

Aurimas
KRASAUSKAS

BENDROSIO MIKROBIOLOGIJOS PAGRINDAI

Studijų knyga

ISBN 978-609-96302-0-5



9 786099 630205



ŠV. IGNACO LOJOLOS
KOLEGIJA



Aurimas KRASAUSKAS

BENDROSIOS MIKROBIOLOGIJOS PAGRINDAI

Mokomoji knyga

2022

Turinys

IVADAS.....	5
1. MIKROBIOLOGIJOS OBJEKTAI, UŽDAVINIAI IR ISTORIJA	8
1.1 Mikrobiologijos objektai ir uždaviniai	8
1.2. Mikrobiologijos raidos istorija pasaulyje ir Lietuvoje.....	12
2. MIKROBIOLOGINIŲ OBJEKTŲ SISTEMATIKA, KLASIFIKACIJA IR MORFOLOGIJA .20	
2.1. Mikroorganizmų sistematika, klasifikacija, taksonomija ir nomenklatūra.....	20
2.1.1. Prokariotinių mikroorganizmų sistematika ir klasifikacija	21
2.1.2. Prokariotinių mikroorganizmų morfologija	25
2.1.3. Eukariotinių mikroorganizmų sistematika, klasifikacija ir morfologija.....	41
2.2. Virusų sistematika, klasifikacija ir morfologija	60
3. MIKROORGANIZMŲ GENETIKA	68
3.1. Genomo struktūra.....	68
3.2. Prokariotų genomo ypatumai	69
3.3. DNR replikacija.....	71
3.4. Genetinio kodo informacijos ląstelėse realizavimas ir valdymas	72
3.5. Mikroorganizmų kintamumas.....	74
3.5.1. Fenotipinis kintamumas.....	75
3.5.2. Genotipinis kintamumas.....	75
3.6. Mikroorganizmų biotechnologija ir genų inžinerija.....	81
3.7. Genetiniai diagnostikos metodai mikrobiologijoje	83
4. APLINKOS VEIKSNIŲ REIKŠMĖ MIKROORGANIZMAMS	86
4.1. FIZIKINIAI VEIKSNIAI	86
4.1.1. Drėgmė	86
4.1.2. Temperatūra	87
4.1.3. Spinduliuotė (radiacija)	89
4.1.4. Slėgis	92
4.1.5. Medžiagų koncentracija	92
4.2. CHEMINIAI VEIKSNIAI	94
4.2.1. Terpės rūgštingumas (pH).....	94
4.2.2. Deguonis	95
4.2.3. Cheminės medžiagos	97
4.3. BIOLOGINIAI VEIKSNIAI, PARTNERIŲ TARPUSAVIO SANTYKIAI	99
4.3.1. Neutralūs santykiai.....	99

4.3.2. Simbioziniai santykiai	100
4.3.3. Antagonistiniai santykiai	101
5. MIKROORGANIZMŲ MITYBA	105
5.1. Mikroorganizmų ląstelių cheminė sudėtis	105
5.2. Medžiagų patekimas ląstelę	106
5.3. Mikroorganizmų mitybos tipai	108
5.4. Mikroorganizmų mityba ir dalyvavimas cheminių elementų apykaitoje	111
5.4.1. Mikrobinė anglies junginių apykaita	111
5.4.2. Mikrobinė azoto junginių apykaita	116
5.4.2.1 Amonifikacija	117
5.4.2.2. Nitrifikacija	120
5.4.2.3. Denitrifikacija	122
5.4.2.4. Azoto imobilizacija	122
5.4.2.5. Atmosferos molekulinio azoto fiksacija	123
5.4.3. Mikrobinė sieros junginių apykaita	128
5.4.4. Mikrobinė fosforo junginių apykaita	130
5.4.5. Mikrobinė kitų elementų apykaita	131
6. METABOLIZMAS, ARBA MEDŽIAGŲ IR ENERGIJOS APYKAITA	134
6.1. Fermentai	135
6.2. Katabolizmas ir energijos apykaita	140
6.2.1. Sacharidų (angliavandenių) katabolizmas	143
6.2.2. Rūgimas	145
6.2.3. Kvėpavimas	152
LITERATŪROS SĄRAŠAS	160
TERMINŲ ŽODYNAS	161
RODYKLĖ	174
LOTYNIŠKŲ PAVADINIMŲ RODYKLĖ	185

IVADAS

Mūsų planetos Žemės paviršiaus sluoksnyje gyvena daugybė įvairių organizmų. Jis vadinamas biosfera (graikiškai *bio* – gyvybė, gyvenimas; *sphaira* – rutulys, apvalkalas). Ji apima viršutinę Žemės paviršiaus dalį, vandenynų, jūrų, ežerų, upių vandenį ir žemutinę atmosferos dalį. Nors biosferos sluoksnio storis siekia tik apie 12 km, tačiau joje matome didžiulę augalų bei gyvūnų įvairovę. Mus taip pat supa ir plika akimi nematomos gyvos būtybės. Dėl mažo dydžio jos pavadintos mikroskopiniais organizmais, mikroorganizmais arba tiesiog mikrobais. Jiems priklauso bakterijos, virusai, mikromicetai (mikroskopiniai grybai), mikroskopiniai dumbliai, pirmuonys. Mikroorganizmai yra seniausi mūsų planetos gyventojai, todėl paplitę visur – milijardai jų pasklidę gamtoje. Jų pilna dirvožemyje, vandenyje, ore, maisto žaliavose ir produktuose, gyvūnų ir žmogaus kūnuose. Jie prisitaikę prie įvairiausių sąlygų, kartais tokių ekstremalių, kuriose kiti gyvi organizmai žūsta akimirksniu. Itin gausus dirvožemio mikroorganizmų pasaulis. Mūsų planetos sausumos augalų ir gyvūnų bendroji biomasė siekia apie 56×10^9 tonų. Tuo tarpu mikroorganizmų, mikrodumblių ir pirmuonių biomasė sudaro 76×10^9 tonų. Žinoma, šie duomenys yra orientaciniai, tačiau jie rodo, kad sausumos mikroorganizmų biomasė prilygsta ir net persveria visus kitus sausumos gyventojus. Nustatyta, kad dirbamos žemės saujuje būna iki 20 milijardų įvairių mikroorganizmų – daugiau, negu yra Žemėje žmonių. Daugiausia mikroorganizmų yra paviršiniame dirvožemio sluoksnyje, ypač jų gausu ten, kur yra pakankamai drėgmės. Apskaičiuota, kad įvairaus tipo dirvožemių 30 cm storio paviršiniame sluoksnyje yra nuo 1,5 iki 40 tonų mikroorganizmų biomasės 1 ha plotui. Dirvožemio mikrobų vaidmuo yra didžiulis. Nėra tokios natūralios organinės arba neorganinės medžiagos, kuri netiktų maistui vienam ar kitam mikroorganizmui. Jie ardo kiečiausias kalnų uoltenas, „sugrauzia“ geležį, „geria“ naftos produktus, supūdo augalų ir gyvūnų liekanas. Mikrobai į aplinką išskiria įvairius fermentus, rūgštis ir kitas medžiagas, sukeliančias chemines reakcijas kai organiniai junginiai paverčiami mineraliniais. Taip yra skaidomos augalinės ir gyvūninės liekanos. Jos virsta mineraliniais azoto, fosforo, kalcio, sieros ir kitais junginiais, kuriuos savo kūno statybai naudoja augalai ar kiti organizmai.

Mikroorganizmai paplitę įvairių vandens baseinų – ežerų, upių, tvenkinių, jūrų, vandenynų – vandenyse. Žemėje tokių vandens telkinių, kurių vandenyse nebūtų mikroorganizmų, nėra. Ypač daug daug bakterijų randama miestų, gyvenviečių nutekamuosiuose vandenyse, nes juose gausu mikrobų mitybai tinkamų cheminių junginių. Tyrimai parodė, kad net Ramiojo vandenyno gelmėje, prie Filipinų salų, siekiančioje daugiau kaip 10 000 m, rastos gausios bakterijų kolonijos. Tokiame gylyje slėgis būna net 1000 atmosferų, o vandens temperatūra tesiekia 2 °C. Gyvenimas labai druskingame vandenyje daugeliui organizmų neįmanomas. Negyvosios, arba Mirties jūros, esančios Artimuosiuose Rytuose, vidutinis vandens druskingumas siekia 260 gramų druskų litrui vandens. Šiame vandenyje nėra jokios kitos gyvybės, išskyrus bakterijas. Šioje kitiems organizmams mirtinoje terpėje rasta net 10 bakterijų rūšių. Jos prisitaikę prie ekstremalių sąlygų ir gerai jaučiasi.

Nuo pirmųjų gyvenimo akimirkų žmogų supa savo įvairovė labai gausus mikroorganizmų pasaulis. Mikroorganizmai mus lydi visą gyvenimą ir daugybė jų yra žmogaus organizmo dalis. Apibrėžti, ar jie yra žmogaus draugai, ar priešai, vienareikšmiškai negalima, nes jų veiklos įvairovė labai plati ir įvairiapusė. Dažnai žmonės mikrobų keiksnoja, nes jie sukelia infekcines ligas, maisto gėdimą, sunaikina augalus, gyvulius, statinius ar vertingą paveldą ir sukelia daugybę kitų nemalonumų ir nuostolių. Žmogaus ir gyvūnų ar augalų ligas sukeliantys mikroorganizmai vadinami patogeniniais mikroorganizmais. Paplitusios jų sukeliamos virškinamojo trakto ir kvėpavimo takų ligos. Ypač pavojingos infekcinės ligos – maras, cholera, virusinės hemoraginės karštligės. Gerai žinomos gamtinės židininės užkrečiamosios ligos – tulielemija, virusiniai encefalitai. Vaikai kenčia nuo kokliušo, vėjaraupių, tymų. Tačiau labiausiai paplitusi liga ir didžiausias žmogaus sveikatos priešas yra gripas. Šią

ligą ir Covid -19 sukelia virusai. Jie plinta nepaprastai greitai, apima ištisus žemynus. Buvę metų, kai gripu sirgo per 50 proc. pasaulio gyventojų. Sergant gripu sunkesnė ir kitų ligų eiga, jos tampa pavojingesnės gyvybei. Tačiau mikrobai vykdo ir labai naudingą veiklą. Sunku įsivaizduoti, kas būtų, jeigu įvairiausio pavidalo atliekos nesuirtų. O pagrindiniai jų ardytojai yra įvairiarūšiai mikroorganizmai, kurie nesustodami dirba savo darbą ir užtikrina žmogui galimybes toliau gyventi, ir plėstis ribotos apimties mūsų planetoje. Dėl mikroorganizmų veiklos Žemėje vyksta įprasta medžiagų apykaita, nelieta atliekų ir klesti gyvybė. Pats žmogus kaip būtybė vargu galėtų išsiversti be mikroorganizmų pagalbos. Mūsų organizme vykstantys medžiagų apykaitos procesai yra glaudžiai susiję su mikroorganizmų veikla. Žmogaus ir gyvūnų organizmas yra viena iš terpių, tinkamų mikroorganizmams vystytis. Jų gausu ir ant mūsų odos paviršiaus ir žarnyne. Į mūsų organizmą mikroorganizmai dažniausiai patenka su maistu, kuriame yra jų labai įvairių. Virškinamojo trakto mikroorganizmai savo fermentais padeda skaidyti, t. y. virškinti, maistą. Nuolatiniai žmogaus žarnyno gyventojai – *Escherichia coli* bakterijos. Jos aptinkama visame virškinamajame trakte ir sudaro net 75 proc. visų žarnyno mikroorganizmų.

Pasitelkdamas mikroorganizmus žmogus gamina fermentus, vitaminus, organines ir aminorūgštis bei daugybę kitų reikalingų junginių, naudojamų įvairiose gamybos ir buities srityse. Be mikroorganizmų sunkiai įsivaizduojama duonos, raugintų daržovių ir pieno, alkoholinių gėrimų kitų maisto produktų gamyba. Šiuolaikinės technologijos priemonės įgalina pažinti ne tik morfologinius mikroorganizmų savitumus, bet leidžia įsigilinti į vidinę jų sandarą, tirti mikroorganizmų prigimtį lemiančius ląstelių organoidus, jų struktūrą. Mikroorganizmai tapo labai patogiu molekulinės biologijos objektu. Tai lėmė jų sandaros ypatumai, greitas dauginimasis, gebėjimas pasisavinti įvairius substratus, savita reakcija į įvairių išorės veiksnių poveikį. Pasitelkus mikroorganizmus atskleista daug gyvojo pasaulio paslapčių, leidžiančių reguliuoti medžiagų apykaitos procesus, stabdyti vėžinių ląstelių dauginimąsi, gaminti antibiotikus ir kitus gydomuosius preparatus, išgydyti įvairias ligas, klonuoti ar genetiškai modifikuoti gyvas būtybes. Taigi mikroorganizmai ir jų veikla įvairiapusiais saitais susijusi su žmogumi.

Knygą sudaro 6 skyriai.

Pirmajame skyriuje įvardinti mikrobiologų uždaviniai ir tiriami objektai, pateikta mikrobiologijos raidos istorija pasaulyje ir Lietuvoje.

Antrajame skyriuje nagrinėjama mikroorganizmų ir kitų mikrobiologinių objektų morfologija, jų sistematika ir klasifikavimas.

Trečiajame skyriuje pateikta informacija apie mikroorganizmų genomo struktūrą ir ypatumus, nagrinėjamas genetinio kodo informacijos ląstelėse realizavimas ir valdymas, mikroorganizmų kintamumas, genų inžinerija ir selekcija bei su šiomis žiniomis glaudžiai siejama šiuolaikinė mikroorganizmų biotechnologija.

Ketvirtajame skyriuje išaiškinta svarbiausių aplinkos veiksnių reikšmė mikroorganizmams ir partnerių tarpusavio santykiai.

Penktajame skyriuje išnagrinėta mikroorganizmų mityba, anglies, azoto, sieros fosforo ir kitų elementų ir jų junginių apykaita veikiant mikroorganizmams.

Šeštajame skyriuje nagrinėjama mikroorganizmų medžiagų ir energijos apykaita – metabolizmas. Paaiškinti mikroorganizmų energijos gavimo būdai – rūgimas ir kvėpavimas, jų metu vykstantys junginių virsmai ir susidarantys produktai.

Knyga „Bendrosios mikrobiologijos pagrindai“ skirta gyvybės mokslų, sveikatos mokslų ir žemės ūkio mokslų kryptų grupių studijų programų aukštųjų mokyklų studentams bei visiems besidomintiems mikrobiologijos mokslu. Šio leidinio paskirtis – nuosekliai pateikti svarbiausias žinias apie

mikrobiologinius objektus, jų vykdomą medžiagų ir energijos apykaitą, jų veiklą ir reikšmę gamtoje, žemės ūkyje, perdirbant ir laikant augalinę ar gyvūninę produkciją, tvarkant atliekas, paaiškinti, kaip suvaldyti mikroorganizmų plitimą ir apsisaugoti nuo jų nepageidaujamo veikimo. Nedidelis leidinys neapėmia visų su mikroorganizmu veikla susijusių klausimų, nes jame plačiau nenagrinėjamos visos mikrobiologijos sritys, pvz., medicinos, mikroorganizmų biotechnologijos ir pan.

Norintiems praplėsti žinias rūpimu mikrobiologijos klausimu, studijų knygos gale skaitytojas ras pateiktą literatūros sąrašą. Kiekvieno skyriaus pabaigoje pateikti patikrinimo klausimai, kad skaitytojas galėtų nuspresti, kaip suvokė perskaitytos dalies medžiagą. Knygos pabaigoje pateikta lotyniškų pavadinimų ir terminų rodyklė bei žodynėlis. Tai leis skaitytojui greičiau susirasti nežinomo klausimo aiškinimą. Knygos tekstas iliustruotas vaizdžiais paveikslais ir lentelėmis, o žinios pateikiamos studentams suvokiamai, remiantis pavyzdžiais ir mokslinių tyrimų duomenimis.

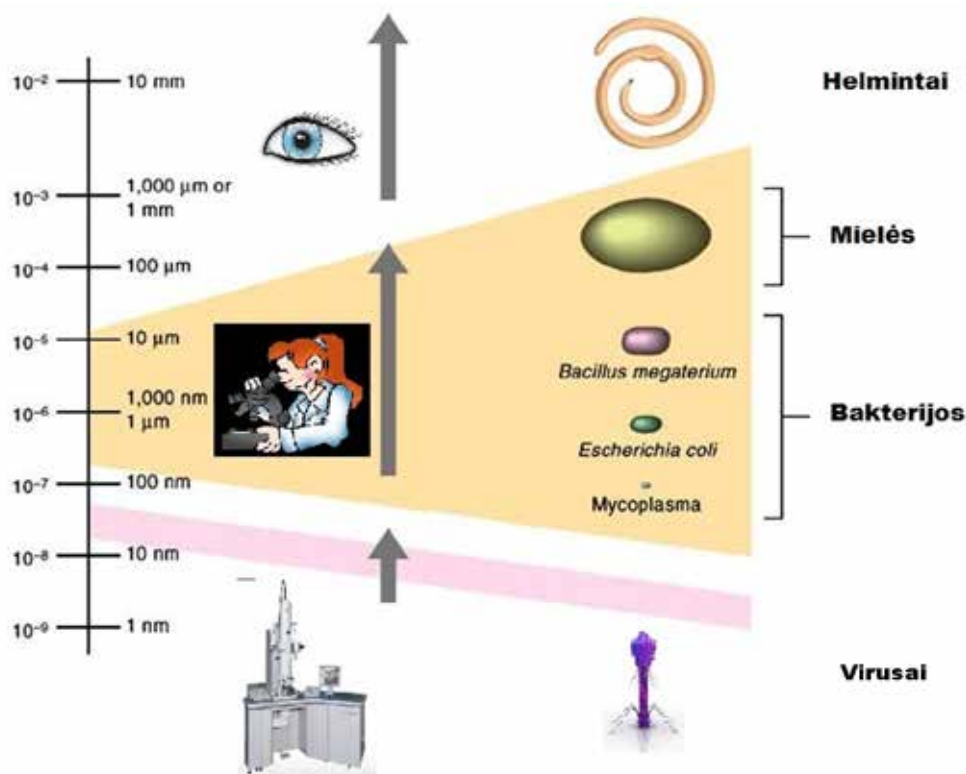
Nuoširdžiai dėkoju recenzentams VDU Žemės ūkio akademijos Agronomijos fakulteto doc. dr. Reginai Malinauskaitei, doc. dr. Evaldui Klimui už vertingas pastabas ir pasiūlymus tobulinant rankraštį ir visiems nuoširdžiai prisidėjusiems parengiant šią knygą spaudai. Knygos kokybės tolimesniai gerinimai maloniai prašau skaitytojų pareikšti savo nuomonę ir pastabas siųsti el. paštu *krasauskas.aurimas@gmail.com*.

1. MIKROBIOLOGIJOS OBJEKTAI, UŽDAVINIAI IR ISTORIJA

1.1 Mikrobiologijos objektai ir uždaviniai

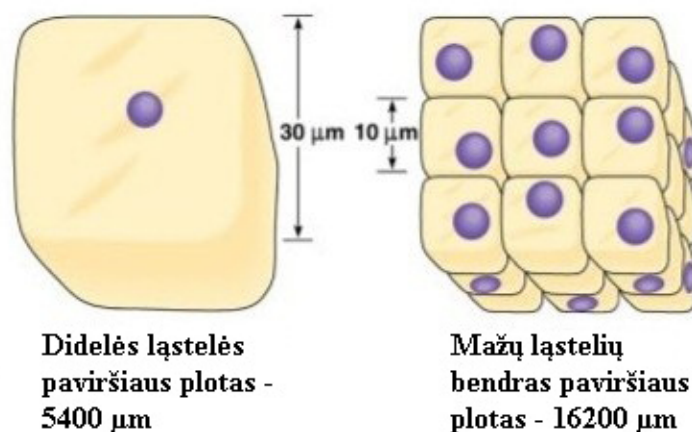
Mikrobiologija (gr. *mikros* – mažas, *bios* – gyvybė, *logos* – mokslas) tiria mikroskopinių organizmų, arba mikrobu, sandarą, gyvybinę veiklą, paplitimą, įvairovę, paveldimumą bei kintamumą, jų svarbą gamtoje, praktinį naudojimą pramonėje, žemės ūkyje, medicinoje. Mikrobiologiniai objektai yra skirtingų sistematinių grupių mikroorganizmai – bakterijos, mikroskopiniai grybai ir dumbliai bei pirmuonys, o taip pat būtybės neturinčios ląstelių – virusai ir prionai. Nors įvairių mikroorganizmų sistematika, morfologija, genetika ir fiziologija labai skiriasi, tačiau dėl dalies bendrų požymių juos patogiau jungti į vieną grupę.

1. Mikroorganizmai – tai labai maži organizmai, kurie matuojami tūkstantosiomis milimetro dalimis mikrometrais (mikronais, μm). Žmogus su gera rega gali išžiūrėti ne mažesnę kaip 0,08 mm, arba 80 mikrometrų (μm) dydžio objektą. Mikroorganizmų ląstelės yra žymiai mažesnės, todėl plika akimi jų išžiūrėti neįmanoma. Didžiausia iki šiol atrasta bakterija *Thiomargarita namibiensis* būna 750 μm (0,75 mm) dydžio, dėl ko ją galima išvelgti ir be mikroskopo. Bet dažniausiai bakterijos būna 0,5 – 10 μm dydžio. Tokių objektų stebėjimui ir tyrimui naudojami įvairių tipų mikroskopai (gr. *mikros* – mažas; *skopein* – stebėti). Optinis mikroskopas kokybiškai didina iki 2000 kartų. Pro jį galima matyti μm dydžio daleles. Elektroninis mikroskopas leidžia tirti ne tik dar mažesnius mikrobiologinius objektus (didina iki 100 000 kartų), bet ir užtikrina daug geresnį kontrastą, todėl galima matyti mikroorganizmų ląstelės vidinę ar viruso struktūrą (1.1 pav).



1.1 pav. Įvairių mikrobiologinių objektų palyginamasis dydis (iš <https://www.pinterest.com/>)

2. Mikroorganizmai skiriasi nuo daugelio kitų organizmų labai intensyvia medžiagų apykaita ir sparčiu dauginimusi, kai tam yra palankios sąlygos. Dėl mažo mikroorganizmų dydžio, daugelio jų ląstelių paviršiaus ploto santykis su tūriu yra labai didelis (1.2 pav).



1.2 pav. Ląstelių paviršiaus ploto priklausomybė nuo ląstelės dydžio
(iš <https://www.mrgscience.com/topic-11-introduction-to-cells.html>)

Pvz., bakterijos *Escherichia coli* skersmuo yra apie 0,65 – 0,66 μm , ilgis 1,8 – 2,15 μm , o tūris – 0,55 – 0,66 μm^3 . Tokios ląstelės paviršiaus plotas yra apie 3,8 – 4,42 μm^2 . Dėl šios savybės medžiagų apykaita tarp ląstelės ir aplinkos gali vykti ypač intensyviai. Palyginimui, 500 kg sveriančio mėsinio buliaus organizme per 24 val susidaro apie 0,5 kg baltymų, o 500 kg mielių biomasė optimaliomis augimui sąlygomis gali susintetinti virš 50 000 kg baltymų. Bakterijos ląstelė kas 20 – 30 min. dalijasi į 2 naujas, todėl teoriškai po 24 valandų jau būna 72 vienos ląstelės palikuonys, o bendras ląstelių skaičius 2^{72} arba $472 \cdot 10^{19}$. Milijardas bakterijų ląstelių sveria apie 1 mg, tai $472 \cdot 10^{19}$ ląstelių sveria 4720 t. Kai sąlygos dauginimuisi optimalios, per parą tokia bakterijų biomasė susidarytų iš vienos pradinės bakterijos ląstelės. Bet pritrūkus maisto ar susikaupus kenksmingų medžiagų apykaitos produktų, ir pan., mikrobų dauginimasis ženkliai sulėtėja. Todėl daugelis bakterijų natūralios aplinkos sąlygomis, gamtoje, dalijasi tik kas 60 -150 min., be to daugybė ląstelių dėl nepalankių veiksnių nuolat žūva.

3. **Mikroorganizmai labai atsparūs ekstermaloms aplinkos sąlygoms.** Anaerobinės bakterijos gali normaliai gyventi be deguonies. Sporinės – milijonus metų gali išlikti gyvos būdamos sausoje aplinkoje, o gavusios pakankamai drėgmės – sudygti. Kai kurie mikroskopiniai dumbliai puikiai dauginasi ant sniego, kai temperatūra 0 °C. Žema temperatūra bakterijoms beveik nekenkia, tik tada jos nesidaugina. Kitos bakterijos vystosi aukštesnėje nei 100 °C temperatūroje ir jų sunaikinti neįmanoma net verdančiu vandeniu. Sporinės bakterijos lieka gyvos laikant pusę metų skystame ore (kai temperatūra -190 °C). Toks atsparumas būdingas ir kai kuriems pelėsiniams grybams. Yra žinomos bakterijos, kurios puikiai auga sieros rūgšties tirpaluose, kurių pH tesiekia 1. Daugeliui bakterijų nekenkia ir aukštesnis nei 1000 atmosferų slėgis, todėl jos gali gyventi vandenynuose 9 km gelmėje. Mikrobų aptinkama radioaktyvių versmių vandenyje, kur kiti organizmai neišvengiamai žūtų.
4. **Mikroorganizmai gamtoje labai paplitę.** Dėl labai mažo dydžio ir svorio bei atsparumo ekstremaloms sąlygoms mikroorganizmai gamtoje paplitę net ten kur kitų gyvų organizmų neaptinkama. Mikrobų gausiausia dirvožemyje ir gyvūnų virškinamajame trakte. Dirvoje mikrobų masė prilygsta ar dažnai ir viršija tame plote augančių augalų masei, t. y. apie 3-10 t 1 ha dirvožemio. Visuose vandens telkiniuose gausu mikrobų, ypač komunalinių nuotekų vandenyje ar dumblo paviršiuje. Labai daug bakterijų ir mikroskopinių grybų spo-

rų aptinkama didmiesčių ore. Mikrobus aptinkama karštame dykumų smėlyje ir šaltojoje Antarktidoje, vandenynų gelmėse ir aukštuosiuose atmosferos sluoksniuose. Mikroorganizmai yra gausiausia gyvų sutvėrimų grupė mūsų planetoje – jų skaičius yra apie 5×10^{30} gyvų ląstelių.

Mikroorganizmams priklauso visi **prokariotiniai** (gr. *pro* – prieš + gr. *karyon* – branduolys), kai kurie mažiausi **eukariotiniai** (gr. *eu* – tikras + gr. *karyon* – branduolys) organizmai ir visos n-ląstelinės būtybės. Prokariotiniai organizmai (**prokariotai**) – tai tokie organizmai, kurių ląstelėse nėra tikro branduolio ir organoidų. Jų genetinė informacija – DNR yra pasiskleidusi tiesiogiai ląstelės citoplazmoje. Prokariotams priklauso 2 dominijos: archėjų (*Archaea*), arba archebakterijų (*Archaeobacteria*) ir bakterijų (*Bacteria*).

Archėjos (archebakterijos, archeobakterijos) (gr. *archaikos* – senovinis, pirmykštis) vienaląsčiai bechlorofiliai organizmai, dažniausiai gyvena ekstremaliomis sąlygomis – be deguonies, daugiau nei 100 °C karštyje, didelės koncentracijos druskų ar rūgščių/šarmų terpėse. Jos aptinkamos ir pelkėse, nuotekose, dirvožemyje, atrajotojų, termitų, žmogaus virškinimo trakte. Nekenksmingos kitiems organizmams ir nesukelia ligų. Daugeliu ląstelės sandaros aspektų archėjos morfologiškai labai panašios į bakterijas, tačiau genų transkripcija ir transliacija panašesnė į eukariotų. Skirtingai nei bakterijos, archėjos gali gaminti metaną, nevykdo fotosintezės, ląstelės sienelėje nebūna peptidoglikano mureino ir jos turi ne vieną, o kelias RNR polimerazes. Archėjos yra nuo mikrometro dalių iki šimtų mikrometrų dydžio. Manoma, kad tai seniausia gyvybės forma Žemėje.

Bakterijos (gr. *bakterion* – lazdelė) – tai daugiausia vienaląsčiai, dažniausiai bechlorofiliai organizmai, labiau paplitę nei archėjos. Jos gyvena dirvožemyje, vandenyje, augaluose, gyvūnuose, ore. Bakterijų dydis dažniausiai būna nuo mikrometro dalių iki keliolikos mikrometrų. Kai kurios bakterijos vykdo fotosintezę, ląstelės sienelėje būna peptidoglikano mureino. Bakterijos dar smulčiau slarstomos į **tikrąsias bakterijas**, **aktinobakterijas** ir **melsvabakteres**. Aktinobakterijų (aktinomicetų, laibagrybių) (*Actinobacteria*) [lot. *actin* – spindulys + bakterijos] sandara kaip bakterijų, o išvaizda – kaip pelėsinų grybų. Melsvabakterės (*Cyanobacteria*) [gr. *kyanos* – tamsiai mėlynas + bakterijos] – vienaląstės, chlorofilų turinčios ir fotosintezę vykdančios bakterijos, kurios anksčiau buvo vadinamos melsvadumbliais. Jų biomasė būna melsvai žalios spalvos, todėl pavadintos melsvabakterėmis. Jos labai paplitusios vandenyje ir dirvožemyje, jų dydis svyruoja nuo mikrometro iki dešimčių mikrometrų.

Eukariotiniai organizmai (eukariotai) – tai tokie organizmai, kurių ląstelėse yra tikras branduolys ir įvairūs membranomis apgaubti organoidai. Eukariotų dominijai priklauso 5 karalystės: grybų (*Fungi*), pirmuonių (*Protozoa*), augalų (*Plantae*), gyvūnų (*Animalia*) ir chromistų (*Chromista*). Visų jų ląstelėse genetinės informacijos nešėja DNR yra chromosomose, o chromosomos – tikrajame branduolyje apgaubtame membrana. Mikroorganizmams priskiriami tik patys mažiausi eukariotai: mikroskopiniai grybai ir dumbliai, pirmuonys ir įvairūs chromistai.

Mikroskopiniai grybai [mikromicetai] (gr. *mikros* – mažas + gr. *mykes* – grybas) – vienaląsčiai ir daugialąsčiai bechlorofiliai organizmai, labai paplitę dirvožemyje, vandenyje, augaluose, gyvūnuose, ore. Jie yra nuo dešimčių iki šimtų mikrometrų dydžio. Praktiniais tikslais jie skirstomi į 2 morfologines grupes: pelėsius (pelėsius) ir mielinus (mieliagrybius, mieles) grybus. Grame dirvožemio gali būti iki 1 mln. mikroskopinių grybų pradų, o jų biomasė sudaro iki 1500 kg ha⁻¹ derlingo dirvožemio.

Pirmuonys (*Protozoa*) [gr., lot. *pro* – priešdėlis, reiškiantis daikto arba reiškinio ankstesnę formą (pirmtaką) + gr. *zoa* – gyvūnai] – vienaląsčiai organizmai. Jiems priklauso amebos, euglenos ir kiti žiuželiniai vienaląsčiai organizmai, taip pat į grybus panašūs organizmai. Gyvena vandenyje,

nuotekose, dirvožemyje, gyvūnuose. Jų dydis yra nuo mikrometro iki dešimčių mikrometrų. Pirmuo-
nys dažnai neturi ląstelių sienelės, o ją atstoja labai plonas, tankus išorinis dangalas – pelikulė (lot.
pellicula – kailiukas, odelė).

Žaliadumbliai (*Chlorophyceae*) [gr. *chlros* – žalias + gr. *phyton* – augalas] – vienaląsčiai ir dau-
gialąsčiai chlorofilų turintys augalų karalystės atstovai. Be chlorofilo, turi ir kitų pigmentų -ksantofilo
ir hematochromo. Paplitę atviruose vandens telkiniuose ir dirvožemyje. Jų dydis yra nuo dešimčių iki
šimtų mikrometrų. Žaliadumblių biomasė – keliasdešimt kilogramų hektare dirvožemio.

Gelsvadumbliai (*Xanthophyceae*) [gr. *xanthos* geltonas + gr. *phyton* – augalas] vienaląsčiai ir
daugialąsčiai chlorofilų turintys chromistai. Kai kurie turi po kelis skirtingų ilgių žiuželius. Gyvena
vandenyje, dirvožemyje. Jų dydis yra nuo dešimčių iki šimtų mikrometrų.

Titnagdumbliai (*Bacillariophyta, Diatomeae*) [gr. *diatome* – perskėlimas pusiau] – vienaląs-
čiai chlorofilų turintys chromistai. Jų ląstelių išorinis sluoksnyje gausu silicio dioksido ir sudaro titna-
ginį šarvelį. Šarvelis iš 2 puselių, samdariai dengiančių viena kitą Gyvena vandenyje, dirvožemyje. Jų
dydis būna nuo dešimčių iki šimtų mikrometrų.

Auksadumbliai (*Chrysophyta*) [gr. *chrȳsós* – auksas + gr. *phyton* – augalas]. Rudai auksinės
spalvos chlorofilų turintys chromistai. Turi 1 – 3 žiuželius, kartais – pseudopodijas. Labiau paplitę
švariose, gėluose vandenyse ir aukštapelkėse, reti dirvožemyje.

Oomikotai (*Oomycota*) [gr. *oon* – kiaušinis gr. *mykes* – grybas] – dažniausiai vienaląsčiai
bechlorofilai į grybus panašūs chromistai. Jie gyvena vandenyje ar sausumoje, būna saprotrofai ir
parazitai, vystosi ant augalų, dumblių ir gyvūnų. Kai kurie oomikotai sukelia gyvūnų ir augalų ligas.

Neląstelinės būtybės (neląsteliniai padarai) – virusai ir prionai neturi ląstelinės sandaros
nevykdo jokio metabolizmo (nesimaitina, nekvėpuoja) ir tik kai kuriais požymiais primena gyvus
suvėrimus. Jie geba priversti kitų organizmų ląsteles, kad juos padaugintų, naudoja ląstelių energi-
jos ir medžiagų išteklius. Paplitę ten, kur yra gyvų ląstelių. Šos būtybės nėra mikroorganizmai, tačiau
tradiciskai tyrinėjami mikrobiologų ir laikomi mikrobiologijos objektais.

Virusai (lot. *virus* – nuodas) neląstelinės sandaros infekciniai patogenai, negalintys vykdy-
ti jokios gyvybinės veiklos už šeiminingo ląstelės ribų. Jie sudaryti tik iš nukleorūgšties (RNR arba
DNR), apsuptos apsauginio baltyminio apvalkalėlio – kapsidės. Virusai sukelia augalų, gyvūnų, grybų
ir mikroorganizmų ligas. Jie yra nuo dešimčių iki šimtų nanometrų dydžio.

Prionai (santrumpa iš angl. **p**roteinaceous infectious particle, + priesaga **-on** – ant) – balti-
miniai infekciniai veiksniai, kurie sukelia neurologines ligas. Jie yra nanometrų dydžio. Prionai su-
kelia transmisines spongiformines encefalopatijas (TSE), populiariai vadinamas kempinligėmis ar
prionligėmis. Joms priklauso kuru (aprašyta kanibalų kuru gentyje Papua Naujojoje Gvinėjoje), Creu-
tzfeldto-Jakobso liga (CJD), lėtinė išsekinanti liga, fatalinė šeiminė nemiga, Gerstmanno-Sträussle-
rio-Scheinkerio sindromas (GSS) ir galvijų spongiforminė (kempiškoji) encefalopatija („pasiutusią“
karvių liga). Kempinligėmis ligos vadinamos todėl, kad pažeistos gyvūnų ar žmogaus smegenys įgyja
kempinės pavidalą (spongiforminės). Visos kempinligės yra mirtinos ir nepagydomos.

