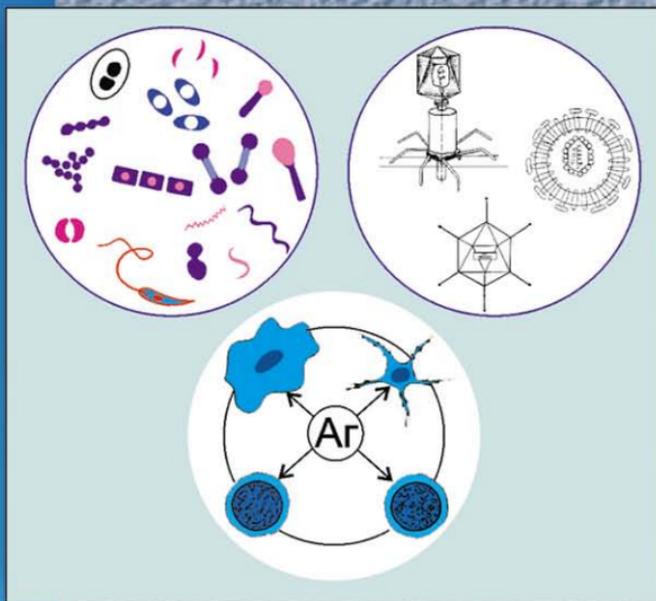


ВУЗ

студентам
учреждений
высшего
образования

С.А. ПАВЛОВИЧ

МИКРОБИОЛОГИЯ С ВИРУСОЛОГИЕЙ И ИММУНОЛОГИЕЙ



С. А. ПАВЛОВИЧ

МИКРОБИОЛОГИЯ С ВИРУСОЛОГИЕЙ И ИММУНОЛОГИЕЙ

Допущено
Министерством образования Республики Беларусь
в качестве учебного пособия для студентов учреждений
высшего образования по медицинским специальностям

3-е издание, исправленное



Минск
«Вышэйшая школа»

УДК [578/579+612.017.1](075.8)

ББК 52я73

П12

Рецензенты: академик Российской академии медицинских наук, профессор А.А. Воробьев; д-р мед. наук, профессор М.И. Римжа; канд. мед. наук, доцент И.А. Крылов; НИИ эпидемиологии и микробиологии Министерства здравоохранения Республики Беларусь (д-р мед. наук Т.В. Амвросьева, д-р мед. наук А.С. Владыко, д-р мед. наук Н.Н. Полещук, д-р биол. наук Л.В. Скрипова, канд. биол. наук Т.С. Ермакова)

Все права на данное издание защищены. Воспроизведение всей книги или любой ее части не может быть осуществлено без разрешения издательства.

Павлович, С. А.

П12 Микробиология с вирусологией и иммунологией : учеб. пособие / С. А. Павлович. – 3-е изд., испр. – Минск : Выш. шк., 2013. – 799 с. : ил.
ISBN 978-985-06-2237-2.

Состоит из двух частей – общей и специальной. В первой изложены систематика и номенклатура микроорганизмов; морфология и ультраструктура прокариот, эукариот и вирусов; культивирование, метаболизм и энергетический обмен бактерий; генетика микроорганизмов; механизмы антимикробного действия антибиотиков, функционирования иммунной системы в норме и патологии; иммунотерапия, вакцинопрофилактика и все современные реакции иммунитета, использующиеся в оценке иммунного статуса человека и диагностике инфекционных болезней.

Во второй части описаны биологические особенности наиболее значимых возбудителей бактериальных и вирусных инфекций, протозойных инвазий и микозов, современные методы их лабораторной диагностики. Завершается она темой «Санитарная микробиология».

Для студентов медицинских вузов и биологических факультетов университетов, биологов, иммунологов, микробиологов, эпидемиологов и инфекционистов.

УДК [578/579+612.017.1](075.8)

ББК 52я73

ISBN 978-985-06-2237-2

© Павлович С.А., 2005

© Павлович С.А., 2013, с изменениями

© Оформление. УП «Издательство
“Вышэйшая школа”», 2013

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемое учебное пособие составлено в соответствии с программами по микробиологии, вирусологии и иммунологии для студентов биологических и медицинских специальностей высших учебных заведений. В отличие от традиционных российских учебников, которыми пользуются вузы Республики Беларусь, оно включает полный объем лабораторного практикума, который обычно издается отдельно как приложение к учебникам и более чем на треть повторяет их содержание. Использование нашего пособия-практикума исключает дублирование и, главное, позволит студенту освоить практические навыки, базирующиеся на всесторонней связи с теорией.

