

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ВІННИЦЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ АГРАРНИЙ УНІВЕРСИТЕТ



Коваленко Т.М., Пінчук Н.В., Вергелес П.М.

Мікробіологія та вірусологія

Навчальний посібник

Вінниця – 2020

УДК 579.2 : 578.2
3-14

Рекомендовано до друку Вченою радою Вінницького національного аграрного університету (протокол №6 від 20.12. 2019 р.)

Автори:

Коваленко Тетяна Мефодіївна, кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри ботаніки, генетики та захисту рослин Вінницького національного аграрного університету;

Пінчук Наталія Володимирівна, кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри ботаніки, генетики та захисту рослин Вінницького національного аграрного університету;

Вергелес Павло Миколайович, кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри ботаніки, генетики та захисту рослин Вінницького національного аграрного університету;

Рецензенти: Москалець Т.З. – доктор біологічних наук, доцент, завідувач лабораторії селекції і технології вирощування ягідних культур
Кур'ята В.Г. – доктор біологічних наук, професор, зав. кафедри біології Вінницького державного педагогічного університету ім. М. Коцюбинського
Вдовенко С.А. – доктор сільськогосподарських наук, доцент кафедри садово-паркового господарства, садівництва та виноградарства ВНАУ

Коваленко Т.М., Пінчук Н.В., Вергелес П.М.

3-14 Мікробіологія та вірусологія: Навч. посіб. Ч. 1 / За ред.
Н.В. Пінчук: Вінниця: ВНАУ, 2020. – 346 с.

Посібник підготовлено відповідно до програм з мікробіології та вірусології для студентів вищих навчальних закладів.

В навчальному посібнику подано особливості формування мікробіології, як науки. Викладено сучасні уявлення з морфології ультраструктури, систематики, генетики, фізіології та екології мікроорганізмів.

Серед інших охарактеризовані і патогенні бактерії та віруси, розглянуто питання використання мікроорганізмів для потреб людини тощо.

Розроблено тести для проведення контролю знань.

Посібник рекомендовано для підготовки фахівців в аграрних закладів вищої освіти III-IV рівнів акредитації із спеціальностей 201 «Агрономія», 202 «Захист і карантин рослин» та 203 «Садівництво та виноградарство».

УДК 579.2 : 578.2
© Коваленко Т.М., 2020
© Пінчук Н.В., 2020
© Вергелес П.М., 2020
© ВНАУ, 2020

Зміст

Список скорочень	5
Передмова	6
Розділ 1. Мікробіологія, як наука	8
1.1. Мікробіологія, як наука	8
1.2. Історія розвитку мікробіології	11
Розділ 2. Структурні особливості мікроорганізмів	26
2.1. Особливості еукаріотичних та прокаріотичних організмів	26
2.2. Поняття про хімічний склад мікроорганізмів	29
2.3. Механізм надходження поживних речовин у мікробну клітину	32
2.4. Основні фізіологічні процеси мікроорганізмів	34
2.5. Способи живлення організмів	35
2.6. Типи живлення мікроорганізмів	39
2.7. Дихання мікроорганізмів	41
2.8. Ферменти мікроорганізмів	42
2.9. Токсини мікроорганізмів	46
2.10. Ріст і розмноження мікроорганізмів	46
2.11. Систематика мікроорганізмів	48
2.12. Генетика мікроорганізмів	53
2.13. Біотехнологія	60
2.14. Пріони	64
Розділ 3. Основи вірусології	67
3.1. Морфологія, розміри та ультраструктура вірусів	68
3.2. Принципи класифікації вірусів	73
3.3. Хімічний склад вірусів	82
3.4. Репродукція (розмноження) вірусів	84
3.5. Механізм проникнення вірусів до клітини-господаря	90
3.6. Генетика вірусів	92
3.7. Культивування вірусів	92
3.8. Еволюція вірусів	95
3.9. Значення вірусів у природі та житті людини	96
Розділ 4. Основи бактеріології	99
4.1. Ультраструктура бактеріальної клітини	99
4.2. Морфологія бактеріальної клітини	100
4.3. Фізіолого-біохімічний склад бактеріальної клітини	104
4.4. Будова бактеріальної клітини	106
4.5. Спороутворення у бактерій	121
4.6. Ріст і розмноження бактерій	125
4.7. Систематика бактерій	130
4.8. Генетика бактерій	148
4.9. Мінливість генетичного матеріалу прокаріотів	150
4.10. Поширення у природі	158
4.11. Роль бактерій у природі і господарстві	159

Розділ 5. Основи альгології	163
5.1. Особливості будови водоростей	164
5.2. Особливості проживання водоростей	167
5.3. Співжиття водоростей з іншими організмами	168
5.4. Розмноження водоростей	169
5.5. Відділ ціанобактерії, або синьозелені водорості	174
5.6. Відділ криптофітові водорості	178
5.7. Відділ дінофітові водорості	178
5.8. Відділ діатомові водорості	179
5.9. Відділ евгленові водорості	183
5.10. Відділ зелені водорості	183
5.11. Відділ харові водорості	191
5.12. Відділ жовто-зелені, або рівноджгутикові водорості	193
5.13. Відділ бурі водорості	196
5.14. Відділ червоні водорості, або багрянки	201
5.15. Відділ золотисті водорості	205
5.16. Відділ пірофітові водорості	206
5.17. Походження водоростей	206
5.18. Значення водоростей	208
Розділ 6. Основи мікології	212
6.1. Морфологічні особливості грибів	213
6.2. Способи розмноження грибів	217
6.3. Живлення грибів	224
6.4. Хімічний склад грибів	227
6.5. Основи систематики грибів	227
6.6. Відділ слизовики, або міксоміцети	230
6.7. Нижчі гриби	232
6.8. Вищі гриби	241
6.10. Теорії походження грибів	275
6.11. Значення грибів	276
Розділ 7. Основи протозоології	278
7.1. Морфологічні особливості найпростіших	278
7.2. Особливості живлення найпростіших	279
7.3. Особливості розвитку і розмноження найпростіших	279
7.4. Класифікація найпростіших організмів	312
7.5. Значення найпростіших у природі та житті людини	314
Відповіді на тести	317
Словник термінів	318
Список використаної літератури	343

СПИСОК СКОРОЧЕНЬ

АТФ – аденозинтрифосфорна кислота;
ВІЛ – вірус імунодефіциту людини;
ДНК – дезоксирибонуклеїнова кислота;
Ig – імуноглобулін;
РНК – рибонуклеїнова кислота;

ПЕРЕДМОВА

Основним завданням мікробіології є всебічне дослідження мікроорганізмів. В останні роки мікробіологія зробила значний внесок при вирішенні найважливіших проблем загальної біології, генетики, біотехнології, екології, охорони навколишнього середовища та ін.

Завдяки діяльності мікроорганізмів відбувається кругообіг речовин у природі, підтримується життя людини, тварин і рослин. З життєдіяльність, мікробів пов'язане походження багатьох корисних копалин – кам'яного вугілля, нафти, газу, сірчаної та залізної руд. Мікроорганізми широко застосовуються молочнокислому, спиртовому хлібобулочному виробництві, у бродильній промисловості, медицині, ветеринарії при створенні повноцінної кормової бази. Діяльність мікроорганізмів використовується в сільському господарстві при силосуванні, сінажуванні та дріжджуванні кормів, одержанні бактеріальних добрив, промислового синтезі органічних кислот (цитринової, глютамінової, оцтової та ін.), амінокислот, вітамінів, ферментів, антибіотиків, гормонів, стимуляторів та інгібіторів росту, токсинів, пігментів та інших біологічно активних речовин.

Завдяки успіхам мікробіології, її методології встановлено етіологію та вивчено патогенез більшості інфекційних хвороб бактеріального, грибного та вірусного походження, а також на основі взаємовідносин між мікро- та макроорганізмами з'ясовано механізм створення імунітету, враховуючи генеалогічні аспекти еволюції живої природи.

Поглиблене вивчення різних груп мікробів зумовило формування в межах мікробіології таких самостійних наук, як бактеріологія, мікологія, вірусологія, протозоологія, альгологія тощо. Разом з тим залежно від завдань мікробіологія поділяється на загальну і галузеві науки.

У посібнику, українською мовою з екологічних позицій широко висвітлено питання процесів які відбуваються в ґрунті під дією мікроорганізмів. В посібнику науково обґрунтовано підходи до біотехнології створення нових препаратів з живих мікробних культур, біопрепаратів, біоагенти яких, сприяють забезпеченню рослин необхідними для їх росту та розвитку макро- та мікроелементами.

Даний посібник дає можливість студентам самостійно опрацьовувати деякі розділи програми дисципліни «Мікробіологія та вірусологія». У посібнику виділено основні поняття мікробіології, дано пояснення термінів. Наприкінці кожного розділу наведено перелік питань для самоконтролю, тестів. Посібник проілюстрований малюнками, схемами, таблицями. Поданий матеріал охоплює широке коло знань необхідних фахівцю для опанування спеціальних дисциплін.

Вважаємо, що наведені в посібнику, поряд з загальновідомими фактами деякі відомості з морфології, фізіології, генетики, екології, біоінженерії, вчення про інфекцію та імунітет, ґрунтотвірні процеси які відбуваються під дією мікроорганізмів мають дискусійний характер і потребують дальшого вивчення,

такий принцип викладання матеріалу дає студенту можливість для роздумів, самостійного аналізу та узагальнень.

РОЗДІЛ 1

МІКРОБІОЛОГІЯ, ЯК НАУКА. ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ МІКРОБІОЛОГІЇ.

Основні цілі:

- вивчити науки, які входять до мікробіології;
- вивчити напрямки загальної мікробіології;
- вивчити етапи розвитку мікробіології як наук;
- ознайомитись з внеском вчених, які займались питаннями мікробіології.

1.1. МІКРОБІОЛОГІЯ ЯК НАУКА

Мікробіологія (грец. *micros* – малий, *bios* – життя, *logos* – вчення) – наука про дивовижний світ найдрібніших і найпоширеніших, невидимих неозброєним оком живих організмів, які дістали назву мікроорганізми, або мікроби.

Мікроорганізми населяють усю біосферу, і навряд чи можна знайти такі її ділянки, де б існувало життя і не було мікроорганізмів.

Мікроби займаючи майже всі екологічні ніші, становлять чи не найбільшу складову живої речовини нашої планети.

Мікроорганізми знаходяться у ґрунті, повітрі, воді, на поверхні та в середині організму рослин, тварин та людей, в кормах, предметах побуту, навіть у льодах Крайньої Півночі, вершинах Паміру, Євересту, пустелях, глибинах морів та океанів, гарячих джерелах з температурою близько 100 °С в кратерах вулканів при температурі 300 °С та в космосі. Вони засвоюють і змінюють поживні субстрати, органічні та мінеральні сполуки, беруть участь у створенні і руйнуванні гірських порід, накопиченні покладів вугілля, залізної, марганцевої та сірчаної руд, селітри, нафти, газу та інших копалин, мікроорганізми здатні засвоювати парафін, метан, гуму, капрон, гудрон, уранові солі, окислювати золото, розмножуватись в сірчаній кислоті.

У безупинному циклі перетворень: мінеральні речовини – зелені рослини – тварини – мікроорганізми – мінеральні речовини – вирішальна роль належить мікробам. Вони зумовлюють кругообіг речовин і енергії в природі.

Мікробіологія вивчає морфологію, систематику, фізіологію, біохімію, генетику, екологію мікробів, взаємовідносини між собою та з іншими живими організмами, їх роль у кругообігу речовин у природі, підвищенні родючості ґрунту, забезпеченні високої якості кормів та продуктів харчування. Вона досліджує значення мікроорганізмів у розвитку патологічних процесів вироблення імунітету при інфекційних захворюваннях людини, тварин, рослин, у розробці ефективних засобів профілактики та боротьби з шкідливими мікробами – збудниками хвороб.

Досягнення сучасної мікробіології ґрунтуються на розвитку природничих наук таких, як фізіологія, зоологія, генетика, молекулярна біологія, біохімія, хімія, фізика, ґрунтознавство, геологія та інших. Мікробіологію не можна вивчати у відриві від цих наук, бо деякі з них є основою для розуміння її положень, а інші – уможлиблюють практичне застосування її досягнень. Знання з ботаніки і зоології полегшують вивчення мікробіології, зокрема таких її розділів, як місце і роль мікроорганізмів у природі, морфологія бактерій, систематика й походження мікробів тощо.

Знання з біохімії, фізико-хімічної біології та фізіології допомагають розкривати чимало нових аспектів життєдіяльності мікробів, наприклад, те, що мікроорганізми синтезують нові класи органічних сполук, здійснюють в органічній хімії ряд нових типів реакцій; мікроорганізми використовують як моделі для біохімічних, фізіологічних і генетичних досліджень.

Важко уявити розвиток мікробіології без тісного зв'язку з генетикою. Мікроорганізми виявились чи не найкращими біологічними моделями для вивчення закономірностей спадковості й мінливості. Генетичний апарат мікробної клітини й механізм його функціонування у часі мають безперечно великі переваги для дослідження порівняно з вищими організмами. І немає нічого дивного в тому, що відкриття цілого ряду загально біологічних закономірностей (матрична теорія синтезу білка, розшифрування генетичного коду, штучний синтез гена тощо) пов'язане з вивченням генетики, фізіології та біохімії процесів життєдіяльності мікроорганізмів.

Мікробіологія займається вивченням різних мікроорганізмів. Основні науки, які входять до складу загальної мікробіології вказані у таблиці 1.

Таблиця 1

Науки які входять до мікробіології

Назва науки	Основи
Вірусологія	вивчає віруси
Бактеріологія	вивчає бактерії
Мікологія	вивчає мікроскопічні гриби
Альгологія	вивчає мікроскопічні водорості
Протозоологія	вивчає мікроскопічні найпростіші тварини

Мікробіологія розглядає питання щодо застосування корисних мікроорганізмів у медицині, ветеринарії, кормовиробництві, інших галузях сільського господарства, промисловості, охороні навколишнього середовища, еволюцію мікроорганізмів, їх поширення у навколишньому природному середовищі та форми співіснування з іншими організмами. Застосування досягнень сучасної мікробіології в різних галузях народного господарства призвело до утворення ряду окремих спеціалізованих напрямків мікробіології (табл. 2).

Основні напрямки у мікробіології

Напрямки	Основи
Загальна мікробіологія	вивчає хімічний склад, структуру, екологію, загальні закономірності життєдіяльності всіх груп мікробів, їх роль і значення в кругообігу речовин
Сільськогосподарська мікробіологія	досліджує мікробіологічні процеси, що відбуваються в ґрунтах, при формуванні його структури, в живленні рослин, консервуванні кормів і гною, та значення мікроорганізмів в кругообігу речовин. Вивчає фітопатогенні мікроорганізми та способи захисту рослин від інфекції
Геологічна мікробіологія	вивчає роль і значення мікроорганізмів у геологічних процесах, досліджує мікрофлору корисних копалин, з'ясовує її участь в утворенні й розкладі різних руд
Водна мікробіологія	вивчає мікробне населення прісних і солоних водойм, досліджує його роль і значення в кругообігу речовин та трофічних зв'язках, характерних для флори і фауни річок, морів
Ветеринарна мікробіологія	вивчає патогенні мікроорганізми, які спричиняють захворювання тварин, досліджує методи мікробіологічної діагностики цих захворювань, засоби профілактики і лікування, та непатогенні мікроби, які перебувають на поверхні та в організмі тварин
Медична мікробіологія	вивчає переважно ті види мікробів, які спричиняють інфекційні захворювання людини, досліджує методи мікробіологічної діагностики цих захворювань, засоби профілактики і лікування та непатогенні мікроби, які перебувають на поверхні та в організмі людини
Санітарна мікробіологія	займається контролем за санітарним станом різних об'єктів навколишнього середовища з метою своєчасного виявлення збудників інфекційних захворювань і вжиття відповідних заходів
Космічна мікробіологія	вивчає умови життя земних мікроорганізмів у космічному просторі, та особливості впливу на них космічних факторів
Технічна мікробіологія	розробляє наукові основи використання біохімічної діяльності мікробів у різних виробничих процесах

Значення вивчення мікробіології в підготовці фахівців агрономічних спеціальностей.

Щоб досягти успіхів у вирішенні проблем які виникають при вирощуванні високоякісної сільськогосподарської продукції, потрібно добре знати морфологію, біологічні властивості мікроорганізмів які є корисними та процеси що відбуваються за їх участі та про збудників інфекційних захворювань рослин, тварин та людей, їх екологію та особливості взаємодії з макроорганізмом (організмом людини, тварини, рослини), закономірності поширення інфекцій. Значення вивчення мікробіології в підготовці професійних фахівців важко переоцінити. Вони повинні вміти правильно вносити біопрепарати на основі азотфіксаторів, фосформобілізаторів та антагоністів фітопатогенів; закладати органічні добрива та силос на зберігання; орієнтуватись у процесах ґрунтотворення, що впливає на правильність встановлення норм внесення мінеральних та органічних добрив; проводити профілактичне обстеження рослин, а також збирати гербарії уражених рослин для встановлення захворювання, оцінювати результати досліджень. Достовірність результатів досліджень залежить від того, наскільки грамотно виконані всі етапи роботи, пов'язані з обстеженням рослин. Тому ця робота потребує глибоких теоретичних знань, досконалих практичних навичок та свідомого сумлінного ставлення до своїх обов'язків.

Досконало оволодіти знаннями і вміннями з мікробіології неможливо без базових знань із суміжних дисциплін: біології, хімії, фізіології, латинської мови та інших іноземних мов, генетики тощо. Знання з мікробіології сприяють формуванню висококваліфікованих спеціалістів.

1.2. ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ МІКРОБІОЛОГІЇ

Людство не маючи уявлення про існування мікроорганізмів протягом тисячоліть користувалось їх здатністю змінювати хімічний склад середовища, в якому вони знаходяться. Це відбувалось при одержанні алкогольних напоїв, молочнокислої продукції, дріжджового тіста, при силосуванні кормів, вимочуванні льону і конопель та при інших процесах.

Мікробіологія як наука зародилась наприкінці XVII ст.

У розвитку мікробіології умовно виділяють періоди:

1. **Морфологічний період** (продовжувався від кінця XVII ст. до середини XVIII ст.)
2. **Експериментальний період** (продовжувався від середини XVIII ст. до середини XXI ст.)
3. **Фізіологічний період** (продовжувався від середини XXI ст. майже до кінця XXI ст.)
4. **Медичний та препаративний період** (продовжувався майже від кінця XXI ст. до XX ст.)
5. **Біохімічний період** (продовжується від XX ст. до першої половини XX ст.)

6. Молекулярно-генетичний період (продовжується від першої половини XX ст. до теперішнього часу).

Розвиток природничих наук, пов'язаний з розвитком мореплавства, торгівлі проведенням дослідницьких експедицій, в яких відбувалось інтенсивне вивчення рослинного і тваринного світу Америки, Австралії, Центральної Африки, Індії та інших маловідомих на той час країн.

Виникла необхідність в оптичних інструментах які б давали можливість людям побачити, що знаходиться за горизонтом. Тому великих успіхів досягли такі галузі знань, як механіка, оптика.

Необхідність оптичних приладів зокрема для мореплавства дала поштовх до розробки і удосконалення конструкцій різних оптичних приладів.

У 1590 р. в Голландії в м. Міддельбурзі вперше шліфувальники скла брати **Ганс** і **Захарій Янсени** сконструювали прилад зі збільшувальних скелець.

В 1610 р. італійський фізик і астроном **Галілео Галілей** виготовив перший мікроскоп.

У 1619 р. з'явився дволінзовий мікроскоп голландського фізика **Корнелія Дреббеля**. Так було винайдено прототип сучасного світлового мікроскопа.



Антоні ван Левенгук
(1632-1723)

Засновником мікробіології як науки є голландський натураліст **Антоні ван Левенгук**.

Виготовлені Антоні ван Левенгуком мікроскопи були на той час найдосконалішими (рис. 1). Вони збільшували досліджуваний об'єкт у 160-300 разів.

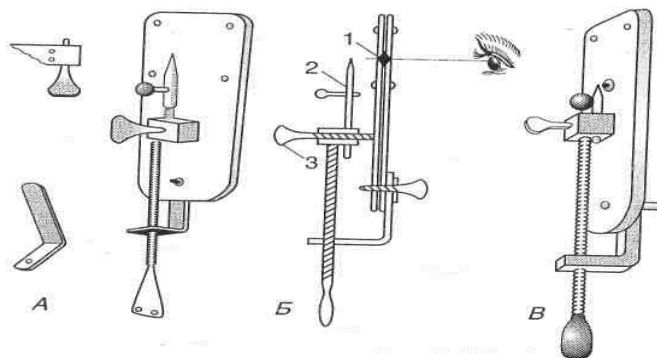


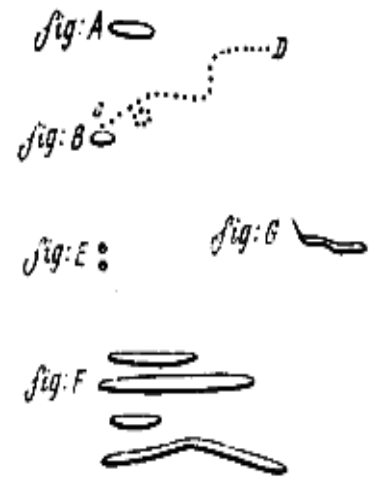
Рис. 1. Мікроскоп Антоні ван Левенгука:

А, В – вигляд ззовні; *Б* – схема будови:

1 – щілина; 2 – рухома голка, на якій вміщують досліджуваний об'єкт;
3 – гвинт для наведення різкості

Вивчаючи за допомогою мікроскопів зубний наліт, дощову і колодязну воду, а також різні настої, він виявив у них безліч дрібних, різних за формою «живих звіряток», які не входили до існуючої систематики рослинного та тваринного світу.

Свої спостереження А. Левенгук старанно описував і замальовував у 120 листах, які у 1673 році надіслав до Лондонського Королівського товариства, членом якого його згодом було обрано. 17 вересня 1683 р. він, здивований побаченим, писав: «Я дослідив слиз, що залягає між зубами, і побачив безліч дуже маленьких звіряток, які жваво рухались... У моєму роті їх більше, ніж людей в Об'єднаному королівстві». Більшу частину своїх спостережень він опублікував у 1695 р. у книжці «Таємниці природи, відкриті А. Левенгуком за допомогою мікроскопа» («Areana nature detecte ab Antonio van Leeuwenhock»).



Перший період розвитку мікробіології, увійшов в історію під назвою **морфологічний період**, він продовжувався від кінця XVII ст. до середини XVIII ст. В даному періоді мікробіологія мала в основному описовий характер, відбувалось нагромадження фактичного матеріалу.

На той час, відкриття зроблені Антоні ван Левенгуком були настільки несподіваними і навіть фантастичними, що протягом майже 50 наступних років викликали загальний подив. Перебуваючи в Голландії в 1698 р., Петро I відвідав А. Левенгука і ознайомився з його дослідями. З цієї поїздки цар привіз у Росію подарований А. Левенгуком мікроскоп. У 1716 р. у майстернях при дворі Петра I виготовлено перші в Росії мікроскопи.

В перших мікробіологічних працях увага була зосереджена саме на визначенні форми мікробів так як, вивчення морфології було доступніше, ніж дослідження їхньої функціональної діяльності. Але й під час вивчення морфології мікроорганізмів доводилось обмежуватися здебільшого констатацією фактів, бо інструменти, якими користувались тоді, були дуже примітивними.

Видатний природознавець **Карл Лінней** (1707-1778), який створив штучну систему живої природи наприкінці XVIII ст, стверджував, що мікроорганізми належать до одного загального роду і назвав його «хаос». Він писав: «Вони надто маленькі, надто туманні й ніхто ніколи про них нічого певного не знає...». Проте, не всі вчені того часу поділяли думку Карла Ліннея.

Другий період розвитку мікробіології, увійшов в історію під назвою **експериментальний період**, він продовжувався від середини XVIII ст. до середини XXI ст.

Вихованець Києво-Могилянської академії і Страсбурзького університету **Мартин Терховський** (1740-1796):

- 1) досліджував природу виникнення мікроорганізмів, у своїй докторській дисертації «Про наливочний хаос Ліннея»;
- 2) вперше розробляє експериментальний метод дослідження бактерій;
- 3) встановлює, що для розвитку мікроорганізмів потрібен кисень;
- 4) дослідив, що мікроорганізми перед поділом ростуть і збільшуються;
- 5) робить висновок, що мікроорганізми є справжніми живими істотами, і першим доводить неспроможність пануючої на той час теорії про довільне зародження життя.

В 1773 р. датським природознавцем **О.Ф. Мюлером** усі відомі тоді бактерії розподілив на два роди.

В своїх працях випускник Київської духовної академії, лікар **Данило Самойлович Самойлович** (1744-1805) довів, що збудник будь-якої хвороби – жива істота. Під час епідемії чуми він помітив, що зараження відбувається після безпосереднього контакту з хворим або з його речами. За допомогою мікроскопа він намагався, хоча й безуспішно, виявити збудника чуми в органах померлих від цієї хвороби і створити протичумний профілактичний препарат із гною, взятого із бубону (від грец. *bubon* – пах, пухлина в паху) хворого.



Самойлович Д.С.

Він вперше розробив ефективні засоби боротьби з епідемією чуми у Москві в 1770–1772 рр. За успіхи у дослідженні «чорної смерті» Самойловича було обрано членом 12 іноземних академій.

В 1838 р. вийшла в світ праця **К. Еренберга** "Інфузорії як досконалі організми", в якій автор, користуючись *порівняльним методом*, поділив весь клас інфузорій на 22 родини. Три родини цього класу – *Bacterium*, *Spirillum*, *Spirochaeta* – К. Еренберг відніс до групи мікроорганізмів. Систематика мікробів К. Еренберга була значним кроком уперед.



Від середини ХХІ ст. майже до кінця ХХІ ст. продовжувався третій **фізіологічний період** розвитку мікробіології, проводилось дослідження фізіологічних функцій мікроорганізмів їх життєдіяльність, ролі як біохімічних агентів у природі.

Засновником фізіологічного періоду мікробіології є видатний французький природознавець, **Луї Пастер** (1822-1895):

1) у 1857 р. довів, що спиртова ферментація є результатом життєдіяльності дріжджів;

2) у 1860 р. встановив, що мікроорганізми

Л. Пастер поширені всюди, що з повітря вони можуть потрапляти до різних настоїв, на різні продукти і спричинювати їхнє гниття;

- 3) довів неспроможність теорії про самозародження мікроорганізмів;
- 4) відкрив *анаеробіоз* – життя без доступу кисню;
- 5) у 1865 р. вивчив причини «хвороб» вина і пива, які спричиняють особливі мікроорганізми, які розвиваються разом із дріжджовими грибами;
- 6) розробив і запропонував засіб боротьби з цими «хворобами» метод стерилізації – *пастеризацію*, це термічна обробка рідин (прогрівання за температури 60–70 °С), у результаті якої гинуть всі безспорові
- 7) мікроби, продукти не скисають а смак не змінюється, дані дослідження заклали основи харчової промислової мікробіології;
- 8) у 1868 р. встановив що масове захворювання гусені шовкопряда у Франції пов'язане з діяльністю мікроорганізмів, які призводили до значних збитків шовкопрядильних господарств;
- 9) запропонував метод відбору здорових особин;
- 10) у 1881 р. Пастер відкрив природу інфекційних захворювань тварин і людини, які спричиняються мікроорганізмами;
- 11) встановив принци профілактичних щеплень проти інфекційних хвороб;
- 12) обґрунтував явище *атенуації* – ослаблення патогенних властивостей збудника інфекційних захворювань;
- 13) розробив методи виготовлення живих вакцин проти сибірки і сказу.

Ці відкриття дали початок науково обґрунтованій медичній мікробіології.

Четвертий період розвитку мікробіології, увійшов в історію під назвою **медичний та препаративний період**, він продовжувався майже від кінця ХХІ ст. до ХХ ст.



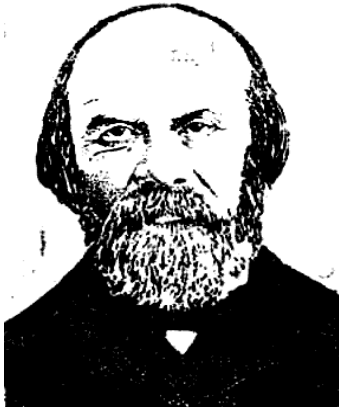
Роберт Кох

Майже одночасно з Л. Пастером працював німецький мікробіолог **Роберт Кох** (1843-1910):

- 1) вперше відкрив збудників сибірки, туберкульозу, холери та інших інфекційних захворювань;
- 2) у 1882 р. збудник туберкульозу назвали на честь автора паличкою Коха;
- 3) у 1905 р. Р. Коху присуджено Нобелівську премію за досягнення в розвитку медицини;
- 4) розробив методи виділення бактерій у чисту культуру на твердому живильному середовищі;
- 5) розробив методи забарвлення мікробів аніліновими барвниками;
- 6) розробив використання імерсійної системи і конденсора Аббе у мікроскопуванні і мікрофотографування;

7) запропонував способи *дезінфекції* (знищення патогенних мікроорганізмів).

За освітою ботанік **Л.С. Ценковський** (1822-1887):



Ценковський Л.С.

1) вперше в Росії розробив *вакцину* проти сибірки;

2) визначив місце бактерій в системі живих організмів та відмітив їх близькість до синьо-зелених водоростей, описав деякі гриби, водорості і найпростіші;

3) виготовив вакцину проти сибірки.

Зоолог за фахом випускник Харківського університету **І.І. Мечников** (1845-1916):

1) займався вивченням механізмів старіння організму людини;

2) розробив теорію *фагоцитарного імунітету* - про здатність лейкоцитів боротися з патогенними мікроорганізмами

3) вивчав антагоністичні властивості мікроорганізмів та використання антибіотиків в медицині;

4) за дослідження збудника холери на власному організмі був удостоєний Нобелівської премії (1908);



Мечников І.І.

5) створив першу в Росії бактеріологічну станцію

Мечников І.І. є автором відомої теорії боротьби з *передчасним старінням* людського організму. «Автоінтоксикація (самоотруєння) гнильними бактеріями, які паразитують у товстих кишках, безперечно, є однією з найважливіших причин затвердіння артерій і ранньої старості», – писав І.І. Мечников. Для боротьби з передчасним старінням він рекомендував вживати молочнокислі бактерії як антагоністи гнильних мікробів.

За Мечниковим теорія *фагоцитарного імунітету* це теорія боротьби організму людини і тварини з хвороботворними мікробами, які потрапили до нього – «Хвороба – битва в людському організмі між двома великими юрмами, – незліченною юрмою мікробів – збудників хвороби і такою ж юрмою рухливих клітин крові – лейкоцитів, що здатні захоплювати мікробів і перетравлювати їх. Від результатів цієї битви залежить перебіг хвороби, лікування й одужання організму».

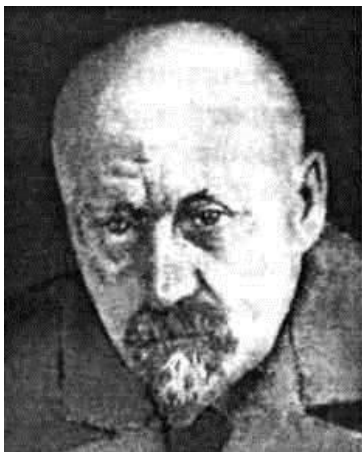
Німецький лікар, мікробіолог Еріх П. також займався проблемою несприйнятливості організму до інфекційних захворювань. Він створив теорію *гуморального імунітету*, було встановлено, що несприйнятливість до інфекційних хвороб залежить як від клітинних, так і від гуморальних факторів.



Гамалія М.Ф.

Мікробіолог **М.Ф. Гамалія** (1859-1949):

- 1) вивчав і розробляв засоби боротьби зі сказом, віспи, дифтерією, чумою, холерою, висипним тифом, грипом;
- 2) в 1898 р. вперше описав явище бактеріофагії у паличок сибірки;
- 3) створив хімічні вакцини;
- 4) випробував на собі безпечність вакцини проти сказу;
- 5) заснував у 1886 р. другу в світі пастерівську станцію в Одесі.



Заболотний Д.К.

Загальну пошану здобув своїми працями видатний український мікробіолог **Заболотний Д.К.** (1866-1929)

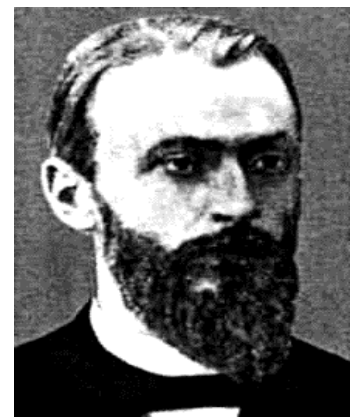
- 1) президент Академії наук УРСР;
- 2) організував першу в світі кафедру епідеміології при Одеському медичному інституті;
- 3) досліджував чуми, холери, сифілісу, дифтерії, черевного й висипного тифів тощо;
- 4) обґрунтував епідеміологічну роль миловидних гризунів в утворенні природних вогнищ чуми основними переносниками якої були блохи;

5) був засновником Інституту мікробіології і епідеміології, нині Інститут мікробіології і вірусології НАН України, що носить його ім'я.

Російський ботанік засновник вірусології **Івановський Д.І.** (1864-1920):

1) у 1892 р. при вивченні причин загибелі тютюну від мозаїчної хвороби відкриті вірус (лат. *virus* – отрута, або зараза), раніше не відомі субмікроскопічні істоти, здатні проходити крізь бактеріальні фільтри;

2) відкриті збудники багатьох вірусних інфекцій: ящуру, грипу, поліомієліту, жовтої гарячки, натуральної віспи, кору, епідемічного паротиту тощо;



Івановський Д.І.

3) відкрив віруси-паразити бактерій – бактеріофаги.

У 1897 р. німецькі вчені **Леффлер Ф.** та **Фрош П.** довели, що хвороба великої рогатої худоби – ящур – спричинюється вірусом. Невдовзі після цих відкриттів було описано віруси віспи овець, чуми птахів, сказу тощо.

Засновників ґрунтової мікробіології, видатний російський учений **Виноградський С.М.** (1856-1953)

1) виявив у мікроорганізмів автотрофний тип живлення, при якому вони здатні самі синтезувати для себе органічні речовини використовуючи вуглець вуглекислого газу повітря;

2) встановив, що мікроорганізми приймають участь у кругообігу речовин у природі.

3) дослідив важливий біологічний процес – хемосинтез;

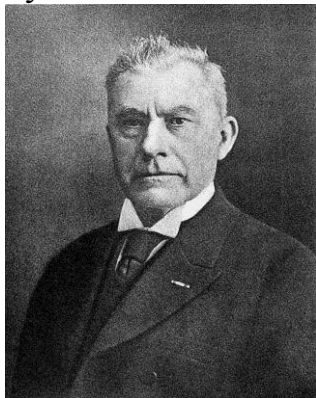
4) у 1893 р. відкрив фіксацію атмосферного азоту в ґрунті вільноживучими бактеріями;

5) виділив вид вільноживучих азот фіксуючих бактерій, який було названо на честь Л. Пастера (*Clostridium pasteurianum*).

Холодний М.Г. (1882-1953) займався вивченням мікробів-автотрофів водойм, ґрунтів, виявив нові види мікроорганізмів та займався їх підрахунком його методи використовуються і на даний час.

Каменський Ф.М. в 1880 р. відкрив явище співжиття рослин із грибами, яке назвали *мікориза*.

Воронін М.С. у 1886 р. відкрив явище співжиття рослин із бульбочковими бактеріями.



М.В. Бейєринк

Видатний голландський мікробіолог **Мартинус Виллем Бейєринк** (1851-1931):

1) використовуючи мікроекологічний принцип, вперше виділив із ґрунту у чисту культуру аеробний вільноживучий азотфіксуючий мікроорганізм – азотобактер;

2) виділив із ґрунту у чисту культуру симбіотичні азотфіксуючі бульбочкові бактерії;

3) у 1898 році запропонував називати збудника тютюнової мозаїки називати (від лат. *virus* - отрута).

Омельянський В.Л. (1867-1928)

1) вперше вивчив процес розкладу клітковини;

2) виділив у чисту культуру і вивчив фізіологію бактерій, які розкладають клітковину, пектин;

3) вивчав процеси нітрифікації;

4) досліджував бактерії, що світяться та утворюють ароматичні речовини.



Виноградський С.М.

Ісаченко Б.Л. (1871-1948)

1) встановив, що в морях, у Північному Льодовитому океані живе величезна кількість мікроорганізмів;

2) дослідив, що мікроорганізми навіть і за низьких температур здійснюють ті ж самі процеси руйнування та синтезу речовин, як і на суші.



Безредка О.М.

Безредка О.М. (1868–1940)

1) вивчав проблеми місцевого імунітету та анафілаксії;

2) запропонував методику введення сироватки, яку використовують і донині (вона носить його ім'я).

Введення сироватки за Безредкою дає можливість своєчасно виявити алергійний стан до препарату і запобігти розвитку анафілактичного шоку.



Білай В.Й.

Білай В.Й. (1908-1994)

1) назвала «світом невидимих титанів» непомітні для неозброєного ока живі істоти, які населяють суходіл, води і повітря та надра нашої планети.

2) досліджувала мікроскопічні гриби, які є патогенами рослин;

3) вивчала мікроскопічні гриби, які розвиваються на продуктах харчування та кормах, накопичуючи мікотоксини спричиняючи отруєння людей та тварин;

4) вивчала гриби – продуценти антибіотиків.

Значним внеском у розвиток загальної і ґрунтової мікробіології стали праці відомих німецьких мікробіологів –**Мюллера Г., Шлегеля Г.** та інших, а дослідження біохімії процесу азотфіксації фінського вченого **Віртанена А.** були удостоєні Нобелівської премії.

Необхідно також відзначити фундаментальні праці з сільськогосподарської мікробіології відомого американського вченого **Ваксмана З.** «Принципи ґрунтової мікробіології», угорського мікробіолога **Фехера Д.** та інших дослідників.

П'ятий період розвитку мікробіології, увійшов в історію під назвою **біохімічний період**, він продовжується від початку ХХ ст. до першої половини ХХ ст., проводилось дослідження біохімічної діяльності мікроорганізмів, що призвело до виникнення біохімії і генетики мікробів.



Були сформульовані наукові *принципи хіміотерапії* (*П. Еріх, Д.Л. Романовський*), відкриті та виділені *антибіотики* (*А. Флемінг* – пеніцилін у 1929 році, *Дж. Чейн, Х. Флорі* – у 1940 році, *З.В. Єрмолаєва* – у 1942 році), розроблені методи серодіагностики інфекційних хвороб (*А. Вассерманн, Ф. Відаль, І. Райт, А. Асколі*).

А. Флемінг

У 1915 р. англійський бактеріолог **Ф. Туорт**, а в 1917 р. канадієць **Ф. д'Ерель**, незалежно один від одного, відкрили віруси бактерій, названі д'Ерелем бактеріофагами («пожирачі бактерій»).



Єрмолаєва З.В. (1898-1974) вперше в Україні отримала пеніцилін.

Єрмолаєва З.В.

Паяладін В.І. (1859-1922), **Костичев С.П.** (1877-1931), **Буткевич В.С.** (1872-1942), досліджували процеси дихання та бродіння мікроорганізмів.

Шапошников В.М., Ієрусалимський М.Д., Г.К. Скрябін, Є.І. Квасников, С.І. Кузнецов, Г.І. Каравайко та інші вивчали фізіологічні і біохімічні властивості мікроорганізмів.

Г.А. Надсон вивчав роль мікроорганізмів у кругообігу речовин у природі. В 1925 р. Г.А. Надсон разом з **Г.С. Філіпповим** під дією рентгенівських променів вперше одержав стійкі мутанти дріжджів і цвільових грибів.

Б.Л. Ісаченком, А.О. Криссом, В.О. Таусоном, С.І. Кузнецовим, Є.М. Мішустіним та іншими було проведено фундаментальні дослідження з морської, геологічної і сільськогосподарської мікробіології.

А.О. Криссов, В.О. Таусон, С.І. Кузнецов та інші вчені працювали над встановленням значення мікроорганізмів у кругообігу речовин у воді і ґрунті, досліджували геологічну діяльність мікроорганізмів.

Є.М. Мішустіну належить велика заслуга у вивченні процесів перетворення азоту в природі, зокрема біологічної фіксації атмосферного азоту.

Шостий період розвитку мікробіології, увійшов в історію під назвою молекулярно-генетичний період, він продовжується від першої половини ХХ ст. до теперішнього часу), проводились та проводяться дослідження з молекулярної генетики мікроорганізмів, біотехнології, генної інженерії.

О. Ейвері, К. Мак-Леода, М. Мак-Карті, Дж. Ледерберга, Е. Татума, Н. Ціндера, Ф. Жакоба та інших науковців започатковали новий напрям мікробіології – генетику мікроорганізмів, успіхи досліджень зумовили виникнення нового розділу біології – молекулярної генетики. Вона є основою сучасної генної інженерії, що має завданням конструювання нових організмів із заданими властивостями.

Зільбер Л.О., Єрмольєвоє З.В., Смородинцев О.О., Чумаков М.П., Здоровський П.Ф., Тімаков В.Д., Жданов В.М. та інші вчені працювали над проблемами медичної мікробіології, вірусології та імунології.

Голландські мікробіологи **А. Ключвер** і **К. ван Ніль** провели порівняльні біохімічні дослідження систематично віддалених фізіологічних груп мікроорганізмів і сформулювали теорію *біохімічної єдності життя*, яка базується на спільних закономірностях конструктивного і енергетичного обміну всіх живих організмів. Спільне виявляється в єдності трьох груп процесів: передачі генетичної інформації, енергетичних і конструктивних процесів. Два останні положення сформулював А. Ключвер, а єдність системи передачі генетичної інформації у всіх типів життя було встановлено пізніше.

У галузі вірусології здобуті такі досягнення: розшифровано молекулярно-генетичну будову багатьох вірусів; вивчено механізм взаємодії вірусів із клітиною, загальні механізми перетворення вірусами нормальної клітини на пухлинну (**Зільбер Л.О.**); виділено ВІЛ у 1983 році (**Лю Монтаньє** та **Роберт Галло**); виділено та вивчено раніше невідомі віруси (збудники гарячок Ласса, Марбург, Ебола); відкрито новий вид збудників – *пріони*.

У галузі імунології було зроблено такі відкриття: запропоновано вчення про імунітет як систему самозахисту організму від усіх генетично чужорідних агентів, а не тільки від мікроорганізмів; описано два різновиди лімфоцитів – В- і Т-лімфоцити, їх функції; розшифровано структуру антитіл, відкрито різні класи імуноглобулінів; виявлено гени, що контролюють утворення антитіл до всіх існуючих у природі чужорідних агентів; доведено існування генетичної схильності до інфекційних захворювань.

У цей самий період відбувається становлення *генної інженерії*. Розпочалося промислове виробництво вакцин нового покоління – генно-інженерних. **Д. Келєр** та **І. Мільстайн** відкрили гібридами (1975). Ці клітини здатні тривалий час розмножуватись у поживному середовищі і продукувати

моноклональні антитіла заданої специфічності, які використовують із лікувальною і діагностичною метою.

Дроботько В.Г., Ручко Г.О., Бельтюкова К.Г., Френкель Г.М. та інші займалися дослідженнями мінливості мікроорганізмів і бактеріофагів, а також можливістю лікувати дизентерію, стафілококові хвороби, бактеріальну рябуху махорки, а також селекцією високопродуктивних культур оцтовокислих бактерій, необхідних для промислового виробництва оцту.

Під керівництвом **Гвоздяка І.Р.** проводились дослідження стійкості рослин до бактеріальної інфекції.

Дроботько В.Г., Марусенко П.Є., Айзенман Б.Ю., Кудлай Д.Г., Ятель П.Д. та інші, займалися відкриттям збудника дуже небезпечного захворювання коней – стахіботріотоксикозу і розробкою заходів ефективної боротьби з цією хворобою.

Дроботько В.Г., Білай В.Й., Підоплічко М.М., Айзенман Б.Ю., Заленуха С.І., Затула Д.Г., Смірнов С.С. та інші займалися вивченням мікробів-продуцентів біологічно активних речовин, що дозволило одержати глюкозооксидазу та інші важливі ферменти. З мікроорганізмів і вищих рослин було виділено мікроцид, аренадин, новоіманін, сальвін, фенілгептатрин, Ал-87, біоспорин та інші антибіотики, які рекомендовано для використання у медицині та народному господарстві.

Бершова О.І., Рубенчик Л.Й., Андріюк К.І. займаються дослідженнями вільноживучих і симбіотичних азотфіксаторів та взаємовідносин між мікроорганізмами ризосфери і вищими рослинами, займаються розробкою рекомендацій щодо впровадження здобутих результатів у практику. За досягнення в у напрямку ґрунтової мікробіології їх було відзначено премією імені Д.К. Заболотного.

Андріюк К.І., Білай В.Й., Рубенчик Л.Й., Резнік С.Р., Смірнов В.В. та інші займаються встановленням біогенної природи корозії підземних металічних і бетонних споруд та розробкою методів її запобігання, створенням лікувально-профілактичних препаратів на основі живих культур і організацією їх промислового виробництва. За цінність проведених досліджень автори нагороджені Державною премією.

Квасников Є.І., Малащенко Ю.Р., Нестеренко О.А. та інші одержали Державну премію за розробку наукових основ біосинтезу білка і дослідження біології та систематики промислово важливих груп мікроорганізмів.

Затула Д.Г., Резнік С.Р. та інші займаються фундаментальними питаннями онкології і ведуть пошуки речовин природного походження, що були б ефективними для лікування злоякісних пухлин.

Касьяненко А.М., Григор'єва Л.В., Вершигора А.Ю. та інші вивчають проблеми ешерихіозів.

Сомова А.Г. особливу увагу приділяє питанню складу популяцій холерних вібріонів.

Кіпріанова О.А. та інші займаються розробкою систематики та ідентифікації бактерій роду *Pseudomonas*.

Бобир А.Д., Московець С.М., Краєв В.Г. та інші вперше в Україні дослідили морфологічні та фізіологічні властивості низки вірусів, ними проведено їх ідентифікацію; з'ясовано антигенні властивості вірусів жовтухи цукрових буряків, зморшкуватої мозаїки і готики картоплі, мозаїки квасолі, кормових бобів, сої та інших культур; розроблено і рекомендовано для впровадження у виробництво заходи боротьби з ними.

Дяченко С.С., Синяк К.М., Дяченко Н.С. та інші досліджують патогенні віруси людини.

Під керівництвом **Кішка Я.Г.** проводяться дослідження вірусів та інших мікроорганізмів в Україні.

Смірнов В.В. та інші займаються виготовленням таких цінних харчових продуктів, як геролакт та нові антибіотики.

Більше ніж за трьохсотлітню історію вивчення мікробів (з часу першого їх опису А. Левенгуком) мікробіологія зібрала велику кількість наукових даних.

Наші співвітчизники зробили неоціненний внесок у розвиток мікробіології. Вони відкривали бактеріологічні лабораторії й інститути в різних містах і країнах, розпочинали викладання і організовували кафедри мікробіології, їх іменами названі наукові та навчальні заклади: ім. І.І. Мечникова – у Санкт-Петербурзі, Харкові, Одесі та інших містах; ім. Д.К. Заболотного – у Києві, Санкт-Петербурзі; ім. В.А. Хавкіна – в Індії (Бомбей).

Виятковий героїзм при проведенні досліджень проявили І.О. Деминський, М.О. Лебедева, А.І. Турчинович-Вижникевич, І.В. Мамонтов, Ріккетс і С. Провачек, які своє життя принесли в жертву науці.

Багато вчених стали лауреатами Нобелівської премії з мікробіології. Серед них І.І. Мечников, П. Ерліх, Р. Кох, О. Флемінг, Дж. Чейн та ін.

Сучасний період, незважаючи на кризову ситуацію в економіці, характеризується помітним розширенням досліджень у технічній мікробіології, вірусології, генетиці та генній інженерії, біотехнології, а як результат досягнення мікробіологічної науки широко впроваджуються в практику.

Крім того, ведуться пошуки нових антибіотиків, хіміотерапевтичних препаратів, до яких ще не вироблена резистентність (від лат. *resisto* – протистояти) у мікроорганізмів; розробляються заходи щодо боротьби з інфекціями.

Питання для самоконтролю

1. Що вивчає мікробіологія?
2. Які науки входять до мікробіології?
3. Які напрямки в ній виділяють?
4. Які етапи виділяють у розвитку мікробіології?
5. З іменами яких вчених пов'язані періоди розвитку мікробіології?
6. Який внесок зробили українські вчені в розвиток мікробіології?

7. Яке місце посідає ґрунтова мікробіологія у підготовці фахівців?
8. Яких успіхів досягла сучасна мікробіологія?
9. Які проблеми стоять перед сучасною мікробіологією?

Тести

1. Вперше форми мікробів описав:
 - а) Гіппократ;
 - б) Д. Фракасторо;
 - в) А. Левенгук;
 - г) Д. Самойлович.
2. Вперше відкрив віруси:
 - а) Л. Пастер;
 - б) І. Мечніков;
 - в) Р. Кох;
 - г) Д. Іванівський.
3. Встановив, що спиртова ферментація спричинена життєдіяльністю мікроорганізмів:
 - а) Д. Івановський;
 - б) Л. Пастер;
 - в) Р. Кох;
 - г) Д. Самойлович.
4. Вивчав явища антагонізму у мікроорганізмів:
 - а) Л. Пастер;
 - б) Р. Кох;
 - в) І.І. Мечников;
 - г) М.Ф. Гамалія.
5. Збудників туберкульозу і холери відкрив і описав:
 - а) Л. Пастер;
 - б) Р. Кох;
 - в) Д.К. Заболотний;
 - г) М.Ф. Гамалія.
6. Основоположником вірусології є:
 - а) Д.Й. Івановський;
 - б) Д.К. Заболотний;
 - в) О.М. Безредка;
 - г) М.Ф. Гамалія.
7. Київський інститут мікробіології і вірусології заснував президент Академії наук України:
 - а) Я.Ю. Бардах;
 - б) Д.К. Заболотний;
 - в) О.М. Безредка;
 - г) М.Ф. Гамалія.

8. Досліджує мікроскопічні водорості:
- а) бактеріологія;
 - б) протозоологія;
 - в) альгологія;
 - г) мікологія.
9. Досліджує мікроскопічні найпростіші:
- а) бактеріологія;
 - б) мікологія;
 - в) альгологія;
 - г) протозоологія.
10. Напрямок мікробіології, що досліджує патогенні мікроорганізми тварин:
- а) космічна;
 - б) геологічна;
 - в) ветеринарна;
 - г) технічна.
11. Напрямок мікробіології, що досліджує значення мікроорганізмів в утворенні структури ґрунту:
- а) космічна;
 - б) геологічна;
 - в) ветеринарна;
 - г) технічна.

РОЗДІЛ 2

СТРУКТУРНІ ОСОБЛИВОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ

Основні цілі:

- вивчити основи поділу мікроорганізмів;
- знати різницю між структурою еукаріотів та прокаріотів;
- вивчити фізіологічні особливості мікроорганізмів;
- вивчити особливості генетики мікроорганізмів;
- знати досягнення генної інженерії на даний час.

2.1. ОСОБЛИВОСТІ ЕУКАРІОТИЧНИХ ТА ПРОКАРІОТИЧНИХ ОРГАНІЗМІВ

Мікроби – це найбільша за кількістю та дуже різноманітна за рівнем організації частина організмів, які населяють біосферу Землі. Для більшості представників мікробів характерною є одноклітинна будова. Мікроби дуже різняться між собою, за структурою і хімічним складом одні належать до рослинних, інші – до тваринних організмів, одні живляться неорганічними сполуками, інші потребують готових органічних речовин, одні розмножуються тільки вегетативно, для інших характерний вегетативний і статевий шлях розмноження, одні легко ростуть на поживних середовищах, у інших життєвий цикл відбувається всередині живої клітини. Об'єднують їх тільки малі розміри, тому систематизувати ці організми складно. Розмір мікробів вимірюють у мікрометрах та нанометрах ($1\text{ мкм} = 0,001\text{ мм} = 1 \cdot 10^{-6}\text{ м}$; $1\text{ нм} = 0,001\text{ мкм} = 1 \cdot 10^{-9}\text{ м}$), тому їх вивчення стало можливим після винайдення збільшувальних приладів. Клітини прокаріот мають дрібні розміри і не перевищують 30 мкм. В основу класифікації мікроорганізмів покладено особливості їх морфологічних і біологічних властивостей. Мікроорганізми поділяються на неклітинні організми (віруси – царство *Vira*, та пріони – ще недостатньо вивчений вид інфекційних агентів) і клітинні організми (схема 1.).

У сучасній систематиці до мікроорганізмів відносять мікроскопічні організми, які представляють всі існуючі головні токسونи:

Царство Вірусів (неклітинні форми) (віруси);

Царство Дроб'янки (над царство Прокаріоти) (бактерії та ціанобактерії);

Царство Рослин (надцарство Еукаріоти) (рослини вищі та нищі – водорослі);

Царство Тварин (надцарство Еукаріоти) (найпростіші одноклітинні та багатоклітинні).

Головна риса, яка поєднує ці різноманітні живі організми – мікроскопічні розміри. Генетичні, метаболічні, фізіологічні та інші важливі біологічні особливості у цих організмів надзвичайно різноманітні.

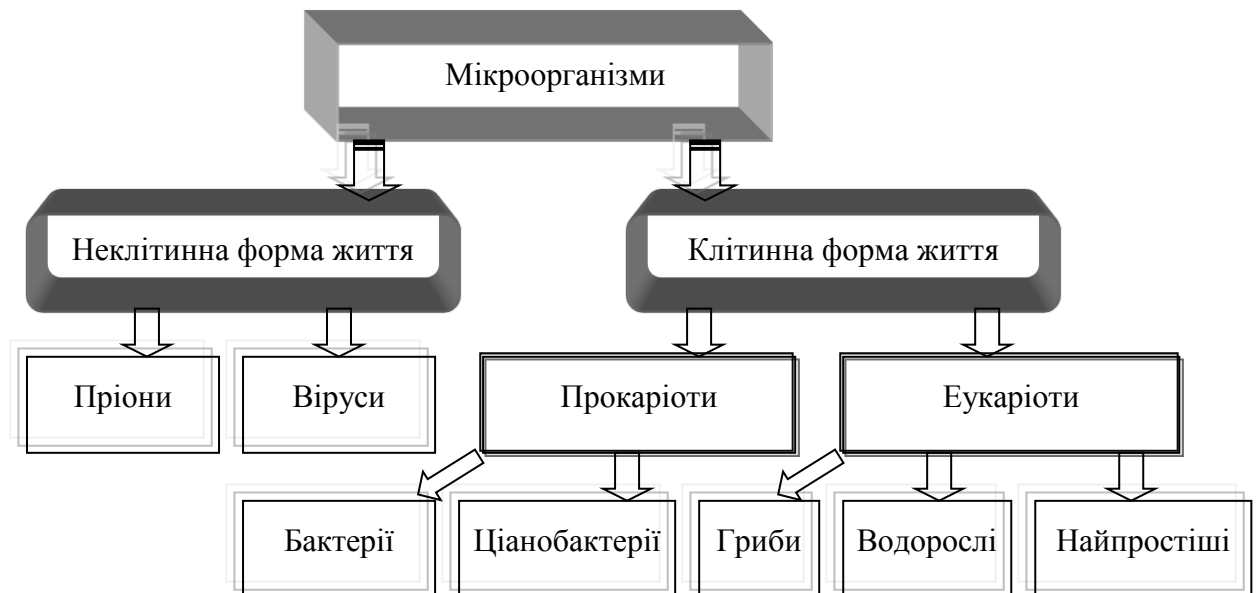


Схема 1. Основи поділу мікроорганізмів

Клітинні організми за основними типами клітинної будови поділяються на дві великі групи: **1) прокаріоти, 2) еукаріоти.**

Прокаріотами (*Procaryotae* – доядерні) (від лат. *pro* – замість, грец. *karyon* – ядро) називають мікроорганізми, які не мають чітко диференційованого ядра, ядерної оболонки, а генетична інформація міститься в 1 молекулі ДНК замкнутій в кільце, яку називають – нуклеоїд, статевий шлях розмноження відсутній. Не мають мітохондрій, апарату Гольджі, ендоплазматичного ретикулуму, хлоропластів. До них належать бактерії і синьозелені водорості, які ще називають ціанобактеріями. Вважають, що прокаріоти – похідні первісних організмів, які існували понад три мільярди років тому.

Еукаріотами (*Eucaryotae* – ядерні) (від грец. *eu* – повністю, *karyon* – ядро) називають всі одноклітинні і багатоклітинні організми, які мають сформоване ядро, відмежоване від цитоплазми ядерною мембраною. У багатоклітинних всі клітини фізіологічно пов'язані і окремо існувати не можуть. До еукаріотів, що їх вивчають у мікробіології, належать представники грибів, водоростей і найпростіших. За будовою вони подібні до рослинних і тваринних клітин.

При дослідженні ультраструктури клітин з'ясовано глибокі фундаментальні відмінності у будові прокаріотних і еукаріотних клітин.

Прокаріотична клітина має тільки одну внутрішню порожнину, яка утворена клітинною мембраною. У прокаріотній клітині відсутні оточені ліпопротеїдними мембранами компартменти або органели, тобто вона не має замкнутих вторинних порожнин. У клітинах прокаріотів ядерний апарат не відмежований ядерною оболонкою з поровим комплексом від цитоплазми. У них відсутні мітохондрії і хлоропласти, ендоплазматична сітка, диктіосоми, лізосоми і мікротільця, актинові мікрофіламенти, тубулінові мікротрубочки і

мітотичний апарат. Геном у цих мікроорганізмів являє собою кільцеву хромосому, яка складається із ДНК.

В еукаріотичних клітинах, на відміну від прокаріотичних, є вторинні порожнини, ядро, оточене подвійною мембраною, утворює вторинну порожнину. В цитоплазмі еукаріотів є мітохондрії, хлоропласти та інші органели, які також утворюють вторинні порожнини.

У таблиці 3 наведено зіставлення деяких ознак клітинної організації прокаріотів і еукаріотів.

Таблиця 3

Порівняння деяких ознак клітинної організації прокаріотів і еукаріотів
(за Нікітіним, 1974, з доповненням)

Ознака	Прокаріотична клітина	Еукаріотична клітина
Ядро і організація ядерної ДНК	Нуклеоїд. ДНК не відокремлена від цитоплазми мембраною і не зв'язана з гістонами. Мітоз відсутній	Ядро. ДНК відокремлена від цитоплазми мембраною і зв'язана з гістонами. Мітоз
Кількість, склад і набір хромосом	Одна кільцева хромосома, складається з ДНК. Гаплоїдний набір	Більш ніж одна хромосома, складається з ДНК і білка. Гаплоїдний або диплоїдний набір
Цитоплазматична ДНК	Плазміді і епісоми (не оточені мембраною)	Мітохондрії, хлоропласти, центріолі, кінетосоми (базальні тіла), апарат Гольджі
Цитоплазматичні органели, оточені мембраною (вторинні порожнини)	Немає	Є
Склад мембран	Не містять стеролів	Містять стероли
Рибосоми	70 S-типу	80 S-типу
Дихальна система	Є частиною мембран або мезосом. Мітохондрій немає	У мембранних органелах – мітохондріях
Вакуолі	Трапляються зрідка	Трапляються часто
Клітинна стінка	У хімічному комплексі стінки є пептидоглікани	У складі клітинної стінки (якщо вона є) пептидоглікани відсутні
Джгутики	Складаються з однієї або кількох фібрил	Кожний джгутик складається із 20 фібрил, зібраних у групи 2 x 9+2
Рух цитоплазми	Відсутній	Виявляється часто
Фотосинтез	Бактеріохлорофіл.	Хлорофіл <i>a</i> , часто <i>b</i> , <i>c</i> , <i>d</i>

	Відновники: H_2S , інші сполуки сірки, органічні речовини	або <i>e.</i> Виділяється O_2 . Відновник H_2O
Вплив антибіотиків	Чутливі до пеніциліну	Нечутливі до пеніциліну
Стійкість до γ -опромінювання	Дуже висока	Низька

2.2. ПОНЯТТЯ ПРО ХІМІЧНИЙ СКЛАД МІКРООРГАНІЗМІВ

Хімічний склад мікроорганізмів, подібний до хімічного складу тіла рослин і тварин. Лише віруси характеризуються більш спрощеним хімічним складом, так як формуються з нуклеїнової кислоти (ДНК або РНК) та білкової оболонки – капсиду. Мікроорганізми як і всі живі організми містять органогенні елементи: вуглець, водень, кисень, азот, фосфор і сірку, з яких утворюються складні органічні сполуки, а також зольні елементи: калій, натрій, кальцій, магній, залізо, кремній та інші, які входять до складу органічних речовин або утворюють солі.

Мікробна клітина складається з води на 70–85% і сухого залишку на 15–30%.

Вода становить основну масу клітини, її значення в процесах життєдіяльності вирішальне: у разі значної втрати води мікробна клітина гине. Вода є розчинником хімічних сполук, сприяє біохімічним процесам, входить до складу клітинних структур, складних органічних речовин. Вміст її змінюється залежно від фізіологічного стану клітини, стадії розвитку, умов середовища, в якому вона перебуває. У спорі, де фізіологічні процеси пригнічені, міститься мало води близько 40%.

До складу сухого залишку входять білки, нуклеїнові кислоти, вуглеводи, ліпіди, низькомолекулярні органічні речовини і солі.

Білки становлять основну масу сухого залишку, які складають 50–80% маси сухого залишку.

Білки за структурою поділяються на:

- прості – протеїни;
- складні – протеїдами.

Прості білки при гідролізі розпадаються тільки на амінокислоти, а *складні* – також і інші органічні сполуки і небілкову *простетичну групу*. Простетичною групою можуть виступати: нуклеїнові кислоти, вуглеводи, ліпіди та інші.

До складних білків відносять:

- *нуклеопротеїди* – білки, що зв'язані з нуклеїновими кислотами;
- *глюкопротеїди* – білки, що зв'язані з вуглеводами;
- *ліпопротеїди* – білки, що зв'язані з ліпідами;
- *хромопропротеїди* – білки, що зв'язані із залізом і міддю.

Білки містяться в цитоплазмі, нуклеоїді, поверхневій мембрані, джгутиках, війках, у невеликій кількості – в цитоплазматичній мембрані. До

білків належать ферменти, деякі токсини. Білки визначають видову специфічність мікробів (є антигенами), зумовлюють патогенні властивості.

Нуклеїнові кислоти складають 10–30% маси сухого залишку мікробної клітини, як у всіх живих клітинах, представлені ДНК і РНК. Основним структурним елементом нуклеїнових кислот є нуклеотид, який складається з азотистої основи, п'ятивуглецевого цукру і залишку фосфорної кислоти. ДНК знаходиться в нуклеоїді і визначає генетичні властивості мікробів. РНК міститься в рибосомах, цитоплазмі та бере участь у біосинтезі білка. Відомо три типи РНК: м-РНК, р-РНК і т-РНК. ДНК складається з аденіну, гуаніну, цитозину, тиміну, дезоксирибози і залишку фосфорної кислоти; до складу РНК входять аденін, гуанін, цитозин, урацил, рибоза і залишок фосфорної кислоти.

Різниця між цими двома нуклеїновими кислотами полягає в тому, що в ДНК є азотна основа тимін і дезоксирибоза, а в РНК – урацил і рибоза. Однак виявилось, що існують істотні відхилення від цього правила.

Вуглеводи складають 12–18% маси сухого залишку мікробної клітини.

Вуглецевмісні сполуки бувають:

- прості – моносахариди та дисахариди;
- високомолекулярні – полісахариди.

Вуглеводи входять до складу клітинної стінки, капсули, складних сполук (пептидоглікан, тейхоеві кислоти). Вони зумовлюють антигенну структуру мікробної клітини, є фактором патогенності. Деякі (глікоген, крохмаль) виконують роль запасних поживних речовин у клітині.

Ліпіди складають 0,2–40% маси сухого залишку мікробної клітини, представлені жирами, восками, жирними кислотами, фосфоліпідами, входять до складу цитоплазматичної і поверхневої мембран, клітинної стінки. Ліпіди, а також їх комплекси з іншими речовинами (ліпополісахариди) токсичні для макроорганізму.

Ліпіди перебувають у клітинах мікробів як у вільному, так і в зв'язаному стані. Вони використовуються як будівельний (мембрани), енергетичний матеріал і як запасні поживні речовини. Крім білків, вуглеводів, жирів та жироподібних речовин, тіло мікробів містить і низку інших органічних сполук: органічні кислоти, спирти, пігменти, вітаміни, антибіотики тощо.

Мінеральні речовини становлять 2–14% маси сухого залишку мікробної клітини. Мінеральні речовини у тілі мікроорганізмів представлені: фосфором, сіркою, натрієм, магнієм, калієм, кальцієм, силіцієм, хлором, а також життєво необхідними є мікроелементи: марганець, бор, молібден, кобальт, мідь, цинк та ін. Вони містяться в незначній кількості, входять до складу ферментів і активують їх. На кількісний і якісний склад мінеральних речовин великий вплив має середовище, на якому вирощують мікроби, їх вид і вік.

Мінеральні речовини відіграють велику роль у регуляції внутрішньоклітинного осмотичного тиску і колоїдного стану цитоплазми,

швидкості і напряду багатьох біохімічних реакцій. Низка мінеральних речовин є активаторами ферментів, стимуляторами росту тощо.

Хімічні речовини зумовлюють антигенні і хвороботворні властивості мікробів. Особливості хімічного складу мікробів враховують під час створення препаратів для лікування, ідентифікації та у разі знезараження мікроорганізмів.

Фосфор входить до складу органічних сполук мікробної клітини: нуклеїнових кислот, фосфоліпідів, коферментів, АТФ (акумулятор енергії в клітині) тощо. Без фосфору мікроорганізми не можуть рости і розвиватися. На відміну від азоту і сірки фосфор входить до органічної речовини тільки в окисленому стані (H_3PO_4). Фосфор надходить у мікробну клітину у вигляді молекул фосфорної кислоти і в незмінній формі бере участь у різних біологічних процесах. Найкращим джерелом фосфору для більшості мікроорганізмів є різні солі ортофосфорної кислоти.

Калій активує ферментні системи, відіграє істотну роль у вуглеводневому обміні та синтезі клітинних речовин. Джерелом калію для мікроорганізмів є його солі.

Сірка є необхідним поживним елементом для мікроорганізмів. Вона міститься в клітинах в основному у відновленій формі, зокрема у вигляді сульфідної групи. Більшість мікробів може використовувати для живлення сульфати. Проте є бактерії, які потребують для свого живлення відновлених сполук сірки. Для них джерелом сірки можуть бути неорганічні сульфіди, тіосульфати і органічні сполуки, що містять сірку.

Магній входить до складу хлорофілу у зелених і пурпурних сіркобактерій, ціанобактерій, а також є активатором низки ферментів. У клітині перебуває переважно в іонному стані.

Кальцій необхідний для нормального росту й розвитку деяких мікроорганізмів. Джерелом цих поживних елементів для мікробів є їхні водорозчинні солі.

Заліз входить до складу ферментів, які беруть участь у процесах дихання. Залізо також належить до незамінних поживних елементів. Мікроорганізми використовують його в дуже малих кількостях. Однак нормальний розвиток їх без цього елемента неможливий, оскільки залізо входить до гемінового угруповання, яке є коферментом для низки важливих дихальних ферментів (цитохроми, цитохромоксидаза, каталаза, пероксидаза тощо). Джерелом заліза для мікробів можуть бути сульфати та інші його солі.

Іони натрію утримують воду, тому зумовлюють осмотичний тиск мікробної клітини (15 атм у *E. coli*). У більшості мікроорганізмів осмотичний тиск цитоплазми відповідає осмотичному тиску 0,5% розчину натрію хлориду, що враховується під час виготовлення поживних середовищ.

Мікроелементи також потрібні для живлення мікроорганізмів (бор, цинк, мідь, марганець, молібден та ін.). Вони засвоюються мікробами в дуже малій кількості, але, незважаючи на це, нормальний розвиток мікробів без

них є неможливим, оскільки вони входять до складу багатьох ферментів, а також є їхніми активаторами.

Поряд з макро- і мікроелементами мікроорганізми потребують для своєї життєдіяльності в невеликих кількостях і спеціальних речовин або, як їх ще називають, факторів росту – вітамінів і вітаміноподібних речовин, пуринів і піримідинів, амінокислот тощо.

2.3. МЕХАНІЗМ НАДХОДЖЕННЯ ПОЖИВНИХ РЕЧОВИН У МІКРОБНУ КЛІТИНУ

Проникнення води і розчинених у ній поживних речовин з навколишнього середовища в мікробну клітину, а також виділення продуктів життєдіяльності з клітини назовні відбувається через оболонку, капсулу і слизові шари. Капсула і слизовий чохол через свою нещільність особливо не впливають на транспорт речовин. Найважчим бар'єром для проникнення поживних речовин у клітину є оболонка і цитоплазматична мембрана.

Проникнення води і розчинених у ній поживних речовин через цитоплазматичну мембрану є досить складним динамічним процесом. Розчинена речовина може пройти через цитоплазматичну мембрану:

- коли на неї діятиме якась сила;
- за допомогою механізмів, що зумовлюють перенесення цієї речовини крізь мембрану.

При проходженні розчиненої речовини через цитоплазматичну мембрану під дією на неї сили, такою силою є *пасивна дифузія*, тобто коли транспорт речовин відбувається через мембрану під дією різниці концентрацій (для неелектролітів) або електричних потенціалів (для електролітів) з двох боків цитоплазматичної мембрани. Досліди показали, що, за винятком води, тільки деякі речовини можуть проникати крізь мембрану завдяки пасивній дифузії. З термодинамічної точки зору напрям пасивної дифузії визначається як хімічним, так і електричним потенціалом речовини.

При транспорті розчинених речовин крізь мембрану за допомогою спеціальних механізмів даний процес здійснюється двома типами механізмів перенесення.

Перший тип такого механізму дістав назву *полегшеної дифузії*. Полегшена дифузія відбувається за участі особливих мембранних білків, які називають *пермеазами* – молекули-переносники, які циркулюють між зовнішнім і внутрішнім пограничними шарами цитоплазматичної мембрани. Ці розміщені в мембрані переносники зв'язують молекули розчинених речовин на її зовнішньому боці та транспортують їх на внутрішній. Дисоціація цього комплексу на внутрішній поверхні мембрани завершує процес транспорту. Пармези у ряді випадків індукуються своїми субстратами. Найпростіша інтерпретація функції пермеаз полягає в тому, що вони мають здатність проходити через мембрановий бар'єр як з приєднаною молекулою субстрату, так і без неї.

Другий тип – *активне перенесення* або *активна дифузія* речовин здійснюється пермеазами. Цей механізм транспорту дає змогу розчиненим речовинам проникнути в клітину всупереч термодинамічно несприятливому градієнту концентрації. Вважають, що переважна більшість речовин надходить у прокаріотну клітину внаслідок активного перенесення. Оскільки активне перенесення відбувається проти градієнта концентрації, то воно потребує затрат метаболічної енергії. Ця енергія утворюється в процесі дихання або бродіння. Кількість пермеазних білків у цитоплазматичній мембрані мікробів може бути досить значною. Наприклад, підраховано, що на одну клітину *E. coli* припадає близько 8000 молекул пермеаз, які є переносниками лактози.

Під час активного транспорту здійснюється переміщення крізь цитоплазматичну мембрану хімічно незмінних речовин проти градієнта концентрації. Однак у бактерій є й інші транспортні системи, які перетворюють поживну речовину на хімічно змінену форму, не здатну проходити крізь мембрану. Подібні системи перенесення радикалів не здійснюють активного транспорту тому, що концентрація незміненої поживної речовини у середині клітини завжди дуже низька.

Прикладом системи перенесення радикалів, яка узвичаєна у бактерій, є фосфотрансферазна система. Вона транспортує багато цукрів та їхніх похідних, які фосфорилуються в процесі перенесення і надходять у клітину у вигляді цукрофосфатів. Оскільки мембрана є практично непроникливою для більшості фосфорильованих сполук, то цукрофосфати, які утворилися, затримуються у середині клітини. Різні транспортні системи, які функціонують у бактерій, схематично зображені на рис. 2.

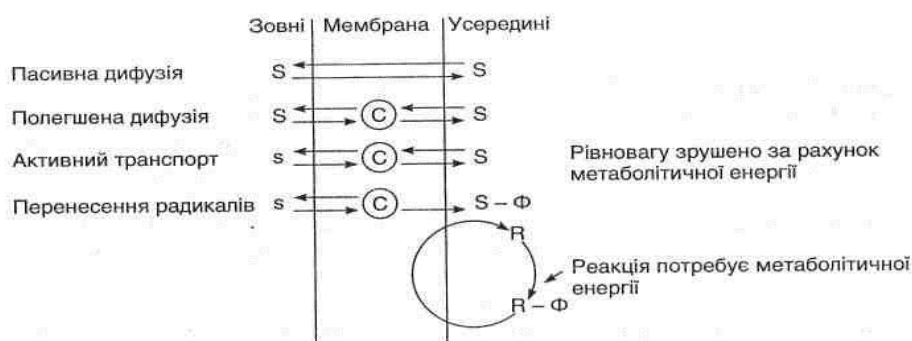


Рис. 2. Порівняння бактеріальних транспортних систем (за Р. Стейнієром та ін., 1979).

Різна довжина стрілок вказує на зрушення рівноваги реакції у бік довшої стрілки; S і s – означають відповідно високу і низьку концентрацію розчинених речовин; C – білок-переносник (пермеаза).

Схема перенесення радикалів ґрунтується на властивостях фосфотрансферазної системи; R, R-Ф і Ф-п означення білка HPr, фосфо-HPr і фосфорильної групи відповідно

Однак загалом процес перенесення радикалів нагадує активний транспорт, оскільки концентрація хімічно зміненої сполуки у середині

клітини може значно перевищувати концентрацію вільної сполуки в середовищі.

2.4. ОСНОВНІ ФІЗІОЛОГІЧНІ ПРОЦЕСИ МІКРООРГАНІЗМІВ

Фізіологія (від грец. *physis* – природа, *logos* – вчення) – наука про життєдіяльність живого організму. Фізіологія вивчає життєві функції організму, взаємодію його із зовнішнім середовищем. Мікроорганізми за структурою та функціями є складними саморегулюючими системами. У процесі життя мікроорганізми, залежно від субстратів, куди вони потрапляють можуть швидко пристосовуватися до найрізноманітніших умов.

Вивчення фізіології мікроорганізмів дозволяє керувати їх життєдіяльністю, ефективно використовувати їх у різних галузях народного господарства, а також знаходити засоби боротьби з ними, коли в цьому виникає потреба.

В основі фізіологічних функцій живих організмів лежить сукупність процесів, які гармонійно поєднані і перебігають у клітині в певній послідовності, забезпечуючи відтворення її біомаси, називають обміном речовин між організмом і середовищем, або метаболізмом.

Метаболізм (від грец. *metabole* – перетворення) – це два нерозривно пов'язаних між собою процеси: анаболізм і катаболізм.

Анаболізм (від грец. *anabole* – підняття) або **конструктивний обмін** – сукупність хіміко-біологічних процесів у живому організмі, спрямованих на утворення й оновлення його структурних частин (живлення).

Анаболізм полягає в:

- синтезі складних молекул із більш простих поживних речовин, які надходять із довкілля;
- накопиченні енергії.

Катаболізм (від грец. *katabole* – руйнування) або **енергетичний обмін** – сукупність фізіологічних процесів у живому організмі, спрямованих на розщеплення складних органічних речовин (дихання, бродіння), під час якого вивільнюється енергія.

Катаболізм полягає в:

- розщепленні складних органічних речовин;
- вивільненні енергії та акумуляції енергії в АТФ та інших високоенергетичних сполуках.

У мікроорганізмів розрізняють дві форми катаболізму:

- *дихання*;
- *бродіння*.

У більшості прокаріотів анаболізм і катаболізм тісно пов'язані між собою і їх важко розділити, так як ці процеси перебігають у клітині водночас. Метаболізм у мікроорганізмів має дуже інтенсивним рівень. За одну добу за сприятливих умов одна мікробна клітина споживає таку кількість поживних речовин, яка в 30–40 разів перевищує її масу. Завдяки цьому мікроорганізми швидко адаптуються до різних умов існування. Інтенсивний метаболізм і

адаптацію забезпечує велика кількість ферментів. Мікроорганізми в результаті проходження метаболічних процесів можуть використовувати різні органічні і неорганічні сполуки, як джерело енергії і як вихідний субстрат для побудови речовин тіла. Мікроби здатні утилізувати навіть ті речовини, які не придатні для живлення вищих організмів: феноли, вуглеводні (нафту і продукти її переробки), миючі засоби. У цьому полягає їх величезна роль як санітарів, що очищують навколишнє середовище.

В основі метаболічної різноманітності мікроорганізмів лежать різні шляхи метаболізування вихідних субстратів, тобто один вихідний субстрат може перетворюватися, залежно від умов, різними шляхами, а основними шляхами метаболізму живої матерії є живлення і дихання.

2.5. СПОСОБИ ЖИВЛЕННЯ ОРГАНІЗМІВ

Для росту і розмноження мікробів необхідне надходження в клітину поживних речовин.

Є два способи живлення живих організмів:

- 1) голозойний (грец. *holos* – увесь, цілий; *zoon* – тварина);
- 2) голофітний (грец. *holos* – увесь, цілий; *phito* – рослина).

При **голозойному** способі живлення частинки їжі захоплюються тваринним організмом, потрапляють в органи травлення і перетравлюються. Цей спосіб живлення властивий представникам тваринного світу від *Protozoa* до вищих тварин.

Голофітний спосіб живлення характерний для організмів, які не мають спеціальних органів для захоплення і перетравлення їжі. Вони вбирають поживні речовини у вигляді відносно невеликих молекул із водного розчину шляхом дифузії, а також виділяють продукти кінцевого обміну всією поверхнею тіла. Голофітний спосіб живлення властивий усім рослинам і мікроорганізмам (табл. 4).

Таблиця 4

Способи живлення організмів

Способи живлення організмів	Особливості
Голозойний	Частинки їжі захоплюються тваринним організмом, потрапляють в органи травлення і перетравлюються
Голофітний	Характерний для організмів, які не мають спеціальних органів для захоплення і перетравлення їжі, шляхом дифузії

Процес проникнення поживних речовин у мікробну клітину контролюється цитоплазматичною мембраною завдяки її вибіркової напівпроникності. Більшість органічних сполук є полімерами (білки, полісахариди тощо) і не можуть у такому стані поглинатися і безпосередньо використовуватися в обміні речовин клітини. Складні речовини спочатку розщеплюються до низькомолекулярних під впливом екзоферментів, які

виділяють мікробами в середовище, і проникають крізь мембрану. Цей процес називають *зовнішнім перетравлюванням*, або **голофітний спосіб живлення** (рис. 3). Він властивий тільки мікроорганізмам.

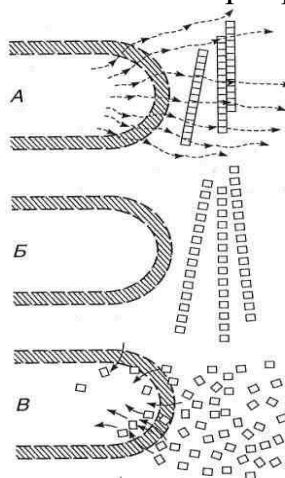


Рис. 3. Схема зовнішнього перетравлювання у бактерій (за М. Фробішером, 1965):

A – виділення ферментів бактерією назовні;

B – розклад поживних речовин ферментами до простих молекул;

B – проникнення молекул крізь оболонку бактерій у цитоплазму (К.М. Векірчик, 2001)

Вважається, що між голозойним і голофітним способами живлення істотної різниці немає, оскільки добре відомо, що і найпростіші, і рослинні організми використовують розчинені у воді речовини, а багато бактерій і грибів можуть засвоювати тверді речовини за допомогою так званого зовнішнього перетравлювання.

2.6. ТИПИ ЖИВЛЕННЯ МІКРООРГАНІЗМІВ

Основні елементи, що необхідні для синтезу органічних сполук, – це карбон (вуглець), гідроген (водень), кисень (кисень) і нітроген (азот). Потребу в кисні і водні мікроби задовольняють за рахунок води. Типи живлення визначають за характером засвоєння вуглецю, азоту та за джерелом енергії табл. 5.

За джерелом вуглецю, необхідним для конструктивного метаболізму, всі мікроорганізми можна поділити на дві великі групи:

1) **Автотрофи** (від грец. *autos* – сам, *trophe* – живлення) – мікроорганізми, які самі перетворюють неорганічні сполуки на органічні, а діоксид вуглецю CO_2 для них є єдиним джерелом вуглецю. До них належать мікроорганізми, що населяють ґрунт, водойми.

2) **Гетеротрофи** (від грец. *heteros* – інший і *trophe* – живлення) – мікроорганізми, які не здатні використовувати діоксид вуглецю. Для їх розвитку потрібні готові органічні сполуки.

Типи живлення організмів

Типи	Назва	Поділ	Особливості
За джерелом вуглецю:	автотрофи		CO ₂ (з вуглекислого газу повітря)
	гетеротрофи		вуглець з готових органічних речовин
		а) сапрофіти (метатрофи)	ростуть на мертвому субстраті
		б) паразити (паратрофи)	живляться органічними сполуками живих організмів
За джерелом енергії:	фототрофи		використовують енергію сонячне світло
	хемотрофи		використовують енергію окислення неорганічних та органічних сполук
За джерелом енергії природи окислювального субстрату:	органотрофи		окислення органічних сполук
	літотрофи		окислення неорганічних сполук
За джерелом азоту:	аміноавтотрофи		синтезують білок з мінеральних або найпростіших сполук азоту (нітратів, амонійних солей, а також з повітря)
	аміногетеротрофи		використовують готові амінокислоти
Міксотрофи			здатні змінювати тип живлення

Якщо автотрофні мікроорганізми самі забезпечують себе вуглецем, то гетеротрофи, що потребують певних форм вуглецевих сполук, повинні живитися продуктами життєдіяльності інших організмів.

Серед гетеротрофних мікроорганізмів виділяють:

1) сапрофіти (від грец. *sapros* – гнилий, *phyton* – рослина), які живуть за рахунок органічних решток відмерлих організмів рослинного і тваринного походження;

2) паразити (від грец. *para* – при, *sitos* – їжа), що живляться за рахунок живих рослинних і тваринних організмів;

а) **облігатні паразити** (обов'язкові, строгі);

б) **факультативні паразити** (необов'язкові).

Сапрофіти виконують велику роль в очищенні довкілля від залишків рослин, трупів тварин, а паразити спричиняють інфекційні хвороби.

Облігатні внутрішньоклітинні паразити – це організми, що можуть жити тільки у середині живих клітин (рикетсії, хламідії та інші). Паразитичний спосіб життя спричинився до редукції деяких метаболічних шляхів у цих організмів, що і зумовило їхню повну залежність від обміну речовин клітини-господаря.

За способом використання різних джерел енергії мікроорганізми поділяють на дві групи:

1) **Фототрофи** (від грец. *photos* – світло і *trophe* – живлення) використовують енергію сонячного світла;

2) **Хемотрофи** (від грец. *hemos* – хімія і *trophe* – живлення) – енергію, що виділяється під час окисно-відновних реакцій.

Залежно від природи речовини, яка окислюється і використовується в метаболізмі, мікроорганізми поділяється на:

1) **Літотрофи**, які одержують енергію внаслідок окислення неорганічних речовин;

2) **Органотрофи**, джерелом енергії для яких є органічні речовини.

Отже, за способом добування енергії серед мікроорганізмів можна виділити чотири групи: фотолітотрофи, фотоорганотрофи, хемолітотрофи і хемоорганотрофи.

Фототрофи – мікроорганізми, які використовують сонячну енергію для синтезу речовин свого тіла із CO_2 .

Фотолітотрофи – фототрофні організми, які для синтезу речовин свого тіла використовують неорганічних сполук типу H_2O , H_2S , S , тобто здійснюють процес фотосинтезу. До них належать зелені рослини, синьозелені водорості (ціанобактерії), зелені сіркобактерії, пурпурні сіркобактерії тощо.

Зелені рослини, які містять хлорофіли і каротиноїдні пігменти, здійснюють процес фотосинтезу в аеробних умовах за таким сумарним рівнянням: $6\text{CO}_2 + 12\text{H}_2\text{O} + h\nu \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$.

Пурпурні сіркобактерії з родини *Chromatiaceae* містять бактеріохлорофіл і каротиноїди, за допомогою яких здійснюється бактеріальний фотосинтез в анаеробних умовах за таким сумарним рівнянням: $2\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{S} + 2\text{H}_2\text{O} + h\nu \rightarrow 2\text{CH}_2\text{O} + \text{H}_2\text{SO}_4$.

При бактеріальному фотосинтезі асиміляція CO_2 проходить за циклом Кальвіна, а утворення АТФ забезпечується циклічним фосфорилуванням. Відновник утворюється за рахунок H_2S , що окислюється в анаеробних умовах до сульфату. Деякі пурпурні сіркобактерії можуть використовувати замість H_2S в ролі екзогенного донора електронів й інші неорганічні сполуки сірки (S , тіосульфат, сульфід).

Зелені сіркобактерії з родини *Chlorobiaceae* – облігатні анаероби – містять бактеріохлорофіл *c* або *d* і каротиноїди у везикулах («хлоробіум-везикулах»). Вони також здатні до фотолітотрофної асиміляції CO_2 за присутності сульфиду і сірки, які окислюються до сульфату. Цікаво, що в деяких штамів *Chlorobiaceae* виявлено фіксацію N_2 .

Отже, принциповою відмінністю між фотосинтезом зелених рослин і бактеріофотосинтезом є те, що останній відбувається в анаеробних умовах, кисень не виділяється, як джерело водню бактерії використовують не воду, а сірководень або інші сполуки.

Фотоорганотрофи – це мікроорганізми, які можуть використовувати для бактеріального фотосинтезу як сонячну енергію, так і органічні речовини (як джерело енергії). До них належать пурпурні несірчані бактерії з родини *Rhodospirillaceae*. Це переважно рухливі мікроаерофіли, які містять бактеріохлорофіл і каротиноїди пурпурного і коричневого кольору. Для фототрофного розвитку їм потрібні прості органічні речовини, які фотоасимілюються або є донорами електронів під час асиміляції CO₂. Жоден із цих видів мікробів не здатний використовувати елементарну сірку як донор електронів і нагромаджувати та виділяти її в зовнішнє середовище.

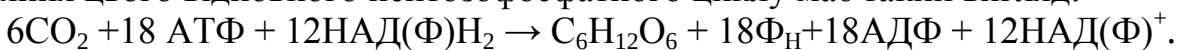
У прокаріотів відомо три типи фотосинтезу:

I – залежний від бактеріохлорофілу безкисневий фотосинтез, який здійснюється кількома групами зелених і пурпурних бактерій;

II – залежний від хлорофілу кисневий фотосинтез, що його здійснює велика група ціанобактерій. Серед ціанобактерій є також види, у яких виявлена здатність до безкисневого фотосинтезу, що пов'язана з відключенням другої фотосистеми, при цьому перша фотосистема функціонує активно. Останнім часом виявлені фотосинтезуючі бактерії, які містять лише бактеріохлорофіл і невелику кількість каротиноїдів. Ці бактерії дістали назву геліобактерій. Вони є облигатними анаеробами, а тому здійснюють безкисневий фотосинтез.

III – безхлорофільний тип фотосинтезу виявлено в деяких екстремальних галофільних архебактерій. Цей безкисневий фотосинтез здійснюється за участю бактеріородопсину – білка, який ковалентно зв'язаний з каротиноїдом. Він володіє здатністю до світлозалежного перенесення протонів через мембрану, що приводить до синтезу АТФ. Досі це поки що єдиний відомий приклад, коли використання світлової енергії для створення трансмембранного градієнта протонів відбувається за допомогою бактеріородопсину і не пов'язано з перенесенням електронів по ЕТЛ.

Загальновизнано, що цикл Кальвіна є основним механізмом автотрофної асиміляції CO₂, у тому числі й у фотосинтезуючих прокаріотів. У циклі Кальвіна акцептором CO₂ є речовина вуглеводної природи – активована молекула пентози – рибульозодифосфат. Для цього циклу унікальними є два ферменти – фосфорибулокіназа і рибульозодифосфаткарбоксилаза, які не беруть участі в інших метаболічних шляхах. Фосфорибулокіназа активує молекули акцептора шляхом вторинного фосфорилування, а другий фермент каталізує реакцію приєднання CO₂ до рибульозо-1,5-дифосфату і наступне гідролітичне розщеплення утвореної гексози на дві тріози, в одній із яких міститься вуглець із CO₂. Молекули тріоз (3-ФГК), які утворилися далі в циклі Кальвіна під дією ферментів, перетворюються на глюкозу. Загальне рівняння цього відновного пентозофосфатного циклу має такий вигляд:



Хемотрофи – ця група бактерій отримує енергію під час проходження окисно-відновних реакцій поділяється на дві підгрупи.

Хемолітотрофи – бактерії, які добувають енергію для свого життя під час окислення неорганічних сполук: H_2S , NH_3 , NO_2 , CO , H_2 та ін. Синтез цими організмами органічних речовин свого тіла з неорганічних із використанням хімічної енергії називається *хемосинтезом*. Явище хемоавтотрофії було відкрито у 1887 р. С.М. Виноградським під час вивчення морфології і фізіології сірко- і залізобактерій.

Вивчення фізіології нітрифікуючих бактерій (*Nitrosomonas*, *Nitrosolobus*, *Nitrospira*, *Nitrobacter*, *Nitrococcus*), сіркобактерій (*Thiobacillus*, *Beggiatoa*), залізобактерій (*T. ferrooxidans*) і водневих бактерій (*Pseudomonas*, *Alcaligenes*) дало змогу, відкрити новий спосіб життя, який трапляється тільки у прокаріотів, – хемоавтолітотрофію.

Відкриття хемосинтезу має важливе значення, оскільки воно свідчить про те, що синтез найважливіших органічних речовин живих організмів – білків, вуглеводів та інших можливий без участі світлової енергії, а також дає можливість по новому підійти до питання про виникнення і еволюцію процесів живлення на Землі.

Хемоорганотрофи – це прокаріоти, які використовують органічну речовину водночас як джерело вуглецю і як джерело енергії, переважно хемоорганогетеротрофи. Вони живуть у ґрунтах, воді та інших середовищах.

Добре відомо, що всі гетеротрофи за допомогою певних ферментних систем активно включають CO_2 у метаболізм, причому у прокаріотів типи використання CO_2 набагато різноманітніші, ніж у еукаріотів. Основним способом включення CO_2 в речовини клітини у хомогетеротрофних бактерій є реакції карбоксилювання, яких виявлено досі кілька десятків, наприклад піруват + CO_2 + АТФ → щавлевооцтова кислота + АДФ + F_H . Ця реакція каталізується ферментом піруваткарбоксилазою.

Всі прокаріоти за способом живлення поділяються на:

- автофотолітотрофи;
- автофотоорганотрофи;
- автохемолітотрофи;
- автохемоорганотрофи;
- гетерофотолітотрофи;
- гетерофотоорганотрофи;
- гетерохемолітотрофи;
- гетерохемоорганотрофи.

Крім вуглецю життєво важливим компонентом мікробної клітини – білків і нуклеїнових кислот – є азот.

Залежно від *джерела азоту* мікроби розділяють на дві групи:

- 1) **Аміноавтотрофи** синтезують білок з мінеральних або найпростіших сполук азоту (нітратів, амонійних солей, а також з повітря);
- 2) **Аміногетеротрофи** використовують для живлення головним чином готові амінокислоти.

Аміноавтотрофний тип живлення властивий більшості ґрунтових мікробів, аміногетеротрофний – патогенних і деяких сапрофітів. Встановити

чітку межу між авто- і гетеротрофами не завжди вдається. Деякі патогенні мікроорганізми в навколишньому середовищі ведуть сапрофітний спосіб життя і, навпаки, деякі сапрофіти залежно від стану макроорганізму можуть викликати захворювання. Наприклад, бульбочкові бактерії (аміноавтотрофи) при ослабленні бобової рослини перетворюються у фітопатогени, припиняють фіксувати атмосферний азот і починають використовувати готові органічні форми азоту рослинного походження.

Міксотрофи (від грецьк. *micis* – змішення) – мікроорганізми, які здатні переходити від одного типу живлення до іншого.

Тип живлення мікроорганізмів враховують під час виготовлення поживних середовищ для культивування їх у лабораторних умовах.

2.7. ДИХАННЯ МІКРООРГАНІЗМІВ

Дихання мікроорганізмів – це процеси окислення складних органічних сполук до простих з одночасним виділенням енергії, яка використовується мікроорганізмами для росту, розвитку, розмноження та інших процесів життєдіяльності.

Залежно від потреби забезпечення мікробів киснем Л. Пастер у 1861 р. поділив усі мікроорганізми на **аероби** та **анаероби**.

Аероби – мікроорганізми, які (як і вищі рослини та тварини) для дихання використовують молекулярний кисень атмосфери.

Анаероби – мікроорганізми, які можуть жити без доступу атмосферного кисню. Енергію, потрібну для життя, вони дістають завдяки процесам бродіння. Для визначення життя в без-кисневому середовищі Л. Пастер запропонував термін *анаеробіоз*.

За типом дихання або ставлення до кисню повітря всі мікроорганізми поділяють на облігатних аеробів, мікроаерофілів, факультативних анаеробів і облігатних анаеробів (схема 2).

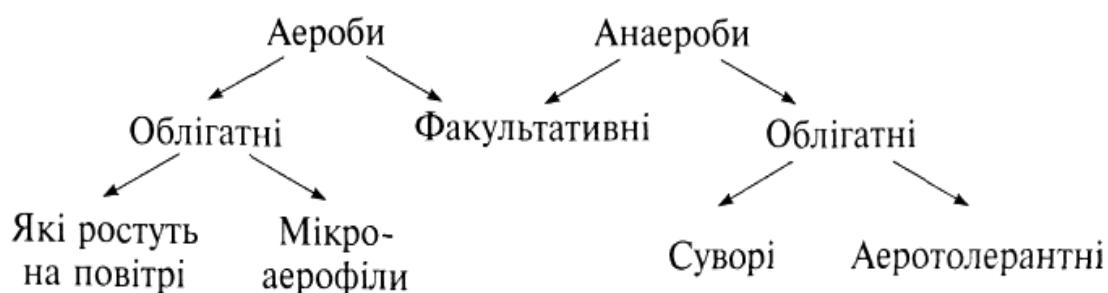


Схема 2. Поділ мікроорганізмів за типом дихання

За відношенням до вільного кисню O_2 мікроби поділяють на 4 групи:

1) **облігатні** (від лат. *obligatus* – обов’язковий) **аероби** (від грец. *aer* – повітря) розвиваються за наявності вільного кисню (мікобактерії туберкульозу, сінна паличка, бруцели, холерні вібріони та ін.); вони витримують концентрацію кисню близько 20% або більш високу, ніж в

атмосферному повітрі, і мають чисто дихальний тип метаболізму;

2) *мікроаерофіли* (від грец. *mikros* – малий, *aer* – повітря, *phileo* – люблю) потребують зменшеної кількості кисню порівняно з його вмістом в атмосферному повітрі, висока концентрація кисню хоч і не вбиває, але пригнічує їх ріст (актиноміцети, молочнокислі бактерії, лептоспіри);

3) *факультативні* (від лат. *facultas* – можливий, необов'язковий) *анаероби* розвиваються як за наявності молекулярного кисню, концентрація якого дорівнює його концентрації в атмосферному повітрі, так і за його відсутності (більшість сапрофітних і патогенних мікробів, ешерихії, сальмонели);

4) *облігатні* (від лат. *obligatus* – обов'язковий) *анаероби* (від грец. *an* – частка заперечення, *aer* – повітря) розвиваються тільки за відсутності молекулярного кисню (клостридії, бактероїди, збудники ботулізму). Для них характерний бродильний тип метаболізму. Молекулярний кисень на анаероби діє згубно (збудники маслянокислого бродіння, клостридії правця, ботулізму). Для лікування хвороб, які спричиняють облігатні анаероби, використовують барокамери, в які подають кисень під тиском 1–3 атм.

Дихання анаеробів відбувається шляхом ферментації субстрату з утворенням невеликої кількості енергії.

Дихання аеробів характеризується окисненням органічних речовин за допомогою кисню повітря, з виділенням більшої кількості енергії ніж при анаеробному диханні, або акумуляції її у АТФ.

Як відомо, молекулярний кисень повітря нездатний окислювати речовини мікробної клітини. Необхідно спочатку активізувати молекулярний кисень або водень в окислювальному субстраті. При аеробному диханні кисень активізується завдяки дихальним ферментам *оксидазам*, а при анаеробному активізується водень ферментами *дегідразами*.

Окислення визначають як процес віддачі водню (дегідрування), а *відновлення* – його приєднання до дихального субстрату. Тобто при окисленні речовина втрачає електрони, а при відновленні – приєднує їх.

Аеробне дихання мікроорганізмів – це процес, при якому акцептором водню, протонів і електронів є молекулярний кисень.

Анаеробне дихання мікроорганізмів відбувається без участі молекулярного кисню. Акцепторами водню можуть бути окислені неорганічні сполуки, що легко віддають кисень і відновлюються (процеси *денітрифікації* і *десульфідзації*) або органічні речовини з ненасиченими зв'язками (*альдегіди*, *кетони*). Коли дихальний субстрат розкладається лише до проміжних продуктів (*спиртів*, *органічних кислот*), йдеться про процес **бродіння**. При анаеробному розщепленні молекули гексози кількість звільненої енергії в 24,5 раза менша, ніж при аеробному окисленні цукру.

2.8. Ферменти мікроорганізмів

Ферменти (ензини) (від грец. *fermentum* – закваска) – біологічні каталізатори білкової та небілкової природи. Ферменти зумовлюють і

спрямовують біохімічні процеси, що відбуваються в мікробній клітині. Ферменти беруть участь у розщепленні та синтезі речовин. Для нормальної життєдіяльності клітини потрібно від 1000 до 4000 ферментів.

Еміль Дюкло (1898) запропонував називати ферменти за речовиною, на яку вони впливають, з додаванням закінчення **-аза**. Наприклад, фермент, що розкладає жири, називають – ліпаза, білки – протеїназа, пеніцилін – пеніциліназа.

Ферменти в основному білкові комплекси, що мають велику молекулярну масу, за формою – кристали, які можуть випадати в розчинах, мають електричний заряд.

Залежно від особливостей генетичного контролю розрізняють:

1) **Ендоферменти** (від грец. *endon* – внутрішній) локалізуються в цитоплазмі, цитоплазматичній мембрані та периплазматичному просторі, і здійснюють перетворення речовин у середині самої клітини. Вони вивільняються з мікробної клітини і потрапляють у навколишнє середовище, в тому числі і в організм людини, у разі руйнування мікробної клітини.

2) **Екзоферменти** (від грец. *exo* – зовні, поза) виділяються з мікробної клітини через оболонку в навколишнє живильне середовище, в тому числі і в організм людини, розчиняються в середовищі, проходять через бактеріальні фільтри, розкладають складні сполуки на прості, які є пластичним матеріалом для побудови тіла мікробної клітини. Ці ферменти зумовлюють біохімічну активність мікроорганізмів.

Екзо- і ендоферменти поділяють на:

- **конститутивні** (конструктивні) (від лат. *constans* – постійний) ферменти постійно синтезуються в клітині;
- **адаптивні** (індуктивні) (від пізньолат. *adaptatio* – пристосування) – за наявності відповідного субстрату.

Адаптивні ферменти забезпечують пристосування мікроорганізмів до середовища існування (Наприклад: пеніциліназа синтезується за наявності пеніциліну і забезпечує стійкість мікробів до даного антибіотика.

Ферменти бувають:

- прості – **однокомпонентні**;
- складні – **двокомпонентними**.

До складу двохкомпонентних ферментів входить:

- **апофермент** – це білок-носій.
- **кофермент** – простетична, або активна група.

Ні білок-носій ні простетична група не має ферментативної активності і тільки разом вони її набувають.

Ферменти мають певні властивості:

- проявляють каталізуючу дію при незначній кількості ферментів;
- специфічні, тобто виявляють свою активність щодо певних сполук;
- не змінюються до кінця реакції;
- не входять до складу кінцевих продуктів;

- нестійкі до впливу несприятливих зовнішніх факторів: руйнуються при температурі 60 °С, а також під дією лугів, кислот, солей важких металів тощо;
- не токсичні. Ця важлива властивість є важливою для багатьох галузей господарства, особливо харчової промисловості і медицини.

Каталітичну дію ферментів визначають надзвичайно малі їх кількості: 1 г амілази може розщепити 1 т крохмалю, а 1 г хімозину може зумовити зсідання 12 т молока; 1 г пепсину здатний розщепити 50 кг коагульованого білка, і молекула каталази при 40 °С за 1 с руйнує 550 тис. молекул перексиду водню.

Функціональна активність ферментів і швидкість ферментативних реакцій залежать від умов, в яких перебуває мікроорганізм. Особливе значення має рН середовища і температура. Для більшості патогенних мікроорганізмів оптимальними є рН 7,2–7,4 і температура 37 °С. Це враховується під час культивування мікроорганізмів у лабораторії. Біосинтез ферментів будь-якого мікроорганізму кодується його геномом і є досить постійною ознакою. Тому виявлення ферментів використовують для ідентифікації (біохімічні ознаки) мікробів.

На сьогодні відомо близько 2000 ферментів, які за класифікацією, розробленою Міжнародним біохімічним товариством (1961), об'єднані в 6 класів (табл. 6).

Таблиця 6

Класифікація ферментів

Клас	Назва класу	Тип реакції, які каталізуються
1	Оксидоредуктази	Окислювально-відновлювальні
2	Трансферази	Перенесення функціональних груп
3	Гідролази	Гідролізу
4	Ліази	Відщеплення груп негідролітичним шляхом
5	Ізомерази	Ізомеризації
6	Лідази	Синтезу за рахунок АТФ

1. **Оксидоредуктази** – окислювально-відновні ферменти, що прискорюють процеси окислення і відновлення різних сполук, беруть участь у процесах дихання мікробів. Ця група включає більше 200 ферментів. Наприклад, дегідрогенази – ферменти, що обумовлюють процес біологічного окислення шляхом відняття водню від субстрату донора і приєднання його до кисню або іншого акцептора (оксидаза, каталаза та ін.);

2. **Трансферази** – ферменти переносу. Вони переносять окремі групи, радикали і атоми як між окремими молекулами, так і всередині них, завдяки цим ферментам у живих клітинах відбуваються процеси алкілювання (перенос радикалів), біосинтез білків, нуклеїнових кислот (РНК- і ДНК-полімерази). Представниками цього класу є амінотрансферази, які переносять аміногрупу з однієї амінокислоти на іншу, фосфотрансферази – фосфатний залишок з АТФ на глюкозу і фруктозу (метальні, карбоксильні та ін.);

3. **Гідролази** – ферменти, що прискорюють реакцію *гідролізу* – обмінного розкладу між водою і різними сполуками. У цю групу входять естерази, фосфатази, глюкозидази, що відповідно, розщеплюють складні ефіри, глюкозидні зв'язки у вуглеводах; пептидази, що прискорюють гідроліз пептидних зв'язків у білках; протеази каталізують реакції гідролізу білків до пептонів і амінокислот; амідази, які регулюють гідроліз амідів, амінокислот та інших сполук; карбогідрази – гідроліз полісахаридів. Деякі гідролази спричиняють патогенну дію на макроорганізм: стрептокіназа каталізує реакцію гідролізу фібрину, дезоксирибонуклеаза – гідроліз ДНК.;

4. **Ліази** – ферменти, що негідролітичним шляхом відщеплюють від субстратів яку-небудь групу атомів (реакція між вуглецем і киснем, азотом, сіркою, галогеном) від молекули з утворенням подвійного зв'язку або приєднання групи атомів до подвійного зв'язку. Цей клас ензимів об'єднує близько 90 ферментів. Найважливіше значення з них мають карбоксилаза, дезамінази, декарбоксилази, альдегідліаза (альдолаза) та ін.

5. **Ізомерази** – ферменти, які каталізують реакції *ізомеризації* – внутрішньомолекулярне перетворення, переміщення всередині молекул водню, фосфору, що має важливе значення в обміні речовин, в тому числі взаємне перетворення ізомерів органічних сполук у живій клітині. До цієї групи відносяться фосфорогексоізомераза, тріозофосфорізомераза та ін.

6. **Лідази, або синтетази** – ферменти, що прискорюють синтез складних сполук за рахунок розпаду пірофосфорних зв'язків у АТФ, або інших багатих на енергію пірофосфатів. Лідази беруть участь у синтезі білків, нуклеїнових, жирних кислот та інших речовин (зшивання нуклеотидів у молекулу ДНК).

Під час ідентифікації мікроорганізмів визначають ферменти:

- *протеолітичні* – розщеплюють пептон до індолу, сірководню та аміаку, розріджують желатин, розщеплюють казеїн;
- *сахаролітичні* – розщеплюють вуглеводи до кислоти або кислоти і газу;
- *уреазу* – розщеплює сечовину до аміаку і вуглекислого газу;
- *лецитиназу* – руйнує лецитин (ліпід, що входить до складу клітинних мембран макроорганізму) оболонки клітин;
- *плазмокоагулазу* – спричинює згортання плазми крові;
- *декарбоксилазу* – відщеплює карбоксильну групу від молекул амінокислот і перетворює їх на органічні аміни, які токсичні для макроорганізму;
- *дезаміназу* – відщеплює аміногрупу від молекули амінокислоти;
- *токсин гемолізін*, який руйнує еритроцити крові.

Залежно від дії на макроорганізм розрізняють ферменти агресії та захисту мікроорганізмів, вони є фактором патогенності.

Одні з них безпосередньо руйнують слиз, клітини, волокна, тканини і тим самим сприяють інвазії мікроорганізмів (гіалуронідаза, нейрамідідаза) або пригнічують захисні реакції макроорганізму (плазмокоагулаза захищає мікробну клітину від фагоцитозу і антитіл, протеази руйнують антитіла). Інші зумовлюють утворення продуктів розпаду, які токсично діють на макроорганізм. Так, у разі дії мікробної уреазу утворюються токсичні

продукти, зокрема аміак, який спричинює запалення тканин. Біохімічна активність у різних мікробів різна, це враховується під час ідентифікації культури.

2.9. Токсини мікроорганізмів

Токсини (грец. *toxicon* – отрута, яд) – сполуки біологічного походження, які здатні в разі потрапляння до макроорганізму спричинити захворювання або його загибель. Токсини виробляються патогенні мікроорганізми в процесі життєдіяльності.

Токсикози – захворювання людини, тварин, рослин, які спричиняються дією токсинів.

Розрізняють різні види токсинів:

- **екзотоксини** – це токсичні речовини, що виділяються мікробами назовні в навколишнє середовище;
- **ендотоксини**, що тісно зв'язані з мікробною клітиною, і вивільняються з неї лише після її розпаду.

Ендотоксини міцно з'єднанні з тілом бактеріальної клітини, менш токсичні, мають слабо виражену вибіркову дію. Ендотоксини синтезуються сальмонелами, ешерихіями, збудниками бруцельозу, туберкульозу та ін.

Екзотоксини легко дифундують з клітини в навколишнє середовище, високотоксичні, здатні вибірково вражати окремі органи, викликають утворення антитоксинів в організмі. Екзотоксини синтезуються збудниками ботулізму, правця, дифтерії це високоактивні повноцінні антигени, на які організм виробляє антитіла.

Антитоксична сироватка діє проти токсину, а не проти мікробної клітини.

Токсигенність – здатність мікроорганізмів утворювати екзотоксини.

2.10. Ріст і розмноження мікроорганізмів

Ріст – це збільшення розмірів і формування структур мікробної клітини.

Розмноження – це збільшення кількості клітин в популяції.

Популяція (від лат. *populus* – населення) – це сукупність особин одного виду, які тривалий час займають певний простір і відтворюють себе протягом багатьох поколінь.

Бактерії (типові і атипові) розмножуються вегетативно переважно бінарним (від лат. *binarius* – подвійний) поділом. У грампозитивних бактерій за рахунок цитоплазматичної мембрани утворюється перегородка, яка вростає від клітинної стінки до центру. Грамнегативні бактерії спочатку тоншають у центрі, а потім розділяються перегородкою на дві дочірні клітини; мікобактерії туберкульозу розмножуються брунькуванням.

Механізм розмноження бактерій полягає в тому, що ДНК нуклеоїду деспіралізується, її нитки розходяться і на кожній одразу ж починає синтезуватись її копія за законом комплементарності (реплікація ДНК). Так

відбувається поділ генетичного матеріалу материнської клітини між двома дочірніми. За рахунок цитоплазматичної мембрани утворюється перегородка і синтезуються інші структури оболонки – формуються дві дочірні клітини.

Гриби розмножуються брунькуванням (дріжджі), а також спороутворенням.

У найпростіших нерідко спостерігається чергування різних форм розмноження зі зміною господаря. Під час вегетативного розмноження відбувається бінарний поділ клітини (трипаносоми, трихомонади) або множинне дроблення (малярійний плазмодій); це відбувається в організмі людини – проміжний господарь. Статевий шлях розмноження відбувається в організмі комара (малярійний плазмодій), москіта (лейшманії), тварин – основний господарь.

Віруси розмножуються тільки внутрішньоклітинно: окремо відбувається реплікація нуклеїнових кислот, окремо синтезуються білки оболонки, потім формується віріон і виходить із клітини. Тому цей процес називають репродукцією вірусів.

Мікроорганізми характеризуються великою швидкістю розмноження. Після внесення мікробів у поживне середовище відбувається ріст культури за певними законами. Термін росту культури насамперед залежить від виду мікроорганізмів. Так, культура кишкової палички виростає за 18–20 год, патогенних грибів (залежно від виду) – за 5–10 діб, туберкульозної палички за 3–5 тижнів і більше.

У процесі життєдіяльності мікроби здатні утворювати пігмент. Утворення пігменту є постійною ознакою і використовується під час ідентифікації культури мікробів. Мікроби утворюють пігменти різного кольору: жовтий, білий, червоний, чорний, синій, оранжевий. За розчинністю пігменти бувають: розчинні у воді, нерозчинні у воді, але розчинні у спирті та нерозчинні ні у воді, ні у спирті. Синьогнійна паличка утворює пігмент піоціанін, розчинний у воді. Тому під час її культивування забарвлюються і колонії, і поживне середовище. Якщо цей мікроорганізм потрапляє в рану, то перев'язувальний матеріал також забарвлюється в синій колір. Біологічна роль пігментів полягає в тому, що вони захищають мікроби від пагубної дії сонячного світла, беруть участь в обміні речовин, деякі пігменти мають антибіотичні властивості.

Деякі мікроорганізми утворюють леткі пахучі речовини – аромати. Аромат молочнокислих продуктів, вершкового масла, вина зумовлений життєдіяльністю мікроорганізмів. Аромат залежить від продуктів, що накопичуються під впливом мікробів. Гнилісні мікроби утворюють індол, скатол, меркаптан, сірководень, аміак, тому від гнилих продуктів поширюється неприємний запах. Деякі мікроби утворюють складні ефіри: оцтово-етилловий, оцтовоаміловий, тому культури таких мікробів мають приємний запах. Утворення аромату є постійною ознакою, яку використовують під час ідентифікації мікробів. Так, культура шигел

(збудника дизентерії) має запах сперми, туберкульозних паличок – запах меду, синьогнійної палички – суниного мила.

У природі трапляються мікроби, здатні світитися в темряві зеленувато-блакитним або жовтуватим світлом. Їх називають фотобактеріями (від грец. *photos* – світло). Світіння відбувається за рахунок інтенсивних процесів окиснення, внаслідок яких виділяється енергія у вигляді світла. *Фотобактерії* – це аероби, більшість із яких населяють солону морську воду, тому їх також називають *галофільними*. Присутністю фотогенних мікробів пояснюється світіння морської води, морської риби й інших морських тварин. Фотогенні мікроорганізми також населяють наземні об'єкти, зумовлюючи світіння павуків, мурашок, грибів опеньок, пеньків тощо. Вони не спричиняють гниття. В певний період їх пробували використовувати як "безпечні лампи" у порохових погрібах.

2.11. СИСТЕМАТИКА МІКРООРГАНІЗМІВ

Основні поняття систематики мікроорганізмів

За термінологію, яка використовується у сучасний період розвитку систематики мікроорганізмів (за Г.О. Заварзіним, 1974):

Систематика – наука, яка описує види організмів, виявляє ступінь спорідненості та об'єднує їх у класифікаційні категорії, тобто теорія різноманітності організмів, яка вивчає співвідношення між їхніми групами (таксонами);

Класифікація – розподіл величезної кількості мікроорганізмів на групи (таксони);

Таксономія – наука про принципи і методи класифікації організмів, тобто встановлення назв, груп організмів (таксонів), взаємного підпорядкування і меж;

Таксон – група організмів, яка має задану ступінь однорідності.

Вид – це сукупність мікроорганізмів, які мають подібні морфологічні, фізіологічні та молекулярно-генетичні ознаки, подібний обмін речовин та спільне походження.

Вид є основною неподільною таксономічною категорією.

Підвид таксономічна одиниця, встановлюється коли мікроорганізми мають деякі відмінності від видових ознак.

Варіант таксономічна одиниця, встановлюється коли мікроорганізми відрізняються незначними спадковими властивостями.

Згідно з Міжнародним кодексом номенклатури (від лат. *nomenclature*. – перелік, опис імен) бактерій їх називають за **бінарною номенклатурою** К. Ліннея. Кожний вид бактерій має видову і родову назви. Перше слово означає назву роду, до якого належить бактерія (воно характеризує якусь морфологічну чи фізіологічну ознаку або прізвище вченого, який відкрив цей мікроорганізм, наприклад, рід *Escherichia* названо на честь німецького вченого Т. Ешеріха. Друге слово означає видову назву і характеризує опис кольору колонії, назву процесу, який зумовлюється мікроорганізмом,

джерело походження, наприклад *Micrococcus albus*. Назва *Micrococcus* означає, що це куляста аеробна бактерія. Її видова назва вказує на колір колонії, яку вона утворює на твердому поживному середовищі (*albus* – білий). Назву бактерій пишуть латинською мовою: родову назву пишуть з великої літери, видову – з малої. Збудник правця – *Clostridium tetani*, збудник чуми – *Yersinia pestis*, збудник холери – *Vibrio cholerae*, один із збудників шигельозу (дизентерії) – *Shigella sonnei*. Допускається скорочення родової назви – *S. sonnei*.

Основні принципи класифікації і номенклатури бактерій використовують і стосовно інших мікроорганізмів.

Згідно з новим таксономічним кодексом запроваджено такі міжнародні класифікаційні категорії: царство – відділ – група – клас – порядок – родина – рід – вид – варіанти.

Вид вважається найменшою таксономічною одиницею, яка реально існує в природі. Види об'єднують у роди, роди – в родини, а далі йдуть порядки, класи, відділи і царства. Всі таксономічні категорії, за винятком виду, штучно створені систематиками й описуються за допомогою низки ознак.

Визначення виду називається ідентифікацією, її проводять за морфологічними, тинкторіальними, фізіологічними, культуральними антигенними, молекулярно-генетичними та іншими ознаками.

Морфологічні ознаки характеризують форму, рухливість, спороутворення, наявність капсули.

Тинкторіальні ознаки відображають відношення до барвників; воно залежить від спорідненості структур клітин до барвників, унаслідок чого вони набувають певного забарвлення.

Фізіологічні ознаки – це культуральні та біохімічні властивості.

Культуральні ознаки – це характер росту на поживному середовищі.

Культура - мікроорганізми, що вирости на поживному середовищі.

Чиста культура – це культура, що містить один вид мікроорганізмів.

Змішана культура містить різні види мікроорганізмів. У рідкому поживному середовищі бактерії утворюють помутніння, плівку, осад тощо; на щільному середовищі вони утворюють колонії.

Колонія – це видиме скупчення бактерій на поживному середовищі.

Біохімічні ознаки – здатність бактерій виділяти ферменти та інші біологічно-активні речовини.

Антигенні ознаки визначають за допомогою імунних сироваток, що містять специфічні антитіла.

Молекулярно-генетичні ознаки характеризують індивідуальність ДНК. Порівнюють структуру ДНК досліджуваного виду мікроорганізму з еталонною ДНК для цього виду (з генетичним зондом).

Генетичний зонд – це невелика ділянка одониткової ДНК, нуклеотидна послідовність якої унікальна для певного виду або роду мікроорганізмів. Ці зонди мічені флюорохромами, радіоізотопами або ферментами і здатні взаємодіяти з денатурованою (одонитковою) ДНК збудника за законом

комплементарності. Якщо подібність становить 90% і більше, то мікроорганізми належать до одного виду. На цьому принципі ґрунтується застосування молекулярних зондів, за допомогою яких у досліджуваному матеріалі визначають ДНК збудника і встановлюють діагноз хвороби.

Загальновизнаною міжнародною є класифікація мікроорганізмів за Д. Берджі (1860–1937). Останнє 9-е видання "Визначника Берджі" вийшло в 1993 році (США). Визначник об'єднує лише невелику кількість мікроорганізмів, які існують у природі. Він побудований на фенотипових ознаках: морфологічних, тинкторіальних, фізіологічних і молекулярно-генетичних.

Такий поділ мікроорганізмів найбільше підходить для ідентифікації (визначення виду) їх таксономічної групи.

Принципи систематики мікроорганізмів

Історично в мікробіології склалося три принципи систематики мікробів: *філогенетичний*, *нумеричний* та *генетичний*.

Філогенетична систематика основною таксономічною категорією приймає **вид**.

Для розробки філогенетичної систематики спочатку використовували відомості про фенотипові ознаки. Всі ознаки, які використовувались, уявно розподіляли за ступенем їхнього значення. Далі, за властивістю ознак, об'єкти розподіляли на таксономічні групи. Отже, неважко помітити, що структура ієрархічної системи визначається порядком, за яким розміщують ознаки, а сам порядок вибрано часто-густо довільно.

Щоб віднести мікроорганізм до тієї чи іншої таксономічної групи, необхідно ознайомитися з основними характеристиками: визначити його форму, наявність джгутиків, капсул, здатність до спороутворення, фарбування за Грамом; особливості обміну речовин і способи добування енергії; з'ясувати, як він впливає на середовище, в якому перебуває, і як середовище впливає на його життя і виживання; визначити нуклеотидний склад і послідовність нуклеотидів у молекулі ДНК (чи РНК) тощо.

Перше слово в назві мікроба означає назву роду (воно характеризує якусь морфологічну чи фізіологічну ознаку або прізвище вченого, який відкрив цей мікроб). Друге слово означає видову назву і характеризує опис кольору колонії, джерело походження енергії, назву процесу, який зумовлюється мікроорганізмом, тощо. Наприклад, назва *Micrococcus albus* означає, що це куляста бактерія, колонії якої утворюють білий колір на поживному середовищі.