Nors mikrobiologijoje tiriami įvairūs mikroorganizmai ir į juos panašūs objektai, bet daugiau-
sia dėmesio skiriama bakterijoms ir mikroskopiniams grybams. Mikrobiologijos mokslas atsirado žy-
miai vėliau už kitas biologines disciplinas – botaniką ir zoologiją, tačiau dabar užima vieną svarbiau-
sių pozicijų. Spartų šio mokslo vystymąsi lėmė fizikos ir chemijos mokslų raida. Jų dėka buvo detaliai
ištirta mikroorganizmų ląstelių morfologija ir sudėtingi cheminiai medžiagų apykaitos procesai. Mi-
krobiologija savo ruožtu pasitarnavo genetikos, biochemijos, molekulinės biologijos ir biotechnologi-
jos mokslams. Šių sričių mokslininkams bendradarbiaujat sprendžiami šiuolaikinės mikrobiologijos
uždaviniai: dar geriau pažinti mikroorganizmų reikšmę gamtoje vykstantiems procesams, medžiagų

apykaltai; tobulinti mikrobiologinius tyrimo metodus; ieškoti ir kurti naujas mikroorganizmų padermes turinčias naudingųjų savybių, svarbių pramonei, medicinai ir žemės ūkiui; plačiau pritaikyti mikroorganizmus aplinkos taršos mažinimui, maisto ir biotechnologinių produktų gamybai; tobulinti kovos priemones su žmogaus, gyvūnų ir augalų ligas sukeliančiais mikroorganizmais.

1. 2. Mikrobiologijos raidos istorija pasaulyje ir Lietuvoje

Plika akimi nematomų organizmų – mikroorganizmų veikla žmonijai buvo pažįstama nuo seniausių laikų. Nuo pat žmogaus, kaip mąstančios būtybės (lot. *Homo sapiens*) atsiradimo – maždaug prieš 250 tūkstančius metų, žmoniją persekiojo įvairios užkrečiamosios infekcinės ligos. Pradėjus kaupti maisto atsargas atsirado jo gedimo t. y. pelijimo ar puvimo procesų sukeltos problemos. Jau senovėje, keli tūkstančiai metų pr. m. e., žmonės mokėjo gaminti vyną, alų, rauginti pieną, daryti sūrius. Nežinodami rūgimo reiškinį priežasties, juos priskirdavo antgamtinėms jėgoms, gerųjų arba piktyųjų dvasių darbams. Iki pat 19-to amžiaus vidurio nebuvo žinoma, kas sukelia tokias baisias ligas kaip marą, cholera, pasiutligę. Tačiau apie mikroorganizmų egzistavimą buvo spėjama daugelį amžių anksčiau, nei jie pirmą kartą pastebėti. Akimis nematoma mikrobiologinė gyvybė buvo aptariama jau XI a. pr. m. e., senovės Indijos religijoje – Džainizme, kuri paremta indų dvasininko Mahavyros (**Mahavira**) mokymais. Jis tvirtino, kad nematomi, labai maži organizmai gyvena žemėje, vandenyje, ore ir net ugnyje. Romėnas Markas Terencijus Varonas (**Marcus Terentius Varro**, 116–27 m. pr. m. e.) taip pat minėjo mikrobus perspėdamas nestatyti sodybų šalia pelkių „nes jose dauginasi tam tikri maži gyviai, kurie nematomi akimis, kurie plūduriuoja ore ir patenka į kūną per burną bei nosį ir tuomet sukelia rimtas ligas“. Jėzuitų kunigas vardu Atanazijus Kircheris (**Athanasius Kircher**, 1602 – 1680) buvo pirmasis stebėjęs mikroorganizmus. Kircheris buvo vienas pirmųjų dirbusių su šviesos projekcija, todėl manoma, kad jis buvo gerai susipažinęs su lęšių savybėmis. 1664 metais jis parašė publikaciją „Apie nuostabias gamtos struktūras tiriamas mikroskopu“, kuriame teigė: „kas galėtų patikėti, kad acte ir piene knibžda daugybė nesuskaičiuojamų kirminėlių“. 1658 m. jis publikavo savo veikalą *Scrutinium Pestis* („Maro tyrimas“), kuriame teisingai nuspėjo, kad liga yra sukeliamą mikrobu, nors tai, ką jis stebėjo, greičiausiai buvo raudonieji ir baltieji kraujo kūneliai, o ne pats maro sukėlėjas.

Mikrobiologijos, kaip mokslo, pradžia galima laikyti 1665 metus, kai anglų mokslininkas Robertas Hukas (**Robert Hooke**, 1635-1703) paskelbė savo mikroskopinių tyrimų darbus ir iliustracijas knygoje „Micrographia“ (1.3 pav.). Jis pirmasis pamatė ir įrodė, jog gyvi organizmai yra sudaryti iš „nedidelių dėžučių“ (little boxes), arba kaip jis jas pavadino – cells (ląstelės). Tokį pavadinimą su-



1.3 pav. R. Hooke naudotas mikroskopas (A) ir pavaizduotos augalo kamštinio audinio ląstelės (B) ir pelėsio kolonijos vaizdas (C) (pagal http://www.sciencemuseum.org.uk/online_science/explore_our_collections/objects/index/smxg8430- ir <https://ebooks.adelaide.edu.au/h/hooke/robert/micrographia/complete.html>)

galvojo, nes augalų ląstelės jam pasirodė panašios į vienuolyno celes. Huko atradimai davė pradžią ląstelės teorijai, kuri teigia, jog visi organizmai yra sudaryti iš ląstelių. Jis mikroskopu tyrė ir vieną iš svarbiausių mikroorganizmų grupių – pelėsinius grybus. Tačiau Huko mikroskopo skiriamoji geba nebuvo pakankama, kad galėtų įžiūrėti bakterijas (augalų ląstelės yra didesnės, nei daugelio mikroorganizmų).

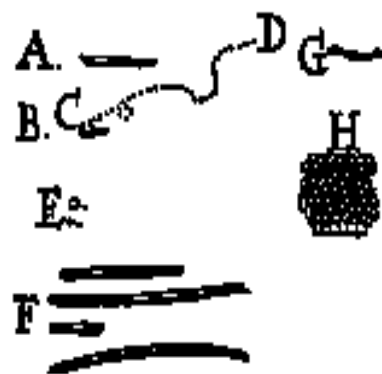
Pirmasis mikroorganizmus aprašė ir pavaizdavo paveikslėliuose olandas Antonijus Levenhukas (**Antonie van Leeuwenhoek**, 1632-1723). Jis laikomas aprašomosios mikrobiologijos pradininku. Levenhukas neturėjo specialaus išsilavinimo ir buvo verslininkas prekiavęs gelumbe ir kailiais. Jis gaminių kokybę nustatydavo apžiūrėdamas juos pro savadarbius lęšius. Laisvalaikio Levenhukas mėgo pats šlifuoti linzes ir išmoko jas gerai gaminti bei konstravo mikroskopus. Iki šių dienų išlikęs jo gamybos mikroskopas, saugomas Utrechto universitete, kuris didina 266 kartų (1.4 pav.), tačiau manoma, kad jis galėjo būti sukonstravęs ir geresnių. Juo Levenhukas galėjo stebėti ir ne tik stambesnius mikroorganizmus, bet ir bakterijas. Pro savo savadarbius mikroskopus Levenhukas stebėjo nešvarų vandenį, savo ir kitų žmonių dantų apnašas, seiles, kraują ir kt.



A



B



C

1.4 pav. A. Levenhukas (A), jo sukurtas mikroskopas (B) ir pavaizduotos matytos skirtingų formų bakterijos (C). (iš <http://www.visioneng.com/resources/history-of-the-microscope>)

Nuo 1673 m. savo stebėjimo rezultatus, aprašytus laiškuose, jis pradėjo siųsti Londono karališkajai draugijai. Vėliau Levenhukas buvo išrinktas šios draugijos nariu. **1676 m.** Levenhukas rašė: „Balandžio 24 d. stebėjau pro mikroskopą vandenį ir pamačiau jame daugybę mažų gyvų būtybių“. Pamatytus organizmus jis pavadino *animalcules* (iš lotynų kalbos „mažas gyvūnas“) Šie metai dažniausiai ir laikomi mikroorganizmų atradimo metais. Kitame laiške jis vaizdžiai aprašė dantų apnašose (nors juos valęs) matomą gausybę judrių gyvūnėlių; jų burnoje esą daugiau negu Olandijos karalystėje gyventojų. Savo stebėjimus A. Levenhukas apibendrino 1696 m. knygoje „A. Levenhuko atskleistos gamtos paslaptys“. Nors šie atradimai buvo reikšmingi, tačiau daugelis gamtos tyrėjų dar ilgą laiką nagrinėjo tik mikroorganizmų formas (morfologiją). Po Levenhuko mirties, mikrobiologijos mokslo plėtra beveik sustojo: retas žmogus turėjo mikroskopą ir apskritai nebuvo didelio susidomėjimo mikroorganizmais. Tuo metu mokslininkai diskutavo klausimu, kaip atsiranda gyvybė. Labai išpopuliarėjo savaiminio vystymosi (*spontaneous generation*) teorija. Ji teigė, jog mikroorganizmai atsiranda iš negyvos materijos, pavyzdžiui, jautienos sultinio.

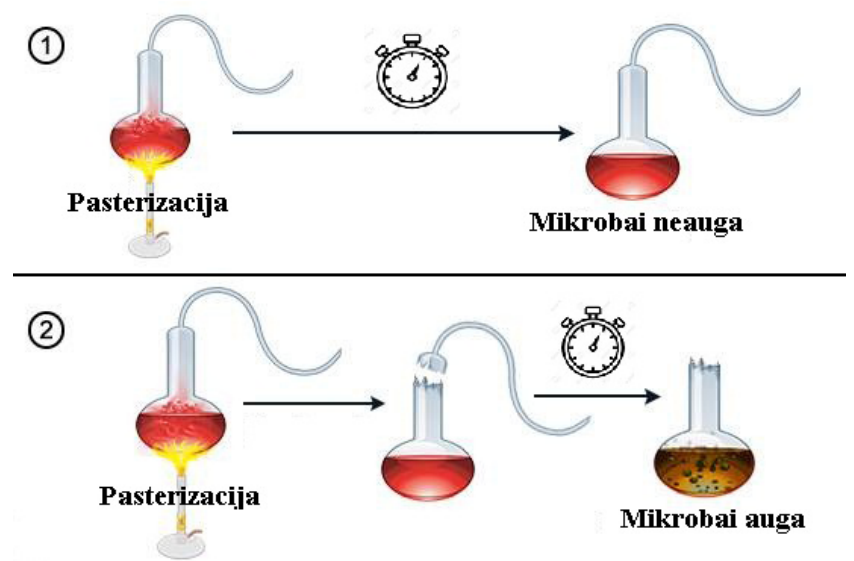
Karlas Linėjus (**Carolus Linnaeus**, 1707-1778) susistemino augalų ir gyvūnų pasaulį, pirmasis pavartojo binarinę nomenklatūrą, o visus mikroskopinius gyvius priskyrė grupei, kurią pavadino

„infuzorių chaosu“. Infuzorijomis jis laikė įvairius mikroorganizmus, kurie vystosi antpile (lot. *infusum*). 1786 m. danų mokslininkas O. Miuleris (**Otto Friedrich Müller**, 1730 – 1784) aprašė daugiau kaip 200 skirtingų mikroorganizmų. Jis pavadino bakterijas *Vibrio*, *Proteus* genčių pavadinimais kurie ir dabar naudojami mikroorganizmų sistematikoje. Panašiu laikotarpiu keli mokslininkai nepriklausomai nustatė, kad alkoholinį rūgimą sukelia mielės, o actarūgštį – bakterijos. Prancūzų botanikas S. de Laturas (**Ch. de Latour**, 1776 – 1859) pro mikroskopą ištyrinėjo nuosėdas, susidarančias vykstant alkoholiniam rūgimui. Jis nustatė, kad tai gyvi organizmai, kurių veikla ir lemia šį rūgimą. Vokiečių vaistininkas, botanikas ir fiziologas F. Kiutcingas (**Friedrich Traugott Kützing**, 1807-1893), pastebėjo, kad acto susidarymo iš alkoholio metu, terpės paviršiuje susiformuoja plėvelė. Jis nustatė, kad tai mikroskopiniai gyvi organizmai, kurie ir lemia acto atsiradimą. Analogiškas išvadas paskelbė kitas vokiečių gydytojas ir fiziologas T. Švanas (**Theodor Schwann**, 1810-1882). 1835 m. vokiečių zoologas C. H. Erenbergas (**Christian Gottfried Ehrenberg**, 1795-1876) publikavo knygą-atlasą „Infuzorijos kaip tobuli organizmai“, kurioje bandė susisteminti infuzorijas – daugelį jų detalčiai apibūdino ir pavadino pagal binarinę nomenklatūrą. Jis mikroskopu ištyrė pelėsio *Mucor* sporas, stebėjo jų dygimą ir grybienos susidarymą. Daug mikrobiologinių tyrimų atlikęs šveicarų botanikas K. Negelis (**Carl Wilhelm von Nägeli** 1817-1891) teigė, kad bakterijų rūšys nepastovios, o veikiant aplinkos sąlygoms, jos kinta. Kiek vėliau, vienas iš moderniosios mikrobiologijos pradininkų vokiečių biologas F. Konas (**Ferdinand Julius Cohn**, 1828-1898) įrodė, kad bakterijoms, kaip ir kitiems organizmams, vistiek būdingos pastovios rūšys. Jis patikslino, kad daugeliui bakterijų būdingas polimorfizmas, bet tik rūšies ribose. Vystantis mokslui, paaiškėjo, kad F. Kono pažiūros buvo teisingos. Nuo Levenhuko padaryto mikroorganizmų atradimo iki pat XIX a. vidurio buvo sukaupta daug žinių apie įvairias mikrobų grupes ir jų morfologiją. Tačiau mikroorganizmų fiziologija ir medžiagų apykaita liko menkai tyrinėta, todėl nebuvo suvokiama mikroorganizmų reikšmė gamtai ir žmogui. Dėl šių priežasčių pirmasis mikroorganizmų tyrimo raidos laikotarpis vadinamas *morfologiniu*.

Šiuolaikinės mikrobiologijos pradininku laikomas prancūzų mokslininkas, mikrobiologas ir chemikas L. Pasteras (**Louis Pasteur**, 1822 – 1895). Jis pirmasis eksperimentais įrodė, kad mikroorganizmai vykdo įvairius biocheminius procesus, pradėjo naują mikroorganizmų fiziologijos, medicinos mikrobiologijos tyrimo laikotarpį. Pasteras nustatė, kad pienarūgštį rūgimą sukelia mikroorganizmai



A



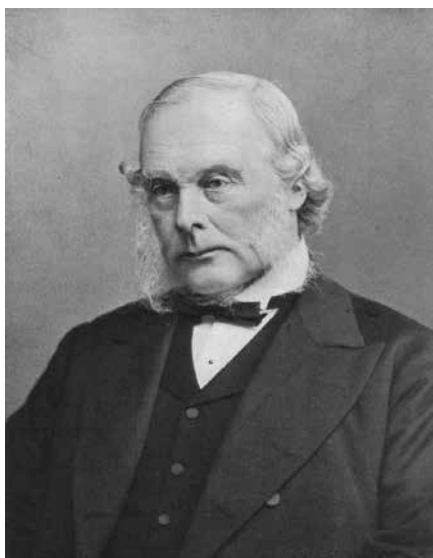
B

1.5 pav. L. Pasteras (A) ir jo eksperimentas paneigiantis savaiminio gyvybės atsiradimo galimybę (B), (iš <https://www.lokudenashi-blues.info/blog/swan-neck-flask-experiment>)

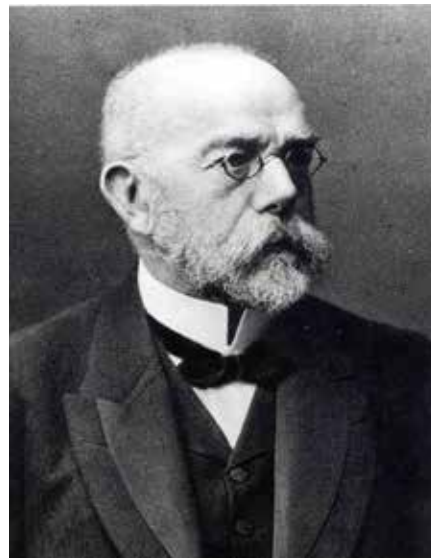
ir juos įvardino. 1856 m. jis išsiaiškino, kad, susidarant iš cukraus pieno rūgščiai, terpėje prisiveisia daugybė rutuliškų mikroorganizmų, kuriuos jis pavadino „pienarūgštėmis mielėmis“. Vėliau, pasibaigus pienarūgščiam rūgimui, prasideda kitas procesas, kurio metu pieno rūgštis virsta sviesto rūgštimi. Tuomet terpėje augo kitokie mikroorganizmai. Tai buvo judrūs, lazdelės formos mikrobai, kurie nesidaugino esant deguonies. Šiais tyrimais buvo paneigta, kad rūgimai – tai tik savaiminiai cheminiai procesai ir išaiškinta, kad gyvybė gali egzistuoti ir anaerobinėmis sąlygomis. Tyrinėdamas vyno ir alaus „ligas“, kurios pridarydavo daug nuostolių šių gėrimų gamintojams ir pardavėjams, Pasteras įrodė, kad jas sukelia besiveisiantys nepageidaujami mikroorganizmai. Kad vynas ir alus „nesusirgtų“, jis pasiūlė metodą – išpilstyti gėrimus į butelius ir pakaitinti 60-70° C temperatūroje. Toks mikrobų naikavimo būdas mokslininko garbei pavadintas **pasterizacija**. 1862 m. Pasteras gavo Prancūzijos Mokslų Akademijos premiją už savaiminio gyvybės atsiradimo teorijos paneigimą. Jis eksperimentiškai įrodė (1.5 pav.), kad paprasta akimi nematomi mikroorganizmai kaip gyvybės pradai yra labai paplitę, tačiau savaime, net ir palankiausiomis sąlygomis, neatsiranda. Pasteras kolbos kakliuką sulenkė ir paliko atvirą, kad galėtų laisvai patekti oras, įpylė į kolbą sultinio ir jį pavirino (pasterizavo). Kolbą su sultiniu atvėsinus ir laikant kambario temperatūroje, jokie mikroorganizmai joje neaugo – sultinys liko skaidrus, nekeitė kvapo ir neputojo. 1864 m. Prancūzijos vyriausybė kreipėsi į Pastarą, kad padėtų šilkverpių augintojams išvengti šilkverpių ligų. Jis nustatė, kad šilkverpių vikšrai suserga mikroskopinių pirmuonių *Microsporidia* sukeliama liga ir patarė sergančius vikšrus atskirti nuo sveikųjų taip išvengiant ligos plitimo. Pasteras tyrė juodligės, pasiutligės ligų sukėlėjus ir sukūrė vakcinas nuo jų. Šie atradimai buvo pripažinti visame pasaulyje ir įvairiose šalyse vakcinomis skiepijami žmonės, o Paryžiuje 1888 m. įkurtas Pastero institutas.

Anglų chirurgas Dž. Listeris (**Joseph Lister**, 1827-1912) (1.6 A pav.) Pastero atradimus sėkmingai pritaikė ir patobulino chirurgijoje. Jis nustatė, jog daug operuotų žmonių miršta todėl, kad į žaizdas patenka bakterijos (infekcija). Listeris ėmė naudoti profilaktikos priemones – chirurginių instrumentų ir patalpų dezinfekciją karbolio rūgštimi, t. y. pasiūlė **antiseptiką**.

Vokiečių fizikas ir mikrobiologas Robertas Kochas (**Robert Koch**, 1843-1910) (1.6 B pav.) laikomas bakteriologijos mokslo pradininku. Jis patobulino mikrobų auginimo ir tam tikros jų rūšies išskyrimo metodiką. Kochas pasiūlė į mikrobų auginimui skirtą tirpalą pridėti želatinos ir buvo pradėtos naudoti standžios terpės, kurių paviršiuje atskirai gali formuotis bakterijų kolonijos. Taip pat Kochas pasiūlė bakterijų dažymo anilininiais dažais metodiką, terpių sterilizaciją karštais vandens



A



B

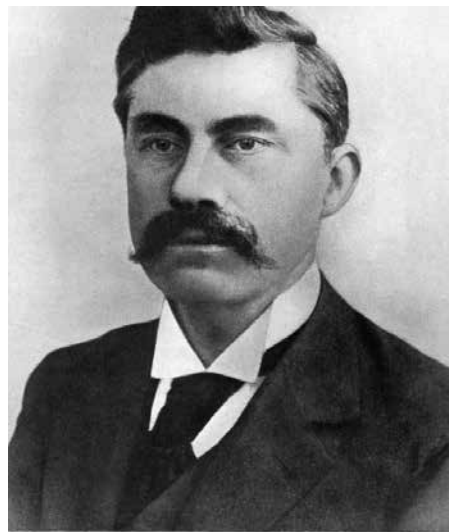
1.6 pav. Dž. Listeris (A) ir R. Kochas (B) (iš <https://lt.wikipedia.org/wiki>)

garais. Jis atrado ir ištyrė juodligės, choleros ir tuberkuliozės (džiovos) sukėlėjus bei aprašė kriterijus, žinomus kaip Kocho postulatai, kurie nurodo ryšį tarp sukėlėjo ir ligos. Už tuberkuliozės tyrimus R. Kochui 1905 m. įteikta Nobelio premija fiziologijos ir medicinos srityje. Robertas Kochas buvo ir Vilniaus medicinos draugijos (VMD) garbės narys nuo 1895 m.

Remiantis Luji Pastero atradimais ir Roberto Kocho darbais, medicininės mikrobiologijos srityje šis mokslas ėmė sparčiai vystytis. Atlikti tyrimai leido tiesiogiai susieti konkrečius mikroorganizmus su konkrečiomis ligomis. XIX a. pabaigoje jau buvo nustatytos daugelio užkrečiamųjų ligų priežastys. Tačiau nepaisant visų pastangų, kai kurių ligų, kurios pagal visus požymius buvo infekcinės, sukėlėjų aptikti nepavykdavo. Rusų botanikas Dmitrijus Ivanovskis (**Дмитрий Иванович**, 1864 – 1920) (1.7 A pav.), tyrinėjęs tabako mozaikos ligą, įtarė, kad egzistuoja ypač maži sutvėrimai, kurių neįmanoma matyti paprastu optiniu mikroskopu. 1892 m. laikomi virusologijos mokslo pradžia, kai Ivanovskis pateikė pirmąjį konkretų įrodymą, kad tai ne bakterinė infekcija, įrodęs, kad užkratas perduodamas per sergančio augalo sultis net perfltravus jas per geriausius bakterinius filtrus. Tai, kad ligos sukėlėjai nėra tik paprasti junginiai, rodė jų sugebėjimas gausėti, užkrėtus sveikus tabako lapus, o tai tolygu jų dauginimuisi. Kitas tyrinėtojas, olandas Martinas Bejerinkas (**Martinus Willem Beijerinck**, 1851 – 1931) (1.7 B pav.) savo atliktų bandymų rezultatais 1898 m. pagrindė iki tol žinomų bakterijų ir tabako mozaikos ligos sukėlėjų skirtumus. Jis spėjo, kad tokias ligas sukelia specifiniai fermentai ir visus neišaiškinamus sukėlėjus pavadino **virusais** (lot.*virus* – nuodas). Kiek vėliau pavyko įrodyti, kad pasterieji nesugeba daugintis dirbtinėse mitybinėse terpėse ir yra absoliutūs (obligatiniai) ląstelių parazitai.



A



B

1.7 pav. D. Ivanovskis (A) ir M. Bejerinkas (B) (iš <https://wikipedia.org/wiki/>)

Kanados mikrobiologas F. Ėrelis (**Félix d'Hérelle**, 1873 – 1949) terpėse užaugintų bakterijų kolonijose aptiko virusus „ląstelių tirpintojus“ ir pavadino juos **bakteriofagais** (gr. *bakterion* – lazdelė; *phagos* – valgyti). Bejerinkas ir rusų mikrobiologas S. Vinogradskis (**Сергей Виноградский**, 1856-1953) laikomi žemės ūkio mikrobiologijos pradininkais. Bejerinkas Delfte įsteigė mikrobiologijos laboratoriją, kurioje buvo atliekami simbiozinių, dirvos ir vandens mikroorganizmų tyrimai. Jis pirmasis išskyrė ir aprašė azotą fiksuojančias *Azotobacter chroococcum* bakterijas, pupinių augalų gumbelines *Rhizobium leguminosarum*. Vinogradskis laikomas ir ekologinės mikrobiologijos pradininku. Jis pasiūlė sudaryti specifines selektyvias sąlygas, t. y. tinkamas tik šiai vienai grupei vystytis,

kad laboratorinėmis sąlygomis išskirti tam tikrą bakterijų grupę. Tai dabar plačiai taikomas selektyvių kultūrų gavimo principas. Atrado chemoautotrofinius mikroorganizmus ir chemosintezę. Pagal savo sukurtą metodiką Vinogradskis išskyrė nitrifikuojančias *Nitrosomonas*, *Nitrobacter* bakterijas ir azotą fiksuojančias anaerobines bakterijas, kurias L. Pastero garbei pavadino *Clostridium pasteurianum*.

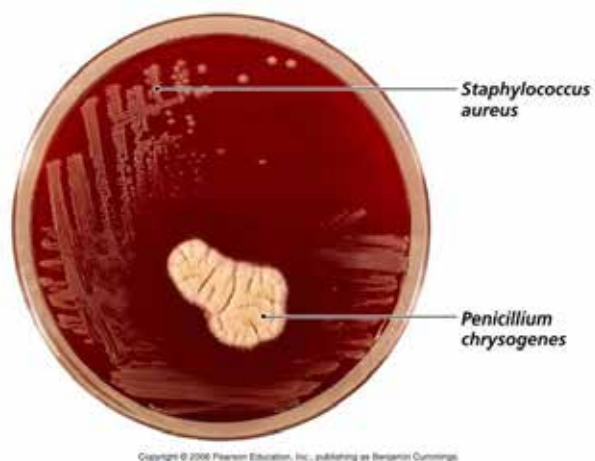
Vystant mikrobiologiją ir imunologiją, daug nusipelnė ir kitas rusų biologas – I. Mečnikovas (**Илья Мечников**, 1845-1916). Jis sukūrė fagocitinę imuniteto teoriją, aiškinančią, kad žmogaus organizmą nuo patogeninių mikrobus apsaugo specialios ląstelės. Mikrobus ryjančias ląsteles I. Mečnikovas pavadino fagocitais (gr. *phagos* – ėdikas, *kytos* – ląstelė) Už šiuos darbus jis gavo Nobelio premiją. I. Mečnikovas domėjosi organizmo senėjimo problema. Jis manė, kad žmogaus storosiose žarnose gyvenančios puvinio bakterijos nuodija organizmą savo medžiagų apykaitos produktais. Kovai su senėjimu jis siūlė naudoti antagonistines puvinio bakterijas – pieno rūgšties bakterijas, t. y. vartoti daug raugintų pieno ir daržovių produktų.

XX a pradžioje buvo išaiškinta įvairių mikroorganizmų įtaka dirvožemyje vykstantiems procesams, dirvos derlingumui ir sukurta humuso susidarymo teorija. Amerikietis mikrobiologas ir biochemikas S. Vaksmanas (**Selman Abraham Waksman**, 1888 – 1973) ją pateikė savo knygoje „Humusas: kilmė, cheminė sudėtis ir reikšmė gamtoje“ (1936) ir „Dirvožemio mikrobiologijos parindai“ (1938).

Nustačius, kad mikroorganizmų kiekį galima reguliuoti naudojant įvairius fizikinius ir cheminius veiksnius, imta intensyviai ieškoti tokių cheminių junginių, kurie naikintų mikrobus, bet nekenktų žmogaus ar gyvūnų ląstelėms. Dar 1907 metais vokiečių mokslininkas P. Ėrlichas (**Paul Ehrlich**, 1854 – 1915) dirbęs imunologijos ir antimikrobinės terapijos srityse, paskelbė duomenis apie preparatą salvarsaną (lot. *salvus* – sveikas + arsenas – organinis junginys, turintis arseno). Šis atradimas davė pradžią praktinės medicinos sričiai – chemoterapijai, o pats Ėrlichas už nuopelnus 1908 m gavo Nobelio premiją. Tačiau reikšmingiausiu pasiekimu medicininės mikrobiologijos srityje, laikomas antibiotiko penicilino atradimas. 1928 metais britų biologas ir farmakologas A. Flemingas (**Alexander Fleming**, 1881 – 1955) vienoje lėkštelių su auksinio stafilokoko bakterijomis pastebėjo ir atsitiktinai užaugusį pelėsį (1.8 pav).



A



B

1.8 pav. A. Flemingas (A) ir jo eksperimentas su pelėsio išskiriamo antibiotiko penicilino baktericidiniu poveikiu auksiniam stafilokokui (B) (iš <http://8diena.lt/2019/09/30/rugsejo-30-d-istorijoje-penicilino-gimtadienis/>)

Mokslininką sudomino, kad šis pelėsis buvo sunaikinęs šalia augusias bakterijas. Flemingas teisingai spėjo, jog pelėsis gamina kažkokią medžiagą, kuri nuodinga stafilokokams. Netrukus jis su-

gebėjo įrodyti, jog ta pati medžiaga neleidžia daugintis ir daugeliui kitų ligas sukeliančių bakterijų. Toji medžiaga – kurią jis pavadino pagal ją gaminančią *Penicillium* pelėsių pavadinimą penicilinu – buvo nenuodinga nei žmonėms, nei gyvūnams. 1929 m. jis aprašė savo atrastą peniciliną moksliniame žurnale. 1938 m. Oksfordo universiteto grupė, vadovaujama australo farmakologo H. Floris (**Howard Florey**) ir biochemiko E. Čeino (**E. Chain**) sukūrė technologiją pramoninei penicilino gamybai. Už nuopelnus medicinai A. Flemingas, H. Floris ir E. Čeinas 1945 m. apdovanoti Nobelio premija.

Mikrobiologijos mokslo raidai labai reikšmingi buvo mikroorganizmų genetikos tyrimai. Ilgą laiką buvo manoma, kad mikrobus besidauginančių nelytiniu būdu paveldimumo ir kintamumo dėsninčiai turi mažai ką bendro su gyvūnų ir augalų genetinėmis dėsninčiomis. Ketvirtajame XX a. dešimtmetyje pradėta intensyviai tirti bakterijų genetiką ir nuo tada iki dabar besitęsiantį laikotarpį jau galima vadinti moderniąja mikrobiologija. Modernioji mikrobiologija didžiąja dalimi paremta genų inžinerija (mikrobų genai perkeliama į kitus organizmus, juos priverčiant gaminti reikiamus junginius. Šiuo metu mikrobiologija plėtojama dviem svarbiausiomis kryptimis: mikroorganizmų panaudojimas kaip modelių biologinių tyrimų vykdymui ir problemų sprendimui (genetikos, biochemijos) ir taikomojo pobūdžio sprendimų paieškai (bioenergetikoje, aplinkos taršos mažinimui, medicinos, žemės ūkio, maisto pramonėje ir kt.).

Mikrobiologijos mokslas Lietuvoje pradėtas vystyti XVIII a. antrojoje pusėje, kai Vilniaus ligoninėje buvo pradėti laboratoriniai mikrobų tyrimai. 1768 m. Lietuvoje žmonėms pradėti skiepyti karvių raupų vakcina, kad nesusirgtų tikraisiais raupais. 1781 m. Vilniaus universitete, įsteigus Gamtos mokslų ir medicinos fakultetą, 1785-1786 m. pradėtos skaityti paskaitos apie apsisaugojimą nuo raupų. 1808 m. Vilniuje įkurta Vakcinacijos institutas, kuriame pradėta gaminti raupų vakcina, o 1887 m. įsteigta Chemijos ir bakteriologijos laboratorija, veikusi iki 1924 m.

Lietuvoje teorinius mikrobiologijos klausimus imta nagrinėti 1781 m. Vilniaus universitete pradėjus dėstyti mediciną. 1808–1832 m. Vilniuje jau veikė Vakcinacijos institutas. Pirmieji duomenys apie medicininius mikrobiologijos mokslo tyrimus Lietuvoje pasirodė 1875 m. B. Ivaškevičius pranešime Vilniaus medicinos draugijai apie dėmėtąsios šiltinės protrūkį teigė, kad ši liga galinti būti mikroorganizmų kilmės. 1887 m. Vilniuje buvo įsteigta cheminė bakteriologinė laboratorija buvo trečioji pasaulyje tuo metu veikusi tokio pobūdžio įstaiga. Dar po 10-ties metų, 1897 m. Vilniuje įsteigta ir iki 1915 m. veikė Pastero stotis, kurioje buvo skiepijami pacientai ir atliekami moksliniai tyrimai. Joje buvo gaminami skiepai nuo pasiutligės.

1910 m. duomenis apie pirmuosius tyrimus žemės ūkio mikrobiologijoje susijusius su nitragino panaudojimu paskelbė S. Vilpiševskis. Augalų bakterinių ligų tyrimai pradėti 1912 m. Baisogalos bandymų stotyje, kur buvo tiriama kopūstų bakteriozė.

1916 m. Kaune įsteigtas Valstybinis higienos institutas. Medicinos mikrobiologija intensyviau ėmė plėtotis po Pirmojo pasaulinio karo įsteigus Kauno universitetą ir atkūrus Vilniaus universitetą.

1920 metai laikomi veterinarinės mikrobiologijos pradžia Lietuvoje, kai Kaune buvo įkurta stotis kovai su gyvūnų maru. 1924 m. Dotnuvoje įsteigus Žemės ūkio akademiją, o 1927 m. – Augalų apsaugos stotį, buvo pradėti žemės ūkio mikrobiologijos ir fitopatologijos tyrimai. Nuo 1940 m. pradėti tirti dirvožemio, mėšlo, silosuojamų pašarų mikroorganizmai, jų paplitimas ir reikšmė. 1952 m. Trakų Vokėje įkūrus Žemdirbystės ir dirvožemio institutą pradėti ilgalaikiai bakterinių ir grybinių augalų ligų tyrimai. 1959 m. Vilniuje įkurta Lietuvos mikrobiologų draugija (LMD), kuri 2017 m. buvo priimta į Europos mikrobiologų draugijų federaciją (Federation of European Microbiological Societies (FEMS)). 6–8 dešimtmečiais vykdyti tyrimai: dirvožemio mikroorganizmų reikšmė žemės ūkio augalų derliui (E. Lapinskas, P. Pranaitis, J. Tarvidas); jų naudojimas kovai su žemės ūkio augalų kenkėjais (P. Zajačkauskas); mikroorganizmai, kaip fermentų producentai, jų fiziologija ir biochemija, fermentų

preparatų gamyba ir naudojimas (T. Čiurlys, A. Lugauskienė, E. Matulaitytė, A. Ragavičius); pieno produktų mikrobiologija (Z. Beržiūnas, I. Sukackienė); vandens užteršimas žalingais mikroorganizmais ir natūralus apsivalymas, šiluminių elektrinių išmetamo vandens naudojimas (A. Baranauskienė, G. Jankavičiūtė, K. Jankevičius); bendrieji mikroorganizmų sukulto epideminio proceso dėsniai, infekcinės alergijos, imunogenezės problemos (A. Lauciūtė, N. Leonienė, A. Svičiulis); bakterijų ir virusų genetikos problemos (J. Rubikas, J. Vasiliasukas); salmoneliozės, raudonligės, anaerobinių infekcijų diagnostika ir specifinė profilaktika (L. Grubliauskas, A. Petrauskas, H. Paškevičius); galvijų, kiaulių ir paukščių tuberkuliozės diagnostika ir kovos priemonės (I. Balčiūnas, V. Kublickas). Atliekami tuberkuliozės sukėlėjų (L. Barauskienė, A. Sosnovskaja), erkių pernešamų ligų (L. Motiejūnas), hospitalinės infekcijos (R. Valintėlienė), imunologiniai, serologiniai ir genetiniai (S. Čaplinskas) tyrimai. Tiriamas bakterijų atsparumas antibiotikams (A. Lasinskaitė-Čerkasina, A. Pavilonis, V. Vaičiuvėnas). 20 a. pabaigoje – 21 a. pradžioje tiriamas mikroorganizmų paplitimas natūraliomis sąlygomis (dirvožemyje, substratų destruktijos židiniuose, pramonės nuotekose, dumble), gyvenamosiose ir darbo patalpose, augalams patogeniški mikroorganizmai. Šiandien mikrobiologijos laboratorijos yra daugelyje šalies universitetų ir aukštųjų mokyklų, mokslinio tyrimo institutų, klinikų ir ligoninių, maisto ir pašarų pramonės įmonių, vandenvals įmonių aplinkotyros laboratorijų, spirito ir alaus gamylose. Mikrobiologiniai tyrimai atliekami ir Biochemijos, Biotechnologijos, Botanikos, Gyvulininkystės, Veterinarijos, Žemdirbystės institutuose, Vilniaus universitete, Lietuvos sveikatos mokslų universitete, Kauno technologijos universitete, Vytauto Didžiojo universitete, Klaipėdos universitete.

