

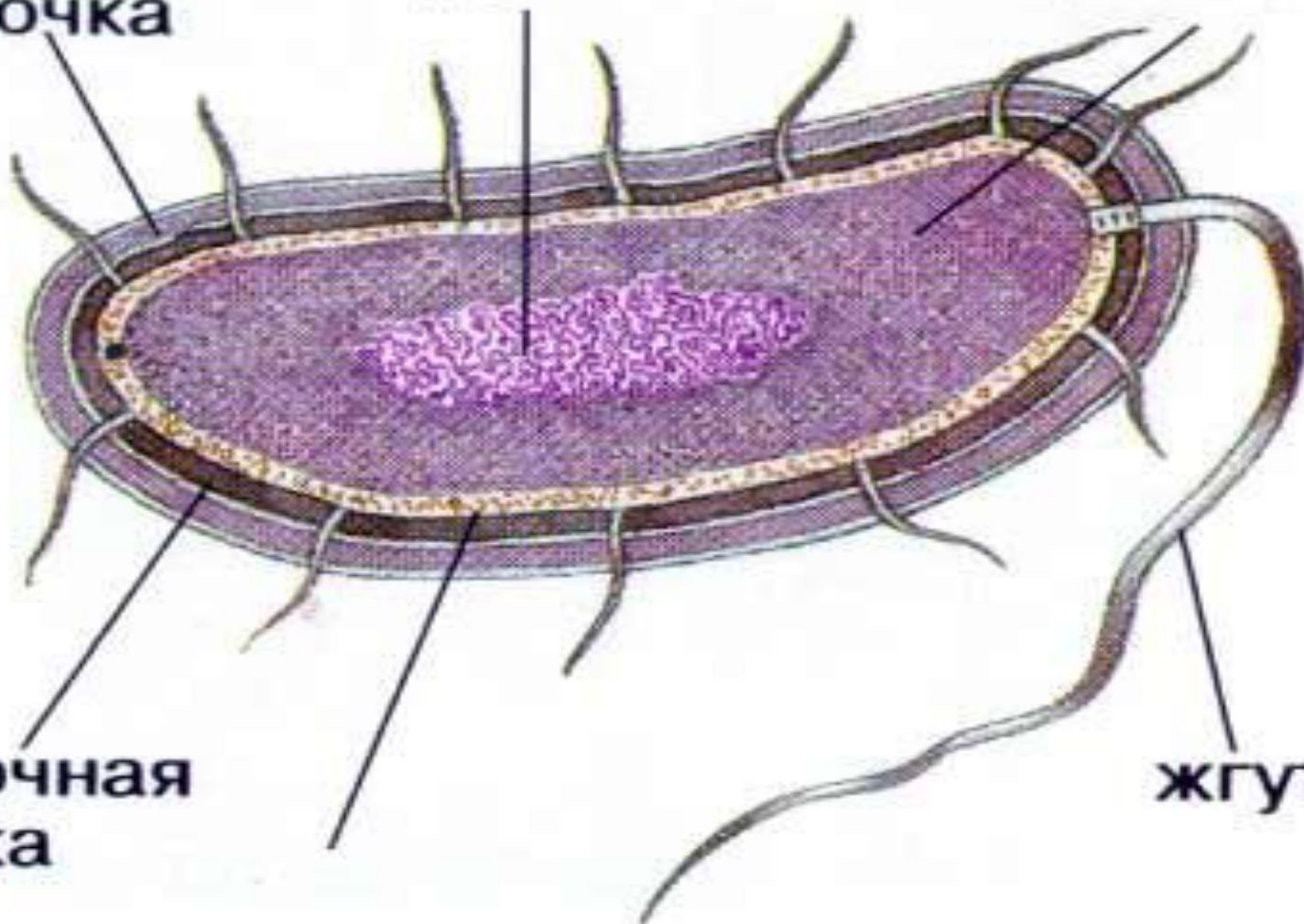
СТРОЕНИЕ ПРОКАРИОТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ



внешняя
оболочка

ДНК

цитоплазма



клеточная
стенка

жгутик

плазматическая
мембрана

Структуры бактериальной клетки

Постоянные

Клеточная
стенка (?)

ЦПМ,
мезосом
ы

Цитоплазма
с рибосомами

Нуклеоид

Временные

Капсула

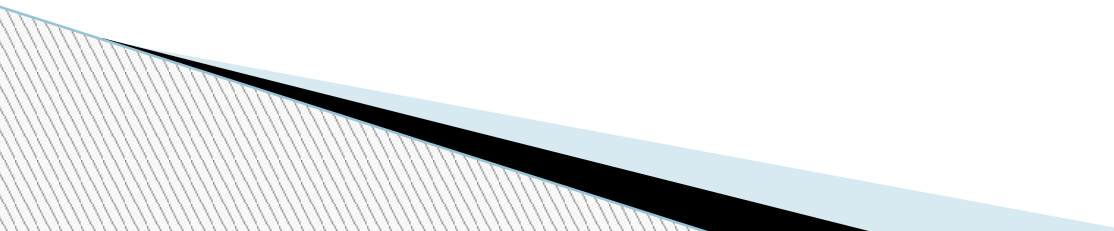
Эндоспора

Пили

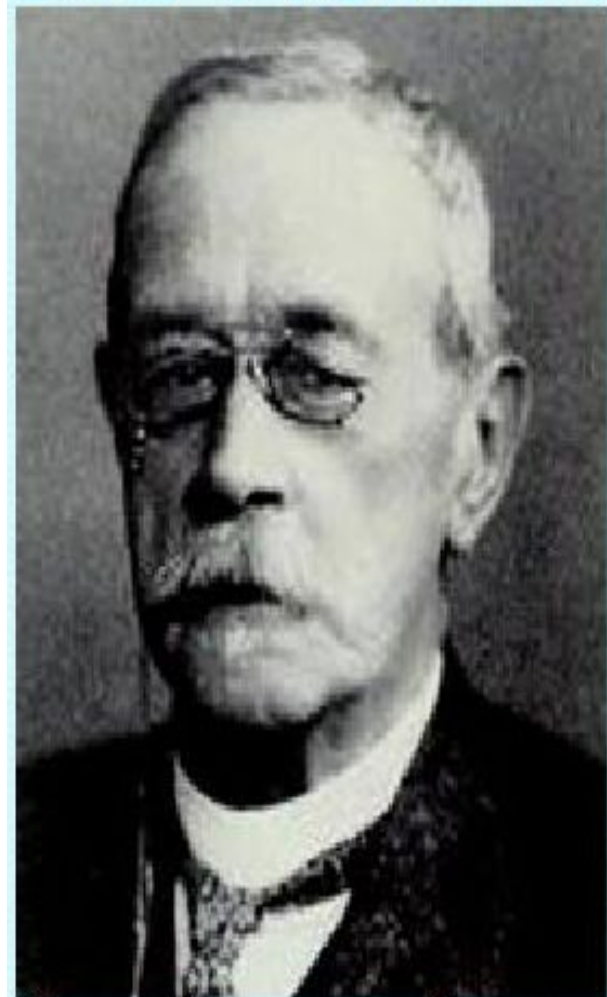
Жгутики

Плазмиды

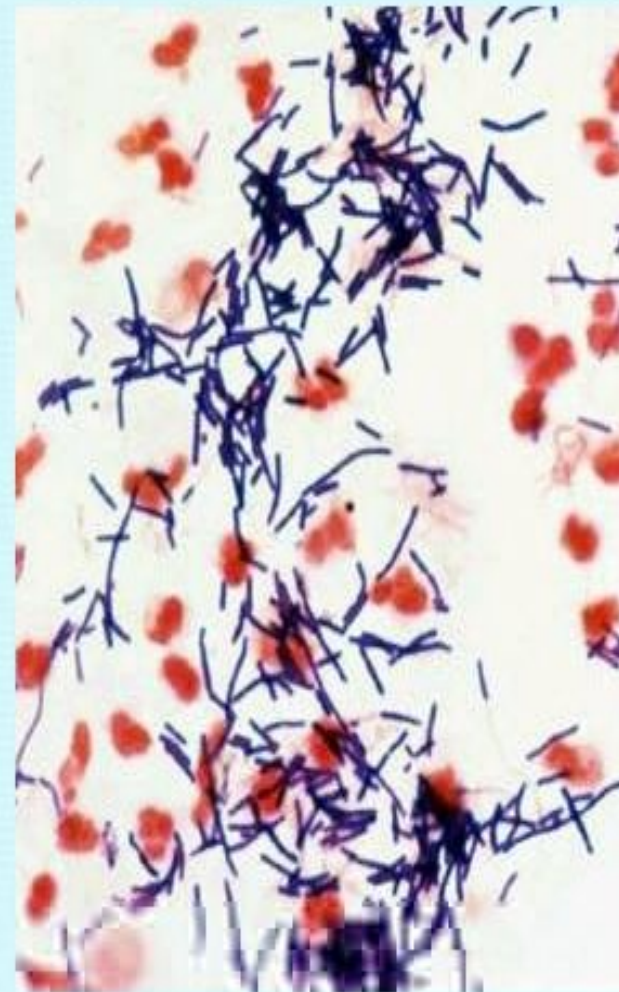
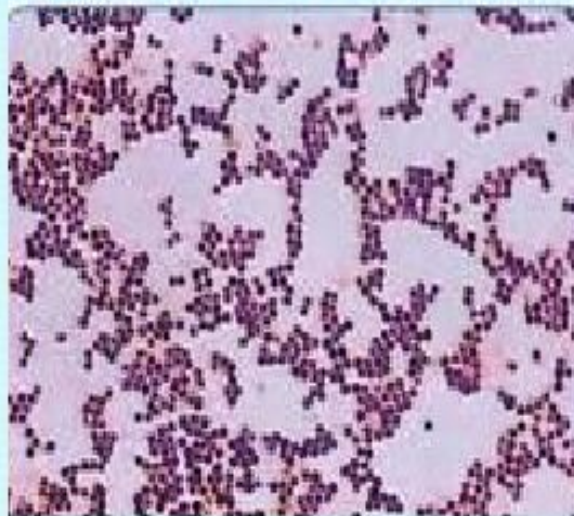
Функции клеточной стенки:

- защищает бактерии от механических и других повреждающих факторов;
 - определяет форму;
 - участвует в обмене веществ;
 - содержит поверхностный антиген;
 - у многих организмов токсична;
 - поры, находящиеся в стенке, участвуют в транспорте экзотоксинов
- 

ОКРАСКА ПО ГРАМУ

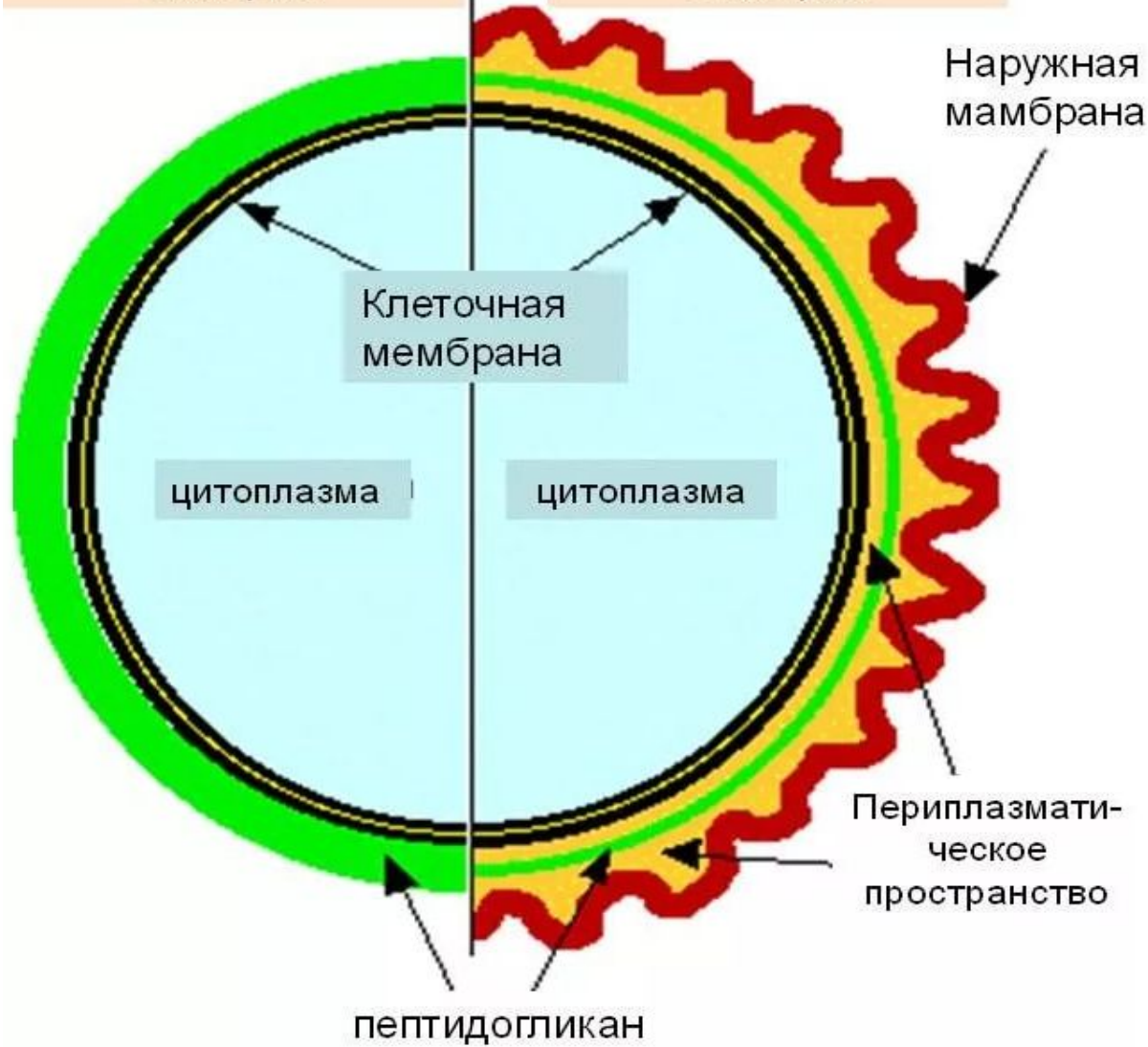


Ганс Христиан Грам
(1853-1938)
Окраска бактерий (1884)



Грамположительные
бактерии

Грамотрицательные
бактерии



Различия в строении
клеточной стенки
грамположительных и
грамотрицательных
бактерий

Строение клеточной стенки бактерий

Firmicutes (грамположительные)	Gracillicutes (грамотрицательные)
Пептидогликан многослойный	Пептидогликан однослойный
Есть полимеры тейхоевых кислот	Нет тейхоевых кислот
Нет внешней мембраны	Есть внешняя мембрана (состоит из фосфолипидов, белков, полисахаридов и липополисахаридов)
По Граму – фиолетовый цвет	По Граму – розовый цвет
Под действием лизоцима образуют протопласты	Под действием пенициллина образуют сферопласты