Аналізуючи основні ознаки мікроорганізмів здійснюється їх класифікація за визначником Д. Берджі.

Філогенетична систематика характеризується недосконалістю при встановленні видової належності мікроорганізмів, це спонукало систематиків шукати інший підхід для вивчення ступеня спорідненості мікроорганізмів.

Наступна систематика мікроорганізмів була нумерична систематика.

Нумерична систематика сформульована французьким ботаніком М. Адансоном ще в середині XVIII ст. За принципом М. Адансона, всі ознаки об'єкта вважаються рівноцінними; під час описування досліджуваного об'єкта використовують максимальну кількість ознак, які можуть бути вивчені і визначені; ступінь подібності встановлюють на основі кількості ознак, які збігаються.

Класифікація бактерій, побудована за принципами М. Адансона, надзвичайно трудомістка, а тому свій розвиток і практичне застосування вона дістала в XX ст. завдяки виникненню і розвитку ЕОМ. Її переваги полягають у формальній можливості дещо позбутись суб'єктивності, оскільки всі ознаки об'єкта приймають за рівноцінні. За принципом Адансона, всі ознаки об'єкта вважаються рівноцінними; при описуванні досліджуваного об'єкта використовують максимальну кількість ознак, які можуть бути вивчені і визначені; ступінь подібності встановлюють на основі числа ознак, які збігаються.

Для попарного порівняння користуються коефіцієнтом подібності (S)

$$S = \frac{a + d}{a + b + c + d},$$

де a і d – суми ознак, по яких штами А і В співпадають (a – обидва позитивні; d – обидва негативні);

b – сума ознак, по яких штами А позитивний, а штаму В негативний;

c – сума ознак, по яких штаму А негативний, а штаму В позитивний.

№	Ознаки	Об'єкти дослідження		Наявність чи відсутність ознак
		А	В	
1	Наявність джгутиків	+	+	a
2	Здатний до спороутворення	+	–	b
3	Колонії брудно білий	–	+	c
4	Поверхня колонії шорстка	–	–	d
5	Рожеве забарвлення за Грамом	–	+	c

В результаті розрахунків отримують величину від 0 до 1. Коли S=1, це означає 100%-ву схожість (ідентичність (від лат. *identicus* – однаковий)), а S<0,02 – абсолютну несхожість.

Однак слабкою стороною цього підходу є неповна інформативність. Зазвичай, для оцінки подібності мікробів використовують близько 100 ознак, що становить тільки 10% (незначна кількість) ознак, які визначають бактеріальний фенотип.

Генетична систематика ґрунтується на порівняльному вивченні і зіставленні первинної структури макромолекул (ДНК), які беруть участь у найважливіших функціях клітини. У структурі ДНК спадкова інформація не тільки найкраще зберігається, а й завдяки реплікації передається від покоління до покоління. Кожний вид має ДНК з характерним середнім

вмістом гуанін-цитозину, і цю величину, можна розглядати як одну з найважливіших специфічних ознак виду.

Даний принцип систематики став можливим в результаті розвитку молекулярної біології, він дає змогу встановити ступеня спорідненості мікроорганізмів.

Аналіз численних даних про нуклеотидний склад ДНК, одержаних А.М. Білозерським (1957) та іншими вченими, наочно показав, що він пов'язаний з належністю організму до тієї чи іншої систематичної групи. Відомо, що генетична інформація «записана» в молекулі ДНК у вигляді різних поєднань трьох із чотирьох азотистих основ. Згідно з законами генетичного кодування, різна інформація не може бути записана однаково, а тому організми з неоднаковим нуклеотидним складом будуть різними. Якщо нуклеотидний склад двох організмів однаковий, то можлива як подібність, так і відмінність цих організмів, оскільки генетичне кодування ґрунтується не тільки на визначеному вмісті основ в одиниці кодування (триплеті), а й на їхньому взаєморозташуванні.

ДНК кожного виду бактерій має характерний середній вміст гуанін-цитозину, і цю величину можна розглядати як одну із важливих специфічних ознак виду. Середній нуклеотидний склад ДНК – ознака, що має надзвичайно важливе таксономічне значення для прокаріотів, оскільки для усієї групи загалом характерна зміна цієї величини в широких межах. На думку І.М. Блохіної та інших (1976), дані про склад сумарної ДНК нині можуть широко використовуватися для встановлення і з'ясування таксономічного положення багатьох родів і видів. У літературі є дані про те, що визначення нуклеотидного складу ДНК часто буває достатнім для уточнення діагнозу захворювання.

Якщо один з істотних критеріїв геносистематики – нуклеотидний склад ДНК – певною мірою допоміг упорядкувати класифікацію деяких таксономічних груп мікробів, то ще більші надії покладають на *метод молекулярної гібридизації* ДНК. Цей метод оцінки генетичної подібності організмів дає змогу кількісно порівнювати ступінь гомологічності ДНК організмів. Він ґрунтується на здатності денатурованої ДНК за певних умов ренатуруватися, тобто з'єднуватися з комплементарною ниткою і утворювати дволанцюгову молекулу. Для цього виділену з організму одного виду ДНК денатурують і фіксують в будь-якому носії, наприклад у гелі. З організму іншого виду виготовляють мічену ДНК, піддають її денатурації і деградації на дрібні фрагменти, а після цього створюють необхідні умови для реасоціації з ДНК, закріпленою в носії. Кількість дволанцюгової ДНК, що утворилася внаслідок взаємодії одноланцюгових ДНК із різних організмів, є показником подібності цих організмів. Це можна легко визначити за радіоактивною міткою або оптичним методом після видалення незакріплених фрагментів, які не прореагували.

В арсеналі геносистематики є й інші методи та підходи до вивчення генного матеріалу мікроорганізмів і макроорганізмів (*метод визначення*

величини геному на основі даних про кінетику реасоціації фрагментів ДНК, метод термічного фракціонування за нуклеотидним складом, використання визначення послідовності 16 S р-РНК як філогенетичних маркерів та ін.). Усі ці методи доповнюють один одного і можуть спільно використовуватися в класифікації мікроорганізмів. Однак ще не зовсім з'ясовано можливості конкретного їх застосування з таксономічними цілями.

Значення даних про будову нуклеїнових кислот для систематики мікроорганізмів є важливим, оскільки про подібність і відмінність мікроорганізмів роблять висновок, порівнюючи склад і структуру їхніх геномів. Проте, як показали досліді, використання ступеня подібності геномів з метою встановлення філогенетичних зв'язків між групами мікроорганізмів може бути тільки одним із тестів, поряд із сукупністю морфологічних, цитологічних, фізіолого-біохімічних та імунологічних ознак.

Зіставлення інформації про генетичний апарат з фенотиповою характеристикою для форм мікроорганізмів показало, що не завжди між ними спостерігається відповідність, тобто подібність фенотипів організмів не завжди корелює з подібністю в будові і гомологічністю їхньої ДНК. Отже, все це свідчить про необхідність використання найбільш істотних критеріїв, зокрема й тих, які характеризують будову геному не ізольовано, а в комплексі з іншими властивостями організмів.

Сучасні систематики мікроорганізмів головним чином відіграють роль визначників або діагностичних ключів, які використовуються в практиці для якнайшвидшого визначення (ідентифікації) того чи іншого виду мікроорганізмів. Саме цей принцип покладено в основу всіх визначників американського вченого-мікробіолога Д.Х. Бергі (1860–1937). Перше видання визначника бактерій Бергі вийшло в світ у 1923 р.). Останнє 9-е видання "Визначника Берджі" вийшло в 1993 році (США).

2.12. ГЕНЕТИКА МІКРООРГАНІЗМІВ

Генетика (від. грец. *genesis* – походження) – наука про закономірності спадковості і мінливості живих істот.

Її основи були закладені відкриттями, зробленими Г. Менделем у 1866 р. Процеси спадковості й мінливості широко вивчаються у світі мікробів, оскільки мікроорганізми є найзручнішим об'єктом для генетичних досліджень, бо за короткий час утворюють велику кількість генерацій.

Місцем локалізації генетичного матеріалу, який забезпечує спадковість організмів, в еукаріотних клітинах є ядро, в прокаріотних – нуклеоїд, у вірусів РНК або ДНК.

Спадковість – це відтворення у нащадків ознак предків, зумовлене передачею генетичної інформації. Спадковість має дві властивості: консервативність – збереження нащадками спадкових особливостей протягом багатьох поколінь, і мінливість – здатність нащадків набувати ознак, які їх відрізняють від попередніх поколінь. Функціональною одиницею спадковості є ген.

Ген – це ділянка молекули ДНК (інколи РНК), у якій зашифрована послідовність амінокислот у поліпептидному ланцюжку, що контролює певну ознаку організму.

За хімічною структурою ДНК і РНК – це полімери, які складаються з численних (десятки і сотні тисяч) мономерів-нуклеотидів. Кожний нуклеотид складається з трьох компонентів: вуглеводу, фосфату й азотистої основи. Молекули ДНК містять вуглевод дезоксирибозу, а молекули РНК – рибозу. У кожній молекулі нуклеїнової кислоти окремі нуклеотиди різняться між собою тільки за характером основ, два інших компоненти – фосфат і вуглевод – однакові. У складі нуклеїнової кислоти є чотири типи азотистих основ: у ДНК – аденін, гуанін, цитозин і тимін, у РНК – аденін, гуанін, цитозин і урацил. ДНК кодує синтез білків. Під час поділу клітини вона подвоюється і переходить у дочірні клітини. Так передається інформація про структуру білків у спадок. Процес подвоєння ДНК називається **реплікацією** (від лат. *replicatio* – повторення). Під час реплікації нитки ДНК розходяться, а із цитоплазми до кожної нитки добудовуються нуклеотиди і утворюють новий ланцюг ДНК. Цей процес відбувається під впливом ферменту ДНК-полімерази. Посередником у передачі спадкової інформації виступає матрична РНК, яка синтезується за участі ферменту ДНК-залежної РНК-полімерази (транскриптази) на молекулі ДНК за законом комплементарності. Цей процес називається **транскрипцією** (від лат. *transcriptio* – переписування). У молекулі матричної РНК зашифрована послідовність амінокислот білкових молекул, які синтезуються на рибосомі. Білки, що синтезуються в клітині, відповідають будові, яку задає геном клітини. Цей процес називається **трансляцією** (від лат. *translatio* – передача, переклад). Збільшення довжини молекули білка на рибосомі називається **елонгацією** (від лат. *e(x)* – із і *longus* – довгий). Таким чином, процес передачі спадкової інформації можна схематично виразити так:

ДНК -----► Матрична РНК -----► Білок
Транскрипція *Трансляція*

Оскільки у ретровірусів (від лат. *retro* – назад) РНК є матрицею для синтезу ДНК, то в процесі передачі спадкової інформації на РНК спочатку синтезується ДНК (цей процес відбувається під впливом ферменту ревертази – зворотної транскриптази), а далі все відбувається за законом загальної біології. Цей процес можна виразити так:

РНК -----► ДНК -----► Матрична РНК -----► Білок
Зворотна транскрипція *Транскрипція* *Трансляція*

Для вивчення мінливості мікроорганізмів доцільно насамперед ознайомитися з термінами «генотип» і «фенотип». Ці терміни були введені в генетику В. Йогансеном ще в 1909 р.

Генотипом, або **геномом**, називають сукупність усіх генів, які властиві даному організму.

Фенотип – це весь комплекс зовнішніх і внутрішніх ознак організму, таких як форма, розміри, забарвлення, хімічний склад, поведінка, макро- і мікроскопічні особливості тощо, які формуються при взаємодії генотипу з факторами оточуючого середовища.

Мінливості мікроорганізмів – це зміни метаболізму мікроорганізмів, а інколи і зміни генетичних структур, експресії (прояву) генів або пригніченню їх функцій, що веде до зміни властивостей мікроорганізмів, що спричиняється дією факторів навколишнього середовища.

Причинами мінливості можуть бути фізичні, хімічні і біологічні фактори навколишнього середовища: різні види випромінювання, магнітні поля, низька або висока температура, недостатність вологи, поживних речовин, солі літію, хіміотерапевтичні препарати, антибіотики, фаги тощо.

Під час культивування мікроорганізмів у лабораторних умовах причиною мінливості мікроорганізмів може бути тривале вирощування їх на несприятливих поживних середовищах. У разі відновлення оптимальних умов культивування мікроорганізмів, *пасирування* (пересівання) на сприятливі поживні середовища втрачені ознаки відновлюються.

Мікроорганізми здатні змінювати морфологічні, тинкторіальні, культуральні, біохімічні, біологічні й інші ознаки.

Мінливість морфології мікробів проявляється в тому, що мікроорганізми можуть змінювати свою форму. Разом із тим змінюються й інші ознаки: утворення джгутиків, спори, капсули, спорідненість до барвників (*мінливість тинкторіальних ознак*). Будь-яка зміна морфологічних ознак супроводжується зміною культуральних і фізіологічних властивостей.

Мінливість культуральних властивостей проявляється як на щільних, так і в рідких поживних середовищах. На щільному поживному середовищі мікроорганізми можуть утворювати колонії двох основних типів: гладенькі, S-форми (від англ. *smooth* – гладенький) і шорсткі, R-форми (від англ. *rough* – шорсткий). Зміни форм колоній називають дисоціацією. Зміна форм колоній веде до зміни й інших властивостей мікроорганізмів.

Мінливість ферментативних функцій проявляється в тому, ще мікроби виробляють певні ферменти (адаптивні) тільки за наявності субстрату, тобто субстрат індукує синтез ферменту. Так, стафілокок виробляє фермент пеніциліназу тільки за наявності пеніциліну.

Мінливість біологічних властивостей проявляється у зниженні ступеня патогенності хвороботворних видів мікроорганізмів, але при цьому зберігаються їх антигенні властивості. Такі штами мікроорганізмів були використані для виготовлення атенуйованих (ослаблених) живих вакцин. Атенуйовані штами мікроорганізмів можна отримати шляхом тривалого пересівання культури на несприятливих поживних середовищах. Так, французькі вчені А. Кальмет і Ш. Герен пересівали штамп мікобактерій туберкульозу протягом 13 років через кожні 14 діб (зробили 230 пересівів) на картопляному середовищі з бичачою жовчю (несприятливе поживне середовище для мікобактерій туберкульозу). Штамп мікроорганізмів втратив

патогенні властивості і був використаний для виготовлення живої вакцини проти туберкульозу. Цю вакцину назвали BCG – *Bacille Calmette–Guerin* (БЦЖ).

Розрізняють дві форми мінливості:

- не спадкову – фенотипові;
- спадкову – генотипову.

Фенотипова мінливість (модифікаційна) виникає зі зміною факторів навколишнього середовища, які не змінюють структуру генетичного апарату, а отже, не передається у спадок. Фенотипова мінливість не має значення для еволюції мікробів, але вона сприяє виживанню мікробної популяції. У разі відновлення оптимальних умов набуті зміни втрачаються.

Модифікації (від пізньолат. *modificatiu* – зміна) можуть стосуватися різних властивостей мікробів: морфологічних, культуральних, біохімічних. При цьому діапазон модифікаційних змін обмежений нормою реакцій, зумовленою генотипом.

Культуральні модифікації проявляються при дії несприятливих факторів навколишнього середовища та дії антисептиків, що веде до зміни росту та ознак культури мікроорганізмів, які вирощуються на елективному поживному середовищі. Наприклад при зниженні вмісту кисню порушується пігментоутворення у мікобактерій туберкульозу, стафілокока. Вважають, що змінені умови навколишнього середовища активують гени, які за інших умов були заблоковані ("мовчазні" гени).

Біохімічні модифікації проявляються в індукції або репресії структурних генів, що перебувають під контролем гена-регулятора. Так, кишкова паличка виробляє фермент бета-галактозидазу (фермент, що розщеплює дисахарид лактозу до моносахаридів глюкози і галактози) тільки за наявності лактози. Модифікаційні зміни слід враховувати під час ідентифікації культури мікроорганізмів.

Властивості модифікацій:

- 1) модифікації не успадковуються;
- 2) ступінь вираження модифікації прямо залежить від інтенсивності й тривалості дії певного чинника на організм;
- 3) якщо припиняється дія фактора, що спричиняє модифікації, вони протягом життя можуть зникати;
- 4) модифікаційні зміни, що виникли на ранніх стадіях розвитку, можуть зберігатися все життя;
- 5) якщо модифікації зникли при припиненні дії чинника, то при поверненні її можуть виникати;
- 6) при однаковому впливові на організм чинників виникають подібні модифікації, змінюються одні й ті самі ознаки в одних і тих самих межах, які обумовлені генотипом організму.

Більшість модифікацій спрямована на пристосування організмів до умов зовнішнього середовища.

Генотипова мінливість пов'язана зі змінами генетичних структур клітин, тому передається у спадок. Вона проявляється у вигляді мутацій і рекомбінацій.

Мутації (від лат. *mutatio* – зміна) – це зміни в генотипі, які стабільно успадковуються. Термін запропонував голандський учений Г. Де Фріз. До мутацій здатні всі живі істоти.

Мутанти – змінені внаслідок мутацій мікробні клітини.

Мутагени – фактори, які спричинюють появу мутантів.

Мутації відіграють важливу роль в еволюції мікробів.

За походженням мутації бувають:

- спонтанні;
- індуковані.

Спонтанні (від лат. *spontaneus* – добровільний, мимовільний) мутації виникають у мікробних популяціях *in vivo* (в живому організмі) та *in vitro* (поза живим організмом) внаслідок порушень структури генів під час реплікації нуклеїнової кислоти під впливом неконтрольованих факторів або як результат біохімічних та фізіологічних змін в організмі. Середня частота мутацій – 1 мутантна клітина на 1 000 000 нормальних клітин.

Індуковані (від лат. *inductio* – наведення) – це спрямовані мутації, які виникають унаслідок штучного впливу на мікроорганізми спеціальних мутагенів: іонізуючої радіації, ультрафіолетового випромінювання, антибіотиків, температури, хімічних речовин тощо. Молекулярні механізми спонтанних і індукованих мутацій однакові.

Залежно від впливу на життєдіяльність організмів розрізняють: позитивні, негативні, нейтральні.

Позитивні – це мутації, що позитивно впливають на життєдіяльність організму. Виникають дуже рідко.

Нейтральні – це мутації, які за певних умов не впливають на життєдіяльність. При змінах умов існування можуть стати корисними.

Негативні – негативно впливають на життєдіяльність.

Підрозділяються на:

- 1) летальні – мутації, що спричинюють загибель організму;
- 2) сублетальні – мутації, які знижують життєдіяльність організму.

Мутації поділяють на:

а) нестійкі – мутації, які через деякий час зникають;

б) стійкі – мутації, що здатні тривалий час передаватися від покоління до покоління.

Залежно від характеру змін, які виникають у генетичному апараті організму, мутації поділяють на генні (точкові).

За величиною змін у геномі розрізняють:

- генні (точкові) мутації;
- хромосомні мутації.

Генні мутації спричинюють стійкі зміни окремих генів. Генні мутації не виявляються за допомогою мікроскопа.

Генні мутації бувають домінантними, субдомінантними (проявляються частково) та рецесивними (проявляються лише в гомозиготному стані).

Розрізняють різні перебудови генів. Найважливішими з них є нестачі (втрата кінцевих нуклеотидів), делеція (втрата некінцевої ділянки), дуплікація (повторення нуклеотидів кілька разів), інверсії (перевертається кілька нуклеотидів на 180°), додавання або заміна однієї основи на іншу в молекулі ДНК (рекомбінація). Це призводить до того, що замість однієї амінокислоти кодується інша або утворюється кодон, що не кодує жодної амінокислоти (нонсенс-мутація).

Хромосомні мутації (геномні перебудови) виникають як наслідок значних змін структури хромосом. Мають назву *хромосомних змін*, або *аберацій*. Хромосомні мутації можуть бути виявлені за допомогою світлового мікроскопа.

Найважливіші хромосомні мутації супроводжуються випаданням або зміною відносно великих ділянок генома: випадання значної кількості нуклеотидів (протяжна делеція), поворот сегмента хромосоми на 180° (інверсія), переміщення ділянки хромосоми з однієї позиції в іншу (транслокація), повторення будь-якого фрагмента ДНК (дуплікація). Такі мутації найчастіше незворотні і призводять до порушення різних функцій бактеріальної клітини.

Нестачі – називаються такі аберації, при яких хромосома втрачає кінцеву ділянку. Вкорочується плече хромосоми. Фрагмент, що відірвався, губиться при поділі ядра.

Делеція – втрата ділянки хромосоми, але не кінцевої, а середньої. Значно не впливають на життєздатність організму, якщо втрачена ділянка мала, або не містить генів. Нестачі та делеції можуть викликати лише незначну зміну фенотипу. Легко виявляються при мікроскопічному дослідженні У мейозі при кон'югації нормальної ділянки хромосоми з хромосомою, що втратила внаслідок делеції гомологічну ділянку, утворюється характерна петля.

Дуплікації – ділянка повторюється кілька разів. Гени у хромосомі розташовані до дуплікації: ABC. Гени у хромосомі – після дуплікації: ABBC, ABBBC. Дуплікації ділянок хромосом можуть виникати не тільки в сусідніх, але й у різних частинах однієї. Дуплікація впливає на фенотип меншою мірою, ніж нестача та делеції.

Інверсії – характеризуються тим, що ділянка, яка внаслідок двох її розривів відірвалася від хромосоми, прикріплюється на колишнє місце, попередньо перевернувшись на 180° . Розташування генів у хромосом до інверсії: ABCDEFІН. Розташування генів після інверсії: AEDCBFІН. Розрив відбувся в ділянках між А і D, а також між Е і F (повертання фрагмента BCDE). При інверсіях кількість генів не змінюється, тому вони мало впливають на фенотип організму. Хромосоми з інверсіями легко виявити цитологічно.

Транслокації. Це хромосомні перебудови, при яких відбувається обмін ділянками між негомологічними хромосомами. Може одномоментно

здійснюватися між декількома негомологічними парами. Не змінюють кількість генів у геномі, тому не призводять до істотних змін фенотипу. Може у зв'язку з порушенням мейозу утворюватись велика кількість нежиттєздатних гамет.

Транспозиції. Це вставка (*інсерція*) невеликого фрагмента ДНК, що містить гени, перенесені з іншого місця геному, до будь-якої ділянки хромосоми. Найкраще досліджені у бактерій, плазмід, фагів, дріжджів. Інсерційні сегменти бактерій містять близько 1500 нуклеотидів. Великі транспозиції Містять 3000-5000 нуклеотидів. Однією з причин транспозицій вважають віруси.

Ефекти мутацій можуть стосуватися будь-яких ознак мікроорганізмів: морфологічних, культуральних, біохімічних, біологічних та ін.

Мутагенними факторами називають – фактори, що викликають появу мутацій.

Мутації виникають під дією мутагенів: фізичних (рентгенівське випромінювання, гамма-промені та ін.), хімічних (колхіцин, лікарські препарати тощо), біологічних (віруси).

Фізичні мутагени. Найбільше значення має іонізуюче випромінювання, особливо рентгенівське (гамма-промені). Також до фізичних мутагенів належать ультрафіолетові промені, низькі температури, підвищені, протони, швидкі та теплові нейтрони тощо. Рентгенівські промені вибивають електрони зі зовнішніх оболонок атомів або молекул, стають позитивно зарядженими. Вибиті електрони продовжують процес, перетворюють сполуки живих організмів. Підвищені температури можуть викликати збільшення кількості генних і навіть хромосомних мутацій.

Хімічні мутагени. Хімічними мутагенами є лікарські препарати, барвники, синтетичні засоби тощо. Щорічно відкривають нові мутагени. Мутагенними чинниками хімічної природи є велика група алкілувальних сполук (диметилсульфат, етиленімін, нітрозоетилсечовина, 1,4-біс-діазоацтилбутан та ін.), аналоги азотистих основ, акридинові барвники, азотиста кислота, формальдегід, пероксиди тощо. Колхіцин руйнує веретено поділу, внаслідок чого набір хромосом подвоюється у клітині. Газ іприт (хімічна зброя) значно підвищує кількість мутацій (у 90 разів). Хімічні мутагени спричиняють мутації всіх типів.

Біологічні мутагени. Це віруси. Віруси збільшують кількість мутацій у клітинах. Здатні спричиняти генні й хромосомні мутації. Залишають клітині-господарю частку власної генетичної інформації. Вважають, що віруси відіграють велику роль у еволюції прокаріот. Вони переносять генетичну інформацію з клітини до клітини між особинами різних видів (*горизонтальний переніс генів*).

Біологічні антимутаційні механізми, спрямовані на захист клітини від мутацій. Одним із захисних механізмів є виродженість генетичного коду: одну амінокислоту кодує більше, ніж один триплет. Повторюваність генів дозволяє при пошкодженні однієї ділянки використовувати іншу.

У клітині є ферменти, які видаляють ушкоджені ділянки. На їхньому місці виникають нові.

Основні властивості мутацій:

- 1) універсальність – можуть відбуватися у будь-якому організмі;
- 2) неспрямованість – один і той же мутаген здатен викликати різні мутації, різні мутагени можуть викликати одну й ту ж мутацію;
- 3) ступінь вираження мутації у фенотипі не залежить від інтенсивності й тривалості дії мутагену – при короточасній та слабкій дії зміни можуть бути більшими, ніж від дії тривалої;
- 4) не існує нижнього порогу дії мутагенів – вони завжди здатні викликати мутації;
- 5) на ранніх етапах розвитку чутливість до мутагенів значно вища, ніж у дорослих.

Значення мутацій у природі та житті людини. У природі мутації є одним з головних джерел спадкової мінливості. Їх широко використовують у селекції мікроорганізмів, щоб отримати лікарські препарати, гормони, різні речовини.

Мутації використовують для розробки нових генетичних методів боротьби зі шкідниками сільського господарства.

2.13. БІОТЕХНОЛОГІЯ

Біотехнологія (від грецьк. *біос* – життя, *технос* – майстерність, мистецтво, *логос* – слово, вчення) – це сукупність промислових методів, що застосовуються у виробництві з використанням живих організмів або біологічних явищ, процесів для отримання певних речовин.

Біотехнологія виникла ще в сиву давнину разом з появою хліборобства і тваринництва. Саме ця первісна примітивна біотехнологія спричинилася до виникнення людської цивілізації. Як науковий термін «біотехнологію» вперше було використано угорським ученим К. Ерекі 1919 р. на позначення тих робіт, наслідком яких продукція одержується за допомогою живих організмів, як одноклітинних, так і багатоклітинних. Термін вживається з 70-х років ХХ сторіччя.

Європейська федерація з біотехнології у 1984 р. визначила біотехнологію як інтегроване використання біохімії, мікробіології та інженерних наук з метою технологічного (промислового) застосування здатностей мікроорганізмів, культури клітин тканин та їх частин, а Європейська комісія доповнила – ще й для того, щоб забезпечити людей потрібними продуктами і послугами.

Нині біотехнологія посідає одне з перших місць у розвитку науково-технічного прогресу. Вважають, що за її допомогою докорінно зміняться способи вирішення таких кардинальних проблем, як забезпечення людства продовольством, охорона здоров'я, задоволення енергетичних потреб, охорона довкілля.

Основні напрямки біотехнології: виробництво речовин (вітамінів, гормонів, антибіотиків), кормів для тварин (кормові дріжджі, силос), застосування біологічних процесів для очищення навколишнього середовища (стічних вод, водойм), розроблення біологічних методів боротьби зі шкідниками сільського господарства, паразитами.

Методи біотехнології вживає людина з давніх часів (виготовлення сиру тощо). У наш час – широко застосовуються, особливо з використанням мікроорганізмів. До мікроорганізмів відносять одноклітинні гриби, рослини (водорості), бактерії тощо. Вони мають переважно гаплоїдний набір хромосом.

Сучасним методом біотехнології є метод генної інженерії.

Генна (генетична) інженерія. Це штучне перенесення (трансгенез) від одного виду організмів до іншого, вилучення або додання необхідних генів. Такі види організмів можуть бути віддалені за походженням. Ген, що переноситься, видаляється з клітин бактерій, рослин або тварин чи синтезується штучно.

Введення генів еукаріот у клітини бактерій дозволило отримати деякі важливі речовини (гормони, вітаміни, ферменти, р-РНК).

Наприклад, введення необхідного гену у клітини кишкової палички привело до синтезу інсуліну людини, необхідного для лікування цукрового діабету.

Поза організмом уперше був здійснений синтез у 1969 році в США індійським вченим Г. Хорана. Штучний синтез генів – процес складний. Тому частіше гени видаляють із геномів організмів.

Для перенесення та введення генів у клітини прокаріот використовують віруси (бактеріофаги) та плазміди.

Методи генної інженерії дають змогу створити штучні гени із нуклеотидних послідовностей, які несуть задану генетичну інформацію, а також розробити способи перенесення генів в інші клітини прокаріотів або еукаріотів. Унаслідок цього мікроорганізми стають продуцентами таких речовин, які хімічно отримати дуже важко, а інколи і неможливо. Нині завдяки розвитку генної інженерії методом мікробіологічного синтезу виробляють лікувально-профілактичні препарати: інсулін, інтерферони, інтерлейкіни, гормони, вітаміни, високоочищені вакцини (так, після введення гена вірусу гепатиту В у дріжджові клітини була отримана рекомбінантна вакцина). Мінливість мікроорганізмів слід враховувати при ідентифікації культури атипичних форм мікроорганізмів під час проведення діагностичних і профілактичних лабораторних досліджень.

Вивчення генетики мікроорганізмів має дуже важливе як теоретичне, так і практичне значення для спрямованої селекції високопродуктивних штамів, які останнім часом почали широко застосовуватися в різних галузях народного господарства. Використання в селекції мікроорганізмів методів природного добору, індукованого мутагенезу, популяційної мінливості,

клонування, гібридизації соматичних клітин тощо дало можливість одержати високопродуктивні штами мікроорганізмів.

Успіхи генної і клітинної інженерії відкривають небачені раніше перспективи. Наприклад, застосування генно-інженерних методів (технології рекомбінантних ДНК) дало змогу створити високопродуктивні мікроорганізми-продуценти, що синтезують такі цінні речовини, як *кормовий білок, незамінні амінокислоти* (лізин, треонін, глютамінова кислота), *вітаміни* (В₆, В₁₂, С), *антибіотики* (барідаміцій, косталіцин, поліоксин), котрі застосовуються в сільському господарстві проти шкідників; пеніциліни, тетрацикліни, цефалоспоріни, стрептоміцини, гентаміцини, еритроміцини та багато інших антибіотиків, потрібних у медицині, а також *гормони* (інсулін, соматостатин, соматотропін, еритропоєтин, енкефаліни і ендорфіни), *інтерферони, інтерлейкіни, ферменти* (амілаза, хімоцин, протеази, целюлаза, холестеролоксидаза, супероксиддисмутаза, аспарагіназа тощо).

На основі селекційованих мікроорганізмів створюються біологічні добрив, засобів захисту рослин, анатоксинів та ін.

З індукованих мутантів із наступною селекцією їх було одержано штами – продуценти амінокислот, продуктивність яких у 100 разів вища від такої у вихідних штамів. Продуцент лізину дає в 300–400 разів більший вихід цієї незамінної амінокислоти, ніж природний штам.

Багатонадійні перспективи для сільського господарства, біології, медицини й інших галузей народного господарства відкриваються у зв'язку з розробкою і вдосконаленням методів генної і клітинної інженерії, за допомогою яких експериментально доведена можливість передачі не тільки природних генів, а й штучно синтезованих, які кодують синтез різноманітних біологічно активних сполук. Наприклад, ще в перших дослідах з генної інженерії, проведених у 1973 р., було введено за допомогою фага в геном *E. coli* ген *LIG*, який контролює синтез лігази. Внаслідок цього вміст лігази в клітинах-реципієнтах збільшився в 500 разів. Тепер у клітини кишкової палички клоновані і функціонують гени інтерферонів, гормону росту, інсуліну та ін. За допомогою клонованих штамів *E. coli* одержують препарати інтерферону, інсуліну і соматотропіну.

Є також дані про те, що успішно функціонують клоновані у бактерії гени вірусів грипу, гепатиту В, герпесу, ген білка оболонки вірусу ящуру, що в найближчий час дозволить розробити технологію виробництва молекулярних вакцин без баластних білків.

Останнім часом інтенсивно вивчаються методи трансплантації генів за допомогою плазмід, які ще часто називають «генною інженерією в природі», та створення принципово нових трансгенних організмів. Вони відіграють велику роль у передачі генетичного матеріалу між бактеріями, які належать навіть до віддалених філогенетичних груп. Плазміди є фактично каналом генетичної комунікації в бактеріальному світі.

Методами генної інженерії було зроблено пересадку гена *nif* з азотфіксуючої бактерії в неазотфіксуючу, і остання набула властивості

фіксувати молекулярний азот. Тепер ведуться роботи з перенесення генів від бактерій до клітин вищих рослин.

В лабораторних умовах одержано рекомбінантні плазмиди, які містять гени двох різних бактерій, бактерій і вірусів, бактерій і рослин, бактерій і тварин, бактерій і людини. Дуже важливим є те, що такі рекомбінантні плазмиди, інтродуковані в бактеріальні клітини, дали експресію.

Особливої ваги набувають нині методи одержання енергії та переробки відходів промисловості і сільського господарства з метою одержання цінних біопродуктів і захисту біосфери від забруднення за допомогою мікроорганізмів. Мікробіологічна наука і мікробіологічна індустрія можуть зробити помітний внесок у розв'язання енергетичних проблем, які пов'язані зі значним зменшенням запасів нафти і вугілля на нашій планеті.

Відомо, що поверхня Землі щорічно отримує таку кількість сонячної енергії, яка в тисячі разів перевищує рівень виробленої у світі енергії з паливних ресурсів, що видобуваються. Сучасне вирощування рослин використовує фотосинтез для запасаання фотосинтетично активної радіації (ФАР) в урожаї на рівні 0,1–0,5%. У ХХІ ст. інтенсифікація рослинництва має забезпечити у агрофітоценозі приблизно до 3–5% ФАР. Мікроорганізми здатні трансформувати сонячну енергію в хімічну, що свідчить про набагато вищу ефективність цього процесу в мікроорганізмів порівняно з вищими рослинами.

У США, Німеччині, Індії, Англії та в інших країнах здійснюється мікробіологічна переробка гною і різних побутових та сільськогосподарських відходів на біогаз. Це відбувається шляхом метанового бродиння в анаеробних умовах. У спеціальних газових установках метаноутворюючі бактерії перетворюють до 95% вуглецю органічного субстрату на метан. Одержуваний на очисних спорудах біогаз в Англії використовують для освітлення вулиць уже протягом десятків років. У США біля 2% енергії одержують внаслідок переробки міських відходів на біогаз.

Останніми роками проводяться також інтенсивні дослідження з розробки мікробіологічних методів одержання рідких нафтоподібних продуктів – рідких вуглеводнів і гліцеролів із біомаси мікроскопічних водоростей. Виявлено понад 100 видів фототрофних мікроорганізмів, які мають здатність утворювати водень внаслідок розщеплення води, а як вважають, водень є найперспективнішим екологічно чистим паливом майбутнього.

Не применшуючи значення класичної селекції та генної інженерії, необхідно зазначити, що сьогодні народжується принципово новий перспективний напрямок повністю безклітинної біотехнології – використання в біотехнологічних процесах не живих клітин, а заміна їх біореакторами, в яких вибіркоковий синтез будь-яких заданих продуктів здійснюється за допомогою безклітинних систем, які містять лише необхідний набір очищених клітинних компонентів.

2.14. ПРИОНИ

Пріони – це білкові молекули, які знаходяться на межі живої та неживої природи, відрізняються від давно відомих мікроорганізмів тим, що не мають генетичного матеріалу (нуклеїнової кислоти), а є простими низькомолекулярними білками (змінена форма білка господаря, що кодується геном його клітини). Відкриті американським біологом С. Прюзінером у 1982 р., якого нагородили за це Нобелівською премією. Пріони легко проникають через мембрани клітини.

Можуть знаходитись у двох різних конформаціях: нормальній і патогенній (викликають захворювання). Вважається, що в нормальному стані вони є звичайними білками нервової клітини, гальмують процеси старіння. Але за певних умов під впливом певних факторів (недостатньо вивчених) ці білки можуть змінювати конформацію. Наслідком цього може бути прискорення процесу старіння організму, перетворення білків на збудників пріонових захворювань. У патогенній формі 43% білкової молекули знаходиться у вигляді стійкого β -складчастого шару.

Пріони єдина форма збудників, які не спричиняють запалення й імунних реакцій. Пріони є збудниками хвороб тварин (скрепі у овець) і людей (куру і хвороба Крейтцфельда–Якоба). Розмножуються всередині нервових клітин і спричиняють губчастоподібну енцефалопатію. Хвороби проявляються порушенням ходи, парезами, прогресуючою деменцією (ослабленням розумових функцій) і закінчуються летально. Зараження можливе під час споживання продуктів тваринного походження та використання забруднених хірургічних інструментів, мозкових електродів, а також трансплантатів, ліків (наприклад, гормони росту) і косметичних засобів, виготовлених з мозку або лімфоїдної тканини тварин. Пріони дуже стійкі до дії високих температур, ультрафіолетового випромінювання, дезінфекційних засобів.

Усі пріони дуже інфекційні; їх важко інактивувати, знешкодити; характерний тривалий інкубаційний період; для них не існує видового бар'єру. Інкубаційний період, наприклад, сказу великої рогатої худоби (губчастої енцефалопатії) – до 6 років. Хвороба виникає при поїданні худобою м'ясо-кісткового борошна, яке робили з решток мертвих і вбитих корів.

Пріони не руйнуються протягом 4 годин при високих температурах і під впливом травних ферментів. Можуть проникати крізь клітинні мембрани. При контактах із нормальними білками нервових клітин пріони змінюють їх конформацію і перетворюють на патогенну форму (пріони). Внаслідок цього нервова тканина стає губчастої форми, втрачає здатність виконувати свою функцію. Розвивається при цьому губчаста енцефалопатія.

Пріони в першу чергу руйнують нейрони, тому більш ушкоджується нервова система, її центральна частина. Захворювання дуже тяжкі, закінчуються смертю. Наприклад, хвороба Клайтцфельда-Якоба

супроводжується неадекватною поведінкою, різного ступеню амнезією, утратою уваги тощо. Методи лікування не розроблені.

Пріонові захворювання можуть успадковуватись (за аутосомнодомінантним типом) чи бути надбаними. Шляхи зараження людини – при поїданні м'яса, при медичних маніпуляціях (щепленнях, операціях, пункціях). Можливо, пріони широко розповсюджені й викликають цілий ряд захворювань.

Оскільки білки не розмножуються, питання про механізм генетичного контролю репродукції пріонів залишається відкритим (можливо, вони використовують генетичну інформацію клітини господаря).

Питання для самоконтролю

1. Що собою являють мікроорганізми?
2. Як поділяються мікроорганізми за клітинною будовою?
3. Чим відрізняються прокаріоти та еукаріоти?
4. Які особливості обміну речовин у мікроорганізмів?
5. Які фізіологічні особливості мікроорганізмів?
6. Що собою являє систематика мікроорганізмів?
7. Які генетичні особливості властиві для мікроорганізмів?
8. Яких успіхів досягла генна інженерія мікроорганізмів?

Тести

1. Мають чітко сформоване ядро:
 - а) прокаріоти;
 - б) еукаріоти.
2. Нуклеоїд є носієм спадкової інформації:
 - а) прокаріот;
 - б) еукаріот.
3. Віруси:
 - а) еукаріоти;
 - б) прокаріоти;
 - в) не мають клітинної будови.
4. Мікроорганізмам властивий тип живлення:
 - а) голофітний;
 - б) голозойний.
5. Мікроорганізми, які здатні самі синтезувати для себе органіку:
 - а) гетеротрофи;
 - б) автотрофи.
6. Мікроорганізми, які отримують енергію від сонячних променів:
 - а) хемотрофи;
 - б) фототрофи.
7. Змішаний тип живлення азотними сполуками:
 - а) аміноавтотрофи;

- б) аміногетеротрофи;
 - в) міксотрофи.
8. Активною групою у двохкомпонентних ферментів є:
- а) кофермент;
 - б) апофермент;
- 9) Фермент, який каталізує процеси переносу:
- а) синтетаза;
 - б) амілаза;
 - в) оксидоредуктаза;
 - г) трансфераза.
10. Токсини, які виділяються в середину мікроорганізму:
- а) екзотоксини;
 - б) ендотоксини.
11. Дихання мікроорганізмів, яке відбувається за наявності кистю називається:
- а) аеробне;
 - б) анаеробне.
12. Систематика при якій проводять порівняння мікроорганізмів враховуючи всі ознаки за формулою:
- а) генетична;
 - б) філогенетична;
 - в) нумерична.
13. Сукупність генетичного матеріалу організму називається:
- а) фенотип;
 - б) генотип.
14. Ознаки мікроорганізмів при їх рості на поживних середовищах:
- а) морфологічні;
 - б) фізіологічні;
 - в) культуральні.

РОЗДІЛ 3

ОСНОВИ ВІРУСОЛОГІЇ

Основні цілі:

- вивчити особливості неклітинних мікроорганізмів;
- знати будову вірусних одиниць; вивчити різницю в структурі капсиду вірусу; поділ за типом симетрії; вміти відрізнити віруси за формою;
- ознайомитись з хімічним складом вірусів та їх класифікацією;
- ознайомитись з генетичними особливостями вірусів;
- знати особливості поширення вірусів у природі.

Вірус (лат. *virus* – отрута, або зараза) – це внутрішньоклітинний облигатний паразит, що не має клітинної будови і систем, які синтезують білок та іммобілізують енергію, він живе і розвивається тільки в живій клітині, об'єднані у Царство *Vira*.

Віруси вперше були відкриті Івановським Д.Й. у 1892 р., ним було закладено фундамент науки – вірусології. На даний час вірусологія бурхливо розвивається, і як окрема дисципліна розділяється на загальну і спеціальну.

За Суховим К.С. (1965), віруси характеризуються основними ознаками:

- 1) мають дуже малі розмірами тіла (вимірюються в нанометрах);
- 2) не мають клітинної будови;
- 3) мають простий хімічний склад (найпростіші віруси складаються з білка і нуклеїнової кислоти);
- 4) не культивуються на штучних синтетичних середовищах;
- 5) характеризуються особливим циклом розвитку в організмі сприятливого господаря або частиною цього циклу в безклітинному середовищі, яке включає деякі органоїди клітини і речовини, необхідні для синтезу нуклеїнових кислот і білків;
- 6) деякі віруси здатні кристалізуватися за певних умов довкілля.
- 7) у вірусів відсутні власні системи білка (це визначає характер паразитизму вірусів – паразитизм на генетичному рівні).

Унікальна особливість вірусів – різноманітність організації їхнього генетичного матеріалу. Відомо, що в усіх клітинних формах генетичний матеріал має вигляд дволанцюгових молекул ДНК, а у вірусів ним можуть бути як молекули ДНК, так і молекули РНК; при цьому кожен з типів нуклеїнових кислот може перебувати у віріоні у формі подвійного або одинарного ланцюга.

За даними російських вчених Жданова В.М., Гайдамовича С.Я., Тихоненко Т.І., А.П. Биковського та інших (1982) віруси є автономними генетичними структурами, уламками життя, фрагментами живих систем, які нездатні до самостійного існування поза повноцінними організмами або клітинами, є субклітинними структурами. Як автономні генетичні структури

віруси певною мірою мають або, вірніше, зберігають основні атрибути життя, включаючи такий кардинальний атрибут, як здатність до еволюції.

У навколишньому середовищі віруси лише перебувають, в середині живої клітини розвиваються та розмножуються спричиняючи зараження.

Зараженість або **інфікованість** – при потраплянні до організму патогенні мікроорганізми можуть спричинити імунобіологічну його перебудову без функціональних розладів.

Інфекція (лат. *infecire* – заражаю) – складний біологічний процес взаємодії організму з патогенним мікроорганізмом – збудником хвороби, що відбувається за певних умов зовнішнього середовища і проявляється у вигляді інфекційного захворювання або мікробоносійства.

Захворювання – при потраплянні до організму патогенних мікроорганізмів проявляються клінічні ознаки хвороби.

Інфекційність вірусу пов'язана з нуклеїновою кислотою. Ця нуклеїнова кислота репродукується в живих клітинах і, використовуючи їхній апарат синтезу, спонукає клітини синтезувати спеціалізовані частинки, або віріони, що містять геном вірусу і можуть передавати його в інші клітини» (С. Лурія, Дж. Дарнелл, 1970). Це визначення наголошує на двох основних властивостях вірусів – наявності у них власного генетичного матеріалу, що поводить себе в клітині-господаря як частина цієї клітини, та наявності неклітинної інфекційної фази існування вірусів у вигляді спеціалізованих частинок, або віріонів, що репродукуються в клітині під генетичним контролем вірусу, і є придатними для введення геному вірусу в інші клітини.

3.1. МОРФОЛОГІЯ, РОЗМІРИ ТА УЛЬТРАСТРУКТУРА ВІРУСІВ

Вірус має геном, який складається з однієї нуклеїнової кислоти (ДНК або РНК).

Віроїд – вірус, який складається лише з нуклеїнової кислоти (ДНК або РНК) (відкритий Т.О. Лайнером 1972 р.).

Віріон – позаклітинна форма вірусу не виявляє ознак життя, складається з нуклеїнової кислоти (РНК чи ДНК) та білкової оболонки – **капсиду**. Капсид містить окремі білкові субодиниці – капсомери, що повторюються в структурі та хімічній будові віріона. (рис. 4).

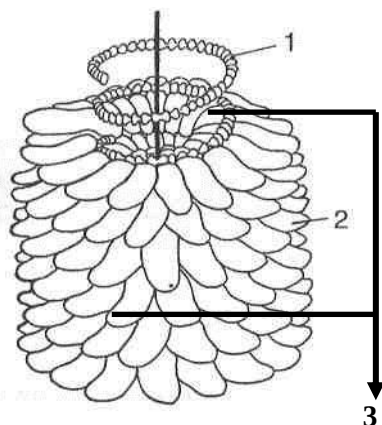


Рис. 4. Модель будови вірусу мозаїчної хвороби тютюну:

- 1 – нуклеїнова кислота;
- 2 – білкова субодиниця капсомір;
- 3 – капсид

Структурна будова вірусу:

- 1) **серцевина** – нуклеїнова кислота (ДНК або РНК);
 - 2) **капсид** – захистна білкова оболонка, яка оточує серцевину;
 - 3) **нуклеокапсид** – структура, яка містить нуклеїнову кислоту і капсид;
 - 4) **оболонка** – в деяких вірусів, таких як ВІЧ і вірусу грипу є додатковий ліпопротеїдний шар, який утворюється з плазматичної мембрани клітини-господаря;
 - 5) **капсомер** – однакових субодиниць, з яких складається капсид.
- Розміри вірусів коливаються від 8 до 750 нм (табл. 7).

Таблиця 7

Розміри деяких вірусів (нм)			
Вірус	Метод визначення		
	Ультрафільтрація	Ультрацентрифугування	Електронна мікроскопія
Тютюнової мозаїки (ВТМ)	15–25	–	15–3000
Мозаїки цукрових буряків, кавунів, Х-вірус картоплі	–	–	730–750
Коров'ячої віспи	125–175	170–180	227–305
Герпесу	100–150	180–220	133–233
Грипу А	80–120	70–116	123±1,18
Поліомієліту	8–12	28	8–27
Ящуру	8–12	17–20	20–32

До групи великих вірусів можна віднести віріони віспи, пситакозу, трахоми, мозаїки цукрових буряків, Х-вірус картоплі та ін. Середні розміри мають віруси грипу, сказу, герпесу тощо. Дуже малі розміри у віріонів енцефаліту, поліомієліту, ящуру та багатьох фітопатогенних вірусів. Цікаво, що найбільші за розмірами віруси наближаються до малих бактерій, наприклад мікоплазм, а найменші – до макромолекул білка.

Морфологію ультрамікроба – вірусу вивчають під електронним мікроскопом.

Особливістю морфології і фізіології вірусів та відмінністю їх від інших мікроорганізмів є те, що вони:

- не мають клітинної структури;
- мають ультрамікроскопічні розміри;
- існують у двох якісно відмінних формах: позаклітинній (віріон) і внутрішньоклітинній (вірус);
- містять нуклеоїд, що включає лише один тип нуклеїнової кислоти (РНК або ДНК);
- не мають власних систем мобілізації енергії та синтезу білка, тому є облігатними внутрішньоклітинними паразитами;

- не здатні рости і розмножуватися шляхом поділу, їх кількість збільшується шляхом репродукції (від лат. *reproduce* – відтворення).

Віруси різняться за формами та розмірами (рис. 5).

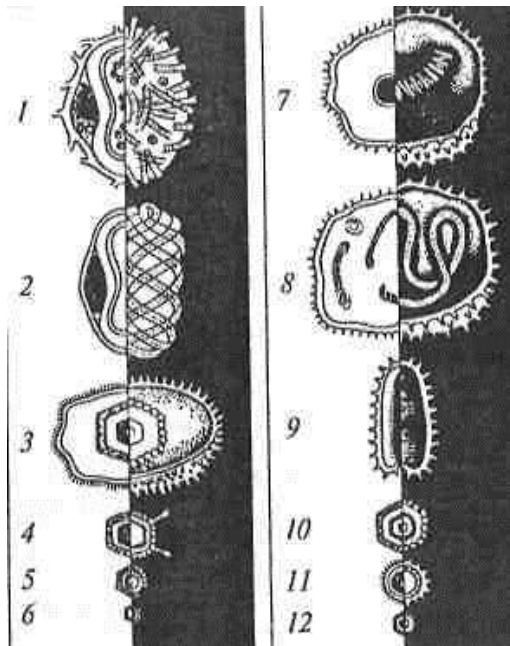


Рис. 5. Форма і порівняльний розмір деяких вірусів:

- 1 – вірус віспи,
- 2 – вірус пара-вакцини,
- 3 – вірус герпесу,
- 4 – аденовірус,
- 5 – паповавірус,
- 6 – парвовірус,
- 7 – вірус грипу,
- 8 – параміксовірус,
- 9 – рабдови-рус,
- 10 – реовірус,
- 11 – альфа-вірус,
- 12 – ентеровірус

Місцем перебування вірусів є клітини бактерій, рослин, тварин і людей.

За результатами електронно-мікроскопічних досліджень віруси за формою поділяються на групи:

- 1) *паличкоподібні* – мають вигляд прямого циліндра; віруси тютюнової мозаїки (ВТМ), штрихуватої мозаїки ячменю та інші;
- 2) *ниткоподібні* – мають вигляд еластичної нитки, що вигинається; віруси жовтяниці цукрових буряків, мозаїки пшениці, квасолі, сої, кавунів, Х-вірус картоплі;
- 3) *сферичні* – мають вигляд багатогранників; віруси грипу, курячої саркоми, японського енцефаліту, кору, паротиту, арбовіруси, віруси лейкозу курей і мишей;
- 4) *кубоїдальні* – мають вигляд паралелепіпедів із заокругленими краями; віруси вісповакцини, натуральної віспи, аденовіруси, ентеровіруси, реовіруси, віруси папіломи людини і тварин та інші;
- 5) *булавоподібні* – мають головку з відростком; віруси бактерій (бактеріофаги).

Форми віріонів визначаються будовою білкової оболонки, в середині якої міститься нуклеїнова кислота (ДНК або РНК). Є два способи складання капсомерів: спіральний і кубічний. Це зумовлює відповідний тип симетрії і форму віріону.

За будовою віріону розрізняють прості та складні віруси.

Нуклеокапсид у *складних вірусів* укритий ще однією оболонкою – суперкапсидом. Він утворений модифікованими (зміненими) мембранами

клітин господаря, у яких білки господаря замінені на глікопротеїди вірусу. Тому суперкапсид містить компоненти, властиві клітинам господаря, і вірусні глікопротеїди. Ці глікопротеїди утворюють шипи, або спікули (від лат. *spiculum* – кінчик, гострячок). Шипи забезпечують адгезію вірусу на чутливих клітинах, зумовлюють його антигенні властивості. Крім того, вони сприяють поширенню вірусів у макроорганізмі.

Незалежно від типу симетрії нуклеокапсиду віріони складних вірусів (грипу, гепатиту В, ВІЛ) здебільшого мають сферичну форму. Віруси спричиняють близько 500 хвороб: герпес, вітряну та натуральну віспу, кір, краснуху, епідемічний паротит, гепатит, грип, сказ, СНІД, онкологічні хвороби та ін. Віруси руйнуються під впливом лугів, хлораміну та хлорного вапна, але стійкі до дії антибіотиків.

Майже всі віруси за структурою капсиду (*типом симетрії*) поділяються на три великі групи: спіральні; кубічні, що являють собою ікосаедри - правильні багатогранники; комбіновані або змішані.

При спіральному типі симетрії капсомери розміщені за ходом спіралі геномної нуклеїнової кислоти. Капсид краще захищає геном, а нуклеїнова кислота вивільняється лише у разі руйнування капсиду. Такі віріони (нуклеокапсиди) мають паличкоподібну форму. Спіральний тип симетрії характерний для фітопатогенних вірусів (вірус тютюнової мозаїки), та у вірусів, що вражають людей (вірус грипу), тварин і бактерії.

Вірус тютюнової мозаїки (ВТМ) є унікальним у багатьох відношеннях. Він був першим з відкритих вірусів, першим його виділено в чистому вигляді і викристалізовано, на ньому вперше було відкрито існування субодиноць і показано, що інфекційність вірусу пов'язана тільки з нуклеїновою кислотою. Зрештою саме ВТМ уперше розділено на білок та інфекційну РНК і знову відтворено вірус із цих компонентів. ВТМ є першим вірусом, в якому розшифровано послідовність амінокислотних залишків у пептидному ланцюгу білкової молекули. За сучасними даними, ВТМ має форму порожнього циліндра діаметром 15 нм і завдовжки 300 нм.

Віріон ВТМ містить одноланцюгову РНК, його капсид складається з однакових, розміщених спіралью, білкових субодиноць. У кожній спіралі на три витки припадає 29 субодиноць, кожна з яких є білковою молекулою з молекулярною масою 17 530. Загалом віріон містить 2130 ($\pm 2\%$) ідентичних білкових субодиноць.

При кубічному типі симетрії (ізометричні віруси) нуклеїнова кислота утворює серцевинну структуру, оточену капсидом (оболонкою), у вигляді правильного багатогранника - ікосаедра. Вивільнення нуклеїнової кислоти відбувається без руйнування капсиду. Такі віріони (нуклеокапсиди) мають сферичну форму. Основними представниками вірусів з кубічним типом симетрії є віріони куцистої карликовості томатів, жовтої мозаїки турнепсу, поліомієліту.

Із кристалографії відомо, що існують три типи фігур з кубічною симетрією:

- тетраedr (осі симетрії 2:3, найменша кількість структурних одиниць 12);
- октаedr (осі симетрії 4:3:2, число структурних одиниць 24);
- ікосаedr, або двадцятигранник (осі симетрії 5:3:2, кількість субодиниць 60).

Електронно-мікроскопічне вивчення будови ікосаедричних вірусів виявило на їхній поверхні структурні елементи, які є комплексами білкових субодиниць (рис. 6). Ці структурні елементи дістали назву капсомерів, або морфологічних субодиниць. Виявляється, що ікосаедрична форма є «вигідною» природною структурою тому, що при цьому великою мірою заощаджується білковий матеріал для будови капсиду віріона, а також ще й тому, що для утворення ікосаедра потрібна мінімальна кількість енергії.

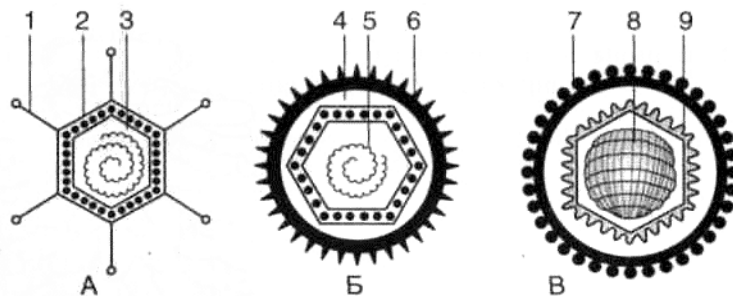


Рис. 6. Схематичне зображення структури деяких ікосаедричних вірусів із складним капсидом:

А – аденовірус (1 – тонкі вирости на вершинах ікосаедра, 2– білковий капсид, який складається із структурних одиниць капсомерів, 3 – ДНК);

Б– вірус герпесу (4– капсид, 5– ДНК, 6 – оболонка з виростами);

В – вірус саркоми Рауса (7– оболонка з виростами, 8 – нуклеокапсид, 9 – другий зовнішній капсид)

Змішаний або комбінований тип симетрії характерний для фагів.

Представники цієї групи вірусів складніше організовані. Вони мають головку – нуклеокапсид, який характеризується кубічною симетрією, а розміщений усередині його нуклеопротейди – хвостик укладений спірально. Такі віріони мають форму сперматозоїда. Добре вивченим представником складніше побудованих вірусів є вірус мозаїки люцерни (ВМЛ). Морфологічні субодиниці ВМЛ, на відміну від інших вірусів, характерно укладені у вигляді пента- і гексамерів: частково за вимогами гвинтової і частково – кубічної симетрії. Комбінований тип симетрії мають віруси вісповакцини, лейкозів, сарком тощо.

До цієї групи складніше організованих вірусів належать і деякі види фагів, що мають два різних типи симетрії (головка й відросток). У великих, зокрема Т-парних, фагів головка має ікосаедричну форму, а відростки – гвинтову симетрію і є органами прикріплення до клітин бактерій.

3.2. ПРИНЦИПИ КЛАСИФІКАЦІЇ ВІРУСІВ

Вперше об'єднав усі віруси в царство *Vira* Ф. Холмс у 1939 р. Він поділив царство вірусів на дві групи: *Phytophagi* (віруси рослин) і *Zoophagi* (віруси тварин). Над розробкою перших систем класифікації вірусів також успішно працювали Мошковський С.Д., Рижков В.М., Жданов В.М. та ін.

У 1962 р. відомий французький вірусолог А. Львов сформулював основні критерії і запропонував проект універсальної ієрархічної класифікації вірусів. З 1966 р. питаннями класифікації і номенклатури вірусів займається Міжнародний комітет з таксономії вірусів (МКТВ). За основу класифікації МКТВ прийняв фізичні і хімічні критерії, запропоновані А. Львовим, але вирішив тимчасово відмовитися від всеохоплюючої класифікації, вважаючи за доцільне створювати її поступово.

До основних критеріїв, за якими класифікують віруси, відносять:

- 1) за типом нуклеїнової кислоти;
- 2) за наявністю суперкапсиду;
- 3) за типом симетрії;
- 4) за хімічними;
- 5) за фізичними властивостями;
- 6) за колом сприйнятливих клітин-господарів;
- 7) за реплікацією;
- 8) за генетичною взаємодією;
- 9) за патогенністю;
- 10) за географічним поширенням;
- 11) за способом передачі;
- 12) за антигенними властивостями.

За серцевиною, залежно від вмісту нуклеїнової кислоти віруси поділяють:

ДНК-місні

РНК-місні (табл. 8).

Таблиця 8

Характеристика нуклеїнових кислот деяких вірусів

Вірус	Тип нуклеїнової кислоти	Довжина геному, 10^3 пар основ
Саркома Рауса	Однониткова РНК	10
Сказ	Теж	16
Реовірус	Двохниткова РНК	23
Бактеріофаг ф Х174	Однониткова ДНК	5,4
SV40	Двохниткова ДНК	5
Папілома	Теж	8
Бактеріофаг λ	Те ж	46
Бактеріофаг Т4	Теж	120
Герпес	Те ж	156
Віспа	Теж	240
Аденовірус	Теж	36

За типом симетрії, структурою капсиду:

- спіральні;
- кубічні або поліедричні, що являють собою ікосаедри – правильні багатогранники;
- комбіновані або змішані.

За клітиною – господарем:

- бактеріофагів (які вражають бактерії);
- актинофагів (які вражають актиноміцети);
- альгофагів (які вражають водорості);
- мікофаги (які вражають гриби);
- фітофаги (які вражають рослини);
- зоофаги (які вражають тварин).

За рішенням Міжнародного комітету з таксономії вірусів затверджена універсальна таксономічна система вірусів, яка складається з трьох порядків, 64 родин і 233 родів, у т. ч. 24 «плаваючих» родів вірусів тварин, рослин і мікроорганізмів. Порядок (*Order*) є зібранням родин вірусів із загальними характеристиками. Порядок *Caudovirales* включає три родини – *Myoviridae*, *Siphoviridae*, *Podoviridae*. Порядок *Mononegaviridales* об'єднує чотири родини: *Paramyxoviridae*, *Rhabdoviridae*, *Bornaviridae* і *Filoviridae*. До порядку *Nidovirales* віднесено родини *Coronaviridae* і *Alteriviridae*.

Род (*Genus*) вірусів позначають назвою з суфіксом *-virus*. Вид вірусу має позначення латиною *Species*. Цей таксон є найважливішою ієрархічною одиницею. Нині прийнято визначати вид вірусів як політипічну категорію (клас), яка складає реплікуючу лінію і займає особливу екологічну нішу.

Щодо системи вірусів рослин, то, за найновішими даними, серед 9 родин і 24 родів вірусів рослин, затверджених виконавчим комітетом МКТВ, тільки одна родина *Geminiviridae* і один рід *Nanovirus* включають віруси з одноланцюговим ДНК-геномом і одна родина *Caulimoviridae* – з дволанцюговим ДНК-геномом. Решта вірусів належать до РНК-геномних. Однак і досі класифікація вірусів рослин є ще слабо вивченою.

Віруси бактерій і грибів. Нині виявлено віруси, які уражають понад сто видів бактерій. Більшість з них це ДНК-геномні фаги, але є й РНК-геномні. Г.В. Акерман та співавт. (1978) за формою поділяють їх на чотири групи: фаги, які мають кубічну головку і відросток; кубічні фаги; ниткоподібні фаги; плеоморфні фаги.

Тепер виділено 10 родин вірусів бактерій, які охоплюють більшість нині відомих фагів (табл. 9). 19 родин вірусів є патогенними для людей. Родини поділені на підродини, роди і типи. До одного роду може входити одна або декілька представників. Окремі віруси можуть мати один або декілька типів. За антигенною структурою у деяких вірусів виявляють сероваріанти.

Таблиця 9

Родина бактеріофагів

Родина	Основні риси	Типовий вірус
	Фаги, які мають кубічну головку і відросток	
<i>Myoviridae</i>	ДНК/2, відросток скорочується	Коліфаг T2
<i>Styloviridae</i>	ДНК/2, відросток довгий, не скорочується	Коліфаг λ
<i>Pedoviridae</i>	ДНК/2, короткий відросток	T7
	Кубічні фаги	
<i>Micro viridae</i>	ДНК/1, голі кубічні	ϕ x 174
<i>Corticoviridae</i>	ДНК/2, кубічні ліпидовмісні	PM2
<i>Tectiviridae</i>	ДНК/2, ліпидовмісні, подвійний капсид	PRD1
<i>Leviridae</i>	РНК/1, голі	R17
<i>Cystoviridae</i>	РНК/2, мають оболонку	ψ 6
	Ниткоподібні фаги	
<i>Inoviridae</i>	ДНК/1, ниткоподібні, голі	fd (короткі) MV = L1 (довгі)
	Плеоморфні фаги	
<i>Plasmaviridae</i>	ДНК/2, плеоморфні, мають оболонку, капсид не виявлено	MY=L2

За типом нуклеїнової кислоти всі віруси поділяють на дві групи: РНК-вмісні віруси (серед них 13 родин є патогенними для людей і тварин) і ДНК-вмісні віруси (з яких 6 родин є патогенними для людей і тварин, табл. 10).

Для виділення чистих культур вірусів найчастіше використовують зараження курячих ембріонів, перещеплювані культури клітин.

Таблиця 10

Класифікація основних вірусів, патогенних для людей

Родина	Рід	Типові представники
РНК- вмісні віруси		
Picornaviridae	Enterovirus	Вірус поліомієліту, ЕСНО, Коксакі, гепатиту А (тип 72)
	Rinovirus	Риновіруси людини
	Aphtovirus	Вірус ящуру
Togaviridae	Rubivirus	Вірус краснухи
Flaviviridae	Flavivirus	Вірус жовтої гарячки. Вірус кліщового енцефаліту
	Hepacivirus	Вірус гепатиту С
Orthomyxoviridae	Influenzavirus	Віруси грипу А, В, С
Paramyxoviridae	Paramyxovirus	Вірус парагрипу, паротиту

	Morbiliivirus	Вірус кору
	Pneumovirus	Респіраторно-синцитіальний вірус
Rhabdoviridae	Lyssavirus	Вірус сказу
	Vesiculovirus	Вірус везикулярного стоматиту
Reoviridae	Rotavirus	Ротавірус
Filoviridae	Filovirus	Віруси Марбург і Ебола
Retroviridae		
Підродини:		
Oncovirinae	Oncovirus	
Lentivirinae	Lentivirus	Вірус СНІДу (ВІЛ)
Arenaviridae	Arenavirus	Вірус лімфоцитарного хориомеїнігїту
Coronaviridae	Coronavirus	Коронавірус людини
Caliciviridae	Calicivirus	Вірус Норволк
Bunyaviridae	Bunyavirus	Віруси Кримської-Конго геморагічної лихоманки, геморагічної лихоманки з нирковим синдромом, неаполітанської москітної пропасниці
	Phlebovirus	
	Nairovirus	
	Vukuvirus	
	Chantavirus	
ДНК-вмісні віруси		
Poxviridae	Orthopoxvirus	Вірус натуральної віспи
Herpesviridae		Вірус простого герпесу, вітряної віспи, оперізуючого лишая
Підродини:		
Alphaherpesvirinae		
Betaherpesvirinae		Вірус цитомегалії
Gammaherpesvirinae		Вірус Епштейна–Барр
Adenoviridae	Mastadenovirus	Аденовіруси ссавців
Hepadnaviridae	Hepadnavirus B	Вірус гепатиту В

Індикацію вірусів проводять за цитопатичною дією, яку можна виявити методом бляшкоутворення, під час мікроскопії моношару клітин, за зміною кольору індикатора в поживному середовищі із зараженою культурою клітин, у реакціях гемаглютинації та гемад-сорбції.

Визначення типу вірусу ґрунтується на нейтралізації його біологічної активності за допомогою типоспецифічних сироваток.

Морфологія бактеріофагів

На даний час уявлення про морфологію та основні особливості фагів ґрунтуються на результатах вивчення фагів Т-групи – Т1, Т2,..., Т7, які розмножуються на *E. coli* штаму В. Однак з'являються нові дані щодо морфології і структури різноманітних фагів, що зумовлює необхідність морфологічної класифікації фагів.

Детальні електронно-мікроскопічні дослідження, в поєднанні з деякими фізико-хімічними методами вивчення фагів Т-групи, показали, що кожен фаг складається з різних морфологічних елементів.

Основні частини найкраще вивчених булавоподібних фагів становлять головка з білковою оболонкою – капсидом і відросток. Субодиниці капсиду називають капсомерами. Структурні елементи складних відростків дістали назву зовнішнього чохла, внутрішнього стрижня і базальної пластинки, відростка з зубцями і нитками (рис. 7).

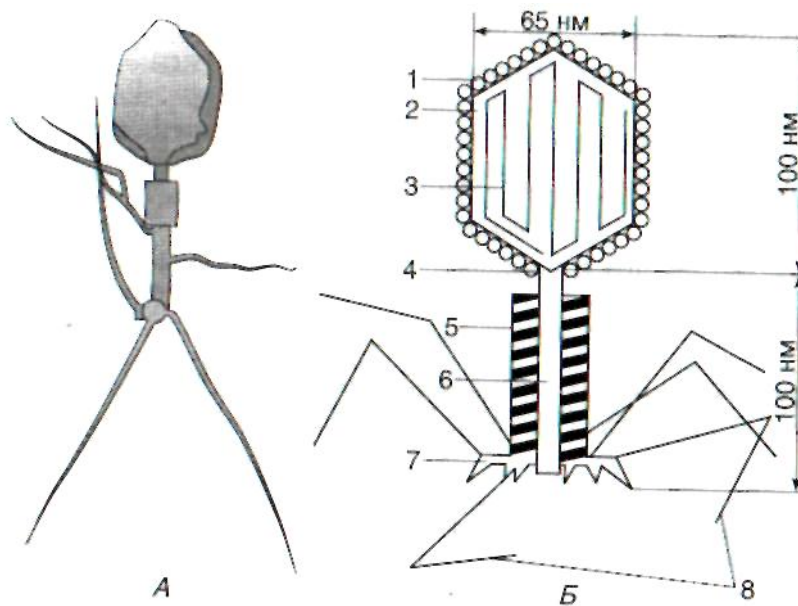


Рис. 7. Структура бактеріофага Т2:

А – електронна фотографія фага Т2;

Б – схема структури: 1 – білкові субодиниці капсиду; 2 – головка фага; 3 – ДНК; 4 – відросток; 5 – футляр; 6 – стрижень; 7 – пластинка з шістьма зубцями; 8 – нитки відростка

Тихоненко А.С. (1972) поділяє фаги з огляду на ускладнення їхньої структури (що з еволюційної точки зору є найбільш доцільним) на *п'ять основних груп* (рис. 8).

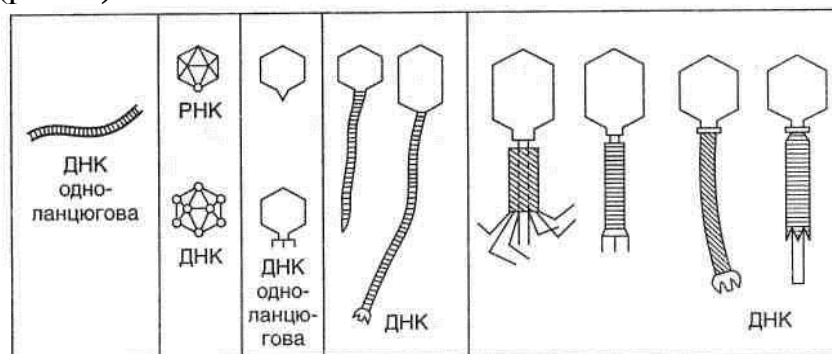


Рис. 8. Схематичне зображення представників різних груп фагів (за Тихоненком А.С., 1968)

1) ниткоподібні фаги fd, fl, M13 та ін. За формою вони нагадують віріони ВТМ. Це довгі гнучкі палички (700–850 нм), які складаються з трубочкоподібного капсиду зі спіральним типом симетрії і містять одноланцюгову ДНК.

2) дрібні сферичні фаги ікосаедричної форми без диференційованого відростка. Серед них розрізняють дві підгрупи. Фаги першої підгрупи (S13, φ x 174 та ін.) мають одноланцюгову ДНК, а фаги другої підгрупи – f2, φr, MS2, R17, M12 – РНК.

3) фаги з чітко вираженим хвостовим відростком невеличкого розміру. Вони інфікують бактерії, актиноміцети, хлорелу та інші організми. За будовою їхнього відростка виділяють дві групи. Представники першої групи (фаги T3 і T7) мають короткий конусоподібний відросток без базальної пластинки, а представники другої (наприклад, фаг P22 *Salm. typhimurium*) – короткий відросток з базальною пластинкою.

4) булавоподібні фаги з довгим відростком, що не скорочується і нагадує гофровану трубку (фаги T1, T5, λ та інші). Вони містять дволанцюгову ДНК.

5) булавовидні ДНК-вмісні фаги з добре розвинутим складним відростком. При скороченні зовнішнього чохла відростка оголюється дистальний кінець внутрішнього стрижня, який може проникати через клітинну стінку бактерій. Представники цієї групи найкраще вивчені (фаг T2 та інші Т-парні фаги).

Хімічний склад фагів. Вивчення хімічного складу фагів показало, що він досить простий; по суті фаги є нуклеопротейдами, тобто складаються в основному з білка і нуклеїнової кислоти.

Другою важливою складовою частиною фагів є нуклеїнові кислоти. У фагів, як і в інших вірусів, є тільки один тип нуклеїнової кислоти – ДНК або РНК. Цією властивістю віруси відрізняються від інших мікроорганізмів, в клітинах яких є обидва типи нуклеїнових кислот. У фагів виявлено дволанцюгову ДНК (найчастіше) і одноланцюгові ДНК та РНК. Залежно від типу своєї нуклеїнової кислоти фаги поділяють на ДНК-вмісні і РНК-вмісні. Нуклеїнова кислота щільно упакована у головці фага.

Фагові частинки мають кілька різних білків, насамперед структурних, які становлять капсид головки і елементи відростка (чохол, стрижень, базальну пластинку і нитки). У головці булавоподібних фагів є також внутрішній білок (3–7% загального вмісту білка). У фагів виявлено ферменти лізоцим, фосфатазу та деякі інші. Білки виконують різні функції: захищають нуклеїнову кислоту від пошкоджень і дії ферментів нуклеаз, беруть участь у тісному контакті фага з бактеріальною клітиною, забезпечують через ферментативну дію процес зараження тощо.

У деяких фагів знайдено невеличку кількість ліпідів (2,5–10,5%), переважно жирних кислот і фосфоліпідів, а також сліди вуглеводів. Значення цих компонентів поки що недостатньо вивчено. Вважають, що ліпіди та інші

компоненти (подібно до інших вірусів) мають клітинне походження і фаговий геном не кодує їхнього синтезу.

Антигенні властивості фагів. Бактеріофаги володіють антигенними властивостями. При багаторазовому парентеральному введенні фагів кролям або іншим тваринам можна одержати сироватки, які містять сферичні антитіла до відповідних фагів. Такі сироватки називають антифаговими. Антитіла таких сироваток здатні давати з відповідними фагами звичайні серологічні реакції – аглютинації, преципітації, зв'язування комплемента, а також спричиняють нейтралізацію літичної активності фагів. Антифагові сироватки строго специфічні. Цю властивість часто використовують при серологічній класифікації фагів.

Взаємодія фагів з бактеріями. Застосування електронної мікроскопії, методу мічених атомів та інших методів дало змогу докладно вивчити взаємодію фагів з бактеріальними клітинами. В цьому процесі розрізняють два типи взаємодії – літичний і лізогенний. Перший закінчується лізисом (руйнуванням) ураженої клітини і призводить до виходу дозрілих фагових частинок з клітини, а другий не руйнує уражену клітину, а робить її своєрідним носієм фага.

Літичний тип взаємодії фагів з бактеріями часто ще називають (як і для інших вірусів) продуктивною інфекцією.

При ліричній інфекції, взаємодії фага з клітиною господаря розрізняють чотири стадії або етапи:

- 1) адсорбцію фагів на поверхні бактеріальних клітин;
- 2) проникнення активного вмісту (нуклеїнової кислоти) в бактеріальну клітину;
- 3) латентний період (екліпс) внутрішньоклітинного розвитку фага;
- 4) руйнування (лізис) клітини і вихід з неї новоутворених фагів.

Найкраще вивчено першу стадію розмноження фагів – адсорбцію. Фаги, які мають відростки, адсорбуються на поверхні фагочутливих бактерій дистальним кінцем цих відростків, а базальна пластинка з шипами і нитками забезпечує тісний контакт. Фаги можуть прикріплюватися до різних ділянок клітини, джгутиків, ворсинок чи інших виростів. Адсорбція фагів на клітинах – специфічна реакція. Вона зумовлюється утворенням тісного зв'язку між спеціальним рецепторним апаратом фага і специфічними рецепторами клітини. Фагорецептори бактеріальної клітини є складними антигенними комплексами або структурами, які розташовані в різних ділянках і шарах клітинної стінки.

Адсорбцію фагів на сприйнятливих до них бактеріях можна спостерігати в електронний мікроскоп. Вона залежить від фізичних і хімічних властивостей середовища, температури, природи фага, фізіологічного стану бактерій, а також від їхніх антигенних структур.

Після адсорбції фага на поверхні бактерій за допомогою фермента типу лізоцима, який міститься в нижній частині відростка, відбувається розчинення клітинної стінки, і в цей невеличкий отвір кінець відростка,

стискуючись (завдяки енергії АТФ), як шприц, впорскує нуклеїнову кислоту головки фага в бактеріальну клітину. Білкова оболонка фага залишається на поверхні бактерії і подальшої участі в розмноженні фага не бере. Слід зазначити, що ще досі детально не з'ясовано механізм уведення нуклеїнової кислоти у фагочутливу клітину фагами, які не мають відростків, а також тими фагами, в яких відростки не скорочуються.

З моменту проникнення генома фага в бактерію починається третя стадія його взаємодії з клітиною – латентний (прихований) період внутрішньоклітинного розмноження фага. Тривалість цього періоду в різних фагів триває від 15–40 хв до 5 год. і більше. У цій стадії нуклеїнова кислота фага, завдяки закодованій у ній інформації, спричинює швидку перебудову внутрішніх процесів у бактеріальній клітині, повністю спрямовуючи їх на утворення нових частинок фага.

На початку третьої стадії розмноження, у екліпс-фазі, виявити в зараженій клітині вегетативний фаг не вдається. Проте саме в цей час під його впливом відбувається пригнічення функції синтезу низки клітинних ферментів і водночас індукується утворення фагових ферментів або так званих «ранніх» білків, які каталізують процеси реплікації фагової ДНК з використанням нуклеїнових кислот самої бактеріальної клітини.

Дещо пізніше в клітині починається синтез «пізніх» білків, які являють собою структурні білки фагів. У результаті агрегації таких білків відбувається побудова окремих елементів нових фагів: головок, відростків, базальних пластинок тощо. Після утворення всіх компонентів фага здійснюється складання дозрілих віріонів фага відповідної форми. Залежно від виду фага, стану бактеріальної клітини та інших чинників у одній клітині може утворитися від кількох десятків до кількох сотень фагових частинок.

Отже, в результаті дії вегетативного фага у зараженій бактерії з'являється значна кількість нових корпускул фагів і ми говоримо про репродукцію фагів бактеріальною клітиною на основі генетичної інформації, заданої нуклеїновою кислотою батьківського фага. Саме в цьому й виявляється своєрідна форма паразитизму фагів на субклітинному молекулярному рівні.

Внутрішньоклітинний розвиток у фагів, які містять різні типи нуклеїнової кислоти, дещо відрізняється за характером її реплікації, зокрема, одноланцюгова ДНК і РНК фага спочатку повинні набути дволанцюгової реплікативної форми, а вже після цього в клітині нагромаджуються нові молекули відповідної фагової нуклеїнової кислоти.

Водночас із формуванням дозрілих віріонів у бактеріальній клітині утворюються літичні ферменти, детерміновані нуклеїновою кислотою фага. Ці ферменти можуть розкладати цупкий пептидоглікановий шар клітинної стінки; з їхньою допомогою здійснюється четверта стадія взаємодії фага з бактеріальною клітиною – лізис клітинної стінки і вихід нового потомства бактеріофагів назовні (рис. 9).

Літичний, або продуктивний, цикл розвитку характерний для вірулентних фагів, які є справжніми паразитами бактерій. Однак у природі поширеними є й так звані помірні фаги. При зараженні ними бактерій гине тільки невелика частина клітин, а решта нормально розмножується і стає носіями відповідних помірних або симбіотичних фагів. Явище фагоносіння бактеріями дістало назву лізогенії.

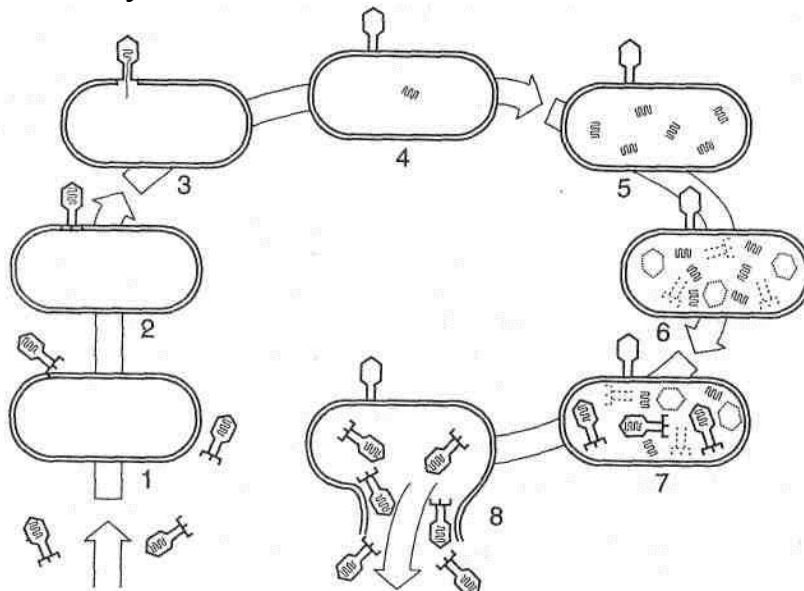


Рис. 9. Схема циклу розмноження бактеріофага Т2:

1 – фаги оточили бактерію; 2 – віріон фага прикріплюється до клітини; 3 – в клітину впорскується вірусна ДНК; 4 – капсид фага залишається ззовні бактерії; 5 – синтезуються нові молекули ДНК; 6 – утворюються білкові оболонки фагів; 7 – відбувається збирання нових віріонів; 8 – бактерія руйнується (лізується), і віріони фага виходять назовні

Докладне вивчення показало, що існують псевдолізогенні та справжньолізогенні бактеріальні культури. Переважна більшість клітин першого типу є стійкою до цього фага і тільки невеличка кількість їх може заражатися фагом і давати його репродукцію. Справжньолізогенні – це культури, в яких кожна бактерія несе в собі фаг у певній прихованій формі і може за відповідних умов репродукувати його.

Встановлено, що особлива форма фага, яка перебуває у справжньолізогенних бактеріях (профаг) є нуклеїновою кислотою (геном фага), яка тісно інтегрована з генетичним матеріалом бактеріальної клітини, і в разі поділу бактерії передається її потомству. Отже, в лізогенній клітині профаг поводить себе як нормальний її компонент.

Важливою властивістю лізогенної культури є її стійкість до фагів, які містяться в ній. У зв'язку з цим вивчення помірних фагів лізогенної культури можливе тільки тоді, коли є інша культура цього виду, чутлива до помірного фага даної лізогенної культури. Такі культури дістали назву індикаторних.

Лізогенія дуже поширена серед усіх систематичних груп мікробів. Вона спостерігається у збудників черевного тифу і паратифу, дифтерійної палички, спороносних і бульбочкових бактерій, дріжджів, пеніцилу тощо.

Профаг лізогенної культури може спонтанно або в разі індукції перетворитися на дозрілий бактеріофаг. Натомість у деяких випадках під впливом різних чинників у профага виникають мутації, в результаті яких при індукції він не здатний перетворюватися на повноцінну фагову частинку. Внаслідок цього в середовище можуть виділятися дефектні фаги, що складаються тільки з однієї головки або відростка. Такі фаги можуть адсорбуватися на бактеріях, але не можуть розмножуватися у них. Дефектні фаги привернули до себе увагу вчених, оскільки, як виявилось, багато описаних бактеріоцинів є дефектними фагами. Дефектна лізогенія дуже поширена в природі.

Останніми роками одержано цікаві дані не тільки з вивчення суті лізогенії, а й щодо з'ясування ролі профагів як додаткових генетичних факторів. Зміни, які зумовлюються помірними фагами в лізогенній клітині, дістали назву лізогенних конверсій. Слід зазначити, що немало досягнень сучасної генетики і молекулярної біології ґрунтується на вивченні явищ спадковості і мінливості у фагів, оскільки помірним фагам властиве явище трансдукції.

3.3. Хімічний склад вірусів

Для успішного вивчення хімічного складу різних вірусів насамперед потрібно мати чисті препарати. Більшість методів очистки вірусів включає ультрацентрифугування, хроматографію тощо. Кінцева мета очистки – одержати препарати, що містять тільки інфекційні вірусні частинки, які можна використати для вивчення як структури, так і хімічного складу вірусів. Очищені препарати багатьох вірусів можуть кристалізуватися.

Івановський Д.Й. першим спостерігав у листках тютюну, ураженого мозаїчною хворобою, включення, які тепер називають кристалами Івановського.

Елементарний склад вірусних частинок такий (%): вуглець – 50; кисень – 20; водень – 7; азот – 16; фосфор – 0,4–0,5; сірка – 0,1–0,2; зольні елементи – 2,5.

Незважаючи на значні відмінності в будові та хімічному складі різних вірусів, усі вони мають два основні компоненти: нуклеїнову кислоту і білковий капсид (оболонку). Основним компонентом вірусів є нуклеїнові кислоти (РНК або ДНК). Раніше вважали, що віруси рослин містять РНК. Однак у 1968 р. було виявлено, що вірус мозаїки цвітної капусти містить дволанцюгову молекулу ДНК. Більшість вірусів рослин містять одноланцюгову лінійну РНК. В одних видів тваринних вірусів знайдено ДНК, в інших – РНК. Бактеріофаги містять ДНК.

На відміну від клітинних організмів, у вірусів, на додаток до двох основних типів нуклеїнових кислот, є також одноланцюгові ДНК і дволанцюгові РНК.

Одноланцюгова ДНК фагів має кільцеву форму, а вірусів, які уражають еукаріотні клітини, – лінійну. Вторинна структура одноланцюгової ДНК вірусного походження нічим не відрізняється від макромолекулярної організації одноланцюгових РНК.

Дволанцюгова РНК, вперше відкрита у реовірусів, виявилась досить поширеною в царстві вірусів. Вторинна структура РНК являє собою досконалу подвійну спіраль, що містить два комплементарні полірибонуклеотидні ланцюги.

Слід зазначити, що дволанцюгова ДНК Т-парних фагів відрізняється від ДНК інших вірусів тим, що замість цитозину містить 5-оксиметилцитозин і глюкозу, приєднану до деяких оксиметильних груп оксиметилцитозину.

У деяких вірусів нуклеокапсид може бути оточеним зовнішньою оболонкою, яка має ліпідну, ліпопротеїдну або гліколіпопротеїдну природу. Таку оболонку прийнято позначати терміном «суперкапсид». У складніше організованих вірусів окрім суперкапсида є ще одна проміжна оболонка – білкова мембрана, що оточує розміщений в центрі нуклеокапсид, який утворює структуру так званого нуклеоїда. Крім названих компонентів, до складу всіх вірусів входять катіони металів. Як уже зазначалось, у найпростіших вірусів, наприклад у вірусу тютюнової мозаїки, капсид складається з ідентичних субодиниць білка, які містять 158 амінокислот. 2130+100 пептидних ланцюжків субодиниць капсиду укладені по спіралі так, що виникає порожній циліндр завдовжки 300 нм і діаметром 15 нм.

У складніше організованих вірусів білкова оболонка складається з кількох білків, наприклад в аденовірусів виявлено близько 10 різних структурних білків, які беруть участь у формуванні капсида і серцевини віріону. Крім структурних білків, у складі вірусних частинок виявлено також ферментні білки. Це, зокрема, РНК-залежна РНК полімераза (транскриптаза), РНК-залежна ДНК полімераза (ревертаза), АТФ-аза бактеріофагів зі скоротливими чохлами відростків та багато інших. Є дані, що ці ферменти кодуються вірусним геномом.

Цікаво, що вірусний білок, зокрема багатьох паличкоподібних вірусів, має здатність до самозбирання (упорядкованої агрегації), тобто, зруйнований до субодиниць за певних умов, він може знову відновлюватися до вихідного стану. Пояснити це можна тим, що впорядкований агрегат білка (капсид) має найменшу вільну енергію порівняно з мономерними пептидними ланцюгами. Тому самозбирання капсидів, як і будь-який процес, що веде до зменшення вільної енергії системи, може відбуватися спонтанно.

Якщо не брати до уваги індивідуальні функції, властиві тим чи іншим білкам у конкретних видів вірусів, то взагалі вірусні білки як компонент віріону виконують захисну, адресну і регуляторну функції.

С. Лурія і Дж. Дарнелл (1970) розрізняють серед білків, що утворюються під час вірусної інфекції, три групи:

- 1) білки, які можуть каталізувати реплікацію нуклеїнової кислоти вірусу;
- 2) білки структурні, що входять до складу нових віріонів;
- 3) білки, які можуть змінювати функції або структури клітин-господаря.

Крім білків і нуклеїнових кислот, до складу вірусних частинок можуть входити ліпіди, вуглеводи та інші речовини. Ліпіди виявлені у складноорганізованих вірусів. Вони містяться переважно в складі ліпопротеїдної оболонки (суперкапсида) і формують її ліпідний бімолекулярний шар, в якому містяться суперкапсидні білки.

Вважають, що ліпідний компонент стабілізує структуру віріону. Характерним для вірусів, які містять ліпіди, є те, що без винятку всі ліпіди у них не кодуються геномом, а мають клітинне походження.

Вуглеводи у вірусів входять до складу глікопротеїдів. Кількість їх може становити понад 10% у перерахунку на масу віріону.

Вуглеводний компонент глікопротеїдів вірусу відіграє істотну роль у структурі та функції білка. Він є каркасом для локальних ділянок глікопротеїду, забезпечуючи збереження конформації білкової молекули, і зумовлює її захист від ферментів протеаз.

3.4. РЕПРОДУКЦІЯ (РОЗМНОЖЕННЯ) ВІРУСІВ

У життєвому циклі вірусів чергуються дві фази:

- 1) позаклітинна – під час якої вірус перебуває у вигляді інертної інфекційної частинки – вібріону;
- 2) внутрішньоклітинна фаза, протягом якої проявляються властивості вірусів, закодовані в їхньому геномі, тобто здійснюється їх розмноження.

Зважаючи на складність цього процесу та його кардинальну відмінність від розмноження прокаріотів, вчені розробили низку методів для вивчення проникнення віріонів у живу клітину господаря. Часто використовують метод змішування певної кількості вірусів із суспензією клітин з наступним відокремленням клітин центрифугуванням і визначенням вмісту вірусів у надосадовій рідині. При використанні хімічних методів застосовують так званий мічений вірус, в якого один з компонентів (білок або нуклеїнова кислота) має радіоактивну мітку. З морфологічних методів найчастіше використовують електронну мікроскопію.

Завдяки сучасним методам дослідження вченим вдалося встановити складний характер взаємодії вірусу з клітиною господаря.

Залежно від властивостей вірусу і сприйнятливої клітини, а також умов зовнішнього середовища, розрізняють такі основні **типи взаємодії вірусу з клітиною-господарем**:

- а) продуктивна інфекція – розмноження вірусу призводить до руйнування і загибелі клітини-господаря, віруси при даному типі взаємодії називаються – вірулентними;

б) абортивна інфекція – взаємодія, при якій клітини-господаря залишаються живими, а дозрілі віріони не утворюються;

в) вірогенія – при даному типі взаємодії геном вірусу інтегрується (об'єднується) з генетичним апаратом клітини-господаря і під час поділу клітини може тривалий час передаватися в дочірні клітини. Однак через деякий час, за певних умов, у клітині може початися розмноження вірусу, яке призводить клітину до загибелі.

При **продуктивній інфекції** взаємодія вірусу з клітиною-господарем відбувається розмноження вірусу шляхом послідовного перебігу таких стадій:

- 1) *адсорбція* вірусу на клітинах;
- 2) *проникнення* вірусу в клітину;
- 3) *депротейнізація* (роздягання оболонки) вірусу в клітині;
- 4) *транскрипція* нуклеїнової кислоти;
- 5) *трансляція* інформаційних РНК;
- 6) *реплікація* генома;
- 7) *складання вірусних компонентів і вихід дозрілих віріонів з клітини-господаря.*

I стадія проникнення вірусів у клітину-господаря - **адсорбція** – це прикріплення вірусів до клітинної стінки, можливе через електростатичну взаємодію позитивно і негативно заряджених угруповань на поверхні вірусу і клітини. Це високо специфічний процес. Структури віріону, що уможливають його адсорбцію на клітині, називаються вірусними рецепторами або прикріплюючими білками, оскільки вони «впізнають» специфічні угруповання на мембрані клітини і зумовлюють прикріплення до них вірусу.

Кількість специфічних рецепторів на поверхні клітини може складати до 10^5 на одну клітину. Наявність відповідних рецепторів – один із важливих факторів, що визначають можливість чи неможливість для даного вірусу спричиняти інфекційний процес у клітині. Саме відсутністю специфічних рецепторів пояснюють стійкість деяких клітин і організмів до зараження певними вірусами.

II стадія проникнення вірусів у клітину-господаря – **проникнення** починається після того, як віріон адсорбувався на поверхні клітини-господаря. Перехід цілого віріону крізь цитоплазматичну мембрану може відбуватися шляхом віропексису (піноцитозу) або внаслідок злиття цитоплазматичної мембрани з оболонкою віріону. Вважається, що ці механізми доповнюють один одного. Фітопатогенні віруси можуть проникати в рослинну клітину за допомогою комах-переносників при вегетативному розмноженні, під час догляду за рослинами тощо, а деякі бактеріофаги проникають крізь клітинну стінку шляхом ін'єкції.

Більшість оболонкових і безоболонкових вірусів тварин проникають у клітину шляхом рецепторного ендоцитозу, який відбувається в певних ділянках цитоплазматичної мембрани, в спеціальних заглибленнях, на дні

яких містяться специфічні рецептори. Заглиблення забезпечують швидку інвагінацію і утворення вкритих особливим білком, клатрином, внутрішньоклітинних вакуолей. Ендоцитоз уможливорює внутрішньоклітинний транспорт вірусу в складі ендоцитарної вакуолі. Остання може рухатися в будь-якому напрямі і зливатися з клітинними мембранами, і при цьому звільнювати вірусну частинку у відповідних ділянках всередині клітини.

III стадія проникнення вірусів у клітину-господаря – *депротеїнізація «роздягання» оболонки* – відбувається звільнення нуклеїнової кислоти вірусу від захисної оболонки, яка перешкоджає експресії вірусного геному. «Роздягання» низки вірусів відбувається за допомогою ферментів у спеціалізованих органелах клітини (лізосомах, диктіосомах), перинуклеарному просторі, ядерних порах, на ядерній мембрані тощо. Цей поступовий процес є результатом серії послідовних реакцій.

IV стадія проникнення вірусів у клітину-господаря – *транскрипція* – процес транскрипції звільненої від оболонок нуклеїнової кислоти вірусу, тобто переписування інформації, яка міститься в ДНК, на РНК за законами генетичного коду і за допомогою РНК-полімерази. Продуктами транскрипції в клітині є і-РНК. У ДНК-вмісних вірусів і-РНК синтезується на матриці однієї із ниток ДНК. Схема перенесення генетичної інформації у цих вірусів така ж, як і в клітини:

ДНК транскрипція → РНК трансляція → білок

РНК-вмісні віруси, у яких генетична інформація зберігається не в ДНК, а в РНК, зокрема у РНК-вмісних «плюс-ниткових» вірусів, що в них функції і-РНК виконує сам геном, генетична інформація передається за такою схемою: РНК → білок (пікорнавіруси, тогавіруси, коронавіруси). У вірусів, геном яких не може виконувати функцію і-РНК, у клітині синтезується комплементарна геному і-РНК. У цьому випадку передача генетичної інформації здійснюється у такий спосіб: РНК → і-РНК → білок. Сюди належать ортоміксовіруси, параміксовіруси та ті віруси, у яких геном представлений одноланцюговою РНК, а також реовіруси та деякі інші, геном яких складається з дволанцюгової РНК.

Деякі віруси тварин – так звані ретровіруси – мають унікальний шлях передачі генетичної інформації. У них РНК переписується на ДНК, а ДНК інтегрує з геномом клітини і в його складі переписується на РНК, яка володіє функціями і-РНК. Такі віруси мають вірусоспецифічний фермент, який переписує РНК на ДНК. Цей процес одержав назву зворотної транскрипції, а фермент – зворотної транскриптази (ревертаза). Вона також може синтезувати нитку ДНК на матриці ДНК (рис. 10).

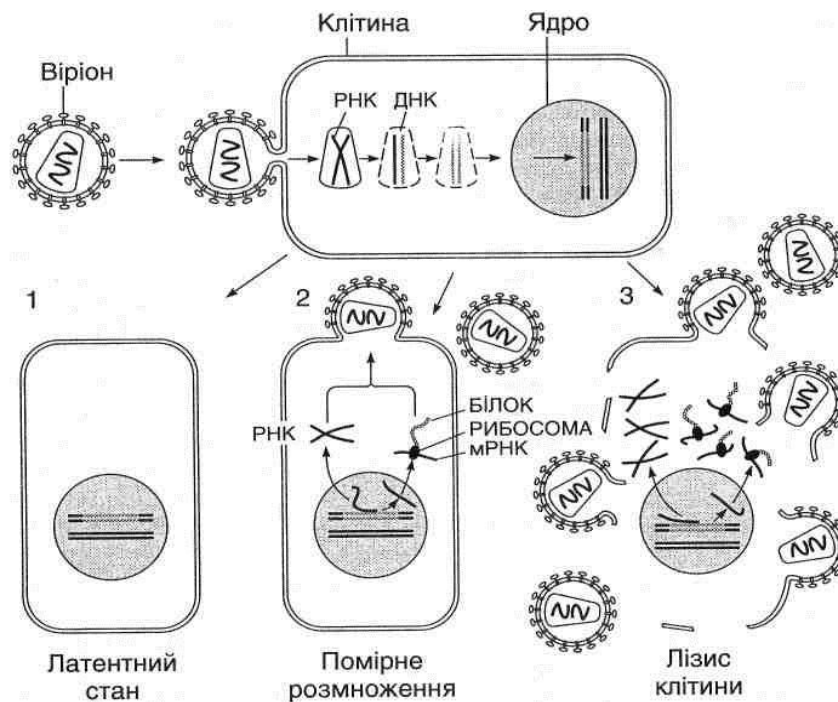


Рис. 10. Схема розмноження вірусу СНІД (за У.А. Хезелтайн, Ф. Вонг-Сталь, 1988):

- 1 – заражена клітина перебуває в латентному стані;
- 2 – у клітині починається помірне розмноження вірусу;
- 3 – лізис (руйнування) клітини і вихід вірусних частинок назовні.

Інфекція ВІЛ починається з того, що віріон приєднується до сприйнятливої клітини. При цьому оболонка вірусу і мембрана клітини зливаються так, що серцевина вірусної частинки, яка містить крім білків генетичний матеріал вірусу – РНК, опиняється в цитоплазмі клітини. Тут зворотна транскриптаза, яка міститься в серцевині, синтезує одноланцюгову ДНК, комплементарну вірусній РНК. Далі ця РНК розщеплюється і синтезується другий ланцюг, що є комплементарним першому. Дволанцюгова вірусна ДНК (провірус) проникає в ядро і вбудовується в хромосомну ДНК клітини. В такій латентній (прихованій) формі вірус може існувати, не виявляючи себе, тривалий час (1). У випадку активації провірусу, за допомогою клітинного механізму транскрипції утворюються РНК-копії провірусу і м-РНК. За цими м-РНК на рибосомах клітини синтезуються вірусні білки, з них і РНК-копій формуються нові віріони. Вони покидають клітину, відбруньковуючись від її поверхні. Якщо репродукція ВІЛ відбувається помірно, то заражена клітина може залишатися цілою і життєздатною (2). Якщо ж реплікація вірусу буде дуже інтенсивною, то відбувається руйнування (лізис) клітини, і вона гине (3)

Транскрипція деяких ДНК-вмісних вірусів (аденовірусів, вірусів герпесу та інших) відбувається в ядрі клітини за допомогою клітинних ферментів РНК-полімерази II та РНК-полімерази III. У РНК-вмісних вірусів транскрипція здійснюється вірусоспецифічними транскриптазами, які задовані у вірусному геномі. Транскрипція вірусного геному регулюється протягом інфекційного циклу як клітинними, так і вірусоспецифічними механізмами.

V стадія проникнення вірусів у клітину-господаря – **трансляція** – процес переведення генетичної інформації, яка міститься в і-РНК, у

специфічну послідовність амінокислот у молекулі білка. Саме в результаті трансляції і-РНК відбувається синтез білка в клітині. Він здійснюється на рибосомі, яка складається з двох субодиниць – великої і малої. Субодиниці містять рибосомальні РНК і білки.

У клітині завжди є РНК, які транспортують в рибосоми амінокислоти, їх називають транспортними (т-РНК). Кожна амінокислота переноситься відповідною т-РНК. Три нуклеотиди на іРНК, що кодують одну амінокислоту, називаються триплетом або «кодоном». На кінці тРНК є три нуклеотиди, комплементарні кодону, – це «антикодон». Останній відповідає за прикріплення до певного місця і-РНК (кодону). Тільки після утворення на рибосомі потрійного комплексу: і-РНК – т-РНК – АК може початися процес трансляції.

Трансляція перебігає у три фази: ініціація, елонгація і термінація.

Ініціація – найважливіший етап в процесі трансляції. Він ґрунтується на пізнанні рибосомою і-РНК і зв'язуванні з її особливими ділянками. Рибосома «упізнає» і-РНК завдяки «шапочці» на 5'-кінці і сковзує до 3'-кодону, доки не досягне ініціаторного кодону, з якого починається трансляція. В еукаріотній клітині ініціаторним кодоном є кодон АУГ або ГУГ, що кодують амінокислоту метіонін. З цієї ініціаторної амінокислоти починається синтез поліпептидного ланцюга. Він відбувається внаслідок приєднання залишків амінокислот через утворення між ними пептидних зв'язків і називається елонгацією. При цьому ланцюг і-РНК протягується через рибосому і закодована у ній генетична інформація «декодується». і-РНК функціонує на декількох рибосомах, кожна з яких синтезує той самий поліпептидний ланцюг, який кодується даною і-РНК.

Термінація (закінчення) трансляції здійснюється тоді, коли рибосома доходить до термінуючого кодону в складі і-РНК. У цей момент синтез поліпептидного ланцюга (білкової молекули) закінчується і він звільняється від полірибосоми. Після цього полірибосоми розпадаються на субодиниці. Останні можуть входити до складу нових полірибосом.

VI стадія проникнення вірусів у клітину-господаря – **реплікація** (від лат. *replicatio* – подвоєння) – синтез молекул нуклеїнової кислоти, які гомологічні геному. Реплікація геному ДНК-вмісних вірусів каталізується переважно клітинними ферментами; її механізм подібний до реплікації клітинної ДНК. Кожна синтезована молекула ДНК складається з однієї батьківської і однієї заново синтезованої дочірньої нитки. Це так званий напівконсервативний механізм реплікації.

Реплікація одноланцюгових ДНК (у парвовірусів) проходить з утворенням дволанцюгових проміжних реплікативних форм. Останні реплікуються за класичним напівконсервативним механізмом. Найкраще вивченим з цієї групи вірусів є фаг ϕ x 174.

У вірусів, які містять кільцеві дволанцюгові ДНК (паповавіруси), розрізується один із ланцюгів ДНК, що приводить до розкручування супервитків на певній ділянці молекули.

Реплікація вірусних РНК відбувається в клітині за допомогою вірусоспецифічних ферментів. Реплікацію каталізує той самий фермент, що й транскрипцію (репліказа). При реплікації одноланцюгових РНК спочатку синтезуються комплементарні геному ланцюги, які, своєю чергою, стають матрицями для синтезу копій геному. Механізм реплікації дволанцюгової РНК добре вивчено у реовірусів, віріони яких також містять вірусоспецифічну РНК-полімеразу. Після проникнення віріону в клітину РНК-полімераза частково звільняється від білків, активується і здійснює синтез і-РНК, причому зчитування відбувається тільки з одного ланцюга батьківських молекул РНК, тобто за консервативним механізмом.

Синтез дволанцюгових дочірніх молекул РНК здійснюється асинхронно – на матриці батьківської РНК синтезуються комплементарні її ланцюги, які є матрицями для синтезу другого ланцюга РНК.

Синтез компонентів вірусних частинок може відбуватися в різних структурах ядра і цитоплазми. У деяких вірусів синтез вірусних нуклеїнових кислот проходить в ядрі, а синтез вірусних білків – в цитоплазмі. Отже, на відміну від бактерій та інших клітинних організмів, вірусам властивий диз'юнктивний (роз'єднаний) спосіб розмноження, який полягає в тому, що їхні компоненти синтезуються в клітині господаря відокремлено, неодноразово в різних місцях.

VII стадія проникнення вірусів у клітину-господаря - *складання віріонів і вихід їх з клітини-господаря* – це завершальний етап внутрішньоклітинного існування вірусів, в якому відбувається формування з новосинтезованих компонентів (НК і білків) нових віріонів з властивою їм структурою та вихід дозрілих вірусних частинок з клітини-господаря.

Упродовж еволюції у вірусів виникли два способи перебігу цього завершального етапу. В аденовірусів, пікорнавірусів, реовірусів та деяких інших складання та дозрівання віріонів йде усередині клітини. У вірусів, які мають оболонку (РНК-вмісні віруси з негативним геномом, ретровіруси та інші), складання віріону і вихід його з клітини відбувається шляхом відбрунькування в зовнішнє середовище. Вважається, що це найбільш ефективний механізм виходу вірусу.

При диз'юнктивному розмноженні утворення віріону можливе лише в тому випадку, якщо вірусні НК і білки володіють здатністю при достатній концентрації «упізнавати» один одного серед різноманітних клітинних білків і НК та спонтанно з'єднуватися. Білково-нуклеїнове «упізнавання» обмежено невеликою ділянкою нуклеїнової кислоти і визначається унікальною послідовністю нуклеотидів у некодуючій частині вірусного геному.

У простих вірусів спочатку формуються провіріони, які далі, в результаті модифікації білків, перетворюються на віріони. Найпростіший механізм складання віріонів спостерігається у вірусів зі спіральною симетрією. Так, у класичного представника таких вірусів – ВТМ – віріони формуються самоскладанням, тобто спонтанною агрегацією за типом кристалізації.

У складних вірусів складання віріонів здійснюється у кілька етапів з участю ядерних і цитоплазматичних мембран. Взаємодія нуклеїнової кислоти з внутрішніми білками приводить до формування нуклеокапсидів, які є проміжними структурами при складанні. У деяких вірусів є низка гідрофобних білків, які виконують функції посередників між сформованими нуклеокапсидами і вірусними оболонками. Механізм складання віріонів РНК- і ДНК-вмісних вірусів досить складний і досі ще недостатньо вивчений.

Останньою стадією репродукції вірусів є вихід повністю сформованих віріонів з клітини назовні. Це відбувається шляхом «вибуху» або брунькування. При першому способі спостерігається лізис (руйнування) і загибель клітини і вихід з неї дозрілих віріонів. Це характерно для вірусів, які не мають ліпопротеїдної оболонки (адено-, пікорна-, рео-, парвовіруси та ін.).

Вихід із клітини шляхом брунькування властивий вірусам, які мають ліпопротеїдну мембрану, що є похідною клітинних мембран. При цьому способі клітина господаря може тривалий час зберігати життєздатність і продукувати вірус до повного виснаження своїх ресурсів.

Розглянутий нами процес розмноження властивий переважній більшості вірулентних вірусів, основною рисою яких є здатність автономно розмножуватися в інфікованій клітині, що, як правило, призводить до загибелі клітин-господаря. Однак існує велика група так званих помірних вірусів, характерною рисою яких є здатність до інтеграції (об'єднання) вірусного генома з геномом клітини-господаря. В цьому разі вірус у клітині нічим не виявляє своєї присутності і тривалий час існує «приховано» (екліпс), стаючи нібито складовою частиною генетичного матеріалу клітини.

3.5. МЕХАНІЗМИ ПРОНИКНЕННЯ ВІРУСУ ДО КЛІТИНИ-ГОСПОДАРЯ

Для відтворення собі подібних використовується вірусом білоксинтезуюча система клітини-господаря, тобто йому необхідно проникнути всередину клітини. Спочатку вірус взаємодіє з поверхнею, на якій є особливі рецепторні ділянки. На його оболонці є відповідні прикріпні білки, що з цими ділянками реагують. Тому віруси високоспецифічні й вражають лише певний тип клітин певного виду організмів. Наявність таких рецепторних ділянок визначає їх чутливість до того або іншого виду вірусів.

Вірус може прикріплюватись до інших місць поверхні клітини, тоді зараження може і не відбутись.

У простих вірусів прикріпні білки містяться у білковій оболонці, у складних вірусів – на поверхні додаткової мембрани і мають форму шипів, голок тощо.

Існує кілька шляхів проникнення вірусів усередину клітини:

- 1) Вірусні оболонки можуть зливатися з клітинною мембраною (наприклад, вірус грипу).
- 2) Вірус потрапляє в клітину шляхом піноцитозу. При цьому ферменти

клітини-господаря розщеплюють його оболонку і звільняють нуклеїнову кислоту (наприклад, вірус поліомієліту тварин).

- 3) Через пошкоджені ділянки клітинної стінки рослинних клітин. Потім переходять від однієї клітини до іншої по цитоплазматичних містках.

Бактеріофаги мають складний механізм проникнення вірусів у клітину бактерій. За допомогою хвостових ниток вони сполучаються з рецепторними ділянками клітин бактерій. Після прикріплення, наприклад, бактеріофаг Т4 унаслідок скорочення чохла через порожній стрижень уприскує всередину клітини молекулу нуклеїнової кислоти. Порожня оболонка бактеріофага залишається назовні.

Віруси, що потрапили до клітини, можуть одразу або пізніше проявляти активність, тобто знаходитись певний час у стані спокою. Можливі такі варіанти перебування вірусів у клітині:

1. Літична інфекція (від грецьк. лізис – руйнування, розчинення) – утворені віруси одночасно покидають клітину, розриваючи її. Клітина гине.

2. Персистентна (стійка) – нові віруси виходять поступово. Клітина живе і поділяється, хоча її функціонування може змінюватися.

3. Латентна (схована) – генетичний матеріал вірусу вбудовується в ДНК хромосом і при поділі клітини передається дочірнім клітинам. Процес вбудовування нуклеїнової кислоти у ДНК хромосоми клітини-господаря називається інтеграцією. Інтегрована нуклеїнова кислота вірусу в геномі клітини-господаря, утворена з РНК завдяки ферментам, називається провірусом. Різні фактори (фізичної, біологічної і хімічної природи) можуть активувати провірус. Тоді розвивається літична або персистентна інфекція.

Розмноження вірусів включає в себе основні три процеси:

- 1) реплікацію вірусної нуклеїнової кислоти;
- 2) синтез вірусних білків;
- 3) збирання віріонів.

У клітині-господаря нуклеїнова кислота вірусу передає спадкову інформацію про вірусні білки до білоксинтезуючого апарату клітини.

У вірусів, що містять і-РНК, вона одразу сполучається з рибосомами господаря і спричинює синтез вірусних білків. В інших вірусів і-РНК синтезується на РНК чи ДНК вірусу.

Деякі РНК-вмісні віруси (наприклад, ВІЛу – вірусу імунодефіциту людини) здатні викликати синтез ДНК в ядрі клітини. З молекули ДНК синтезується вірусна і-РНК. Це називається явищем зворотної реплікації.

Деякі віруси (наприклад, деякі бактеріофаги та віруси, що призводять до певних ракових захворювань) вбудовують вірусну ДНК у ДНК клітин-господаря. Якщо відбувається синтез, то в комплексі з білками клітини. Білки вірусів змінюють властивості клітин і не вбивають їх. Так, ракові клітини часто поділяються, їх кількість необмежено збільшується.

За допомогою продуктів власної життєдіяльності віруси пригнічують синтез білків клітини-господаря. Трансляція інформації з ДНК на і-РНК клітини припиняється і стимулюється синтез власних білків вірусу. При

цьому використовується білоксинтезуючий апарат клітини-господаря, її енергетичні ресурси. Молекули нуклеїнової кислоти вірусу – подвоюються. Вірусна нуклеїнова кислота розміщується в оболонці із синтезованого клітиною вірусного білка, тобто відбувається складання вірусів.

Відомо кілька варіантів звільнення вірусів із клітин-господаря:

1. Здебільшого віруси руйнують оболонки клітини-господаря і проникають в інші клітини (наприклад, бактеріофаги).

2. Складні віруси відбруньковуються від клітини-господаря назовні.

3. Нові покоління вірусів тривалий час утворюються у клітині-господаря, яка залишається живою, доки не будуть вичерпані її енергетичні та біохімічні ресурси.

3.6. ГЕНЕТИКА ВІРУСІВ

Носієм спадкової інформації у вірусних організмів є нуклеїнова кислота. За вмістом нуклеїнової кислоти віруси поділяються на:

ДНК-місні

РНК-місні.

Для вірусів характерною є фенотипова і генотипові мінливість.

Фенотипова мінливість зумовлена клітиною хазяїна, в якій відбувається репродукція вірусів. Вона проявляється зміною хімічного складу суперкапсиду (зовнішньої оболонки віріону), пов'язаною з включенням до її складу ліпідів і вуглеводів клітини-хазяїна.

Генотипова мінливість може проявлятися у вигляді мутацій і рекомбінацій.

Спонтанні мутації виникають під час реплікації їх нуклеїнових кислот і можуть стосуватись різних властивостей вірусів.

Індуковані мутації: виникають під впливом фізичних і хімічних мутагенів, які зумовлюють мутації у бактерій. Одні з них (азотиста кислота, нітрозогуанідин) діють на позаклітинний вірус (віріон), інші (акредин, аналоги азотистих основ) - на внутрішньо клітинний вірус під час реплікації його нуклеїнової кислоти.

Мутанти вірусів різняться за антигенною структурою, чутливістю до температури та іншими властивостями.

Рекомбінації відбуваються у разі одночасного зараження двома вірусами чутливої до них клітини-хазяїна.

3.7. КУЛЬТИВУВАННЯ ВІРУСІВ

Віруси – облігатні внутрішньоклітинні паразити, тобто вони можуть рости і розвиватися тільки всередині живих клітин господаря. Ось чому протягом багатьох років, починаючи з досліджень Д.Й. Івановського, вченим не вдавалося виростити віруси на звичайних природних і синтетичних поживних середовищах, на яких добре культивуються бактерії, гриби та інші мікроорганізми. Деякі віруси людини ще й досі не вдається культивувати в лабораторних умовах.

З метою вирощування і нагромадження вірусів тварин, рослин і мікроорганізмів широко застосовуються культури органів, клітин, ембріони курчат, лабораторні тварини, сприйнятливі рослини тощо.

Культивування вірусів тварин. У 1932 р. Е. Гудпасчером зі співавторами було запропоновано метод культивування вірусів в ембріонах курчат. Цей метод економічний і зручний. Його й нині широко застосовують для культивування багатьох вірусів тварин. Матеріал, що містить вірус, вводять за допомогою шприца або іншим шляхом у курячий ембріон на 8–12-й день його розвитку (рис. 11).

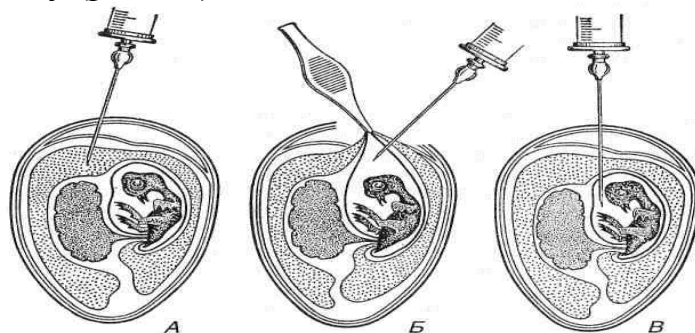


Рис. 11. Зараження курячого ембріона вірусним матеріалом (за Соколовим, 1968):

A – в алантоїсну порожнину; *Б* – в амніон відкритим способом; *В* – в амніон закритим способом

Результати дослідів показали, що більшість видів вірусів добре розвивається в амніоні, жовтковому мішку, хоріоалантоїсній оболонці та інших частинах ембріона.

У 50-х роках у практику було впроваджено методи культивування клітинних культур, які істотно вплинули на розвиток вірусології. Тепер віруси успішно культивуються в культурах одношарових трипсинованих клітин, які виготовляють з ембріональних тканин курей, кроликів, морських свинок, мишей, а також нирок мавп і ембріонів людини. Широко культивуються віруси і в так званих перещеплюваних культурах клітин – штамах тканин (СОЦ-серце мавп ціномольгус, R, K-нирки кролика та ін.), злоякісних пухлин (*Hela*, *Hep-2*, KB) тощо. Велика перевага перещеплюваних клітинних ліній, в порівнянні з первинними культурами, полягає в тому, що їх можна розмножувати послідовним пасажуванням протягом тривалого часу.

Наприклад, культура клітин *Hela*, одержана Дж. Геймом з пухлини хворої жінки Генрієти Лекс ще в 1950 р., до сьогоднішнього часу пройшла тисячі генерацій і використовується нині у всіх вірусологічних лабораторіях.

Культури клітин використовуються не тільки для первинного виділення вірусу, але й для виробництва вакцин, коли необхідно одержати чималу масу вірусного матеріалу. Вирощування вірусів у клітинних культурах широко застосовується і для біохімічних досліджень.

Культивування вірусів проводять також в організмі чутливих лабораторних тварин, зокрема тих вірусів, які не вирощуються в клітинних культурах і ембріонах курчат. Так, для вивчення онкогенних вірусів використовують хом'ячків, агента куру і вірусу гепатиту – приматів, вірусів Коксакі та арбовірусів – мишей. За допомогою кроликів одержують антисироватки. Експерименти з вивчення механізмів патогенезу і ролі імунної відповіді можуть бути проведені тільки на лабораторних тваринах.

Культивування вірусів рослин. Для культивування фітопатогенних вірусів використовують сприйнятливі до них рослини, які вирощують у природних умовах або в теплицях і оранжереях.

Рослина, призначена для культивування певного вірусу, повинна бути: 1) придатною для нагромадження вірусу у великій кількості; 2) стійкою проти зараження іншими близькими вірусами; 3) не містити речовин, які здатні інактивувати або осаджувати вірус в екстракті; 4) стійкою проти обробки інсектофунгіцидами; 5) стійкою проти бактеріальних та грибкових захворювань.

Для культивування фітопатогенних вірусів найчастіше використовують молоді рослини, які добре ростуть, не мають будь-яких патологічних ознак і не містять у своїх клітинах високих концентрацій фенолів, слизів і камедей, рибонуклеази тощо, а також можуть інгібувати або незворотно осаджувати віруси. Такими рослинами, наприклад, можуть бути тютюн сорту Самсун для культивування вірусу тютюнової мозаїки, дурман для вирощування Х-вірусу картоплі. Тепер відома велика кількість рослин-індикаторів з різних ботанічних родин, що їх застосовують для культивування вірусів.

Рослини-індикатори, умови, в яких вони вирощуються, і час, коли рослини можна використовувати для виділення вірусів, треба вибирати так, щоб вихідна концентрація вірусних частинок була якомога найвищою. За даними Р. Метьюза (1973), концентрація багатьох вірусів досягає максимуму через кілька днів або тижнів, а потім дуже швидко знижується.

Культивування бактеріофагів. Бактеріофаги – паразити бактерій та інших мікроорганізмів. Їх, як і віруси, що уражають рослини й тварини, не культивують на штучних поживних середовищах. У природних умовах фаги трапляються там, де є чутливі до них бактерії. В лабораторних умовах їх вирощують тільки на чутливих до них бактеріях, від яких фагів можна відокремити і очистити фільтрацією, ультрацентрифугуванням та іншими методами.