KLAUSIMAI

1. Ką nagrinėja mikrobiologijos mokslas?
2. Kokie organizmai ar būtybės priskiriami mikrobiologiniams objektams?
3. Kaip pagal dydį galima sugrupuoti mikroorganizmus, pradedant nuo mažiausiųjų?
4. Kokiais vienetais matuojami įvairūs mikrobiologiniai objektai?
5. Kokius žinote pokariotinius ir eukariotinius mikroorganizmus?
6. Kokius žinote neląstelinius mikrobiologinius objektus?
7. Kur gamtoje mikroorganizmų būna gausiausia?
8. Koks mikroorganizmų vaidmuo gamtoje?
9. Kada ir koks žmogus pirmasis pamatė ir nupiešė mikroorganizmus?
10. Koks mokslininkas laikomas mikrobiologijos mokslo pradininku ir kodėl?
11. Koks mokslininkas laikomas bakteriologijos mokslo pradininku ir kodėl?
12. Koks mokslininkas ir kada atrado pirmąjį antibiotiką peniciliną?
13. Nuo kada ir kur mikrobiologijos mokslas pradėtas vystyti Lietuvoje?
14. Kokiose institucijose atliekami mikrobiologijos tyrimai Lietuvoje?

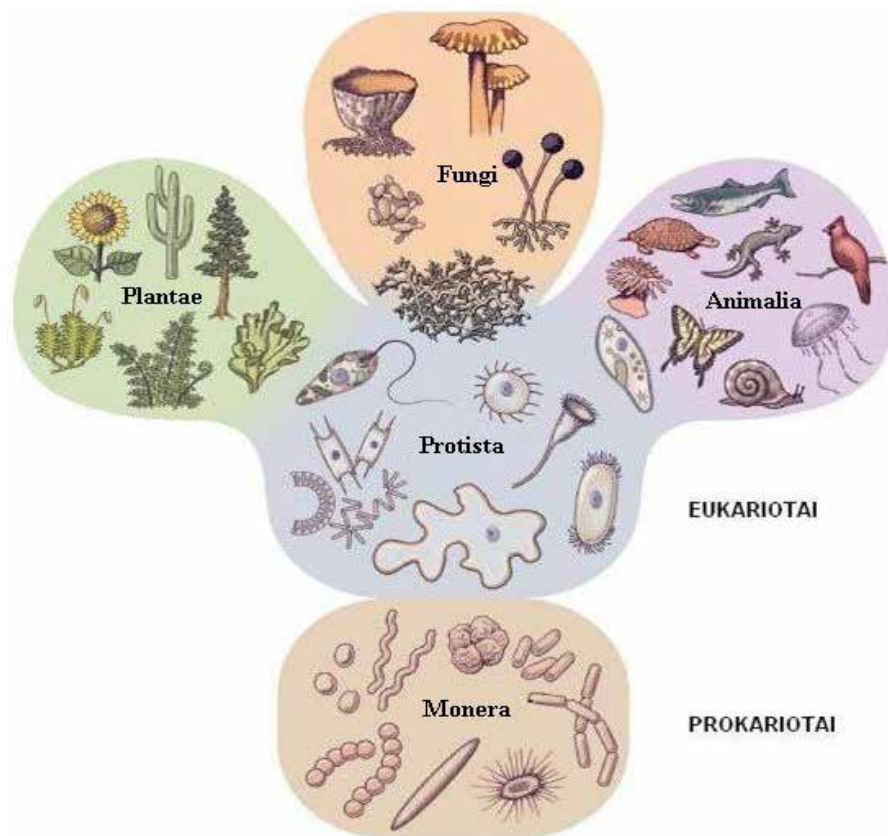
2. MIKROBIOLOGINIŲ OBJEKTŲ SISTEMATIKA, KLASIFIKACIJA IR MORFOLOGIJA

2.1. Mikroorganizmų sistematika, klasifikacija, taksonomija ir nomenklatūra

Sistematika (gr. *systema* – sandara, junginys): 1) daiktų arba reiškinių grupavimas, klasifikacija; 2) mokslas, tiriantis organizmų įvairovę, giminystės ryšius, suskirstymą į sistematines grupes.

Klasifikacija (lot. *classis* – grupė, skyrius, lot. *facio* – darau): 1) objektų skirstymas į klases (skyrius, grupes), remiantis bendrais požymiais; 2) organizmų visumos skirstymas grupes (taksonus). **Taksonomija** (gr. *taxis* – išdėstymas, sutvarkymas + gr. *nomos* dėsnis) – mokslo šaka, užsiimanči klasifikavimu, vadinamųjų grupių (taksonų) pavadinimais. Iš pradžių ji buvo taikoma tik biologijoje. Vėliau šis terminas buvo pradėtas naudoti apibūdinti bendrą klasifikavimo teoriją ir sisteminant biologijos, kalbotyros, geografijos, geologijos ir kt. objektus. Biologijoje **taksonas** tai grupė organizmų, turinčių tam tikrą jos vienalytiškumo požymių. Visi taksonai rašomi lotynų kalba ir *kursyvu* arba taip vadinamuoju *italic* šriftu. Mažiausias gyvų organizmų taksonominis vienetas – **rūšis**. Mikrobiologijoje plačiai vartojama dar viena sąvoka – **padermė** (štamai, kamienai). Tai augalų ar gyvulių veislės sąvokos atitikmuo. Rūšis mikrobiologijoje – tai padermių visuma, kurių dauguma savybių yra tos pačios, bet gali skirtis viena ar keliomis savybėmis nuo kitos padermių visumos. Rūšies viduje organizmai, lytinio dauginimosi metu, gali keistis genetinė medžiaga. Rūšys (*species*) sudaro **gentis**, gentys (*genera*) – šeimos, šeimos (*families*) – **eilės**, eilės (*orders*) **klases**, klasės (*classes*) – **skyrius**, skyriai (*phylla*) – **karalystės** (*kingdoms*), o karalystės – pačius stambiausius taksonominius vienetus – **dominijas** (*domains*). Kaip ir visiems kitiems organizmams, mikroorganizmams taikoma **binominalinė** (lot. *binominis* – turintis du vardus, pavadinimus) **nomenklatūra** (lot. *nomenclatura* – vardų sąrašas). Binominalinę nomenklatūrą pirmasis pasiūlė naudoti K. Linėjus. Organizmams duodamas genties vardas (tikrinis daiktavardis, rašomas didžiąja raide) ir rūšies epitetas (būdvardis), t. y. mikroorganizmai turi genties ir rūšies pavadinimą pvz., *Escherichia coli*.

Vieningos nuomonės klasifikuojant gyvus organizmus nėra. To priežastis – bet kokie mėginimai surikiuoti visus organizmus pagal griežtą schemą priverčia dirbtinai ignoruoti ar neįvertinti natūralių organizmų tarpusavio ryšių. Visos žinomos gyvybės formos suskirstytos į stambius taksonus (karalystes), atsižvelgiant į egzistuojančią įvairovę. Aristotelis (384-322 m. prieš Kr.), kuris buvo pirmasis, pabandęs susisteminti žinomas gyvasias būtybes, ir jo laikmečio tyrinėtojai biologai gyvąjį pasaulį sugrupavo į dvi karalystes – augalus ir gyvūnus. A. Levenhukas 1674 m. atradęs mikroskopines būtybes (*viva animalcula*), juos laikė savotiškais gyvūnais, t. y. priskyrė prie pastarųjų. 1866 m. biologas E. Hekelis (**E. Haeckel**, 1834 – 1919) teigė, kad mikroorganizmai iš esmės skiriasi nuo gyvūnų pasaulio atstovų, netelpa nei į vieno šios grupės taksono sampratą ir pasiūlė išskirti visus organizmus, kuriuose organai ir audiniai nėra diferencijuoti (pirmuonys, grybai ir bakterijos), į atskirą karalystę *Protista* (gr. *protos* – pats paprasčiausias). Šiai karalystei priskirti organizmai, kurie užima tarsi tarpinę padėtį tarp gyvūnų ir augalų. Buvo spėliojama, kad ir mikroorganizmai gali užimti unikalią padėtį gyvųjų būtybių klasifikacijos hierarchijoje. Vėliau mokslininkų buvo vieningai sutarta, kad „mikroorganizmų“ samprata neturi taksonominės prasmės, nes ji sujungia organizmus, atsižvelgiant tik į vieną požymį – mikroskopinį dydį, kurio nustatymas priklauso nuo tyrimo metodo, tiksliau – nuo prietaiso, t. y. mikroskopo. Mikrobiologas R. Steinieris (**R. Stanier**, 1916-1982) ir K. van Nilis (**C. van Niel**, 1897-1985) šeštąjį XX a. dešimtmetį nustatė, kad prokariotinių ir eukariotinių ląstelių sandaros skirtumai yra pagrindinis bruožas, skiriantis prokariotus nuo eukariotų. R. H. Vitakeris (**R. Whittaker**, 1920-1980) 1969 m., pateikė vieną pažangiausių gyvojo pasaulio sistemų, kurioje visi ląstelinę sandarą turintieji organizmai, atsižvelgiant į tris ląstelinės organizacijos lygmenis, buvo suskirstyti į penkias karalystes (2.1 pav.).



2.1 pav. R. Vitakerio 1969 metais sudaryta gyvų būtybių penkių karalysčių sistema
(iš https://www.siiic.lv/bio/IT/B_10/default.aspx?tabid=9&id=114.html)

Monera karalystė jungia pačios primityviausios ląstelių standartos gyvąsias būtybes – prokariotus. Monerų evoliucijos laikotarpiu formavosi mitybos tipai, būdingi augalams ir grybams. *Protista* karalystei priskirtos mikroskopinės, dažniausiai vienaląstės nediferencijuotos į audinius gyvybės formos, atsiradusios evoliucijos šuolio metu, kuomet formavosi eukariotiniai organizmai. Protistuose vyko tolesnis mitybos tipų vystymasis, ir atsirado trečiasis mitybos tipas – holozoinis, kuris pagrįstas standaus (kieto) maisto pasisavinimu ir virškinimu. Daugialąsčiai organizmai jungiami trijose karalystėse: *Plantae*, *Fungi*, *Animalia*. Šios trys taksoninės grupės skiriasi mitybos tipu: augalai (*Plantae*) pasižymi fototrofiniu mitybos tipu, t. y. vykdo fotosintezę; grybų (*Fungi*) mitybos tipas yra osmotrofinis t. y. mintama ištirpusiomis organinėmis medžiagomis, ir gyvūnai (*Animalia*) mintantys holozoiškai. Kaip bebūtų klasifikuojami visi organizmai į aukščiausios hierarchijos taksonus, prokariotų atskyrimas nuo kitų gyvojo pasaulio sutvėrimų yra pakankamai pagrįstas, nes parodo ląstelių sandaros ir organizacijos skirtumus, lyginant su bet kuriomis eukariotinėmis ląstelėmis.

2.1.1. Prokariotinių mikroorganizmų sistematika ir klasifikacija

Moderniausioje klasifikacijoje prokariotai grupuojami į dvi evoliucines dominijas (angl. *dominion* iš lot. *dominium* – valdymas, viešpatavimas, teritorija): **bakterijas** (*Bacteria*), **archėjas** (*Archaea*).

Net ir atskyrus prokariotų grupę, ilgai neturėta pakankamai duomenų apie jų evoliuciją ir filogeniją, todėl nebuvo sudaryta natūrali sistematika (kaip augalų ar gyvūnų). Nustatant giminystės laipsnį, buvo naudojami keli metodai. Vienas iš jų – numerinė taksonomija. Jos pagrindus sukūrė prancūzų botanikas M. Adansonas (**M. Adanson**, 1727-1806). Lyginamos mikrobų grupės apibūdinamos maksimaliu požymių skaičiumi. Visi požymiai buvo laikomi lygiaverčiais. Panašumo laipsnis

nustatomas pagal sutapusių požymių skaičių. Šio metodo trūkumai: lyginama apie 100 požymių, kurie sudaro tik nedidelę dalį visų mikroorganizmų savybių, be to požymiai nėra lygiaverčiai. Tokia sistematika buvo dirbtinė ir neatspindėjo realių tarpusavio giminystės ryšių. Vėliau filogenetinius mikroorganizmų klasifikacijos principus papildė modernesnis metodas – mikroorganizmų genetinio panašumo vertinimas arba genosistematika. Ji grindžiama mikrobų ląstelių DNR nukleotidų sudėties ir kitų jų genomo ypatybių, pvz., jo dydžio nustatymu. Vienas tikslesnių kelių bakterijų tarpusavio giminingumo vertinimo būdų yra jų DNR homologiškumo laipsnio nustatymas: juo daugiau tapačių genų turi tam tikri mikroorganizmai, juo didesnis DNR homologiškumo laipsnis, t. y. jie yra labiau gėniškai artimi. Dabar labai reikšmingas bakterijų sistematikai yra DNR-DNR hibridizacijos būdas. DNR homologiškumui esant nuo 60 iki 100 %, tiriamosios bakterijos priskiriamos vienai rūšiai, o jam esant nuo 40 iki 60 %, – skirtingoms vienos šeimos gentims. Tačiau ir ši klasifikacija pagal genomų lyginimą nėra pakankamai tiksli, nes iki šiol dar nėra aiškių bakterijų rūšių ir genčių DNR homologiškumo laipsnio vertinimo kriterijų.

1923 m. grupė mokslininkų vadovaujamų amerikiečių bakteriologo D. Bergio (**D. Bergey**, 1860 – 1937) sudarė ir paskelbė bakterijų apibūdinimo vadovą (**Bergey's Manual of Systematic Bacteriology**), kuriame buvo susitemintos visos žinios apie prokariotus ir jie sujungti į grupes atitinkančias biologinę taksonomijos hierarchiją. Kas keletą metų išleidžiama nauja papildyta ir patikslinta leidinio versija. Naujausia laida publikuota 2012 metais. Šis vadovas vertingas tuo, kad jame pateikti patogūs ir praktiški būdai bakterijoms identifikuoti.

Moderniausia mikroorganizmų klasifikacija remiasi genotipine informacija. Atliekama nukleorūgščių ir baltymų analizė. Tiriamas 16S (prokariotams) ir 18S (eukariotams) rRNR (ribosominės RNR) dažnis, kuris yra dažniausiai vartojamas kaip filogenetinis žymeklis. Be to, atsižvelgiama ir į fenotipinius požymius: morfologiją, judėjimo būdą, mitybą ir fiziologiją, kitas savybes. Naujos prokariotų gentys ar rūšys pripažįstamos, jei jos aprašytos ir paskelbtos žurnale „International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology (IJSEM)“ arba skelbiamos interneto svetainėje (<http://www.bacterio.net/>). 2019 m. duomenimis yra išskiriamos 2 prokariotų dominijos – bakterijų (**Bacteria** arba *Eubacteria*) ir archėjų (**Archaea** arba *Archaeobacteria*), kurios apima 40 skyrių (35 skyriai bakterijų ir 5 skyriai archėjų), 94 klases, 199 eiles, 469 šeimas, 2998 gentis ir virš 13 000 rūšių (1.1, 1.2 lentelės). Manoma, kad prokariotų yra gerokai daugiau, tik ne visus dar pavyko išskirti ir identifikuoti. Kasmet skelbiami duomenys apie naujai atrastas archėjų ir bakterijų rūšis bei gentis.

1.1 lentelė. Dominijos *Bacteria* skyriai ir klasės pagal <http://www.bacterio.net/>

Skyrius (<i>phyllum</i>)	Klasė (<i>class</i>)	Genčių pavyzdžiai
<i>Acidobacteria</i>	<i>Acidobacteria</i>	<i>Acidobacterium</i>
	<i>Blastocatellia</i>	<i>Blastocatella</i>
	<i>Holophagae</i>	<i>Holophaga</i>
<i>Actinobacteria</i>	<i>Acidimicrobiia</i>	<i>Acidimicrobium</i>
	<i>Actinobacteria</i>	<i>Actinomyces</i>
	<i>Coriobacteriia</i>	<i>Coriobacterium</i>
	<i>Nitriliruptoria</i>	<i>Egibacter</i>
	<i>Rubrobacteria</i>	<i>Rubrobacter</i>
	<i>Thermoleophilia</i>	<i>Thermoleophilum</i>
<i>Aquificae</i>	<i>Aquificae</i>	<i>Aquifex</i>

Skyrius (phyllum)	Klasė (class)	Genčių pavyzdžiai
<i>Armatimonadetes</i>	<i>Armatimonadia</i>	<i>Armatimonas</i>
	<i>Fimbriimonadia</i>	<i>Fimbriimonas</i>
<i>Bacteroidetes</i>	<i>Bacteroidia</i>	<i>Bacteroides</i>
	<i>Chitinophagia</i>	<i>Chitinophaga</i>
	<i>Cytophagia</i>	<i>Cytophaga</i>
	<i>Flavobacteriia</i>	<i>Flavobacterium</i>
	<i>Saprospira</i>	<i>Saprospira</i>
	<i>Sphingobacteriia</i>	<i>Sphingobacterium</i>
<i>Balneolaeota</i>	<i>Balneolia</i>	<i>Rhodohalobacter</i>
<i>Caldiserica</i>	<i>Caldisericia</i>	<i>Caldisericum</i>
<i>Calditrichaeota</i>	-	<i>Caldithrix</i>
<i>Chlamydiae</i>	<i>Chlamydiia</i>	<i>Chlamydia</i>
<i>Chlorobi</i>	<i>Chlorobea arba Chlorobia</i>	<i>Chlorobium</i>
	<i>Ignavibacteria</i>	<i>Ignavibacterium</i>
<i>Chloroflexi</i>	<i>Anaerolineae</i>	<i>Anaerolinea</i>
	<i>Ardenticatenia</i>	<i>Ardenticatena</i>
	<i>Caldilineae</i>	<i>Caldilinea</i>
	<i>Chloroflexia</i>	<i>Chloroflexus</i>
	<i>Dehalococcoidia</i>	<i>Dehalococcoides</i>
	<i>Ktedonobacteria</i>	<i>Ktedonobacter</i>
	<i>Thermoflexia</i>	<i>Thermoflexus</i>
	<i>Thermomicrobia</i>	<i>Thermomicrobium</i>
<i>Chrysiogenetes</i>	<i>Chrysiogenetes</i>	<i>Chrysiogenes</i>
<i>Coprothermobacterota</i>	<i>Coprothermobacteria</i>	<i>Coprothermobacter</i>
<i>Cyanobacteria</i>	-	<i>Spirulina</i>
<i>Deferribacteres</i>	<i>Deferribacteres</i>	<i>Deferribacter</i>
<i>Deinococcus-Thermus</i>	<i>Deinococci</i>	<i>Deinococcus</i>
<i>Dictyoglomi</i>	<i>Dictyoglomia</i>	<i>Dictyoglomus</i>
<i>Elusimicrobia</i>	<i>Elusimicrobia</i>	<i>Elusimicrobium</i>
	<i>Endomicrobia</i>	<i>Endomicrobium</i>
<i>Fibrobacteres</i>	<i>Chitinispirillia</i>	<i>Chitinispirillum</i>
	<i>Chitinivibrionia</i>	<i>Chitinivibrio</i>
	<i>Fibrobacteria</i>	<i>Fibrobacter</i>
<i>Firmicutes</i>	<i>Bacilli arba Firmibacteria</i>	<i>Bacillus</i>
	<i>Clostridia</i>	<i>Clostridium</i>
	<i>Erysipelotrichia</i>	<i>Erysipelothrix</i>
	<i>Limnochordia</i>	<i>Limnochorda</i>
	<i>Negativicutes</i>	<i>Negativicoccus</i>
	<i>Thermolithobacteria</i>	<i>Thermolithobacter</i>
	<i>Tissierellia</i>	<i>Gottschalkia</i>
<i>Fusobacteria</i>	<i>Fusobacteriia</i>	<i>Fusobacterium</i>

Skyrius (phyllum)	Klasė (class)	Genčių pavyzdžiai
<i>Gemmatimonadetes</i>	<i>Gemmatimonadetes</i>	<i>Gemmatimonas</i>
	<i>Longimicrobia</i>	<i>Longimicrobium</i>
<i>Kiritimatiellaeota</i>	<i>Kiritimatiellae</i>	<i>Kiritimatiella</i>
<i>Lentisphaerae</i>	<i>Lentisphaeria</i>	<i>Lentisphaera</i>
	<i>Oligosphaeria</i>	<i>Oligosphaera</i>
<i>Nitrospira arba Nitrospirae</i>	<i>Nitrospira</i>	<i>Nitrospira</i>
<i>Planctomycetes arba Planctobacteria</i>	<i>Planctomycetacia arba Planctomycea</i>	<i>Planctomyces</i>
	<i>Phycisphaerae</i>	<i>Phycisphaera</i>
<i>Proteobacteria</i>	<i>Zetaproteobacteria</i>	<i>Mariprofundus</i>
	<i>Acidithiobacillia</i>	<i>Acidithiobacillus</i>
	<i>Alphaproteobacteria</i>	<i>Acetobacter</i>
	<i>Betaproteobacteria</i>	<i>Spirillum</i>
	<i>Deltaproteobacteria arba Deltabacteria</i>	<i>Desulfobacter</i>
	<i>Epsilonproteobacteria</i>	<i>Campylobacter</i>
	<i>Gammaproteobacteria</i>	<i>Vibrio</i>
	<i>Oligoflexia</i>	<i>Oligoflexus</i>
<i>Rhodothermaeota</i>	<i>Rhodothermia</i>	<i>Rhodothermus</i>
<i>Spirochaetes arba Spirochaetae</i>	<i>Spirochaetes</i>	<i>Spirochaeta</i>
<i>Synergistetes</i>	<i>Synergistia</i>	<i>Synergistes</i>
<i>Tenericutes</i>	<i>Mollicutes</i>	<i>Mycoplasma</i>
<i>Thermodesulfobacteria</i>	<i>Thermodesulfobacteria</i>	<i>Thermodesulfobacterium</i>
<i>Thermotogae</i>	<i>Thermotogae</i>	<i>Thermotoga</i>
<i>Verrucomicrobia</i>	<i>Spartobacteria</i>	<i>Terrimicrobium</i>
	<i>Opitutae</i>	<i>Opitutus</i>
	<i>Verrucomicrobiae</i>	<i>Verrucomicrobium</i>

1.2 lentelė. Dominijos Archaea skyriai ir klasės pagal <http://www.bacterio.net/>

Skyrius (phyllum)	Klasė (class)	Genčių pavyzdžiai
<i>Crenarchaeota</i>	<i>Thermoprotei</i>	<i>Thermoproteus</i>
<i>Euryarchaeota</i>	<i>Methanomicrobia</i>	<i>Methanomicrobium</i>
	<i>Archaeoglobi</i>	<i>Archaeoglobus</i>
	<i>Halobacteria arba Halomebacteria</i>	<i>Halobacterium</i>
	<i>Methanobacteria</i>	<i>Methanobacterium</i>
	<i>Methanococci arba Methanothermea</i>	<i>Methanococcus</i>
	<i>Methanonatronarchaeia</i>	<i>Methanonatronarchaeum</i>
	<i>Methanopyri</i>	<i>Methanopyrus</i>
	<i>Thermococci arba Protoarchaea</i>	<i>Thermococcus</i>
	<i>Thermoplasmata</i>	<i>Thermoplasma</i>

Skyrius (<i>phyllum</i>)	Klasė (<i>class</i>)	Genčių pavyzdžiai
<i>Korarchaeota</i>	-	<i>Candidatus</i>
	-	<i>Korarchaeum</i>
<i>Nanoarchaeota</i>	-	<i>Nanoarchaeum</i>
<i>Thaumarchaeota</i>	<i>Nitrososphaeria</i>	<i>Nitrososphaera</i>

2.1.2. Prokariotinių mikroorganizmų morfologija

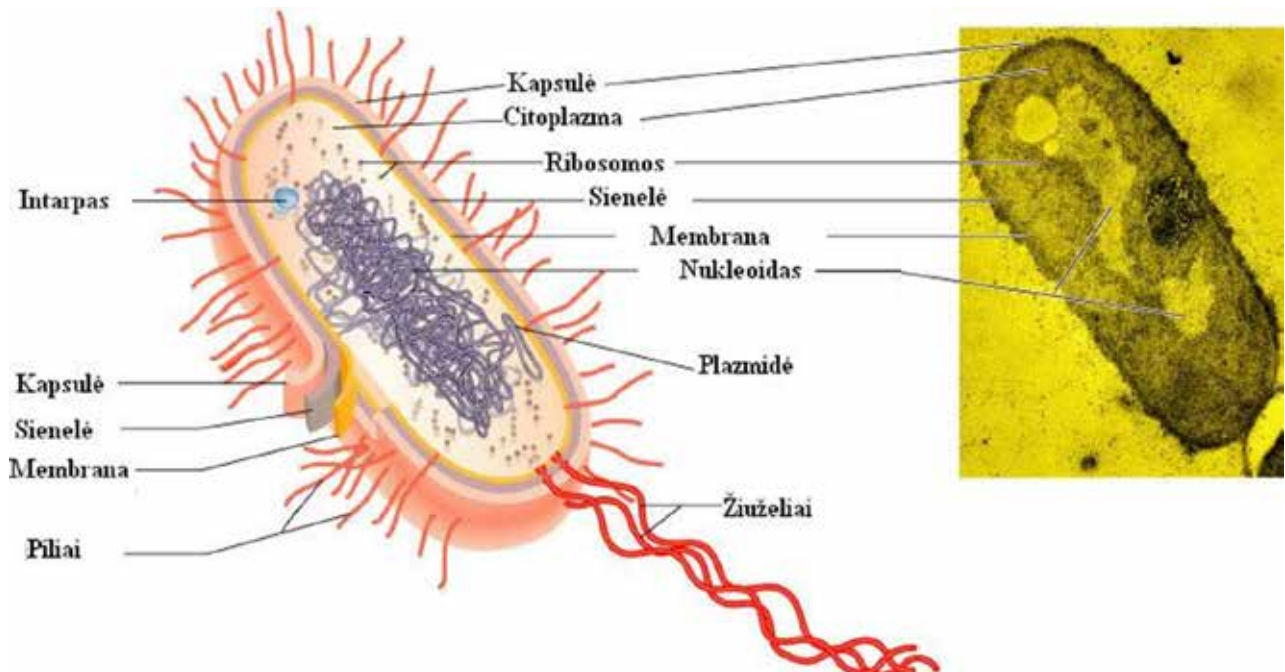
Ląstelė (lot. *cellula* – „nedidelė patalpa“) – gyvų organizmų mažiausias struktūrinis vienetas, gebantis savarankiškai egzistuoti, vystytis ir daugintis. Organizmai pagal ląstelių sandarą skirstomi į dvi pagrindines grupes: prokariotus ir eukariotus. Svarbiausios mikrobus grupės (bakterijos, archėjos, mikroskopiniai grybai (mikromicetai) ir dumbliai, chromistai, bei pirmuonys) morfologiškai ir pagal vidinę ląstelių sandarą tarpusavyje ženkliai skiriasi (2.3 lentelė). Prokariotai neturi organoidų ir membrana apgaubto branduolio – tai bakterijos ir archėjos. Eukariotams priskiriamos visos likusios aukščiau išvardintos mikroorganizmų grupės.

2.3 lentelė. Prokariotų ir eukariotų ląstelių charakteristikos

Savybė	Prokariotai	Eukariotai
Ląstelės dydis	Dažniausiai 0.2-2.0 μm diametro	Dažniausiai 10-100 μm diametro
Genetinė medžiaga	Branduolio analogas – nukleoidas. Haploidai	Tikras branduolys apgaubtas membrana. Diploidai
Papildoma genetinė medžiaga	Plazmidėse	Mitochondrijose, chloroplastuose
Ataugos	Žiuželiai, fimbrijos, pilės	Tik žiuželiai
Žiuželiai	Primityvūs – iš dviejų baltyminių fibrilių (skaidulėlių)	Sudėtingi – iš komplekso mikrotubulių (mikrovamzdelių)
Ląstelės sienelė	Dažniausiai sienelę turi, chemiškai sudėtinga (yra peptidoglikanas mureinas)	Dažniausiai sienelę turi, chemiškai paprasta
Ląstelės dauginimasis	Paprastas – dalijimosi pusiau būdu	Sudėtingas – mitozė
Lytinis dauginimasis	Nėra, perduodami tik DNR fragmentai (pvz., plazmidės)	Yra – mejozė
Citoplazma	Nėra citoskeleto, citoplazma nesruvena	Yra citoskeletas, citoplazma sruvena
Ribosomos	Mažos (70S)	Citoplazmoje – didelės (80S); mažos (70S) yra organoiduose
Membranomis apgaubti organoidai	Nėra	Yra, pvz.: lizosomos, Goldžio aparatas, endoplazminis tinklas, mitochondrijos, chloroplastai

Bakterinės ląstelės sandara. Bakterinė ląstelė sudaryta iš citoplazmos ir membranų, sienelės, nukleoido, kai kada gleivinių dangalų, ataugų, intarpų, plazmidžių, sporų ir pigmentų. Bakterijų ląstelės citoplazmoje membranos nesudaro uždarytų antrinių ertmių, todėl nėra organoidų – mito-

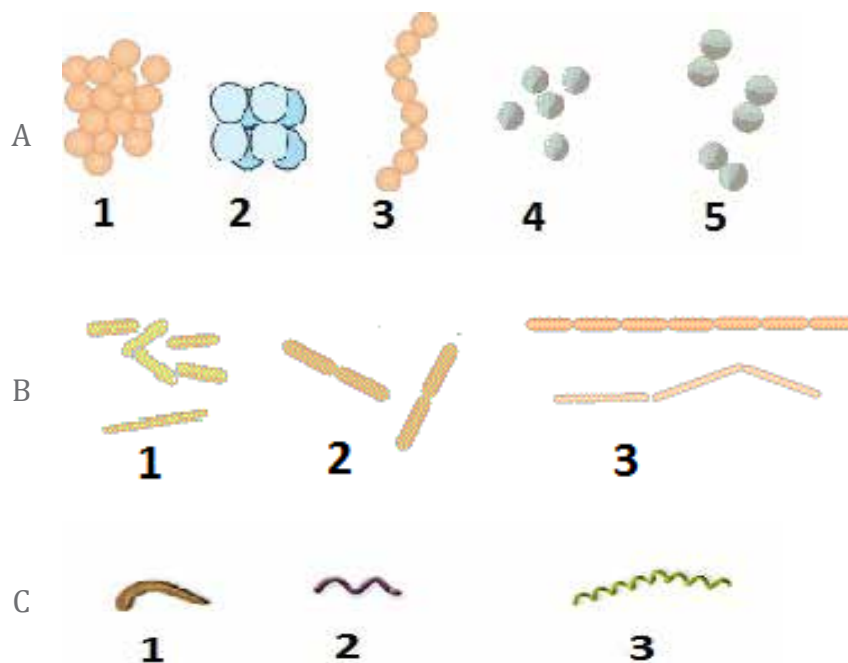
chondrijų, chloroplastų, endoplazminio tinklelio, Goldžio aparato, lizosomų. Nėra tikro branduolio apgaubto apvalkalėliu. Bakterijų DNR susisukusi į žiedą ir laisvai pasiskirsčiusi citoplazmoje. Dalijantis DNR molekulei, ji neskyla į atskirus subvienetus – chromosomas. Be to, bakterijų ląstelėse gali būti labai mažos žiedinės DNR molekulės-plazmidės. (2.2 pav.)



2.2 pav. Kombinuota bakterijos ląstelės sandara

(pagal <https://www.asturnatura.com/articulos/estructura-funcion-celular/tipos-organizacion-celular.php>)

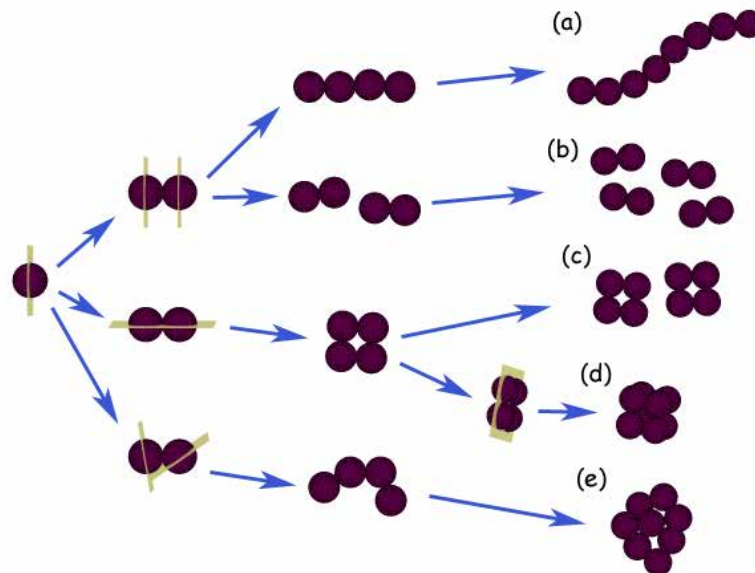
Bakterijų ląstelių forma ir dydis. Dar nuo A. Levenhuko tyrinėjimų laikų bakterijos tradiciškai, pagal išvaizdą ir formą, skirstomos į 3 pagrindines grupes: **rutuliškas**, **lazdeliškas** ir **vingiuotasis** (pav.).



2.3 pav. Pagrindinės bakterijų formos ir išvaizda:

A – rutuliškos: 1– stafilokokas, 2 – sarcina, 3 – streptokokas, 4 – mikrokokai, 5 – diplokokai;
B – lazdeliškos: 1 – paprastos lazdelės, 2 – diplolazdelės, 3 – streptolazdelės;
C – vingiuotosios: 1 – vibrionas, 2 – spirila, 3– spirocheta

Rutuliškos bakterijos, arba **kokai** (gr. *kokkos* – grūdas), pagal ląstelių išsidėstymą ir dalijimosi būdą skirstomos į pavienius kokus arba **mikrokokus** (lot. *mikros* – mažas), **diplokokus** (lot. *diplos* – dvigubas) – pasidalijus ląstelės lieka poromis ir **streptokokus** (gr. *streptos* – grandinė) – sukibusios ląstelės sudaro įvairaus ilgio grandinėles, primenančias karoliukus (2.4 pav.). Kokams dalijantis pakaitomis dviem statmenomis viena kitai plokštumomis susidaro ląstelių tetrados – **tetrakokai** (lot. *tetra* – keturi). Kai rutuliškos bakterijos pasidalija iš eilės trimis statmenomis viena kitai plokštumomis, susidaro kubo formos kolonijos iš 8 koku – **sarcinos** (lot. *sarcina* ryšulys, paketas). Kartais kokai dalijasi, ir susidaro primenančios vynuogių kekes krūvelės, – tai **stafilokokai** (gr. *staphyle* – vynuogių kekė).



2.4 pav. Kokų formų įvairovė ir susidarymo būdai: a – streptokokai, b – diplokokai, c – tetrakokai, d – sarcinos, e – stafilokokai (pagal <https://educalingo.com/fr/dic-ru/kokki>)

Lazdeliškos bakterijos būna cilindro ar tiesios lazdelės formos ir dažnai vadinamos tiesiog bakterijomis (gr. *bakterion* – lazdelė) arba lazdelėmis. Tačiau tos lazdeliškos bakterijos, kurios turi endosporas (spirogeniškos bakterijos), vadinamos **bacilomis** (lot. *bacillum* – maža lazdelė). Jos gali labai skirtis savo dydžiu: trumpų lazdelių ilgis nedaug didesnis už skersmenį, todėl kartais jas sunku atskirti nuo koku ir tokia abejotina forma kartais vadinama **kokolazdele** arba kokobacila. Išsidėsčiusios poromis lazdelės formos bakterijos vadinamos **diplolazdelėmis**, arba diplobacilomis, grandinėlėmis – **streptolazdelėmis**, arba streptobacilomis.