Учебное пособие состоит из двух частей – общей и специальной.

В общей части изложены систематика и номенклатура микроорганизмов, морфология и ультраструктура прокариот, эукариот и вирусов, их экология, физиология и генетика, темы «Антибиотики», «Инфекция» и раздел «Иммунитет», в котором представлены общие механизмы функционирования иммунной системы, иммунопатология, экологическая иммунология, иммунотерапия, вакцинопрофилактика и все современные реакции иммунитета, использующиеся в оценке иммунного статуса человека и диагностике инфекционных болезней.

В специальной части пособия описаны биологические особенности наиболее значимых возбудителей бактериальных и вирусных инфекций, протозойных инвазий и микозов, современные методы их лабораторной диагностики. Завершается она эпидемиологически значимыми в патологии человека темами «Прионовые, медленные ви-

русные и внутрибольничные инфекции» и «Санитарная микробиология». Каждая тема иллюстрирована рисунками.

Для лучшего усвоения предмета важнейшие главы учебного пособия завершаются графами логических структур. Они, подобно резюме, позволяют, с одной стороны, кратко обобщать материал. С другой стороны, заменяя рутинные вопросы для так называемого самоконтроля, графы, как показал опыт 19-летнего использования нашего учебного пособия «Медицинская микробиология в графах», не только облегчают запоминание материала, но, что самое важное, приучают студентов на основе логического мышления вычленять главные учебные элементы, творчески определять их значимость и категоричность. Полезны они также преподавателям: при чтении лекции исключаются досадные упущения, а на занятиях и коллоквиумах легко оценивается уровень знаний обучающихся.

К достоинствам книги, на наш взгляд, можно отнести также логическую последовательность в изложении учебного материала, исчерпывающую краткость и ясность в раскрытии молекулярных механизмов, сложных тезисов, формулировок и иностранных терминов, которыми изобилуют современная микробиология, вирусология и иммунология.

Автор приносит глубокую благодарность рецензентам за ценные замечания и предложения, учтенные при подготовке учебника к изданию. Особую признательность выражает доценту ГрГУ им. Я. Купалы К.А. Мандрику, с которым совместно написан подраздел «Метаболизм микроорганизмов и энергетический обмен».

РАЗДЕЛ I

ОБЩАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ

МИКРОБИОЛОГИЯ КАК НАУКА И ЭТАПЫ ЕЕ РАЗВИТИЯ

Микробиология (*mikros* – малый, *bios* – жизнь, *logos* – учение) – наука о микроорганизмах, их строении и жизнедеятельности, наследственности и изменчивости, значении в природе и народном хозяйстве. Микроорганизмы могут иметь клеточное и неклеточное строение. Размеры отдельных особей микробов, имеющих клеточное строение, составляют 0,2–20 мкм (чаще 0,5–10 мкм), что позволяет легко обнаружить их под иммерсионным микроскопом. Неклеточные организмы, или вирусы (*virus* – яд), во много раз меньше. Диаметр самых больших из них, например вируса натуральной оспы, не превышает 300 нм, а у самых мелких составляет 10–15 нм. Для выявления вирусов используются электронные микроскопы.

Разделы микробиологии. По целевой направленности и решению практических задач различают общую, техническую (промышленную), медицинскую, ветеринарную, санитарную, радиационную и космическую микробиологию. При этом *общая* микробиология изучает систематику, структурную организацию, химический состав, ферментные системы, культивирование и генетику микроорганизмов; *техническая* – использование микроорганизмов в производстве антибиотиков, ферментов, витаминов, стероидов, аминокислот и прочих биологически активных веществ, молочных и других продуктов, чая, кофе, какао, обработке каучука, хлопка, шелка, дублении кож и др.;

медицинская и ветеринарная – закономерности жизнедеятельности патогенных для человека и животных микроорганизмов, механизмы инфекции и иммунитета, методы специфической профилактики и терапии инфекционных заболеваний; *санитарная* – микробную обсемененность окружающей среды, в частности выживаемость на различных объектах санитарно-показательных и патогенных микробов, их влияние на здоровье человека и естественные процессы; *радиационная и космическая* – влияние ионизирующих излучений и космических частиц на микроорганизмы.

Связь микробиологии с фундаментальными и общественными науками. Микробиология тесно связана с биологией, биохимией, биофизикой, а медицинская и ветеринарная – со смежными дисциплинами, прежде всего с инфекционной патологией у людей и животных, эпидемиологией, гигиеной. Так как закономерности возникновения и распространения инфекционных болезней в человеческом обществе не могут быть правильно поняты без учета социальных условий жизни, то медицинская микробиология к тому же должна опираться на общественные науки, в частности на статистику, политическую экономию, историю, на основе которых разрабатываются профилактические мероприятия.