Встановлено, що бактеріофаги певною мірою характеризуються як видовою, так і типовою специфічністю. Кожен окремий вид фага можна культивувати в клітинах одного виду або близько споріднених видів мікробів. Натомість фаги відзначаються високою адаптаційною здатністю. Поступовим пасеруванням певний вид фага можна привчити до культивування на інших видах бактерій.

3.8. ЕВОЛЮЦІЯ ВІРУСІВ

Віруси – загадкові організми, які володіють ознаки живих організмів і властивостями притаманними тільки їм.

Існує велика кількість гіпотез про походження вірусів, які суперечать одна одній і на містять незаперечних доказів. Проте основних є три гіпотези:

1) віруси походять від первинних доклітинних форм життя – протобіонтів;

2) віруси – це нащадки патогенних прокаріотів, які зазнали регресивної еволюції, дана гіпотеза отримала назву – *регресивної еволюції вірусів*;

3) віруси походять від генетичних компонентів клітини, які стали автономними, гіпотеза дістала назву теорії «*скажених генів*», тобто генів клітини, які вийшли із під клітинного управління і стали паразитами самої клітини (Антонов А.С., 1983).

Суперечливість першої гіпотези походження вірусів залучається у неспроможності їх функціонувати незалежно від інших організмів. Оскільки реплікація вірусів може відбуватися тільки в живих клітинах, тобто необхідність наявності для них готових функціональних метаболічних систем. Віруси є найбільш примітивними організмами порівняно з клітинними організмами, що помітно при дослідженні морфології та структури генетичного матеріалу. Завдяки цим незаперечним доказам було доведено неспроможність даної гіпотези.

Суперечливість другої гіпотези регресивного походження вірусів, як клітинних паразитів, що зазнали регресивної еволюції в результаті переходу на внутрішньоклітинний паразитизм, у їх неклітинній організації, різноманітності генетичного матеріалу, відсутності білок-синтезуючих систем, властивий їм диз'юнктивний (роз'єднаний) спосіб розмноження тощо. Тому, дана гіпотеза регресивної еволюції вірусів була визнана такою яка не відповідає дійсності, і що гіпотеза не має підстав для подальшого розвитку.

Третя гіпотеза походження вірусів є найбільш досконалою і доказаною, вона припускає, що віруси виникли від генетичних елементів клітин, наприклад, ДНК-вмісні віруси одержали свій геном із клітинних ДНК, а РНК-вмісні віруси – із клітинних РНК, які вийшли із під клітинного контролю, створили свої білкові капсиди і стали патогенними агентами клітини. Остаточної версії природи походження і еволюції вірусів на даний час не має.

За версією К.Г. Уманського (1981), насиченість середовища різними вірусами, при відносно рідкісній патології, насамперед свідчить про їхню необхідність у структурі живої природи, про важливу функцію, яку вони виконують. Більшість вірусологів підтверджують необхідність вірусів у природі, як регулятора чисельності і називають їх, як убіквітарні об'єкти – це обумовлює насичення всього живого на Землі вірусами.

3.9. ЗНАЧЕННЯ ВІРУСІВ У ПРИРОДІ ТА ЖИТТІ ЛЮДИНИ

Віруси викликають ряд захворювань рослин, тварин, бактерій. Проникнення вірусів у клітини організму спричинює в ньому інфекційні процеси.

Інфекція – це комплекс процесів, що відбуваються при взаємодії інфекційного агента (бактерії, гриби, віруси) з організмом господаря.

Інвазія – це комплекс процесів, що відбуваються при взаємодії паразитичних тварин (найпростіших, червів тощо) з організмом господаря.

Інфекції бувають гострі та хронічні. Розрізняють кілька видів вірусної інфекції:

1. Гостра інфекція викликає загибель клітини після утворення нового покоління вірусів.

2. Хронічна інфекція характеризується тим, що протягом тривалого часу в клітині утворюються нові покоління вірусів. Процеси продукування вірусів можуть чергуватися з гальмуванням їх. Вірусна інфекція може передаватися від материнської клітини дочірній.

3. Латентна (прихована) інфекція характеризується тим, що віруси не виділяються в навколишнє середовище. Збудника важко виявити (наприклад, віруси герпесу). Латентна інфекція за дією певних факторів може перейти або в гостру, або в хронічну.

4. Змішана – це така інфекція, коли клітину вражають два або більша кількість різних видів вірусів. Один із них може пригнічувати або підсилювати розмноження іншого.

Віруси потрапляють в організм з їжею (наприклад, вірус ентериту собак), через пошкоджену чи непошкоджену шкіру (віруси сказу, герпесу, папіломи тощо), повітряно-краплинним (через органи дихання, наприклад, віруси грипу, кору тощо), статевим шляхом (віруси герпесу, СНІДу тощо), під час переливання крові чи хірургічних операцій (віруси СНІДу, гепатиту В тощо), за участю переносників (наприклад, комах, кліщів – віруси кліщового енцефаліту, жовтої пропасниці, віруси рослин тощо). Віруси, що передаються людині та хребетним тваринам членистоногими, називаються арбовірусами.

Віруси, які проникли в організм, поширюються по кровоносній, лімфатичній (віруси кору, ВІЛу тощо) та нервовій системах (віруси сказу, поліомієліту) тварин та людини, по провідних тканинах – у рослин.

В організмі людини і тварин у відповідь на проникнення вірусів виробляються антитіла – імуноглобуліни. Антитіла змінюють структуру вірусної оболонки або блокують її прикріпні білки. При цьому віруси не можуть зв'язуватись із рецепторними ділянками плазматичної мембрани клітин. У клітині можуть вироблятися захисні білки інтерферони, які не мають специфічності по відношенню до певних видів вірусів і пригнічують їх розмноження, їх застосовують у медицині проти вірусних інфекцій. Віруси знищуються також за допомогою певних видів лейкоцитів.

Віруси можуть спричиняти масові епідемічні захворювання людини, тварин і рослин (наприклад, віруси грипу, гепатиту). Хворих необхідно ізолювати від здорових до їхнього одужання, лікувати за допомогою антивірусних препаратів. Така ізоляція називається карантин. Слід також знищувати переносників вірусних захворювань. Для профілактики вірусних захворювань треба робити профілактичне щеплення. Профілактичним щепленням вдалося подолати такі небезпечні захворювання людини, як віспа та поліомієліт.

Віруси, що викликають захворювання людини: поліомієліту, грипу, черевного тифу, сказу, ВІЛу, енцефаліту, герпесу, вітряної віспи, ракових захворювань та ін. У свійських тварин – чуму курей, чумку собак, ящур тощо. У культурних рослин – мозаїчність, плямистість, некрози, пухлини тощо. Віруси, що стимулюють утворення пухлин, називаються онкогенними (від грецьк. онкос – наріст, пухлина, генос – походження).

У природі віруси сприяють регуляції чисельності господарів. Значна кількість бактеріофагів (всього налічується понад 100) спеціалізується на знищенні певних мікроорганізмів. Більшість із цих мікроорганізмів є збудниками інфекційних захворювань людини і тварин (холери, дизентерії, черевного тифу тощо).

Людиною віруси використовуються у біологічному методі боротьби зі шкідливими видами комах, кліщів та інших тварин, у генетичній інженерії. Наприклад, проблему масового розмноження кролів в Австралії вдалося розв'язати за допомогою вірусу.

Можливо віруси відіграють певну роль в еволюції прокариот, оскільки вбудовуються у спадковий матеріал клітини-господаря. Вони здатні передавати спадкову інформацію від одних особин цих організмів до інших. Це можливо як у межах одного виду, так і між різними.

Віруси можуть переносити гени між клітинами одного організму, між клітинами різних організмів, різних видів і класів.

У наш час віруси розглядаються не тільки як збудники хвороб, але й як переносники генетичної інформації.

Питання для самоконтролю

1. Що собою являють віруси?
2. Які морфологічні особливості вірусів?
3. Що являють собою принципи класифікація вірусів?
4. Морфологічні особливості вірусів?
5. Які особливості репродукції та культивування вірусів?
6. Які особливості взаємодії вірусів з іншими організмами?
7. Чим характеризується поява та еволюція вірусів?

Тести

1. Віруси відносяться до:

- а) прокаріоти;
 - б) еукаріоти;
 - в) неклітинна форма життя.
2. Віруси можуть мати:
- а) клітинну оболонку;
 - б) білкову оболонку (капсид).
3. Середовищем розвитку вірусів є:
- а) клітина-господарь;
 - б) елективне середовище.
4. Елементом вірусу, який спричиняє захворювання є:
- а) нуклеїнова кислота;
 - б) оболонка.
5. Вірус переводиться як:
- а) вуглевод;
 - б) білок;
 - в) отрута.
6. Віруси:
- а) мають спеціальні органоїди, які забезпечують життєдіяльність;
 - б) при потраплянні до організму господаря пристосовують його для отримання необхідних речовин;
 - в) при потраплянні до організму господаря вони просто користуються його поживними речовинами.
7. Вірус, які не мають клітинної оболонки називаються:
- а) віроїди;
 - б) віріони.
8. Віруси розмножуються шляхом:
- а) статевим;
 - б) рекомбінації;
 - в) поділом.
9. Носієм спадкової інформації вірусів є:
- а) хромосоми;
 - б) ядро;
 - в) нуклеїнова кислота.

РОЗДІЛ 4

ОСНОВИ БАКТЕРІОЛОГІЇ

Основні цілі:

- вивчити ультраструктурні одиниці прокаріотичної клітини;
- знати морфологію бактеріальної клітини;
- вивчити відмінності Грампозитивних і Грамнегативних бактерій;
- знати основні фізіологічні функції бактеріальної клітини;
- вивчити основи систематики бактерій;
- знати особливості генетики прокаріотів.

4.1. УЛЬТРАСТРУКТУРА БАКТЕРІАЛЬНОЇ КЛІТИНИ

Бактерії відносяться до Надцарства прокаріот (*Procaryote*), Царство Дроб'янок, (*Mychota*), відділ *Bacteria*.

Бактерії (від лат. *bacteria* – паличка) прокаріоти, клітини бактерій здатні існувати автономно, як складний організм.

Ультраструктура прокаріотної клітини вивчається за допомогою електронно-мікроскопічних, мікрохімічних та інших методів, які дають змогу з високою точністю визначити будову і хімічний склад бактерій. Було встановлено, що прокаріотична клітина має ультраструктурні одиниці і хімічні організації відмінні від еукаріотної клітини (рис. 12).

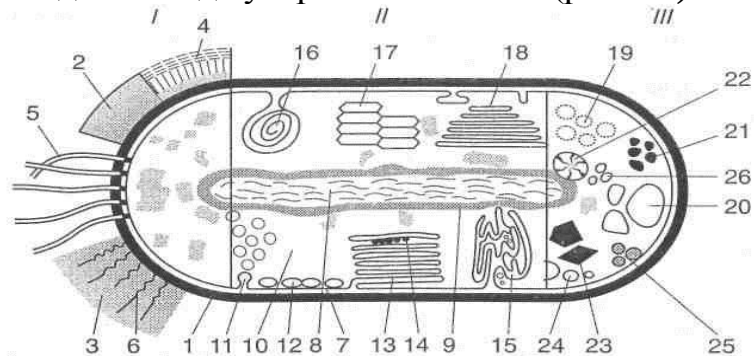


Рис. 12. Комбіноване схематичне зображення прокаріотної клітини (за Г. Шлегелем, 1972);

I – поверхневі структури: 1 – оболонка клітини; 2 – капсула; 3 – слизові виділення; 4 – слизовий чохол; 5 – джгутики; 6 – війки.

II – цитоплазматичні клітинні структури: 7 – цитоплазматична мембрана; 8 – нуклеоїд; 9 – рибосоми; 10 – цитоплазма; 11 – хроматофори; 12 – хлоросоми; 13 – пластинчасті тилакоїди; 14 – фікобілісоми; 15 – трубчасті тилакоїди; 16 – мезосома; 17 – аеросома (газова вакуоля); 18 – ламелярні структури.

III – запасні речовини: 19 – полісахаридні гранули; 20 – гранули поліоксимасляної кислоти; 21 – гранули поліфосфату; 22 – гранули ціанофіцину; 23 – карбоксисоми; 24 – включення сірки; 25 – крапельки жиру; 26 – гранули вуглеводів

У будові бактеріальної клітини розрізняють три основні частини: поверхневі структури, клітинну оболонку та цитоплазму. Деякі бактерії здатні утворювати спори, можуть містити включення, плазмідни та інші елементи.

4.2. МОРФОЛОГІЯ БАКТЕРІАЛЬНОЇ КЛІТИНИ

Форма бактерій

За формою бактерії поділяються на чотири основні групи: коки (кулясті), паличкоподібні (циліндричної форми), звивисті (спіралеподібна форми) і нитчасті.

Коки (лат. *coccus* – зерно). Мають кулясту форму, але бувають сферичні, еліпсоподібні, бобовидні і ланцетоподібні. За характером поділу, розміщенням й біологічними властивостями вони поділяються на мікрококи, диплококи, стрептококи, тетракоки, сарцини і стафілококи (рис. 13).

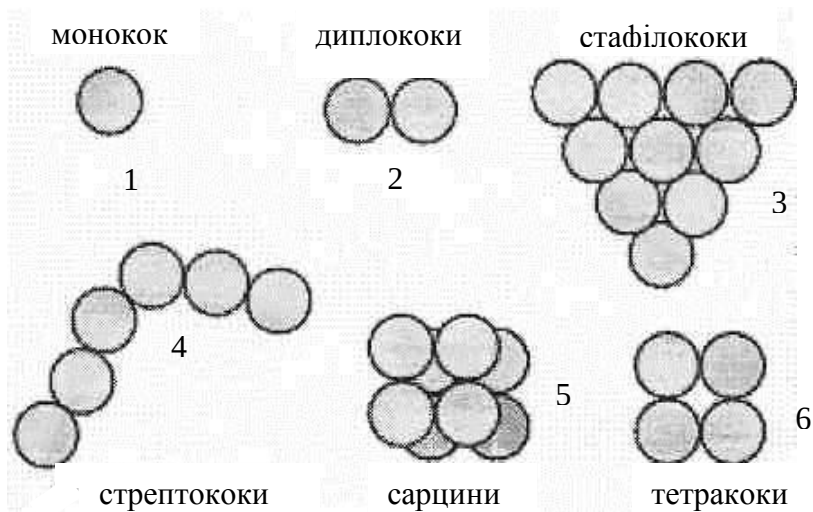


Рис. 13. Кокоподібні форми бактерій:

1 – монококи; 2 – диплококи; 3 – стафілококи; 4 – стрептококи;
5 – сарцини; 6 – тетракоки.

Мікрококи (лат. *micrococcus* – маленький) – коки характеризуються поодиноким, безладним розміщенням клітин під час поділу в одній площині, їх завжди можна знайти у ґрунті, воді, повітрі, є й умовно-патогенні (*Micrococcus albus*, *Micrococcus acva*, *Micrococcus luteus* та ін.).

Диплококи (лат. *diplococcus* – подвійний) – коки розміщуються попарно, мають форму бобів, діляться в одній площині і після поділу їх клітини розміщуються попарно. До них належать представники як сапрофітних, так і патогенних мікроорганізмів (*Azotobacter chroococcum*, *Neisseria gonorrhoeae* – збудник гонореї).

Стрептококи (лат. *streptococcus* – витий) (від грец. *streptos* – ланцюг і *kokkos* – зерно) – коки, розміщені у вигляді ланцюжка, утворюються за поділу тільки в одній площині, як і диплококи, є сапрофітні та патогенні форми (*Streptococcus lactis*, *Streptococcus faecalis*).

Тетракоки (грец. *tetra* – чотири) – коки, які діляться в двох взаємно перпендикулярних площинах і після поділу утворюють тетради. Ця форма бактерій трапляється зрідка, вони непатогенні. Вперше їх було описано німецьким бактеріологом Г. Гаффкі (*Gaffky tetragena*, *Aerococcus*).

Сарцини (лат. *sarcio* – зв'язую) – коки, розміщені у формі правильних пакунків - тюків по 8, 16, 32, 64 і більше клітин, діляться в трьох взаємно перпендикулярних площинах. Найчастіше сарцини трапляються в ґрунті і повітрі, вони непатогенні, наприклад *Sarcina flava*, *Sarcina urea* та ін.

Стафілококи (грец. *staphyle* – виноградне гроно) – кулясті бактерії, які діляться в кількох площинах і утворюють скупчення, що нагадують виноградні грона. Патогенні стафілококи, наприклад золотистий стафілокок (*Staphylococcus aureus*), є збудниками гнійних інфекцій. Серед стафілококів є й сапрофіти, наприклад *Staphylococcus saprophyticus*.

Паличкоподібні бактерії (від грец. *bakterion* – паличка) мають видовжену циліндричну форму поділяються на **бактерії** та **бацили** (рис. 14).



Рис. 14. Паличкоподібні форми бактерій:

1 – бактерії (дипло- і стрептобактерії); 2 – бацили.

За здатністю до спороутворення бактерії поділяють на дві групи:

- 1) аспорогенні до них відносять **бактерії**, що не утворюють ендоспор, сюди відносяться збудники дифтерії, чуми, кишкової хвороби тощо;
- 2) спорогенні до них належать бактерії, що утворюють ендоспори їх поділяються на **бацили** і **кlostридії**, сюди відносяться збудник сибірки.

Бацили (від лат. *bacillum* – паличка) – спорогенні палички, що утворюють спору діаметром меншим за поперечний розмір клітини, до них належить збудник сибірки.

Кlostридії (від лат. *clostridium* – веретеноподібний) – спорогенні палички, що утворюють спору більшу за діаметр клітини і нагадують форму барабанної палички, веретена, тенісної ракетки, це збудники правця, ботулізму, газової анаеробної інфекції.

Палички розрізняють за розміщенням, розміром, довжиною, поперечним діаметром клітини та формою кінців.

За розміщенням паличкоподібні бактерії поділяються на:

- 1) розміщуватися попарно вздовж:
 - диплобактерії (*Pseudomonas*);

- диплобацили (*Bacillus*);
- 2) розташування ланцюжком:
 - стрептобактерії;
 - стрептобацили сінна паличка (*Bacillus subtilis*), збудник сибірки (*Bacillus anthracis*) та ін.

За довжиною паличкоподібні бактерії є:

- 1) короткі палички мають до 1 мкм – збудники коклюшу, бруцельозу, туляремії;
- 2) довгі – понад 3 мкм – клостридії, кишкові палички.

За поперечним діаметром розрізняють бактерії:

- 1) тонкі – мікобактерії туберкульозу;
- 2) товсті – клостридії ґрунтові сапрофіти.

За формою кінців паличкоподібних бактерій поділяються на:

- 1) заокруглена (кишкові палички, шигели, сальмонели);
- 2) обрубані (збудник сибірки);
- 3) булавоподібні, потовщені (збудник дифтерії);
- 4) загострені (фузобактерії).

Звивисті бактерії включають вібріони, спірили і спірохети (рис. 15).

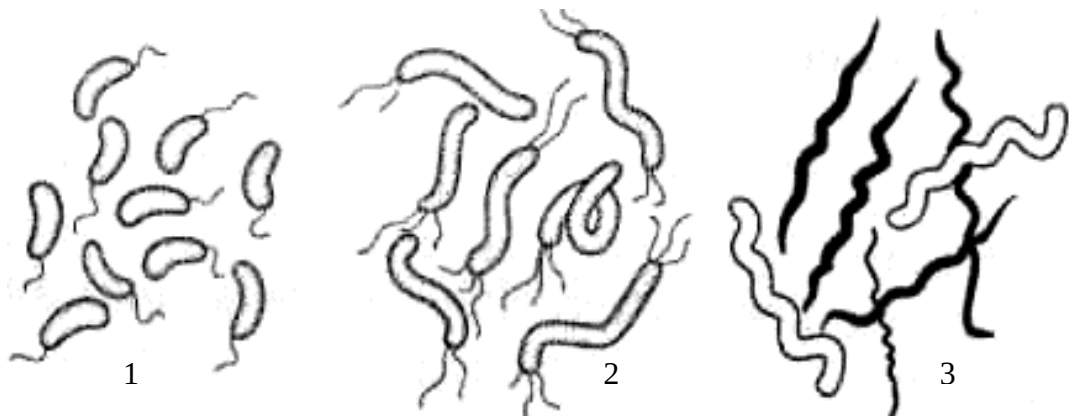


Рис. 15. Звивисті форми бактерій:

1 – вібріони; 2 – спірили; 3 – спірохети.

Звивисті бактерії розрізняються за довжиною, товщиною і ступенем зігнутої. Звивисті бактерії поділяються на:

- 1) **вібріони** (лат. *vibrio* – згинаюся) мають один вигин мікроби, які мають вигляд коми (згин їхнього тіла має не перевищувати 1/4 оберта спіралі). Типовим представником цих мікробів є збудник холери - холерний вібріон (*Vibrio cholerae*);
- 2) **спірили** (лат. *spira* – вигин, згин) звивисті бактерії, які мають один або кілька повних завитків. Представниками непатогенних спірил є пурпурна фототрофна бактерія – *Rhodospirillum rubrum*, сапрофітна бактерія – *Spirillum volutans* та інші;
- 3) **спірохети** (лат. *spira* – вигин, грец. *chaite* – грива) – бактерії, що мають вигляд зігнутого довгого гвинта, завитків більше ніж 3 різної величини і щільності. Звивистість клітин спірохет зумовлена

характером їхнього руху. Серед цих бактерій є як -сапрофітні, так і патогенні види. До сапрофітів належать *Spirochaeta plicatilis*, що живуть у воді, *Spirochaeta buccalis*, які населяють ротову порожнину. До патогенних належать зубна спірохета (*Treponema macrodentinum*), збудник сифілісу (*Treponema pallidum*), борелії (поворотного тифу), лептоспіри (лептоспірозу) та інші.

Нитчасті бактерії. Це переважно паличкоподібні одноклітинні і багатоклітинні організми. Їхні нитки утворені багатьма клітинами, з'єднаними за допомогою слизу, чохла, піхви, плазмодесмів тощо (рис 16).

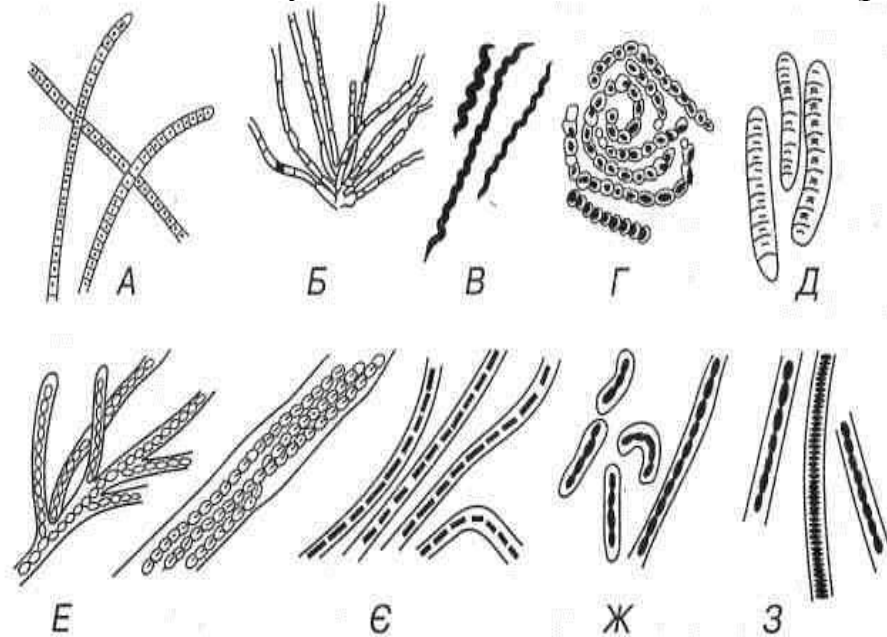


Рис. 16. Нитчасті бактерії:

А – *Beggiatoa*; Б – *Thiothrix*; В – *Saprospira*; Г – *Simonsiella*; Д – *Caryophanon*; Е – ціанобактерії класу *Hormogoneae*; Є – *Leptothrix*; Ж – *Sphaerotilus*; З – *Crenotrix*

Нитчасті бактерії в основному є водяними мікробами. Нитки трихомних бактерій можуть вільно плавати у воді (ціанобактерії, *Beggiatoa alba*) або бути прикріпленими до субстрату (*Thiothrix nivea*). Здебільшого ниткоподібні бактерії є непатогенними для людей. До нитчастих належать і *актиноміцети*. Але їх можна також від нести і до паличок, тому що ці нитки можуть розпадатися з утворенням паличкоподібних форм. Актиноміцети спричиняють тяжку хронічну хворобу – актиномікоз.

Незвичайні форми бактерій. Крім перелічених основних форм прокаріотів, виявлені бактерії, які мають вигляд зімкнутого або розімкнутого кільця (тороїдна форма), правильної шестикутної зірки, трикутника, плоских квадратних пластинок, гантелей, червоподібних та бактерій, що утворюють вирости (простеки) та інші форми (рис. 17). Висловлюються думки, що й надалі виявлятимуться нові форми прокаріотів.

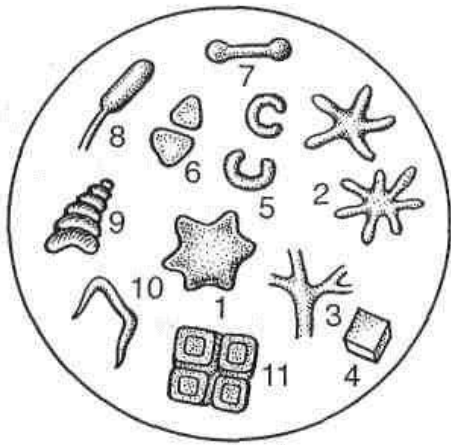


Рис. 17. Незвичайні форми бактерій:

- 1 – бактерії, подібні до шестикутної зірки;
- 2 – бактерії, які утворюють вирости (простеки);
- 3 – бактерії, що галузяться;
- 4 – пластинчасті клітини археобактерій;
- 5 – тороїдні клітини; 6 – трикутні;
- 7 – гантелеподібні бактерії;
- 8 – стебельцеві бактерії;
- 9 – нециліндричні трихоми;
- 10 – червоподібні бактерії;
- 11 – клітини, що з'єднані в пластинки

Форма клітин прокаріотів визначається твердою (ригідною) клітинною оболонкою. Для більшості клітин бактерій форма є сталою видовою ознакою. Однак є й деякі винятки з цього правила. У циклі розвитку деяких бактерій спостерігається зміна форми клітин, наприклад у представників роду *Arthrobacter*. Для мікоплазм і L-форм бактерій, які не мають оболонки, а оточені мембраною, властива здатність приймати різні форми, тобто для них є характерним явище плеоморфізму.

Бактерії здатні змінювати форму клітини під дією різних факторів: антибіотиків, дезінфекційних розчинів, умов культивування та ін. Ця властивість називається поліморфізмом. Вона найбільш характерна для паличкоподібних бактерій. Поліморфізм не кодується генами, тому у разі відсутності факторів, що його спричинюють, бактерії відновлюють свою форму. Це слід враховувати під час їх ідентифікації.

Отже, порівняно з різноманітністю форм, що існує у світі вищих організмів, морфологічні типи прокаріотних організмів досить обмежені.

Форми та розміри бактерій мають важливе значення при їх ідентифікації.

Розміри бактерій коливаються в досить великому діапазоні. Середні розміри кулястих бактерій становлять – 0,5–1,0 мкм, паличкоподібних – 0,8–3,0 мкм, спірохети можуть мати довжину 500 мкм, а нитчаста сіркобактерія (*Beggiatoa gigantea*) сягає 60 мкм завдовжки. У найменших бактерій – мікоплазм діаметр клітин становить 0,12–0,15 мкм.

Розміри бактерій можуть змінюватися залежно від віку культури, складу середовища, на якому вони вирощуються, температури та інших чинників.

4.3. ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНИЙ СКЛАД БАКТЕРІАЛЬНОЇ КЛІТИНИ

Хімічний склад бактерій

Бактеріальна клітина складається із органогенів: вуглецю азоту, кисню, водню і зольних елементів. На частку вуглецю припадає 45–55, азоту – 8–15, кисню – 30, водню – 6–8%. Вміст зольних, або мінеральних, елементів становить від 2 до 14% сухої речовини тіла бактерій.

Вода складає 75–85% бактеріальної клітини. Спори бактерій містять значно менше води, ніж вегетативні клітини. Так, у спорі, де фізіологічні процеси пригнічені, міститься мало води близько 40%; а у капсульні форми бактерій містять найбільшу кількість води.

Кількісно вода є основною складовою частиною тіла бактерій. Вона перебуває в тілі бактерій як у зв'язаному, так і вільному стані.

Зв'язана вода є структурним елементом цитоплазми і не може бути розчинником.

Вільна вода слугує за дисперсне середовище для колоїдів і за розчинник для кристалічних речовин, джерело водневих і гідроксильних іонів і бере участь у різних хімічних реакціях. Вона зберігає майже всі властивості чистої води і відіграє також важливу роль у процесах дихання.

Суха речовина складає 15–20% бактеріальної клітини. Органічна частина бактеріальної клітини складається із білків, вуглеводів, жирів і жироподібних речовин, нуклеїнових кислот та багатьох інших сполук.

Із різних елементів та їхніх сполук мікроби синтезують білки, вуглеводи, ліпіди, гліюцидоліпідні, гліюцидоліпіднопротеїдні комплекси, нуклеїнові кислоти, ферменти, вітаміни тощо.

Білки є основними компонентами органічних речовин бактеріальної клітини. Вони входять до складу цитоплазми, мембран та інших структур клітини. Вміст їх складає 50–80% сухої речовини бактерій. Розрізняють два основних види білків: протеїни і складні білки. Протеїни, або прості білки, під час гідролізу розпадаються на амінокислоти; складні білки є сполуками протеїнів і небілкових простетичних груп. Такими групами у складних білках можуть бути нуклеїнові кислоти, внаслідок чого ці білки назвали *нуклеопротеїнами*. Якщо простетичною групою білка буде жир або жироподібна речовина, такий білок називається *ліпопротеїном*. Останні можуть міститися всередині клітини у вигляді включень, а на поверхні цитоплазми утворювати мембрану. Сполуки білків з цукрами називаються *глюкопротеїнами*. До групи білків належать також ферменти, які відіграють надзвичайно важливу роль у життєдіяльності бактерій.

Нуклеїнові кислоти – це високомолекулярні поліконденсати мононуклеотидів, сполучених між собою у вигляді ланцюжка. Вміст нуклеїнових кислот у бактеріальній клітині залежно від виду бактерій і поживного середовища складає від 10 до 30% (на суху речовину).

Вуглеводи і багатоатомні спирти у бактеріальній клітині становить у середньому 12–18% сухої речовини. До них належать: багатоатомні спирти, олігозиди, поліозиди, кислі поліозиди, нейтральні олігополіозиди, які містять ацетиламіногрупи, оліго- і поліозиди, що містять сіалову кислоту.

Основна маса вуглеводів – це полісахаридний комплекс, який перебуває у вільному або зв'язаному стані з білками і ліпідами в оболонках і капсулах клітин. У клітинах деяких видів бактерій міститься також багато вуглеводів, подібних за хімічним складом до крохмалю і глікогену, декстринів і клітковини.

Ліпіди у бактерій можуть сягати 40% (мікобактерії туберкульозу), бактерії які відкладають жир у вигляді особливих включень. Кількість ліпідів у коринебактерій дифтерії складає лише до 5%, що зумовлює їхню стійкість до факторів навколишнього середовища. У більшості бактерій вміст ліпідів коливається від 3 до 10% (на суху речовину). Бактеріальні ліпіди складаються із вільних жирних кислот, нейтральних жирів, восків і фосфоліпідів. Нейтральні ліпіди бактерій містять ефіри жирних кислот і вуглеводи.

Мінеральні сполуки представлені сполуками фосфору, натрію, калію, магнію, сірки, заліза та інших елементів. Загальний вміст мінеральних речовин у бактерій становить у середньому від 2 до 14% на масу сухої речовини.

4.4. БУДОВА БАКТЕРІАЛЬНОЇ КЛІТИНИ

Бактеріальна клітина складається з трьох основних частин: поверхневих структур, клітинної оболонки та цитоплазми з органелами.

Поверхневі структури бактеріальної клітини, які знаходяться на клітинній оболонці це: капсули, слизовий чохол, джгутики і ворсинки (війки). Наявність або відсутність їх є постійною ознакою для даного виду бактерій. Це враховується під час ідентифікації бактерій.

Капсула (від лат. *capsula* – ящик, футляр) - шар слизової речовини, який обволікає ззовні оболонку клітини, зберігає з нею зв'язок і має аморфну будову. У деяких бактерій капсули значно більші за самі клітини.

Залежно від структурних особливостей (товщина, консистенція) цей утвір дістав назву капсули або слизового чохла. Між цими структурами виявлено багато перехідних форм. Розрізняють у бактерій, які утворюють капсулу:

- 1) мікрокапсулу;
- 2) макрокапсулу.

Мікрокапсулу виявляють за допомогою електронної мікроскопії, товщина такого шару є меншою за 0,2 мкм. Вона представлена мукополісахаридними фібрилами, її роль остаточно не з'ясована.

Макрокапсула товстіша за мікро капсулу, товщина такого слизового шару більша за 0,2 мкм, зберігає зв'язок з клітинною стінкою. Вона містить 98% води, 2% полісахаридів (*Streptococcus pneumoniae*), поліпептиди (*Bacillus anthracis*) або аміновуглеводи (*Streptococcus pyogenes*) і має гелеподібну консистенцію. Через велику кількість води вона не затримує барвників, тому у разі фарбування за Буррі-Гінсом залишається безбарвною на фоні забарвленого препарату. У деяких бактерій капсули утворюються при потраплянні в організмі людини або тварини (збудники пневмонії, сибірки та ін.), а в деяких – як у макроорганізмі, так і на штучних поживних середовищах (*Staphylococcus aureus*, *Streptococcus pyogenes*, *Klebsiella pneumoniae* тощо). У патогенних мікроорганізмів капсула може оточувати одну (збудник чуми – *Yersinia pestis*) або дві клітини (збудник пневмонії –

Streptococcus pneumoniae), навіть цілий ланцюжок клітин (збудник сибірки – *Bacillus anthracis*).

Макро- і мікрокапсули захищають клітину від бактеріофагів, фагоцитів, антибіотиків та антитіл. Вони також є факторами патогенності (пневмококи, що втратили капсулу, втрачають патогенність). Капсула зумовлює антигенні властивості бактерій – містить К-антиген (капсульний антиген).

Слизовий чохол – слизовий шар, що обволікає бактерію, має тонку структуру, в якій подекуди проглядаються декілька шарів з різною будовою. Аморфна слизова речовина виділяється бактерією, і утворює навколо неї пухкий шар, здатний легко відділятися від клітини (збудник гонореї).

За хімічним складом ці утворення не є повністю ідентичними клітинним оболонкам, оскільки містять низку речовин, яких немає в клітинних стінках. Основними компонентами капсул і чохлів прокаріотів є полісахариди гомо- або гетерополімерної природи. До їхнього складу також входять мукополісахариди, ліпополісахариди і поліпептиди. Хімічний склад капсул бактерій є родо- або видоспецифічним.

Капсули містять близько 98% води. Вони не є обов'язковими складовими частинами клітини. Якщо їх немає, клітина не втрачає життєздатності. Однак капсули відіграють важливу роль у житті прокаріотів. Вони захищають клітини від висихання, механічних ушкоджень, створюють додатковий осмотичний бар'єр, перешкоджають проникненню фагів, мають антигенні властивості, а для деяких бактерій є запасними поживними речовинами, сприяють прикріпленню до різних субстратів. За допомогою слизу здійснюється зв'язок між сусідніми клітинами в колоніях. Капсула містить сукупність катіонів, які використовуються бактеріальною клітиною. Останнім часом з капсульних полімерних речовин (полісахаридів) деяких видів бактерій виготовляють цінні препарати, замінники плазми крові тощо.

Джгутики – це довгі специфічні ниткоподібні вирости поверхні тіла багатьох видів бактерій, структури діаметром 12–13 нм і завдовжки 6–80 мкм. Це – органи руху бактерій у рідкому середовищі. Утворення джгутиків кодується генами, тому число джгутиків, розміри й розміщення їх для певних видів прокаріотів є сталими ознаками і тому мають важливе таксономічне значення. Тому виявлення рухливості враховується під час їх ідентифікації. Проте є дані, що кількість і розміщення джгутиків можуть мінятися залежно від стадії життєвого циклу і умов культивування, а це свідчить про те, що необхідно обережно ставитися до цих ознак у систематиці.

За кількістю та розташуванням джгутиків бактерії поділяють на групи (мал. 18):

- монотрихи (від грец. *monos* – один, *thrix* – волосся) – один джгутик розміщується на полюсі клітини, монополярний монотрих (холерний вібріон);
- лофотрихи (від грец. *lophos* – пучок, *thrix* – волосся) – пучок джгутиків розміщується на одному кінці, монополярний політрих (синьогнійна паличка);

- амфітрихи (від грец. *amphi* – з обох боків, *thrix* – волосся) – один або пучок джгутиків розміщується на обох кінцях, біполярний моно- і політрих (спірили);
- перитрихи (від грец. *peri* – навколо, біля, *thrix* – волосся) – джгутики розміщуються по всій поверхні клітини (сальмонели, кишкові палички).

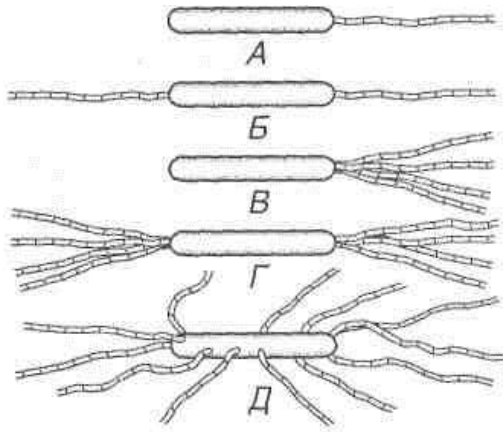


Рис. 18. Основні типи розміщення джгутиків у бактерій (за М. Фробішером, 1965):

- А – монополярний монотрих;
- Б – біполярний монотрих (амфітрих);
- В – монополярний політрих (лофотрих);
- Г – біполярний політрих (амфітрих);
- Д – перетрих

Джгутики забезпечують рухливість бактерій. Рухливість бактерій визначають за допомогою *мікроскопічного* методу – фазово-контрастна або темнопольна мікроскопія "роздавленої" або "висячої" краплі; та *бактеріологічного* методу – посів штриком у стовпчик напівщільного агару: для рухливих бактерій характерний дифузний ріст, середовище стає мутним, а нерухливі ростуть тільки вздовж уколу, середовище залишається прозорим.

Джгутики утворені білковими часточками, які спіралью чи вздовж укладені навколо пустої серцевини у вигляді циліндра. Білок, з якого складається джгутик, називається флагеліном, він відрізняється від інших білків бактеріальної клітини тим, що має здатність скорочуватись. Джгутик прикріплюється до базального тільця, яке розміщується в оболонці бактеріальної клітини (клітинній стінці і цитоплазматичній мембрані). Джгутики мають здатність обертатися навколо своєї осі за і проти годинникової стрілки, чим забезпечується зміна напрямку руху клітини. Завдяки джгутикам відбувається хемотаксис бактерій.

Рухливі бактерії швидше наближаються до чутливих клітин макроорганізму, тому джгутики впливають на патогенність бактерій. Джгутики визначають антигенну структуру бактерій (містять Н-антиген).

Існують три типи рухливих бактерій: повзаючі, обертальні і плаваючі. До мікроорганізмів з *повзаючим* типом руху належать міксобактерії, ціанобактерії, сіркобактерії та інші. Вони можуть пересуватись по твердому субстрату за допомогою ковзаючого руху. В оболонці цих бактерій виявлено білкові фібрили, які подібні до ниток джгутиків. Обертання цих фібрил викликає хвилеподібні рухи клітинної оболонки, за рахунок яких клітина відштовхується від поверхні твердого субстрату. Ковзний рух також забезпечується енергією АТФ або $\Delta\mu\text{H}^+$. Проте механізм цього руху ще досі недостатньо вивчений.

Спірохетам властивий *обертальний* тип руху. Між протоплазматичним циліндром і оболонкою, яка складається з пептидоглікану та зовнішньої мембрани, у спірохет виявлені осьові фібрили, що утворюють аксостиль. Ці фібрили є аналогами джгутиків. Вони складаються з білка флагеліну. Вважають, що обертання і скорочення фібрил спричинює гвинтоподібні або хвилеподібні рухи спірохет. Рух цих бактерій, як і джгутикових, забезпечується енергією у формі $\Delta\mu\text{H}^+$.

Характер руху бактерій, що *плавають*, залежить від кількості і розміщення джгутиків, віку і властивостей культури, температури та інших чинників. Окремі види бактерій можуть рухатися за сприятливих умов із швидкістю, яка перевищує довжину їхнього тіла в 50 разів. Наприклад, холерний вібріон може пересуватися зі швидкістю 200 мкм на секунду при довжині тіла 3 мкм. Більшість рухомих бактерій проходить за 1 с відстань, яка дорівнює середнім розмірам тіла бактеріальної клітини. Спрямованість бактерій визначається характером розміщення джгутиків. Прямолінійно рухаються моно- і лофотрихи. Перетрихи під час руху здатні перевертатися у різні боки.

Серед бактерій спостерігаються направлені рухи – **таксиси** (грец. *taxis* – розміщення), зумовлені дією різних зовнішніх факторів. Розрізняють різні види таксисів (табл. 11).

Таблиця 11

Види таксисів

№п/п	Види таксисів	рух мікроорганізмів пов'язаний об'єктом руху
1	хемотаксис	рух мікроорганізмів обумовлений хімічними речовинами
2	фототаксис	рух мікроорганізмів в сторону світла
3	осмотаксис	рух мікроорганізмів обумовлений концентрацією речовин
4	термотаксис	рух мікроорганізмів обумовлений теплом
5	магнітотаксис	рух мікроорганізмів обумовлений магнітними полями
6	віскозотаксис	рух мікроорганізмів обумовлений віскозовмісними речовинами
7	аеротаксис	рух мікроорганізмів обумовлений киснем
8	геотаксис (гравітаксис)	рух обумовлений силою тяжіння

Кожний із цих локомоторних рухів може бути позитивним або негативним. У зв'язку з погіршенням екологічної ситуації, особливу увагу нині привертає вивчення *хемотаксису* мікроорганізмів – руху, який викликається хімічними речовинами.

Виявлено, що чутливість до градієнтів тих чи інших подразників пов'язана з наявністю в бактеріальних клітинах специфічних рецепторів білкової природи, які синтезуються незалежно від присутності індуктора або

тільки в результаті індукції. Рецептор реагує на ефектор і передає сигнал на «мотор» джгутика. Шлях і механізм цього процесу досі ще не розкрито.

Мікрівійки – ворсинки, які вкривають поверхню бактерій. Вони мають форму порожнистих циліндрів, стінки яких утворені з білка піліну. На одній клітині їх може бути більше тисячі. Вони набагато, майже в 10 разів, коротші за джгутики, товщина ворсинок сягає 10 нм, а довжина – 0,2-2 мкм. На рухливість бактерій не впливають. Розрізняють два типи мікрівійок:

- 1) фімбрії, або війки;
- 2) кон'югативні, або донорські (F-пілі) (статеві).

Фімбрії(від англ. *fimbria* – бахрома) – це короткі тонкі волоски, яких може бути від 10 штук до декількох тисяч. Вони є фактором патогенності. За допомогою фімбрій бактерії прикріплюються до чутливих клітин (адгезія), де потім розмножуються (колонізація).

F-пілі (від англ. *pile* – волосок) – довгі тонкі ниткоподібні структури. На одній клітині їх може бути 1–2. Вони є апаратом кон'югації у бактерій. F-пілі забезпечують контакт між клітиною-донором і клітиною-реципієнтом, а також передачу спадкової інформації, що міститься в плазмідах. Вони властиві чоловічим клітинам бактерій. F-пілі формуються тільки у клітин, які активно ростуть. Їх утворення зумовлює статевий чинник. Ворсинки понижують електрофоретичну рухливість клітини. F-пілі зумовлюють здатність бактерій прикріплюватися до різних організмів і неорганічних субстратів, а також вони беруть участь у транспорті метаболітів та захищають бактерію від паразитів.

Мікрівійки – це білкові структури. Білки джгутиків, фімбрій і пілей різні за складом і властивостями.

Шипики – вирости, які мають форму порожніх циліндрів, що складаються з білка спініну. Найчастіше шипи утворюються на нерухомих бактеріях. Вони перешкоджають поїданню бактерій безхребетними. Однак досі ще не з'ясовано основну функцію цих поверхневих структур.

Клітинна оболонка – зовнішня щільна оболонка бактеріальної клітини. На клітинну оболонку припадає від 5 до 50% сухої речовини клітини. Оболонка зумовлює відносну сталість форми клітини, є захистом від несприятливих умов довкілля, бере активну участь в обміні речовин клітини, їй належить важлива роль у регулюванні росту, поділу бактерій і розподіленні генетичного матеріалу. Товщина оболонки коливається від 0,01 до 0,05 мкм і залежить від виду бактерій, віку клітин та умов їхнього культивування. Клітинна оболонка є обов'язковим структурним елементом прокаріотичної клітини, за винятком мікоплазм і L-форм бактерій.

Клітинна оболонка складається з:

- 1) клітинної стінки;
- 2) цитоплазматичної мембрани.

Клітинна стінка має два шари:

- 1) внутрішній (ригідний), складається з пептидоглікану;

2) поверхневий (пластичний), складається з ліпополісахаридопротейного комплексу.

Крістіан Грам данським мікробіологом у 1884 р. запропонував метод фарбування мікроорганізмів, який називають фарбування за Грамом. За цим методом фарбування всі мікроорганізми поділяються на дві групи:

- грампозитивні, які набувають синьо-фіолетового забарвлення;
- грамнегативні, які набувають рожевого забарвлення.

Для встановлення належності досліджуваного мікроорганізму до певної групи, спочатку здійснюють його фіксацію. На зафіксований мазок культури кладуть клаптик фільтрувального паперу і наносять 2-3 краплини карболового генціану фіолетового, через 2 хв знімають фільтрувальний папір і на препарат діють розчином Люголя, який містить сполуки йоду, при цьому всі бактерії забарвлюються у синьо-фіолетовий колір. Після цього зливають розчин Люголя, а препарат мікроорганізмів обробляють спиртом, потім промивають дистильованою водою, дофарбовують препарат фуксином Пфейфера і знову промивають дистильованою водою. Мікроорганізми, які не втрачали синьо-фіолетового забарвлення, назвали *грампозитивними*, а ті які набули рожевого забарвлення, назвали *грамнегативними*. Ця відмінність зумовлена різним складом клітинної стінки.

Фарбування мікроорганізмів застосовується при вивченні внутрішньої будови клітини та при діагностиці захворювань для встановлення видової належності збудника. Фарбування мікроорганізмів – це складний фізіолого-хімічний процес, обумовлений структурою клітинної стінки, особливістю хімічного складу клітинної оболонки і її сумісністю з барвником.

До складу оболонки прокаріотів входять сім груп хімічних речовин (табл. 12).

Таблиця 12

Хімічний склад клітинних оболонок грампозитивних і грамнегативних бактерій (за Rose, 1971, Freer, Saltan, 1971)

Компоненти клітинної оболонки	Грампозитивні еубактерії	Грамнегативні еубактерії	
		Внутрішній шар (пептидоглікановий)	Зовнішній шар (зовнішня клітинна мембрана)
Пептидоглікан	+	+	-
Тейхоеві кислоти	+	-	-
Полісахариди	+	-	+
Білки	±	-	+
Ліпіди	±	-	+
Ліпополісахариди	-	-	+
Ліпопротеїни	-	±	+
Примітка: + - наявні у малій кількості, ± - наявні не в усіх видів, - - відсутні.			

Як видно з даних наведених у таблиці, хімічний склад оболонки грампозитивних і грамнегативних бактерій досить помітно відрізняється. У грампозитивних основним компонентом клітинної стінки є пептидоглікани, які ще називають глікопептидами, мукопептидами, або муреїнами. У грамнегативних прокаріотів – вміст цього структурного полімеру в кілька разів менший, відсутні тейхоеві кислоти тощо (рис. 19).

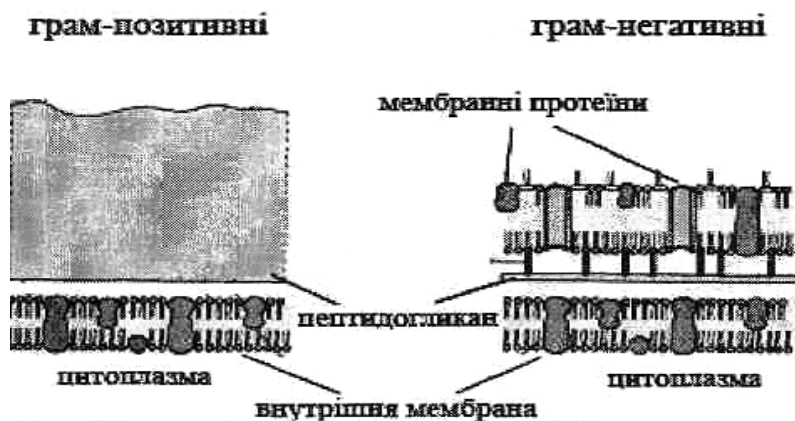


Рис. 19. Структура клітинної стінки двох типів бактерій

Структурним компонентом оболонок більшості бактерій є пептидоглікан (муреїн). Пептидоглікан – гетерополімер, який складається з лінійних молекул глікану. У грампозитивних бактерій на даний час виявлено близько 100 різних хімічних типів муреїну.

До сітки пептидоглікану клітинної оболонки прокаріотів входять також тейхоеві і тейхуронові кислоти, поліпептиди, ліпополісахариди, ліпопротеїни та ін. Тейхоеві кислоти після пептидоглікану є другим унікальним класом хімічних сполук клітинної стінки грампозитивних бактерій. Це полімери, які побудовані на основі спиртів рибіту і гліцерину, що їхні залишки з'єднані між собою фосфодіефірними зв'язками. При цьому утворюються рибіттейхоеві та гліцеролтейхоеві кислоти.

У *грампозитивних* бактерій більш виражений ригідний шар, він складається з пептидоглікану, який є тільки у прокаріотів. Пептидоглікан має структуру молекулярної сітки. У клітинній стінці грампозитивних бактерій його міститься 5–6 шарів. Пептидоглікан пронизаний тейхоевими (від грец. *teichos* – стінка) кислотами. Вони є головними поверхневими антигенами грампозитивних бактерій.

Клітинна стінка більшості грампозитивних бактерій не містить ліпідів, але деякі (збудник туберкульозу) мають їх багато – понад 40% . Ці ліпіди токсичні для макроорганізму. Вміст білка дуже різний. Білки зумовлюють захисну функцію, а також є факторами патогенності. У складі клітинної оболонки грампозитивних бактерій також виявлено в невеликій кількості полісахариди. Полісахариди і ліпіди можуть ковалентно з'єднуватися з макромолекулами оболонки.

У *грамнегативних* бактерій виражені пластичний і ригідний шари. У середині оболонки бактерій міститься внутрішній ригідний шар тонкий,

складається з одного, рідко з двох шарів пептидоглікану, що становить 5–10% маси всієї клітинної стінки. До складу пластичного шару входять ліпополісахарид, ліпопротеїди, поверхнева мембрана, які мозаїчно переплітаються між собою. Ліпополісахарид запускає синтез близько 20 сполук, що виявляють хвороботворну дію на макроорганізм. Він спричинює ознаки загальної інтоксикації: підвищення температури тіла, зниження артеріального тиску, загальну слабкість, головний біль, втрату апетиту тощо. Ліпополісахарид ще називають ендотоксином, він розміщений у клітинній стінці і не виділяється назовні із живої клітини. Він є чужорідним для макроорганізму (О-антиген), тому спричинює утворення антитіл.

Поверхнева зовнішня мембрана входить до складу клітинної стінки грамнегативних бактерій, вона складається з фосфоліпідів, ліпополісахаридів і білків, а під нею знаходиться цитоплазматична (внутрішня) мембрана. Поверхнева зовнішня мембрана має, як будь-яка біологічна мембрана, два шари фосфоліпідів. У зовнішньому її шарі частина фосфоліпідів заміщена молекулами ліпополісахариду та білків (їх понад 10 видів). Білки зовнішньої мембрани грамнегативних бактерій поділяють на дві групи:

- основні, які беруть участь у формуванні мембранних гідрофільних пор (їх ще називають поринами);

- міnorні білки, що виконують транспортну і рецепторну функції. Білки є рецепторами для фагів, коліцинів, донорських мікробіок. Білки транспортують у клітину залізовмісні сполуки, вітаміни тощо.

Поверхнева мембрана – бар'єр, через який не можуть проникати великі молекули речовин, а це забезпечує один з механізмів стійкості грамнегативних бактерій до антибіотиків.

Патогенних бактерій більше серед грамнегативних.

Грампозитивні та грамнегативні бактерії мають понад 20 відмінностей. Основні з них наведено в таблиці 19.

Роль клітинної стінки:

- 1) зберігає форму клітини (у разі втрати клітинної стінки паличкоподібні бактерії набувають форми кульки);

- 2) бере участь у рості та поділі клітини;

- 3) захищає від дії факторів навколишнього середовища та фагів;

- 4) є фактором патогенності;

- 5) визначає антигенну структуру бактерій (ліпополісахарид, тейхоеві кислоти);

- 6) врівноважує осмотичний тиск.

Периплазматичний простір (периплазма) існує у грамнегативних бактерій між клітинною стінкою та цитоплазматичною мембраною. Він заповнений муреїновим шаром, містить специфічні білки, олігосахариди, неорганічні речовини і воду. Периплазматичні транспортні білки відіграють важливу роль у надходженні в клітину амінокислот, цукрів, фосфатів тощо.

В периплазмі містяться ферменти (фосфатаза, рибонуклеаза та ін.), які зумовлюють взаємодію цитоплазматичної мембрани і клітинної стінки.

Таблиця 19

Відмінності між грамнегативними та грампозитивними бактеріями

Грамнегативні бактерії	Грампозитивні бактерії
Клітинна стінка чітко розділяється на два шари	Клітинна стінка має однорідну структуру
Забарвлюються за Грамом у рожевий колір	Забарвлюються за Грамом у синьо-фіолетовий колір
Клітинна стінка тонша, складніша за структурою	Клітинна стінка товща, простіша за структурою
Вміст пептидоглікану – 5–10% маси клітинної стінки	Вміст пептидоглікану – до 90% маси клітинної стінки
Малочутливі до йоду, пеніциліну, лізоциму	Чутливі до йоду, лізоциму, пеніциліну (мішенню є пептидоглікан)
Клітинна стінка містить ліпополісахарид (ендотоксин)	Більшість мікроорганізмів утворюють екзотоксин. Не містять ліпополісахарид
Не містять тейхоевих кислот	Містять тейхоеві кислоти

Серед прокаріотів виявлено види бактерій, клітинна оболонка яких за структурою та хімічним складом помітно відрізняється від грампозитивних і грамнегативних типів. Вони належать до групи архебактерій, зокрема оболонки метаноутворюючих архебактерій містять пептидоглікан особливого хімічного складу. В інших представників цієї групи клітинна стінка складається переважно з кислого гетерополісахариду. Оболонка екстремальних галофілів, метаноутворюючих та ацидотермофільних архебактерій складається тільки з білка. Ці бактерії не забарвлюються за Грамом.

Поряд з цим слід зазначити, що за певних умов прокаріоти можуть існувати і без клітинних оболонок.

За дії на клітини бактерій певними хімічними речовинами клітинна стінка частково руйнується, дані структури називають *сферопластами*, структури, у яких повністю зруйнована клітинна стінка називають *протопластами*. Протопласти і сферопласти інакше називаються L-формами бактерій, оскільки вперше були виявлені в інституті ім. Лістера (L – перша літера назви інституту). Цю мінливість бактерій назвали L-трансформацією. L-форми мають схожі властивості незалежно від виду бактерій, з яких вони утворилися.

Вперше протопласти і сферопласти було виявлено у разі дії на бактерії ферментом лізоцимом з яєчного білка. Встановлено, що цей фермент розриває β -1,4-глікозидні зв'язки, які з'єднують залишки N-ацетилглюкозоаміну і N-ацетилмурамової кислоти в пептидоглікані.

Одержані при цьому протопласти або сферопласти набувають сферичної форми і в сприятливих умовах можуть виявляти певну метаболічну активність. Проте здатність до розмноження вони втрачають.

Унікальність структури і хімічного складу оболонки бактерій та їх відмінність від рослинних і тваринних клітин дає змогу створювати і застосовувати медикаментозні препарати, які специфічно діють тільки на клітинну стінку прокаріотів і не завдають шкоди клітинам інших організмів. Прикладом цього є дія пеніциліну та деяких інших антибіотиків.

Цитоплазматична мембрана є обов'язковим структурним компонентом бактеріальної клітини, вона відокремлює цитоплазму від клітинної оболонки. У мікоплазм та деяких інших прокаріотів цитоплазматична мембрана заміняє клітинну стінку. Під електронним мікроскопом цитоплазматична мембрана здебільшого має вигляд тришарового утворення з різною електронною щільністю, завтовшки 5-10 нм. На її частку припадає до 15% сухої речовини клітини.

За хімічним складом цитоплазматична мембрана є білково-ліпідним комплексом, який містить 50–75% білків, 5–45% ліпідів та невеличку кількість вуглеводів. У ліпідах мембран багатьох прокаріотів виявлено низку специфічних жирних кислот, яких немає в мембранах еукаріотів. Це циклопропанові жирні кислоти. Головним ліпідним компонентом мембран бактерій є фосфоліпіди – похідні 3-фосфогліцеролу. Ліпіди підтримують механічну стабільність і зумовлюють гідрофобні властивості мембран.

На відміну від ліпідів, білковий склад цитоплазматичної мембрани прокаріотної клітини є набагато різноманітнішим. Наприклад, мембрана кишкової палички містить 27 основних і велику кількість мінорних білків. За амінокислотним складом ці білки майже не відрізняються від інших клітинних білків, за виключенням низького вмісту цистину в них. Білки мембран бактеріальної клітини переважно є ферментами.

Цитоплазматична мембрана напівпроникна (одні речовини пропускає, інші – ні) і є осмотичним бар'єром. На ній виявлені системи, які беруть участь у синтезі різних сполук, у тому числі ферментів і токсинів (від грец. *toxikon* – яд). Через цитоплазматичну мембрану здійснюється транспорт речовин у клітину та із клітини. Унаслідок інвагінації (вдавлювання) цитоплазматичної мембрани утворюються мезосоми, які беруть участь у синтезі клітинної стінки, поділі клітини і спороутворенні.

Найбільш характерною моделлю структури цитоплазматичної мембрани бактерій є рідинно-мозаїчна модель, розроблена у 1972 році С. Дж. Сінгером і Г. Ніколсоном (рис. 20).

Цитоплазматична мембрана утворена мінливим ліпідним бішаром, в який вмонтовані білки. Разом вони утворюють рухому мозаїку. Отже, за цією моделлю мембрана є «рідкою», лабільною, динамічною структурою, якій притаманна молекулярна асиметрія і мінливість.

При «біологічних» температурах мембранні ліпіди перебувають у розрідженому стані, який характеризується частковою впорядкованістю

структури. Із зниженням температури вони переходять у кристалічний стан. «Рідка» структура мембран забезпечує свободу білкам, що є необхідним для здійснення процесів транспорту електронів і речовин через мембрану. Ця властивість також зумовлює високу еластичність мембран.

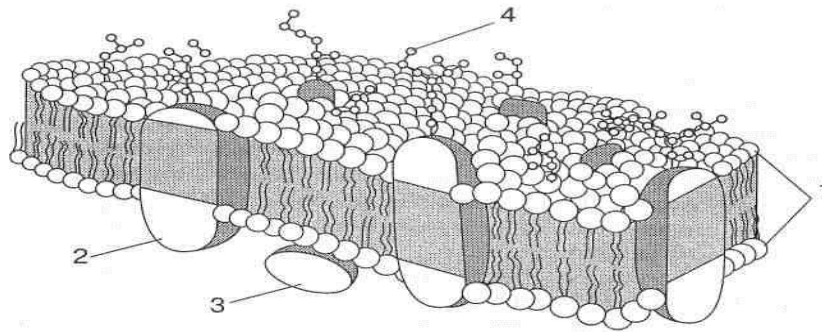


Рис. 20. Рідинно-мозаїчна структура мембран, запропонована С. Дж. Сінгером і Г. Ніколсоном (1972):

1 – біомолекулярний шар фосфоліпідів; 2 – внутрішній білок;
3 – периферійний білок; 4 – олігосахаридні групи

Білки, що входять до складу цитоплазматичної мембрани поділяють на основні групи:

- інтегральні, які цілком занурені в мембрану, а подекуди пронизують її наскрізь;
- периферійні білки, частково занурені в гідрофобну ділянку;
- поверхневі, що містяться на поверхні мембрани.

Зв'язок інтегральних білків з ліпідами частково, а периферійних повністю визначається електростатичними взаємодіями. Поряд з цим деякі білки і ліпіди в мембрані можуть бути ковалентно зв'язаними.

Зовнішня цитоплазматична мембрана – складне високоорганізоване і високоспеціалізоване утворення, що виконує різноманітні функції. Вона є основним бар'єром, який забезпечує вибіркове надходження в клітину і вихід з неї різних речовин (іонів). На поверхні мембрани локалізовані ферментні системи, які беруть участь у синтезі мембранних ліпідів, компонентів клітинної оболонки та інших речовин. Клітинні мембрани містять високочутливі рецептори, за допомогою яких клітини розпізнають і, відповідним чином, реагують на інформацію, яка надходить ззовні.

Дуже важлива роль належить цитоплазматичній мембрані у перетворенні клітинної енергії. У бактерій, джерелом енергії для яких є процеси дихання або фотосинтезу, в цитоплазматичній мембрані певним чином розміщені переносники електронів (ЕТЛ), функціонування яких приводить до генерування електрохімічної енергії ($\Delta\mu\text{H}^+$), що використовується потім у клітині по різних каналах, у тому числі й для утворення хімічної енергії (АТФ). У мембрані є також ферментні комплекси, які забезпечують перетворення $\Delta\mu\text{H}^+ \leftrightarrow \text{АТФ}$.

Цитоплазматична мембрана має спеціальні ділянки для прикріплення хромосоми і плазмід за реплікації їх і наступній сегрегації. Нарешті,

мембрані належить інтегруюча роль в організмі, яка поєднується з бар'єрною функцією. Клітина являє собою єдине ціле, і порушення цілісності структури цитоплазматичної мембрани призводить до втрати нею життєдіяльності.

Внутрішньоцитоплазматичні мембрани – це розвинуті системи внутрішньоклітинних мембран, які є у фототрофних, хемотрофних та деяких інших бактерій. Виділяють кілька видів цих мембран. У фотосинтезуючих бактерій внутрішньоцитоплазматичні мембрани можуть мати форму трубочок, плоских дисків (тилакоїдів), пухирців (везикул, хроматофорів) тощо. Оскільки в цих мембранних структурах локалізовано фотосинтетичний апарат клітини (фотосинтезуючі пігменти та системи фосфорилування), вони дістали загальну назву *фотосинтетичних мембран*. Всі фотосинтетичні мембрани є похідними цитоплазматичної мембрани, які виникли внаслідок її розростання та інвагінації в цитоплазму

У зелених фототрофних бактерій та ціанобактерій внутрішньоклітинні фотосинтетичні мембрани відсутні. Основні компоненти фотосинтетичного апарату в них локалізовано на цитоплазматичній мембрані, а світловловлюючі пігменти містяться в органелах, які прилягають до мембрани – хлоросомах і фікобілісомах.

У різних груп прокаріотів цитоплазматична мембрана утворює локальні впинання, які дістали назву мезосом. Ці мембранні утворення добре розвинуті у грампозитивних бактерій. У грамнегативних вони трапляються рідше і менш розвинуті.

За формою, розмірами і розміщенням розрізняють основні типи мезосом:

- ламелярні (пластинчасті);
- тубулярні (трубчасті);
- везикулярні, що нагадують пухирці;
- змішані.

Мезосоми найчастіше містяться в зоні формування клітинної перетинки і поділу бактеріального ядра (рис. 21).

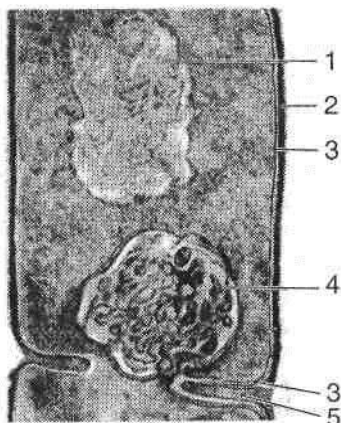


Рис. 21. Надтонкий зріз сінної палички (*Bacillus subtilis*, x 190 000)

(за Ейзерлінгом і Ромінгом, 1962):

- 1 – нуклеоїд;
- 2 – оболонка клітини;
- 3 – цитоплазматична мембрана;
- 4 – мезосома;
- 5 – поперечна перегородка, яка росте

Є різні гіпотези щодо функцій мезосом у прокаріотній клітині.

За першою гіпотезою, мезосоми відіграють важливу роль у реплікації і сегрегації ДНК, поділі клітин і утворенні клітинної оболонки.

За другою гіпотезою, мезосоми не є обов'язковими структурами бактеріальної клітини, вони тільки підсилюють певні клітинні функції.

За третьою гіпотезою мезосоми не беруть активної участі в процесах клітинного метаболізму, а виконують суто структурну функцію, що забезпечує компартменталізацію клітини, створює більш сприятливі умови для перебігу різних ферментативних реакцій.

Цитоплазматичну мембрану разом з цитоплазмою, органелами і включеннями прийнято називати *протопластом*.

Цитоплазма – це вміст клітини, оточений цитоплазматичною мембраною. Цитоплазма – складна колоїдна система, яка містить нуклеоїд, плазмід, рибосоми та інші включення.

За фізико-хімічною природою цитоплазма складається з води, білків, ліпідів, вуглеводів, мінеральних сполук та інших речовин, співвідношення яких залежить від виду, віку, живлення бактерій та інших чинників.

Цитоплазма складається з двох фракцій:

- 1) перша *цитозоль* – має гомогенну консистенцію і містить макромолекули розчинних РНК, ферментних білків, продуктів і субстратів різних метаболічних реакцій тощо;
- 2) друга містить різноманітні структурні утворення: внутрішньоцитоплазматичні мембрани, генетичний апарат (нуклеоїд і плазмід), рибосоми, інші внутрішньоклітинні структури і включення різної хімічної природи та функціонального призначення.

Генетичний апарат у прокаріотів називається – нуклеоїд (хромосома, геном) є еквівалентом ядра еукаріот, але ядерний апарат не відмежований від цитоплазми мембраною. Це гігантська двониткова молекула ДНК у формі замкненої в кільце подвійної спіралі, довжина якої у ціанобактерій може сягати 3 мм, За аналогією з еукаріотами її називають бактеріальною хромосомою (вона одна). Кількість закодованої інформації різна у різних видів бактерій (2500–3000 генів). Перед поділом нитки ДНК розходяться і кожна добудовується другою ниткою за законом комплементарності. Дочірні клітини успадковують ознаки материнської.

Встановлено, що вміст пар нуклеотидних основ у молекулі ДНК бактеріальної хромосоми А+Т і Г+Ц є постійним для даного виду організму. Це відкриття стало важливою діагностичною ознакою бактерій. У молекулі ДНК нуклеоїда зосереджена майже вся генетична інформація прокаріотної клітини. Реплікація ДНК генетичного апарату бактерій відбувається за напівконсервативним механізмом і в нормі завжди передують поділу клітини. Нуклеоїд прокаріотів є основним носієм спадкових властивостей клітини і основним фактором у передачі цих властивостей потомству.

Плазмід – додаткова позахромосомна кільцева молекула ДНК. Вони здатні до автономної реплікації і зумовлюють деякі спадкові властивості бактерій, здатність до кон'югації.

Нині плазмід розглядають як найпростіші організми, що не мають власної системи синтезу білка та систем іммобілізації-енергії. Вони

паразитують на бактеріях, наділяючи їх певними властивостями (стійкість до антибіотиків, вірулентність тощо). Плазмідиди передаються під час кон'югації та поділу бактеріальних клітин.

Рибосоми – округлі рибонуклеопротейнові тільця діаметром 15–20 нм, що розташовані довільно в цитоплазмі бактерій і складаються на 40% із білка і на 60% із РНК. Їх кількість у клітині залежить від інтенсивності синтезу білка і може коливатися від 5 000 до 90 000. Рибосоми прокаріотів мають константу седиментації 70S, від чого і дістали назву 70 S-частинок. Вони побудовані з двох рибонуклеопротейнових субодиниць (одиниць Свеберга): малої 30S і великої 50S. Мала субодиниця 30S побудована з однієї молекули 16S РНК і переважно з однієї молекули кожного з білків 21 виду. Велика субодиниця 50S містить дві молекули РНК (23S і 5S) та по одній копії білків 34 видів. Більша частина рибосомальних білків виконує структурну функцію. Бактерицидні антибіотики (левоміцетин, тетрациклін, стрептоміцин) пригнічують синтез білка тільки на рибосомах 70S і не порушують його синтез на рибосомах людей і тварин – 80S.

За коефіцієнтом седиментації та деякими іншими властивостями, до бактеріальних рибосом подібні рибосоми мітохондрій і хлоропластів еукаріотних клітин. На рибосомах відбувається синтез білка в клітині. Під час синтезу білка вони набувають форми агрегатів, які називаються *полірибосомами*. Ці полісоми містяться у цитоплазмі або зв'язані з мембранними структурами.

Внутрішньоцитоплазматичні включення містяться в цитоплазмі прокаріотів оточені білковою мембраною і функціонують як структури, та у яких відсутня мембрана, що є місцем запасання поживних речовин та концентрування продуктів клітинного обміну, які відкладаються всередині прокаріотних клітин. За консистенцією вони бувають рідкі, тверді та газоподібні.

До внутрішньоцитоплазматичних включень, які мають білкову мембрану належать:

- хлоросоми;
- фікобілісоми;
- карбоксисоми;
- магнітосоми;
- аеросоми.

Хлоросоми – внутрішньоцитоплазматичні включення, які беруть певну участь у процесі фотосинтезу зелених бактерій. Вони мають форму пухирців, завдовжки 100-150 і завширшки 25-70 нм, оточені одношаровою щільною білковою мембраною, завтовшки 2–3 нм. У хлоросомах містяться бактеріохлорофіли. Хлоросоми розташовані біля цитоплазматичної мембрани.

Фікобілісоми характерні для ціанобактерій. Вони також беруть участь у процесі фотосинтезу. Ці включення мають напівсферичну форму і розташовуються правильними рядами на зовнішній поверхні

фотосинтетичної мембрани. У фікобілісомах містяться водорозчинні пігменти білкової природи – фікобіліпротеїни.

Карбоксисоми – структури, що мають вигляд багатокутників, виявлені в клітинах фототрофних і хемолітотрофних еубактерій. Вони оточені одношаровою мембраною білкової природи і містять рибулозодифосфаткарбоксилазу – фермент, який бере участь у процесі фіксації CO_2 у відновному пентозофосфатному циклі.

Магнітосоми виявлені в клітинах бактерій, яким притаманний магнітотаксис, тобто здатність плавати вздовж ліній магнітного поля, наприклад *Aquaspirillum magnet-tacticum*, мають пристосувальне значення. Магнітосоми являють собою частинки Fe_3O_4 , оточені мембраною. У різних видів прокаріотів магнітосоми можуть мати різну форму і різне розміщення в клітинах.

Аеросоми або *газові вакуолі* мають пристосувальне значення. Їх виявлено у представників 15 таксономічних груп (ціанобактерії, пурпурні, галобактерії, клостридії та ін.). Вони оточені білковими мембранами завтовшки до 2 нм і за формою нагадують бджолині соти. Пухирці аеросом заповнені газом, подібним до газу доквілля. Вважають, що вони виконують функцію регуляторів плавучості цих організмів. Завдяки аеросомам бактерії можуть займати в товщі води найбільш вигідне положення щодо вмісту в ній поживних речовин, кисню, освітлення тощо.

Запасні поживні речовини (включення) до них належать *полісахариди, ліпіди, поліпептиди, поліфосфати* тощо.

Із *полісахаридів* в клітинах найчастіше відкладаються глікоген, крохмаль і гранульоза (крохмалеподібна речовина). У випадку несприятливих умов ці сполуки використовуються прокаріотами як джерело вуглецю і енергії.

Ліпіди нагромаджуються в клітинах у вигляді гранул і крапельок жиру, зокрема таким включенням часто є полімер (3-оксимасяної кислоти). Накопичення ліпідів у клітинах надзвичайно інтенсивно відбувається тоді, коли середовище багате на вуглеводи та бідне на азот. Як і полісахариди, ліпіди є для бактерій добрим джерелом вуглецю і енергії.

Поліфосфати дістали назву *волютину* (метахроматинові гранули). Волютин нагромаджується в оцтовокислих, молочнокислих, азотфіксуючих та інших видах бактерій. Гранули волютину складаються переважно із поліфосфатів, а тому його найчастіше розглядають як внутрішньоклітинний резерв фосфору. Він використовується клітиною як джерело фосфору і енергії.

Ціанофіцинові запасні речовини виявлено у ціанобактерій, вони містять аспарагінову кислоту і аргінін. Поява цих включень під час культивування ціанобактерій з азотом і зникнення їх за виснаження середовища на азот дає підстави вважати, що вони є резервом азоту в разі браку його в середовищі.

Кристалоподібні включення білкової природи ромбоподібної, кубічної та інших форм, виявлені в цитоплазмі деяких бактерій. Це включення, що

відносять до продуктів клітинного метаболізму. Ці утворення виявились дуже токсичними для гусениць шкідливих комах.

Включення молекулярної сірки характерні для багатьох сіркобактерій, це відкладання в клітинах продукту клітинного обміну. Для аеробних тіонових бактерій, які окислюють H_2S , сірка є джерелом енергії, а для анаеробних фотосинтезуючих сіркобактерій вона є донором електронів.

Гранули карбонату кальцію виявлено у сіркобактерій із роду *Achromatium*, фізіологічне значення яких досі ще не з'ясовано.

Включення білкової природи округлої форми, які заломлюють світло, виявлено у бактерій родів *Caedobacter* і *Pseudomonas*. Вони дістали назву R-тілець. Формування їх визначається вірусними або плазмідними генами. Функції R-тілець досі ще не вивчені.

4.5. СПОРОУТВОРЕННЯ У БАКТЕРІЙ

Морфологічна диференціація бактерій у переважній більшості випадків спрямована на підвищення виживання при несприятливих умовах навколишнього середовища. Це знаходить своє відображення як у формуванні дуже стійких до несприятливих умов спеціальних клітин (спори і цисти), так і в утворенні структур, які забезпечують ефективне розмноження виду (беоцити і гормогонії ціанобактерій).

Спори – стійка форма бактерій. Спори поділяються на:

- ендоспори;
- екзоспори.

Ендоспори – це округлі або еліптичні тілця, які утворюються в середині бактеріальної клітини. Вона є ущільненою ділянкою цитоплазми з нуклеоїдом, яка містить ліпіди, мінімальну кількість води (близько 40%), велику кількість кальцію та інші сполуки, яких немає у вегетативних клітинах (наприклад, дипіколінову кислоту, завдяки якій спора термостійка). Спора вкрита щільною багатошаровою оболонкою.

Ендоспори виявлені у представників багатьох родів, наприклад *Clostridium*, *Bacillus*, *Desulfotomaculum*, *Sporosarcina* та інших. Вперше їх виявив К. Ерєнберг 1838 р., а досконало дослідив Л.Пастер. Спороутворення трапляється переважно у паличкоподібних бактерій. Серед кулястих воно спостерігається зрідка. У кожній клітині може утворитися тільки одна спора.

На утворення спори витрачається більша частина протоплазми. Найкраще спороутворення вивчено у представників родів *Bacillus* і *Clostridium*. Коли бацила потрапляє в умови, які зумовлюють утворення спор, в її клітині розпочинаються структурні зміни ядерного апарату (рис. 22).

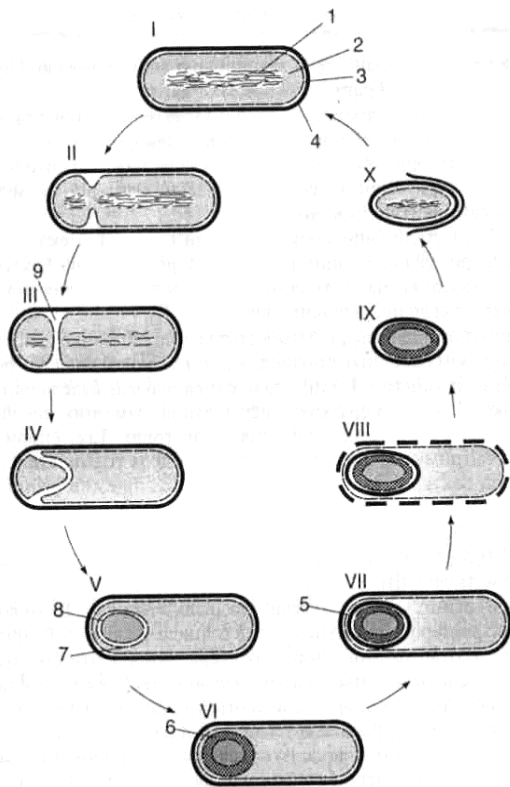


Рис. 22. Схема формування ендоспор у бактерій:

I – вегетативна клітина; *II* – інвагінація цитоплазматичної мембрани;

III – утворення перегородки;

IV – формування подвійної мембранної системи проспори, яка утворюється;

V – утворена проспора;

VI – формування кортекса;

VII – формування оболонки (покривів);

VIII – лізис материнської клітини;

IX – вільна дозріла спора;

X – проростання спори;

1 – нуклеоїд; 2 – цитоплазма;

3 – цитоплазматична мембрана;

4 – оболонка клітини; 5 – оболонки (покриви) спори (за Дуде, 1974);

6 – кортекс; 7 – зовнішня мембрана спори;

8 – внутрішня мембрана спори; 9 – перегородка спори

Першій стадії утворення спори характеризується тим, що нуклеоїд вегетативної клітини набуває форми видовженого тяжа, що проходить уздовж довгої осі клітини. На цій стадії припиняється реплікація ДНК, відбувається перебудова білків тощо. Вона є оборотною, оскільки у разі перенесення клітини в сприятливі умови, процес поділу відновлюється.

Період проходження другої та третьої стадії характеризується тим, що з осового тяжа виокремлюються дві частини: мала – нуклеоїд майбутньої спори і велика – нуклеоїд клітини, в якій утворюється ця спора. Малий нуклеоїд локалізується на полюсі клітини. Цей поділ супроводжується появою перегородки внаслідок інвагінації цитоплазматичної мембрани.

Період проходження четвертої та п'ятої стадії характеризується тим, що мембрана більшої клітини разом з цитоплазмою оточують меншу клітину, і утворюється овальної форми проспора, оточена двома мембранами – зовнішньою і внутрішньою. Проспора відділяється від мембрани материнської клітини.

Шоста стадія утворення спори характеризується утворенням специфічної оболонки спори – кортекса, що формується між мембранами проспори. Кортекс (кора) складається з пептидоглікану певної структури. Кортекс спор різних видів бактерій містить переважно ті самі пептидоглікани.

Період проходження сьомої та восьмої стадії характеризується тим, що формуються покриви спори, які складаються з кількох шарів різної товщини і

будови у різних видів бактерій. Ці зовнішні оболонки надають спорі стійкість до дії ферментів, отрут, поверхнево-активних речовин тощо.

Дев'ята стадія завершується дозрівання спор, яке супроводжується синтезом особливої сполуки – дипіколінової кислоти та іншими хімічними змінами. На цій стадії спора набуває властивості високої стійкості до температури, висушування, хімічних речовин, дії ультрафіолетових та іонізуючих променів тощо.

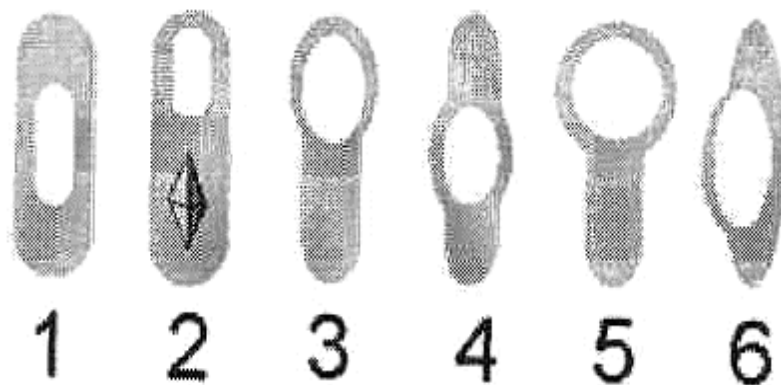
Утворюються спори протягом 18–20 год, проростають протягом 4–5 год.

Найчастіше спороутворення у бактерій спричиняється браком поживних речовин, нагромадженням у середовищі шкідливих продуктів обміну, несприятливою температурою, зміною рН тощо.

Спори різних видів бактерій розрізняються за формою, розмірами, характером поверхні та локалізацією у клітині.

За розміщенням в у бактеріальній клітині ендоспори поділяються на три види:

- бацилярне або центральне – спори містяться в центрі клітини або ближче до її кінця – субтермінально. Такі спори називаються бацилами (*Bacillus subtilis*, *B. mesentericus*, *B. mycoides*), такі спори утворює збудник сибірки;
- плектридальне або термінальне (від лат. *terminalis* – кінцевий) – спори містяться на кінцях паличок. У цьому випадку клітини набувають форми барабанної палички або тенісної ракетки (*Clostridium tetani*, *C. omelianskii* та ін.), такі спори утворюють збудника правцю;
- кластридальне або субтермінальне (від лат. *sub* – під, біля, *terminalis* – кінцевий; ближче до одного кінця) – спори локалізуються ексцентральні, завдяки чому клітини набувають веретеноподібної форми; така форма клітин дістала назву кластридії (*Clostridium butyricum*, *C. pasteurianum*, *C. botulinus* та ін.), такі спори утворює



збудник ботулізму (рис. 23).

Рис. 23. Розміщення ендоспор у бактерій:

1, 4 – центральне; 2, 3, 5 – термінальне; 6 – бічне.

Спороутворення у бактерій можна розглядати як пристосування організму до виживання в несприятливих умовах середовища. Спори ніколи не утворюються в тканинах живого макроорганізму.

Спори стійкі до дії високих температур (спори збудника ботулізму витримують кип'ятіння протягом 1–6 год), спори сінної палички витримують кип'ятіння протягом двох годин. Спори витримують висушування, зміни рН, впливу дезінфекційних розчинів. Описано також спори бактерій, які залишилися живими при кип'ятінні в концентрованій HCl протягом 20 хв. Спори можуть зберігати життєдіяльність тривалий час, упродовж десятків і навіть сотень років. У літературі є дані, що життєздатні спори бактерій було виділено із трупів мамонтів і єгипетських мумій, вік яких сягає тисячоліть. Це слід враховувати під час вибору методів знезараження. Матеріал, що містить спори, знезаражують в автоклаві за температури 127–132 °C або в термошафі за температури 160–180 °C.

Потрапляючи в сприятливі умови, спори проростають і перетворюються на вегетативні клітини. У багатьох бактерій спори проростають лише після певного періоду спокою, і тому не завжди проростають навіть за сприятливих умов.

Процес проростання ендоспор складається з таких етапів:

- активації;
- ініціації;
- власне проростання.

Активация проростання спор стимулюється насамперед тепловим обробленням.

Ініціація залежить від температури, вологості, рН тощо, а також індукуються ультразвуком, тиском, механічною дією та іншими чинниками.

Проростання починається з інтенсивного поглинання спорою води та її набрякання. Потім на стадії власне проростання відбуваються глибокі фізіологічні зміни – різко зростає активність ферментів, підвищується інтенсивність дихання, починається активний синтез білка і нуклеїнових кислот і, нарешті, лізис та розрив оболонки спори і вихід ростової трубки.

Проростання спор може відбуватися:

- полярно;
- біполярно;
- латерально (збоку).

Спороутворення кодується генами, тому є постійною ознакою певного виду бактерій. Це слід враховувати під час ідентифікації бактерій.

Екзоспори – це спочиваюча та репродуктивна форма, при несприятливих умовах утворюють актиноміцети.

Цисти (від лат. *cista* – ящик) утворює азотобактер, міксобактерії, спірохети та інші мікроорганізми. Цисти міксобактерій ще називаються міксоспорами. Вони також здатні витримувати несприятливі умови.

Акінет (від грец. *axivnros* – нерухомий) утворення великих товстостінних клітин, яке спостерігається у деяких ціанобактерій.

Артроспори, конідіоспори і спорангіоспори, які утворюються у різних видів прокаріотів, є водночас клітинами, що перебувають у стані спокою, і репродуктивними системами.

4.6. РІСТ І РОЗМНОЖЕННЯ БАКТЕРІЙ

Ріст – це гармонійне збільшення всіх хімічних компонентів, з яких складається бактеріальна клітина, збільшення її маси розмірів. Ріст прокаріотів залежить насамперед від того, чи є в середовищі вода, поживні речовини, фізіологічно активні речовини тощо. Ріст *паличкоподібних* прокаріотичних клітин відбувається переважно в напрямку довгої вісі, а кулястих – рівномірно в усіх напрямках. У зв'язку з цим співвідношення між поверхнею і об'ємом у паличкоподібних клітин під час їхнього росту істотно не змінюється. У *кулястих* – відносна величина поверхні клітини зменшується, оскільки їхня поверхня росте пропорційно квадрату радіусу, а об'єм – пропорційно кубу.

Ріст бактерій завершується їхнім розмноженням.

Розмноження – збільшення кількості особин мікробної популяції на одиницю об'єму. Найчастіше бактерії розмножуються нестатевим, бінарним (від лат. *binarius* – подвійний), поділом. Поділу передують подвоєння молекули ДНК. Поперечна перегородка розділяє клітини. Молекули ДНК утворилися, розходяться в дочірні клітини.

Деякі види бактерій можуть залишатися після поділу з'єднаними в певні групи: диплококи – пари коків, стрептококи – ланцюжки коків, сарцини – пакети, пластинки коків тощо.

Відомо два типи поділу бактеріальної клітини:

- за допомогою перегородки;
- перешнуровування;
- брунькування;
- множинний поділ.

При розмноженні бактерій *за допомогою перегородки* посередині бактеріальної клітини починає формуватися поперечна перегородка, яка спочатку складається з цитоплазматичної мембрани і розмежовує цитоплазму материнської клітини на дві дочірні. Далі синтезується оболонка і утворюються дві нові клітини (рис. 24).

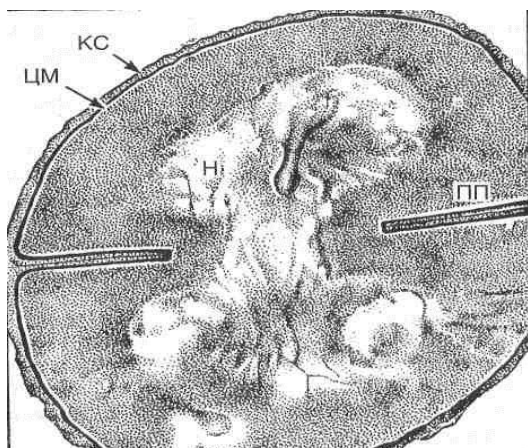


Рис. 24. Поділ клітини *Staphylococcus aureus* за допомогою поперечної перегородки (за А.А. Авакяном, 1972):

- КС – клітинна стінка;
- ЦМ – цитоплазматична мембрана;
- Н – нуклеоїд;
- ПП – поперечна перегородка

Перешнуровуванням – звужуванням клітини в місцях поділу, поки вона не поділиться на дві, таким способом розмножуються переважно грамнегативні бактерії.

Брунькування є різновидом бінарного поділу бактерій. При цьому розмноженні на одному із полюсів материнської клітини утворюється брунька, яка в процесі росту збільшується до розмірів материнської клітини, а потім відділяється від неї. Під час брунькування оболонка бруньки повністю синтезується заново.

Множинний поділ спочатку відбувається реплікація хромосоми і збільшення розмірів материнської клітини, в якій далі відбувається кілька послідовних бінарних поділів, що приводить до утворення величезної кількості дрібненьких клітин. Ці клітини дістали назву *беоцитів*. Після розриву оболонки материнської клітини вони виходять назовні. Даний вид поділу відмічено у деяких одноклітинних ціанобактерій.

Фрагментами гіф розмножуються актиноміцети.

За допомогою спор (але не ендоспор) розмножуються деякі бактерії.

Онтогенез – це клітинний цикл, період від поділу до поділу клітини бактерій. Розрізняють кілька типів вегетативного клітинного циклу у бактерій:

- мономорфний, при якому утворюється лише один морфологічний тип клітини, наприклад у бактерій родів *Bacillus* і *Escherichia*;
- диморфний, коли формуються два морфологічних типи клітин, наприклад у бактерій роду *Caulobacter*;
- поліморфний, при якому утворюються кілька морфологічно різних типів клітин (*Arthrobacter*, *Actinomyces*).

Час генерації – час упродовж якого відбувається поділ клітини. Бактеріям притаманний високий темп розмноження, що характеризується часом генерації. Час генерації визначається видом бактерій, їхнім віком і умовами довкілля. За сприятливих умов час генерації для багатьох видів бактерій коливається в межах від 15 до 30 хв. Наприклад, для *Streptococcus faecalis* він становить 15 хв, а для *Escherichia coli* – 16–20 хв.

У грампозитивних бактерій за рахунок цитоплазматичної мембрани утворюється перегородка, яка виростає від клітинної стінки до центру. Грамнегативні бактерії спочатку тоншають у центрі, а потім розділяються перегородкою на дві дочірні клітини; францисели (збудник туляремії), мікобактерії туберкульозу розмножуються брунькуванням.

Рикетсії розмножуються, як і бактерії, шляхом бінарного поділу. Але під час розмноження проходять дві стадії розвитку: вегетативну та спокою.

Хламідії під час розмноження проходять три стадії розвитку: вегетативну, спокою та проміжну. Рикетсії і хламідії обов'язково розмножуються всередині еукаріотних клітин, оскільки вони – облігатні паразити.

Мікоплазми розмножуються шляхом бінарного поділу або брунькування.

Актиноміцети розмножуються фрагментацією (поділом на частини) ниткоподібних клітин на паличкоподібні та кокоподібні форми і спороутворенням.

За наявності оптимальних умов навколишнього середовища бактерія ділитиметься через кожні 20 хв, то з однієї бактерії за 24 год може утворитися 72 генерації. Це становить $472 \cdot 10^{19}$ особин. Холерний вібріон за 30 год спроможний дати таке потомство, яке могло б покрити суцільним шаром усю поверхню земної кулі. Академік В.І. Вернадський у своїй праці «Очерки геохимии» наводить приклад, що «за сприятливих умов одна бактерія за 4-5 днів може утворити 10^{36} особин, об'єм яких... дорівнює океанові». Але у природі немає таких ідеальних умов, за яких бактерії могли б безперешкодно розмножуватися. Брак поживних речовин, несприятливі температурні умови, згубний вплив продуктів обміну, поїдання бактерій іншими організмами та багато інших чинників – усе це негативно позначається на розмноженні бактерій. Велика швидкість розмноження прокаріотів – еволюційне пристосування до збереження виду.

Швидкість розмноження бактерій обумовлює її патогенність. Так, збудники чуми, холери розмножуються настільки швидко, що імунна система не встигає відреагувати, – хвороба має блискавичний характер і може закінчитися смертю хворого через декілька годин або діб після зараження. Мікобактерії туберкульозу розмножуються дуже повільно, імунна система встигає відреагувати на збудника. Цим пояснюється той факт, що інфікованість дорослих людей мікобактеріями туберкульозу, за даними ВООЗ, становить 70–80%, а хворіють близько 1%, переважно люди з ослабленою імунною системою. За підрахунками В.Л. Омелянського, з однієї клітини за умови безперервного розмноження за 5 діб могла б утворитися така кількість бактерій, що заповнила б басейни всіх морів і океанів на Землі. Але на швидкість розмноження мікробів впливають різні фактори середовища: температура, рН, аерація, наявність поживних речовин тощо. Це враховують під час культивування мікроорганізмів.

Механізм розмноження бактерій полягає в тому, що ДНК нуклеоїду деспіралізується, її нитки розходяться і на кожній одразу ж починає синтезуватися її копія за законом комплементарності (реплікація ДНК). Так відбувається поділ генетичного матеріалу материнської клітини між двома дочірніми. За рахунок цитоплазматичної мембрани утворюється перегородка і синтезуються інші структури оболонки – формуються дві дочірні клітини. Подвоєння ДНК і поділ клітин відбуваються зі швидкістю, властивою для кожного виду бактерій.

У бактеріальній популяції постійно відбувається ріст, розмноження і відмирання бактеріальних клітин. Спостереження за розмноженням прокаріотів у замкнених системах на рідких живильних середовищах показують, що швидкість їхнього росту змінюється з часом. У живильному середовищі бактерії ростуть доти, доки вміст у ньому якогось із необхідних їм компонентів не досягне мінімуму; далі їхній ріст припиняється. Якщо

протягом цього часу не додавати поживних речовин і не видаляти продуктів обміну, то дістанемо так звану статичну бактеріальну культуру.

Ріст бактеріальної популяції в такій «закритій системі» підлягає відповідним закономірностям. Крива, яка описує залежність логарифмів числа клітин статичної культури від часу, дістала назву *кривої росту*. Типова крива росту бактеріальної клітини, має S-подібну форму, яка дає змогу розрізняти кілька фаз росту, що змінюють одна одну у визначеній послідовності (рис. 25).

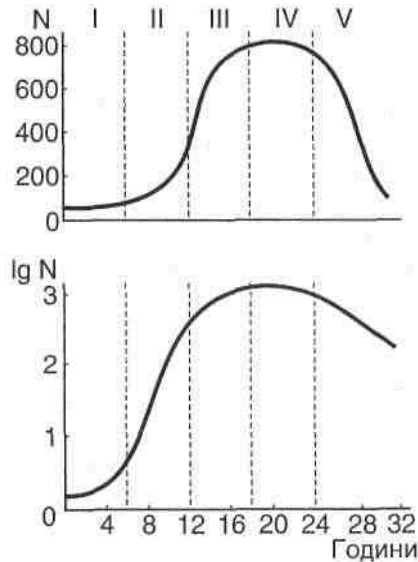


Рис. 25. Схема росту бактеріальної культури:

N – кількість клітин (млн у 1 мл);

$\lg N$ – те саме в логарифмічному виразі;

I – лаг-фаза;

II – експоненціальна фаза;

III – фаза сповільнення росту;

IV – максимальна стаціонарна фаза;

V – фаза відмирання

Після внесення мікробів у поживне середовище відбувається ріст культури за певними законами. Термін росту культури насамперед залежить від виду мікроорганізмів. Так, культура кишкової палички виростає за 18–20 год, патогенних грибів (залежно від виду) – за 5–10 діб, туберкульозної палички за 3–5 тижнів і більше.

Під час культивування бактерій в рідкому поживному середовищі спостерігають поступову зміну фаз розвитку культури, які умовно можна розділити на п'ять основних:

1. Фаза початкового росту, або лаг-фаза (латентна) (від лат. *latens* – прихований) – мікроорганізми адаптуються до поживного середовища. Дана фаза охоплює проміжок часу від моменту висівання бактерій на живильне середовище й до досягнення максимальної швидкості росту. Тривалість цієї фази залежить від часу генерації, від зовнішніх умов, віку і видової специфічності бактерій. Для більшості бактерій тривалість лаг-фази становить 1–2 год.;

2. Фаза логарифмічного росту, експоненціальна (від лат. *exponens* – той, що показує, відображає), або **лог-фаза** – мікроорганізми найбільш енергійно ростуть і розмножуються. Кількість клітин збільшується в геометричній прогресії. Внаслідок інтенсивного розмноження клітин відбувається швидке поглинання поживних речовин із живильного середовища і нагромадження в ньому шкідливих продуктів обміну. Це, своєю

чергою, сповільнює розмноження культури. Тривалість лог-фази становить 5–8 год.;

3. Фаза стаціонарного росту – кількість живих клітин у культурі залишається постійною, тобто настає рівновага між живими і відмерлими клітинами. У цей період кількість новоутворених клітин дорівнює числу відмерлих, а тому кількість живих клітин деякий час залишається незмінною. Разом з цим стаціонарна фаза характеризується максимальною величиною біомаси, максимальною життєдіяльністю мікробної популяції. У середовищі кількість поживних речовин зменшується, кількість токсичних продуктів обміну зростає. Умови для розвитку культури мікробів погіршуються. Тривалість фази для більшості бактерій становить 6–7 год;

4. Фаза відмирання – кількість живих клітин у культурі значно зменшується, відмирання бактерій переважає над розмноженням, зростає гетерогенність культури. Такий стан бактеріальної популяції зумовлюється зміною фізико-хімічних властивостей поживного середовища, коли кількість метаболітів переважає кількість поживних речовин у субстраті, та іншими несприятливими чинниками. Ця фаза може тривати від 10 год до декількох тижнів і навіть місяців.

5. Фаза виживання характеризується наявністю окремих клітин, що збереглися протягом тривалого часу в умовах загибелі більшості клітин мікробної популяції. Висівання цих клітин на свіже поживне середовище показало, що вони зберегли здатність після лаг-фази активно рости і розмножуватися.

Непротокова культура – це культивування бактерій в замкненій системі коли умови постійно змінюються. Спочатку бактерії мають у надлишку всі поживні речовини, а далі поступово починають відчувати їхню нестачу, одночасно відбувається отруєння клітин продуктами обміну. Все це спричинює зниження швидкості росту мікробної популяції.

Протокове (безперервне) культивування характеризується постійним додаванням в середовище свіжих поживних речовин і одночасним видаленням культуральної рідини. Дане культивування здійснюється в хемостатах, турбідостатах та інших спеціальних культиваторах.

Безперервне культивування мікробів широко використовується не тільки для вивчення їх фізіології, біохімії, генетики тощо, а й інтенсивно впроваджується в практику мікробіологічної промисловості. Нині розроблено низку варіантів проточного культивування різних мікроорганізмів: напівбезперервне, багатоциклічне та ін.

Синхронні культури в яких усі клітини перебувають на тій самій стадії клітинного циклу. Синхронізація культури використовується у фізіологічних, цитогенетичних і генетичних дослідженнях. Синхронізація бактеріальної культури здійснюється за допомогою фізичних і хіміко-біологічних методів.

У процесі росту і розмноження відбуваються помітні зміни в житті прокаріотів. Ці зміни можна спостерігати в нормальному циклі онтогенезу бактерій, який залежить від природи організмів, складності їх форм і

послідовності розвитку. Найпростіший цикл розвитку зафіксовано у кулястих бактерій: він ототожнюється з ростом клітини та поділом її. У бацил до циклу розвитку за певних умов додається й спороутворення.

4.7. СИСТЕМАТИКА БАКТЕРІЙ

У сучасних класифікаціях бактерій виразно простежується два основні напрями.

Перший напрям передбачає побудову єдиної системи, яка б об'єктивно відображала спорідненість між різними групами прокаріотів і історію їхнього еволюційного розвитку.

Другий напрям на перший план висуває практичні цілі, суть яких полягає в тому, щоб класифікація бактерій насамперед якнайкраще слугувала їхній ідентифікації, тобто з'ясуванню належності мікроорганізма до певного таксона.

Вперше спробував розробити наукову класифікацію бактерій данський вчений О.Ф. Мюллеру (1773). Він поділив усі відомі на той час види бактерій на два роди – *Monas* і *Vibrio*.

За Міжнародним кодексом класифікації використовуючи **бінарну номенклатуру** К. Ліннея, кожен вид бактерій має видову і родову назви. Перше слово означає назву роду, до якого належить бактерія (воно характеризує якусь морфологічну чи фізіологічну ознаку або прізвище вченого, який відкрив цей мікроорганізм. Друге слово означає видову назву і характеризує опис кольору колонії, назву процесу, який зумовлюється мікроорганізмом, джерело походження, наприклад *Micrococcus albus*. Назва *Micrococcus* означає, що це куляста аеробна бактерія. Її видова назва вказує на колір колонії, яку вона утворює на твердому поживному середовищі (*albus* – білий). Назву бактерій пишуть латинською мовою: родову назву пишуть з великої літери, видову – з малої. Допускається скорочення родової назви.

Вивчення бактерій їхнього еволюційного розвитку викликало необхідність розподілу бактерій на різні групи.

Групи включають родини, роди та види; деякі бактерії об'єднані в порядки і класи.

Існують кілька понять стосовно визначення виду, оскільки дати одне чітке визначення виду у бактерій важко у зв'язку з біологічними особливостями цих мікроорганізмів. За визначенням Р. Стейнієра, Е. Едельберга і Дж. Інгрема (1979), **вид** – це група штамів бактерій, яка виявляє високий ступінь загальної фенотипової подібності і відрізняється за багатьма незалежними ознаками. Види можуть бути представлені кількома підвидами, які можна розглядати як етап формування виду. Вважають, що повне науково обґрунтоване визначення виду у бактерій можна буде дати тоді, коли буде вивчена їхня еволюція.

Підвид таксономічна одиниця, встановлюється коли мікроорганізми мають деякі відмінності від видових ознак.

Варіант таксономічна одиниця, встановлюється коли мікроорганізми відрізняються незначними спадковими властивостями.

У мікробіології часто застосовують такі терміни, як штам і клон.

Штам – бактерій того ж самого виду, які виділені з конкретного джерела (організму людини, тварини, навколишнього середовища, ґрунту, води тощо). Відмінності між штамми не виходять за межі виду. Штам можна вважати найнижчою таксономічною одиницею бактерій. Він позначається протокольними номерами або за джерелом, місцевістю, де був виділений.

Клон – потомство однієї бактеріальної клітини, тому ці мікроорганізми мають ідентичні (від лат. *identicus* – однаковий) властивості.

Чиста культура – популяція мікроорганізмів, яка складається з особин одного виду.

Загальновизнаною міжнародною є класифікація бактерій Д. Берджі (1860–1937). Перше видання визначника бактерій Бергі вийшло в світ у 1923 р. Останнє 9-е видання систематики бактерій «Bergey's Manual of Systematic Bacteriology», "Визначник бактерій Берджі" (в 4-х томах), вийшло в 1993 році (США), у підготовці його брало участь Американське товариство мікробіологів спільно з найавторитетнішими вченими із 14 країн світу.

Визначник об'єднує лише невелику кількість бактерій, які існують у природі. Класифікація бактерій здійснюється в результаті їх ідентифікації, тобто з'ясуванню належності мікроорганізма до певного таксона, за основними фенотипічними ознаками: морфологічних, тинкторіальних, фізіологічних і молекулярно-генетичних. Такий поділ бактерій найбільше підходить для ідентифікації (визначення виду) бактерій з метою діагностики інфекційних хвороб.

У визначнику бактерій Бергі детально і повно подано відомості про мікроорганізми, їх нумеричну таксономію, методи генетичного, серологічного і хемотаксономічного досліджень більшості різних видів бактерій. Викладено основи номенклатури бактерій та принципи ідентифікації їх, наведено екологічну характеристику прокаріотів тощо.

Визначник бактерій Бергі здобув міжнародне визнання. У ньому всі виявлені бактерії віднесено до царства *Procaryotae*, яке поділено на 33 групи. У цій фундаментальній праці запропонована також схема поділу царства *Prokaryotae* на інші таксони – відділи, класи тощо.

Поділ на відділи ґрунтується з огляду на наявність і будову клітинної стінки прокаріотних організмів. Царство *Procaryotae* поділяється на відділи і класи за визначником бактерій Д. Бергі (1984).

Відповідно до визначника бактерії поділяють на 4 відділи (схема 3).

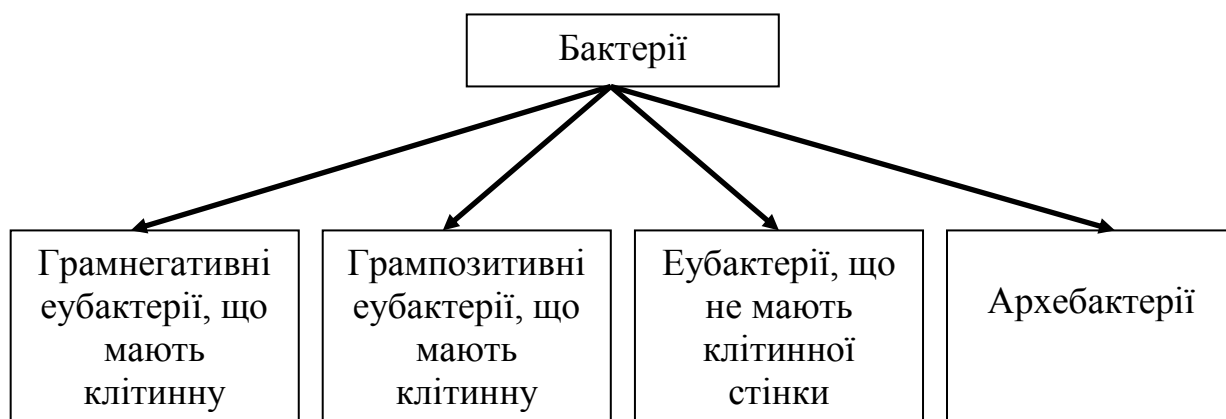


Схема 3. Класифікація бактерій за Д. Берджі

Відділ I. *Gracilicutes* (грацилікути) (від. латинських слів *gracilis* – тонкий, *cutes* – шкірочка). До цього відділу належать **грамнегативні** прокаріоти різних форм. Вони бувають рухомими й нерухомими, ендоспор не утворюють, розмножуються шляхом поділу, а деякі – брунькуванням. Серед них є аероби і анаероби, фототрофи, хемотрофи, сапрофіти і паразити. Широко поширені в ґрунтах, водоймах, а також в живих організмах. Відділ поділений на три класи: скотобактерії (*Scotobacteria*), фотосинтезуючі організми (*Анохуphotobacteria* та *Охуphotobacteria*).

Відділ II. *Firmicutes* (фірмікути) **грампозитивні** прокаріоти (від. латинських слів *firmus* – міцний, *cutes* – шкірочка). В цьому відділі об'єднано мікроби, які мають кулясту, паличкоподібну, нитчасту, розгалужену та інші форми. Серед них є рухомі і нерухомі, аеробні, анаеробні, спороносні і неспороносні організми. Переважна більшість з них розмножуються бінарним поділом, а деякі – спорами. З огляду на морфологію, ці прокаріоти запропоновано ділити на два класи: фірмібактерії (*Firmibacteria*) і таллобактерії, розгалужені форми (*Tallobacteria*).

Відділ III. *Tenericutes* (тенерикути) (від. латинських слів *tener* – ніжний, м'який, *cutes* – шкірочка). До цього відділу належать **грамнегативні прокаріоти, які не мають клітинної оболонки** і не синтезують пептидоглікану. Клітини їх оточені цитоплазматичною мембраною, а тому за формою вони є дуже плеоморфними. Тенерикути розмножуються бінарним поділом, брунькуванням та фрагментацією. Серед них є сапрофіти, паразити, патогенні організми – збудники захворювань рослин, тварин і людини. Відділ включає один клас – мікоплазми (*Mollicutes*).

Відділ IV. *Mendosicutes* (мендозикутні прокаріоти) (від. латинських слів *mendosus* – помилковий, *cutes* – шкірочка). В даний відділ об'єднано бактерії в один клас **архебактерії** *Archeobacteria*. Тут об'єднано різної форми прокаріотів, які за походженням вважаються старшими за представників I і II відділів. У більшості мендозикутів в клітинних стінках немає пептидоглікану. Вона може бути побудована тільки з білка або гетерополісахаридів. Серед них переважають облигатні анаероби, вони не

утворюють ендоспор, забарвлюються за Грамом негативно і позитивно. Ці організми характеризуються різноманітністю метаболізму і здатністю жити в різних екстремальних умовах.

У I томі 9-го видання визначника бактерій Бергі наведено відомості про грамнегативні аеробні й анаеробні прокаріоти, у II томі охарактеризовано грампозитивні бактерії, у III подано архебактерії, ціанобактерії і решту грамнегативних видів. До IV тому ввійшли актиноміцети. Однак слід зазначити, що класифікація бактерій, наведена в останньому виданні визначника, невдовзі знову буде перероблятися у зв'язку з новими даними, які дуже швидко нагромаджуються.

Коротка характеристика груп прокаріотів

За визначником бактерій Бергі (9-те видання) усі прокаріоти поділено на групи, які не мають таксономічного статусу.

Група 1. **Спірохети** (*Spirochaeta*) – це спірально-звивисті бактерії. Включає порядок (*Spirochaetales*). Це одноклітинні бактерії мають розміри 0,1–3 мкм х 5–25 мкм (до 500 мкм). Тіло спірохет складається із протоплазматичного циліндра, переплетеного з однією або кількома осьовими фібрилами. Циліндр і фібрили оточені зовнішньою тоненькою еластичною оболонкою. Наявність осьових фібрил, об'єднаних в аксостиль, забезпечує швидкий обертальний рух спірохет. Вони не утворюють спор і капсул, розмножуються поперечним поділом; серед них є як облигатні аероби, так і суворі анаероби. Спірохети грамнегативні хемоорганогетеротрофи, вільноживучі і коменсали.

Великі спірохети належать до непаразитарних сапрофітних форм, які живуть у мулі, забруднених і стічних водах (*Spirochaeta plicatilis*). У ротовій порожнині людини трапляється *Treponema macrodentinum*. Багато малих спірохет є патогенними для людини і тварини. Вони можуть викликати такі важкі інфекційні захворювання, як сифіліс (*Treponema pallidum*), поворотний тиф (*Borrelia recurrentis*) і лептоспіроз (*Leptospira interrogans*).

Група 2. **Аеробні рухомі спіралеподібні або зігнуті грамнегативні бактерії**. Бактерії цієї групи вкриті міцною оболонкою, рухаються за допомогою полярно розташованих джгутиків. Серед них є пороби і мікроаерофіли, сапрофіти і паразити, хемоорганогетеротрофи. Представники цієї групи розповсюджені переважно в стоячих забруднених водах. Наприклад, велику спірилу *Spirillum volutans* завжди можна знайти в стічних водах тваринницьких ферм. До спіральних прокаріотів належать також роди: *Aquaspirillum*, *Bdellovibrio*, *Azospirillum* і *Campylobacter*.

Одним із найцікавіших представників цієї групи є бактерія, що належить до роду *Bdellovibrio* – *B. bacteriovorus*. Цю бактерію часто ще називають п'явко-вібріоном. Вона є облигатним внутрішньоклітинним паразитом різних бактерій. Стикнувшись з будь-якою бактерією *B. bacteriovorus* міцно прикріплюється до неї, пробуравлює оболонку, проникає у простір між клітинною стінкою і цитоплазматичною мембраною і починає там інтенсивно

розмножуватися. Через 4–5 годин паразити, що розмножилися, руйнують клітину бактерії-господаря і виходять назовні.

Бактерії цього роду живуть у ґрунтах, прісних і морських водах. Нещодавно серед них виявлено факультативних паразитів, що можуть жити також як сапрофіти. Цікавими є відомості про те, що цих бактерій можна використовувати для боротьби зі збудниками епідемічних захворювань, таких, наприклад, як холера.

Група 3. **Нерухомі аеробні грамнегативні зігнуті бактерії.**

Групу представляє родина *Spiromonaceae*, яка об'єднує сім родів. Представники цієї групи мають тороїдну форму (у вигляді замкнених і незамкнених кілець), а деякі – спіральну і дугоподібну форми. Останні належать до роду *Brachyarcus*. Вони часто утворюють скупчення на зразок листка конюшини. Цікавим є і той факт, що в клітинах *Runneta alithyiformis* добре виявляються аеросоми (газові вакуолі), а в інших видів – різноманітні пігменти. Переважна більшість бактерій цієї родини є аеробами, хемоорганогетеротрофами, які добувають енергію за рахунок дихання або бродіння. Вони живуть у ґрунтах, прісних і солоних водоймах тощо.

Група 4. **Аеробні грамнегативні палички і коки.** У групі об'єднано вісім родин: *Pseudomonadaceae*, *Rhizobiaceae*, *Azotobacteriaceae*, *Methylococcaceae*, *Acetobacteriaceae*, *Halobacteriaceae*, *Lehionellaceae* і *Neisseriaceae*.

До родини псевдомонад належать прямі або злегка зігнуті палички. Вони є рухливими, неспороносними, аеробними хемоорганогетеротрофами; широко розповсюджені у ґрунтах, прісних, солоних і стічних водах, у повітрі, на поверхні рослин тощо. Псевдомонади розкладають органічні рештки, а також шкідливі (ксенобіотичні) речовини, які потрапляють у ґрунти і водойми внаслідок антропогенної діяльності людини.

Серед цих прокаріотів є види, які мають здатність відновлювати нітрати, а також продукувати амінокислоти, різні органічні кислоти, ферменти та інші фізіологічно активні речовини. Є також серед цих бактерій і збудники захворювань людини і тварини, наприклад, *P. aeruginosa* – бактерія синьо-зеленого гною може спричинювати нагноювання післяопераційних ран, отити, пневмонію, септицемію та ін.

Із представників роду *Xanthomonas* необхідно назвати *Xanthomonas campestris* – бактерію, яка здійснює інтенсивний синтез полісахаридів за одержання їх промисловим способом. До фітопатогенних бактерій цієї групи належать *Pseudomonas lachrymans* і *Xanthomonas campestris*, що вражають овочеві культури, картоплю і помідори.

До родини *Rhizobiaceae* належать види бактерій, які подібні до псевдомонад, але відрізняються від них своїм плеоморфізмом. Це рухомі, неспороносні, аеробні хемоорганотрофи. Бактерії з родів *Rhizobium* і *Bradyrhizobium* дістали назву бульбочкових бактерій. Вони мають здатність проникати в корені рослин і спричиняти там розростання тканин і утворення

бульбочок. Ризобіальні бактерії у симбіозі з бобовими рослинами здатні фіксувати молекулярний азот атмосфери за участі фітоглобіну.

Серед інших бактерій цієї групи слід назвати представників роду *Agrobacterium*, наприклад *Agrobacterium tumefaciens*. Це фітопатогенні мікроби. Вони викликають утворення галів (патологічних наростів) на різних органах рослин, які можна спостерігати у малини.

Родина *Azotobacteriaceae* включає види, що мають овальну або паличкоподібну форму, бувають рухливими і нерухомими, облігатні аероби. Хемоорганогетеротрофи. Представники роду *Azotobacter* мають здатність утворювати цисти і активно фіксувати молекулярний азот атмосфери. Вони широко розповсюджені у ґрунтах, воді, на поверхні рослин тощо.

Прокаріоти родини *Methylococcaceae* мають форму коків і паличок. Серед них трапляються рухливі і нерухомі форми. За типом живлення – це хемоорганотрофи. Загальною властивістю цих бактерій є здатність використовувати такі джерела вуглецю і енергії, як метан і метиловий спирт в аеробних або мікроаеробних умовах.

До родини *Halobacteriaceae* належать галофільні (солелюбні) бактерії, що добре розвиваються за присутності високої концентрації NaCl (12–30%). Завдяки цьому вони широко поширені в морях, солоних озерах, лиманах, а також на солоних білкових продуктах. Переважно є хемоорганотрофами.

Родина *Acetobacteriaceae* включає роди *Acetobacter* і *Gluconobacter*. Серед бактерій цієї родини трапляються паличкоподібні, аероби, грамнегативні, неспороносні, хемоорганотрофи, що їх детально охарактеризовано.

Родина *Legionellaceae* об'єднує паличкоподібні, неспороносні, аеробні, хемоорганотрофні бактерії, що для нормального росту поглинають солі заліза. Вони живуть у воді, мулі, термальних забруднених стоках та інших середовищах.

До родини *Neisseriaceae* віднесено чотири роди: *Neisseria*, *Moraxella*, *Kingella* і *Acinetobacter*. Представники перших трьох родів є внутрішньоклітинними паразитами – збудниками важких захворювань людини і тварин. Наприклад, *N. gonorrhoeae* викликає гонорею, *N. meningitidis* – менінгіт. Бактерії, які належать до роду *Acinetobacter* є сапрофітами. Це грамнегативні, неспороносні, аеробні, хемоорганотрофні організми, що широко розповсюджені.

Група 5. Факультативно-анаеробні грамнегативні палички.

У цій групі об'єднано три родини: *Enterobacteriaceae*, *Pasteurillaceae* і *Vibrionaceae*.

До родини *Enterobacteriaceae* належать рухливі і нерухомі, неспороносні палички, серед яких трапляються сапрофіти і паразити. Хемоорганогетеротрофи. Деякі види мають здатність утворювати капсули. Бактерії цієї родини поширені майже скрізь: в ґрунтах, прісних і солоних водах, на рештках рослинних і тваринних організмів, у кишечнику багатьох видів тварин тощо.

Найкраще вивченим представником родини *Enterobacteriaceae* є кишкова паличка *Escherichia coli*, яку завжди можна знайти в кишечнику людини і тварин. Існують сапрофітні, умовно-патогенні і патогенні форми кишкової палички. Вміст кишкової палички у воді є головним показником фекального її забруднення.

Серед інших патогенних бактерій цієї групи слід назвати збудників черевного тифу, паратифів і токсикоінфекцій: *Salmonella typhi*, *Salmonella paratyphi*, *S. typhimurium*, *Shigella dysenteriae*. До ентеробактерій належать також деякі фітопатогенні та дуже поширені сапрофітні бактерії *Enterobacter aerogenes*, *Proteus vulgaris*.

Родина *Pasteurellaceae* об'єднує роди: *Pasteurella*, *Haemophilus*, *Actinobacillus* і низку видів з нез'ясованим систематичним положенням. Бактерії цієї родини плеоморфні, нерухомі, переважно аероби, хемоорганотрофи. Представником роду *Haemophilus* є збудник інфлюенци *Haemophilus influenzae*, який викликає у людини гострі запальні процеси (ангіну, бронхіт, пневмонію). До роду *Actinobacillus* входять *A. capsulatus*, *A. suis* та ін. Вони є неспороносними паличкоподібними нерухомими формами. Деякі види цих прокаріотів мають здатність утворювати капсули і відновлювати нітрати до нітритів.

Родина *Vibrionaceae* об'єднує роди: *Vibrio*, *Aeromonas*, *Plesiomonas*, *Lucibacterium*. Бактерії цієї родини мають форму зігнутих, а деякі види – прямих паличок. Це дуже рухливі, факультативно анаеробні хемоорганотрофи. Вони трапляються в прісних і солоних водоймах, у кишечнику людини і тварин. Деякі з них є патогенними для людини, наприклад збудник холери *Vibrio cholerae*. До цієї родини віднесено також бактерію, яка має здатність викликати біolumінесценцію. Її легко можна виділити з морської води або з деяких морських риб (*Photobacterium phosphoreum*).

Група 6. Анаеробні грамнегативні прямі, зігнуті або спіральні палички. Родина *Bacteroidaceae* є основною таксономічною одиницею цієї групи. Прокаріоти, які належать до цієї родини, є поліморфними, неспороносними облігатними анаеробами хемоорганотрофами. Вони бувають рухливими і нерухомими. Представників родини *Bacteroidaceae* можна знайти в рубці жуйних тварин (*Selenomonas ruminantium*) і ротовій порожнині людини (*Selenomonas sputigena*).

Деякі види бактерій цієї родини є патогенними. Вони можуть викликати ураження шкірних покривів. Натомість інші види є дуже цінними, оскільки здатні у процесі бродіння утворювати масляну, молочну, мурашину, оцтову кислоти, спирти та інші цінні продукти біотехнологічних виробництв.

Група 7. Сірководновлюючі або сульфатредукуючі бактерії.

До групи належать різноманітні за формою еубактерії. Вони є грамнегативними облігатними анаеробами хемолітотрофами; мають здатність відновлювати в анаеробних умовах сірку або сульфати до H_2S , використовуючи для цього молекулярний водень і сульфати як кінцевий

акцептор електронів у процесі засвоєння ацетату, лактату, пропіонату, етанолу та інших речовин. Цей процес дістав назву сульфатного дихання. Необхідно також зазначити й те, що деякі бактерії і цієї групи, наприклад *Desulfovibrio desulmricans*, здатні фіксувати молекулярний азот атмосфери.

Група 8. **Анаеробні грамнегативні коки.** До групи віднесено тільки одну родину *Veillonellaceae*, представники якої мають вигляд моно-, дипло- і стрептококів, а також скупчень. Вони не утворюють спор, анаероби, хемоорганогетеротрофи. Це паразити теплокровних тварин. Найчастіше їх можна знайти у травному каналі людини, жуйних тварин, свиней, гризунів та ін. їх також можна знайти у ротовій порожнині і дихальних шляхах людини і тварин. Серед найбільш поширених бактерій родини *Veillonellaceae* є *Veillonella parvula* і *Megasphaera elsdenii* і *A. fermentas*.

Група 9. **Рикетсії і хламідії.** Група об'єднує два порядки – *Rickettsiales* і *Chlamydiales*.

Рикетсії – obligatні внутрішньоклітинні паразити членистоногих: вошей, бліх і кліщів. Вони мають кулясту, паличкоподібну, бацилярну і міцелярну форми. У рикетсій виявлено зовнішню і внутрішню оболонки, нуклеоїд, рибосомальні та вакуолеподібні структури. Вони є грамнегативними неспороносними нерухомими організмами, розмножуються бінарним поділом у живих клітинах господаря (рис. 26).

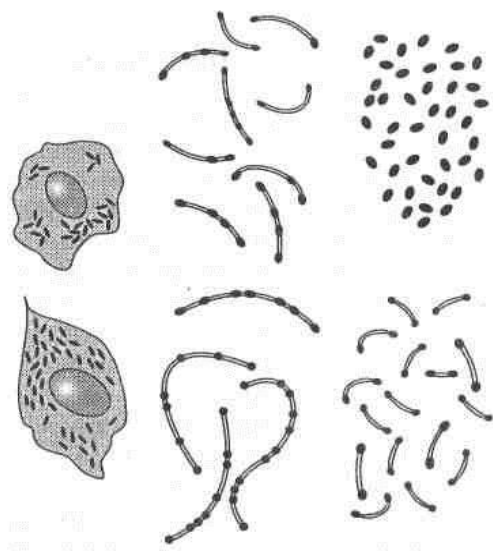


Рис. 26. Морфологія рикетсій
(за Здоровським П. Ф., 1956)

Розрізняють 2 стадії розвитку рикетсій: вегетативну та спокою. У вегетативній стадії рикетсії мають паличкоподібну форму, активно розмножуються, рухливі. У стадії спокою мають сферичну форму, не розмножуються, нерухливі.

Рикетсії культивуються на спеціальних середовищах, які містять живі тканини, подібні до курячих ембріонів або культури клітин. Вони мають цитохромну систему і запасують енергію, яка виділяється у процесі дихання у вигляді АТФ. Залежно від специфічності існування в організмі господаря, порядок рикетсій поділяють на три родини: *Rickettsiaceae*, *Anaplasmataceae*, *Bartonellaceae*.

Більшість рикетсій належить до непатогенних видів. Патогенні рикетсії з родини *Rickettsiaceae* поділені на три роди: *Rickettsia*, *Coxiella*, *Rochalimae*, вони уражають різні види тварин і людину. Захворювання, що спричиняються рикетсіями, дістали назву рикетсіозів. Збудник висипного тифу у людини – *Rickettsia prowazekii* – було відкрито 1909 р. американським вченим Г. Ріккетсом, а в 1916 р. – бразильським вченим Роха-Лімою, який назвав його на честь Г. Ріккетса і С. Провачека, які загинули під час вивчення збудників висипного тифу.

Порядок *Chlamydiales* охоплює одну родину, до якої належать нерухомі кокоподібні облигатні внутрішньоклітинні паразити людини і тварин з характерним циклом розвитку.

Хламідії – грамнегативні, дрібні до 0,3 мкм паразити з обмеженим енергетичним метаболізмом. Вони не можуть синтезувати сполуки типу АТФ, а тому їх ще називають «енергетичними паразитами». Розрізняють стадії розвитку хламідій: стадія елементарних (інфекційна форма), ініціальних (вегетативна форма, неінфекційна) та проміжних тілець. Цикл розвитку 36–72 год.

Викликають низку захворювань: хламідіози, трахому і запалення дихальних органів у людини, орнітоз у птахів (*Chlamydia trachomatis*).

Група 10. **Ендосимбіонти.** Прокаріоти цієї групи ще дуже мало вивчені. Ендосимбіонти пристосовані до життя в клітинах господаря. Переважна більшість їх не може розвиватися *in vitro*. За типом господаря, в якому вони живуть, їх поділяють на симбіонтів найпростіших, комах, грибів і безхребетних. їхній вплив на господаря різноманітний: перші є корисними, другі – необхідними для господаря, а треті – продукують речовини, які беруть участь в обміні речовин організму господаря. Крім бактерій, симбіонтами можуть бути гриби, водорості й найпростіші. Існують також ендосимбіонти, які утворюють токсини або сприяють утворенню їх організмом господаря.

Нині відомо п'ять родів бактерій – ендосимбіонтів найпростіших і один рід ендосимбіонтів комах. Деяким з них присвоєні бінарні назви, але більшість з них досі ще не мають цих назв. Є відомості про те, що бактерії *Halospora undulata* включаються в ядро, а *Tectibacter vulgaris* – у клітинну стінку інфузорій парамецій. Бактерії *Caedobacter taeniespiralis* утворюють у парамецій включення білкової природи, так звані R-тільца, які роблять цих інфузорій «кілерами» (вбивцями) інших парамецій, вільних від ендосимбіонтів.

Група 11. **Грампозитивні коки.** Група об'єднує родини: *Micrococcaceae*, *Deinococcaceae* і *Peptococcaceae* та 15 родів, представники яких відрізняються між собою як філогенетично, так і фенотипічно. Серед них є облигатні аероби, облигатні і факультативні анаероби, хемоорганогетеротрофи, рухливі і нерухомі форми.

Бактерії родини *Micrococcaceae* діляться в різних площинах і утворюють скупчення правильної і неправильної форм. Переважна більшість з них –

сапрофіти. Тільки серед представників родів *Staphylococcus* і *Peptostreptococcus* є патогенні види, наприклад *Staphylococcus aureus*, які спричиняють нагнійні процеси.

Прокаріоти з родини *Deinococcaceae* під час зброджування вуглеводів утворюють такі цінні продукти, як молочна, оцтова, янтарна, мурашина кислоти, спирт, CO₂, H₂ та ін. Вони розповсюджені в ґрунтах, воді, на поверхні рослин, у молочних продуктах, квашених овочах, силосі, шлунково-кишковому тракті людини і тварин.

Група 12. Грампозитивні палички і коки, які утворюють ендоспори. До цієї групи віднесено шість родів, серед представників яких трапляються рухливі і нерухомі, спороносні і неспороносні бактерії, аероби і анаероби, сапрофіти і паразити тощо. Бактерії найчисленніших родів – *Bacillus* і *Clostridium* – виявляють найрізноманітніші властивості, наприклад, бацили здатні синтезувати різні ферменти, які розкладають полісахариди, білки, жири та інші сполуки. Серед бактерій цієї групи є збудники маслянокислого бродіння (*Clostridium butyricum*), продуценти антибіотиків (*Bacillus polymyxa*), амінокислот (*Bacillus megaterium*), токсинів (*Bacillus thuringiensis*), уролітичні бактерії (*Sporosarcina ureae*), фіксатори молекулярного азоту (*Clostridium pasteurianum*) та ін.

Прокаріоти цієї групи дуже широко розповсюджені в природі. Їх можна відшукати в ґрунтах, солоних і прісних водоймах, на поверхні рослин, харчових продуктах, в організмі людини і тварин тощо. Патогенні види цих мікробів викликають важкі інфекційні захворювання людини і тварин, наприклад сибірку (*Bacillus anthracis*), анаеробну газову інфекцію (*Clostridium perfringens*), правець (*Clostridium tetani*), ботулізм (*Clostridium botulinum*).

Група 13. Грампозитивні палички, що не утворюють спор.

Група включає сім родів, які характеризуються деякими спільними морфологічними і фізіологічними ознаками. Найбільш поширеними представниками цієї групи є бактерії з роду *Lactobacillus*, який намічує близько 50 видів. Це переважно молочнокислі бактерії, які спричиняють гомо- і гетероферментативне молочнокисле бродіння. Вони утворюють ланцюжки з 3-5 клітин (стрептобактеріальна форма). Серед них є облігатні аероби, мікроаерофіли і аеротолерантні анаероби, що належать до хемоорганогетеротрофів. Це переважно Сапрофітні організми. Лише окремі види бувають патогенними для людини і тварин.

Група 14. Грампозитивні, неспороносні палички неправильної форми. Група об'єднує різноманітні за морфологією прокаріотні організми. Переважну більшість з них складають грампозитивні палички неправильної форми, які не утворюють ендоспор і є аеробами. Поряд з цим до цієї групи належать також бактерії, що мають форму коків і неправильних паличок, які забарвлюються за Грамом негативно і належать до облігатних анаеробів.

Коринеморфні бактерії, які входять до цієї групи, представлені родами *Corynebacterium*, *Arthrobacter* та ін. До роду *Corynebacterium* належать

бактерії, схильні до морфологічної мінливості. Вони можуть мати форму коротких паличок, коків; утворювати випини (булавоподібні і розгалужені клітини). Це нерухомі, хемоорганогетеротрофні, переважно факультативно анаеробні організми. Серед них є багато фітопатогенних видів, а також збудник дифтерії людини (*Corynebacterium diphtheriae*).

Бактерії, які належать до роду *Arthrobacter*, становлять значну частку ґрунтової мікрофлори. Вони беруть участь у процесах амоніфікації, нітрифікації, фіксації молекулярного азоту тощо. Встановлено, що ці бактерії мають здатність розкладати гербіциди, фунгіциди, ртутьвмісні сполуки, і навіть пластмаси, що має дуже важливе значення в зв'язку з теперішнім екологічним станом природи. Всі види бактерій цього роду належать до облігатно аеробних хемоорганогетеротрофів.

Група 15. **Мікобактерії.** Прокаріоти цієї групи об'єднані в родину *Mycobacteriaceae*, до складу якої входить один рід *Mycobacterium*. Бактерії цієї родини нерухомі грампозитивні аероби, мають форму прямих або злегка зігнутих паличок, які в процесі розвитку перетворюються на коки. Характерною морфологічною ознакою мікобактерій є здатність за певних умов вирощування утворювати розгалужені форми. Вони містять у своєму тілі багато ліпідів, а деякі – восків. Переважна більшість мікобактерій живуть у ґрунті як сапрофіти, але є серед них і патогенні види, які викликають такі важкі інфекційні захворювання, як туберкульоз і лепру (*Mycobacterium tuberculosis*, *M. leprae*).

Група 16. **Нокардіоформи.** У групу об'єднано бактерії з різними морфологічними і фізіолого-біохімічними властивостями. Вони мають добре розвинутий субстратний міцелій і характерний стадійний розвиток клітин. Нокардії є грампозитивними аеробами. В основу поділу родини *Nocardiaceae* на роди покладено такі ознаки, як хімічний склад клітинної оболонки та набір ліпідів. Нокардіоформи є продуцентами амінокислот, антибіотиків, вітамінів, ферментів, ліпідів та інших речовин. Нещодавно з'явилися дані про те, що вони можуть розкладати пестициди, руйнувати асфальт і бітуми, очищувати води від нафтових плівок тощо. Є серед них і патогенні види, що спричиняють захворювання людини і тварин – нокардіоз (*Nocardia asteroides*).

Група 17. **Аеробні хемолітотрофні бактерії та близькі до них організми.** Представники цієї групи – прокаріоти, які добувають енергію за рахунок окислення неорганічних сполук азоту, заліза, сірки і молекулярного водню. Залежно від хімічної природи неорганічних сполук, які піддаються окисленню, групу поділено на чотири підгрупи:

- 1) *нітрифікуючі бактерії*, джерелом енергії для яких є процеси окислення амонійного азоту;
- 2) *сіркобактерії* – добувають собі енергію під час окислення сполук сірки;
- 3) *водневі* – добувають енергію при окисленні молекулярного водню;

4) залізобактерії і марганцебактерії мають здатність відкладати поза клітиною оксиди заліза і марганцю.

До першої підгрупи віднесено бактерій родини *Nitrobacteriaceae*, які одержують енергію за рахунок окислення амонійного азоту або нітритів. Нітрифікуючі бактерії є грамнегативними облігатно аеробними хемолітотрофами.

У другу підгрупу об'єднані бактерії, що мають здатність окислювати неорганічні відновлені сполуки сірки. Переважна більшість з них використовують цей процес для добування клітинної енергії (рід *Thiobacillus* та ін.). Сіркобактерії поширені в ґрунтах, водоймах, сірчаних джерелах – там, де утворюється сірководень.

Бактерії третьої підгрупи становлять рід *Hydrogenobacter*. Ці водневі бактерії добувають енергію шляхом окислення молекулярного водню за участі кисню: $\text{H}_2 + 1/2 \text{O}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{O}$. Вони є хемолітоавтотрофами.

Четверта підгрупа включає представників родини *Siderocapsaceae*, які мають здатність відкладати оксиди заліза або марганцю всередині і на поверхні капсул. Це – аеробні, хемолітотрофні і хемоорганотрофні організми. Вони розповсюджені переважно в залізовмісних водах. Цікаво, що серед цих еубактерій є представники, в клітинах яких містяться магнітосоми (*Aquaspirillum magnetotacticum*).

Група 18. **Бактерії, що утворюють бруньки, і (або) стебельцеві бактерії.** Група об'єднує бактерій, які утворюють слизові стебельця, не зв'язані з цитоплазмою клітин, або ниткоподібні вирости – простеки. Бактерії, які належать до роду *Neusikia*, утворюють слизові вирости, не зв'язані з цитоплазмою клітини. Своєрідні стебельця з гідроксиду заліза притаманні бактеріям з роду *Gallionella*. Вони мають вигляд численних тоненьких фібрил, що нагадує спіральну пшвику стрічку. Ці бактерії, найбільш поширеним представником яких є *Gallionella ferruginea*, належать до хемолітоавтотрофів. Вони розповсюджені у водоймах і болотах з високим вмістом заліза. У простекових бактерій родів *Hyphomicrobium*, *Hyphomonas* та інших вимилено, що простеки виконують репродуктивну функцію. На відміну від цього, численні вирости мікроорганізмів з родів *Ancalomicrobium* і *Prosthecomicrobium* до репродукції не мають ніякого відношення. Вони розмножуються бруньками, що утворюються на поверхні клітини.

До цієї групи відносять також прокаріоти з роду *Caulobacter* – стебельцеві бактерії з полярно розташованими джгутиками.

Клітини цих бактерій прикріплюються до субстрату і утворюють відросток у вигляді стебельця, який має таке саме походження і внутрішню структуру, як бактерії *Hyphomicrobium* (рис. 27)

Переважає більшість простекобактерій – облігатні аероби, хемоорганогетеротрофи, а деякі з них є олігокарбофілами.

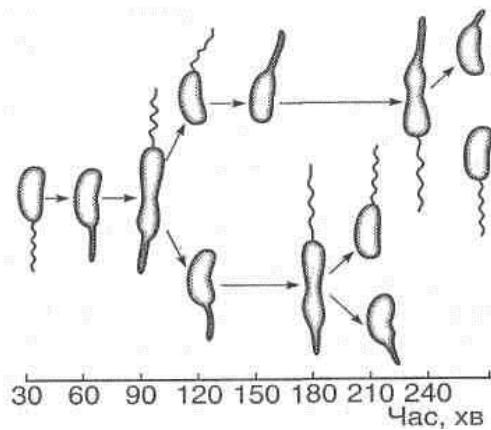


Рис. 27. Стадії життєвого циклу стебельцевих бактерій *Caulobacter* (за Броком, 1970)

Загальною властивістю їх є здатність розвиватися зі збереженням типової морфології тільки в умовах низького вмісту в середовищі органічних речовин.

Група 19. Бактерії, що утворюють слизовий чохол (півху).

До складу цієї групи віднесено бактерії, які мають вигляд довгих ланцюжків, оточених слизовим чохлом або півхою. Це водяні організми, їхні нитки вільно плавають або прикріплені до різних предметів. Півхи бактерій складаються з гетерополісахаридів, інкрустованих оксидами заліза або марганцю (роди *Leptothrix* і *Grenothrix*). Розмножуються клітини всередині чохла поперечним поділом, при цьому поодинокі клітини, котрі виходять з півхи, можуть мати джгутики і бути рухливими або, за відсутності джгутиків, – нерухомими.

Майже всі види цих бактерій – грамнегативні аероби, хемоорганогетеротрофи. Найбільш поширеними серед них є представники родів *Leptothrix* і *Sphaerotilus*. Вони живуть переважно в стічних водах, активному мулі, а також у водах з високим вмістом заліза.

Група 20. Нефотосинтезуючі ковзні бактерії, які не утворюють плодових тіл. Сюди віднесено бактерії з різними морфологічними і фізіологічними властивостями. На еластичних клітинних оболонках утворюється багато слизу. Бактерії здатні без джгутиків пересуватись за допомогою ковзання по твердій поверхні. Група складається з трьох порядків: *Cytophagales*, *Beggiatoales* і *Lysobacteriales*.

До порядку *Cytophagales* належать грамнегативні паличкоподібні, а також плеоморфні, облігатні або факультативні аероби, хемоорганогетеротрофні бактерії. Вони не утворюють плодових тіл.

Порядок *Beggiatoales* об'єднує нитчасті форми, яким також властивий ковзний спосіб руху. Представники цього порядку (*Beggiatoa alba*, *B. gigantea* та ін.) здатні окислювати сульфіди до сульфатів, а проміжний продукт цього процесу – молекулярну сірку – відкладати всередині клітин. Слід також зазначити й те, що цитофаги здатні утворювати колонії, забарвлені у жовтий, оранжевий або червоний колір, що є важливою ознакою для їх визначення.

Група 21. Ковзні бактерії, що утворюють плодові тіла.

Міксобактерії. Ця група включає порядок *Мухососcales*, до складу якого входять чотири родини: *Archangiaceae*, *Cystobacteriaceae* і *Polyangiaceae*, *Мухососcaceae* (рис. 28).

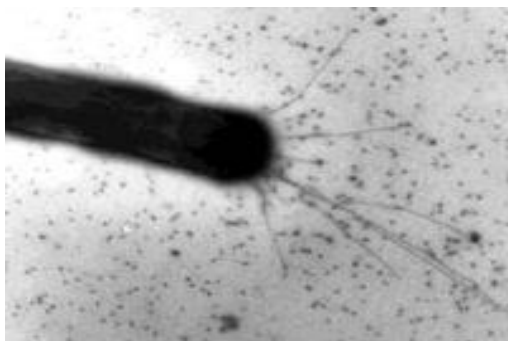


Рис. 28. Ворсинки міксобактерії *Мухососcoccus xanthus*

Міксобактерії – паличкоподібні, грамнегативні, аеробні, хемоорганогетеротрофні організми. Вони відрізняються від інших ковзних бактерій високим вмістом гуаніну і цитозину в ДНК (67–71 моль-%) і характерним циклом розвитку.

Міксобактерії мають еластичні клітинні стінки, утворюють багато слизу і завдяки цьому можуть рухатися по твердому субстрату. Розмножуються поперечним поділом. На певному етапі розвитку утворюють скупчення клітин і слизу у вигляді різної форми плодових тіл (рис. 29) жовтого, рожевого або червоного кольорів.

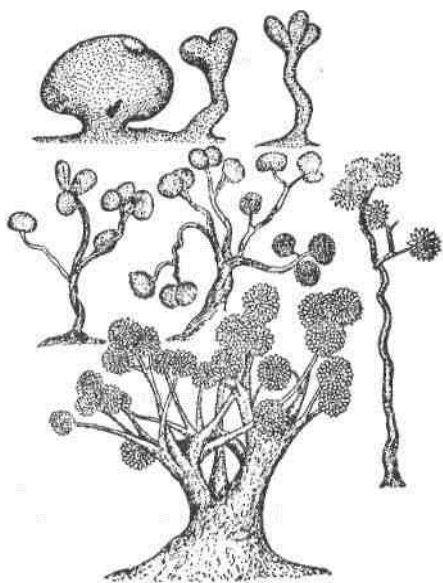


Рис. 29. Різні форми плодових тіл у міксобактерій

З часом клітини міксобактерій у середині плодових тіл переходять у стан спокою і перетворюються на міксоспори та мікроцисти, які є стійкими до висушування. Характерною властивістю цих прокаріотів є здатність утворювати активні протеолітичні ферменти, що розкладають важко розчинні сполуки: клітковину, хітин, білки, нуклеїнові кислоти, ефіри жирних кислот тощо. Міксобактерії широко розповсюджені у ґрунтах, гною, на органічних рештках, корі дерев та інших субстратах.

Група 22. **Архебактерії**. У 9-му виданні визначника бактерій Бергі вперше зроблена спроба класифікувати всі нині відомі архебактерії. Цю групу поділено на п'ять підгруп:

- 1) метаногенні бактерії здатні утворювати метан як кінцевий продукт енергетичного метаболізму. Метаноутворюючі бактерії розповсюджені у болотах, стічних водах, у травному тракті тварин тощо. Найкраще вивченими є представники родів: *Methanobacterium*, *Methanococcus*, *Methanosarcina*;
- 2) сіркобактерії, екстремальні, термофільні, облігатно анаеробні, утворюють сірководень із сульфатів у процесі дисиміляційної сульфат редукції;
- 3) екстремально галофільні архебактерії, які належать до грампозитивних або грамнегативних аеробних хемоорганотрофів. Вони живуть при високих концентраціях NaCl, а деякі види містять бактеріородопсин і можуть використовувати сонячну енергію для синтезу АТФ;
- 4) архебактерії, в яких немає клітинної стінки і відсутній глікопептид муреїн. Цю підгрупу представляють рід *Thermoplasma* і вид *Thermoplasma acidophilum*;
- 5) бактерії, які характеризуються облігатною термофільністю, ацидофільністю або нейтрофільністю, автотрофністю або гетеротрофністю. Серед них є аероби, а також факультативні та облігатні анаероби. У більшості з цих бактерій метаболізм пов'язаний з молекулярною сіркою. Наприклад, представники порядку *Thermoproteales* у процесі хемолітоавтотрофного росту добувають енергію, здійснюючи реакцію $H_2 + S^0 \rightarrow H_2S$. Їх було виділено з гарячих джерел на схилах вулканів і на дні морів. Це екстремальні термофіли, температурний оптимум для яких становить від 65 до 105 °C.

Архебактерії з порядку *Sulfolobales* (під *Sulfolobus*, *S. acidocaldarius*) виявлені в кислих термальних джерелах, де вони можуть окислювати сірководень до молекулярної сірки і далі до SO_4^{2-} . В анаеробних умовах ці бактерії можуть відновлювати молекулярну сірку до сірководню з використанням H_2 .

Останнім часом висловлюються припущення, що архебактерії дуже рано відокремились від еубактерій і є прямими нащадками тих пробактерій, які використовували неорганічні Н-донори (H_2) і Н-акцептори (CO_2 , сірку), і що вони являють собою одну із трьох ліній еволюції життя (М.В. Гусєв, Л.А. Минева, 1992).

Актиноміцети займають проміжне місце між грибами та бактеріями, легко культивуються на поживному середовищі. Грампозитивні еубактерії, в яких вміст Г+Ц в ДНК більший за 55 моль-% і які виявляють спорідненість на основі даних аналізів 16S р-РНК та гібридизації ДНК, віднесено до актиноміцетів. Це одна з найбільших груп прокаріотів. Вони мають типову для прокаріотів клітинну структуру. Ця група об'єднує різні за морфологією бактерії: від кулястих і паличкоподібних до розгалужених, які мають

здатність утворювати міцелій у повітрі або субстраті. Розмножуються вегетативним шляхом: коілом клітини та спорами, що вони їх утворюють у спорангіях. За формою їх відносять до нитчастих бактерій, які мають розгалужений міцелій. За характерне розгалуження міцелію їх раніше називали променевими грибами (рис. 30).

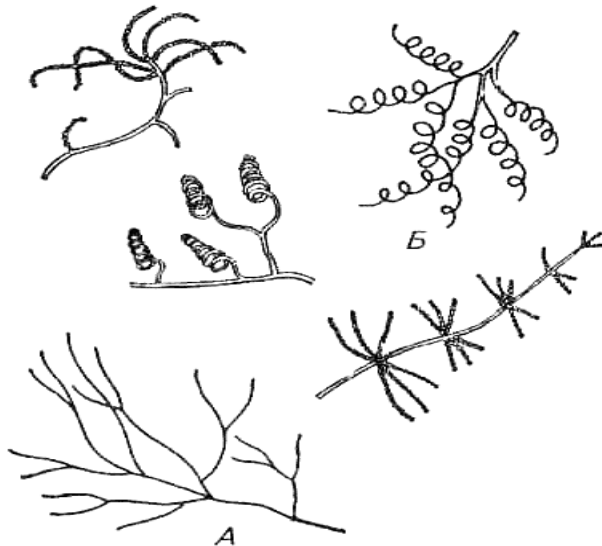


Рис. 30. Актиноміцети
(за Красильниковим М.О., 1974)
А – міцелій, Б - спороносії

Колонії актиноміцетів щільно зростаються з субстратом і часто мають різноманітне забарвлення (пігментовані).

Актиноміцети нерухомі, переважно аероби. Більшість з них сапрофіти, але є й патогенні види. Чимало актиноміцетів є продуцентами речовин, які згубно діють на інші види мікробів. Ці речовини називають антибіотиками (стрептоміцин, мономіцин). Актиноміцети дуже широко розповсюджені у ґрунтах, воді, на органічних рештках, де вони розкладають складні сполуки: клітковину, хітин, лігнін та ін. Характерний запах свіжозораного ґрунту зумовлений переважно наявністю в ньому актиноміцетів, типовим представником яких є *Actinomyces bovis*.

Останніми роками велику увагу в таксономії прокаріотів приділяють відомостям про хімічний склад і структуру окремих клітинних компонентів, зокрема генетичному матеріалу, клітинній оболонці, мембранам та ін. Наприклад, тільки дані результатів аналізів 16S рРНК актиноміцетів, які належать до різних родів, дали змогу поділити їх на сім груп, що майже збігається з поділом актиноміцетів у визначнику бактерій Бергі (1984). Слід зазначити, що при цьому для класифікації цих прокаріотів, поряд із даними аналізу 16S рРНК і нуклеотидного вмісту ДНК, зважали також на морфологічні, хімічні і фізіологічні ознаки.

Група 23. Фототрофні бактерії, що здійснюють безкисневий фотосинтез. Фотосинтезуючі бактерії (клас *Anoxyphotobacteria*) належать до двох порядків: *Rhodospirillales* – пурпурні і *Chlorobiales* – зелені фітобактерії. Вони мають кулясту, паличкоподібну, зігнуту або спіральну форму, спор не утворюють, розмножуються шляхом поділу, грамнегативні. Загальною ознакою є наявність у їхніх системах внутрішньоклітинних мембран

бактеріохлорофілів *a*, *b*, *c* і *d*, а також каротиноїдів: лікопіну, родопіну, спірілоксантину.

Фотосинтез у цих фототрофних бактерій відбувається в анаеробних умовах без виділення кисню. Донорами електронів для них можуть бути відновлені сполуки сірки, O_2 або органічні речовини, а тому вони є фотолітотрофами і фотоорганотрофами. Це переважно водні мікроорганізми. Серед них є види, які містять у своїх клітинах аеросоми (газові вакуолі) і фіксатори молекулярного азоту.

Група 24. **Фототрофні бактерії, що здійснюють кисневий фотосинтез.** Оксигенні фототрофні бактерії належать до класу *Oxyphotobacteria*, який включає два порядки: ціанобактерії (*Cyanobacteriales*) і прохлорофіти (*Prochlorales*). Еубактерії цієї групи містять хлорофіл *a* та інші пігменти і в процесі фотосинтезу виділяють O_2 .

Ціанобактерії (*Cyanobacteria*). Використання сучасних методів дослідження цитології клітин синьозелених водоростей дозволило встановити, що ці організми мають типову прокаріотну будову. Виходячи з цього, Р. Стейнієр запропонував назвати синьозелені водорості ціанобактеріями. Цей термін відображає їхню справжню біологічну природу. Досі вченими-альгологами було описано близько 170 родів і понад 1000 видів синьозелених водоростей. Нині одержано близько 350 чистих штамів ціанобактерій, що дало змогу розпочати роботу зі створення нової систематики цих прокаріотів.

Ціанобактерії становлять велику морфологічно різноманітну групу грамнегативних еубактерій, до складу якої входять одноклітинні, колоніальні та багатоклітинні форми. Для різних видів цієї групи характерною є здатність до ковзного руху. Розмножуються ціанобактерії у різний спосіб: бінарним або множинним поділом, брунькуванням, баеоцистами, гормогоніями, фрагментами трихом тощо. За несприятливих умов деякі з них можуть утворювати спори або акінети.

Згідно з правилами Міжнародного кодексу номенклатури бактерій, ціанобактерії розподілено на п'ять основних таксономічних груп у ранзі порядків, що розрізняються як за морфологічними ознаками, так і за клітинною будовою, генетичним матеріалом і фізіолого-біохімічними властивостями.

Ціанобактерії по морфологічним ознакам розділяють на 5 груп:

- 1) **Хроококкові ціанобактерії** – це одноклітинні палички і коки. Клітини існують у вигляді агрегатів (колоній), в яких вони об'єднані капсулами або слизом. Розмноження відбувається бінарним поділом або брунькуванням.
- 2) **Плеврокапсові ціанобактерії** – це теж одноклітинні форми, але тільки такі, які можуть розмножуватись множинним діленням. При цьому всередині клітин, що діляться, з'являється багато маленьких клітин – *беоцитів* – репродуктивних клітин.

- 3) **Нитчасті ціанобактерії без гетероцист** – це ціанобактерії, що утворюють трихоми – ланцюжки з клітин. Ріст здійснюється інтеркалярно – шляхом поділу клітин всередині трихоми. Трихоми здатні рухатись шляхом ковзання. У ряді випадків при розмноженні відбувається "розлом" трихоми і утворення гормогоніїв; По цій причині нитчасті форми називають *гормогонієвими синє-зеленими водоростями*.
- 4) **Нитчасті ціанобактерії, що діляться в одній площині, з гетероцистами** – це ціанобактерії, в трихомах яких відбувається диференціація клітин з утворенням *гетероцист* – місць фіксації азоту в аеробних умовах. В деяких видів також зустрічаються *акінети* – клітини з потовщеною оболонкою, що знаходяться в стані спокою, і служать для переживання несприятливих умов і розмноження.
- 5) **Нитчасті ціанобактерії, що діляться більш ніж в одній площині, з гетероцистами** – відмінність полягає у поділі.

До порядку *Chlorococcales* і *Pleurocapsales* належать одноклітинні форми (поодинокі клітини або колонії), а до порядків *Oscillatoriales*, *Nostocales* і *Stigoneomatales* – багатоклітинні форми (нитчасті) ціанобактерій. Однією із особливостей генетичного матеріалу ціанобактерій є значні відмінності щодо величини ціанобактеріальної хромосоми. У цих бактерій сформований найбільший геном серед прокаріотів.

Відомо, що ціанобактерії є облигатними фототрофами. Проте у природних умовах вони часто перебувають тривалий час у темряві. За цих умов у них виявлено активний ендогенний метаболізм, енергетичним субстратом якого є глікоген, що відкладався в запас на світлі. Цей полісахарид у пентозофосфатному циклі катаболізується до глюкози. На двох етапах цього шляху водень з НАДФ • Н₂ надходить в ЕТЛ, кінцевим акцептором електронів в якому є кисень. Другим можливим шляхом одержання ціанобактеріями енергії в темряві є гліколіз.

Майже в усіх вивчених ціанобактерій цикл Кребса через відсутність ферменту α -кетоглутаратдегідрогенази «не замкнений». У такому вигляді він функціонує не як шлях, що веде до одержання енергії, а виконує тільки біосинтетичні функції. Слід також зазначити, що ціанобактерії виявляють здатність фіксувати молекулярний азот атмосфери. Здатність їх до фіксації N₂, яка визначається за наявності нітрогеназної активності, залежить насамперед від вмісту в середовищі зв'язаного азоту і O₂. Ціанобактерії *Nostor linkia*, *Spiralina*, *Ocillatoria sp.* та інші можуть бути використані для розробки технології очистки стічних вод спиртово-дріжджових заводів (М.І. Кошель та співавтори, 2001).

В окремий порядок *Prochlorales* виділено еубактерії, які здійснюють фотосинтез з виділенням O₂, подібно до ціанобактерій, але відрізняючись від них складом фотосинтетичних пігментів. У прохлорофітів міститься хлорофіл *b* і відсутні фікобіліпротеїни. Вони мають одноклітинну (кулясту), або багатоклітинну (нитчасту) форми; бувають рухливими і нерухомими, грамнегативні, розмножуються бінарним поділом.

Цікавим є той факт, що серед облігатних анаеробних фототрофних бактерій виявили такі, що містять тільки один бактеріохлорофіл *g*, якого нема в інших фототрофних еубактерій. Ці фототрофи дістали назву геліобактерій.

Група 25. **Мікоплазми** – дрібні бактерії до 0,5 мкм, паразити мембран клітин еукаріотів, здатні до автономного розмноження. Бактерії цієї групи виокремлені у відділ *Tenericutes*, клас *Mollicutes*, порядок *Mycoplasmatales*. До них належать найменші серед відомих нині клітинних організмів. Мікоплазми не мають ригідної клітинної оболонки, а оточені цитоплазматичною мембраною. Відсутність міцної клітинної стінки сприяє їхній пластичності і поліморфності. Мікоплазми грамнегативні, нерухомі; бувають облігатними аеробами і анаеробами. Ці прокаріоти можуть розмножуватися бінарним поділом, відшнуруванням фрагментів клітин (що нагадує брунькування) та іншими способами (рис. 31).

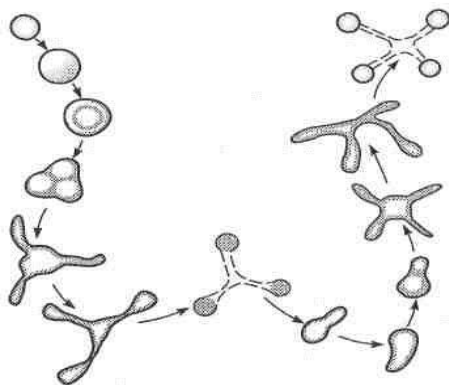


Рис. 31. Схема поділу мікоплазм у рідкому середовищі (за Красильниковим М.О., 1974)

У мікоплазм вдвічі менше генетичного матеріалу, ніж у інших прокаріотів. Його кількість наближається до крайньої межі, що є необхідною для кодування всіх ознак організму клітинного типу. За об'ємом генетичної інформації мікоплазми посідають проміжне місце між кишковою паличкою і Т-фагом.

Порядок *Mycoplasmatales* об'єднує три родини: *Mycoplasmataceae*, *Acholeplasmataceae* і *Spiroplasmataceae*. Представники цих родин на відміну від інших прокаріотів, за винятком L-форм бактерій, є нечутливими до антибіотиків, які діють на клітинну стінку бактерій. Мікоплазми виявляють властивості бактерій і вірусів. Серед них є сапрофіти, паразити і патогенні форми, наприклад, збудник пневмонії людини. Мікоплазми поширені скрізь у ґрунтах, стічних водах, гарячих джерелах, кам'яному вугіллі, в рослинних тканинах тощо. Вони також можуть мати симбіотичні зв'язки (типу паразитизму і коменсалізму) з бактеріями, нижчими грибами, рослинами, тваринами і людиною. На даний час відомі багато фітопатогенних мікоплазм.

4.8. ГЕНЕТИКА БАКТЕРІЙ

Генетика бактерій (від. грец. *genesis* – походження) – це розділ загальної генетики.

Нуклеоїд (бактеріальна хромосома) – місце локалізації генетичного матеріалу у прокаріотних організмів. Нуклеоїд у бактерій складається з

молекули ДНК, замкненої в кільце. Гігантська кільцева молекула ДНК, яка складається із функціонально неоднорідних генетичних детермінант генів, дістала назву бактеріальної хромосоми (рис. 32).



Рис. 32. Бактеріальна клітина, в якій містяться нуклеоїд (хромосомна ДНК) і плазміда (плазмідна ДНК)

Довжина кільця може сягати 1,0–1,4 мм. Воно міститься в нуклеарній ділянці клітини. Генетичний апарат у бактерій являє собою одну хромосому, яка є репліконом.

У бактеріальній клітині може бути кілька копій бактеріальної хромосоми. Бактерії, як і всі прокаріоти, належать до гаплоїдних організмів, тобто генетичний матеріал у них представлений одним набором генів.

Гени прокаріотної клітини складаються із безперервно кодуючої послідовності нуклеотидів, тобто прокаріотам властиве тісне зчеплення генів. Хромосоми бактерій володіють однією групою зчеплення генів. Інформація в генах записана однаковим генетичним кодом для всіх прокаріотів, і принципи її реалізації також однакові у всіх організмів.

У структурі гена запрограмовані два основні етапи його вираження (експресії) – транскрипція і трансляція. Гени бактерій складаються із промотора, білок-кодуючої ділянки і термінатора транскрипції.

У багатьох видів бактерій є ще один тип генетичних елементів, що існують у клітині автономно, тобто поза хромосомами, це *плазмід*и, які є типовими репліконами (Пехов О.П., 1979). Як і всі реплікони вони мають здатність до саморегуляції незалежно від механізмів, які регулюють розмноження бактеріальної хромосоми. Вважається, що генетична інформація, яка міститься у плазмідах та інших позахромосомних елементах (помірних фагах, транспозомах, IS-елементах), не є обов'язковою для життєдіяльності бактерій. Проте ці елементи розширяють можливості існування бактеріального виду.

Плазміди можуть існувати в клітині не тільки в автономному, а й в інтегрованому (об'єднаному) стані з бактеріальною хромосомою (подібно до хромосомних генів). У цьому разі їх називають *епісомами*. До останніх належать F-фактор, помірні фаги λ , P22, P2 та ін. У хімічному відношенні

плазмід являють собою лінійні або кільцеві ковалентно замкнені молекули ДНК, які містять від 1500 до 40 000 пар нуклеотидів. Кількість плазмідної ДНК у клітині не перевищує кілька відсотків від вмісту ДНК у бактеріальній хромосомі, а число плазмід коливається від однієї до чотирьох десятків.

Головними властивостями плазмід є їхня здатність до автономної реплікації і трансмісивність (здатність до самопередавання).

Переважає більшість плазмід складається із трьох груп генів:

- ділянки ДНК, яка відповідає за автономну реплікацію плазмід в клітині;
- генів, що забезпечують можливість перенесення плазмід із однієї клітини в іншу;
- генів, котрі визначають корисні властивості для клітини-господаря.

Детальне вивчення молекулярної природи плазмід та їхніх функцій в бактеріальній клітині дозволило успішно використовувати їх у генній інженерії.

Первинним генетичним матеріалом, з якого безпосередньо побудовані хромосоми і гени, а також бактеріальні плазмід і мігруючі елементи (транспозони, IS-елементи), є ДНК. Вторинним генетичним матеріалом є РНК. Перед поділом клітини ДНК її геном реплікується і до кожного ланцюга добудовується комплементарний ланцюг. Обидві нові подвійні спіралі ДНК складаються з однієї початкової і однієї заново синтезованої нитки. Таке подвоєння ДНК дозволяє зберігати генетичну інформацію клітини. Для реалізації цієї генетичної інформації ДНК спочатку транскрибується в молекули м-РНК, які взаємодіють із рибосомами. В останніх інформація з послідовності нуклеотидів переводиться в послідовність амінокислот за такою спрощеною схемою:

ДНК → транскрипція → м-РНК → трансляція → білок

Виявлення у прокаріотів спільних із вищими організмами закономірностей спадковості і мінливості, тобто принципова схожість у будові та функціях їхніх геномів, дає змогу розглядати результати, які одержують на бактеріях, як загальнобіологічні. У наш час створено генетичні карти геномів жита, пшениці та інших рослин, а в 2000 р. багаторічна праця американських, англійських, японських та інших учених увінчалася одним із найвидатніших відкриттів – розшифруванням геному людини: на її генетичній карті нарахували тридцять тисяч генів.

4.9. МІНЛИВІСТЬ ГЕНЕТИЧНОГО МАТЕРІАЛУ ПРОКАРІОТІВ

В середині минулого століття поширеною була теорія про необмежену мінливість бактерій теорії *плеоморфізму*, сформульована **К. Негелі**. З її позицій пояснювалось існування величезної кількості різноманітних форм бактерій у природі. Однак після того, як **Р. Кох** розробив *метод одержання чистих культур*, було експериментально доведено, що вид у бактерій – це реальність і що кожному видові властиві певна форма і сукупність відповідних фізіолого-біохімічних ознак. Уявлення про надзвичайну простоту переходів між родами і видами прокаріотів виявились невірними.

Численні дослідження бактерій, проведені в першій половині ХХ ст., показали, що популяція одного виду за тривалого культивування або вирощування в різних умовах піддається помітним змінам. Однак механізм, який лежить в основі цієї мінливості, був не відомим. Вияснення цієї важливої проблеми пов'язане з успіхами, досягнутими у вивченні будови і функціонування генетичного апарату бактерій останніми роками.

У бактеріальній хромосомі (нуклеоїді) всі гени розміщено в лінійній послідовності.

Модифікація – фенотипові відмінності між прокаріотами, що є однаковими за генотипом. Подібні за генотипом мікроорганізми можуть істотно відрізнятися за фенотипом.

Зміни, що їх спостерігають у прокаріотів, можна поділити на два типи:

1) перший тип мінливості **адаптивний** – **не спадкова мінливість**, а явище – **адаптація**, спостерігається тільки під час дії чинника (зміни зовнішніх умов, які спричиняють зміну фенотипу) і виявляються у більшості особин у популяції які мають пристосувальний характер.

Наприклад, деякі ціанобактерії здатні фіксувати молекулярний азот атмосфери. Якщо такі бактерії вирощувати в середовищах, де є багато доступного азоту, то здатність фіксувати молекулярний азот у них пригнічується, оскільки бактерії пристосовуються до використання субстратного азоту. Коли ці самі бактерії знову перенести у безазотне поживне середовище, то в них відновлюється процес фіксації атмосферного азоту. А обробка фенолом бактерій із джгутиками перешкоджає розвитку джгутиків у цих організмів. Однак, у оброблених фенолом безджгутикових бактерій потомство, що вирощується на середовищі без фенолу, утворюються нормальні джгутики. Після усунення факторів, що спричинили це перетворення, настає реверсія (від лат. *reversio* – повернення) нестабільних форм у вихідну форму.

Адаптивні модифікації, як правило, існують до тих пір, поки діє специфічний фактор зовнішнього середовища, що їх викликав. Вони не передаються нащадкам і не успадковуються ними.

2) другий тип мінливості **спадковий** – зміни ознак, які спочатку виникають як рідкісні події в популяції особин (з частотою 1 на 10^4 - 10^{11} клітин). Якщо завдяки змінам прокаріотні клітини набувають переваги над незміненими клітинами (швидше ростуть, більш життєздатні тощо), то клітини, що змінилися, поступово нагромаджуються в популяції, а згодом повністю заміщують вихідні форми. Ґрунтовне вивчення змін другого типу показало, що вони виникають випадково, тобто є неадекватними до змін зовнішнього середовища, і що ці зміни передаються з покоління в покоління під час розмноження бактерій.

Модифікація (адаптація) є мінливістю, яка відбувається на рівні фенотипу і не зачіплює генотипу клітини. Хоч добре відомо, що всі ознаки клітини визначаються її генотипом, але в певних умовах вона використовує не весь свій геном, якого в ній є набагато більше, ніж необхідно клітині для

існування у конкретних умовах. Модифікаційна мінливість є результатом пластичності клітинного метаболізму, який спричинює фенотипове виявлення в конкретних умовах генів, які до цього «мовчали».

Незважаючи на те, що модифікаційна мінливість не є спадковою, вона все ж таки робить певний внесок у процес еволюції. Адаптивні модифікації розширюють можливість організму до виживання і розмноження в ширшому діапазоні довкілля.

Мутація (від лат. *mutatio* – зміна) – раптові зміни в генетичному апараті клітини, що приводять до появи нових ознак і властивостей, які передаються наступним поколінням.

Спонтанні мутації виникають у нормальних умовах самовільно і мають випадковий характер як у часі, так і просторі.

Індуковані мутації виникають після дії на прокаріотні клітини фізичних і хімічних чинників; їх можна штучно викликати і вони піддаються контролю. Чинники (ультрафіолет, радіація, температура, хімічні речовини тощо), які спричиняють мутації, називають *мутагенами*. Індукувати мутації можуть також і мігруючі елементи. Вперше індуковані мутанти дріжджів було одержано Г.А. Надсоном і Г.С Філіповим у 1925 р. Мутації виникають з частотою 10^{-4} – 10^{-10} за одну генерацію.

За кількістю мутуючих генів і характером змін, які відбуваються в структурі ДНК, серед мутацій розрізняють:

- 1) генні;
- 2) хромосомні.

Генні або точкові мутації відбуваються лише в одному гені, тобто при генних мутаціях хімічні зміни стосуються тільки одного нуклеотиду.

Хромосомні мутації поширюються на кілька генів. Вони пов'язані зі значними перебудовами в окремих фрагментах ДНК. Ці мутації виявляються в результаті випадання тієї чи іншої кількості нуклеотидів, і їх називають *делеціями*.

Інверсій – мутації, що супроводжуються повертанням ділянки ДНК на 180° .

Дуплікація – мутації, що супроводжуються повторенням будь-якого фрагменту ДНК.

Мутації можна розглядати по окремих групах.

За зміною ознак розрізняють мутації:

- морфологічні;
- фізіологічні;
- біохімічні.

Мутації стійкості до антибіотиків, лікарських препаратів, токсикантів пов'язані зі здатністю бактерій синтезувати ферменти, які здійснюють інактивацію цих речовин.

За напрямом зміни ознаки мутації:

- прямі;
- зворотні.

Прямі мутації – це зміни в генах бактерій дикого типу (наприклад поява ауксотрофних мутантів із прототрофів).

Зворотні мутації – це повернення від мутантного типу до дикого, наприклад реверсія (повернення) від ауксотрофності до прототрофності.

Прямі мутації – це зворотні мутації, які приводять до відновлення фенотипу і генотипу.

Супресорні мутації – це зворотні мутації, які відновлюють лише фенотип, а генотип лишається мутованим. При цьому відбувається вторинна пряма мутація в іншому гені, яка пригнічує виявлення першої.

Протягом еволюції у прокаріотів виробились способи захисту генетичного матеріалу від пошкодження різними мутагенами (радіація, хімічні речовини тощо).

Репарація (відновлення) пошкоджених ділянок ДНК у прокаріотів, які були пошкоджені під час мутаційних процесів. Отже, в клітинах існують ферментні системи, що здатні усувати пошкоджені ділянки ДНК.

Особливою формою мінливості прокаріотів, в основі якої також лежать мутації є дисоціація.

ДИСОЦІАЦІЯ – розщеплення однорідної популяції бактерій за культуральними властивостями на типи, які відрізняються від вихідного зовнішнім виглядом і структурою колоній, а також стійкими змінами деяких фізіолого-біохімічних властивостей тощо. Найчастіше за дисоціації спостерігаються зміни форми і структури колоній на твердих поживних середовищах (S-форма – гладкий тип колоній, R-форма – шорсткий тип колоній).

Передача генетичної інформації у бактеріальних клітин відбувається не тільки по вертикалі (від материнської клітини до дочірньої), а й по горизонталі (від клітини до клітини), тобто від клітини-донора до клітини-реципієнта. Ці форми передачі спадковості називають генетичними рекомбінаціями.

ГЕНЕТИЧНА РЕКОМБІНАЦІЯ У ПРОКАРІОТ (від лат. *re* – префікс, що вказує на повторення або зворотну дію, і *combinatio* – сполучення) – це обмін генетичним матеріалом між привнесеною ДНК і хромосомою клітини-реципієнта. Іншими словами, це процес перенесення частини генетичного матеріалу із клітини-донора у клітину-реципієнт, при цьому відбувається рекомбінація генів і утворюється рекомбінантна хромосома. Як правило, реципієнтна клітина одержує тільки фрагмент хромосоми донора, а тому вона стає лише частково диплоїдною (або *меризиготою*). Така часткова передача генетичного матеріалу дістала назву *мероміксису*.

Генетичні рекомбінації є невичерпним джерелом мінливості, оскільки в природних умовах прокаріоти перебувають у складі різних асоціацій – біоценозів і паразитоценозів, що створює сприятливі умови для обміну генами. Процес генетичної рекомбінації у бактерій належить до так званих парасексуальних процесів.

У прокаріот є три типи рекомбінацій:

- трансформація;
- кон'югація;
- трансдукція.

ТРАНСФОРМАЦІЯ (від лат. *transformatio* – перетворення) – передача генетичного матеріалу від донора до реципієнта за допомогою цільної ізольованої ДНК, виділеної з клітини донора.

Трансформація може бути двох типів:

- спонтанною;
- індукованою.

При індукованій (штучній) трансформації до культури бактерій, що досліджується, додають очищену ДНК іншої культури бактерій, від якої намагаються їй передати генетичні ознаки. Спонтанна трансформація відбувається у природних умовах у разі змішування клітин мікроорганізмів, що генетично відрізняються. ДНК мікробів виділяються у навколишнє середовище у разі лізису клітин або внаслідок активного виділення ДНК життєздатними клітинами-донорами.

Трансформацію вперше описав Ф.Гріффітс у 1928 р. під час дослідження природи вірулентності пневмококів. У його дослідах під час зараження мишей непатогенною, позбавленою капсули культурою пневмококів II типу, разом з убитою нагріванням патогенною культурою пневмококів III типу відбувалася зміна пневмококів II типу; у них почала утворюватися капсула і спостерігалася поява вірулентних властивостей, характерних для пневмококів III типу (рис. 33).

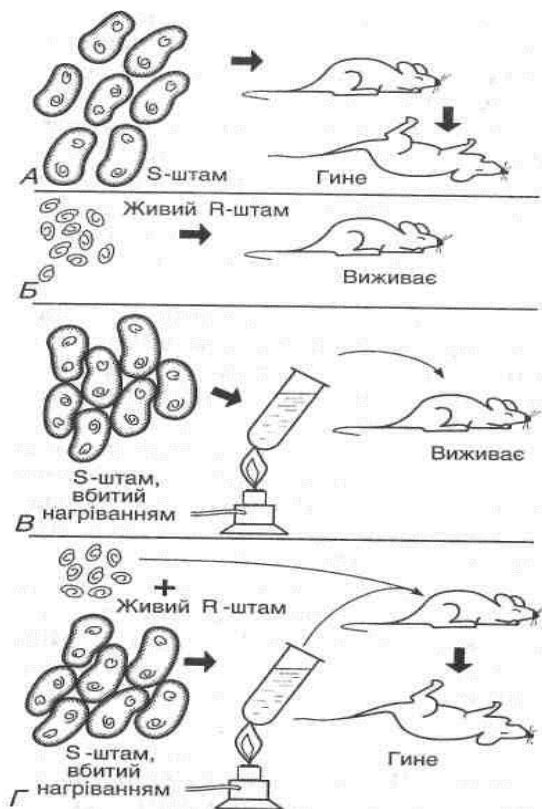


Рис. 33. Схематичне зображення експерименту Ф. Гріффітса, що ілюструє явище трансформації:

А – миша, якій введено патогенну капсульну культуру пневмококів S-штаму, гине;

Б – миша, якій введено непатогенну культуру пневмококів раси R-штаму, що не утворює капсул, виживає;

В – миша, якій зроблено ін'єкцію культури пневмококів S-штаму, вбиту нагріванням, також виживає;

Г – миша, якій введено суміш живої культури пневмококів R-штаму, вбитої під час нагрівання, гине; в її крові виявляють живих бактерій S-штаму

Механізм трансформації було розшифровано у 1944 р., коли О. Евері, К. Мак-Леод і М. Мак-Карті встановили хімічну природу трансформуючої речовини пневмококів. Нею виявилася ДНК. Цим визначним відкриттям було встановлено хімічну природу «гена». Саме хімічна характеристика трансформуючого начала була першим прямим доказом, що ДНК є носієм генетичної інформації.

У трансформації можна виділити кілька стадій:

- а) контакт ДНК з і поверхнею клітини;
- б) проникнення ДНК у клітину;
- в) з'єднання донорної ДНК з відповідною ділянкою хромосоми реципієнта.

Трансформація можлива тільки тоді, коли реципієнтна клітина перебуває у стані «компетентності», за якого вона здатна сприймати ДНК донора. Для цього процесу необхідна поява особливого фактора компетентності і спеціального ферменту в оболонці і мембрані реципієнтної клітини, які зумовлюють утворення одониткових розривів у нуклеїді реципієнта. Найчастіше цей період припадає на середину логарифмічної фази росту.

Після проникнення в клітину фрагмента (близько 1%) донорної ДНК одна нитка розпадається, а друга вступає в генетичний обмін з реципієнтною ДНК. Інтеграція закінчується утворенням рекомбінантної хромосоми, в якій донорні і реципієнтні ознаки подекуди виявляються тісно зчепленими. Рекомбінантна ДНК далі реплікується як єдина структура.

Трансформацію встановлено в багатьох (понад 50) видів бактерій, але найкраще вона вивчена у сінної палички, пневмококів і бактерій інфлюєнзи.

Розрізняють різновидності трансформацій у прокаріот:

- *гомотрансформація* – відбувається перенесення генетичної інформації від донора до реципієнта в межах одного виду;
- *гетеротрансформація* – перенесення генетичної інформації від донора до реципієнта від одного виду до іншого.

Відкриття явища трансформації у прокаріотів має велике теоретичне і практичне значення. Воно дало змогу встановити роль нуклеїнових кислот як носіїв спадкової інформації. Тепер ДНК відповідних штамів бактерій використовують для трансформації їх властивостей: вірулентності, стійкості проти антибіотиків, зміни антигенного апарату тощо, а також для встановлення філогенетичної спорідненості донора і реципієнта. Трансформацію використовують і в селекції мікроорганізмів.

КОН'ЮГАЦІЯ – це процес, при якому батьківські клітини, що зблизились, з'єднуються з допомогою *кон'югаційних містків*, через які відбувається обмін генетичним матеріалом між донорою-клітиною та реципієнтною (рис. 34).

Під час кон'югації здійснюється спрямоване перенесення генетичного матеріалу від клітини-донора до клітини-реципієнта. В цьому процесі беруть участь нерівноцінні батьківські клітини, їх нерівноцінність полягає в тому, що, як правило, в клітину реципієнта переноситься тільки частина геному

клітини-донора, в результаті чого утворюється неповна зигота, або *мерозигота*. Вона містить повний геном реципієнта і частину генома донорної клітини, а тому кон'югацію бактерій не можна ототожнювати зі статевим процесом.

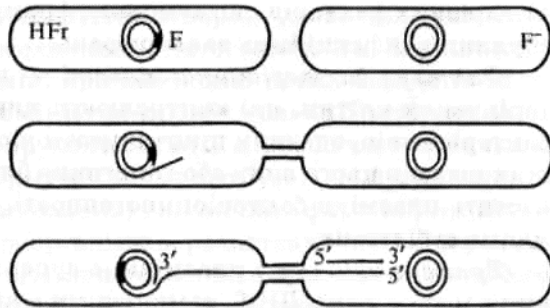


Рис. 34. Схема перенесення ДНК під час кон'югації

Реципієнтна клітина F^- . Кон'югація починається зразу після того, як бактерії вступають у контакт. Невдовзі починається лінійне перенесення генетичного матеріалу. Гени Hfr -донора переносяться у клітину реципієнта.

Статева диференція бактерій зумовлюється статевим фактором, який позначається буквою «F». Він міститься лише в чоловічих клітинах. Фактор F – це генетичний елемент, який відповідає за успадкування чоловічої статі. Він являє собою дволанцюгову ДНК, замкнену в кільце, і зумовлює утворення у бактерій статевих ворсинок (F-пілі), через канальці яких при кон'югації бактерій відбувається перенесення генетичного матеріалу.

Клітини, які виконують під час кон'югації функцію донора, позначаються F^+ , а клітини, що відіграють роль реципієнтів – F^- . Схрещування клітин $F^+ \times F^-$ супроводжується плодючістю, а клітин $F^- \times F^-$ – безплідністю. За кон'югації бактерій фактор F може переходити в реципієнтну клітину F^+ і в цьому випадку вона перетворюється з жіночої на чоловічу.

Поряд із F^+ – клітинами, в яких F-фактор перебуває в ізолюваному стані, виявлено клітини-донори, що забезпечують високу частоту рекомбінації Hfr . У Hfr - донорних клітинах F-фактор перебуває в інтегрованому стані в певних ділянках хромосоми. Саме перетворення F^+ – клітини $\leftrightarrow$ Hfr -клітини пов'язане з переходом статевого фактора із автономного в інтегрований стан і навпаки.

У процесі кон'югації в клітині Hfr відбувається реплікація ДНК, при цьому одна із реплікуючих ниток переноситься через кон'югаційний місточок у клітину – реципієнт F^- , а друга залишається в донорній клітині Hfr . Далі кожна із цих ниток добудовується комплементарною ниткою.

Між перенесеним із клітини Hfr фрагментом хромосоми і гомологічною ділянкою хромосоми клітини F^- відбувається генетичний обмін. Отже, фрагмент донорної ДНК вбудовується в ДНК реципієнта, а відповідний фрагмент реципієнтної ДНК видаляється з неї.

При кон'югації можна виділити, за послідовністю проходження, такі стадії:

а) випадкове зіткнення донорних і реципієнт-них клітин під час змішування їхніх штамів;

- б) зумовлене дією фактора F з'єднання кон'югуючих пар клітин;
- в) перенесення генетичного матеріалу;
- г) утворення рекомбінантної хромосоми;
- д) реплікація рекомбінантної хромосоми.

Кон'югація може відбуватися не тільки між штамми одного виду, а й між представниками різних видів і родів, що приводить до утворення так званих міжвидових і міжродових рекомбінантів. Кон'югація є одним із поширених способів передачі генетичної інформації у прокаріотів. З допомогою кон'югації проводять картування хромосом бактерій.

ТРАНСДУКЦІЄЮ (від лат. *transductio* – переміщення) – це процес перенесення ДНК (хромосоми) від клітини-донора до клітини-реципієнта за допомогою помірною *бактеріофага*. Цей процес супроводжується зміною генотипу реципієнтної клітини за одержання нею фрагмента генома донорної бактерії. Трансдукцію виявлено у дизентерійних бактерій, сальмонел, холерного вібріона, стафілококів, сінної палички та в інших бактерій. Відкрили цей процес у 1952 р. Н. Ціндер і Дж. Ледерберг під час дослідження сальмонел.

Розрізняють три види трансдукції:

- 1) неспецифічну (загальну);
- 2) специфічну (локалізовану);
- 3) абортівну.

Загальна трансдукція (генералізована, неспецифічна) характеризується тим, що за нею можливе перенесення будь-якого гена або водночас кількох генів, які містяться в різних ділянках бактеріальної хромосоми. Перенесений фагом фрагмент ДНК-донора включається в гомологічну ділянку хромосоми реципієнта шляхом рекомбінації. Трансдукція будь-якого маркера не залежить від трансдукції інших за відсутності тісного зчеплення між ними. Цей тип трансдукції було докладно вивчено на системі *Salmonella typhimurium* – фаг P22. Останній переносив у реципієнтні клітини гени, які контролюють вірулентність, утворення джгутиків, ферментацію вуглеводів, стійкість до антибіотиків тощо.

Специфічна трансдукція характеризується передаванням від донора до реципієнта строго визначених генів. Утворення трансдукуючого фага відбувається в результаті з'єднання його ДНК із строго визначеними бактеріальними генами, розміщеними в клітині-донора.

Спеціалізовану (специфічну) трансдукцію *E. coli* фагом λ вперше було виявлено і описано в 1956 р. Було показано, що фаг λ має здатність переносити бактеріальні гени, які містяться на бактеріальній хромосомі *E. coli* біля місця прикріплення фага (ген gal^+). Гени, що містяться в інших ділянках хромосоми, фагом λ не трансдукуються. Механізм цієї трансдукції такий: помірний фаг λ або ϕ 80 після попадання в нелізогенну бактерію інтегрується у певному місці бактеріальної хромосоми і переходить у стан профага. В цьому стані він може перебувати тривалий час, і, як складова частина бактеріального генома, синхронно реплікується з бактеріальною

хромосомою. Однак за індукції профаг перетворюється в клітині на вегетативний фаг, тобто вищеплюється зі складу бактеріальної хромосоми і набуває автономного стану. Під час вищеплювання фаг захоплює фрагмент бактеріальної ДНК, який розташований біля нього в хромосомі.

Цей тип трансдукції здійснюється дефективними помірними фагами, у яких частина геному замінена на фрагмент бактеріальної ДНК, що завжди ковалентно зв'язаний з фрагментом фагової ДНК. Такі помірні фаги втрачають частину життєво важливих генів і здатність до лізису щодо трансдукованих бактеріальних клітин.

Абортивна трансдукція характеризується тим, що перенесений бактеріофагом фрагмент хромосоми клітини-донора не включається в хромосому клітини-реципієнта, а розміщується (локалізується) в цитоплазмі реципієнта автономно і в такому вигляді може функціонувати. Тут він транскрибується, але не реплікується, а це приводить до того, що при поділі клітини цей фрагмент залишається лише в одній із дочірніх клітин.

Трансдукція є досить поширеним механізмом рекомбінації у бактерій, її використовують в гібридологічному аналізі ознак мікроорганізмів, при створенні генетичних карт тощо.

Фагова, або лізогенна конверсія – процес набуття нових властивостей бактеріями у процесі літичної інфекції під впливом фага. Конверсія відрізняється від трансдукції тим, що фаг вносить у клітину ген іншої клітини. Прикладом конверсії є утворення дифтерійного токсину у *C. diphtheriae* тільки за наявності у клітинах специфічного фага. Фагова конверсія є одним із видів мінливості, завдяки якому клітина може набувати нових спадкових ознак.

4.10. ПОШИРЕННЯ У ПРИРОДІ

Бактерії поширені скрізь, особливо в ґрунті. На поверхні частинок ґрунту утворюють невеликі колонії. Кількість бактерій у ґрунті, воді, повітрі непостійна, коливається. Кількість бактерій залежить від різних факторів (клімату, пори року та інших).

У воду основна маса бактерій потрапляє з ґрунту. Найменше бактерій в артезіанських колодязях і джерелах. Найбільша кількість бактерій зосереджена у верхніх шарах водойм, ближче до берега. Бактерії можуть довго зберігатися у воді. При збільшенні глибин та віддаленні від берега кількість бактерій зменшується. Велика кількість бактерій, особливо їх спор (близько 75%), у придонному мулі, особливо у верхніх шарах, де вони можуть утворювати плівку. Бактерії сприяють біологічному очищенню води (руйнують різні рештки).

Найменша чисельність бактерій у повітрі, ніж у ґрунті та воді. Більшість бактерій гинуть від ультрафіолетових променів. Стійкіші до ультрафіолетових променів забарвлені бактерії та спори. Можуть здійснюватися у повітря разом із пилом і знаходитись там тривалий час, а потім осідати на

поверхні. Багато бактерій у забрудненому повітрі. Чисте повітря над лісами, горами, сніговими покривами.

4.11. РОЛЬ БАКТЕРІЙ У ПРИРОДІ І ГОСПОДАРСТВІ

Більшість бактерій – сапрофіти, тому, в природі їх слід розглядати як організм, що відіграють важливу роль у процесах гниття та різних типах бродіння, при розкладанні (мінералізації) в екосистемах мертвих органічних матеріалів. І тим самим бактерії беруть безпосередню участь в кругообігу речовин та енергії, і є санітарними навколишнього середовища. Бактерії здійснюють хімічні перетворення (хемосинтез), які недоступні ні рослинам, ні тваринам. Життя на землі було б неможливе без діяльності бактерій та інших мікроорганізмів. Від діяльності бактерій залежать процеси ґрунотворення, утворення перегнійних речовин в ґрунті, симбіотичні процеси (бульбочкові бактерії), несимбіотичні. Бактерії можуть вступати до мутуалістичних відносин з організмом господаря, як кишкова паличка, що мешкає в товстому кишечнику людини або бактерії в рубці жуйних тварин.

Бактерії мають велике значення у кругообігу вуглецю, кисню, водню, азоту, фосфору, сірки, кальцію та інших елементів. Особливо велике значення мають бактерії, що розкладають целюлозу й пектинові речовини, які є основним джерелом вуглецю для життєдіяльності мікроорганізмів ґрунту.

Сульфатредукуючі бактерії беруть участь в утворенні нафти і сірководню в лікувальних грязях, ґрунтах і морях. Так, насичений сірководнем шар води в Чорному морі є результатом життєдіяльності сульфатредукуючих бактерій. Діяльність цих бактерій у ґрунтах призводить до утворення соди і содового засолювання ґрунтів. Сульфатредукуючі бактерії переводять поживні речовини в ґрунтах рисових плантацій у форму, доступну для коренів цієї культури. Ці бактерії можуть спричинювати корозію металевих підземних і підводних споруд.

Завдяки життєдіяльності бактерій ґрунт звільняється від багатьох шкідливих продуктів і насичується цінними поживними речовинами. Бактеріальні препарати успішно використовують для боротьби з багатьма видами комах і шкідників (кукурудзяним метеликом та ін.).

Багато видів бактерій використовують у різних галузях промисловості зокрема, харчовій: молочнокисле (одержання кисломолочних продуктів, квашення овочів, силосування кормів, випікання хліба), пропіоновокисле (у молочносироварному виробництві), при добуванні ацетону, етилового й бутилового спиртів, оцтової кислоти, ферментів, гормонів, вітамінів, антибіотиків, білково-вітамінних препаратів тощо. За допомогою бактерій отримують лікарські препарати, деякі хімічні речовини.

Завдяки успіхам генної інженерії нині з'явилась можливість широко використовувати кишкову паличку для вироблення інсуліну, інтерферону, а водневі бактерії – для одержання кормового й харчового білків. Без бактерій неможливі процеси дублення шкіри, сушіння листків тютюну, виготовлення

шовку, каучуку, оброблення какао, кави, мочіння конопель, льону та інших лубоволокнистих рослин, квашення капусти, очищення води, вилужування металів тощо.

Хвороботворні бактерії і боротьба з ними. Деякі види бактерій спричиняють різні інфекційні хвороби людини й тварин. Під час кожної інфекційної хвороби оздоровчі заходи проводять диференційовано. Якщо в боротьбі з дифтерією та іншими хворобами дихальних шляхів вирішальну роль відіграло щеплення, то при туберкульозі – лікування спеціальними препаратами в поєднанні з гігієнічним режимом і створення спеціалізованих лікарень, диспансерів і санаторіїв. Боротьба з кишковими інфекціями (бактеріальна дизентерія, сальмонельози тощо) полягає в лікуванні хворих, охороні навколишнього середовища від забруднення збудниками хвороб та підвищення санітарної культури населення. У разі кров'яних інфекційних хвороб (висипний і поворотний тифи та ін.) оздоровчі заходи спрямовані на виявлення й лікування хворих людей і тварин та знищення переносників.

Багато видів бактерій є причиною захворювань рослин, їх називають фітопатогенними (від гр. «*phyton*» – рослина і «*patogenos*» – той, що породжує хворобу). Захворювання ж називають *бактеріозом*. Наприклад, збудники різної гнилі, плямистості листків, стебел і плодів, бактеріальний рак та ін.

Питання для самоконтролю

1. Яку будову мають бактерії? Як вони живляться?
2. Які морфологічні особливості бактерій?
3. Який хімічний склад мають бактерії?
4. Як розмножуються бактерії?
5. Чим відрізняються Грам позитивні та Грим негативні бактерії?
6. Що таке спори бактерій і яке їхнє значення?
7. Чим відрізняються аеробні бактерії від анаеробних?
8. Чим відрізняються автотрофи та гетеротрофи?
9. Які бактерії належать до фото- і хемотрофних?
10. Особливості класифікація бактерій?
11. Які особливості систематики бактерій?
12. В чому полягають особливості генетики бактерій?
13. Чим характеризується фенотипічні та генетичні зміни у бактерій?
14. Роль бактерій у народному господарстві.

Тести

1. Бактерії відносяться до:
 - а) прокаріоти;
 - б) еукаріоти;
 - в) неклітинна форма життя.
2. Наука, яка вивчає бактерії називається:

- а) альгологія;
 - б) мікологія;
 - в) вірусологія;
 - г) протозоологія;
 - д) бактеріологія.
3. Яких форм бактерій не існує:
- а) звивисті;
 - б) нитчасті;
 - в) прямокутні;
 - г) паличкоподібні;
 - д) кулясті.
4. При забарвленні бактерій за Грамом позитивні мають:
- а) рожеве забарвлення;
 - б) фіолетове забарвлення.
5. Якщо джгутики у бактерій розташовані по всій поверхні, такі бактерії називаються:
- а) монотрихи;
 - б) амфітрихи;
 - в) лофотрихи;
 - г) перетрихи.
6. *Streptococcus lactis* відноситься до:
- а) стафілококів;
 - б) тетракоків;
 - в) монококів;
 - г) стрептококів;
 - д) диплококів;
 - е) сарцин.
7. Фаза розвитку при якій кількість бактерій, яка утворилась відповідає кількості відмерлих клітин:
- а) лаг-фаза;
 - б) експоненціальна фаза;
 - в) стаціонарна фаза;
 - г) фаза відмирання.
8. Утворення спор відбувається у бактерій при:
- а) несприятливих умовах;
 - б) нападі на них;
 - в) надлишку їжі.
9. Органами руху у бактерій є:
- а) псевдоподії;
 - б) ноги;
 - в) віїки;
 - г) джгутики.
10. Носієм спадкової інформації бактерій є:

- а) ядро;
- б) мітохондрії;
- в) нуклеоїд.

РОЗДІЛ 5

ОСНОВИ АЛЬГОЛОГІЇ

Основні цілі:

- вивчити морфологічні особливості водоростей;
- ознайомитись з способами розмноження водоростей;
- ознайомитись з особливостями живлення водоростей;
- знати систематику водоростей;
- розуміти значення водоростей.

Водорості (Algae) велика група найдавніших рослин. Відомо понад 40 тис. видів. Водорості відносяться до Надцарства еукаріот (*Eucaryotae*), Царства рослин (*Planta*), Підцарства Нижчі рослини. Водорості це єдина група організмів, серед яких зустрічаються прокаріоти (синьозелені водорості) і еукаріоти (решта водоростів). Водоростями називають нижчі сланеві (*Tallobionta*) (не розчленовані на справжні листки, стебло та корінь) спорові рослини, які містять у своїх клітинах фотосинтезуючі пігменти (хроматофори, або хлоропласти) і живуть переважно у воді. За формою і розміром водорості досить різноманітні; розміри їхнього тіла коливаються від тисячних часток міліметра до 30–45 метрів. Водорості виробляють, як і інші рослини, кисень і поглинають вуглекислий газ

Водорості – єдина група організмів, серед яких зустрічаються прокаріоти (синьозелені) і еукаріоти (решта відділів). В ядрах еукаріотних водоростей виявлені структури, властиві ядрам інших еукаріотів: оболонки, ядерний сік, ядерця, хромосоми.

Класифікація водоростей ґрунтується на таких ознаках:

- хімічний склад клітинної оболонки;
- характер фотосинтетичних пігментів;
- природа органічних речовин, які відкладаються про запас у клітині;
- будова і розміщення джгутиків у рухомих клітин тощо.

На основі цих ознак водорості поділяють на 12 груп (відділів):

- 1) Синьозелені водорості (*Cyanophyta*) мають прокаріотну будову клітин, а тому їх віднесено до групи ціанобактерій;
- 2) Криптофітові (*Cryptophyta*);
- 3) Дінофітові (*Dinophyta*);
- 4) Діатомові (*Bacillariophyta*);
- 5) Евгленові (*Euglenophyta*);
- 6) Зелені (*Chlorophyta*);
- 7) Харові (*Harove*);
- 8) Жовто-зелені (*Xsanthophyta*);
- 9) Бурі (*Phaeophyta*);
- 10) Червоні (*Rhodophyta*);

11) Золотисті (*Chrysophyta*);

12) Пірофітові (*Pyrrophyta*);

Поділ водоростей на відділи збігається зазвичай з їхнім забарвленням, яке, як правило, пов'язане з особливостями будови клітин і слані.

Класифікація водоростей не завершена, оскільки не всі форми достатньо вивчені.

Для мікробіології найбільший інтерес становлять одноклітинні рухомі форми, а це майже всі еугленові, більша частина пірофітових, золотистих, діатомових, окремі класи жовто-зелених і зелених водоростей.

Детально вивченням водоростей займається **наука альгологія**.

5.1. ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ВОДОРОСТЕЙ

У водоростей спостерігаються різні ступені організації:

1) Монадний – одноклітинні джгутикові як в репродуктивному, так і в вегетативному стані. Монадна структура вважається однією з найдавніших. Вона характерна для одноклітинних водоростей, які пересуваються за допомогою джгутиків. Крім загальних для еукаріотів органел, монади мають пульсуючі вакуолі та спеціальні фототаксичні пристосування – вічка або стигми. Найчастіше цей тип структури зустрічається у зелених (наприклад, хламідомонада), жовто-зелених та золотистих водоростей.

2) Ризоподіальний (амебоїдний) – розвиваються цитоплазматичні відростки – ризоподії. Амебоїдна структура також є ознакою примітивної організації. Клітини цих водоростей вкриті цитоплазматичною мембраною, яка постійно змінює свою форму. Рух відбувається за рахунок утворення псевдоподій (псевдоніжок) – вип'ячувань мембрани, у які поступово перетікає цитоплазма. Такий тип структури зустрічається у жовто-зелених, золотистих і криптофітових водоростей.

3) Пальмелоїдний – нерухомі клітини занурені, в загальний слиз. Пальмелоїдна структура представлена колоніальними і одноклітинними водоростями. Вони не здатні до активного руху, не мають ні джгутиків, ні псевдоподій, а їхні клітини занурені у слиз. Такий тип структури характерний для золотистих та жовто-зелених водоростей.

4) Кокоїдний – нерухомі, одягнені оболонкою клітини, поодинокі або з'єднані в колонії. Кокоїдна структура характеризується нерухомими у вегетативному стані формами, вкритими міцною оболонкою. Під час розмноження ці водорості відновлюють монадну структуру, утворюючи зооспори. Така структура є єдиною формою для діатомових, але вона також часто зустрічається у багатьох видів одноклітинних та колоніальних водоростей (наприклад, зелені водорості хлорела, хрококок).

5) Нитчастий – представлений клітинами, з'єднаними в нитки, прості або розгалужені. Клітини нитки безперервно діляться поперечними перегородками, наростаючи в довжину. Нитчаста структура – це багатоклітинна форма, яка представлена клітинами, об'єднаними у довгі

прості, або розгалужені нитки. Вона досить часто зустрічається у зелених (наприклад, улотрикс, спірогіра), жовто-зелених та інших водоростей.

6) Різностигий – являє собою ускладнений варіант нитчатої структури, для якої характерна подвійна система ниток: та, що стелиться по субстрату, і та, що відходить від неї у вигляді вертикальних ниток. Різностига структура – це ускладнення нитчатої, яке полягає у тому, що нитки розміщуються удвох площинах – вертикальній і горизонтальній. Зустрічається у деяких представників зелених, бурих та червоних водоростей.

7) Пластинчастий (тканинний) – також виходить із нитчатої: в результаті поділу ниток не лише в поперечному, а й в поздовжньому напрямку виникає талом у вигляді паренхімних пластинок. Пластинчаста структура представлена одно-, дво- або багат шаровим пластинчастим таломом. Вона характерна для золотистих, зелених (наприклад, ульва), бурих (фукус), червоних водоростей (порфіра).

8) Сифоновий (сифональний) – відрізняється відсутністю клітинних перегородок, тому талом, які мають зовнішню значну розчленованість, являють собою одну клітину, звичайно з великою кількістю ядер. В цьому випадку говорять про неклітинну будову. Сифональна структура утворена однією великою багатоядерною клітиною. Зустрічається у зелених та жовто-зелених водоростей (наприклад, вошерія).

9) Сифонокладальний – представлений багатоядерними клітинами, з'єднаними в нитчасті або іншої форми багатоклітинні талом. Харовітна структура – це багатоклітинна слань (талом), розчленована на вузли та міжвузля. Може досягати довжини 20–25 см. Вона властива лише харовим водоростям.

Серед водоростей є:

- одноклітинні;
- колоніальні;
- багатоклітинні.

Багатоклітинні водорості в різному ступені диференційовані на клітини, що виконують різні функції (запасаючі, статеві, асимілюючі), але справжніх тканин не утворюють. Деякі види можуть прикріплюватись до субстрату за допомогою *ризоїдів* (від грецьк. *ризос* – корінь та *ейдос* – вигляд) – ниткоподібних безбарвних виростів, що складаються з однієї або послідовного ряду клітин.

Тіло водоростей не розчленоване на органи і називається *таломом* (від грецьк. *талос* – паросток), або *сланню*.

Загальною ознакою всіх водоростей є наявність у клітинах зеленого пігменту (від лат. *pigmentum* – фарба) *хлорофілу а* (від грецьк. *хлорос* – зелений і *філон* – листок). Хлорофіл знаходиться у хлоропластах, що мають різну форму. Хлоропласти водоростей називають *хроматофорами*. Крім хлорофілу можуть бути інші пігменти (фікоціан, ксантофіл, каротин, фікоеритрин, фікоксантин тощо), які маскують хлорофіл і надають рослинам специфічне забарвлення, червоне, буре, жовто-зелене, маскуючи основний зелений.

Наявність пігментів у клітинах водоростей забезпечує автотрофний тип живлення. Проте багато водоростей здатні за певних умов переходити на гетеротрофне живлення (евгленові – в темряві) або поєднувати його з фотосинтезом (міксотрофний тип живлення). Пігменти здатні додатково поглинати світло, тим самим дають можливість відбуватися фотосинтезу на більших глибинах. Хроматофори (рис. 35) у клітинах водоростей здебільшого, займають пристінне положення, бувають у вигляді кільця, що опоясує клітину, у вигляді порожнистого циліндра, спіральної стрічки, однієї-двох парієтальних пластинок, зерен або дисків.

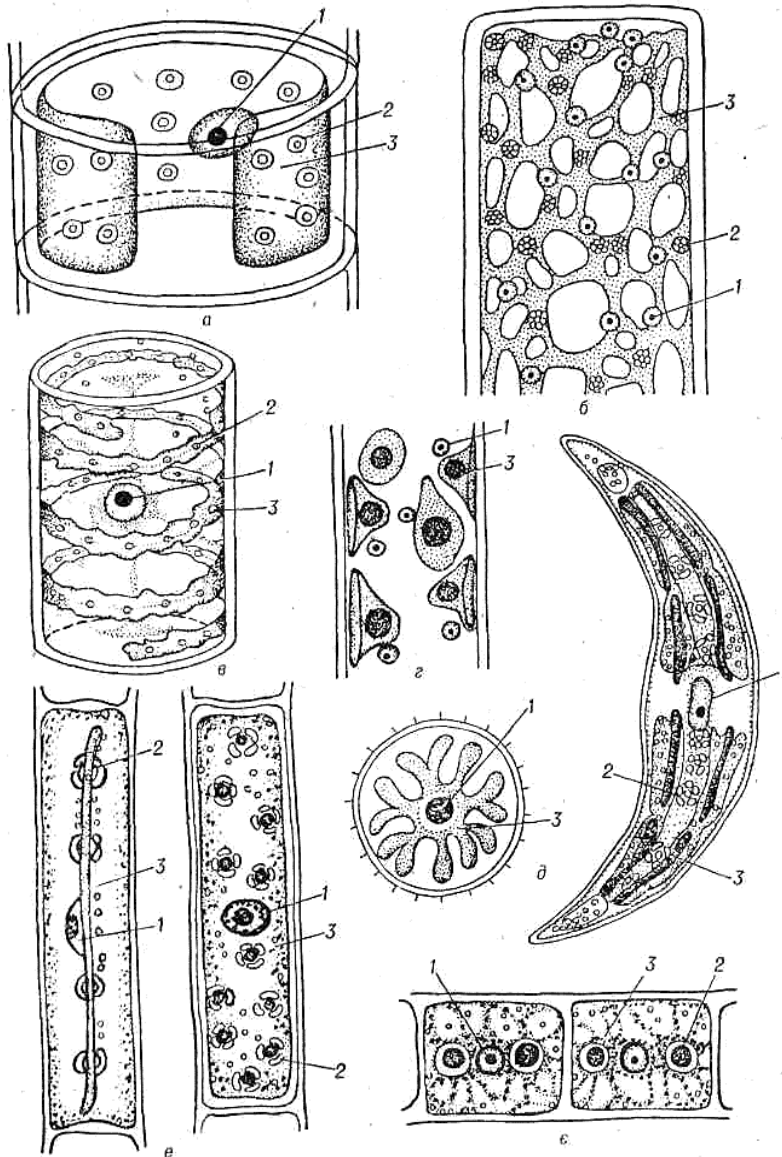


Рис. 35. Хроматофори водоростей:

а – улотрикс (*Olotrix*); *б* – кладофора (*Cladophora*); *в* – спірогіра (*Spirogyra*); *г* – ботридіум (*Botrydium*); *д* – кластеріум (*Closterlum*) – вид клітини збоку і понеречний розріз; *е* – моугеотія (*Mougeotia*) – клітина з хроматофором у профіль і хроматофор у плані; *є* – зигнема (*Zygnema*);

1 – ядро; 2 – піреноїд; 3 – хроматофор

Рідше хроматофор займає центральне положення в клітині.

Органами руху у водоростей є джгутики. У водоростей відмічено різну будову джгутикового апарата (рис. 36).

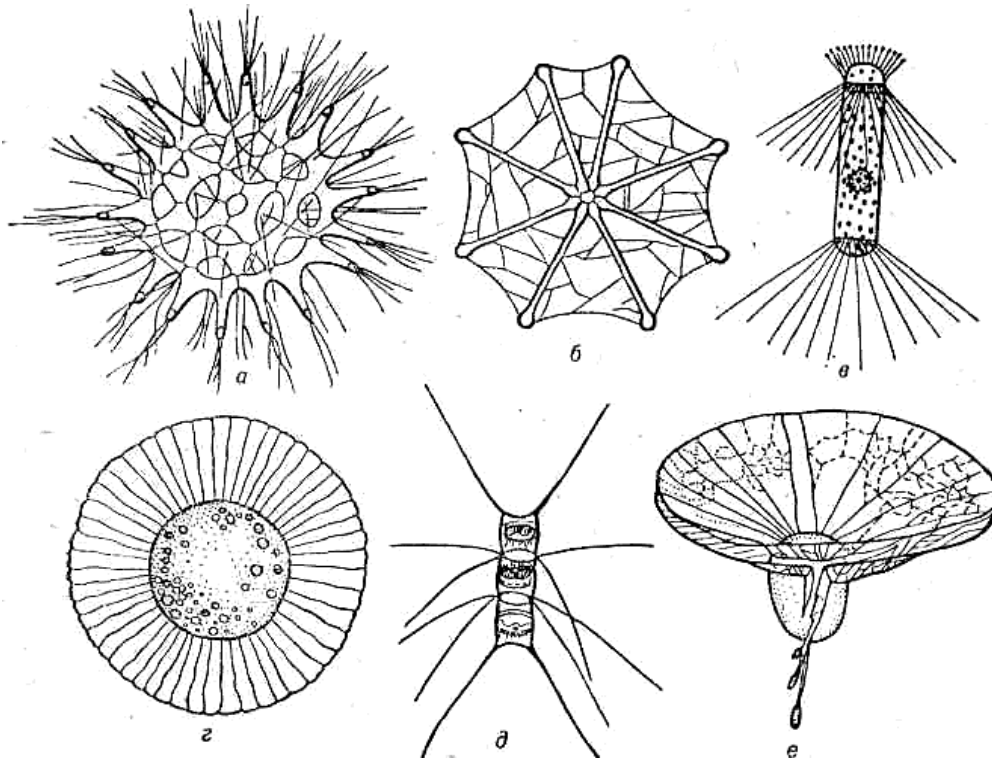


Рис. 36. Зовнішні пристосування до планктонного способу життя у водоростей різних систематичних порядків:

a – *Pediastrum*; *б* – *Asterionella*; *в* – *Corethona*; *г* – *Planktoniella*;
д – *Chaetoceros*; *е* – *Ornithocercus*

5.2. ОСОБЛИВОСТІ ПРОЖИВАННЯ ВОДРОСТЕЙ

Водорості зустрічаються повсюдно: в ріках і морях, на поверхні ґрунту і в нижчих його шарах, на деревах, скелях та ін. Здатність водоростей адаптуватися в різних умовах навколишнього середовища сприяла розселенню їх по всій землі. Їх знаходять в самих незвичних місцях, недоступних для інших рослин. Деякі водорості мають здатність мешкати у гарячих джерелах або на снігу, а також водойми з підвищеною концентрацією солей. Основним середовищем водоростей є вода, звідки їх і назва.

Сприятливими умовами для зростання водоростей є наявність світла, джерел вуглецю та мінеральних солей, а основним середовищем життя для них є вода. Значний вплив на життя водоростей мають температура, солоність води тощо.

За місцем зростання водорості поділяють на дві великі групи:

- водяні;
- наземні.

У водоймах водорості утворюють *фітопланктон*, що складається з мікроскопічних водоростей, що знаходяться в підвішеному стані, і

фітобентос, коли водорості прикріплені до будь-якого субстрату або до дна водойми.

Серед тих, що живуть у водоймах, виділяють такі екологічні групи:

- *планктонні водорості* (фітопланктон) – дуже дрібні водорості, знаходяться в водоймах у підвішеному стані (хламідомонада, вольвокс, пандорина, мікроцистіс);
- *бентосні водорості* (бентос) – живуть на дні водойм, прикріплюються в воді до субстрату чи дна (харові, багато діатомових);
- *перифітонні водорості*, що обростають будь-які підводні поверхні (кладофора, червоні та бурі водорості морів).

Водорості можуть утворювати різні групи:

- *грунтові* (едафітон) – живуть у ґрунті або на ґрунті (ботридій, деякі вошерії), у ґрунті живе понад 700 видів водоростей з різних відділів;
- *наземні* (аерофітон) – на корі дерев, на скелях (трентеполія, плеврокок);
- *водорості снігу і льоду* – кріофіти;
- *водорості вапнякових субстратів* – кальцефіти;
- *водорості солоних вод* – галофіти;
- *водорості гарячих джерел* – термофіти;
- *аерофільні водорості* – аерофіти (це водорості, що живуть поза водоймами на різних твердих субстратах: скелях, камінні, забудовах, стовбурах дерев; нерідко вони утворюють на поверхні субстрату яскраві нальоти);
- *нейстонні водорості* (фітонейстон) це водорості, що живуть у зоні поверхневої плівки на межі поділу водного і повітряного середовища в напівзануреному стані.

Водорості можуть жити навіть на тваринах.

Термофіли, що живуть в гарячих джерелах, можуть витримувати температуру від 17 °С (діатомові), 50,7 °С (зелені) до 85,2 °С – синьозелені.

5.3. СПІВЖИТТЯ ВОДРОСТЕЙ З ІНШИМИ ОРГАНІЗМАМИ

Водорості не завжди ведуть вільний спосіб життя. Багато водоростей вступають у симбіотичні зв'язки з іншими представниками рослинного й тваринного світу. Особливе місце тут належить симбіозу водоростей з бактеріями, грибами, вищими рослинами і навіть із тваринами. У цьому симбіозі виникає така біологічна єдність двох організмів, що призводить до появи третього – *лишайника*, який відрізняється і від першого, і від другого.

Типи співжиття:

- *епіфітизм* – співжиття, при якому є тісний зовнішній контакт між водоростю та іншим організмом, на якому вони селяться, при цьому зберігається автономність їх живлення, тобто обидва організми живляться самостійно;

- *ендофітизм* – обидва організми живляться самостійно, але водорість живе всередині іншого організму, не завдаючи йому шкоди (наприклад, лишайники);
- *паразитизм* – водорості живляться за рахунок рослини-живителя, оселяючись всередині і на поверхні його, що інколи призводить до загибелі господаря;
- *мутуалізм* – тип взаємовідносин, коли сумісно існуючі види (один організм всередині другого) не в змозі жити окремо один від одного; правда, в природі такі випадки трапляються рідко.

В чистому вигляді перелічені типи взаємозв'язку виявити непросто, частіше це *перехідні форми*.

5.4. РОЗМНОЖЕННЯ ВОДОРОСТЕЙ

Розмножуються водорості різними способами:

- вегетативним;
- нестатевим;
- статевим.

До *вегетативного розмноження* можна віднести ті процеси, при яких частини талому відокремлюються без будь-яких помітних змін в протопластах клітин. При вегетативному розмноженні талом водоростей, колонії поділяються навпіл чи розпадаються, у деяких видів бурих водоростей утворюються бруньки на слані, у харових водоростей – бульбочки тощо. Розрив талому нитчастих водоростей на окремі ділянки при вегетативному розмноженні називається – фрагментація. Більш спеціалізована форма вегетативного розмноження це утворення товстостінних, переповнених запасними поживними речовинами клітин, які можуть витримувати несприятливі умови. Такі клітини називають *акинетами*. Часто вони розвиваються у нитчастих зелених та у синьо-зелених водоростей.

Нестатеве розмноження може відбуватися за допомогою спор (від грецьк. *спора* – посів, насіння). Спори бувають нерухомі та рухомі, що мають джгутики, і називаються *зооспорами* (від грецьк. *зоон* – тварина). Утворюються або в звичайних клітинах, або в спеціальних – *спорангіях* чи *зооспорангіях*. Із вмісту кожної клітини може сформуватися або лише одна зооспора, або, частіше, вміст клітин ділиться на 2, 4, 8 чи більше частин і відповідною кількістю зооспор. Спори і зооспори виходять у воду через отвір у стінці спорангія групою і оточені слизовою оболонкою, яка швидко розпливається. Рослини, на яких утворюються спори, називаються *спорофітами*.

У багатьох водоростей клітини, в яких формуються зооспори, не, диференційовані спеціально (тобто не відрізняються від інших вегетативних клітин), але у деяких зелених, у всіх бурих, у деяких жовто-зелених утворюються спеціальні зооспорангії, причому тільки в період безстатевого

розмноження, і відрізняються за формою і розмірами від звичайних вегетативних клітин.

У червоних водоростей із зиготи формуються особливі спори – *карпоспори*. Клітини, в яких утворюються карпоспори, називають *карпоспорангіями*. Спорангії, що утворюються при безстатевому розмноженні, містять по одній спорі (моноспори), або по чотири (тетраспори).

У значної кількості водоростей замість зооспор утворюються *апланоспори* – нерухомі, без джгутиків спори (наприклад, у червоних водоростей, у деяких бурих). В тих випадках, коли апланоспори, ще знаходячись в оболонці материнської клітини, набувають всіх морфологічних ознак цієї клітини, їх називають *автоспорами* (наприклад, у хлорокока).

У колоніальних одноклітинних та у кокоїдних водоростей, при безстатевому розмноженні утворюються дочірні колонії. В деяких груп водоростей безстатєвого розмноження немає (у всіх діамантових, у кон'югат, харових).

Майже у всіх відділах водоростей дуже поширене **статеве розмноження** (невідоме лише у синьо-зелених). Суть статєвого розмноження полягає в злитті (копуляції) двох статєвих клітин (гамет, які виникають в спеціальних материнських клітинах – одноклітинних *гаметангіях* (від *гамета* й грецьк. *ангеіон* – посудина)), в результаті чого утворюється *зигота*. Ядро зиготи несе подвійний набір хромосом, тобто диплоїдне. Заключним етапом статєвого процесу у водоростей є редукційний поділ (мейоз) диплоїдного ядра, причому кількість хромосомних наборів зменшується вдвоє. Ядра стають гаплоїдними.

Існують такі форми статєвого процесу у водоростей:

Ізогамія (від грецьк. *іzos* – рівний, *гамос* – шлюб) – примітивна форма статєвого процесу. При цьому зливаються дві голі з джгутиками гамети, які морфологічно не відрізняються між собою. Їх позначають знаками плюс (+) і мінус (–). Гамети виникають завдяки поділу протопластів звичайних, вегетативних клітин. Винятком є деякі бурі водорості, у яких при ізогамії розвиваються, багатокамерні або багатогнізді гаметангії. У багатьох водоростей при ізогамії спостерігається деяка пасивність однієї з гамет і більша активність другої.

Гетерогамія (анізогамія) (від грецьк. *анізос* – різний) – статєвий процес, що здійснюється за участю рухомих спеціалізованих клітин – гамет, що різняться морфологічно: чоловіча гамета менша і більш рухлива, жіноча – більша, менш рухлива, інколи ці гамети розрізняються, і за забарвленням (наприклад, у сифонових водоростей). Гаметангії бувають дводомні, тобто в одних гаметангіях формуються лише жіночі гамети, в інших – чоловічі, а бувають і одnodомні, тобто в тих самих гаметангіях виникають і чоловічі, і жіночі гамети. При цьому чоловічі гамети розвиваються біля кінця гаметангію, а жіночі – біля основи його. Вийшовши з гаметангіїв, гамети попарно копулюють. На процес запліднення впливає температура:

наприклад, у сифонових водоростей може утворюватись тільки при температурі 18 °C або 24 °C.

Гетерогамія буває дуже різко виражена. У великих жіночих гаметангіях (оогоніях) утворюється по одній чотириджгутиковій макрогаметі, яка виходить із оогонія, деякий час рухається, потім губить джгутики, зупиняється і запліднюється дрібним чотири-джгутиковим сперматозоїдом (мікрогаметою). Сперматозоїд формується лише один серед багатьох антеридіальних клітин. Це характерно для деяких зелених водоростей.

Оогамія (від грецьк. *оон* – яйце) – статевий процес, при якому зливається велика нерухома жіноча гамета (яйцеклітина, яка не має джгутиків) з дрібним, з джгутиками, сперматозоїдом. Статеві органи (гаметангії) – *оогонії* і *антеридії*. В ряді випадків оогонії і антеридії різко відрізняються від інших вегетативних клітин і формуються тільки в період статевого розмноження. Інколи сперматозоїд без джгутиків (наприклад, у червоних водоростей). Тоді чоловіча гамета називається *спермацієм*. Оогамія зустрічається у водоростей багатьох відділів, характерна також і для грибів. Інколи гамети формуються в багатогнізних гаметангіях. Зовні гамети спочатку однакові, але за поведінкою їх можна швидко відрізнити. Жіночі дуже швидко втрачають рухливість, а чоловічі довгий час залишаються рухливими. Жіноча гамета, що зупинилася, виходячи із гаметангії, виділяє дуже запахну летючу речовину (вуглеводень ектокарпен). Ця речовина приваблює чоловічі гамети, які роєм оточують жіночу, гамету і щільно прикріплюються до її мембрани з допомогою переднього джгутика. Потім одна із чоловічих гамет скорочує свій передній джгутик, наближаючись до гамети, з якою і зливається. Після злиття гамет утворюється *зигота* (від грецьк. *зиготос* – з'єднані разом). Водорості, на яких утворюються гамети, називаються *гаметофітами*. Зигота, в даному випадку, без періоду спокою і без редуційного поділу проростає в диплоїдну рослину. Такий оогамний спосіб статевого розмноження характерний для деяких бурих водоростей. В інших випадках запліднення відбувається в самому оогонії, причому сперматозоїд проникає в нього через щілину, яка утворюється на той час. Зигота, що утворилася, залишається в оогонії, навколо неї утворюється целюозна оболонка, зовні – стінки оогонію. У внутрішніх стінках оогонію, які потовщуються (так звані нитки), відкладається суберин, вони корковіють, в них може відкладатись і кремнезем. Навколо зиготи, яку називають *ооспорою*, утворюється дуже тверда оболонка і спора переходить в стан спокою. Після періоду спокою при її проростанні ядро ооспори ділиться редуційно, формуються чотири гаплоїдних ядра, з'являється перегородка, яка ділить ооспору на дві частини: верхня клітина одержує одне з чотирьох гаплоїдних ядер, а три інших знаходяться в нижній клітині багатій на запасні поживні речовини. Ці три ядра зовсім дегенерують. Стінка ооспори на верхівці розривається, верхня клітина ділиться поздовжньо, а дві наступні знову діляться, розвиваючись в передросток, а потім в протонему і дорослу рослину, яка є гаплоїдною. Такий спосіб оогамії характерний для харових

(зелених) водоростей. Слід зазначити, що оогоній і антеридій цих водоростей складної будови.

Оогамія зустрічається в багатьох водоростей: монадних, нитчастих, тканинних, тобто з різною організацією талому.

В деяких випадках (наприклад, у зелених кон'югат) спостерігається статевий процес – *кон'югація* (від лат. *conjugatio* – сполучення), коли дві вегетативно недиференційованих клітини, що фізіологічно виконують функції гамет, обмінюються спадковою інформацією (у вигляді фрагментів молекули ДНК) через цитоплазматичний місток, що виникає на певний час (рис. 37).

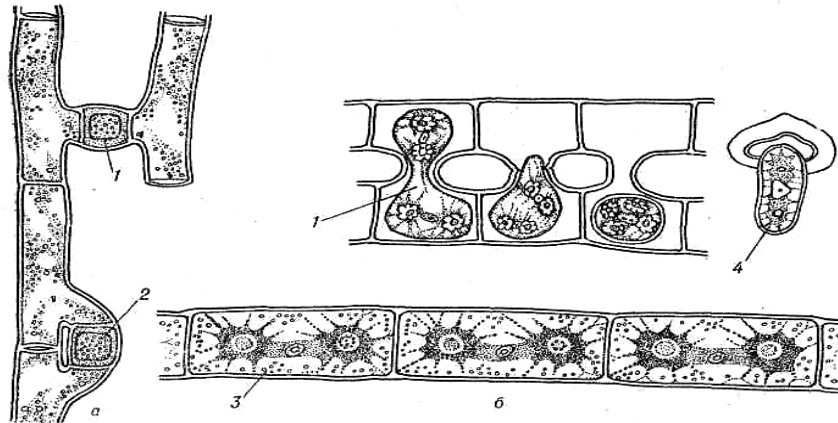


Рис. 37. Кон'югація у водоростей:

а – водорість *Mougeotia*; *б* – водорість *Zygnema*;

1 – драбинчаста кон'югація; *2* – бічна кон'югація; *3* – будова клітини; *4* – проростання зиготи

Кон'югація буває:

- драбинчастою;
- бічною.

У першому випадку, найпоширенішому, нитки рослини розміщуються паралельно одна одній. Потім протилежні клітини утворюють назустріч одна одній. Вирости, які зближуються і зростаються своїми кінцями. Видовжуючись вирости поступово розсувають нитки так, що виникає ніби драбинка. Стінки на зближених кінцях розчиняються і утворюється, вузький канал, що з'єднує порожнини двох кон'югуючих клітин. Протопласт однієї з клітин відстає від оболонки і протискується крізь каналчик у сусідню клітину, де і зливається з її вмістом. Утворюється зигота (зигоспора). У період проходження вмісту протопласту з'являються так звані пульсуючі вакуолі в цитоплазмі тієї клітини, вміст якої виходить, що допомагає відставанню протопласту від оболонки. Пульсуючі вакуолі з'являються і в сприймаючій клітині, але значно пізніше, ніж в клітині, яка віддає свій вміст.

При так званій драбинчастій кон'югації нитки, що кон'югують, *гетероталічні*, тобто фізіологічно різні.

Рідше існує бічна кон'югація. При бічній кон'югації відростки, а потім канал виникають між сусідніми клітинами тієї самої нитки. Умовно

сприймаючі клітини (пасивні) можна назвати жіночими, а віддаючі, більш активні – чоловічими. При бічній кон'югації талом *гомоталічний*.

Отже, рослини, що формують гамети, можуть бути двостатевими – гомоталічними д. одностатевими; – гетероталічними. В першому випадку копулювати можуть гамети або клітини, що розвиваються на одній рослині, а в другому – копуляція відбувається між гаметами з різних рослин. Гетероталізм спостерігається за будь-якої форми статевого процесу: у ізогамних форм при морфологічній схожості гамети фізіологічно різні і позначаються умовно «+» і «-». Внаслідок статевого процесу утворюється зигота, що має одне диплоїдне ядро. Вона деякий час перебуває в стані спокою, одягаючись щільною оболонкою, потім ділиться редукційним поділом, проростаючи. Чотири гаплоїдних ядра, що утворилися, можуть всі формуватися в клітини і давати початок новим рослинам, можуть тільки два ядра утворювати клітини і проростати, а може тільки одне ядро залишатися, а три інші зникати. Рослини, що розвиваються з таких клітин гаплоїдні, тобто їхні клітини мають один набір хромосом. Зигота може проростати і без стану спокою, при цьому ядро також ділиться редукційно і рослини, що розвиваються, також гаплоїдні. В деяких випадках зигота перед проростанням (із спокоєм або без нього) не ділиться редукційним поділом, тому рослина, що розвивається з такої зиготи, диплоїдна.

Бувають такі водорості, таломі яких є і диплоїдні, і гаплоїдні. В такому разі на диплоїдних таломі формуються зооспори, а на гаплоїдних – гамети.

У багатьох зелених водоростей диплоїдною стадією є лише зигота, вся ж вегетативна фаза відбувається в гаплоїдній формі.

У інших водоростей, навпаки, вся вегетативна фаза – диплоїдна; гаплоїдна стадія представлена лише гаметами, перед утворенням яких і відбувається редукційний поділ ядра. Зигота ж проростає в диплоїдний талом (деякі зелені, бурі, всі діатомові).

Є те водорості, у яких після редукційного поділу утворюються зооспори або апланоспори, що розвиваються на диплоїдних рослинах. Ці зооспори, або апланоспори, виростають в гаплоїдні рослини, на яких вже без попереднього редукційного поділу ядер формуються гаплоїдні гамети. Після злиття гамет із зиготи, ядро якої не ділиться редукційно, розвивається диплоїдна рослина, яка несе на собі тільки органи безстатевого розмноження – зооспорангії із зооспорами чи апланоспорами.

Таким чином, у водоростей спостерігається чергування поколінь (генерацій): диплоїдного безстатевого спорофіту і гаплоїдного статевого гаметофіту. Ці покоління бувають однакові морфологічно (зовні) або різко відрізняються між собою за зовнішнім виглядом, їх ще називають *ізоморфною* формою (подібною) і *гетероморфною* (неподібною) формою генерацій.

Ізоморфна форма характерна для морських видів водоростей (червоних, бурих), деяких зелених. Гетероморфна форма генерації також дуже поширена серед бурих водоростей, але зустрічається і в зелених та червоних.

Виникнення статевого розмноження, зокрема, у водоростей є новоутворенням, що зумовило зміну поколінь, появу організмів з подвійною спадковістю і відіграло важливе значення в процесі еволюції.

5.5. ВІДДІЛ ЦІАНОБАКТЕРІЙ, АБО СИНЬОЗЕЛЕНІ ВОДОРОСТІ (CYANOPHYTA)

Ціанобактерії (від лат. *Cyanobacteria*). Відомо понад 1,5 тис. видів синьо-зелених водоростей. Грамнегативні, клітини мають сферичну, паличкоподібну або вигнуту форму. До цього відділу належать одноклітинні, колоніальні, нитчасті водорості (рис. 38).

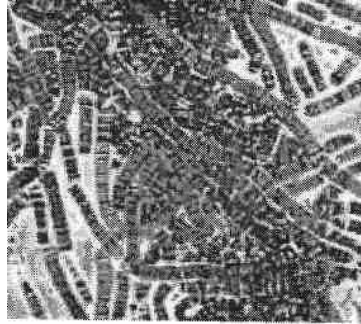


Рис. 38. Нитчасті ціанобактерії

У нашій країні зустрічаються носток, анабена, мікроцистіс та інші. Деякі з цих видів викликають «цвітіння» води, особливо в забруднених водоймах (рис. 39).

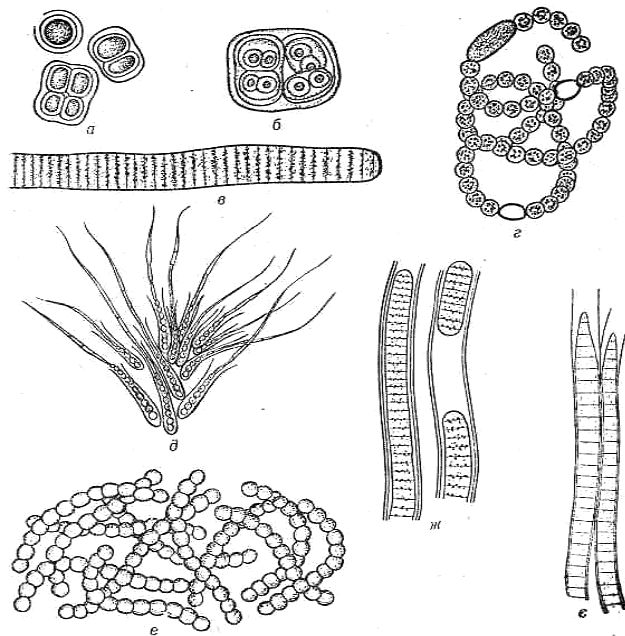


Рис. 39. Синьозелені водорості:

а – хроокок (*Chroococcus*); *б* – глеокапса (*Gleocapsa*); *в* – рсциляторія (*Oscillatoria*); *г* – анабена з гетероцистами і спочиваючою спорою (*Anabaena*); *д* – ривулярія (*Rivulana*); *е* – носток (*Nostoc*), частина колонії; *є* – формідій (*Phormidium*); *ж* – лінгбія (*Lyngbya*) з гормогоніями

Забарвлені синьозелені водорості переважно в синювато-зелений колір. Основними пігментами є хлорофіл, синій фікоціанін, різнозабарвленість залежить від співвідношення пігментів, представлених не тільки хлорофілом, синіми пігментами фікоціаном, а й каротиноїдами, та алофікоціаном і червоним— фікоеритрином. Пігментація, а також повна відсутність джгутикових стадій зближають синьозелені водорості з червоними.

У клітині синьо-зелених водоростей не має ядер, мітохондрій та хроматофорів, що служать основою для віднесення їх до перед'ядерних — прокаріотів. Клітинні стінки містять муреїн, пектинові речовини, може бути целюлоза. Зовні покриті слизом. В оточеній оболонкою цитоплазмі, немає вакуолей з клітинним соком.

У цитоплазмі є кулясті мембранні структури, у яких знаходяться фотосинтезуючі пігменти. Цитоплазма забарвлена в периферійній частині, яку називають *хроматоплазмою*, і безбарвна в центральній частині — *центроплазмі*.

Чіткої межі між хроматоплазмою і центроплазмою немає. В центроплазмі локалізована ДНК, що дає змогу розглядати її як примітивне ядро, хоч ядерної оболонки та ядерця немає. В цитоплазмі, крім цього, знаходяться включення запасного характеру (глікоген, волютин) і часто порожнини, наповнені газом — так звані газові вакуолі, або псевдовакуолі. В одних видів псевдовакуолі зберігаються протягом усього життя (у вегетативному стані), в інших — лише на певних стадіях розвитку.

У нитчастих (гормогонієвих) синьо-зелених водоростей є пори, крізь які з'єднуються цитоплазматичні мембрани і протопласти сусідніх клітин. Цитоплазматичні тяжі, що з'єднують цитоплазми клітин, називають плазмодесмами.

У багатьох синьо-зелених водоростей на поверхні клітинної оболонки знаходяться слизисті шари, які бувають товстими і щільними, утворюючи неначе чохли, або капсули, в яких звичайно знаходиться по кілька клітин. Інколи слиз розташований у вигляді тонкого рідкого шару. Слиз захищає клітини від висихання і бере участь у процесі «ковзного» руху ниток.

Тонка структура слизу — фібрилярна (волокниста). В хроматоплазмі є так звані тилакоїди (примітивні мембранні утворення, куди «вбудовані» молекули хлорофілу і каротиноїдів). Тилакоїди не обмежені від цитоплазми мембранами, тобто оболонки, на відміну від хлоропластів, немає. Тилакоїди розташовані не групами, а поодинокі, рідко розсіяні по всій клітині, а не лише в хроматоплазмі. На поверхні тилакоїдів локалізовані додаткові пігменти у вигляді гранул (фікоціан, фікоеритрин, алофікоціан). Центр клітини звичайно вільний від тилакоїдів, зайнятий нуклеоплазмою, в якій містяться фібрили ДНК. У цитоплазмі, не зайнятій тилакоїдами і нуклеоплазмою, розташовані рибосоми і запасні речовини (глікоген, волютин, ціанофіцинові гранули).

Газові вакуолі розсіяні по всій клітині або, розташовані біля поперечних перегородок (септ). Вони складаються з тісно упакованих, схожих на соти,

порожнистих, одягнутих мембраною газових міхурів, що мають вигляд порожнистих циліндричних трубок з конічними шапочками навколо кінців. Мембрани газових міхурів (везикул) складаються лише з білків (рис. 40).

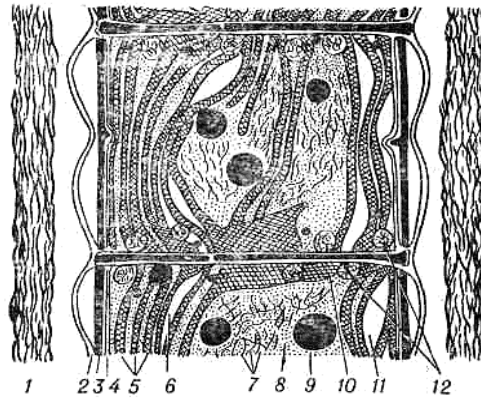


Рис. 40. Схема будови клітини осциляторії під електронним мікроскопом:

1 – чохол, утворений слизом; 2 – зовнішня мембрана; 3 – стінки клітини; 4 – внутрішня мембрана; 5 – фотосинтезуючі мембрани; 6 – газові вакуолі; 7 – ядерні речовини; 8 – цитоплазма і рибосоми; 9 – запасний продукт волютин; 10 – граноподібна кристалічна структура; 11 – газові вакуолі; 12 – мітохондрії

Розмноження. Синьозелені одноклітинні водорості, які звичайно утворюють колонії, розмножуються бінарним *поділом клітини* на дві (наприклад, хроокок), *брунькуванням*.

Безстатеве розмноження відбувається у багато нитчастих водоростей за допомогою спор (акинет). Спори утворюються при несприятливих умовах, вони можуть витримувати висихання субстрату, а за сприятливих умов проростають в нову особину, яка виходить із оболонки материнської клітини. На відміну від гетероцист, зрілі спори виповнені запасними Поживними речовинами. Вміст ДНК в спорах збільшується в 20–30 разів порівняно із вмістом, її в вегетативних клітинах. Спори більші, ніж вегетативні клітини, товстостінні, причому споровий покрив оточує спору повністю.

У одних нитчастих синьо-зелених водоростей всі клітини нитки однакові – це гомоталічні таломі (осциляторія). У других нитки складаються з вегетативних клітин і гетероцист – це гетероцитні форми. *Гетероцисти* – спеціалізовані клітини, які утворюються шляхом диференціації вегетативних клітин. Вони бувають і в колоніальних водоростей. Оболонка їх дуже потовщена, завдяки цьому вони витримують механічні дії, які руйнують тонкостінні вегетативні клітини. В зрілих гетероцистах присутні лише рибосоми. Тилакоїди руйнуються і формуються нові, щільно упаковані мембрани. В гетероцистах є хлорофіл і каротиноїди, але немає інших додаткових пігментів. Фібрили ДНК, на відміну від вегетативних клітин, розсіяні по всій цитоплазмі. Розпадання ниток у гетероцитних форм на окремі ділянки (*гормогонії*), з яких розвиваються нові таломі, звичайно

відбувається по гетероцистах (у ностока). Тому вважають, що гетероцисти служать для *вегетативного розмноження*.

Статевого процесу у синьо-зелених водоростей немає.

Ціанобактерії по морфологічним ознакам розділяють на 5 груп:

1) **Хроококкові ціанобактерії** (*Chroococcophyceae*) – це одноклітинні палички і коки. Клітини існують у вигляді агрегатів (колоній), в яких вони об'єднані капсулами або слизом. Розмноження відбувається бінарним поділом або брунькуванням. Об'єднує одноклітинні форми. Розмноження – діленням клітини навпіл. Якщо клітини не розходяться, то звичайно виникають колонії. До цієї групи належать рід хроокок (*Chroococcus*), рід мікроцистис (*Microcystis*), широко розповсюджений в прісноводному планктоні, розвиваючись в масі, спричинює «цвітіння» води, характеризується об'ємними слизистими колоніями, утвореними шароподібними клітинами; які діляться в усіх напрямках. Види мікроцист – добрий корм для мікрофауни. Деякі види, що ростуть в Південній Африці (*M. toxica*), токсичні для тварин.

2) **Плеврокапсові ціанобактерії, або гормогонієві** (*Hormogoniophyceae*) – це теж одноклітинні форми, але тільки такі, які можуть розмножуватись множинним діленням. При цьому всередині клітин, що діляться, з'являється багато маленьких клітин – *беоцитів* – репродуктивних клітин.

Наступні три групи характеризуються нитчастими об'єднаннями клітин. Ці бактерії утворюють *трихоми* – ланцюжки з клітин. Ріст здійснюється інтеркалярно – шляхом поділу клітин всередині трихоми. Трихоми здатні рухатись шляхом ковзання. У ряді випадків при розмноженні відбувається "розлом" трихоми і утворення гормогоніїв, у багатьох видів відбувається утворення спор, нитчасті форми називають *гормогонієвими синьо-зеленими водоростями*.

Це нитчасті водорості, у яких протопласти сусідніх клітин спілкуються через плазмодесми. Найбільш поширеними є рід осциляторія (*Oscillatoria*) і рід носток (*Nostoc*). Види осциляторії часто утворюють, синьозелені плівки, що вкривають вологу землю, підводні предмети або плавають на поверхні води у вигляді товстих скупчень у стоячих водоймах.

Довгі нитки осциляторії складені з циліндричних клітин, всі вони однакові, за винятком верхівкової. Нитки виявляють своєрідний коливальний рух, що супроводжується повертанням нитки навколо власної осі. Розмножуються рухомими гормогоніями, які проростають у нові нитки.

Рід *носток* (*Nostoc*). Характеризується слизистими або студенистими колоніями різних розмірів і форми: від мікроскопічних до великих, досягаючих величини сливи. Слиз різної консистенції, містить масу звивистих або безладно перепутаних ниток. Розмножується гормогоніями, які виникають внаслідок розпадання ниток по гетероцистах (при цьому гетероцисти відмирають і випадають). Гормогонії починають рухатися і залишають материнську колонію, слиз материнської колонії на той час розпливається. Гормогонії, в яких після поділу з'явилися газові вакуолі,

зупиняються і проростають у спіральнорозвивисті нитки. Газові вакуолі зникають. Кінцеві клітини гормогонії перетворюються на гетероцисти; виділяється багато слизу і знову формується колонія.

3) **Нитчасті ціанобактерії без гетероцист** – це ціанобактерії, що утворюють трихоми, які складаються тільки з вегетативних клітин.

4) **Нитчасті ціанобактерії, що діляться в одній площині, з гетероцистами** – це ціанобактерії, в трихомах яких відбувається диференціація клітин з утворенням *гетероцист* – місць фіксації азоту в аеробних умовах. В деяких видів також зустрічаються *акінети* – клітини з потовщеною оболонкою, що знаходяться в стані спокою, і служать для переживання несприятливих умов і розмноження.

5) **Нитчасті ціанобактерії, що діляться більш ніж в одній площині, з гетероцистами** – це ціанобактерії, по функціям аналогічні попередній групі за виключенням способу поділу.

Синьо-зелені водорості невибагливі до умов існування, поширені в різних середовищах, вони ростуть там, де не, можуть рости ніякі інші рослини, і першими заселяють новоутворені поверхні Землі (наприклад, вулканічного походження).

Більшість синьо-зелених водоростей живуть в прісних водах, менше – в морях. Багато з них розвивається поза водою, наприклад на ґрунті напівпустель (носток), на скелях у вологих тропіках (глеокапса). Першими поселяються на асфальті, згарищах тощо.

Серед синьо-зелених водоростей часто спостерігається симбіоз. Негативне явище зумовлюють збудники «цвітіння» води.

5.6. ВІДДІЛ КРИПТОФІТОВІ ВОДРОСТІ (CRYPTOPHYTA)

Криптофітові водорості (Cryptophyta) – це одноклітинні дводжгутикові водорості, які мають з черевної сторони подовжню борозенку. Мають пульсуючі вакуолі, глотку, що вистлані трихоцистами. Переважно червоно-коричневого або блакитно-зеленого кольору, іноді – безбарвні. Запасують крохмаль. Розмножуються поділом. Живуть переважно в мілких стоячих прісних і солоноватих водоймищах, часто забруднених.

5.7. ВІДДІЛ ДІНОФІТОВІ ВОДРОСТІ (DINOPHYTA)

Дінофітові водорості (Dinophyta) – переважно одноклітинні дводжгутикові організми. Розміщений вздовж поздовжньої осі клітини джгутик надає поступальний рух, другий, перпендикулярний першому, обертовий рух. Переважно бурі, однак є безбарвні. Поряд з фототрофним, у деяких дінофітових водоростей є гетеротрофне живлення. Є форми, які паразитують на водних організмах. Запасують крохмаль і жир. Розмножуються діленням, рідше зооспорами. Статевий процес відомий лише в одиничних представників. При несприятливих умовах утворюють цисти. Живуть у прісних водоймищах і морях.

5.8. ВІДДІЛ ДІАТОМОВІ ВОДОРОСТІ (*DIATOMOPHYTA*)

Діатомові (*Bacillariophyta*, або *Diatomeae*), або кремнеземисті водорості – відділ, дуже багатий видами (до 15 тис). **Діатомеї** – одноклітинні й колоніальні організми мікроскопічно малих розмірів, живуть у бентосі і планктоні морів і океанів, у прісних водах різного хімічного складу і температури. У морях утворюють значну частину планктону, яким живиться багато морських організмів. Деякі види зустрічаються у верхніх шарах ґрунту, на вологих скелях, в гарячих джерелах, на снігу і льодах полярних областей.

Незважаючи на велику різноманітність в будові окремих форм і колоній, їм характерні загальні специфічні особливості в будові клітини і, особливо, клітинної оболонки. До зовнішнього ущільненого шару протопласту клітини (плазмолемі) щільно прилягає панцир із кремнезему. Під панциром знаходиться пектинова оболонка. Панцир складається з двох половинок, що надіваються одна на одну, як кришка на коробочку, і кожна половинка в свою чергу складається з так званої стулки (донця) і спаяного з нею пояркового кільця. Більша стулка – *епітека* (кришечка) охоплює своїм поясковим кільцем пояскове кільце меншої стулки – *гіпотеки* (коробочки). Обриси клітини залежать від її положення, тобто клітину можна бачити з боку стулки, коли вона лежить пліском, або з пояска («в профіль»), коли видно, як пояски знаходять один на одного. У деяких видів протягом життя утворюються додаткові пояскові кільця або вставні ободки між стулкою і пояском. На них часто розвиваються, септи (неповні перегородки), що поділяють клітину на з'єднані між собою камери.

Залежно від конфігурації клітини і структури стулок одні діатомові мають з боку стулки радіальну симетрію, інші – двобічну. Через перші можна провести не менше трьох площин симетрії, а через другі – не більше двох. Перші виділяють в **клас центричні** (*Centrophyceae*), а другі – в **клас перисті**, або **пенатні** (*Pennatophyceae*).

Оболонка клітини не гомогенна. Як показали електронно-мікроскопічні дослідження, зовні панцира, як і всередині його, розташований тонкий шар органічної речовини. На стулках є характерні структури. Під електронним мікроскопом їх видно як системи крапочок, ребер та ін. Насправді це – пори, або камери, що розділяють панцир на більш товсті і тонкі ділянки. Для багатьох планктонних форм характерні вирости на панцирі, за допомогою яких клітини деяких колоніальних водоростей з'єднуються між собою (рис. 41).

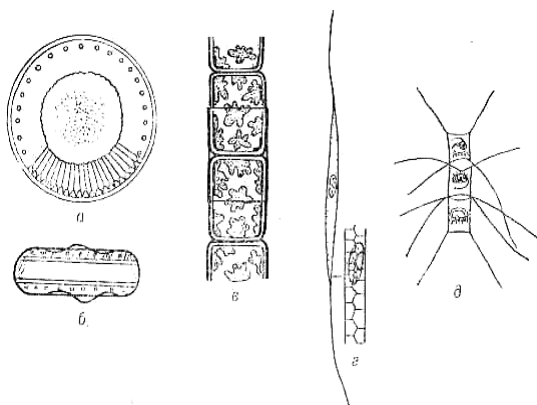


Рис. 41. Діатомові центричні водорості:

- a, б* – циклотела (*Cyclotella*);
- в* – мелозира (*Melosira*);
- г* – ризосоленія (*Rhizosolenia*);
- д* – хетоцерос (*Chaetoceros*)

Панцири діатомових осідають на дні та утворюють діатомовий мул. Осадова гірська порода діатоміт (або трепел, або гірське борошно) на 50-80% складається з панцирів цих водоростей (на 1 см припадає 4,6 млн панцирів).

Деякі бентосні водорості з класу *перистих* здатні до активного руху, їх вміст з'єднується з навколишнім середовищем поздовжньою щілиною або швом, який проходить або безпосередньо по стулковій частині, або по особливих виростах, панцира – кілях, розташованих поблизу довгої осі стулки. З рухом пов'язані і так звані вузолки, або внутрішні потовщення стінок – стулки, їх видно в світловий мікроскоп як три невеликі круглі опуклості: одна в центрі і по одній на кінцях стулкового боку панцира (рис. 42).

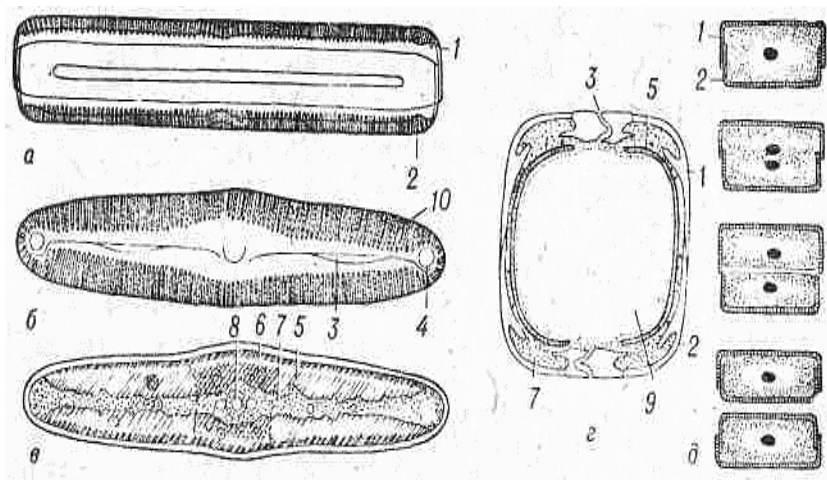


Рис. 42. Діатомова водорість пінулярія (*Pinnularia viridis*):

а – вигляд з боку пояса; б – вигляд з боку стулки; в – поздовжній розріз; г – поперечний розріз; д – вегетативне розмноження;

1 – епітека; 2 – гіпотека; 3 – шов; 4 – вузлик; 5 – хроматофор;

6 – піреноїди; 7 – цитоплазма; 8 – ядро; 9 – вакуоля

Рух діатомей – складний процес, що є результатом переміщень цитоплазми у шві і вертикальних каналах, які проходять у вузлах. В русі беруть участь дві системи органел: до 30 дрібних, переломлюючих світло частин, розташованих поблизу шва в кожному кінці клітини, і довгі фібриозні тяжі, або стрічки, що проходять під швом. Світлопереломлюючі частини виділяють локомоторну речовину через кінцеві пори і по всій довжині шва; завдяки скороченню фібриозних тяжів локомоторна речовина виділяється, залишаючи на субстраті слизистий слід.

Цитоплазма розташована в клітині тонким постійним шаром, а більша частина клітини заповнена вакуолею.

Хроматофори у більшості постійні, в різній кількості (один, два і багато), інколи хроматофори з піреноїдом. Ці водорості відносяться до бурозабарвлених, бо крім хлорофілів (а і с) мають жовті, оранжеві пігменти (каротин, ксантофіл п'ять ксантофілів (наприклад, фукоксантин та ін.), фукоксантин), що їх маскують та діатомін. Мертві клітини діатомових

зеленіють, тому що додаткові до хлорофілу пігменти руйнуються і виходять із клітини. Ламели складаються з тритилакоїдних дисків, є один опоясуючий тилакоїд. Продукти асиміляції – олії, що відкладаються у вигляді краплин, волютин та ін.

У більшості діатомей ядро розташоване в центрі клітини в цитопламовому місточку, має одне або кілька ядерець і дрібні хроматинові зерна. У деяких водоростей по обидва боки від ядра міститься пара диктіосом (апарат Гольджі), виявлені в електронний мікроскоп.

Розмноження. Розмножуються діатомові вегетативним поділом клітин, особливо інтенсивним навесні і на початку літа. Є у них і примітивний статевий процес, який являє собою злиття двох вегетативних клітин, що нагадує кон'югацію. В результаті статевого процесу, що відбувається дуже швидко (протягом кількох хвилин), розвиваються одна або дві зиготи, які збільшуються в розмірах і перетворюються на так. звані *ауксоспори* (гр. *аихо* – рости, збільшувати) (рис. 43).

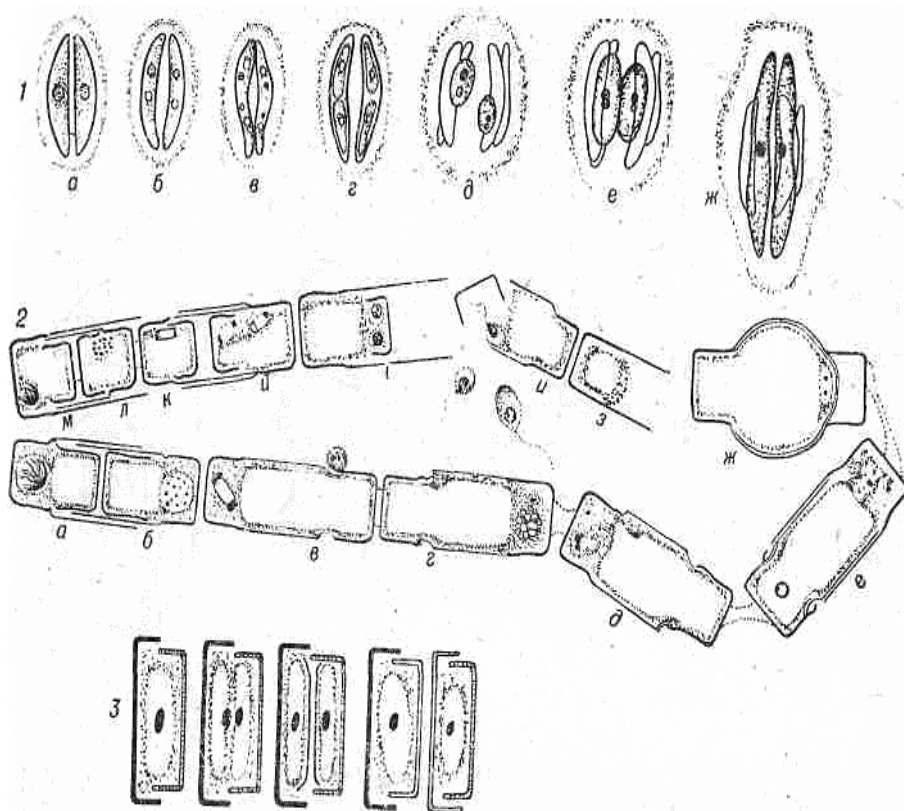


Рис. 43. Розмноження діатомових, водоростей:

1 – схема статевого процесу у цимбели (*Cymbella*):

а – дві зближені клітини; б, в – реакційний поділ ядер і редукція двох ядер; г, д – утворення гамет і утворення зигот; е, ж – ауксоспори;

2 – схема статевого процесу у мелозири (*Melosira*):

а – ж – редукційний поділ в жіночій клітині, запліднення і розвиток ауксоспори; м – і – розвиток і вихід сперматозоїдів;

3 – вегетативний поділ клітини

При цьому тонка оболонка зиготи розривається або розпливається, а зрілі ауксоспори одягаються оболонкою, яка поступово набуває характерну для даного виду структуру. У деяких видів ауксоспора може виникати в межах однієї клітини, без злиття з другою. Дуже поширені такі діатомові, як навікула (лат. «*navicula*» – човник), плеуросигма, колоніальна водорість меридіон, пінулярія та ін. (рис. 44).

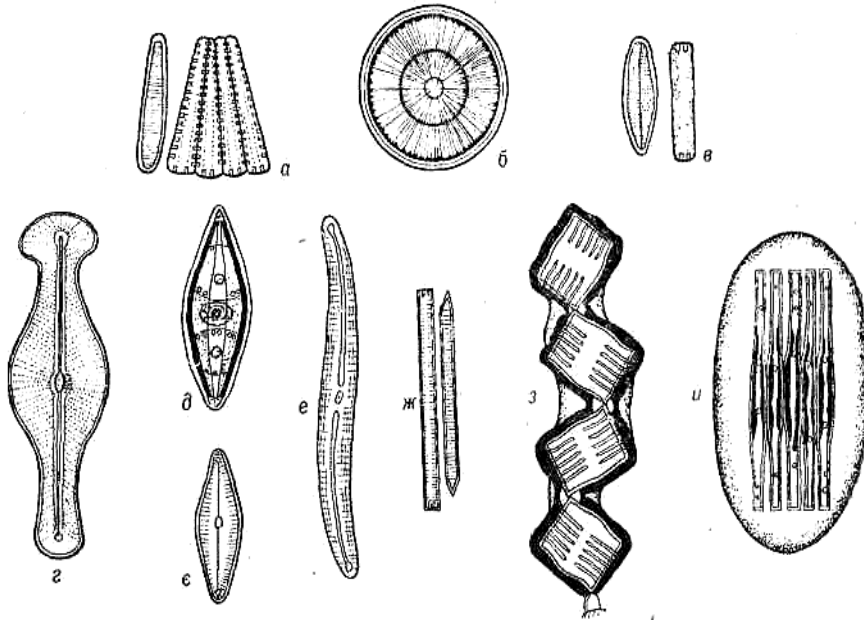


Рис. 44. Діатомові водорості:

a – меридіон (*Meridion*); *б* – циклотема (*Cyclotemna*); *г* – діатома (*Diatoma*); *д* – гомфонема (*Gomphonema*); *е* – навікула (*Navicula*); *е* – плевросигма (*Pleurosigma*); *е* – цимбела (*Cymbella*); *ж* – синедра (*Synedra*); *з* – табелярія (*Tabellaria*); *и* – фрагілярія (*Fragilaria*)

У центричних діатомових (наприклад, у *Melosira*) виявлений оогамний статевий процес. В одних клітинах утворюються чотири сперматозоїди з одним або двома джгутиками, у других також відбувається редукційний поділ ядра, в результаті якого в клітині залишається лише одне життєздатне ядро. Ця клітина відповідає оогонію. Вільноплаваючі сперматозоїди проникають в оогоній і запліднюють його ядро. Зигота одягається пектиновою оболонкою і перетворюється на ауксоспору. Таким чином, вегетативні особини діатомових являють собою диплоїдні організми, а гамети – гаплоїдні. Це свідчить про те, що вони пройшли своєрідний і складний шлях еволюційного розвитку, але не перетворились на багатоклітинні форми.

Діатомові мають велике значення, як організми, що відіграють вирішальну роль у процесах самоочищення води, їх можна використовувати як індикатори водойм. Планктонні діатомеї – основний корм для безхребетних тварин, які також живуть у планктоні. Практичне значення має гірська мука, діатоміт. Знання викопних діатомових допомагає визначити

походження і вік різних осадових порід. Діатомові водорості використовують у харчовій, хімічній, фармацевтичній промисловості, будівництві. Діатоміт використовують у виробництві скла, у будівництві як теплозвукоізолятор.

5.9. ВІДДІЛ ЕВГЛЕНОВІ ВОДРОСТІ (*EUGLENOPHYTA*)

Евгленові водорості (*Euglenophyta*) – це одноклітинні рухливі, рідше прикріплені і колоніальні, організми. Не мають справжньої оболонки. На передньому кінці клітини заглиблення (глотка), із якого 1-2 джгутика. Мають вічко і пульсуючі вакуолі. Здатні до міксотрофного живлення. Розмножуються поділом, статевий процес не відомий. Деякі утворюють цисти. Живуть в основному в невеликих прісних водоймищах.

5.10. ВІДДІЛ ЗЕЛЕНІ ВОДРОСТІ (*CHLOROPHYTA*)

Найчисленніший відділ *Зелені водорості* (*Chlorophyta*) нараховує за різними даними від 13 тис до 20 тис видів.

Представлений різноманітними життєвими формами: одноклітинними, колоніальними, багатоклітинними. Рослини мають зелене забарвлення талому, як і у вищих рослин, тому що серед різних пігментів (каротини, ксантофіли тощо) переважає хлорофіл (*a* і *b*). Хроматофори оточені оболонкою із двох мембран. Тилакоїди по 2–6 зливаються в ламели і утворюють грани. Піреноїди занурені в строму хроматофора, пронизаного тилакоїдами. Хроматофори бувають різної форми. На деяких стадіях розвитку і в деяких видів зелене забарвлення маскується червоним пігментом (гематокхромом). Основною запасною речовиною є крохмаль, який відкладається всередині в стромі хроматофора навколо піреноїда. Клітинні стінки утворені целюлозою і пектиновими речовинами. У багатьох видів зелених водоростей, як і у вищих, спостерігається чергування поколінь (фаз) – статевого і безстатевого. Поширені переважно у прісних водоймах та на зволжених ділянках суходолу. Зустрічаються солоноводні та морські форми. Вчені вважають, що деякі види цих водоростей покинули водне середовище і перейшли до наземного життя і саме зелені водорості були початковою формою для всіх вищих рослин.

Розмножуються зелені водорості вегетативним, безстатевим (за допомогою спор) і статевим способами. У одного й того самого виду залежно від умов і пори року способи розмноження різні. При цьому спостерігається зміна ядерних фаз – гаплоїдної і диплоїдної, ізоморфна і гетероморфна зміна генерацій.

Представниками відділу зелених водоростей є одноклітинні – хламідомонада, плеврокок і хлорела, багатоклітинні нитчасті – улотрикс і спірогіра.

Відділ зелені водорості поділяють на класи:

1. Клас власне зелені водорості, або рівноджгутикові (*Isocontophyceae*); характеризується безстатевим способом розмноження за допомогою зооспор з двома або чотирма

джгутиками. Статевий процес – ізогамний, гетерогамний і оогамний. Представники: хламідомонада, вольвокс, хлорокок, хлорела та ін. (рис. 45).



Рис. 45. Хлорела (*Chlorella*):

а – вегетативна клітина;

б – утворення апланоспор в клітині і їх вихід із клітини

2. Клас кон'югати (*Conjugatophyceae*). Характеризується відсутністю в життєвому циклі джгутикових форм тому що безстатевого розмноження немає, а статевий процес – кон'югація. Представники – спірогіра, зігнєма та ін.

Клас рівноджгутикові (*Isocontophyceae*)

Цей клас займає центральне положення серед зелених водоростей. Відповідно до ступеня морфологічного диференціювання талому клас поділяють на кілька порядків.

Порядок вольвоксові (*Volvocales*). Типовий представник – одноклітинна водорість хламідомонада із роду *хламідомонада* (*Chlamydomonas*), численні види якого живуть в калюжах, канавах та інших невеликих прісних водоймах.

Хламідомонада (походить від грецьк. *хламіда* – одяг стародавніх греків і *монада* – найпростіший організм) – мікроскопічна одноклітинна водорість грушоподібної або овальної форми, вкрита прозорою безбарвною пектиновою оболонкою, що щільно прилягає до протопласта або (у більш старих, особин) дещо відстає від нього в задній частині (рис. 46).

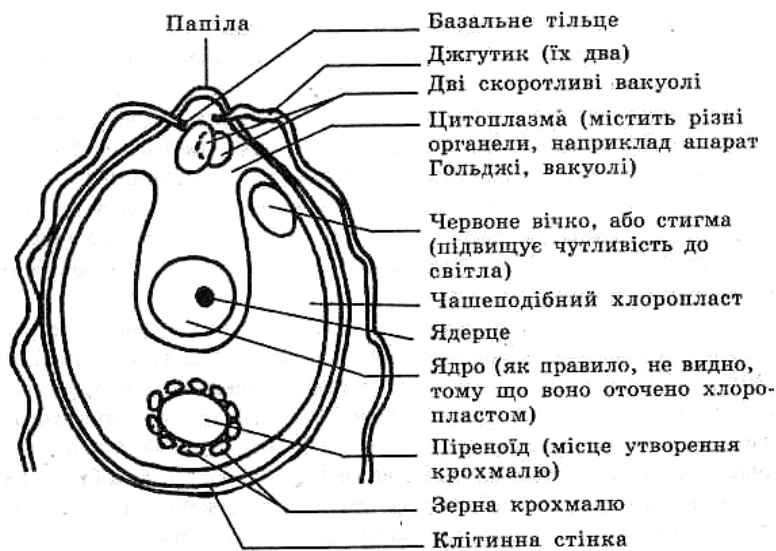


Рис. 46. Будова хламідомонади

На передньому кінці тіла оболонка утворює невелике випинання – *носик*, від якого відходять два джгутики, за допомогою яких хламідомонада плаває у воді. Всю внутрішню частину клітини займає цитоплазма з великим чашоподібним хлоропластом (*хроматофором*) зеленого кольору. В нижній потовщеній частині хлоропласта розміщений кулястий *піреноїд* (від грецьк. *пірен* – кісточка і *ейдос* – вигляд) (зона, де найактивніше синтезуються й накопчуються поживні речовини), який містить багато білків і оточений зернами крохмалю. Червоне світлочутливе вічко – *стигма* – сприймає зміни інтенсивності освітлення, орієнтує рослину за напрямком до світла (позитивний фототаксис). В заглибині хроматофора розміщене велике кулясте ядро з добре помітним ядерцем. Спереду біля основи джгутиків розміщені дві пульсівні вакуолі, що містяться в передній частині клітини. На передньому кінці хламідомонади знаходяться дві скоротливі вакуолі, за допомогою яких виділяється надлишок води, що безперервно надходить до клітини. Скоротливі вакуолі регулюють тиск усередині клітини.

Хламідомонади розмножуються статеві і безстатеві (рис. 47).

При висиханні водойм хламідомонади легко переходять в так званий пальмелеподібний стан: при цьому клітини гублять джгутики, стінки їх ослизнюються, і в такому нерухомому стані клітини розмножуються. Стінки дочірних клітин також ослизнюються і таким чином утворюється система вкладених одна в одну слизистих обгортки, в яких групами по 2–4 або по 8 розташовані нерухомі клітини, які зберігають свої пульсуючі вакуолі і вічка. При перенесенні в воду клітини знову виробляють джгутики і перетворюються на зооспори.

При безстатевому розмноженні клітина втрачає джгутики, її ядро, хлоропласт і цитоплазма діляться на 4 (рідше 8) клітин – *зооспор*. У кожній дочірньої клітини виростає по 2 джгутики, оболонка материнської клітини руйнується і зооспори виходять у воду.

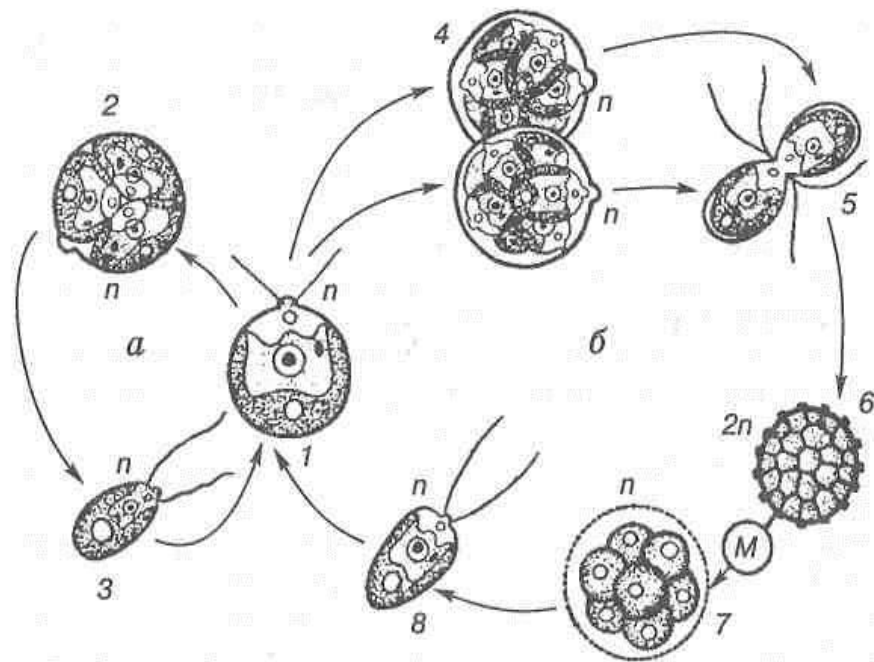


Рис. 47. Життєвий цикл хламідомонади (*Chlamydomonas*):
a – безстатеве розмноження; *б* – статеве розмноження; *M* – мейоз;
 1 – вегетативна особина; 2 – утворення зооспор; 3 – зооспори;
 4 – утворення гамет; 5 – копуляція гамет; 6 – зигота;
 7 – проростання зиготи; 8 – зооспора

У такий спосіб водорості розмножуються дуже швидко. Вже через добу дочірні клітини знов діляться.

Статевий процес – *ізогамія, гетерогамія і оогамія*.

При статевому розмноженні в материнській клітині утворюються *гамети*. Вони подібні до зооспор, однак кількість значно більша – 32 або 64 в одній клітині. Після дозрівання гамети виходять з материнської клітини і попарно з'єднуються, утворюючи *зиготу*. Вона вкривається захисною оболонкою і переходить у стан спокою. Через деякий час зигота виходить з оболонки і ділиться мейотично з утворенням 4 гаплоїдних зооспор.

Хламідомонади живуть у невеликих, дуже забруднених водоймах, що добре прогріваються (калюжі, стічні канами). У таких водоймах вони дуже швидко розмножуються і спричиняють "цвітіння" води. Оскільки поряд з автотрофним способом живлення клітини хламідомонад поглинають розчинені органічні речовини, вони тим самим сприяють процесу очищення забрудненої води (самоочищенню). Цей процес можна спостерігати у відстійниках, очисних спорудах міської каналізації.

Уже через кілька днів після чергового викидання стічних вод водойма очищається. Вода стає чистою і прозорою до дна. Водоростей – активних санітарів – уже немає в товщі води, їхні зиготи опустились на дно і там "відпочивають" до чергового забруднення, яке знов їх активізує.

Хлорела – одноклітинна зелена водорість, має вигляд мікроскопічної нерухомої (без джгутиків) кульки до 15 мкм у діаметрі. Зовні клітини вкриті твердою двоконтурною оболонкою целюлозної природи. За будовою східна з

хламідомонадою, але не має вічка і скоротливих вакуолей. В цитоплазмі міститься один чашоподібний хлоропласт з одним піреноїдом у потовщеній його частині. Ядро одне, однак у живій клітині без спеціальної обробки його не видно. Хлорела здатна використовувати від 10 до 12 % енергії світла.

Розмножується лише нестатевим шляхом. При цьому в материнській клітині утворюється 4–8 *апланоспор*, які через розрив оболонки виходять у воду й набувають вигляду дорослої особини.

Хлорела невибаглива до умов існування і здатна до інтенсивного розмноження, тому зустрічається всюди: у прісних водоймах, морях і ґрунті стовбурах дерев тощо. Вона може вступати у симбіоз з різними організмами, входить до складу лишайників.

Клітина хлорели – зручний об'єкт для різних досліджень. Хлорела – основний об'єкт масового культивування водоростей для практичного використання в різних напрямках. Значну роль у формуванні підвищеного інтересу до неї відіграв її хімічний склад. У перерахунку на суху речовину хлорела містить повноцінних білків 40% і більше, ліпідів – до 20%, вуглеводів – до 35%, зольних речовин – до 10%. Є вітаміни групи В, аскорбінова кислота (віт. С) і філохінони (віт. К). Знайдено речовину, яка має антибіотичну активність – "хлорелін". У деяких країнах хлорелу використовують у їжу після спеціальної обробки, що поліпшує її засвоєння. Для споживання використовують свіжу біомасу хлорели або спеціальну пасту з неї.

Порядок хлорококові (*Chlorococcales*). Представник – **хлорокок** (*Chlorococcus*) – одноклітинна водорість, клітини дрібні, кулеподібні, вкриті оболонкою, одноподібні. Є чашоподібний хроматофор з одним або двома піреноїдами. Зооспори витягнуті, дводжгутикові, в клітині утворюються від 8 до 32 і звільняються через , розрив в стінці материнської клітини. Після деякого періоду руху зооспори гублять джгутики, вкриваються оболонкою і перетворюються на нові кулеподібні клітини, поступово доростаючи до розмірів материнської клітини.

Під час статевого процесу в результаті редукційного поділу і наступних мітотичних поділів у клітині утворюється безліч дводжгутикових гамет. Вони менші за розміром від зооспор. Через розрив в стінці клітини гамети (ізогамети) виходять у водне середовище.

Вони оточені широким слизистим пухирцем, всередині якого часто і відбувається копуляція (злиття) різностатевих ізогамет. Однак гамети можуть і звільнитися від пухирця. Чотириджгутикові зиготи осідають на субстрат, потім гублять джгутики і виростають в нову кулеподібну клітину. Статевий процес – ізогамний.

Плеврокок – мікроскопічна одноклітинна наземна водорість без джгутиків. Під щільною безбарвною оболонкою клітини знаходяться цитоплазма, ядро і пластинчастий хлоропласт. Зазвичай клітини поєднані в групи по 4–6 і більше у вигляді пакетів, іноді утворюють короткі нитки.

Пакети можуть розпадатися на окремі клітини, кожна з них існує самостійно і швидко починає ділитися.

Клітини плеврокока діляться в двох взаємно перпендикулярних напрямках, утворюючи нові пакети. Статевого розмноження немає, зооспори не утворюються.

Плеврокок – наземна водорість. Поселяється плеврокок на корі старих дерев, особливо на північному боці, на землі в сирих місцях, на стінках глиняних горщиків з кімнатними рослинами, утворюючи на них разом з іншими водоростями зелений наліт. Плеврокок входить до складу слані багатьох лишайників.

Рід хлорокок зустрічається в прісноводних водоймах, входить до складу багатьох лишайників.

Порядок сифонокладові (Siphonocladales). Представник – зелена водорість **клагофора (Cladophora)** розповсюджена в прісних водоймах, має нитчастий, дуже гіллястий талом, який складається з витягнутих циліндричних клітин, тобто має сифонокладальну структуру (рис. 48).

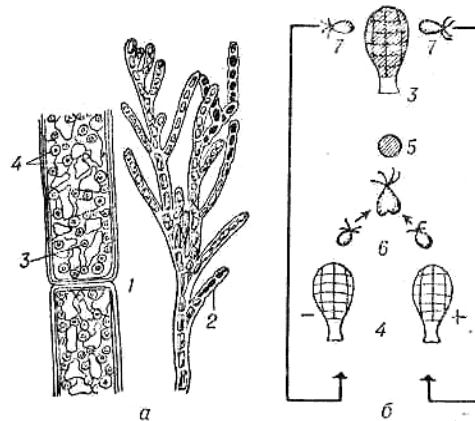


Рис. 48. Клагофора (*Chladophora*):

а – загальний вигляд талому: 1 – будова клітини; 2 – нитка з зооспорангіями; 3 – сітчастий хроматофор; 4 – піреноїди; 5 – зигота; 6 – схема ізогамного статевого процесу (6) та утворення зооспор (7)

Під товстою і шаруватою оболонкою, яка не ослизнюється, розташована постійна цитоплазма з багатьма ядрами. В цитоплазмі міститься сітчастий хроматофор з багатьма піреноїдами. Таломи кладофори, прикріплені в молодому стані до субстрату, пізніше можуть відриватись і, розростаючись, утворювати цілі накопичення брудно-зеленого забарвлення маси, неслизистої на дотик.

Безстатеве розмноження відбувається за допомогою зооспор. У великій кількості вони розвиваються в клітинах, які за зовнішнім виглядом не відрізняються від вегетативних. Зооспори дводжгутикові, виходять через бічний отвір в оболонці клітини. Статевий процес ізогамний. Гамети розвиваються в клітинах (гаметангіях), які не відрізняються від вегетативних. Після копуляції ізогамет (морфологічно однакових) чотириджгутикова зигота

через деякий період руху скидає джгутики і з неї шляхом мітозу починає формуватися новий талом.

Клас кон'югати (*Conjugatophyceae*)

Більшість водоростей цього класу – прісноводні форми. Деякі живуть на ґрунті і в солонуватих водах. Клас включає кілька порядків.

Порядок зигнемові (*Zygnematales*). Представник класу кон'югати *спірогіра* (*Spirogyra*) – одна з найбільш поширених водоростей в прісних водах. Рід спірогіра налічує близько 275 видів.

Спірогіра – багатоклітинна прісноводна нитчаста водорість (до 8-10 см завдовжки). Довгі нитки слані утворюють сплетення (баговиння) яскраво-зеленого кольору, до субстрату вони не прикріплюються і вільно плавають у воді.

Кожна клітина має двошарову оболонку, яка зовні вкрита слизовим чохлам. Внутрішній шар оболонки складається з целюлози, зовнішній – з пектинових речовин. Целюозна оболонка оточує цитоплазму. В центрі клітини розташоване ядро, з добре помітним ядерцем розміщене в центральній частині клітини, підвішене на тяжках цитоплазми, які відходять від цитоплазми. Проміжки між тяжами заповнені вакуолями з клітинним соком. Хроматофор стрічковий, опоясує всю клітину постійно у вигляді спіралі, з великою кількістю піреноїдів (рис. 49).

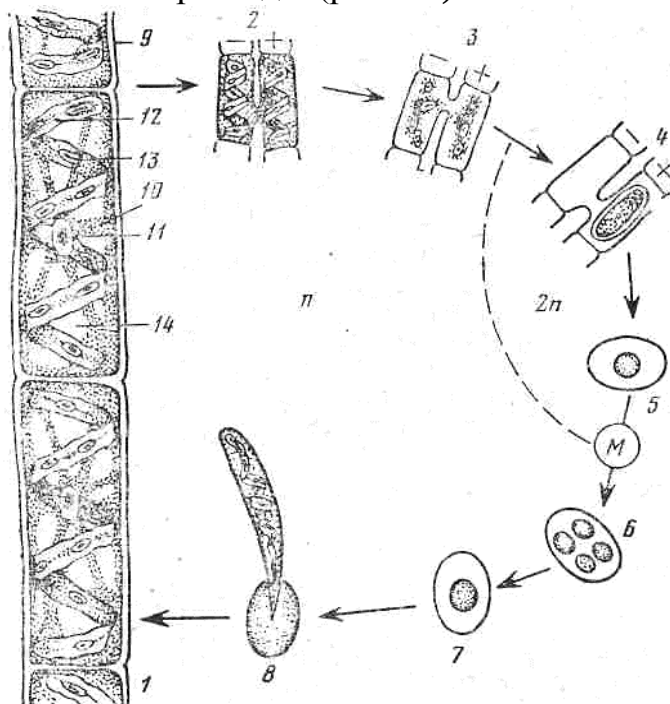


Рис. 49. Цикл розвитку спірогіри (*Spirogyra*):

1 – частина талому; 2–3 – послідовність кон'югації; 4–5 – зигота (зигоспора); 6–7 – мейоз зиготи і відмирання трьох гаплоїдних ядер; 8 – проростання зиготи; 9 – клітинна оболонка; 10 – цитоплазма; 11 – ядро; 12 – хроматофор; 13 – піреноїд; 14 – вакуоля

Всі клітини спірогіри здатні до поділу. Поділ їх відбувається влітку через одну дві години після заходу сонця. Талом гаплоїдний, тому клітини

діляться мітотично: спочатку ділиться ядро, потім утворюється перегородка, яка ділить клітину і хроматофор на дві частини.

Вегетативне розмноження відбувається в разі випадкового розриву ниток або розпадання її на окремі клітини за несприятливих умов. З кожної частини нитки або окремої клітини утворюються нові особини поділом клітин. Безстатеве розмноження не спостерігається.

Статевий процес – кон'югація. Найбільш поширена драбинчаста кон'югація, яка відбувається між двома гетероталічними таломами. Перехід протопласту з клітин однієї нитки в клітини другої гетероталічної нитки відбувається через вузький канал виростів клітин за допомогою пульсуючих вакуолей, які, скорочуючи протопласт, втягують його з віддаючої до приймаючої клітини. Спостерігається і бічна кон'югація. Зигота (зигоспора) одягається щільною оболонкою і після деякого періоду спокою ділиться редукційним поділом з утворенням 4 гаплоїдних ядер. Три з них відмирають, а з однієї клітини з гаплоїдним ядром, яка виходить з материнської клітини, шляхом мітотичного поділу розвивається нова молода нитка спірогіри. Таким чином, сама рослина спірогіри є гаплоїдним поколінням (гаметофітом). Спорофіт же (диплоїдне покоління) представлений лише зиготою.

Характерна ознака спірогіри – повна відсутність джгутикових стадій і статевий процес в формі кон'югації.

Улотрикс багатоклітинна прісноводна водорість, що складається з клітин, розташованих в один ряд у вигляді довгої нитки (до 10 см), дуже поширений у річках, живе, прикріплюючись до підводних предметів, утворюючи яскраво-зелені обростання. Баговиння улотрикса складається з нерозгалужених ниток різної довжини, які на початку росту прикріплюються до субстрату безбарвною видовженою клітиною – *ризоїдом*. Клітини ниток циліндричні або бочкоподібні, короткі. Кожна клітина має ядро, один пристінний підковоподібний хлоропласт і один або кілька піреноїдів.

Розмноження вегетативне, безстатеве і статеве (рис. 50).

При вегетативному розмноженні нитка улотрикса розпадається на короткі сегменти, кожний з яких росте, утворюючи нову нитку.

Безстатеве розмноження здійснюється за допомогою зооспор, які формуються в клітинах. Зооспори – яйце- або грушоподібні клітини з чотирма джгутиками на передньому кінці, червоним вічком і двома пульсівними вакуолями. Кожна зооспора, вийшовши назовні, через деякий час прикріплюється до субстрату і проростає в дорослу особину.

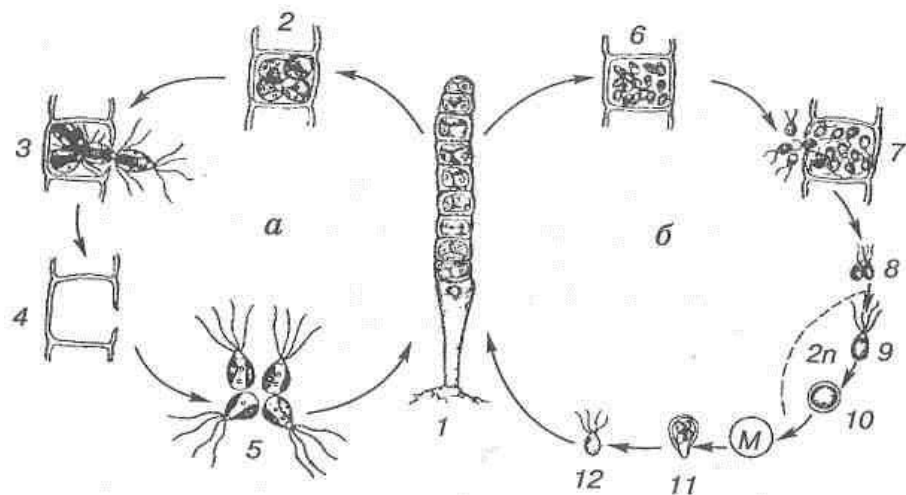


Рис. 50. Життєвий цикл улотрикса:

a – безстатеве розмноження; *б* – статеве розмноження; *M* – мейоз;
 1 – вегетативна особина; 2 – утворення зооспор; 3 – вихід зооспор;
 4 – порожня клітина; 5 – зооспори; 6 – утворення гамет; 7 – вихід гамет;
 8 – ізогамія; 9, 10 – зиготи; 11 – проростання зиготи;
 12 – зооспора

При статевому розмноженні в клітинах нитки формуються гамети, подібні до зооспор, однак лише з двома джгутиками. Гамет у кожній клітині більше, ніж зооспор. З'єднуючись попарно, гамети однієї й тієї самої або частіше різних ниток утворюють зиготу. Вона залишається рухливою недовго, скоро осідає на дно водойми, втрачає джгутики і вкривається товстою оболонкою, що захищає її від несприятливих умов. Під час проростання зиготи відбувається редукційний поділ з утворенням 4–16 гаплоїдних особин.

5.11. ВІДДІЛ ХАРОВІ ВОДРОСТІ (*HAROVE*)

Клас *харові водорості* (*Charophyceae*) включає великі водорості зі складною морфологічною диференціацією нитчастого талому. Безстатевого розмноження немає. Статевий процес оогамний. Статеві органи – антеридій і оогоній – складної будови. За новими даними, харові водорості виділено в окремий відділ.

Представлений одним порядком – харові (*Charales*). Представник – водорість *хара* (*Chara*). Від інших зелених водоростей ця водорість відрізняється складною будовою багатоклітинних статевих органів і розчленованим нитчастим таломом, який досягає 20–30 см заввишки, іноді 1–2 м (рис. 51).

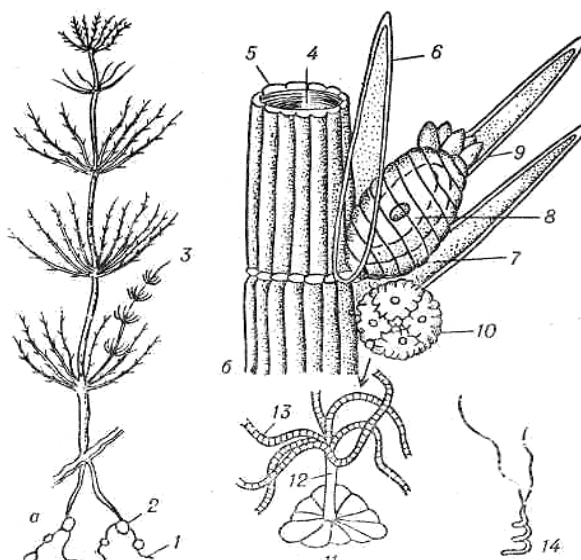


Рис. 51. Хара (*Chara*):

a – загальний вигляд; *б* – частина талому; 1 – ризоїди;
2 – бульбочки; 3 – бічне розгалуження; 4 – центральна клітина;
5 – зовнішні клітини; 6 – одноклітинне розгалуження; 7 – оогоній;
8 – яйцеклітина; 9 – коронка оогонія; 10 – антеридій; 11 – щиток;
12 – підставка; 13 – спермагенні нитки; 14 – сперматозоїд

Мутовчасте галуження її нагадує хвоща. Ріст строго верхівковий: куполоподібна апікальна клітина ділиться мітотично. Бічні «гілки» мають такий самий ріст, як і головна вісь, але клітини міжвузля короткі, а апікальна клітина рано припиняє поділ, набуваючи витягнутої загостреної форми. Міжвузля рослини щільно прикриті нитками – витягнутими клітинами, які утворюють «кору». Прикріплюються талом до субстрату за допомогою ризоїдів, які розвиваються в нижній частині.

Безстатевий розмноження у хари немає. Вегетативно хара розмножується бульбочками, які виникають із нижніх стеблових вузлів. Статевий процес оогамний. Як правило, статеві органи (оогоній і антеридій) розвиваються в безпосередній близькості один від одного, але є і дводомні види. Статеві органи формуються на вторинних бічних «гілках» обмеженого росту. Антеридій кулеподібний. Зовнішня стінка його має зігнуті клітинні щитки, опуклим боком повернуті назовні. Всередині антеридію формуються кулеподібні клітини – головки, від яких відходять шість вторинних головок. На вторинних головках розвиваються довгі нитки, звичайно двічі роздвоєні біля основи. Це – спермагенні нитки. Вони заповнюють порожнину антеридію щільним клубком. Кожна нитка складається із 100–200 дископодібних клітин, в яких, утворюється по одному спіральні зігнутому дводжгутиковому сперматозоїду. Сперматозоїди звільняються при розходженні щитків антеридіальної оболонки і ослизненні стінок клітин спермагенних ниток.

Оогоній розвивається поряд із антеридієм із так званої, базальної клітини. Зверху оогоній оточений 5 спіральними коровими нитками, які на

верхівці оогонію утворюють коронку. В оогонії формується Одна яйцеклітина. Під коронкою нитки злегка роз'єднуються і в утворену щілину проникають сперматозоїди. Верхівка оогоніальної стінки ослизнюється і сперматозоїди запліднюють яйцеклітину. Навколо заплідненої яйцеклітини виділяється целюозна оболонка, Назовні знаходяться стінка оогонію, корові нитки, які твердіють, насичуються суберином, потовщуються. В них можуть відкладатися солі кремнію і кальцію. Таким чином, зигота (ооспора) захищена твердими оболонками і переходить в стан спокою. Після деякого періоду зигота ділиться редуційним поділом, формуються чотири гаплоїдних ядра. Далі появляється перегородка, яка, ділить ооспору на дві неоднакові частини: верхня клітина одержує одно ядро з чотирьох, а нижня, збагачена запасними поживними речовинами, три останні ядра. Ці три ядра згодом дегенерують, а з верхньої клітини, за рахунок поживних речовин нижньої клітини, розвивається передросток (протонема), а потім нормальний талом. Харові поширені, в основному, в прісних водоймах.

Таким чином, водорості відділу зелені водорості мають такі характерні ознаки: поширення як у прісноводних, так і морських середовищах, у ґрунті; тип талому буває одноклітинний, колоніальний, багатоклітинний, нитчастий, пластинчастий, неклітинний, розчленований; речовини клітинної оболонки – целюлоза і пектин; наявність різної форми хроматофорів: чашоподібної, кільцеподібної, дископодібної, стрічкоподібної та ін.; пігменти – хлорофіл *a* і *b*, каротиноїди; розмноження: вегетативне (поділом клітини, частинами талом, бульбочками), безстатеве (зооспорами, апланоспорами); статеве (ізогамія, гетерогамія, оогамія, кон'югація).

Ульва. Морська пластинчаста водорість. Називають її «морський салат». Досягає 30-50 см завдовжки. Прикріплюється до субстрату. Розмножується статеве і нестатеве.

5.12 ВІДДІЛ ЖОВТО-ЗЕЛЕНІ, АБО РІЗНОДЖГУТИКОВІ ВОДОРСТІ (*XANTHOPHYTA, HETEROCONTAE*)

Представники відділу **Жовто-зелені водорості** дуже поширені в різних умовах зростання, особливо в чистих прісних водоймах. Багато з них дуже схожі на зелені водорості, їх навіть до цього відділу відносили. Жовто-зелені водорості відрізняються від зелених такими важливими ознаками: рухомі форми і стадії мають два джгутики неоднакової довжини і різної будови. У більшості їх видів є пектинова оболонка, у деяких – целюозна. У більш примітивних форм клітина одягнена перипластом.

Інколи клітинна оболонка просякнута кремнеземом і складається з двох частин. В прозорій цитоплазмі клітини містяться дрібні ядра (одно або багато), диско- або чашоподібні зірчасті хроматофори, інколи з піреноїдом. В хроматофорах є хлорофіл, каротин і ксантофіл. Комбінації цих пігментів надають клітинам світло- і темно-жовтого, інколи зеленого і голубого забарвлення. Ламелярна система хроматофорів представлена тилакоїдом. Крохмалю немає, в клітинах накопичується олія. У рухомих форм є червоне

вічко, розташоване біля переднього кінця хроматофора. Вегетативне розмноження відбувається поздовжнім діленням клітини, безстатеве – зооспорами або апланоспорами. Статевий процес відомий у не багатьох водоростей (ізо- або оогамія). За несприятливих умов можуть утворюватися цисти з слабкоокременілою оболонкою. В цьому відділі виражені різні типи організації: монадна, амебоїдна, нитчаста, сифональна та ін., що виражають різні етапи еволюції будови, які були основою для виділення відповідних класів і порядків. До складу відділу входить кілька класів: ксантосифонові, ксантотрихові, ксантомонатові та ін.

Клас ксантосифонові (*Xanthosiphonophyceae*)

Типовим представником цього класу, види якого дуже поширені в природі, є водорість роду *вошерія* (*Vaucheria*) (рис. 52).

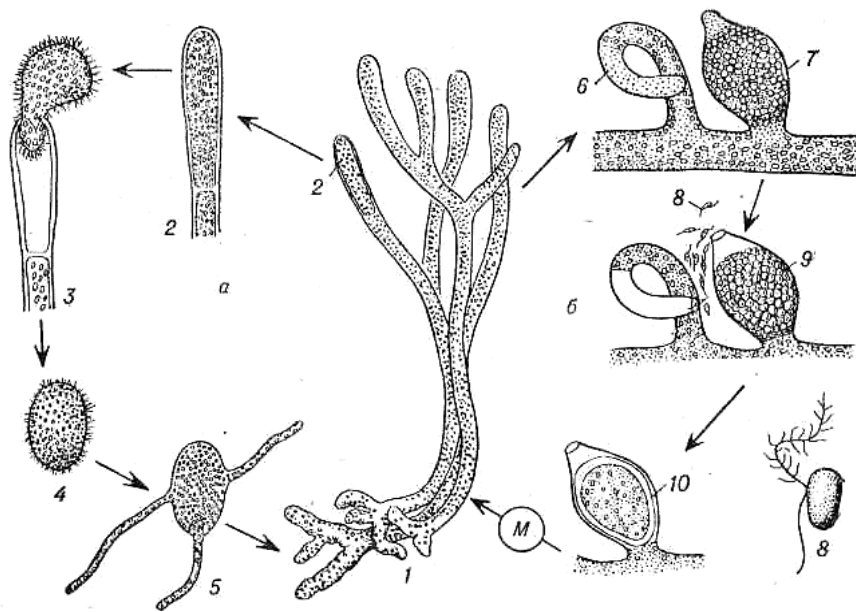


Рис. 52. Життєвий цикл вошерії (*Vaucheria*): *a* – безстатеве розмноження; *б* – статеве розмноження; *М* – мейоз;

1 – сифональний талом; 2 – зооспорангій; 3 – вихід зооспори;
4 – зооспора; 5 – проростання зооспори; 6 – антеридій; 7 – оогоній;
8 – сперматозоїд; 9 – яйцеклітина; 10 – зигота

Види її зустрічаються в прісних водоймах і морях (вошерія дихотомічна – *V. dichotoma*), на вологому ґрунті серед мохів (вошерія сидяча – *V. sessilis*). Деякі з видів є індикаторами на засоленість води.

Вошерія – нитчаста неклітинна водорість, талом якої досягає кількох сантиметрів завдовжки, слабо дихотомічно розгалужений. Прикріплюється до субстрату безкорінними лапчастими ризоїдами. В нитках добре помітні численні постійні зернисті хроматофори без піреноїдів, є краплини жиру.

Талом багатоядерний, дрібні ядра розташовані глибше хроматофорів, тому їх під мікроскопом не видно.

Розмножується вошерія *безстатевим* і *статевим* способами. При безстатевому розмноженні у верхній бічній «гілці» відділяється

перегородкою частина талому з багатьма ядрами. Формується велика зооспора. При цьому ядра переміщуються, займаючи постійне положення, а, хроматофори розташовуються глибше. Над кожним ядром на поверхні зооспори утворюється пара джгутиків. Спора багатоджгутикова. Зверху в клітині (зооспорангії), де знаходиться зооспора, утворюється отвір, крізь який зооспора виходить у водне середовище, швидко плаває, а потім прикріпившись до субстрату, проростає в новий нитчастий талом. При цьому ядра діляться мітотично, перегородок же в таломі не утворюється.

Статевий процес *оогамний*. Оогоній являє собою овальний, або великий округлий виріст на поверхні талому. Він відділяється від талому перегородкою і містить одну яйцеклітину. Поряд з оогонієм на тому ж таломі (а інколи по обидва боки оогонію) утворюються антеридіальні вирости, загнуті, як ріг. Власне антеридій – це верхня частина виросту, відділена в місці перегину перегородкою. В антеридії формується багато сперматозоїдів з двома джгутиками неоднакової довжини. Статеві клітини в статевих органах, які ростуть на одному таломі, визрівають неодноразово, тому яйцеклітина оогонію запліднюється сперматозоїдом антеридію, розташованим на другому таломі.

При визріванні яйцеклітини із носика оогонію виступає краплинка безбарвної рідини, яка притягує сперматозоїди. Один із них проникає в оогоній і запліднює яйцеклітину, а інші сперматозоїди переміщуються далі. Зигота, яку називають *ооспорою*, одягається багатошаровою оболонкою і наповнюється жирами і гематокромом. Після періоду спокою ооспора ділиться редукційним поділом. Три ядра дегенерує, а з клітини з одним ядром, яке залишилось в клітині, розвивається нова гаплоїдна особина, яка виходить із оболонки материнської клітини і формує нову нитку.

В циклі розвитку вошерії гаметофіт (статеве покоління) представлений двостатевим гаплоїдним таломом, а спорофіт (безстатеве покоління) – лише зиготою. В циклі розвитку переважає статеве покоління – гаметофіт.

Другий представник – *ботридій зернистий* (*Botridium granulatum*). Талом цієї водорості являє собою нитчасте пухирце- або мішкоподібне утворення, одягнене оболонкою з целюлози і пектину, з численними хроматофорами і ядрами. Влітку вологий ґрунт біля водойм, по краях засихаючих калюж, коліях доріг буквально усипані видимими простим оком темно-зеленими блискучими пухирцями ботридія. Пухирець – це клітина, приблизно 1 мм діаметром і 2 мм заввишки, яка донизу поступово звужується і переходить в галузисті, безбарвні ризоїди, занурені у ґрунт. Всередині клітини є вакуоля, в тонкому пристінному шарі цитоплазми містяться численні дископодібні хроматофори, дрібні ядра і краплини олії. Під час дощу, коли ботридій заливається водою, всередині пухирця утворюються численні зооспори, які виходять з отвору у верхній частині, пухирця. Коли немає довго дощу і ґрунт пересихає, то в пухирці утворюються апланоспори або вміст надземної частини переливається в ризоїди і там розпадається на

цисти. При зволоженні цисти або проростають безпосередньо в нові особини, або формують зооспори.

Клас ксантотрихові (*Xanthotrichophyceae*)

До цього класу належить досить поширена в прісних водоймах негалузиста нитчаста водорість *трибонема зелена* (*Tribonema viridis*). Спочатку нитки її прикріплюються до якого-небудь субстрату базальною клітиною, а потім, в зв'язку з відмиранням базальної клітини, спливають на поверхню і зустрічаються уже як вільноплаваючі, часто переплетені згустки ниток. Розмножуються вегетативним і безстатевим способами.

Клас ксантомонадові (*Xanthomonadophyceae*)

Представником даного класу виступає *гетерохлоріс* (*Heterochloris*).

Представниками жовто-зелених водоростей є також водорості, що належить до класу ксантококові (*Xanthococcophyceae*) види роду ботридіопсіс (*Botrydiopsis*) та ін.

5.13. ВІДДІЛ БУРІ ВОДРОСТІ (*PHAEOPHYTA*)

До відділу *Бурі водорості* (*Phaeophyta*) належить близько 1 500 видів. Це виключно морські багатоклітинні водорості, є важливими компонентами бентосу. Більшість із них прикріплюється до субстрату. Розміри коливаються від кількох міліметрів до 60 м завдовжки. Бурі водорості утворюють підводні "луки" та величезну кількість біомаси. До бурих належать найбільші за розмірами водорості. В Україні представників бурих водоростей можна зустріти в Чорному й Азовському морях.

Клітини бурі водоростей мають сильно ослизнену клітинну стінку, що складається з внутрішнього целюлозного шару і зовнішнього пектинового, одне ядро, одну чи багато вакуолей, численні зернисті хлоропласти бурого кольору. Різні відтінки бурого кольору зумовлені тим, що окрім хлорофілу (*a* і *c*) є бурі та жовті (фукоксантин, каротин, ксантофіл) пігменти. Особливо багато фукоксантину. Суміш різних пігментів зумовлює характерне забарвлення слоєвищ різних відтінків: від оливково-жовтого до темно-зеленого. У низькоорганізованих бурих водоростей талом складається з одного ряду клітин. У високоорганізованих клітини діляться в різних площинах, частково диференціюючи, формують відокремлені групи клітин, які нагадують асимілюючі, запасуючі, механічні і провідні тканини. Розрізняють кору, що складається з інтенсивно забарвлених клітин з хлоропластами, і серцевину – з безбарвних великих клітин однакового розміру. Серцевина забезпечує транспорт продуктів фотосинтезу і виконує механічну функцію.

Запасними поживними речовинами є полісахарид ламінарин, який відкладається в цитоплазмі. Крім того, запасують шестиатомний спирт маніт і жири. Ріст талому – верхівковий.

Розмножуються вегетативно, статеві і нестатеві. Характерне чергування поколінь.

Вегетативне розмноження відбувається частками талому.

При безстатевому розмноженні утворюються численні дводжгутикові гаплоїдні зооспори, що проростають у гаметофіти.

Статеве розмноження – *ізогамія*, *гетерогамія* і *оогамія*.

Ізогамети і гетерогамети формуються у багатоклітинних гаметангіях. Оогонії і антеридії – одноклітинні, інколи – багатоклітинні. Зигота без періоду спокою проростає в диплоїдний спорофіт. У деяких бурих водоростей спорофіт і гаметофіт зовні однакові, у других – зміни фаз немає. Бурі водорості – найбільш складно побудовані порівняно з другими відділами водоростей. Належать вони до бентосних.

У всіх бурих водоростей, за винятком порядку фукусових, у яких немає безстатевого розмноження і які є диплоїдними рослинами, спостерігається зміна поколінь: у одних ізоморфна генерація (обидва покоління морфологічно однакові), у других – гетероморфна, коли покоління різко відрізняються за зовнішнім виглядом, у третіх – зміни генерацій немає. Ці різні типи життєвого циклу лягли в основу сучасного поділу відділу бурих водоростей на три класи, або когорти (групи порядків): ізогенератні (*Isogeneratae*), що характеризуються ізоморфною зміною генерацій; гетерогенератні (*Heterojgeneratae*), що включають бурі водорості з гетероморфною зміною генерацій, і циклоспорів (*Cyclosporeae*), де зміни генерацій немає.

Клас ізогенератні (*Isogeneratae*)

До цього класу належать кілька порядків. Представником **порядку ектокарпові** (*Ectocarpales*) є рід ектокарпус (*Ectocarpus*), який об'єднує найпримітивніші сучасні бурі водорості. Численні види його поширені в усіх морях і ростуть на підводних предметах та інших водоростях. Талом (як у спорофіта, так і у гаметофіта) має вигляд жовтуватого-бурих кущиків, завдовжки кілька сантиметрів. Від ниток, що стеляться, відходять вертикальні нитки з одного ряду клітин з чітко вираженим верхівковим ростом.

Безстатеве розмноження – зооспорами. Вони розвиваються на диплоїдних рослинах в одногнізних спорангіях. Зооспори – голі гаплоїдні клітини, тому що їх утворенню передують редукційний поділ вмісту зооспорангія. Гаплоїдні зооспори виростають в гаплоїдні рослини, що формують гамети. Статевий процес ізогамний. Зигота без періоду спокою проростає в диплоїдну безстатеву рослину – спорофіт з такою самою формою талому, як і у гаплоїдної рослини (гаметофіта).

Представником **порядку диктіотових** (*Dictyotales*) цього класу є **диктіота** (*Dictyota*). Ця водорість має вигляд дихотомічно розчленованої на плоскі стрічки пластинки 10–20 см заввишки, прикріпленої за допомогою стопи до субстрату (рис. 53).

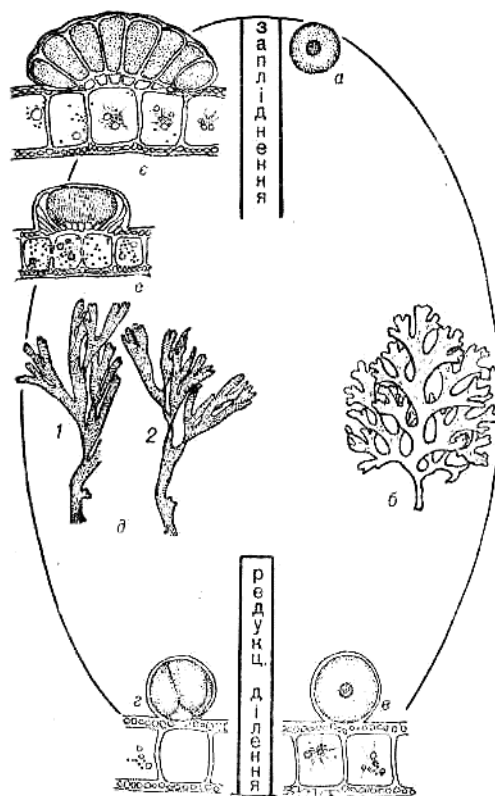


Рис. 53. Схема циклу розвитку бурої водорості диктіоти (*Dictyota*):

a – зигота; *б* – доросла особина, розвинена із зиготи;

в – молодий спорангій; *г* – тетраспорангій;

д – вирості з тетраспор рослини з антеридіями (1) і оогоніями (2);

е – антеридій; *є* – оогоній з яйцеклітинами

На поверхні спорофіта розвиваються кулясті спорангії, в яких утворюється по чотири нерухливі голі спори (тетраспори). З тетраспор виростають дводомні гамети офіти. На чоловічих особинах утворюються багатоклітинні антеридії, які розташовані групами (сорусами) і утворюють численні сперматозоїди. На жіночих особинах розвиваються групи (соруси) одноклітинних оогоніїв. Після оогамного статевого процесу зигота без проходження спокою проростає і утворює диплоїдні рослини, які розмножуються тільки нестатево – тетраспорами.

Клас гетерогенератні (*Heterogeneratae*)

До цього класу входить порядок ламінарієві (*Laminariales*). Представник – **ламінарія японська** (*Lammaria japonica*). У північних морях поширені два види – *цукрова* і *пальчаста*.

Ламінарія – бура водорість із слоєвищем, що складається з пластинки, стовбура і ризоїдів (біля основи). Пластинка (філоїд) лінійна, ланцето- або широколанцетоподібна, нерозсічена, 2–6 м завдовжки (інколи до 12), 10–35 см завширшки, має добре виражену полярність. У пластинці розташовані ходи. Ризоїди також із слизовими ходами, або лакунами. Кріпляться до поверхні субстрату розгалуженими ризоїдами. Має так званий «черешок» і видовжену пластинку. Ламінарія утворює зарості на камінні і скелях у воді до глибини 25 м в місцях з постійним рухом води, без опресніння.

Найчастіше оселяється біля відкритих берегів, особливо тих, які піддаються дії хвиль і течій. Найбільші зарості розташовані на глибині 4–10 м.

На обох боках пластинки утворюються зооспорангії (з липня по жовтень). Зооспори, виходячи з спорангія при температурі $+5^{\circ}\text{C}$, можуть плавати дві доби і гинуть, якщо за цей час не знаходять місця для прикріплення. При підвищеній температурі води час руху зооспор зменшується. Зооспори – гаплоїдні, вони утворюються після редуційного поділу вмісту зооспорангію. Із зооспор розвиваються мікроскопічні роздільностатеві (рідше двостатеві) гамети офіти. Гаметофіт живе мало, основною життєвою формою є спорофіт (рис. 54).

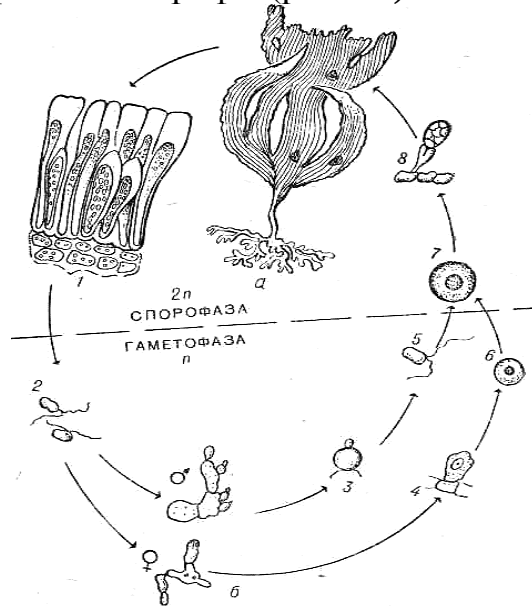


Рис. 54. Цикл розвитку ламінарії (*Laminaria*):

a – спорофіт; *б* – гаметофіти (заростки);

1 – зооспорангії; 2 – зооспори; 3 – антеридій; 4 – оогоній;

5 – сперматозоїд; 6 – яйцеклітина; 7 – зигота;

8 – розвиток проростка (спорофіта) із зиготи

Жіночий гаметофіт багатоклітинний або одноклітинний, з оогоніями, чоловічий – завжди багатоклітинний, з антеридіями. За оптимальних умов гаметофіти утворюють гамети через 2–4 тижні. В кожному гаметангію утворюються по одній гаметі. Чоловічі гамети дрібні, з двома джгутиками, жіночі (яйцеклітини) великі, нерухомі.

При визріванні яйцеклітина виходить з оогонія і прикріплюється зовні до його країв. В такому положенні відбувається запліднення яйцеклітини сперматозоїдом – чоловічою гаметою. Із зиготи розвивається макроскопічне слоевище спорофіта. Проростки спорофіта з'являються в березні. Найбільш інтенсивно вони ростуть в довжину при температурі $0\text{--}13^{\circ}\text{C}$. З підвищенням температури води швидкість росту сповільнюється, але прискорюється накопичення в слоевищах сухих речовин. Тому в кінці літа підвищується їх промислова цінність.

Тривалість життя слоевища – близько двох років. У вересні – жовтні кожного року, після виходу зооспор, пластинка руйнується. Заготовляють лише дворічні слоевища.

Ламінарія японська та інші її види містять різноманітні мікроелементи (особливо багато йоду і броду), вітаміни, ламірин та, інші фізіологічно активні речовини. Вони є промисловими видами й використовуються для корму тваринам, виготовлення різних продуктів живлення (її називають «морською капустою»), з неї виробляють кормове борошно, з неї одержують лікарські препарати (йод, маніт тощо), альгінати, які використовують замість цукру при діабеті.

Найскладніше організованими серед бурих водоростей є *саргасуми*. Мають вигляд невеликих кущиків (0,5-2 м). Ростуть на дні мілководь морів, деякі плавають біля поверхні завдяки пухирцям з повітрям. Ці багаторічні водорості живуть компактно в Атлантичному океані (Саргасове море). Саме тут нереститься вугор.

Вегетативне розмноження відбувається частинками талому; безстатеве – зооспорами, у деяких спорами особливої будови; статеве – сперматозоїдами та яйцеклітинами.

Клас циклоспорові (*Cyclosporeae*)

Включає один *порядок фуксові* (*Fucales*). Представник – рід *фукус* (*Fucus*.). Він дуже поширений у північних морях. Плоский ремнеподібний, дихотомічно розгалужений талом темно-бурого забарвлення, досягає їм завдовжки. До субстрату водорість кріпиться розширеною основою (стопою). Галом нарастає завдяки діяльності верхівкових клітин, розташованих на кінцях плоских розгалужень. При розмноженні кінці талома роздуваються і перетворюються на *рецептакули-гілочки*, на яких розташовані статеві органи. Статеві органи занурені в грушоподібні заглиблення – *концептакули* (скафідії) (рид. 55).

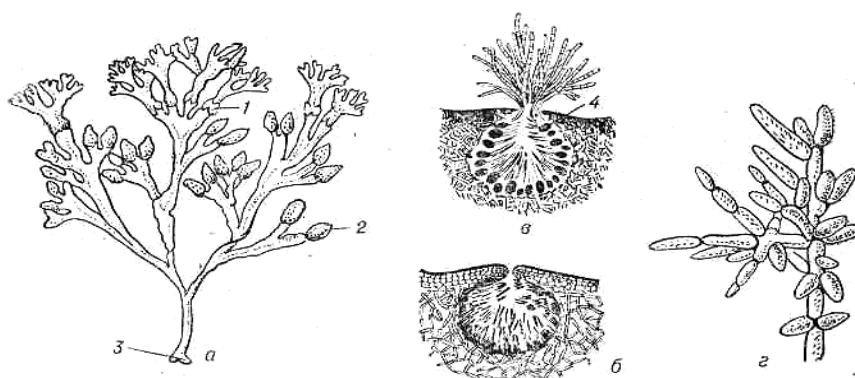


Рис. 55. Буря циклоспорова водорість фукус (*Fucus*):

а – загальний вигляд талому; основа слані розширена в своєрідну підшву, якою рослина прикріплюється до каменів; *б, в* – органи статевого розмноження; *б* – скафідій (спеціальне заглиблення в таломі) з антеридіями; *в* – скафідій з оогоніями; статеві органи містяться між ниткоподібними виростами – парафізами; *г* – гілочка з антеридіями;

1 – повітряноні порожнини; *2* – рецептакули; *3* – стопа; *4* – оогонії

Є чоловічі і жіночі скафідії. В оогоніях жіночого скафідія формується 8 яйцеклітин, в антеридіях чоловічого скафідія – 64 сперматозоїди. Яйцеклітини фукуса виділяють летючу речовину, яка приваблює сперматозоїди. Цю речовину називають фукосератеном.

Бурі водорості – природна група, що за своєю морфологією значно відрізняється від інших відділів водоростей. Однак, за рядом ознак, бурі водорості подібні до жовто-зелених, діатомових та інших відділів водоростей. Відносно еволюційних зв'язків порядків в межах відділу бурих водоростей і розташування їх в системі єдиного погляду немає.

Бурі водорості використовують для отримання альгінатів (солей альгінової кислоти, аналог желатину), які використовують у різних галузях господарства. З них виробляють клей для текстильного виробництва, проклеювання паперу, скріплення цементу. Плівки з альгінату натрію наносять на метали, бетонні споруди тощо, щоб захистити їх від корозії, руйнування, гниття. Альгінати використовують при приготуванні консервів, фруктових соків, барвників.

5.14. ВІДДІЛ ЧЕРВОНІ ВОДРОСТІ, АБО БАГРЯНКИ (RHODOPHYTA)

До відділу Червоні водорості, або Багрянки (*Rhodophyta*) належать переважно багатоклітинні водорості, що поширені переважно в солоних водоймах і прикріплюються до субстрату, у вигляді простих або розгалужених ниток, кущиків, розсічених пластинок та інших утворень. Відділ об'єднує понад 4000 видів. Рухливих стадій у циклі розвитку немає.

Найбільш відомими представниками є *порфіра*, *делесерія* тощо. Дуже рідко зустрічаються у прісних водоймах (*батрахоспермум*), наземних обростаннях у вологих місцях (*порфіридіум*). У Чорному морі біля берегів України можна зустріти червоні водорості кулястої форми – *церамію*, кущики, схожі на корали, – *кораліну*, шнуроподібну форму – *немаліон*.

У Чорному морі зростає *церамій червоний*, якого хвилями викидає на берег під час шторму.

Більшість червоних водоростей, має так звані псевдопаренхіматозні таломі, що виникають за рахунок переплетіння бічних гілок або однієї осі, необмежено наростаючої з допомогою верхівкової клітини (одноосьова будова), або з багатьох таких осей (багато-осьова будова). Пластинчасті таломі паренхіматозної будови, одержані в результаті як поперечних, так і поздовжніх поділів клітини, зустрічаються серед червоних водоростей рідко (у порфіри). Відомі також одноклітинні кокоїдні форми (у порфіридіума). У багатьох червоних водоростей таломі у вигляді розгалужених ниток, прикріплених до субстрату за допомогою ризоїдів (рис. 56).

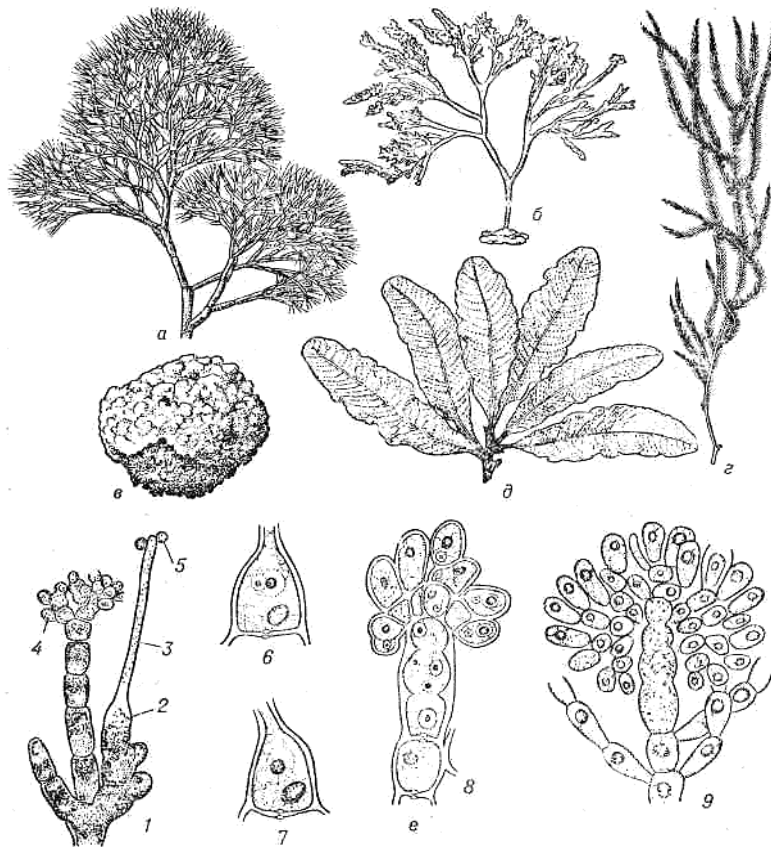


Рис. 56. Червоні водорості:

а – калітамніон (*Callithamnion*); *б* – гігантіна (*Gigantina*);

в – літотамніон (*Lithothamnion*); *г* – діазія (*Diasia*);

д – дедесерія (*Delesseria*); *е* – статевий процес у немаліону (*Nemalion*);

1 – карпогон; 2 – черевце; 3 – трихогіна; 4 – антеридій;

5 – спермації; 6 – копуляція; 7 – зигота; 8 – утворення карпоспор;

9 – карпоспори

Клітини червоних водоростей вкриті двошаровою оболонкою: зовнішня – пектинова, внутрішня – геміцелюозна, компоненти якої дуже бубнявіють і часто зливаються в загальний слиз м'якої або хрящуватої консистенції, що оточує протопласти. При діленні клітин у більшості червоних водоростей в оболонці залишаються непотовщені місця – первинні пори (у класу фридей), яких немає у більш примітивних водоростей класу бангієві. Клітини одно- і багатоядерні, з численними хроматофорами у вигляді зерен або пластинок, з піреноїдами або без них. У бангієвих зустрічаються зірчасті хроматофори з центральним піреноїдом.

Хроматофори червоних водоростей – це поодинокі тилакоїди, вкриті оболонкою з двох мембран. На поверхні тилакоїдів локалізовані пігменти хлорофіл (*a* і *d*) і каротиноїди. Хлорофіл *d* характерний тільки для червоних водоростей. Забарвлення слані різноманітне: від жовтого чи блакитно-зеленого до червоного. Це зумовлено тим, що крім хлорофілу та каратиноїдів, в хроматофорах міститься ще ряд водорозчинних пігментів: фікоціанін і ілофікоціанін – синього забарвлення, фікоеритрин червоного забарвлення. Від співвідношення цих пігментів залежить колір таломів

водоростей: від малиново-червоного до голубувато-стального. Червоні пігменти дозволяють водоростям уловити слабе світло на великих глибинах (до 250 м). На мілководді переважає блакитно-зелене забарвлення, зумовлене синім пігментом фікоціаном. Запасні речовини у вигляді полісахариду – багрянкового крохмалю, що відкладається в цитоплазмі. Більшість червоних водоростей – дводомні рослини.

Розмноження. Безстатеве розмноження відбувається за допомогою нерухливих клітин (спор). Ці спори утворюються в спорангіях. У одних видів спорангії містять лише по одній спорі (моноспорі). Рослини, які утворюють моноспори, усе життя проводять в гаплоїдній фазі, диплоїдна лише зигота. Моноспори гаплоїдні. Звільняючись через розрив в спорангії, моноспори одягаються оболонкою і проростають в новий талом. У других червоних водоростей утворюється по чотири спори в спорангіях (тетраспори). Вони формуються на диплоїдних рослинах-спорофітах (тетраспорофітах). В тетраспорангіях перед утворенням тетраспор відбувається мейоз, тобто тетраспори гаплоїдні. Із тетраспор розвиваються різностатеві гаметофіти (чоловічий і жіночий) з відповідними гаметангіями.

Статевий процес оогамний. Жіночий орган (карпогон) у більшості видів складається із розширеної частини – черевця, в якому міститься яйцеклітина, і відростка – трихогони. У бангієвих трихогони немає. Карпогон звичайно розвивається на особливій короткій карпогоніальній гілочці. Антеридії – дрібні безбарвні клітини, в яких формуються дрібні, голі без джгутиків чоловічі гамети – спермації. Випадаючи з антеридіїв, спермації пасивно-переносяться токами води і прилипають до трихогони. У місці контакту спермація і трихогони їхні стінки розчиняються і ядро спермації переміщається по трихогоні в черевцеву частину карпогона, де зливається з жіночим ядром. Після запліднення базальна частина карпогона відділяється перегородкою від трихогони, яка відмирає, а із зиготи формуються так звані *карпоспори*. Клітини, в яких утворюються карпоспори, називають *карпоспораніями*. Деталі цього розвитку мають важливе систематичне значення. У одних червоних водоростей зигота безпосередньо ділиться з утворенням карпоспор. У других із заплідненого карпогона виростають галузисті нитки – гонимобласти, клітини яких перетворюються на карпоспорангії, в яких виробляється по одній карпоспорі. У більшості ж червоних водоростей гонимобласти розвиваються не безпосередньо із черевця заплідненого карпогона, а із особливих, допомагаючих ауксиларних клітин. Ці клітини можуть бути розташовані або близько від карпогона на таломі, або віддалені від нього. В тих випадках, коли ауксиларні клітини віддалені від карпогона, із його черевця після запліднення виростають з'єднуючі нитки. Їх виникненню передують мітотичний поділ ядра зиготи, тому з'єднуючі нитки містять диплоїдні ядра. Ці нитки підростають до ауксиларних клітин, в місці їх контакту оболонки розчиняються і між цими нитками і клітинами встановлюється зв'язок. Однак злиття протопластів не зумовлює злиття ядер (диплоїдного ядра з'єднуючої нитки і гаплоїдного ядра

ауксилярної клітини). Воно лише стимулює поділ диплоїдного ядра клітини з'єднуючої нитки і розвиток гонимобластів, клітини яких містять диплоїдні ядра і продукують диплоїдні карпоспори. Гонимобласти, що розвивають карпоспори, розглядають як особливу генерацію – карпоспорофіт.

У найбільш організованих червоних водоростей ауксилярні клітини розвиваються тільки після запліднення карпогона і безпосередньо поблизу нього. Сукупність ауксилярної клітини (або кількох) з карпогоном має спеціальну назву – *прокарпій*. В даному випадку немає потреби в утворенні довгих з'єднуючих ниток, що зв'язують карпогон і ауксилярні клітини. Ауксилярна клітина просто зливається з черевцем заплідненого карпогона, після чого з неї розвиваються гонимобласти з карпоспорами. Карпоспорангії часто розташовуються тісними групами – *цистокарпіями*, які у багатьох представників одягнені псевдопаренхіматозною оболонкою, що розвивається з сусідніх з карпогоном клітин. За винятком деяких найпростіших видів, які живуть в проточних ріках з чистою водою, червоні водорості – морські рослини. Вони завжди прикріплені до субстрату (каміння, інших водоростей). Як правило, це епіфіти, але є і паразити. Часто живуть на великих глибинах, глибоководні види відрізняються яскравим забарвленням.

Цей відділ поділяють на два класи: бангієві і флоридові. Водорості класу бангієві більш примітивні, ніж флоридові, які являють собою більш еволюціоновану групу.

Клас бангієві (*Bangiophyceae*)

Представник – рід *порфіра* (*Porphyra*), дуже поширений у північних і південних морях. Листоподібний талом пурпурового забарвлення основою прикріплюється до субстрату і досягає 50 см завдовжки, рідко більше, до 2 м. Талом складається з одного або двох шарів клітин, що містять по одному зірчастому хроматофору.

В антеридіях утворюється по одному спермацію. Карпогони майже не відрізняються від вегетативних клітин, будучи подовжені в короткий відросток. Типова трихігона не спостерігається; Після запліднення зигота (запліднений карпогон) безпосередньо поділяється на 2–32 карпоспори, які звільняються так, як і спермації – завдяки бубнявінню міжклітинного слизу. Карпоспори спочатку голі, але через кілька днів вони вкриваються оболонкою і розвиваються в нитчасті таломі, що утворюють на вапнякових раковинах молюсків червоні плями. Ця стадія довгий час вважалася самостійною водорістю *Canthocelis rosea*. Вона розмножується моноспорами, з яких формуються листоподібні таломі порфіри. Мейоз у порфіри під час проростання зиготи і утворення карпоспор не спостерігається. Багато видів порфіри використовують в їжу.

Клас флоридові (*Florideophyceae*)

Представник класу флоридові – ряд леманеа (*Lemanea*). Зустрічається в швидкотекучих річках з холодною водою. Талом має вигляд нерозгалуженої щетинки 10–15 см завдовжки і 1 мм завтовшки, темно-фіолетового або оливково-бурого забарвлення. Хроматофори без піреноїдів. Антеридії

утворюються групами з поверхневих клітин кори (кінцевих багат шарових розгалужень). Карпогоніальці гілки, що несуть карпогони, розвиваються з внутрішніх клітин кори. Після запліднення із черевцевої частини карпогона формуються пучки гонимобластів, що врастають в порожнину талом. Карпоспорангії утворюються цілими ланцюжками, карпоспори накопичуються всередині порожнини талом і звільняються після руйнування кори талом. Згідно з останніми дослідженнями, при розвитку із зиготи гонимобластів мейоз, не спостерігається і, таким чином, карпоспорофіт і карпоспори – диплоїдні. Карпоспори проростають з утворенням диплоїдного нитчастого передростка, у верхівковій клітині якого відбувається редукційний поділ. Після мейозу із апікальної клітини передростка розвивається гаплоїдна рослина – гаметофіт леманеї, на якому утворюються статеві органи. Базальна ж частина талому леманеї диплоїдна.

Рід дюреснеа (*Dudresnaya*) поширений у південних морях. Талом має вигляд слизистих кущиків рожевого забарвлення. Кінцеві розгалуження бічних гілок, переплітаючись і зростаючись, утворюють пухку кору. На жіночих гаметофітах виростають карпогоніальні гілки з карпогонами. На кінцевих гілочках чоловічих гаметофітів розвиваються антеридії. На тетраспорофітах із кінцевих – клітин бічних гілок утворюються тетраспорангії. Після мейозу вміст їх ділиться поперечними перегородками на чотири тетраспори, з яких розвиваються, гаметофіти.

Червоні водорості являють собою дуже давню групу рослин. За набором пігментів, відсутністю джгутикових стадій червоні водорості ближче всього стоять до синьо-зелених, але різко від них відрізняються будовою клітини, і наявністю статевого процесу. Є відомості, що в клітинах деяких червоних водоростей виявили видозмінені скриті джгутики.

Червоні водорості досить широко використовуються людиною: із них виварюють студенисту речовину – агар-агар – це речовина, яку виробляють з багрянкового крохмалю, продукту фотосинтезу червоних водоростей, що використовують у харчовій, кондитерській, паперовій, текстильній і медичній галузях господарства та ін. Деякі види вживають у їжу, на корм тваринам. Із червоних водоростей добувають бром, йод, готують препарати проти зсідання крові, замінники крові тощо.

5.15. ВІДДІЛ ЗОЛОТИСТІ ВОДРОСТІ (*CHRYSTOPHYTA*);

Золотисті водорості (*Chrysophyta*) – це одноклітинні, колоніальні, рідше багатоклітинні, плаваючі або прикріпленні організми довжиною до 2 см. Деякі з них гетеротрофні. Запасують жири. Більшість з них рухливі, мають 1–2 джгутики. Розмножуються, переважно, безстатевим поділом і зооспорами. Здатні утворювати цисти. Живуть у прісних водоймах, болотах, рідше в морях, солоних водоймах і ґрунті.

5.16. ВІДДІЛ ПРОФІТОВІ ВОДОРОСТІ (PYRRORPHYTA)

Пірофітові водорості (Pyrrophyta) – це одноклітинні кулевидні прокаріотичні організми, які живуть в *асцидіях* (морський хордовий організм). Схожі з ціанобактеріями, тому інколи їх відносять до ціанобактерій або виділяють в окрему групу прокаріот. На відміну від ціанобактерій мають хлорофіли *a* і *b*.

5.17. ПОХОДЖЕННЯ ВОДОРОСТЕЙ

Водорості, крім синьо-зелених, походять від різно забарвлених джгутикових – одноклітинних предків сучасних джгутикових. Доказом цього, крім подібності будови і хімізму клітин, є наявність рухомих репродуктивних стадій у Нерухомих в вегетативному стані водоростей. Так, гамети та зооспори нерухомих зелених водоростей рухливі.

В еволюції різних відділів водоростей спостерігалися такі ступені організації: Монадний, Ризоподіальний; Пальмелоїдний; Колоїдний; Нитчастий; Різностигий; Пластинчастий (тканинний); Сифоновий; Сифонокладіальний.

Перелічені ступені організації таломів в різних відділів водоростей представлені неоднаково. Найбільш повно вони зустрічаються в відділах зелених, золотистих, жовто-зелених та пірофітових водоростей. Деякі відділи водоростей пов'язані між собою подібними ознаками більше, ніж з рослинами інших відділів (рис. 57).

Синьозелені водорості (прокаріоти), які схожі на бактерії за будовою клітини, мають ряд біохімічних ознак, які об'єднують їх з ядерними (еукаріотними) водоростями (наприклад, пігменти, фотосинтез). Найближчими до синьо-зелених водоростей є червоні водорості.

Клітини багатьох монадних водоростей, а також зооспори і гамети більшості водоростей «голі», тобто обмежені зовні лише цитоплазматичною мембраною (плазмалемою). У більшості ж водоростей є клітинна оболонка. Це целюлозні мікрофібрили, як і у вищих рослин, занурені в аморфний субстрат із геміцелюлози та пектинових речовин (матрикс).

Нерідко в товщині клітинної оболонки є додаткові компоненти – кремній, карбонат кальцію, хітин, кремнезем та ін. Цитоплазма більшості водоростей розташована тонким пристінним шаром і оточує велику вакуолю з клітинним соком. В клітинах синьо-зелених водоростей і в інших монадних клітинах вакуолей немає. В цитоплазмі добре розрізняються елементи ендоплазматичної сітки, рибосоми, мітохондрії, апарат Гольджі, клітинні ядра, хроматофори. В основному ці компоненти клітини такі самі, як і у вищих рослин, крім хроматофорів. Хроматофори (носії пігментів) на відміну від хлоропластів вищих рослин дуже різноманітні за формою.

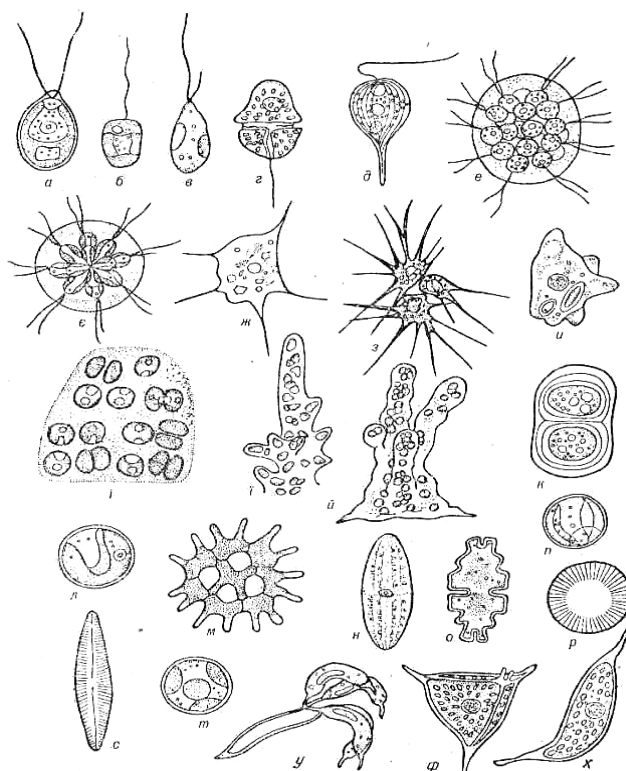


Рис. 57. Монадні, ризоподіальні, пальмелоїдні і кокоїдні паралельні форми, з різних відділів водоростей:

а – *Chlamydomonas*, *б* – *Chromulina*, *в* – *Heterochloris*,
г – *Gymnodinium*, *д* – *Phacus*, *е* – *Eudorina*, *є* – *Synura*,
ж – *Rhizochloris*, *з* – *Rhizochrysis*, *и* – *Dinamoebidlurn*, *і* – *Tetraspora*,
ї – *Hydrurus*, *й* – *Helminthogloea*, *к* – *Gloeodinium*, *л* – *Chlorella*,
м – *Pediastrum*, *н* – *Netfium*, *о* – *Euastrum*, *п* – *Ghrysosphaera*,
р – *Cyclotella*, *с* – *Navicula*, *т* – *Botrydiopsis*, *у* – *Ophiocytium*,
ф – *Tetradinium*, *х* – *Cystodinium*

В процесі еволюції у водоростей виникли новоутворення, що зумовило зміну поколінь у циклі розвитку (схема 4).

Водорості – одні з найдавніших організмів, що населяють нашу планету. Від них виникли наземні рослини. Збагативши атмосферу киснем, вони зумовили можливість існування різноманітного світу тварин і сприяли розвитку аеробних бактерій. Завдяки їхній діяльності в атмосфері з'явився озоновий екран, який захищає Землю від радіаційного випромінювання.



Схема 4. Походження водоростей

5.18. ЗНАЧЕННЯ ВОДОРОСТЕЙ

Роль водоростей у природі. Завдяки широкому розповсюдженню, водорості мають велике значення в житті окремих біоценозів.

Водорості виробляють, як і інші рослини, кисень і поглинають вуглекислий газ, беруть участь у кругообігу речовин в природі.

Складаючи основну частину рослинності водного середовища, водорості як фотосинтезуючі організми один із головних поставщиків органічної речовини в водоймах вони виробляють близько 80% усієї маси органічних речовин, що утворюються на Землі. Планктонні форми водоростей, які називають «мікроскопічними лабораторіями органічної речовини», незамінні для живлення тварин зокрема риб, завдяки своїй здатності швидко розмножуватись. За вмістом білків, жирів планктон за поживною якістю не поступається багатьом харчовим рослинам

Однак надмірний розвиток мікроскопічних рослин призводить до утворення у воді отруйних речовин, які є наслідком розпадання клітин водоростей. Токсичними можуть бути водорості, що спричиняють «цвітіння» води (синьозелені). З другого боку, діатомові, жовто-зелені, евгленові водорості разом з гетеротрофними організмами є активними

санітарами, що відтворюють процеси самоочищення (природного) стічних і забруднених вод. Багато видів цих водоростей є індикаторами забруднення та засолення.

Поряд з утворенням біомаси постійно відбувається зворотний процес – відмирання водоростей. У водоймах відмерлий осідаючий планктон входить до складу детриту, який є їжею для бактерій, грибів, актиноміцетів, що до кінця руйнують мертву органічну речовину. Діатомові, зелені, золотисті водорості формують іли, сапропелі, Деякі породи (вапнякові та ін).

Водорості, що живуть в ґрунті, підвищують його родючість. Особливо цінні в цьому відношенні азотфіксуючі синьозелені водорості. Ті самі водорості, що живуть на скелях, піщаниках та ін., беруть участь у створенні первинного гумусу, в результаті такі місця стають придатними для життя інших організмів. На безплідних ділянках землі, як правило, в першу чергу поселяються синьозелені осцилярієві водорості, які виступають у ролі піонерів рослинності. Разом з бактеріями, грибами і лишайниками вони відіграють роль піонерів рослинності.

Визначаючи придатність промислових відвалів для їх рекультивації, використовують водорості як біоіндикатори.

У симбіозі з грибами водорості утворюють своєрідні організми – лишайники.

Водорості беруть участь у кругообігу речовин у природі, в поліпшенні газового режиму водойм та утворенні відкладів *сапропелю* (органічного мулу).

Зарості великих водоростей є укриттям для розмноження багатьох побережних тварин і дрібних водоростей. З водоростей утворились потужні поклади гірських порід: у крейдових породах 95% становлять рештки оболонки деяких золотистих водоростей, діатоміти на 50–80% складаються з панцирів діатомових водоростей.

Рифи в морях і океанах також формуються за участю водоростей. Так, у рифах островів Фіджі в Тихому океані водоростей майже в 3 рази більше, ніж коралів.

Значення водоростей у народному господарстві. Водорості широко використовують у народному господарстві. За використанням на перше, місце ставляться червоні та бурі водорості (ламідарія, чи «морська капуста»). Використовують їх як корм для худоби, як добрива для полів. Як їжу водорості використовують в країнах Сходу у вигляді – салатів, супів, кондитерських виробів та ін.

Водорості, що використовують як їжу, не лише поживні, а й багаті на вітаміни, солі йоду, броду, тому їх додають в їжу. Деякі види водоростей мають цілющі властивості і використовуються в фармацевтичній промисловості, як лікарські препарати (ламідарії, лікувальні грязі з синьозеленими водоростями; «морську капусту» застосовують при склерозі, захворюванні щитовидної залози).

В закритих водоймах штучно вирощують мікроскопічні водорості з метою одержання біомаси, що йде на корм, як додаткове джерело білка і вітамінів, для регенерації повітря в закритих екологічних системах, наприклад в космічних кораблях.

Водорості застосовують і при будівництві.

Бурі водорості є сировиною для добування альгінатів (солей альгінової кислоти), які застосовують у різних галузях народного господарства. Так, на основі альгінату натрію виготовляють клей, який використовують у текстильному виробництві, для проклеювання паперу, скріплення цементу. Плівки з альгінату натрію, нанесені на бетонні споруди, метали, верстати, деревину, захищають їх від корозії, гниття, руйнування.

З червоних та бурих водоростей (філофора) добувають агар-агар (желатин), який використовують у мікробіології та кондитерській промисловості, із зелених (кладофора, ризоклоніум) виготовляють папір.

Багато водоростей є біоіндикаторами під час санітарно-біологічної оцінки вод або виконують функцію активних санітарів забруднених водойм.

У деяких країнах водорості вирощують у штучних водоймах для промислового виробництва органічних речовин.

Разом з тим водорості можуть мати і негативне значення. Так, у разі масового розмноження у водоймах вони спричиняють "цвітіння" води, роблячи її непридатною для використання, забруднюють насосні станції та водоводи, деякі види вкривають днища суден, буї, погіршуючи їх експлуатацію.

Культура водоростей потрібна і в науково-дослідній роботі для досліджень в області фізіології, біохімії, генетики та ін.

Питання для самоконтролю

1. У чому полягає особливість будови клітини водоростей?
2. Де живуть і як розмножуються водорості?
3. З якими організмами водорості можуть вступати в симбіоз?
4. Яке значення мають водорості в еволюції рослинного світу?
5. Що являють собою хламідомонада, хлорела? Дайте їх характеристику.
6. Дайте характеристику улотрикса і спірогіри.
7. Яку роль відіграють водорості в природі?
8. У чому полягає значення водоростей у народному господарстві?

Тести

1. Водорості відносяться до:
 - а) прокаріоти;
 - б) еукаріоти;
 - в) неклітинна форма життя.

2. Тіло водоростів не розчленоване на органи називається:
 - а) стебло;
 - б) клітина;
 - в) талом.
3. Водорості за типом живлення належать до:
 - а) облігатних автотрофів;
 - б) облігатних гетеротрофів;
 - в) автотрофів, гетеротрофів, міксотрофів.
4. Якого відділу водоростів не існує:
 - а) Червоні;
 - б) Бурі;
 - в) Синьозелені;
 - г) Сині.
5. Симбіоз водоростей з грибами призведе до появи:
 - а) лишайника;
 - б) мікоризи;
 - в) бульбочок.
6. Співжиття при якому обидва організми живляться самостійно, але водорість живе всередині іншого організму, не завдаючи йому шкоди:
 - а) паразитизм;
 - б) мутуалізм;
 - в) ендосфізм.
7. Розмноження водоростів за допомогою спор відноситься до:
 - а) статевого способу;
 - б) нестатевого способу.
8. Хламідомонада відноситься до:
 - а) багатоклітинних водоростей;
 - б) одноклітинних водоростей.
9. Агар-агар:
 - а) продукти метаболізму водоростей;
 - б) поживна речовина для водоростей;
 - в) продукт фотосинтезу використовується, як реактив.
10. Ціанобактерії мають властивості:
 - а) мають здатність до фосформобілізації;
 - б) мають здатність до азотфіксація (піонери материнської породи);
 - в) мають здатність до перетворення калійних сполук.

РОЗДІЛ 6

ОСНОВИ МІКОЛОГІЇ

Основні цілі:

- вивчити морфологічні особливості грибів;
- ознайомитись з різними способами розмноження грибів, ;
- ознайомитись з живленням грибів та їх хімічним складом;
- вивчити основи систематики у мікології.

Гриби належать до Надцарства еукаріот (*Eucaryotae*), Царства *Mycota*. Гриби (*Fungi*) вивчає **наука мікологія**.

Це велика група організмів, що включає близько 100 тис. видів.

Гриби нижчі еукаріотні одноклітинні та багатоклітинні і міцелярні хемоорганотрофні організми, які живляться за рахунок готових органічних речовин, вони цілком позбавлені хлорофілу і не здатні самостійно синтезувати органічні речовини. Вони ведуть прикріплений спосіб життя, мають необмежений ріст, всмоктують воду і поживні речовини, клітини вкриті клітинною стінкою. До складу оболонки клітин грибів входить хітин (це органічна сполука, що за будовою дещо подібна до клітковини, однак містить атом азоту, чим посилює міцність та стійкість клітинної оболонки до впливу різних хімічних речовин). В обміні речовин, як і у тварин, є сечовина, утворюється запасний продукт – глікоген. Клітини грибів мають одне чи кілька ядер. У клітинах бувають вакуолі з клітинним соком. Серед грибів три чверті всіх видів – сапротрофи, деякі хижаки, більшість – паразити. Вони розповсюджені скрізь у ґрунті, воді, на рештках рослин і тварин, харчових продуктах тощо. У ґрунті гриби розкладають органічні речовини, в тому числі й такі складні сполуки, як клітковина, лігнін, а також вироби з пластмаси, гуми, нафтопродукти тощо. Серед грибів є збудники хвороб рослин, тварин і людини.

Гриби дуже різноманітні за розміром, формою, будовою, біологічними особливостями і значенням у природі та житті людей. Незважаючи на величезну різноманітність, усі види грибів мають багато спільних ознак. Це, перш за все, гіфальна будова тіла переважної більшості видів, тобто їх тіло називається *грибницею*, або *міцелієм* (від грецьк. *mikos* – гриб), складається з тонких нитчастих утворень – гіфів (від грецьк. *gife* – тканина). Міцелій має різну тривалість життя: від кількох діб (цвілеві гриби) до багатьох років (шапкові гриби). Грибниця, як правило, займає велику площу. Розмножуються гриби спорами. Їх спороношення (статеве і нестатеве) різноманітне і характерне для певної систематичної групи.

Наука мікологія (від. грецьк. *mycos* – гриб, *logos* – вчення, наука), як окрема наука сформувалася в другій половині XIX ст., пройшовши довгий

шлях розвитку від пізнання грибного організму і встановлення його місця у системі органічного світу до глибокого всебічного вивчення грибів. Адже, тривалий час гриби відносили до царства Рослини. Французький учений де Фріз у першій половині XIX сторіччя запропонував виділити гриби в самостійне Царство.

Сучасними завданнями мікології є вивчення будови грибів, їх фізіології, біохімії, хімічного складу, особливостей росту і розмноження, спадковості і мінливості, систематики, походження, екології, поширення, значення в природі і житті людини, шляхів використання грибів та ін.

Мікологія тісно пов'язана з багатьма галузями науки і виробництва, а саме: фітопатологією (понад 80% хвороб рослин спричиняють гриби), медициною, ветеринарією, фармакологією, ґрунтознавством, мікробіологією, технологіями харчової промисловості, виробництвом антибіотиків, органічних кислот та ін.

6.1. МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ГРИБІВ

Відділ Слизовики, або Міксоміцети (*Myxomycota*). До цього відділу віднесені гриби з найбільш примітивною організацією. Їх вегетативне тіло – голий, позбавлений оболонки, плазмодій – гола сітчаста безформенна протоплазматичної маси, яка містить багато ядер і не має оболонки.

Ця слизиста маса може рухатися подібно до амеби, випускаючи псевдоподії. Завдяки здатності до самостійного амебоподібного пересування (переповзання) до джерел живлення, плазмодій потрапляє в тканини рослин (здебільшого через кореневі волосинки). Статевий процес у слизовиків – ізогамія (злиття різностатевих гаплоїдних зооспор з утворенням диплоїдного амебоїда).

Життєвий цикл міксоміцетів складається з окремих стадій: плазмодія і його склероцизації за певних умов, утворення спор і плодових тіл, проростання спор, утворення амеб та агрегація їх в плазмодій (рис. 58).

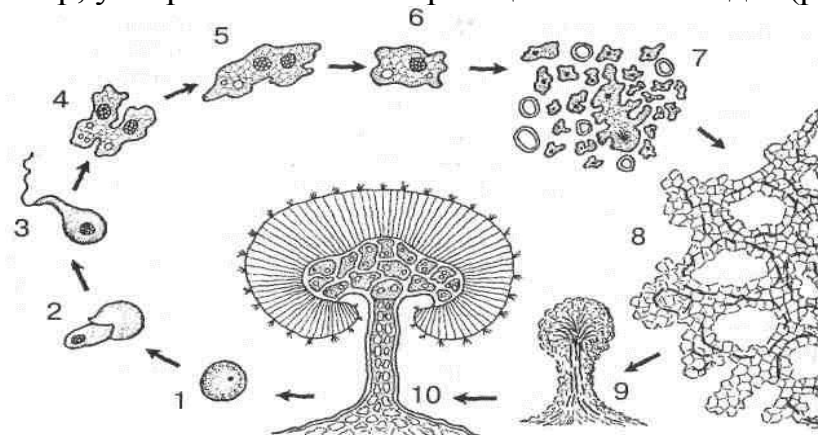


Рис. 58. Цикл розвитку міксоміцета:

1, 2 – проростання цисти; 3 – джгутикова фаза; 4 – міксамеби, які втратили джгутики і злилися попарно; 5 – диплоїдна міксамеба; 6 – зигота; 7 – об'єднання міксамеб у спільний плазмодій; 8 – частина плазмодію; 9, 10 – розвиток плодового тіла

За способом живлення слизовики – здебільшого сапротрофи, однак є серед них і паразити, що розвиваються в клітинах рослин-живителів.

Відділ Справжні гриби (*Eumycota* або *Fungi*)

Справжні гриби це еукаріотичні, гетерогенна група організмів, до якої належать як одноклітинні мікроскопічних розмірів організми, так і види з чітко диференційованими плодовими тілами, що сягають у діаметрі кількох десятків сантиметрів.

Веgetативне тіло у деяких нижчих грибів є однією клітиною (рис. 59), а у більшості грибів – сплетінням гіф, міцелієм.

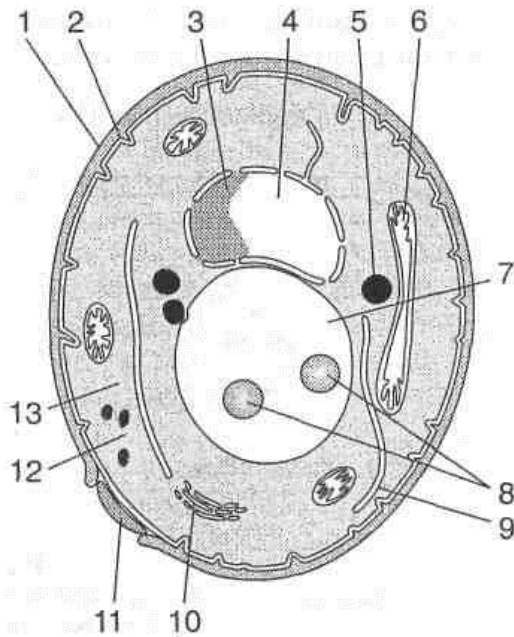


Рис. 59. Схема будови грибно́ї (дріжджової) клітини:

- 1 – клітинна оболонка;
- 2 – цитоплазматична мембрана;
- 3 – ядерець; 4 – ядро;
- 5 – краплі жиру;
- 6 – мітохондрії; 7 – вакуоля;
- 8 – гранули поліфосфату;
- 9 – ендоплазматична сітка;
- 10 – диктіосоми;
- 11 – бруньковий рубець;
- 12 – рибосоми;
- 13 – цитоплазма

За структурною організацією грибна клітина є еукаріотичним організмом. В дріжджовій клітині відповідні органи – ендоплазматична сітка, диференційоване ядро, апарат Гольджі, мітохондрії, рибосоми, вакуолі тощо. Дріжджова клітина оточена клітинною оболонкою, до складу якої входять: манани, глюкози, білки, ліпіди і хітин.

Веgetативне тіло більшості грибів – міцелій, або грибниця, складається з тонких ниток (гіф), що переплітаються між собою.

Гриби поділяються на:

- 1) макроміцети, які утворюють крупні плодові тіла;
- 2) міксоміцети або слизовики, які мають мікроструктуру плодових тіл не утворюють.

Більшість грибів мають гіфи з поперечними перегородками, які називаються *септами*; вони ділять гіфи грибниці на ділянки.

За наявністю поперечних перегородок (септ) гриби діляться на:

- нижчі у яких гіфи одноклітинні (несептовані – гіфи без поперечних перегородок (септ), до них належать: Хітридіоміцети, Ооміцети, Зигоміцети;

- вищі (або септовані – гіфи з поперечними перегородками, до них належать: Аскоміцети, Базидіоміцети, Дейтеріоміцети (рис. 60).

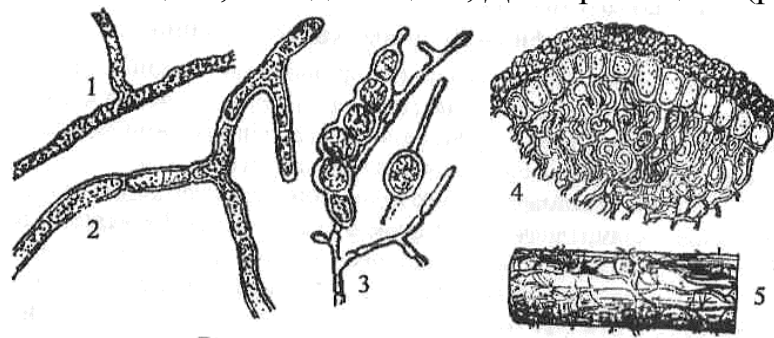


Рис. 60. Міцелій і його видозміни:

1 – несептований; 2 – септований; 3 – хламідоспори; 4 – тканина склероція; 5 – ризоморфи

За кількістю ядер в клітині гриби діляться на:

- одноядерні;
- багатоядерні.

Два сусідні гіфи з'єднуються між собою протоплазматичними містками (анастомозами), через які можливий обмін ядерним вмістом, що забезпечує різноякісність міцелію (гетерокаріоз). *Гетерокаріозис* – наявності у соматичній клітині генетично неоднорідних ядер, що виникають завдяки мутаціям однорідних клітин або міграції ядер при анастомозах

У паразитних грибів міцелій поділяється на:

1. екзофітний – розвивається на поверхні рослин (мучниста роса тощо);
2. ендофітний – розвивається всередині тканин:
 - міжклітинний – іржасті гриби;
 - внутрішньоклітинний – синхітрія.

На рослинах паразитує приблизно 10 тис. видів, на тваринах – близько 300 видів.

За поширенням міцелій поділяється на:

- локальний або місцевий міцелій обмежено поширений на невеличкій ділянці листка, плоду або іншого органу рослини;
- дифузним або загальний міцелій охоплює всі або майже всі органи рослини.

Живлення міжклітинних та екзофітних паразитів здійснюється за допомогою бічних виростів гіф – *гаусторій* (рис. 61).

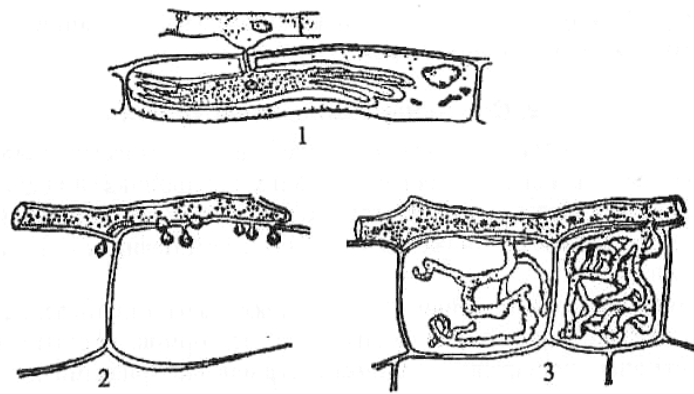


Рис. 61. Гаусторії різної форми у грибів родів:
1 – ерізіфе; 2 – альбуго; 3 – пероноспора

Завдяки гаусторіям гриби забирають із клітин рослин поживні речовини. Для прикріплення до субстрату у вищих грибів (борошнисторосяних, іржастих) утворюються *апресорії*; у нижчих грибів (зокрема мукорових) – *ризойди* (пучки розгалужених гіф, що нагадують коріння).

У деяких найпростіших грибів грибниця відсутня, а вегетативне тіло являє собою голий *амебоїд*, або *плазмодій*.

Видозміни міцелію. Гриби здатні видозмінювати вегетативне тіло залежно від умов навколишнього середовища. Такі видозміни міцелію являють собою своєрідну стадію спокою, в якій гриб може перебувати впродовж тривалого часу.

Видозміни міцелію:

- склероції;
- склероціальні строми;
- міцеліальні строми;
- міцеліальні тяжі або шнури;
- ризоморфи;
- міцеліальні плівки.

Склероції – щільне переплетіння гіф із малим вмістом води і великим запасом поживних речовин (рис. 60,4). Зовнішня їх частина (кора) складається із товстостінних темнозабарвлених елементів, а внутрішня частина – із безбарвних гіф. Склероції після закінчення періоду спокою проростають або міцелієм, або з утворенням спороношення. Типові склероції утворюють збудники тифульозу озимих злаків, білої і сірої гнилей, «ріжків» злаків тощо.

Склероціальні строми (мумії, геми, хламідоспори) утворюються як із гіф гриба, так і з уражених тканин рослин (муміфіковані плоди яблуні, груші, кісточкових внаслідок ураження плодовою гниллю).

Міцеліальні строми – м'ясисті сплетіння гіф, на поверхні або в середині яких закладаються плодові тіла. Воші характерні для багатьох аскоміцетів.

Міцеліальні тяжі, або шнури складаються із паралельних гіф, що часто склеюються або зростаються за допомогою анастомозів (домовий гриб). Такі

утворення можуть бути різної товщини (від декількох мікрометрів до декількох міліметрів) і являють собою своєрідну провідну систему.

Ризоморфи – потужні темні шнури, що галузяться і можуть досягати декількох метрів завдовжки. Їх зовнішня частина складається із темних товстостінних гіф, а внутрішня – із безбарвних темностінних гіф типу судин (рис. 60,5). Основні функції ризоморф – поширення гриба при вегетативному розмноженні, забезпечення плодових тіл водою і поживними речовинами, збереження гриба за несприятливих умов. Типовий приклад – ризоморфи опеньків.

Міцеліальні плівки – щільні міцеліальні сплетіння гіф, які розвиваються на поверхні або всередині поживного субстрату. Часто вони досягають у товщину 10–15 мм, мають поверхню, що нагадує замшу, характеризуються великою міцністю.

6.2. СПОСОБИ РОЗМНОЖЕННЯ ГРИБІВ

Розмноження є характерною особливістю всякого живого організму і спрямоване на відтворення собі подібних для продовження життя.

Характерною особливістю грибів є велика різноманітність органів і способів розмноження: фрагментами міцелію, одіями, хламідоспорами (нестатеве розмноження).

У грибів розрізняють різні типи розмноження:

- 1) поділом на двоє;
- 2) брунькуванням;
- 3) вегетативне;
- 4) репродуктивне:
 - нестатевим шляхом;
 - статевими шляхами.

Поділом на двоє можуть розмножуватись деякі дріжджі.

Брунькуванням розмножується більшість дріжджових грибів

Вегетативне розмноження – це розмноження частинами вегетативного тіла гриба (рис. 62).

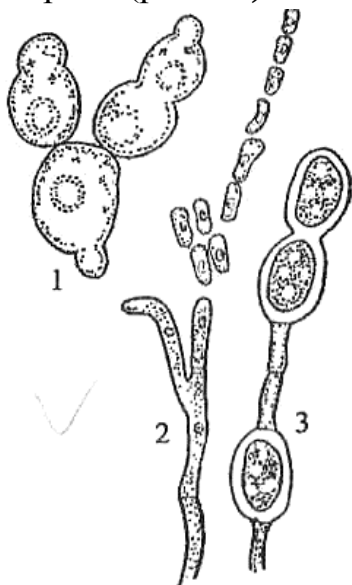


Рис. 62. Вегетативне розмноження грибів:

- 1 – бластоспори;
- 2 – оїдії (артроспори);
- 3 – хламідоспори

Найбільш простою формою вегетативного розмноження є поширення шматочками гіф міцелію, уривками шнурів, ризоморф, склероціями, які, потрапивши в сприятливі умови, можуть проростати й утворювати новий міцелій. Крім того, вегетативне розмноження може відбуватися з допомогою оідій, бластоспор, хламідоспор і гем.

Оідії (артроспори) – овальні або яйцеподібні клітини з тонкими оболонками, на які розпадається міцелій. У багатьох грибів оідії входять до циклу розвитку як обов'язкова стадія (*Oospora*, *Candida*, деякі базидіальні гриби).

Бластоспори – характерні для дріжджів і дріждеподібних грибів, виникають внаслідок брунькування кінцівок гіф або спор. Вони відпадають і ведуть самостійне існування.

Хламідоспори – товстостінні клітини, що утворюються поодинокі або групами, часто в ланцюжках на міцелії, що розпадається. Вони здатні тривалий час зберігати життєздатність за несприятливих умов.

Геми – шматочки міцелію кулястої або невизначеної форми у стані спокою. Вони характерні для деяких сажкових, ентомофторових, багатьох сумчастих і незавершених грибів.

Репродуктивне розмноження відбувається за допомогою спор, які утворюються на поверхні або в середині спеціальних органів, які за своєю будовою відрізняються від гіф міцелію.

Репродуктивне розмноження буває:

- нестатевим (спорами, що формуються без участі статевого процесу);
- статевим (спорами, що утворюються в результаті статевого процесу) (рис. 63).

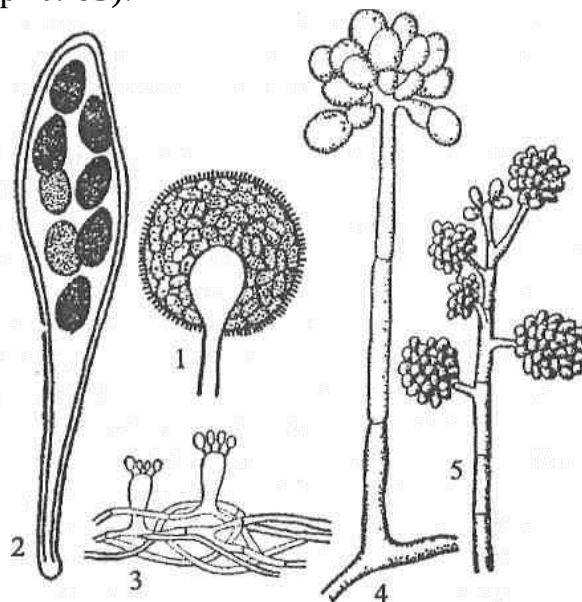


Рис. 63. Типи спороношення у грибів:

1 – спорангій мукового гриба; 2 – сумка з сумкоспорами;

3 – базидія з базидіоспорами; 4 – конідієносець з конідіями *Trichotecium*

roseum; 5 – конідієносець з конідіями *Botrytis cinerea*

Нестатеве розмноження здійснюється за допомогою спеціальних спор, які розвиваються на особливих утвореннях міцелію.

За походженням спори можуть бути:

- ендогенні;
- екзогенні.

Органами нестатевого розмноження є:

1. зооспорангії;
2. спорангії;
3. конідії

Найбільш простими органами нестатевого розмноження є **зооспорангії**. Вони характерні для примітивних нижчих грибів, які не втратили зв'язку із водою і не мають справжнього міцелію (*Olpidium*, *Synchytrium*). Зооспорангії у них формуються безпосередньо із вегетативного тіла (амебоїда). У більш високоорганізованих водяних грибів зооспорангії формуються на кінцях гіф міцелію і є видозміненими гілками грибниці, що обособилися як органи розмноження. У більш високоорганізованих ооміцетів зооспорангії формуються на зооспорангієносцях – спеціальних утвореннях, що за формою, характером росту та іншим ознакам відрізняються від вегетативних гіф. При проростанні зооспорангіїв утворюються зооспори з одним або двома джгутиками, з допомогою яких вони активно пересуваються у воді.

Другою формою нестатевого розмноження є утворення **спорангіїв**, які формуються на верхівках спорангієносців – простих або складних відгалуженнях міцелію. В середині їх формуються спорангієспори. Спорангії з невеликою кількістю спор називають **спорангіолями**.

Найбільш досконалим спороношенням нестатевого розмноження є **конідіальне** (від грецьк. *конія* – пил і *еїдос* – вигляд). Конідії – спори, які утворюються екзогенно на кінцях вегетативних гіф або на верхівках особливих виростів – конідієносцях. Конідієносці бувають простими і розгалуженими. На одному конідієносці може формуватися від однієї до декількох тисяч конідій.

Крім поодиноких конідієносців, відомі особливі конідіальні спороношення:

- **коремії**;
- **ложа**;
- **спородохії**;
- **пикніди**.

Коремії – невеликі групи конідієносців, що зрослися між собою по довжині, на верхівках яких утворюються конідії.

Ложе (ацервули) – подушкоподібні скупчення гіф міцелію гриба, що сформувалися на поверхні ураженого субстрату або занурені в нього. Конідієносці на них утворюються суцільним шаром.

Спородохії – конідієносці з конідіями, зібраними в подушечки.

Пікніди – кулясті або грушоподібні плодові тіла грибів зі щільними стінками, внутрішня поверхня яких вкрита шаром конідієносців. На верхівці

пикнід є отвори для виходу конідій. Пикніди найчастіше частково або повністю занурені в субстрат. Конідії, які утворюються в пикнідах, називають пикноспорами, або стілоспорами.

Статеве розмноження. В основі статевого розмноження є злиття вмісту двох клітин, внаслідок чого виникає організм, що отримав спадковий матеріал від обох батьків.

Статевий процес складається із трьох *основних фаз*:

- 1) *плазмогамії* (злиття батьківської і материнської клітин);
- 2) *каріогамії* (злиття ядер);
- 3) *редукції* (ділення зиготи).

Є різні *типи статевого процесу* у грибів:

1. зигогамія;
2. оогамія;

Найпростішим типом статевого процесу у грибів є **зигогамія** (гр. *zygos* – пара + *gamos* – весілля) – злиття двох рухомих планогамет (зооспор), в результаті якого утворюється *дикаріон* (планозигота) (рис. 64).

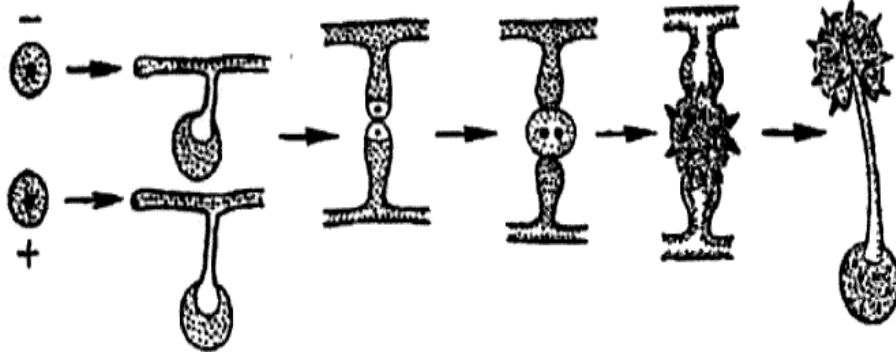


Рис. 64. Зигогамія (*Mucor*)

Вона проникає в тканини рослин, втрачає джгутики і перетворюється в диплоїдну клітину у стадії спокою (цисту) з щільною оболонкою. В кінці періоду спокою в цисті утворюється диплоїдне ядро, яке редукційно ділиться. Згодом гаплоїдні ядра теж діляться, внаслідок чого утворюється багатоядерна клітина – *зооспорангій*. При повному дозріванні оболонка зооспорангія розривається, і рухомі зооспори виходять назовні.

Більш складною формою статевого розмноження є **оогамія** (рис. 65)

При оогамії утворюються *гаметангії*: чоловічий – антеридій переливає свій вміст в жіночий – оогоній. В результаті запліднення в оогоніях формується одна або декілька *ооспор*, що мають характер зимуючих.

Форми статевого процесу у сумчастих грибів більш складні і різноманітні. Зокрема у первинносумчастих грибів статевий процес значною мірою схожий із зигогамією. Зигота після запліднення розвивається в сумку (аску) (від грецьк. *sakos* – мішок), в середині якої формуються аскоспори.

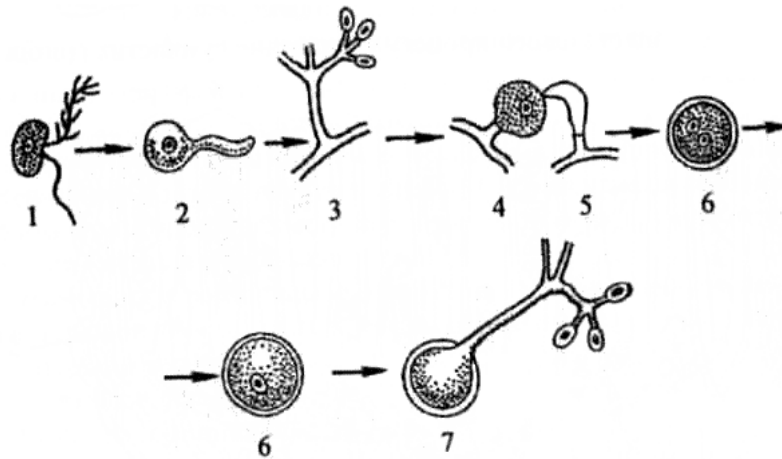


Рис. 65. Оогамія (*Plasmopara*):

1 – зооспора; 2 – проросла зооспора; 3 – первинне спороношення;
4 – оогоній; 5 – антеридій; 6 – ооспора; 7 – вторинне спороношення
(при проростанні ооспори)

У більш високоорганізованих сумчастих грибів утворюються статеві органи: чоловічий (аскогон) і жіночий (архікарп) з видовженою клітиною (трихохіною), через яку вміст аскогона переливається в архікарп. В результаті плазмогамії у ньому утворюється велика кількість дикаріонів. Після цього настає розмноження дикаріонів, і від аскогона відходять у вигляді гілок аскогенні гіфи, на кінцях яких відбувається останнє ділення дикаріонів і формується сумка (аск). У сумці спочатку відбувається каріогамія, потім трикратне ділення диплоїдного ядра, внаслідок чого у ній формується 8 аскоспор, які при проростанні дають початок гаплоїдному циклу.

До статевого розмноження здатні дріжджові гриби в яких у разі кон'югації двох клітин виникають органи спороношення – аски.

Статеве розмноження грибів здійснюється за допомогою спеціалізованих органів.

Сумки – мішкоподібні клітини різноманітної форми. Після їх формування навколишній міцелій сплітається і формуються плодові тіла. Вони різні за формою і будовою і розподілені на декілька типів (рис. 66).

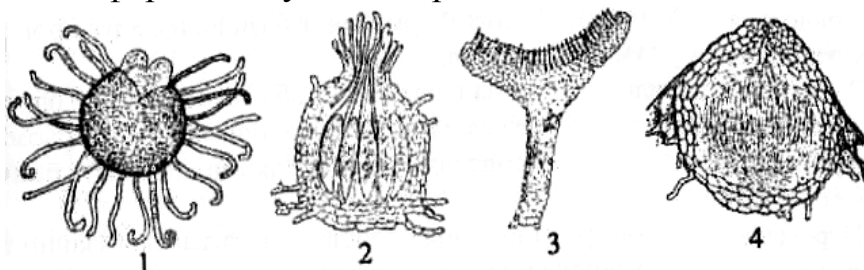


Рис. 66. Типи плодових тіл сумчастих грибів:

1 – клейстотецій; 2 – перитецій; 3 – апотецій;
4 – псевдотецій (несправжній перитецій)

Клейстотеції – закриті плодові тіла кулястої форми, в середині яких знаходяться округлої форми сумки. Сумкоспори звільняються після руйнування оболонки клейстотеція. Клейстотеції утримуються на міцелії за допомогою придатків різної форми.

Перитеції – глечикоподібні плодові тіла з вузьким вихідним отвором. Сумки, як правило, видовженої форми розміщуються у вигляді постійного шару з парафізами – ниткоподібними виростами міцелію між сумками, що запобігають їх взаємному тиску.

Псевдотеції – зовні нагадують перитеції, однак виростають не з аскогенних гіф, а з гіф звичайного міцелію. Спочатку псевдотеції замкнені, згодом, при дозріванні сумок, на їх верхівці оболонка руйнується і утворюється отвір для виходу аскоспор.

Апотеції – відкриті плодові тіла, бокало- або блюдцеподібної форми, на внутрішній поверхні яких широким шаром (гіменієм) розташовуються сумки циліндричної форми, як правило, з парафізами.

У деяких сумчастих грибів перитеції і псевдотеції бувають занурені в компакте сплетіння міцелію (stromu).

Основним органом спороношення базидіальних грибів є **базидії** (від грецьк. *базидіон* – невелика основа) (рис. 67).

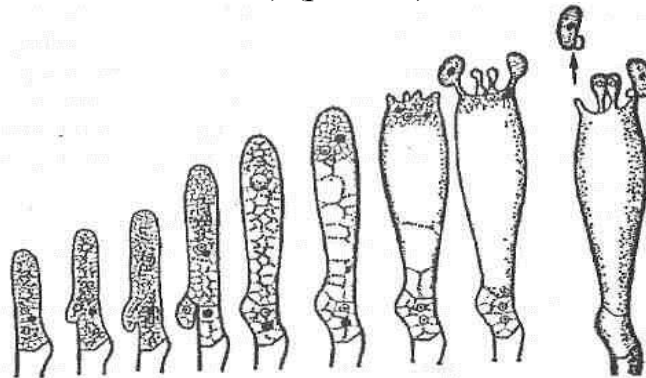


Рис. 67. Стадії розвитку базидій і базидіоспор

Типові статеві органи у цих грибів повністю втрачені і диплоїдизація відбувається внаслідок ростків різностатевих гіф або *базидіоспор*, що утворюються на базидіях. Процес формування базидій нагадує процес утворення сумок у сумчастих грибів.

За будовою базидії діляться на:

- хомобазидії, або холобазидії – одноклітинні, без перегородок;
- гетербазидії (фрагмобазидії) – з трьома поперечними або з двома поздовжніми перегородками, що ділять базидію на 4 клітини.

Перехід до статевого розмноження у грибів часто буває пов'язаним із завершенням вегетативного росту, виникненням несприятливих умов, перезимівлею. Статеве спороношення у фітопатогенних грибів, як правило, спостерігається один раз протягом року, а спори, що формуються статевим шляхом, здійснюють первинне зараження рослин у наступному вегетаційному році.

Плеоморфізм – це здатність грибів формувати в циклі розвитку різні типи спороношення.

Циклом розвитку у грибів називають послідовне проходження різних стадій і спороношень, які закінчуються формуванням початкових спор.

У більшості грибів ці цикли включають два види спороношення: статеве і нестатеве, які здебільшого мають самостійні видові назви.

Водночас існують види, які поряд зі статевим мають декілька різних нестатевих спороношень. Такий цикл називають складним (іржасті гриби).

У незавершених грибів відоме тільки нестатеве спороношення. У деяких базидіальних відоме тільки статеве спороношення.

Спори грибів, призначені для розповсюдження і швидкого проростання протягом вегетаційного періоду, називаються пропагативними. У переважній більшості вони недовговічні. Спори, які призначені для тривалого збереження їх життєздатності у міжвегетаційний період, мають товсту і, як правило, пігментовану оболонку. Спороутворююча здатність більшості грибів надзвичайно велика. Кількість продукованих грибами спор зростає відповідно кількості генерацій нестатевого спороношення. Все це сприяє швидкому зростанню інфекційного навантаження спор збудника, створює умови для їх поширення і зараження інфікованого організму людей, тварин, рослин. За сприятливих умов для розвитку патогена за короткий проміжок часу хвороба набирає масового поширення і розвитку.

Знання про цикли розвитку фітопатогенних грибів покладені в основу обґрунтування заходів захисту від окремих хвороб або їх комплексу.

Джерело інфекції може бути представлене спорами різного походження, вегетативним міцелієм і його видозмінами.

Вихід спор із спороутворюючих органів може відбуватися двома способами:

- пасивним;
- активним.

Пасивно спори відділяються за допомогою різного роду фізичних явищ: вітру, води, механічної дії тощо. Цей спосіб є характерним для більшості патогенних грибів, у яких спороносні органи до моменту зрілості спор розривають поверхневі тканини живителя і мають контакт з довкіллям. Пасивно відділяється більшість конідій, що формуються на конідієносцях, а також спорангієспори після руйнування оболонки спорангія.

Активний спосіб звільнення спор спостерігається у різних груп грибів. Найбільш показовим він є у сумчастих. При досяганні сумок їх вміст завдяки особливому механізму з силою виштовхується з плодових тіл. Найчастіше це відбувається тільки при достатній кількості вологи. Плодові тіла набухають і за таких умов спрацьовує механізм виштовхування спор.

Одним з головних факторів, що впливає на шляхи і способи поширення грибів у природі, є фізичний стан спорової маси в момент їх досягання. В одних випадках вона буває сухою (*ксероспори*), в інших – зануреною в

слизову масу (*мікіоспори*). Перші поширюються переважно повітряними течіями, інші – за допомогою води, комахами, людиною.

За способами поширення спор гриби поділяються на:

- анемохорові (анемохорія);
- гідрохорні (гідрохорія);
- зоохорні (зоохорія);
- антропохорні (антропохорія).

Анемохорія (гр. *anemos* – вітер, *choreo* – поширювати) – спосіб поширення спор збудників хвороб повітряними течіями. У природі він спостерігається найбільш часто. Це пояснюється тим, що спори переважної більшості патогенних грибів мають мікроскопічний розмір (від 4 до 60 мкм), легко розносяться повітряними течіями на значну відстань.

Гідрохорія – спосіб поширення спор за допомогою води.

Зоохорія – перенесення спор грибів різними тваринами.

Антропохорія – поширення збудників хвороб діяльністю людини.

6.3. ЖИВЛЕННЯ ГРИБІВ

Гриби – гетеротрофні організми. Для живлення воші використовують тільки готові органічні речовини і мінеральні сполуки. Поживні сполуки надходять в організм гриба безпосередньо через оболонку гіф осмотичним шляхом у вигляді водних розчинів.

За способом живлення гриби поділяють на 3 основні групи:

- 1) паразити;
- 2) сапрофіти;
- 3) симбіонти.

Паразитні живляться переважно на рослинах (близько 10000 видів), менше – на тваринах (близько 300 видів) і людях викликаючи – *мікози*.

Розрізняють паразит:

- облігатні (неодмінні), які в сапрофітних умовах жити неспроможні;
- факультативні (тимчасові), які живуть звичайно як сапрофіти, а в певних умовах можуть стати паразитами.

Факультативні сапрофіти живуть переважно як паразити, але частішу свого життя проводять у сапрофітних умовах.

Серед паразитів є:

- 1) ектопаразити, які живуть на поверхні організму господаря;
- 2) ендопаразити, які живуть у тілі свого господаря серед них є:
 - міжклітинні;
 - внутрішньоклітинні паразити.

Паразитні гриби звичайно дуже пристосовані до своєї господарів. На перших етапах життя стимулюють його розвиток, клітин не вбивають і не пронизують міцелієм, а живляться за допомогою гаусторій.

Гриби – паразити рослин – становлять окремі систематичні групи (як, наприклад, іржасті, борошнистороссяні, пероноспоріві) або трапляються поодинокими представниками серед порядків та родин сапрофітних.

Сапрофітизм серед грибів поширений значно більше, ніж паразитизм. Вважають, що не менше 3/4 усіх грибів є сапрофітами. Сапрофітний спосіб живлення грибів пов'язаний переважно з продуктами рослинного походження і значно менше – тваринного та людського, тоді як бактерії більше притаманні тваринним організмам. Причиною такого розподілу субстратів поміж цими двома великими групами мікроорганізмів є те, що кисла реакція і склад органічних речовин рослинного походження більше придатний для життя грибів, лужна ж реакція та білкові речовини тваринного походження більш доступні для життя бактерій, менше – для грибів. Сапрофітні організми менше спеціалізовані щодо субстрату. Але й серед них розрізняють *монофагів* – види, пов'язані з однією певною речовиною, і *поліфагів* – організми, здатні жити на досить різноманітних субстратах.

Гриби-симбіонти у своєму живленні пов'язані з відповідними компонентами співжиття, переважно з вищими рослинами, мохоподібними, водоростями, рідше – з тваринами.

Класичними прикладами симбіозу може бути взаємозв'язок грибів з коренями вищих рослин – *мікориза* (від грецьк. *мікес* – гриб і *ризос* – корінь), або *грибокорінь*. Мікориза характерна для більшості квіткових рослин (не менше 90%). Мікориза зустрічається у всіх вищих рослин, крім водяних, паразитичних; осокових і хрестоцвітих.

Гриб активує ферменти рослини, постачає деякі неорганічні сполуки та речовини, що прискорюють ріст, зв'язує вільний азот, сприяє вуглеводному обміну рослин, допомагає рослині засвоювати важкодоступні речовини ґрунту. Рослина дає грибу кореневі виділення, органічні речовини (переважно цукри), кисень, сприяє проростанню спор.

Розрізняють різні види мікоризи:

- 1) *ектомікориза (зовнішня)* – корінь рослини огортається досить щільним грибним чохлам зовні, від якого в усі сторони поширюється густа мережа гіф. При чому гіфи проникають у корінь рослини на невелику глибину, обмежуючись переважно міжклітинниками ектодерми, але не проникають в середину клітини. Вона замінює рослині кореневі волоски, які при цьому не розвиваються. Густа мережа гіф називається гертігівською. Це однолітнє утворення, яке щороку відновлюється. Ектотрофна мікориза властива в основному хвойним рослинам, іноді – кушам і травам.;
- 2) *ендомікориза (внутрішня)* – міцелій гриба-симбіонта поширюється між клітинами корової паренхіми і проникає в середину клітин. Клітини корової паренхіми залишаються життєздатними і перетравлюють міцелій, що впровадився в них. Особливо помітний цей процес у клітинах, розташованих більш глибоко. Він нагадує явище фагоцитозу. Під впливом умісту клітини внутрішньоклітинний

міцелій іноді утворює клубки (*пелотони*), а нерідко деревоподібні розгалуження (*арбускули*) чи роздуті закінчення (*спорангіоли і везикули*). У коренів з ендотрофною мікоризою частина міцеліальних закінчень виходить у ґрунт. Такі гіфи називаються *емісійними*. Ендотрофна мікориза властива трав'янистій рослинності, багатьом деревам і кущам злаків, цибулі, суніць, томатів, волоського горіха, винограду, яблуні, груші тощо).;

- 3) *перехідна (ектоендотрофна)* – сполучає в собі риси, властиві ектотрофної і ендотрофної мікориз;
- 4) *перитрофна мікориза* – у даному випадку гриби не вступають з рослинами в тісний зв'язок, вони поселяються в ризосфері, огортаючи корінь;
- 5) *псевдо мікориза* – утворена паразитними грибами. Вона лише зовні нагадує симбіотичну мікоризу, але гриби при даній мікоризі уражають усі тканини кореня і мають іншу фізіологічну основу. Крім шкоди, вони нічого рослині не приносять.

Гриби мікоризоутворювачі значно підсилюють і поліпшують розвиток кореневої і надземної частин рослини забезпечуючи потреби рослини у воді та в поживних речовинах.

Стосовно грибів-микоризоутворювачів вищі рослини можуть бути розділені на наступні групи.

1. Облігатно-мікотрофні рослини, що не розвиваються без гриба (орхідея).

2. Рослини, що поліпшують свій ріст і розвиток при наявності мікоризи. До цієї групи відносяться численні деревні і чагарникові породи (дуб, граб, хвойні і т.д.), у неї входять і трав'янисті рослини, у тому числі сільськогосподарські культури.

3. Рослини, що розвиваються без мікоризи – водяні і невелика група наземних.

Гриби-микоризоутворювачі деревної й особливо трав'янистої рослинності вивчені ще недостатньо. Встановлено, однак, що ендомікоризні гриби відносяться до родини *Endogonaceae* (види *Glomus* і *Sclerocystis*).

Симбіотичний зв'язок гриба з господарем переважно облігатний.

Окрім фотосинтезу, фізіологічні процеси грибів подібні до процесів у вищих рослин. Тому їх нерідко використовують для дослідження певних фізіологічних явищ. Для дихання гриби потребують вільного кисню в тій чи іншій кількості. Серед них немає розподілу на аеробів та анаеробів, як серед бактерій.

Потреби грибів у відповідних речовинах для живлення на певному етапі життя настільки вивчені, що людина може успішно культивувати їх у штучних умовах. Середовище та фактори оточення встановлюються відповідно до цілей культури. Останнім часом для одержання високопродуктивних рас аспергілових чи дріжджових грибів застосовують

методи вегетативної та статевої гібридизації. Зміною умов живлення скеровують мінливість організму гриба в певному напрямку.

6.4. ХІМІЧНИЙ СКЛАД ГРИБІВ

Хімічний склад грибів найбільш повно вивчений у їстівних і отруйних видів. Простежено також склад речовин клітинної оболонки від нижчих до вищих грибів. У перших вона близька до целюлози. Далі приєднуються вуглеводи грибного походження – фунгін та метацелюлоза. У пероноспорів оболонка просякнута кальозою, а починаючи з мукорових, до її складу входять також речовини типу хітину – сполуки, властиві для комах.

Гриби в процесі життєдіяльності продукують білки, вуглеводи (зокрема глікоген), вітаміни, жири, пігменти, запашні ефірні речовини, смоли, кислоти та ін. Частина цих продуктів обміну нагромаджується в середині грибної клітини чи в її оболонці, інші ж виділяються в навколишнє середовище. Це, наприклад, лимонна, щавлева, яблучна кислоти, спирт, антибіотичні речовини (як пеніцилін, хетомін), деякі отруйні речовини, пігменти. Тому людина використовує культури певних видів грибів для їх одержання.

Багато грибів, особливо мікроскопічних сапрофітів, виділяючи ферменти, дозволяють скеровувати дію останніх у бажаному напрямку – одержувати певні продукти обміну або виконувати певні процеси (очищення фруктових соків, шкір, спиртове чи лимоннокисле бродіння та ін.).

Багато видів ґрунтових мікроскопічних грибів беруть участь у процесах розкладання рештків рослинних і тваринних організмів з утворенням ґрунтового гумусу. До них належать: *Alternaria*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Mucor*, *Botrytis*, *Fusarium*, *Sclerotinia*, *Cladosporium* та багато інших. Вивченню цих мікроорганізмів велику увагу приділяє сільськогосподарська мікробіологія. Здатність різних видів грибів до активного продукування антибіотиків, ферментів, вітамінів, стимуляторів росту, токсинів та інших фізіологічно активних речовин дала можливість для їх широкого використання в мікробіологічній промисловості та інших галузях народного господарства.

6.5. ОСНОВИ СИСТЕМАТИКИ ГРИБІВ

На даний час існує понад 100 000 видів грибів, у тому числі біля 10 000 збудників хвороб рослин (фітопатогенів). Систематика грибів, знання про їх властивості та зв'язки, дають можливість визначити збудника який спричинив захворювання, з'ясувати його роль у патологічному процесі, обґрунтувати заходи захисту від нього.

Систематичні категорії грибів – назви тих чи інших систематичних груп (таксонів), що використовуються в класифікації грибів, впроваджуються відповідно до певних вимог міжнародних правил ботанічної номенклатури, затверджених Міжнародним ботанічним конгресом. В основу систематики

грибів покладені морфологічні, цитологічні і біологічні особливості, а також цикли розвитку і походження грибів.

Царство грибів (*Mycota*) поділяють на різні таксономічні одиниці, що мають певні закінчення, і це засвідчує їх підпорядкованість. Наприклад: клас – *Ascomycetes*, підклас – *Euascomycetidae*, порядок – *Erysiphales*, під порядок – *-ineae*, родина – *Erysiphaceae*, підродина – *-oideae*, рід – *Podosphaera* Kunze, секція – *Radiata* Golov, вид – *Podosphaera oxyacathae* D.B. Підвид в мікології застосовують рідко. Найчастіше у межах виду розглядають: *varietes*, *forma*, *forma speciales*, які складаються з фізіологічних рас, біотипів тощо.

Залежно від будови вегетативного тіла (талому) гриби поділяють на:

- нижчі;
- вищі.

Талом нижчих грибів представлений у вигляді голої (без оболонки) цитоплазматичної маси – амебоїда, або ниткоподібної, нечленистої (не поділеної на клітини) грибниці. У вищих грибів талом має вигляд багатоклітинної (членистої або септованої) грибниці.

Відповідно до загальноприйнятої систематики царство грибів (*Mycota*) ділять на два відділи:

- 1) справжні гриби (*Eumycota*);
- 2) слизовики, або Міксоміцети (*Muchomycota*).

У свою чергу вони поділені на класи за типом і особливостями розмноження.

Залежно від типу статевого процесу відділ справжніх грибів поділяється на 6 класів:

- 1) Хітридіоміцети (*Chytridiomycetes*);
- 2) Ооміцети (*Oomycetes*);
- 3) Зигоміцети (*Zygomycetes*);
- 4) Аскоміцети (*Ascomycetes*);
- 5) Базидіоміцети (*Basidiomycetes*);
- 6) Дейтеріоміцети (Незавершені або Недосконалі гриби) (*Deuteromycetes*).

Більшість грибів мають гіфи з поперечними перегородками, які називаються септами; вони ділять гіфи грибниці на ділянки. На основі цих морфологічних відмінностей серед грибів розрізняють *нижчі* – несептовані і *вищі* – септовані гриби.

Гриби поділяються за складністю будови на:

Нижчі гриби:

- Хітридіоміцети;
- Ооміцети;
- Зигоміцети.

Вищі гриби:

- Аскоміцети;
- Базидіоміцети;
- Дейтеріоміцети.

Класи включають порядки (групи порядків), які поділяються на родини і роди. Царство → відділи → класи → підкласи → порядки → родини → роди → види.

Загальна схема прийнятої в Україні систематики грибів:

Царство ГРИБИ – МΥCOTA

Відділ Слизовики, або Міксоміцети – *Мухомycota*

Клас Плазмодіофоромицети – *Plasmodiophoromycetes*

Відділ Справжні гриби – *Eumycota*

Клас Хітридіомицети – *Chytridiomycetes*

Порядок Хітридієві – *Chytridiales*

Порядок Бластокладієві – *Blastocladales*

Порядок Моноблефаридові – *Monoblepharidales*

Клас Оомицети – *Oomycetes*

Порядок Сапролегнієві – *Saprolegniales*

Порядок Пероноспоріві – *Peronosporales*

Клас Зигоміцети – *Zygomycetes*

Порядок Мукорові – *Mucorales*

Порядок Ентомофторові – *Entomophthorales*

Клас Аскомицети, або Сумчасті – *Ascomycetes*

Підклас Голосумчасті – *Hentyscomycetidae*

Порядок Ендомицетні – *Endomycetales*

Порядок Тафриніві, або Екзоаскові – *Taphrinales*

Порядок Протомицетові – *Protomycetales*

Підклас Плодосумчасті – *Euascomycetidae*

Група порядків Плектومیцети, або Клейстомицети – *Cleistomycetes*

Порядок Євроцієві – *Eurotiales*

Порядок Мікроаскові – *Microascales*

Група порядків Піреномицети – *Pyrenomycetes*

Порядок Еризифові, або Борошнисторосяні – *Erysiphales*

Порядок Гіпокрейні – *Hypocreales*

Порядок Сферійні – *Sphaeriales*

Порядок Діапортові – *Diaporthales*

Порядок Клавіцепсові – *Clavicipitales*

Група порядків Дискомицети – *Discomycetes*

Порядок Фацидієві – *Phacidiales*

Порядок Гелоцієві – *Helotiales*

Порядок Пеціцеві – *Pezizales*

Підклас Порожностосумчасті, або Локулоаскомицети – *Loculoascomycetidae*

Порядок Міріангієві – *Myrangiiales*

Порядок Дотидійні – *Dothideales*

Порядок Плеоспорові – *Pleosporales*

Порядок Гістеріальні – *Hysteriales*

Клас Базидіоміцети – *Basidiomycetes*
 Підклас Холобазидіоміцети – *Holobasidiomycetidae*
 Підклас Гетеробазидіоміцети – *Heterobasidiomycetidae*
 Підклас Теліобазидіоміцети, або Склеробазидіоміцети –
Teleobasidiomycetidae, або *Sclerobasidiomycetidae*
 Порядок Сажкові – *Ustilaginales*
 Порядок Іржасті – *Uredinales*
Клас Дейтеромицети, або Незавершені гриби – *Deuteromycetes*, або *Fyngi imperfect*
 Порядок Гіфоміцети – *Hyphomycetales*
 Порядок Сферопсидні, або Пікнідіальні – *Sphaeropsidales*, або *Pycnidiales*
 Порядок Меланконіальні *Melanconiales*
 Порядок Міцеліальні, або Стерильні міцелії – *Myceliales*, або *Mycelia sterilia*

6.6. ВІДДІЛ СЛИЗОВИКИ, АБО МІКСОМІЦЕТИ

Відділ Слизовики, або Міксоміцети (*Мухомycota*) нараховує близько 450 тис. видів безхлорофільних організмів. Тіло слизовиків позбавлене клітинної оболонки, не має постійної форми, переважно яскраво забарвлене (рожеве, жовте, фіолетове) і називається – *плазмодієм* (від грецьк. *плазма* – виліплена фігура й *είδος* – вигляд). Клітини одноядерні та багатоядерні (ядра диплоїдні, при рості – поділяються мітотично) амебоїдного типу. У інших вегетативне тіло у вигляді великого багатоядерного цитоплазматичного утворення, так званого *плазмодію*.

Серед слизовиків є сапрофіти – вільно живучі в ґрунті, гною, на розкладених рослинних рештках та інших субстратах, є також і паразити, які живуть на водоростях та надземних рослинах. Живуть у вологих і темних місцях. Плазмодій може активно рухатись. За несприятливих умов переходить у стан спокою.

При досягненні певних розмірів плазмодій рухається до світла, вкривається оболонкою, перетворюється на плодове тіло зі спорами. Спори – гаплоїдні. Для проростання спор необхідна вода. Кожна спора утворює кілька зооспор, що втрачають джгутики і рухаються амебоподібно. Зооспори розмножуються поділом, потім зливаються між собою. При цьому утворюється суцільна маса – плазмодій.

У вегетативному стані більшість слизовиків, представлених амебоїдними клітинами, розмножуються поділом цих клітин. У деяких слизовиків від плазмодіїв протягом вегетативного життя відділяються невеликі ділянки, які в дальшому живуть у вигляді дводжгутикових зооспор.

У життєвому циклі різних груп слизовиків є деякі особливості. Так, у слизовиків з вегетативними тілами у вигляді вільноживучих плазмодіїв у певний час розвитку, що залежить від стану плазмодію та від умов середовища, формуються плодові тіла, які містять спори, одягнені твердою

оболонкою. У паразитів такої оболонки не утворюється і плазмодій розпадається на спори в клітинах рослини-господаря.

Дозрілі спори в сприятливих умовах проростають, тобто із їхньої оболонки виходять (залежно від ступеня вологості субстрату) або зооспори з двома джгутиками неоднакової довжини, або амеби. Ті й інші можуть розмножуватися поділом, збільшуючись в кількості, а потім клітини попарно зливаються. Виникає диплоїдна клітина, яка потім розвивається в плазмодій. У слизовиків з псевдоплазмодієм статевого процесу немає.

Після накопичення запасних поживних речовин (жирної олії, глікогену, білка) плазмодій переповзає на відкриті сухіші місця і розпадається на велику кількість спорангіїв, кожен з яких, знову ж таки, має тверду оболонку. У багатьох видів спорангії утворюють подушкоподібні накопичення (*еталії*), які мають загальний щільний покрив. При цьому стінки спорангіїв руйнуються повністю або частково. Вміст еталіїв і спорангіїв розпадається на одноклітинні спори, які утворюються шляхом мейозу (тобто вони гаплоїдні). У багатьох видів із цитоплазматичної маси формується капіліцій – нитки, здатні до гігроскопічності, що сприяють розкиданню спор після розривання покриву еталію чи спорангію.

Спори у сприятливих умовах проростають, причому з кожної утворюється від однієї до чотирьох зооспор або амеб, що здатні ділитися.

Статевий процес відбувається шляхом злиття або зооспор або амеб (без джгутиків, так званих міксамеб). Утворюються диплоїдні міксамеби, здатні формувати диплоїдний плазмодій. В життєвому циклі слизовиків переважає диплоїдний міцелій (диплоїдна фаза). Гаплоїдна фаза представлена спорами.

У слизовиків-паразитів спорангіїв не утворюється. Вмістищем для спор є клітини рослини-господаря.

Один із найпоширеніших паразитів капусти, брукви, інших хрестоцвітних – плазмодіофора капустяна (*Plasmodiophora brassicae*). Плазмодії паразита оселяються на коренях і спричиняють захворювання, яке називається капустяною килою. Ушкоджені рослин мають хворобливий вигляд, корені їх потовщені біля основи, листки пожовклі, зів'ялі (рис. 68).

Перед утворенням спор відбувається мейоз. Після відмирання коренів спори залишаються в ґрунті. На наступний рік спори проростають і утворюються рухливі зооспори з двома джгутиками. Втрачаючи джгутики, вони перетворюються на міксамеби. Зооспори і міксамеби проникають в кореневі волоски, зливаються і дають початок новим диплоїдним плазмодіям. Життєвий цикл цього злісного паразита овочевих рослин вперше вивчив російський вчений Воронін М.С. (1875 р.).

Отже, слизовики за структурою тіла і способом життя мають багато спільного як з амебоїдними тваринами, так і з групою грибів, тіло яких представлене плазмодієм.

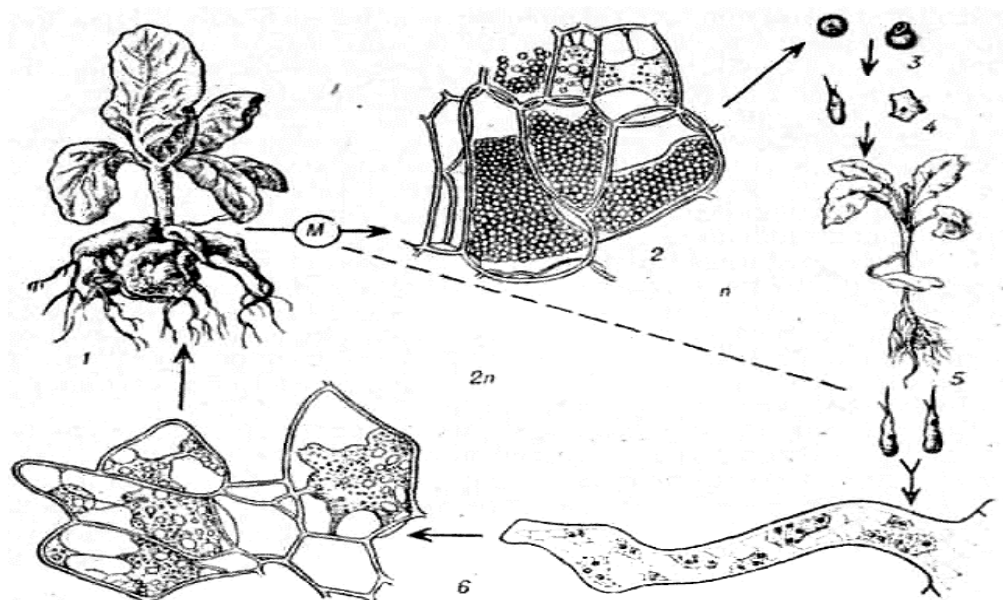


Рис. 68. Життєвий цикл плазмодіофори: М – мейоз:

- 1 – рослина капусти, пошкоджена плазмодіофорою;
- 2 – спори в клітинах кореня капусти;
- 3 – проростання спор;
- 4 – зооспора і міксамеба;
- 5 – проникнення зооспор і міксамеб у кореневі волоски капусти і злиття їх;
- 6 – кореневий волосок клітини кореня з плазмодіями

Представники: плазмодіофора капустиана – збудник хвороби капусти та інших хрестоцвітих, спонгоспора – викликає паршу картоплі та інших пасльонових.

6.7. НИЖЧІ ГРИБИ

Клас Хітрідіоміцети (Chytridiomycetes)

Відомо близько 750 видів. Живуть у воді, вологому середовищі, паразитують на водоростях, водяних вищих рослинах і на безхребетних тваринах. Деякі зустрічаються як паразити вищих наземних рослин, головним чином, у вологому ґрунті. Значно менша частина веде сапрофітний спосіб життя, оселяючись на гілках, листках, плодах та ін. Вегетативне тіло представників цього класу у багатьох внутрішньоклітинних паразитів у вигляді голої маси, дуже схожої на плазмодій слизовиків. Воно всією поверхнею вбирає поживні речовини з клітини організму-господаря.

У більш високоорганізованих форм є так званий ризоміцелій або зачатковий міцелій у вигляді дуже тонких, майже не розгалужених ниток, що відходять від основної округлої або видовженої клітини талома. Ризоміцелій не має ядер. З допомогою його гриби прикріплюються до субстрату і поглинають поживні речовини. У ще більш організованих хітрідієвих паразитних грибів вегетативне тіло представлене галузистим, ризоміцелієм, або системою гіфів, які можуть захоплювати кілька клітин організму-хазяїна. У сапрофітних грибів ризоміцелій складається з тонких ризоїдів, що

занурюються в субстрат. Основа клітинної оболонки хітридієвих грибів – хітин (до 60% всього складу).

Безстатеве розмноження відбувається зооспорами різної будови і форми з одним гладеньким джгутиком. Зооспори утворюються в зооспорангіях. Способи статевого відтворення різноманітні. У деяких зооспори функціонують як гамети, у других зливаються самі особини (хологамія), у третіх – однакові гамети (ізогамія) або гамети, що розрізняються за розмірами, забарвленням і активністю руху (гетерогамія). Є навіть форми з оогамним статевим процесом. Гамети утворюються в спеціальних клітинах гаметангіях.

Зигота перетворюється на клітину, одягнену товстою оболонкою, що містить хітин – *цисту*. Після деякого періоду спокою за сприятливих умов вміст цисти ділиться редуційно і утворює зооспори. Більшість хітридієвих грибів у вегетативному стані гаплоїдні, диплоїдна лише зигота. Існування зооспор у хітридієвих грибів вказує на можливий філогенетичний зв'язок їх із джгутиковими.

Клас хітридієві поділяють на три порядки, що розрізняються, головним чином, за ступенем розвитку талому і формою статевого процесу:

- 1) хітридієві (*Chytridiales*);
- 2) бластокладієві (*Blastocladales*);
- 3) моноблефаридові (*Monoblepharidales*).

Порядок хітридієві (*Chytridiales*). Більшість цих грибів – паразити водяних рослин, деякі розвиваються на безхребетних тваринах і рослинах у вологому ґрунті. Представник – гриб-паразит роду ольпідій – *ольпідій капустаний* (*Olpidium brassicae*).

Це збудник хвороби розсади капусти, яку називають «чорною ніжкою». Міцелій одноклітинний, гаплоїдний. Клітина складається з голого однадерного протопласту, що паразитує в клітинах кори кореня, уражуючи кореневу шийку розсади в парниках, спричинюючи її почорніння, відмирання.

Після багаторазового мітотичного поділу в тканинах кори кореня утворюється багатоядерний *плазмодій*, який, через деякий час перетворюється на кулеподібний зооспорангій з трубчастим виростом (відрогом), який пробиває стінки клітин рослини. Одноджгутикові зооспори, що формуються в зооспорангії, крізь трубочку відрогу зооспорангію виходять назовні в ґрунтову воду. Рухаючись до молодих коренів розсади капусти, вони знову джгутиком пробивають оболонки клітин молодих покривних тканин (епіблему) і випускають голий протопласт в клітину (рис. 69).

Статеве розмноження ольпідію ізогамне. Гамети, з джгутиками зливаються попарно, ядра при цьому не зливаються. Утворюється зигота з двома джгутиками і дикаріоном. Проникнувши в клітини кореня рослини, зигота втягує джгутики, вкривається товстою оболонкою і в такому вигляді зимує.

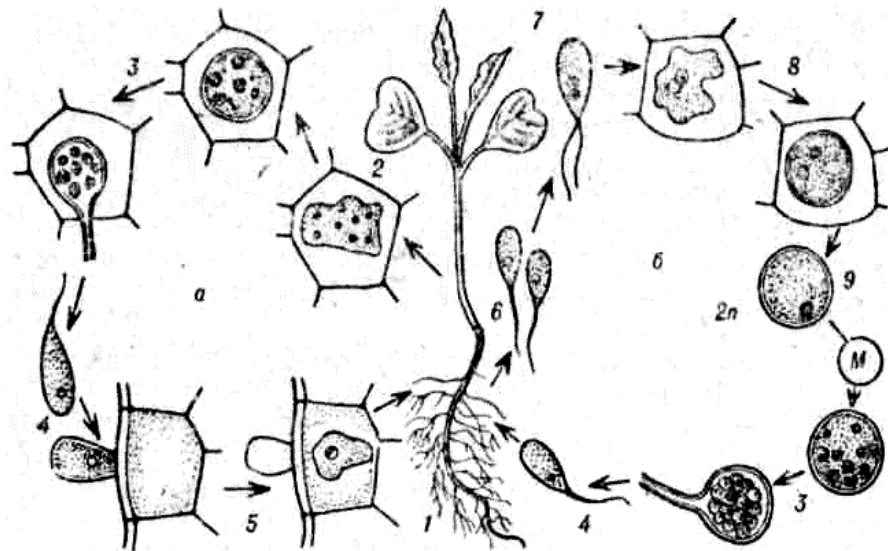


Рис. 69. Цикл розвитку ольпідію (*Olpidium brassicae*):

а – безстатеве розмноження; *б* – статеве розмноження; *М* – мейоз;

1 – розсада капусти, пошкоджена ольпідієм; 2 – плазмодій ольпідію у клітині кореневої шийки; 3 – утворенні зооспорангії; 4 – зооспора; 5 – проникнення зооспори у клітину епідермісу; 6 – ізогамети; 7 – зигота; 8 – двоядерний зимуючий плазмодій; 9 – зигота; в процесі розвитку зиготи відбувається поділ зиготи шляхом мейозу з утворенням гаплоїдного плазмодію

В наступному році ядра дикаріону, зливаються, диплоїдна зигота редуційно ділиться, а потім утворені гаплоїдні ядра діляться багаторазово мітотично. Формується зооспорангій з багатьма гаплоїдними зооспорами. Знову відбувається безстатеве розмноження: зооспорангій своїм трубчастим відрогом пробиває стінки клітин рослини, одноджгутикові спори крізь трубочку відрогу зооспорангії виходять назовні, потрапляють у ґрунтову воду, рухаються до молодих коренів і пробиваючи, оболонку епіблеми, потрапляють у клітини у вигляді голого протопласту і т. д.

До цього ж порядку належить *синхітрії ендобіотичний* (*Synchytrium endobioticum*). Цей гриб уражує бульби картоплі, спричиняючи хворобу, яку називають раком картоплі. Заражуються бульби навесні в ґрунті, коли є вода, в якій зооспори можуть рухатися. Зооспори одноджгутикові. Проникаючи всередину бульби крізь вічка, зооспори залишають джгутики назовні. Всмоктуючи поживні речовини з клітин бульби, клітина паразиту розростається, скидає шари зимової оболонки і перетворюється на літню спору. Виділяючи отруйні речовини, паразит призводить до того, що сусідні незаражені клітини починають ненормально ділитися, утворюючи так звану ракову пухлину, а потім відмирають. Клітина паразита вкривається двошаровою оболонкою, протопласт стає багатоядерним. В такому стані паразита називають просорусом. Всередині просорус ділиться перегородками на 4–9 сегментів з багатьма ядрами. Ядра в сегментах продовжують ділитися, утворюються нові сегменти. Кожний сегмент формується в окремий

зооспорангій або в гаметангій, залежно від стану вологи і температури ґрунту. Якщо води багато, то утворюються зооспори, а якщо мало, – то безджгутикові гамети (рис. 70)

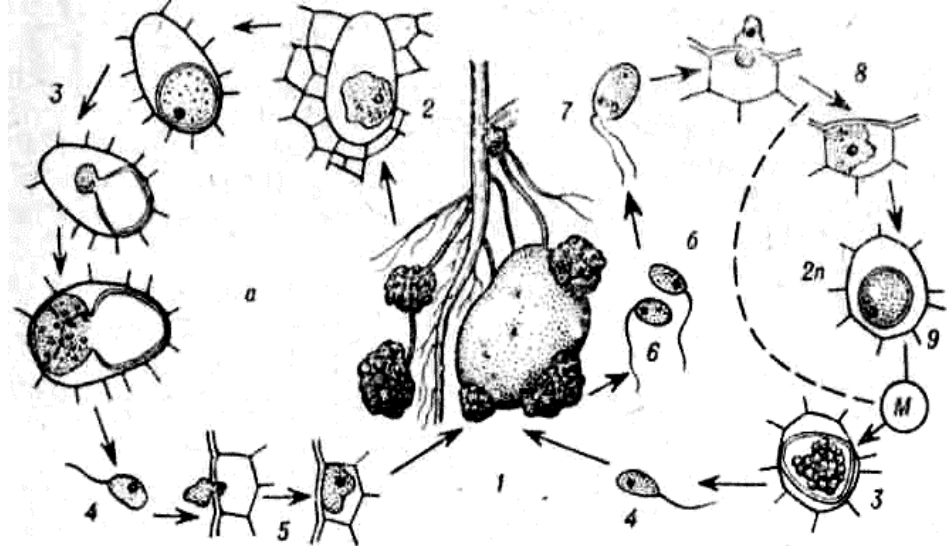


Рис. 70. Цикл розвитку синхітрію (*Synchytrium endobioticum*):

a – безстатеве розмноження; *б* – статеве розмноження; *M* – мейоз;

1 – бульби картоплі, пошкоджені синхітрієм; 2 – плазмодій синхітрію в клітині бульби; 3 – утворення соруса (групи зооспорангіїв); 4 – зооспора; 5 – проникнення зооспори в клітину епідермісу молодого бульби; 6 – ізогамети; 7 – зигота; 8 – проникнення зиготи в клітину епідерміса бульби; 9 – утворення цисти

Зооспори проростають, не зливаючись одна з одною, а гамети зливаються. Утворена зигота зимує, перетворюючись на так звану цисту. Це – мікроскопічно мала (до 20–30 мкм діаметром), округлої форми клітина, одягнена в товсту оболонку. Навесні, за сприятливих умов, в зимовій цисті розвивається маса одноклітинних зооспор, які виходять з неї, поширюються в ґрунтовій воді, через вічка потрапляють всередину бульби, розростаються там і зумовлюють хворобливі розростання тканин у вигляді бурих губчастих наростів. І зимові цисти, і зооспори легко поширюються, прилипаючи до здорових бульб, часточок ґрунту, взуття, а після гниття зараженої бульби зимові цисти потрапляють у ґрунт і зберігаються там до 20 років. Зооспори ж, якщо вони не зустрінуть у ґрунті бульби картоплі, швидко гинуть.

Клас Ооміцети (*Oomycetes*)

Відомо приблизно 475 видів. Вегетативне тіло різноманітне: від одноклітинного утворення у вигляді голої плазматичної маси до добре розвинутого неклітинного міцелію. Мають своєрідний склад клітинної стінки: відсутній хітин, основу складають целюлоза і глюкани. Розмножуються як зооспорами, так і конідіями. Зооспори мають 2 джгутики: один – перистий, другий – гладенький. Статевий процес оогамного типу.

Клас включає водяні гриби, що живуть на рослинних рештках, трупах тварин і паразитів водоростей, амфібій, риб. Деякі живуть у ґрунті. Найбільш високорозвинені – облігатні паразити вищих наземних рослин.

Вегетативне тіло варіює від одноклітинного у більш примітивних до добре розвиненого неклітинного міцелію. Безстатеве розмноження – зооспорами, лише у деяких – конідіями. Статевий процес оогамний, але вміст антеридію не диференційований на гамети. Зооспори мають два джгутики приблизно однакової довжини: один – перистий, другий – гладенький. До складу клітинної оболонки хітин не входить. Основою її є целюлоза і глюкани.

До цього класу входить кілька порядків: *пероноспоріві*, *сапролегнієві*, *бластокладієві*, *моноблефаридові* та ін. Із них важливішим є порядок пероноспоріві (*Peronosporales*). Пероноспоріві характеризуються тим, що у процесі формування оогонію не весь його вміст іде на побудову однієї яйцеклітини, а частина його залишається у вигляді так званої периплазми, що оточує яйцеклітину. Периплазму можна розглядати як прогресивну ознаку, тому що вона забезпечує розвиток ооспори і формування її оболонки.

Важливе значення мають види роду пітіума цього порядку. Один з них уражує цукровий буряк протягом всього періоду вегетації, зумовлюючи відмирання судин листків і коренів (чорний судинний некроз). Цей паразит дуже шкідливий для сходів деревних порід.

Паразитами є види роду фітофтора. Найбільше значення має, паразит *картопляний гриб* (*Phytophthora infestans*) (*фітофтора*). Він уражує бульби, стебла і листя картоплі, плоди помідорів та інших представників пасльонових. Міцелій повністю заглиблений у тканини органів рослини, тобто внутрішній. Гіфи пронизують міжклітинники, а присоски (гаусторії) проникають у самі клітини і призводять до загибелі їх. На уражених рослинах з'являються бурі плями (на листках і стеблах). У вологу погоду на уражених частинах листя з'являється білуватий наліт – це гіфи гриба, що формують поверхневий та повітряний міцелій. Гіфи виступають назовні крізь продихи, утворюючи зооспорангієносці, на кінцях яких розвиваються лимоноподібні за формою, з сосочкоподібним виростом на верхівці зооспорангії (рис. 71).

Відриваючись, зооспорангії переносяться на інші рослини, другі листки, при наявності вологи лопаються. З них виходять дводжгутикові зооспори. Потрапляючи на орган, вони проростають в нову гіфу і проникають в тканини органа. Якщо вологи недостатньо, то зооспори в зооспорангії не утворюються, а сам зооспорангій повністю проростає в міцелій.

На місці відокремленого зооспорангію за сприятливих умов, відразу ж формується новий зооспорангій. Статевих органів на зелених рослинах цей гриб не утворює, але може розвиватися сапрофітно на підгнилому листі. В цих умовах може формувати оогоній і антеридій. Статевий процес відбувається поза рослиною-господарем в ґрунті. Оогоній кулястої форми, всередині якого міститься яйцеклітина. Антеридій розвивається на гіфі, яка росте в бік оогонія. Вирости антеридію крізь пори врастають всередину

оогонія, досягають яйцеклітини і частина вмісту з одним ядром зливається з яйцеклітиною. Запліднена яйцеклітина вкривається оболонкою і перетворюється на ооспору.

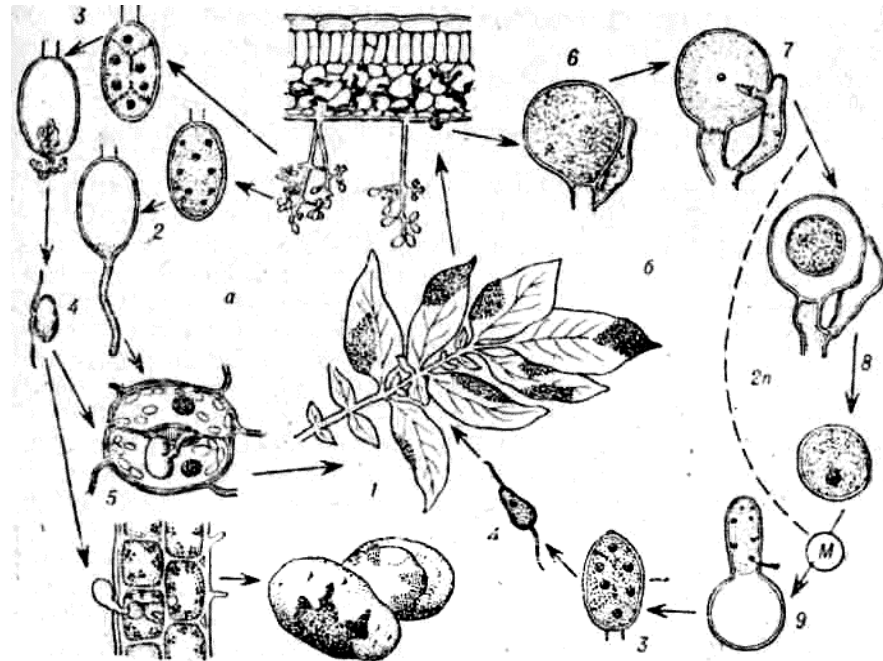


Рис. 71. Цикл розвитку фітофтори (*Phitophthora infestans*): о – безстатеве розмноження; б – статеве розмноження; М – мейоз;

1 – листок і бульби картоплі, уражені фітофторою; 2 – конідія та її проростання; 3 – лимоноподібний зооспорангій та вихід зооспор; 4 – зооспора; 5 – проростання зооспори на листку і бульбі; 6 – оогоній і антеридій; 7 – оогамія; 8 – утворення ооспори (зиготи); 9 – проростання ооспори, якому передують редукційний поділ

Після статевого процесу зигота (ооспора) зимує, а навесні проростає в новий міцелій. Проростанню зиготи передують редукційний поділ ядра. Три з утворених ядер відмирають, а одне залишається. Міцелій, що розвивається з однадерно клітини, гаплоїдний. Джерелом зараження можуть бути також заражені бульби або насіння, які зимують у ґрунті, навесні розростається грибниця у молодій рослині. Утворені спори зі джгутіками проникають через продихові щілини всередину рослин. Вважає гриб частини рослин: вкриває бурими плямами листки картоплі й томатів, що потім в'януть і засихають. Вражені картопляні бульби темніють, потім загнивають. Плоди томатів вкриваються темними плямами.

Паразита було завезено в Європу із Південної Америки в 30-х роках минулого сторіччя, він швидко поширився по всій земній кулі.

На картоплі паразитує також другий вид *Phytophthora erythroseptica* – причина так званої краснини картоплі (на бульбах). Пероноспоріві гриби – всі облигатні паразити, все життя яких пов'язане з рослиною-господарем і поза ним міститься в природі лише в стані спокою. Так, важливіший вид роду плазмопара – плазмопора винограду (*Plasmopara viticola*) – збудник однієї з

найнебезпечніших хвороб винограду – несправжньої борошнистої роси, або мілдью, уражує листки, пагони, вусики, ягоди. З нижнього боку листка розвиваються численні конідієносці з конідіями (до 3 млн. конідій на 1 см² листка). У кінці ж вегетації з'являються ооспори, які зимують у відмерлій корі. Гриб також родом із Америки. В 1876–1878 рр. він потрапив в південно-західну частину Франції, а потім швидко поширився у Європі.

На соняшнику дуже шкідливий другий вид цього ж роду – *P. helianthi*, завезений в Європу із Північної Америки в ХХ ст. Зараження відбувається крізь кореневі волоски. Види роду пероноспора (*Perenospora*) паразитують на тютюні, цибулі, буряках, маку та ін.

Гриби порядку бластокладієві мають талом від простого плазмодіального до добре розвиненого міцелію. Основою оболонки є хітин. В основному це – сапрофіти, деякі паразити безхребетних тварин або водоростей і грибів. Безстатеве розмноження відбувається зооспорами з гладеньким заднім джгутиком. Статевий процес – ізогамія або гетерогамія. У більшості представників є зміна поколінь. Диплоїдний спорофіт утворює зооспори і цисти. Із зооспор розвиваються такі самі спорофіти, а проростання цисти супроводжується редукційним поділом. Гаплоїдні зооспори, що виходять із цисти, виростають в гаметофіти з гаметангіями. Гамети звичайно дрібніші за зооспори. З утвореної зиготи знову розвивається спорофіт.

До цього порядку належать види роду бластокладієла (*Blastocladiella*), види роду аломіцес, що добре розвивається на твердих і рідких поживних субстратах. Тому їх часто використовують в наукових дослідженнях. Облігатними паразитами безхребетних є види роду *Coelomomyces* та ін.

До порядку моноблефаридові належать сапрофіти, що живуть в чистій прісній воді, на сучках гілок, плодах, трупах комах та ін. У природних умовах вони з'являються в основному навесні і восени, коли у них менше конкурентів серед інших організмів. Міцелій у вигляді тонких ризоїдів, що занурюється в субстрат. Розмножується зооспорами. Статевий процес – оогамний. Зміни поколінь немає. Це види роду моноблефаріс та ін.

Клас Зигоміцети (Zygomycetes)

Нараховує близько 600 видів. Приблизно 100 видів цього класу формує ендомікоризу. Наземні організми. Зустрічаються як сапрофіти, так і паразити рослин, тварин, людини і грибів. Міцелій неклітинний і добре розвинений. Характерний особливий тип статевого процесу – зигогамія, при якому зливається вміст двох багатоядерних клітин одного чи різних міцеліїв.

Об'єднує понад 500 видів грибів. За деяким винятком, майже всі представники класу ведуть наземне життя. Серед них є як сапрофіти, так і паразити грибів, вищих рослин, комах, інших тварин і людини. Їх неклітинний багатоядерний міцелій добре розвинений. В оболонках клітин міститься хітин і хітозан.

Безстатеве розмноження відбувається за допомогою нерухливих спор, одягнених оболонкою, що розвивається або у спорангіях (спорангіоспори),

або екзогенно на конідієносцях (конідії). В ряді випадків можна простежити еволюцію, пов'язану з наземним способом життя, від розмноження за допомогою спорангіоспор до розмноження за допомогою конідій.

Основна особливість зигоміцетів полягає в своєрідному статевому процесі – *зигогамії*, при якому зливається вміст двох клітин гетероталічних міцеліїв. Ці клітини відділяються перегородками від основного міцелію, гамет не утворюється. На місці злиття клітин, які функціонують як багатоядерні гаметангії, розвивається спочиваюча зигоспора.

Походження зигоміцетів можливе від яких-небудь предків, спільних з хітридієвими. З другого боку, їх можна пов'язати із сумчастими грибами.

Клас поділяють на кілька порядків. Головніші з них: порядки:

1. Мукові (*Mucorales*);
2. Ентомофторові (*Entomophthorales*).

Порядок мукові (*Mucorales*). Представник цього порядку – *мукор*, або *головчаста цвіль* (*Mucor mucedo*) (*біла пліснява*), *різопус пагононосний* (*чорна пліснява*) тощо.

Мукор, або *біла пліснява* (*Mucor*). Сапрофіт, який утворює розгалужений міцелій з однієї клітини. Живиться на органічних субстратах, рештками організмів або продуктами їхньої життєдіяльності. На продуктах харчування, ґрунті, гної утворює пухнастий білий наліт, що з часом чорніє. Міцелій – павутинистий, сірувато-білий наліт, який являє собою переплетення міцеліїв кількох особин, що вирости із спор. Гіфи міцелію пронизують субстрат (внутрішній міцелій), стеляться по його поверхні (поверхневий міцелій), а деякі піднімаються вертикально вгору (повітряний міцелій) і несуть в своїх верхівках дрібні темні округлі спорангії. Спорангії розвиваються на кінцях довгих негалузистих вертикальних гіфів, вони називають спорангієносцями, які підіймаються над субстратом. Спорангієносці від спорангіїв відокремлені куполоподібною перегородкою, тому верхня частина спорангієносця ніби входить в спорангій. Цю ділянку спорангієносця називають колонкою, яка у різних видів мукових грибів буває різної форми (грушоподібною, кулеподібною та ін.). Молоді спорангії жовтого кольору, зрілі – чорного. Всередині спорангію під час мітотичного поділу ядер формуються спорангіоспори. При дозріванні оболонка спорангія розривається і клейкі численні спори потрапляють в оточуюче середовище.

В зв'язку з тим що міцелій мукора гаплоїдний, спори також гаплоїдні. Зверху спори вкриті товстою оболонкою, всередині є цитоплазма і ядро. Такі спори є спорами безстатевого розмноження мукора (рис. 72).

За сприятливих умов спори проростають, даючи нові гаплоїдні міцелії. Міцелій неклітинний. Це одна гігантська розгалужена клітина з численними дрібними ядрами. Пластид в цитоплазмі немає.

Мукор при несприятливих умовах (наприклад, при нестачі поживних речовин) відбувається статеве розмноження – *зигогамія*, утворюється *зигоспора* (зигота), яка вкрита товстою шипуватою оболонкою. Статевий спосіб стає можливий лише тоді, коли поряд є два гетероталічних міцелії.

Кінці гетероталічних міцеліїв зближаються, відділяються перегородками. Утворюють гаметангії, ядра яких попарно зливаються. Зигота, яку називають зигоспорою, багатоядерна, з диплоїдними ядрами, вкрита багатошаровою оболонкою. З протилежних боків зигоспора прикріплена до гіфів (підвісок або суспензорів). Після періоду спокою зигоспора проростає в нерозгалужений спорангієносець із зародковим спорангієм на верхівці. В спорангії, в результаті редукційного поділу, формуються гаплоїдні гетероталічні спори, які дають початок гетероталічним міцеліям.

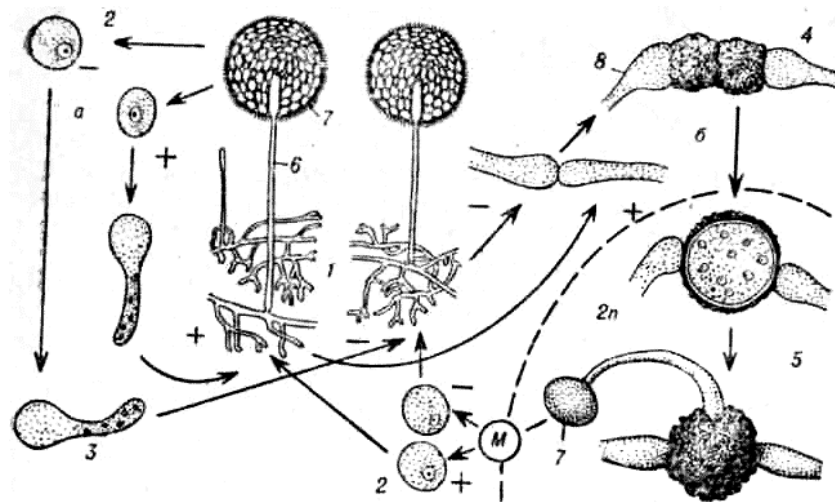


Рис. 72. Цикл розвитку головчастої цвілі (*Mucor mucedo*):

a – безстатеве розмноження; *б* – статеве розмноження; *M* – мейоз;

1 – гетероталічні міцелії; 2 – гетероталічні спори; 3 – проростання спор з утворенням гетероталічних гаплоїдних міцеліїв; 4 – кон'югація гаметангіїв гетероталічних міцеліїв; 5 – зигота (зигоспора) та її проростання з утворенням зародкового спорангію (6), в якому шляхом мейозу формуються гетероталічні спори; 7 – спорангієносець із спорангієм, де утворюються спори безстатевого розмноження; 8 – підвісок

Серед мукових роду абсидія (*Absidia*) багато і паразитів. Наприклад, вид *Absidia corymbifera* – збудник бронхомікозів у людини, інколи гриб уражує нервову систему. Вид *A. septata* спричинює легеневі мікози у людей, інколи оселяється у зовнішньому слуховому отворі.

Гриби порядку ентомофторові часто зумовлюють масову загибель у природі багатьох видів комах (тлі, комарів, саранчі та ін.). При цьому виявляється досить вузька спеціалізація до видів тварин-господарів. Безстатеве розмноження цих грибів – конідіями.

Види гриба базидіоглобуса призводять до серйозних захворювань людини. Облігатними хижаками на амебах, нематодах, личинках комах, грибах є гриби порядку зоопагові (*Zoopagales*). Безстатеве розмноження – конідіями, статеве – типова зигогамія. Можна припустити, що зигоміцети з'явилися від яких-небудь більш примітивних грибів, що втратили рухливі стадії в зв'язку з пристосуванням до наземного способу життя. Подальша еволюція під дією цих умов виразилася в заміні спорангіїв конідіями, що

спостерігається серед мукових, але остаточно закріпилась у ентомотрофних грибів.

6.8. ВИЩІ ГРИБИ

Клас Аскоміцети, або Сумчасті гриби (*Ascomycetes*). Найбільший клас, що нараховує більше 30 тис. видів, різноманітних як за будовою, так і за способом життя. Однак всі ці різноманітні гриби пов'язані єдиним походженням і мають ряд подібних рис, на основі яких їх об'єднують в один клас.

Серед аскоміцетів є сапрофіти і паразити. Вступають до симбіотичних співвідношень. Деякі представники цього класу утворюють ектомікоризу. Зустрічаються як одноклітинні, так і багатоклітинні. Вегетативне тіло в більшості – розгалужений багатоклітинний гаплоїдний міцелій. Клітини бувають як одноядерні, так і багатоядерні. Можуть утворювати плодові тіла, що складаються з багатьох гіфів. У деяких видів може бути відсутнім хітин у клітинних стінках.

Представникам аскоміцетів притаманне вегетативне, нестатеве та статеве розмноження.

У більшості сумчастих грибів є статеві органи. Жіночі статеві органи багатоядерні, складаються з двох частин. Чоловічий статевий орган (антеридій) – одноклітинний з великою кількістю гаплоїдних ядер. При злитті вмісту клітин ядра наближаються і утворюють пари – *дикаріони*. На утвореному після статевого процесу міцелії утворюються сумки – *аски* (округлі, циліндричні, булавоподібні), що вміщують 8 гаплоїдних спор (*аскоспор*). Формування в результаті статевого процесу сумок, або асків є основною ознакою аскоміцетів.

Вегетативне тіло аскоміцетів – розгалужений гаплоїдний міцелій, що складається з одноядерних або багатоядерних клітин. Перегородки (септи) утворюються в міцелії синхронно з поділом ядер. В септі залишається пора, крізь яку поживні речовини переносяться по гіфах у зону росту. Крізь цю пору можуть мігрувати ядра і пересуватися цитоплазма. У деяких аскоміцетів (дріжджі) справжнього міцелію немає, а вегетативне тіло представлене поодинокими брунькуючими клітинами.

Вміст хітину в оболонках клітин аскоміцетів нижчий, ніж у хітридіоміцетів. Більшу частину полісахаридів клітинної оболонки становлять глюкани (до 80–90%) – полімери D-глюкози, що відрізняються від целюлози характером зв'язку між мономерами.

У циклі розвитку багатьох аскоміцетів велику роль відіграє безстатеве розмноження, яке відбувається за допомогою екзогенних спор – *конідій*. Спори безстатевого розмноження (конідії), багатоядерні клітини – *конідіоспори*, утворюються екзогенно на верхівках спеціалізованих гіф, гаплоїдному міцелії *конідієносця* різної будови. Конідієносці утворюються на міцелії поодинокі, з'єднуються в пучки (*коремії*) або подушечки (*спородохії*), розвиваються щільним шаром на поверхні сплетіння гіфів

(ложка) або всередині куле- або грушоподібних структур з отвором на верхівці (пикніди).

Типовий для аскоміцетів статевий процес – злиття двох спеціалізованих клітин міцелію, не диференційованих на гамети. Такі клітини звичайно називають *гаметангіями*, а тип статевого процесу – *гаметангіогамією*.

У нижчих аскоміцетів (підклас геміаскоміцети) статевий процес схожий із зигогамією зигоміцетів. Гаметангії різної статі морфологічно подібні або мало відрізняються і являють собою вирости або гілочки міцелію. Після їх злиття відразу зливаються ядра і сумка розвивається безпосередньо із зиготи. Однак на відміну від більшості зигоміцетів в багатоядерних гаметангіях аскоміцетів зливаються лише два ядра. Зигота не переходить в стан спокою, а відразу розвивається в сумку. Таким чином, в циклі розвитку нижчих аскоміцетів є тільки гаплоїдна і диплоїдна фази.

У вищих аскоміцетів (підклас еуаскоміцети) спостерігається диференціація і ускладнення будови гаметангіїв. Жіночий гаметангій – *архікарпій* складається з двох частин – *аскогона* і ниткоподібно витягнутої *трихогінії*, чоловічий гаметангій – *антеридій* – одноклітинний. Під час злиття вміст антеридія по трихогінії переходить в аскогон. Після плазмогамії (злиття протопластів) гаплоїдні ядра різної статі відразу не зливаються, а об'єднуються попарно, утворюючи *дикаріони*. З аскогона виростають аскогенні гіфи, в які пересуваються дикаріони і там же синхронно діляться. Ці гіфи галузяться і розділяються септами на двоядерні клітини. На аскогенних гіфах розвиваються сумки: кінцева клітина такої гіфи загинається гачком, ядра дикаріона розташовуються в місці перегину і одночасно діляться. Пара ядер різної статі залишається на місці перегину гачка, одне ядро переходить в його кінчик, а ще одне – в основу. Потім утворюються дві перегородки, які відокремлюють одноядерні базальну і кінцеву клітини гачка. В результаті злиття цих клітин відновлюється, дикаріон і гачок може сформуватися повторно. Середня двоядерна клітина гачка розвивається в сумку. Сумка збільшується в розмірах, ядра дикаріона зливаються, утворюючи диплоїдне ядро (зиготу). Зигота ділиться редукційно і мітотично і навколо восьми гаплоїдних ядер формуються аскоспори. Цей процес називають статевим спороношенням (рис. 73).

Таким чином, в циклі розвитку вищих аскоміцетів чергуються три фази: довготривала – *гаплоїдна*, протягом якої відбувається безстатеве розмноження, недовготривала: – *дикаріотична* (аскогенні гіфи) і дуже коротка – *диплоїдна* (молода сумка із зиготою).

Серед аскоміцетів зустрічаються як гомоталічні, так і гетероталічні види. У нижчих аскоміцетів сумки утворюються безпосередньо на міцелії, а у вищих – в спеціальних вмістищах – плодових тілах і аскостромах (несправжніх плодових тілах).

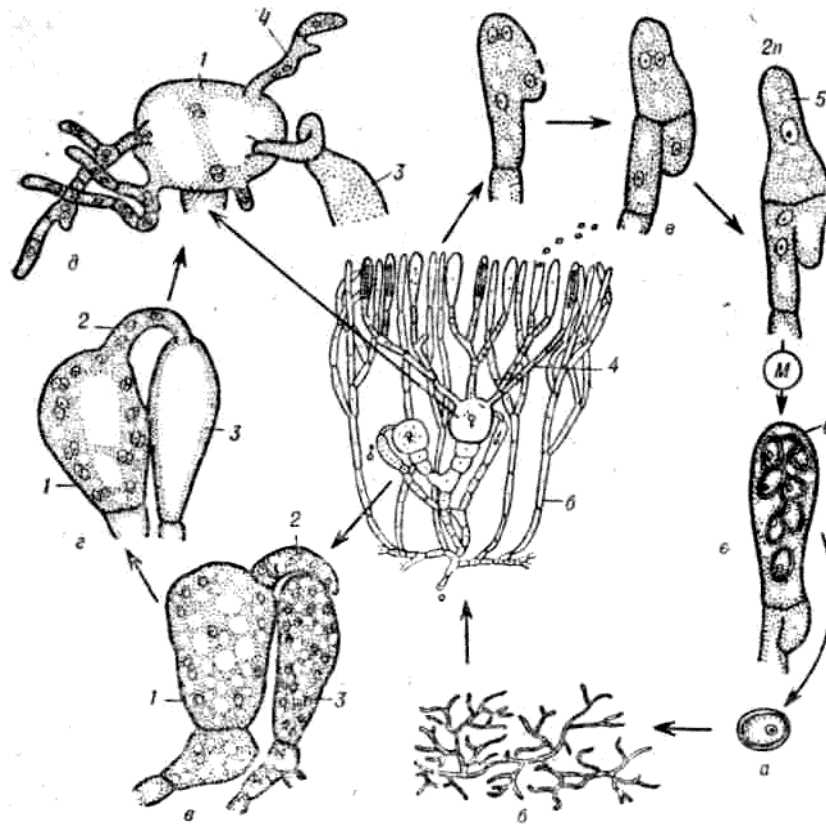


Рис. 73. Статевий процес аскоміцетів:

а – аскоспора; *б* – гаплоїдний міцелій; *в* – органи статевого розмноження; *г* – зростання трихогіни з антеридієм; перехід протопласта в аскогон, утворення дикаріонів; *д* – утворення аскогенних гіф; *е* – формування аска на кінці аскогенної гіфи; *е* – утворення аскоспор;

М – мейоз; 1 – аскогон; 2 – трихогіна (1, 2 – архікарпій); 3 – антеридій; 4 – аскогенна гіфа; 5 – зигота; 6 – аск з аскоспорами

Плодові тіла можуть розвиватися як безпосередньо на міцелії, так і на строммах – щільно переплетених гіфах різної форми, консистенції і розміру.

Аскоміцети дуже поширені по всій земній кулі. Вони живуть, як сапрофіти, в ґрунті, в лісовій підстилці, на різних рослинних субстратах і т. д. Деякі групи аскоміцетів зайняли екологічні ніші, недоступні для інших грибів, наприклад кератинофільні гриби, що розвиваються на субстратах тваринного походження, що містять кератин. Деякі групи живуть в морях, прісноводних водоймах. Ряд сапрофітів зумовлює псування харчових продуктів.

Численні аскоміцети паразитують на вищих рослинах, грибах, водоростях, лишайниках, тваринах і людині. Вони спричиняють серйозні захворювання рослин (борошниста роса, парша та ін.). Одночасно багато представників цього класу мають позитивне значення як продуценти біологічно активних речовин – антибіотиків, вітамінів, ферментів і алкалоїдів, кормового білка, а також як збудники спиртового бродіння. Багато аскоміцетів використовують як об'єкти біохімічних і генетичних досліджень.

За наявності або відсутності плодових тіл і їх типу клас *Ascomycetes* поділяють на підкласи: підклас *геміаскомицети*, або *голосумчасті* (*Hemiascomycetidae*) – плодових тіл немає, сумки утворюються безпосередньо на міцелії і підклас *еуаскомицети*, або *плодосумчасті* (*Euascomycetidae*) – сумки утворюються в клейстотеціях, перитеціях або апотеціях і порожнистосумчасті, або локулоаскомицети – *Loculoascomycetidae*.

Підклас геміаскомицети, або голосумчасті (*Hemiascomycetidae*)

В цей підклас об'єднані примітивні аскоміцети, у яких немає плодових тіл і сумки розвиваються безпосередньо на міцелії. Деякі з них утворюють поодинокі сумки, що розвиваються із зиготи без участі аскогенних гіфів.

До цього підкласу відносять кілька порядків.

Порядок ендоміцетові (*Eudomycetales*). Більшість ендоміцетових сапрофіти, що живуть на поверхні плодів і вегетативних частин рослини, в нектарі квіток, в ґрунтах. Паразитів мало. Сумки розташовані на міцелії поодинокі. У багатьох представників цього порядку (дріжджів) справжнього міцелію немає. Зміна ядерних фаз у ендоміцетів буває різних типів. До цього порядку належать як типові гаплоїдні, так і гриби з подовженою диплоїдною фазою (наприклад, хлібопекарські дріжджі).

Ендоміцети являють собою великий теоретичний інтерес як можливу зв'язуючу ланку між аскоміцетами і їх можливими предками, близькими до сучасних зигоміцетів.

Найпоширеніша і практично важлива група з порядку ендоміцетових – дріжджі.

Рід Цукроміцес (*Saccharomyces*). До цього роду відносяться дріжджі. Широко розповсюджені у природі. Відомо понад 350 видів. Це одноклітинні аскоміцети овальної або видовженої форми, що походять від багатоклітинних предків. Розміри завбільшки (8–12) x (5–6) мкм. Справжнього міцелію немає. Вегетативне тіло представлено поодинокими клітинами. Дріжджі швидко ростуть і розмножуються. Розмножуються брунькуванням або поділом. Після тривалого вегетативного розмноження має місце спороутворення (особливо при нестачі живлення, надходженні кисню). Спори переважно утворюються без запліднення. Число спор парне (4-8). Може відбуватися статевий процес. Дріжджі можуть існувати в гаплоїдній і диплоїдній фазах. Зміну ядерних фаз у дріжджів розглядають як чергування поколінь. Розрізняють аксоспорогенні, аспорогенні та балістоспорогенні дріжджі.

Деякі види культивуються людиною і використовуються у випіканні хліба, пивоварінні, виробництві вина, спирту, виготовленні кормів для худоби тощо. У середовищі, багатому на цукор, відбувається спиртове бродіння – перетворення цукру на етиловий спирт і вуглекислий газ. Дріжджі викликають хворобу слизових оболонок, що може переходити на внутрішні органи – молочницю (пліснявку). Дріжджі застосовують у медицині для лікування авітамінозів, фурункульозу тощо. Деякі дріжджі живуть у ротових органах комарів-кровососів. Вони виділяють вуглекислий газ та інші

сполуки, що запобігають зсіданню крові, а також викликають неприємні відчуття в місці укусу.

Представники: *винні дріжджі*, *хлібні*, або *пивні дріжджі* тощо.

Типовий представник – *пекарські дріжджі* (*Saccharomyces cerevisiae*). Цей вид не виділяється з природних субстратів і існує лише в культурі. Гриби мають злегка овальні поодинокі клітини, типового міцелію немає. Вегетативне розмноження – брунькуванням. На поверхні клітини утворюється сферичний виріст, що збільшується в розмірах і відокремлюється перегородкою від материнської клітини. Після відокремлення молодої клітини на ній і на материнській клітині залишаються рубці. За кількістю цих рубців можна визначити відносний вік брунькуючої клітини (інколи кількість їх становить 30–40). Якщо клітини не відокремлюються, то формується псевдоміцелій (рис. 74).

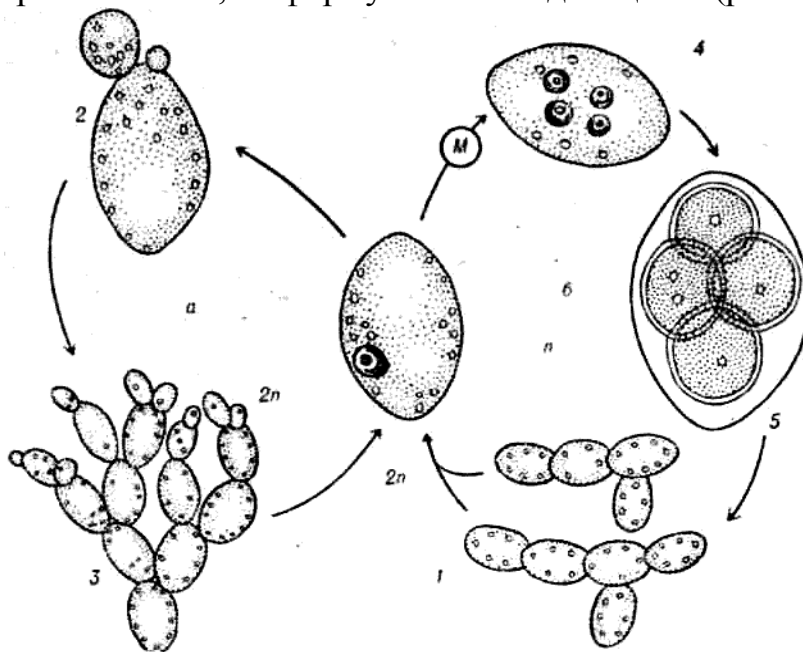


Рис. 74. Цикл розвитку дріжджів пивних:

a – брунькування; *б* – статевий процес; *M* – мейоз;

1 – одноклітинний диплоїдний талом дріжджів; 2–3 – клітини, що брунькуються, утворюючи так званий псевдоміцелій; 4 – утворення чотирьох аскоспор шляхом мейозу; 5 – брунькування гаплоїдних аскоспор; через деякий час вони копулюють попарно, утворюючи диплоїдні клітини

Пекарські дріжджі – гетероталічний вид. У циклі розвитку цих грибів спостерігається довга диплоїдна фаза. Сумки розвиваються з диплоїдних клітин за певних умов існування (при добрій аерації і нестачі живлення). В сумках редукційного поділу утворюється чотири гаплоїдні аскоспори. Аскоспори, вийшовши із сумки, розвиваються в нові особини і деякий час брунькуються в гаплоїдній фазі. Після цього відбувається статевий процес – копуляція соматичних гаплоїдних клітин, і брунькування уже продовжується в диплоїдній фазі. З диплоїдних клітин, знову ж за певних умов, формуються сумки.

Є такі ендоміцетові гриби, у яких гаплоїдна фаза скорочена до аскоспор, а інколи спостерігається копуляція аскоспор уже в сумці (наприклад, *Saccharomycodes ludvigii*).

Дріжджі дуже поширені на різноманітних субстратах, багатих на цукри: на поверхні плодів, в нектарі квіток та ін. Деякі представники живуть у ґрунті. Розвиваються на середовищах, що містять цукри, дріжджі зумовлюють спиртове бродіння: перетворення цукру на етиловий спирт і вуглекислий газ. Спиртове бродіння лежить в основі цілого ряду харчових виробництв.

Підклас еуаскоміцети, або плодосумчасті (*Euascomycetidae*)

У еуаскоміцетів сумки утворюються в справжніх плодових тілах. Лише у деяких плодових тіл немає. Розрізняють три типи справжніх плодових тіл: *клеїстотецій*, *перитецій* і *апотецій*.

Клеїстотецій – округле, повністю замкнуте плодове тіло, що містить лише сумки. Стерильних елементів (парафізів) в них завжди немає. Сумки в клеїстотеціях розташовані безладно у внутрішній плектенхімі, або утворюють в них правильний пучок чи шар. Аскоспори можуть звільнятися пасивно і викидатися активно.

Перитецій – напівзамкнуте плодове тіло, здебільшого округлої або глечикоподібної форми, з вузьким отвором на верхівці. З дна перитеція, а інколи і від його бічних стінок, пучком або шаром піднімаються циліндричні або булавоподібні сумки. Між сумками розвиваються стерильні ниткоподібні елементи – парафізи. Справжні парафізи врастають в порожнину перитеція між сумками від його основи. Сумки, парафізи і внутрішні тканини називають центром перитеція. В сучасній систематиці еуаскоміцетів розвиток центра перитеція – важлива ознака, яку використовують для розмежування порядків.

Аскоспори з перитеція викидаються активно. Впорядковане розташування сумок в перитеції дає змогу їм по черзі досягати отвору за рахунок росту і розтягнення оболонки і викидати аскоспори.

Апотецій – широко відкрите під час визрівання плодове тіло, звичайно блюдце- і чашоподібної форми. На його верхньому боці розташовані шар сумок і парафіз, який називають гіменієм, або гіменіальним шаром. Під гіменієм міститься тонкий шар переплечених гіфів – *гіпотецій*. Аскоспори з апотеція викидаються активно і здебільшого одночасно, у вигляді «вибуху», викидаючи аскоспори на значну відстань (до 60 см). Апотецій – найбільш досконалий тип плодового тіла аскоміцетів, що забезпечує максимальну продукцію аскоспор і їх активне викидання на великі відстані (рис. 75).

До підкласу еуаскоміцетів тепер відносять близько двадцяти порядків. Далі подано характеристику найважливіших з них.

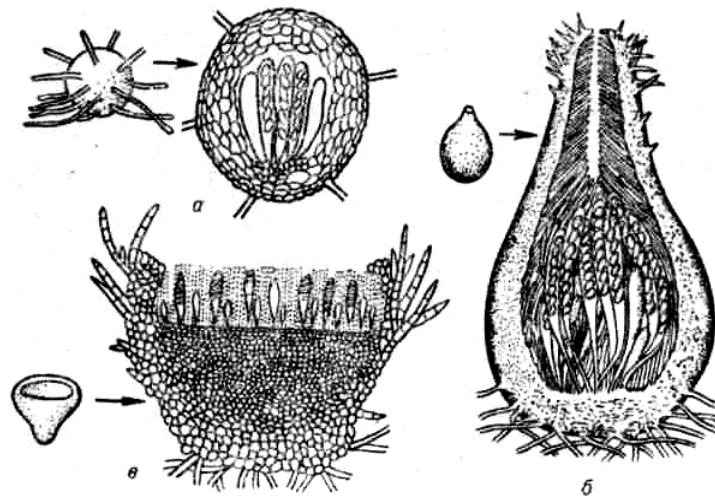


Рис. 75. Плодові тіла плодосумчастих:

a – клейстотецій (закрите плодове тіло); *б* – перитецій (напіввідкрите плодове тіло); *в* – апотецій (відкрите плодове тіло)

Група порядків плектоміцети (*Plectomycetiidae*). До цієї групи відносять еуаскомицети з клейстотеціями, рідше – з перитеціями. Аскоспори у цієї групи завжди вивільняються пасивно. До цієї групи входять два порядки: євроцієві (*Eurotiales*) і мікраскові (*Microascales*), представники яких є, здебільшого, сапрофітами, що існують на різних субстратах рослинного і тваринного походження.

До цієї групи порядків належать і види родів *Penicillium* і *Aspergillus*, у яких є сумчаста стадія (рис. 76).

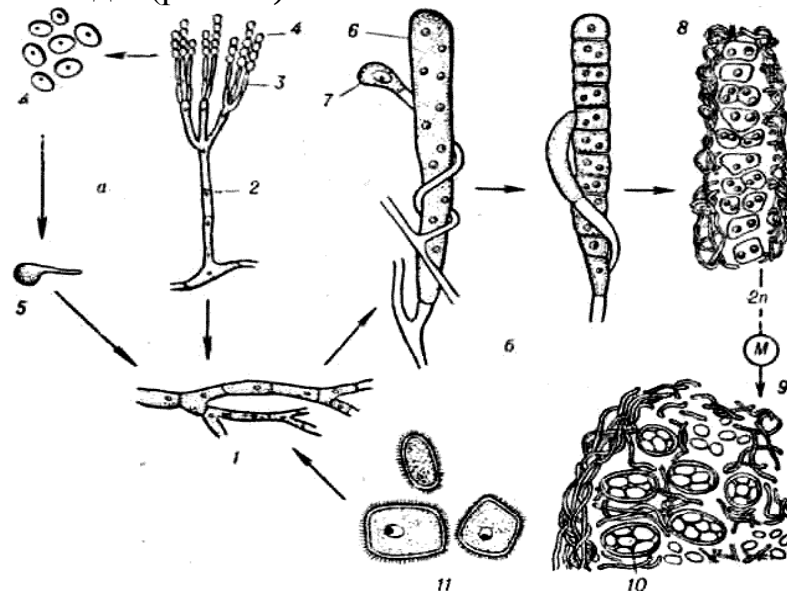


Рис. 76. Цикл розвитку пеніцилу (*Penicillium glaucum*):

a – безстатеве розмноження; *б* – статеве розмноження; *M* – мейоз;

1 – міцелій; 2 – конідієносець; 3 – стеригма; 4 – конідії;

5 – проростання конідії; 6 – аскогон; 7 – антеридій; 8 – формування клейстотецію. в якому зливаються дикаріони; із диплоїдних ядер шляхом мейозу формуються гаплоїдні аскоспори; 9 – частина клейстотецію з асками; 10 – аск з аскоспорами; 11 – аскоспори

Рід Пеніцил (*Penicillium*). Виникають на продуктах у вигляді блакитних або зелених плівочок. Міцелій добре розгалужений, складається з багатьох клітин. Кожна клітина одноядерна. Конідієносці багатоклітинні, мають вигляд китичок різного ступеню складності. Плодові тіла утворюються рідко. Мають вигляд кульок, у середині яких знаходяться сумки зі спорами. Види роду Пеніцил мають антибактеріальні властивості. У 1929 році англійський учений А. Флемінг виділив речовину, яку назвали пеніциліном.

Рід Аспергил (*Aspergillus*). Відрізняється від пеніцилу формою конідієносців: на верхівці – потовщення, що несе на собі паличкоподібні вирости, від яких відшнуровується ланцюжок спор (конідій). Деякі види утворюють зрідка плодові тіла, подібні тілам роду Пеніцил. Різні види аспергилів використовують для добування лимонної, щавлевої, глюконової, фумарової кислот. Із них одержують ферменти, що використовують у харчовій, текстильній та інших промисловостях.

Інші види цих грибів, у яких сумчастої стадії немає, належать до класу незавершених гриби.

Група порядків піреноміцети (*Pyrenomycetidae*). Ця група об'єднує еуаскомицети з перитеціями, рідше – з клейстотеціями, в яких пучком або шаром розташовані сумки. Аскоспори звільняються активно. Головнішими порядками цієї групи є порядок ріжкові, або клавіцепсові (*Clavicipitales*) і порядок борошиисторосяні, або еризифові (*Erysiphales*).

Порядок клавіцепсові (*Clavicipitales*). Представниками порядку клавіцепсові є види роду *ріжки* (*Claviceps*).

Рід Ріжки (*Claviceps*). Більшість представників цього роду паразитує на злаках та осоках. Злаки й осоки заражаються в період цвітіння. Спори заносяться вітром на зав'язь, де вони проростають у міцелій, що продукує велику кількість дрібних конідій. При цьому гриб виділяє солодку рідину – «медв'яну росу», що приваблює комах. Комахи перелітають з рослини на рослину і переносять конідії. На прикінці вегетаційного періоду злаків у квітках хворих рослин міцелій розростається, ущільнюється і в ньому відкладаються поживні речовини. Замість зернівок злаків виникає *склероцій* (*ріжок*) – довгасті фіолетові тільця завдовжки 1-2 см, білі всередині. Склероції зимують на ґрунті або з зерном, а навесні проростають. На кожному утворюються вирости з булавоподібними червонувато-пурпуровими голівками, навколо яких формуються плодові тіла з отворами назовні. Всередині плодових тіл утворюються вузькі циліндричні сумки, в яких дозрівають спори (8 ниткоподібних аскоспор у кожній сумці). При дозріванні сумки лопаються, спори вилітають і потрапляють на приймочки маточок, де розростається міцелій. У склероціях ріжка є отруйні речовини (алкалоїди). Навіть невелика кількість їх може викликати важке захворювання і навіть загибель. У сучасній медицині ці речовини використовують для лікування серцево-судинних і нервових захворювань.

Найбільш поширеним і важливим в господарському відношенні видом цього роду є клавіцепс пурпуровий, або ріжки (*C. purpurea*). Він паразитує на

численних видах як культурних, так і дикорослих злаків. Особливо часто зустрічається на житі, тимофіївці, пирії, уражує також пшеницю, особливо тверду, ячмінь, райграс та інші трави.

На уражених ріжками суцвіттях добре помітні *склероції*, що мають вигляд ріжків чорно-фіолетового забарвлення. Вони являють собою зимуючу стадію гриба. Склероції – це затверділе тіло, утворене з щільно перепланих гіфів гриба (плектенхіми). На периферії гіфи товстіші, темнозабарвлені, у центрі – з топкими стінками, виповнені запасними речовинами – олією і глікогеном.

Склероції зимують у ґрунті, куди вони потрапляють під час збирання урожаю культурних злаків або з дикорослих, що ростуть по краях полів і в полях. Навесні склероції проростають, утворюючи головчасті червонуваті *строми* на довгих ніжках. По периферії головок стром утворюються *перитеції*. З кожного склероція звичайно розвивається кілька стром (рис. 77).

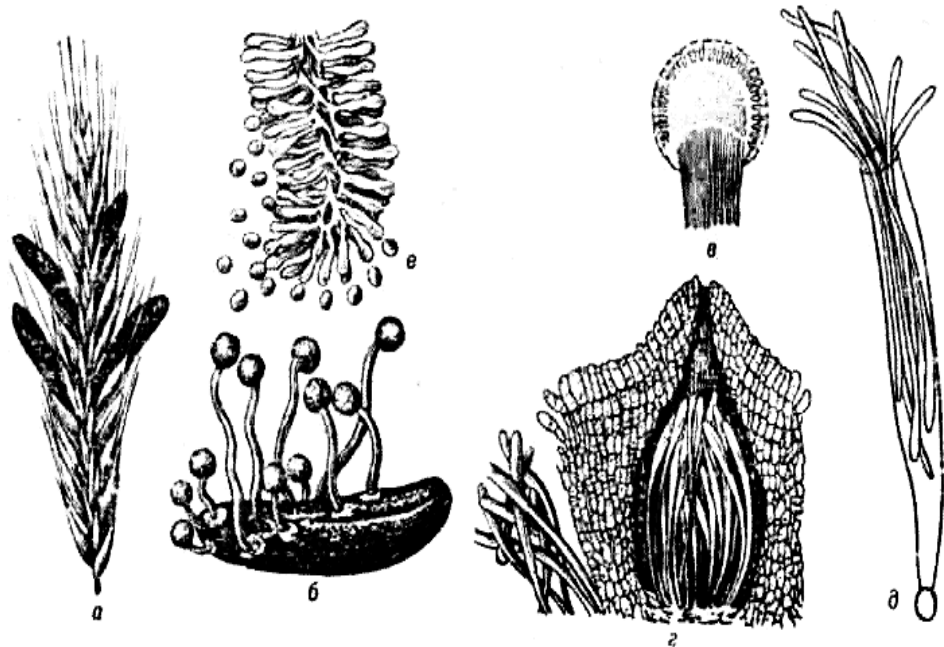


Рис. 77. Ріжки (*Claviceps purpurea*):

а – склероції в колосі жита; *б* – пророслий склероцій з головчастими стромами; *в* – розріз строми з плодовими тілами; *г* – напіввідкрите плодове тіло (перитецій) з сумками; *е* – сумка з ниткоподібними сумкоспорами; *е* – утворення конідій на гіфах гриба

Кількість стром і розміри залеать від розмірів склероція.

У сумках перитеційів утворюються довгі *аскоспори*, їх вісім. Утворенню спор передуює статевий процес. Аскоспори заражають рослини в період цвітіння. Після викидання з перитеційів аскоспори розносяться вітром і потрапляють на рослину. Якщо аскоспора потрапляє на квіткові луски нерозкритої квітки, її росткова трубка не може проникнути крізь них і зараження не відбувається. Якщо ж квіткові луски відкриті, аскоспори потрапляють на приймочку маточки або в нектар, проростають і їхні росткові трубки досягають зав'язі. Через кілька днів після зараження на рослинах

розвивається конідіальна стадія гриба – сфацелія (*Sphacelia*). У зав'язі утворюється щільна маса міцелію, вкрита шаром конідієносців, які продукують величезну кількість дрібних конідій, занурених в краплини «медв'яної роси». Медв'яна роса має неприємний запах і містить значну кількість цукру. Вона відіграє суттєву роль у поширенні конідій гриба комахами. Конідії можуть поширюватися дощем, вітром (після висихання краплин «медв'яної роси») та ін.

Склероції розвиваються повільно. Спочатку вони жовтуваті-коричневі, потім – сіруваті-фіолетові і, на кінець, чорно-фіолетові.

Повне визрівання їх відбувається під час зрілості зерна. В уражених квітках тканини зав'язі повністю руйнуються і замінюються міцелієм гриба. В склероціях містяться алкалоїди, які токсичні. Ці алкалоїди широко застосовують у сучасній медицині для лікування серцево-судинних і нервових хвороб. Застосовується також в гінекології.

Алкалоїди ріжків, що потрапили в зерно, борошно, а потім в продукти із них, можуть спричинити токсикоз у людини – скорочення м'язів і судин, негативну дію на нервову систему.

Порядок еризифові (*Erysiphales*), або борошнистороссяні. Одним із найбільш поширених видів порядку борошнистороссяні є *сферотека агрусу* (*Spherotheca mors uvae*) – збудник американської борошнистої роси агрусу. Цей гриб походить із Північної Америки, звідки його було завезено у багато країн. Він уражує плоди, стебла і листки агрусу, а також смородину. При сильному ураженні кущі гинуть.

Сферотека, як і інші представники борошнистороссяних – облигатний паразит. Білий, а пізніше темніючий міцелій гриба міститься на поверхні уражених органів рослини. На ньому утворюються спеціальні структури – апресорії, від яких відходять гаусторії, що проникають в клітини рослини-господаря. Через кілька днів після зараження на міцелії сферотеки розвивається конідіальна стадія – прямі нерозгалужені конідієносці з ланцюжками конідій. В цей час уражені органи рослини вкриті борошnistим нальотом конідій, звідси і назва захворювання – «борошниста роса». Конідії поширюються повітряними течіями і уражують нові рослини. Конідії борошнистороссяних грибів можуть розвиватися і проростати і в суху погоду при відносній вологості повітря до 60%.

Сумчаста стадія сферотеки розвивається в кінці періоду вегетації. На міцелії, який оселяється на плодах, утворюються аскогони (без трихогони) і антеридії. Вміст антеридію переходить в аскогон, який ділиться після цього на ряд клітин, одна з яких містить дикаріон. Ця клітина безпосередньо трансформується в сумку. Одночасно формується і перидій клейстотеція – замкнутого плодового тіла. Внутрішній і зовнішній шари клейстотеція розрізняються морфологічно і функціонально. Зовнішній його шар складається з товстостінних гіфів і є захисним, а внутрішній – із тонкостінних гіфів і виконує поживну функцію. Із зовнішніх шарів перидія

розвиваються придатки, або апендикси, що нагадують вегетативні гіфи (рис. 78).

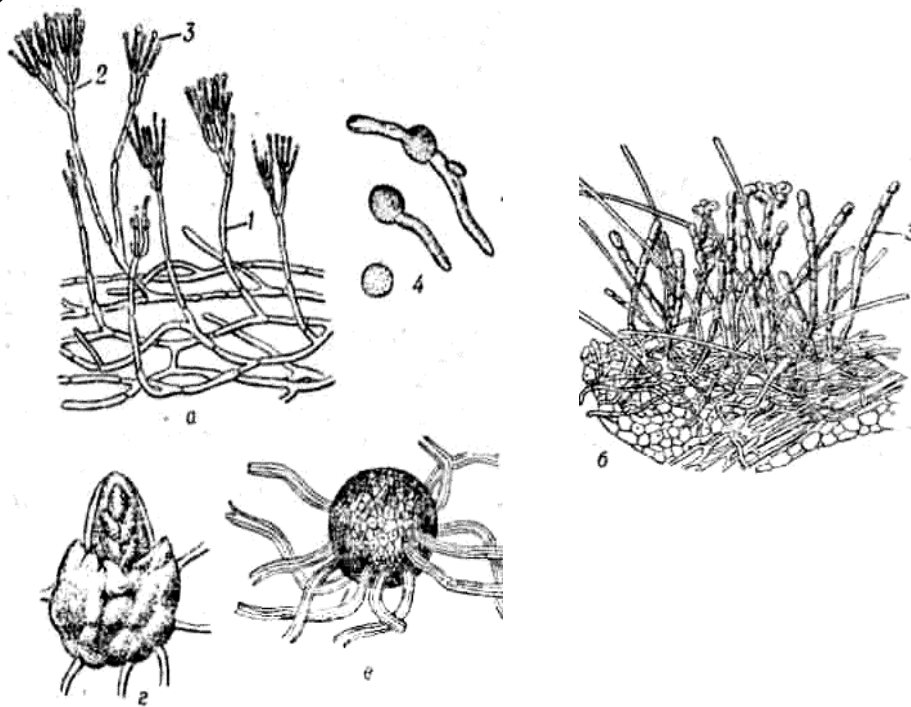


Рис. 78. Сумчасті гриби з закритим плодовим тілом:

а – пеніцил; *б* – міцелій з конідіями і клейстотецій (*в*) борошнистої роси злаків; *г* – клейстотецій з однією сумкою сферотеки агрусу;

1 – міцелій; *2* – конідієносець; *3* – конідії; *4* – проростання конідії

Розвиток клейстотеціїв і сумок – тривалий процес. Сумки визрівають лише восени. Клейстотецій є зимуючою стадією сферотеки. Навесні сумки з визрівшими аскоспорами бубнявють і розривають перидій клейстотеціїв. Подальше бубнявіння сумок спричинює розривання їх оболонки і активне розкидання аскоспор в усіх напрямках. Потрапляючи на молоді органи рослини, що почала вегетувати, аскоспори проростають. Спостерігається первинне зараження рослини. Вторинне зараження відбувається за допомогою конідій. Захворювання борошнистою россою призводить до того, що плоди агрусу, вкриті темним нальотом міцелію гриба, не визрівають, втрачають товарну цінність.

Серед грибів порядку борошнистороссяних є збудники борошнистої роси дуба (*Microsphaera alphitoides*), попелиці винограду (*Uncinula necator*), борошнистод роси злаків (*Erysiphe graminis*) та ін.

Група порядків дискоміцети (*Discomycetiidae*). Плодові тіла у всіх представників цієї групи – апотеції. Аскоспори вивільняються активно (рис. 79).

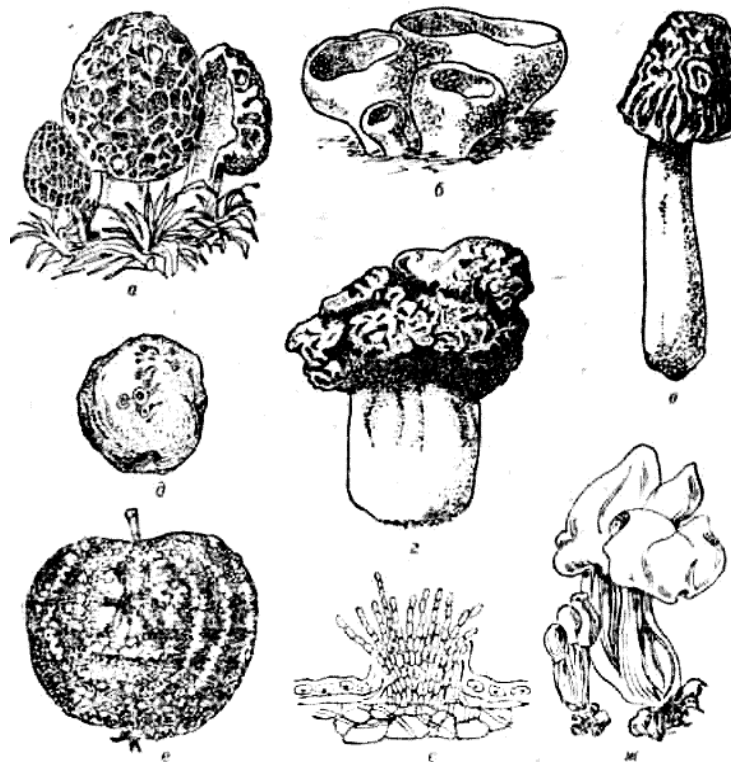


Рис. 79. Грибї аскоміцети (порядок плодосумчасті):
 а – зморшок; б – пецица; в – вепра; з – строчок; д – склеротинія;
 е – апотеції на склеротизованому яблуні; склеротинія фруктова; уражене
 яблуко (конідійна стадія); е – конідії склеротинії фруктової;
 ж – гельвела

Винятком є трюфелєві – підземні гриби, у яких аскоспори звільнюються після руйнування перидія плодового тіла.

До цієї групи належать порядки: гелоцієві (*Helotiales*), фацидієві (*Phacidiales*) і трюфелєві (*Tuberales*) та інші.

Порядок гелоцієві (*Helotiales*). Представники порядку гелоцієві є види роду монілія (*Monilia*). Один з його видів – *M. fructigena* спричинює плодову гниль яблук і груш. Гриб уражує плоди з пошкодженою шкіркою. На уражених плодах утворюються плями відмерлої тканини, а на них концентричними кільцями розвиваються жовтуваті подушечки конідіального спороношення гриба. Заражені плоди опадають з дерева і є джерелом інфекції. В уражених плодах, що залишилися на дереві, формуються порожнисті кулеподібні склероції, зовні і всередині вкриті чорною корою. Вони розташовані під епідермісом уражених яблук, які в зв'язку з цим набувають чорного забарвлення. Склероції зимують, а навесні на них знову розвиваються конідії. Апотеції у цього виду утворюються рідко.

Порядок фацидієві (*Phacidiales*). До порядку фацидієві належать як сапрофіти, так і паразити. Добре відомим грибом-паразитом є рітисма кленова (*Rhytisma acerinum*), що спричинює чорну плямистість листків різних видів клена. На листках клена утворюються чорні блискучі плями, що являють собою склероціальні строми гриба. Розвиток апотеціїв починається в

стромі після опадання листків. До весни в кожній стромі з'являється велика кількість звивистих апотеціїв, що розкриваються щілиною. Утворюються аскоспори в асках, якими рослини заражаються наприкінці весни.

Порядок трюфелеві (*Tuberales*). Для грибів порядку трюфелевих характерні плодові тіла у вигляді бульб, розміри яких коливаються від 1 до 10 см. Плодові тіла підземні, у зрілому віці замкнуті. Сумки трюфелевих розташовані в плодових тілах гіменіальним шаром або гніздоподібно. Вивільнення аскоспор завжди пасивне – після руйнування плодового тіла.

Трюфелеві – обов'язкові мікоризоутворювачі. Найбільш цінний представник цього порядку – чорний французький трюфель (*Tuber melanosporum*) – формує мікоризу з дубом, буком і грабом. Цей вид поширений в Південній Франції. Літній трюфель. (*T. aestivum*) утворює мікоризу з тими самими деревами. Гриб їстівний, але за поживними якостями значно поступається перед чорним французьким трюфелем.

Порядок тафринові (*Taphrinales*). Об'єднує близько 100 видів грибів-паразитів вищих рослин, що зумовлюють гіпертрофію і деформацію уражених органів. Сумки утворюються безпосередньо на міцелії щільним шаром. Плодових тіл немає. До цього порядку належить один рід тафрина – *Taphrina*, види якого паразитують на рослинах різних родин, але особливо часто на розоцвітих, березових, букових та ін. Це високоспеціалізовані паразити, що уражують лише певні органи одного або близькорідних рослин. Вони спричиняють курчавість листків, «дуті плоди», «відьмині мітли», гали. Виникнення цих деформацій пов'язане із здатністю тафринових синтезувати фітогормони, що стимулюють ріст (речовини типу цитокінінів та ін.), а також стимулювати синтез цих речовин самою рослиною.

Цикл розвитку тафринових можна розглянути на прикладі *тафрини деформуючої* (*T. deformans*) – збудника курчавості листків персика. Аскоспори цього гриба зимують у тріщинах кори і в бруньках, де вони можуть брунькуватися в гаплоїдній фазі. Навесні з них розвивається дикаріонний міцелій, що заражає листки. Дикаріонізація у цього виду відбувається внаслідок поділу ядра в брунькуючих клітинах. Уражені листки збільшуються в розмірах, їх листові пластинки потовщуються, але жилки недорозвиваються і залишаються вкороченими. Такі листки мають хвилясту «курчаву» поверхню і жовте, рожеве, а пізніше буре забарвлення. Дикаріонний міцелій розростається по міжклітинниках в тканини листка, а на його гіфах, розташованих під кутикулою на нижній поверхні листка, розвиваються сумки. У двоядерних клітинах гіфів, розташованих між епідермісом і кутикулою листка, ядра зливаються (каріогамія). Утворюється зигота. Аскогенна клітина разом з ядром поділяється на дві клітини – ніжку і аску. Ядро в клітині – ніжці дегенерує, а в верхній клітині – сумці відбуваються мейоз і мітоз з утворенням восьми гаплоїдних аскоспор. Аскоспори в сумці здатні брунькуватися і тому часто сумки бувають вторинно багатоспорові. Сумки під кутикулою утворюють щільний шар. Визріваючи, вони проривають кутикулу листка і виходять на його поверхню,

а аскоспори активно викидаються з сумок. Вважають, що філогенетично тафринові пов'язані з грибами порядку дискоміцети (підклас еуаскоміцети).

Порядок лабульбенієві (*Laboulbeniales*). Особливе положення серед аскоміцетів займає великий порядок лабульбенієві. Це група високоспеціалізованих облігатних паразитів комах, що за морфологією відрізняється від інших еуаскоміцетів. Лабульбенієві не утворюють міцелію, їхнє вегетативне тіло (рецептакул) складається із справжньої тканини.

Лабульбенієві не утворюють справжніх плодових тіл, а так звані аскостроми. Аскостроми за зовнішнім виглядом схожі на перитеції, але у них немає власної покривної тканини – перидію. Оболонкою їх є плектенхіма строми.

Аскострома розвивається не так як справжні плодові тіла. Спочатку закладається строма з переплетених гіфів. Потім в ній утворюються аскогони і антеридії і відбувається статевий процес. Аскогенні гіфи і сумки, що на них з'являються, розсувають або руйнують плектенхіму строми. Внаслідок цього в тканині строми утворюються порожнини, які називають локулами. В локулах і розвиваються сумки з аскостромами. Кожна локула містить одну (рідше) або кілька сумок. Строма над локулою руйнується і утворює отвір, крізь який, після визрівання, звільняються аскоспори. Представниками цього порядку, який часто виділяють у підклас аскоміцетів, є збудник *антракнозу малини*, що розвивається на листках і пагонах, утворюючи на них характерні сірі плями з пурпуровою облямівкою; збудник *мікосферели суниці*, що спричинює білу плямистість листків суниці. До цього ж порядку належить дуже поширений збудник парші яблуні – *вентурія нерівна* і парші груші – *вентурія груші*. Ці гриби уражують листки, пагони і плоди рослин. На уражених органах рослин утворюються плями оливкового забарвлення конідіального спороношення грибів.

Клас Базидіоміцети (*Basidiomycetes*). Базидіоміцети – вищі гриби з багатоклітинним міцелієм. Клас об'єднує близько 30 тис. видів. Сапрофіти і паразити. Вступають у симбіоз. Велика кількість цих грибів утворює ектомікоризу.

У циклі розвитку змінюються три фази: гаплоїдна, дикаріонна (триває основну частину життя) і диплоїдна (короткочасна). Статеве спороношення відбувається за допомогою *базидіоспор* – екзогенних (зовнішніх) спор, що утворюються на особливих виростах – *базидіях*. Клітина, з якої закладається базидія, – дикаріонна (двоядерна), як і всі клітини вегетативних гіфів. Статевих органів у базидіальних грибів не утворюється. Статевий процес відбувається злиттям двох вегетативних кінцевих клітин (гологамія) гаплоїдного міцелію (первинного), що виникає з базидіоспор. Клітини такого міцелію одноядерні. У гомологічних видів зливаються гіфи того самого міцелію. У гетероталічних, до яких належить більшість базидіальних грибів, зливаються клітини гіфів, що розвиваються із спор протилежних знаків – «+» і «-». При цьому зливається лише цитоплазма, а ядра об'єднуються в пари –

дикаріони, які потім синхронно діляться і утворюють міцелій (вторинний). Такий дикаріонний міцелій може існувати довгий час, пронизуючи субстрат: ґрунт, стебла, листя рослини-господаря. На кінцях такого міцелію через певний час утворюються базидії. У базидіях відбувається завершення статевого процесу, тобто зливаються ядра дикаріону в базидії, і утворюється диплоїдне ядро. Ядро поділяється мейозом з утворенням 2-4 базидіоспор, що сидять на тонких виростах (стеригмах). За сприятливих умов базидіоспори проростають в гаплоїдний міцелій, який існує недовгий час (рис. 80).

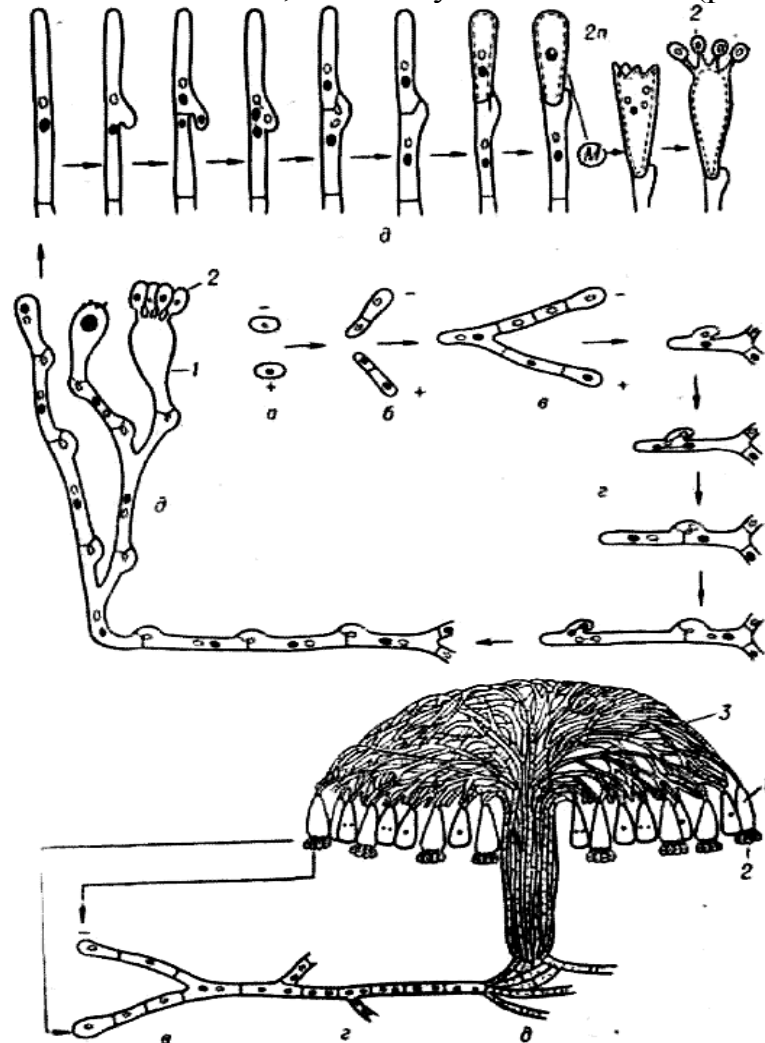


Рис. 80. Схема статевого процесу у холобазидіоміцетів:

a – гетепоталічні базидіоспори; *б* – гаплоїдні гіфи первинного міцелію; *в* – соматогамія (утворення вторинного міцелію з дикаріонними клітинами); *г* – ріст дикаріонних гіфів; *д* – формування базидії на плодовому тілі (третинному міцелії); *М* – мейоз;

1 – базидія; 2 – базидіоспора; 3 – плодове тіло

За своїм розвитком базидії нагадують сумки і гомологічні їм. Базидії можуть виникати або прямо на міцелії, або утворюються на плодових тілах, або в середині них (у більшості видів). Плодові тіла мають різну форму, щільність гіф. На їх верхній чи нижній частині розвивається спороносний шар – *гіменій*. Поверхня, що несе гіменій, називається *гіменофором*.

Таким чином, в циклі розвитку базидіальних грибів переважає дикаріонна фаза – це базидіоспори і міцелій, що виріс із них. Диплоїдна фаза представлена лише зиготою, що утворилася при злитті дикаріону в базидії.

У більшості базидіальних грибів утворюються плодові тіла, різні за формою і консистенцією. Вони бувають павутинистими, нещільними, щільноповстистими, шкірястими, копитоподібними або складатися зі шляпки з ніжкою. Спороносний шар плодового тіла називають *гіменієм*, або *гіменіальним шаром*. Гіменій базидіоміцетів складається з базидій з базидіоспорами, базидіол (молодих або недорозвинених базидій) і стерильних клітин – парафіз, що відокремлюють базидії одну від одної і застерігають базидіоспори від злипання. У деяких видів гіменіїв є цистиди – великі клітини, що підвищуються над гіменіальним шаром. Вони захищають гіменіальний шар і особливо базидії від тиску зверху.

Поверхню плодового тіла, яка несе гіменій, називають *гіменофором*. У нижчих грибів, у яких гіменій розташований на верхній частині плодового тіла, гіменофор гладенький. У більш високоорганізованих, гіменій яких розташований на нижній стороні плодового тіла, він має форму зубців, трубочок, пластинок, що значно збільшує поверхню гіменіального шару (рис. 81).

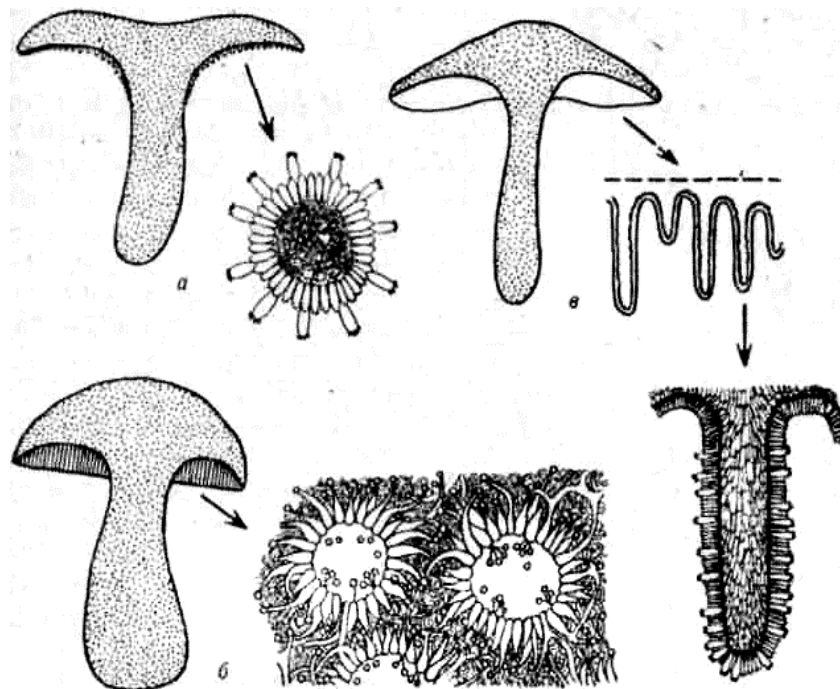


Рис. 81. Типи гіменофорів базидіоміцетів (схема):

а – шилоподібний (поперечний розріз);

б – трубчастий (поперечний розріз);

в – пластинчастий (поздовжній розріз)

Плодові тіла бувають *відкритими і закритими*. У закритих плодових тілах гіменій часто не утворюється, а базидії мають різноманітну форму і різне розташування спор. Це пов'язано з тим, що тут немає активного відкидання спор і вони вивільняються в результаті руйнування загальної

оболонки плодового тіла. Гіменофор базидіальних грибів має різне забарвлення, що, в основному, залежить від кольору зрілих базидіоспор (від безбарвних, блідо-жовтих і рожевих до темно-фіолетових і чорних). Плодові тіла складаються з щільно переплетених гіфів дикаріонного міцелію, утворюючи несправжню тканину – *плектенхіму*. У деяких видів плодові тіла не формуються: базидії з базидіоспорами утворюються прямо на міцелії.

За будовою базидії поділяють на *холобазидії* – одноклітинні, булавоподібні, *гетеробазидії*, що складаються з двох частин: нижньої розширеної (гіпобазидії) і верхньої (епібазидії), яка є виростом нижньої, і *фрагмобазидії* – базидія розділена перегородками (рис. 82).

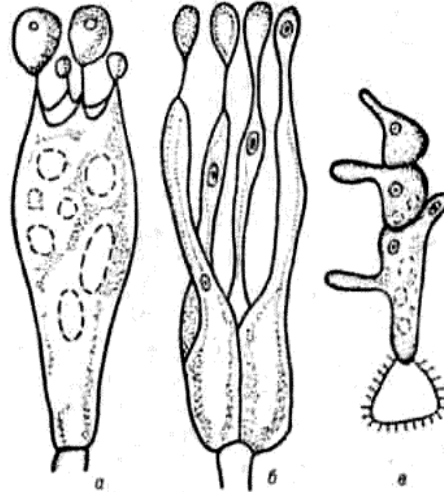


Рис. 82. Типи базидій:

а – холобазидія; *б* – гетеробазидія; *в* – фрагмобазидія

Конідіальне спороношення у базидіальних грибів трапляється дуже рідко. Конідії можуть розвиватися і на гаплоїдному, і на дикаріонному міцеліях, але це спороношення не характерне для базидіоміцетів.

Базидіоміцети від аскоміцетів відрізняються за такими ознаками:

1) У аскоміцетів процес статевого спороношення відбувається ендогенно, аскоспори формуються в сумці, у базидіоміцетів статеве спороношення – екзогенне, базидіоспори утворюються на базидії.

2) У аскоміцетів, хоч би у частини їх видів, є статеві органи, або утворення, що їх замінюють; у базидіоміцетів статевих органів немає, статевий процес дуже спрощений і представлений соматогамією – злиттям двох вегетативних клітин міцелію.

3) У аскоміцетів в циклі розвитку переважає гаплоїдна стадія; дикаріотична і диплоїдна стадії короткі: дикаріотична представлена аскогенними гіфами, а диплоїдна – сумкою з диплоїдним ядром, що утворилось у процесі злиття дикаріона. У базидіальних грибів більшу частину циклу розвитку займає дикаріотична стадія. Диплоїдна – молода базидія з диплоїдним ядром після злиття дикаріона, гаплоїдні – базидіоспори і первинний міцелій, що виріс із них. Інколи гаплоїдна стадія скорочена до базидіоспор (у деяких сажкових грибів).

4) Плодові тіла у аскоміцетів складаються з гаплоїдного міцелію, і тільки заключені в них аскогенні гіфи дикаріотичні. Плодові тіла базидіоміцетів повністю сформовані із дикаріотичних гіфів.

За типом розвитку і будови базидії базидіальні гриби поділяють на три підкласи.

Підклас холобазидіоміцети (*Holobasidiomycetidae*) з нерозділеною одноклітинною булавоподібною або циліндричною базидією, що розвивається безпосередньо з клітини.

Підклас гетеробазидіоміцети (*Heterobasidiomycetidae*) із складною базидією, що складається із епі- і гіпобазидій. Тут материнська клітина звичайно не розростається, а дає виріст, куди переходять гаплоїдні ядра дикаріона. Потім виріст може відокремлюватися перегородкою.

Підклас теліобазидіоміцети (*Teliobasidiomycetidae*). Базидія (частіше поділена перегородками – фрагмобазидія) розвивається з товстостінної спочиваючої клітини – теліоспори, яку розглядають як попередника базидії – пробазидію.

Підклас холобазидіоміцети (*Holobasidiomycetidae*)

Цей підклас об'єднує гриби з одноклітинною базидією (рис. 83).

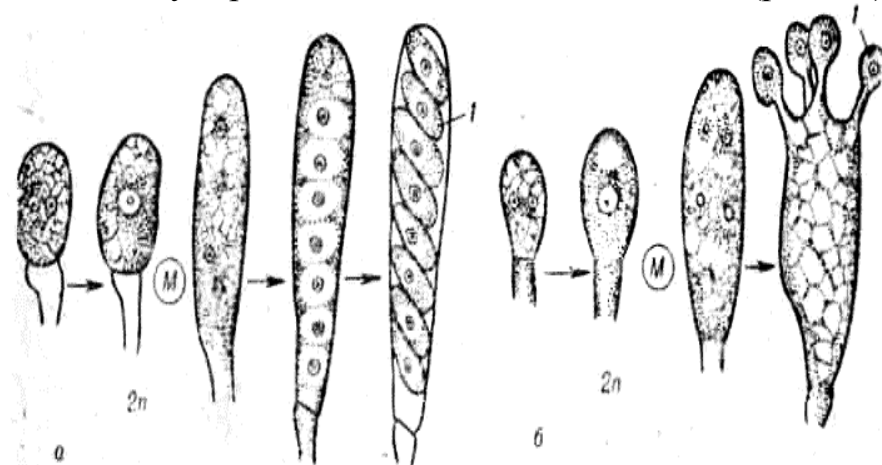


Рис. 83. Схема послідовного розвитку органів статевого спороношення: аск у аскоміцетів (а) і холобазидії у базидіоміцетів (б)

Підклас включає порядок екзобазидіальні (*Exobasidiales*) – базидії формуються безпосередньо на міцелії; групу порядків гіменоміцети (*Hymenomycetiidae*) – базидії з'єднані в тісний палісадний шар – гіменій, розташований на поверхні плодових тіл, і групу порядків гастероміцети (*Gasteromycetiidae*) – базидії містяться всередині плодових тіл до повного їх визрівання.

Порядок екзобазидіальні (*Exobasidiales*). Гриби порядку екзобазидіальні паразитують, головним чином, на верескових (*Ericaceae*), ломикаменевих (*Saxifragaceae*), чайних (*Theaceae*) і деяких інших переважно тропічних родинах рослин.

Основний рід – екзобазидій. Гриби цього роду уражують рослини, спричинюючи різноманітні пухлини, гіпертрофію тканин, вони здебільшого забарвлені в червоний або рожевий колір.

Представник другого роду – *Vaccinium* – уражує бруслину, буяхи. Гриб заповнює міжклітинники на молодих гілках, листках і квітках рослини нещільним сплетінням гіфів міцелію. На цьому міцелії під кутикулою закладаються численні базидії. Ядра їх (дикаріони) зливаються, і диплоїдне ядро мейотично ділиться. На базидіях формуються базидіоспори. Вони утворюють білуватий наліт на уражених органах. Потрапляючи в краплину води, базидіоспори діляться на 3–5 клітин. Кінцеві клітини спори проростають в тонку гіфу і відшнуровують конідії, які, потрапляючи на органи рослини, як і базидіоспори, проростають в гіфу, проникають в міжклітинники рослини-господаря. Місце, де відбувається формування дикаріонного міцелію, невідоме.

Філогенез цієї групи грибів не вивчений. Екзобазидіальні гриби розглядають як бічну гілку розвитку сапрофітних примітивних гіменоміцетів, які пристосувалися до паразитичного способу життя.

Група порядків гіменоміцети (*Hymenomycetidae*). Це найбільша за кількістю видів група базидіальних грибів (понад 12 тис. видів). Те, що звичайно називають грибами, в більшості випадків – плодові тіла гіменоміцетів, вегетативна частина яких (грибниця) міститься в субстраті (грунті, деревині і т. ін.). Плодові тіла мають вигляд шапинки з ніжкою, копитоподібні – дерев’янистої або шкірястої консистенції, булавоподібні та ін. Базидії з’єднані в гіменій, що розташований на гіменофорі, який дуже різноманітний. Звичайно гіменій гіменоміцетів або із самого початку лежить відкрито, або в молодому віці прикритий сплетінням гіфів – покривалом, але на час визрівання базидіоспор завжди відкривається. При цьому покривало розривається, залишаючи на шапинці сліди у вигляді лусочок на її поверхні і оторочки по краях, а на ніжці – у вигляді кільця.

Цикл розвитку гіменоміцетів подібний до загальної схеми циклу розвитку базидіальних грибів. Плодові тіла їх, так само, як і грибниця, що пронизує субстрат, складаються з дикаріотичних гіфів. Тільки дозрілі базидії, базидіоспори і виростаючий з них і існуючий невеликий період міцелій – гаплоїдні. Дуже швидко міцелій стає двоядерним (дикаріотичним) за рахунок злиття його клітин і починає інтенсивно розростатися в субстраті, утворюючи плодові тіла. Серед гіменоміцетів переважають гетероталічні (роздільностатеві) види. У гомоталічних видів, яких тут значно менше, можуть зливатися клітини того самого гаплоїдного міцелію.

Група гіменоміцетів об’єднує два порядки:

1. Непластинчасті, або афілофорові (*Aphyllophorales*), що мають різноманітні плодові тіла з гіменофором різного типу (гладенький, складчастий, шипуватий, трубчастий);

2. Пластинчасті, або агарикові (*Agaricales*), плодові тіла яких мають пластинчастий гіменофор і складаються майже завжди із шапинки і ніжки.

До цієї групи порядків належать види з м'ясистими плодовими тілами і трубчастим гіменофором, що легко відокремлюється від м'якуша плодового тіла (білий гриб і др.), тому що гіменофор їх за своїм походженням пов'язаний з пластинчастим. Порядок афілофорові об'єднує 11 родин, порядок агарикові – 15–18 родин.

Порядок афілофорові (*Aphyllphorales*). Більшість видів – сапрофіти, що розвиваються на мертвій деревині, гумусі, лісовій підстилці. Частина видів паразитує на живих деревах, незначна кількість – на трав'янистих рослинах. Деякі види – мікоризоутворювачі.

Гіменофор різний. У видів з пластинчастим гіменофором він не відокремлюється від м'якуша плодового тіла, яке має шкірясту або дерев'янисту консистенцію. У видів з трубчастим гіменофором він також не відокремлюється від м'якуша плодового тіла (на відміну від грибів з таким самим гіменофором порядку агарикові). Гіфи міцелію малопомітні, тонкі, безбарвні або злегка забарвлені. Плодові тіла є булаво- і шапинкоподібні, циліндричні і т. ін. Між цими морфологічними типами плодових тіл є перехідні, що свідчать про поступовий еволюційний розвиток плодових тіл від нещільних павутинистих розгалужених по субстрату корочок до обособлених, чітко виражених шапинко- або копитоподібних плодових тіл. Паралельно цьому відбувався процес переміщення гіменію з верхньої поверхні плодового тіла на нижню. Розташування гіменію на нижньому боці сприяє захисту спор і поширенню їх.

Представниками афілофорових є *лисичка їстівна* – *Cantharellus cibarius*, що утворює мікоризу з сосною (плодове тіло – м'ясисте, шапинка з ніжкою); *справжній домовий гриб* – *Serpula lacrymans*, що руйнує деревину в будівлях; *трутовик облямований* – *Fomrtopsis pinicola*, що має копитоподібне плодове тіло, майже чорне, з яскравою оранжево-червоною облямівкою по краях. Він паразитує на ослаблених живих деревах (тканина плодового тіла дерев'яниста), *трутовик несправжній* – *Phellinus igniarius* – оселяється на живих і мертвих стовбурах багатьох листяних порід, його стерильна, тобто неплодоносна, форма відома під назвою «чага», – *Inonotus obliquus*. Вона розвиває в тріщинах кори берези чорні, неправильних обрисів нарости. Витяжку з цього гриба застосовують у медицині.

Порядок агарикові (*Agaricales*). Плодові тіла м'які, однорічні, складаються з шапинки і ніжки. Рідше вони мають хрящувату або шкірясту консистенцію. Сидячі плодові тіла без ніжки характерні для деяких видів, що розвиваються на деревині, таких, як *плеврот черепитчастий* – *Pleurotus ostreatus*. На нижньому боці шапинки розташований пластинчастий гіменофор у вигляді радіально розташованих пластинок. У однієї родини – болетусові (*Boletaceae*) гіменофор у вигляді трубочок, який, на відміну від трубчастого гіменофора трутикових грибів, легко відокремлюється від м'якуша плодового тіла і за своїм походженням пов'язаний із пластинчастим гіменофором.

Пластинки агарикових грибів на розрізі мають вигляд конуса, з двох боків якого розташований гіменій. Центральну стерильну частину пластинки називають трамою. Залежно від розташування гіф у трамі розрізняють неправильну, правильну, інвертну, або перевернуту, і білатеральну трами. По периферії трами розташований гіменофор, на якому лежить гіменій (рис. 84).

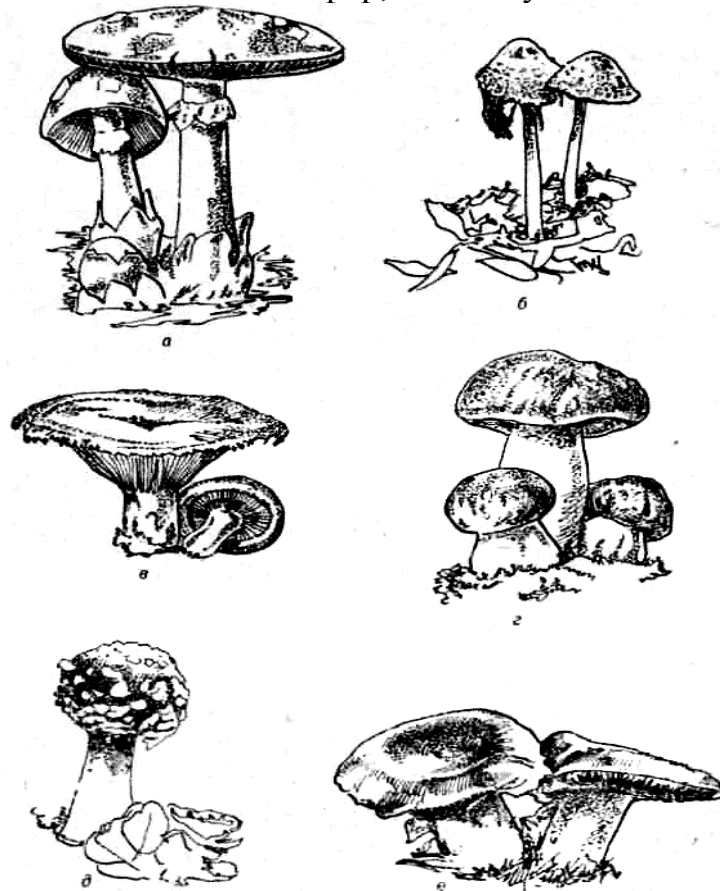


Рис. 84. Холобазидіальні гриби:

a – біла поганка; *б* – гнойовик; *в* – лактарій; *г* – білий гриб;
д – мухомор мушиний; *е* – сироїжка

Гіменофор, що несе гіменій, буває відкритий (наприклад, у сироїжок) і закритий покривалом. Є два типи покривала: загальне і власне. Загальне покривало одягає все плодове тіло разом з шапинкою і ніжкою (червоний мухомор). Власне покривало вкриває лише формуючий гіменофор з гіменієм (рід шампінйон).

Родина агарикові (*Agaricaceae*). Поширеними представниками є гриби роду шампінйон – *Agaricus*. Спори, гладенькі, часто із шпоркою. Вид шампінйон двоспоровий – *A. bisporus*, що має на базидії не чотири, а дві базидіоспори – гумусовий сапрофіт. Це один із небагатьох грибів, який успішно культивують в спеціальних приміщеннях на кінському гною або другим способом приготовлених субстратах понад як у 40 країнах, причому історія його вирощування нараховує понад 300 років.

Представники гіменоміцетів з трубчастим гіменофором, що легко відокремлюється від м'якуша плодового тіла – гриби родини болетові. Більшість цих грибів мікоризоутворювачі, ростуть в лісах. До цієї родини

належать найпоширеніший білий гриб – *Boletus edulis*, підосичник – *Leccinum aurantiacum*, підберезник – *L. scabrum*, види роду маслюки – *Suillus*, моховик – *Xerocomus* та др.

Білий гриб (*Boletus edulis*). Цикл розвитку цього Гриба такий: з гаплоїдних гетероталічних (+ і –) базидіоспор, які утворились на базидіях на трубчастому гіменофорі плодового тіла гриба шапинки, на землі розвивається гетероталічний первинний гаплоїдний міцелій. Кінці гіфів цих міцеліїв зближаються, протопласти їх зливаються, а ядра залишаються самостійними: утворюється дикаріонний міцелій (вторинний). За сприятливих умов на цьому міцелії формуються плодові тіла, які виходять на поверхню ґрунту (третинний міцелій). На кінцях деяких гіфів, що виходять під шапинкою плодового тіла, утворюються базидії. Неплодоносні гіфи, які розташовані між базидіями, називають *парафізами*. Вони виконують буферну функцію. Більші від парафіз членики називають *цистидами*. Вони захищають базидії від тиску згори (рис. 85).

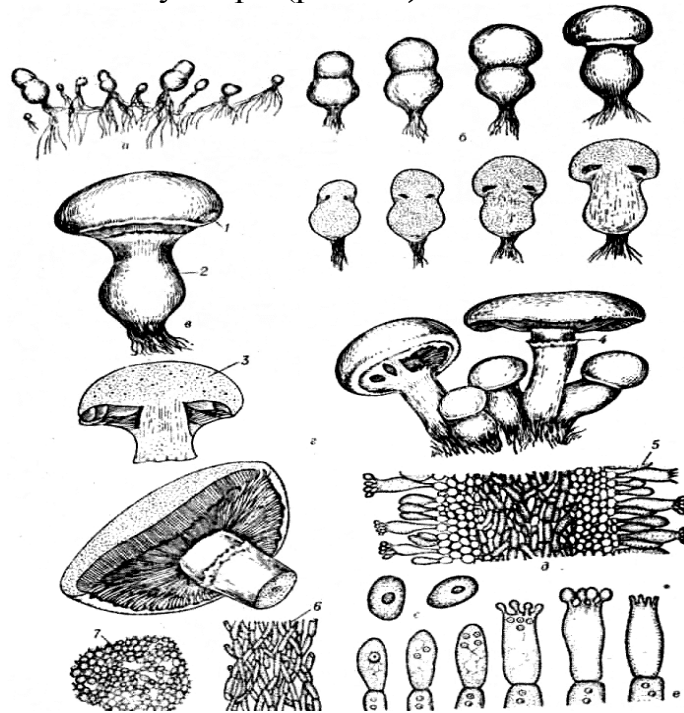


Рис. 85. Послідовний розвиток плодових тіл у *Agaricus campestris*:

а – дикаріонний міцелій гриба з молодими плодовими тілами;

б – плодові тіла з поверхні і на поздовжньому розрізі;

в – доросле плодове тіло;

г – пластинчастий гіменофор;

д – тканина пластинчастого гіменофора;

е – розвиток базидії;

є – гаплоїдні гетероталічні базидіоспори;

1 – шапинка; 2 – ніжка; 3 – плодове тіло на поздовжньому розрізі;

4 – залишки покривала; 5 – гіменіальний шар, що складається з базидій і парафіз; 6 – тканина плодового тіла на поздовжньому і поперечному (7) зрізах

У базидіях дикаріон зливається, зигота (диплоїдне ядро) редуційно ділиться, утворюючи чотири гаплоїдних гетероталічних ядер. Ядра крізь каналці стеригм пересуваються у вирости базидії і там із них формуються базидіоспори. Базидіоспори легко відокремлюються від стеригм, падають на субстрат, утворюючи новий гаплоїдний міцелій. Білий гриб – цінний їстівний гриб.

Група порядків гастероміцети (*Gasteromycetidae*). Плодові тіла цих грибів зовсім замкнуті до повного визрівання спор. Гіменіальний шар міститься всередині і до часу визрівання спор майже завжди руйнується.

Базидії гастероміцетів розташовані по-різному, несуть по чотири спори, але зустрічаються види з більшою їх кількістю (6–14).

Спори на базидії можуть бути сидячими, на довгих стеригмах, на стеригмах неоднакової довжини і т. д.

Плодові тіла гастероміцетів різноманітні за формою і розмірами. На початку розвитку вони частіше куле-, грушо-, яйцеподібні, циліндричні. З розвитком плодового тіла у більшості гастероміцетів форма його змінюється на келихо-, кубко-, блюдцеподібну та ін. Діаметр плодового тіла гастероміцетів від 2–3 мм до 60–70 см. Однорічні плодові тіла лангерманії гігантської досягають 1,5 м діаметром і 12 кг масою. Таке плодове тіло утворює до 7,5 кг трильйона спор, тобто приблизно стільки ж, скільки 400 плодових тіл шампінйона звичайного.

Плодові тіла гастероміцетів можуть бути підземними (бульбоподібними), напівпідземними і наземними. Наземні бувають сидячі (рід порхівка – *Bovista*), з несправжньою ніжкою у вигляді стерильної звуженої, нижньої частини плодового тіла (рід дощовик – *Lycoperdon*) і з справжньою ніжкою (рід тулостома – *Tulostoma*).

У деяких гастероміцетів утворюється особливий плодоносець (рецептакул) у вигляді ніжки чи більш складної форми, що несе на своїй поверхні спороносну частину плодового тіла (роди велелка – *Phallus*, диктіофора – *Dictyophora*).

Оболонка плодового тіла (перидій) у більшості гастероміцетів розвинена добре, вона буває одно-, дво- і багатошарова. В такому випадку розрізняють *екзоперидій* і *ендоперидій*. Ендоперидій при звільненні спороносної частини розкривається або численними отворами на вершині плодового тіла, або поздовжніми тріщинами, або екваторіальним розривом з наступним зникненням верхньої частини плодового тіла. Часто отвір в ендоперидії на вершині плодового тіла забезпечений конічно витягнутим або циліндричним хоботком – *перистомою*. Внутрішню частину плодового тіла гастероміцетів називають *глебаю*. Молода глеба нещільна, однорідна, з віком в ній утворюються камери – порожнини. Поверхня камер вистелена гіменієм із базидіями, на яких на довгих стеригмах формуються базидіоспори.

Спори гастероміцетів, викидаються поступово, тому що вони: починають визрівати від вершини плодового тіла до його основи.

Виділяють кілька типів розвитку і розташування спороносного шару в глебі:

- Рівномірний – базидії розташовані рівномірно по всій глебі.
- Лакунарний, або камероподібний – базидії розташовані безладно на стінках камер.
- Кораловий тип – в центрі глеби є безплідна частина, до периферії від неї відходять коралові порожнини, по стінках яких розташований гіменій – базидії з базидіоспорами.
- Багатошاپинковий тип – спороносні ділянки глеби формуються в кількох місцях плодового тіла незалежно одна від одної.
- Одношاپинковий тип – розвивається рецептакул – плодоносець, що виносить глебу на значну віддаль від поверхні ґрунту, що сприяє кращому розсіванню спор.

Найпоширенішими видами гастероміцетів є дощовик шипуватий (*Lycoperdon perlatum*), види порядку фалюсові, або веселкові (*Phallales*), рід нідулярії (*Nidularia*), рід меланогастер (*Melanogaster*), види роду гіменогастер (*Hymenogaster*) із їстівними плодовими тілами та ін.

Підклас гетеробазидіоміцети (*Heterobasidiomycetidae*)

Гриби цього підкласу мають складну багатоклітинну, часто з дуже великими стеригмами, базидію, диференційовану на дві частини: нижню (розширену) – *гіпобазидію* і верхню – *епібазидію* (виріст гіпобазидії). Епібазидія складається з 2–4 клітин і відокремлена перегородкою від гіпобазидії. Базидіоспори одноклітинні або багатоклітинні, проростають конідіями або вторинними спорами. Плодові тіла студенисто консистенції, рідше – сухі, нагадують кірочки, подушечки, корало-, рого-, вухоподібні вирости.

Більшість гетероміцетів сапрофіти, але є і паразити грибів, зелених рослин, комах. Представники цього підкласу: *аурикулярія* (*Auricularia mesenterica*, *A. cornea*, *A. polytrichia*), види якої відомі під назвою «деревні вуха», використовують в їжу (ці гриби оселяються на ослаблених фруктових деревах); *ексидіонсис ваняковий* (*Exidionsis calcea*) розвивається на гниючій деревині, утворюючи плоскі великі плодові тіла сірувато-білого забарвлення та ін.

В останній час не всі мікологи гетеробазидіальні гриби розглядають як однорідну монофілетичну групу, тому є тенденції ліквідувати цей підклас або змінити його об'єм. Однак схожість в будові спор, яким надається велике значення в систематиці, а також в способі їх проростання, складна будова базидії – все це на даному етапі дає змогу розглядати гетеробазидіальні гриби як одну групу в ранзі підкласу.

Підклас теліобазидіоміцети (*Teliobasidiomycetidae*)

Підклас включає базидіальні гриби, у яких базидія виростає з товстостінної клітини, що знаходилася в спокої – теліоспори, або

телейтоспори. Ці спори виконують функцію стадій, у вигляді яких гриб витримує несприятливі умови, а у більшості видів зимує. Плодових тіл у підкласі немає, вони втрачені внаслідок паразитичного способу життя. Теліоспору розглядають також як попередник базидії – пробазидію.

Теліобазидіоміцети поділяють на два порядки:

1. Сажкові – *Ustilaginales*;
2. Іржасті – *Uredinales*.

Всі види, що входять до цього підкласу, паразити рослин. В циклі розвитку цих грибів домінує дикаріонний міцелій.

Порядок сажкові (*Ustilaginales*). Сажкові гриби – паразити багатьох квіткових рослин. Багато видів паразитує на злакових рослинах. Гриби уражують квітки, насіння, спричинюючи руйнування їх, а також листки, стебла, інколи корені, на яких з'являються характерні здуття у вигляді смужок або галів темного забарвлення.

Уражені репродуктивні органи мають вигляд обвуглених або обсіпаних сажею, бо в цих частинах велика кількість темнозабарвлених спор. Все це зовні нагадує обгорілу головешку – звідси і назва порядку. Міцелій сажкових грибів поширюється міжклітинниками тканин зараженої рослини, проникаючи в клітини за допомогою гаусторій. Міцелій двоядерний. На цій стадії хвороба рослини непомітна. Помітною стає після проростання спор.

На базидії утворюється 4, іноді – 8 базидіоспор. Заражаються рослини різними видами по-різному. Частіше зараження відбувається у ґрунті, коли спори, що збереглися там, проростають на насінні рослин ще до появи проростку (тверда сажка пшениці). Можуть заражатися при попаданні на приймочку маточки. Міцелій проростає у плід при його формуванні (порошиста сажка пшениці). Іноді вражаються молоді частини рослин, куди потрапляють спори. Міцелій розростається й утворює своєрідні пухлини, нарости (пухирчаста сажка кукурудзи).

Представники цього порядку: *тверда сажка пшениці, порошиста сажка пшениці, пухирчаста сажка кукурудзи* колбоподібна сажка проса та ін.

*Тверда сажка пшениці (*Tilletia tritici*)* уражує лише зернівки. Уражені зернівки зовні не відрізняються від здорових. В цих зернівках знаходиться безліч теліоспор (хламідоспор) – спор вегетативного розмноження, які утворилися під час розпадання дикаріонного міцелію. Теліоспори на дотик слизькі, тому часто тверду сажку називають мокрою або вонючою за її запах, що нагадує запах оселедця. На поверхню здорових зернівок теліоспори потрапляють під час молотьби, тобто при руйнуванні заражених зернівок. Під час проростання зернівок гриб уражує рослину. При цьому зигота, яка утворилась при злитті дикаріону, ділиться редуційно і один раз мітотично. Формується трубчаста базидія з 8 ниткоподібними гаплоїдними гетероталічними базидіоспорами (рис. 86).

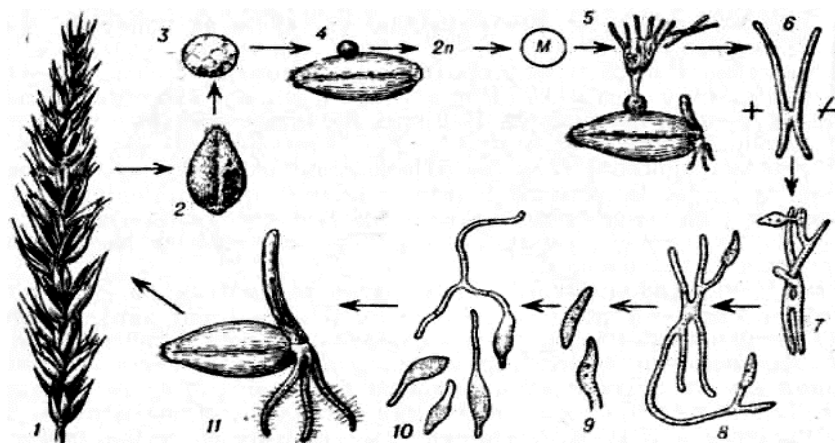


Рис. 86. Цикл розвитку твердої сажки пшениці (*Tilletia caries*, *Tilletia tritici*): М – мейоз;

1 – колос пшениці, уражений твердою сажкою; 2 – зернівка, виповнена хламідоспорами (теліоспорами); 3 – хламідоспора; 4 – хламідоспора, що прилипла до здорової зернівки; 5 – проростання хламідоспори і утворення нитчастих гетероталічних базидіоспор; 6 – копуляція базидіоспор; 7–10 – утворення гіф з дикаріонами і проникнення їх в зернівку; 11 – гіфа гриба у проростку пшениці

Не утворюючи первинного гаплоїдного міцелію, базидіоспори відразу копулюють, при цьому знову утворюється дикаріонний міцелій. Цей міцелій і проникає в пророслу зернівку, розвивається разом з рослиною. В період «наливання» зерна гриб повністю уражує вміст зернівки (але не оплодень), міцелій його розпадається на теліоспори, у вигляді яких гриб зимує. Переважаючим є дикаріонний міцелій. Плодових тіл немає.

Порошиста сажка пшениці (Ustilago tritici). Гриб уражує всі частини рослини, крім стрижня. Теліоспори, які утворились при розпаданні дикаріонного міцелію під час цвітіння рослин, порошок. Потрапляючи на приймочку маточки в квітку, теліоспори проростають. При цьому дикаріон зливається, утворена зигота ділиться редукційно. Формується фрагмобазидія з 4 клітинами з гаплоїдними гетероталічними ядрами в кожній клітині. Бічних виростів не утворюється. Ядра попарно копулюють в суміжних клітинах, проникаючи крізь септи. Утворюються дві клітини з дикаріоном в кожній. Ці клітини починають розвиватися, і дикаріонний міцелій проникає в зав'язь маточки. Там цей міцелій і перебуває, даючи змогу розвиватися зернівці, там же і зимує. Під час проростання зернівки навесні в ріст вступає і дикаріонний міцелій гриба. В період цвітіння рослини він уражує все суцвіття рослини (крім стрижня) і розпадається на теліоспори, які знову ж уражують квітучі здорові рослини, проростаючи без періоду спокою.

Пухирчаста сажка кукурудзи (Ustilago zeae) ушкоджує всі частини молоді рослини. Виникають нарости – пухлини, спочатку виповнені білим м'якушем, а потім чорно-оливковими теліоспорами, які рясно порошок після розривання оболонки пухлини. Зимують на рослинних рештках і на ґрунті.

Боротьба з сажковими грибами – протруєння,, термічна обробка, дотримання агротехнічних заходів, виведення стійких сортів (рис. 87).



Рис. 87. Сажкові гриби:

а – порошиста сажка вівса; *б* – колбоподібна сажка проса;
в – порошиста сажка пшениці; *г* – тверда сажка пшениці; *д* – пухирчаста сажка кукурудзи;
 1 – спора; 2 – її проростання; 3 – спора; 4 – її проростання; 5 – зернівка зі спорами; 6 – проростання спори пухирчатої сажки

Порядок іржасті (*Uredinales*). Відомо близько 5 тис. видів. Гриби цього порядку є паразитами вищих рослин. На уражених рослинах з'являються бурі плями чи смуги, схожі на іржу. Міцелій іржастих грибів поширюється міжклітинниками тканин уражених рослин, в клітини яких проникають гаусторії. Міцелій містить краплини олії, забарвлені в оранжевий колір пігментом, подібним до каротину. Такі самі краплини олії є і в спорах. Уражені рослини вкриваються подушечками (пустулами) різних відтінків оранжевого або червоно-бурого забарвлення, тому хворобу і називають іржею.

Для багатьох іржастих грибів характерні дві рослини-господаря в циклі розвитку – основна і проміжна. Є види, всі стадії розвитку яких відбуваються на одній рослині (іржасті гриби, які уражують соняшник, льон, малину та ін.).

Цикл розвитку іржастих грибів зручно розглянути на прикладі збудника стеблової, лінійної, або чорної, іржі – *Puccinia graminis*, що паразитує на барбарисі і на багатьох культурних і дикорослих злаках. Розвиток гриба починається з проростання зимуючих на соломі двоклітинних телейтоспор і утворення базидій з базидіоспорами. Перед цим в телейтоспорах відбувається злиттяся мейозом з утворенням гаплоїдних ядер. Кожне гаплоїдне ядро дикаріонів (каріогамія). Утворюються диплоїдні ядра, які діляться і формують базидіоспору – маленьку тонкостінну клітину, що сидить на тонких стеригмах. Таких базидіоспор утворюється по чотири на кожній клітині пророслої (телейтоспори). При визріванні базидіоспори відкидаються на деяку віддаль і потім поширюються повітряними течіями.

Для дальшого розвитку базидіоспори повинні потрапити на листки барбарису, де формується весняна фаза розвитку збудника стеблової іржі. Після проникнення ростка базидіоспори в тканину листка спочатку з'являються оранжеві плями, утворені гіпертрофованою тканиною листка, пронизаною по міжклітинниках міцелієм гриба з гаусторіями, що проникли в клітини. Гіфи цього міцелію гаплоїдні з одноядерними клітинами, що містять оранжеві краплини олії і належать до гаплоїдної стадії розвитку гриба. На такому міцелії на верхній поверхні листка закладаються *пикніди* з пікноспорами. Пікніди мають вигляд глечиків, у порожнині яких від стінок відростають короткі спороносці з дуже дрібними кулястими *пикноспорами*, або *спермаціями*. Розвиваючись, пікніди давлять на верхній епідерміс листка, проривають його і висовуються назовні у вигляді коротких гіфів. До цих грибів прилипають пікноспори. Між ними назовні виступає цукриста пахуча рідина з масою занурених в неї пікноспор. Ця рідина приваблює комах і пікноспори переносяться ними, прилипаючи, з однієї пікніди на іншу. Нових заражень пікноспори не спричиняють, але відіграють певну роль у виникненні дикаріонного міцелію, тобто в статевому процесі.

Базидіоспори іржастих грибів гетероталічні— (+) і (–). Кожна із спор утворює міцелій свого знаку. Для того щоб відбувся статевий процес з утворенням дикаріонного міцелію, потрібно, щоб гіфи одного міцелію (+) зрослися з гіфами другого міцелію (–). Цей процес і відбувається в мезофілі листка барбарису, коли різностатеві пікноспори, проростаючи в соковій чужої пікніди, розвивають гаплоїдний міцелій, що зливається. Дикаріонний міцелій дає початок двоядерним клітинам, на яких формуються *ецидіоспори* (ецидіальне спороношення). Ецидіоспори оточені одношаровою оболонкою (перидієм) і разом з ним утворюють *ецидії*. Ецидії формуються на нижній поверхні листка барбарису. Наростаючи, ецидії розривають нижній епідерміс листка і висовуються назовні. Перидій розривається і ецидій набуває форми урни, виповненої оранжевими ецидіоспорами, які, у міру визрівання, випадають із ецидії і поширюються повітрям (рис. 88).

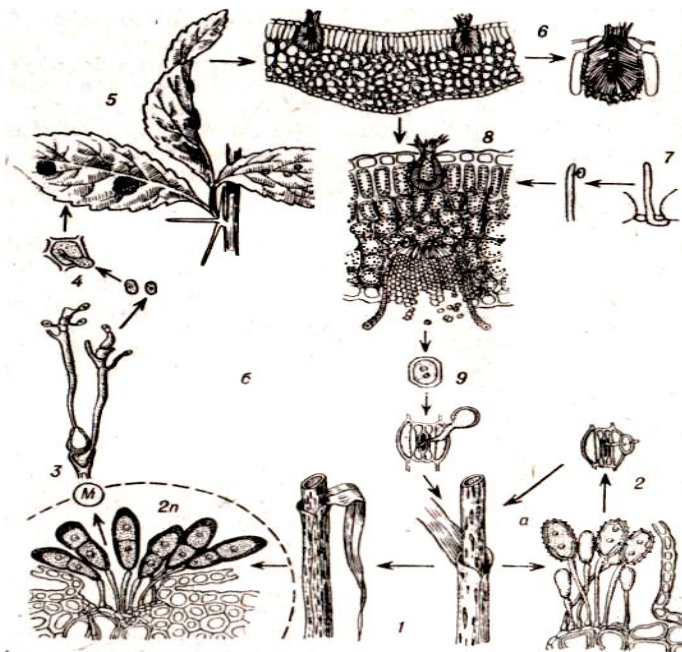


Рис. 88. Цикл розвитку пукцинії злакової (*Puccinia graminis*):

a – злакова рослина, уражена дикаріонним міцелієм пукцинії з уредоспорами (літніми спорами); 1 – листки і стебла злака, ушкоджені пукцинією; 2 – вторинне ураження злакової рослини – проростання уредоспори через продих; зліва – телейтоспори або зимові спори з дикаріонами; *б* – статевий процес; *М* – мейоз; 3 – проростання телейтоспори з утворенням фрагмобазидії з гаплоїдними гетероталічними базидіоспорами; 4 – проростання базидіоспори в клітини листка барбарису; 5 – уражені листки барбарису; 6 – пікнідії з пікноспорами; 7 – проростання пікноспори на пікнідах; 8 – ецидії з дикаріонними ецидіоспорами з нижнього боку листка барбарису; 9 – проростання ецидіоспори на листку злакової рослини (первинне ураження)

Потрапляючи на злакові рослини, дикаріонні ецидіоспори проростають в дикаріонний міцелій, на якому формуються літні спори – *уредоспори*. Вони мають вигляд подушечок іржаво-бурого забарвлення. У другій половині літа на стеблах і листках утворюються плями чорного забарвлення. Це купки *телейтоспор* (зимових спор), що утворюються на тих місцях, де були уредоспори (рис. 89).

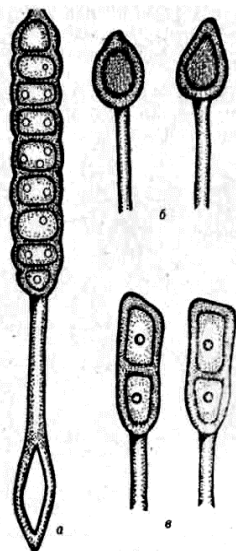


Рис. 89. Телейтоспори різних родів іржастих грибів:

a – *Phragmidium*;

б – *Uromyces*;

в – *Puccinia*

Уредоспори, як і телейтоспори, – двоядерні. Розносячись вітром, уредоспори заражають нові рослини. Телейтоспори мають товщу оболонку, складаються з двох клітин. У кожній з клітин телейтоспори розташований дикаріон. Пізніше дикаріони зливаються і в кожній клітині телейтоспори буде по одному диплоїдному ядру. Телейтоспори зимують на стерні, соломі і з настанням зими знову починається розвиток цього гриба.

Походження різних рослин-господарів в циклі розвитку того самого виду гриба не зрозуміле. Одні вчені вважають, що первинним є розвиток грибів з однією рослиною-господарем, інші – навпаки, вважають, що більш раннім був розвиток грибів з двома рослинами-господарями. Однак слід зазначити, що розвиток гриба на двох рослинах-господарях ставить розвиток гриба в залежність від наявності поблизу цих рослин, що не завжди має місце. Тому перехід до однієї рослини-господаря можна вважати прогресивним в еволюції іржастих грибів.

Рід Трутовики (*Fomitopsis*). Гриби, що розвиваються на деревах. Сапрофіти (на мертвій деревині) і паразити (на живих деревах). Міцелій розвивається всередині, а назовні формуються тверді, іноді – м'які, однорічні або багаторічні плодові тіла. На нижній поверхні плодових тіл – гіменофор різної форми (пластини, трубочки тощо). Щорічно утворюється новий шар гіменофору, тому на плодовому тілі є своєрідні концентричні напливи (можна визначати вік). Заражаються дерева спорами, що розносяться вітром чи комахами, через рани на корі або через кореневі волоски. Спори проростають, грибниця висисає поживні речовини і робить деревину трухлявою. Гриб може спричиняти передчасну загибель дерев. Проте ззовні паразит непомітний доти, доки не з'являються плодові тіла. Трутовики можуть наносити велику шкоду паркам, садам, лісовому господарству.

Представники: *трутовик звичайний*, *трутовик рожевий* тощо.

Клас Дейтероміцети (Deuteromycetes, або Fungi imperfecti).

Загальна кількість видів близько 30 тис. видів. Це – паразити і сапрофіти. Широко розповсюджені, зустрічаються на різних субстратах. Беруть участь у мінералізації, ґрунтоутворенні. Багато видів паразитує на вищих рослинах спричиняють їх захворювання і загибель.

Класифікація дейтероміцетів ґрунтується на розташуванні конідій та їх формі. Еволюція цих грибів відбувається в напрямі удосконалення конідійного апарата, а також і механізмів, що змінюють у цієї групи відсутній статевий процес. Дейтероміцети суттєво відрізняються від інших класів грибів, представники яких звичайно мають загальних предків. Вегетативне тіло Дейтероміцетів – добре розвинений галузистий гаплоїдний міцелій, здебільшого з багатоядерними клітинами. В міцелії завжди є септи (перегородки) з простими порами, як у аскоміцетів. Є дейтероміцети із септами, які характерні для базидіоміцетів.

До цього класу відносять гриби, чий життєвий цикл проходить у гаплоїдній фазі без статевого процесу. Більшість дейтероміцетів

розмножується нестатевим шляхом – переважно конідіями. Лише у небагатьох конідіального спороношення немає. Тоді такі гриби формують *склероції*. Спори безстатевого розмноження (конідії) утворюються на гаплоїдному міцелії на багатоклітинних, рідше одноклітинних конідієносцях повітряного міцелію. Галуження конідієносців може бути різне: мутовчасте, моноподіальне, симподіальне, дихотомічне. Утворюються також розширення або вздуття, які несуть групи спор і розташовані на верхівці гіфи конідієносця або інтеркалярно. Конідії можуть також формуватися в довгих ланцюжках.

У багатьох дейтероміцетів конідієносці об'єднані в групи на міцелії або всередині споровмістищ. Найпростіша форма такого об'єднання – *коремія*. Численні конідієносці розвиваються щільно зближеним пучком, склеюючись боками. В результаті утворюється компактна колонка, на верхівці якої на гілочках конідієносців синхронно розвиваються конідії (рис. 90).

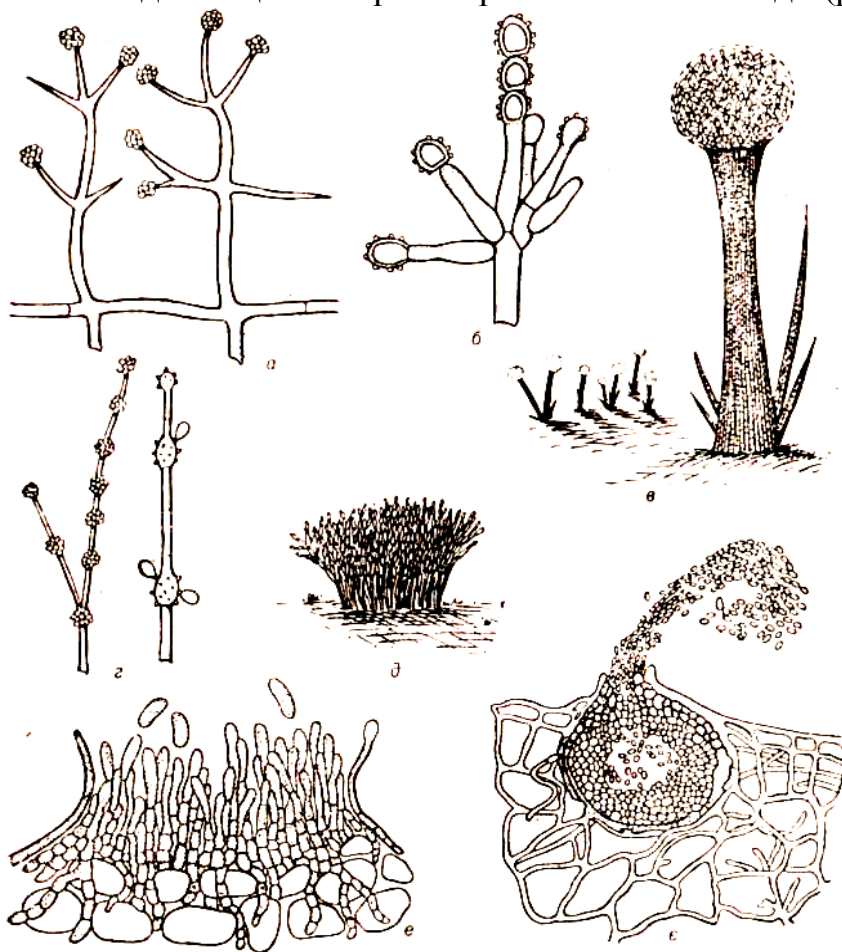


Рис. 90. Типи конідіальних спороношень дейтероміцетів:

a – в – одиночні конідієносці; *г* – коремія; *д* – спородохія; *е* – ложе;
ж – пікніка

У ряду дейтероміцетів конідієносці утворюють шар на поверхні опуклого сплетіння гіфів або строми у вигляді подушечок. Цей тип конідіального спороношення називають *спороходіями*. Якщо подушечки мають слизисту або желеподібну консистенцію, а в основі нещільне

сплетіння гіфів міцелію, їх називають *піонотами*. Конідії, що формуються в піонотах, занурені в слиз.

Ложа (ацервули) – утворення, що за характером будови нагадують спороходії, але конідієносці в них утворюють тісний шар не на опуклій стромі, а на більш-менш плоскому сплетінні гіфів. Вони часто зустрічаються у дейтероміцетів – паразитів рослин. В такому випадку ложа являють собою тісно скучені численні конідієносці, що спочатку розвиваються в тканині рослини-господаря під кутикулою або епідермісом, а потім прориває їх і виступає назовні.

Найскладніша конідіальна структура дейтероміцетів – *пikніди*. Вони шаро- або глечикоподібної форми, обгорнуті щільною світлою або темнозabarвленою оболонкою з вузьким отвором – порусом на вершині. Всередині пікніди щільним шаром утворюються короткі конідієносці, на яких розвиваються конідії, що потім виходять з пікніди через порус або тріщини в оболонці, часто в масі слизу.

Формування конідій із конідіогенних клітин відбувається різними способами. Так, *талоконідії* формуються з відділеної септою частини конідіальної клітини. *Бластоконідії* розвиваються з конідіальної клітини до їх відокремлення перегородкою від конідіальної клітини, тобто бластоспора розвивається як здуття кінця конідіальної клітини, а потім відшнуровується від неї і відокремлюється перегородкою. Цей процес нагадує брунькування у дріжджів.

Конідії дейтероміцетів різноманітні за морфологічною будовою. Вони бувають одноклітинні або з різною кількістю перегородок, інколи є поздовжні і поперечні перегородки. Звичайно вони кулясті або еліпсоподібні, у деяких видів відомі нитчасті, зірчасті або спіральнoзакручені конідії. У водних грибів вони три- або тетрадіальні. Забарвлення конідій світле або темне, бурувато-коричневе в зв'язку з наявністю меланінів. Незавершені гриби розмножуються лише безстатевим способом, чим вони відрізняються від решти вищих грибів.

Можна було б припустити, що всі особини, що розвиваються із конідій, і наступні їх покоління будуть дуже мало змінюватися і розвиватися у вигляді чистих ліній. Однак у природі дейтероміцетів цього не спостерігається. Навпаки, вони являють собою одну з найбільш рухомих і варіабельних в екологічному відношенні груп грибів, що заселяє найрізноманітніші субстрати, і тому дуже поширені у природі. Це пояснюється тим, що у незавершених грибів дуже часто міцелій гетероталічний, тобто містить генетично різні ядра. Гетероталізм у цих грибів є основним механізмом мінливості. Такі міцелії відомі у ооміцетів, аскміцетів, зигоміцетів.

Гетероталічний міцелій у незавершених грибів утворюється кількома шляхами. У одних на гетероталічному міцелії утворюються конідії, які уже містять генетично різні ядра, і із них знову розвивається гетероталічний міцелій, у інших – конідії одноядерні (гомоталічні конідії), вони містять ядра лише одного генетичного типу. З таких конідій виростають гомоталічні

міцелії. Гетероталічність у них може відновлюватися в результаті утворення анастомозів (виростів) між гіфами міцеліїв з різними ядрами, а також в результаті мутацій в окремих ядрах міцелію.

В деяких випадках у незавершених грибів спостерігається так званий парасексуальний процес: в гаплоїдному міцелії деякі ядра зливаються, стають диплоїдними, а потім втрачають набір хромосом, тобто можуть гаплоїдизуватися (без мейозу).

На основі будови конідіального апарата незавершені гриби під розділяють на порядки:

1. Гіфоміцети (*Hyphomycetales*), що включає незавершені гриби, які утворюють поодинокі конідієносці, або конідієносці, об'єднані в коремії і спородохії;
2. Меланконіальні (*Melanconiales*) – незавершені гриби, що формують ложа;
3. Сферопсидні (*Sphaeropsidales*) – гриби, що формують пікніди.

Порядок гіфоміцети (*Hyphomycetales*) найпоширеніший і різноманітний в морфологічному і екологічному відношенні. Гриби цього порядку як сапрофіти в ґрунті і на рослинних організмах беруть активну участь в процесах розкладання органічних речовин. Деякі з них можуть бути індикаторами типу і ступеня забрудненості водойм.

Водні гіфоміцети відіграють суттєву роль в розкладанні органічних решток рослинного походження. Серед гіфоміцетів багато паразитів, що розвиваються на рослинах, деяких тваринах і грибах. Гіфоміцети є збудниками багатьох хвороб сільськогосподарських рослин. Гриби-паразити комах-шкідників і фітопатогенних грибів часто знижують чисельність популяцій своїх рослин-господарів і комах, їх використовують для розробки біологічних методів боротьби з ними. Багато гіфоміцетів – продуцентів антибіотиків, ферментів і інших речовин – широко використовують в мікробіологічній промисловості. Дуже поширена група гіфоміцетів – представники роду *пеніцила* – *Penicillium*. Конідієносці у видів цього роду утворюються на міцелії поодинокі, у деяких видів об'єднані в коремії. На верхівці вони розгалужені у вигляді китиці. У деяких видів пеніцилу є сумчасті стадії. Такі види відносять до класу аскоміцети.

Пеніцили дуже поширені у ґрунтах у вигляді цвілі на різних субстратах переважно рослинного походження. Серед них відомі і нечисленні паразити не вегетуючих частин рослин: плодів, цибулини та ін. Деякі види пеніцилу уражують плоди цитрусових і спричиняють їх гниття. Це – пеніцил пальчастий (*P. digitatum*), пеніцил італійський (*P. italicum*). Розвиваючись на апельсинах чи інших цитрусових, ці гриби утворюють на їх поверхні добре помітну цвіль – наліт конідієносців зеленкувато-оливкового або синьо-зеленого забарвлення.

Велике значення мають представники цього роду, які синтезують біологічно активні речовини – антибіотики. Першим антибіотиком, який широко використовують у медицині, був пеніцилін, що продукує пеніцил з

золотистим пігментом – (*P. chrysogenum*) та ін. *P. chrysogenum* зустрічається в ґрунті і на різноманітних органічних рештках. В культурі на штучних субстратах він утворює зелені колонії, що виділяють в субстрат жовтий пігмент.

Серед інших представників гіфоміцетів поширений рід *аспергіл* (*Aspergillus*). Вид його утворюють конідієносці, верхня частина яких має здуття у вигляді пухирця. Вони розповсюджені в ґрунті і, особливо, на продуктах рослинного походження (зерні, земляних торіхах та ін.).

Серед гіфоміцетів відомі численні паразити рослин, що спричиняють серйозні захворювання їх, наприклад, гнилі різних органів (сіра гниль багатьох рослин, що зумовлюється грибами з роду *Botrydis*, кореневі гнилі злаків та ін.), ураження провідної системи, що призводить до в'янення (вилт бавовника та інших рослин, що спричиняється грибами з роду вертициліум і фузаріум), некрози тканин, що проявляються у вигляді п'ятнистості різних органів (церкоспороз цукрового буряка) та ін.

Один з найважливіших видів роду фузарій (*Fusarium*) є *фузарій гостроспоровий* (*F. oxysporum*) – збудник вилта (в'янення) у багатьох культурних рослин (бавовника, льону, овочевих і декоративних культур). При ураженні цим грибом у рослин сповільнюється ріст, вони втрачають тургор, жовтіють, а потім повністю засихають. Пошкодження і загибель рослин спричинює токсин гриба – фузарієва кислота, а також закупорка судин гіфами гриба і продуктами розкладання тканин рослини.

Порядок Меланконіальні (*Melanconiales*). До цього порядку належать дейтероміцети, у яких конідієносці зібрані на сплетінні гіфів міцелію, утворюючи щільний шар, що називають ложе. Ложе звичайно занурене в субстрат і зверху прикрите епідермісом, кутикулою або перидермою рослини-господаря. Серед представників цього порядку є як сапрофіти на рослинних залишках, так і паразити рослин. Паразити спричиняють у рослин плямистість і так званий антракноз – плямистість, що супроводжується роз'їданням тканин. Збудниками антракнозу винограду, смородини та інших рослин є види роду *Gleosporium*, збудниками антракнозу цитрусових і квасолі – види роду *Colletotrichum*. У деяких представників цих родів відомі сумчасті стадії (рис. 91).

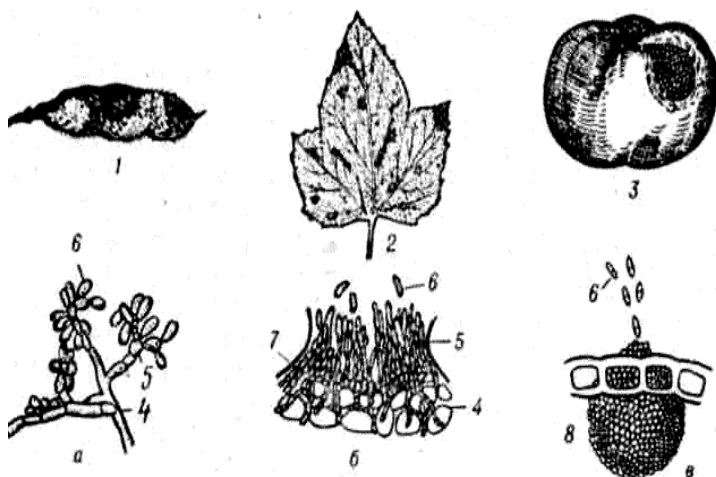


Рис. 91. Дейтероміцети: *а* – рід *Botrytis*; *б* – *Colletotrichum*; *в* – *Diplodina*;

1 – ушкоджений плід гороху; 2 – ушкоджений листок смородини;

3 – ушкоджений плід помідорів; 4 – міцелій; 5 – конідієносець;

6 – конідія; 7 – ложе; 8 – пікніка

Порядок сферопсидні (*Sphaeropsidales*). В цей порядок об'єднані незавершені гриби, які утворюють конідії в споровмістищах – пікнідах. Конідії розвиваються на конідієносцях, розташованих в порожнинах пікнідій. Звичайно конідії занурені у слиз і виходять назовні крізь отвір на верхівці пікнідії під час набухання слизу. Сферопсидні гриби живуть, як сапрофіти, на рослинних рештках, інколи зустрічаються в ґрунті, можуть пошкоджувати різні матеріали і промислові вироби. Велика кількість видів цього порядку – паразити. Вони розвиваються на вищих рослинах, спричинюючи у них плямистість, некрози та інші ураження. Серед них відомі і паразити грибів (наприклад, дарлюга нитчаста – *Darluga filum*) і комах (наприклад, коніотиріум – *Coniothyrium*).

Всі види роду септорія (*Septoria*) – паразити, що зумовлюють у рослини плямистість: *септорія злакова* (*S. graminis*) спричинює плямистість у злаків, є септорії септаріозів у помідорів і багатьох інших рослин. Аскохітозами уражують рослини види іншого роду сферопсидних – аскохіта (*Ascochyta*), що паразитують на рослинах, зумовлюючи плямистість різних органів. Дуже поширені такі види цього роду, як *аскохіта гороху* (*A. pisi*) –збудник аскохітозу гороху, аскохіта огірка (*A. cucumeris*) та ін. Усихання цитрусових спричинює *дейтерофома трахеїфіла*. Розвиваючись в тканині рослини, гриб синтезує токсини, які призводять до загибелі рослини. Серед незавершених грибів є хижі гриби, які мають різні пристосування для вловлювання нематод (*Trichothecium*, *Dactylaria* та ін.). Різні види незавершених грибів порядку гіфоміцетальних є збудниками хвороби комах – мускардини. Особливо часто ці гриби уражують личинки комах. Гриби, які селяться на комах, називають ентомофільними. Вони відіграють важливу роль у поширенні та обмеженні кількості комах. Це є основою використання ектомопатогенних грибів для розробки методів біологічної боротьби з шкідниками.

6.10. ТЕОРІЇ ПОХОДЖЕННЯ ГРИБІВ

Існує дві основні теорії походження грибів.

Рослинна теорія походження грибів вказує на те, що гриби походять від зелених водоростей, тобто є регресивною групою рослин, що втратила хлоропласти.

Тваринна теорія вказує, що гриби пішли від простих гетеротрофних (безхлорофільних) організмів. Вважають, що гриби походять від різних груп безбарвних джгутикових та безджгутикових амебоїдних найпростіших.

На даний час перевагу віддають тваринній теорії, бо в безхлорофільних зелених водоростей запасуючою речовиною є крохмаль.

Вони мають ряд ознак, які зближують їх з тваринами, і ряд особливостей, спільних з рослинами (табл. 20).

Ознак грибів спільні між рослинами та тваринами

Гриби	
Риси, спільні з тваринами	Риси, спільні з рослинами
хітин у клітинній оболонці	необмежений ріст
запасні поживні речовини у вигляді глікогену і жирів	живлення шляхом абсорбції поживних речовин усією поверхнею гіфів
сечовина, як продукт обміну	нерухомість
відсутні пластиди	розмноження спорами

Вважається, що водорості мають багатокореневе походження – одні групи беруть початок від безбарвних джгутикових, а інші – від водоростей.

6.11. ЗНАЧЕННЯ ГРИБІВ

Гриби широко розповсюджені у природі, добре пристосовані до різних умов існування. Багато видів живе у ґрунті. Вони беруть участь у мінералізації (розкладають органічні речовини до мінеральних) органічних речовин (целюлози, лігніну та ін.), руйнуванні опалого листя та деревини, решток тварин і в утворенні гумусу. Мікориза позитивно впливає на життєдіяльність рослин. Людина і тварини вживають гриби, особливо шапкові, у їжу. Деякі види (печериці, літній опеньок) – культивуються.

З пеніцилу, стрептоміцину, мономіцину та деяких інших видів – одержують антибіотики. Зі скандинавського штаму ґрунтового грибу виділяють речовину – циклоспорин, що пригнічує імунні реакції організму людини і тварин, тому використовується при загрозі відторгнення пересаджених органів і тканин. Гриб чага, що оселяється на деревах, використовується для лікування кишково-шлункових захворювань, раку.

Дріжджі використовують у виготовленні вина, хлібопекарській промисловості, виготовленні сирів, пива тощо. Деякі пеніцили надають специфічного вигляду, запаху і смаку певним сортам сиру. Саме їм людство зобов'язане існуванню сортів сиру рокфор і камамбер. Два види аспергилів використовують у виробництві соєвого соусу. Гриби, що паразитують на комах, використовують у боротьбі зі шкідниками сільського господарства. Ферменти грибів використовують для освітлення фруктових соків (пектинази), для гідролізу білків (протеази), для гідролізу крохмалю (амілази) тощо.

Численну групу складають гриби, що вражають рослини, тварин та людину. Гниття яблук, груш, цитрусів викликають деякі види пеніцилу; хворобу винограду, огірків, злакових викликають борошнисторосяні гриби; хворобу картоплі викликає фітофтора тощо. Розповсюдженням є обумовлене грибами зів'янення (вілт) і усихання рослин (бавовнику, плодівих культур). Гриби можуть вражати шкіру, легені, викликати захворювання очей тощо у людини і тварин. Відомі гриби – збудники хвороб людини: стригучого

лишаю (трихофітон та ін.), парші (гриб ахоріон), актиномікозу (гриби з групи променистих) та ін. Деякі види грибів (наприклад, аспергил), що оселяються на продуктах харчування в умовах підвищеної вологості, виділяють отруйні речовини, які спричиняють тяжкі отруєння. Є види грибів (домовий грибок, деякі види плісневих), що викликають корозію металів, ушкоджують книги, тканини тощо.

За існуючими гіпотезами походження встановлено, що перші рослини насправді мали грибний міцелій в своїх стеблах, більше того існувала гіпотеза, що саме нитки міцелію стали прикладом кровоносних судин і нервових закінчень у людини.

Питання для самоконтролю

1. Що собою являють гриби?
2. Які морфологічні особливості грибів?
3. Які способи розмноження характерні для грибів?
4. Які особливості живлення грибів?
5. За якими принципами здійснюється систематика грибів ?

Тести

1. Гриби відносяться до:
 - а) прокаріоти;
 - б) еукаріоти;
 - в) неклітинна форма життя.
2. Наука, яка вивчає гриби називається:
 - а) мікологія;
 - б) бактеріологія;
 - в) альгологія.
3. Злиття двох рухомих планогамет (зооспор) називається:
 - а) оогамія;
 - б) зигогамія.
4. Міцелій паразитних грибів, що розвивається на поверхні рослин називається:
 - а) ендогенним;
 - б) екзогенним.
5. Гриби за типом живлення являються:
 - а) гетеротрофними;
 - б) автотрофними.
6. Мікориза це:
 - а) симбіотичне утворення між грибом та бактеріями;
 - б) симбіотичне утворення між грибом та твариною;
 - в) симбіотичне утворення між грибом та рослиною.
7. До відділу несправжніх грибів відносяться:
 - а) Базидіоміцети;
 - б) Ооміцети;
 - в) Слизовики або Міксоміцети;
 - г) Аскоміцети.

РОЗДІЛ 7

ОСНОВИ ПРОТОЗООЛОГІЇ

Основні цілі:

- вивчити особливості будови найпростіших;
- знати особливості розвитку і розмноження;
- вивчити класифікацію найпростіших;
- знати значення найпростіших.

Найпростіші належать до Надцарства еукаріот (*Eucaryotae*), Царства тварин (*Zoa*), Підцарства одноклітинні або найпростіші (*Protozoa*).

Найпростіші (*Protozoa*) – мікроскопічні тварини, тіло яких складається з однієї клітини, зрідка це колоніальні форми. Вивченням найпростіших займається **наука протозоологія**.

Клітина найпростіших являє собою цілісний організм. Вона виконує усі функції, властиві живим організмам: розмноження, живлення, ріст, рух, подразливість, дихання та ін.

Переважна більшість найпростіших живуть у гідросфері. Вони населяють також вологий ґрунт. Чимало видів найпростіших є паразитами тварин і рослин; переважна більшість мешканців ґрунту живляться бактеріями. В літературі є цікаві дані про те, що багато видів найпростіших, які живуть в ґрунтах, виділяють продукти обміну в ризосферу і цим самим стимулюють ріст і розвиток вищих рослин.

Розміри клітин коливаються від 0,05 до 0,15 мм, але, як виключення, бувають менші чи більші (паразити лейшманії в еритроцитах – 0,002-0,04 мм). Дихають всією поверхнею тіла, поглинають кисень, розчинений у воді. Найпростіші реагують на світло, температуру, солоність тощо. Відповіддю на подразнення є рух – *таксис* (до фактора – позитивний, від нього – негативний).

7.1. МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ НАЙПРОСТІШИХ

Найпростіші мають різноманітну форму і клітинну будову. У будові клітини найпростіших виявляються як усі особливості еукаріотичних клітин (мітохондрії, ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі тощо), так і специфічні органели. Ядро одне чи кілька. Можуть мати два типи ядер: *вегетативні* (*макронуклеус*), що регулюють синтез білків, та *генеративні* (*мікрону клеос*), що зберігають і передають генетичну інформацію. Зовні клітина обмежена цитоплазматичною мембраною.

Мають постійну, іноді – непостійну форму тіла. Постійна форма тіла підтримується завдяки *пелікулі* – певним чином структурованому шару цитоплазми, що прилягає до мембрани. Опорну функцію виконують білкові структури: мікротрубочки та мікронитки. Тіло найпростіших може бути

вкрите панциром чи черепашкою (зовнішній скелет) з вуглекислого кальцію або органічної речовини. Деякі найпростіші мають внутрішній скелет із кремнезему або сірчаноокислого стронцію (променевими, радіоларії).

Цитоплазма клітини поділена на два шари: зовнішній – *ектоплазму*, внутрішній – *ендоплазму*. Ектоплазма – прозора, щільна, ендоплазма – більш рідка, зерниста, вміщує клітинні органели та включення.

Органи руху: *псевдоподії* або *несправжні ніжки*, *війки*, *джгутики*. Зовні війки і джгутики вкриті цитоплазматичною мембраною, у Цитоплазмі – пов'язані з базальним тільцем. Деякі види їжу можуть захоплювати псевдоподіями (амеба). Для більшості прісноводних одноклітинних характерні скоротливі вакуолі, які регулюють осмотичний тиск. Концентрація солей у клітині найпростіших значно вища, ніж у воді, тому вода постійно надходить. Щоб вона не зруйнувала клітину, надлишки її виводяться через скоротливу вакуолю. Крім того, з ними виводяться токсичні продукти метаболізму, розчинені у воді. Різним видам притаманна різна кількість скоротливих вакуоль – від 1 до 20.

7.2. ОСОБЛИВОСТІ ЖИВЛЕННЯ НАЙПРОСТІШИХ

За типом живлення бувають гетеротрофи і міксотрофи. Міксотрофи мають у цитоплазмі органели, подібні хлоропластам – хроматофори, і здатні до автотрофного, як рослини, і гетеротрофного, як тварини, живлення (наприклад, евглена зелена). Живляться одноклітинні іншими одноклітинними, водоростями, бактеріями, органічними рештками рослин і тварин. Зустрічаються паразити людини, тварин, рослин. Паразитичні форми можуть всисати органічні речовини поверхнею тіла.

Травлення відбувається за допомогою травних вакуолей. Неперетравлені рештки виводяться в будь-якому місці, до якого підходить травна вакуоля, або через спеціальні отвори (порошиця в інфузорії-туфельки).

7.3. ОСОБЛИВОСТІ РОЗВИТКУ І РОЗМНОЖЕННЯ НАЙПРОСТІШИХ

У світовій фауні кількість відомих видів найпростіших перевищує 30 тис., в Україні їх близько 1500.

У найпростіших в процесі життєдіяльності спостерігається нестатеве і статеве розмноження.

Нестатеве: поділом або брунькуванням, шизогонія (багаторазовий поділ ядра – ендомітоз, потім пізніше навколо кожного ядра обособлюється цитоплазма).

Статевий процес відбувається шляхом копуляції (злиття статевих клітин) чи кон'югації.

За несприятливих умов деякі найпростіші інцистуються, що зберігає їх життєздатність. При цьому скидаються або втягуються органели руху, навколо клітини виникає захисна оболонка, цитоплазма ущільнюється. Клітина переходить у стан спокою. За допомогою цист може відбуватися

розповсюдження (вітром, водою тощо). У сприятливих умовах циста розкривається, найпростіші виходять і ведуть активне життя.

Підцарство одноклітинні об'єднує 5 типів:

1. Саркомастигофора поєднує джгутикові і саркодові (*Sarcomastigophora*);
2. Апікомплексні (*Apicomplexa*);
3. Книдоспоридії (*Cnidosporidia*);
4. Мікроспоридії (*Microsporidia*);
5. Інфузорії (*Infusoria*), або Війчасті (*Ciliophora*).

Тип САРКОМАСТИГОФОРИ (SARCOMASTIGOPHORA)

Представники живуть вільно або паразити. Вважають, що вони – найдавніші представники серед одноклітинних, які походять від примітивної групи вимерлих гетеротрофних одноклітинних. Представники типу рухаються за допомогою виростів цитоплазми – псевдоніжок, які змінюють свою форму, або за допомогою джгутиків, яких буває від одного до кількох десятків і навіть сотень.

Підтип САРКОДОВІ (SARCODINA)

Тіло саркодових неправильної форми. В одних груп воно зовсім голе, а в інших вкрите псевдохітиною черепашкою, часто просякнutoю карбонатом кальцію або кремнеземом. Саркодові рухаються і захоплюють поживу за допомогою псевдоподій. Цитоплазма складається з двох шарів: ектоплазми (зовнішнього) і ендоплазми (внутрішнього). Ендоплазма містить в собі ядро (у деяких видів кілька ядер), травні та скоротливі вакуолі, різні включення тощо. Статевий процес спостерігається у не багатьох видів. Більшість саркодових живе в морях, хоч багато з них пристосувалися до життя в прісних водоймах. Сучасних видів близько 11 тис. видів.

Тип Саркомастигофори – *Sarcomastigophora*

Підтип Саркодові – *Sarcodina*

Надклас Корененіжки – *Rhizopoda*

Клас Справжні амеби – *Lobozoa*

Підклас Голі амеби – *Gymnamoebia*

Ряд Амебоподібні – *Amoebina*

Вид Амеба протей – *Amoeba proteus*

Клас Сонцевики – *Heliozoa*

Клас Променяки – *Radiolaria*

Надклас КОРЕНЕНІЖКИ (RHIZOPODA)

До надкласу Корененіжок належать найпримітивніші форми саркодових органелами руху яких є тимчасові вирости цитоплазми – псевдоподії.

Клас СПРАВЖНІ АМЕБИ (LOBOZEA)

Клас Справжні амеби об'єднує такі підкласи:

1. Голі амеби – *Gymnamoebia*;
2. Черепашкові амеби – *Testacea*;
3. Форамініфери – *Foraminifera*.

Підклас Голі амеби включає види:

- 1) Амеба протей (*Amoeba proteus*);
- 2) Дизентерійна амеба (*Entamoeba histolytica*)

Підклас ГОЛІ АМЕБИ – (GYMNAMOEBIA)

Характерною ознакою представників цього ряду є відсутність у них будь-яких скелетних утворень та зовнішньої оболонки тіла. Тому їх часто називають голими (*Nuda*). Амебоподібні мають різну форму і кількість псевдоподій – постійно мінливі вирости (несправжні ніжки). Переважна більшість амеб, які ведуть вільний спосіб життя, зустрічається в прісних водоймах. Типовим представником ряду є житель прісних водойм амеба протей (*Amoeba proteus*). Серед амеб є і паразити людини й тварин. У кишках людини паразитує дизентерійна амеба (*Entamoeba histolytica*), що зумовлює хворобу *амебіоз*.

Амеба протей (звичайна) (рис. 92) являє собою позбавлену оболонки грудочку цитоплазми (0,2–0,7 мм), в якій можна розрізнити більш прозорий зовнішній гомогенний шар – ектоплазму та внутрішній зернистий темний шар – ендоплазму.

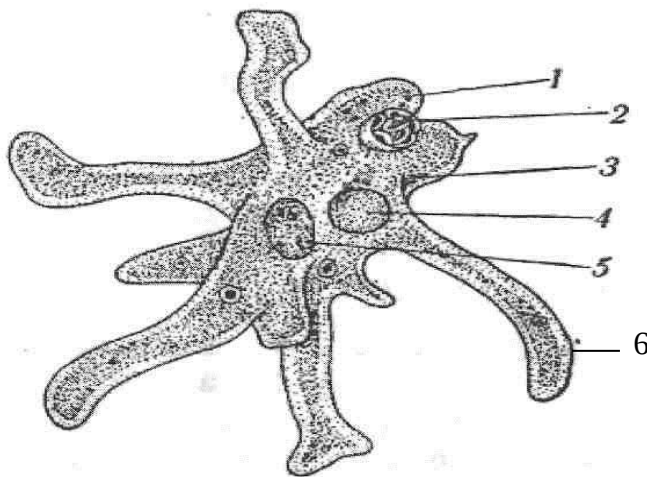


Рис. 92. Амеба протей (*Amoeba proteus*):

- 1 – ектоплазма;
- 2 – травна вакуоля;
- 3 – ендоплазма;
- 4 – ядро;
- 5 – скоротлива вакуоля;
- 6 – псевдоподія

В ендоплазмі міститься прозоре, овальної форми ядро, розміщене в центрі тіла тварини. Воно містить ядерний сік, хроматин і вкрите оболонкою з порами.

Амеба дуже повільно рухається, випускаючи в напрямі руху цитоплазматичні лопатоподібні вирости – *псевдоподії*. Рух за допомогою псевдоподій дістав назву амебоїдного; він дуже примітивний, бо може здійснюватись без спеціальних пристосувань чи структур. Під час руху в одну з псевдоподій амеби поступово переливається цитоплазма. Протилежний кінець амеби при цьому вкорочується і тіло амеби переміщається. За допомогою псевдоподій амеба також захоплює їжу. Зустрічаючи на своєму шляху мікроскопічну водорість, бактерію тощо, амеба захоплює з боків двома псевдоподіями, які зливаються одна з одною позаду водорості, завдяки чому остання потрапляє в ендоплазму, де і

перетравлюється в травній вакуолі. Такий тип травлення називають внутрішньоклітинним, або фагоцитарним, їжу захоплює будь-яка частина поверхні тіла амеби.

Викидання неперетравлених решток їжі відбувається в будь-якій ділянці тіла (*екзоцитоз*), під час розривання ектоплазми. Травних вакуоль буває кілька – вони мають вигляд темних, досить великих включень.

У цитоплазмі амеби є округлої форми пульсуюча або скоротлива вакуоля – це міхурець водяної рідини, який збільшується в міру надходження в нього продуктів обміну й води і досягнувши певного розміру, виштовхує свій вміст назовні у навколишнє середовище. Основна функція скоротливої вакуолі – регуляція осмотичного тиску всередині тіла.

Розмножується амеба поділом на двоє.

Амеб можна знайти у мулі забруднених стоячих водойм з гниючим листям на дні.

Підклас ЧЕРЕПАШКОВІ АМЕБИ (*TESTACEA*)

Представники цього ряду дуже близькі до амебоподібних, а відрізняються від них головним чином наявністю захисної черепашки. Черепашкові амеби завжди мають однокамерну черепашку. Живуть у прісних водоймах на водоростях і на дні, в мулі. Особливо багато їх у болотах і вологих мохах. На стеблах та листках прибережних рослин зустрічаються різні **види** черепашкових амеб: арцели, або блюдечка, евгліфи, дифлюгії та ін.

Арцела тварина з увігнутими з боків черепашок, де міститься круглий отвір (вустя). Через вустя виступають назовні псевдоподії, і представники цього ряду завдяки їм рухаються і захоплюють їжу.

Найчастіше в пробах зустрічаються арцели *Arcella vulgaris* (рис. 93).

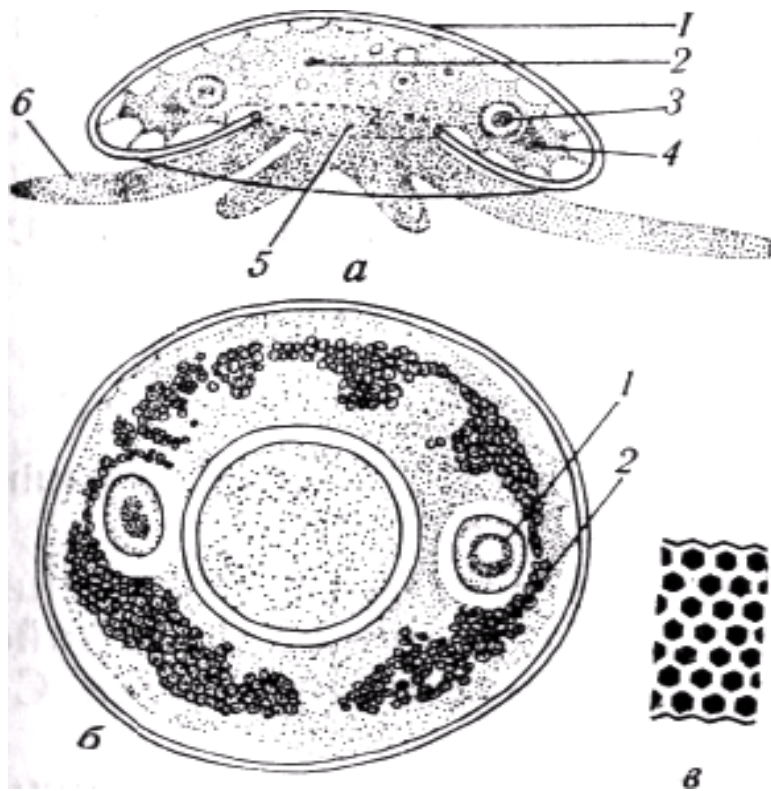


Рис. 93. Арцела:

а – вид з боку: 1 – стінка черепашки; 2 – травні вакуолі; 3 – ядро;
4 – хромідіальне кільце; 5 – вустя; 6 – псевдоподії;

б – вид зверху: 1 – ядро; 2 – хромідіальне кільце;

в – структура черепашки.

У арцели тільця жовтого та коричневого кольору дископодібні, вкриті тонкою, прозорою черепашкою, яка має форму годинникового скельця з увігнутими всередину краями.

Черепашка є продуктом виділення ектоплазми і складається з тонкого шару органічної хітинової речовини – псевдохітину, схожого на хітин у комах. Розміри її досягають 0,05–0,15 мм в діаметрі.

Якщо черепашка лежить пластом, вона кругла, а повернута боком нагадує шапку гриба.

З круглого отвору в центрі увігнутого боку черепашки виходять пальцеподібні цитоплазматичні виступи псевдоподії. Цей отвір має назву вустя. Псевдоподії у арцел, як і у амеб, лопатоподібні (лобоподії), за допомогою їх арцели рухаються і захоплюють їжу. Оскільки псевдохітин, з якого складається черепашка арцели, непрозорий, розглянути внутрішній вміст важко, це краще можна зробити на молодих живих екземплярах чи на забарвлених препаратах. Цитоплазма не заповнює всю черепашку.

По боках від вустя лежать двоє ядер (одне проти одного). Крім ядер інтенсивно забарвлюється хромідіальне кільце.

На поверхні черепашки помітна комірцева структура, яку особливо добре видно на порожніх черепашках. Досить часто зустрічається і друга черепашкова корененіжка дифлюгія (рис. 94).

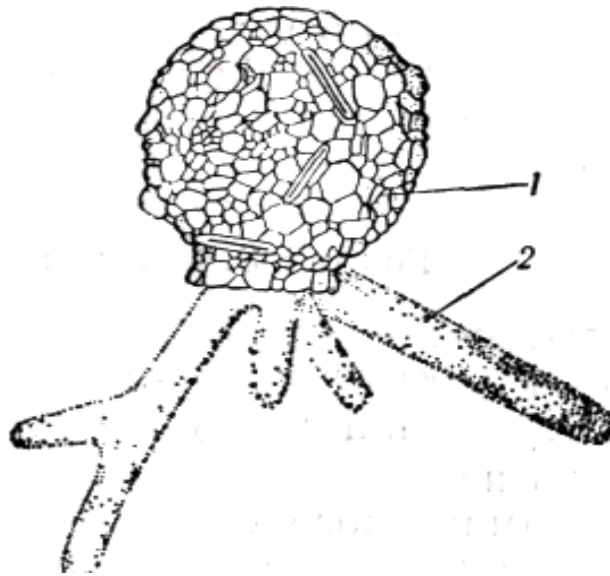


Рис. 94. Дифлюгія:

1 – стінка черепашки; 2 – псевдоподії.

Черепашка має грушоподібну форму і складається з дрібних піщинок та інших часточок. Черепашка заповнена цитоплазмою, в якій міститься пухирчасте ядро і кілька пульсуючих вакуоль. На нижньому боці черепашки є отвір вустя, з якого за сприятливих умов висуваються пальцеподібні цитоплазматичні псевдоподії.

Черепашкові амеби арцели живуть приблизно в таких самих умовах, як і амеба протей, їх можна знайти в ставках, канавах, болотах, у придонному шарі чи на водяній рослинності, переважно на листках елодеї канадської (*Elodea canadensis*). Дифлюгії знаходяться у придонному шарі замулених водойм.

Підклас ФОРАМІНІФЕРИ (*FORAMINIFERA*)

Морські одноклітинні, які живуть на дні (бентос). Сучасних видів нараховують понад 1000. Найхарактернішою ознакою представників є наявність у них одно– або багатокамерної черепашки, може бути їх кілька сотень, які утворені з органічної речовини, яка склеює частинки неорганічного походження (SiO або CaCO_3). Черепашки з численними порами і великим отвором – устям. З пор і устя виходять численні псевдоподії, які мають вигляд так званих ризоподій – довгих ниток, розгалужених і переплєтених між собою подібно до коріння. Псевдоподії виконують функції руху і захоплення їжі.

Форамініфери мешканці солоних водойм, живуть на великих глибинах, де розмножуються і, відмираючи, утворюють осадові породи земної кори. Відіграють важливу роль у процесі відкладення крейди і вапняку. Переважно форамініферні вапняки складають такі гірські ланцюги, як Альпи, Гімалаї, Піренеї.

Часто зустрічаються такі види: *Spiroloculina*, *Peneroplis*, *Rhabdommina*, *Rheophax*, *Rotalia*, *Elphidium* (*Polystomella*), *Globigerina* та ін (рис. 95).

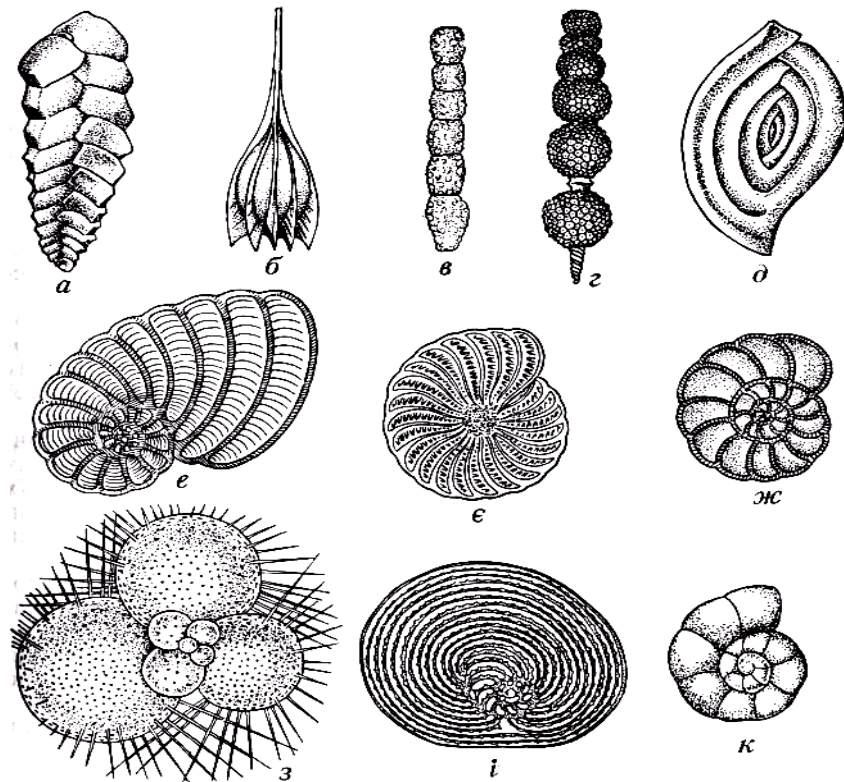


Рис. 95. Черепашки форамініфер:

а – текстулярія; *б* – лягена; *в* – реофакс; *г* – нодосарія;
д – спіролокуліна; *е* – пенеропліс; *є* – ельфідіум; *ж* – роталія;
з – глобігерина; *и* – орбітолітес; *к* – дискорбіс.

Черепашки форамініфер мають тонку хітиноїдну основу, в якій відкладаються солі кремнію (SiO_2) або вапна (CaCO_3). У більшості сучасних форм черепашка насичена вапном.

Розрізняють однокамерні (*Monothalamia*) та багатокамерні (*Polythalamia*) форамініфери. У останніх черепашки поділені поперечними перегородками на окремі камери, сполучені одна з одною отворами. На початку свого життя кожна багатокамерна форамініфера є однокамерною, причому ця перша камера має назву зародкової. Отвір, який сполучає черепашку з середовищем проживання і через який виходять псевдоподії, називається вустям.

Крім вустя, черепашки багатьох форамініфер пронизані дрібненькими порами, через які також виходять псевдоподії.

Псевдоподії форамініфер тонкі, ниткоподібні, легко переплітаються (анастомозують) між собою, утворюючи густу сітку, що сприяє захопленню дрібних організмів, якими живляться форамініфери.

Спіролокуліна (*Spiroloculina*; рис. 95, *д*). Камери розташовані в одній площині, одна проти одної.

Рабдаміна (*Rhabdammina*; *R. abyssorum pacifica*). Черепашка складається з порівняно невеликої центральної камери і довгих прямих «рук», що відходять від неї (2-4). Товста стінка черепашки побудована з

досить великих, щільно зцементованих піщинок. Колір черепашки від ясно-жовтого до темно-бурого. Відкриті кінці трубок є вустями.

Роталія (*Rotalia*; рис. 95, ж). Черепашка вапнякова, багатокамерна, спірально-конічна. На спинному П боці помітні всі камери, на черевному - тільки камери останнього обороту. Вустя має вигляд щілини і розташоване на черевному боці.

Ельфідіум (*Elphidium*; рис. 95, є). Черепашка велика, сплюснена, з закругленим периферичним краєм. В останньому обороті є 20-30 вузьких високих, трохи вигнутих камер, розділених широкими глибокими швами. Вустя має вигляд вузької, зігнутої щілини в основі останньої камери.

Глобігерина (*Globigerina*; рис. 95, з). Черепашки характеризуються безладним, на перший погляд, розташуванням кулястих камер. Проте при уважному спостереженні стає помітним їх спіральне розташування. Стінки черепашок пронизані порами. Іноді можна побачити на поверхні черепашки тонкі довгі шипи, що сприяють планктонному способу життя цих черепашок.

Нодосарія (*Nodosaria*; рис. 95, г). Черепашка вапнякова, склоподібна, блискуча; складається з невеликої кількості (2-6) камер, розташованих в один прямолінійний ряд.

Орбітолїтес (*Orbitolites*; рис. 95, і). Циклічні черепашки, що походять від спіральних, їх внутрішні камери розташовані по спіралі, а зовнішні - концентричними кільцями.

Нумуліти (*Nummulites*). Великі, округлої форми черепашки. Часто зустрічаються у третинних відкладах.

Клас СОНЦЕВИКИ (*HELIOZOA*)

До цього невеликого (кілька десятків видів) класу належать переважно прісноводні саркодові, кулястої форми з численними радіально розміщеними псевдоподіями, що містять осьову нитку (так звані аксоподії). Зрідка зустрічаються солоноводні види.

Напівпрозоре кулясте тіло сонцевика досягає в діаметрі 0,20–0,30 мм (рис. 96).

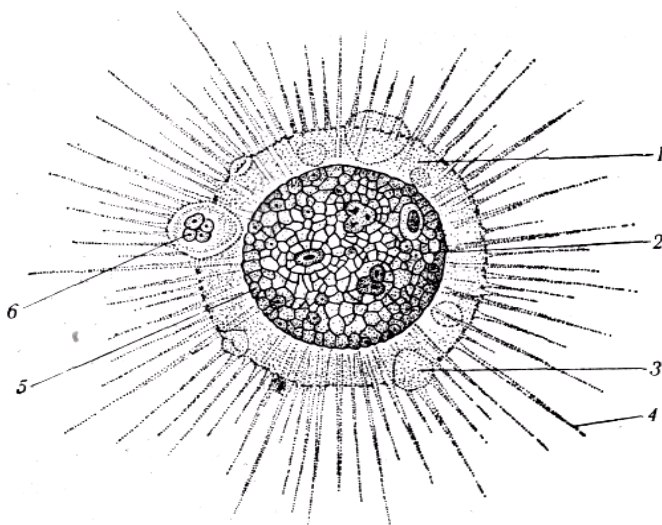


Рис. 96. Актиносферіум:

- 1 – ектоплазма;
- 2 – ектоплазма;
- 3 – пульсуюча вакуоля;
- 4 – аксоподії;
- 5 – ядра;
- 6 – травна вакуоля.

Від нього відходять у вигляді променів численні тонкі голкоподібні псевдоподії. Цитоплазма складається з зовнішнього широкого прозорого шару ектоплазми, який містить у собі багато великих вакуолей, та внутрішнього, темнішого і щільнішого шару ендоплазми, в якому помітні численні тільця – ядра.

Внутрішній шар ендоплазми має дрібніші вакуолі; крім ядер між ними знаходяться прошарки зернистої цитоплазми і травні включення.

В кожній з псевдоподій є щільна, осьова скелетна нитка, яка доходить до внутрішнього цитоплазматичного шару. Такі псевдоподії мають назву аксоподій.

Зовні кожний осьовий промінь покритий тонким шаром м'якої зернистої цитоплазми. При подразненні сонцевика *Actinosphaerium eichhornii* хімічним шляхом псевдоподії скорочуються і осьові нитки стають добре помітними.

Сонцевики аксоподіями головним чином захоплюють їжу, а при повільному згинанні аксоподій вони можуть пересуватися по субстрату. Актиносферіуми ширяють також у воді і навіть плавають.

Інфузорії, коловертки, дрібні рачки тощо при доторкуванні до аксоподій сонцевиків перестають рухатись. Очевидно, їх паралізує якась отруйна речовина, що її виділяють сонцевики при подразненні. Навколо здобичі схиляються сусідні аксоподії і підводять її до поверхні ектоплазми. Від останньої нерідко виступає широка лопасна псевдоподія, яка і поглинає їжу. Іноді ж на поверхні сонцевика просто утворюється ямка, в яку їжа і втягується. Далі навколо їжі утворюється травна вакуоля, яка передається в ендоплазму. Неперетравлені рештки їжі поступово виштовхуються із тіла.

Сонцевики живуть у стоячих водоймах, у воді мохових боліт, де вільно плавають. Деякі з них ведуть сидячий спосіб життя.

Клас ПРОМЕНЯКИ (RADIALIA)

До цього класу – найчисленнішої групи серед класу саркодових (до 8000 видів) – належать виключно морські організми. Для їх існування потрібна висока концентрація солей.

Радіолярії характеризуються великою різноманітністю форм. Серед них зустрічаються всі геометричні фігури, відомі в інших тварин, а також 12 та 20-гранники, які в інших групах тваринного світу не зустрічаються.

Живляться радіолярії дрібними водоростями і найпростішими, яких вони захоплюють своїми псевдоподіями. Мінеральний скелет радіолярій добре зберігається у викопному стані і тому вони мають важливе значення в геології і палеонтології – допомагають при визначенні віку геологічних відкладів. Радіолярії, як і форамініфери, відіграють важливу роль в утворенні гірських порід.

Від кулястого тіла, що досягає в діаметрі 40–50 мм, в усі зони відходять скелетні голки. В тілі радіолярій можна розрізнити два шари: внутрішній, більш інтенсивно забарвлений, внутрішньо капсулярну речовину і зовнішній, світліший, позакапсулярну речовину. Обидва ці шари відмежовані

внутрішнім скелетом – центральною капсулою, в якій міститься ендоплазма і глибокі шари ектоплазми. Тонка, еластична псевдохітинова центральна капсула пронизана численними порами, за допомогою яких обидва шари цитоплазми з'єднані між собою. Через капсулу до центра тіла проходять і скелетні голки. Вони з'єднані своїми пірамідальне загостреними проксимальними кінцями і щільно скріплені. Скелетні голки у *Acanthometra elastica* складаються з сірчаноокислого стронцію (SrSO_4). Таких голок - 20, вони розташовані в меридіальних площинах і перетинаються під кутом 45° . Численні ядра містяться в ендоплазмі. Ниткоподібні псевдоподії відходять від тіла радіолярій по радіусах (рис. 97).

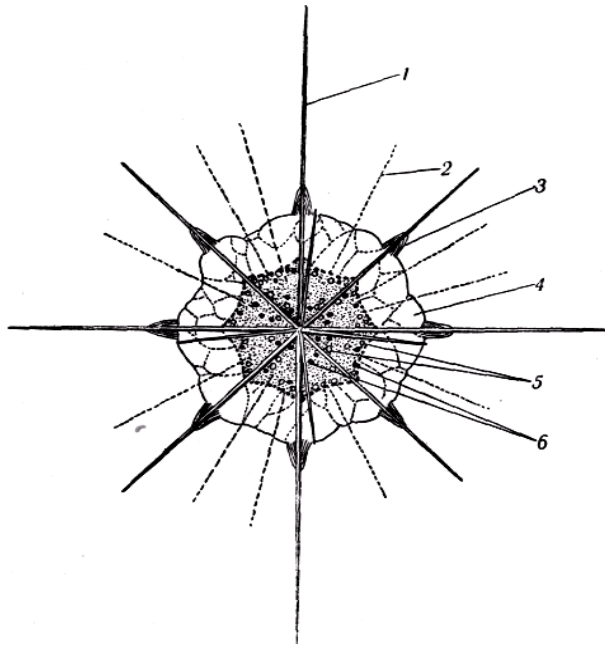


Рис. 97. Акантометра:

- 1 – голки скелета;
- 2 – псевдоподії;
- 3 – мускульні волокна (міонери);
- 4 – позакапсулярна плазма;
- 5 – внутрішньокапсулярна плазма;
- 6 – ядра.

До даного класу належать феодарії *Phaeodaria* (рис. 98).

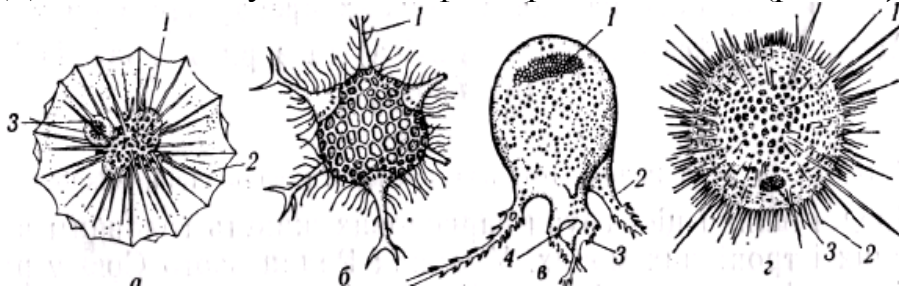


Рис. 98. Різні види феодарій:

а – аулаканта: 1 – феодіум; 2 – радіальні голки; 3 – центральна капсула;

б – циркоспатіс: 1 – голки скелета;

в – тускарета: 1 – центральна капсула; 2 – аборальна голка; 3 – оральна голка; 4 – вустя;

г – костанідіум: 1 – головні голки; 2 – побічні голки; 3 – вустя.

Глибинна аулаканта (*Aulacantha scolymantha*; рис. 98, а). Ця велика радіолярія має кулясту форму і досягає в діаметрі 3–3,5 мм. У центрі цитоплазматичного тіла аулаканти є особливе, характерне тільки для представників ряду феодарій, утворення феодіум. Це скупчення пігментних

зерен, частинок перетравленої їжі і гранул запасних поживних речовин разом з крапельками жиру. Феодіум відіграє важливу роль в обміні речовин радіолярій.

Невеликих розмірів центральна капсула знаходиться безпосередньо біля феодіуму; вона має три отвори, за допомогою яких внутрішньо капсулярна речовина з'єднується з позакапсулярною.

Скелет складається з 30–40 циліндричних радіальних голок, які вільно схрещуються в центрі кулястого тіла. Крім цих голок є ще тангентальні голочки, густо розташовані в поверхневому шарі цитоплазми.

Трироздільний циркоспатис (*Circospathis sexfurca*; рис. 98, б). Тіло цієї своєрідної феодарії міститься в кулястій темно-коричневій черепашці, поверхня якої має комірцеву структуру у вигляді досить правильних багатокутників. З зовнішнім середовищем порожнина черепашки з'єднується за допомогою вустя. Від черепашки відходять шість радіальних голок, довжина яких трохи менша за їх діаметр. На своїх вільних кінцях голки мають три розгалуження. Поверхня черепашки і радіальні голки покриті тонкими щетинками.

Трубчаста тускаре́та (*Tuscaretta tubulosa*; рис. 98, в). Черепашка сферична або грушоподібна, темно-коричнева, 1,5 мл завдовжки, пронизана дуже тонкими порами. На одному з полюсів черепашки є досить широке вустя, здавлене з боків, з двома оральними голками, що відходять від країв вустя. Голки довгі і звичайно обламані. Від стінки черепашки відходять 3–4 аборальні голки, довгі, загнуті і покриті шипиками. У живих особин позакапсулярна плазма тонким шаром покриває черепашку і голки. Всередині черепашки містяться овальної форми центральна капсула і яскраво забарвлений феодіум.

Мінливий костанідіум (*Costanidium variabile*; рис. 98, г) має правильної кулястої форми безбарвну кремнійову черепашку, пронизану значною кількістю досить великих однакових за розміром пор. Діаметр черепашки близько 0,3 феодарії *Phaeodaria* 0,9 мм. До країв широкого вустя прикріплюються 2–3 головні голки. Від поверхні черепашки відходять численні радіальні голки – головні і побічні. Головні голки досить тонкі, довжина їх не перевищує довжини радіуса скелетного шару. Довжина побічних голок становить 1/3–1/6 довжини головних.

Представники цієї групи саркодових живуть головним чином у теплих і тропічних морях.

Підтип ДЖГУТИКОВІ АБО БИЧОНОСЦІ (MASTIGOPHORA – FLAGELLATA)

Відомо близько 6–8 тис. видів. Зустрічаються як поодинокі, так і колоніальні. Характерна ознака представників класу – переміщення за допомогою джгутиків, яких буває від одного до кількох десятків і навіть сотень. Проте серед цих форм є й такі, що поряд з джгутиками можуть утворювати псевдоподії. Живуть головним чином у прісній і морській воді, є

чимало паразитичних форм. Підтип Джгутикові об'єднує біля 20 рядів, що належать до двох класів, а саме:

Клас Рослинні джгутикові (*Phytomastigina*)

Клас Тваринні джгутикові (*Zoomastigina*)

Клас РОСЛИННІ ДЖГУТИКОВІ (*PHYTOMASTIGINA*)

Ряд ЕВГЛЕНОВІ (*EUGLENOIDEA*)

До цього ряду належать джгутикові порівняно значних розмірів, як правило, з одним, іноді з двома джгутиками. У більшості видів є зелені хроматофори і тому ці найпростіші забарвлені в зелений колір. Живляться вони на світлі аутотрофно (відбувається фотосинтез), в темряві – гетеротрофне. Поширені евглени голодним чином у дуже забруднених прісних водоймах.

У *Euglena viridis* (зелена) тіло її веретеноподібне, довжини близько 0,05 мм (рис. 99).

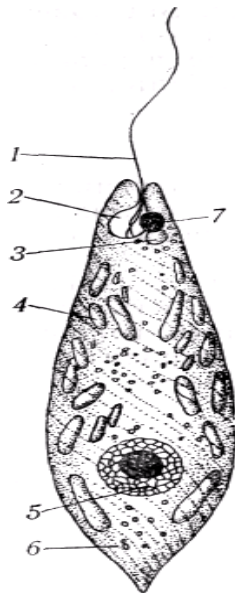


Рис. 99. Евглена зелена (*Euglena viridis*):

- 1 – джгутик;
- 2 – резервуар скоротливої вакуолі;
- 3 – скоротлива куола;
- 4 – хроматофори;
- 5 – ядро;
- 6 – парамілові зерна;
- 7 – става-стигма.

Тіло евглени загострене на задньому кінці і закруглене на передньому. Зовні евглена зелена покрита тонкою еластичною оболонкою-пелікулою, яка є похідним ектоплазми. Така пелікула дає змогу тварині змінювати форму свого тіла (метаболювати). За несприятливих умов евглена дуже скорочується, набуваючи кулястої форми. На передньому кінці тіла евглени є джгутик – еластична нитка, в основі якого лежить базальне зерно. Евглена пересувається внаслідок швидкого руху джгутика, який ніби всвердлюється у воду, описуючи конусоподібну фігуру. Біля основи джгутика міститься скоротлива (пульсуюча вакуоля). Завдяки скороченню цієї вакуолі її вміст виливається у резервуар, який зв'язаний із зовнішнім середовищем вузьким каналом і відкривається на передньому кінці тіла евглени. На передньому кінці тіла розміщена світлочутлива *стигма* (очна пляма) – крапля жиру, забарвлена пігментом гематоксиком. Завдяки стигмі евглена реагує на світлові подразнення, рухаючись у напрямку джерела світла (*позитивний фототаксис*). Зелений колір евглени зумовлюється наявністю в її цитоплазмі

великої кількості насичених хлорофілом хроматофорів, які утворюють одну чи дві характерні зірчасті фігури. Завдяки хлорофілу евглена здатна житися як зелена рослина, синтезуючи на сонячному світлі вуглеводи за рахунок вуглецю і води. Продуктом цього синтезу є параміл – вуглевод, подібний до крохмалю, але він не набуває під дією йоду фіолетового забарвлення. Параміл відкладається в цитоплазмі у вигляді дрібних овальних зерняток. В темряві евглена втрачає хлорофіл і живиться, всмоктуючи всією поверхнею тіла розчинені у воді готові органічні сполуки. Таким чином, живлення евглени змішане (міксотрофне). Необхідні мінеральні солі та азотисті сполуки всмоктуються евгленою осмотичне з навколишнього середовища через пелікулу. У розширеній частині тіла помітне ядро.

У задній частині тіла евглени міститься пухирцеподібне ядро. Розмножується евглена безстатевим шляхом, поздовжнім поділом. При цьому спочатку ділиться ядро, а потім і все тіло в поздовжньому напрямі, починаючи з переднього кінця до заднього. За несприятливих умов евглена округлюється і виділяє навколо себе щільну оболонку – цисту.

У водоймах поширені різні види евглен (рис. 100)

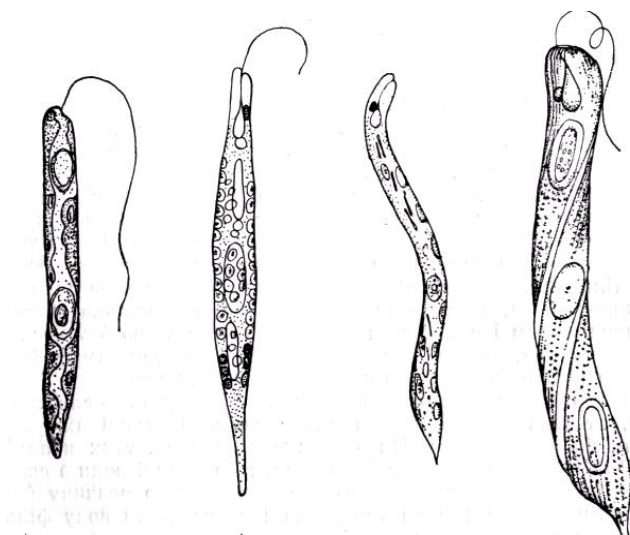


Рис. 100. Різні види евглен:

a – Euglena gracilis;

б – E. acus;

в – E. deses;

г – E. oxyuris.

Euglena gracilis (рис. 100, *a*). Невеликі рухливі евглени (завдовжки 37–45 мкм). Хроматофорів кілька, звичайно 5–10, видовженої форми, іноді з неправильно порізаними краями. Кожний хроматофор несе один піреноїд, що займає його центральну частину. Довжина джгутика така сама, як і довжина тіла.

Euglena acus (рис. 100, *б*). Дуже витягнуті, веретеноподібні евглени з загостреним заднім кінцем. Майже не змінюють форми тіла. Довжина близько 300–350 мкм. Численні овальні хроматофори. Парамілові зерна великі, паличкоподібні. Джгутик короткий.

Euglena deses (рис. 100, *в*). Евглени з циліндричним тілом, здатні посилено метаболувати. Довжина – 85–155 мкм. Численні дрібні хроматофори розташовані переважно на периферії, безпосередньо під пелікулою. Джгутик короткий.

Euglena oxyuris (рис. 100, *г*). Довжина тіла – 350–500 мкм, пелікула

спіральне посмугована. Численні дрібні хроматофори. Характерна наявність двох великих парамілових зерен у вигляді кілець, з яких одне розташоване в передній, а друге в задній третині тіла.

Крім представників роду *Euglena* у прісних водах часто зустрічаються представники трьох інших родів, які теж належать до ряду *Euglenoidina*, а саме: *Phacus*, *Trachelomonas* і *Peranema* (рис. 101).

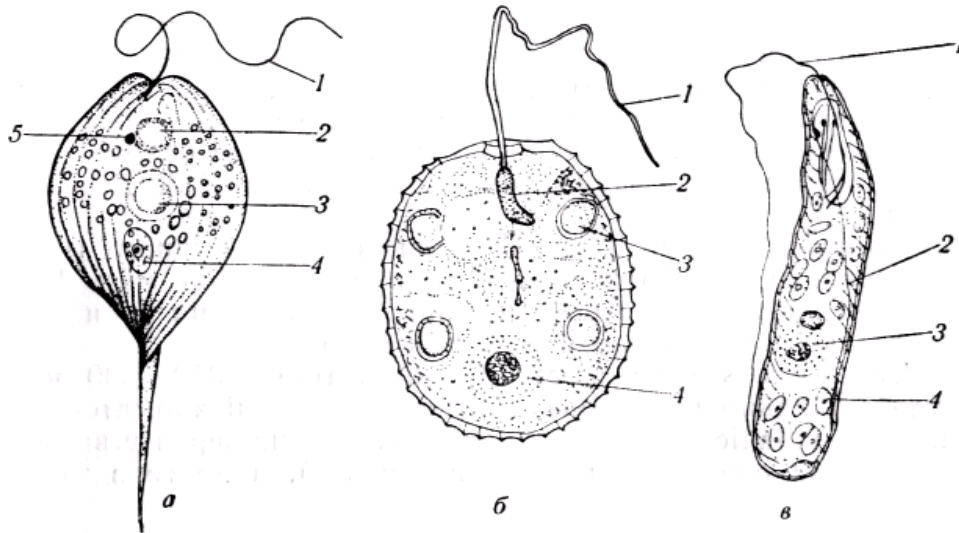


Рис. 101. Різні види джгутикових:

а – *факус*: 1 – джгутик; 2 – скоротлива вакуоля; 3 – піреноїд (парамілове зерно); 4 – ядро; 5 – стигма;

б – *трахеломонас*: 1 – джгутик; 2 – стигма; 3 – піреноїд; 4 – ядро;

в – *перанема*: 1 – передній джгутик; 2 – задній джгутик; 3 – ядро; 4 – парамілові зерна.

Представники роду *факус* (*Phacus*; рис. 101, *а*) відрізняються від більшості евглен тим, що мають дуже міцну пелікулу і постійну форму тіла. *Phacus longicauda* має дуже сплюснене тіло з довгим виростом у вигляді голки на задньому кінці. Пелікула посмугована в поздовжньому напрямку. Численні хроматофори прилягають зсередини до пелікули. Всередині в центральній частині тіла міститься одне досить велике парамілове зерно. Пульсуюча вакуоля і стигма мають таку саму будову, як і у евглени. На передньому кінці тіла є один досить довгий джгутик. Ядро міститься в задній половині тіла. На живих екземплярах воно непомітне.

Представники роду *трахеломонас* (*Trachelomonas*; рис. 101, *б*) мають міцну оболонку у вигляді черепашки, яка часто покрита численними шипиками. Черепашки, інкрустовані солями заліза, мають жовтий або коричневий колір. Є кілька хроматофорів з піреноїдами і добре розвинута стигма. Пульсуюча вакуоля побудована так, як у евглени. Джгутик один, розташований на передньому кінці.

Перанема (*Peranema*; рис. 101, *в*) на відміну від евглени не має зеленого забарвлення і належить до безбарвних джгутикових.

Її довгий щільний і порівняно малорухливий джгутик легко спостерігати під мікроскопом. Другий тонкий джгутик приростає до пелікули і через те непомітний. Спосіб живлення голозойний (тваринний). Отвір резервуара, який відповідає фаринксу, є тут клітинним ротом. *Peraneta* має травні вакуолі. Є багато скоротливих вакуолей.

Ряд ФІТОМОНАДИ (*PHUTOMONADINA*)

До цього ряду належать зелені джгутикові з чашкоподібними хроматофорами. Більшість представників – жителі прісних водойм, частина – морські види. Представником є вольвокс *Volvox aureus*, який належить до колоніальних форм і входить до складу планктону ставків і озер (рис. 102).

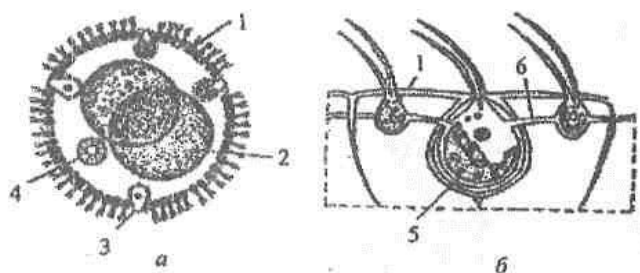


Рис. 102. Будова колонії вольвоксу:

a – колонія вольвоксу;

б – ділянки колонії;

1 – вегетативні (соматичні) клітини; 2 – дочірні колонії;

3 – макрогомета; 4 – мікрогета; 5 – нестатева генеративна клітина;

6 – цитоплазматичний місток.

Колонії вольвоксу можуть сягати 2 мм у діаметрі. Основну масу колонії утворює драглиста речовина, що виникає внаслідок ослизнення оболонок частини клітин. "Поверхня" колонії складається із значної кількості (до 20 тис.) клітин, які сполучаються цитоплазматичними містками і утворюють один шар. Клітини, що складають колонію, неоднорідні. Більшість із них не здатна до подальшого розмноження (вегетативні клітини). Ці клітини мають два джгутики, один хроматофор, ядро та дві скоротливі вакуолі. Між собою з'єднуються цитоплазматичними містками й утворюють на поверхні один шар. У середині кулі – драглиста речовина, яка виникає внаслідок ослизнення оболонок частини клітин.

Нестатеве розмноження відбувається за рахунок більших клітин, які проникають всередину колонії і в результаті поділу дають початок новим колоніям. Після загибелі материнського організму вони переходять до самостійного способу життя.

Статеве розмноження відбувається за допомогою спеціалізованих великих клітин без джгутиків. Частина з них перетворюється на жіночі статеві клітини гамети – оогонії, з яких, розвиваються яйцеклітини. В інших спеціалізованих клітинах розвивається велика кількість чоловічих статевих клітин гамет – сперматозоїдів. Після запліднення утворюється зигота

(ооспора), вона дає початок новій колонії. Зигота проростає навесні. Вона ділиться спочатку мейотично, потім – мітотично, тобто диплоїдна лише зигота. Утворюється пластинка гаплоїдних клітин, з якої формується кулясте тіло вольвоксу.

Ряд ПАНЦИРНІ (*PERIDINEA*, АБО *DINOFLAGELLATA*)

Більшість видів цього ряду має дрібні хроматофори; інші види втрачають їх і переходять до тваринного живлення. Особливо багато панцирних джгутикових у планктоні антарктичних морів.

Різні види *Ceratium* належать до складу як прісноводного, так і морського планктону.

Представниками роду *Ceratium* є види *Ceratium hirudinella*, який має один довгий відросток спереду і від одного до чотирьох ззаду; рис. 103, а і *Ceratium tripos*, який має один відросток спереду та два з боків; рис. 103, б, має хроматофори (жовті, коричневі чи зеленуваті) і панцер з клітковини, дві половинки якого складаються з окремих покритих скульптурою пластинок.

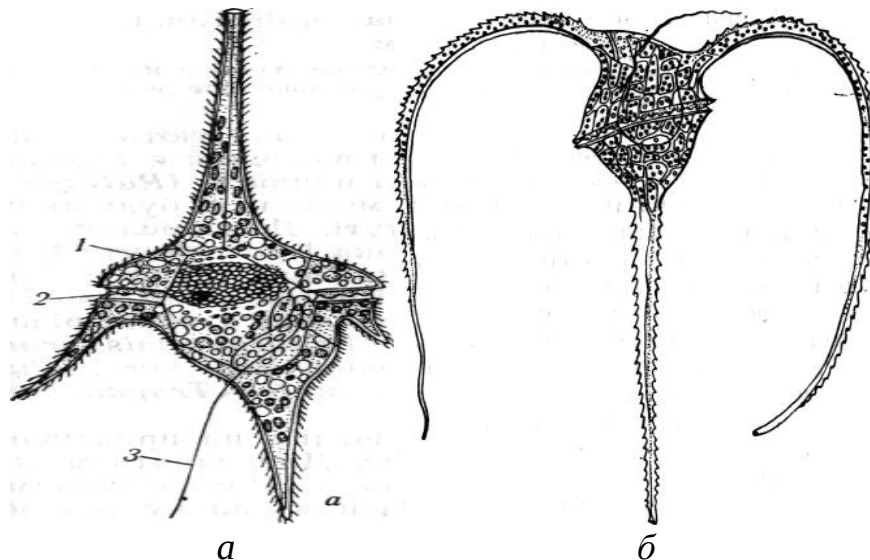


Рис. 103. Цератіум:

а – *Ceratium hirudinella*; 1 – ядро; 2 – рівчачок; 3 – джгутик.

б – *Ceratium tripos*:

Клас ТВАРИННІ ДЖГУТИКОНОСЦІ (*ZOOMASTIGIANA*)

Підклас об'єднує гетеротрофні джгутиконосці, вільноживучі, або паразитичні, форми.

Ряд КІНЕТОПЛАСТИДИ (*KINETOPLASTIDA*)

Представники цього ряду мають кінетопласт – особливий органоїд, зв'язаний з джгутиком. Джгутик один, іноді два. Проводячи вздовж тіла, джгутик зростається з його поверхнею, утворюючи ундулюючу мембрану. До ряду належить незначна кількість вільноживучих видів, але більшість представників ведуть паразитичний спосіб життя. Серед них є збудники небезпечних захворювань людини і тварин.

Трипаносоми вузькі веретеноподібні зігнуті тіла з ядрами і кінетопластом, вони мають невеликі розміри (20–70 мкм). (рис. 104).

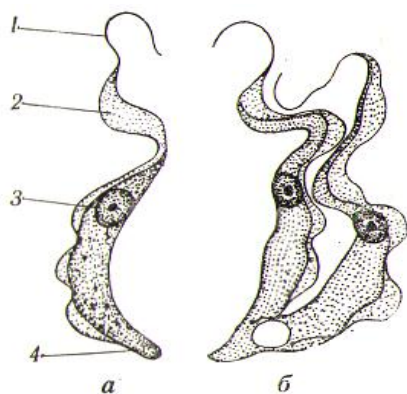


Рис. 104. Трипанозома:

- а* – будова трипанозоми;
- б* – трипанозома в процесі поділу:
- 1 – джгутик;
- 2 – ундулююча мембрана;
- 3 – ядро;
- 4 – кінетопласт.

Тіло трипанозом рожевого кольору, загострене з обох боків. Звичайно тіло зігнуте на один бік, причому опуклим є той бік, який несе ундулюючу мембрану. Ядро – синього кольору овальне тільце, дещо витягнуте по поздовжній осі трипанозоми, займає майже весь поперечний діаметр тіла і міститься приблизно на межі передньої і двох задніх його третин. Кінетопласт у вигляді овального компактного зерна міститься біля заднього кінця трипанозоми. Він значно менших розмірів, ніж ядро, і забарвлений у яскраво-червоний колір. Від кінетопласта бере початок яскраво-червоного кольору джгутик. Прилягаючи до тіла, джгутик направляється вперед у вигляді крайової нитки прозорої ундулюючої мембрани і вільно виступає на передньому кінці тіла. Для трипанозом характерна відсутність будь-яких вакуолей. Живлення їх відбувається шляхом ендосмосу.

Серед численних видів трипанозом, які паразитують у крові хребетних тварин, найбільш доступною для вивчення є *Trypanosoma levisi*, яка часто зустрічається в крові пацюка (*Rattus norvegicus*). У крові в'юнових риб (в'юна – *Misgurnkmtus misgurnus*, шиповки – *Cobitis taenia*, авдюшки – *Nemachilus barbatulus*) паразитує *Trypanosoma cobitis*, а в крові жаб – *Trypanosoma rotatorium*.

Найбільш відома трипаносома, що спричиняє сонну хворобу людини. Поширена хвороба серед населення екваторіальної Африки. Переносником є муха це-це, яка через укуси від хворої людини до здорової переносить збудника хвороби. Трипаносоми розмножуються у шлунку комах. У природі цей вид трипаносом знаходиться у крові антилоп і не викликає в них хворобу. Перші прояви хвороби у людини – слабкість, запалення лімфатичних вузлів, сонливість, пропасниця, далі стан погіршується. За відсутністю лікування людина помирає.

Ряд ОПАЛІНОВІ (OPALINIDA)

Паразити кишкового тракту переважно безхвостих амфібій. Тіло рівномірно вкрите джгутиками (війками), які розміщуються поздовжніми рядками, чим вони нагадують представників ряду *Holotricha*. Цитостома немає. Втрату його слід розглядати як регресивну ознаку, пов'язану з паразитичним способом життя. Живлення сапрофітне. Ядер може бути багато або два, однакових за будовою. Нестатеве розмноження відбувається поділом

клітини в косому напрямку. Статевий процес – копуляція.

Тіло опалін вкрите густо війками (рис. 105). Овальне тіло опалін має асиметричну форму: на одному кінці воно закруглене, на другому – косо зрізане. Розрізняють два шари: тонку, гомогенну, прозору ектоплазму і зернисту ендоплазму. В ендоплазмі помітні маленькі міхурцеподібні ядра (до кількох десятків), їх краще видно, якщо до препарату додати трохи оцтової кислоти. Пульсуючих й травних вакуоль у опалін немає. Живляться опаліни осмотичне.

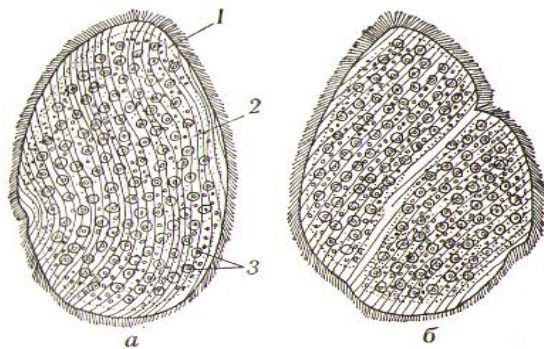


Рис. 105. Опаліна (а) в процесі поділу (б):
1 – ектоплазма; 2 – ендоплазма; 3 – ядра.

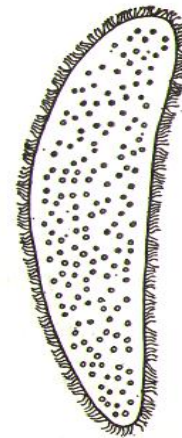


Рис. 106. Цепедея

Розмножуються опаліни як безстатевим, так і статевим шляхом. Безстатеве розмноження відбувається шляхом поділу в косому напрямку (рис. 105, б).

Період статевого розмноження паразита збігається з періодом розмноження господаря, тобто навесні. Перед тим як амфібії мають відкласти ікру, частина опалін розпадається в кишечнику внаслідок поділів, що швидко змінюють один одного, на невеликі 3–12-ядерні особини. Останні інцистуються і разом з екскрементами виходять назовні в воду, де їх ковтають пуголовки. В їхньому кишечнику опаліни звільняються від цист і разом з поділами дають початок одноядерним мікро- і макрогаметам. Гамети копулюють і утворюють зиготи, які потім розвиваються у багатоядерну вегетативну форму опалін.

У прямій кишці жаб часто зустрічаються інші представники опалінід, які належать до роду *Cerpedea* (рис. 106) і нагадують за будовою *Opalina ranarum*.

Опаліна є паразитом прямої кишки жаби (*Rana esculenta*).

Лямблії (*Lamblia*). Паразитичні одноклітинні (*L. intestinalis*). На черевній стороні знаходяться присисні диски, за допомогою яких лямблії прикріплюються до клітин. Живляться речовинами, що накопичуються в зоні пристінного травлення, чим викликають блокаду процесам всисання. Живуть у жовчних протоках, тонкій кишці, сечовидільних та статевих шляхах

людини (переважно дітей), тварин. У задньому відділі кишечника лямблії скидають джгутик і виділяють товсту оболонку.

Lamblia intestinalis, або *Giardia lamblia*, належить до роду *Giardia*, типу *Sarcomastigophora*. Хворобу називають **лямбліозом**, або **гіардозом**. Лямблії в організмі людини можуть перебувати у вегетативній формі та у вигляді цисти. Вегетативна форма плоска, має грушеподібну або серцеподібну форму з тупим заокругленим переднім і загостреним хвостовим кінцем, двобічно симетрична. На тупому кінці клітини лямблії є два симетрично розташованих ядра, які разом із парабазальним тілом надають збуднику вигляд "обличчя з гримасами". Рухливість лямблій (гіардій) зумовлена чотирма парами джгутиків: одна пара відходить від заднього кінця тіла, інші – знизу і з боків. Для лямблій характерні танцюючі рухи. За рахунок обертального руху навколо осі свого тіла вони постійно перекидаються набік, нагадуючи політ падаючого листя. Цисти нерухливі, овальні. Розповсюджуються за допомогою цист. Зверху цисти покриті товстою оболонкою. Незрілі цисти мають 2 ядра, зрілі – 4 ядра, які зміщені до одного полюсу. Розмножуються лямблії шляхом поділу вздовж клітини.

Тип АПКОМПЛЕКСНІ (APICOMPLEXA)

Представники типу Апікомплекси (*Apicomplexa*) ведуть виключно паразитичний спосіб життя. Відомо понад 3600 видів. Форма тіла постійна завдяки наявності пелікули. Стадії паразитів, що проникають у клітину господаря, на передньому кінці тіла мають спеціальне утворення – *апикальний комплекс*. Можливо, він та ще деякі утвори виділяють ферменти, що забезпечують проникнення паразита у клітину.

У життєвому циклі присутнє чергування нестатевого і статевого розмноження. Статевий процес – копуляція (ізогамія, гетерогамія). Перший поділ зиготи відбувається шляхом мейозу, після чого формуються *спорозоїти* – стадія для розповсюдження виду, зараження господаря.

Клас СПОРОВИКИ (SPOROZOA)

Це переважно внутрішньоклітинні паразити тварин і людини. Зрілі форми не мають органів руху. Не мають органів живлення і травлення. Дихання, виділення, живлення відбувається через усю поверхню тіла.

Нестатеве розмноження споровиків чергується зі статевим. Нестатеве розмноження відбувається поділом на дві частини або шизогонією (множинний поділ без поділу цитоплазми, пізніше навколо кожного ядра уособлюється цитоплазма). Статевий процес – копуляція (ізогамія, анізогамія). Зигота виділяє щільну оболонку і називається *ооцистою*. У середині ооцисти відбувається процес – спорогонія, результатом якого є утворення особливої стадії (*спорозоїтів*) для розповсюдження виду.

Представники: *малярійний плазмодій* та ін.

Підклас ГРЕГАРИНИ (GREGARINIDA)

Ряд ВЛАСНЕ ГРЕГАРИНИ (GREGARINIA)

Представники ряду Власне грегарины можуть досягти значних розмірів -

16 мм. Тіло грегарин, які паразитують у порожнинах безхребетних тварин, має довгасту, червоподібну форму (рис. 107).

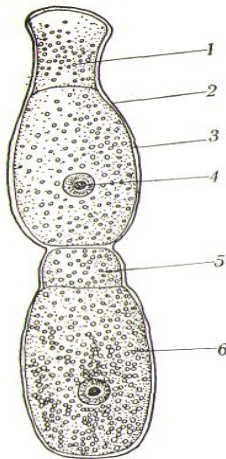


Рис. 107. Клепсидрина – дві з'єднані особини (сизигій):

- 1 – протомерит;
- 2 – кутикула;
- 3 – ектоплазма;
- 4 – ядро;
- 5 – ендоплазма;
- 6 – дейтомерит.

Особливістю будови представників ряду є те, що вони мають тричленисте тіло: епі-, прото- і дейтомерит.

Епімерит – передній членник тіла, який є органоїдом прикріплення грегарин до стінок кишкової порожнини.

Протомерит – середній членник тіла.

Дейтомерит – останній членник тіла, часто має крючкоподібні вирости, які дозволяють паразиту закріпитися на місці і не бути винесеним з кишкової порожнини поживними масами. Живлення і дихання відбуваються всією поверхнею тіла.

Зовні тіло вкрите кутикулою. Цитоплазма досить виразно поділяється на прозору гомогенну ектоплазму, яка утворює перегородку між протомеритом і дейтомеритом, і ендоплазму, яка містить значну кількість зерен запасної поживної речовини – параглікогену, подібного до глікогену. Ядро у грегарин одно (його добре помітно), має форму більш прозорого пухирця на темному фоні ендоплазми дейтомериту. У грегарин, як і в усіх споровиків, у зв'язку з паразитичним способом життя органоїдів травлення немає і живлення відбувається всмоктуванням через поверхню тіла перетравленої їжі з кишечника хазяїна. Пульсуючих вакуоль у грегарин також немає.

Нерідко зустрічаються не окремі грегарини, а так звані сизигії: дві або більше грегарин з'єднуються у ланцюжок, причому протомерит однієї грегарини прикріплюється до заднього кінця другої. Утворення сизигіїв є початком статевого процесу. Вважають, що одна з грегарин виконує роль жіночої особини, а друга – чоловічої.

Розмножуються грегарини статевим шляхом. Дві грегарини, що з'єдналися попарно (сизигії), округлюються і покриваються спільною оболонкою. Ядра обох грегарин багато разів діляться і відходять до периферії тіла, де утворюється велика кількість горбочків, кожний з яких має маленьке ядро, оточене цитоплазмою. Ці горбочки від шнур овуються і таким чином утворюються гамети. При цьому значна частина цитоплазми грегарин

залишається у вигляді залишкового тіла. Гамети, що походять від різних особин, попарно копулюють. Зигота оточується щільною оболонкою і перетворюється в ооцисту (спору). Всередині спори ядро її послідовно ділиться на вісім частин і весь вміст також розпадається на відповідну кількість дрібних червоподібних спорозоїтів. Ооцисти з спорозоїтами виділяються у зовнішнє середовище і є джерелом зараження інших тарганів. У кишечнику нового хазяїна оболонка ооцисти лопається, спорозоїти потрапляють у просвіт кишечника і виростають у дорослих грегарин.

Грегарин *Clepsidrina blattarum* знаходяться в кишечнику чорного таргана (*Blatta orientalis*) і прусака *Blatella germanica*).

Представників роду *Clepsidrina* (*C. cuneata* та *C. polymorpha*; рис. 108, а, б) легко знайти в кишечнику личинок жуків *Tenebrio molitor* – борошняних червів. Крім того, у борошняних червів зустрічаються грегарини, що належать до роду *Steinina* – *S. ovalis* (рис. 108, в). Ці грегарини на відміну від представників роду *Clepsidrina* характеризуються наявністю рухливого пальцеподібного переднього відділу – епімериту.

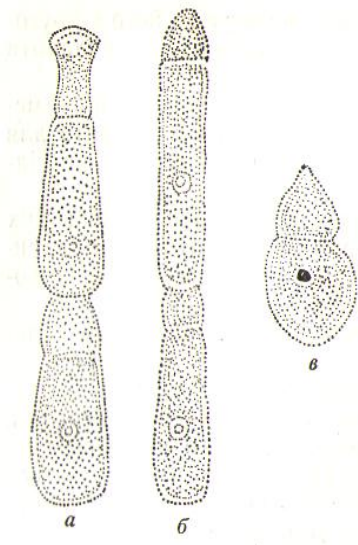


Рис. 108. Різні види грегарин:

а – *Clepsidrina cuneata*;

б – *C. polymorpha*;

в – *Steinina ovalis*.

Звертають увагу на те, що тіло *Clepsidrina cuneata*, *C. polymorpha* та *Steinina ovalis* на відміну від *C. blattarum* має три відділи: епімерит, протомерит та дейтомерит.

Представники роду *Monocystis* характеризуються відсутністю почленування тіла на епі-, прото- і дейтомерит. *Monocystis* паразитують у сім'яних мішках різних видів дощових червів. Грегарини потрапляють у сім'яні мішки червів на стадії спорозоїтів, які виходять в кишечнику черв'яка під час ковтання ним спор грегарин. Спорозоїти заглиблюються у бластопори (скупчення клітин, що мають опорне і поживне значення) і починають рости, поступово перетворюючись у дорослі форми (рис. 109). Звичайно зустрічаються кулясті, чималих розмірів цисти, оточені оболонкою; вони містять у собі грегарини на різних стадіях їх статевого розмноження (рис. 110).

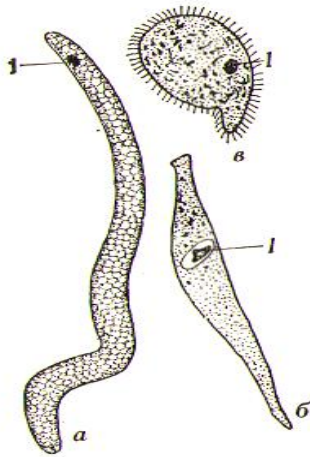


Рис. 109. Різні види моноцистис: *magna*):

a – *M. magna*; *б* – *M. agilis*,
в – *M. caudata*:
 1 – ядро.

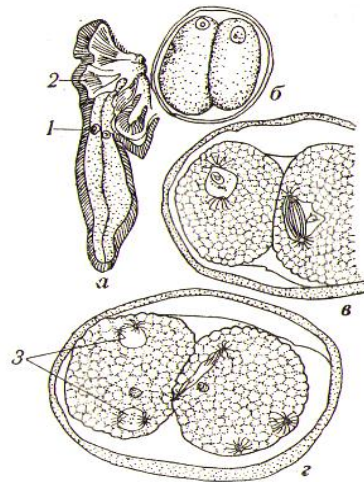


Рис. 110. Моноцистис (*Monocystis*

a – з'єднання двох грегарин у сизигій;
б – сизигій в цисті, ядра ще не
 почали ділитись;
в – перший поділ ядра в грегарин,
 що кон'югують;
г – дальший поділ ядер:
 1 – ядро; 2 – клітина епітелію
 сім'яного мішка;
 3 – веретена поділу ядра.

КЛАС КОКЦИДИОМОРФА (COCCIDIOMORPHA)

Ряд КОКЦИДИ (COCCIDIDA)

Кокцидії – внутрішньоклітинні паразити хребетних і безхребетних тварин. Представники ряду паразитують у печінці, нирках, жовчних каналах тощо. Для них характерний складний цикл розвитку, який відбувається із чергуванням безстатевого (шизогонії) і статевого (спорогонії) розмноження. У більшості кокцидій один живитель і спорогонія частково або повністю проходить у навколишньому середовищі. Для інших видів характерна зміна живителів. При цьому безстатеве розмноження (шизогонія) відбувається в одному живителі, а статеве розмноження (спорогонія) – в іншому.

Ооцисти кокцидій, що недавно вийшли з кишечника, мають овальну форму і покриті двошаровою прозорою оболонкою. Цитоплазматичний вміст їх у вигляді кулі займає центральну частину цисти. Ооциста з зиготою, яка ще не приступила до поділу, – це початкова стадія розвитку. Далі знаходять і розглядають ооцисту, в якій цитоплазма поділена на чотири окремих круглих або овальних тільця – споробласти. В центрі між споробластами помітне так зване залишкове тіло, яке є залишком цитоплазми з численними гранулами. Споробласти згодом покриваються власною оболонкою і називаються в такій стадії спорами; в кожній з чотирьох спор утворюється по два витягнутих тільця – спорозоїта, серед яких міститься невелике залишкове тіло. Лише при наявності спорозоїтів ооциста цілком зріла і здатна до інвазії нового хазяїна (кроля) після потрапляння до його кишечника.

Цикл розвитку кокцидій складається з різних стадій (рис. 111).

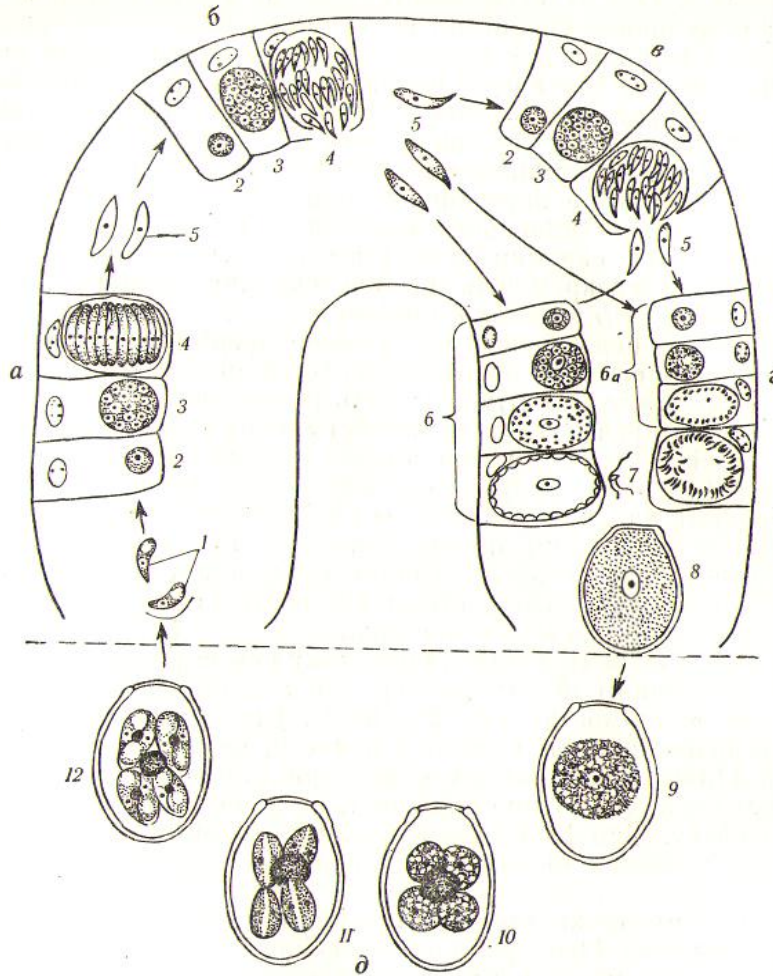


Рис. 111. Цикл розвитку кокцидій роду еймерія (*Eimeria magna*):

a – перше покоління шизогонії;

б – друге покоління шизогонії;

в – третє покоління шизогонії;

г – гаметогонія;

д – спорогонія:

1 – спорозоїти; 2 – молодий шизонт, 3 – шизонт, що росте (з багатьма ядрами); 4 – шизонт, що розпався на мерозоїти; 5 – мерозоїти; 6 – розвиток макрогамети; б, а – розвиток мікрогамети; 7 – мікрогамети; 8 – ооциста; 9 – ооциста, що приступає до спорогонії; 10 – ооциста з 4 споробластами і залишковим тілом; 11 – розвиток споробластів; 12 – зрілі ооцисти з 4 спорами, в кожній з яких по 2 спорозоїти.

Весь процес споруляції в ооцисті роду *Eimeria* триває 60–72 год за найбільш сприятливих для цього умов (достатня вологість, температура 20–30° С і наявність кисню повітря).

E. stiedae може викликати згубні епізоотії серед кролів (печінковий кокцидіоз, або еймеріоз).

У кишечнику кролів паразитує кілька видів роду *Eimeria*. Найчастіше зустрічаються *E. tagna*, *E. perforans*, *E. media*; крім того, в печінці кролів

паразитує *E. stiedae*. Наявність паразита в організмі кроля встановлюють дослідженням під мікроскопом екскрементів на присутність ооцист. По ооцистах визначають і види *Eimeria*.

Ряд ГЕМОСПОРИДІЇ (*HAEMOSPORIDIA*) (Кров'яні споровики)

Представником є малярійний плазмодій збудники тяжкої хвороби людини і тварин – малярії.

Мазки малярійного плазмодія (*Plasmodium vivax*) (рис. 112).

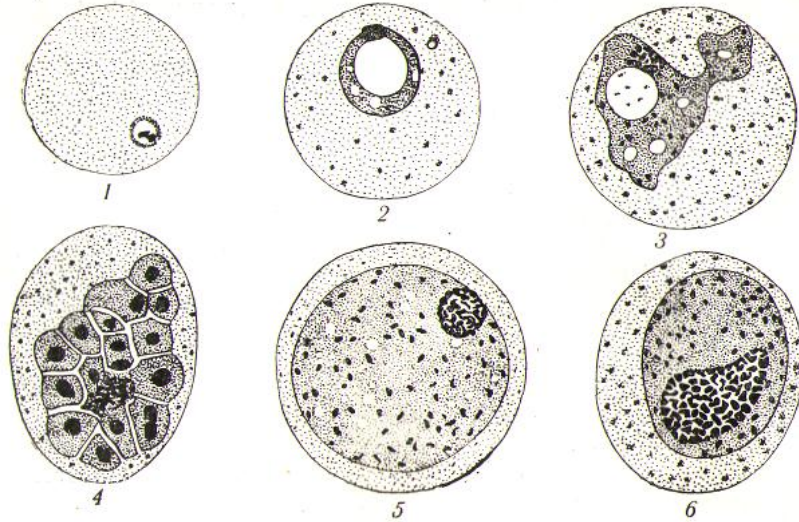


Рис. 112. Малярійний плазмодій (*Plasmodium vivax*):

- 1 – молода форма шизонта; 2 – стадія кільця;
- 3 – амебоїдна форма з великою вакуолею;
- 4 – дорослий шизонт (на стадії «морули»);
- 5 – макрогаметоцит; 6 – мікрогаметоцит.

Підряд об'єднує паразитів, які живуть у кров'яних клітинах різних хребетних тварин і людини. На відміну від кокцидій, у кров'яних споровиків *спорогонія* ніколи не проходить у зовнішньому середовищі, а лише в тілі кровосисних комах, які є переносниками цих паразитів.

Плазмодії можуть бути в еритроцитах крові на різних стадіях розвитку. Цитоплазма молодого плазмодія, який проник в еритроцит, має вигляд кільця, що при забарвленні за Гімза набуває блакитного кольору; всередині міститься червоного кольору ядро. Кільцеподібна форма зумовлена наявністю вакуолі в цитоплазмі паразита. Іноді в одному еритроциті можна знайти не одне, а два чи три кільця. Найбільш характерною рисою кільця є невелика маса цитоплазми, яка ще не містить у собі зерняток пігменту.

Малярія найбільш поширене захворювання у країнах з теплим кліматом (тропіках).

Цикл розвитку *Plasmodium vivax* включає основного та проміжного господаря (рис. 113)

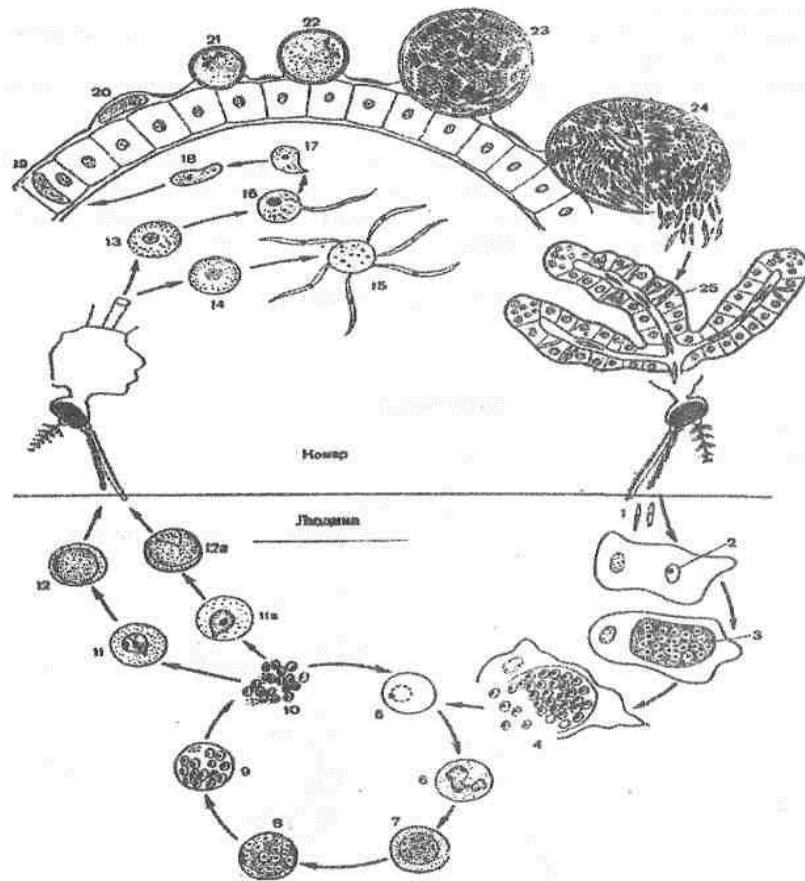


Рис. 113. Цикл розвитку *Plasmodium vivax*.

- 1 – спорозоїти; 2–4 – шизогонія в печінці;
- 5–10 – шизогонія в еритроцитах; 11 – молодий макроаметоцит;
- 11a – молодий мікрогаметоцит; 12 – зріла макрогамета;
- 12a – зрілий мікрогаметоцит; 13 – макрогамета; 14 – мікрогаметоцит;
- 15 – утворення мікрогамет; 16 – копуляція мікро- і макрогамети;
- 17 – зиготи; 18 – рухлива зигота (оокінета);
- 19 – оокінета, що проникає через стінку кишечника комара;
- 20 – оокінета, що прикріпилась до зовнішньої стінки кишечника комара;
- 21, 22 – поділ ядер в ооцисті; 23 – зріла ооциста з спорозоїтами;
- 24 – спорозоїти, що виходять з-під оболонки ооцисти;
- 25 – спорозоїти у слинних залозах комара.

Більш дорослі паразити втрачають кільцеподібну форму, займають дедалі більше місця в еритроциті, живлячись його цитоплазмою, яка містить в собі гемоглобін, і здійснюють всередині еритроцита амебоподібні рухи. У цитоплазмі паразитів відкладається чорний пігмент (меланін) у вигляді численних темних зерняток. Це найбільш тривала стадія паразита – *шизонт*.

У дорослих шизонтів псевдоподії зникають. Шизонти мають округлу форму і майже цілком заповнюють еритроцити. Розміри таких еритроцитів значно перевищують розміри нормальних; форма їх часто неправильна, забарвлення блідіше в зв'язку з руйнуванням гемоглобіну. Найбільш

характерною ознакою стадії шизонта є наявність пігменту в цитоплазмі і одно ядро.

Паразитів, які перебувають на стадії поділу ядра, називають шизонтами, що діляться. Наявність двох і більше ядер дає змогу чітко відмежувати цю вікову групу від попередньої.

Кількість ядер збільшується, біля них скупчується цитоплазма і шизонт розпадається на відповідну кількість мерозоїтів. Кожний мерозоїт являє собою овальну або круглу грудочку блакитної цитоплазми і містить червоне ядро. Після розпаду еритроцита, який настає за поділом паразита, мерозоїти потрапляють у плазму крові і проникають у нові еритроцити, де й розвиваються. Так відбувається безстатеве розмноження малярійних паразитів в еритроцитах.

Крім стадій безстатевого розмноження в крові хворих на малярію зустрічаються і незрілі статеві форми паразита (чоловічі – мікрогаметоцити та жіночі – макрогаметоцити), які також розвиваються всередині еритроцитів. Вони утворюються за рахунок деякої частини мерозоїтів, які після проникнення в еритроцит розвиваються не в шизонти, а в гаметоцити. Від молодих шизонтів молоді гаметоцити відрізняються відсутністю вакуолі, більш правильними, округлими контурами і відносно темним кольором цитоплазми. В цитоплазмі гаметоцитів також відкладаються зерна меланіну. Для свого дальшого розвитку гаметоцити повинні потрапити в шлунок самок комара роду *Anopheles*. У крові людини вони циркулюють деякий час, а потім гинуть.

Тип КНИДОСПОРИДІЇ (CNIDOSPORIDIA)

На відміну від споровиків у кнідоспоридій немає чергування шизогонії, статевого процесу та спорогонії. Паразитують кнідоспоридії у порожнинах або тканинах різних органів тварин. Клас має близько 1200 видів.

Клас МІКСОСПОРИДІЇ (MYXOSPORIDIA) (Слизоспоровики)

Слизові споровики в переважній більшості – паразити морських і прісноводних риб. Це найчисленніша група серед паразитичних найпростіших, що налічує понад 700 видів. Багатоядерні вегетативні стадії паразитують в усіх органах риб, за винятком просвіту кишечника. Найчастіше вони оселяються на зябрах у вигляді білуватих, різної форми і розмірів, вузликів. У вегетативних стадіях утворюється різна кількість спор (від 1 до 1000000).

Розміри їх у різних видів різні. Довжина спор – від 10 до 20 мкм. Оболонка складається з двох стулок, які щільно прилягають одна до одної. На передньому кінці спори розташовуються дві полярні жалкі капсули, всередині яких містяться скручені жалкі нитки. На задньому кінці спори міститься амебоїдний зародок з двома ядрами. Для спор роду *Myxobolus* характерна, крім того, наявність в амебоїді вакуолі (так звана йодофільна вакуоля), яка помітно забарвлюється йодом та розчином Люголя у червоно-коричне-вий колір. Спори міксоспоридій у типових випадках утворюються з

шести клітин: дві клітини утворюють двостулкову оболонку, дві – жалкі капсули і з двох утворюється амебоїдний зародок.

Спори мікроспоридій *Мухоболус* *sp.* мають овальну або еліптичну форму (рис. 114).

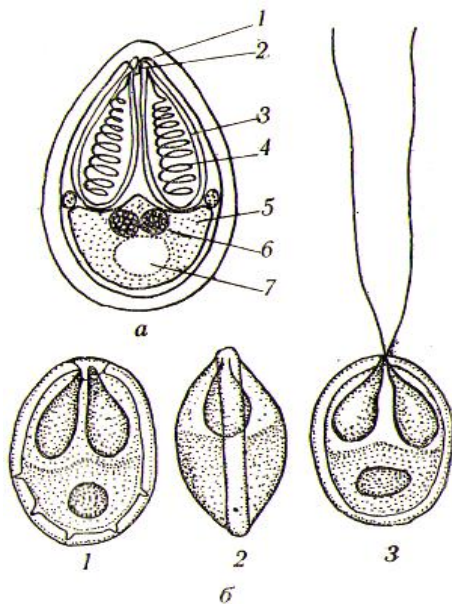


Рис. 114. Спора міксоболус:

a – схема будови:

- 1 – стулки;
- 2 – інтеркапсулярний відросток;
- 3 – полярна капсула;
- 4 – стрекальна нитка;
- 5 – амебоїдний зародок;
- 6 – ядра амебоїдного зародка;
- 7 – йодофільна вакуоля;

б – *Мухоболус* *karelicus*:

- 1 – загальний вигляд;
- 2 – вигляд збоку (помітно шовний валик);
- 3 – спора з викинутими жалкими нитками.

Риби заражуються слизовими споровиками під час ковтання їжі та води. Мікроспоридії викидають через вивідний отвір жалкі нитки і прикріплюються за їх допомогою до стінок кишкового каналу. Стулки спори розходяться і звільняють амебоїдний зародок, який проникає крізь стінку кишечника в капіляри і з течією крові заноситься на постійне місце паразитування. Тут молодий амебоїд проходить стадію вегетативного розвитку і поступово перетворюється на цитоплазматичну багатоядерну масу плазмодій або трофозоїд. Перед закінченням вегетативного розвитку настає період спороутворення.

До роду *Мухоболус* належить кілька десятків видів слизових споровиків, що паразитують у різних тканинах прісноводних риб. Найчастіше вони локалізуються у мускульній тканині, на зябрах. Звичайно міксоболуси утворюють в ураженому органі цисти. Розміри цист можуть досягати більш як 1 см. Цисти мають вигляд круглих або овальних плазматичних мас, оточених оболонкою.

Тип МІКРОСПОРИДІЇ (*MICROSPORIDIA*)

Відомо біля 300 видів мікроспоридій, які паразитують як на хребетних, так і на безхребетних тваринах. Всі вони об'єднуються в один ряд (*Microsporidia*). Найбільшої шкоди паразити наносять комахам: медоносній бджолі та тутовому шовкопряду. В перших мікроспоридії викликають хворобу, що називається "білим проносом". Це захворювання веде до загибелі бджолиної сім'ї.

В тутового шовкопряду мікроспоридії викликають захворювання, відоме під назвою "пєбрин", яке теж викликає масову смертність господаря. Серед

хребетних тварин мікроспоридіозами вражаються здебільшого риби, в тому числі такі цінні породи, як осетрові.

Наявність у мікроспоридій спор з жалкими нитками дала підставу для об'єднання їх в один тип з Кнідоспоридіями. Але спостереження під електронним мікроскопом показали серйозні розходження в організації цих двох груп тварин.

Спори міксоспоридій – багатоклітинні структури, в той час як у мікроспоридій вони завжди є одноклітинними. Зовнішня подібність в будові спор обумовлюється швидше аналогічними умовами середовища паразитування і носить конвергентний характер.

Всі мікроспоридії є внутрішньоклітинними паразитами.

Тип ІНФУЗОРІЙ, АБО ВІЙЧАСТІ (*CILIOPHORA*)

Тип об'єднує понад 7 тис. видів інфузорій, у яких органоидами руху та захоплення поживи є війки. Для інфузорій характерна наявність великого вегетативного – макронуклеуса та малого генеративного – мікронуклеуса. Серед інфузорій трапляються екто- і ендопаразити. Макронуклеуси поліплоїдні, мікронуклеуси – гаплоїдні або диплоїдні.

Переважає більшість інфузорій, а саме ті, що, за винятком цисти, зберігають війки на протязі всього життя, об'єднуються в клас Війчасті (*Ciliata*). Представники іншого класу – Сисні інфузорії (*Suctorina*) – мають війки лише на окремих етапах життєвого циклу.

Клас ВІЙЧАСТІ ІНФУЗОРІЙ (*CILIATA*)

Клас об'єднує більшість представників інфузорій, які мають війки протягом усього життя. Розміри різноманітні, досить великі (від 30 мкм до 1 мм і більше).

Ряд РІВНОВІЙЧАСТІ (*HOLOTRICHA*)

Представники ряду мають частіше овальної форми тіло, яке рівномірно вкрите війками. До них належать мешканці солоних, рідше прісних водоймищ.

Paramaecium caudatum живе в неглибоких прісних стоячих водоймах з опалим гниючим листям. Завдяки значним розмірам (0,15–0,30 мм) її можна побачити неозброєним оком.

Тіло інфузорії туфельки досягає в довжину 0,18–0,30 мм. Зовні воно вкрите тонкою оболонкою – пелікулою. Цитоплазма складається з двох шарів: ектоплазми – зовнішнього шару, щільного і гомогенного, та ендоплазми – внутрішнього, більш рідкого і зернистого. В ектоплазмі більшості інфузорій залягають особливі пристосування у вигляді паличок – *трихоцисти*. Вони контактують з поверхневим шаром пелікули. При подразненні інфузорії трихоцисти вистрілюють назовні й утворюють довгі еластичні нитки, що устромлюються в тіло ворога або здобичі. Трихоцисти виконують захисну функцію або допомагають ловити й утримувати здобич. Складно організований апарат травлення. Мають *клітинний рот*, *клітинну глотку* (за винятком деяких паразитичних форм). Неперетравлені рештки їжі

викидаються через спеціалізовану ділянку клітинної поверхні – *порошицю*. У більшості видів є скоротливі вакуолі, що мають складну будову.

Орґаноїдами руху інфузорій туфельок є численними війки, що рівномірно вкривають їхнє тіло. На задньому кінці тіла війки довші. При основі війок під пелікулою є дрібні базальні тільця, кількість яких перевищує 2,5 тисячі. Війки йдуть поздовжніми рядами, рух їх нагадують рухи весел. У результаті погодженої дії війок інфузорія туфелька рухається вперед, обертаючись навколо поздовжньої осі тіла.

Форма, тіла у інфузорій сплюснена (овальна), контури тіла нагадують підшву туфлі (рис. 115).

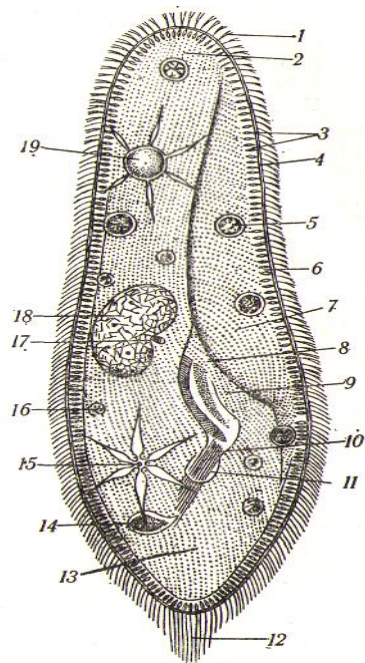


Рис. 115. Інфузорія туфелька (*Paramecium caudatum*):

- 1 – війки; 2 – передній кінець;
- 3 – трихоцисти (у спокої); 4 – пелікула;
- 5 – травна вакуоля; 6 – ектоплазма;
- 7 – перистом; 8 – передротова порожнина;
- 9 – клітинний рот; 10 – глотка;
- 11 – дно глотки;
- 12 – пучок довших щетинок;
- 13 – ендоплазма;
- 14 – травна вакуоля в процесі формування;
- 15 – резервуар скоротливої вакуолі;
- 16 – видільна пора; 17 – мікронуклеус;
- 18 – макронуклеус;
- 19 – скоротлива вакуоля з привідними каналами.

Передній кінець, яким інфузорія рухається вперед, закруглений, задній, ширший, – загострений. На передньому, закругленому кінці тіла починається видовжена «ротова», або перистомна, заглибина. Вона міститься ближче до лівого краю тіла, на його черевному боці, займаючи майже дві третини довжини тіла. На задньому кінці перистомної заглибини розташований «клітинний» ротовий отвір – цитостом. Цей отвір непомітний, а помітною буває тільки «глотка» – цитофаринкс, яка у вигляді лійки прилягає до ротового отвору.

Завдяки руху війок перистомного поля вода з завислими в ній бактеріями і мікроскопічними водоростями надходить через рот у глотку, де на місці дотику її з голою ендоплазмою утворюється кругла травна вакуоля. Травна вакуоля відривається від глотки і захоплюється ендоплазмою інфузорії і направляється до заднього кінця тіла. Далі вона повертає і рухається до переднього кінця тіла, після чого знову повертається назад. Травних вакуолей може бути кілька. Іноді вакуоля під час такого колового циклового руху робить не одно, а два кола. Під час описаного руху вакуолі в інфузорії відбувається процес перетравлення їжі ферментами, які надходять у вакуолю з ендоплазми, і всмоктується. Неперетравлені частинки їжі

викидаються з тіла інфузорії через спеціальний отвір ззаду. Цей отвір називають порошицею (цитопроктом), або клітинним анальним отвором.

На межі екто- і ендоплазми у парамеції в першій і третій чвертях тіла розташовані скоротливі пульсуючі вакуолі. Вони мають зірчасту форму завдяки тому, що кожна вакуоля складається з власне вакуолі і системи привідних каналів. Пульсація вакуолі відбувається так: вода з розчиненими в ній продуктами обміну надходить з цитоплазми в привідні канали, які після цього скорочуються і виливають свій вміст у вакуоль. Наповнену рідиною вакуоль в цей час особливо добре помітно (фаза діастолі). Далі вакуоля скорочується. Виливаючи свій вміст у зовнішнє середовище через маленький отвір – видільну пору і залишається скороченою (фаза систолі) доти, поки привідні канали знову не наповняться. Потім весь процес починається знову – всі канали разом скорочуються і виливають свій вміст у вакуоль. Пульсація передньої і задньої вакуолей відбувається поперемінно. Швидкість пульсації вакуолей залежить від температури, освітлення, концентрації солей тощо. При 16 С° інтервали між скороченнями вакуолей дорівнюють 20-25 секундам. Завдяки постійній роботі пульсуючих вакуолей з тіла інфузорій видаляються надлишки рідини і підтримується постійний осмотичний тиск у цитоплазмі.

У середній частині тіла інфузорії туфельки містяться два ядра: велике, бобоподібної форми – макронуклеус, і маленьке, кругле що тісно прилягає до макронуклеусу – мікронуклеус.

В ектоплазмі інфузорії туфельки містяться особливі захисні пристосування – трихоцисти. Вони мають вигляд коротких паличок, розташованих перпендикулярно до пелікули. При механічному або хімічному подразненні інфузорій кожна паличка вистрілює назовні, перетворюючись на довгу, пружну нитку; такі нитки вганяються в тіло тварин, які доторкуються до інфузорії. Трихоцисти паралізують найпростіших, в оточенні яких живе інфузорія, і служать їй засобом захисту і нападу.

Розмножується інфузорія туфелька безстатевим шляхом – поперечним поділом. Спочатку ділиться мікронуклеус, за ним – макронуклеус, потім – цитоплазма. Статевий процес перебігає своєрідно, у вигляді кон'югації, і полягає в тимчасовому з'єднанні двох особин, під час якого відбувається обмін частинами маленького ядра і цитоплазми. Після кон'югації інфузорії туфельки розходяться і в кожній з них відтворюється їхній ядерний апарат. Під час поділу тіло інфузорії перешнуровується в поперечному напрямку. Під час кон'югації інфузорії з'єднуються своїми черевними сторонами в поздовжньому напрямку, причому весь час жваво рухаються.

Інфузорії служать їжею для мальків багатьох видів риб, безхребетних тварин.

Паразитичні інфузорії риб вражають шкіру, зябра, чим завдають великої шкоди молоді риб.

У товстій кишці людини і свиней зустрічається інфузорія *балантідіум*, що може викликати тяжку форму коліту, яку важко лікувати. Зараження відбувається через воду, їжу, рудні руки.

У шлунку жуйних тварин (рубці та сітці), а також деяких комах, живуть інфузорії симбіонти (близько 120 видів), що сприяють перетравленню клітковини.

Ряд СПІРАЛЬНОВІЙЧАСТІ (*SPIROTRICHA*)

Підряд РІЗНОВІЙЧАСТІ (*HETEROTRICHA*)

Представники підряду характеризуються наявністю спіральне загнутої праворуч зони навколоротових мембранел. Мають суцільний, розміщений рядками, війчастий покрив.

Балантидій живиться органічними речовинами, які є в калові, а також може ковтати частинки тканин, еритроцити та лейкоцити; викликає виразку стінок кишкової порожнини людини. Зустрічається також у свиней, але не спричиняє їх захворювання.

Більше хворіють люди, які доглядають свиней або працюють з продуктами, що виробляються, із свинини.

Тіло балантидія несиметричне, передній кінець його звужений порівняно із заднім. Під тонкою пелікулою видно два ядра: велике ниркоподібної форми – макронуклеус і мале кулясте ядро – мікронуклеус, що прилягає до увігнутої частини великого ядра (рис. 116).

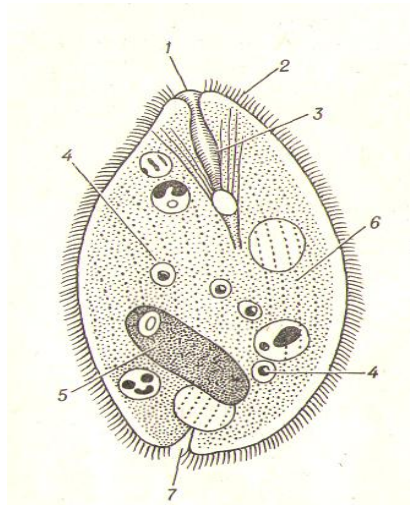


Рис. 116. Інфузорія балантидій

(за П. О. Новіковим, С. П. Наумовим):

- 1 – рот;
- 2 – війки;
- 3 – стравохід;
- 4 – травна вакуоля;
- 5 – макронуклеус;
- 6 – ендоплазма;
- 7 – порошиця

На звуженому кінці тіла помітно лійкоподібну заглибину, на дні якої знаходиться клітинний ротовий отвір і коротка глотка.

Інфузорія-трубач (*Stentor polymorphic*) вільно існуючий вид живе у водоймах (рис. 117)

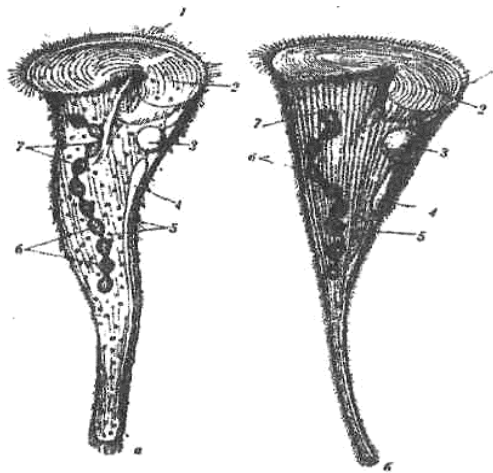


Рис.117. Інфузорія-трубач
(*Stentor polymorphic*)

- 1 – адоральна зона мембранел;
- 2 – перистом;
- 3 – скоротлива вакуоля;
- 4 – привідний канал вакуолі;
- 5 – зоохлорели;
- 6 – макронуклеус;
- 7 – мікронуклеуси.

Підряд ЕНТОДИНІЄПОДІБНІ (*ENTODIOMORPHA*)

Підряд об'єднує симбіотичних інфузорій, які живуть у кишковому каналі жуйних і однокопитних травоядних ссавців. У значній кількості вони нагромаджуються у. передньому відділі шлунку (в рубці та сітці).

Вільноіснуючий представник інфузорій офріосколекс хвостатий (*Ophryoscolex caudatus*). Тіло офріосколекса вкрите щільною кутикулою, яка на задньому кінці утворює шипи. На передньому, усіченому кінці тіла міститься рот. Війковий апарат складається з двох зон мембранел – навколоротової адоральної та дорсальної, віддаленої від переднього кінця приблизно на 1/3 довжини тіла. Скелет добре розвинений, складається з трьох поздовжніх пластинок: правосторонньої, черевної та лівосторонньої. Макронуклеус ковбасоподібний. Овальний мікронуклеус міститься у заглибині макронуїклеуса, на рівні середини останнього. Скоротливі вакуолі численні, розташовані двома поперечними рядами. Шипи заднього відділу утворюють 2–3 вінчики, по кілька шипів у кожному.

Інфузорія офріосколекс хвостатий (рис. 118).

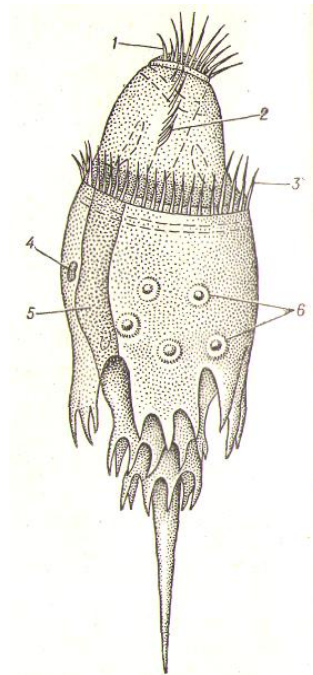


Рис. 118. Інфузорія Офріосколекс
(*Ophryoscolex caudatus*)
(за П. О. Новіковим, С. П. Наумовим)

- 1 – адоральна зона мембранел;
- 2 – глотка;
- 3 – дорсальна зона мембранел;
- 4 – мікронуклеус;
- 5 – макронуклеус;
- 6 – скоротливі вакуолі

Клас СИСНІ ІНФУЗОРИЇ (*SUCTORIA*)

Сисні інфузорії живуть у прісній і солоній воді, де вони прикріплюються до тварин, рослин і різних неживих об'єктів. У дорослому стані сисні інфузорії не мають війок і нездатні до активного руху. Форми, що плавають або пасивно пересуваються у воді, зустрічаються як виняток. Тіло вкрите пелікулою, цитостома немає. Живлення відбувається за допомогою сисних щупальців, які являють собою тоненькі скоротливі трубочки для ловіння здобичі та висмоктування її. Сисні інфузорії мають одну або кілька скоротливих вакуоль. Макронуклеус різноманітної форми, здебільшого компактний. Безстатеве розмноження – рідко поділом на дві частини, що відрізняються одна від одної; звичайний спосіб розмноження – брунькування. Молоді інфузорії мають війки, за допомогою яких вони пересуваються, відбрунькувавшись від материнської особини.

Сисна інфузорія (*Dendrocometes paradoxus*) (рис. 119).

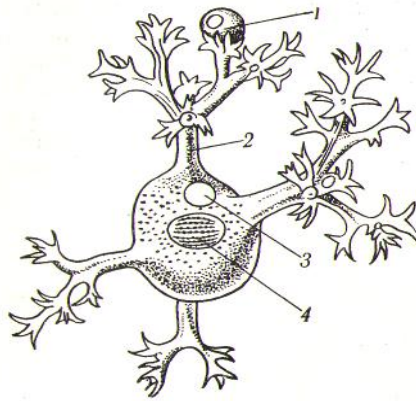


Рис. 119. Дендрокометес:

- 1 - інфузорія, яку захопили відгалуження «рук»; 2 – «рука»;
3 – скоротлива вакуоля;
4 – макронуклеус.

Тіло інфузорії має вигляд півкулі. З його опуклої поверхні відходять особливі вирости, або «руки», що в свою чергу мають бічні відгалуження з сисними трубочками для ловіння здобичі та висисання її.

Цитоплазма сисної інфузорії непрозора. Єдина скоротлива вакуоля міститься біля опуклої сторони тіла. Макронуклеус овальної форми.

Нестатеве розмноження сисних інфузорій відбувається шляхом поділу та зовнішнього і внутрішнього брунькування. При зовнішньому брунькуванні на вільному кінці інфузорії утворюється одночасно один або кілька горбочків. Згодом вони відриваються і перетворюються на молодих інфузорій, вкритих кількома віночками війок. Через деякий час такі вільноживучі «ембріони» прикріплюються за допомогою стебельця до зябрових листочків бокоплавів, а на вільному їх кінці утворюються сисні трубочки. При внутрішньому брунькуванні утворюється впинання, в якому відокремлюється молода інфузорія. Статеве розмноження відбувається у формі кон'югації.

Dendrocometes paradoxus веде прикріпний спосіб життя. Прикріплюється на зябрових листочках рачків бокоплавів (*Gamtnarus pulex*).

7.4. КЛАСИФІКАЦІЯ НАЙПРОСТІШИХ ОРГАНІЗМІВ

Царство тварин **Zoa**

Підцарство одноклітинні **Protozoa**

1. Тип Саркомастігофори *Sarcomastigophora*

Підтип Саркодові	<i>Sarcodina</i>
Надклас Корененіжки	<i>Rhizopoda</i>
Клас Справжні амеби	<i>Lobozea</i>
Підклас Голі амеби	<i>Gymnamoebia</i>
Ряд Амебоподібні	<i>Amoebina</i>
Вид Амеба проста	<i>Amoeba proteus</i>
Вид Дизентерійна амеба	<i>Entamoeba histolica</i>

Підклас	Черепашкові амеби	<i>Testacea</i>
Вид	Арцелли або блюдечка	<i>Arcella vulgaris</i>
Вид	Дифлюгії	<i>Diffflugia periformis</i>
Підклас	Форамініфери	<i>Foraminifera</i>
Вид	Морські корененіжки	
Клас	Сонцевики	<i>Heliozoa</i>
Вид	Актиносферіум	<i>Actinosphaerium eichhornii</i>
Клас	Променяки	<i>Radiolaria</i>
Вид	Акантометра	<i>Acanthometra elastica</i>
Родина	Феодарії	<i>Phaeodaria</i>
Підтип	Джгутикові	<i>Mastigopfora - Flagellata</i>
Клас	Рослинні джгутикові	<i>Phytomastigina</i>
Ряд	Евгленові	<i>Euglenoidea</i>
Рід	Евгленові	<i>Euglena</i>
Вид	Евглена зелена	<i>Euglena viridis</i>
Рід	Факус	<i>Phacus</i>
Вид		<i>Phacus longicauda</i>
Рід	Трахеломонас	<i>Trachelomonas</i>
Рід	Паранема	<i>Peranema</i>
Ряд	Фітомонади	<i>Phutomonadina</i>
Вид	Вольвокс	<i>Volvox aureus</i>
Ряд	Панцирні	<i>Peridinea або Dinoflagellata</i>
Рід	Цератіум	<i>Ceratium</i>
Вид		<i>Ceratium hirudinella</i>
Вид		<i>Ceratium tripos</i>
Клас	Тваринні джгутиконосці	<i>Zoomastigiana</i>
Ряд	Кінетопластиди	<i>Kinetoplastida</i>
Рід	Трипанозоми	<i>Trypanosoma</i>
Вид		<i>Trypanosoma gambiense</i>
Вид		<i>Trypanosoma levisi</i>
Вид		<i>Trypanosoma cobitis</i>
Вид		<i>Trypanosoma rotatorium</i>
Вид		<i>Trypanosoma equiperdum</i>
Вид	Лейшманій	<i>Leishmania tropica</i>
Ряд	Опалінові	<i>Opalinida</i>
Рід	Опалінові	<i>Opalinia</i>
Вид		<i>Opalina ranarum</i>
Рід	Ценедея	<i>Cepedea</i>
Ряд	Багатоджгутикові	<i>Polymastigina</i>
Вид	Трихомонади	<i>Trichomonas hominis</i>
Вид	Лямблій	<i>Lambliia intestinalis</i>

2. Тип Апікомплексні *Apicomplexa*

Клас	Споровики	<i>Sporozoa</i>

Підклас	Грегарини	<i>Gregarinida</i>
Ряд	Власне Грегарини	<i>Gregarinia</i>
Клас	Кокцидіоморфа	<i>Coccidiomorpha</i>
Ряд	Кокциди	<i>Coccidiida</i>
Ряд	Гемоспоридії	<i>Haemosporidia</i>

3. Тип Книдоспоридії *Cnidosporidia*

Клас	Міксоспоридії	<i>Myxosporidia</i>

4. Тип Мікроспоридії *Microsporidia*

5. Тип Інфузорії або Війчасті *Ciliophora*

Клас	Війчасті інфузорії	<i>Ciliata</i>
Ряд	Рівновійчасті	<i>Holotricha</i>
Вид	Інфузорія туфелька	<i>Paramecium caudatum</i>
Ряд	Спіральновійчасті	<i>Spirotricha</i>
Підряд	Різновійчасті	<i>Heterotricha</i>
Вид	Інфузорія-трубач	<i>Stentor polymorphic</i>
Підряд	Ентодинієподібні	<i>Entodiomorpha</i>
Вид	Офріосколекс	<i>Ophryoscolex caudatus</i>
Клас	Сисні інфузорії	<i>Suctoria</i>
Вид	Дендрокометес	<i>Dendrocometes paradoxus</i>

7.5. ЗНАЧЕННЯ НАЙПРОСТІШИХ У ПРИРОДІ ТА ЖИТТІ ЛЮДИНИ

Встановлено, що найпростіші відіграють значну роль у кругообігу речовин у природі. Багато видів найпростіших поїдають у водоймах бактерії та інші мікроорганізми. Найпростішими живляться різні види більших тварин (мальки риб). Деякі види найпростіших беруть участь в утворенні осадових пород (вапняку, крейди та ін.). Черепашок окремих видів використовують для визначення віку гірських порід. Деякі найпростіші можуть бути індикаторами ступеня забрудненості поверхневих вод – джерел водопостачання. Одноклітинні, що живуть у водоймах, беруть участь у біологічному очищенні води, є їжею для багатьох видів тварин. Найпростіші, які живуть у ґрунті, підвищують їх родючість.

Багато серед найпростіших паразитів (понад 3,5 тис. видів) людини (малярійним плазмодієм, дизентерійною амебою, кокцидіями, споровиками тощо), тварин, рослин, що викликають тяжкі захворювання. Одночасно вони виступають як регулятори численності видів у популяціях. Симбіонти жуйних тварин, деяких комах допомагають перетравлювати клітковину.

Питання для самоконтролю

1. Які розміри мають одноклітинні тварини?

2. У яких середовищах живуть і розвиваються одноклітинні?
3. Яка будова тіла найпростіших?
4. Що таке органели і які вони можуть бути у найпростіших?
5. Що являють собою органи травлення у найпростіших?
6. Що являють собою органи виділення у найпростіших?
7. Що являють собою органи руху у найпростіших?
8. Як проходить живлення у одноклітинних?
9. Що таке автотрофне, гетеротрофне і мікотрофне (змішане) живлення?
10. Що собою являє осмотичний спосіб живлення одноклітинних?
11. Що таке подразливість?
12. Як проходить розмноження найпростіших?
13. Що собою являє безстатеве розмноження?
14. Колоніальні форми під царства Одноклітинні тварини.
15. Що собою являє статеве розмноження одноклітинних тварин?
16. Які з найпростіших живуть вільно і які є паразитами людей і тварин?
17. Які найпростіші беруть участь в утворенні осадових порід?
18. Яке значення мають різні види тварин у природі і житті людини?

Тести

1. Найпростіші відносяться до:
 - а) прокаріоти;
 - б) еукаріоти;
 - в) неклітинна форма життя.
2. Скоротлива вакуоля не виконує функції:
 - а) осморегуляції;
 - б) виділення продуктів обміну речовин;
 - в) перетравлення;
 - г) дихальну.
3. Евглена зелена належить до:
 - а) автотрофів;
 - б) гетеротрофів;
 - в) міксотрофів.
4. Для інфузорії–туфельки характерне розташування війок:
 - а) рівномірне по всій поверхні клітини;
 - б) окремими групами;
 - в) війки відсутні.
5. Множинний поділ клітини називають:
 - а) монотомією;
 - б) шизогонією;
 - в) брунькуванням.
6. Хроматофори (хлоропласти) зустрічаються у представників:
 - а) форамініфери;
 - б) джгутикових;

- в) споровиків.
- 7. Одноклітинним властиві функції:
 - а) травлення;
 - б) виділення;
 - в) розмноження;
 - г) руху;
 - д) всі функції, які властиві живому.
- 8. Вкажіть тип, який не входить в підцарство одноклітинні:
 - а) саркоджутикові;
 - б) мікроспоридії;
 - в) молюски.
- 9. Вкажіть засіб руху не властивий найпростішим:
 - а) за допомогою псевдоніжок;
 - б) за допомогою війок;
 - в) за допомогою м'язів.
- 10. У процесі живлення в найпростіших:
 - а) утворюється комплекс Гольджі;
 - б) перетравлення відбувається у шлунку;

Відповіді на тести

Розділ 1. Мікробіологія, як наука

Тести: 1 – в, 2 – г, 3 – б, 4 – в, 5 – б, 6 – а, 7 – б, 8 – в, 9 – г, 10 – в, 11 – б.

Розділ 2. Структурні особливості мікроорганізмів

Тести: 1 – б, 2 – а, 3 – в, 4 – а, 5 – б, 6 – б, 7 – в, 8 – а, 9 – г, 10 – б, 11 – а, 12 – в, 13 – б, 14 – в.

Розділ 3. Основи вірусології

Тести: 1 – в, 2 – б, 3 – а, 4 – а, 5 – в, 6 – б, 7 – а, 8 – б, 9 – в.

Розділ 4. Основи бактеріології

Тести: 1 – а, 2 – д, 3 – в, 4 – б, 5 – г, 6 – г, 7 – в, 8 – а, 9 – г, 10 – в.

Розділ 5. Основи альгології

Тести: 1 – б, 2 – в, 3 – а, 4 – г, 5 – а, 6 – в, 7 – б, 8 – б, 9 – в, 10 – б.

Розділ 6. Основи мікології

Тести: 1 – б, 2 – а, 3 – б, 4 – б, 5 – а, 6 – в, 7 – в.

Розділ 7. Основи протозоології

Тести: 1 – б, 2 – г, 3 – в, 4 – а, 5 – б, 6 – б, 7 – д, 8 – в, 9 – в, 10 – а.

СЛОВНИК ТЕРМІНІВ

А

Абіотичні фактори (а... заперечення + гр. *bios* – життя + лат. *factor* – виробляючий) – фактори неорганічного походження (температура, сонячне світло, тепло, материнська порода, тощо), що впливають на організм.

Абортивна інфекція – інфекція, при якій збудник проникає в організм, але не розмножується.

Автовакцина – вакцина, виготовлена із патогенних мікроорганізмів, виділених із організму хворого. Вона вводиться тільки цьому хворому.

Автоімунна хвороба – патологія, при якій автоантитіла і сенсibiliзовані лімфоцити атакують власні клітини і тканини організму.

Автоінфекція – різновид ендогенної інфекції, яка виникає у разі перенесення збудника (наприклад, руками) з одного біотопу в інший.

Автотрофи (гр. *autos* – сам + *trophe* – їжа) – організми, здатні утворювати органічні речовини свого тіла із неорганічних сполук навколишнього середовища (живляться самостійно) (рослини та деякі мікроорганізми).

Автофлора – нормальна мікрофлора організму здорової людини.

Автохтони (гр. *autochthon* – корінний житель) – **аборигени** організми, що живуть там де вони виникли в процесі еволюції.

Автохтонна мікрофлора – еколого-трофічна спільнота мікроорганізмів, здатних розкласти гумусові сполуки ґрунту.

Аглютинація – склеювання.

Агробіоценоз (гр. *agros* – поле + біоценоз) – сукупність організмів на полях і насадженнях, – вторинний, штучно створюваний людиною біоценоз.

Агроекосистема – змінені людиною біогеоценози, основу яких становлять штучно створені біотичні спільноти для отримання сільськогосподарської продукції.

Адаптація мікроорганізмів (лат. *adapto* – пристосовую) – сукупність морфологічних, поведінкових, популяційних та інших особливостей певного виду, яка забезпечує здатність мікроорганізмів пристосовуватись до змін умов існування. Це здатність мікроорганізму або системи реагувати надію зовнішніх факторів, забезпечуючи собі найстійкіший у певних умовах стан.

Адгезія мікроорганізмів – прилипання мікробів до поверхні клітин макроорганізму.

Адсорбована вакцина – вакцина, компоненти якої адсорбовані, частіше на алюмінію гідроксиді.

Адсорбована сироватка – сироватка, очищена від неспецифічних антитіл методом адсорбції.

Аерація – насичення повітрям (наприклад, поживних середовищ).

Аеробні організми (гр. *aer* – повітря + *bios* – життя) – мікроорганізми, що потребують для оптимального росту і розвитку наявності вільного молекулярного кисню.

Азотфіксація – зв'язування молекулярного азоту мікроорганізмами.

Алергія – стан зміненої, підвищеної чутливості макроорганізму до чужорідних агентів.

Алкаліфіли – мікроорганізми, для яких оптимальним є лужне середовище.

Алохтонна мікрофлора (гр. *allos* – інший + *chthon* – земля, край) – мікрофлора, що занесена з інших біотопів даного організму або із зовнішнього середовища – заносна мікрофлора.

Аменсалізм – різновид антагоністичних взаємовідносин, за яких одна з популяцій завдає шкоди іншій, сама ж при цьому не страждає.

Амоніфікація – руйнування різних органічних азотних сполук до кінцевого продукту – аміаку.

Амфітрихи – бактерії, що мають один або пучок джгутиків на двох протилежних кінцях.

Анабіоз (гр. *anabiosis* – оживання, повернення до життя) – стан організму, при якому життєві процеси тимчасово припиняються, або настільки уповільнюються, що зникають видимі ознаки життя, одна із форм пристосування організмів до виживання при різкому погіршенні умов існування (низька температура, відсутність вологи і т.д.), це явище використовують для отримання живих вакцин, консервування тканин, органів тощо.

Анаболізм – сукупність хіміко-біологічних процесів у живому організмі, спрямованих на утворення й оновлення його структурних частин, а також накопичення енергії.

Анаеробні організми (ан – проти + гр. *aer* – повітря + *bios* – життя) – мікроорганізми, що розвиваються в умовах відсутності вільного кисню.

Анатоксин – незаражений екзотоксин, що зберігає антигенність, тому використовується як вакцина.

Антагонізм (гр. *antagonisma* – суперечна боротьба) – тип співіснування живих істот, коли один вид пригнічує інші види або спричинює загибель.

Антибіотики – речовини біологічного походження, а також їх похідні, синтетичні і напівсинтетичні аналоги, які вибірково пригнічують життєдіяльність мікроорганізмів.

Антигени – генетично чужорідні речовини природного або синтетичного походження, які у разі проникнення в організм спричиняють специфічну імунну реакцію (синтез антитіл, накопичення сенсibiliзованих лімфоцитів).

Антисептика – комплекс заходів, спрямований на знищення мікроорганізмів.

Антитіла – білки сироватки крові, які виробляються у відповідь на антиген, що проник в організм, і специфічно взаємодіють з ним.

Антитоксин – протиотрута, речовина, що виробляється під впливом екзотоксину і нейтралізує його.

Антропогенні фактори (гр. *anlhropos* – людина + *genos* – народження, походження, + лат. *factor* – виробляючий) – фактори, що впливали на людину, на її формування в процесі антропогенезу.

Антропонози – інфекції, джерелом яких є тільки люди.

Антропофільні гриби – гриби, що уражають організм людини.

Ареал (лат. *area* – площа, ділянка) – частина простору або поверхні, в межах якої розповсюджується і відбувається повний цикл розвитку певного таксону (вид, рід, родина).

Асиміляція (лат. *assimilation* – уподібнення) – перетворення речовин, які надходять в організм, у складові свого тіла.

Асоціативна азотфіксація – біологічний та екологічний зв'язок ґрунтових бактерій, ціанобактерій зі злаковими та іншими рослинами, завдяки якому формується мікробно-рослинне угруповання і зв'язується молекулярний азот повітря.

Асоціація – спільноти (об'єднання) двох або більше видів мікроорганізмів, що виникають у природі в однорідних умовах існування або створюються штучно в експерименті.

Асоційована вакцина – вакцина, до складу якої входять мікроби або їх антигени і анатоксини.

Атенуація – зниження ступеня патогенності хвороботворних видів мікроорганізмів.

Атмосфера землі – газова (повітряна) оболонка довкола Землі, яка обертається разом з нею.

Ацидофіли – організми (переважно бактерії, рослини) торфовищ, здатні жити і розвиватися за значної кислотності субстрату.

Аутомікрофлора (нормальна мікрофлора) – мікроорганізми, які населяють організм здорової тварини чи людини.

Б

Бактеріостатична дія – пригнічення розвитку бактерій.

Бактеріофаг – вірус, здатний інфікувати бактеріальну клітину.

Бактерицидна дія – знищення бактерій.

Бінарний – подвійний.

Біогенні елементи – елементи, без яких не можлива життєдіяльність живого організму.

Біо... (гр. *bios* – життя) – частина складних слів, що вказує на відношення до життя, життєвих процесів, живих організмів.

Біогеохімічні цикли – циркуляція в біосфері хімічних елементів, у тому числі всіх основних елементів протоплазми, більшою чи меншою мірою замкненими шляхами із зовнішнього середовища в організм і знову в зовнішнє середовище.

Біогеоценоз (біо... + *ge* – земля + гр. *koinos* – загальний) – історично сформований взаємозумовлений комплекс живих і неживих компонентів

певної ділянки земної по верхні, пов'язаних між собою обміном речовин та енергії.

Біоіндикатори – (біо.. + лат. *indico* – визначаю) – організми, наявність та кількість яких служать показниками природних процесів або умов зовнішнього середовища.

Біологічні каталізатори (біо... + *katalysis* – руйнування), біокаталізатори – речовини що зумовлюють прискорення або гальмування хімічних процесів в організмі – ферменти.

Біомаса (біо... + лат. *massa* – сукупність) – кількість живої речовини організмів, яка може бути виражена в одиницях сухої чи сирої маси та віднесена до одиниці площі або об'єму.

Біосинтез (біо... + *synthesis* – з'єднання) – процес утворення органічної речовини в живих організмах під дією, ферментів (біокаталізаторів).

Біосистема – система, до якої як елементи входять живі компоненти.

Біосфера (найбільша біосистема на Землі) – сукупність усіх живих земних організмів, які перебувають у взаємодії з фізичним середовищем Землі як єдине ціле, щоб підтримувати стійку рівновагу, отримуючи енергію від Сонця і перевипромінюючи її в космічний простір. За В. І. Вернадським біосфера – це «оболонка життя, сфера існування живої речовини».

Біота (гр *biote* – життя) історично складена сукупність живих організмів, об'єднаних спільною областю поширення.

Біотехнологія (біо... + *techne* мистецтво, майстерність + *logos*– слово, вчення) – технологія отримання продуктів з використанням живих організмів – мікроорганізмів, рослин, тварин.

Біотичні елементи (біота) – комплекс живих організмів (мікроорганізмів, рослин, тварин), які мешкають на певній території і мають особливу сукупність зв'язків.

Біотичний бар'єр (гр. *biote* – життя) – сукупність конкурентів хижаків, збудників захворювань тощо, які при розширеній ареалу певного виду або його інтродукції стримують розмноження та розселення особин цього виду

Біотоп (біо.. + *topos* – місце) – ділянка земної поверхні, яка характеризується однорідними умовами існування, певними абіотичними умовами і на якій існує біоценоз.

Біофільтр – фільтр для біологічного очищення стічних вод. Це споруда (резервуар) з подвійним дном, заповнена на висоту до 2 м фільтрувальним матеріалом (котельним шлаком, керамзитом тощо).

Біоценоз – будь-яка сукупність взаємопов'язаних популяцій мікроорганізмів, рослин, тварин, що населяють певну територію або біотоп. Це система, яка функціонує як єдине ціле, завдяки взаємопов'язаним метаболічним перетворенням.

Бродіння – процес розкладання органічної речовини (переважно вуглеводів) мікроорганізмами в безкисневих (анаеробних) умовах. Бродіння здійснюється під впливом біокаталізаторів – ферментів і є джерелом енергії для клітин, необхідної для забезпечення їхньої життєдіяльності.

В

Вакуолі (лат. *vacuus* – порожній) – невеликі, переважно кулясті порожнини у цитоплазмі, оточені мембраною і заповнені рідиною.

Вакцина – препарат для створення штучного активного імунітету.

Вегетативне розмноження (нім. *vegetativ* – рослинний) – тип нестатевого розмноження при якому новий організм утворюється із частини материнського.

Віварій (лат. *vivarium*, від *vivus* – живий) – приміщення для утримання піддослідних тварин.

Відтворення (лаг. *reproductio*) – здатність живих істот утворювати собі подібних, властиве цілим організмам, окремим органам, тканинам, клітинам і клітинним включенням.

Вірогенія – інтеграція вірусної ДНК у геном еукаріотної клітини.

Вірулентність – ступінь патогенності мікроорганізмів.

Вид мікроорганізму – група особин мікроорганізмів, які мають однакові морфологічні, фізіолого-біохімічні, генетичні та інші ознаки.

Видовий склад – перелік видів, що входять у певне угруповання або населяють конкретну територію.

Виснаження ґрунту – зниження родючості ґрунту через неправильну агротехніку, сівозміню тощо.

Виробничий штам – штам мікроорганізмів, який використовують у промисловості при виробництві того чи іншого продукту (біопрепарату).

Відновлення – повне або часткове самовідновлення живих чи біокосних об'єктів унаслідок перебігу природних процесів.

Віруси – неклітинні форми життя, здатні проникати в певні живі клітини і розмножуватися тільки всередині них. Це клітинні паразити на генетичному рівні.

Вторинна інфекція – інфекція, при якій до основної інфекції приєднується інша.

Г

Галофіли – бактерії, що потребують високої концентрації солей для оптимального росту.

Гамети (гр. *gametes* – чоловік + *gamete* дружина) статеві клітини. Дві гамети різної статі, зливаючись, утворюють зиготу з подвійним (диплоїдним) набором хромосом, яка дає початок новому організмові.

Гаметогенез (від гамети і ...генез) – процес утворення статевих клітин гамет.

Ген (гр. *genos* – рід, походження) – елементарна одиниця спадковості, обмежена ділянкою ДНК (інколи РНК), яка є функціональною одиницею спадковості.

...Генез, генезис (гр. *genesis* походження, виникнення) – у біології в скороченому вигляді слово "генеа" ("генезис вживається як частина складних слів для позначення процесів розвитку біологічних систем на

різних рівнях організації, гістогенез – розвиток тканин; органогенез – розвиток органів; онтогенез – індивідуальний розвиток; філогенез – історичний розвиток організмів.

Генезис – походження, виникнення; процес утворення.

Генна інженерія – розділ молекулярної генетики, що вивчає цілеспрямоване створення *in vitro* нових форм живого шляхом безпосередньої зміни їхнього генетичного апарату.

Генофонд – сукупність генів однієї групи організмів (вид, популяція тощо), що характеризується певним якісним складом та чисельністю.

Гепатит – запалення печінки.

Герметичний – непроникний.

Гетеротрофи (гр. *heteros* – інший + *trophe* – їжа) – організми, які живляться органічними речовинами.

Гідробіонти – організми, які живуть у воді.

Гідрофіли (гр. *hygrus* – вологий + *phileo* – люблю) – організми, пристосовані до життя у воді.

Гідрофоби (гр. *hygrus* – вологий + *phobos* – боязнь, страх) – організми, що уникають надмірно зволжених місць.

Гнотобіологія – наука про життя безмікробних макроорганізмів.

Голозойний тип живлення (гр. *holos* – увесь, цілий + *zoon* – тварина) – спосіб живлення шляхом поглинання твердих часточок їжі всередину клітини чи організму.

Голофітний тип живлення – спосіб живлення без поглинання твердих часточок їжі шляхом проникнення розчинених речовин через оболонку клітин.

Гомеостаз – відносна сталість внутрішнього середовища організму.

Гостра інфекція – інфекція, що перебуває в макроорганізмі нетривалий час.

Гуміфікація – фізико-біохімічний процес перетворення переважно ґрунтовими мікроорганізмами органічних решток у специфічні гумусові речовини.

Гуморальний – пов'язаний з рідиною.

Гумус – головний компонент органічної речовини ґрунту, що складається із гумусових речовин, органічних сполук і проміжних продуктів їхньої мінералізації та гуміфікації.

Гумусові речовини – темнозбарвлені високомолекулярні азотовмісні сполуки переважно кислотної природи.

Д

ДНК – дезоксирибонуклеїнова кислота.

Дезінсекція (франц *des...* – префікс, що означає видалення, знищення + лат. *insectum* – комаха) – знищення комах.

Дезінфекція (франц. *des...* – префікс, що означає видалення, знищення + лат. *inficere* – заражати, отруювати) – повне знищення вегетативних і

спорових форм патогенних і умовно-патогенних мікроорганізмів в навколишньому середовищі.

Денітрифікація – процес відновлення окиснених форм азоту (нітратів) до нітритів, аміаку або молекулярного азоту.

Дератизація (франц. *deratisation* знищення пацюків) – знищення гризунів.

Деструктори (лат. *destructor* – руйнівник) – мікроорганізми, здатні руйнувати (розкладати) складні сполуки, отримуючи для себе енергію або поживні елементи.

Диморфізм грибів (гр. *dis* – двічі, подвійний + *morphe* – форма) – здатність грибів існувати в двох морфологічних формах: дріжджеподібній і міцелярній.

Диференціація – розділення, розрізнення.

Діагностика – розпізнавання (хвороби).

Домінанти – види, що кількісно переважають у певному угрупованні або певному проміжку часу, як правило, порівняно з близькими формами або з формами, що належать до одного рівня екологічної піраміди чи ярусу.

Донор – організм, що віддає своє організму-реципієнту.

Е

Евбіотики – ліофілізовані лікарські препарати, що містять живу культуру мікробів – представників нормальної мікрофлори людини (біфідум-бактерії, лактобацили тощо).

Евкаріотна клітина – клітина, що містить ядро, оточене ядерною мембраною, хромопласти, внутрішні мембрани.

Еволюція – незворотний поступовий історичний розвиток живої природи, що веде, як правило, до її ускладнення та вдосконалення. Супроводжується виникненням, зміною та вимиранням видів, перетвореннями екосистеми та біосфери в цілому.

Екзотоксини (гр. *exo* – ззовні, поза + *toxikon* – отрута) – токсини, здатні повністю виділятися з бактеріальної клітини в навколишнє середовище.

Еко... (гр. *oikos* – оселя, середовище, місце оселення) – частина складних слів, що вказує на відношення до екології.

Екологічна ніша – сукупність усіх факторів середовища, у межах яких можливе існування виду в природі і виконання ним функціональної ролі у певній екосистемі.

Екологічні фактори (еко... + *factor* чинник), фактори середовища – будь-які елементи середовища, що здійснюють вплив на живі організми.

Екологія (еко. + *tegos* – вчення) – наука про закономірності формування і функціонування біологічних систем і їх взаємовідносини з навколишнім середовищем.

Екологія мікроорганізмів – наука про взаємовідносини мікроорганізмів і середовища їх існування.

Екосистема (еко... і *systema* – об'єднання, поєднання) – система, до якої входять біотоп і мікробіоценоз; цілісна і стійка система живих істот і неживих компонентів, які мешкають разом, та умов їх існування, закономірно взаємозв'язаних між собою, що утворюють систему взаємозумовлених біотичних, абіотичних явищ і процесів; під час взаємодії останніх відбувається зовнішній і внутрішній кругообіг речовин і енергії за участю продуцентів, консументів і редуцентів.

Експрес-діагностика – діагностика, за якої результати дослідження отримують швидше, ніж при традиційних методах.

Ектопаразити (гр. *ektos* – поза, зовні + *parasitos* – паразит) паразити, які живуть на поверхні тіла господаря.

Елективні середовища – це найбільш сприятливі середовища для розвитку певного виду мікроорганізмів.

Елімінація – загибель організмів унаслідок впливу різних абіотичних і біотичних чинників довкілля.

Ендо (гр. *endon* – всередині) – внутрішній.

Ендопаразити (ендо... + *parasites* паразит) паразити, які живуть всередині тіла господаря.

Ендотоксин (гр. *endon* – всередині + *toxikon* – отрута) – токсин, що є структурною частиною бактеріальної клітини, тому вивільняється тільки після її руйнування.

Епідемія – масова захворюваність у певній місцевості чи в країні, рівень якої в 3-10 разів перевищує спорадичну.

Епіфітні мікроорганізми – мікроорганізми, що живуть на рослинах, використовуючи їх як місце проживання.

Етіологія (гр. *ethos* – звичай, поведінка + *logos* – вчення) – вчення про причину (збудника) інфекції.

Еукаріоти, евкаріоти (гр. *eu* – добре, цілком + *kryon* – горіх, ядро) – організми, в клітинах яких, на відміну від прокаріот, є сформоване ядро.

Є

Ємність середовища біологічна – міра здатності природного чи природно-антропогенного оточення до забезпечення нормальної життєдіяльності (дихання, харчування, розмноження тощо) певного числа організмів та їхніх угруповань без помітного порушення самого оточення.

Ж

Живучість екосистеми – здатність екосистеми витримувати різкі коливання абіотичного середовища, масове розмноження або тривале зникнення окремих видів, великі антропогенні навантаження.

З

Забруднення – небажані зміни фізичних, хімічних, біологічних характеристик повітря, води, ґрунту, які можуть справляти негативний вплив

на життя людини, потрібних їй рослин і тварин, виробничі процеси, виснажувати та псувати сировинні ресурси.

Забруднення довкілля – будь-яке внесення у будь-яку екологічну систему (біогеоценоз) не властивих їй живих чи неживих компонентів, чи структурних змін, які переривають кругообіг речовин, їх асиміляцію, потік енергії, внаслідок чого ця екосистема руйнується або знижується її продуктивність.

Забруднення мікробіологічне – поява в середовищі аномально великої кількості мікроорганізмів, що пов'язано з масовим їх розмноженням на антропогенних субстратах або в середовищах, змінених внаслідок господарської діяльності людини.

Зигота (гр. *zygotos* – з'єднаний до купи) – диплоїдна клітина, що утворюється внаслідок злиття чоловічої і жіночої статевих клітин (гамет)

Зоо... (гр. *zoon...* – тварина) частина складних слів, що вказує на відношення до тваринного світу.

Зооноз – інфекція, джерелом якої є хворі тварини.

Зооспори (зоо... + *spora* – сім'я) одна із стадій життєвого циклу деяких саркодових. Мають джгутики (джгутик), здатні утворювати псевдоподії і за сприятливих умов виходять зі спор.

Зоофільні гриби – гриби, що уражають тварин і людей.

I

Ідентифікація мікроорганізмів – визначення виду мікроорганізмів.

Імунізація – введення препаратів для створення штучного активного імунітету.

Імунітет (лат. *immunitas* – звільнення від чогось) – здатність живих організмів протистояти дії пошкоджувальних агентів, зберігаючи свою цілісність і біологічну індивідуальність.

Імунний статус – ефективність і скоординованість роботи всіх систем імунітету.

Імунокомпетентні клітини – клітини, що беруть участь у формуванні імунної відповіді (макрофаги, тканинні базофіли, Т- і В-лімфоцити тощо).

Інапарантна (латентна) інфекція – це інфекція, за якої збудник розмножується в макроорганізмі, макроорганізм відповідає імунною відповіддю, але клінічні ознаки хвороби відсутні.

Інвазивність (лат. *invasio* – напад, вторгнення) – здатність мікроорганізмів долати захисні сили макроорганізму і проникати в нього.

Інверсія – поворот сегмента хромосоми на 180°.

Інгібітори – природні і синтетичні речовини, здатні пригнічувати активність ферментів у живому організмі та у безклітинних системах.

Інгредієнт – складова частина суміші.

In vivo – всередині організму.

In vitro – поза організмом.

Індекс видової різноманітності – співвідношення між числом видів та будь-яким показником значущості виду (чисельність особин, біомаса, продуктивність тощо).

Індекс домінування – чисельність (частка) досліджуваного виду відносно сумарної чисельності всіх порівнюваних між собою видів досліджуваного матеріалу, виражена у відсотках.

Індикатор екологічний – група особин одного виду або угруповання за наявністю, станом, поведженням яких у середовищі визначають фізичні, хімічні і біологічні властивості останнього.

Індуковані мутації – спрямовані мутації, що виникають унаслідок штучного оброблення мікроорганізмів спеціальними мутагенами.

Інкубація (лат. *in* – в, всередині + *cubare* – лежати, перебувати в спокої) – проміжок часу між проникненням в організм збудника інфекційного захворювання і появою перших симптомів хвороби.

Інокуляція – введення живих мікроорганізмів, інфікованого матеріалу, сироватки чи інших речовин у тканини рослин, тварин, людини або в живильні середовища, насіння рослин тощо.

Інтеграція – зв'язування окремих частин в єдине ціле.

Інтерлейкіни – біологічно активні речовини, що утворюються макрофагами і лімфоцитами, активованими мікробами. Вони, в свою чергу, активують фагоцити, лімфоцити, сприяють утворенню антитіл.

Інтерферони – біологічно активні речовини, що продукуються клітинами макроорганізму під впливом патогенного фактора. Вони активують імунітет, виявляють антимікробну і протипухлинну дію.

Інтотоксикація (лат. *in* – в, всередину + гр. *toxikon* – отрута) – отруєння організму отруйними речовинами (токсинами), що утворилися в ньому самому або надійшли мовні.

Інтродукція (лат. *introductio* – введення, приведення) – штучне введення до мікробного ценозу нових форм мікроорганізмів, що раніше не входили до нього, а також форм, які зустрічалися, але не домінували в його складі.

Інфекція (лат. *inficio* – вношу щось шкідливе, заражаю) зараження тварини або людини хвороботворними організмами.

Інфекційність – здатність заражати.

Інфікувальна доза – певна кількість патогенних мікроорганізмів, що може спричинити інфекційне захворювання.

Інфекція – процес взаємодії мікро- та макроорганізму в певних умовах навколишнього середовища.

Інцистування (лат. *in* – в, всередину + гр. *kiste* – вмістище, ящик) – процес утворення за несприятливих умов щільної оболонки (цисти) у багатьох одноклітинних і деяких дрібних багатоклітинних організмів.

К

Капнофіли – мікроорганізми, які для культивування потребують підвищеної кількості вуглекислого газу.

Капсид – білкова оболонка віріону, яка оточує його нуклеїнову кислоту.

Карантин – система заходів, спрямованих на запобігання поширенню інфекції за межі епідемічного осередку.

Катаболізм (гр. *katabole* – скидання, руйнування) – сукупність фізіологічних процесів у живому організмі, спрямованих на розщеплення складних органічних речовин і вивільнення енергії.

Каталаза – фермент, що розщеплює водню пероксид до води і кисню.

Кератомікоз – грибкове ураження рогового шару шкіри.

Клас (лат. *classis* – розряд, група) систематична категорія (таксон), що об'єднує споріднені ряди організмів.

Класифікація (лат. *classis* – розряд, група *facto* – роблю) розподіл організмів світу на певні споріднені групи (типи, класи, ряди та ін.)

Клітина (гр. *kytos*, лат. *cellula*, *cytus*) – основний структурний елемент рослин, тварин, що забезпечує їх відтворення розвиток, життєдіяльність; може існувати як самостійний організм, а може входити до складу багатоклітинного організму.

Клон – потомство однієї клітини.

Коменсалізм (лат. *commensalis* – співтрапезник, від лат. *co* – з, разом + *mensa* – стіл) нахлібництво – форма співіснування, коли мікроорганізми живляться за рахунок макроорганізмів, але не шкодять йому.

Компетентний – здатний виконувати певну функцію (імунокомпетентні клітини).

Конкуренція (суперництво) (лат. *concurrentia*, від *concurro* – суперничаю) – взаємовідносини між організмами одного виду (внутрішньовидова К.) або різних видів (міжвидова К.), що проявляються у боротьбі за одні і ті ж ресурси зовнішнього середовища (їжу, місцеперебування тощо).

Консорція (лат. *consortio* – спільність, співучасть) структурна одиниця біоценозу, що об'єднує автотрофні і гетеротрофні організми на основі просторових (топічних) і харчових (трофічних) зв'язків. Наприклад, дерево з властивими йому сапрофітами, паразитами, симбіонтами, шкідниками і т. д.

Консументи (лат. *consume* – споживаю) – організми, які в ланцюгах живлення є споживачами органічних речовин, яка синтезована первинними продуцентами (ними є всі гетеротрофи).

Кон'югація (лат. *conjugatio* – з'єднання злиття) – процес перенесення генетичного матеріалу через донорні війки під час безпосереднього контакту клітини-донора і клітини-реципієнта.

Компонент біосфери – живий організм та його оточення (частина земної кори, атмосфери й гідросфери, де існує життя).

Копіотрофи – мікроорганізми, здатні рости тільки на багатих органічних поживних середовищах.

Кріофіли (гр. *kryos* – холод + *phileo* – люблю) – тварини, що живуть в умовах низьких температур.

Криза екологічна – напружені взаємовідносини людини з природою, які характеризуються невідповідністю розвитку продуктивних сил і виробничих відносин у людському суспільстві ресурсно-екологічним можливостям біосфери.

Кругообіг речовин біологічний – послідовна безперервна циркуляція хімічних елементів, яка відбувається за рахунок поглиненої рослинами сонячної енергії і підтримується сукупністю організмів, об'єднаних ланцюгами живлення.

Культура мікроорганізмів – популяція мікроорганізмів, що виросла на поживному середовищі.

Культура мікроорганізмів чиста – популяція мікроорганізмів одного виду, виділена на поживному середовищі.

Ксенобіотики – штучно створені хімічні речовини, чужорідні для біосфери.

К-стратегія – здатність організмів до виживання в умовах конкуренції на останніх стадіях сукцесії за рахунок високої ефективності використання джерел енергії.

КУО – колонійутворювальна одиниця.

Л

Ланцюги живлення (трофічний) – харчові або трофічні ланцюги – групи видів рослин, тварин та мікроорганізмів, пов'язаних харчовими відносинами, внаслідок чого створюється певна послідовність передавання речовини і енергії від одних груп організмів до інших.

Л-форма бактерій – бактерії, в оболонці яких повністю або частково відсутня клітинна стінка.

Латентний – прихований.

Леггемоглобін – білок з групи нодулінів. Кисневмісний білок, що виявлений в бульбочках бобових рослин. Леггемоглобін структурно і функціонально подібний до міо- і гемоглобіну хребетних тварин.

Летальний (лат. *letal* – смертельний) – смертельний.

Лецитиназа – фермент, що руйнує лецитини.

Лецитини – складні ліпіди, що входять до складу біологічних мембран клітин макроорганізму. Особливо їх багато в нервовій тканині, а також у клітинах жовтка курячого яйця.

Лізис – розчинення, руйнування клітин, у тому числі і мікроорганізмів, під впливом ферментів, фагів, антибіотиків.

Ліофілізація – висушування у вакуумі за низьких температур.

Локалізований – місцевий, зосереджений у певному органі, тканині.

Лофотрихи – бактерії, що мають пучок джгутиків на одному кінці.

Л-трансформація – здатність бактерій частково або повністю втрачати клітинну стінку.

Люмінесценція – здатність речовин (люмінофорів) випромінювати світло під впливом джерела енергії: ультрафіолетового, радіоактивного, рентгенівського опромінювання й інших джерел.

М

Макро-.. (гр. *makros* – високий, великий) частина складних слів, що вказує на більшу величину чого-небудь.

Макрофаги – клітини макроорганізму, що здатні до активного поглинання і перетравлення мікробів, залишків зруйнованих клітин та інших чужорідних речовин.

Маніфестна інфекція – інфекція, що проявляється комплексом симптомів.

Медіатори – хімічні речовини, що передають нервовий імпульс від однієї нервової клітини до іншої або від нервової клітини до органу.

Мез..., мезо... (гр. *mesas* – середній, проміжний) – частина складних слів, що вказує на середню величину або проміжне положення.

Мезофіли (мезо... + *phileo* – люблю) – мікроби, для яких оптимальна температура становить 28–37 °С.

Метабіоз – відносини між мікробами, коли один вид споживає продукти життєдіяльності іншого.

Метаболізм (гр. *metabole* – зміна, перетворення) – обмін речовин.

Метаболіти (гр. *metabole* – зміна) – речовини, що утворюються в організмі в результаті обміну речовин (метаболізму).

Мікози – хвороби, спричинені патогенними й умовно-патогенними грибами.

Мікологія – наука про гриби.

Мікориза – різновид облігатного симбіозу вищих рослин, головним чином деревинних (корені) і грибів, що перебувають між собою у відносинах мутуалізму.

Мікро... (гр. *mikros* – малий, маленький) – частина складних слів, що вказує на малі розміри (наприклад мікроорганізми).

Мікробіологія (гр. *mikros* – малий, маленький + *bios* – життя + *logos* слово, вчення) – наука про мікроорганізми.

Мікроаерофіли – мікроорганізми, що потребують для розвитку зниженої кількості кисню.

Мікробіоценоз – сукупність популяції мікроорганізмів, які перебувають в одному біотопі.

Мікробна популяція – сукупність мікробних клітин одного виду, які локалізовані певним чином у просторі, мають ідентичні екологічні властивості (схожі адаптації, єдину специфічну реакцію на дію факторів середовища, певні фізіологічні та біохімічні особливості, своєрідний характер динаміки чисельності, що сприяє стійкості популяції) і здатні обмінюватися генетичною інформацією.

Мікробний ценоз – система, що являє собою сукупність численних асоціацій мікроорганізмів, які мешкають на певній ділянці середовища з більш-менш однорідними умовами (мікроклімату, водного режиму, геологічної будови) і здійснюють трансформацію органічних і мінеральних речовин певного біоценозу.

Мікробносімейство – стан, за якого збудник перебуває у макроорганізмі без прояву клінічних ознак хвороби.

Мікроорганізми (гр. *mikros* – малий, маленький + *organon* – організм) – організми розміром 50–500 мкм, які можна побачити лише під мікроскопом.

Мікрофлора – сукупність мікроорганізмів в угрупованні (біогеоценозі тощо).

Міксотрофи (гр. *mixis* – змішування + *trophe* – їжа, живлення), **мікстротрофні** організми – організми, яким властиве мішане живлення – автотрофне і гетеротрофне.

Мікст-інфекція – змішана інфекція, спричинена декількома видами збудників.

Мінливість – процес виникнення відмінностей (нових ознак і властивостей або втрата попередніх) між особинами одного виду під впливом різних факторів.

Модифікація (лат. *modificatio*) – зміни ознак організму (його фенотипу), спричинювані факторами зовнішнього середовища і не зв'язані зі зміною генотипу.

Моно... (гр. *monos* – один, єдиний) – частина складних слів, що означає "один", "одне", "єдине".

Моноінфекція – інфекція, спричинена одним видом збудника.

Монотрихи – бактерії, що мають один джгутик на одному полюсі клітини.

Мутація (лат. *mutatio* – зміна) – спадкова мінливість, яка пов'язана зі змінами в генетичному апараті.

Мутуалізм (лат. *mutuus* – взаємний) – форма симбіозу, за якого відносини між партнерами характеризуються взаємною вигодою і жоден з них не може існувати один без одного; взаємовигідне співіснування різних видів мікроорганізмів з макроорганізмом.

Н

Нейтралізм – взаємовідносини, за яких мікроорганізми, що розвиваються у складі одного ценозу, безпосередньо не впливають одне на одного.

Некроз (гр. *nekros* – мертвий) – змертвіння тканин, органів і частин тіла в живому організмі, що переважно є наслідком некробіозу.

Нестатеве розмноження – процес відтворення нових особин без участі статевих клітин і без запліднення; у грибів відбуватися шляхом спороутворення.

Нітрити – солі азотистої кислоти, які мають як окисні, так і відновні властивості.

Нітрифікація – двоетапний процес перетворення мікроорганізмами сполук амонію спочатку в солі азотистої (нітрити), а потім азотної кислоти (нітрати).

Нітрифікуючі бактерії – група автотрофних мікроорганізмів, які здатні одержувати енергію для життєдіяльності за рахунок окиснення неорганічних сполук азоту (аміак та амонійні солі) до нітратів.

Нуклеоїд – геном прокариотів, еквівалент ядра еукаріотної клітини.

Нуклеїнові кислоти (лаг. *nucleus* ядро), ядерні кислоти – високомолекулярні органічні сполуки, що складаються і мононуклеотидів, вуглеводів (рибози або дезоксирибози) та фосфорної кислоти. Розрізняють два головних типи: рибонуклеїнові кислоти (РНК) та дезоксирибонуклеїнові кислоти (ДНК).

Нуклеотиди – мономер, з яких складаються молекули нуклеїнових кислот. Структурними одиницями нуклеотидів є залишки фосфорної кислоти, залишки пентози (рибози або дезоксирибози) і однієї з п'яти (аденін, гуанін, тимін, цитозин, урацил) азотистих основ.

О

Облігатний (лат. *obligatus* – обов'язків) – обов'язковий, постійний.

Оксидаза – фермент, що окиснює органічні сполуки. Під впливом оксидази фенілендіамінові сполуки змінюють своє забарвлення.

Оліго... (гр. *oligos* – незначний, нечисленний) – частина складних слів, що вказує на незначну, малу кількість чого-небудь.

Олігосапробіонти (оліго... + *sapros* – гнилий + біонт), олігосапроби – організми, які живуть у чистих або слабозабруднених органічними речовинами водах.

Оліготрофи – еколого-трофічна група мікроорганізмів, характерною особливістю яких є здатність розмножуватись у середовищах з низьким умістом вуглецю (до 0,1 мг/л на добу), тобто здатність до використання джерел енергії в низьких концентраціях.

Онїхомікоз – грибкове ураження нігтів.

Опад – мертві частини рослин, що впали на поверхню ґрунту або дно водойми внаслідок природного відмирання.

Оперон – група структурних генів (цистронів) і ген-оператор. Структурні гени включаються в біосинтез білка за умови, що ген-оператор звільняється від репресора. Це відбувається за наявності індуктора, який з'єднується з репресором.

Опортуністичні інфекції – інфекції, спричинені малопатогенними та непатогенними для здорового макроорганізму мікробами.

Органели (тат. *organella* – зменшувальне від гр. *organon* знаряддя) – постійні клітинні структури, що містяться в цитоплазмі і виконують певні

функції, необхідні для життєдіяльності клітини (ядро, мітохондрії, ендоплазматична сітка, рибосоми та ін.).

Організм (гр. *organon* – знаряддя, пристрій) – будь-яка жива істота реальний носій життя з усіма його властивостями; тіло тварини, сукупність його органів.

Органотропність – здатність патогенних мікроорганізмів вибірково уражати певні тканини.

Осморегуляція (гр. *osmos* – штовхання, тиск + лат. *regulo* – впорядковую, направляю) – сукупність процесів в організмі, що забезпечують відносну сталість осмотичного тиску його внутрішньою середовища.

Охорона природи – комплекс заходів, спрямованих на збереження, раціональне використання і відтворення природних ресурсів (збереження видової різноманітності (генофонду) фауни і флори Землі, її надр, водних ресурсів, атмосферного повітря), на збереження, таким чином, природних умов існування та розвитку людського суспільства.

II

Пандемія – високий рівень захворюваності, що поширюється на території різних країн і континентів.

Паразити (гр. *parasites* – дармоїд, нахлібник) організми, які живуть на поверхні тіла (ектопаразити) або в тілі (ендопаразити) інших живих істот (господарів), живляться за їх рахунок і завдають їм певної шкоди

Паразитизм – одна із форм співжиття організмів різних видів, з яких один (паразит) перебуває в більш-менш тривалому тілесному зв'язку з іншим (господарем), використовуючи його, як джерело живлення її життєве середовище.

Паразит факультативний – організм, здатний жити та розмножуватися і без живлення тканинами чи соками свого господаря, тобто самостійно.

Патогенна мікрофлора – сукупність мікроорганізмів, що заселяють поверхню або внутрішні клітини рослин чи тварин і здатні спричиняти захворювання.

Патогенність – здатність мікроорганізмів спричинювати захворювання.

Перитрихи – бактерії, у яких джгутики розміщені по всій поверхні клітини.

Персистенція – тривале перебування мікробів у макроорганізмі в незміненому стані.

Перфорація – проривання, проколювання.

Пігменти (лат. *pigmentum* – фарба) – речовини, що надають забарвлення організмам.

Плазмід – додаткові позахромосомні кільцеві молекули ДНК, здатні до самореplikації.

Плазмокоагулаза – фермент, що спричинює згортання плазми крові.

Полі... (гр. *polys* – численний, значний) – частина складних слів, що вказує на значну кількість або різноманітний склад чогось.

Полісапробіонти (полі... + сапробіонти), **полісапроби** – сапробіонти, які живуть у дуже забруднених, в дуже бідних на кисень водоймах.

Повільна інфекція – інфекція, що характеризується тривалим інкубаційним періодом (місяці, роки), тривалим прогресуючим перебігом хвороби, слабкою імунною відповіддю і летальним наслідком.

Поліморфізм (полі... + *morphe* – форма, вигляд) – здатність мікроорганізмів змінювати форму клітини.

Полютанти – хімічні чи біологічні речовини, що забруднюють природне середовище.

Популяція (лат. *populatio*, від *populus* населення, народ) – сукупність особин одного виду, які тривалий час займають певний простір і відтворюють себе протягом багатьох поколінь.

Пребіотики – компоненти харчових продуктів, які є субстратом для розвитку біфідо- і лактобактерій.

Преципітація – зв'язування антитілом розчиненого антигену, внаслідок чого утворюється осад.

Продуценти (лат. *producens (produeentis)* той, що виробляє, – автотрофні організми, які в процесі фотосинтезу або хемосинтезу виробляють органічні речовини з неорганічних.

Продуценти первинні – автотрофні організми, які можуть переводити прості неорганічні речовини в органічні сполуки. Це – зелені рослини, водорості, деякі мікроорганізми.

Прокаріоти (гр. *pro* – раніше, перед + *karyon* – ядро) – одноклітинні мікроорганізми, що не містять ядра, обмеженого мембраною. Ядерна речовина міститься в цитоплазмі.

Проліферація – розростання тканин шляхом розмноження клітин.

Протопласти – бактерії, в оболонці яких повністю відсутня клітинна стінка.

Профаг – ДНК фага, інтегрована з хромосомою бактеріальної клітини.

Профілактика – система заходів, спрямована на запобігання хвороб, збереження здоров'я і подовження життя людей.

Псевдо... (гр. *pseudos* – обман, вигадка) – частина складних слів, що означає фальшивий, вигаданий, удаваний, підроблений.

Психрофіли – холодолюбиві мікроорганізми, оптимальна температура для яких становить 10–20 °С.

P

Реагіни – антитіла, що зумовлюють алергійний стан (атопічні).

Реверсія – повернення мутанта у вихідну форму, або зворотна мутація.

Ревертаза – фермент, під впливом якого на м-РНК синтезується ДНК за законом комплементарності.

Регенерація (лат. *regeneratio* – відродження, відновлення) – відновлення організмом втрачених або ушкоджених органів і тканин, а також відновлення цілого організму і його частини.

Редукція – повернення втрачених ознак.

Редуценти (лат. *reducens (reducentis)* той, що повертає назад, відновлює), деструктори – організми, які живляться мертвою органічною речовиною, рештками рослинні і тваринні, і піддають її мінералізації (деструкції до простих неорганічних сполук, що потім використовуються продуцентами).

Реінфекція – інфекція, що виникає у разі повторного зараження тим самим збудником після одужання.

Резистентність – стійкість мікроорганізмів до дії будь-яких екстремальних чинників зовнішнього середовища.

Рекомбінація – обмін генетичним матеріалом між клітиною-донором і клітиною-рецепієнтом.

Реконвалесценція – одужання.

Ремісія – тимчасове ослаблення клінічних проявів хвороби.

Реплікація (лат. *replicatio* – повторення, відновлення) – подвоєння молекули ДНК, що забезпечує точне копіювання генетичної інформації, зашифрованої в ДНК, і передавання її з покоління в покоління.

Рефлекси (лат. *reflexus* – вигин, відбиття) – реакції організму на подразнення.

Рецидив – повернення клінічних проявів інфекції без повторного зараження.

Реципієнт – організм, який отримує (приймає) чуже (мікробна клітина отримує чужорідну ДНК).

Ризосфера – шар ґрунту (2–3 мм), що прилягає безпосередньо до коріння і кореневих волосків рослин, особливо густо заселений мікроорганізмами.

Рід (лат. *genus*) – систематична категорія (таксон), що об'єднує близько споріднені, зв'язані спільним походженням, види.

Ріст – збільшення маси і розмірів організму або його органів.

Родина (лат. *familia*) систематична категорія (таксон), що об'єднує споріднені роди рослин або тварин.

Родючість ґрунту – здатність ґрунту забезпечувати рослини найсприятливішими умовами росту, живлення, водою, повітрям.

Розвиток організмів процес кількісних та якісних перетворень організму з моменту його зародження до смерті (індивідуальний розвиток – онтогенез) або виду чи іншої систематичної категорії протягом всього періоду існування життя на Землі (історичний розвиток – філогенез).

Розмноження (лат. *reproductio*) – відтворення організмом нових особин.

Р-стратегі – мікроорганізми, що характеризуються високою швидкістю росту, короткою лаг-фазою, нетривалою фазою активного метаболізму. Переважають на ранніх стадіях мікробних сукцесій.

Ряд (лат *ordo*) – систематична категорія (таксон), що об'єднує споріднені родини тварин.

С

Санація – оздоровлення.

Санітарно-показникова мікрофлора – автофлора, яка постійно та у великій кількості виділяється з організму людини і свідчить про забруднення довкілля виділеннями людей (бактерії групи кишкової палички (БГКП), стафілокок тощо).

Сапронози – інфекції, джерелом яких є навколишнє середовище.

Сапротрофи (гр. *sapros* – гнилий + *trophe* – їжа) – тварини, які живляться речовинами, що розкладаються.

Сапрофіти – організми, що живляться відмерлими рештками.

Селективні середовища – середовища, що сприяють росту одних видів мікроорганізмів і пригнічують ріст інших.

Сенсибілізація – введення в організм алергену, який спричинює стан підвищеної чутливості.

Сепсис – циркуляція і розмноження збудника в крові макроорганізму.

Середовище – сукупність конкретних абіотичних і біотичних умов, в яких існують організми.

Серологічний – той, що має відношення до сироватки крові.

Симбіоз (гр. *symbiosis* – співжиття) – сумісне існування організмів двох різних видів в умовах тісного просторового контакту за отримання з цього взаємної користі.

Симбіонти – організми, що перебувають у симбіозі.

Симпласти – багатоядерні утворення як наслідок злиття клітин.

Синтрофія (або синтрофізм) – здатність двох або більше видів мікроорганізмів разом здійснювати такий процес, який жоден з них не може здійснюватиме окремо. Це взаємовідносини мікроорганізмів, коли одні забезпечують їжу іншим.

Синхронний – одночасний; точне збігання в часі декількох явищ або процесів.

Система – спільність елементів, поєднаних певними зв'язками.

Систематика (гр. *systematikos* – упорядкований) – наука, що виявляє ступінь спорідненості організмів і об'єднує їх у класифікаційні категорії.

Спадковість – здатність живих організмів передавати особинам наступного покоління морфоанатомічні, фізіологічні, біохімічні особливості своєї організації, а також характерні риси становлення цих особливостей у процесі онтогенезу

Специфічний – характерний тільки для певного об'єкта або явища.

Спікули (лат. *spiculum* – кінчик, жало) – шипи на поверхні суперкапсиду складних вірусів.

Спонтанні мутації – мутації, що виникають у мікробних популяціях унаслідок порушень структури генів під впливом неконтрольованих факторів.

Спора (гр. *spora* – сіяння, посів, сім'я) – сталої розвитку споровиків (крім гемоспоридій), на якій зародок спорозоїт) оточений щільною оболонкою. Спора служить для поширення і збереження виду в несприятливих умовах середовища.

Спорадична захворюваність – поодинокі випадки захворювання.

Стагнація – блокування кругообігу вуглецю, коли органічний комплекс не може бути повністю мінералізований аеробним шляхом і тому нагромаджується в різних осадових породах.

Статеве розмноження – спосіб розмноження організмів, при якому нова особина розвивається із зиготи, яка виникає внаслідок миття чоловічої та жіночої статевих клітин (гамет).

Стаціонарний – нерухливий, незмінний протягом тривалого часу.

Стерилізація – повне знезараження об'єктів навколишнього середовища.

Стерильність (лат. *sterilis* – неплідний, безплідний) – повна або часткова нездатність організму утворювати життєздатні статеві клітини (гамети) або відтворювати потомство.

Стрес (англ. *stress* – тиск, напруження) – неспецифічна реакція організму, яка, як правило, виникає у відповідь на незвичайні для організму подразнення.

Субстрат (лат. *substratum* – підстилка, основа) – поживне середовище для розвитку мікроорганізмів.

Сукцесія (лат. *successio* – наступність, спадкоємність) – послідовна зміна на певній ділянці середовища одних угруповань організмів іншими, внаслідок чого формуються біоценози, що найбільше відповідають умовам даного середовища

Сукцесія автогенна – сукцесія, що відбувається мимоволі, спонтанно.

Сукцесія біотична – сукцесія, викликана живими організмами.

Сукцесія природна – сукцесія, яка відбувається природним шляхом без втручання людини.

Суперінфекція – інфекція, що виникає у разі повторного зараження тим самим збудником до одужання.

Сферопласти – бактерії, в оболонці яких частково відсутня клітинна стінка.

T

Таксиси (гр. *taxis* – розміщення) – рухові реакції мікроорганізмів, деяких клітин та органоїдів багатоклітинних організмів (зооспор, сперматозоїдів, лейкоцитів, гістоцитів тощо) під впливом однобічного подразнення. Таксис відбуваються внаслідок діяння світла (фототаксис), температури (термотаксис), вологи (гідротаксис), хімічних речовин (хемотаксис) та ні. Розрізняють

позитивні таксиси – рухи у напрямі до подразника, негативні таксиси – рухи від подразника, фоботаксиси – рухи "переляку", не орієнтовані стосовно джерела подразнення

Таксон (гр. *taxis* – розміщення, порядок) – група окремих об'єктів, що пов'язані тим чи іншим ступенем спільності властивостей та ознак і завдяки цьому дають підставу для присвоєння їм певної таксономічної категорії.

Таксономія (гр. *taxis* – розміщення, порядок + *nomas* – закон) – наука про принципи і методи класифікації організмів.

Тератогенний – фактор, що спричинює вади розвитку органу чи організму.

Тератологія (гр. *teratos* (teratos) – чудовисько, вродок, потвора + *logos* – вчення) – наука, що вивчає вродливості та аномалії у організмів.

Термолабільний – руйнується під дією високої температури.

Термостабільний – витримує дію високої температури.

Термостат – електронагрівальний прилад, призначений для підтримання стабільної температури у внутрішній частині робочої камери.

Термофіли (гр. *therme* – тепло + *phileo* – люблю) – мікроорганізми, які ростуть за температури 45–50°C. Це мешканці теплих кліматичних зон та сапрофіти і паразити, що живуть у тілі теплокровних тварин.

Термофоби (гр. *therme* – тепло + *phobos* – страх) – організми, що здатні нормально існувати і розмножуватися лише при відносно низьких температурах (звичайно не вище +10°C).

Трофічний ланцюг – ланцюг живлення.

Техносфера (гр. *techne* – мистецтво, майстерність + *sphaira* – куля) – частина біосфери, перетворена людством внаслідок прямої чи непрямої дії технічних засобів з метою найкращої відповідності його соціально-економічним потребам.

Тип (гр. *typos* – відбиток, форма, тип) – вища систематична категорія (таксон), що об'єднує близькі (споріднені) класи тварин.

Титр розчину – концентрація.

Титрування – визначення концентрації або ступеня розведення, в якому препарат (фаг, антибіотик, сироватка) зберігає здатність проявляти свою активність.

Тканини (лат. *texlus*, гр. *histos*) – система клітин і неклітинних елементів, спільних за походженням, будовою та функціями.

Токсемія – циркуляція ендотоксину в крові макроорганізму.

Токсигенність – здатність продукувати екзотоксин.

Токсинемія – циркуляція екзотоксину в крові макроорганізму.

Токсини – сполуки біологічного походження, які здатні в разі потрапляння в макроорганізм спричинити захворювання або його загибель.

Толерантність імунних систем – неспроможність імунної системи синтезувати сенсibilізовані лімфоцити і антитіла у відповідь на введення певного антигену.

Травлення – сукупність процесів, що забезпечують механічну і хімічну обробку їжі в організмі тварини, в результаті чого складні хімічні речовини перетворюються на прості, що легко засвоюються організмом. Розрізняють внутрішньоклітинне, позаклітинне і поза кишкове травлення.

Травна вакуоля (лат. *vacuola digestoria*) – вакуоля, в якій відбувається ферментативний-розклад їжі і всмоктування поживних речовин у цитоплазму через її мембрану.

Трансдукція – перенесення генетичного матеріалу від однієї клітини до іншої за допомогою фагів.

Транзиторийний – перехідний, тимчасовий.

Транскрипція – переписування генетичної інформації з ДНК на матричну РНК.

Транслокація – переміщення ділянки хромосоми з однієї позиції на іншу.

Трансляція – передача генетичної інформації з гена на молекули білка, що синтезуються.

Транспозони – додаткові позахромосомні кільцеві молекули ДНК, які на відміну від плазмід не здатні до самореplikації.

Трансформація – перетворення геному клітини шляхом поглинання фрагмента чужорідної ДНК із зовнішнього середовища.

У

Ультрафіолетове випромінювання – невидиме оком людини електромагнітне випромінювання, яке в спектрі оптичного діапазону займає проміжне положення між видимим і рентгенівським випромінюванням (50–400 нм).

Умови існування – сукупність абіотичних і біотичних факторів середовища, необхідних для життя організму, виду або угруповання.

Уніфікований – стандартизований.

Уреаза – фермент, що розщеплює сечовину до аміаку та вуглекислого газу.

Утилізація – використання з користю (наприклад, відходів).

Ф

...Фаг ..., ...Фаго... (гр. *phages* – пожирач) – частина складних слів, що означає «поїдаючий», «поглинаючий» (напр., фагоцити).

Фаг (бактеріофаг) – вірус, здатний інфікувати бактеріальну клітину.

Фаг вірулентний – фаг, що спричинює лізис бактеріальної клітини.

Фаг помірний – фаг, що не спричиняє лізис бактеріальної клітини, а перебуває всередині клітини у вигляді плазмиди або профага.

Фагоцитоз (гр. *phages* – пожирач + ...цито – гр. *kytos* – вмістище, тут клітина) – захисна реакція організму, зумовлена здатністю деяких клітин поглинати будь-які чужорідні часточки: бактерії, віруси, найпростіші,

комплекси антиген – антитіло, зруйновані клітини, тканини тощо, явище відкрите І.І. Мечніковим (1882).

Фактори (лат. *factor* – чинник) – елементи середовища, що впливають на організми прямо (безпосередньо) або опосередковано. Розрізняють абіотичні, біотичні та антропогенні

Фактори патогенності – компоненти структури мікробів і продукти їх метаболізму, що зумовлюють хвороботворні властивості патогену.

Фактори передачі інфекції – об'єкти довкілля, що забезпечують перенесення збудників інфекції від джерела до сприйнятливому організму.

Факультативний (франц. *facultatif* – необов'язковий, від лат. *facultas* (*facultalis*) – можливість) можливий, необов'язковий.

Факультативні аероби – організми, здатні жити при дуже малій кількості вільного кисню або без нього (напр. дріжджі, денітрифікуючі бактерії).

Факультативні анаероби – організми, здатні жити і розвиватися як за відсутності, так і за наявності кисню.

Фауна (лат. *Fauna* – Фавна (богиня лісів, полів, звірів) – сукупність усіх видів тварин, які населяють територію.

Ферменти (лат. *fermentum* – закваска, бродіння) **ензими** – специфічні білкові речовини, які є в усіх живих клітинах і виконують функцію біологічних каталізаторів.

Фібробласти – клітини, з яких утворюється сполучна тканина.

Фізіологія (гр. *physis* – природа + *logos* – наука вчення) наука, що вивчає процеси життєдіяльності (функції) організмів, їх окремих систем органів, тканин і клітин.

Фіксація (лат. *fixatio*, від *fixus* – міцний, незмінний, закріплений) – спосіб збереження структури біологічних об'єктів (клітин, тканин, органів тощо) діями на них хімічних і фізичних чинників (фіксаторів), використовується при виготовленні препаратів.

Фітофаги (гр. *phyton* – рослина + *phagos* пожирач) організми, які живляться рослинами.

Фламбування – стерилізація у полум'ї.

Фокальна інфекція – локалізований, пригнічений запальний процес.

Форма (лат. *forma* – вигляд, образ) внутрішньовидова таксономічна категорія.

Фосфатмобілізуючі мікроорганізми – мікроорганізми, здатні використовувати для свого живлення ортофосфатні сполуки, перетворюючи їх у кислі форми, доступні для рослин.

Фото... (гр. *phos* (*photos*) – світлої – частина складних слів, що вказує на відношення до світла, дію світла.

Фотосинтез – процес створення організмами органічних сполук із неорганічних за допомогою енергії світла.

Фототаксис – здатність мікроорганізмів реагувати на інтенсивність світла, змінюючи свою поведінку.

Фототрофи – організми, що використовують у процесі метаболізму енергію сонячного світла.

Функція (лат. *functio* виконання. звершення) специфічна діяльність органа чи організму.

X

Хемотаксис (гр. *chemeia* – хімія + таксиси) – спрямований рух організмів або клітин під впливом хімічних речовин.

Хемотрофи – організми, що використовують у процесі метаболізму хімічну енергію окисно-відновних реакцій.

Хижацтво (лат. *carnivoritas, rapucitas*) – форма взаємовідносин між організмами різних видів, з яких один (хижак) поїдає іншого (жертву), на якого він спочатку нападає і якого вбиває.

Хромосома (гр. *chroma (chromatos)* – колір, забарвлення + *soma* – тіло) – структурний компонент ядра, що містить одиниці спадковості – гени.

Хронічна інфекція – інфекція, що характеризується тривалим перебігом (місяці, роки).

Ц

Царство (лат. *regnum*) в біології – одна з вищих таксономічних категорій (рангів).

Целюлозорозкладаючі мікроорганізми – мікроорганізми, які за допомогою ферменту целюлази здатні розкладати (руйнувати) целюлозу.

Ценоз (гр. *koinos* – загальний) – певна біотична спільнота, сукупність організмів у середовищі мешкання з більш-менш однорідними умовами існування.

Циста (гр. *kystis* – міхур) тимчасова форма існування деяких мікроорганізмів для переживання несприятливих умов.

Цитокіни – комплекс біологічно активних речовин, що утворюються макрофагами і лімфоцитами у разі їх активації бактеріями (інтерлейкіни, інтерферони, фактор некрозу пухлин).

Цитотоксичні лімфоцити – лімфоцити, що здатні розпізнавати і знищувати будь-яку чужорідну клітину: віруси, мутантні клітини.

Ч

Чергування поколінь – закономірна зміна в життєвому циклі організмів поколінь (генерацій), які відрізняються способом розмноження

Ш

Шлях передачі інфекції – сукупність факторів передачі інфекції.

Штам – культура мікроорганізмів, виділена з одного джерела.

Штам-продуцент – штам мікроорганізмів, що продукує ту чи іншу речовину (антибіотик, фермент тощо) і використовується для одержання кінцевого продукту (тобто продукту біотехнології).

Щ

Щільність популяції – величина особин популяції, віднесена до певної одиниці простору (площі або об'єму) досліджуваного біотопу.

Я

Ядерна оболонка (лат. *karyolemma*) – двошарова, пронизана порами, структура, що відмежовує ядро клітин еукаріот від цитоплазми.

Ядерні кислоти – те саме, що і нуклеїнові кислоти.

Ядерні організми – те саме, що і еукаріоти

Ядро (гр. *karion*, лат. *nucleus*) – найважливіший обов'язків структурний компонент клітин еукаріот, основною функцією якого є збереження і передавання генетичної інформації.

Список використаної літератури

1. *Бактериозы культурных растений* / Д. Шпаар, Г. Илейнхемель, Г. Мюллер и др. М., 1980. 138 с.
2. *Білик М.О., Євтушенко М.Д., Марютін Ф.М.* Захист овочевих культур від хвороб і шкідників у закритому ґрунті / За ред. проф. Ф. М. Марютіна. Х., 2003. 464 с.
3. *Білик М.О., Кулешов А.В.* Практикум з фітосанітарного моніторингу і прогнозу Харк. нац. аграр. ун-т. Х., 2006. 229 с.
4. *Вавилов Н.И.* Иммуитет растений к инфекционньм заболеваниям. М., 1986. 504 с.
5. *Визначник грибів України* / С.Ф. Морочковський, М.Я. Зерова, І.О. Дудка та ін. – К., 1967. Т. 1. 254 с.
6. *Визначник грибів України* / С.Ф. Морочковський, М.Я. Зерова, З.Г. Лавітська, М.Ф. Сміцька. К., 1969. Т. 2. 516 с.
7. *Визначник грибів України* / С.Ф. Морочковський, Г.Г. Радзієвський, М.Я. Зерова та ін. К., 1971. Т. 3. 695 с.
8. *Визначник грибів України* / М.Я. Зерова, С.Ф. Морочковський, Г.Г. Радзієвський, М.Ф. Сміцька. К., 1971. Т. 4. 316 с.
9. *Визначник грибів України* / М.Я. Зерова, Г.Г. Радзієвський, С.В. Шевченко та ін. К., 1972. Т. 5. Кн. 1.– 240 с.
10. *Вірусні та мікоплазмові хвороби польових культур* / Ж. П. Шевченко, Л.В. Хельман, О.Є. Недвига та ін. К., 1995. 299 с.
11. *Векірчик К.М.* Мікробіологія з основами вірусології: Підручник. - К. Либідь, 2001. 312 с.
12. *Гойман Э.* Инфекционные болезни растений. М., 1954. 553 с.
13. *Грушовой С.Е.* Сельскохозяйственная фитопатология. М., 1965. 436 с.
14. *Грушовий С.Є.* Хвороби тютюну, махорки і заходи боротьби з ними. М., 1950. 30 с.
15. *Довідник із захисту рослин* / За ред. акад. УААН М.П. Лісового. К., 1999.–736с.
16. *Дьяков Ю.Т.* Фитопатогенные вирусы. М., 1984. 140 с.
17. *Екологія мікроорганізмів: Посібник* / За ред. В.П. Патики. К.: Основа, 2007. 192 с.
18. *Євтушенко М.Д., Лісовий М.П., Пантелеев В.К., Слюсаренко О.М.* Імунітет рослин / За ред. акад. УААН М. П. Лісового. К., 2004. 286 с.
19. *Загальна фітопатологія: Навч. посіб.* / За ред. Н.В. Пінчук: Вінниця, 2019. 276 с.
20. *Захист злакових і бобових культур від шкідників, хвороб і бур'янів* / За ред. проф. В. К. Пантелеева. Х., 2005. 672 с.
21. *Люта В.А.* Мікробіологія: підручник / В.А. Люта, О.В. Кононов. К.: Медицина. 2008. 456 с.

22. *Марков І.Л.* Практикум із сільськогосподарської фітопатології. К., 1998. 268 с.
23. *Марютін Ф.М., Пантелєєв В.К., Білик М.О.* Фітопатологія: Навчальний посібник. Харків: Еспада, 2008 552 с.
24. *Методы экспериментальной микологии* / И.А. Дудка, С.П. Вассер, И.А. Эланская и др. К., 1982. 550 с.
25. *Метьюз Р.* Вирусы растений. Перев. С английского. М., 1973. 346 с.
26. *Наумов Н.А.* Методы микологических и фитопатологических исследований. Л., 1937. 270 с.
27. *Недвиги О.Є.* Словник понять і термінів з фітопатології. Умань, 2001. 302с.
28. *Новое в систематике и номенклатуре грибов* / Под ред. Ю.Т. Дьякова, Ю.В. Сергеевой. М., 2003. 496 с.
29. *Общая и сельскохозяйственная фитопатология* / Ю.Т. Дьяков, М.И. Дементьева, И.Г. Семенкова и др. М., 1984. 484 с.
30. *Определитель бактерий Берджи*: В 2 т. / Пер. с англ.; Под ред. акад. РАН Г.А. Заварзина. 9-е изд. М.: Мир, 1997. 790 с.
31. *Пересипкін В.Ф.* Сільськогосподарська фітопатологія. К., 2000. 415 с.
32. *Пересыпкин В.Ф.* Сельскохозяйственная фитопатология. Изд. 2. М., 1974. 362 с.
33. *Попкова К. В.* Общая фитопатология. М., 1989. 395 с.
34. *Проценко А.Е.* Морфология и классификация фитопатогенных вирусов. М., 1966. 360 с.
35. *Родигин М. Н.* Общая фитопатология. М., 1978. 356 с.
36. *Сухов К.С.* Вирусы. М., 1956. 328 с.
37. *Сухов К.С.* Общая вирусология. М., 1959. 412 с.
38. *Тарр С.* Основы патологии растений / Пер. с англ. Л.М. Дунина, Н.А. Ключко; Под ред. М. С. Дунина. М., 1975. 577 с.
39. *Федоров Н.И.* Лесная фитопатология. Минск, 2004. 451 с.
40. *Фітопатологія: Навчальний посібник* / За ред. проф. Ф.М. Марютіна. Харків: Еспада, 2008 552 с
41. *Циліурік А.В., Шевченко С.В.* Лісова фітопатологія. Практикум. К., 1998. 198 с.
42. *Черемисинов Н.А., Негрицкий С.Ф., Лешковцева И.И.* Грибы и грибные болезни деревьев и кустарников / Под ред. проф. Н.А. Черемисинова. М., 1970. 390 с.
43. *Черемисинов Н.А.* Общая патология растений. М., 1973. 350 с.
44. *Шевченко Ж.П.* Вірусні та мікоплазмові хвороби зернових колосових культур. Кіровоград, 1996. 71 с.

This image shows a single sheet of white paper with horizontal ruling lines. The lines are evenly spaced and run across the width of the page. There are no margins, text, or other markings on the paper.

Навчальне видання

Коваленко Т.М., Пінчук Н.В., Вергелес П.М.

Мікробіологія та вірусологія

Навчальний посібник

Редактор Пінчук Н.В.

Підписано до друку . . . Формат 30х42/4.
Папір офсетний. Ризографія. Арк. 18,6.
Обл.-вид. арк. 2,5. Тираж 100 прим. Зам. ____.

Підготовлено до друку та видруковано
у вищому навчальному закладі
«Вінницький національний аграрний університет»
21000, м. Вінниця, вул. Сонячна, 3