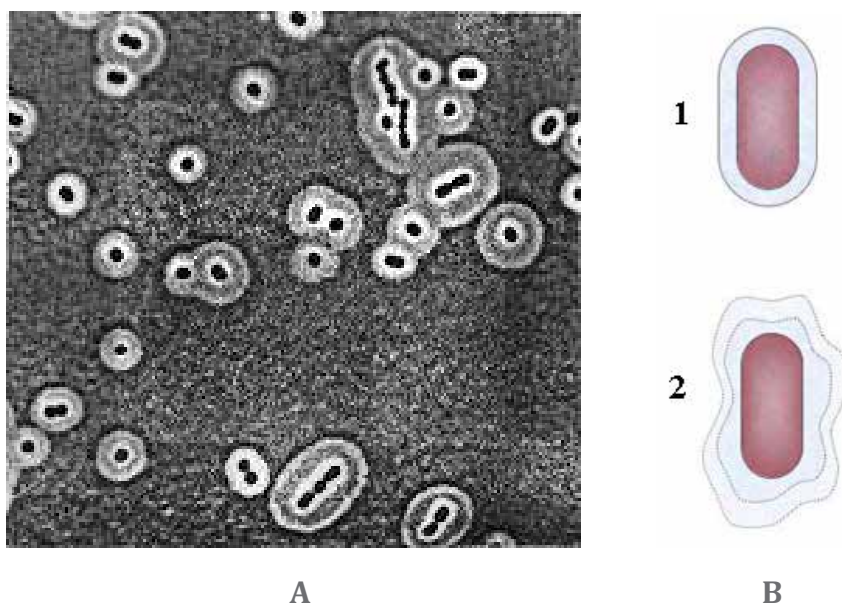
Vingiuotosios arba spirališkos bakterijos – tai išlenktas ar taisyklingai raitytas ląstelių turinčios bakterijos. Jos skirstomos į atskirus tipus, atsižvelgiant vingių kiekį ir pobūdį bei ląstelės skersmenį. **Vibrionai** (gr. *vibrio* – vingiuoju, susilenkiu) – turi vieną vingį (išlinkimą), kuris ne didesnis už 1/4 spiralės sukinio, dažnai primena kablelį, tačiau gali būti ir beveik tiesūs, be pastebimo sulinkimo (pvz., *Vibrio cholerae*). **Spirilos** (gr. *speira* – užsisukimas) – ląstelės, turinčios sąlyginai didelį skersmenį ir keletą (2-3) vingių (pvz., *Spirillum* sp.).

Dabar žinoma nemažai bakterijų, kurių ląstelių forma kitokia nei aukščiau aprašytos. Kai kurios jų yra atviros ar uždaro žiedo formos (*Microcycclus* genties bakterijos). *Corynebacterium* genties bakterijos primena smeigtuką, *Mycobacterium* – panašios į lazdelę su nedidele išaugėle, *Seliberia* genties primena žvaigždę. Be to, bakterijoms būdinga savybė – **polimorfizmas** (fenotipinis, nepaveldimas formos kintamumas). Jis pasireiškia ypač tuomet, kai mikroorganizmai auginami dirbtinėmis sąlygomis. Veikiant įvairioms medžiagoms (antibiotikams, kitoms cheminėms medžiagoms), gali atsirasti pakitusios formos ar dydžio ląstelės, kurios, grąžinus normalias augimo sąlygas, gali atgauti

pradinę formą. Prokariotų struktūra ir formos yra genetiškai paveldimos, tačiau tam tikriems mikroorganizmams būdingas morfologinis kintamumas, t. y. atsižvelgiant į sąlygas, jie gali būti pavyzdžiui tai rutulėlio, tai šakotų lazdelių formos (*Rhizobium*).

Prokariotų ląstelės dažniausiai yra ženkliai mažesnės nei kitų mikroorganizmų, bet pasitaiko ir išimčių. Kokų skersmuo būna apie 0,5-1,0 μm . Lazdelių formos bakterijų, ilgis būna apie 2-3 μm . Mažiausi prokariotai yra bakterijos neturinčios ląstelės sienelės – mikoplazmos. Jų dydis tik apie 0,2 μm . Tačiau žinoma ir stambių bakterijų ląstelių pvz., *Leptospira interrogans*, *Epulopiscium fishelsoni* būna apie 500 μm ilgio. Didžiausia žinoma bakterija *Thiomargarita namibiensis* matoma plika akimi – jos dydis siekia 750 μm . Bakterijų forma ir dydis gali kisti priklausomai nuo kultūros amžiaus, augimo sąlygų (terpės sudėties, jos osmosinių savybių, temperatūros) ir kitų aplinkos faktorių. Daugiausia kinta ląstelės ilgis. Iš trijų pagrindinių bakterijų formų pastoviausi kokai, o labiausiai kinta lazdeliškos bakterijos.

Gleivės, kapsulė, antvalktis. Kai kurių bakterijų ląstelių išorėje kaupiasi įvairios cheminės sudėties, daug vandens turintys organinių polimerų sluoksniai. Tai yra bakterijų organinių medžiagų biosintezės ir jų sankaupų apie ląsteles rezultatas. Priklausomai nuo morfologijos ir vandeningumo šie sluoksniai vadinami **gleivių sluoksniu, kapsule** arba **antvalkčiu** (2.4 pav).



2.4 pav. Bakterijų ląstelių dangalai: *Streptococcus pneumoniae* kapsulės (A) ir bakterijų dangalų palyginimas (B):
1 – kapsulė, 2 – gleivių sluoksnis (iš <https://www.aboutlink.info/g/glycocalyx-bacteria.html>)

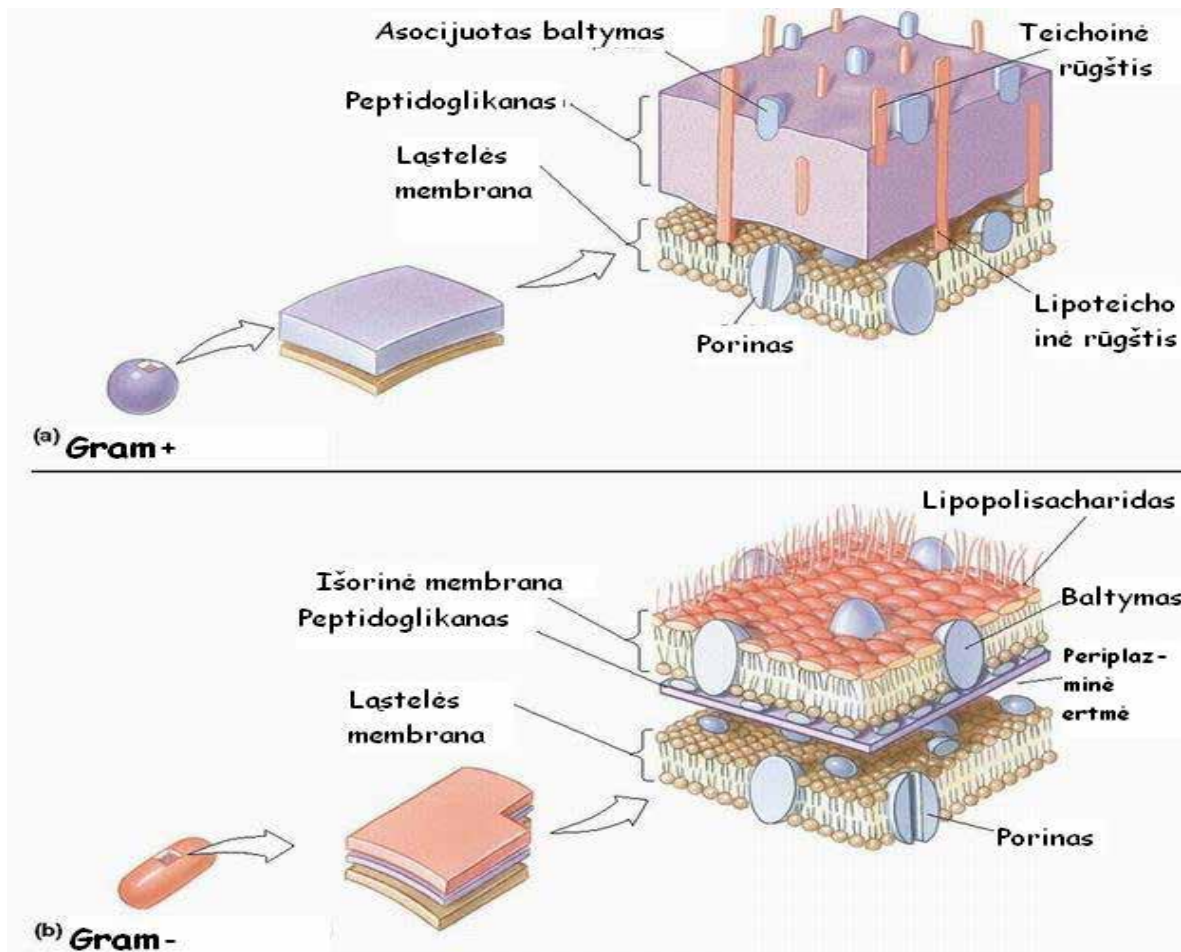
Gleivių sluoksnis. Dalies bakterijų polimerinis medžiagų dangalas yra amorfiškas, bestruktūris, ir labai purus – jis lengvai atsiskiria nuo prokariotų ląstelės sienelės. Toks drebučių pavidalo darinys vadinamas tiesiog gleivių sluoksniu, gaubiančiu ląstelę. Pavyzdžiui, sacharozės tirpale pie-narūgščio rūgimo bakterija *Leuconostoc mesenteroides* greitai paverčia jį dekstrininiais drebučiais. Cukrų skaido ląstelės išskiriamas fermentas – transgliukozidazė. Gleivėmis kai kurios bakterijos jungiasi į ilgus kaspinus (*Zoogloea ramigera*) arba plėveles (*Bacterioglodea*). Acto rūgšties bakterijų *Acetobacter xylinum* ir *A. acetigenum* gleivėse yra gausu celiuliozės. Tokios gleivės jungia ląsteles į standžią bioplėvelę.

Kapsulė. Tai taip pat yra amorfiškas gleivių darinys, tačiau glausčiau gaubiantis ląstelę, ir tiesiogiai kontaktuojantis su ląstelės sienele. Kai tokio dangalo storis nedidelis (mažiau nei 0,2 μm) ir jį įmanoma matyti tik pro elektroninį mikroskopą, jis vadinamas **mikrokapsule**, o jei jis storesnis ir, specialiai nudažius, matomas pro optinį mikroskopą – **makrokapsule**. Pagal cheminę sudėtį, kapsulės būna sudarytos iš azoto neturinčių polisacharidų, azoto turinčių polisacharidų (aminopolisacharidų), arba sudarytos iš polipeptidų. Kapsulės visuomet išsidėsčiusios pakankamai puriai ir netrukdo ivairioms medžiagoms patekti į ląstelės vidų ar metabolitams pasišalinti iš jos. *Azotobacter* sp. bakterijas gaubia **kapsulės** sudarytos iš stipriai hidratuotų (vandeningų) polisacharidų ir polipeptidų, kurios saugo bakterijas nuo nepalankių aplinkos sąlygų – drėgmės stygiaus, mechaninių pažeidimų. Žmogaus burnos ertmėje aptinkamos ir galinčios sukelti dantų ėduonį *Streptococcus mutans* bakterijos, skaidydamos sacharozę, sudaro kapsules, kurių dėka tvirtai prilimpa prie dantų paviršiaus. Kai kurios patogeninės bakterijos (pvz., *Streptococcus pneumoniae*, *Bacillus anthracis*, *Clostridium perfringens* ir kt.) kapsules sudaro tik žmogaus ar gyvūnų organizme. Jų kapsulės saugo patogenus nuo leukocitų fagocitozės ir antibiotikų poveikio, todėl tokių ligų gydymas būna sudėtingesnis.

Antvalktis. Nuo kapsulių ar gleivių sluoksnio skiriasi tuo, kad yra gana taisyklingos struktūros ir sudarytas iš kelių įvairios cheminės sudėties sluoksnių. Bakterijų *Sphaerotilus natans* ir *Lep-tothrix* sp. antvalkčiai sudaryti iš hidratuotų heteropolisacharidų. Oksiduojančių redukuotus metalų junginius bakterijų antvalktis būna inkrustuotas tų metalų hidroksidais.

Gleivių sluoksnis, kapsulė, ir antvalktis nėra būtini prokariotų ląstelių struktūriniai dariniai, tačiau jie suteikia jas turintiems mikroorganizmams papildomų naudingų savybių – saugo ląstelę nuo išdžiūvimo, mechaninių pažeidimų, fagocitozės, padeda prisitvirtinti ant įvairių paviršių, sudaryti tarpląstelinį ryšį kolonijose, sudaro papildomą osmosinį barjerą, trukdo bakteriofagams patekti į ląstelę ir pan. Yra įvairių šių darinių pereinamųjų formų, todėl ne visada galima tiksliai atskirti kapsulę nuo gleivių sluoksnio arba kapsulę nuo antvalkčio. Kai kurių bakterijų kapsulės (ypač mikrokapsulės) ryšys su ląstelės sienele būna toks glaudus, kartais tokia kapsulė laikoma ląstelės sienelės dalimi.

Sienelė sudaro standų ir sudėtingą sluoksnį virš citoplazmos membranos, kuris gaubia daugelio bakterijų ląsteles. Jos neturi tik smulkiausios bakterijos – mikoplazmos. Sienelė yra elastinga ir teikia bakterijoms formą ir išvaizdą, saugo ląstelę nuo mechaninių pažeidimų, lemia bakterijų kai kurias fiziologines savybes. Sienelė sudaro apie 20 % bakterijų ląstelės masės. Ji laisvai praleidžia vandenį, deguonį, įvairias druskas ir mažo molekulinio svorio junginius. Sienelė yra labai plona, 10-12 nm storio, todėl per optinį mikroskopą nematoma. Bakterinės ląstelės sienelės pagrindas suformuotas iš heteropolimero **peptidoglikano** (dar kitaip – **mureino**) tinklo, kuris gali būti vienas arba kartu su kitais komponentais. Peptidoglikaną sudaro pasikartojantys disacharidai, kurie yra prijungti prie polipeptidų. Kartu jie suformuoja karkasą, kuris supa ir saugo visą ląstelę. Disacharidai suformuoti iš monosacharidų N-acetilglikozamino (NAG) ir N-acetilmuramo rūgšties (NAM), kurie yra prijungti prie polipeptidų. Nors ir polipeptidų struktūra varijuoja, juos visada sudaro tetrapeptidinės šoninės grandinės, sudarytos iš 4 aminorūgščių. Nuo mureino sluoksnių ir sienelės morfologijos priklauso bakterijų dažymasis Gramo būdu, kuri 1884 m. pasiūlė danų mokslininkas H. K. Gramas (**Hans Christian Gram**, 1853-1938). Dažymasis Gramo būdu svarbus taksonominis požymis, kuris parodo ne tik sienelės sandaros bet ir kai kurias fiziologines bakterijų savybes. Bakterijos, kurios nudažomos Gramo būdu, vadiname gramteigiamosiomis, o kurios nenudažomos – gramneigiamosiomis (2.5 pav.).



2.5 pav. Gramteigiamųjų ir gramneigiamųjų bakterijų sienelės sandara

(iš <https://microbiologyinfo.com/differences-between-gram-positive-and-gram-negative-bacteria/>)

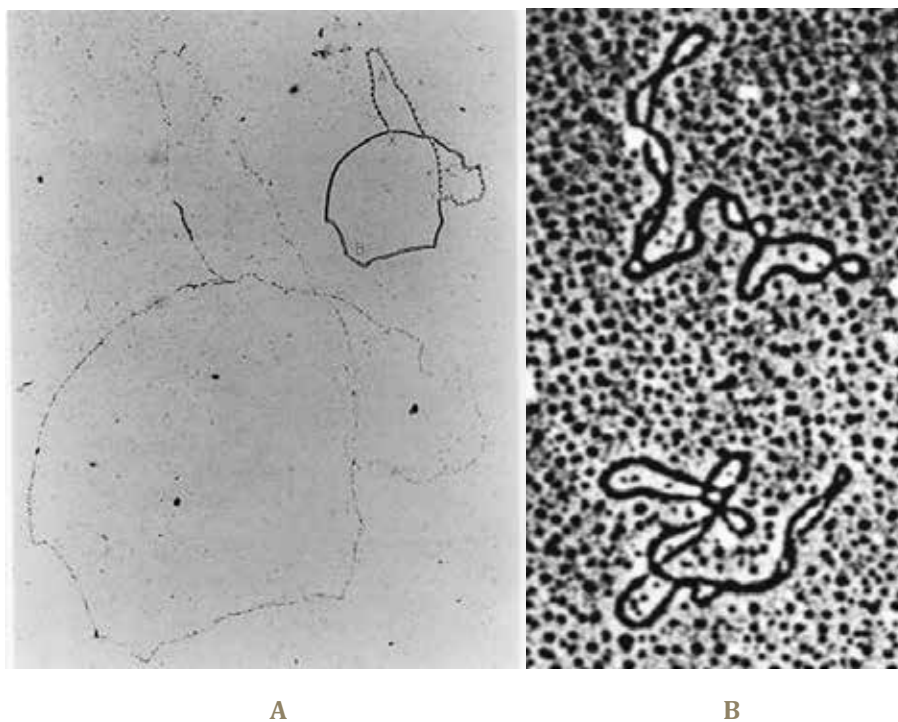
Gramteigiamųjų bakterijų sienelėse yra daug peptidoglikano sluoksnių (iki 40), formuojančių storą, tvirtą struktūrą, todėl šios bakterijos dar vadinamos storasienėmis. Jose mureinas sudaro 30-70 % jų sienelės masės. Taip pat, gramteigiamųjų bakterijų ląstelių sienelės papildo teicho rūgštys, kurias sudaro alkoholis (pavyzdžiui glicerolis ar ribitolis) ir fosfatas. Yra kelios skirtingos teicho rūgštys: lipoteicho rūgštys, kurios jungiasi prie citoplazmos membranos ir pereina peptidoglikano sluoksnius. Kitos teicho rūgštys gali būti lygiagrečios peptidoglikano sluoksniui arba statmenos, bet nesijungia su citoplazmos membrana. Dėl to, kad teicho rūgštys turi neigiamą krūvį (dėl fosfatų grupių) jos gali prisijungti ir reguliuoti katijonų (teigiamų jonų, pavyzdžiui metalų) judėjimą į ir iš ląstelės. Šios rūgštys gali apsaugoti nuo sienelės trūkių ar lizės, ląstelės augimo metu. Taip pat teicho rūgštys apsprendžia ir kai kurias ląstelių antigeniškumo savybes. Yra specialūs laboratoriniai tyrimai, kurie pagrįsti gramteigiamųjų bakterijų sienelių teicho rūgščių nustatymu, leidžiantys identifikuoti tam tikrų ligų sukėlėjus.

Gramneigiamųjų bakterijų sienelėse būna 1 arba tik keli peptidoglikano sluoksniai, todėl šios bakterijos dar vadinamos plonasienėmis. Jos sudaro apie 60 % visų žinomų bakterijų. Šiose bakterijose mureinas sudaro iki 10 % jų sienelės masės. Gramneigiamosios bakterijos turi dar ir išorinę membraną (iš viso 2 membranas – vidinę (plazminę) ir išorinę). Ji turi specifinių funkcijų: didelis neigiamas krūvis apsaugo nuo fagocitozės, taip pat sukuria barjerą, neleidžiantį patekti į bakterijų ląsteles kai kuriems antibiotikams (pavyzdžiui, penicilinui). Be mureino, jų sienelėje dar yra daug (apie 80 %) lipoproteinų, glikolipidų bei kitų lipidų, kalcio jonų (Ca^{2+}), bet nėra teicho rūgščių. Mureinas čia yra prijungtas prie lipoproteinų, esančių išorinėje membranoje, jo yra ir periplazmoje – tarp išorinės ir citoplazmos membranų. Periplazmoje taip pat yra didelė koncentracija fermentų ir trans-

porto baltymų. Kadangi šių bakterijų sienelės turi nedaug peptidoglikano, jos lengviau pažeidžiamos mechaniškai.

Archėjų sienelės sandara skiriasi nuo bakterijų sienelės. Jų sienelėje nėra mureino, o vietoje jo sienelę sudaro pseudomureinas, polisacharidai ir baltymai arba glikoproteinai, kurie sudaro išorinį sluoksnį. Kai kurios archėjos sienelės išvis neturi.

Nukleoidas (gr. *oidos* – panašus) – tai eukariotinės ląstelės branduolio atitikmuo, esantis prokariotų citoplazmoje. Prokariotuose nėra branduolio, apgaubto membrana. Nors nukleoidas atlieka tas pačias funkcijas, tačiau prokariotų DNR labai skiriasi savo struktūra ir organizacija nuo eukariotų DNR. Nukleoidas sudarytas iš 1,1-1,4 mm ilgio, uždaro žiedo formos DNR molekulės, t. y. ji gali būti beveik 1000 kartų ilgesnė už pačią ląstelę (2.6 pav., A). Nukleoido negaibia membrana, tačiau jis aiškiai atskirtas nuo citoplazmos ir gana kompaktiškas darinys paprastai išsidėstęs ląstelės centre. Prokariotų DNR molekulė yra superspiralizuota ir išsidėsčiusi kilpomis. Susidarant tokiai kompaktiškai DNR, dalyvauja RNR molekulės, fermentas girazė ir kai kurios kitos medžiagos. Nukleoido DNR molekulėje užkoduota visa ląstelei būtina genetinė informacija todėl, dažnai jis vadinamas **bakterijų chromosoma**. Bakterijos ląstelėje nukleoidų skaičius gali kisti. Ramybės būklės ląstelėje nukleoidas būna vienas, o prieš ląstelės dalijimąsi pusiau, DNR padvigubėja ir po vieną identišką nukleoidą atitenka kiekvienai dukterinei ląstelei. Logaritminio augimo fazės ląstelėje nukleoidų kopijų gali būti net keturios ir daugiau. Pavyzdžiui, *Oscillatoria amoena* siūliškose ląstelėse būna net 8 nukleoidai.



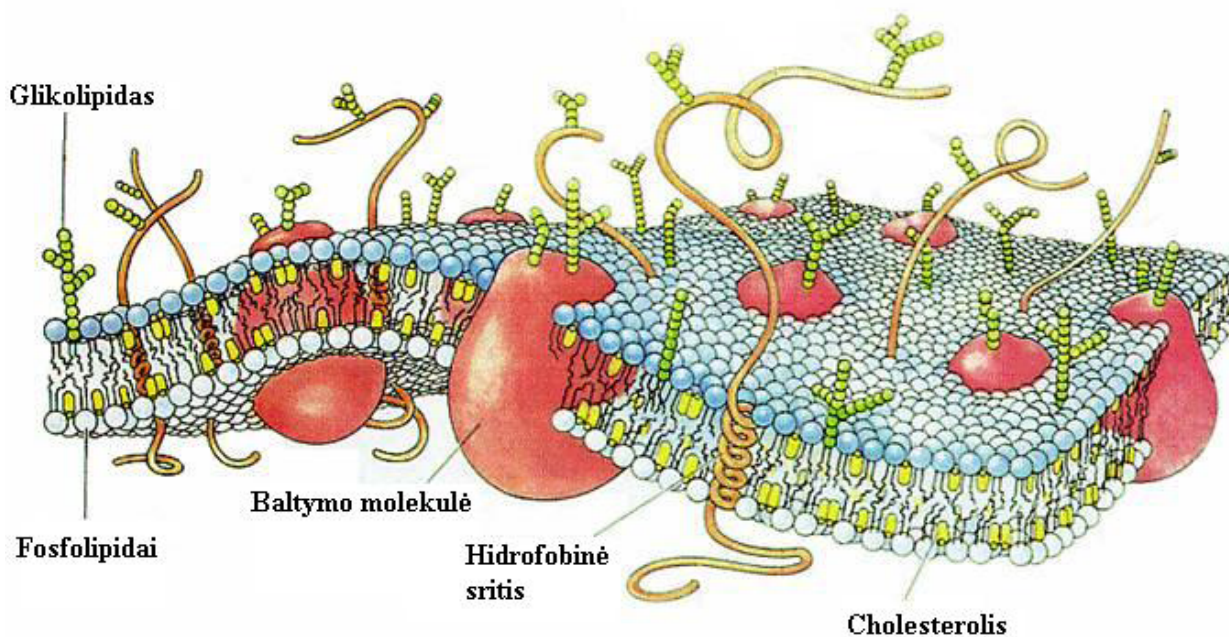
2.6 pav. Bakterijos nukleoidas (A) ir plazmidės (B)

(pagal <http://microbepundit.blogspot.com/2006/03/replication-mechanisms-of-bacterial.html>)

Bakterijų ir kai kuriuose mieliagrybių ląstelėse, be nukleoido, citoplazmoje dažnai būna autonominės, mažos, žiedinės DNR molekulės, kurios vadinamos **plazmidėmis** (2.6 pav., B). Jos šimtais kartų trumpesnės negu nukleoido DNR (1-5 % nukleoido ilgio), o kiekis – įvairus. Plazmidės replikuojasi nepriklausomai nuo nukleoido, bet dalijantis ląstelei plazmidžių DNR irgi padvigubėja. Jos mikroorganizmams nėra būtinos, tačiau esant tam tikroms sąlygoms, genai esantys plazmidėse, gali būti labai svarbūs ląstelės išgyvenimui ir augimui. Nuo plazmidžių priklauso, ar ląstelė turi F faktorių (F nuo angliško žodžio *fertility* – vaisingumas) ir konjugacijos proceso ataugas – lytines piles (F-pilus). Ląstelės-donorės turi F-piles ir F faktorių, todėl gali dalyvauti konjugacijoje (lot. *conjugatio* –

susijungimas) ir perduoduoti ląstelės-donorės požymius ląstelei-recipientei, kurių ji neturi. Plazmidėse būna genai, lemiantys bakterijų atsparumą antibiotikams, sulfanilamidams, sunkiųjų metalų (gyvsidabrio, kadmio, nikelio ir kt.) druskoms, sugebėjimą skaidyti kamfarus, salicilo rūgštį, naftaliną ir kitus sudėtingus junginius, sudaryti gumbelius ir fiksuoti azotą, sintetinti indolilacto rūgštį. Plazmidės yra labai svarbios prokariotų evoliucijoje ir genų inžinerijoje.

Citoplazmos membrana yra 5-10 nm storio daugiasluoksnis ir plastiškas darinys skiriantis ląstelės turinį nuo ląstelės sienelės. Daugelio prokariotų ląstelių ji yra vienintelė biologinė membrana, kurią suardžius arba jai suirus, ląstelė žūsta. Ji sudaryta iš baltymų (50-75%) ir lipidų (15 iki 45%) komplekso, bei nedidelio sacharidų ir riebalų kiekio (2.7 pav). Membrana sudaro 8-15 % ląstelės sausosios masės. Ląstelės membranoje yra 70-90 % visų ląstelės lipidų kurių pagrindinė dalis – fosfolipidai, 3-fosfoglicerolio dariniai (vyrauja fosfatidilglicerolis ir kardiolipinas). Prokariotų ląstelėse fosfolipidų yra itin daug, jie labai įvairūs ir būdingi tam tikrų genčių ir rūšių bakterijoms. Pro elektroninę mikroskopą citoplazmos membranoje matomi du elektronams nepralaidūs, o tarp jų – skaidrus sluoksnis.



1.3 pav. Ląstelės citoplazmos membrana
(pagal https://lt.wikipedia.org/wiki/Plazmin%C4%97_membrana)

G. Dausonas ir D. Danielis (**Hugh Davson** ir **James Danielli**) 1935 m. pasiūlė modelį, nusakantį, kad citoplazmos membraną sudaro du sluoksniai baltymų, o tarp jų – sluoksnis lipidų. Dabar šis modelis ženkliai pakoreguotas gaunant vis naujus tyrimų duomenis. Nustatyta, kad daugelis membranų lipidų yra pusiau skystos būsenos ir sudaro dvigubą sluoksnį, kuriame polinės hidrofilinės „galvutės“ nukreiptos į išorę, o hidrofobiškos „uodegėlės“ – į membranos vidų. Manoma, kad į tokį membranų lipidinį pagrindą įsiterpusios asimetriškai orientuotos baltymų molekulės. Vienos jų išsidėsčiusios lipidų dvigubo sluoksnio paviršiuje, kitos dalinai ar pilnai panirusios lipiduose ar tarsi pervėrusios jų sluoksnį kiaurai.

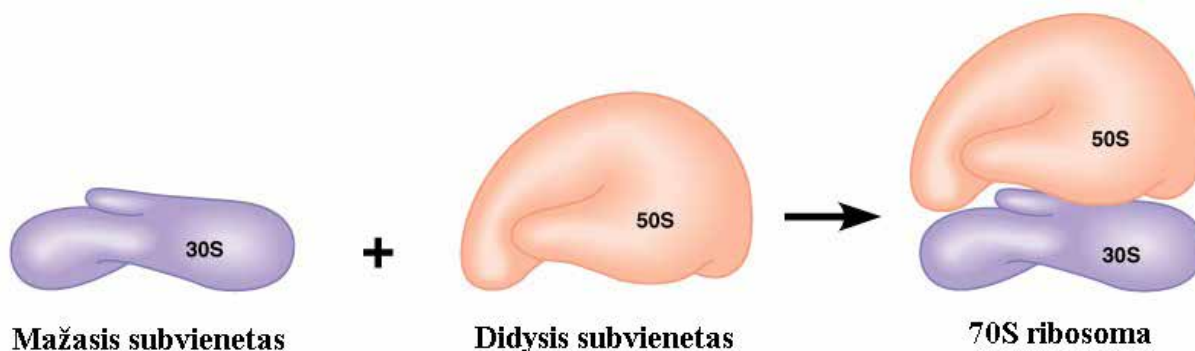
Prokariotų citoplazmos membrana nėra vien mechaninis barjeras – joje lokalizuotos permeazės ir oksidacinio fosforilinimo fermentai, lemiantys metabolitų ir jonų transportą, fermentų išskyrimą iš ląstelės. Membrana yra svarbi nukleoido DNR replikacijai, ląstelės sienelės komponentų sintezei ir kai kurių bakterijų sporų susidarymui.

Citoplazma – ląstelės vidaus turinys, kurį gaubia citoplazmos membrana. Citoplazmoje struk-

tūriškai galima gauti dvi, centrifugavimo metu, išsiskiriančias frakcijas. Citoplazmos dalis, turinti homogenišką konsistenciją vadinama **citozoliu**. Jį sudaro vanduo, baltymai, polisacharidai, riebalai bei kitos koloidinės ir ištirpusios būklės medžiagos ir RNR. Šių medžiagų kiekis priklauso nuo bakterijų amžiaus, mitybos ir aplinkos sąlygų. Kitą citoplazmos dalį sudaro įvairūs struktūriniai elementai: ribosomos, vidinės membranos, DNR ir įvairios cheminės prigimtys bei funkcinės paskirties intarpai.

Citoplazmos vidinės membranos susidaro įlinkstant citoplazmos membranai. Jos būna kelių rūšių – **fotosintezės membranos** ir **mezosomos**. Fotosintezės membranos aptinkamos tik fotosintetinančių bakterijų ląstelėse (pvz, melsvabakterių). Jos būna gausios ir įvairios struktūros: vamzdelio, pūslelės (vezikulės, chromatoforai) arba uždarytų plokščių diskų (tilakoidai), sudarytų iš dviejų susiglaudusių membraninių plokštelių (lamelių). Purpurinėse ir žaliosiose sierabakterėse yra membranų, turinčių bakteriochlorofilų ir karotenoidų, taip pat fotosintezės elektronų pernašos (citochromų, ubichinono) ir fosforilavimo grandinės sistemos komponentų. Šių membranų morfologija ir kiekis priklauso nuo šviesos intensyvumo, deguonies, ląstelės mitybos sąlygų ir amžiaus. Bakterijų mezosomos yra plokšteliniai, vamzdeliniai arba vezikuliniai kūneliai, išsidėstę membranos „kišenėse“. Prokariotuose mezosomos dalinai atlieka eukariotų mitochondrijų funkcijas. Mezosomos būdingos daugeliui prokariotų, ypač gramteigiamoms bakterijoms. Išskiriami trys mezosomų tipai – lameliarinės – sudarytos iš plokštelių, vezikuliarinės – pūslelių formos ir tubuliarinės vamzdelių formos, bet dažnai būna ir mišrios.

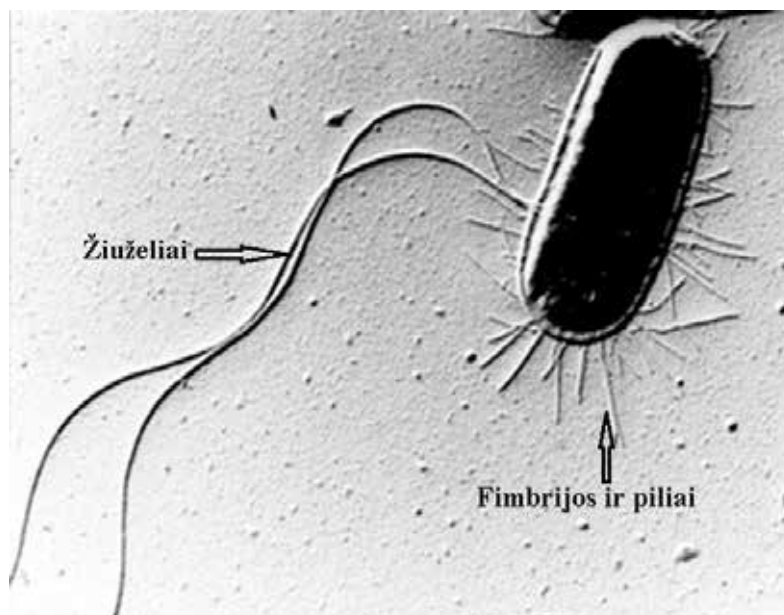
Ribosomos yra ribonukleoproteidinės dalelės vykdančios ląstelės baltymų biosintezę. Ji vyksta ne pavienėse ribosomose, o ribosomų grandinėse, kurios vadinamos **polisomomis**. Bakterijų ląstelėje būna nuo 500 iki 50 000 ribosomų. Kuo ląstelė sparčiau auga, tuo daugiau joje būna ribosomų. Pavyzdžiui, greitai augančioje *Escherichia coli* ląstelėje yra apie 20 000 ribosomų, kurių bendroji masė sudaro apie 1/4 visos bakterijos masės. Ribosoma – tai kompleksas, sudarytas iš 2 subvienetų, kurių kiekvienas susideda iš baltymo ir specifinės RNR molekulės, vadinamos ribosomine RNR (**rRNR**). Ribosomose būna sutelkta maždaug 85-80 % visos ląstelės RNR. Prokariotų ribosomos yra mažesnės (16x 18 nm dydžio) ir ne tokios sudėtingos, kaip eukariotų, skiriasi baltymų kiekiu bei rRNR molekulės struktūra. Šios ribosomos dar vadinamos **70S** ribosomomis, o eukariotinės – **80S** ribosomomis. Raidė S žymi Svedbergo vienetą, kuris nurodo santykinį nusėdimo greitį centrifuguojant dideliu greičiu. 70S ribosomą sudaro mažasis 30S subvienetas, turintis 1 rRNR molekulę ir didysis 50S subvienetas, turintis 2 rRNR molekules (2.8 pav.). Kai kurie antibiotikai slopina baltymų sintezę 70S ribosomose. Tokie antibiotikai kaip streptomocinas ir gentamicinas jungiasi prie 30S subvieneto šitaip sutrikdydami baltymų sintezę. Kiti antibiotikai, kaip eritromocinas ir chloramfenikolis, sutrikdo baltymų sintezę jungdamiesi prie 50S subvieneto. Dėl prokariotinių ir eukariotinių ribosomų skirtumų, bakterijų ląsteles antibiotikai sunaikina, o eukariotinės ląstelės lieka nepažeistos.



2.8 pav. Bakterijų ribosomos subvienetai ir jos erdvinė struktūra

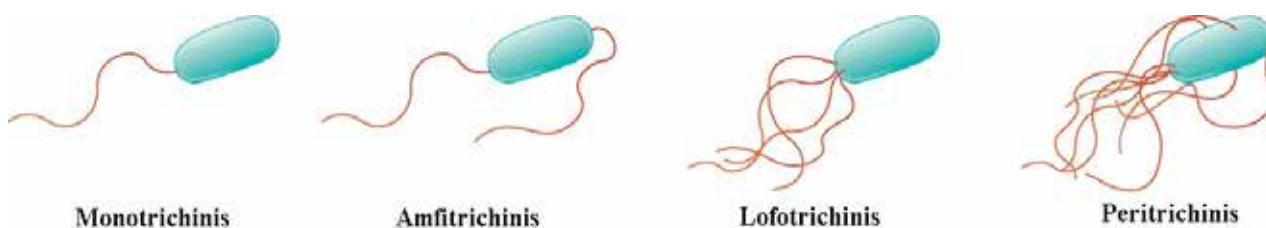
(iš http://mol-biol4masters.masters.grkraj.org/html/Protein_Synthesis5-Ribosome_as_Translation_Machine.htm)

Ląstelės ataugos. Daugelio prokariotų ląstelių paviršiuje būna įvairių ataugų. Tai žiuželiai, fimbrijos ir pilės (2.9 pav.).