Краткие сведения по истории микробиологии, вирусологии и иммунологии

Заразные болезни были известны людям уже в античном мире. В те далекие времена их называли «прилипчивыми» и, как свидетельствуют древние источники, больных проказой изгоняли или заключали в особые «дворы прокаженных». Более трех тысячелетий тому назад в Китае, а позже в других странах, начала применяться *вариоляция*, т. е. искусственная прививка против человеческой «черной оспы». Древние евреи, индусы и китайцы, а затем греки и римляне в борьбе с заразными болезнями широко практиковали изоляцию больных и гигиенические мероприятия. Так, в Древнем Риме расход воды на одного человека в 10 раз превышал норму, принятую сейчас в Европе.

Первые представления о том, что возбудителями заразных болезней могут являться мельчайшие организмы, которым итальянский ученый Т. Седильо в конце XIX в. дал название «микробы», начали формироваться в трудах крупнейших ученых-философов и произведениях поэтов и писателей Древней Греции и Рима. В частности, Тит Лукреций Кар в оде «О природе вещей» (I в. н. э.), касаясь заразных болезней, предполагал, что каждая из них зарождается «семенами», а спартанский философ Фукидид возбудителей инфекций называл *contagium animatum* или живым контактием – термином, который в прилагательном падеже «контагиозность» до сих пор применяется в медицине как синоним слова «заразность». Однако дальше умозаключений античные прорицатели пойти не смогли ввиду относительно низкого уровня техники того времени.

Условия для быстрого накопления современных знаний по этиологии инфекционных болезней появились лишь в эпоху Возрождения и промышленной революции, давших толчок развитию физики, химии, естествознания и медицины, из которой выделилась эпидемиология как самостоятельная отрасль, призванная изучать эпидемии. Глубже стали изучаться природа инфекционных болезней, причины их возникновения и распространения. Огромный вклад в это направление внес итальянский эпидемиолог Джироламо Фракасторо (1483–1553). С его именем связывают всеобщее признание живого болезнетворного начала (*contagium vivum*) в возникновении инфекционных болезней и выделении их в отдельную группу из многочисленных соматических заболеваний. Благодаря активной деятельности эпидемиологов XVII–XVIII вв. в Европе повсеместно стала снижаться заболеваемость натуральной оспой, проказой и чумой. Следует отметить, что полное Собрание законов Российской империи, изданное в 1728 г., содержало многочисленные разделы, касавшиеся противоэпидемических мероприятий. Примечательно, что в нем признавался заразный характер эпидемических болезней, а причиной их считался «яд», который «так прилипчив... что... может заразить и вред наносить». К концу столетия в России появился «Устав о карантинах», где регламентировались меры против заноса из Европы чумы, сыпного тифа и других эпидемических болезней. Его разработали русские врачи-эпидемиологи, среди

которых история медицины навеки запечатлела деятельность почетного члена многих западноевропейских академий Данилы Самойловича (1744–1805), организатора карантинной и противоэпидемической службы на Черноморском побережье, лично участвовавшего в борьбе с эпидемией чумы в Москве в 1771–1772 гг., участника военных походов под предводительством Григория Потемкина и взятия Очакова.

Вторая половина XIX в. ознаменовалась появлением микробиологии, вирусологии и тесно связанной с ними инфекционной иммунологии. В их недрах абстрактные рассуждения гениальных мыслителей о существовании в природе *contagium vivum* получили неоспоримые экспериментальные доказательства.

Этапы развития медицинской микробиологии. В становлении микробиологии как науки выделяют два этапа – описательный (морфологический) и физиологический.

Морфологический период берет начало от первых наблюдений голландского естествоиспытателя Антония ван Левенгука (1632–1723), который, изготовив микроскоп, увеличивающий объекты до 200 раз, сумел увидеть и описать все основные формы бактерий и простейших. В 1695 г. был издан труд «Тайны природы, открытые Антонием Левенгуком при помощи микроскопов».

После исследований Левенгука были сделаны попытки доказать роль микробов в происхождении инфекционных заболеваний. В 1840 г. в печати появилась статья Генле «О миазмах и контагиях», где автор обосновал этиологическое значение микробов в происхождении инфекционных заболеваний. Эта концепция, впоследствии названная триадой Генле – Коха, гласит: 1) предполагаемый возбудитель должен обнаруживаться при определенной болезни и не встречаться при других заболеваниях и у здоровых людей; 2) патогенный микроб должен быть выделен из организма больного в чистом виде; 3) должна быть доказана способность микроба вызывать специфические заболевания у экспериментальных животных.

В период описательной микробиологии были установлены возбудители трихомоноза (А. Донне, 1836), фавуса (И. Шенляйн, 1839), стригущего лишая (Д. Груби, 1843), сибирской язвы (А. Поллендер, 1849; К. Давен, 1850), балантидиаза (П. Мальмстен, 1856), лямблиоза (Д.Ф. Лямбль, 1859).

Разрозненные факты описательного периода микробиологии были обобщены и приумножены основателем научной микробиологии Луи Пастером (1822–1895), с именем которого связано развитие второго, физиологического периода микробиологии и эпохальные открытия сущности брожения (1857), невозможности самопроизвольного зарождения (1860), природы порчи пива и вина (1865), болезней шелковичных червей (1868), микробной обусловленности и заразности инфекционных болезней (1881), методов изготовления вакцин и способов предохранения от куриной холеры, сибирской язвы и бешенства (1882–1885).

Большую роль в истории развития микробиологии сыграли труды Роберта Коха (1843–1910), который разработал метод выделения чистых культур микроорганизмов на плотных питательных средах, в частности ввел в практику агар-агар, желатин, свернутую сыворотку, кусочки овощей, предложил методы окраски бактерий анилиновыми красителями, усовершенствовал микроскоп, использовал микрофотографию. Благодаря усовершенствованию техники и методики микробиологических исследований Кох установил природу сибирской язвы, туберкулеза, холеры, а его ученики и последователи к концу XIX в. открыли почти все возбудители бактериальных инфекций (К. Эберт и Г. Гаффки – брюшнотифозную палочку; Г. Шоттмюллер – палочку паратифа В; Т. Эшерих – кишечную палочку; Э. Клебс и Ф. Леффлер – возбудителя дифтерии; Ф. Леффлер и Х. Шютц – возбудителя сапа; Ш. Китазато – столбнячную палочку).

Этапы развития вирусологии. Основоположителем современной вирусологии является русский ученый, профессор ботаники Д.И. Ивановский (1864–1920), установивший в 1892 г., что мозаичная болезнь табака (МБТ) вызывается инфекционным агентом, фильтрующимся через фарфоровые свечи Шамберлана с такими мелкими порами, которые задерживали известные в то время микроорганизмы. Более того, он гениально предположил, что мельчайший агент фильтрата листьев МБТ имеет корпускулярную структуру, а не является *contagium vivum fluidum* (жидким живым началом), как утверждал в 1899 г. повторивший исследование Ивановского знаменитый голландский микробиолог Мартин Бейеринк.

В клетках листьев, пораженных МБТ, Ивановский сумел в световом микроскопе увидеть также кристаллы, представляющие собой скопления вируса табачной мозаики, которые в 1935 г. получил в чистом виде выдающийся американский ученый-биохимик, первый лауреат Нобелевской премии по вирусологии Уэнделл Стенли. Позже, говоря о становлении вирусологии, он скажет: «В науке о вирусах имя Ивановского следует рассматривать почти в таком же свете, как имена Пастера и Коха в бактериологии».

В истории развития вирусологии можно выделить три периода. Первый из них начался с исследований Д.И. Ивановского. Используя его методику обнаружения вирусов, Ф. Леффлер и П. Фрош в 1898 г. доказали, что ящур коров, как и возбудитель МБТ, является фильтрующимся вирусом. Это первое открытие вирусной природы широко распространенной и очень опасной зоонозной болезни парнокопытных позволило признать, что описанные в 1892–1906 гг. внеклеточные элементарные тельца Э. Пашена и цитоплазматические включения Г. Гуарниери в эпителиальных клетках содержимого везикул и пустул (пузырьков) при натуральной оспе человека – тоже вирусы. Такие же включения-колонии вирусов обнаружили в 1898–1903 гг. В. Бабеш и А. Негри в цитоплазме нейронов мозга погибших от бешенства животных.

Большее число открытий новых вирусов пришлось на первое десятилетие XX в. Так, в 1901 г. У. Рид установил вирусную природу тропической желтой лихорадки. Семь лет спустя было доказано, что вирусными болезнями являются также полиомиелит (К. Ландштейнер и Э. Поппер), денге (П. Ашбери и Ч. Крейч) и лейкоз кур (В. Эллерманн и О. Банг), который в то время считали простым «системным разрастанием кроветворной ткани». Через три года в 1911 г. Пейтон Раус, используя все тот же метод фильтрации вытяжки тканей саркомы кур, привел неопровержимые доказательства наличия в ней онкогенного ультравируса, способного вызывать аналогичную опухоль у здоровых птиц. К сожалению, это великое открытие было отмечено Нобелевской премией только спустя 55 лет. Меньше, но тоже немало времени понадобилось ждать Б.Э. Арагао и Э. Пашену (1911–1917), чтобы наконец была признана вирусная природа ветряной оспы, в кожных высыпаниях при которой закономерно выявляются элемен-

тарные тельца Арагао, всецело сходные с отмеченными выше тельцами его неутомимого соавтора, посвятившего вирусологии всю свою жизнь. Одновременно с ними Т. Андерсон и Дж. Гольдберг (1911) установили вирусную этиологию кори. Революционное открытие в 1917 г. сделал канадский ученый Ф. д'Эрелль, обнаружив фильтрующийся ультравирус, лизирующий дизентерийные бактерии, которые он назвал бактериофагом («пожирателем бактерий»). Стало очевидным, что среди вирусов имеются не только вредоносные, но и полезные для человека и животных вирусы-фаги.

Вторая волна открытий вирусов антропонозных болезней последовала за установлением в 1933 г. вирусной природы гриппа (У. Смит, К. Эндрюс и П. Лейдлоу). К началу Второй мировой войны к вирусным болезням были причислены эпидемический паротит (К. Джонсон и Э. Гудпасчур, 1934), японский летне-осенний комариный энцефалит (М. Хаяши и А.С. Смородинцев, 1934–1938), дальневосточный клещевой весенне-летний энцефалит (Л.А. Зильбер, М.П. Чумаков, В.Д. Соловьев и др., 1937), краснуха (Дж. Хиро, С. Тасака, 1938). Переломным в бурном развитии вирусологии первого периода явился 1940 г., когда Э. Гудпасчур предложил для выделения вирусов из материалов использовать куриные эмбрионы.

Второй, более высокий по своему уровню период развития в вирусологии стал возможным после того, как лауреаты Нобелевской премии Дж. Эндерс, Ф. Роббинс и Т. Уэллер завершили исследование по созданию однослойных культур клеток, а М. Бориес и Н. Руск сконструировали электронный микроскоп, усовершенствование которого позволило в 50–60-е гг. XX в. У. Роу с сотрудниками получить в чистой культуре аденовирусы, Г. Далдорфу и Г. Сиклсу – коксакивирусы, Дж. Эндерсу и Дж. Мельнику – экховирусы, Р. Чаноку – вирусы парагриппа, Дж. Моррису – респираторно-синцитиальный вирус, а С. Стюарту и Б. Эдди – вирус полиомы, вызывающий множественные опухоли у мышей.

Начало третьего этапа в вирусологии связывают с исследованиями лауреатов Нобелевской премии Х.М. Темна и Д. Балтимора, которые, выделив в 1970 г. из ретровирусов обратную транскриптазу, положили начало становлению геной инженерии. Поиски вирусной природы болезней человека и животных в этом периоде завершились

выделением вирусов гепатита В (Д. Дейна, 1970) и гепатита А (С. Файнстоу и соавторы, 1974), вириодов, вызывающих заболевания у растений (Т.О. Дайнер, 1972), близких к ним по свойствам прионов (С. Прузинер, 1982) и вируса иммунодефицита человека (Л. Монтанье, 1983; Р. Галло, 1984).

Этапы развития иммунологии. Основоположниками иммунологии, зародившейся в недрах микробиологии, являются лауреаты Нобелевской премии И.И. Мечников (1845–1916) и П. Эрлих (1854–1915), разработавшие клеточную и гуморальную теории иммунитета, которые в 50–70-х гг. XX в. получили всестороннее обоснование в исследованиях Ф. Бернета и Н. Йерне, создавших современную клонально-селекционную теорию. Согласно этой теории, в процессе длительной эволюции в организме человека и животных сформировалась гетерогенная популяция лимфоидных клеток, способных распознавать «свое» и «чужое» в борьбе с «чужим» и продуцировать всевозможные антитела. Экспериментальное подтверждение этому дал П. Медавар, открывший иммунологическую природу отторжения аллотрансплантатов. Р. Портер и Дж. Эдельман расшифровали структуру антител, а Ц. Мильштейн и Г. Келер разработали способ получения моноклональных антител на основе созданных ими гибридов. Иммунологическая роль В- и Т-лимфоцитов была установлена, когда доказали, что под влиянием антигенов В-клетки превращаются в плазмочиты, а из недифференцированных Т-клеток возникает несколько их субпопуляций, продуцирующих особые биологически активные вещества (цитокины), обуславливающие взаимодействие иммунокомпетентных клеток в гуморальном и клеточном иммунном ответах. В последние два десятилетия были раскрыты генетические механизмы соматической рекомбинации генов иммуноглобулинов как основы формирования разнообразия антигенраспознающих рецепторов лимфоцитов (С. Тонегава) и роль молекул МНС в презентации антигена (Р. Цинкернагель и П. Догерти). Все эти выдающиеся открытия были удостоены Нобелевских премий.

Русская школа микробиологов. Дореволюционная русская школа микробиологов формировалась в институ-

те Л. Пастера. Среди овечьих немеркнущей славой имен отметим старейшину отечественной микробиологии Н. Ф. Гамалея (1859–1949), совместно с И.И. Мечниковым создавшим в 1895 г. первую в России бактериологическую лабораторию, оспопрививательный институт в Петрограде (1918), Центральный институт микробиологии и эпидемиологии в Москве и вирусологические лаборатории в 30-х гг. XX в.; С.А. Виноградского, открывшего нитрифицирующие и азотфиксирующие бактерии; Ф.А. Леша, впервые обнаружившего дизентерийную амёбу; П.Ф. Боровского – первооткрывателя возбудителя кожного лейшманиоза; Е.И. Марциновского – основателя отечественной паразитологии; создателей эпидемиологии Д.К. Заболотного и В.К. Высоковича; А.М. Безредки, положившего начало учению о местном иммунитете; бактериологов и иммунологов Г.Н. Габричевского, Л.С. Ценковского, И.Г. Савченко, Л.А. Тарасевича, В.И. Исаева и многих других. Большой вклад в развитие современной микробиологии внесли А.А. Смородинцев, М.П. Чумаков, П.Ф. Здродовский, Л.А. Зильбер, Р.В. Петров.

Задачи и успехи медицинской микробиологии. Главные задачи медицинской микробиологии – профилактика и лечение инфекционных болезней. Выдающиеся открытия в микробиологии позволили за полстолетия повсеместно ликвидировать натуральную оспу, снизить до спорадических (единичных) случаев широко распространенные ранее чуму, туляремию, сыпной и возвратные тифы, анкилостомидоз, мягкий шанкр, малярию, дифтерию, коклюш, полиомиелит, трахому, бешенство, столбняк, корь, лейшманиоз городского типа, тениаринхоз. Большие успехи достигнуты в профилактике клещевого энцефалита, клещевого возвратного тифа, бруцеллеза, аскаридоза, но по-прежнему трудна борьба с заболеваемостью острыми кишечными инфекциями, гриппом, туберкулезом, другими острыми инфекциями дыхательных путей, вирусными гепатитами. Разработаны эффективные меры пресечения экзотических (завозных) и карантинных инфекций, в частности желтой лихорадки. Проводятся интенсивные поиски вакцинопрофилактики и способов лечения СПИДа.

СИСТЕМАТИКА И НОМЕНКЛАТУРА МИКРООРГАНИЗМОВ

Характеристика основных таксонов. Современная систематика, или таксономия (*taxis* – расположение, порядок + *nomos* – закон), микроорганизмов построена по общепринятой в биологии иерархической схеме, объединяющей в единое целое филогенетически родственные соподчиненные группы, или таксономические категории (*taxare* – оценивать), высшими из которых являются царства, подцарства, отделы (типы), последовательно подразделяющиеся на классы, отряды, семейства, трибы (группы), роды и виды.

В данном ряду систематических категорий основным таксоном (номенклатурной единицей) является вид (*species*). Дать ему исчерпывающее определение очень трудно. Приблизительно под категорией *вид* подразумевают совокупность происходящей от одного предка скрещивающейся популяции, обладающей общим генофондом, экологическим единством и, если исключить некоторые виды бактерий, – репродуктивной изоляцией, т. е. между особями одного вида происходит свободный обмен генами, а между особями разных видов обмен ими невозможен или затруднен.

В составе популяций различают подвиды, штаммы и клоны. *Подвид (subspecies)* – географически или экологически обособленные популяции, в которых все или большинство особей отличаются одним или несколькими признаками от особей других популяций того же вида. *Штамм (stamm – ствол)* – культура определенного вида, выделенная из окружающей среды, патологических материалов человека и животных или полученная из музея, а *клон (klon – росток)* – генетически однородная культура микробов, происходящая из одной клетки.

В зависимости от штаммовых особенностей морфологии микроба, культуральных, биохимических, серологических (антигенных) свойств, его чувствительности к фагу и антибиотикам, степени патогенности различают несколько инфраподвидовых категорий: морфовары, культивары (биовары), хемовары, серовары, фаговары, резистенсвары, патовары и подвиды, отличающиеся друг от друга двумя-тремя особо важными признаками. Подобно

виду все они отличаются генетической обособленностью и репродуктивной изоляцией.

Кроме того, каждый вид микроорганизмов характеризуется определенной величиной молярного содержания гуанина и цитозина (Г+Ц) в процентах, которая у патогенных бактерий колеблется от 23–27 % (возбудители газовой гангрены) до 62–70 % (микобактерии туберкулеза). Большую роль в определении видовой принадлежности играет метод гибридизации нуклеиновых кислот, сущность которого состоит в том, что при смешении одноцепочечных ДНК родственных штаммов микробов образуется полноценная двухцепочечная гибридная молекула.

Каждый вид микроорганизмов, исключая вирусы, в соответствии с правилами биномиальной (двойной, бинарной) номенклатуры обозначается двумя латинскими словами, например *Mycobacterium tuberculosis*, *Mycoplasma pneumoniae*, *Plasmodium vivax*, *Candida albicans*. Первое слово, начинающееся с заглавной буквы, указывает на родовую принадлежность вида, второе – конкретно определяет вид. Названия подвидов и биоваров триномиальны: *Klebsiella pneumoniae subspecies ozaenae*, *Vibrio cholerae биовар eltor*. Порядки и семейства пишутся тоже прописными буквами с окончаниями *-ales* (порядок) и *-ceae* (семейство): *Rickettsiales* и *Rickettsiaceae*, *Mycoplasmatales* и *Mycoplasmataceae*. Названия различным таксономическим категориям дают по имени авторов, впервые описавших типовой штамм, либо по определяющему признаку, свойству, главному критерию вида.

Объекты изучения. Основными объектами изучения микробиологии служат самые низшие эукариоты (паразитические грибки и простейшие), прокариоты (бактерии, риккетсии, хламидии и микоплазмы), а также вирусы.

Общая организация и размножение микробов. *Эукариоты*, т. е. клетки с подлинными ядрами (*karyon*), подобны клеткам растений и животных. Они имеют поверхностную мембрану и внутриклеточную систему элементарных мембран, составляющих эндоплазматический ретикулум и комплекс Гольджи. В цитоплазме эукариот содержатся оформленное ядро (ядра), митохондрии, рибосомы и ряд других органелл. Клеточная стенка эукариот имеет разный характер строения и степень выраженности, которые нередко зависят от стадии или фазы развития. Размножаются простые эукариоты половым и бесполом путем.

Прокариоты – клетки, не имеющие отграниченного ядра (*pro* – предшественники ядерных), внутриклеточных систем элементарных мембран и митохондрий, а некоторые – лишены также клеточной стенки. Размножаются амитотически: простым поперечным делением или почкованием.

Вирусы – микроорганизмы неклеточной структуры, являющиеся генетическими паразитами, репродукция которых внутри клеток происходит с помощью энергетических систем клетки-хозяина.



Граф 2

Классификация царства прокариот по определителю Берги

Виды прокариот идентифицируют (распознают) по определителю Д. Берги (*Bergeys Manual of Determinative Bacteriology-9*), изданному в 1994 г., в котором по структуре клеточной оболочки и отношению к окраске по методу Грама выделено четыре основных отдела (главных так-

сона): 1 – *Gracilicutes* (тонкостенные, окрашивающиеся грамотрицательно в розовый цвет), 2 – *Firmicutes* (толстостенные, окрашивающиеся грамположительно в фиолетовый цвет), 3 – *Tenericutes* (лишенные оболочек) и 4 – *Mendosicutes* (с дефектными оболочками), как правило, окрашивающиеся грамотрицательно.

Отделы определителя Берги, в свою очередь, подразделяются на группы. Так, грацилокуты включают 1–16-ю группы, фирмикуты – 17–29-ю, тенирикуты представлены одной 30-й, а мендозикуты – 31–39-й группами. В составе этих групп выделено более 200 родов прокариот, распределенных по семействам, подгруппам, изредка – порядкам (*Rickettsiales*) и классам (*Mollicutes*).

При этом детальному описанию видов предшествует обобщенная характеристика наиболее ярких признаков и отличий, используемых в их идентификации, как-то: 1) отношение к кислороду – аэробы – анаэробы, оксигенные – аноксигенные; 2) отношение к источникам энергии и питательных веществ – хемотрофы – фотоаутотрофы, хемоорганотрофы – фотоорганотрофы, диссимилирующие сульфат или сероредуцирующие бактерии; 3) особенности морфологии – спирохеты, палочки и кокки, эндоспорообразующие – неспорообразующие, подвижные – неподвижные палочки, почкующиеся, образующие – не образующие плоды и пр.

Подавляющее большинство прокариот – сапрофитические неболезнетворные виды, в частности это все виды 5 групп мендозикут. Патогенные для человека и животных виды встречаются в составе 13 групп среди различных родов и семейств: *Leptospira*, *Borrelia*, *Treponema* (гр. 1); *Campylobacter*, *Helicobacter*, *Spirillum* (гр. 2); *Bordetella*, *Brucella*, *Francisella*, *Legionella*, *Moraxella*, *Neisseria*, *Pseudomonas* (гр. 4); *Escherichia*, *Klebsiella*, *Morganella*, *Proteus*, *Salmonella*, *Shigella*, *Yersinia*, *Vibrio*, *Haemophilus*, *Pasteurella* (гр. 5); *Bacteroides*, *Fusobacterium* (гр. 6); *Veilonella* (гр. 8); сем. *Rickettsiaceae*, *Bartonellaceae* и *Chlamydiaceae* (гр. 9); *Staphylococcus*, *Streptococcus*, *Enterococcus* (гр. 17); *Bacillus*, *Clostridium* (гр. 18); *Erysipelotrix*, *Listeria* (гр. 19); *Actinomyces*, *Corynebacterium* (гр. 20); *Mycobacterium* (гр. 21); *Nocardia* (гр. 22); *Mycoplasma*, *Ureaplasma* (гр. 30).

СОДЕРЖАНИЕ

РАЗДЕЛ I. ОБЩАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ	5
Микробиология как наука и этапы ее развития	5
Систематика и номенклатура микроорганизмов	15
Микроскопические методы исследования	20
Морфология и ультраструктура прокариот	28
Морфология и ультраструктура эукариот	48
Вирусы	55
Основы экологии микроорганизмов	72
Физиология микроорганизмов	90
Питание и размножение бактерий	136
Культивирование и репродукция вирусов	161
Фаги (бактериофаги)	170
Генетика микроорганизмов	182
Антибиотики	233
Инфекция (основные понятия)	244
Иммунитет (основы иммунологии)	259
Иммунопатология	333
Реакции иммунитета и их практическое использование	378
Экологическая иммунология	407
РАЗДЕЛ II. МЕДИЦИНСКАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ	414
Возбудители бактериальных инфекций	414
Общая характеристика патогенных риккетсий и риккетсиозов	582
Патогенные хламидии	592
L-трансформанты и микоплазмы	599
Лабораторная диагностика вирусных инфекций человека и животных	606
Возбудители вирусных инфекций	619
Антропонозы	619
Зооантропонозы	662
Экология вирусов	697
Иммунные реакции при протозойных инвазиях и их лабораторная диагностика	702
Иммунные реакции при микозах и их лабораторная диагностика	731
Основные возбудители микозов человека	735
Внутрибольничные инфекции	751
Санитарная микробиология	763
Санитарно-микробиологическое исследование воды	766
Санитарная микробиология почвы	776
Санитарно-микробиологическое исследование воздуха	782
Микробиологические критерии качества пищевых продуктов	788
Санитарно-микробиологическое исследование поверхностей	794
Приложение	798

Учебное издание

Павлович Сергей Александрович

**МИКРОБИОЛОГИЯ С ВИРУСОЛОГИЕЙ
И ИММУНОЛОГИЕЙ**

Учебное пособие

3-е издание, исправленное

Редактор *А.В. Новикова*

Художественный редактор *В.А. Ярошевич*

Технический редактор *Н.А. Лебедевич*

Корректоры *Т.К. Хваль, В.П. Шкредова, Е.В. Савицкая*

Компьютерная верстка *Н.В. Шабуни, М.В. Бригер*

Подписано в печать 08.02.2013. Формат 84×108/32. Бумага офсетная. Гарнитура
“Школьная”. Офсетная печать. Усл. печ. л. 42. Уч. изд. л. 45,03.

Тираж 1500 экз. Заказ 67.

Республиканское унитарное предприятие «Издательство “Вышэйшая школа”».
ЛИ № 02330/0131768 от 06.03.2006. 220048, Минск, проспект Победителей, 11.
e-mail: market@vshph.com <http://vshph.com>

Открытое акционерное общество «Полиграфкомбинат им. Я.Коласа».
ЛП № 02330/0150496 от 11.03.2009. Ул. Корженевского, 20, 220024, Минск.