N-ацетилглюкозамин



N-ацетилмураминовая кислота



Боковой тетрапептид



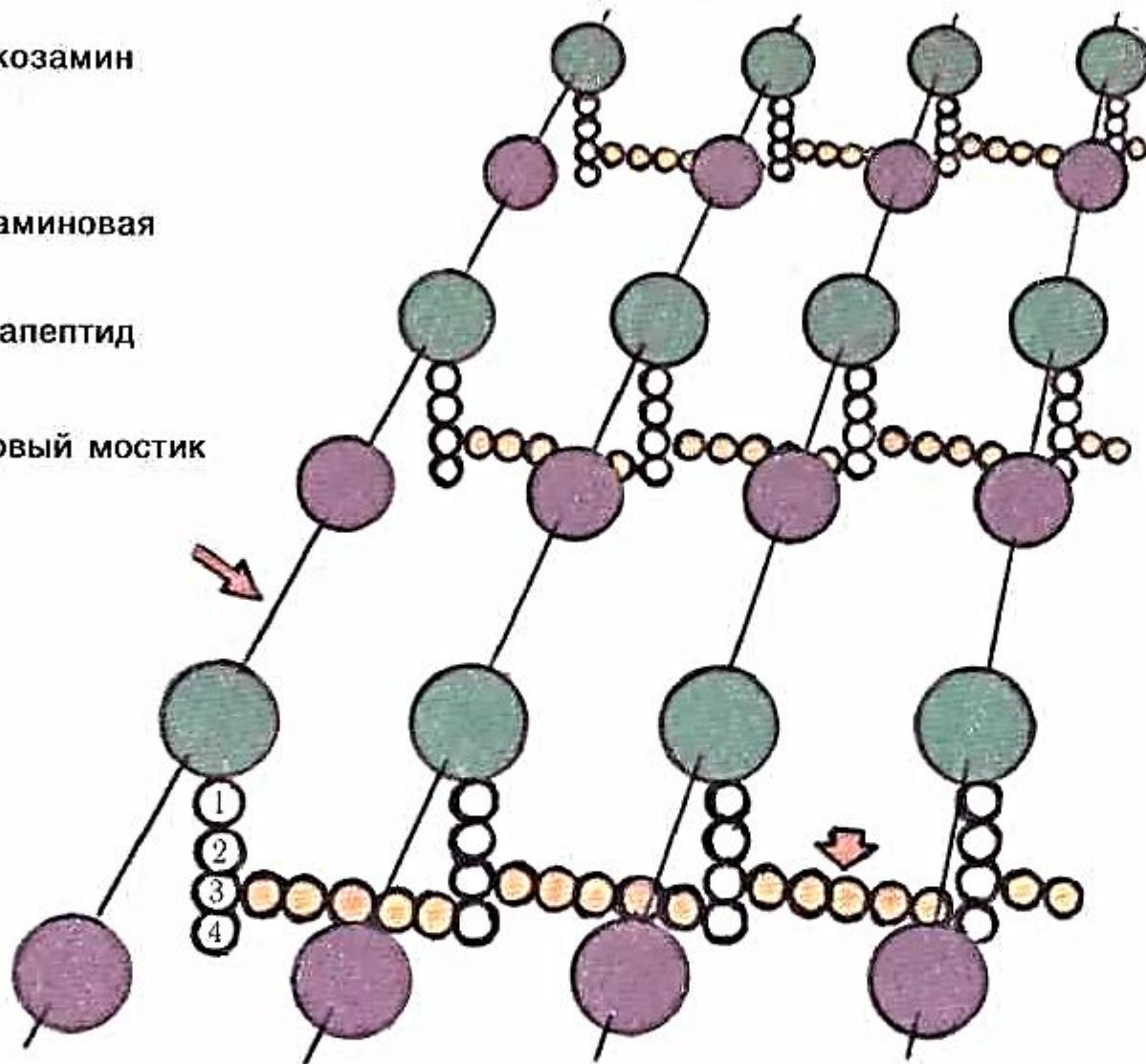
Пентаглициновый мостик



Пенициллин



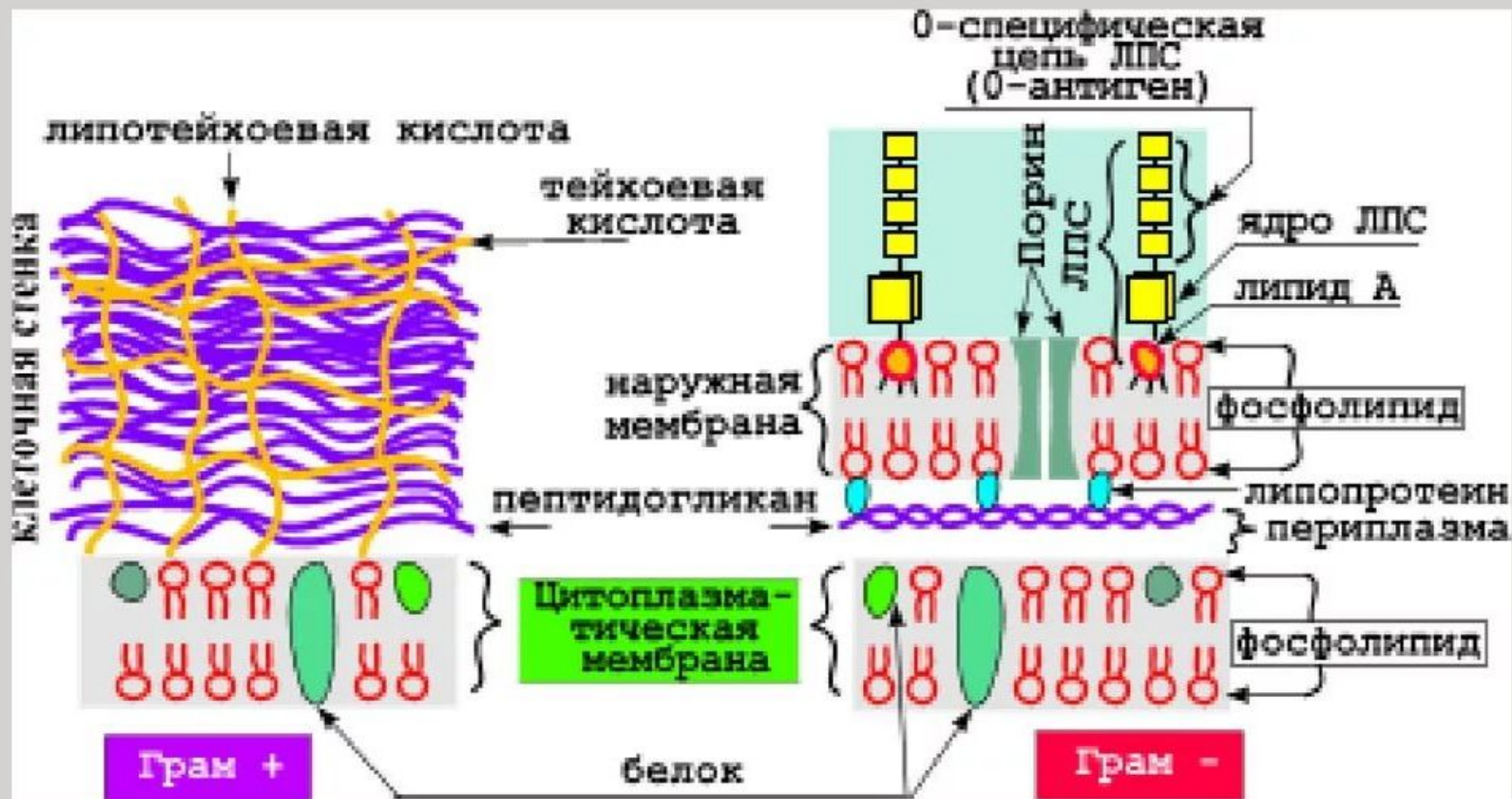
Лизоцим



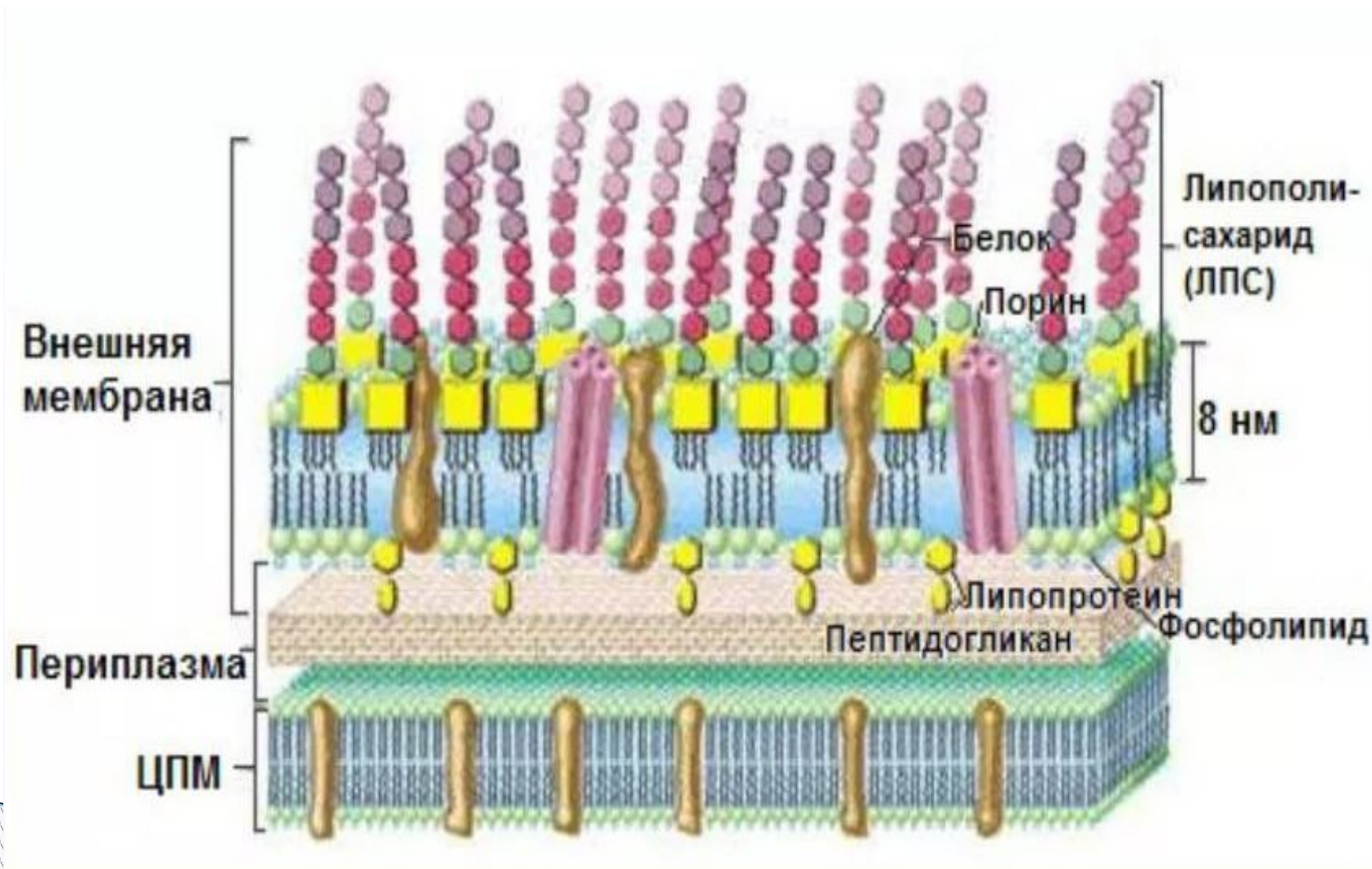
1
2
3
4

Схема строения оболочек

грамположительных и грамотрицательных бактерий



Клеточная стенка грамотрицательных бактерий



Строение клеточной стенки у микобактерий

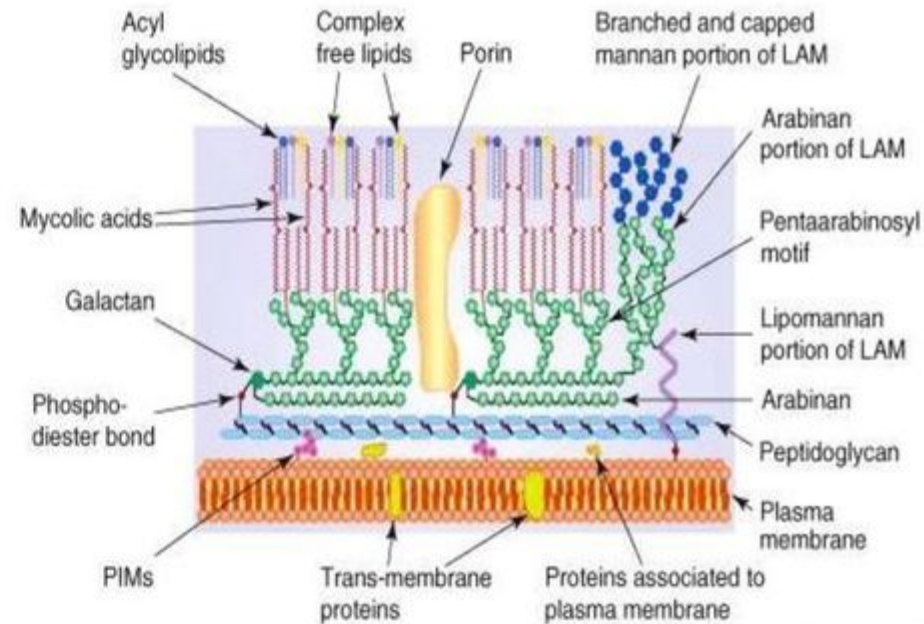
- Клеточная стенка микобактерий состоит из нескольких слоев, часть из которых содержит сахара и характеризуется относительно постоянным составом.
- Наружные слои имеют меняющийся химический состав и в основном представлены липидами (до 60-90 %), большинство из которых - миколовые кислоты и их производные. Как правило, эти слои не видны при электронной микроскопии.
- Первичным каркасом клеточной стенки служат перекрестно связанные пептидогликаны - электронноплотный слой. Слой арабиногалактанов повторяет слой пептидогликанов, образуя полисахаридную строму клеточной стенки. Он имеет точки связи с пептидогликановым слоем и структуры для крепления миколовых кислот и их производных.
- Миколовые кислоты присутствуют в виде свободных сульфолипидов и корд-фактора, с наличием которого на поверхности клеток связано характерное образование колоний *M. tuberculosis* в виде жгутов. Уникальность и ключевая роль миколовых кислот в структурной организации и физиологии микобактерий делают их отличной мишенью для этиотропной терапии.

Строение клеточной стенки у микобактерий

- Слой гликолипидов называют " микозидами " и иногда сравнивают с микрокапсулой. Микозиды структурно и функционально напоминают липополисахариды наружной мембраны грамотрицательных бактерий, но лишены их агрессивности, тем не менее они токсичны и (подобно кордфактору и сульфолипидам) вызывают образование гранулем.
- Клеточная мембрана и слои клеточной оболочки пронизаны каналами или порами, среди которых можно выделить пассивные поры с малым временем жизни, обеспечивающие управляемую диффузию веществ, и каналы с более длительным временем жизни, обеспечивающие энергозависимый транспорт веществ.
- Еще одним компонентом клеточной стенки микобактерий является липоарабиноманнан . Он заякорен на плазматической мембране, пронизывает клеточную стенку и выходит на ее поверхность. В этом отношении он похож на липотейхоевые кислоты грамположительных бактерий или липополисахаридный O-антиген грамотрицательных бактерий . Терминальные фрагменты липоарабиноманнана, прежде всего его маннозные радикалы, неспецифически подавляют активацию Т-лимфоцитов и лейкоцитов периферической крови. Это приводит к нарушению иммунного ответа на данные микроорганизмы.

Клеточная стенка *Mycobacterium tuberculosis*

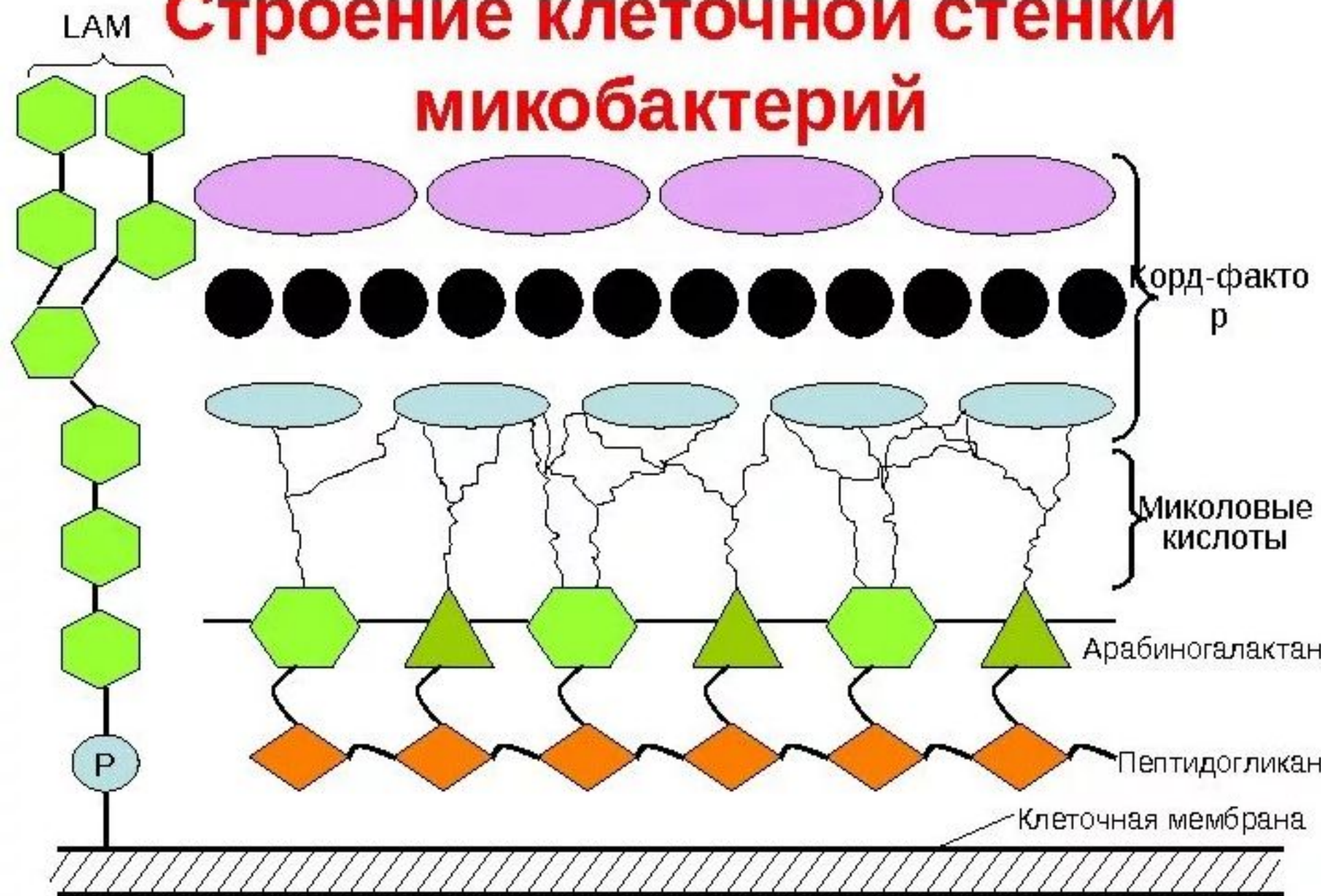
- ❑ В клеточной стенке преобладают липиды
- ❑ Большинство липидов представлено липидами и их производными (димиколат трегаллозы – корд-фактор-TDM см.след.слайд)
- ❑ Миколовые кислоты присутствуют также в виде свободных сульфатидов
- ❑ Снаружи клеточная стенка окутана слоем гликолипидов – микозиды, который структурно и функционально напоминают ЛПС



TRENDS in Microbiology

- ❑ Липоарабиноманнан (ЛАМ)– закорен на ЦПМ, пронизывает клеточную стенку и выходит на ее поверхность – это гетерогенная смесь липополисахаридов
- ❑ Особенности терминального компонента ЛАМ(прежде всего его маннозные радикалы) влияют на взаимоотношения с макрофагами
- ❑ Белки: особую известность получил комплекс «антиген 85» – состоит из трех родственных белков, сильных индукторов иммунного ответа

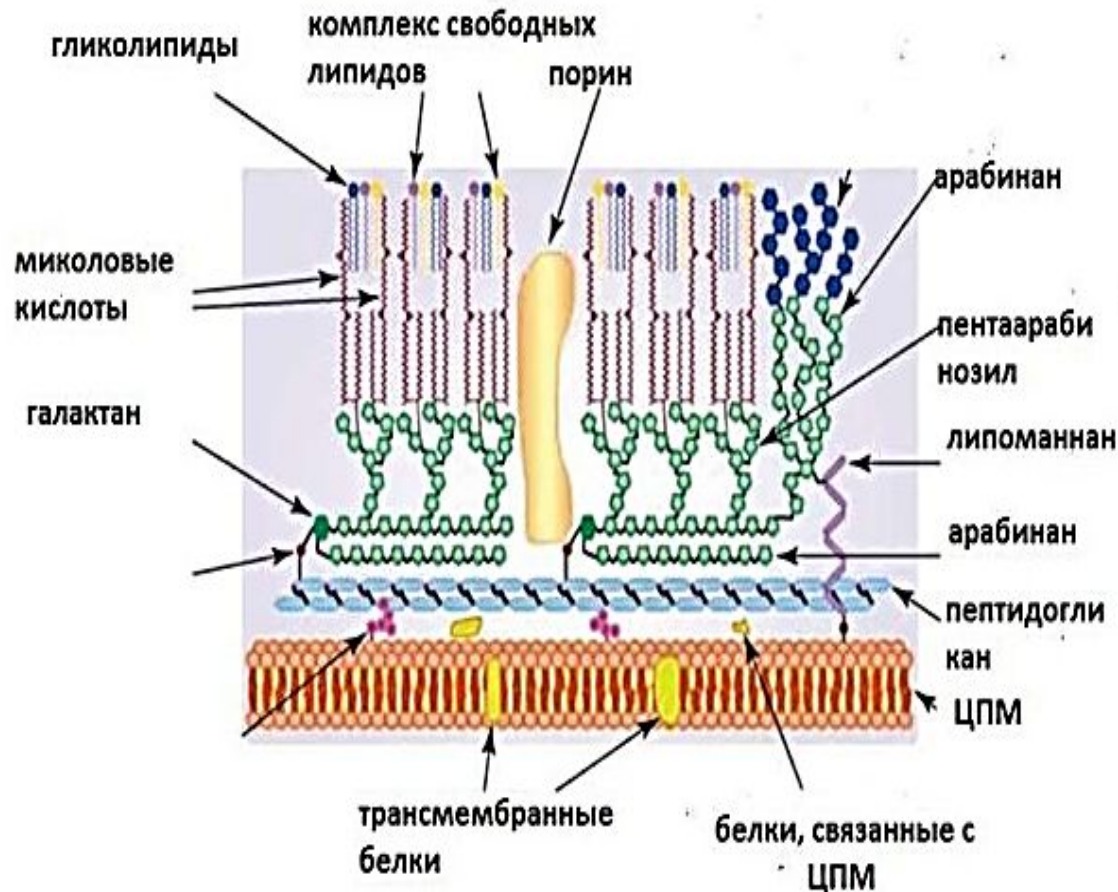
Строение клеточной стенки микобактерий



LAM - липоарабиноманнан

Цитоплазма

Строение клеточной стенки кислотоустойчивых бактерий



Клеточная стенка

При нарушении образования клеточной стенки (под влиянием лизоцима, пенициллина) образуются **протопласты, сферопласты, L- формы**.

Протопласты – это бактерии, полностью лишенные клеточной стенки.

Сферопласты – бактерии, у которых клеточная стенка частично сохраняется. Такие бактерии внешне не отличаются по форме (шаровидные клетки разной величины), становятся более проницаемыми и осмотически чувствительными, не делятся.

L-формы – бактерии, у которых нарушено образование клеточной стенки, но сохраняется способность к делению.

L-формы бактерий

частично или полностью лишённые клеточной стенки, но сохранившие способность к развитию.

Впервые обнаружены в 1894 году Н.Ф. Гамалеем.

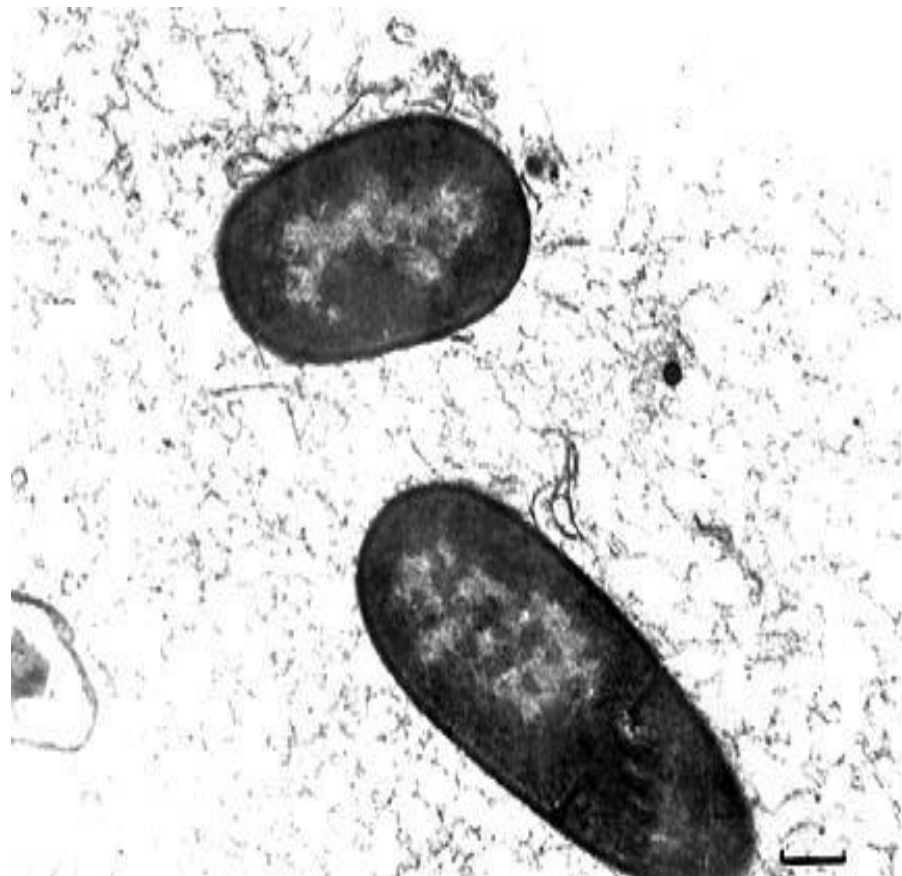
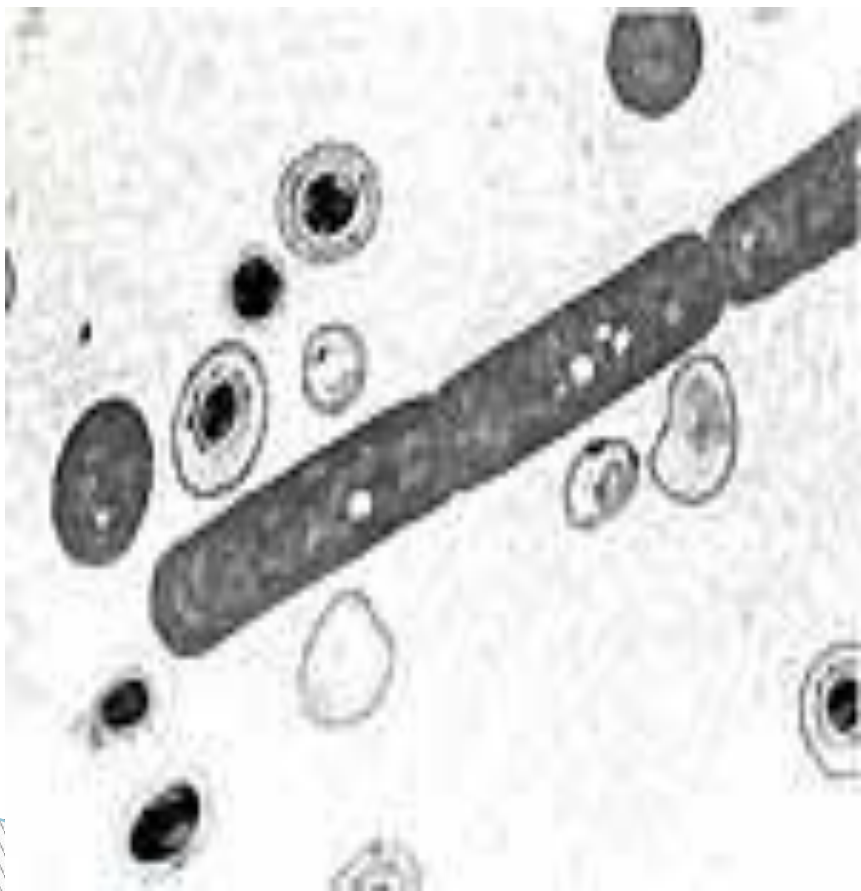
Буква L — первая буква названия Листеровского института в Лондоне, где впервые были выделены L-формы в культуре бактерий *Streptobacillus moniliformis*.

Позже были описаны L-формы у самых разных видов бактерий. Было показано, что L-формы возникают спонтанно или индуцировано — под воздействием агентов, блокирующих синтез клеточной стенки: антибиотиков (пенициллины, циклосерин, цефалоспорины, ванкомицин), ферментов (лизоцим, амидаза, эндопептидаза) ультрафиолетовых и рентгеновских лучей, аминокислоты глицина.

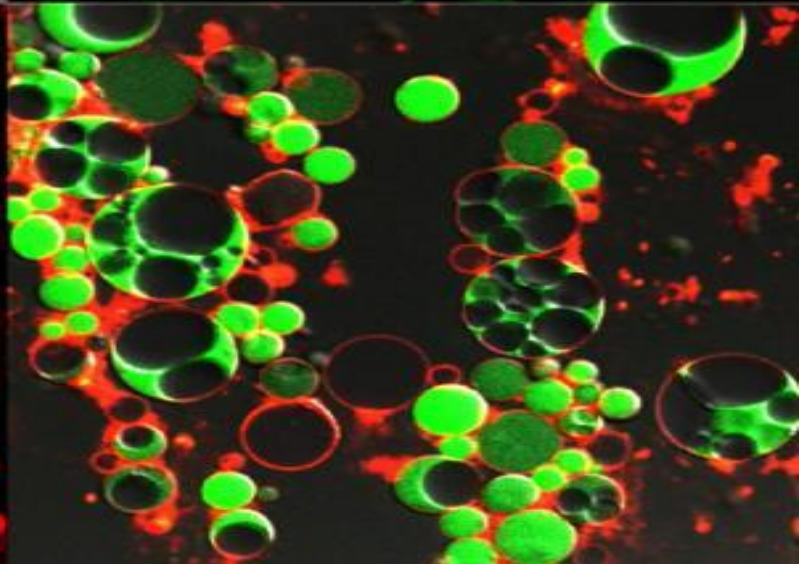
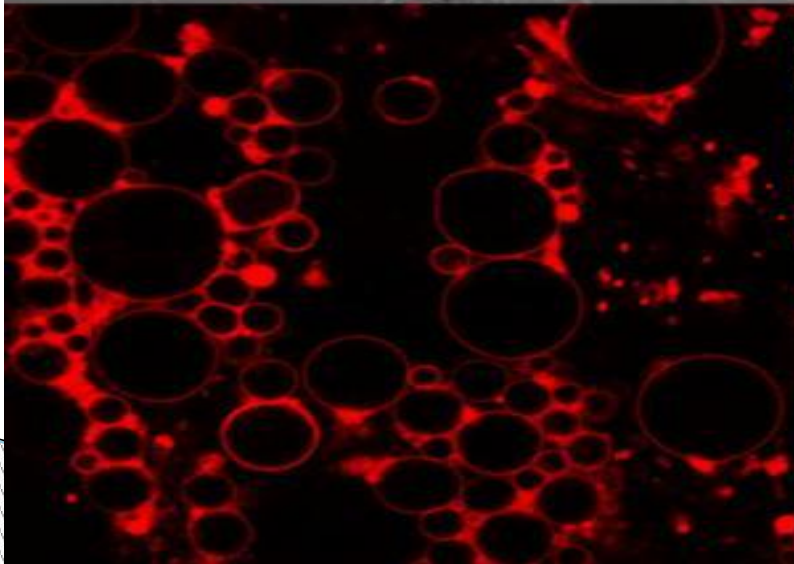
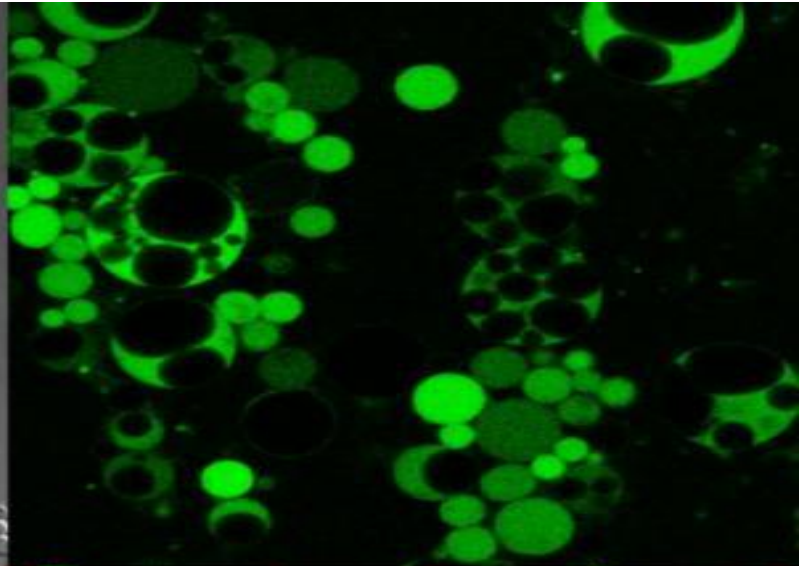
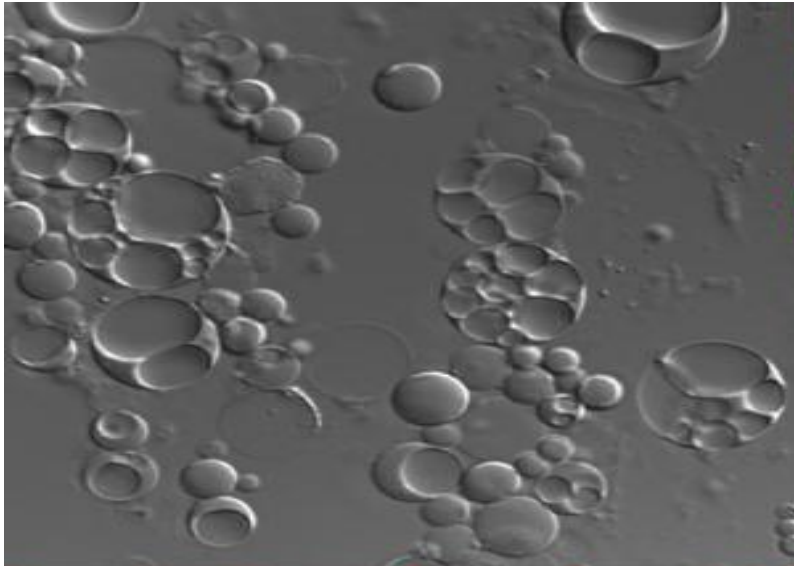


Николай Фёдорович Гамалея (1859—1949) — врач, микробиолог и эпидемиолог, почётный член АН СССР (с 1940), академик АМН СССР (1945). Лауреат Сталинской премии (1943).

L-формы сибиреязвенных бацилл



L-формы листерий



Основные свойства L-форм бактерий

- Постепенное превращение из грамположительных в грамотрицательные
- Изменение антигенных свойств
- Снижение вирулентности
- Способность к длительной персистенции
- Способность при неполной утрате синтеза клеточной стенки к возврату в исходную форму

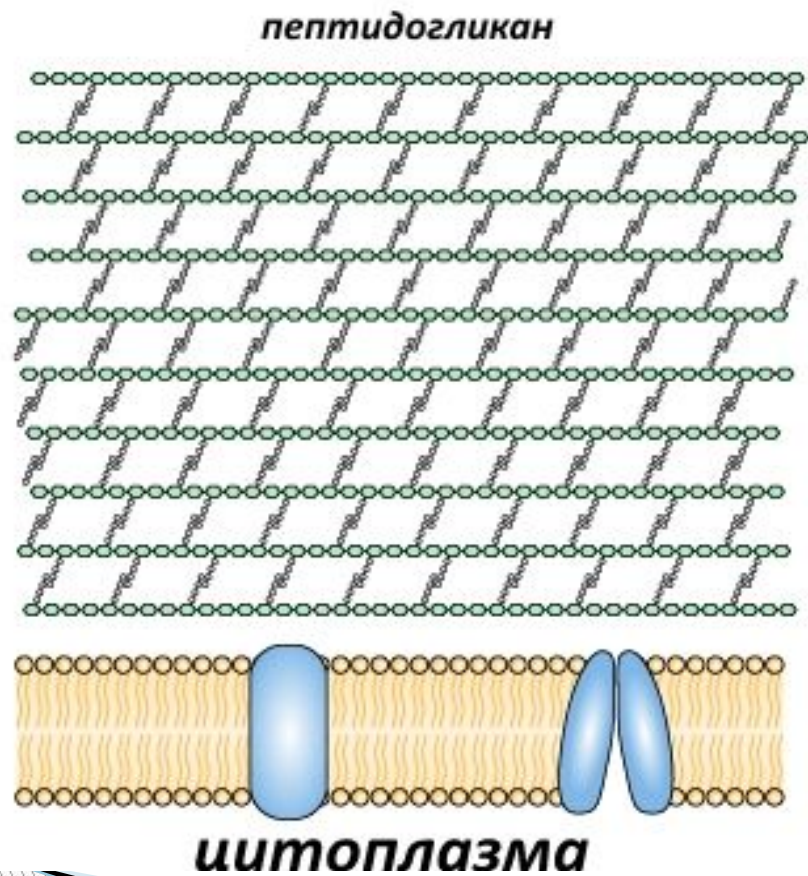
Периплазматическое пространство

- *Периплазматическое пространство* - это обособленный компартмент клеток грамотрицательных бактерий.
- Представляет собой объём, заключённый между плазматической и внешней мембранами.
- Содержимое периплазматического пространства принято называть периплазмой.
- Периплазматическое пространство (периплазма) представляет собой зону между клеточной стенкой и ЦПМ.
- Толщина периплазмы составляет около 10 нм, объём зависит от условий среды и, прежде всего, от осмотических свойств раствора.
- Периплазма может включать до 20% всей находящейся в клетке воды, в ней локализуются некоторые ферменты (фосфатазы, пермеазы, нуклеазы и др.) и транспортные белки – переносчики соответствующих субстратов.
- Долгое время считалось, что у грамположительных бактерий аналога периплазмы нет, однако с помощью криоэлектронной микроскопии очень узкое периплазматическое пространство между слоем пептидогликана и клеточной мембраной есть и у них.

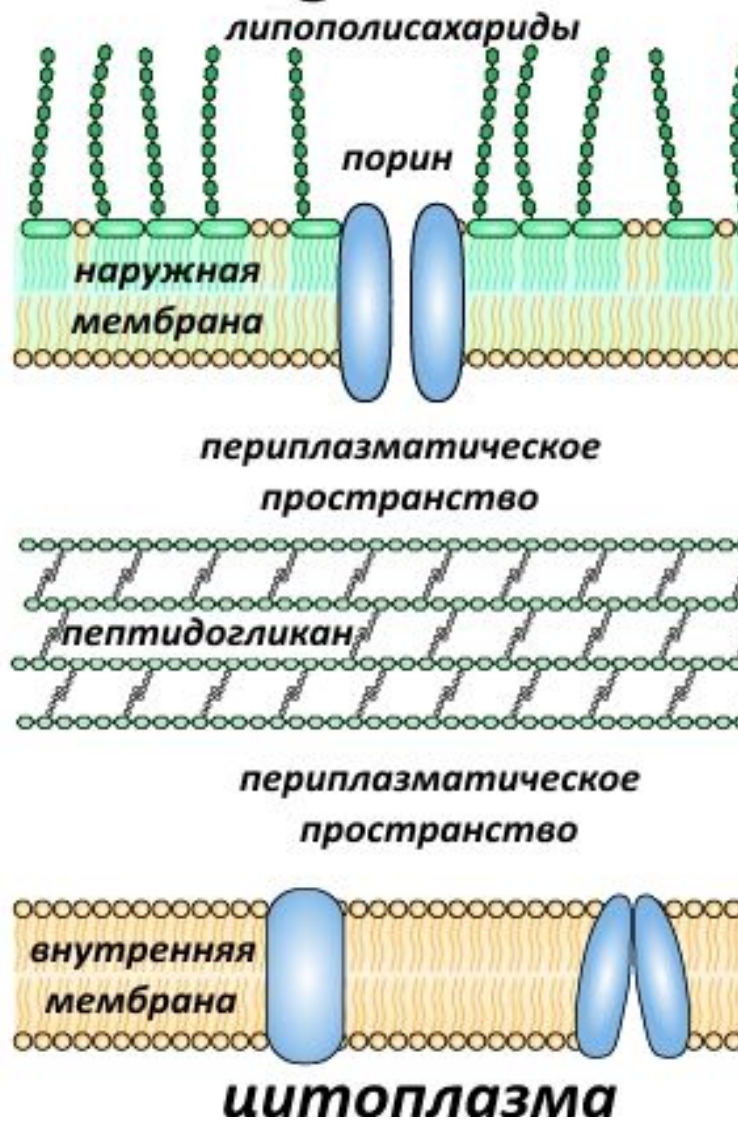
Периплазматическое пространство

- Периплазма представляет собой гелеобразный матрикс, состоящий из белков и особых олигосахаридов, которые называют осморегулируемые периплазматические глюканы. В ней также находятся промежуточные соединения для обновления пептидогликанового слоя, внешней мембраны, капсулы и чехлов (если они имеются).
- В периплазму поступают субъединицы жгутиков и пилей. Таким образом, периплазма задействована в метаболических процессах, эндогенной регуляции и ответе на условия внешней среды.
- Среди белков периплазмы присутствуют ферменты, связывающие белки, транспортные белки.
- Связывающие белки периплазмы взаимодействуют с разнообразными органическими молекулами, которые попадают в периплазму через порины.
- Белки-переносчики периплазмы осуществляют доставку интегральных белков к внешней мембране.
- Специфичные для периплазмы олигосахариды выявлены пока только у некоторых α -протеобактерий. Синтез этих олигосахаридов происходит в цитоплазме, их транспорт в периплазму осуществляют специализированные белки.

G+



G-



Наружная мембрана

Пептидогликан

Периплазма

Цитоплазматическая мембрана

100 нм



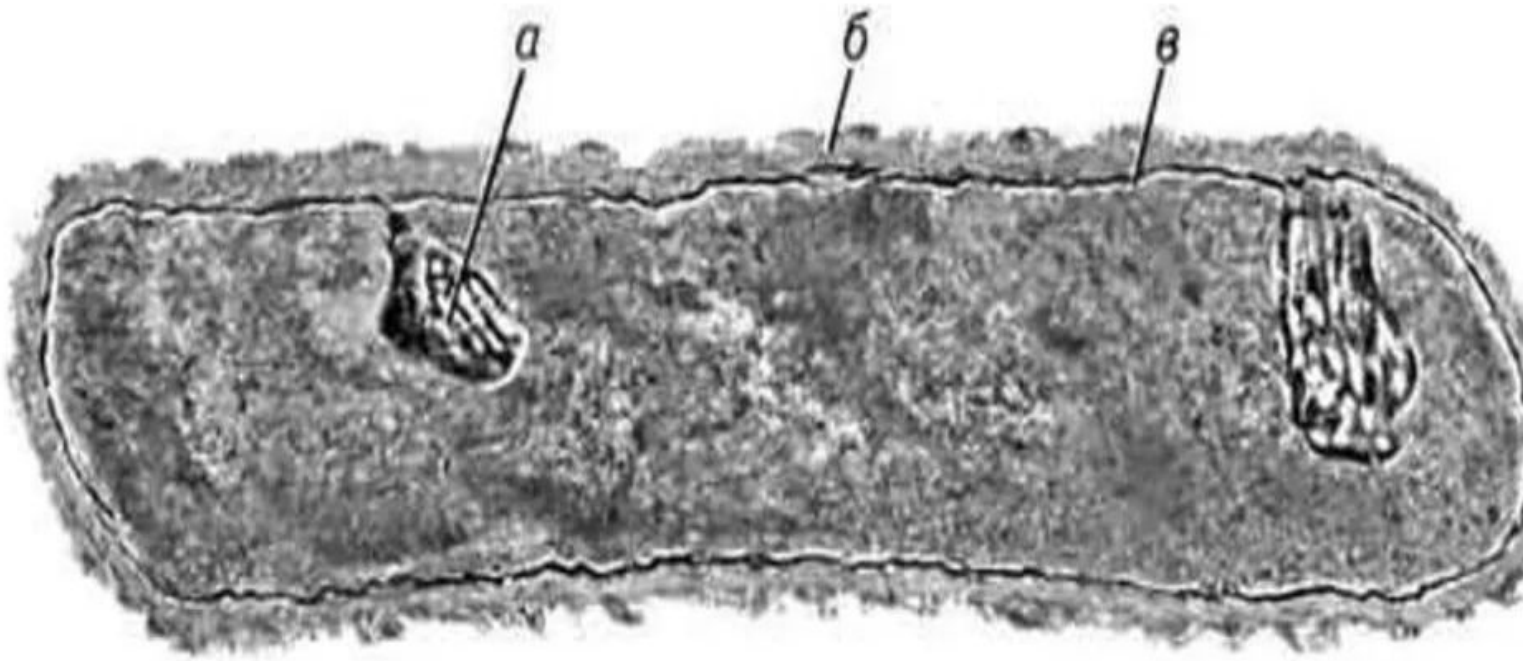
Цитоплазматическая мембрана

- ЦПМ бактериальной клетки имеет типичное трехслойное строение; ее основу составляет двойной слой фосфолипидов, покрытый с двух сторон белками. Белки могут частично или полностью погружаться в липидный слой или пронизывать его насквозь.
- ЦПМ выполняет следующие функции:
 - а) участвует в регуляции осмотического давления и водно-солевого обмена;
 - б) участвует в активном транспорте различных веществ при помощи пермеаз и за счет создания градиента концентрации ионов на мембране при помощи Na^+ , K^+ -АТФазы;
 - в) участвует в метаболических процессах (таких как синтез веществ клеточной стенки, окислительное фосфорилирование), т.к. в мембране находятся белки-ферменты;
 - г) участвует в делении клетки (репликация ДНК, деление нуклеоида);
 - д) участвует в спорообразовании у спорообразующих бактерий;
 - е) к ней крепятся жгутики и пили.

Мезосомы

- Мезосомы представляют собой мембранные структуры, образуемые при закручивании ЦПМ.
- Имеют форму клубков, петель и пузырьков (везикулярное строение), пластинок (ламеллярное строение), трубочек (тубулярное строение); они остаются связанными с ЦПМ и образуют связь с нуклеоидом.
- По расположению в клетке различают:
 - мезосомы, образующиеся в зоне клеточного деления и формирования клеточной перегородки (септальные мезосомы);
 - мезосомы, сформированные в результате инвагинации периферических участков ЦПМ (латеральные мезосомы).
- Мезосомы полифункциональны, содержат различные ферментные системы и играют определенную роль в энергетическом метаболизме, у фотосинтезирующих бактерий – пигменты фотосинтеза. Т.о., мезосомы участвуют в организации и координации определенных ферментных систем в клетке.
- Являются сайтом для формирования клеточной стенки бактерий и прикрепления нуклеоида в процессе репликации ДНК. Септальные мезосомы участвуют в построении поперечной перегородки при делении бактерий.

Мезосомы



- Клетки фототрофных бактерий содержат **внутрицитоплазматические мембраны**, увеличивающие общую площадь мембраны и содержащие фотосинтетический аппарат.
- Они имеют форму везикул, трубочек, стопок или тилакоидов, связанных с плазматической мембраной, и образуются в результате ее инвагинации.
- Для каждой группы фототрофных прокариот характерен свой тип светособирающих систем.

Схемы строения мембран фототрофных бактерий

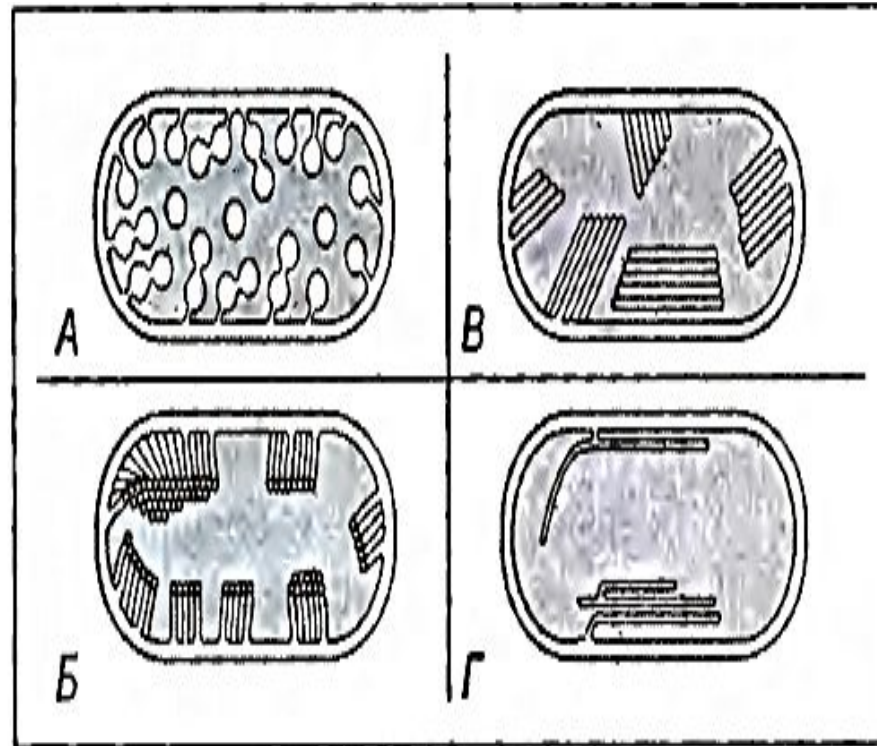


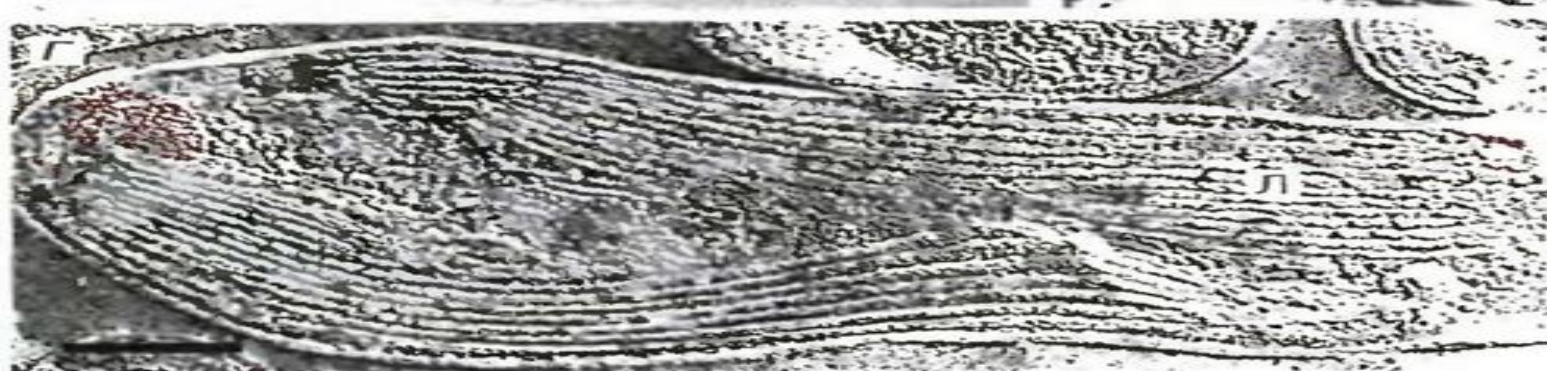
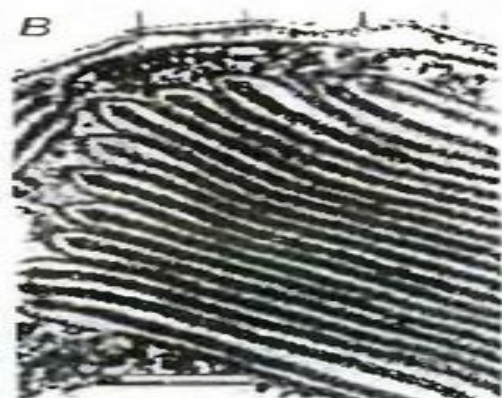
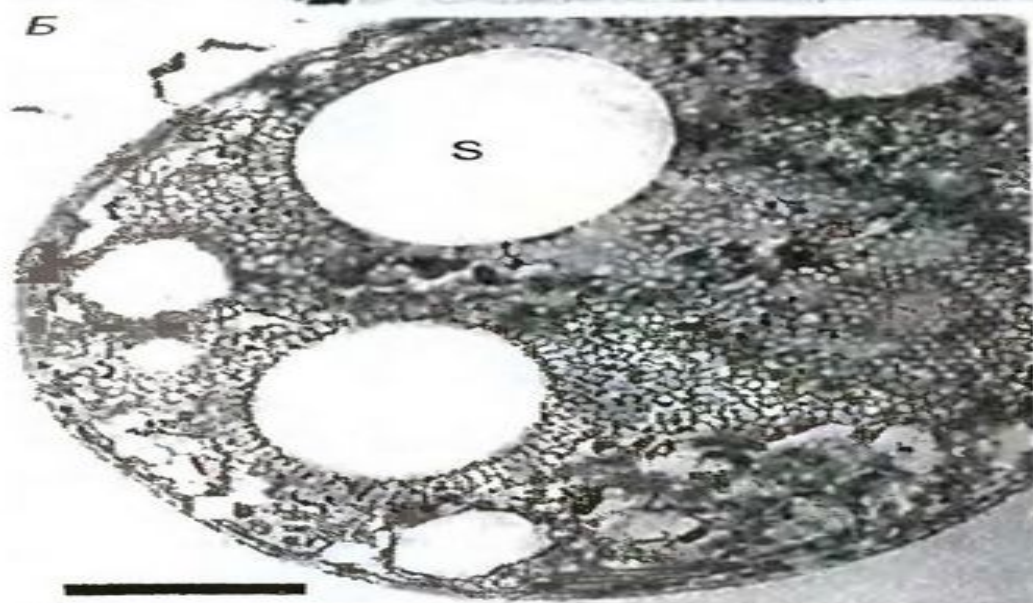
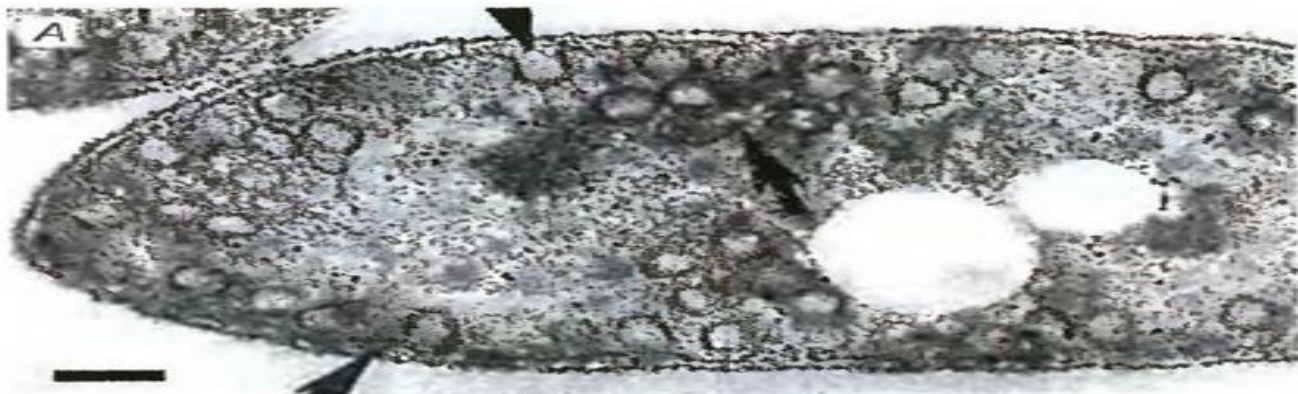
Рис. 1. Строение внутрицитоплазматических фотосинтезирующих мембран у фототрофных бактерий.

А. Мембраны везикулярного типа, присутствующие у *Rhodospirillum rubrum*, *Rhodobacter capsulatus*, *Chromatium vinosum*, *Thiocapsa roseopersicina* и других видов.

Б. Трубочатые мембраны у *Thiocapsa pfeifferii* и некоторых других бактерий.

В. Плоские тилакоидоподобные мембраны в правильных стопках у *Rhodospirillum rubrum*, *Ectothiorhodospira mobilis* и других видов.

Г. Крупные тилакоиды, частично в стопках или свободнолежащие, у *Rhodospseudomonas palustris* и *Rps. viridis*.



Цитоплазма

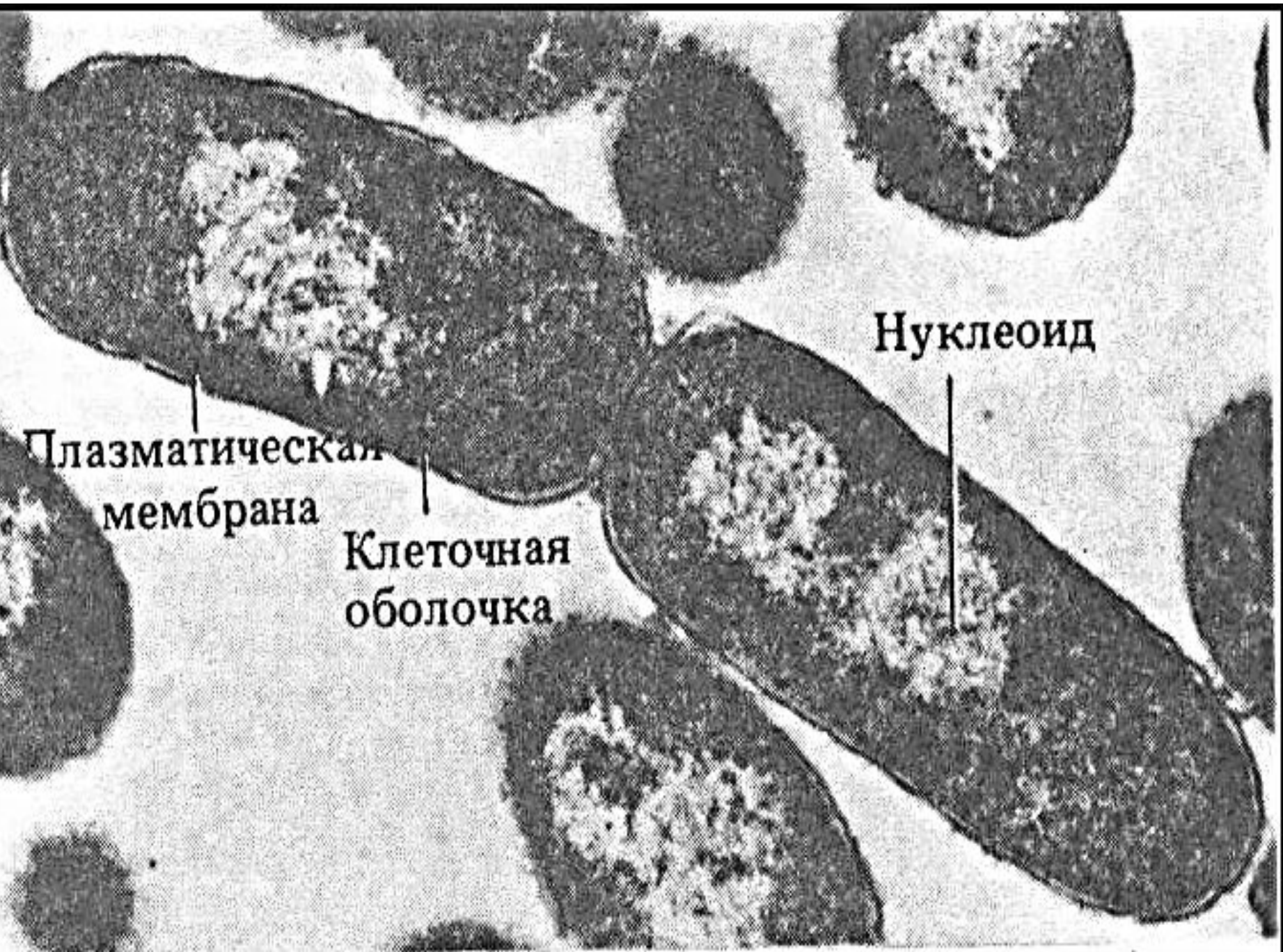
- Содержимое клетки, окруженное ЦПМ, составляет цитоплазму бактерий.
- Часть цитоплазмы, которая имеет гомогенную коллоидную консистенцию и содержит растворимые РНК, ферменты, субстраты и продукты обмена веществ, воду (составляет 70-80 % цитоплазмы) обозначается как *цитозоль*.
- Другая часть цитоплазмы представлена различными структурными элементами: мезосомами, рибосомами, включениями, нуклеоидом, плазмидами.
- Цитозоль - это не только место хранения биомолекул, в нем протекают и некоторые важнейшие метаболические процессы (гликолиз, синтез жирных кислот, некоторых аминокислот и др.).
- Цитоплазма объединяет в одно целое нуклеоид и другие органоиды клетки, обеспечивает их взаимодействие и деятельность клетки как единой целостной живой системы.

Запасные гранулы бактерии

- Запасные гранулы содержат временный избыток метаболитов.
- Наличие и количество гранул изменяется в зависимости от вида бактерий и их метаболической активности.
- В виде гранул могут запасаться полисахариды (крахмал, гликоген, гранулёза), жиры (триглицериды, сходные с жирами высших животных, воска — у микобактерий и нокардий; полимеры *p*-оксимасляной кислоты (например, в клетках *Bacillus megaterium*), полифосфаты (волютин) у *Spirillum volutans* и *Corynebacterium diphtheriae*, сера (у бактерий, окисляющих сульфиды), кристаллизованные белки (например, токсичный для насекомых протоксин у *Bacillus thuringiensis*).

Нуклеоид (геноформ)

- **Нуклеоид** – эквивалент ядра («подобный ядру»), содержит одну молекулу ДНК, представляющую собой двойную спираль, замкнутую в кольцо и плотно упакованную в виде клубка, а также РНК и негистоновые белки; не имеет мембраны, ядрышка, не делится митозом.
- Составляет 2-3% сухой массы клетки (более 10% по объёму), не содержит гистонов.
- Объём генетической информации, кодируемой в генофоре, различается в зависимости от вида бактерии (например, геном *Escherichia coli* кодирует примерно 4000 различных полипептидов).
- Нуклеоид участвует в хранении и передаче наследственной информации и является как бы одной кольцевой хромосомой, поэтому бактериальные клетки гаплоидны. В зависимости от фазы развития в клетке может быть от 1 до 2-4 нуклеоидов.
- В других участках цитоплазмы могут находиться особого рода молекулы ДНК – **плазмиды**, отвечающие за передачу ряда признаков (например, лекарственной устойчивости); они не являются жизненно необходимыми.



Плазматическая
мембрана

Клеточная
оболочка

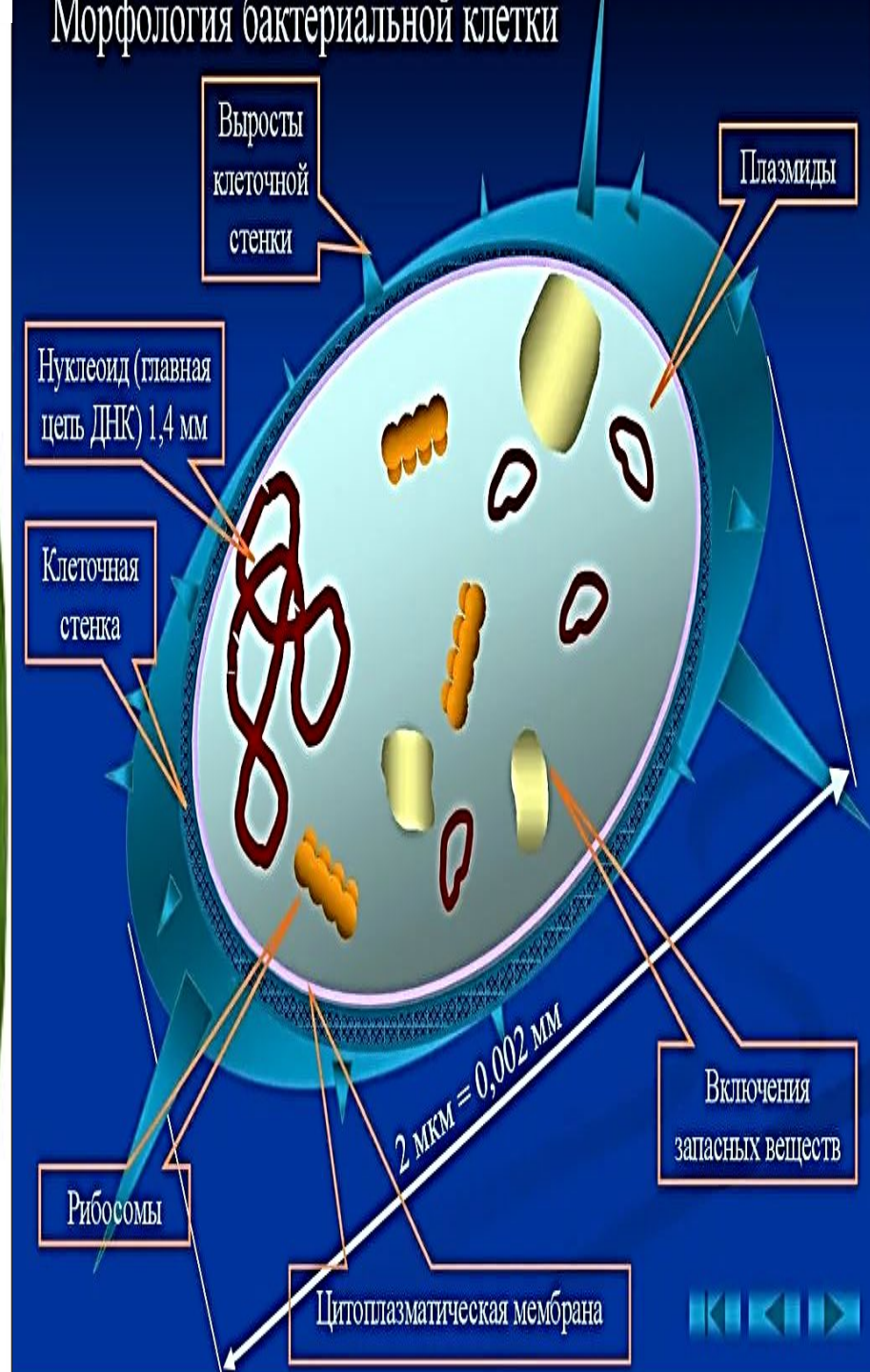
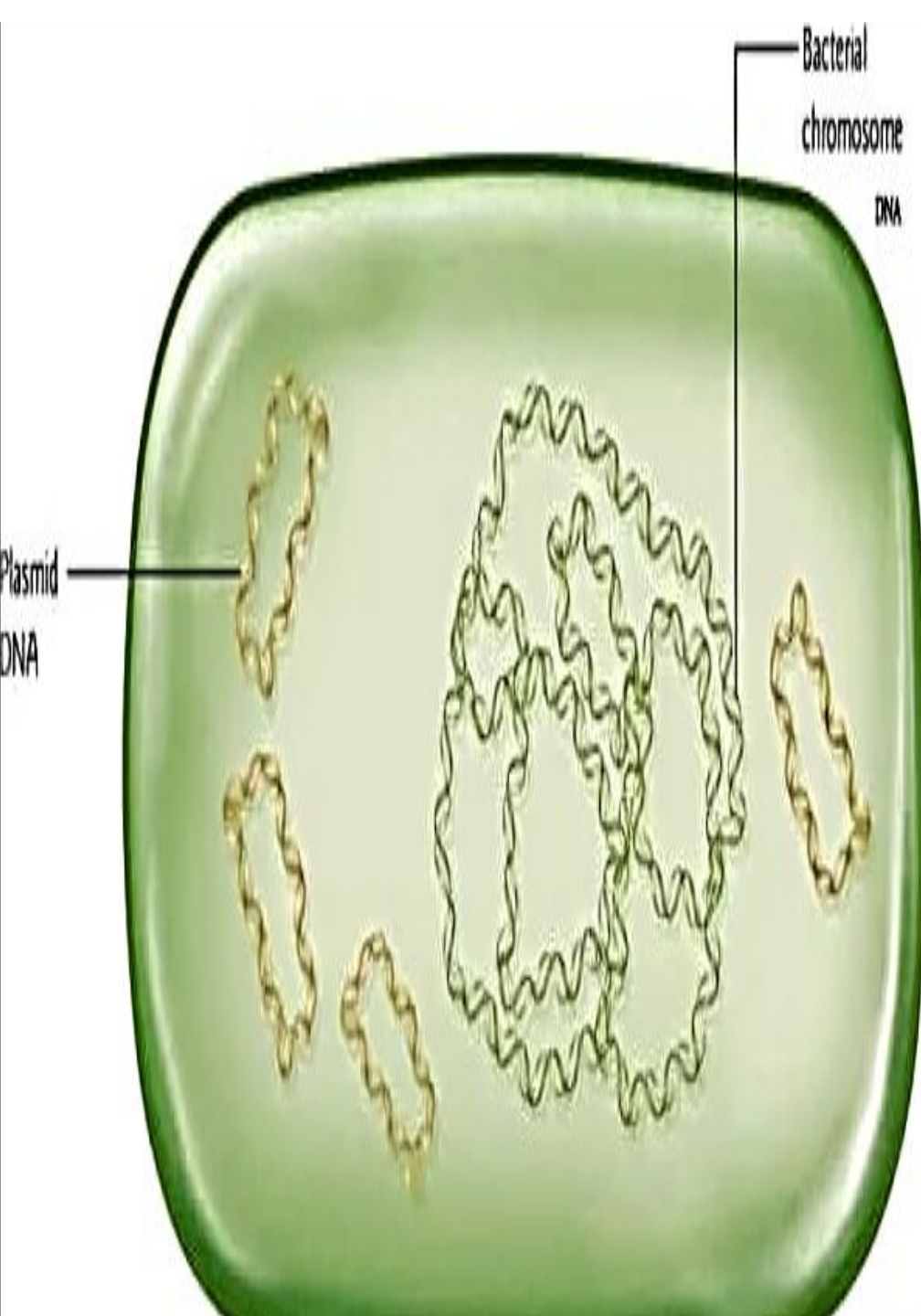
Нуклеоид

Плазмиды

- ❑ **Плазмиды** — внехромосомные мобильные генетические структуры бактерий, представляющие собой замкнутые кольца двунитчатой ДНК (термин «плазмиды» впервые введен американским ученым Дж. Ледербергом, 1952) .
- ❑ По размерам составляют 0,1—5 % ДНК хромосомы.
- ❑ Плазмиды способны автономно копироваться (реплицироваться) и существовать в цитоплазме клетки, поэтому в клетке может быть несколько копий плазмид.
- ❑ Некоторые плазмиды могут обратимо встраиваться в бактериальную хромосому и функционировать в виде единого репликона. Такие плазмиды называются интегративными или эписомами.
- ❑ Различают трансмиссивные и нетрансмиссивные плазмиды. Трансмиссивные (конъюгативные) плазмиды могут передаваться из одной бактерии в другую.

Плазмиды

- ▣ **Некоторые плазмиды** находятся под *строгим контролем*. Это означает, что их репликация сопряжена с репликацией хромосомы так, что в каждой бактериальной клетке присутствует одна или несколько копий плазмид.
- ▣ Число копий плазмид, находящихся под *слабым контролем*, может достигать от 10 до 200 на бактериальную клетку.
- ▣ Для характеристики плазмидных репликаонов их принято разбивать на группы совместимости.
- ▣ *Несовместимость* плазмид связана с неспособностью двух плазмид стабильно сохраняться в одной и той же бактериальной клетке. Несовместимость свойственна тем плазмидам, которые обладают высоким сходством репликаонов, поддержание которых в клетке регулируется одним и тем же механизмом.



Плазмиды и свойства бактерий - носителей плазмид

Категории

Свойства

F-плазмиды

Донорные функции

R-плазмиды

Антибиотикоустойчивость

Col-плазмиды

Синтез колицинов

Ent-плазмиды

Синтез энтеротоксинов

Hly-плазмиды

Синтез гемолизинов

**Биодеградивные
плазмиды**

**Расщепление органических
и неорганических соединений**

R-плазмиды

- Известно большое количество R-плазмид, определяющих устойчивость бактерий-хозяев к разнообразным лекарственным препаратам
- Передача R-плазмид от одних бактерий к другим привела к их широкому распространению среди патогенных и условно патогенных бактерий, что чрезвычайно осложняет химиотерапию вызываемых этими бактериями заболеваний
- R-плазмиды, как и другие плазмиды, представляют собой двухцепочечные кольцевые молекулы ДНК
- R-плазмиды имеют сложное молекулярное строение
- В их состав входят R-гены, кодирующие резистентность к таким антибиотикам, как ампициллин, хлорамфеникол, канамицин и др.

Значение плазмид для клетки бактерий

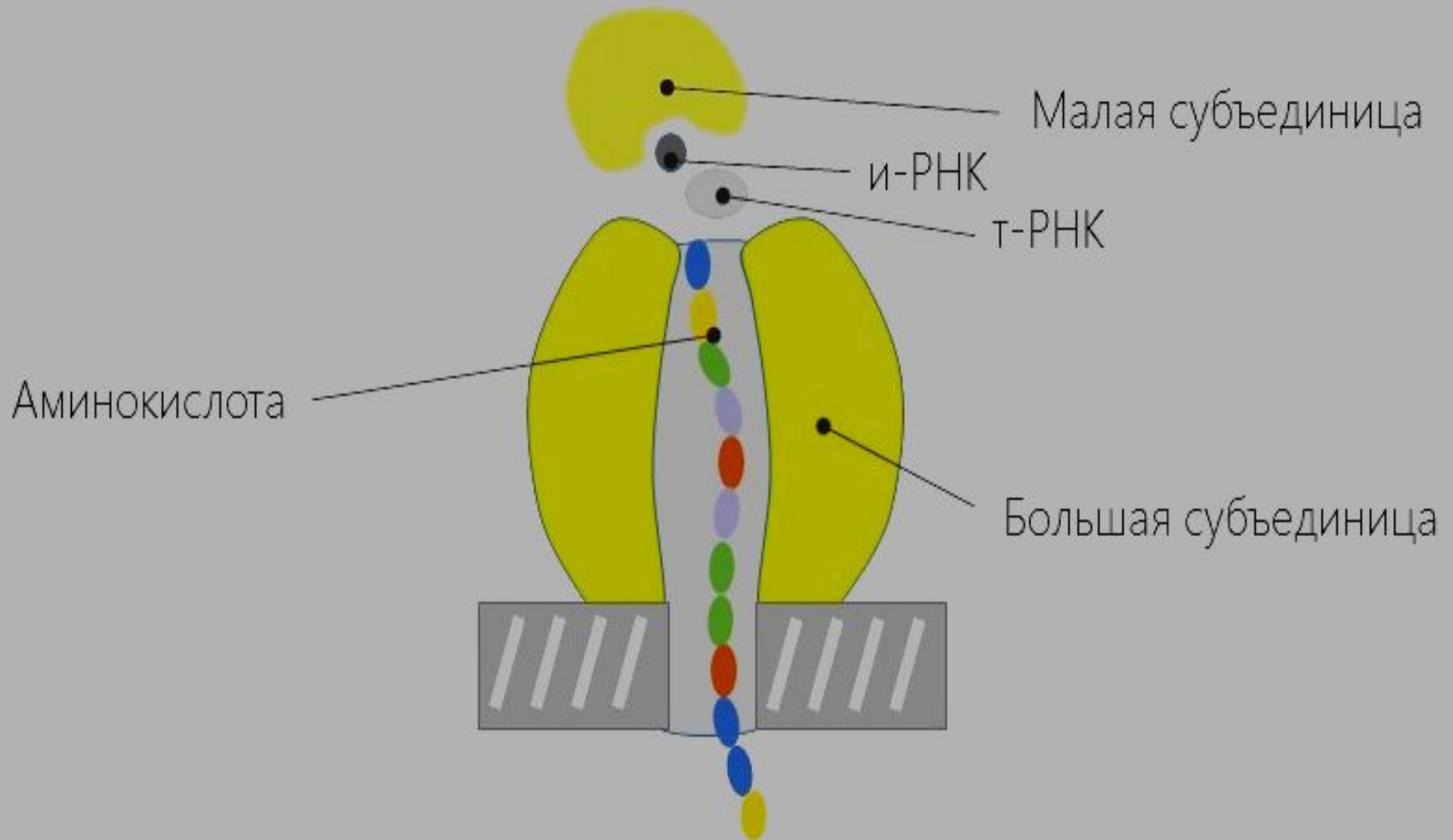
1. Определяют ряд ее фенотипических свойств, позволяющих более гибко и быстро реагировать на изменение условий окружающей среды.
2. Плазмиды бактерий находят широкое применение при теоретических исследованиях и выполнении ряда практических задач:
 - *Широко применяются в генетической инженерии. С их помощью можно получить рекомбинантные молекулы ДНК, вероятность образования которых в природе крайне низка или возникновение их вообще невозможно.*
 - *Играют значительную роль в эволюции бактерий.*
 - *Представляют большую ценность как материал для исследования структуры и функционирования генетического аппарата бактериальной клетки.*

Рибосомы

- ▣ *Рибосомы* – рибонуклеопротеидные частицы, участвующие в биосинтезе белка.
- ▣ Размер составляет 20 нм; имеют округлую или слегка удлиненную форму.
- ▣ коэффициент седиментации в отличие от рибосом эукариот составляет 70 S.
- ▣ В цитоплазме клетки, в зависимости от интенсивности роста, может содержаться от 5000 до 50 000 рибосом (что и придает ей зернистость); они могут объединяться по 10-20 рибосом, образуя полисомы.
- ▣ Рибосомы прокариот и эукариотов имеют сходную молекулярную структуру и механизмы функционирования, но различаются, помимо размеров, по составу белков и белковых факторов. Эти различия делают рибосомы эукариотов практически резистентными к действию антибиотиков, блокирующих синтез белка у бактерий.

- Рибосомы- это макромолекулярный комплекс, который состоит из двух субчастиц разной величины:
- малая субчастица (30 S);
- большая субчастица (50 S).
- Малая рибосома состоит из одной рибосомной РНК и трех десятков разных белков. Основная функция малой субчастицы состоит в том, чтобы связывать нуклеопротеид с матричной РНК (мРНК).
- В течение всего процесса инициации и элонгации (присоединение мономеров к цепи макромолекулы) малая субчастица удерживает мРНК. Кроме того, она обеспечивает прохождение матрицы через нуклеопротеоид.
- Таким образом, малая субчастица выполняет генетическую функцию декодирования информации.
- В большой субчастице содержится 3 рибосомных РНК и около 50 белковых соединений. Большая субчастица с матрицей не вступает в контакт, она ответственна за протекание химических процессов в нуклеопротеидах при образовании полипептидных связей в транслируемом полипептиде.

Строение рибосомы



Капсула

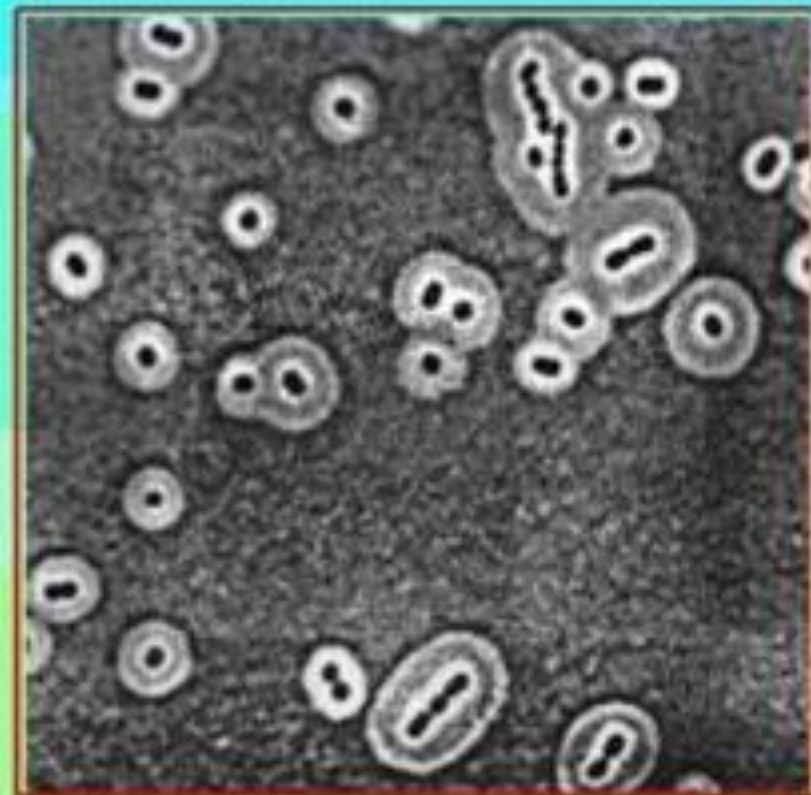
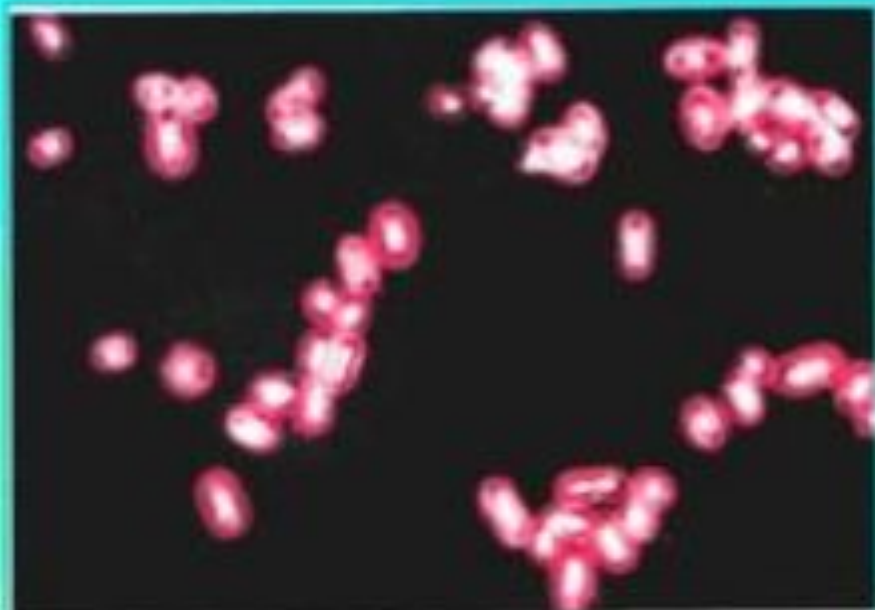
- Капсула - слизистая структура толщиной более 0,2 мкм (макрокапсула) и менее 0,2 мкм (микрокапсула, выявляемая лишь при электронной микроскопии).
- Она прочно связана с клеточной стенкой бактерий и имеет четко очерченные внешние границы.
- Капсула различима в мазках-отпечатках из патологического материала.
- В чистых культурах бактерий капсула образуется реже.
- Выявляется при специальных методах окраски мазка (например, по Ольту, Михину, Бурри-Гинсу и др.).
- По строению капсулы различают:
 - нормального строения (окружают равномерным слоем клеточную стенку);
 - содержащие поперечно-полосатые фибриллы из нитей целлюлозы;
 - сложные капсулы (состоят из участков полисахаридов и полипептидов).
 - прерывистые капсулы (окружают неравномерным слоем клеточную стенку).
- Капсула на 98 % состоит из воды.
- По химическому составу капсулы разделяют на:
 - капсулы полисахаридной природы;
 - капсулы, состоящие из полипептидов и полисахаридов.

- Функции капсулы различаются у непатогенных и патогенных бактерий.
- У непатогенных бактерий капсула чаще всего служит:
 - для защиты (от механических повреждений, высыхания, бактериофагов, высокой концентрации кислорода);
 - создает дополнительный осмотический барьер;
 - для некоторых бактерий является источником запасных питательных веществ (азотобактера);
 - для слипания клеток (зооглеи).
- Защитой от высыхания в засушливых местообитаниях или водоёмах с повышенной солёностью.
- Благодаря капсуле цианобактерии рода *Nostoc* могут расти в пустынях в виде корочек, которые увлажняются только утренней росой.
- Образование капсул у непатогенных бактерий запускается в стрессовых условиях, таких как фосфорное голодание.
- Иногда в условиях обильного увлажнения обводнённые полимеры капсулы теряют связь с клеточной оболочкой и уходят во внешнюю среду, где начинают хаотически плавать, образуя так называемую «внешнюю слизь». Наиболее часто капсульные полимеры уходят во внешнюю среду при гиперпродукции.

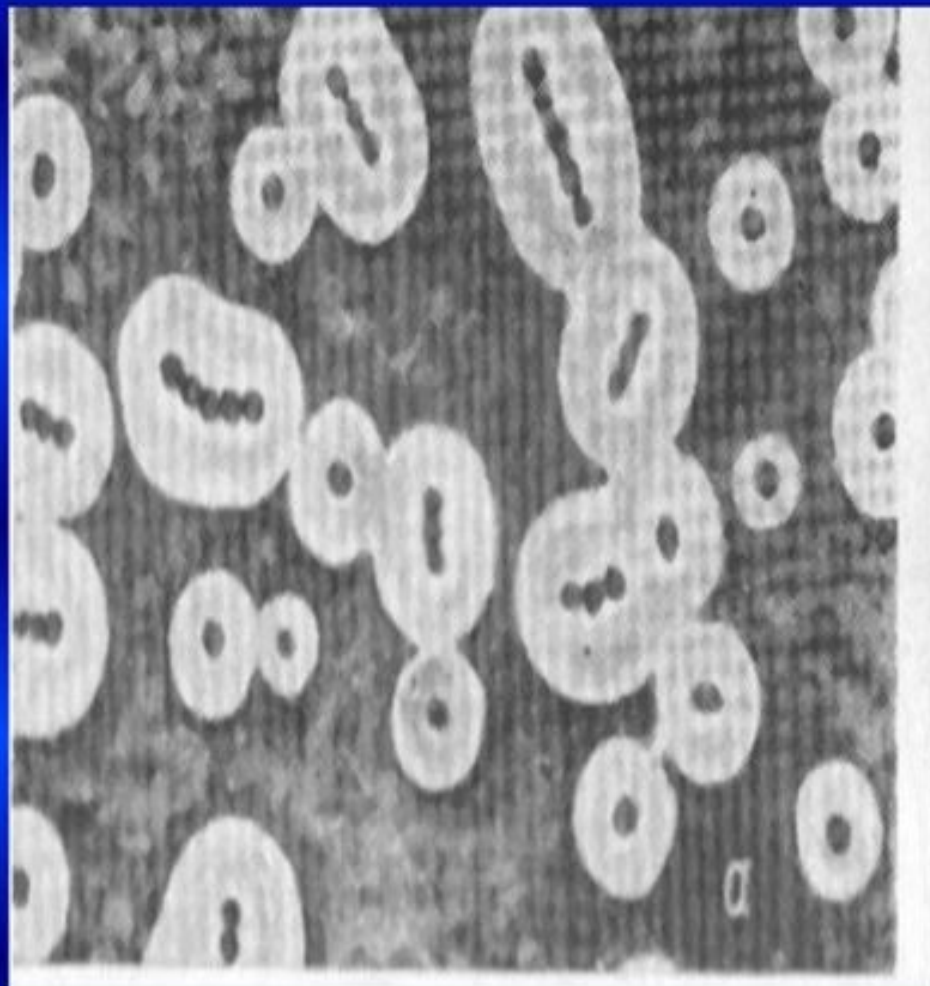
- У бактерий, вызывающих заболевания животных и человека, капсула является важным фактором вирулентности, так как она защищает бактериальную клетку от действия иммунной системы.
- В частности, покрытые капсулой бактерии могут уклоняться от фагоцитирования за счёт гидрофильности, упругости и электрического заряда поверхности, например, у *B. anthracis*.
- Из-за капсулы до бактерии не могут добраться белки системы комплемента и бактерицидные белки, такие как дефензины.
- Более того, сама капсула комплемент не активирует. Капсула предохраняет бактерию от взаимодействия с антителами, а у грамотрицательных бактерий маскирует липополисахарид (O-антиген).
- Сама по себе капсула слабоиммуногенна и плохо поддаётся опсонизации.
- Но вакцины, содержащие компоненты капсулы, эффективны и запускают образование специфических антител.

- Иногда капсула мимикрирует под молекулярные структуры организма хозяина. Например, капсульный антиген K1 кишечной палочки (*Escherichia coli*) содержит сиаловую кислоту, за счёт чего становится похож на клетки хозяина.
- Капсула имеются и у ряда фитопатогенных бактерий, однако у них она не выполняет особой роли. В некоторых случаях она обеспечивает выживание бактерий во внешней среде. Капсула может способствовать распространению бактерии по тканям растения, защищает бактерию при размножении в межклетниках и предохраняет от действия иммунной системы растения.

Капсулы бактерий



Бактериальные капсулы: а –кокков; б- бацилл

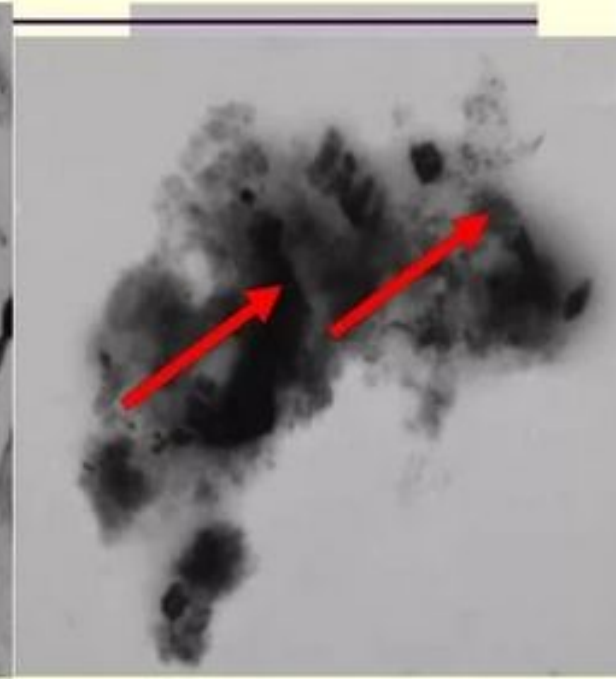
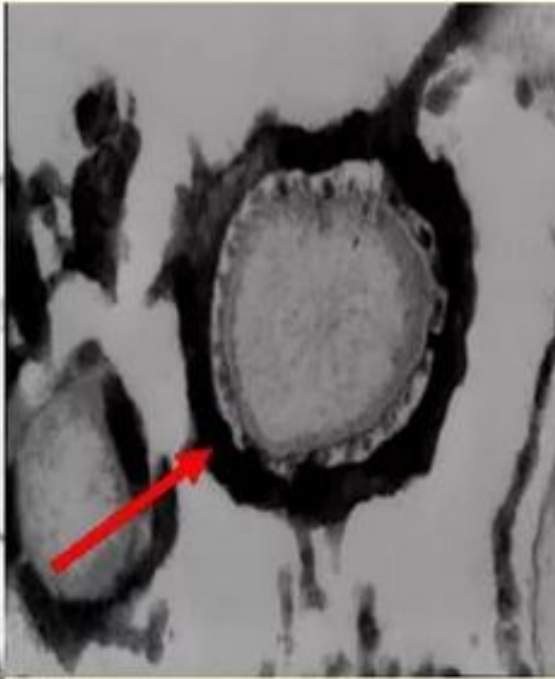
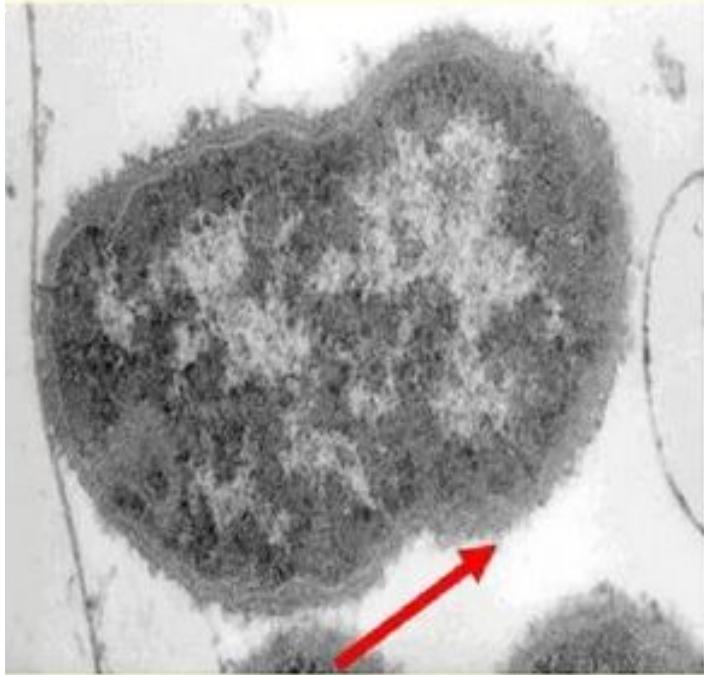


а



б

Ультратонкие срезы бактерий с различными вариантами капсул (ТЭМ)



Shigella flexneri
Микрокапсула –
гликокаликс Ув. 80000

Acinetobacter sp.
Ув. 40000 Капсула

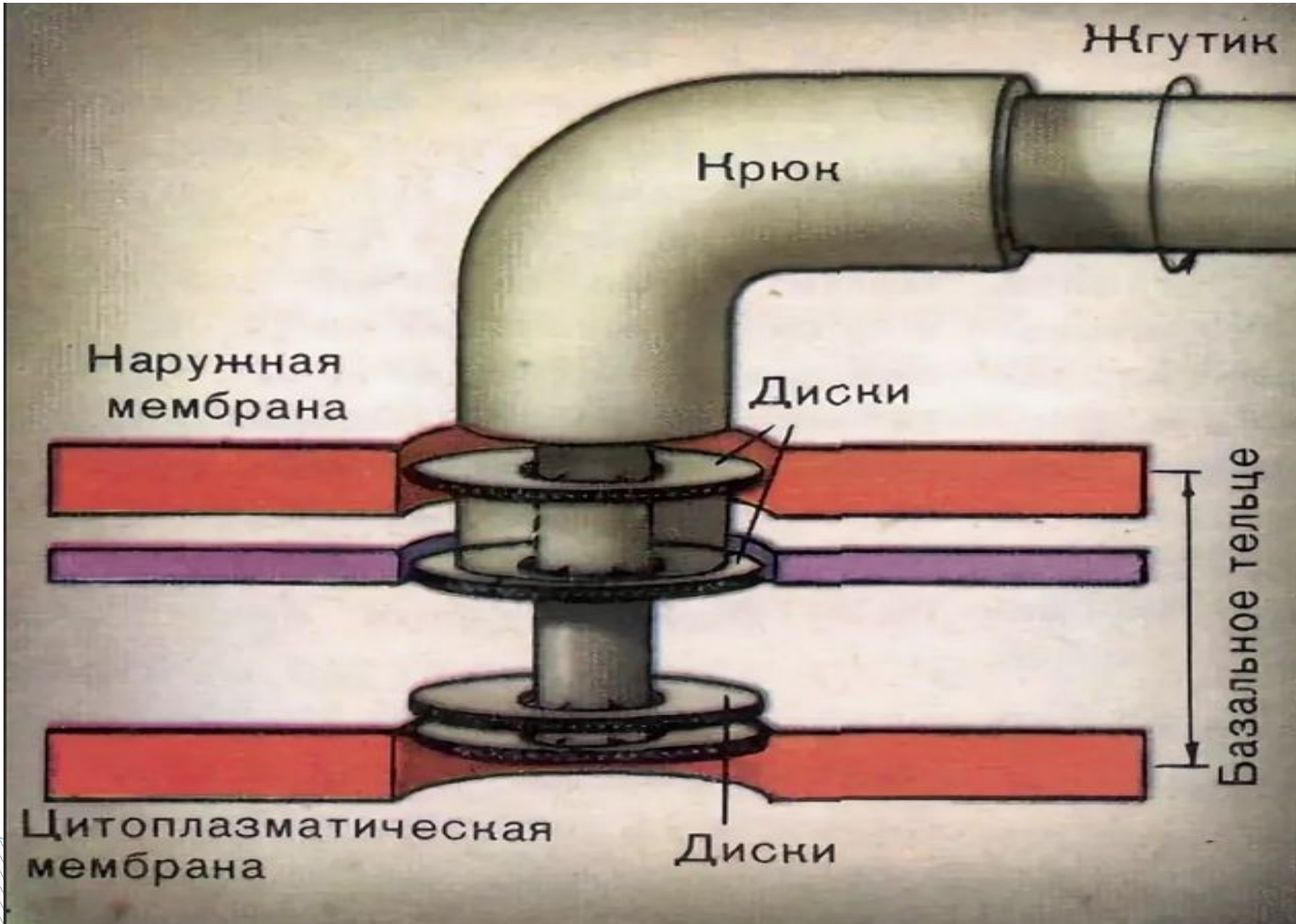
Бактерии
(стрелки) в
агрегатах слизи
Ув. 10000

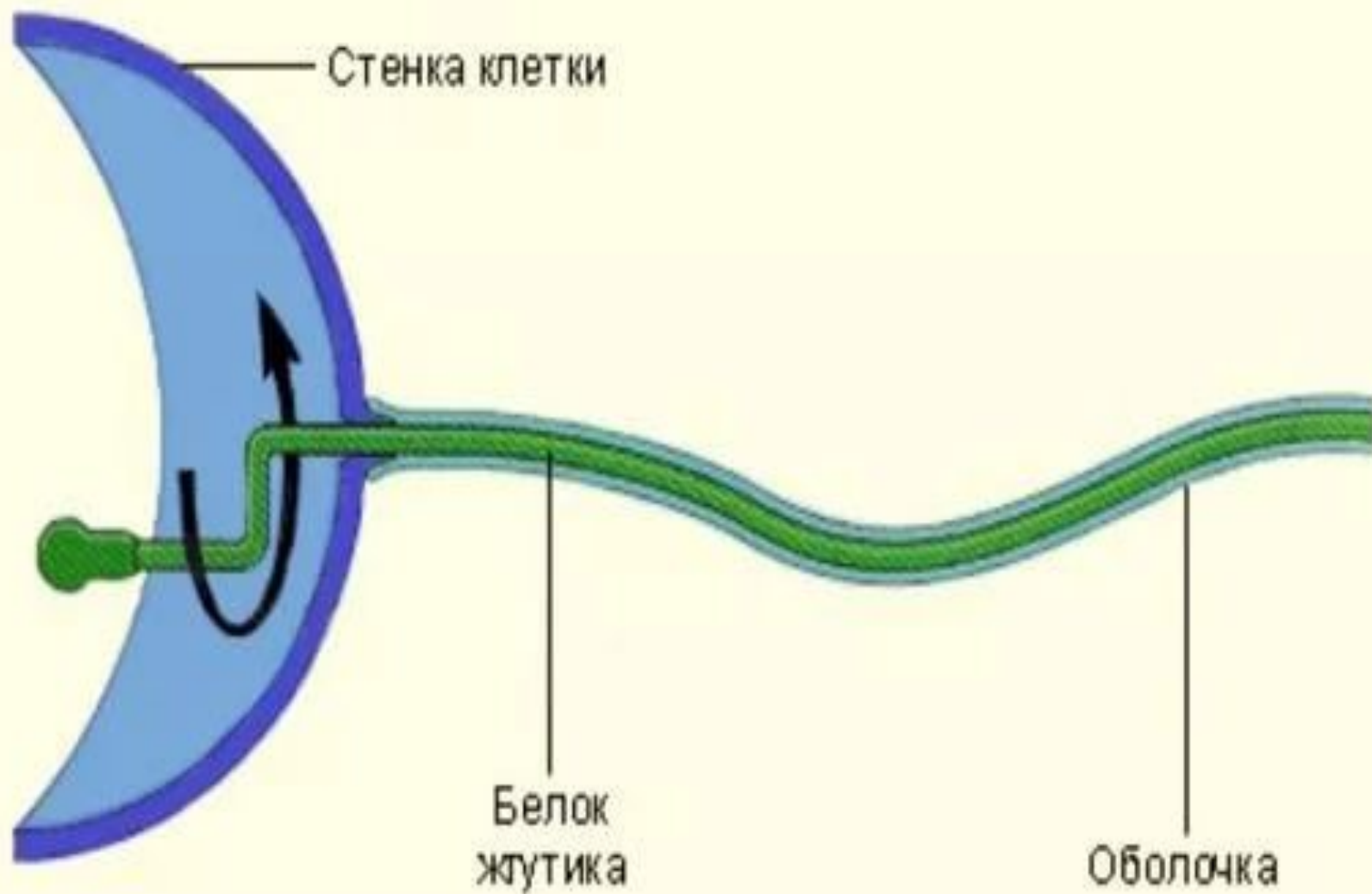
Слизь

- От капсулы следует отличать слизь - мукоидные экзополисахариды, не имеющие четких границ. Слизистый слой – во много раз толще клетки бактерии. Слизь растворима в воде.
- Бактериальные экзополисахариды участвуют в адгезии (прилипанию к субстратам), их еще называют гликокаликсом.

Жгутики

- Жгутики бактерий определяют подвижность бактериальной клетки и являются Н-антигеном.
- Жгутики представляют собой тонкие нити, берущие начало от цитоплазматической мембраны, имеют большую длину, чем сама клетка. Толщина жгутиков 12-20 нм, длина 3-15 мкм.
- Жгутики бактерий состоят из трёх субструктур: спиралевидной нити, крюка и базального тельца.
- Филамент (фибрилла, пропеллер) — полая белковая нить толщиной 10-20 нм и длиной 3-15 мкм, состоящая из флагеллина, субъединицы которого уложены по спирали. Полость внутри используется при синтезе жгутика — он происходит в направлении от плазматической мембраны. По полости к собираемому в настоящий момент участку переносятся субъединицы флагеллина.
- Крюк — более толстое, чем филамент (20—45 нм), белковое (не флагеллиновое) образование.

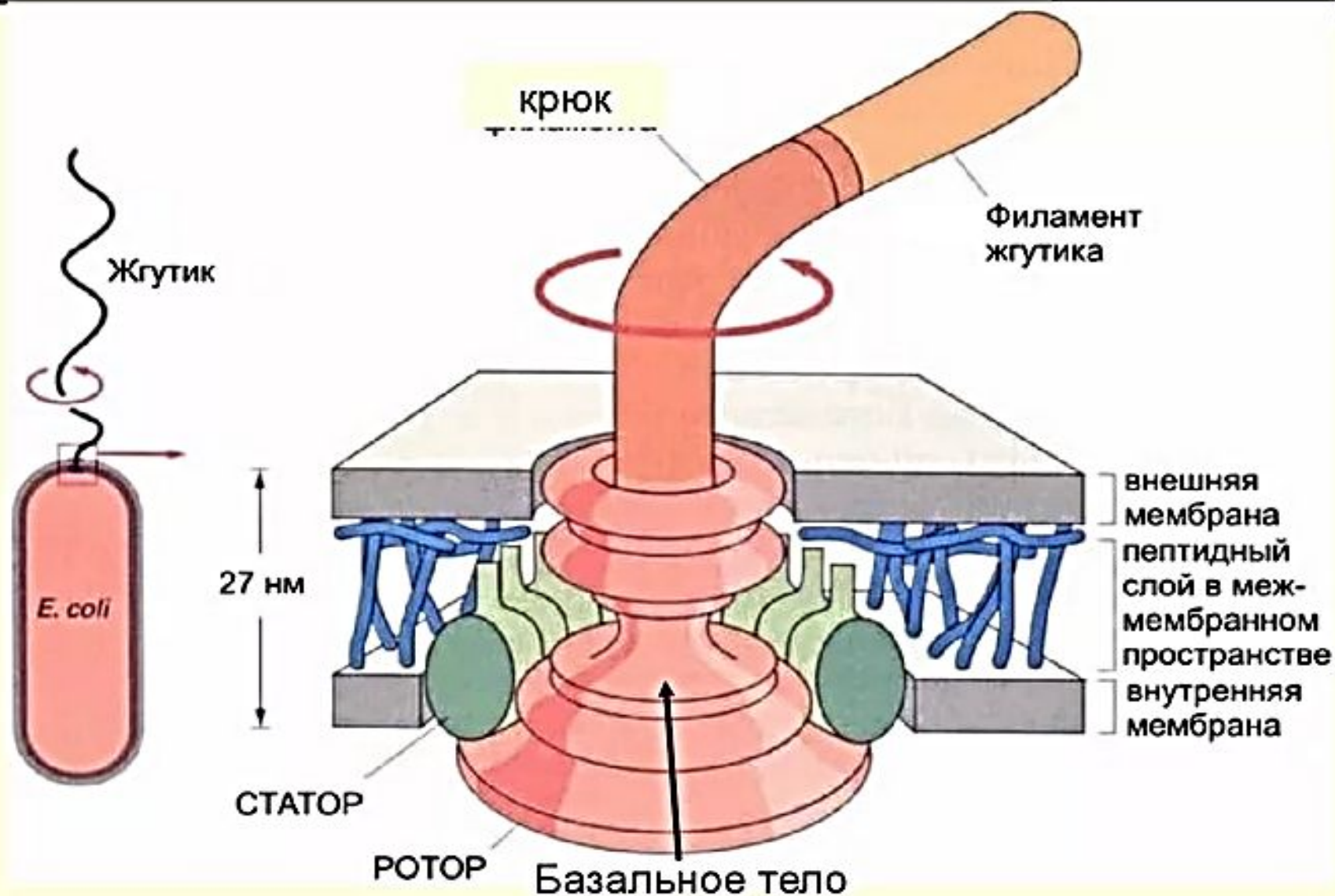




Жгутики

- Базальное тело (трансмембранный мотор). Представляет собой систему колец, находящихся в плазматической мембране и клеточной стенке бактерий.
- Два внутренних кольца — M и S-кольца (сейчас чаще рассматриваются как единое MS-кольцо) — являются обязательными элементами, причём M-кольцо находится в ЦПМ, а S — в периплазме грамотрицательных и пептидогликановом слое грамположительных бактерий.
- Ещё два кольца — P и L — есть только у грамотрицательных бактерий, они расположены в пептидогликановом слое и наружной мембране соответственно, неподвижны и лишь направляют стержень ротора мотора.
- Вокруг MS-кольца расположены статоры — белковые комплексы MotA₄/MotB₄, представляющие собой протонный канал (их может быть от 8 до 16).

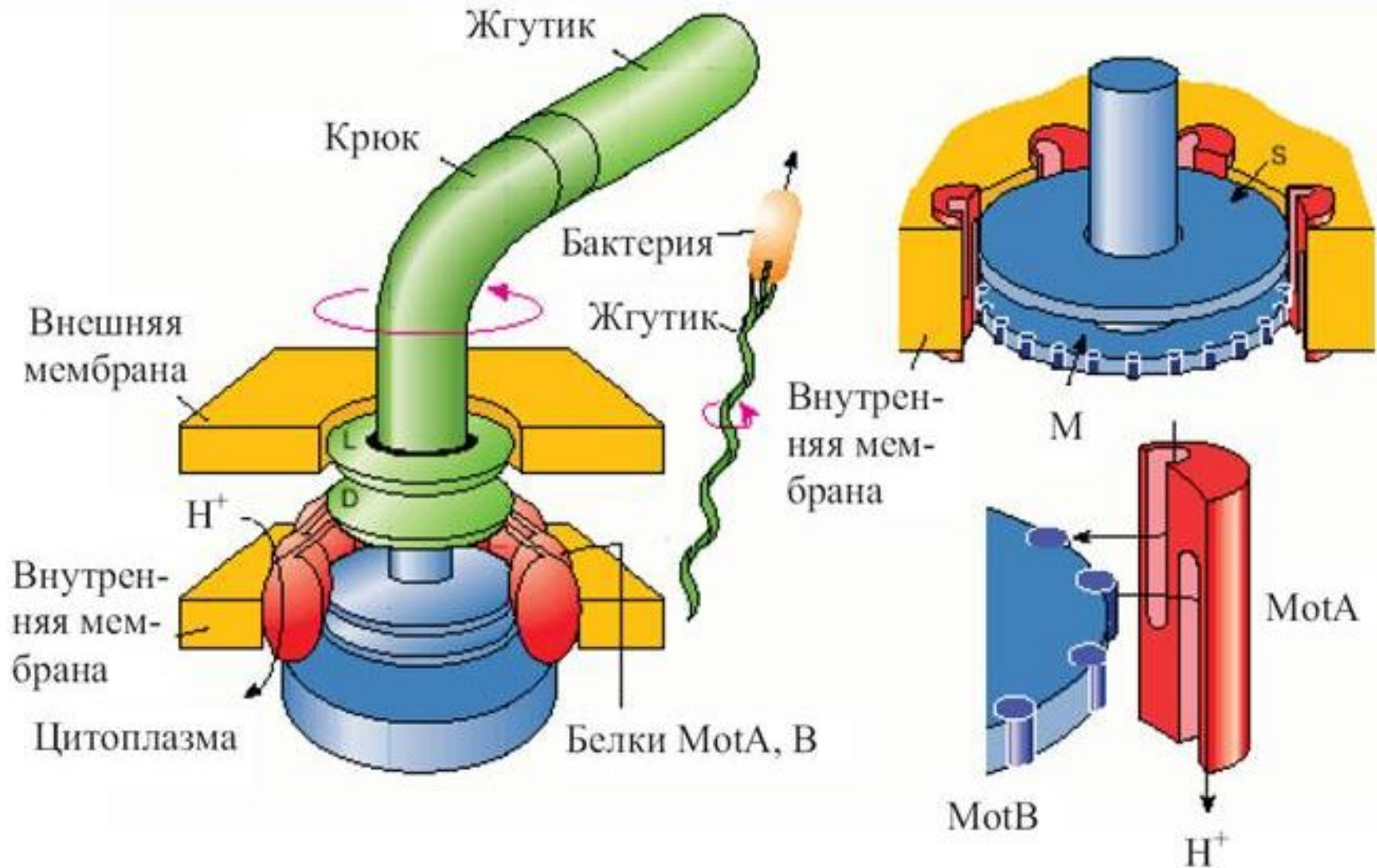
Строение бактериального жгутика



Базальное тело и механизм его работы

- Точный механизм работы базального тела неизвестен.
- Большинство исследователей полагает, что базальное тело преобразует химическую энергию в работу, вращаясь за счёт градиента концентрации протонов или, в редких случаях, градиента ионов натрия.
- Это вращение осуществляется со скоростью до 100 об/сек, причём его направление может изменяться менее чем за 0,1 сек.

Энергия движения

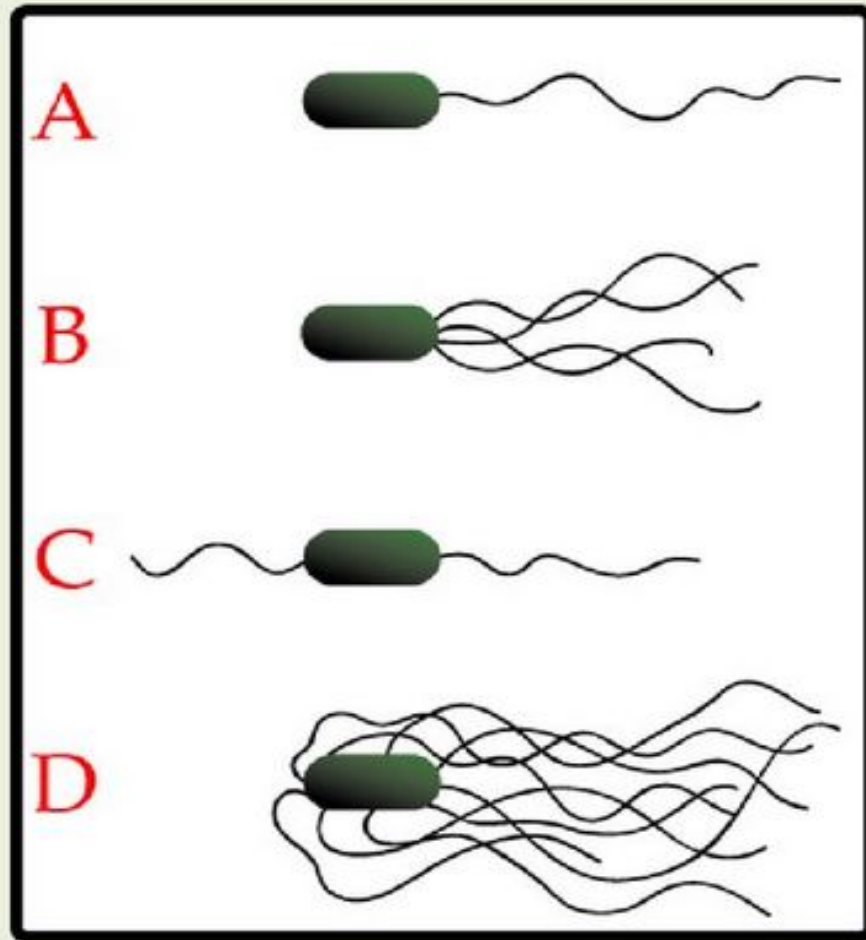


Механизм движения клетки

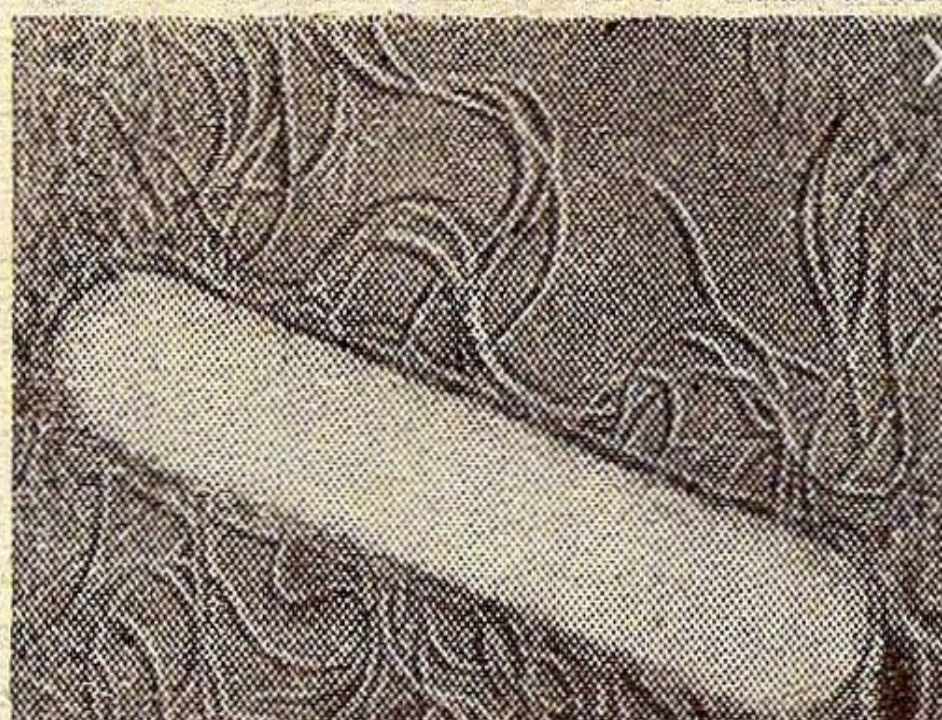
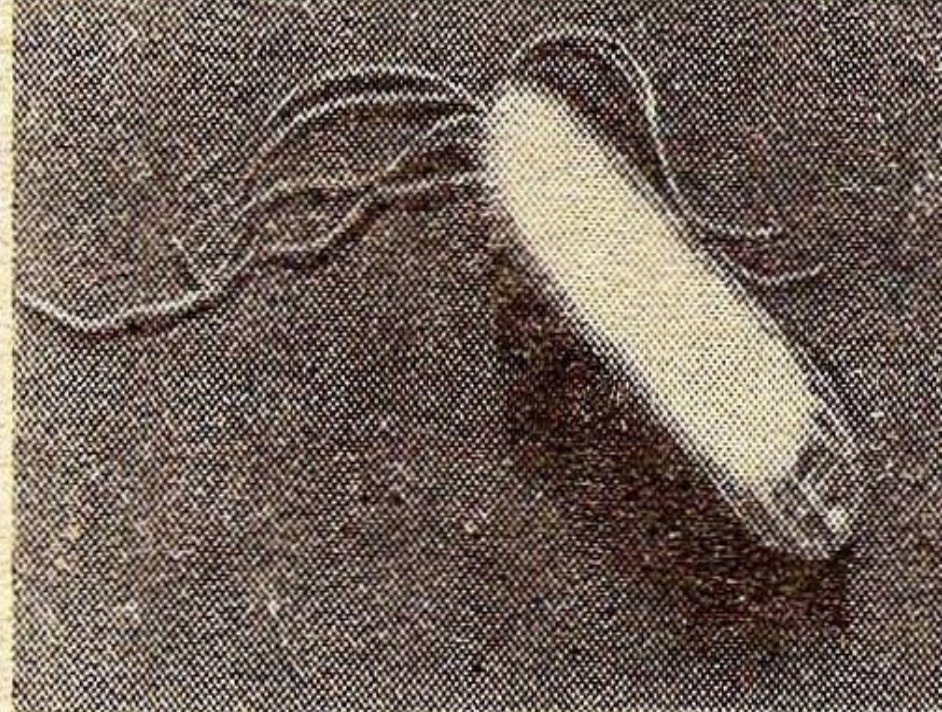
- Вращение мотора вызывает пассивное вращение филамента. Более массивная клетка начинает вращаться примерно со скоростью $1/3$ от скорости жгутика и в обратном направлении, а также приобретает поступательное движение.
- Подавляющее большинство наделённых жгутиком бактерий имеют палочковидную форму. Из гидродинамических расчётов следует, что для наиболее эффективного движения отношение длины клетки к ширине должно составлять 3,7.
- Движение кокков крайне неэффективно, поэтому они чаще всего неподвижны.
- У ряда бактерий мотор и жгутик могут вращаться только в одном направлении, переориентация происходит при остановке за счёт броуновского движения.

- Бактерии-перитрихи собирают при движении все свои жгутики (каждый из которых вращается против часовой стрелки) в один пучок. Для совершения кувырка они либо меняют направление вращения, либо изменяют его скорость, из-за чего пучок распадается. При полярном расположении жгутиков один из них может служить и толкающим, и тянущим приспособлением в зависимости от направления вращения.
- Скорости движения бактерий варьируют от 20 мкм/с у некоторых *Bacillus*, до 200 мкм/с - у *Vibrio*.
- Число жгутиков у бактерий различных видов варьирует от одного (монотрих) у холерного вибриона до десятка и сотен жгутиков, отходящих по периметру бактерии (перитрих) у кишечной палочки, протей и др.
- Лофотрихи имеют пучок жгутиков на одном из концов клетки.
- Амфитрихи имеют по одному жгутику или пучку жгутиков на противоположных концах клетки.

Расположение жгутиков у бактерий



- А – монотрихи
- В – лофотрихи
- С – амфитрихи
- D - перитрихи



- Характер движения определяется характером жгутования.
- Бактерии с полярно расположенными жгутиками движутся по прямой, только иногда делая отклонения в сторону в виде легких колебательных движений.
- Движение бактерий, имеющих жгутики по всему телу, носит беспорядочный характер, происходит в виде оживленного кувыркания.
- Скорость перемещения у разных бактерий различна. Наиболее подвижным считается холерный вибрион, который за 1 секунду проходит расстояние, в 15 раз превышающее длину его тела.
- Большая же часть бактерий за 1 секунду перемещается на расстояние, близкое длине их тела.
- На подвижность бактерий очень сильное влияние оказывают условия внешней среды.

Таксисы

- ▣ **Таксисы** - двигательные реакции свободно передвигающихся микроорганизмов. Таксисы происходят под влиянием:
 - ▣ одностороннего раздражения, вызванного действием света (фототаксис),
 - ▣ температуры (термотаксис),
 - ▣ влаги (гидротаксис),
 - ▣ тока жидкости (реотаксис),
 - ▣ электрического тока (гальванотаксис),
 - ▣ повреждения (травмотаксис),
 - ▣ химических (хемотаксис), механических (баротаксис) и др. раздражителей.

- По характеру реагирования на раздражение различают:
 - *положительный таксис* — движения по направлению к раздражителю,
 - *отрицательный таксис* — движения от раздражителя;
 - *фоботаксисы* — движения «испуга», не ориентированные по отношению к источнику раздражения.
- Характер таксиса может изменяться в зависимости от интенсивности действия раздражителя и состояния организма.

Скользящее движение

- *Скользящее движение* — движение отдельных бактериальных клеток или их колоний по твёрдой поверхности вдоль их длинной оси без участия бактериальных жгутиков.
- Характерно для группы *Cytophaga-Flavobacteria-Bactroides* (называемых также скользящими бактериями), многих протеобактерий (в том числе миксобактерий) и цианобактерий, зелёных серных и несерных бактерий, а также микоплазм.
- Скорость движения *Cytophaga-Flavobacteria-Bactroides* порядка 2—4 мкм/с. У миксобактерий существует две системы скользящего движения: S и A. Клетки, использующие A-систему за собой оставляют треки из слизи, по которым ориентируются другие клетки (эластикотаксис). Слизь секретруется только на одном из полюсов, в зависимости от направления движения.
- Выделение слизи характерно также для нитчатых цианобактерий и группы *Cytophaga-Flavobacteria-Bactroides*, причём утратившие поры для выделения слизи мутанты цианобактерий не могут двигаться вообще.
- Предполагается, что слизь проталкивает клетки или создаёт градиент поверхностного натяжения.

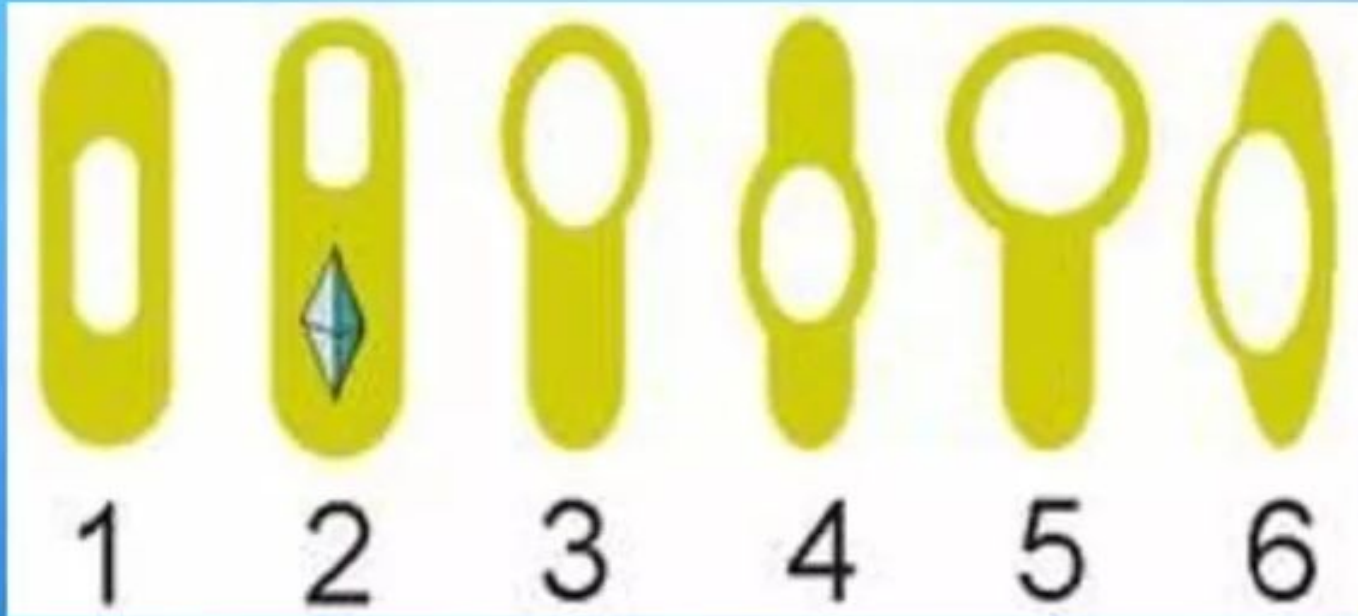
Пили

- ❑ Пили (фимбрии, ворсинки) - нитевидные образования, более тонкие и короткие (3-10нм x 0, 3-10мкм) , чем жгутики.
- ❑ Пили отходят от поверхности клетки и состоят из белка пилина, обладающего антигенной активностью.
- ❑ Различают пили, ответственные за адгезию, то есть за прикрепление бактерий к поражаемой клетке, а также пили, ответственные за питание, водносолевой обмен и половые (F-пили), или конъюгационные пили.
- ❑ Пили многочисленны - несколько сотен на клетку.
- ❑ Половых пилей обычно бывает 1-3 на клетку: они образуются так называемыми "мужскими" клетками-донорами, содержащими трансмиссивные плазмиды (F-, R-, Col-плазмиды).
- ❑ Отличительной особенностью половых пилей является взаимодействие с особыми "мужскими" сферическими бактериофагами, которые интенсивно адсорбируются на половых пиллях.

Эндоспоры

- Эндоспоры – особый тип покоящихся клеток фирмакутных, т.е. бактерий с грамположительным типом оболочки, хотя некоторые образующие споры виды могут по методу Грама окрашиваться отрицательно.
- К настоящему времени описано более 15 родов бактерий, образующих эндоспоры. Эти организмы различаются как морфологически, так и по физиологии и экологии. Образование спор является приспособлением, необходимым для существования соответствующих видов, так как позволяет переносить неблагоприятные условия среды.
- Одна клетка образует одну спору, увеличения числа организмов при этом не происходит, поэтому эндоспорообразование не способ размножения бактерий. Эндоспоры представляют собою стадию покоя и приспособлены к перенесению неблагоприятных условий.
- Способность к образованию спор определяется наличием специальных генов, комплекс которых иногда определяют как спорулон, хотя они не оформлены в виде какой-либо определенной структуры, но несколько их групп-оперонов расположены в различных участках хромосомы.
- Для начала спорообразования необходимо завершение репликации хромосомы, причем сигнал к спорообразованию должен быть получен еще в период репликации. Если репликация заканчивается в богатой среде, наступает вегетативное деление. В процессе образования споры хромосома не реплицируется, таким образом, в спору попадает одна или несколько полностью реплицированных хромосом.

Типы морфологии эндоспор



(1, 4) Центральная эндоспора, (2, 3, 5) терминальная эндоспора, (6) боковая эндоспора.

Стадии спорообразования

- Процесс спорообразования принято подразделять на 6 последовательных стадий, смена которых определяется активированием соответствующих генов. При этом один из продуктов работающего по данной стадии оперона служит индуктором активности последующих генов, выключение любого этапа делает невозможными последующие. Депрессия споровых генов до 3-й стадии спорообразования (образование проспоры) обратима, и изменение среды может привести к их репрессии и переходу клетки к вегетативному росту.
- Процесс образования споры довольно продолжителен, у аэробных мезофильных бацилл он занимает около 8 ч.
- **Стадия 1** характеризуется:
 - необычным поведением ДНК, образующей осевой тяж вдоль клетки. У видов *Bacillus* осевой тяж проходит через всю клетку и включает в себя всю ДНК клетки, тогда как у некоторых видов *Clostridium* он образуется только частью содержащейся в клетке ДНК и располагается на одном из полюсов клетки, занимая лишь незначительную часть ее длины.
 - конденсацию ДНК в относительно компактную структуру в процессе спорообразования связывают с изменением активности генома, с прекращением репликации хромосомы, транскрипции и трансляции вегетативных генов и потерей ДНК связи с рибосомами и мембраной.
- Показано, что на первых двух стадиях спорообразования активность генома низка. Цитоплазма спорогенной зоны обычно не содержит включений запасных веществ.

Стадии спорообразования

- **Стадия 2** характеризуется отделением от осевого тяжа ДНК участка, соответствующего хромосоме, который движется к полюсу клетки. Затем часть цитоплазмы клетки с заключенной в нее хромосомой отделяется цитоплазматической мембраной, растающей так же, как при клеточном делении, но здесь оболочка клетки участия в делении не принимает. В результате образуются две разделенные мембраной клетки, неравные по размерам. В это время процесс спорообразования еще обратим. Если бактерии перенести в условия, благоприятные для вегетативного роста, деление будет завершено слоями оболочки, и образуются две вегетативные клетки разной длины. Обе в дальнейшем могут делиться, хотя меньшая клетка медленнее.
- События, происходящие на второй стадии спорообразования, определяются генами, по крайней мере 8 оперонов, расположенных в разных участках хромосомы

Стадии спорообразования

- Между 2-й и 3-й стадиями происходит врастание двойной мембраны или септы так, что в результате образуется округлая проспора, окруженная двумя мембранами. У некоторых видов в этом процессе принимает участие мезосома. Проспора в конце концов совершенно отделяется от мембраны материнской клетки и как бы свободно плавает внутри нее.
- На **третьей стадии** происходит резкое изменение свойств мембран споры, на срезах они окрашиваются менее контрастно, чем цитоплазматическая. Считают, что в этот момент происходит изменение их транспортных свойств. Процесс спорообразования становится необратимым, причем не только для споры, но и для материнской клетки, которая уже не может вернуться к вегетативному росту.
- Проспора остается у полюса клетки или, у некоторых видов, перемещается к ее центру. В процессе образования споры две окружающие ее мембраны оказываются расположенными зеркально, т.е. внешний, ранее обращенный к среде лепесток внутренней мембраны обращен наружу, а у внешней мембраны – внутрь. При этом, вероятно, эффективный транспорт веществ внутрь споры из цитоплазмы материнской клетки может обеспечиваться только за счет пассивной или облегченной диффузии.
- После завершения образования споры бактерия начинает интенсивно потреблять из среды ионы Ca^{2+} , которые в конце концов могут составить до 2% от сухой массы споры и в молярном выражении превысить сумму всех других находящихся в споре катионов.
- Поступление Ca^{2+} в спорангии, т.е. в спорулирующую клетку, происходит в результате энергозависимого активного транспорта, но из цитоплазмы спорангия в проспору он поступает за счет диффузии. Внутри споры образуется комплекс Ca с дипиколиновой кислотой (ДПК), так что концентрация свободного Ca^{2+} в проспоре оказывается низкой и не препятствует его диффузии из клетки.

Стадии спорообразования

- **На 4-й стадии** между двумя мембранами проспоры начинается образование муреинового слоя. Процесс идет в 2 этапа:
 - сначала образуется примордиальный (зачаточный) слой, который после прорастания споры станет оболочкой проростка;
 - затем над ним откладывается несколько видоизмененный муреин, образующий толстый слой коры или кортекса. Синтез вещества кортекса является более кислым, чем муреин.
- По мере развития проспоры происходит усиление ее способности к светопреломлению, вероятно, связанной с обогащением споры комплексом ДПК-Са. В фазово-контрастном микроскопе проспора выглядит серой. Способность к светопреломлению является характерной особенностью зрелой бактериальной споры.
- На стадиях 3 и 4 проспора, выделенная из спорангия, осмотически нестабильна и нежизнеспособна.

Стадии спорообразования

- На 5-й стадии спорообразования у бацилл начинают формироваться покровы споры. На срезах они сначала имеют вид отдельных коротких электронно-плотных линий или пластинок, расположенных в цитоплазме спорангия в 20–30 нм от наружной мембраны проспоры. Пластины затем разрастаются и сливаются, образуя непрерывные слои вокруг споры. Внешняя мембрана проспоры становится плохо заметной на срезах, хотя, видимо, сохраняется в дальнейшем.
- На 5-й стадии продолжается накопление спорой ДПК и Са, повышается устойчивость ее к органическим растворителям, например октанолу, хлороформу, спора становится светлой в фазовом контрасте. Она уже осмотически стабильна, но сохраняет термочувствительность. Выделенные из спорангия проспоры могут прорасти, при этом их прорастание индуцируется теми же индукторами, что и прорастание зрелых спор, но не наблюдается термоиндукции прорастания.

Стадии спорообразования

- **На 6-й стадии** спорообразования заканчивается формирование всех характерных структур споры, она приобретает термоустойчивость. Иногда выделяют еще 7-ю стадию, на которой происходит лизис спорангия и выход споры в окружающую среду. При этом материнская клетка, или спорангий, до самого последнего момента сохраняет активность. Развитие споры определяется активностью двух геномов – материнской клетки и проспоры. Геном материнской клетки определяет синтез ДПК, белков, покровов споры, экзоспориума, выростов и газовых вакуолей у спор, содержащих эти структуры. От активности генома материнской клетки зависит образование ассоциированных со спорообразованием протеаз, антибиотиков и токсинов, а также литических ферментов, образующихся на последнем этапе спорообразования. Определенная степень координации метаболизма материнской клетки сохраняется вплоть до ее лизиса.

Строение зрелой споры

- Строение зрелой споры у разных видов соответствует одной и той же схеме.
- Сердцевина споры содержит белки и нуклеиновые кислоты, на их долю приходится не более 50–60% сухой массы споры, остальную ее часть составляют ДПК и другие низкомолекулярные вещества. Спора содержит так же рибосомы и различные ферменты, большинство из которых ничем не отличаются от соответствующих ферментов вегетативной клетки. Липиды вегетативной клетки и споры одинаковы, хотя количественное содержание определенных жирных кислот может быть различным.
- Сердцевина споры окружена цитоплазматической мембраной, липиды которой находятся в упорядоченном кристаллическом состоянии геля. В их стабилизации, возможно, принимают участие ионы Ca^{2+} . Как уже говорилось, над мембраной находится примордиальный муреиновый слой, а затем толстый слой кортекса. Последний занимает 13–60% от объема споры, хотя образующий его муреин составляет всего 9–15% от массы споры. Это несоответствие объясняют высокой обводненностью кортекса. Даже довольно значительное его уменьшение может заметно не повлиять на свойства споры, но имеется определенный минимум массы кортекса, ниже которого спора теряет термоустойчивость.
- На срезах споры кортекс выглядит как массивный электронно-прозрачный слой, у покоящихся спор гомогенный, у прорастающих или разрушающихся – фибриллярный.
- Как уже было отмечено, муреин кортекса является кислым за счет того, что только незначительная часть остатков мурамовой кислоты несет пептиды, часть занята только остатками L-аланина, а часть не соединена с аминокислотой и образует лактам.
- Видимо, лактам, пептид и аланин чередуются в молекуле муреина. Состав пептидов кортекса может несколько отличаться от состава пептидов муреина оболочки. Длина нитей полисахаридной части муреина кортекса больше, чем у вегетативных клеток, и соответствует 80–100 дисахаридным остаткам. Синтез мурамового лактама начинается одновременно с синтезом ДПК.

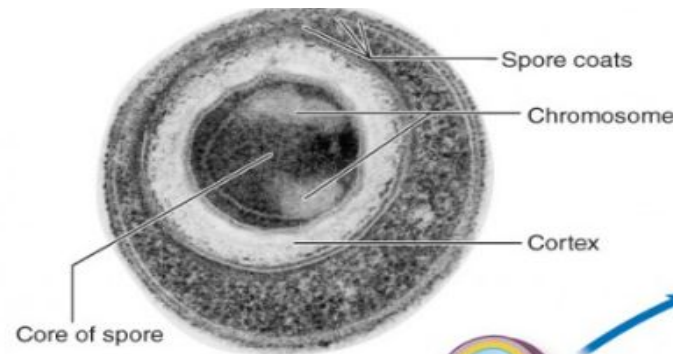
Строение зрелой споры

- Кортекс и зародышевая стенка кроме муреина содержат ряд литических ферментов, которые активируются при прорастании или при механическом нарушении целостности споры.
- Снаружи кортекс ограничен внешней мембраной проспоры. Затем следуют покровы споры. Между мембраной и покровами находятся захваченные при спорообразовании участки цитоплазмы материнской клетки.
- Над кортексом споры одеты слоистыми покровами, число и строение которых у разных видов бывают различны. У многих видов покровы дифференцированы на три слоя: внутренний, средний и внешний. Каждый из этих слоев в свою очередь может состоять из нескольких чередующихся электронно-плотных и электронно-прозрачных слоев. При этом внешний покров часто структурирован.
- Покровы споры состоят из белка обычно с небольшой примесью углеводов и липидов, иногда содержат много фосфора.
- У зрелой споры выявляются три основных слоя покровов, но они имеют комплексное строение. Внешний слой содержит белок, синтезированный одним из первых, и белок, синтезируемый на поздних стадиях спорообразования. Именно внешний покров обеспечивает устойчивость спор к лизоциму. Покровы споры обеспечивают ее устойчивость к лизоциму и другим ферментам, органическим растворителям, поверхностно активным соединениям, придают споре гидрофобность. Покровы чувствительны к щелочам, мочеvine, сильным детергентам, например додецилсульфату. При нарушении целостности покровов сохраняется термоустойчивость и радиостойчивость споры и ее способность к светопреломлению. При обработке крепкой кислотой спора разрывается и ее содержимое выходит. При этом, видимо, происходит освобождение Ca^{2+} из его комплекса с ДПК, и спора разрывается за счет создавшегося высокого внутреннего осмотического давления.

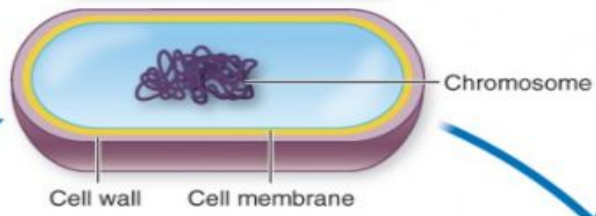
- Экзоспориум образует как бы свободный мешок, внутри которого лежит спора, контактируя с ним только в некоторых участках. Обычно в его состав входят белки, липиды, углеводы. Базальный слой экзоспориума образован белком и формируется в результате самосборки белковых молекул.
- Экзоспориум, видимо, никогда не бывает полностью замкнутым, и ограниченная им цитоплазма общается с остальной частью цитоплазмы спорангия. Вместе с тем экзоспориум создает определенную компартментализацию цитоплазмы.

- У многих видов рода *Clostridium* споры снабжены различными придатками и выростами. По классификации, предложенной В.И. Дудой, можно выделить 6 типов и 16 разновидностей выростов спор *Clostridium*. 1-й тип – трубчатые выросты, которые могут иметь капсулярный слой, латеральные разветвления или шляпки; 2-й тип – лентовидные выросты; 3-й тип – булавовидные выросты, располагающиеся на споре по одному или несколько перитрихально; 4-й тип – фибриллярные тяжи; 5-й тип – волосовидные выросты, расположенные пучками на полюсе споры или по всей поверхности споры; 6-й тип – древовидные выросты. В составе выростов обнаружены белки, полисахариды, липиды. Предполагают, что выросты являются одним из средств пространственной организации (компартаментализации) процессов в спорулирующих клетках.
- Споры иногда окрашены и в массе выглядят желтыми или коричневыми. Споры не окрашиваются при использовании обычных методов, принятых в светооптической микроскопии, но без труда фиксируются методами, принятыми в электронно-микроскопических исследованиях. Характерной особенностью спор является способность к светопреломлению. Индекс светопреломления споры (около 1,55) близок к таковому сухого белка. Споры могут содержать до 79% воды, многократно высказывалось мнение, что эта вода сосредоточена только в районе кортекса, тогда как сердцевина обезвожена, имеются, однако, наблюдения, свидетельствующие о равномерном распределении воды в спорах.
- Некоторые бактерии одновременно со спорами образуют параспоральные тела, которые не являются элементами спор или нормальными компонентами бактериальной клетки.
- Бактериальные споры обладают уникальной устойчивостью к ряду неблагоприятных воздействий. Широко известная высокая устойчивость спор к температуре может быть различной и зависит от температуры, при которой происходит вегетативный рост соответствующего вида.
- Повышенную устойчивость спор к ферментам, ядам, органическим растворителям можно в основном объяснить барьерной ролью белковых покровов споры.





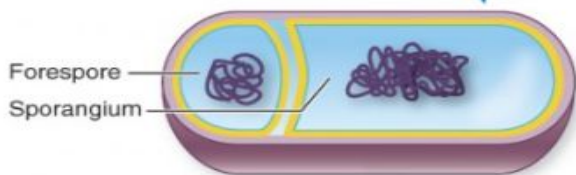
1 Vegetative cell begins to be depleted of nutrients.



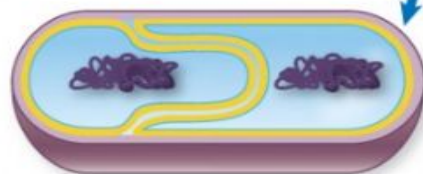
2 Chromosome is duplicated and separated.



3 Cell is septated into a sporangium and forespore.



4 Sporangium engulfs forespore for further development.



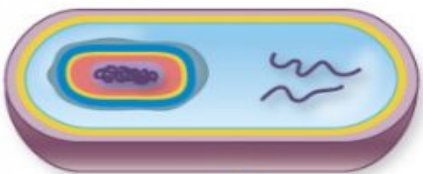
5 Sporangium begins to actively synthesize spore layers around forespore.



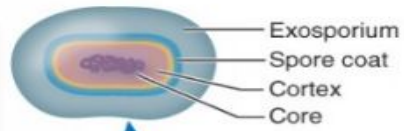
6 Cortex and outer coat layers are deposited.



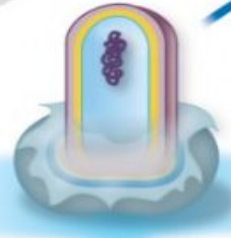
7 Mature endospore



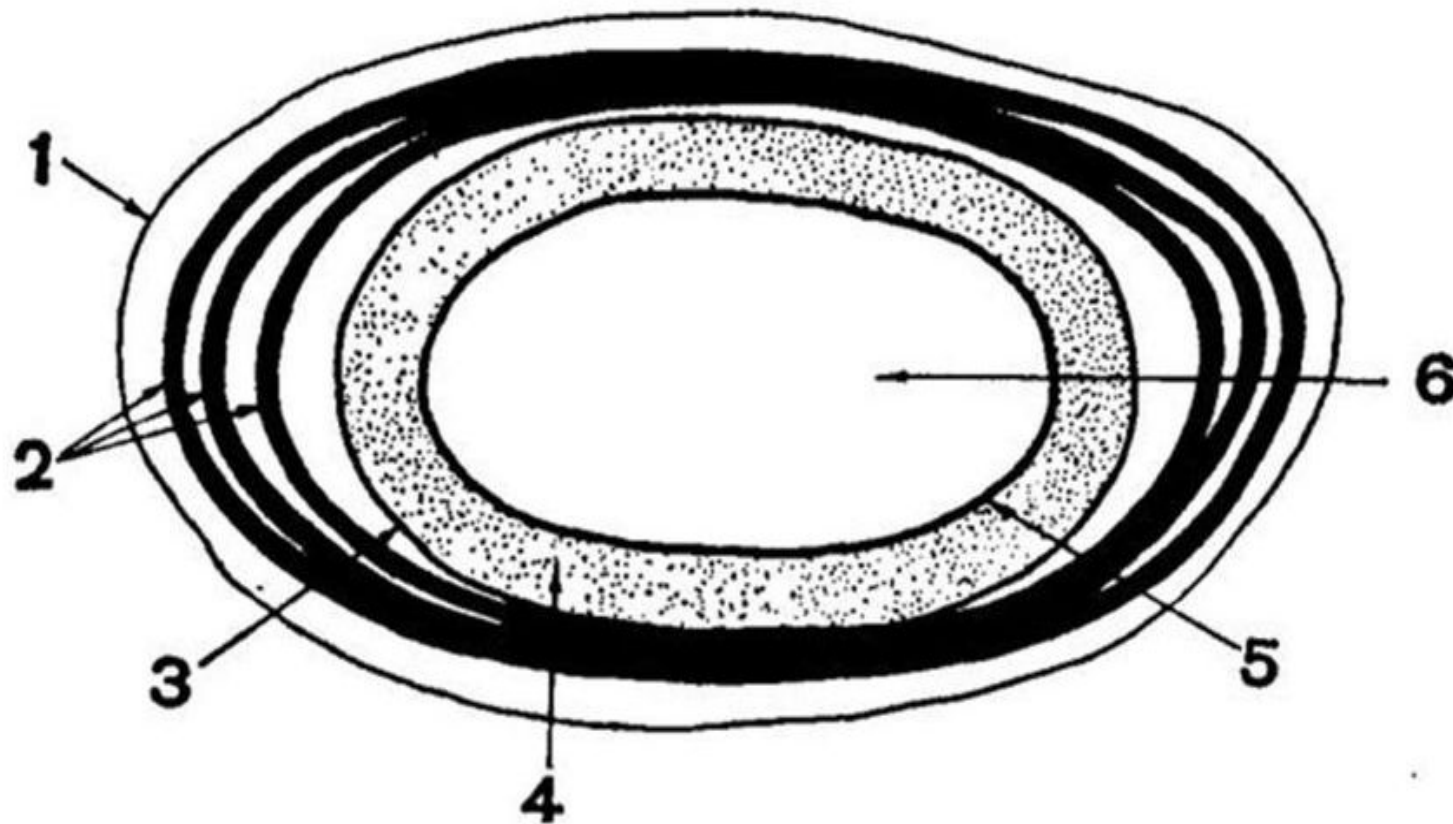
8 Free spore is released with the loss of the sporangium.



9 Germination: spore swells and releases vegetative cell.



Строение споры

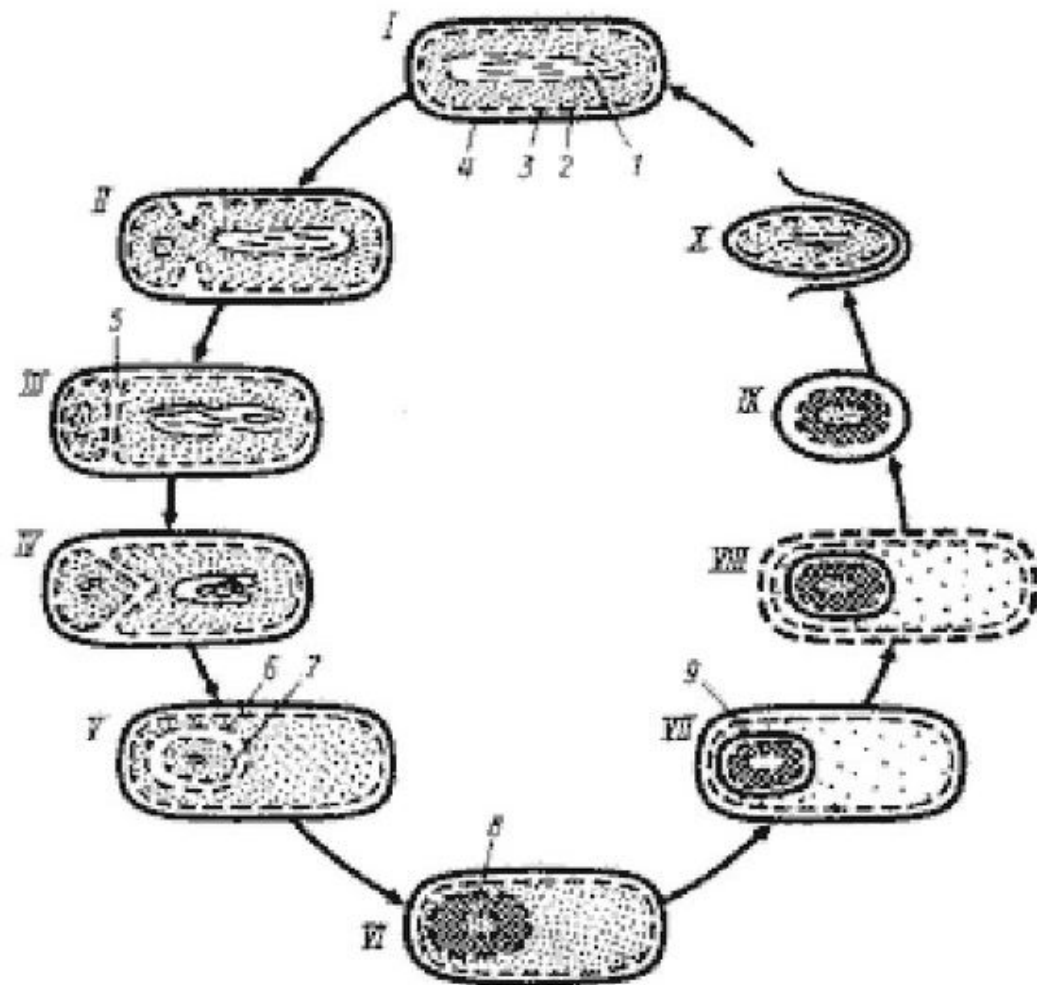


Схематическое изображение строения споры:

1 — экзоспориум; 2 — слои споровой оболочки; 3 — внешняя мембрана споры; 4 — кора; 5 — внутренняя мембрана споры; 6 — сердцевина.

Формирование эндоспоры спорообразующими бактериями

- I — вегетативная клетка;
- II — инвагинация ЦПМ;
- III — образование споровой перегородки (септы);
- IV — формирование двойной мембранной системы образующейся проспоры;
- V — сформированная проспора;
- VI — формирование кортекса;
- VII — формирование покровов споры;
- VIII — лизис материнской клетки; IX — свободная зрелая спора,
- X — прорастание споры.



1 — нуклеоид; 2 — цитоплазма; 3 — ЦПМ; 4 —
клеточная стенка; 5 — споровая перегородка; 6 —
наружная мембрана споры; 7 — внутренняя
мембрана споры; 8 — кортекс; 9 — покровы
споры

Прорастание спор

- Процесс прорастания споры принято подразделять на три стадии – активацию, инициацию и выростание.
- Активация означает готовность споры к прорастанию, при этом сохраняется ее устойчивость к температуре, способность к светопреломлению и др. Активация происходит в процессе старения спор, и тогда она необратима. Активация в сильной степени зависит от температуры. Активация может быть достигнута снижением величин pH, воздействиями редуцирующих агентов, в этих же случаях возможна деактивация.
- Инициация прорастания необратима и длится в течение нескольких минут, при этом наблюдается определенная последовательность событий. Сначала снижается устойчивость споры к прогреванию, выход в среду ДПК-Са, спора становится темной в фазовом контрасте, хорошо окрашивается и, наконец, в среду начинает освобождаться глюкозамин и ДАП из растворяющегося кортекса. Происходит снижение светорассеяния суспензий спор. Процесс инициации зависит от температуры, влажности, величины pH раствора, но может происходить в условиях, исключающих вегетативный рост. Инициация нечувствительна к действию антиметаболитов, не зависит от присутствия источников азота, фосфора. Она может быть вызвана неспецифическими механическими воздействиями, обработкой спор ультразвуком, растиранием со стеклянными бусами, воздействием давлением несколько сот атмосфер. Подобная индукция инициации не является естественной и, вероятно, не имеет существенного биологического значения. Большой интерес представляет индукция инициации, вызываемая специфическими индукторами. Индукторами могут быть различные органические и неорганические вещества, очень часто некоторые аминокислоты.
- Оказалось, что при спорообразовании в проспоре накапливается белок с молекулярной массой 46000, который в процессе созревания споры превращается в белок с молекулярной массой 41000, и, наконец, при прорастании споры в белок с молекулярной массой 40000, который и обнаруживает активность. Превращение белка с массой 41000 в белок с массой 40000 не требует затраты энергии, но дальнейшая деградация специфической протеазы – энергозависимый процесс.
- Выростание – это процесс активного роста, однако имеются некоторые отличия процессов, происходящих при выростании и вегетативном росте. При выростании идет активный синтез белка и РНК, но репликация ДНК начинается только через 1–2 ч после начала прорастания споры. Сначала происходят процессы репарации повреждений ДНК, произошедших в период покоя споры.
- В процессе прорастания споры происходит физическое разрушение ее оболочек или их разрыв и выход проростка из

Прорастание спор