2.9 pav. Bakterijos ląstelės įvairios ataugos – žiuželiai, fimbrijos ir pilės
(iš <http://wwwuser.gwdg.de/~mhopper/a1.jpg>)

Tos ataugos, nuo kurių priklauso ląstelės gebėjimas judėti skystoje terpėje, yra vadinamos žiuželiais. Bakterijų žiuželių paskirtis ta pati kaip ir eukariotų žiuželių, bet jų sandara daug paprastesnė. Jie sudaryti iš baltymo flagelino, kuris pagal struktūrą priklauso gebančių susitraukti miozino tipo baltymų grupei. Žiuželiai prisitvirtinę prie ląstelės kelių diskų sistema, išsidėčiusia ląstelės sienelėje ir citoplazmos membranoje. Bakterijų žiuželiai yra labai ploni, bet ilgesni už kitas ląstelės ataugas. Žiuželių skersmuo tesiekia 10-20 nm, o ilgis – 1-70 μm ir pro optinį mikroskopą, be specialaus dažymo nematomi. Bakterija jų gali turėti nuo 1 iki 1000. Žiuželio judesiai primena laivo sraigto veikimo rotacinį principą – žiuželiams sukantis apie savo ašį, pati ląstelė tuomet juda priešinga kryptimi. Žiuželių skaičius, dydis ir išsidėstymas būna įvairūs ir dažnai yra svarbus požymis identifikuojant atskiras prokariotų rūšis. Atsižvelgiant į žiuželių skaičių ir jų padėtį ląstelės paviršiuje, yra skiriami tokie žiuželių išsidėstymo būdai (2.10 pav):



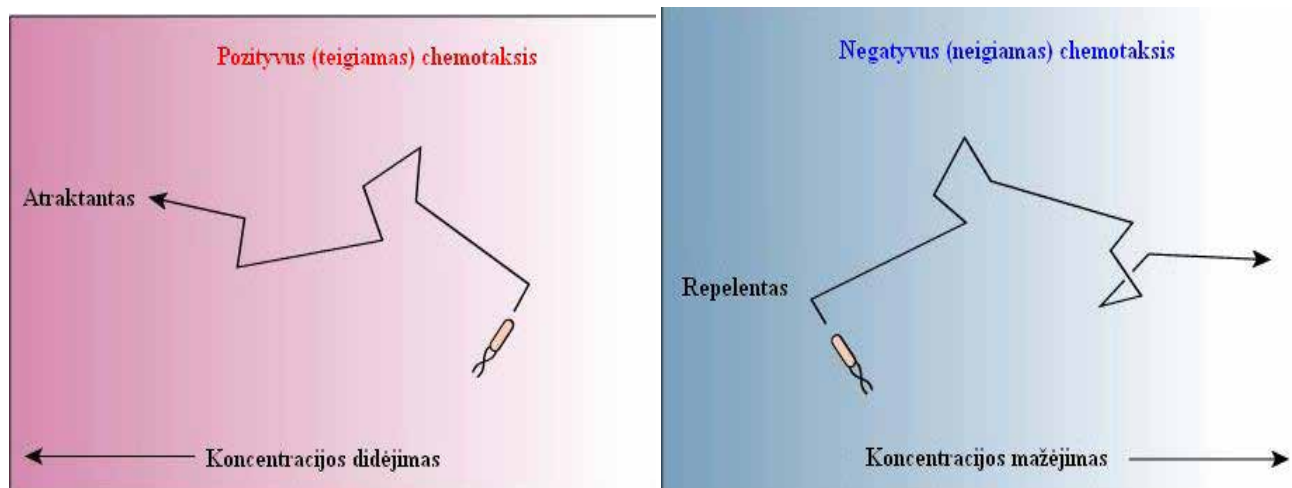
2.10 pav. Bakterijų žiuželių skaičius ir išsidėstymo būdai
(iš <https://openstax.org/books/microbiology/pages/3-3-unique-characteristics-of-prokaryotic-cells>)

- **monotrichinis** – bakterija turi ląstelės gale vieną žiuželį (pvz., *Vibrio cholerae*);
- **amfitrichinis** – abiejuose ląstelės galuose po vieną žiuželį (pvz., *Alcaligenes faecalis*);
- **lofotrichinis** – viename ląstelės gale žiuželių pluoštas (pvz., *Spirilla sp.*);
- **amfilofotrichinis** – abiejuose ląstelės galuose po pluoštą žiuželių (pvz., *Spirillum volutans*);
- **peritrichinis** – kai žiuželiai išsidėstę įvairiai visame ląstelės paviršiuje (pvz., *Salmonella typhi*).

Bakterijų judėjimo greitis priklauso nuo to, kaip išsidėstę žiuželiai, taip pat nuo aplinkos fizinių ir cheminių savybių, jos klampumo, osmosinio slėgio ir pH. Nustatyta, kad bakterijos su galuose

išsidėsčiusiais žiuželiais juda sparčiau negu peritrichinės. Greičiausios bakterijos (*Vibrio cholerae*) per minutę gali nuplaukti 3000 kartų ilgesnį už pačią ląstelę atstumą t. y. apie 12 mm.

Bakterijų judesiai būna netvarkingi arba orientuoti. Judrios bakterijos juda aktyviai ir kryptingai, jos reaguoja aplinkos dirgiklius ir juda link jų arba nuo jų. Tokie judesiai vadinami **taksiau** (gr. *taxis* – išsidėstymas tam tikra tvarka). Judrios bakterijos visuomet juda ta kryptimi, kur yra joms palankesnės sąlygos. Cheminių medžiagų sukeltas taksis vadinamas **chemotaksiau**, nevienodos deguonies koncentracijos – **aerotaksiau**, šviesos – **fototaksiau**. Judrios bakterijos turi daug receptorių įvairiose ląstelės vietose, pavyzdžiui virš ar po ląstelės sienoje. Šie receptoriai pajunta dirgiklius. Atsakas į stimulą perduodamas žiuželiui. Jei taksis teigiamas, dirgiklis vadinamas *atraktantu*, link kurio bakterija judės. Jei taksis neigiamas, medžiaga vadinama *repelentu*, bakterija judės nuo jo tolyn (2.11 pav). Pavyzdžiui, aerobinės bakterijos juda link deguonies, o anaerobinės vengia deguonies.



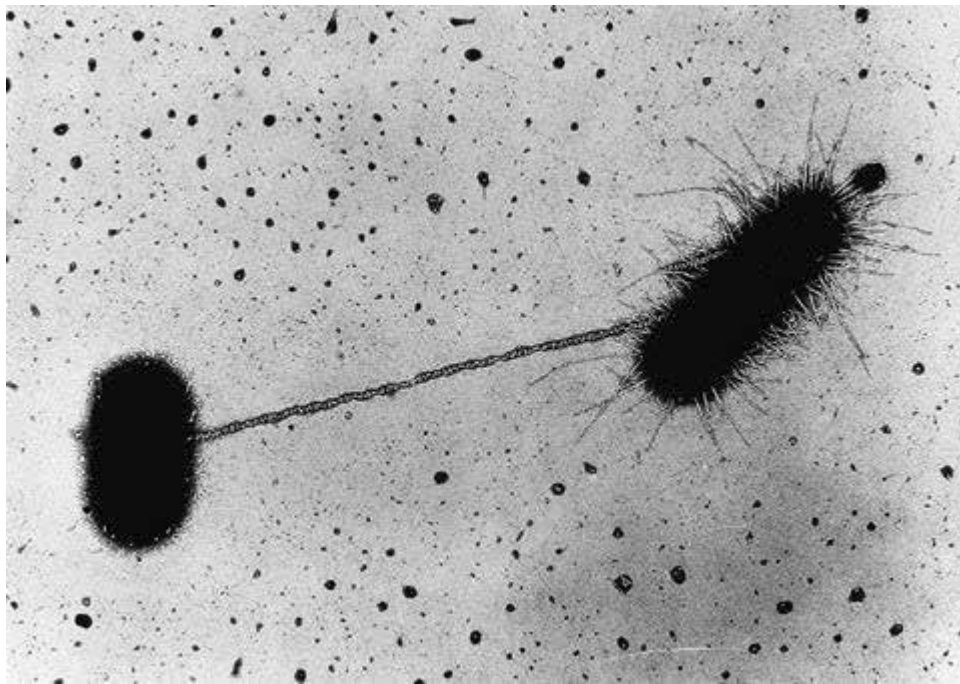
2.11 pav. Bakterijų aktyvaus judėjimo būdai (taksiai)
(iš <http://chemotaxis.biology.utah.edu/>)

Be žiuželių, kai kurių, dažniausiai gramneigiamųjų, bakterijų paviršiuje būna nuo kelių iki kelių tūkstančių trumpų (iki 12 μm), plonų (3-25 nm storio) ir tiesių ataugų – **fimbrijų**. Fimbrijas sudaro vienos rūšies baltymas (pilinas), kurio subvienetai yra tuščiavidurio siūlo pavidalo. Jos nesusijusios su bakterijų judėjimu, jų gali turėti ir judrieji, ir nejudrieji prokariotai. Fimbrijų dėka bakterijos prikimba prie kitų ląstelių arba substratų, apsigina nuo parazitų. Fimbrijos siejamos su bakterijų bioplėvelių ar kitokių sankeapų susiformavimu ant įvairių paviršių: skysčių, stiklo, uolienų ir t.t. Patogeninės bakterijos fimbrijomis prikimba ir prie organizmų epitelinio audinio. Pavyzdžiui, *Escherichia coli* O157 fimbrijos leidžia bakterijai prisitvirtinti plonajame žarnyne, kolonizuoti žarnyno epitelio ląsteles ir sukelti stiprų viduriavimą. *E. coli* padermės neturinčios fimbrijų ligos nesukelia.

Kai kurios bakterijos gali turėti 1 – 2 į fimbrijas išoriškai panašias ataugas vadinamas **pilėmis** (angl. *pile* – plaukeliai, šereliai). Pilės dažniausiai yra ilgesnės už fimbrijas, bet trumpesnės už žiuželius. Jos sudarytos iš pilino tipo, galinčių susitraukti baltymų ir yra tuščiavidurio vamzdelio pavidalo. Pilių augimą kontroliuoja plazmidžių genai, todėl ląstelės be plazmidžių šių ataugų neturi. Yra žinomos kelių tipų pilės – vienos jų atsakingos už ląstelės judėjimą, kitos – už DNR pernešimą iš vienos ląstelės į kitą. Bakterijos pilės pailgėja ir prisitvirtina prie tinkamo substrato paviršiaus ar kitos ląstelės tuomet susitraukia baltymas pilinas ir pačios pilės sutrumpėja. Toks judėjimo be žiuželių būdas sukuria trumpus, trūkčiojančius judesius. Šis judėjimas būdingas *Neisseria gonorrhoeae*, *Pseudomonas aeruginosa* ir kai kuriems *E. coli* kamienams. Mokslininkai nustatė, jog *N. gonorrhoeae* (gonorėją sukelianti bakterija) yra stipriausia gyva būtybė pasaulyje. Išmatavus santykinį stiprumą paaiškėjo, kad šie mikroorganizmai sugeba sukurti stūmimo jėgą, 100 000 kartų didesnę nei jų pačių

svoris. Palyginimui, tai būtų tarsi žmogus sugebėtų pakelti 10 tūkstančių tonų. Kitas, su pilėmis susijęs judėjimas vadinamas slydimu, tai miksobakterijų judėjimas. Toks judėjimas leidžia mikroorganizmams judėti terpėse, turinčiose mažai drėgmės, pavyzdžiui, dirvoje.

Kai kurios pilės pritraukia bakterijas viena prie kitos, kad perduoti DNR iš vienos ląstelės į kitą. Toks procesas vadinamas **konjugacija**, o pilės, leidžiančios šiam procesui įvykti – **lytinėmis pilėmis** arba **F pilėmis**. Jos yra geriausiai ištirta pilių grupė. Jos dalyvauja ląstelių „lytiniame“ procese: sudaro sąsają tarp ląstelės – genetinės informacijos donorės (perduoda DNR) ir genetinės informacijos recipientės (priima DNR), susidaro konjugacinis tiltelis, per kurį konjugacijos proceso metu perduodama DNR (2.12 pav.).

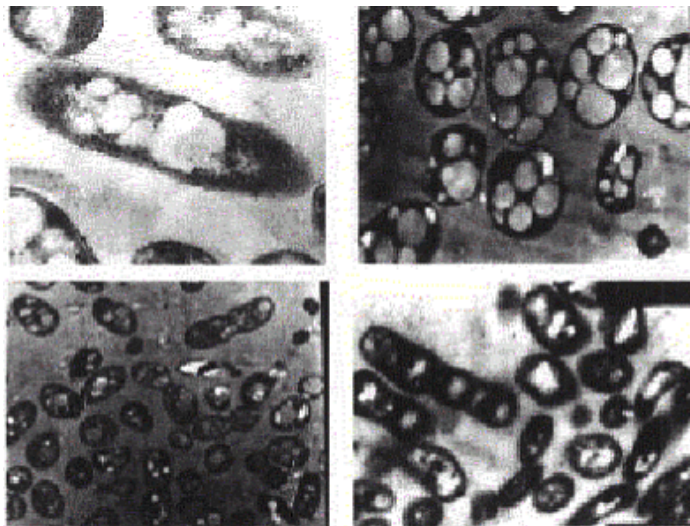


2.12 pav. Konjuguojančiosios bakterijos: kairėje – ląstelė recipientė (F⁻), dešinėje – ląstelė donorė (F⁺)
(iš <https://sciencesamhita.com/what-is-bacterial-conjugation/>)

Konjugacijos metu, ląstelės donorės, vadinamos F⁺, pilė prisijungia prie tam tikrų kitos ląstelės recipientės F⁻ receptorių. Bakterija gali būti tiek tos pačios, tiek kitos rūšies. DNR iš F⁺ ląstelės perduodama ląstelei F⁻, neturinčiai šios DNR. Po konjugacijos, recipientinė ląstelė gali įgauti naują savybę, pavyzdžiui, atsparumą antibiotikui ar geresnį prisitaikymą prie aplinkos, be to ji taip pat tampa F⁺ ląstele.

Intracitoplazminiai intarpai. Mikroorganizmų ląstelių citoplazmoje dažnai būna atsarginių maisto medžiagų atsargų arba metabolizmo atliekų granulių, vadinamų intarpais (2.13 pav.).

Intarpų cheminė sudėtis ir buvimas priklauso nuo mikroorganizmo rūšies ir nuo aplinkos sąlygų. Intarpai nėra būtina ląstelių ultrastruktūros dalis, bet gali turėti reikšmės ląstelei išgyventi, ypač nepalankiomis sąlygomis. Dauguma intarpų – tai atsarginės medžiagos, sukauptos mikroorganizmams patekus į geras mitybos sąlygas. Pasibaigus maisto medžiagoms aplinkoje, intarpai palaipsniui sunaudojami maistui. Atsarginių maisto medžiagų intarpais būna polisacharidai (glikogenas, krakmolas ir į krakmolą panaši medžiaga – granuliozė), lipidai (β-oksisviesto rūgšties polimerai, riebalai, vašakai), polifosfatai (voliutinas), sierra, polipeptidai ir kitos medžiagos. Granuliozę kaupia *Clostridium* genties bakterijos, krakmolą – *Acetobacter*, glikogeną – grybai, *Bacillus* ir kt. bakterijos. Visi išvardinti polisacharidai yra gliukozės turintys polimerai, kurie maisto trūkumo sąlygomis naudojami kaip rezerviniai anglies ir energijos šaltiniai. Lipidinius intarpus – poli-β-hidroksisviesto rūgšties polimerus, kaupia dauguma aerobinių bakterijų, melsvabakterės ir anaerobinės fototrofinės bakte-



2.13 pav. Intracitoplazminiai intarpai bakterijų ląstelėse (iš https://www.researchgate.net/figure/Scanning-electron-microscope-showed-PHA-granules-in-various-bacterial-cells-isolated-from_fig1_43563521)

rijos. Kai kurių bakterijų ląstelėse šių polimerų susikaupama iki 70 % sausos ląstelės masės. Lipidai bakterijoms taip pat yra rezervinis anglies ir energijos šaltinis, jie aktyviai kaupiami, kai terpėje gausu anglies išteklių, bet mažai azoto. Tikruosius riebalus kaupia grybai, o vaškus – mikobakterijos, nokardijos, aktinobakterijos. Granulių pavidalo fosfatinius intarpus – voliutino grūdėlius ir kiti polifosfatus kaupia spirilos, žaliadumbliai. Juos mikroorganizmai naudoja kaip fosforo šaltinius. Sieros intarpai charakteringi anaerobinėms fotosintetinančioms sierabakterėms, aerobinėms tioninėms bakterijoms (*Beggiatoa*, *Thiothrix*, *Chromatium* ir kt.) ir kai kurioms melsvabakterėms. Molekulinė siera anaerobams yra elektronų donorė, o aerobinėms bakterijoms – energijos šaltinis.

Melsvabakterių kaupiamos atsarginės medžiagos, kurias sudaro arginino ir asparagino rūgšties turintys polipeptidai, vadinamos **cianofilinėmis granulėmis**. Tai specifiniai šioms bakterijoms būdingi intarpai, kurie atsiranda melsvabakterėse, kai jos kultivuojamos daug azoto turinčiose terpėse, ir išnyksta, kai azoto ištekliai terpėje išsenka.

Vandenyje gyvenančių prokariotų (pvz., fototrofinės archėjos *Halobacterium*) ląstelėse dažnai būna dujų vakuolės – **aerosomos**. Tai yra intarpai, kurie padeda prisitaikyti prie gyvenamosios aplinkos – aerosomos palaiko bakterijas optimaliame vandens gylyje. **Aerosomos** turi sudėtingą struktūrą, primenančią bičių korį. Jų membrana pralaidi dujoms, bet nelaidi vandeniui ir, reguliuodamos dujų kiekį vakuolėse, vandenyje gyvenančios bakterijos gali judėti vertikaliai aukštyn arba žemyn. Aerosomų neturi žiuželiniai prokariotai, todėl jos yra žiuželių pakaitalas, užtikrinantis tokių mikroorganizmų vertikalųjį judrumą vandenyje.

Fotosintetinančiose bakterijose būna intarpų turinčių specialią metabolinę paskirtį. Pavyzdžiui, žaliosios bakterijos turi **chlorosomas**, o melsvabakterės – **fikobilisomas**. Šiuose intarpuose yra pigmentų, adsorbuojančių šviesos kvantus ir juos perduodančių į fotoreakcijų centrus, t. y. jos veikia kaip saulės elementai. Kai kurių chemohtotrofinių fototrofinių prokariotų ląstelėse yra daugiabriaunių intarpų, vadinamų **karboksisomomis**, kurios apsaugo CO₂ fiksavime dalyvaujančią fermentą ribulozodifosfatakarboksilazę nuo proteazių poveikio.

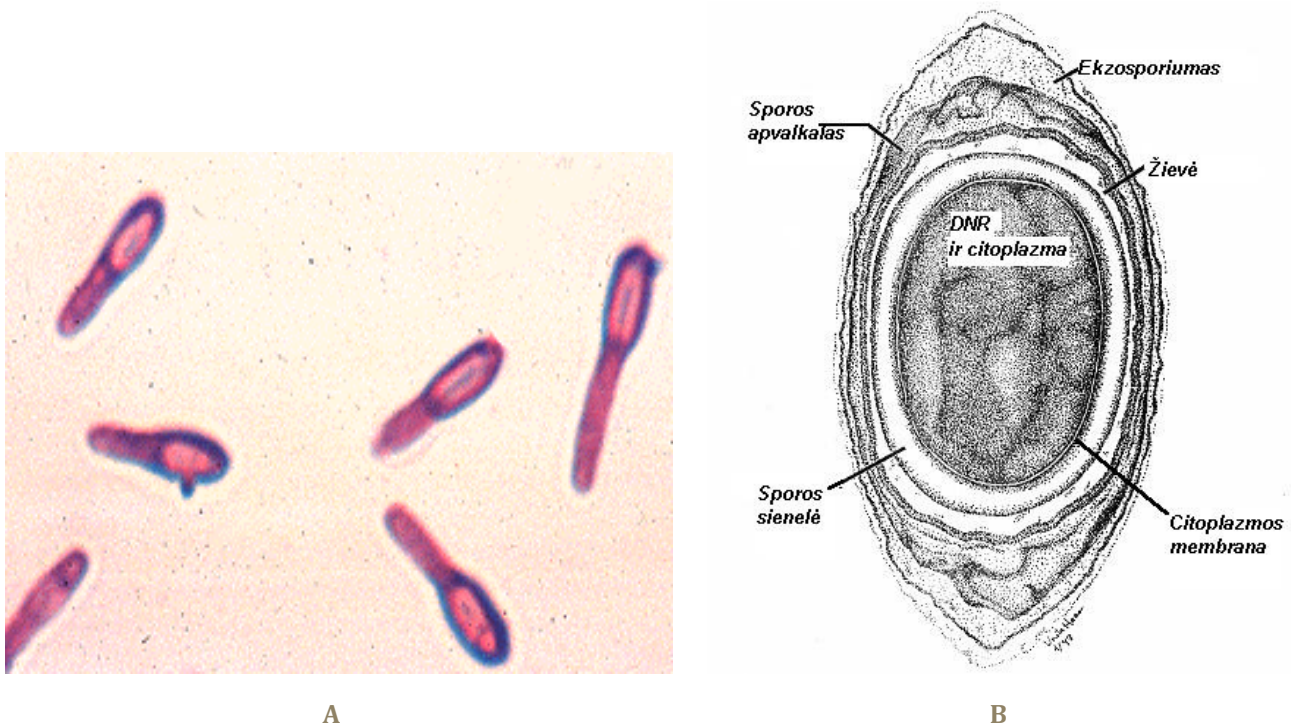
Sporos ir kiti ląstelių ramybės būsenos dariniai. Kai kurie prokariotai, vykstant specifinei jų ląstelių morfologinei diferenciacijai, gali išlikti gyvybingi net ir labai nepalankiomis aplinkos sąlygomis. Po tokių pokyčių ląstelės yra tarsi apimtos ramybės (anabiozės) būklės, todėl kartais vadinamos ramybės būsenos dariniais. Tai yra **sporos**, **cistos**, **akinetės** ir kai kurie kiti morfologiniai dari-

niai. Sąlygos, dėl kurių aktyvios (vykdančios įprastinį metabolizmą) bakterijų ląstelės virsta ramybės būsenos dariniais, yra:

- tam tikros maisto medžiagos, arba metabolitai;
- tam tikra temperatūra; pvz., cianobakterijų akinetų gausėja, kai yra žema temperatūra;
- aplinkos pH;
- substrato drėgmė (a_w);
- aeracijos sąlygos ir kt.

Pavyzdžiui, kai terpėje yra pakankamai maisto medžiagų, *Arthrobacter* yra lazdeliškos formos. Kai terpėje baigiasi maistas, *Arthrobacter* virsta rutuliškos formos ląstelėmis, kurios geriau išgyvena maisto trūkumo sąlygas – jos yra ramybės būsenos dariniai.

Sporas gali sudaryti daugiau nei 20 genčių bakterijos (*Bacillus*, *Clostridium*, *Desulfotomaculum*, *Sporolactobacillus*, *Sporosarcina* ir kt.). Bakterijų sporas visuomet susidaro ląstelės viduje, todėl vadinamos **endosporomis** (gr. *endon* – viduje, *sporos* – sėkla). Nors endosporas formuoja tik gramteigiamos **bakterijos**, viena gramneigiamųjų bakterijų rūšis *Coxiella burnetii* formuoja panašias į endosporas struktūras, kurios atsparios karščiui ir chemikalų poveikiui. Endosporų formavimosi procesas vadinamas **sporuliacija**, o bakterijos gebančios sudaryti sporas vadinamos **sporogeniškosiomis** bakterijomis. Vienoje bakterijos ląstelėje susidaro viena endospora, todėl skirtingai nuo grybų ar sporinių induočių sporų, tai ne dauginimosi, bet prisitaikymo prie nepalankių vegetacijai sąlygų būdas. Ji gali būti tam tikroje ląstelės vietoje ir tai yra pakankamai stabilus morfologinis požymis padedantis atpažinti atskirų rūšių bakterijas, pvz., *Bacillus megaterium* sporas susiformuoja ląstelės centre, *Clostridium tetani* – gale, *C. botulinum* – nežymiai nutolusi nuo galo (2.14, A pav.).



2.14 pav. Bakterijų (*Clostridium tetani*) ląstelės su endosporomis (A) ir subrendusios endoporos skerspjūvis (B)
(iš <http://photoaltan6.blogspot.com/2011/12/clostridium-tetani.html> ir <https://www.mediavida.com/foro/ciencia/puede-endospora-vivir-eternamente-541776>)

Endosporų susidarymas – tai sudėtingas bakterijos ląstelės diferenciacijos procesas, kuriame išskiriamos 4 sporas formavimosi stadijos: paruošiamoji, priešporė, apvalkalų susidarymo ir bren-dimo. Paruošiamosios stadijos etape ląstelėje kinta baltymai, dalis jų sintetinami iš laisvųjų ląstelės aminorūgščių. Iš diaminopimelo rūgšties, esančios ląstelės sienelėje, susiformuoja tik sporoms bū-

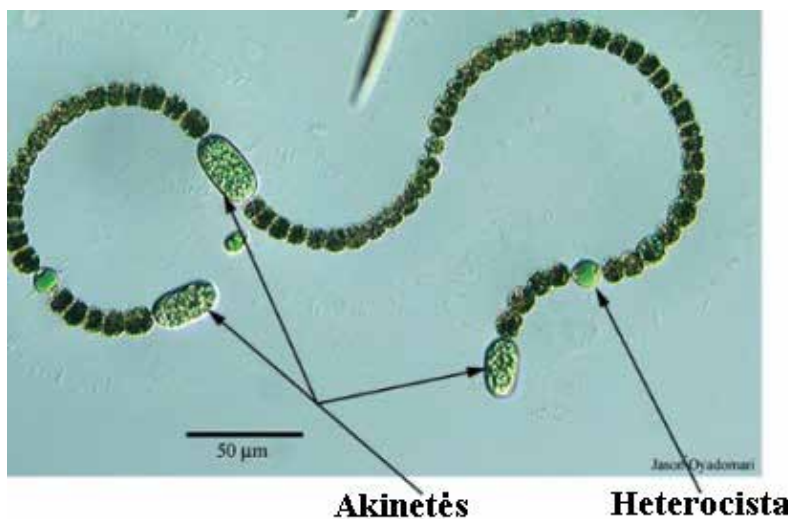
dinga dipikolio rūgštis, kurioje gausu kalcio jonų. Manoma, kad dipikolio rūgštis apsaugo endosporos DNR molekulę nuo pažeidimų. Taip pat ląstelėje dvigubėja DNR, apie ją koncentruojasi lipoproteinai. Vieną, naujai susidariusią, DNR grandinę apgaubia sutankėjusi citoplazma – tai endosporos formavimosi centras, o kita vėliau suyra į nukleotidus. Priešsporės stadijoje citoplazmos membrana įdumba ir susiformuoja pertvarėlė (septa). Ji atskiria endosporos susidarymo centrą nuo likusios ląstelės protoplasto dalies – susidaro priešsporė. Ją apgaubia atsparūs apvaskalai. Priešsporės membranoje sintetinami junginiai analogiškai bakterijos sienelės komponentams. Iš jų formuojasi priešsporės sienelė arba būsimosios sporos vidinis apvaskalas. Išorinį sporos apvaskalą sintetina motininės ląstelės citoplazmos membrana. Jis būna sudarytas iš kelių sluoksnių. Tarp išorinio ir vidinio apvaskalų išsidėsto tinkliškos struktūros peptidoglikanas ir susiformuoja sporos žievė. Daugelio bacilų sporos žievę dar gaubia papildomas sluoksnis – egzosporiumas. Jo sandara įvairių rūšių bakterijose yra nevienoda. Didžioji dalis vandens, esančio pirminės endosporos citoplazmoje, pašalinama sporuliacijos pabaigoje, todėl endosporose nevyksta metabolizmas. Visi endosporos apvaskalai sudaro apie pusę jos sausos masės (2.14 pav., B). Bręsdama spora auga, tampa tipiškos formos ir lokalizuojasi konkrečioje ląstelės vietoje. Sporai subrendus, bakterijos sienelė suyra ir spora patenka į aplinką. Visi sporuliacijos morfologiniai ir biocheminiai procesai vyksta vienas po kito, nuoseklia tvarka. Sporogenezės bakterijos reaguoja į tam tikrus pokyčius aplinkoje, pvz., energijos šaltinių sumažėjimą, metabolitų perteklių, tam tikrų aminorūgščių ar bazių koncentracijos sumažėjimą ar trūkumą. Ląstelės tuomet keičia savo metabolizmą ir aktyvuoja sporuliacijos mechanizmą.

Subrendusios endosporos sudėtyje yra DNR, nedidelis kiekis RNR, ribosomų, fermentų ir kitų svarbių komponentų, kurie būtini metabolizmo atstatymui, endosporai sudygus. Bakterijų sporos yra daug atsparesnės kenksmingam įvairių veiksnių (pvz., aukšta ar/ir žema temperatūra, išdžiūvimas, liuzojantieji fermentai, žemas pH, jonizuojanti spinduliuotė ir kt.) poveikiui, nei paprastos ląstelės, bet tokio didžiulio jų atsparumo mechanizmai dar nėra visiškai ištirti. Nustatyta, kad sporų atsparumas susijęs su tuo, kad jos stipriai dehidratuotos, be to, vanduo yra surištos būsenos, jų baltymai kitokios sudėties. Besporės bakterijos ar vegetatyvinės bacilų ląstelės pakaitinus iki 80 °C žūsta per 10 minučių (pvz., pasterizacijos metu). Kai kurių bakterijų endosporos sausame karštyje, kai temperatūra 165 °C, žūva tik per 2 valandas, o 121 °C temperatūros vandens garuose – per 20 min. (pvz., sterilizacijos metu). Jos taip pat gali išlikti gyvybingos apie 20 min. koncentruotoje druskos rūgštyje. Skirtingai nuo vegetatyvinių ląstelių, sporos nežūva nuo sausros, padidintos druskų koncentracijos ir stiprios radiacijos. Be to endosporos yra ilgaamžės – pastovioje temperatūroje, tamsoje ir sausoje aplinkoje jos gali išlikti gyvybingos dešimtmečius, tūkstantmečius ir net milijonus metų. Patekusios į palankias sąlygas, sporos greitai – per 4-5 valandas sudygsta ir vėl tampa vegetatyvinėmis ląstelėmis. Tam būtina pakankama drėgmė ir temperatūra. Tuomet sporos išbrinksta, jose suaktyvėja fermentų veikla ir metabolizmas. Fermentai ištirpina apvaskalus, į aplinką išsiskiria dipikolio rūgštis, kalcio ir peptidoglikano perteklius. Spora netenka apie 25 – 30 % sausos masės. Iš žievės ties vidine citoplazmos membrana formuojasi naujos vegetatyvinės ląstelės sienelė. Dygstančios sporos apvaskalai plyšta, ir taip išauga nauja bakterija. Mokslininkams pavyko sudaiginti bakterijų sporas išskirtas iš šiaurėje išalusių mamutų liekanų ir Egipto piramidėse rastų mumijų. 1995 metais tyrėjai gintaro inkliuzuose (lot. *inclusus* – uždarytas, apsuptas) sustingusių bičių žarnyne rado ir sėkmingai sudaigino maždaug 40 milijonų metų senumo *Bacillus sphaericus* bakterijų sporas.

Kai kurios aktinobakterijos (*Actinoplanes*, *Micromonospora*, *Spirillospora*, *Streptosporangium*, *Streptomyces*, *Thermoactinomyces* ir kt.) gali ir daugintis sporomis. Šios bakterijos išaugina sporangijakočius, ant kurių gali susiformuoti nuo 1 iki kelių šimtų sporų. Tačiau aktinobakterijų sporos yra mažiau atsparios nepalankiems veiksniams ir trumpaamžės. Jos žūva per 70 min., esant 75°C, išlieka daigios tik apie 14 metų.

Azotobacter, *Bdellovibrio*, spirochetos, miksobakterijos, riketsijos gali sudaryti **cistas** – tvirta luobele apgaubtas ląsteles, skirtas pergyventi nepalankias sąlygas. Miksobakterijų cistos formuojasi, kai terpėje atsiranda glicerolio, kai kurių aminorūgščių. Azotobakterijų cistų gausėja, kai į maistinę terpę pridedama (3-oksiviesto rūgšties ir pagausėja divalenčių katijonų. Cistose aptinkama dvigubai daugiau lipidų negu vegetatyvinėse ląstelėse. Cistos pagal savo funkciją panašios į endosporas, bet jų sandara skirtinga. Be to, 100 % cistų žūva, jau 60 °C temperatūroje ir jos gyvybingos išbūna tik kelias savaites.

Melsvabakterės sudaro specifines ramybės būsenos darinius vadinamus **akinetėmis** (2.15 pav). Akinetės ženkiai skiriasi nuo vegetatyvinių ląstelių – jos stambesnės, pailgos arba ovalios, turinys grūdėtas, citoplazmoje daug atsarginių medžiagų (glikogeno, polifosfatų ir kt.), ląstelės sienelės peptidoglikano sluoksnis sustorėjęs, sustandėjęs gleivių sluoksnis. Akinečių apvalkale gausu polisacharidų, o citoplazmoje – mažai vandens. Formuojantis akinetėms citoplazmoje padidėja DNR, ribosomų kiekis, sumažėja chlorofilo ir kitų medžiagų kiekis, jose sulėtėjęs fotosintezės greitis. Melsvabakterijų akinetų gausėja, kai yra žema temperatūra, ląstelėms trūksta vandens, azoto arba pagausėja glutamo rūgšties. Nors akinetės yra ramybės būsenos dariniai skirti ištvirti nepalankias sąlygas, bet aukštai temperatūrai jos neatsparios – 95 % jų jau žūsta, temperatūrai pakilus iki 40 °C. **Heterocistos** yra siūliškųjų melsvabakterijų dariniai didesni už vegetatyvines ląsteles. Ties heterocistomis siūlai lengvai sutrūkinėja į atskiras dalis. Heterocistos susiformuoja kai aplinkoje trūksta azotinių junginių, nes jų paskirtis – azoto fiksavimas.



2.15 pav. Melsvabakterijų ląstelių dariniai – akinetės ir heterocista
(pagal <https://www.studyblue.com/notes/n/chapter-28/deck/12068997>)

Mikroorganizmų pigmentai. Daugelis mikroorganizmų yra bespalviai, tačiau kai kurių mikrobų ląstelės gamina pigmentus: karotenoidus, fenazinus, pirolus, azachinonus, antocianus ir kitus, nuo kurių jų kolonijos įgauna charakteringą spalvą. Šie pigmentai – antriniai metabolitai, gebėjimas juos sintetinti yra genetiškai nulemtas, bet dažnai priklauso nuo aplinkos sąlygų. Karotenoidai yra geltonos, oranžinės ar rausvos spalvos pigmentai, apsaugantys mikrobą nuo žalingo regimosios šviesos ir ultravioletinių spindulių poveikio – fotooksidacijos. Karotenoidus gaminantys mikrobai dažniausiai aptinkami atvirose saulės spinduliams vietose – ore, vandens telkinių paviršiuje, ant augalų. Karotenoidus dažnai turi įvairios aktinobakterijos (*Corynebacterium*, *Mycobacterium*, *Nocardia* ir kt.), mieliagrybiai (*Rhodotorula*, *Sporobolomyces* ir kt.). *Serratia marcescens* ir kai kurios aktinobakterijos sintetina junginius pirolus nuo kurių šių bakterijų kolonijos įgauna ryškiai raudoną spalvą. *Arthrobacter atrocyaneus*, *A. polychromogenes*, *Corynebacterium insidiosum*, *Vogesella indigofera*,

gamina ir išskiria į terpę mėlynos spalvos pigmentus – azachinonus, o dirvožemio bakterija *Chromobacterium violaceum* – mėlynai violetinius azachinonus. *Pseudomonas aeruginosa* gamina melsvą pigmentą – piocianiną. Kai kurie pigmentai pasižymi antibiotinėmis savybėmis, todėl jų turintys mikroorganizmai dažnai naudojami antibiotikų gamybai.

2.1.3. Eukariotinių mikroorganizmų sistematika, klasifikacija ir morfologija

Eukariotų (*Eukaryota*) dominija skirstoma į 5 karalystes: grybų (*Fungi*), pirmuonių (*Protozoa*), augalų (*Plantae*), gyvūnų (*Animalia*) ir chromistų (*Chromista*). Visose šiose karalystėse, yra labai mažų organizmų, kurie priskiriami mikroorganizmų grupei.

Karalystė – *Fungi* (Grybai) yra eukariotiniai vienaląsčiai arba daugialąsčiai organizmai. Daugialąsčių grybų kūnas vadinamas **grybiena (micelis)**. Ji sudaryta iš plonyčių, paprasta akimi neįžiūrimų, ir išsišakojusių gijų kurios vadinamos **hifais**. Žemesniųjų grybų hifai yra be pertvarėlių (**septų**), aukštesniųjų – septuoti. Grybai neturi plastidžių, todėl fotosintezės nevykdo. Jie yra heterotrofiniai organizmai ir minta maisto medžiagų **absorbcijos** iš substrato būdu (difuzijos būdu įsiurbia vandenyje ištirpusias medžiagas). Grybai dauginasi nelytiniu ir lytiniu būdais. Grybų nelytinės raidos fazė vadinama **anamorfa**. Nelytinis dauginimasis vyksta hifų, grybienos, laidų, rizomorfų arba vaisiakūnių sterilių dalių fragmentais, skleročiais, ląstelių pumpuravimu ir skilimu pusiau, nelytinėmis sporomis (konidijomis, sporangiosporomis, zoosporomis). Lytinio dauginimosi (gametangiogamija, gametogamija ir somatogamija) procesas baigiasi lytinių sporų, pavyzdžiui, aukšliasporių arba papėdsporių, susidarymu. Grybų lytinės raidos fazė vadinama **teleomorfa**. Jai būdingi įvairūs lytinio dauginimosi dariniai – gametos, gametangės, lytinės sporos ir vaisiakūniai. Šios raidos fazės gali dažnai keistis, o jas apibūdina dauginimosi ypatumai ir branduolių būseną. Skirtingai nei gyvūnų ar augalų karalysčių organizmuose, daugumos grybų raidos fazėse vyrauja haploidinė ir dikarioninė stadijos, o diploidinė fazė būna trumpalaikė. Grybų savybė vystymosi metu turėti daugiau nei vieną sporifikacijos formą vadinama **pleomorfizmu**. Manoma, kad grybai evoliucionavo iš žiuželinų heterotrofinių pirmuonių maždaug prieš 800 mln – 1 mlrd. metų. Grybai neturi chlorofilo, todėl jie negali fotosintetinti ir yra heterotrofai, bet minta holofitiniu būdu, jų ląstelių sienelėse dažniausiai būna chitino. Dėl šių ir kitų savybių, filogenetiniu požiūriu šie eukariotiniai organizmai yra artimesni gyvūnams nei augalams.

Dauguma grybų yra **saprotofai**, t. y. minta negyva organine medžiaga. Jie gali skaidyti tiek natūralias organines medžiagas (pavyzdžiui, medieną, žolinius augalus, gyvūnų liekanas), tiek ir beveik visas kitas žmogaus sukurtas organines medžiagas (pavyzdžiui, maisto produktus, audinius, popierių ir dažus). Kai kuriuos sudėtingus polimerinius junginius, pvz., ligniną, gali suskaidyti tik grybai. Dirvožemio grybų ir kitų mikroorganizmų suskaidytos organinės medžiagos virsta mineraliniais junginiais, įsisavinamais augalų. Grybai mineralizuoja didžiąją dalį įvairių organinių junginių, kuriuos pagamina kiti organizmai. Taigi, grybai yra labai svarbūs gamtoje ekosistemų dalyviai, kaip skaidytojai (ardytojai) – jie dalyvauja medžiagų apykaitoje. Kartu su bakterijomis grybai skaido augalų, gyvūnų, grybų ir kitų organizmų liekanas, formuoja humuso sluoksnį, ardo sunkiai yrančius medienos komponentus (celiuliozę ir ligniną). Miško ekosistemų biomasės produkciją reguliuoja medieną pūdantieji ir mikoriziniai grybai.

Dalis grybų yra **biotrofai** (parazitai) ir auga ant arba viduje kitų gyvų organizmų (augalų, gyvūnų (ir žmogaus) ar grybų), minta jų ląstelėse esančiomis medžiagomis. Parazitiniai grybai priklauso įvairioms grybų sisteminėms grupėms (jiems priskiriama apie 20 % visų grybų rūšių). Biotrofai turi parazitizmui skirtų prisitaikymų, pvz., išskiria specifinius fermentus, toksinus, augimo reguliatorius, formuoja **haustorijas** (lot. *haustor* – sėmėjas, siurbėjas) ir pan. Jų parazitinė veikla sukelia daugelį ligų – įvairias **mikozes** (augalų fuzariozes, miltliges, rūdliges, puvinius ir kt.) bei gyvūnų

ir žmonių ligas (aspergiliozes, kandidozes, dermatofitijas, histoplazmozės ir kt.). Tokie parazitiniai grybai, ligų sukėlėjai dar vadinami **patogeniniais**.

Vidutiniškai trečdalis grybų yra **simbiotrofai**. Jie sudaro mutualistines simbiozes su kitais organizmais. Pavyzdžiui kai kurie grybai kartu su dumbliais arba melsvabakterėmis suformuoja ypatingą simbiotinę gniužulą, vadinamą **kerpe** arba lichenizuotu grybu (gr. *leichēn* – kerpė). Tikslus kerpių rūšių skaičius nežinomas, įvairių šaltinių duomenimis jis svyruoja nuo 13 500 iki 18 000 rūšių (Lietuvoje – apie 630). Kiti simbiotrofiniai grybai su įvairių augalų šaknimis sudaro **mikorizas** (gr. *rhiza* – šaknis). Grybo hifai apraizgo šaknis, dažnai į jas ir įsiskverbia, skaido dirvožemio organinius junginius, padaro juos tirpius ir tinkamus augalų mitybai, didina šaknų siurbiamąjį paviršių, padeda joms siurbti vandenį ir mineralines druskas. Augalai iš grybų gauna tirpių azoto ir fosforo junginių ir fiziologiškai aktyvių medžiagų (vitaminų, auksinų), grybai iš augalų – sacharidų, vitaminų.

Grybai yra reikšmingi žmogaus gyvenime, jie plačiai pritaikomi ūkinėje veikloje. Grybai daug žalos padaro pūdydami medieną, jos gaminius, maistą, natūralias ir sintetines pluoštines bei statybinės medžiagas, odą, gumą, organinio kuro įvairias rūšis. Grybai ir jų veiklos produktai teikia žmogui ir daug naudos. Jie naudojami buitinių, pramonės, žemės ir miškų ūkio atliekų suardymui ir perdirbimui, pesticidų nukenksminimui, naftos produktais užterštam dirvožemiui valyti, alkoholinių gėrimų, duonos, fermentinių sūrių, steroidinių hormonų, naudingų metabolitų (fermentų, organinių rūgščių, fitohormonų, B grupės vitaminų), vaistų, maistinių ir pašarinių mielių biomasės gamyboje. Maistui vartojami valgomųjų grybų vaisiakūniai (yra daugiau kaip 5000 valgomųjų grybų rūšių).

Biologijos šaka, tirianti grybus, jų įvairovę, savybes ir reikšmę vadinama **mikologija**. Dabar pasaulyje žinoma virš 100 000 grybų rūšių, tačiau Amerikos mikrobiologijos bendrija (American Society for Microbiology) skelbia dar didesnę grybų rūšių kiekį. Anot jų, pasaulyje egzistuoja nuo 2,2 iki 3,8 milijono grybų rūšių. Iš jau žinomų grybų, daugiausia jų priklauso aukšliagrybūnų (*Ascomycota*, apie 64 000 rūšių) ir papėdgrybūnų (*Basidiomycota*, apie 31 000 rūšių) skyriams. Grybų karalystės klasifikacija yra viena iš problematiškiausių šiuolaikinių mikologijos tyrimo sričių, nes ši organizmų grupė per mažai ištirta, tad nėra nusistovėjusi. Kasmet aprašoma po tūkstantį ir daugiau naujų rūšių, tačiau abejonių sukelia didelė morfologinių, fiziologinių savybių įvairovė, kurią nulemia genetiniai ypatumai, lytinės ir nelytinės kartos kaita, fiziologinių savybių įvairovė, aplinkos sąlygos. Grybų sistematikos ir evoliucijos tyrimai nuolat tobulinami remiantis molekulinės filogenijos laimėjimais. Tradiciškai mikologai taip pat tyrinėja ir grybams analogiškus organizmus, tokius kaip gleivūnai ir gumbūnai iš pirmuonių (*Protozoa*) karalystės bei oomikotai iš chromistų (*Chromista*) karalystės. Mikroorganizmams priskiriami tik mikroskopiniai grybai (**mikromicetai**). Jų sporokarpiai (sporos, konidijos ir vaisiakūnius išauginantys organai) gerai matomi tik per mikroskopą. Pagal šiuolaikinę klasifikavimo sistemą dauguma mikromicetų priklauso anamorfinių grybų (*Anamorphic fungi*) grupei jungiančiai daugiau kaip 17 000 grybų rūšių ir dalis kitoms taksonominėms grupėms priklausančių grybų iš *Ascomycetes*, *Basidiomycetes*, *Zygomycetes* klasių.

Skyrius ***Chytridiomycota*** – chitridiomikotai

Chitridiomikotams (dar vadinamiems chitridiniais grybais), priskiriami mikroskopiniai organizmai, neturintys tikros grybienos, arba rečiau formuojantys septuotą grybieną. Jų vegetatyvinis kūnas gali būti holokarpinis (sudarytas iš vienaląsčio plazmodžio be rizoidų). Iš jo paprastai išauga rizoidai – trumpos, plonasienės, bebranduolės, neseptuotos siūliškos išaugos, skirtos maisto medžiagoms absorbuoti iš substratų. Kai kurių chitridiomikotų kūnas yra eukarpinis t. y. sudarytas iš vieno ar daugiau reproduktyvių organų ir nevienodai išsivysčiusio rizomicelio (grybieną primenančios sudėtingos rizoidų sistemos), neseptuotų ir šakotų hifų bei gana gerai išvystytos grybienos. Nelytiškai chitridiomikotai dauginasi vienažiužėmis zoosporomis, kurios dažniausiai susiformuoja zoosporan-

gėse. Lytinis dauginimasis įvairus: gametogamija, oogamija, gametangiogamija, somatogamija, bet vaisiakūnių nesudaro. Chitridiniai grybai dažniausiai gyvena vandenyje, parazituodami vandens grybus, dumblius, aukštesniuosius vandens augalus ir bestuburius. Kai kurie parazituoja augalų šaknis drėgname dirvožemyje, sukelia gyvūnų ir augalų ligas. Tik nedidelė šių grybų dalis yra saprotrofai ir minta negyvomis organinėmis medžiagomis. Žinoma apie 700 rūšių, kurių dauguma priklauso chitridiomycetų (*Chytridiomycetes*) klasei.

Bulvinis raupis (*Synchytrium endobioticum*) yra augalų parazitas, sukeliantis bulvių stiebagumbių ligą – bulvių vėžį. Pavasarį bulvinio raupio zoosporos, turinčios vieną žiuželį, iš dirvožemio prasiskverbia į bulvės stiebagumbių audinius. Čia iš zoosporos išsivysto grybo kūnas, kuris augdamas sukelia augalo audinių hipertrofiją ir hiperplaziją – susidaro vėžiniai augliai ant stiebagumbio (2.16 pav., A). Tokie ligoti stiebagumbiai netinka nei maistui ir pašarui ir juos būtina sudeginti siekiant išvengti ligos plitimo.



A



B

2.16 pav. A – Bulvinis raupis (*Synchytrium endobioticum*): bulvių vėžio pažeisto bulvės stiebagumbio vaizdas
(iš <https://ogorod.ru/ogorod/kartofel/kartofelnyj-rak.html>)
B – Kopūstinis paplaskis (*Olpidium brassicae*): diegavirtės pažeistų kopūsto daigų vaizdas
(iš <https://sveklon.ru/esli-u-kapusty-chernaya-nozhka>)

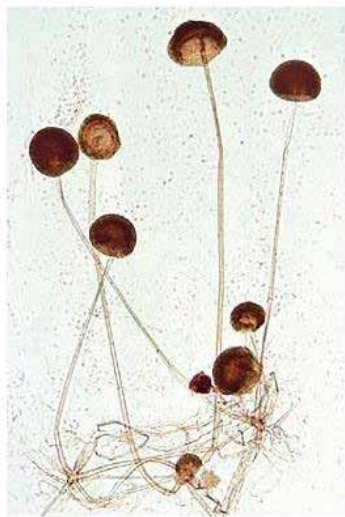
Efektyviausia bulvių vėžio kontrolės priemonė yra sėjomaina. Valstybinės augalininkystės tarnybos nurodymu žemės sklype, kuriame buvo aptiktas *S. endobioticum*, bulves sodinti leidžiama ne anksčiau kaip po 20 metų. Tuomet, atlikus fitosanitarinį tikrinimą, ištirtame dirvožemio mėginyje turi nebebūti gyvybingų grybo sporų.

Kopūstinis paplaskis (*Olpidium brassicae*) yra obligatinis parazitas, paplitęs drėgnuose dirbamuose laukuose. Sukelia kopūstų ir kitų bastutinių (kryžmažiedžių) šeimos augalų daigų ligą – diegavirtę (juodšaknę). Pažeisto daigo stiebelis arba šaknies kaklelis suplonėja ir patamsėja, šaknyse plinta puvinys. Vėliau daigai sukniumba ir nudžiūsta (2.16 pav., B).

Skyrius ***Zygomycota*** – zigomikotai

Zigomikotų grybiene sudaryta iš bespalvių ir dažniausiai neseptuotų hifų. Kai kurie zigomikotai yra vienaląsčiai ir, tik kartais, formuoja pseudomicelį iš sukibusių į grandinėles lastelių. Zigomikotų kūnas gali būti homotalinis (iš vienos sporos išaugina grybieną, kuri suformuoja vaisiakūnius, brandinančius sporas) arba heterotalinis (subrandina skirtalutes sporas). Nelytiškai dauginasi dažniausiai sporangiosporomis, kurios susidaro ant sporangėkočių išaugusiose sporangėse. Sporangiosporas platina oro srovės, vanduo, gyvūnai, o kai kurių zigomikotų jos išsviedžiamos aktyviai – plyšus sporangės apvalkalui. Kai kurie zigomikotai nelytiškai dauginasi artrosporomis, chlamidosporomis arba konidijomis. Lytiškai dauginasi – zigogamija (gr. *zygon* – pora + *gamos* – vedybos), kai susilieja ne lytinės, o iš grybų hifų vegetatyvinių ląstelių susiformavusios gametangės. Jos nuo likusios

hifo dalies visuomet atskirtos pertvarėle. Po zigogamijos susidaro vienaląstė spora storu apvalkalu – zigospora. Ji atspari nepalankiems aplinkos veiksniams ir gali ilgai išlikti gyvybinga. Iš sudygusių zigosporų auga hifai arba sporangės. Kai kurių rūšių mikoriziniai zigomikotai zigosporas ir chlami-dosporas formuoja požeminiuose vaisiakūniuose. Dauguma zigomikotų yra saprotrofai ir aktyviai mineralizuoja įvairias organines liekanas. Jie paplitę dirvožemyje, ant įvairių augalinių ar gyvūninių substratų, mėšlo, maisto žaliavų ir produktų. Nemažai zigomikotų yra biotrofai, parazituojantys dum-blius, augalus, grybus, gyvūnus. Kai kurie zigomikotai sukelia žmogaus ir kitų žinduolių mikoze. Da-lis šių grybų sudaro ektomikorizes ir endomikorizes su augalais. Zigomikotų žinoma apie 1000 rūšių, kurių dauguma priklauso zigomicetų (*Zygomycetes*) klasei. Labiausiai paplitę zigomikotai formuoja įvairių pūkų pavidalo apnašas, vadinamas **pelėšiais** (pvz., *Mucor*, *Rhizopus*). *Mucor mucedo* (paprastasis arba glitusis pelėsis) dažnai aptinkamas ant gyvūnų ekskrementų, ant augalinės kilmės lieka-nų, komposto krūvose ir derlingame dirvožemyje. *Rhizopus stolonifer* (palaipinis šaknuolis) vienas iš labiausiai pasaulyje paplitusių grybų, nors dažnesnis tropinėse ir subtropinėse vietovėse. Šaknuolis dažnai aptinkamas ant įvairių augalinių liekanų, pavyzdžiui pūvančių vaisių, daržovių, taip pat gen-dančių maisto produktų ir dirvožemyje (2.17 pav., B).



A



B

2.17 pav. A – paprastasis pelėsis (*Mucor mucedo*): sporangėkočiai su sporangėmis; B – palaipinis šaknuolis (*Rhizopus stolonifer*): sporangėkočiai su sporangėmis
(iš <https://mycology.adelaide.edu.au/descriptions/zygomycetes>)

Skyrius *Ascomycota* – aukšliagrybūnai

Aukšliagrybūnai kitaip dar vadinami aukšliagrybiais arba askomicetais. Jų grybiena daugia-ląstė, sudaryta iš septuotų hifų arba pavienių ląstelių pavidalo (mieliagrybiai). Ląstelių sienelėje vi-suomet yra chitino. Vegetatyvinis dauginimasis vyksta grybienos gniūzulo dalimis, **skleročiais** (lot. *sclerotium* – kietumas) – kietais grybų hifų dariniais, skirtais ištvirti nepalankias aplinkos sąlygas), o mieliagrybiai – pumpuravimo būdu. Nelytiškai dažniausiai dauginasi konidijomis kurios formuojasi ant **konidijakočių**. Lytinis dauginimasis vyksta gametangiogamijos arba somatogamijos būdais. Lyti-nio proceso metu susidaro **aukšliai** (askai) su **aukšliasporėmis** (askosporomis). Aukšliai formuoja-si tiesiog ant hifų arba vaisiakūniuose. Kiekviename aukšlyje dažniausiai susidaro po 8 aukšliasporės, tačiau jų skaičius, priklausomai nuo grybo rūšies, gali būti nuo 2 iki 32. Aukšliagrybūnų vaisiakūniai, vadinami askokarpais. Pagal sandarą skiriami trys pagrindiniai vaisiakūnių tipai: kleistoteciai (vi-siškai uždari), periteciai (pusiau uždari) ir apoteciai (visiškai atviri). Kai kurių parazitinių aukšlia-grybūnų vystymosi ciklai yra labai sudėtingi, jiems būdingos skirtingos vystymosi formos ir sporos.

Aukšliagrybūnai gali būti saprotrofai, parazitai ir simbiotrofai. Saprotrofai, auga ant įvairios kilmės substratų – jie paplitę dirvožemyje, ant augalų ir gyvūnų liekanų, ekskrementų. Biotrofai parazituoja, augalus, gyvūnus, žmogų ir sukelia įvairias mikozes. Kai kuriems parazitiniams aukšliagrybūnams charakteringas pleomorfizmas, t. y. numarinę parazituojamą organizmą (dažniausiai augalą), toliau vystosi jame kaip saprotrofai. Simbiotrofai aukšliagrybūnai simbiozėje su dumbliais ir formuoja kerpių gniužulus, arba su augalų šaknimis sudaro mikorizę. Aukšliagrybūnų skyrius yra didžiausia grybų karalystės grupė, jam priklauso apie 70 000 rūšių. Ankstesnė jų klasifikacija buvo pagrįsta vaisiakūnių tipais ir aukšlių bei aukšliasporių išsidėstymu. Šiuolaikinės grybų klasifikacijos pagrindu laikoma filogenetinė analizė naudojant molekulinį sekų duomenis.

Klasė *Taphrinomycetes* – ragangrybiai

Vegetatyvinis ragangrybių kūnas sudarytas iš septuotų hifų, arba vienaląstis. Aukšliai susidaro ant grybienos pavieniui arba glaudžiu sluoksniu, kuris vadinamas himeniu. Ragangrybiai yra archaiškiausi aukšliagrybūnų skyriaus atstovai, kurie neformuoja nei askogeninių hifų, nei vaisiakūnių. Daugelis ragangrybių yra biotrofai kurie parazituoja įvairius augalus, bet žinoma ir keletas saprotrofų. Parazitiniai grybai, pažeidžia žiedinių augalų šakas, lapus ar vaisius ir sukelia mikozes, vadinamas tafrinozėmis. Ragangrybių žinoma virš 100 rūšių, kurios priklauso ragangrybiečių (*Taphrinales*) eilei. Ragangrybiečiai, įsiskverbę į gyvo augalo audinius, išskiria fitohormonus, dėl kurių augalo organai pradeda nenormaliai vystytis. Pažeistų augalo audinių vietose išsivysto deformacijos, atsiveria žaizdos arba ant augalo išauga gausus ūglių ir šakelių kuokštas, primenantis šluotą (vadinama raganos šluota). *Taphrina deformans* (deformuojantis ragangrybis) parazituoja erškėtinių šeimos kaulavaisinių augalų (abrikosų, persikų, kartais ir slyvų) lapus ir sukelia jų tafrinozę, dar kitaip vadinamą garbanę (2.18 pav., A). Pažeisti lapai sustorėja, tampa rausvos arba gelsvos spalvos, susiraukšlėja, jų audiniai apmiršta ir ilgainiui nudžiūsta. Šis grybas gali pažeisti ir medžio ūglius, rečiau žiedus ar vaisius. Parazituojamų vaismedžių vaisių derlius būna mažesnis. *Taphrina pruni* (slyvinis ragangrybis) sukelia slyvų vaisių ligą – vyžligę (slyvų vyžą). Ant bręstančių slyvų vaisių atsiranda mažų baltų pūslelių, kurios didėja. Pažeisti vaisiai užauga stambesni už sveikus, nesudaro kauliukų, iš pradžių būna raudoni, vėliau pasidengia pilkomis grybienos apnašomis, vysta, sudžiūsta ir pasidaro nebetinkami maistui (2.18 pav., B).



A



B

2.18 pav. Ragangrybiai: A – Deformuojantis ragangrybis (*Taphrina deformans*): pažeistų abrikoso lapų vaizdas
(iš <https://www.palmaverde.nl/en/blogs/blog/tagged/taphrina-deformans/>)
B – Slyvinis ragangrybis (*Taphrina pruni*): pažeistų slyvos vaisių vaizdas
(iš <https://www.fidebahcesi.com/blog/erikte-cep-hastaligi>)

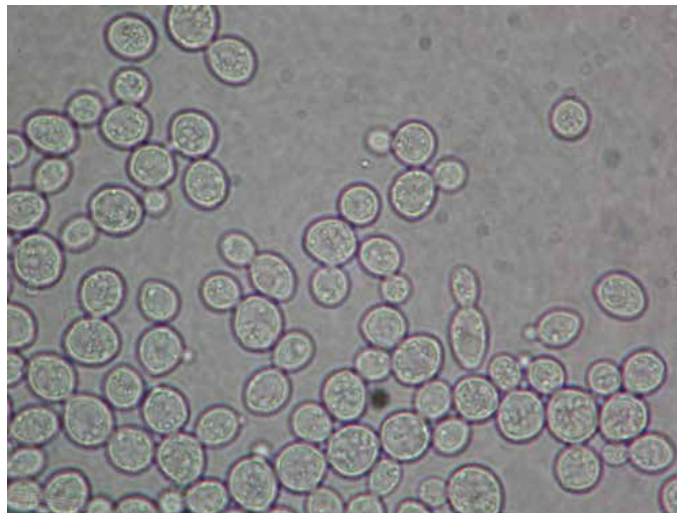
Vyžligių profilaktikai nuo sergančių medžių būtina pašalinti pažeisti ūglius ir vaisius, o pavasari, prieš pumpurų brinkimą, vaismedžius purškoti fungicidais.

Klasė *Saccharomycetes* – mieliagrybiai

Mieliagrybiai (mielės) yra vienaląsčiai grybai arba jų ląstelės būna susijungusios į grandinėles ir sudaro pseudomicelį, rečiau tikrąjį micelį iš septuotų hifų. Vaisiakūnių niekada neformuoja. Nelytinis dauginimasis vyksta ląstelių pumpuravimo arba dalijimosi pusiau būdais. Lytiškai dauginasi retai ir tai vyksta somatogamijos būdu. Po lytinio proceso susidaro pavieniai arba susijungę į grandinėles aukšliai. Dauguma mieliagrybių yra saprotrofai gyvenantys ant augalų (epifitiniai mikroorganizmai) ir mintantys jų cukringomis išskyromis – žiedų nektaru, vaisių ar uogų sultimis. Šie grybai plačiai naudojami alkoholinių gėrimų ir spirito pramonėje, duonos ir pyragų tešlų ruošimui, maisto papildų ir vitaminų gamyboje. Kai kurie mieliagrybiai yra biotrofai kurie parazituoja augalus, vabzdžius ar šiltakraujus organizmus, sukelia gyvūnų ir žmogaus ligas. Žinoma apie 900 mieliagrybių rūšių, kurios priklauso vienai mieliagrybiečių (*Saccharomycetales*) eilei.

Mieliagrybiečiai dažniausiai yra vienaląsčiai, tik kartais sudaro tikrą micelį iš hifų su septomis. Mielių ląstelių dydis ir forma labai skiriasi, jos būna rutuliškos, elipsoidinės, cilindriškos, citrinų ar kiaušinio formos. Nelytinis dauginimasis vyksta pumpuravimo arba ląstelės dalijimosi pusiau būdais. Lytiškai dauginasi somatogamija, kuri vyksta susilieję dviem skirtingo lytinio potencialo vegetatyvinėms grybienos ląstelėms ir jų branduoliams. Suformuojama diploidinė zigota iš kurios vystosi aukšlys. Jame subręsta keturios arba aštuonios skirtingo lytinio potencialo aukšliasporės.

Mielų ląstelių kolonijos, užaugusios mitybinių terpių paviršiuje, išoriškai labai panašios į bakterijų kolonijas, tačiau turi specifinį ir tik mielėms būdingą kvapą. Dauguma mieliagrybiečių yra saprotrofai. Jie auga augalų cukringose išskyrose, ypač žiedų nektare ant vaisių ir uogų. Kai kurie mieliagrybiečiai aptinkami ir vandenyje, dirvožemyje, žinduolių virškinimo sistemoje ar gleivinėse. Geriausiai žinomi *Saccharomyces* genties mieliagrybiečiai. *S. cerevisiae* (alinis mieliagrybis) yra vienaląstis, rutuliškos arba kiaušinio formos, 5 – 10 µm skersmens, grybas (2.19 pav.).

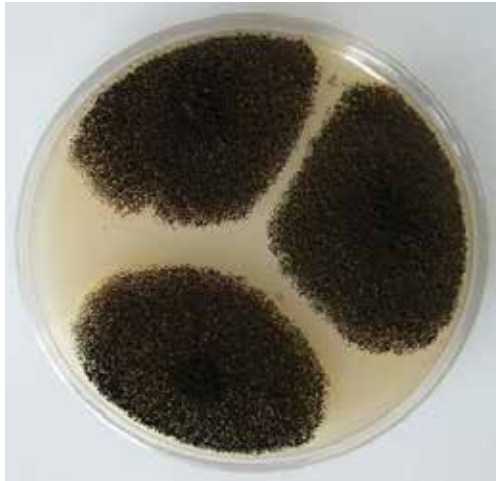


2.19 pav. Alinis mieliagrybis (*Saccharomyces cerevisiae*): bendras ląstelių kolonijos vaizdas
(iš https://www.uwyo.edu/virtual_edge/lab13/fungi_results.htm)

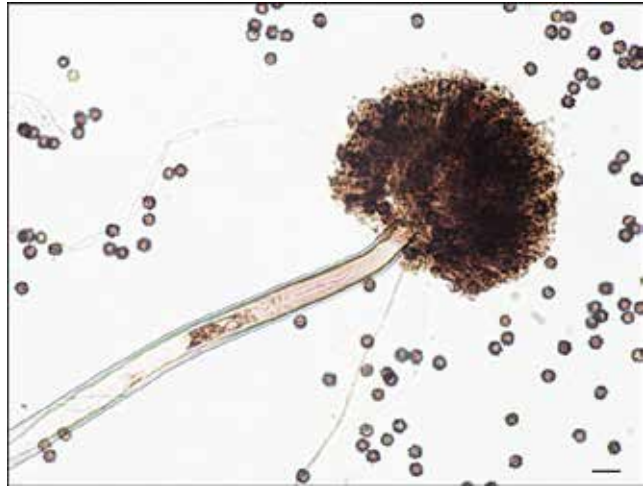
Mieliagrybis minta įvairiais tirpiaais sacharidais (sacharoze, gliukoze, fruktoze, maltoze ir kt), išskyrus laktoze ir celobioze, nes neturi pastarųjų skaidymui reikalingų fermentų. Nelytinis dauginimasis vyksta pumpuravimo būdu. Ant ląstelės (motininės) susidaro viena arba kelios išaugos – pumpurai. Jie palaipsniui didėja kol pasiekia subrendusios ląstelės dydį, tuomet atsiskiria nuo pirminės ląstelės. Iš atsiskyrusios (dukterinės) ląstelės tokiu pat būdu auga nauji pumpurai ir formuojasi naujos ląstelės. Dėl aktyvaus pumpuravimo, standžių terpių paviršiuje, dažnai susidaro nedidelis pseudomicelis. Alinis mieliagrybis yra epifitinis mikroorganizmas, todėl gamtoje randamas ant augalų paviršiaus, ypač ant saldžių uogų ir vaisių. Mieliagrybiai yra fakultatyviniai anaerobai ir aktyviai skaido tirpius sacharidus tiek aerobinėmis, tiek anaerobinėmis sąlygomis. Dėl šių savybių įvairios alinio mieliagrybio padermės plačiai naudojamos duonos ir konditerijos gaminių ruošimui, etilo alkoholio ir alkoholinių gėrimų (alaus, vyno ir kitų) gamyboje. Mieliagrybių biomasė taip pat naudojama maisto ir papildų (baltymų, angliavandenių, B grupės vitaminų ir kitų medžiagų) gamyboje. *Saccharomyces cerevisiae* var. *boulardii* mieliagrybiai yra naudojami virškinamojo trakto ligų profilaktikai ir gydymui. Mielės plačiai naudojamos ir moksliniuose tyrimuose kaip modelinis organizmas, nes jų genome užkoduoti panašūs baltymai kaip ir žinduolių.

Klasė *Eurotiomycetes* – eurotiomicetai

Euromicetų micelis gerai išsivystęs, visuomet sudarytas iš septuotų, ir šakotų hifų, kurie vystosi substrato paviršiuje, ar jo viduje. Nelytinis šių grybų dauginimasis vyksta grybienos fragmentais arba konidijomis. Lytinis dauginimasis retesnis, bet jei jis vyksta, tuomet suformuojami mikroskopiniai uždari ryškių spalvų (geltoni, rausvi) vaisiakūniai – kleistoteciai, rečiau – periteciai. Dauguma eurotiomicetų yra dirvožemyje plačiai paplitę saprotrofai aktyviai ardantys įvairias augalines ir gyvūnines liekanas. Eurotiomicetams priskiriami ir kai kurie lichenizuoti grybai (eilės *Pyrenulales*, *Verrucariales*). Šių grybų žinoma apie 3 500 rūšių, kurios suskirstytos į 10 eilių. Praktiniu požiūriu svarbiausi ir geriausiai žinomi yra *Eurotiales* (eurotiečių) eilės eurotiomicetai. Daugumos eurotiečių lytinis ciklas nevyksta, todėl tik remiantis molekulinės filogenijos metodais kai kurie grybai priskiriami šiai eilei. Eurotiečių vystymosi cikle vyrauja nelytinė haploidinė vystymosi stadija, todėl geriausiai žinomos šių grybų anamorfos. Nelytino dauginimosi metu ant konidijakočių viršūnių išaugusios konidijogeninės ląstelės produkuoja daugybę bespalvių, arba charakteringų spalvų (žalsvos, melsvos, gelsvos ar net juodos) konidijų. Šios spalvos suteikia atitinkamą spalvą ir grybų kolonijoms. Didžioji dalis eurotiečių yra saprotrofai, aptinkami dirvožemyje ar miško paklotėje ant augalinių ir gyvūninių liekanų. Eurotiečiai labai dažnai sudaro įvairių spalvų pūkuotas ar miltuotas apnašas vadinamas pelėsiais gadina maisto žaliavas (grūdus, vaisius ir daržoves), produktus (duoną, uogienes, sūrius), įvairius odos, gumos gaminius, audinius arba popierių. Kai kurie pelėsiai aktyviai sintetina ir išskiria nuodingus žmogui ar gyvūnams junginius – **mikotoksinus**. Valgant šiais junginiais užterštą maistą ar šeriant gyvulius tokiais pašarais ir įvyksta apsinuodijimai – **mikotoksikozės**. Dalis eurotiečių yra pavojingi gyvūnų ir žmogaus patogenai sukeliantys mikozes. Kai kurie eurotiečiai naudojami organinių rūgščių, antibiotikų ir fermentuotų maisto produktų gamyboje. *Aspergillus* sp. (galvenis) genties grybai paplitę dirvožemyje, ant augalinių liekanų, maisto žaliavų ir patalpose. Gaveniai sudaro spalvotas (gelsvas, žalsvas, pilkas ar juodas) kolonijas grūdėtu paviršiumi. Nuo grybienos paviršiaus aukštyl kyla įvairaus dydžio konidijakočiai, kurių išplatėjusioje viršūninėje dalyje būna spinduliais išsidėsčiusias specializuotos konidijas formuojančios ląstelės – **fialidės**. Jos sudaro rutuliškas, susijungusias į grandinėles ir spalvotas, 2–3 µm dydžio, konidijas (2.20 pav.).



A



B

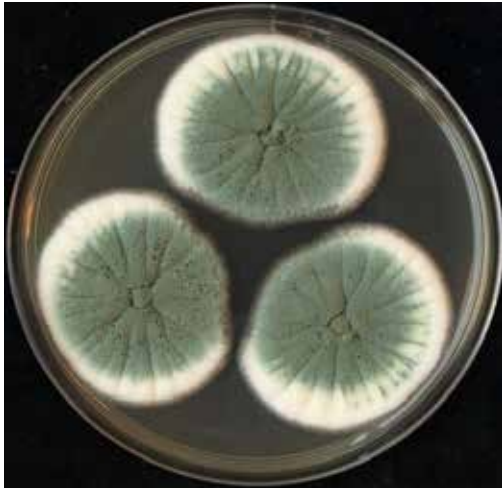
2.20 pav. Galvenis (*Aspergillus*): A – kolonijų vaizdas mitybinės terpės paviršiuje, B – nelytinio dauginimosi struktūros – konidijakotis ir konidijos (iš <http://fungi.myspecies.info/>).

Daugelis gamtoje paplitusių galvenių sintetina įvairius fermentus ir aktyviai skaido gyvūninės arba augalinės kilmės junginius. Galveniai taip pat išskiria organines rūgštis, vitaminus bei kitus vertingus junginius. Todėl iš šių grybų pramoniniu būdu gaminami fermentai (amilazės ir lipazės), organinės rūgštys (citrinų ir gintaro), vitaminai. *Aspergillus sojae* naudojamas sojų padažo gamybai, *A. oryzae* kartu su mielėmis – alkoholinio gėrimo sakės gamybai iš ryžių. Tačiau kai kurios galvenių rūšys gali būti ir žalingos. Galveniai gali sukelti alergijas ir aspergiliozes – centrinės nervų sistemos, odos ir akių ar šlapimo takų infekcijas. Sunkias kvėpavimo takų ligas sukelia *A. flavus*, *A. fumigatus*, ir *A. terreus*. Galveniai gali gadinti maisto produktus ir pašarus užteršti juos mikotoksinais ir sukelti mikotoksikozes. *A. flavus* ir *A. parasiticus* grybų išskiriami aflatoksinai B1, B2, G1, G2, M1 yra patys kenksmingiausi žmonėms ir gyvūnams mitoksinai, kurie priklauso nuodingiausių, natūraliai atsirandančių, kancerogeninių medžiagų grupei. Net mažas jų kiekis gali sukelti kepenų vėžį ir kitas onkologines ligas.

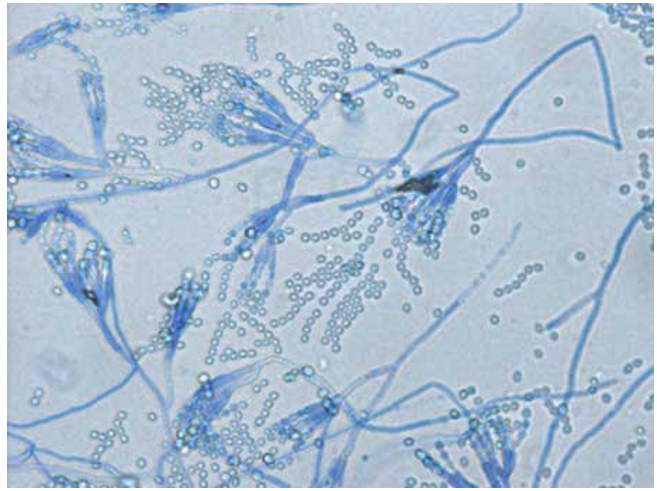
Penicillium sp. (pelėjūnas) paplitęs dirvožemyje, auga ant maisto produktų ir įvairių kitų substratų. Pelėjūnai vystosi atskiromis kolonijomis arba sudaro ištisines kompaktiškas dažniausiai žalsvos, melsvos spalvos su baltu pakraščiu apnašas. Grybienos paviršiuje gausiai formuojasi tiesūs, dvišakai arba trišakai septuoti konidijakočiai primenantys šluoteles. Jų viršūnėse esančios fialidės produkuoja į grandinėles sukibusias rutuliškas, 2–3 µm dydžio, konidijas (2.21 pav., A).

Kai kurie pelėjūnai dauginasi lytiškai ir sudaro aukšlius (vyksta teleomorfinė grybo vystymosi stadija). Mokslininkai juos siūlo priskirti atskiroms kitoms gentims – *Eupenicillium* arba *Talaromyces*.

Pelėjūnai naudojami medicinos biotechnologijoje antibiotiko penicilino gamyboje (*P. chrysogenum*, *P. notatum*), pramoninėje organinių rūgščių gamyboje (*P. oxalicum*, *P. simplicissimum*). Kai kurie pelėjūnai (*P. roquefortii* ir *P. camemberti*) naudojami fermentinių sūrinių gamyboje, o *P. nalgiovense* – mėsos brandinimui.



A



B

2.21 pav. Pelėjūnas (*Penicillium*): A – kolonijų vaizdas mitybinės terpės paviršiuje; B – nelytinio dauginimosi struktūros konidijakočiai ir konidijos (iš <http://fungi.myspecies.info/>)

Kai kurie pelėjūnai yra žalingi – sukelia pelėjūninį puvinį. Ant vaisių, uogų atsiranda tokio puvinio dėmių, kurias iš pradžių padengia baltas grybienos sluoksnis, o vėliau jis pasidengia miltuotomis apnašomis – konidijomis. Supeliję vaisiai skleidžia nemalonų ir aitrų kvapą. Žinoma nemažai rūšių pelėjūnų, kurie išskiria mikotoksinus (*P. verrucosum*, *P. expansum*, *P. aurantiogriseum*, *P. crustosum* ir kt.). Jie gali sukelti žmonėms ir gyvūnams mikotoksikozes, įvairias alergijas.

Klasė **Sordariomycetes** – sordarijomicetai

Sordarijomicetai kitaip dar vadinami **pirenomicetais** arba peritecioidiniais aukšliagrybiais. Dauguma pirenomicetų yra saprotrofai. Jie aptinkami ant medienos, įvairių augalų liekanų, maisto atliekų. Kai kurie gyvena simbiozėje su kitais gyvais organizmais arba juos parazituoja. Nelytiškai dažniausiai dauginasi konidijomis. Lytinio dauginimosi metu pirenomicetai sudaro pusiau uždarus vaisiakūnius – peritecius. Vaisiakūniai būna pavieniai arba išsidėstę grupėmis, substrato paviršiuje ir jo viduje o kartais – **stromoje** (kompaktiškai susipynusių hifų darinys). Periteciai dažniausiai būna mikroskopiniai, įvairių spalvų ir formų. Pirenomicetų žinoma apie 10 000 rūšių, kurios suskirstytos į 15 eilių.

Nectria cinnabarina (paprastasis raudonspuogis) yra labai paplitęs helotiečių eilės grybas, kuris auga ant daugumos nudžiūvusių lapuočių medžių ir krūmų, kamienų, šakų. Pavasarį ar vasarą vystosi šio grybo anamorfa – *Tubercularia vulgaris*. Tuomet grybas ant medžių žievės formuoja rožinės spalvos, 1–2 mm dydžio spuogelių formos darinius, kurių paviršiuje būna išsidėstę konidijakočiai su konidijomis. Rudenį arba šiltomis ir drėgnomis žiemomis vyksta raudonspuogio lytinis dauginimasis. Tada suformuojami raudonos spalvos, rutuliški, 0,5-2 cm skersmens periteciai su aukšliais ir aukšliasporėmis. Raudonspuogis dažnas ir kaip endofitinis biotrofas, kuris žalingas sodo augalams – serbentams, avietėms, agrastams, taip pat įvairiems vaismedžiams. Sukelia lapuočių medžių ir krūmų stiebų ir šakų raudonspuogę (2.22 pav, A).



A



B

2.22 pav. Sordarijomicetai: A – Paprastasis raudonspuogis (*Nectria cinnabarina*): anamorfa *Tubercularia vulgaris* (iš http://www.biopix.dk/almindelig-cinnobersvamp-nectria-cinnabarina_photo-98378.aspx)

B – Paprastasis skalsiagrybis (*Claviceps purpurea*): skleročiai miglinių šeimos augalo varpose (iš <https://www.evolva.com/evolva-ergot-fruiting-body-of-a-fungus-infecting-rye-2/>)

Šios ligos pažeista šakų ir stiebo žievė vietomis džiūsta, galiausiai apmiršta, susidaro žaizdos. Kad raudonspuogė mažiau plistų, išpjauštos ir sudegintos nudžiūvusios šakelės ir ūgliai, vais-medžiai purškiami fungicidais.

Claviceps purpurea (paprastasis skalsiagrybis) yra paplitęs miglinių šeimos augalų parazitinis ir nuodingas grybas. Skalsiagrybis sukelia įvairių javų, dažniausiai rugių varpų ligą, vadinamą skalsėmis. Parazituojamų augalų varpose, kelių grūdų vietoje, užauga juodi su purpuriniu atspalviu 1–3 cm ilgio rageliai – grybo skleročiai (skalsiagrūdžiai). Skleročiai sudaryti iš kompaktiškos susipynusių grybo hifų ir mumifikuotų augalo audinių masės padengtos tamsiu išoriniu sluoksniu (2.22 pav., B). Skalsiagrybis parazituoja miglinių šeimos laukinius ir žemės ūkio augalus. Palankiais grybo vystymuisi metais būna paplitęs žieminių rugių, žieminių ir vasarinių kvietrugių pasėliuose. Pažeidžia varpose bręstančių grūdų vystymąsi, mažina javų derlių, be to skalsiagrūdžiai yra toksiški. Juose aptinkama apie 40 skirtingų nuodingų junginių – alkaloidų: lizergo rūgšties darinių (ergotamino, ergometrino, ergozino, ergotoksino), tiramino, histamino, cholino, acetilcholino. Terminis maisto žaliavų apdorojimas (virimas ar kepimas) alkaloidų nenukenksmina, todėl patekę į gyvulių pašarą arba žmonių maistą, jie gali sukelti mikotoksikozę, vadinamą **ergotizmu**. Nustatyta, kad grūdais arba iš jų gautais miltais, kuriuose yra 0,1 % skleročių, galima stipriai apsinuodyti. Tačiau skleročių alkaloidai naudojami farmacijoje vaistinių preparatų gamyboje. Jų preparatai naudojami kraujagyslių veiklai gerinti, kraujospūdžiui ir galvos skausmui mažinti, neurozėms, bei kraujagyslių funkcijų sutrikimams gydyti.

Kovoti su skalsiagrybiais padeda tinkama sėjomaina ir gilus ražienų užarimas, kuris apvalo dirvą nuo infekcijos, nes skleročiai, patekę giliau nei 5 cm, nesudygsta ir iki kitų metų sunyksta. Sėklas beicuojant cheminiais beicais, didžioji dalis skleročių, praranda gyvybingumą ir nebesudygsta.

Klasė *Leotiomyces* – leotiomicetai

Leotiomicetų klasei priklauso gana skirtingos morfologinės sandaros tačiau filogenetiškai giminingi aukšliagrybūnai. Vieni jų, po lytinio dauginimosi formuoja įvairių dydžių atvirus vaisiakūnius apotecius, kiti šios klasės grybai, vadinami miltgrybiais, formuoja tik mikroskopinius rutulio formos kleistotecius. Nelytiškai leotiomicetai dauginasi konidijomis, jų gyvenimo cikle dažna anamorfos stadija. Dalis šios klasės grybų yra saprotrofai augantys ant augalinės kilmės liekanų. Kiti leotiomicetai parazituoja augalus ir sukelia žalingas žemės ūkio augalų ligas. Leotiomicetams priskiriama apie

5500 grybų rūšių iš kurių geriau žinomi atstovai priklauso *Helotiales* (helotiečių) ir *Erysiphales* (milteniečių) eilėms.

Daugelis milteniečių yra labai specializuoti obligatiniai parazitai, t. y. parazituoja tik tam tikros genties arba šeimos augalus. Miltligės pažeidžia žolinių ir sumedėjusių augalų lapus, ūglius, rečiau žiedus ir vaisius, ant kurių susidaro balta, pilkšva, vėliau paruduoianti veltininė ar miltuotos grybienos apnaša su konidijomis. Vėliau išsivysto ir mikroskopiniai, tamsiai rudi ar juodi rutuliški vaisiakūniai – kleistoteciai, kurie žiemoja. Miltligės labiau pažeidžia per tankiai augančius, azoto trąšomis pertręštus augalus. Pažeisti augalų organai deformuojasi, nudžiūsta, todėl mažėja augalų derlingumas ir dekoratyvumas. Milteniečiai labai plinta konidijomis šiltomis ir sausomis vasaromis ir su lietingais periodais.

Monilinia fructigena (sodinė monilinija arba sodinis vaisiapūdis) sukelia ligą moniliozę – obuolių kriausių, slyvų ar vyšnių rudąjį puvinį. Monilinija pažeidžia vaismedžių žiedus, ūglius, lapus ir vaisius. Vaisiai ima pūti dar nokdami sode ir puvinys toliau plinta laikant derlių sandėliuose (2.24 pav).



A



B

2.24 pav. A – Sodinė monilinija (*Monilinia fructigena*): rudojo puvinio pažeistas obels vaisius
(iš http://mycoweb.narod.ru/fungi/Monilinia_fructigena.html)

B – Javinė blumerija (*Blumeria graminis*): miltligės pažeisto miglinių šeimos augalo vaizdas
(iš https://www.diark.org/diark/species_list/Blumeria_graminis)

Pažeistas vaisius vėliu virsta mumija (išdžiūvusiu, tarsi kamštiniu dariniu, kuriame lieka žiemoti grybiena). Grybas dažniausiai dauginasi nelytiniu būdu – ovalo ar citrinos formos, vienaląstėmis ir bespalvėmis konidijomis, kurios išsidėsto grandinėlėmis. Nelytinės stadijos grybai priskiriami monilijų (*Monilia*) genčiai. Lytinio dauginimosi metu susidaro mikroskopiniai, rudi apoteciai kurie formuojasi ant grybo pažeistų, nukritusių ir peržiemojusių, augalo liekanų. Kovoiant su monilioze, reikia pašalinti ir sudeginti ligotus ūglius, šakas bei pūvančius vaisius, o vaismedžius purkšti fungicidais.

Blumeria graminis (javinė blumerija) = *Erysiphe graminis* (javinis miltenis) sukelia miglinių šeimos augalų miltligę. Blumerija gali pridaryti daug žalos žieminių kviečių ir rugių pasėliams. Javus labiausiai pažeidžia bamblėjimo ir plaukėjimo tarpsniuose. Ant lapų ir stiebų atsiranda baltas, vėliau tamsėjantis apnašas (2.24 pav., B). Ligoti augalai silpniau krūmijasi, užauga menkesni, su smulkiomis varpomis, sumažėja grūdų derlius. Ligos sukėlėjas žiemoja želmenyse ir augalinėse liekanose. Azoto trąšų perteklius skatina miltligės plitimą. Saugantis miltligės reikia rinktis šiai ligai atsparesnes javų veisles, augalus purkšti fungicidais.

Skyrius **Basidiomycota** – papėdgrybūnai

Papėdgrybūnai dažniausiai formuoja micelį sudarytą iš septuotų hifų, kurių sienelėje visuomet yra chitino. Tik nedidelė dalis papėdgrybūnų grybienos neturi ir yra vienaląsčiai (mieliagrybiai).

Nelytinis dauginimasis vyksta konidijomis, grybienos dalimis, ląstelių skilimo arba pumpuravimo būdais. Lytiškai dauginimasi somatogamijos būdu. Būdingas visų papėdgrybūnų požymis – lytinio dauginimosi metu susidaro **papėdės** (bazidės) su **papėdsporėmis** (bazidiosporomis). Papėdė yra vienaląstė ir jos išorėje užauga 4 taip pat vienaląstės papėdsporės. Dalies papėdgrybūnų gyvenimo ciklas sudėtingas – sudarytas iš teleomorfos ir vienos arba kelių anamorfų. Papėdgrybūnai būna saprotrofai, biotrofai ir simbiotrofai kurie sudaro mikorizas su įvairiais augalais. Skyriui priklauso apie 31 000 rūšių, daugelis jų yra svarbūs praktiniu požiūriu grybai. Didžioji dalis papėdgrybūnų išaugina įvairių formų, sandaros makroskopinius vaisiakūnius, todėl jie nėra mikrobiologijos mokslo objektai, o kita dalis – jų neišaugina, todėl juos tyrinėja ir mikologai ir mikrobiologai.

Klasė *Pucciniomycetes* – rūdgrybiai

Rūdgrybiai neformuoja vaisiakūnių yra obligatiniai biotrofiniai grybai, parazituoiantys įvairius augalus. Jie sukelia infekcines augalų ligas, vadinamas rūdimis arba rūdligėmis. Ant sergančių augalų stiebų, lapamakščių ar lapų susidaro geltonos, oranžinės arba rudos spalvos sporų telkiniai – uredžiai. Rūdis sukelia augalų audinių pabrinkimus ir jie deformuojasi. Dėl to augalai prasčiau vystosi, sumažėja augalų derlius, nukenčia jo kokybė. Rūdgrybiams priskiriama virš apie 8 000 rūšių, iš kurių daugiausiai nuostolių pridaro grybai priklausantys *Pucciniales* (rūdiečių) eilei. *Puccinia graminis* (juodoji rūdė) pažeidžia miglinių šeimos žolinių augalus. Nuostolių pridaro javų augintojams, kai pažeidžia žieminius ir vasarinius kviečius, miežius ar avižas ir sukelia jų ligas vadinamas juodosiomis javų rūdimis (2.25 pav.). Ligos pažeisti stiebai ir lapai anksčiau laiko nudžiūsta. Teliosporos žiemoja augalų liekanose, o pavasarį sudygusios suformuoja papėdes. Bazidiosporos apkrečia augalus tarpininkus – raugerškius, o jose susidariusios eciosporos vėl apkrečia javus. Šiltesnėmis žiemomis gali peržiemoti ir grybiu ant žiemkenčių želmėnų, tuomet apsieinama be augalų tarpininkų. Siekiant išvengti juodosios rūdės plitimo, reikia auginti atsparių ligai veislių javus, išnaikinti raugerškius augančius šalia pasėlių lauko, vamzdėjimo – plaukėjimo tarpsniu naudoti fungicidus ir taikyti sėjomainą.



A



B

2.25 pav. Juodoji rūdė (*Puccinia graminis*): A – rūdligės pažeisti raugerškio lapai; B – rūdligės pažeisti miglinių šeimos augalo stiebai (iš <https://pnwhandbooks.org/node/2207/print>)

Klasė *Ustilaginomycetes* – kūliagrybiai

Kūliagrybių grybiu būna dimorfinė: biotrofinės vystymosi stadijos ji sudaryta iš septuotų dikarioninių hifų, o saprotrofinės stadijos – haploidinė ir vienaląstė. Biotrofiniu tarpsniu kūliagrybiai vystosi gyvų augalų audiniuose, dažnai formuoja haustorijas. Kūliagrybių įvairovė didžiulė – žinoma apie 1100 rūšių. Dauguma kūliagrybių yra labai paplitę augalų ligų sukėlėjai. Parazituoja įvairius žoli-

nius, ypač miglinių ir viksvinių šeimų augalus, pridaro daug žalos javų pasėliams. Kūliagybių sporas platina vėjas ir lietus, laukuose naudojama žemės ūkio technika. *Ustilago tritici* (kvietinė dulkančioji kūlė) pažeidžia žieminius arba vasarinius kviečius, miežius ir sukelia jų ligą – dulkančiąsias kūles. Sergančiuose augaluose vietoj normalių varpų išplaukėja tik stagarėliai, aplipę kūlėsporėmis. Pradžioje kūlėsporių masė būna padengta plona plėvele, kuriai plyšus išbyra kūlėsporės. (2.26 A, pav.).



A



B

2.26 pav. A – Kvietinė dulkančioji kūlė (*Ustilago tritici*): kūliagė pažeistų kviečių varpų bendras vaizdas; (iš <https://www.nexles.com/articles/loose-smut-of-wheat-ustilago-tritici/attachment/ustilago-tritici-affected-plant/>)
B – Kvietinė tiletkūlė (*Tilletia caries*): pažeistų kviečio varpų vaizdas
 (iš <https://www.pflanzenkrankheiten.ch/component/content/article?id=165:tilletia-carries-weizen>)

Kūlėmis javai apsikrečia žydėjimo metu. Kūliasporės gali vėl užkrėsti sveikus augalus ir be ramybės laikotarpio sudygti. Infekcijos šaltinis yra sėkla, užsikrėsta dulkančiųjų kūlių grybiena. Ligos sukėlėjai paplitę Lietuvoje, kenkia javų pasėliams. Rekomenduojama auginti atsparias ligai augalų veisles ir naudoti sisteminio poveikio cheminius beicus.

Klasė *Exobasidiomycetes* – egzobazidiomicetai

Egzobazidiomicetų grybiena sudaryta tik iš septuotų hifų. Ji vystosi augalų audiniuose, kai kurių rūšių grybai sudaro haustorijas. Parazituoja įvairius augalus, sukelia jų organų deformacijas vadinamas kūliagėmis. Egzobazidiomicetų žinoma maždaug 600 rūšių. *Tilletia caries* – kvietinė tiletkūlė parazituoja žieminius kviečius ir kvietrugius, sukelia jų ligą – kviečių kietąsias kūles. Sergantys javai išaugina pasišiaušusias tamsias varpas, kuriose vietoje normalių grūdų susidaro kūliasporių masė (soras), padengta plona luobele (2.26, B pav.). Tiletkūlės paplitusios Lietuvoje, kenkia kviečių pasėliams, sumažina grūdų derlių, taip pat savo stipriu kvapu, toksinėmis medžiagomis ir spalva sumažina grūdų komercinę vertę. Sausuose grūduose sporos gali išlikti gyvybingos daugelį metų, todėl sėklos beicavimas cheminiais beicais yra pagrindinė apsaugos priemonė nuo kietųjų kūlių infekcijos. Taip pat reikia auginti atsparių ligai veislių augalus ir laikytis sėjomainos.

Karalystė – *Chromista* (Chromistai)

Chromistai yra polifiletinės kilmės eukariotinių organizmų grupė, kuri dažniausiai išskiriama į atskirą karalystę, o kartais priskiriama pirmuonims. Skirtingai nuo daugelio kitų sistematinių grupių, chromistai neturi daug bendrų požymių. Chromistams priklauso autotrofiniai chlorofilą turintys ir fotosintetinantys dumbliai ir įvairūs jiems giminingi heterotrofiniai organizmai. Jie gali būti vienaląsčiai, sudaryti iš hifų arba sudaryti kolonijas. Chromistų ląstelių sienelėje būna celiuliozės, kartais chitino ir betagliukanų, jie nekaupia polisacharido krakmolo. Mitochondrijų kristos dažniausiai vamzdeliškos. Chromistai paplitę vandyje ir drėgnose sausumos ekosistemose, todėl kai kurie turi zoosporas su plunksniškais žiuželiais. Žinoma apie 1000 rūšių priskiriamų 16 skyrių. Karalys-

tei priskiriami chloroplastuose a ir c chlorofilus turintys mikroskopiniai dumbliai (auksadumbliai, gelsvadumbliai, rudadumbliai, titnagdumbliai) bei įvairios giminingos bespalvės formos, taip pat į grybus panašūs heterotrofiniai organizmai, kurie seniau buvo priskiriami grybų karalystei. Pastarieji priklauso *Hyphochytriomycota*, *Labyrinthulomycota* ir *Oomycota* skyriams, juos tyrinėja mikologai.

Skyrius **Oomycota** – oomikotai

Oomikotai (gr. *ōon* – kiaušinis + *mykēs* – grybas) yra heterotrofiniai, bespalviai ir pagal savo sandarą panašūs į grybus organizmai. Kai kurių mokslininkų jie priskiriami *Straminipila* karalystei. Jų vegetatyvinis kūnas būna vienaląstis arba suformuoja grybieną iš dažniausiai neseptuotų hifų. Ląstelių sienelėje yra gliukanų, celiuliozės bei specifinės aminorūgšties – hidroksiprolino, kartais ir chitino. Vegetatyvinė oomikotų vystymosi fazė dažniausiai yra diploidinė. Nelytiškai dauginasi zoosporomis kurios susidaro sporangėse. Būdingas oomikotų požymis yra zoosporos, kurios turi du skirtingus žiuželius: vienas jų padengtas plaukeliais ir nukreiptas į zoosporos priekį, o kitas – lygus (be plaukelių) ir nukreiptas atgal. Lytinis dauginimosi būdas – oogamija, po kurios susiformuoja **oosporos**, bet vaisiakūniai nesusidaro. Oomikotai gyvena sausumoje, jūros ir gėluosiuose vandenyse. Jie būna saprotrofai ir parazitai. Kai kurie oomikotai sukelia gyvūnų ir augalų ligas. Žinoma apie 1000 rūšių priskiriamų vienai *Oomycetes* (oomicetų) klasei. Daugelis oomikotų priklauso *Saprolegniales* (dumbliagrybiečių) ir *Peronosporales* (peronosporiečių) eilėms. Dumbliagrybiečiai gyvena įvairiuose gėlo ir sūraus vandens telkiniuose, drėgname dirvožemyje. Daugelis yra saprotrofai ir minta absorbcijos būdu augalinėmis ar gyvūninėmis liekanomis. Kai kurie dumbliagrybiečiai yra biotrofai parazitaujantys vandens gyvūnus, dumblius ir augalus. Dumbliagrybiečių grybiena, sudaryta iš siūlinių, nešakotų ir šakotų, neseptuotų, gana storų ir sugebančių padidinti skersmenį hifų ir nuo jų atsišakojusių plonų rizoidų, kuriais tvirtinasi prie substrato. Nelytiškai dauginasi zoosporomis turinčiomis po du žiuželius (vieną plunksnišką, kitą lygų). Zoosporų suteikia galimybę aktyviai judėti vandenyje, surasti tinkamą substratą, suformuoti cistas, galiausiai sudyti ir duoti pradžią naujiems hifams. Kai substrate pritrūksta maisto medžiagų, vyksta lytinis dauginimasis – oogamija. Grybienoje susiformuoja lytiniai organai, – gametangės atitvertos septomis nuo pagrindinio hifo. Jose įvyksta mejozė. Moteriškajame lytiniame organe **oogonėje** susidaro 2–20 moteriškų haploidinių lytinių ląstelių oosferų, vyriškajame lytiniame organe **anteridyje** – haploidiniai vyriški branduoliai. Anteridis išaugina ataugas, kuriomis į oogonę pereina vytiški branduoliai. Vienas vyriškas branduolys susilieja su vienos oosferos branduoliu ir susidaro diploidinė ilgalaikė oospora. Oosporos dygsta po ilgo ramybės peri-



A



B

2.27 pav. Dumbliagrybis (*Saprolegnia*): A – grybienos vaizdas ant žuvies liekanų; B – oosporų mikroskopinis vaizdas (iš <https://atrium.lib.uoguelph.ca/xmlui/handle/10214/7064>)

odo, suformuodamos vieną hifą su zoosporange. *Saprolegnia* sp. (dumbliagrybis) gėlame vandenyje gyvenantis saprotrofas, aptinkamas ant įvairių augalinių ir gyvūninių liekanų. Kartais dumbliagrybai tampa fakultatyviais parazitais, kurie auga ant nusilpusių gyvūnų (2.27 pav) augalų ar dumblių.

Peronosporiečių grybieną sudaro neseptuoti, šakoti, stori arba ploni hifai, kurie driekiasi augalo maitintojo tarpuląščiais, turi rutulio, siūlo arba buožės formos haustorijas, kurios išsiskverbia į parazituojamo augalo gyvas ląsteles. Nelytiškai dauginasi zoosporomis, lytiškai – oogamijos būdu. Gyvena sausumoje, yra obligatiniai biotrofai, sukeltantys augalų ligas, pavyzdžiui pavojingą augalų (stiebų, lapų, žiedų) ligą, vadinamą netikraja miltlige (peronosporoze).

Phytophthora infestans (bulvinė fitoftora arba paprastasis bulviapūdis) parazituoja įvairius bulvinių šeimos augalus, ypač kenkia bulvėms ir pomidorams. Sukelia ligą fitoftorozę – bulvių ir pomidorų marą. Ant pažeistų lapų susidaro rudos nekrotinės dėmės, apatinėje lapų pusėje dėmių pakraščiuose atsiranda baltas pūkuotas apnašas, sudarytas iš sporangėkočių ir sporangių (2.28 pav., A)



A



B

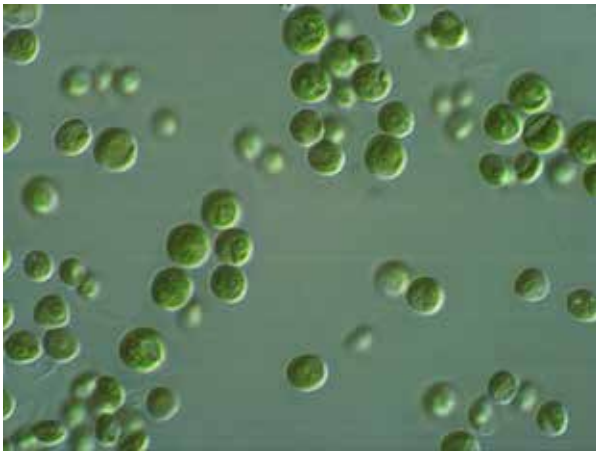
2.28 pav. Bulvinė fitoftora (*Phytophthora infestans*): A – maro pažeistų bulvės lapų vaizdas; B – pažeisto bulvės stiebagumbio vaizdas (iš <http://istudy.pk/late-blight-of-potato/>)

Ligai progresuojant lapai pajuoduoja ir augalai žūva. Maro pažeistų bulvių stiebagumbių paviršiuje atsiranda rusvų ir šiek tiek įdubusių dėmių (2.28 pav., B). Ant pomidorų vaisių susidaro rudos dėmės. Stiebagumbių ir vaisių audiniai paruduoja, galiausiai supūva. Fitofthoros hifai žiemoja dirvožemyje likusiuose stiebagumbiuose arba bulvienojų liekanose. Liga labai pavojinga, išplitusi visame pasaulyje. Lietingais metais šis bulvių parazitas gali sukelti dideles epidemijas. Bulvių ir pomidorų maro galima išvengti auginant atsparesnių veislių augalus, laikantis sėjomainos, naikinant pažeistus bulvienojus, purškiant fungicidais.

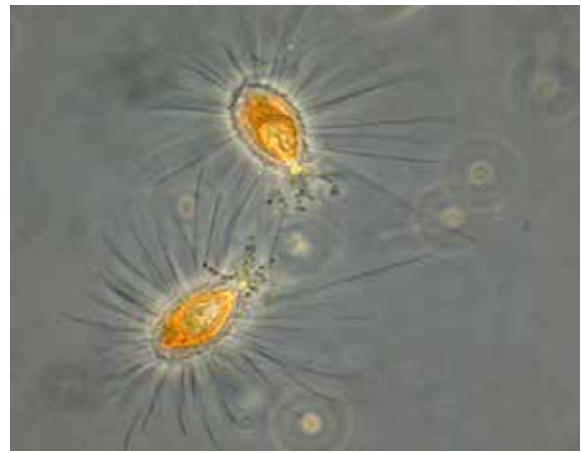
Dumbliai (*Algae*) – eukariotų dominijos, kelių skirtingų gyvų organizmų grupių bendras pavadinimas. Seniau buvo manoma, kad dumbliai priklauso žemesniesiems augalams, neturintiems lapų, stiebų ir aiškiai diferencijuotų audinių. Dabartinėje klasifikacinėje sistemoje įvairūs dumbliai priklauso skirtingoms karalystėms – augalams ir chromistams.

Žaliadumbliai (*Chlorophyta*), dumblių (*Algae*) skyrius. Žinoma apie 20 000 rūšių. Paplitę gėluosiuose vandenyse ir jūrose (planktono ir bentoso komponentas), mažiau – ant drėgnų uolų, medienos, dirvožemyje. Žaliadumbliai yra vienaląsčiai ar daugialąsčiai organizmai, dažniausiai žalios spalvos, yra kolonijinių. Žaliadumblių gniužulai siūlo, plokštelės, pūslelės tipo, nuo mikroskopinio iki keliolikos centimetrų dydžio, dažnai su žiuželiais. Ląstelės vienabranduolės arba daugiabranduolės, su celiuliozine arba pektinine sienele, kartais be jos. Žaliadumbliai daugiausia yra autotrofai, yra parazitų ir simbiotų. Be chlorofilo, turi pigmentų ksantofilo ir hematochromo. Chromatoforai dažniausiai su pirenoidais. Asimiliacijos produktas – krakmolas, rečiau voliutinas, aliejai. Dauginasi

nelytiškai (ląstelės dalijimusi, gniužulo dalimis, sporomis) ir lytiškai (ovogamija, izogamija, heterogamija). Žaliadumbliais minta daugelis vandens gyvūnų, jie valo užterštus vandenius, kai kurie vartojami pašarui, maistui. Lietuvoje paplitę mikroskopiniai žaliadumbliai: chlorelė (*Chlorella*) (2.29 pav., A), scenedesmas (*Scenedesmus*), valkčiadumblis (*Chlamydomonas*).



A



B

(2.29 pav.) Mikroskopiniai dumbliai: A – žaliadumblis chlorelė (*Chlorella*); B – auksadumblainis maliomonas (*Mallomonas*), (iš <https://www.algaebase.org/>)

Auksadumblainiai (*Chrysophyceae*), dumblių klasė. Žinoma apie 1000 rūšių. Vienaląščiai kolonijiniai arba daugialąščiai mikroskopiniai dumbliai. Paplitę gėlių ir jūrų vandenų planktone, bentose. Kai kurie auksadumblainiai judrūs, turi 1–2, rečiau 3–4 žiuželius arba pseudopodijas. Primityviausių auksadumblainių ląstelės neturi sienelės, jų išorinis citoplazmos sluoksnis padengtas silicio dioksido žvyneliais, kalkiniais kūneliais. Kitų auksadumblainių ląstelių sienelė celiuliozinė ar pektininė. Auksadumblainiai gali keisti kūno formą. Ląstelė turi 1 branduolį ir dažniausiai po 2 chromatoforus, kuriuose yra chlorofilo ir geltonų pigmentų (β karotino, fukoksantino), todėl auksadumblainiai būna aukso geltonumo, rusvai žali. Asimiliacijos produktai – aliejai, chrizolaminarinas. Auksadumblainiai dauginasi nelytiškai vegetatyviškai arba specialiomis ląstelėmis, rečiau lytiškai. Nepalankiomis sąlygomis sudaro cistas. Lietuvoje labiausiai paplitusios chromulinos (*Chromulina*), chrizokoko (*Chrysococcus*), maliomono (*Mallomonas*) (2.29 pav., B), ochromono (*Ochromonas*), sinuros (*Synura*), uroglenos (*Uroglena*) genčių rūšys.

Gelsvadumblainiai (*Xanthophyceae*), dumblių klasė. Žinoma apie 600 rūšių. Vienaląščiai pavieniai, kolonijiniai, daugialąščiai ir sifoninės struktūros dumbliai. Paplitę gėluosiuose vandenyse, rečiau jūrose. Ląstelės vienabranduolės, kartais daugiabranduolės, su pektininio apvalkalėliu ar be jo. Daugiausia autotrofai. Chromatoforai gelsvai žali, disko, plokštelės, žvaigždės, juostelės pavidalo, išsidėstę prie sienelės. Juose yra a ir c chlorofilų, įvairių karotenoidų, ksantofilų. Asimiliacijos produktai – riebaliniai aliejai (krakmolo nebūna). Daugelis vegetatyvinės stadijos gelsvadumblainių yra nejudrūs. Judriosios formos turi po 2 nevienodo ilgio ir skirtingos sandaros žiuželius. Dauginasi vegetatyviškai (ląstelių dalijimusi, kolonijų fragmentacija), nelytiškai (zoosporomis, autosporomis) ir lytiškai (izogamija, oogamija). Aptinkami planktone, bentose, drėgnoje žemėje, ant akmenų, medžių kamienų. Judrūs, pasyviai plaukiojantys arba prisitvirtinę prie įvairių substratų. Labiausiai paplitusios Lietuvoje planktone tribonemos (*Tribonema*), drėgnoje žemėje – tvenkuolio (*Botrydium*) (2.30 pav., A) genčių rūšys.



A



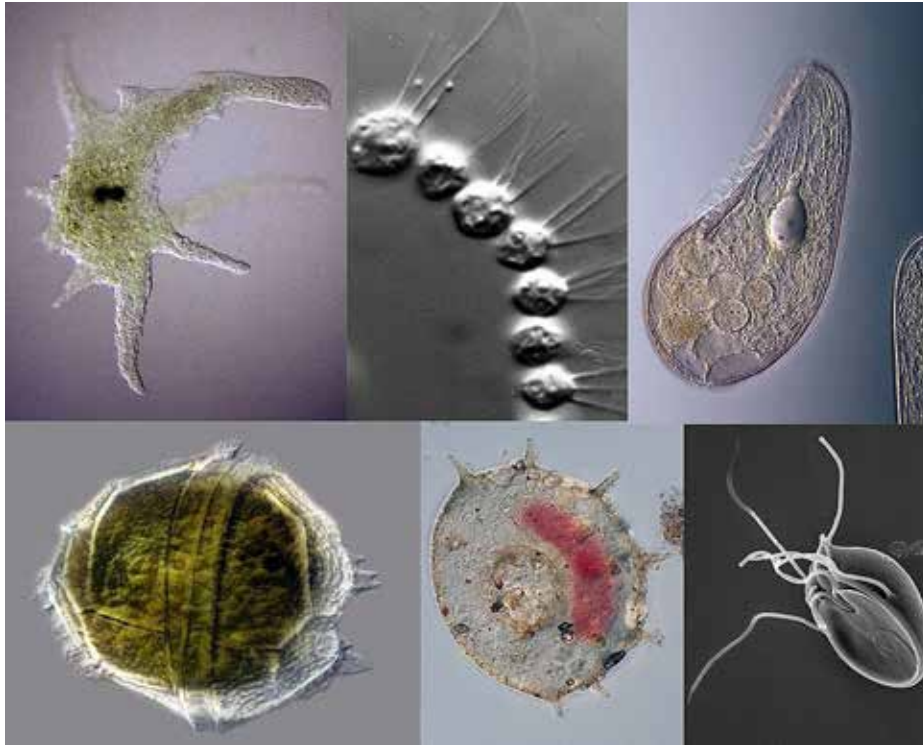
B

2.30 pav. Mikroskopiniai dumbliai: A – gelsvadumblainis tvenkuolis (*Botrydium*); B – titnagdumblainis apskrituolė (*Cyclotella*), (iš <https://www.algaebase.org/> ir <https://www.algaebase.org/>)

Titnagdumblainiai (*Bacillariophyceae*), dumblių klasė. Žinoma apie 25 000 rūšių. Paplitę gėluosiuose vandenyse ir jūrose (planktono ir bentoso komponentas). Vienaląsčiai ir kolonijiniai dumbliai. Ląstelės sienelės išorinė dalis prisisunkusi silicio dioksido, kieta, dėl to vadinama šarvu. Sudarytas iš viršutinės sąvaros (epitekos), kuri dengia apatinę (hipoteką). Šarvo sąvaros yra sudėtingos struktūros, jose yra angelų, porų. Jų išsidėstymas yra titnagdumblainių svarbiausias sisteminis požymis. Chromatoforai (jų skaičius įvairus) gelsvai rusvos spalvos, su pirenoidais. Turi chlorofilo, karotino, fukoksantino ir kai kurių kitų pigmentų. Asimiliacijos produktai – riebalai, angliavandeniai volutinas, chrizolaminarinas. Dauginasi nelytiškai (išilginiu dalijimusi) ir lytiškai (izogamija, oogamija). Lietuvoje paplitę planktoniniai - apskrituolė (*Cyclotella*) (2.30 pav., B), skydadumblis (*Stephanodiscus*) ir bentosiniai – trupsnė (*Fragilaria*), valtelė (*Navicula*) titnagdumblainiai.

Karalystė – Protozoa (Pirmuonys)

Pirmuonys priklauso eukariotų (*Eukaryota*) dominijai ir anksčiau buvo priskirti protistų (*Protista*) karalystei. Terminą *Protozoa* pasiūlė vokiečių zoologas G. A. Goldfussas (**Georg August Goldfuss**, 1782 – 1848) 1818 metais, o lietuvių kalba terminą pirmuonys (protozoi) 1925 m. pirmą kartą pavartojo P. B. Šivickis. Pirmuonių klasifikacija, dėl duomenų trūkumo nuolat kinta. Dabar žinoma daugiau kaip 30 000 pirmuonių rūšių. Šie organizmai autotrofiniai, fotosintetinantys arba heterotrofiniai, fagotrofiniai, vienaląsčiai, rečiau nediferencijuotos sandaros daugialąsčiai, plazmodiniai arba sudarantys kolonijas. Šių eukariotinių mikroorganizmų dydis nuo kelių mikrometrų (μm) iki kelių milimetrų (mm), kūnas labai įvairios formos. Trofinėje stadijoje ląstelių sienelės neturi, o ją atstoja plonas ir tankus išorinis dangalas – pelikulė. Ląstelėse nėra krakmolo. Kai kuriems būdingi žiuželiai, blakstienėlės, ameboidinis judėjimas pseudopodijomis, sporų formavimas. Dauginasi nelytiniu (dalijimusi) ir lytiniu (kopuliacijos arba konjugacijos) būdu. Daugumai pirmuonių būdinga kartų kaita, o parazitiniams ir šeimininkų kaita bei sudėtingi gyvybiniai ciklai. Minta bakterijomis, dumbliais, kitais pirmuonimis, simbioziškai gyvena su daugialąsčiais arba parazituoja žmogaus ir gyvūnų organizmuose ir sukelia sunkias ligas (maliariją). Pirmuonys paplitę jūrose, gėluosiuose vandenyse, drėgname dirvožemyje, gyvuosiuose organizmuose. Karalystei priklauso 6 tipai: sarkodiniai, žiuželiniai, blakstienotosios infuzorijos, sporagyviai, mikrosporidijos, miksozojiniai (2.31 pav.). Tai įvairios amebos, euglenos ir kiti žiuželiniai vienaląsčiai organizmai, taip pat į grybus panašūs organizmai, priskirti *Acrasiomycota*, *Dictyosteliomycota*, *Myxomycota* ir *Plasmodiophoromycota* skyriams). Pastaruosius, kaip grybų analogus, kurių žinoma apie 1 170 rūšių, tyrinėja mikologai.



2.31 pav. Pirmuonys (Protozoa): pagal laikrodžio rodyklę nuo viršutinio kairiojo kairiojo paveikslėlio: bekiutė ameba *Chaos carolinense*; žiuželinis pirmuonis *Desmerella moniliformis*; blakstienotaisis pirmuonis *Blepharisma japonicum*; parazitinis žiuželinis pirmuonis *Giardia muris*; kiautelių formuojanti ameba *Centropyxis aculeata*; žiuželinis pirmuonis dinoflagelatas *Peridinium willei*; (iš <https://en.wikipedia.org/wiki/Protozoa>)

Sarkodiniai (*Sarcodina*), ameboidiškų heterotrofinių pirmuonių grupė. Viena didžiausių pirmuonių organizmų grupių – žinoma apie 11 500 rūšių. Paplitę jūrose, mažiau gėluosiuose vandenyse, dirvožemyje kaip laisvai gyvenantys, daugiausia bentosiniai organizmai. Kai kurie sarkodiniai yra žmogaus, gyvūnų ir augalų parazitai (pvz., *Entamoeba histolytica*, *Naegleria*, *Acanthamoeba*) bei komensalai. Kūnas nepastovios formos, padengtas plona membrana (plazmolema), dažniausiai iki 1 mm dydžio. Daugelis sarkodinių formuoja pastovius kiautelius arba turi vidinius skeleto darinius, sudarytus iš organinių arba mineralinių medžiagų. Sarkodiniams būdingi judėjimo ir maisto ėmimo organai – pseudopodijos. Turi virškinamąsias, gėlavandenės rūšys – ir pulsuojančiąsias vakuoles. Sarkodiniai minta bakterijomis, dumbliais, pirmuonimis. Mitybos būdas – fagocitozė ir pinocitozė. Dauginasi skildami pusiau arba daugybinio dalijimosi būdu, kai kurių rūšių ir lytiškai. Gyvena pavieniui arba kolonijomis. Molekuliniais tyrimo metodais nustatyta, kad sarkodiniai yra polifiletinė grupė, kurios sisteminė padėtis ir taksonomija nuolat kinta. Ameba (*Amoeba proteus*) – vienaląsčiai pirmuonys, neturintys pastovios kūno formos. Maitinasi pseudopodijomis apgaubdamos maisto dalelę ir įtraukdamos į ląstelės vidų. Gyvena tvenkiniuose, balose, kituose vandens telkiniuose ir ant augalų.

Žiuželiniai (*Zoomastigophorea*), pirmuonių klasė. Žinoma apie 6000 rūšių. Paplitę jūrose, gėluosiuose vandenyse ir drėgname dirvožemyje, kai kurie žiuželiniai yra žmogaus, gyvūnų ir augalų parazitai. Kūnas verpstiškas, kiaušiniškas, kai kurių su išaugomis, nuo kelių mikrometrų iki 0,5 mm. Kūno paviršių dengia drebutinis, pseudochitininis arba celiuliozinis apvalkalas. Judėjimo ataugos – žiuželiai. Augaliniai žiuželiniai yra autotrofai, gyvūniniai – heterotrofai. Dauginasi nelytiškai (dalydamiesi išilgai pusiau) ir lytiškai (kopuliacija). Vieni žiuželiniai gyvena pavieniui, kiti – kolonijomis (daugiausia augaliniai žiuželiniai). Kai kurie žiuželiniai, pvz., *Trypanosoma*, *Leishmania*, sukelia žmogaus ir gyvūnų ligas.

Blakstienotosios infuzorijos (*Ciliatea*), blakstienotųjų pirmuonių tipas. Žinoma apie 7500 rūšių. Šie pirmuonys įvairių kūno formų ir išvaizdos. Dydis 50–300 μm, kai kurios (*Bursaria*) iki 2

mm ilgio. Gyvena pavieniui, kartais kolonijomis, gėluose vandenyse ir jūrose kaip sudėtinė planktono arba bentoso dalis, drėgname dirvožemyje, gyvūnų vidaus organuose ir kūno paviršiuje. Eilėmis išsidėsčiusios blakstienėlės ištisai arba iš dalies dengia kūną. Turi pulsuojančiąsias ir virškinamąsias vakuoles, daugelis – ir burnos aparatą. Minta mikroorganizmais, dumbliais, valo vandenį nuo teršalų, yra užterštų vandens telkinių biologiniai indikatoriai. Dauginasi lytiniu ir nelytiniu būdu. Kai kurios gyvena kituose organizmuose kaip komensalai, simbiontai arba kaip parazitai. Žolėdžių gyvulių, kiaulių ir žmogaus ligas sukelia *Balantidium*, žuvų ligas – *Ichthyophthirius* genties blakstienotosios infuzorijos.

Skrysius *Myxomycota (Mycetozoa)* – gleivūnai

Gleivūnų somatinis kūnas yra vienalastis arba plazmodis – vienalastė, daugiabranduolė, judanti protoplazmos masė, iš išorės apgaubta citoplazmine membrana ir gleivių sluoksniu (sienelės neturi), dažniausiai tinkliškos struktūros. Jam būdingas ameboidinis judėjimas **pseudopodijomis**, **fagotrofija** arba fagocitozė t. y. minta rydamas (paimdamas į savo kūną) įvairias organines medžiagas, bakterijas, grybų vienaląsčius kūnus ir hifus, sporas, amebas, žiuželinius organizmus, dumblius. Gleivūnai lytiškai dauginasi gametogamijos būdu, haploidines sporas formuoja vaisiakūniuose. Gleivūnai yra saprotrofai, gyvenantys laisvai ant substratų paviršių, sausumoje. Jie skirstomi į 3 klases, žinoma apie 1100 rūšių. Didžiausios gleivūnų (*Myxomycetes*) klasės atstovų vaisiakūniai **sporokarpiai** būna įvairios formos, dydžio ir spalvų, su kotu arba bekočiai, dažnai padengti tvirtu ir kalkingu apvalkalu. Paprastai gleivūnai auga miškuose, aptinkami ant gyvų ir negyvų substratų: medienos, žievės, lapų, žolių, samanų, drėgno dirvožemio, mėšlo. Žinoma apie 890 rūšių. *Trichia decipiens* – apgaulusis krekenis išspūdingos išvaizdos (lyg perlamutrinų karoliukų vėrinys), dažnas gleivūnas, vaisiakūniai kriaušės formos, su kotu, šviesiai rudi, 1 – 3 mm aukščio, 0,6–1 mm skersmens (2.32 pav., A).



2.32 pav. A – apgaulusis krekenis (*Trichia decipiens*): (iš <https://www.grybai.lt/nevalgomi/apgaulusis-krekenis/>)
B – geltonasis kleckis (*Fuligo septica*): (iš <https://www.grybai.lt/nevalgomi/geltonasis-fuligas/>)

Krekeniai auga grupėmis, drėgnuose miškuose ant trūnijančios medienos, nuvirtusių kamienų ir kelmų, miškuose, vasarą ir rudenį. *Fuligo septica* – geltonojo kleckio vaisiakūniai geltoni, nuo 1 iki 15 cm skersmens, kartais ir didesni, netaisyklingos formos (2.32 pav., B). Gleivinga masė balsva, gelsva, padengta kalkinga ir trapia luobele. Auga pavieniui, ant įvairių substratų (pūvančios medienos, kelmų, lapų ir samanų). Geltonojo kleckio ekstraktai pasižymi antibiotinėmis, priešvėžinėmis savybėmis.

Skyrius *Plasmodiophoromycota (Cercozoa)* – gumbūnai

Gumbūnai neturi sienelės ir jų kūnas yra daugiabranduolis, mikroskopinio dydžio plazmodis, kuris vystosi gyvų organizmų ląstelių viduje. Gumbūnų plazmodžiai, skirtingai nei gleivūnų, yra nejudrūs ir maitinasi absorbcijos būdu, t. y. iš parazituojamo organizmo ląstelių išsiurbia sau reikalingas maisto medžiagas. Gumbūnai vaisiakūnių nesudaro. Nelytinis dauginimasis vyksta plazmodžio skilimo būdu arba sporangėse susidarančiomis dvižiūžėmis zoosporomis. Jas gumbūnai formuoja tik vandenyje arba drėgnoje aplinkoje, pavyzdžiui šlapiame dirvožemyje. Lytinis dauginimasis vyksta gametogamijos ir hologamijos būdais. Tuomet susidaro ilgalaikės sporos. Visi gumbūnai yra obligatiniai parazitai, sukeliantys pažeistų ląstelių ir audinių deformacijas. Gumbūnai yra biotrofai aptinkami gyvuose organizmuose, dirvožemyje arba gėlo vandens telkiniuose. Parazituoja drėgnose vietose augančius žiedinius augalus, dumblius ir grybus. Pažeistuose augalų audiniuose susidaro augliai, sutrinka vandens apytakos sistema ir augimas. Išskiriama viena *Plasmodiophoromycetes* (gumbainių) klasė, kuriai priskiriama apie 50 rūšių. *Plasmodiophora brassicae* (kopūstinis gumbainis) sukelia bastutinių šeimos laukinių ir žemės ūkio augalų (rapsų, kopūstų, ridikėlių) ligą, vadinamą šaknų gumbu (2.33 pav). Pirmieji požymiai, rodantys, kad augalai yra užsikrėtę šaknų gumbu, yra lapų vytimas, ypač sausu, šiltu oru. Smarkiai pažeisti augalai nustoja augti, vėliau žūsta. Išrovus tokį augalą, ant šaknų matosi sustorėjimai, išaugos. Pažeistų augalų šaknys supūva ir dirvoje pasklinda grybo sporos, kurios išlieka gyvybingos daugelį metų. Liga pasireiškia židininiais. Pažeisti augalai prastai auga, vysta lapai, kopūstai nesuka gūžių, šaknys sustorėja, galiausiai visai sunyksta. Kopūstinis gumbainis labiau paplitęs rūgščiuose ir drėgnuose dirvožemiuose. Šaknų gumbas yra viena iš sunkiausiai suvaldomų grybinių ligų rapsų pasėliuose. Kovai su šiuo parazitą žemės ūkyje būtina taikyti sėjomainą ir auginiui rinktis atsparias ligai augalų veisles, kalkinti ir dezinfekuoti dirvožemį, sudeginti apsikrėtusius augalus.



2.33 pav. Kopūstinis gumbainis (*Plasmodiophora brassicae*): šaknų gumbu sergančių kopūsto šaknis
(iš <https://www.cliniquedesplantes.fr/fiches/la-hernie-du-chou>)

2.2. Virusų sistematika, klasifikacija ir morfologija

Kol nebuvo atrasti, virusais (lot. *virus* – nuodas) buvo vadinami neišaiškinti, įvairių organizmų ligas sukeliantys veiksniai. 1892 m. botanikas Dmitrijus Ivanovskis, tyrinėjęs tabako mozaikos ligos priežastis, spėjo, kad egzistuoja mažesnės net už bakterijas būtybės, kurių nepavyksta pamatyti optiniu mikroskopu ir kurie pereina pro bakterinių filtrų poras. Todėl šie ligos sukėlėjai buvo vadinami filtruojamaisiais virusais. Tuomet klaidingai manyta, kad virusai yra nuodingi skysčiai. Kad

ligos sukėlėjai nėra nuodai, parodė jų geba gausėti, užkrėsti sveikus tabako augalus, kas reiškė virusų dauginimosi procesą. Vėliau mokslininkai įrodė, kad jie nesugeba daugintis paprastose mitybinėse terpėse ir yra obligatiniai ląstelių parazitai. Dabar žinoma, kad virusai – labai paplitę gyvūnų, žmonių, grybų, augalų, pirmuonių ir bakterijų viduląsteliniai parazitai. Bakterijų virusai buvo pavadinti **bakteriofagais** arba **fagais** (gr. *phagos* – ėdikas). Dabar fagais įvardinami ne tik kaip bakterijų, bet visų mikroorganizmų virusai. Fagai yra vieni iš labiausiai paplitusių ir įvairiausių būtybių biosferoje – jie randami beveik visur, kur yra gyvų ląstelių. Manoma, kad Žemėje yra daugiau nei 10^{31} bakteriofagų, tai yra daugiau negu visų kitų organizmų kartu sudėjus.

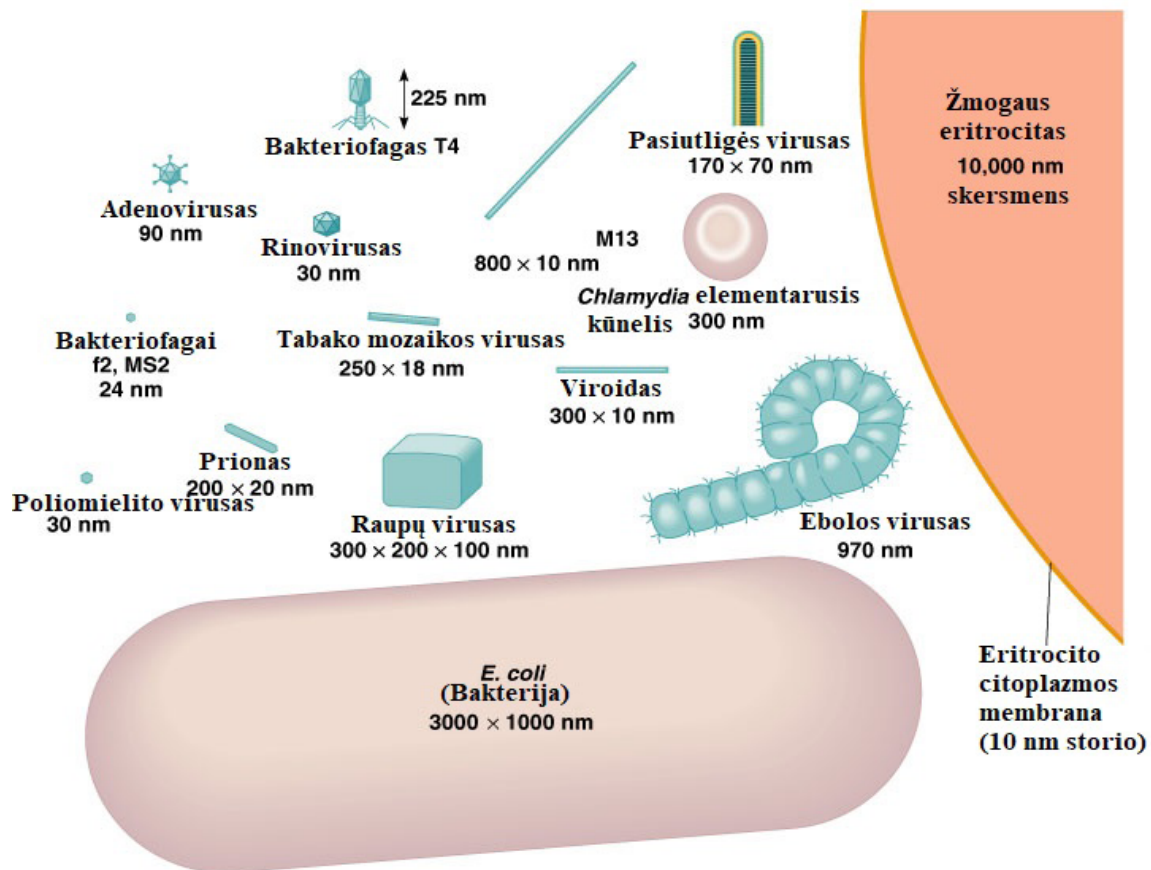
Mokslas apie virusus ir į juos panašius ligų sukėlėjus – **virusologija**. Šis mokslas tiria virusų struktūrą, klasifikaciją ir evoliuciją, ląstelių užkrėtimo būdus ir tai, kaip ląstelės panaudojamos virusui daugintis, ligas, kurias jie sukelia, virusų izoliavimo ir auginimo būdus, pritaikymą genetiniuose, molekulinių biologijos, biotechnologijos tyrimuose ir medicinoje. Virusologija taip pat nagrinėja į virusus panašias struktūras, pavyzdžiui, **viroidus** (žiedinės RNR be apvalkalėlio, užkrečiančios augalus) ir **prionus** (patologinės konformacijos baltymai). Virusologija laikoma mikrobiologijos mokslo dalimi.

Virusų savybės:

- virusai neturi ląstelinės sandaros;
- virusuose nevyksta jokie metabolizmo (medžiagų ir energijos apykaitos) procesai;
- virusai neauga, nesidaugina ląstelėms įprastais būdais (mitozė, mejozė, dalijimasis ir pan.);
- virusuose būna tik vieno tipo nukleorūgštis: DNR, arba RNR;
- virusų veikla gali vykti tik gyvose ląstelėse, jas parazituojančios;
- virusai nesidaugina dirbtinėse mitybinėse terpėse.

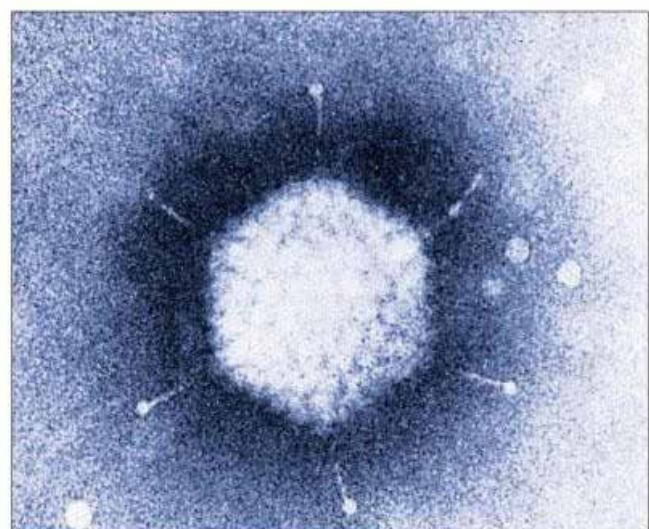
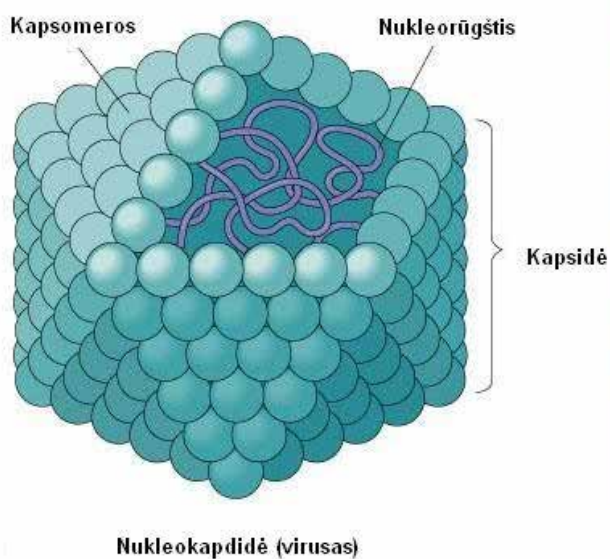
Virusai yra neląstelinės sandaros būtybės, nevykdančios medžiagų apykaitos. Iki šiol tarp mokslininkų nėra vieningos nuomonės ar virusai gali būti priskiriami gyviems organizmams. Gyvybė paprastai siejama su ląsteline sandara ir ląstelėse vykstančiais metabolizmo procesais. Cheminiu požiūriu virusai yra tik inertiškos negyvos dalelės, prilygstančios organinėms medžiagoms, o ne gyvoms būtybėms. Tačiau virusai turi ir gyviems organizmams būdingų savybių: jie sudaryti iš baltymų ir nukleorūgšties molekulių, geba perduoti paveldimas savybes, jiems būdingas kintamumas. Biologiškai aktyviais virusai tampa tik patekę į gyvą ląstelę. Jie dauginasi tik būdami ląstelių viduje nes neturi nuosavų baltymų sintezės, energijos gavybos sistemų, todėl naudojami ląstelių ištekliams. Dėl šių savybių virusai laikomi obligatiniais ląstelių parazitais. Visose gyvų organizmų ląstelėse yra ir DNR, ir RNR, o virusai turi tik vieno tipo nukleorūgštį: arba DNR arba RNR. Skirtingų virusų genetinės informacijos kiekis taip pat ženkliai skiriasi. Pavyzdžiui, paprasčiausi bakteriofagai turi tik 3 genus, o raupų vakcinos virusas – apie 200.

Virusų dydis ir sandara. Elektroniniu mikroskopu 1940 m. ištyrus raupų vakcinos viruso struktūrą, o vėliau ir kitus virusus, buvo nustatyta virusų formų įvairovė, jų dydis bei struktūra. Paaiškėjo, kad virusai egzistuoja dvejomis būsenomis – ne ląstelėje ir ląstelėje. Ne ląstelėje esantis subrendęs virusas vadinamas **virusine dalele** arba **virionu**. Virionai būna labai įvairios išvaizdos ir dydžių. Jie yra apie 100-1000 kartų mažesni už ląsteles, kurias užkrečia ir vykdo parazitinę veiklą. Mažiausi virusai – parvovirusai, kurių skersmuo būna apie 20 nm, o didžiausi, apie 300 nm, yra poksvirusų šeimos virusai. Pastarųjų dydis panašus į pačių mažiausių bakterijų – chlamidijų. Virusų išvaizda ir palyginamieji dydžiai su prokariotų bei eukariotų ląstelėmis pateikti 2.34 paveiksle.



2.34 pav. Virusų formos ir palyginamieji dydžiai su ląstelėmis
(iš <https://allyouneedisbiology.wordpress.com/2016/04/27/what-are-microorganisms/>)

Virusinė dalelė susideda iš nukleorūgšties (DNR arba RNR), apsuptos apsauginio baltyminio apvalkalėlio – **kapsidės**. Augalų virusų sudėtyje būna RNR, žmogaus ir gyvūnų – RNR arba DNR, o bakterijų virusų – dažniausiai tik DNR. Kapsidė sudaryta iš identiškų baltymų subvienetų, vadinamų **kapsomeromis**. Kapsidės baltymai yra užkoduoti viruso genome, o jos forma yra svarbus virusų morfologinio klasifikavimo kriterijus. Kai kuriuose virusuose būna ir fermentų (lizocimo, adenosin-trifosfazės). Visas šis kompleksas vadinamas **nukleokapside**, arba tiesiog virusu (2.35 pav.).



2.35 pav. Virusų (adenoviruso) struktūros modelis ir vaizdas elektroniniu mikroskopu.
(iš https://sgalattas.kau.edu.sa/ImageGallery.aspx?Site_ID=0013349&LNG=EN&Gal=3376)

Kai kurie virusai dar gali turėti lipidinį apvaskalą, pagamintą iš užkrėstos ląstelės membranos. Yra išskiriami keturi pagrindiniai morfologiniai virusų tipai:

Spiraliniai. Šie virusai susideda iš vieno tipo kapsomerų, kurios susirenka aplink centrinę ašį ir suformuoja spiralę, kuri centre gali turėti įdubą, arba tuščią vamzdelį. Tokie virusai gali būti trumpi ir labai kieti arba ilgi ir lankstūs. Genetinė medžiaga, paprastai vienos vijos RNR, būna pririšta prie baltyminės spiralės, nes vyksta sąveika tarp neigiamą krūvį turinčios nukleorūgšties ir teigiamą krūvį turinčio baltymo. Tokios kapsidės ilgis priklauso nuo nukleorūgšties dydžio, o plotis – nuo kapsomerų išsidėstymo. Tokio tipo pavyzdys yra tabako mozaikos virusas.

Apvaskalėtieji. Kai kurie virusai apsigaubia papildomu – lipidiniu sluoksniu, kitaip vadinamu apvaskalu. Šis apvaskalas būna iš užkrėstos ląstelės plazminės membranos: arba išorinės, arba vidinės (branduolio, organoidų). Apvaskalas būna nusagstytas baltymais, kuriuos užkodavo virusas ir užkrėsta ląstelė. Dauguma tokių virusų yra priklausomi nuo lipidinio apvaskalo. Šiam tipui priklauso gripo ir ŽIV virusai.

Briaunainiai. Dauguma gyvūnų virusų turi beveik sferinę simetrišką struktūrą. Mažiausias kapsomerų skaičius briaunainiuose yra 12 vnt., kurių kiekvieną sudaro penki identiški subvienetai. Daug virusų, pvz., roto virusas, turi daugiau nei dvylika kapsomerų ir atrodo beveik sferinis, tačiau iš tiesų išlaiko briaunainio struktūrą.

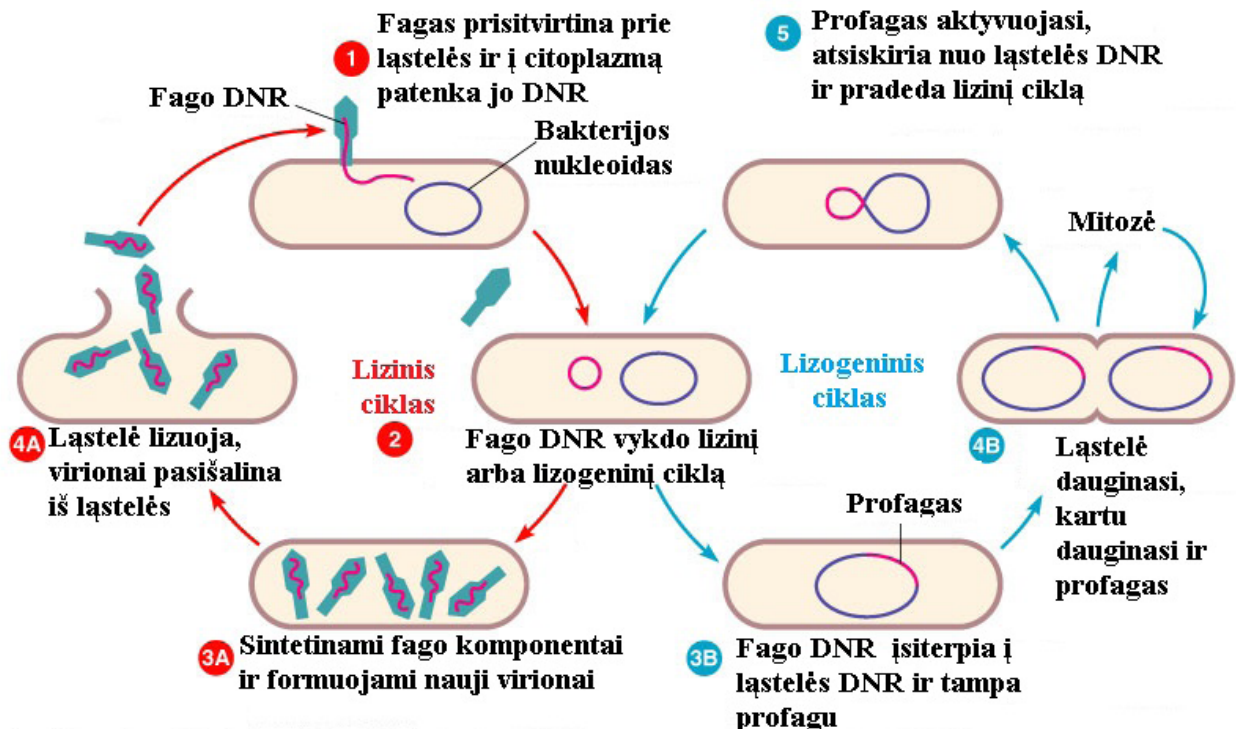
Sudėtingieji. Kai kurių virusų struktūra nėra nei visiškai spiralinė, nei erdvinė daugiakampė, be to, turi papildomų struktūrų, tokių kaip baltyminiai siūlai ar išorinė sienelė. Kai kurie bakteriofagai turi sudėtingąją struktūrą, kuri sudaryta iš dvylikabriaunės galvutės, sujungtos su spiruline uodegėle. Uodegėlės apačioje yra heksagoninis pagrindas su iš jo kyšančiomis baltyminėmis skaidulomis. Tokios struktūros uodegėlė veikia kaip molekulinis švirkštas – ji prisitvirtina prie bakterijos ir suleidžia į ją viruso genomą.

Virusų dauginimasis. Virusai nesidaugina ląstelėms įprastais būdais negali to daryti savarankiškai, todėl jų dauginimasis suprantamas kaip virusinių dalelių skaičiaus gausėjimas ląstelėje. Tam tikros rūšies virusas gali užkrėsti tik tam tikros rūšies ląsteles: ŽIV puola leukocitus, hepatito virusas – kepenų ląsteles, gripo virusas – trachejos ir bronchų gleivinės ląsteles, encefalito virusas – galvos smegenų ląsteles ir t.t. Ląstelėje virusas neskyja pusiau dėl mitozės ar mejozės, bet yra sintetinamas ir sukomplektuojamas, naudojant parazituojamos ląstelės energiją, junginių sintezės mechanizmus ir struktūras, medžiagas ir fermentus. Jeigu ląstelėje nėra tam tikrų fermentų, jie patenka su virusu arba būna užkoduoti viruso genome. DNR virusų dauginimasis vyksta keliais etapais:

1. **Viruso patekimas ant ląstelės paviršiaus.** Kad virusas galėtų užkrėsti ląstelę, būtinas fizinis viruso ir ląstelės kontaktas. Virusai ir daugelis ląstelių negali aktyviai judėti, todėl sąlytis su ląstele būna atsitiktinis.
2. **Viruso prisitvirtinimas (adsorbcija)** ląstelės paviršiuje. Virusų adsorbcija užkrečiamos ląstelės paviršiuje yra specifinis procesas, kurį lemia abiejų sąveikos dalyvių – viruso ir ląstelės paviršiaus cheminės ypatybės. Jos greitis priklauso nuo ląstelės aplinkoje esančios viruso dalelių koncentracijos. Kiekviena virusų rūšis tvirtinasi tam tikroje ląstelės paviršiaus vietoje. Šios vietos vadinamos receptoriais. Nustatyta, kad pavyzdžiui vienos bakterijos paviršiuje gali adsorbuotis iki 200-300 fagų. Virusų išorėje yra tvirtinimosi baltymai, o ląstelės paviršiuje – specifiniai šiems baltymams receptoriai. Virusų, kurie neturi apvaskalo, tvirtinimosi baltymai yra kapsidės baltymų molekulės, o apvaskalėtųjų virusų – specifinės apvaskalo ataugos, arba apvaskalo glikoproteinai. Gyvūnų ir žmogaus ląstelių receptoriai yra įvairūs citoplazmos membranos glikoproteinai, jų ląstelės paviršiuje būna apie 10^4 - 10^5 . Receptoriai gali keisti savo vietą judėdami membranos lipidų sluoksniuose ir susitelkti tam

tikrose vietose, taip palengvindami sąveiką su virusais. Receptoriai, susijungę su virusais, padeda virusui isiskverbti ląstelės vidų tuomet grįžta atgal į savo vietą ląstelės paviršiuje. Antivirusinių preparatų poveikis pagrįstas tuo, kad jie blokuoja tvirtinimosi baltymus taip sutrikdydami viruso ir ląstelės sąveiką. Virusų adsorbcija gali būti ir nespecifinė – tik dėl difuzijos arba viruso bei ląstelės elektrostatinio krūvių skirtumo. Tuomet virusas ląstelės užkrėsti negali, nes nėra tarpusavio biocheminio suderinamumo.

3. **Viruso patekimas į ląstelę (penetracija).** (lot. *penetratio* – įsiskverbti). Daugelis apvalkalėtųjų virusų į ląstelę prasiskverbia ląstelės membranos ir viruso apvalkalo susiliejimo būdu. Apvalkalo neturintys ir kai kurie apvalkalėtieji virusai į ląstelę patenka endocitozės būdu. Abiem atvejais viruso apvalkalas susilieja su ląstelės membrana, tik pirmuoju atveju tai vyksta ląstelės paviršiuje, o antruoju – ląstelės viduje. Apvalkalėtųjų virusų apvalkalas ir ląstelės membrana susilieja po viruso susijungimo, t. y. baltymo ir ląstelės membranos lipidų sąveikos. Jiems susiliejus, viruso genomas patenka į citoplazmą, o vėliau ir į branduolį. Endocitozės metu virusą apgaubia ląstelės membrana, susidaro endosominė vakuolė ir ji pernešama į citoplazmą. Tokia vakuolė ląstelėje gali judėti ir susiliesti su kitomis ląstelės membranomis, pavyzdžiui branduolio membrana.
4. **Viruso apvalkalo pašalinimas (viruso genomo atsiskyrimas nuo kapsidės).** Virusų genomas tampa veiklus tik tuomet, kai jis atsiskiria nuo kapsidės baltymų. Dalies virusų genomas visiškai atsiskiria nuo kapsidės, o kitų – tik dalinai t. y. prie genomo lieka dalis viruso baltymų – dažniausiai fermentų. