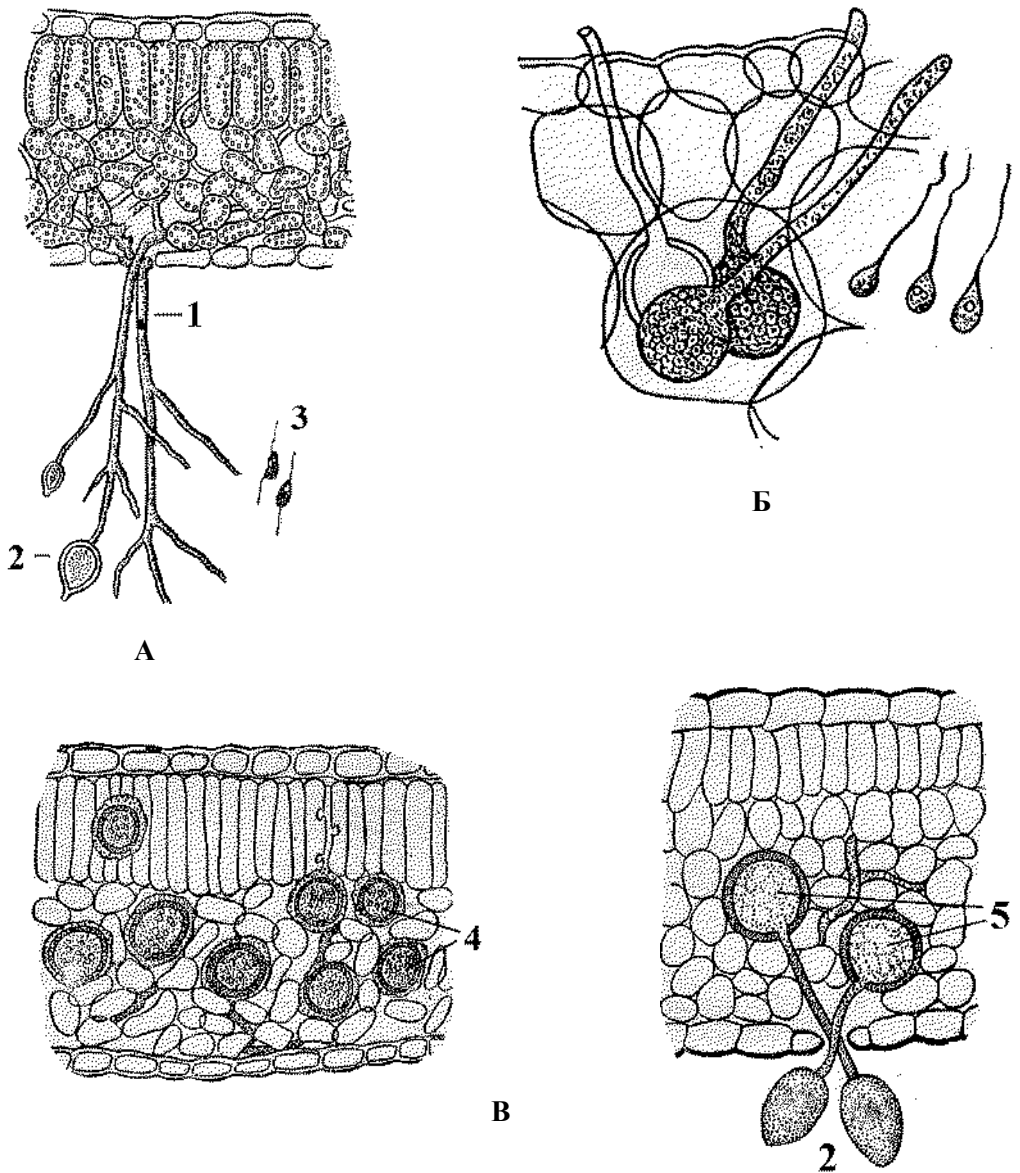


Рис. 251. Грибы, имеющие в цикле развития зооспоры: А – *Phytophthora infestans* (Oomycetes); Б – *Olpidium brassicae* (Chitridiomycetes); В – *Plasmopara viticola* (Oomycetes). 1 – зооспорангиеносцы; 2 – зооспорангии; 3 – зооспоры; 4 – ооспоры в ткани листа; 5 – прорастание ооспор в зооспорангии

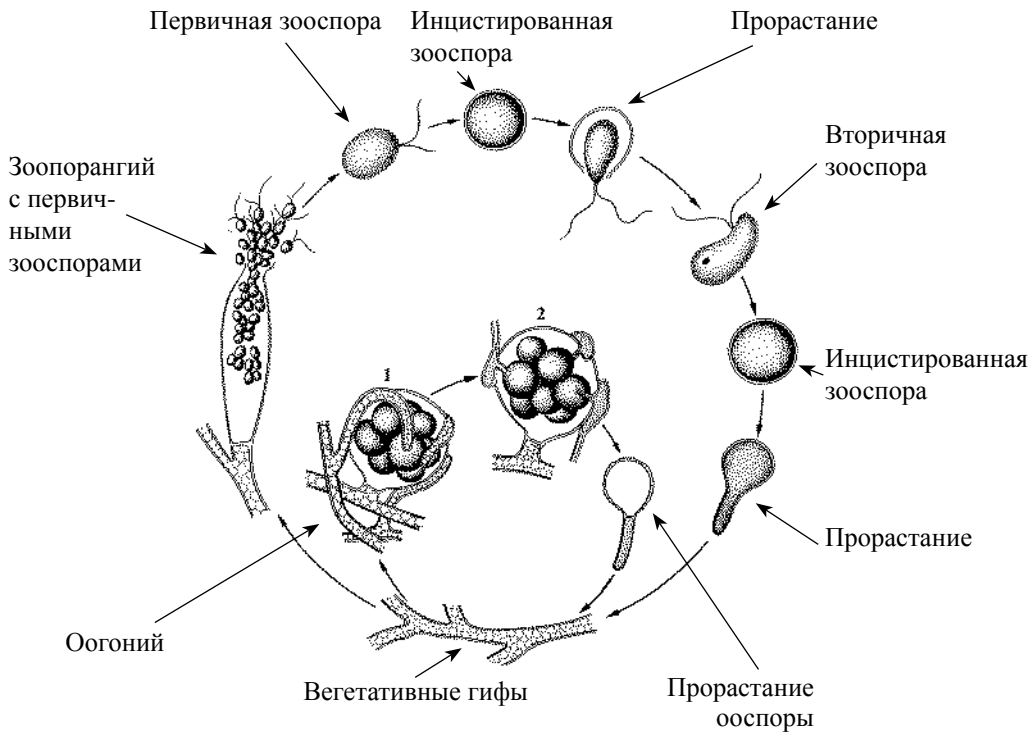


Рис. 252. Цикл развития *Saprolegnia sp.* (*Oomycetes*): 1 – оогоний с шаровидными оосферами и антеридии; 2 – то же в поперечном разрезе; видны оплодотворяющие трубки антеридиев, внедрившихся в оогоний (по Шлегелю, 1987)

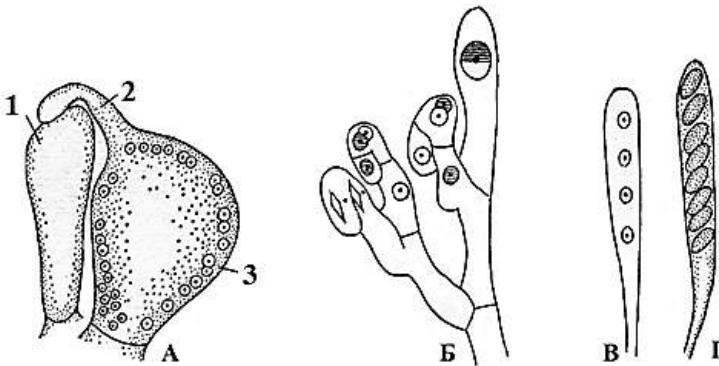


Рис. 253. Схема полового процесса и развития сумок у сумчатых грибов (*Ascomycetes*): А – антеридий (1) и аскогон (2) с трихогиной (3); Б – начало образования сумок по способу крючка; В – сумка с четырьмя гаплоидными ядрами; Г – зрелая сумка с восьмью аскоспорами

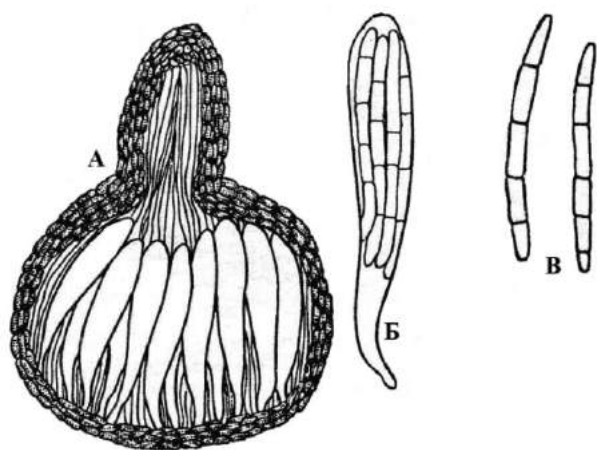


Рис. 254. Сумчатое спороношение *Ophiobolus graminis* – возбудителя оphiоболуса злаков: А – псевдотеций; Б – сумка с аскоспорами; В – аскоспора

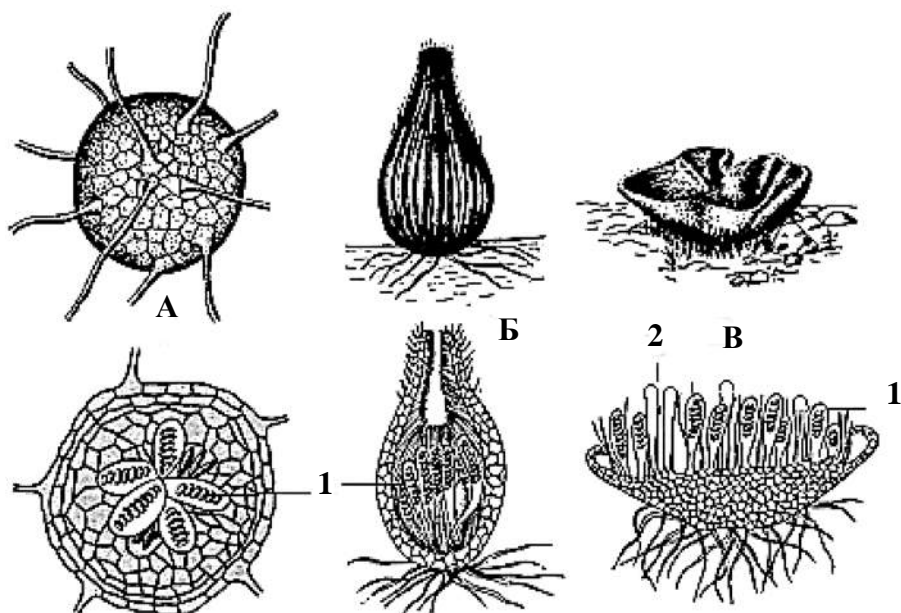


Рис. 255. Внешний вид и поперечные разрезы плодовых тел аскомицетов (по Шлегелю, 1987): А – клейкотееций (род *Erysiphe*); Б – перитеций (род *Sordaria*); В – апотеций (род *Peziza*). 1 – сумки с аскоспорами; 2 – парафизы (стерильные гифы)

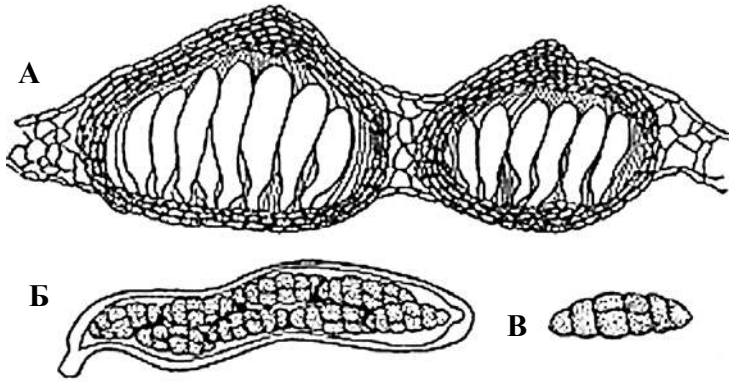


Рис. 256. Сумчатое спороношение *Pleospora herbarum* – возбудителя черной плесени овощных культур: А – псевдотеций; Б – сумка со спорами; В – аскоспора (по Головину, 2002)

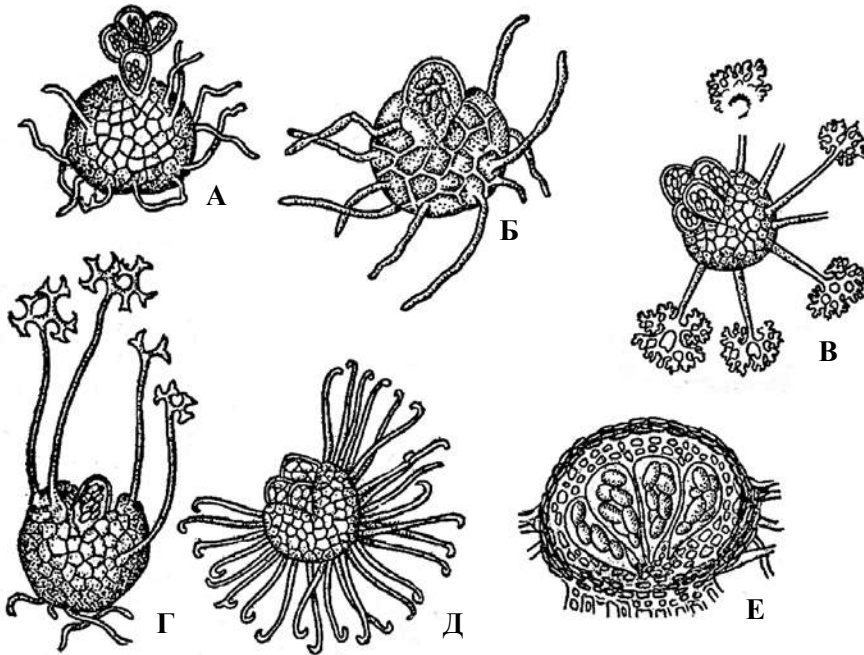


Рис. 257. Клейстотеции мучнисторосяных грибов *Ascomycetes* из родов: А – *Erisiphe*; Б – *Sphaerotheca*; В – *Mycosphaera*; Г – *Podosphaera*; Д – *Uncinula*; Е – схема расположения сумок в клейстотеции мучнисторосяных грибов

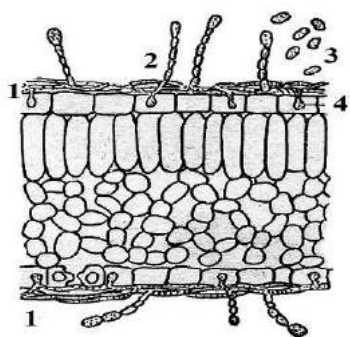


Рис. 258. Схема развития мучнисторосяного гриба. Мицелий (1) и конидиальное спороношение (2,3) развиваются на поверхности ткани. Внутри субстрата, в эпидермальные клетки входят только гаустории (4)

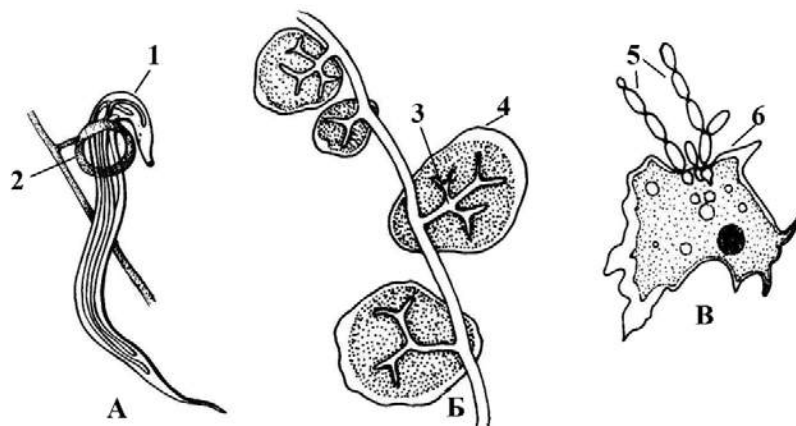


Рис. 259. Хищные грибы (по Звягинцеву, 2005): А – нематода (1) в ловчем кольце (2) *Arthrobotrys dactyloides*; Б – гаустории (3) *Stylopage apsheronica* в клетках амеб (4); В – *Amoebophilus simplex* (5), внедряющийся в амебу (6)

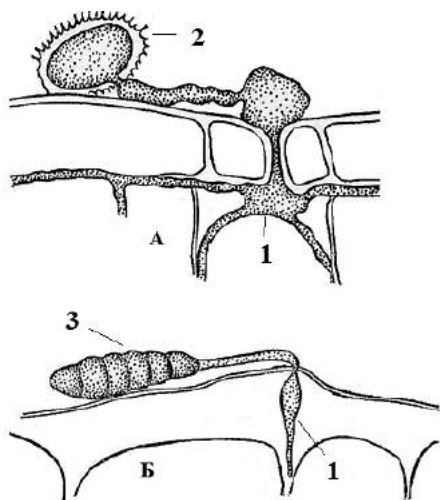


Рис. 260. Внедрение фитопатогенных грибов в ткани растения (процесс заражения). А – внедрение гифы ржавчинного гриба *Ruccinia coronata* через устьице; Б – внедрение гифы возбудителя клястероспориоза косточковых *Clasterosporium carpophilum* непосредственно через кутикулу. 1 – инфекционная гифа; 2 – урединоспора; 3 – конидия

Таблица 36. Сапротрофные и фитопатогенные микроорганизмы, заселяющие семена различных растений

БАКТЕРИИ		ГРИБЫ	
Сапротрофные	Фитопатогенные	Сапротрофные	Фитопатогенные
<i>Acinetobacter</i>	<i>Acholeplasma</i>	<i>Acremonium</i>	<i>Alternaria</i>
<i>Agrobacterium</i>	<i>Arthrobacter</i>	<i>Aspergillus</i>	<i>Ascochyta</i>
<i>Alcaligenes</i>	<i>Bacillus</i>	<i>Aureobasidium</i>	<i>Blumeria</i>
<i>Azotobacter</i>	<i>Clavibacter</i>	<i>Chaetomium</i>	<i>Bipolaris</i>
<i>Bacterium</i>	<i>Clostridium</i>	<i>Cladosporium</i>	<i>Botrytis</i>
<i>Bacillus</i>	<i>Corynebacterium</i>	<i>Coniothyrium</i>	<i>Cercospora Claviceps</i>
<i>Curtobacterium</i>	<i>Enterobacter</i>	<i>Culvularia</i>	<i>Drechslera</i>
<i>Micrococcus</i>	<i>Erwinia</i>	<i>Doratomyces</i>	<i>Erysiphe</i>
<i>Pseudomonas</i>	<i>Flavobacterium</i>	<i>Epicoccum</i>	<i>Fusarium</i>
<i>Streptomyces</i>	<i>Pantoea</i>	<i>Gliocladium</i>	<i>Gerlachia</i>
	<i>Rhalsstonia</i>	<i>Humicola</i>	<i>Gibberella</i>
	<i>Xanthomonas</i>	<i>Monilia</i>	<i>Lasiodiplodia</i>
		<i>Mucor</i>	<i>Myrothecium</i>
		<i>Mycelia</i>	<i>Nigrospora</i>
		<i>Nakataea</i>	<i>Olpidium</i>
		<i>Paecylomyces</i>	<i>Ovularia</i>
		<i>Penicillium</i>	<i>Peronospora</i>
		<i>Phialomyces</i>	<i>Phoma</i>
		<i>Pullularia</i>	<i>Phytophthora</i>
		<i>Selenospora</i>	<i>Puccinia</i>
		<i>Stachybotrys</i>	<i>Pyricularia</i>
		<i>Talaromyces</i>	<i>Pythium</i>
		<i>Tamnidium</i>	<i>Rhizoctonia</i>
		<i>Trichoderma</i>	<i>Sclerotinia</i>
			<i>Septoria</i>
			<i>Sorosporium</i>
			<i>Stemphyllium</i>
			<i>Stenocarpella</i>
			<i>Tilletia</i>
			<i>Verticillium</i>
			<i>Ustilago</i>

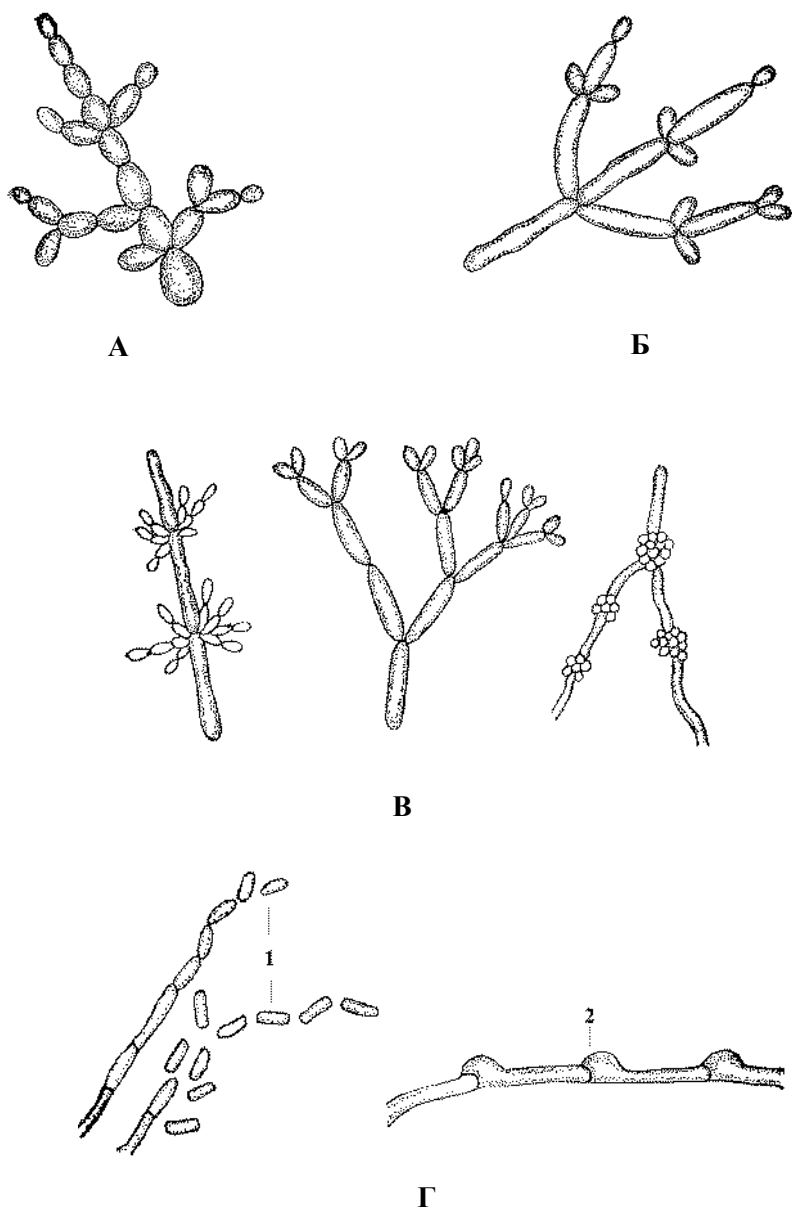


Рис. 261. Типы мицелия у дрожжей (по Квасникову, 1976): А – примитивный псевдомицелий; Б – дифференцированный псевдомицелий; В – истинный мицелий и артроспоры (1); Г – мицелий с пряжками (2)

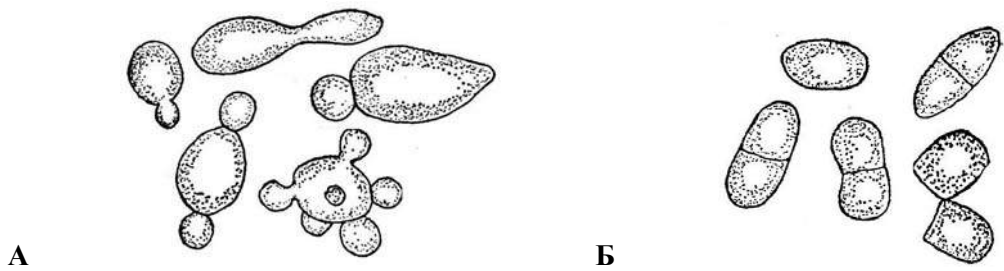


Рис. 262. Типы вегетативного размножения дрожжей: А – многостороннее почкование; Б – деление; В – биполярное и многополярное почкование

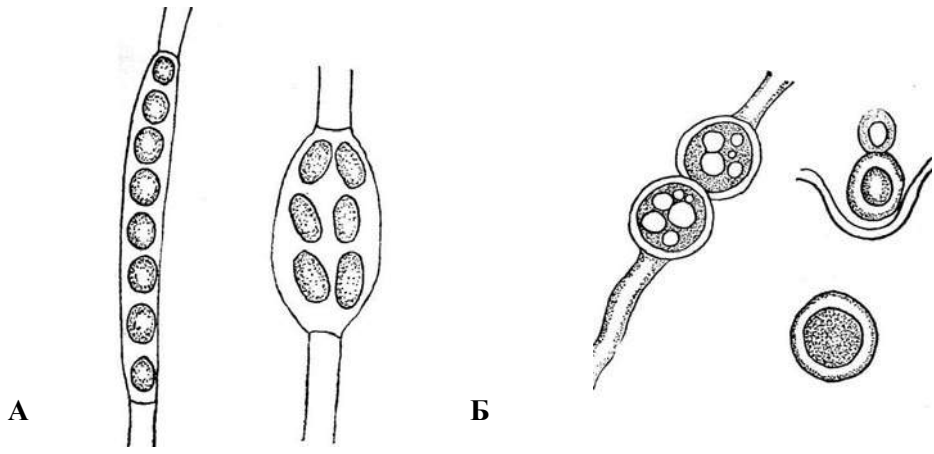
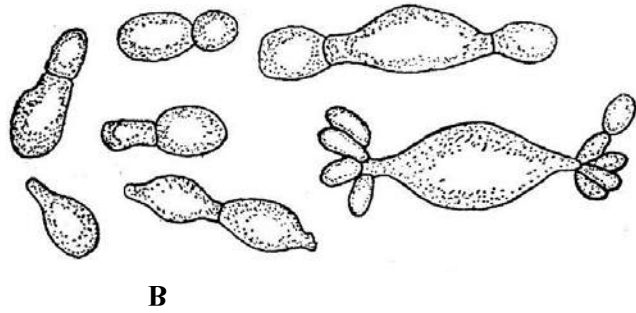


Рис. 263. Некоторые способы бесполого размножения дрожжей: А – споры; Б – хламидоспоры; В – баллистоспоры: симметричные (1) и асимметричные (2)

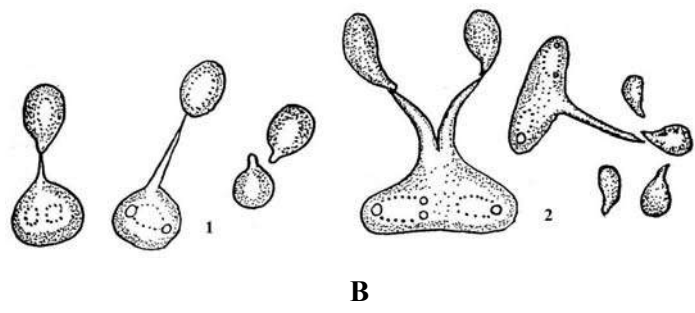


Таблица 37. Кисломолочные продукты и микроорганизмы, применяемые для их изготовления

Продукты	Микроорганизмы	Особенности
Ацидофилин	<i>Lactobacillus acidophilus</i> , <i>Lactobacillus bulgaricus</i> , <i>Streptococcus thermophilus</i>	Изготавливается из пастеризованного молока
Кефир	«Кефирные зерна» – конгломерат различных мезофильных микроорганизмов: <i>Lactobacillus lactis</i> , <i>L. bulgaricus</i> , <i>Saccharomyces spp.</i> ,	В зависимости от продолжительности срока созревания продукт содержит от 0,2 до 1,0% этанола
Кумыс	<i>Lactobacillus bulgaricus</i> , <i>L. leichmanii</i> , <i>Torula sp.</i>	Изготавливается из кобыльего молока. Продукт содержит от 2,0 до 2,5% этанола
Йогурт	<i>Streptococcus thermophilus</i> , <i>Lactobacillus bulgaricus</i> ,	Изготавливается из пастеризованного коровьего молока низкой жирности; в продукт добавляют стабилизаторы типа желатина
Масло кисло-сливочное	<i>Streptococcus lactis</i> , <i>Streptococcus lactis subsp. diacetylactis</i> , <i>S. cremoris</i>	Вырабатывается из пастеризованных сливок; в состав закваски входят ароматобразующие стрептококки
Бифидопродукты	<i>Bifidobacterium spp.</i> , а также <i>Lactobacillus bulgaricus</i>	Образуют ацетат и лактат; подавляют развитие гнилостной микрофлоры
Сыры	<i>Lactococcus spp.</i> , <i>Lactobacillus bulgaricus</i> . На поздних стадиях в зависимости от сорта – <i>Leuconostoc cremoris</i> , <i>Penicillium spp.</i> , <i>Brevibacterium spp.</i> , <i>Propionibacterium spp.</i> , <i>Lactobacillus casei</i>	На начальной стадии молоко подвергается действию сычужного фермента реннина
Ряженка	<i>Streptococcus lactis</i> (термофильная раса) <i>Lactobacillus bulgaricus</i>	Изготавливается из смеси молока и сливок
Просто-кваша	<i>Streptococcus lactis</i> , <i>S. cremoris</i> , <i>Streptococcus lactis subsp. diacetylactis</i>	Продукт содержит ароматобразующие мезофильные стрептококки
Творог	<i>Streptococcus lactis</i> , <i>S. cremoris</i> , <i>Streptococcus lactis subsp. diacetylactis</i>	Вырабатывается из пастеризованного молока с применением сычужного фермента

Таблица 38. Производственные процессы, основанные на использовании иммобилизованных клеток (по Нетрусову, 2009)

Процесс	Продукт или активность	Микроорганизмы
Производство антибиотиков	Пенициллин	<i>Penicillium chrysogenum</i>
	Бацитрацин	<i>Bacillus sp.</i>
	Цефалоспорины	<i>Streptomyces clavuligerus</i>
Производство аминокислот	L-аланин	<i>Corynebacterium dismutans</i>
	L-триптофан	<i>Escherichia coli</i>
	L-лизин	<i>Microbacterium ammoniaphila</i>
Производство ферментов	Кофермент А	<i>Brevibacterium ammoniagenes</i>
	Протеаза	<i>Streptomyces fradiae</i>
Производство витаминов	Пантотеновая кислота	<i>Escherichia coli</i>
Производство спирта	Этанол	<i>Saccharomyces cerevisiae</i>
Очистка окружающей среды	Расщепление паранитро-фенола	<i>Pseudomonas spp.</i>
	Расщепление фенола	<i>Candida tropicalis</i>
	Денитрификация	<i>Micrococcus spp.</i>
	Сорбция тяжелых металлов (уран, плутоний)	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>

Таблица 39. Соединения, получаемые с помощью микроорганизмов
(по Нетрусову, 2009)

Продукты	Микроорганизмы
Растворители	
Этанол	<i>Kluveromyces fragilis</i> , <i>Zygomonas mobilis</i> <i>Thermoanaerobacter sp.</i> <i>Saccharomyces cerevisiae</i> и др.
Ацетон, бутанол, изо-пропанол	<i>Clostridium acetobutylicum</i>
2,3-бутандиол	<i>Enterobacter</i> , <i>Serratia</i>
Газы	
Водород	Фототрофные бактерии
Метан	<i>Methanobacterium</i>
Органические кислоты	
Ацетат	<i>Acetobacter</i> , <i>Gluconobacter</i>
Цитрат	<i>Aspergillus niger</i>
Фумарат	<i>Rhizopus nigricans</i>
Глюконат	<i>Aspergillus niger</i>
Аминокислоты	
Глутамат, лизин	<i>Corynebacterium glutamicum</i>
Нуклеотиды	<i>Corynebacterium glutamicum</i>
Витамины	<i>Ashbya</i> , <i>Eremothecium</i> , <i>Blakeslea</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Propionibacterium</i> , <i>Saccharomyces</i>
Полимеры	
Декстран	<i>Klebsiella</i> , <i>Acetobacter</i> , <i>Leuconostoc</i>
Ксантан	<i>Xanthomonas campestris</i>
Пуллулан	<i>Aureobasidium pullulans</i>

Продукты	Микроорганизмы
Полимеры	
Альгинат	<i>Azotobacter vinelandii</i>
Полиэферы	<i>Pseudomonas oleovorans</i>
Циклодекстрины	<i>Thermoanaerobacter sp.</i>
Поли-β-гидроксибутират	<i>Azotobacter sp., Alcaligenes eutrophus</i>
Ферменты	
Амилазы, протеазы	<i>Aspergillus, Bacillus, Mucor, Trichoderma</i>
Пектиназы	<i>Erwinia</i>
Липазы	<i>Дрожжи, Rhizopus sp.</i>
Оксидазы: Глюкооксидаза Глутаматоксидаза Лактатоксидаза	<i>Penicillium sp.</i> <i>Streptomyces sp.</i> <i>Geothrichum sp.</i>
Стимуляторы роста	
Гиббереллины	<i>Gibberella sp.</i>
Алкалоиды	<i>Claviceps purpurea</i>
Стероиды	<i>Rhizopus, Arthrobacter, Mycobacterium</i>
Гормоны (инсулин, соматостатин и др.)	<i>Escherichia coli, Saccharomyces cerevisiae, Bacillus subtilis, Pseudomonas putida, Pichia pinus</i> и другие рекомбинантные штаммы
Биопестициды	<i>Bacillus subtilis, B. thuringiensis, Pseudomonas sp., Trichoderma</i> и др.
Другие соединения	
Акриламид	<i>Rhodococcus rhodochrous</i>

Таблица 40. Активаторы системы компонента

Путь активации	Классы Ig	Микроорганизмы			Другие
		Вирусы	Бактерии	Другие	
Классический	ИК с IgM, IgG1, IgG2 или IgG3	Ретровирусы, в т.ч. ВИЧ, вирус везикулярного стоматита	Микоплазмы		Полианионы, PO ₄ ³⁻ (ДНК, липид А, кардиолипин), SO ₄ ²⁻ (декстрансульфат, гепарин, хондроитинсульфат)
Лектиновый		ВИЧ и др. ретровирусы	Многие Gr ⁺ и Gr ⁻ бактерии		Структуры с концевыми маннозными группами
Альтернативный	ИК с IgG, IgA или IgE	Клетки, инфицированные некоторыми вирусами (например, Эпштейна-Барр)	Многие Gr ⁺ и Gr ⁻ бактерии	Трипаносомы, лейшмании, многие грибы	Декстрансульфат, эритроциты гетерологичные, сложные углеводы (например, зимозан)

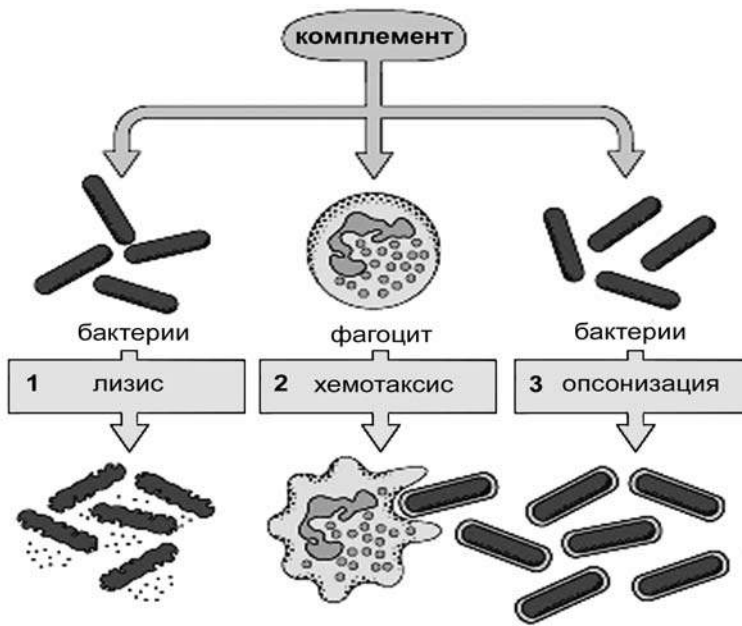


Рис. 264. Функции комплемента (по Мейл и соавт., 2007)

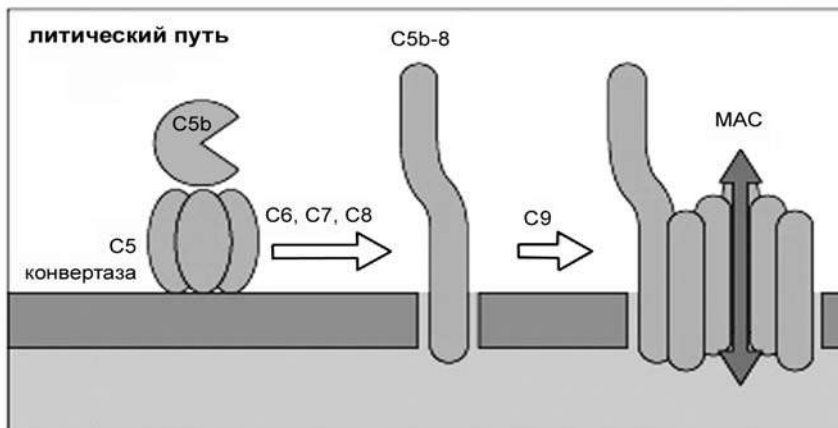


Рис. 265. Формирование мембраноатакующего комплекса (MAC) с участием системы комплемента (по Мейл и соавт., 2007)

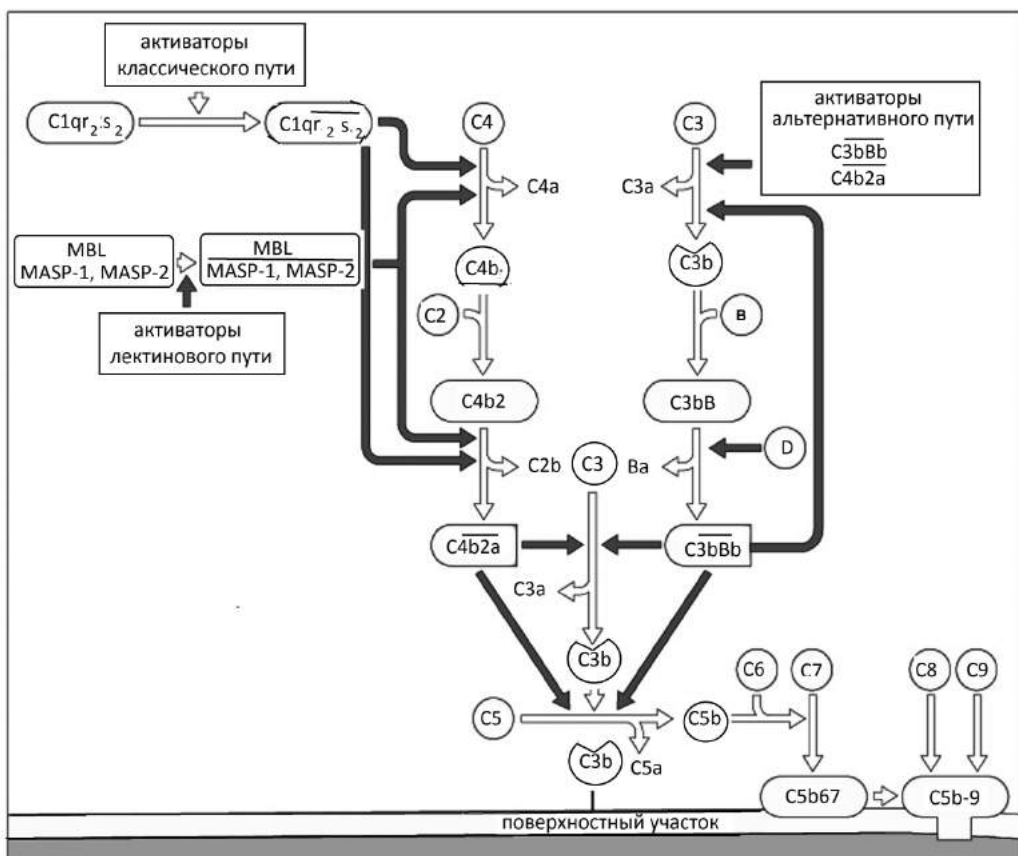


Рис. 266. Пути активации системы комплемента (по Мейл и соавт., 2007)



Рис. 267. Схема строения иммуноглобулина G (IgG)

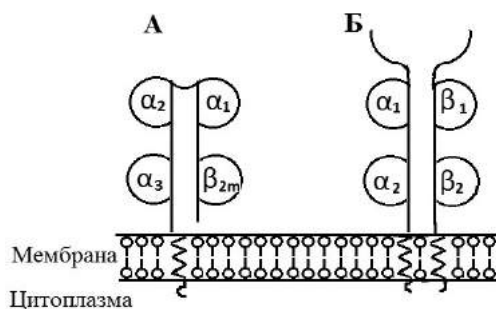


Рис. 268. Структура молекул МНС I класса (А) и МНС II класса (Б)

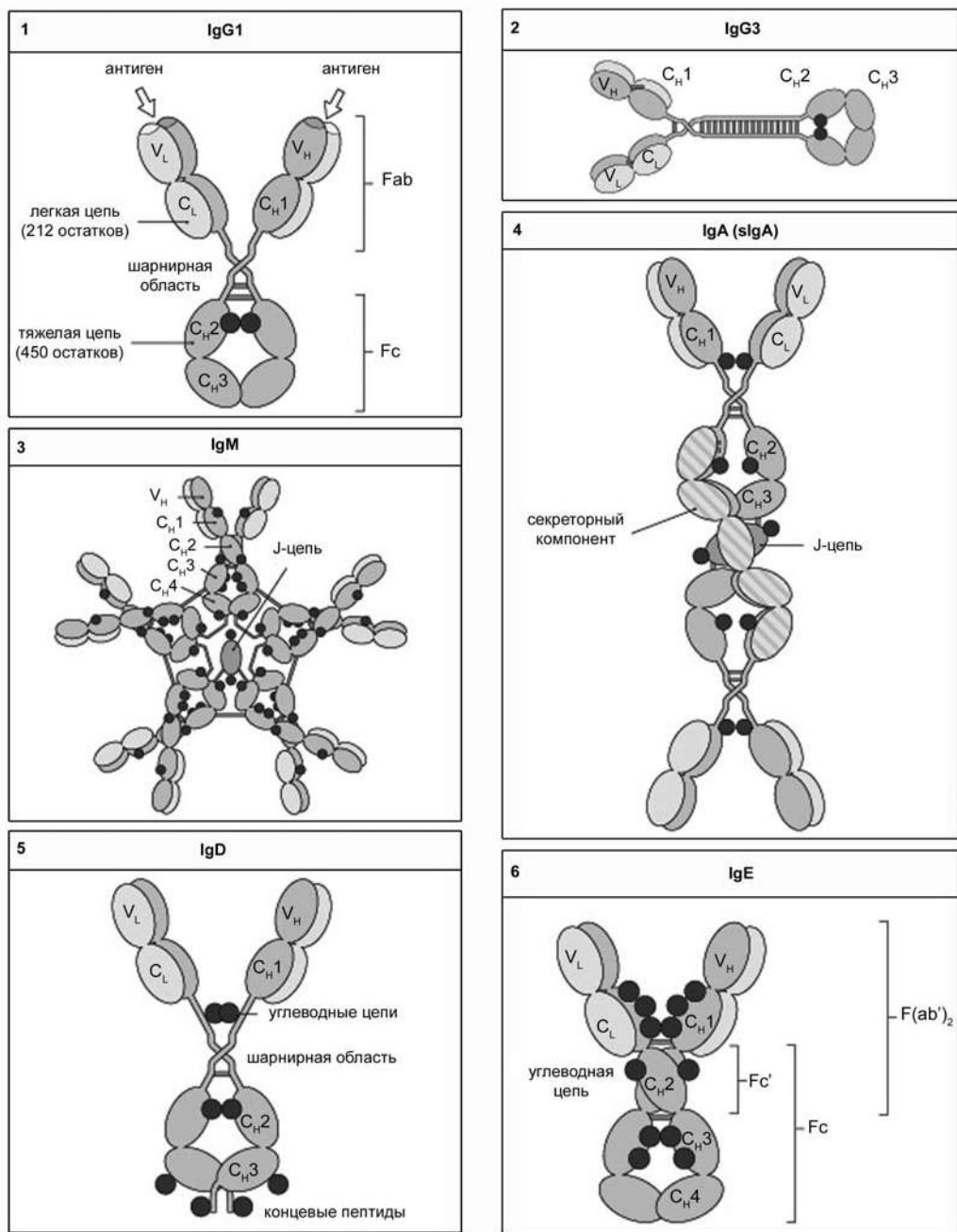


Рис. 269. Структура иммуноглобулинов человека (по Мейл и соавт., 2007)

Таблица 41. Основные физико-химические свойства иммуноглобулинов человека

Свойства	Иммуноглобулины									
	IgG1	IgG2	IgG3	IgG4	IgM	IgA1	IgA2	sIgA	IgD	IgE
Н-цепь	γ_1	γ_2	γ_3	γ_4	μ	α_1	α_2	α_1, α_2	δ	ϵ
L-цепь	к/λ	к/λ	к/λ	к/λ	к/λ	к/λ	к/λ	к/λ	к/λ	к/λ
Дополнительные структуры	–	–	–	–	j-цепь	–	–	j-цепь, секреторный компонент		
Константа седиментации	7s	7s	7s	7s	19s	7s	7s	11s	7s	8s
Количество мономеров	1	1	1	1	5	1	1	2	1	1
Молекулярная масса, кДа	146	146	170	146	970	160	160	385	184	188
Содержание углеводов, %	2-3	2-3	2-3	2-3	12	7-11	7-11	7-11	9-14	12
Концентрация в сыворотке, мг/мл	9,0	3,0	1,0	0,5	1,5	3,0	0,5	0,05	0,03	0,00005
Выполняемые функции	Вторичный ИО, активация компонента по классическому пути, иммунитет новорожденных, связывание Fc-цепей лейкоцитов			Первичный ИО, активация компонента по классическому пути, иммунитет новорожденных, связывание Fc-цепей лейкоцитов		Вторичный ИО, местный иммунитет, активация компонента по альтернативному пути, связывание Fc-цепей лейкоцитов		Рецептор В-клеток		Иммунитет против гельминтов, участие в аллергических реакциях

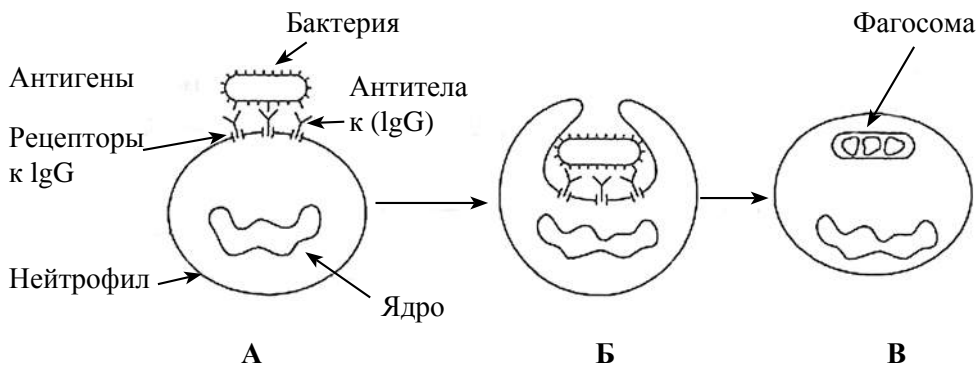


Рис. 270. Фагоцитоз комплекса антиген-антитело нейтрофилом: А – взаимодействие бактерии, покрытой IgG, с рецепторами нейтрофилов; Б – поглощение бактерии нейтрофилом; В – переваривание бактерии внутри фагосомы нейтрофила

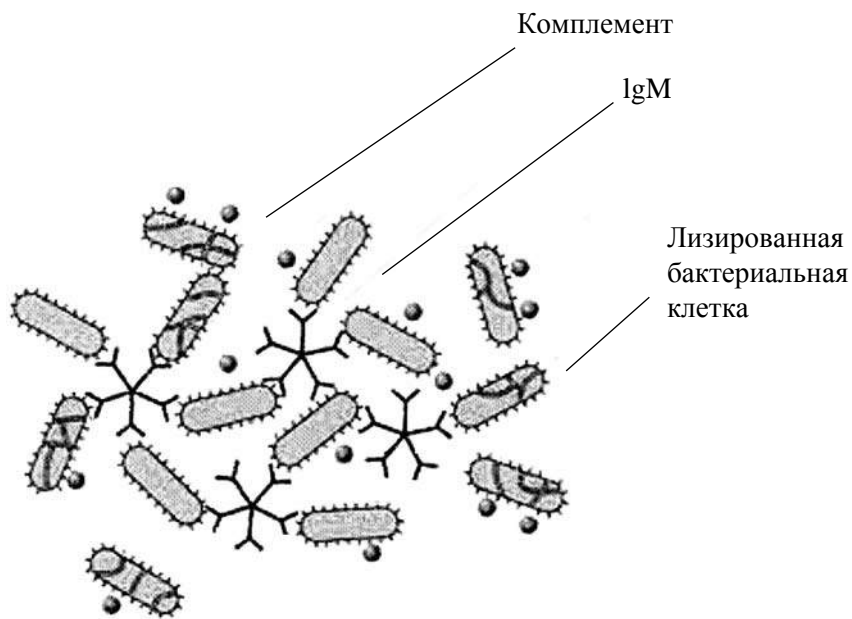


Рис. 271. Модель опсонизации бактерий с участием IgM

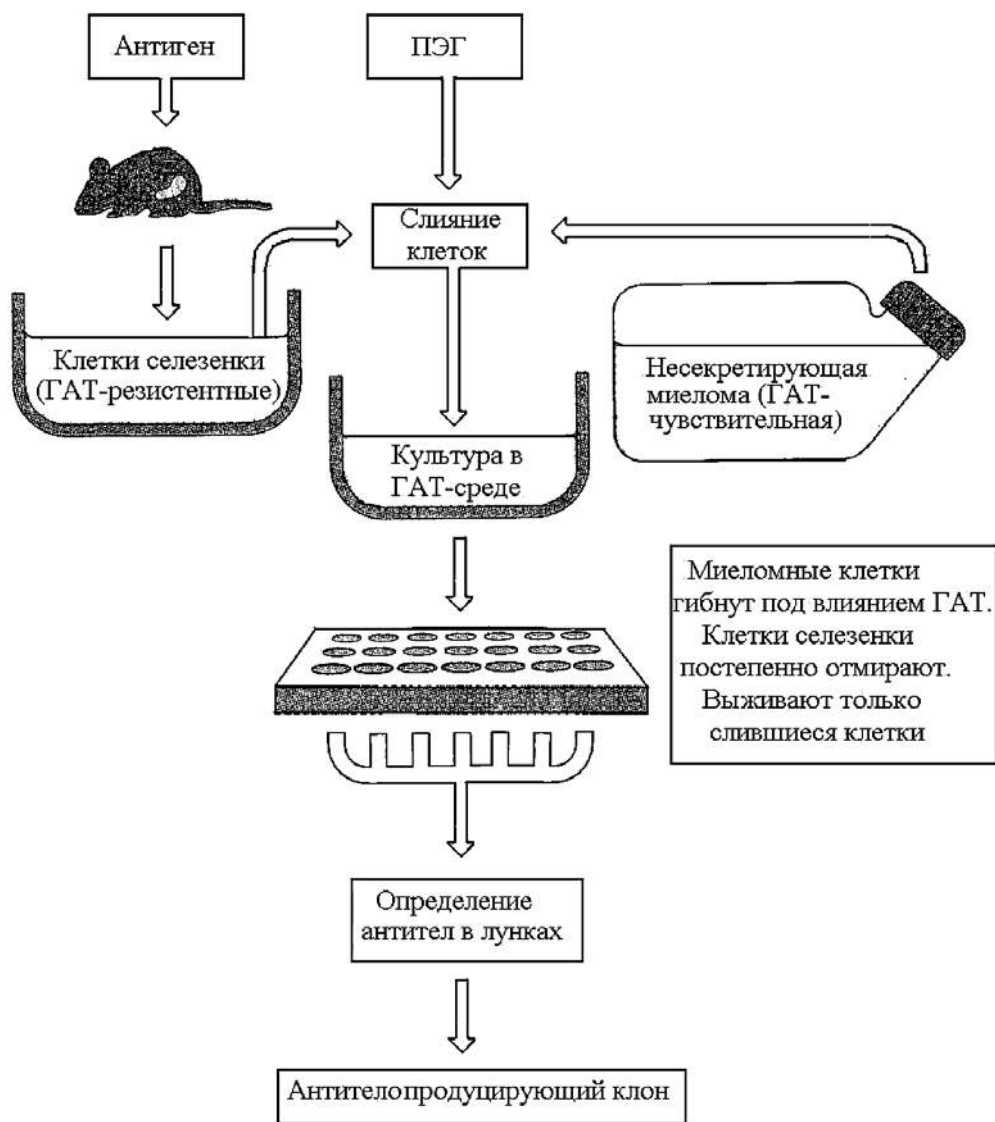


Рис. 272. Получение моноклональных антител (ПЭГ – полиэтиленгликоль; ГАТ – гипоксантин, аминоптерин, тимидин)

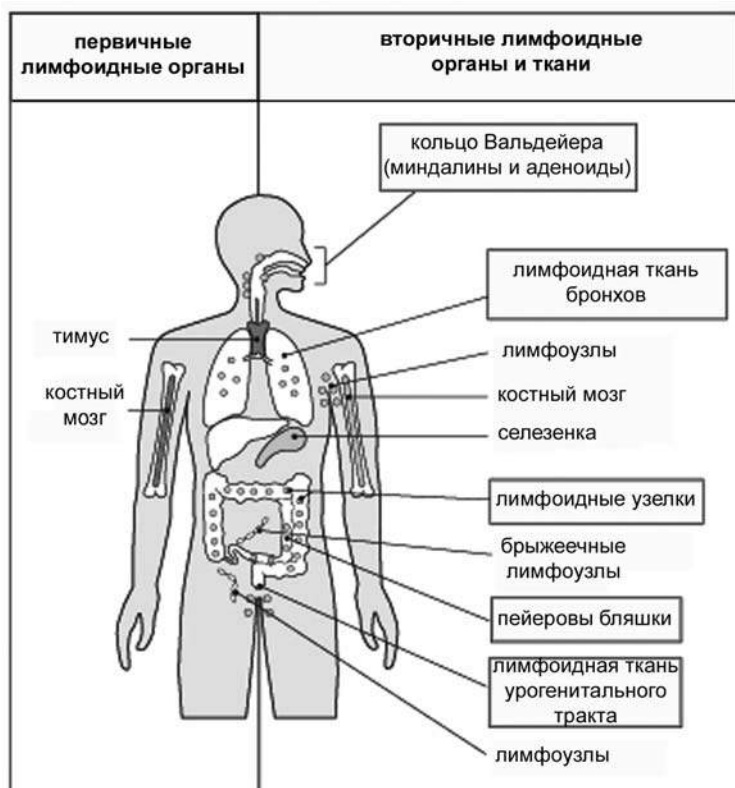
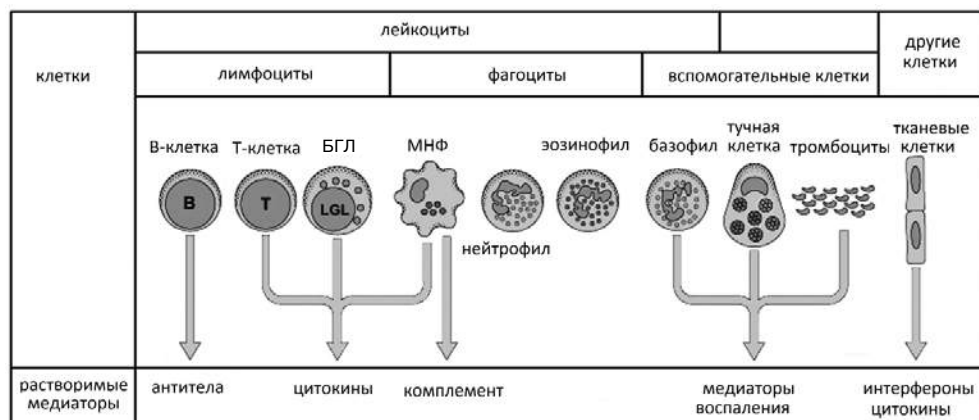


Рис. 272. Основные лимфоидные органы и ткани (по Мейл и соавт., 2007)



БГЛ – большой гранулярный лимфоцит; МНФ – мононуклеарный фагоцит

Рис. 274. Клетки и медиаторы иммунной системы (по Мейл и соавт., 2007)

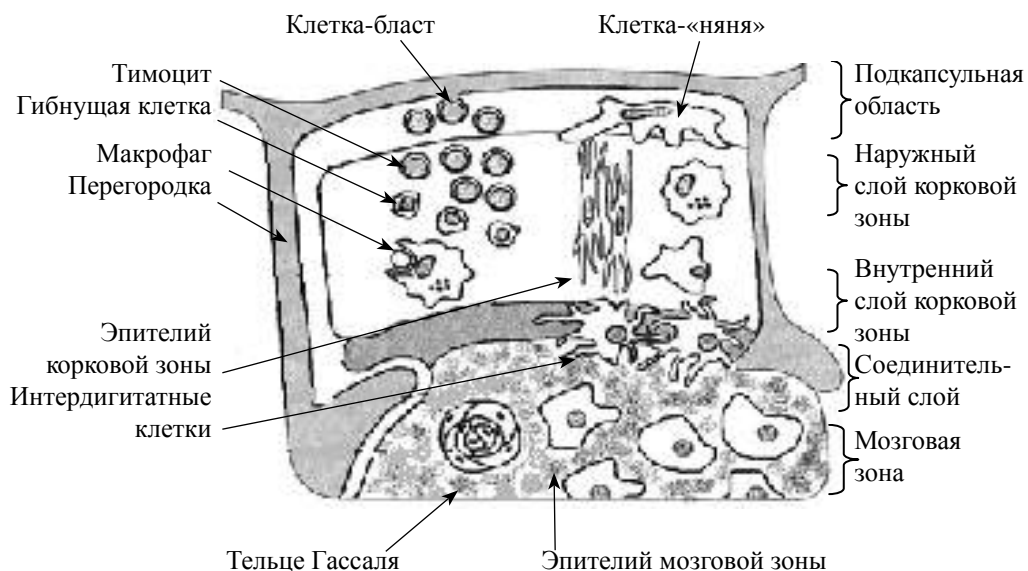


Рис. 275. Гистологическое строение тимуса (по Мейл, 2007)

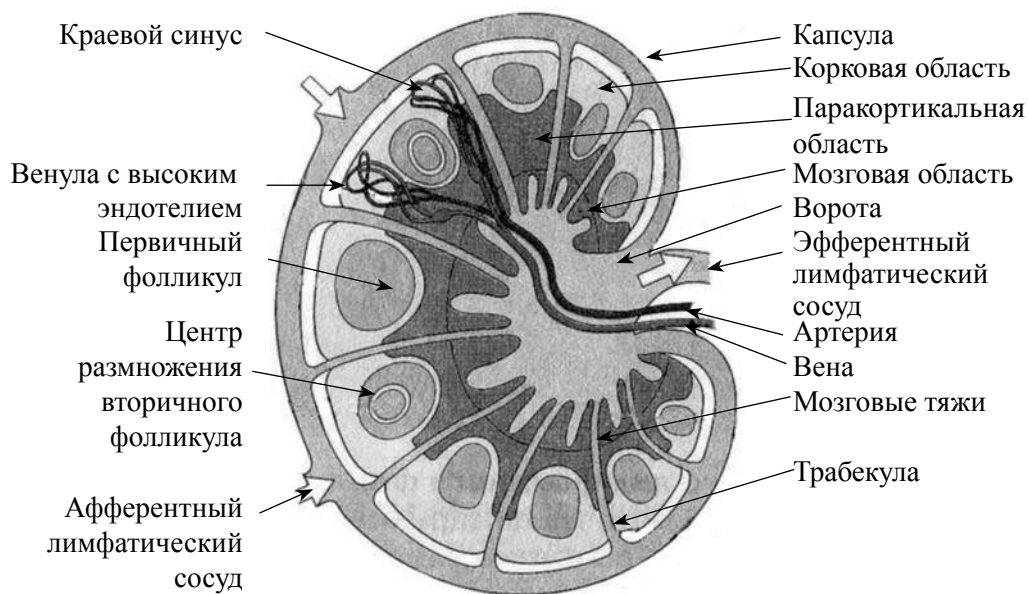


Рис. 276. Схема строения лимфатического узла (по Мейл, 2007)

Таблица 42. Основные маркеры лимфоцитов и макрофагов

Антиген	Лиганд	Клетки, несущие антиген	Функции антигена
Маркеры Т-лимфоцитов			
CD1		Т-лимфоциты коры тимуса	Связан с β -2-микроглобулином, участвует в презентации антигена незрелым Т-лимфоцитам
CD2	LFA-3	Т- лимфоциты НК-клетки	Рецептор к эритроцитам барана, участвует в активации Т-клеток
CD3		Т-лимфоциты	Связан с антигенраспознающим рецептором Т-лимфоцитов, участвует в их активации
CD4	МНС II	Т-лимфоциты Моноциты	Присутствует на Т-хелперах, обеспечивает их взаимодействие с макрофагами
CD5	CD72	Т-лимфоциты В-лимфоциты	Присутствует на зрелых Т-лимфоцитах и незначительной части В-лимфоцитов, появляется на В-лимфоцитах при хроническом лимфолейкозе
CD7		Т-лимфоциты	Присутствует на костномозговых предшественниках Т-лимфоцитов и зрелых Т-лимфоцитах
CD8	МНС I	Т-лимфоциты НК-клетки	Присутствует на Т-киллерах, обеспечивает их взаимодействие с клетками-мишенями
CD25	ИЛ-2	Т-лимфоциты В-лимфоциты НК-клетки, Моноциты	Альфа-цепь рецептора к ИЛ-2 (p55), маркер активированных Т- и В-лимфоцитов
CD28	CD80	Т-лимфоциты	Участвует в активации Т-лимфоцитов
CD29	Фибронектин	Т-лимфоциты	Обеспечивает адгезию к внеклеточному матриксу
CD38		Т-лимфоциты В-лимфоциты	Присутствует на Т-лимфоцитах коры тимуса, активированных Т-лимфоцитах, незрелых В-клетках, плазмочитах, участвует в регуляции функций В-лимфоцитов
CD43	ICAM-1	Т-лимфоциты В-лимфоциты Гранулоциты Моноциты	Участвует в активации Т-лимфоцитов

Антиген	Лиганд	Клетки, несущие антиген	Функции антигена
CD45		Лейкоциты	Участвует в активации лимфоцитов, внутриклеточная часть рецептора является тирозинкиназой
CD45RA		Лейкоциты	Маркер наивных CD4-клеток
CD45RO		Т-лимфоциты В-лимфоциты Гранулоциты Моноциты	Маркер клеток памяти (CD4-клеток)
CD71	Трансферрин	Т-лимфоциты Моноциты	Рецептор трансферрина, маркер активированных Т-лимфоцитов
Маркеры В-лимфоцитов			
Поверхностные Ig	Антиген	В-лимфоциты	Присутствуют только на зрелых В-лимфоцитах
CD10		В-лимфоциты	Присутствует на незрелых В-лимфоцитах, появляется при остром лимфолейкозе
CD19		В-лимфоциты	Присутствует на пре-В-клетках и всех зрелых В-лимфоцитах, участвует в активации В-лимфоцитов
CD20		В-лимфоциты	Присутствует на всех В-лимфоцитах
CD21	C3d, CD23	В-лимфоциты	Рецептор к комплементу и вирусу Эпштейна-Барр
CD23	IgE	В-лимфоциты Т-лимфоциты Моноциты Эозинофилы	Низкоаффинный рецептор к Fc-фрагменту IgE
CD32	IgG	В-лимфоциты Гранулоциты	Низкоаффинный рецептор к Fc-фрагменту IgG
CD40	gp39	В-лимфоциты	Стимулирует пролиферацию В-лимфоцитов, по строению сходен с CD27 и рецептором ФНО
CD72	CD5	В-лимфоциты	Появляется на предшественниках В-лимфоцитов, участвует в их дифференцировке
HLA-DR	Антиген, CD4	В-лимфоциты Т-лимфоциты Моноциты	МНС II, участвует в презентации антигена Т-хелперам и их активации, маркер активированных Т-лимфоцитов
Маркеры моноцитов и макрофагов			
CD11a	ICAM-1	Лейкоциты	Альфа-цепь LFA-1, участвует в межклеточной адгезии

Антиген	Лиганд	Клетки, несущие антиген	Функции антигена
CD11b	C3bi, фибронектин	Моноциты Гранулоциты НК-клетки	Альфа-цепь CR3, участвует в межклеточной адгезии
CD11c	C3bi	Моноциты Гранулоциты В-лимфоциты НК-клетки	Альфа-цепь CR4, участвует в межклеточной адгезии
CD18		Лейкоциты	Бета-цепь рецепторов CD11a/CD18, GD11b/CD18, CD11c/CD18, участвует в межклеточной адгезии
Маркеры НК-клеток			
CD 16	Fc-фрагмент IgG	НК-клетки Моноциты Гранулоциты	Низкоаффинный рецептор IgG
CD56		НК-клетки Т-лимфоциты	Присутствует на части Т-лимфоцитов, участвует в межклеточной адгезии
CD57		НК-клетки Т-лимфоциты	Присутствует на части лимфоцитов CD8, их число при некоторых вирусных инфекциях увеличивается

Таблица 43. Типы молекул на поверхности В-лимфоцитов

Молекулы	Функции
Антигенраспознающий рецептор иммуноглобулиновой природы	Распознавание и связывание антигена
Адгезионные молекулы	Адгезия лимфоцитов к эндотелиальным клеткам, к элементам внеклеточного матрикса
Костимулирующие молекулы	Участие в активации В-лимфоцитов после взаимодействия с антигеном
Рецепторы иммуноглобулинов	Связывание иммунных комплексов
Рецепторы компонентов комплемента	Участие в связывании иммунных комплексов
Рецепторы цитокинов	Связывают цитокины
Молекулы главного комплекса гистосовместимости	Участие в презентации антигенов

Таблица 44. Основные группы цитокинов и их характеристика (по Мейл, 2007)

Цитокин	Источник в иммунной системе	Другие клетки	Основные мишени	Основное действие
Интерлейкины				
ИЛ-1α ИЛ-1β	Макрофаги, БГЛ, В-клетки	Эндотелий, астроциты, фибробласты и др.	Т- и В-клетки, макрофаги, эндотелий, тканевые клетки	Активирует лимфоциты, стимулирует макрофаги; усиление адгезии лейкоцитов к эндотелию, лихорадка, белков острой фазы
ИЛ-2	Т-клетки		Т-клетки	Пролиферация и дифференцировка Т-клеток, активация ЦТЛ и макрофагов
ИЛ-3	Т-клетки	Стволовые клетки		Мультилинейный КСФ
ИЛ-4	Т-клетки		Дифференцировка В-клеток	Фактор роста В-клеток, селекция изотипа IgE, IgG ₁
ИЛ-5	Т-клетки		В-клетки	Рост и дифференцировка В-клеток, IgA селекция
ИЛ-6	Т-клетки, В-клетки	Фибробласты, макрофаги	В-клетки, гепатоциты	Дифференцировка В-клеток, индукция белков острой фазы
ИЛ-7		Стромальные клетки костного мозга	пре-В-клетки, Т-клетки	Пролиферация В- и Т- клеток
ИЛ-8	Моноциты	Фибробласты	Нейтрофилы, базофилы, кератиноциты	Хемотаксис, ангиогенез, освобождение супероксида, гранул
ИЛ-9	Т-клетки			Повышение выживаемости Т-клеток, активация тучных клеток, синергизм с эритропоэтином

ИЛ-10	Т-клетки	ТН1 -клетки	ТН1 -клетки	Гемопозитические стволовые клетки, остеокласты	Подавление синтеза цитокинов
ИЛ-11	Т-клетки	Стромальные клетки костного мозга, фибробласты	Стромальные клетки костного мозга, фибробласты	Гемопозитические стволовые клетки, остеокласты	Образование остеокластов, КСФ, увеличение количества тромбоцитов, подавление выработки противовоспалительных цитокинов
ИЛ-12		Моноциты	Моноциты	Т-клетки	Индукция Тн1-клеток
ИЛ-13	Активиро- ванные Т-клетки			Моноциты, В-клетки	Рост и дифференцировка В-клеток, подавление выработки противовоспалительных цитокинов
ИЛ-14	Т-клетки				Стимуляция пролиферации В-клеток, подавление секреции Ig
ИЛ-15	Моноциты	Эпителий, мышцы	Эпителий, мышцы	Т-клетки, активированные В-клетки	Пролиферация
ИЛ-16	Эозинофилы, СД8-Т- клетки			СД4-Т-клетки	Хемоаттракция СД4-Т-клеток
ИЛ-17	СД4-Т- клетки			Эпителий, фибробласты, эндотелий	Освобождение ИЛ-6, ИЛ-8, Г-КСФ, повышение адгезинов, стимуляция фибробластов для поддержания СД34 родоначальных клеток
ИЛ-18	Макрофаги	Гепатоциты, кератиноциты	Гепатоциты, кератиноциты	Мононуклеары периферической крови, кофактор в индукции Тн1- клеток	Индукция выработки ИНФу, повышение активности НК-клеток

Цитокин	Источник в иммунной системе	Другие клетки	Основные мишени	Основное действие
ИЛ-21	Т-клетки, тучные клетки		Т-клетки, В-клетки, тучные клетки, эозинофилы, гепатоциты	Индукция реактантов острой фазы
ИЛ-22	Активированные Т-клетки		Тн2-клетки	Подавление выработки ИЛ-4
Факторы некроза опухолей				
ФНОα	Макрофаги, тучные клетки, лимфоциты		Макрофаги, гранулоциты	Активирует макрофаги, гранулоциты и цитотоксические клетки, адгезию лейкоцитов к эндотелию, усиливает какексию, лихорадку, индуцирует белок острой фазы, стимулирует ангиогенез, повышает выработку МНС I
ФНОβ	Лимфоциты			Действует как ФНО α
ИНФα	Лейкоциты	Эпителий, фибробласты	Тканевые клетки	Индукция МНС I, противовирусное действие, стимуляция НК-клеток, антипролиферативное действие, стимулирует выработку ИЛ-12 и Тн1-клеток

ИНФб	Фибробласты, эпителий		Тканевые клетки, лейкоциты	Индукция МНС I, прогеновирусное и антипролиферативное действие
ИНФу	Т-клетки, НК-клетки	Эпителий, фибробласты	Лейкоциты, тканевые клетки, ТН1-клетки	Индукция МНС I и МНС II, активация макрофагов, увеличение адгезии лимфоцитов к эндотелию, синтеза цитокинов макрофагами, анти-вирусного и антипролиферативного действия
Колонистимулирующие факторы				
М-КСФ	Моноциты	Эндотелий, фибробласты		Усиление пролиферации предшественников макрофагов
Г-КСФ	Макрофаги	Фибробласты	Стволовые клетки	Стимуляция деления и дифференцировки
ГМ-КСФ	Т-клетки, макрофаги	Эндотелий, фибробласты		Активация пролиферации предшественников гранулоцитов и макрофагов
МИФ	Т-клетки, макрофаги		Макрофаги	Подавление миграции макрофагов, активация макрофагов, усиление активации Т-клеток

Таблица 45. Некоторые иммуностимуляторы, разрешенные к применению в России и за рубежом

Наименование	Происхождение	Механизм действия	Клиническое применение
Экзогенные иммуномодуляторы			
<i>Препараты микробного происхождения</i>			
Пирогенал	Липополисахаридный комплекс <i>Ps.aeruginosa</i>	Активация образования интерферона	Хронические инфекции, псориаз, дерматозы
Продигиозан	Липополисахаридный комплекс <i>B.prodigiosum</i>	Активация образования интерферона	Хронические инфекции, незаживающие раны
Рибомунил	Рибосомы <i>Kl.pneumoniae Str.ruogenes, H.influenzae</i> , пептидогликан <i>Str.pneumoniae</i>	Усиление фагоцитарной активности макрофагов и полинуклеаров. Стимуляция функции Т- и В-лимфоцитов, продукции сывороточных и секреторных IgA, ИЛ-1, ИНФ α	Хронические неспецифические заболевания дыхательных путей
Паспат	Лизаты микробов: <i>S.aureus, S.epidermidis, Str.ruogenes, Str.viridans, Str.pneumoniae, N.catarrhalis, Candida albicans</i>	Активация факторов неспецифической защиты	Бронхиальная астма, астматический бронхит, аллергические ЛОР-заболевания
БЦЖ (США, Европа)	Живые микобактерии (<i>Mycobacterium bovis</i> штамм RIVM)	Увеличение уровня гранулоцитов, моноцитов/ макрофагов, Т-лимфоцитов, возрастание продукции ИЛ-1, ИЛ-2 и ИЛ-6, фактора некроза опухоли	Рак мочевого пузыря
Пицибанил (Япония)	Экстракт <i>Str.ruogenes</i>		Рак желудка, лимфангиома головы и шеи

Крестин (Япония)	Грибковый полисахарид		Рак желудка
Лентинан (Япония)	Грибковый полисахарид		Рак желудка
Биостин (Европа)	Экстракт <i>Kl.pneumoniae</i>		Хронические и рецидивирующие инфекции
ИРС-19	Лизат возбудителей инфекций верхних дыхательных путей (<i>Str.pneumoniae</i> типы I,II,III,V,VIII,XII, <i>S. aureus</i> , <i>H.influenzae</i> , <i>Kl.pneumoniae</i> , <i>Moraxella catarrhalis</i> , <i>Neisseria subflava</i> , <i>N.perflava</i> , <i>Acinetobacter calcoaceticus</i> , <i>St. pyogenes</i> гр.А, <i>St. dysgalactiae</i> гр.С, <i>Streptococcus</i> гр.Г, <i>Enterococcus faecalis</i> , <i>E. faecium</i>)	Стимуляция фагоцитоза, местной продукции лизоцима, синтеза IgA	Острые и хронические инфекции верхних дыхательных путей и ЛОР-органов
<i>Препараты растительного происхождения</i>			
Иммунал	Препарат эхиноцеи	Стимуляция фагоцитоза, НК-клеток, продукции интерферонов	Грипп, герпес, ОРВИ
Тонзилгон	Корень алтея, цветки ромашки, трава тысячелистника, кора дуба и др.	Стимуляция фагоцитоза	Острые и хронические бактериальные инфекции

Наименование	Происхождение	Механизм действия	Клиническое применение
Эндogenousные иммуномодуляторы			
<i>Иммунорегуляторные пептиды тимусного происхождения</i>			
Тактивин	Полипептиды из вилочковой железы крупного рогатого скота	Герпес, гелатиты В и С, ОРВИ	Заболевания с поражением Т-системы иммунитета, некоторые аутоиммунные и лимфопролиферативные заболевания
Тималин			
Тимопгин			
Тимактид			
Тимостимулин			
Вилозен			
<i>Иммунорегуляторные пептиды костномозгового происхождения</i>			
Миелопид	Пептиды, синтезируемые клетками костного мозга		Заболевания с поражением В-системы иммунитета
<i>Пептидные регуляторы с иммуномодулирующими свойствами (цитомедины)</i>			
Берлопентин (Европа)	Полипептид, полученный из клеток селезенки		Иммунологическая недостаточность при ВИЧ-инфекции и СПИДЕ
Спленин	То же	Стимуляция клеточного иммунитета за счет повышения Т-супрессоров; ликвидация дисфункции В-системы иммунитета (регулирует количество В-лимфоцитов, иммуноглобулинов), повышение уровня факторов неспецифической защиты	То же

Эпиталамин	Пептид из клеток эпифиза крупного рогатого скота	Оказывает прямое ингибирующее действие на гипоталамус и функции гипофиза, что обуславливает ингибирующее влияние на нейроэндокринную систему	Эндокринные нарушения, воздействие стрессорных факторов
Простатиглен	Пептид из клеток предстательной железы	Ингибирует преобразование тестостерона в дегидротестостерон, что снижает активность пролиферации клеток и предотвращает развитие аденомы предстательной железы	Хронический простатит, осложнения после операции на предстательной железе
<i>Цитокины</i>			
Лейкомакс	Гранулоцитарно-макрофагальный колониестимулирующий фактор	Стимулирует пролиферацию и дифференцировку предшественников кровяных клеток. Стимулирует рост гранулоцитов, моноцитов/макрофагов, Т-лимфоцитов, не влияя на рост В-лимфоцитов	Лейкопения
Реаферон	Рекомбинантный α -интерферон человека (идентичен лейкоцитарному ИНФ α -2a)	Ингибирует репликацию вирусов в инфицированных клетках. Повышает фагоцитарную активность макрофагов и усиливает специфическое цитотоксическое действие лимфоцитов на клетки-мишени	Вирусные инфекции, опухоли
Интерферон	Лейкоцитарный ИНФ из донорской крови человека	Смесь белков, продуцируемых лейкоцитами при воздействии на них вирусов	Те же

Наименование	Происхождение	Механизм действия	Клиническое применение
Лейкинферон	Смесь различных подтипов натурального ИНФа из лейкоцитов крови человека	Предотвращает проникновение вируса, репликацию вирусной РНК и синтез белков вируса. Стимулирует активность макрофагов и НК-клеток. Обладает антипролиферативной активностью	Вирусные инфекции, некоторые опухоли (саркома Капоши, хронический миелолейкоз, множественная миелома и др.)
Виферон	Рекомбинантный ИНФа-2а	Регуляция экспрессии МНС-молекул и чувствительности к цитокинам. Подавление синтеза белков вирусной оболочки и матричной вирусной РНК	Вирусные инфекции, аутоиммунные заболевания, эндомигриоз
Бетаферон	Рекомбинантный ИНФ-β-1б	Ингибирует репликацию вирусов. Механизмы действия ИНФ-β-1б при рассеянном склерозе окончательно не установлены	Рассеянный склероз
Беталейкин	Рекомбинантный ИНФ-1β	Увеличение функциональной активности нейтрофилов и лимфоцитов. Индукция дифференцировки предшественников иммунокомпетентных клеток, усиление пролиферации лимфоцитов, активации продукции цитокинов и увеличения антигенообразования	Лейкопения

Ридостин			Индуктор интерферонов	
Ронколейкин	Рекомбинантный ИЛ-2		Стимуляция противоопухолевого иммунитета, иммунодефициты	
<i>Иммуноглобулины</i>				
Иммуноглобулин нормальный			Опсонизирует микроорганизмы, нейтрализует токсины, восполняет недостающие IgG	Иммунодефициты, тяжелые бактериальные и вирусные инфекции
Пентаглобин	Обогащенный IgM и IgA		Обеспечение противоинфекционного иммунитета, восстановление уровня IgM и IgA	Терапия бактериальных инфекций, иммунодефицитов
Октагам	IgG человеческого с широким спектром специфических антител против многих патогенных микроорганизмов		Обеспечение противоинфекционного иммунитета, восстановление уровня IgG	Синдромы первичного иммунодефицита, миеломная болезнь, хронический лимфолейкоз, рецидивирующие инфекции у детей с врожденной ВИЧ-инфекцией, иммуномодулирующая терапия
<i>Синтетические иммуномодуляторы</i>				
Левамизол	2,3,5,6-тетро-6-фенил-имидазо-(2,1-β)-тиазола гидрохлорид		Стимуляция Т-, В-, НК-клеток, макрофагов	Иммунодефициты, аутоиммунные процессы, опухоли, гепатит В, герпес, ВИЧ-инфекция

Наименование	Происхождение	Механизм действия	Клиническое применение
Полудан	Полиаденилуридилова кислота		Вирусные заболевания глаз
Изопринозин	Изопринозин пранобекс	Стимуляция макрофагов, продукции цитокинов	Заболевания с поражением клеточного звена иммунитета
Тимоген	Дипептид глутамил-триптофан	Стимуляция выработки интерферонов	Заболевания с поражением клеточного звена иммунитета
Ликопид	Глюкозаминил-мурамид-дипептид	Стимуляция фагоцитоза, Т- и В-клеток, продукции цитокинов	Острые и хронические гнойно-воспалительные процессы, заболевания легких
Полиоксидоний	Сополимер N-окиси-1,4 этиленпиперазина и (N-карбоксиитил)-1,4-этилен-пиперазиний бромид	Стимуляция фагоцитоза, НК-клеток, продукции цитокинов, антиоксидантной активности	Грипп, ОРВИ, ВИЧ-инфекция, герпес, гепатиты В, С, Д
Имунофан	Гексапептид аргинил-альфа-аспартил-лизил-валил-тирозил-аргинин	Стимуляция фагоцитоза, НК-клеток, продукции цитокинов, инaktivация свободнорадикальных и перекисных соединений	Грипп, ОРВИ, ВИЧ-инфекция, герпес, гепатиты В, С, Д, папилломавирусная инфекция

Таблица 46. **Виды инфекционного процесса** (по Лобзину, 2007)

Возбудитель	Фаза инфекционного процесса (ИП)	Клиника	Фаза болезни	Исход болезни
Контаминация	Отсутствует	нет	Инкубация	а) Транзиторное носительство б) Переход в следующую фазу
Адгезия	Начало ИП	нет	Инкубация	Доклиническая фаза
Местный процесс	Динамика ИП	+	Начало острой клиники	а) Основное проявление болезни б) Фаза болезни
Генерализация инфекции	Максимальная выраженность ИП	+++	Разгар острой клиники	а) Угасание болезни б) Летальный исход
Саногенез	Угасание ИП	+	Угасание болезни	а) Выздоровление б) Формирование хронического процесса
Персистенция	Торпидно-обостряющееся течение ИП	+	Субклиническое или клинически выраженное течение с периодами ремиссии	а) Выздоровление б) Формирование хронического процесса в) Летальный исход

Таблица 47. **Международная классификация инфекционных болезней**

Группа	Нозологические формы
Кишечные инфекции (A00 –A09)	A00 Холера A01 Тиф и паратиф A02 Другие сальмонеллезы A03 Шигеллез A04 Др.бактериальные кишечные инфекции A05 Амебиаз A06 Др. протозойные кишечные инфекции A08 Вирусные и другие уточненные инфекции
Туберкулез (A15-A19)	A15 Туберкулез органов дыхания, подтвержденный бактериологически и гистологически A16 Туберкулез органов дыхания, не подтвержденный бактериологически и гистологически A17 Туберкулез нервной системы A18 Туберкулез других органов A19 Милиарный туберкулез
Некоторые бактериальные зоонозы (A20-A28)	A20 Чума A21 Туляремия A22 Сибирская язва A23 Бруцеллез A24 Сап и милеидоз A25 Лихорадка от укуса крыс A26 Эризипеллоид A27 Лептоспироз A28 Пастереллез
Другие бактериальные инфекции (A30-A49)	A30 Лепра A31 Инфекции, вызванные другими микобактериями A32 Листерия A33 Столбняк новорожденного A34 Акушерский столбняк A35 Другие формы столбняка A36 Дифтерия A37 Коклюш A38 Скарлатина A39 Менингококковая инфекция A40 Стрептококковая септицемия A42 Актиномикоз A43 Нокардиоз A44 Бартонеллез A46 Роза

Группа	Нозологические формы
	А 48 Другие бактериальные болезни, неклассифицированные в других рубриках А49 Бактериальная инфекция неуточненной локализации
Инфекции, передающиеся преимущественно половым путем (А50-А64)	А50 Врожденный сифилис А51 Ранний сифилис А52 Поздний сифилис А53 Другие и неуточненные формы сифилиса А54 Гонококковая инфекция А55 Хламидийная лимфогранулема А56 Другие хламидиозы, передающиеся половым путем А57 Шанкроид А58 Паховая гранулема А59 Трихомоноз А60 Аногенитальная герпетическая вирусная инфекция
Другие болезни, вызываемые спирохетами	А65 Невенерический сифилис А66 Фрамбезия А67 Пинта (карате) А68 Возвратные лихорадки А69 Другие инфекции, вызываемые спирохетами
Другие болезни, вызываемые хламидиями (А70-А74)	А70 Инфекция, вызываемая <i>Chlamydia psittaci</i> А71 Трахома А74 Другие болезни, вызываемые хламидиями
Риккетсиозы (А75-А79)	А75 Сыпной тиф А77 Пятнистая лихорадка (клещевые риккетсиозы) А78 Лихорадка Ку А79 Другие риккетсиозы
Вирусные инфекции ЦНС (А80-А89)	А80 Острый полиомиелит А81 Медленные вирусные инфекции ЦНС А82 Бешенство А83 Комариный вирусный энцефалит А84 Клещевой вирусный энцефалит А85 Другие вирусные энцефалиты, неклассифицированные в других рубриках А86 Вирусный энцефалит неуточненный А87 Вирусный менингит А88 Другие вирусные инфекции нервной системы, неклассифицированные в других рубриках А89 Вирусная инфекция ЦНС неуточненная

Таблица 48. Возбудители заболеваний человека, животных и растений как компоненты биологического оружия

Бактериозы и их возбудители	
<p>Сибирская язва (<i>Bacillus anthracis</i>) Бруцеллез (<i>Brucella melitensis</i>, <i>Br.abortus</i>, <i>Br.suis</i>) Холера (<i>Vibrio cholerae</i>) Дизентерия (<i>Shigella sonnei</i>, <i>Sh.dysenteriae</i>, <i>Sh.flexneri</i>, <i>Sh.boydi</i>) Сап (<i>Pseudomonas mallei</i>) Мелиоидоз (<i>Pseudomonas pseudomallei</i>) Чума (<i>Yersinia pestis</i>) Туляремия (<i>Francisella tularensis</i>) Брюшной тиф (<i>Salmonella typhi</i>) Орнитоз (<i>Chlamydia psittaci</i>) Ботулизм (<i>Clostridium botulinum</i>) Газовая гангрена (<i>Clostridium perfringens</i>) Столбняк (<i>Clostridium tetani</i>) Болезнь легионеров (<i>Legionella pneumophila</i>)</p>	<p>Энтерогеморрагический колибактериоз (<i>Esherichia coli</i> серотип O157) Псевдотуберкулез (<i>Yersinia pseudotuberculosis</i>) Лихорадка Ку (<i>Coxiella burnetii</i>) Траншейная лихорадка (<i>Rochalimaea quintana</i>) Сыпной тиф (<i>Rickettsia prowazeki</i>) Лихорадка скалистых гор (<i>Rickettsia rickettsii</i>)</p>
Вирусные инфекции и их возбудители	
<p>Лихорадка денге, серотип I-IV Японский энцефалит Весенне-летний клещевой энцефалит Энцефалит Сент-Луис Американский энцефаломиелит лошадей Венесуэльский энцефаломиелит лошадей Западноамериканский энцефаломиелит лошадей Лихорадка долины Рифт Натуральная оспа</p>	<p>Желтая лихорадка Кьясанурская лесная болезнь Геморрагические лихорадки: – геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (Хантан); – геморрагическая лихорадка Эбола; – Конго-Крымская; – Омская; –лихорадка Ласа; – лихорадка Марбург; – Аргентинская геморрагическая лихорадка (Хунин); – Боливийская геморрагическая</p>

Вирусные инфекции и их возбудители	
Шотландский энцефаломиелит овец Энцефалит Росио Лихорадка Орпуш Энцефалит Повассан	лихорадка (Мачупо); – лихорадка Чикунгунья Лимфоцитарный хориоменингит Оспа обезьян; Белая оспа
Токсины	
Ботулинистический (<i>Clostridium botulinum</i>) Газовая гангрена (<i>Clostridium perfringens</i>) Золотистого стафилококка (<i>Staphylococcus aureus</i>) Дизентерийный (род <i>Shigella</i>) Столбнячный (<i>Clostridium tetani</i>) Холерный (<i>Vibrio cholerae</i>) Веротоксин (<i>Escherichia coli</i> серотип O157) Микроцистин (цианобактерии родов <i>Anabaena</i> и <i>Microcystis</i>)	Рицин (из растения лещина – <i>Ricinus communis</i>) Сакситоксин (водоросли, цианобактерии и др.) Тетродотоксин (рыба фугу, бычковые рыбы, тритоны, иглобрюховые) Абрин (<i>Abrus precatorius</i> из семейства бобовых) Трихотеценовые микотоксины (из родов <i>Aspergillus</i> , <i>Fusarium</i> , <i>Trichotecium</i> , <i>Trichoderma</i> , <i>Penicillium</i> и др.)

Таблица 49. Нозологические формы микозов

Нозологические формы	Клинические варианты
В35 Дерматофития	В35.0 Микоз бороды и головы В35.1 Микоз ногтей В35.2 Микоз кистей В35.3 Микоз стоп В35.4 Микоз туловища В35.5 Черепицеобразный микоз В35.6 Эпидермофития паховая В35.8 Другие эпидермофитии В35.9 Дерматофития неуточненная
В36 Другие поверхностные микозы	В36.0 Разноцветный лишай В36.1 Черный микоз В35.2 Белая пьедра В36.8 Другие уточненные поверхностные микозы В36.9 Поверхностный микоз неуточненный
В37 Кандидозы	37.0 Кандидозный стоматит 37.1 Легочный кандидоз 37.2 Кандидоз кожи и ногтей 37.3 Кандидоз вульвы и вагины 37.4 Кандидоз других урогенитальных локализаций 37.5 Кандидозный менингит 37.6 Кандидозный эндокардит 37.7 Кандидозная септицемия 37.8 Кандидоз другой локализации 37.9 Кандидоз неуточненный
В38 Кокцидиоидомикоз	В38.0 Острый легочный кокцидиоидомикоз В38.1 Хронический легочный кокцидиоидомикоз В38.2 Легочный кокцидиоидомикоз неуточненный В38.3 Кожный кокцидиоидомикоз В38.4 Кокцидиоидомикозный менингит 38.7 Диссеминированный кокцидиоидомикоз 38.8 Другие виды кокцидиоидомикоза 38.9 Кокцидиоидомикоз неуточненный
В39 Гистоплазмоз	В39.0 Острая легочная инфекция, вызванная <i>Histoplasma capsulatum</i> В39.1 Хроническая легочная инфекция, вызванная <i>Histoplasma capsulatum</i> В39.2 Легочный гистоплазмоз неуточненный В39.3 Диссеминированный гистоплазмоз В39.4 Гистоплазмоз неуточненный В39.5 Инфекция, вызванная <i>Histoplasma duboisii</i>

<p>В40 Бластомикоз</p>	<p>В40.0 Острый легочный бластомикоз В40.1 Хронический легочный бластомикоз В40.2 Легочный бластомикоз неуточненный В40.3 Кожный бластомикоз В40.7 Диссеминированный бластомикоз В40.8 Другие виды бластомикоза В40.9 Бластомикоз неуточненный</p>
<p>В41 Паракокцидиоидомикоз</p>	<p>В41.0 Легочный паракокцидиоидомикоз В41.7 Диссеминированный паракокцидиоидомикоз В41.8 Другие виды паракокцидиоидомикоза В41.9 Паракокцидиоидомикоз неуточненный</p>
<p>В42 Споротрихоз</p>	<p>В42.0 Легочный споротрихоз В42.1 Кожно-лимфатический споротрихоз В42.7. Диссеминированный споротрихоз В42.9 Споротрихоз неуточненный</p>
<p>В43 Хромомикоз и феомикотический абсцесс</p>	<p>В43.0 Кожный хромомикоз В43.1 Феомикотический абсцесс мозга В43.2 Подкожный феомикотический абсцесс и киста В43.8 Другие виды хромомикоза В43.9 Хромомикоз неуточненный</p>
<p>В45 Криптококкоз</p>	<p>В45.0 Легочный криптококкоз В45.1 Церебральный криптококкоз В45.2 Кожный криптококкоз В45.3 Костный криптококкоз В45.7 Диссеминированный криптококкоз В45.8 Другие виды криптококкоза В45.9 Криптококкоз неуточненный</p>
<p>В46 Зигомикоз</p>	<p>В46.0 Легочный мукоромикоз В46.1 Риноцеребральный мукоромикоз В46.2 Гастроинтестинальный мукоромикоз В46.3 Кожный мукоромикоз В46.4 Диссеминированный мукоромикоз В46.5 Мукоромикоз неуточненный В46.8 Другие зигомикозы В46.9 Зигомикоз неуточненный</p>
<p>В48 Другие микозы, неклассифицированные в других рубриках</p>	<p>В48.0 Лобомикоз В48.1 Риноспородиоз В48.2 Аллешероз В48.3 Геотрихоз В48. 4 Пенициллоз В48.7 Оппортунистические микозы В48.8 Другие уточненные микозы</p>

Таблица 50. **Классификация протозойных болезней**

Нозологическая форма	Варианты
В50-54 Малярия	В50 Малярия, вызванная <i>Plasmodium falciparum</i> В51 Малярия, вызванная <i>Pl. vivax</i> В52 Малярия, вызванная <i>Pl. malariae</i> В53 Другие виды паразитологически подтвержденной малярии В54 Малярия неуточненная
В55 Лейшманиоз	В55.0 Висцеральный лейшманиоз В55.1 Кожный лейшманиоз В55.2 Кожно-слизистый лейшманиоз В55.9 Лейшманиоз неуточненный
В56 Африканский трипаносомоз	В56.0 Гамбийский трипаносомоз В56.1 Родезийский трипаносомоз В56.9 Африканский трипаносомоз неуточненный
В57 Болезнь Шагаса	В57.0 Острая форма болезни Шагаса с поражением сердца В57.1 Острая форма болезни Шагаса без поражения сердца В57.2 Хроническая болезнь Шагаса с поражением сердца В57.3 Хроническая болезнь Шагаса с поражением пищеварительной системы В57.4 Хроническая болезнь Шагаса с поражением нервной системы В57.5 Хроническая болезнь Шагаса с поражением других органов
В58 Токсоплазмоз	В58.0 Токсоплазмозная окулопатия В58.1 Токсоплазмозный гепатит В58.2 Токсоплазмозный менингоэнцефалит В58.3 Легочный токсоплазмоз В58.8 Токсоплазмоз с поражением других органов В58.9 Токсоплазмоз неуточненный
В60 Другие протозойные болезни, неклассифицированные в других рубриках	В60.0 Бабезиоз В60.1 Акантамебиаз В60.2 Неглериаз В60.8 Другие уточненные протозойные болезни

Таблица 51. Основные свойства микробных токсинов

Экзотоксины	Эндотоксины
Выделяются живыми клетками, обнаруживаются в высоких концентрациях в жидких средах	ЛПС клеточной стенки бактерий с грамотрицательным морфотипом; высвобождаются из клетки при их разрушении
Полипептиды с ОММ от 10тыс. до 100 тыс. Да	ЛПС комплексы (липид А ответственен за токсичность)
Термолабильны (быстро разрушаются при $t 60^{\circ}\text{C}$)	Термостабильны (выдерживают нагревание при $t 60^{\circ}\text{C}$ и выше в течение нескольких часов без потери активности)
Стимулируют образование антитоксических антител, нейтрализующих токсин	Вызывают образование антител к микробным полисахаридам
Переходят в анатоксины под действием химических и физических факторов	Не переходят в анатоксины
Высокотоксичны	Слаботоксичны
Не вызывают лихорадки	Часто вызывают лихорадку

Таблица 52. Нобелевские лауреаты в области физиологии и медицины
(микробиология, биохимия, иммунология)

Автор (год присуждения)	Научное открытие
Эмиль фон Беринг (1901)	Исследования по сывороточной терапии и применение ее при лечении дифтерии.
Рональд Росс (1902)	Исследования по малярии: описание возбудителя, разработка методов борьбы с малярией.
Роберт Кох (1905)	Исследования и открытия, касающиеся лечения туберкулеза (открытие возбудителя, иммунодиагностика с помощью туберкулинового теста и др.).
Шарль Лаверан (1907)	Исследование роли простейших в развитии заболеваний (малярия, лейшманиоз, трипаносомозы и др.).
Илья Мечников (1908)	Создание клеточной теории иммунитета.
Пауль Эрлих (1908)	Создание гуморальной теории иммунитета.
Альбрехт Коссель (1910)	Изучение химии клетки, исследования белков и нуклеиновых веществ.
Шарль Рише (1913)	Открытие феномена анафилаксии и его роли в развитии болезни.
Жюль Борде (1919)	Открытия, связанные с иммунитетом (специфический гемолиз, изучение агглютинации, преципитации и др. феноменов).
Фредерик Бантинг, Джон Маклеод (1923)	Открытие инсулина.
Шарль Николь (1928)	Установление пути передачи риккетсий – возбудителей сыпного тифа.
Христиан Эйкман (1929)	За вклад в открытие витаминов.
Фредерик Хопкинс (1929)	Открытие витаминов, стимулирующих процессы роста.
Карл Ландштейнер (1930)	Открытие изогемагглютининов, обуславливающих наличие групп крови у человека.
Отто Генрих Варбург (1931)	Установление природы и механизма действия дыхательного фермента цитохромоксидазы, отвечающего за окислительные реакции на поверхности гранул или митохондрий.

Автор (год присуждения)	Научное открытие
Томас Хант Морган (1933)	Открытия, связанные с ролью хромосом в наследственности.
Александр Флеминг, Эрнст Чейн, Хоуард Флори (1945)	Открытие пенициллина и его целебного воздействия при различных инфекционных болезнях.
Герман Джозеф Мёллер (1946)	Открытие появления мутаций под влиянием рентгеновских лучей.
Макс Тейлер (1951)	Открытие фильтрующего вируса, вызывающего желтую лихорадку, и создание вакцины, обеспечившей успешную борьбу с инфекцией.
Зельман Ваксман (1952)	Открытие стрептомицина – первого антибиотика, эффективного при лечении туберкулеза.
Ханс Адольф Кребс (1953)	Открытие цикла лимонной кислоты.
Фриц Альберт Липман (1953)	Открытие кофермента А и его значения для промежуточных стадий метаболизма.
Даниэль Бове (1957)	Создание антигистаминных препаратов для лечения аллергии.
Джон Эндерс, Томас Уэллер, Фредерик Роббинс (1954)	Установление способности вируса полиомиелита расти в культурах различных тканей.
Джордж Бидл, Эдуард Тейтем (1958)	Открытия, касающиеся роли генов в специфических биохимических процессах.
Джошуа Ледерберг (1958)	Открытия, касающиеся генетической рекомбинации и организации генетического материала у бактерий.
Северо Очоа, Артур Корнберг (1959)	Установление механизмов биологического синтеза дезоксирибонуклеиновой и рибонуклеиновой кислот.
Фрэнсис Крик, Джеймс Уотсон, Морис Уилкинс (1962)	Установление молекулярной структуры нуклеиновых кислот и их роли в передаче информации в живых системах
Франсуа Жакоб, Андре Львов, Жак Моно (1965)	Генетический контроль синтеза ферментов и вирусов.

Автор (год присуждения)	Научное открытие
Фрэнсис Пейтон Роус (1966)	Открытие онкогенных вирусов.
Роберт Холли, Хар Гобинд Корана, Маршалл Ниренберг (1968)	Расшифровка генетического кода и установление его роли в синтезе белков.
Макс Дельбрюк, Альфред Херши, Сальвадор Лурия (1969)	Открытие механизма репликации и генетической структуры вирусов.
Джералд Эдельман, Родни Портер (1972)	Исследования по химической структуре антител.
Дейвид Балтимор, Рената Дульбекко, Хоуард Темин (1975)	Открытие механизма взаимодействия между онкогенными вирусами и генетическим материалом клетки
Барух Бламберг, Картон Гайдушек (1976)	Установление новых механизмов происхождения и распространения инфекционных заболеваний (гепатит В, прионная болезнь куру).
Розалин Сасмен Ялоу (1977)	Метод радиоиммунологического анализа пептидных гормонов.
Вернер Арбер, Даниел Натанс, Хамилтон Смит (1978)	Обнаружение рестрикционных ферментов и обоснование их применения в молекулярной генетике.
Барух Бенасерраф, Жан Доссе, Джордж Снелл (1980)	Открытие антигенов гистосовместимости – генетически определенных структур на клеточной поверхности, регулирующих иммунные реакции.
Барбара Мак-Клинток (1983)	Открытие мобильных генетических элементов.
Нильс Эрне, Георг Кёлер, Сезам Мильштейн (1984)	Открытие и разработка принципов получения моноклональных антител с помощью гибридов.
Судзуми Тонегава (1987)	Открытие генетического принципа для генерации разновидности антител.
Ричард Робертс, Филлип Шарп (1994)	Открытие прерывистой структуры гена. (Независимо друг от друга).

Автор (год присуждения)	Научное открытие
Питер Доэрти, Рольф Цинкернагель (1996)	Открытия в области иммунной системы человека, в частности, ее способности выявлять клетки, пораженные вирусом.
Стенли Прузинер (1997)	Открытие прионов; нового биологического принципа инфекции.
Гюнтер Блобель (1999)	Обнаружение в молекулах белка сигнальных последовательностей, отвечающих за адресный транспорт белков в клетке.
Барри Маршалл, Робин Уоррен (2005)	Роль бактерии <i>Helicobacter pylori</i> в возникновении гастрита и язвы желудка и двенадцатиперстной кишки
Эндрю Фабер, Крейг Мело (2006)	Открытие РНК-интерференции – эффекта гашения активности определенных генов.
Марио Капеччи, Мартин Эванс, Оливер Смитис (2007)	Принципы введения специфических генных модификаций у мышей с использованием эмбриональных стволовых клеток.
Харальд цур Хаузен, Франсуаза Барре-Синусси (2008)	Открытие вируса папилломы человека, вызывающего рак шейки матки.
Люк Монтанье (2008)	Открытие ВИЧ.
Элизабет Блэкбёрн, Кэрол Грейдер, Джек Шостак (2009)	Открытие механизмов защиты хромосом теломерами и фермента теломеразы.
Роберт Эдвардс (2010)	Разработка технологии искусственного оплодотворения <i>in vitro</i> .
Ральф Штайман (2011)	Открытие дендритных клеток и установление их значения для приобретенного иммунитета.
Брюс Бойтлер, Жюль Хоффман (2011)	Выяснение механизмов формирования врожденного иммунитета.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аллергология и иммунология: Национальное руководство/под ред. Р.М. Хаитова, Н.И. Ильиной. – М.: Изд-во ГЭОТАР-Медиа, 2012.
2. Бростофор Дж., Мейл Д., Роитт А., Рот Д.Б. Иммунология. – М.: Изд-во Логосфера, 2007.
3. Брюханов А.Л., Рыбак К.В, Нетрусов А.И. Молекулярная микробиология. – М.: Изд-во МГУ, 2012.
4. Бухарин О.В., Гинцбург А.Л., Романова Ю.М., Эль-Регистан Г.И. Механизмы выживания бактерий. – М.: Медицина, 2005.
5. Вакцины и вакцинация: Национальное руководство/под ред. В.В.Зверева, Б.Ф.Семенова, Р.М.Хаитова. – М.: Изд-во ГЭОТАР-Медиа, 2011.
6. Воробьева Л.И. Археи. – М.: ИКЦ Академкнига, 2007.
7. Галактионов В.Г. Иммунология. – М.: Издательский центр Академия, 2007.
8. Гарибова Л.В., Лекомцева С.Н. Основы микологии. Морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов. – М.: Изд-во Товарищество научных изданий КМК, 2005.
9. Гусев М.В., Минеева Л.А. Микробиология. – М.: Издательский центр Академия, 2010.
10. Джей Дж.М., Лёсснер М.Дж., Гольден Д. Современная пищевая микробиология. – М.: Изд-во Бином, 2011.
11. Дьяков Ю.Т. Введение в генетику грибов. – М.: Издательский центр Академия, 2005.
12. Киселев О.И. Вопросы общей вирусологии. – СПб.: Изд-во Псковская областная типография, 2007.
13. Коротяев А.И., Бабичев С.А. Медицинская микробиология, иммунология и вирусология. – СПб.: Изд-во СпецЛит, 2008.
14. Ленглер Й., Древш Г., Шлегель Г. Современная микробиология. Прокариоты. В 2-х томах.– М.: Мир, 2009.
15. Лобзин Ю.В., Белозеров Ю.В, Беляева Т.В., Буланьков Ю.И. Очерки общей инфектологии. – Элиста: Изд-во ЗАОр «НПП «Джангар», 2007.
16. Кетлинский С.А., Симбирцев А.С. Цитокины. – СПб.: Изд-во Фолиант, 2008.
17. Льюин Б. Гены. – М.: Изд-во БИНОМ, 2011.
18. Львов Д.К., Львова Д.К. Медицинская вирусология: руководство. – М.: Изд-во МИА, 2008.
19. Медицинская микология /под ред. В. Б. Сбойчакова. – М.: Изд-во ГЭОТАР-Медиа, 2008.

20. Нетрусов А.И. Экология микроорганизмов. – М.: Издательский центр Академия, 2004.
21. Нетрусов А. И., Котова И. Б. Микробиология. – М.: Издательский центр «Академия», 2012.
22. А. И. Нетрусов, И. Б. Котова. Общая микробиология. – М.: Издательский центр Академия, 2007.
23. Новое в систематике и номенклатуре грибов. – М.: Национальная академия экологии. – Медицина для всех, 2003.
24. Павлович С.А. Микробиология с вирусологией и иммунологией. – Минск: Изд-во Вышэйшая школа, 2008.
25. Пиневиц А.В. Микробиология. Биология прокариотов. Т.1–2. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. университета, 2007.
26. Пиневиц А.В. Микробиология. Биология прокариотов. Т.3. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. университета, 2009.
27. Поздеев О.К. Медицинская микробиология /под ред. В.И.Покровского. – М.: ГЕОТАР Медиа, 2010.
28. Руководство по медицинской микробиологии/под ред. А.С.Лабинской, Е.Г.Волиной. – М.: Изд-во Бином, 2008.
29. Сидоренко О.Д., Войно Л.И., Ванькова А.А. Микробиология. – М.: Изд-во Инфра-М, 2012.
30. Саттон Д., Фотергилл М. Определитель патогенных и условно-патогенных грибов. – М.: Изд-во «Мир», 2001.
31. Хаитов Р.М. Иммунология. – М.: Изд-во ГЭОТАР-Медиа, 2011.
32. Шлегель Г.Г. История микробиологии. – М.: УРСС, 2008.
33. Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. V.1. / L.R.Boone, R.W. Castenholz. – N.Y., Heiderberg, Berlin: Springer-Verlag, 2001.
34. Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. V. 3. /D.H. Bergey, D.R. Boone. – N.Y., Heiderberg, Berlin: Springer-Verlag, 2009.
35. Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. V. 4./Vos, P.; Garrity, G.; Jones, D.; Krieg, N.R.; Ludwig, W.; Rainey, F.A.; Schleifer, K.-H.; Whitman, W.B. – N.Y., Heiderberg, Berlin: Springer-Verlag, 2010.
36. Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. V. 2. /G.Garrity – N.Y., Heiderberg, Berlin: Springer-Verlag, 2005.
37. Lansing M. Prescott, John P. Harley, Donald A. Microbiology (6 ed.). – Boston, Mass.:McGraw-Hill Higher Education, 2005.
38. The Prokaryotes. A Handbook in the Biology of Bacteria: Ecophysiology, Isolation, Identification, Application. 2nd. Ed. /Eds. F.Balows et al. – Berlin, Heiderberg, N.Y.: Springer-Verlag, 2006.
39. Taxonomy of the twenty first century. //Eds Godfray C., Knapp C. Trans Ser. B, 2004.
40. Staley J.T. Gunsalus R.P., Lory S., Perry J.J. Microbial Life. 2 ed. – New York: Springer, 2007.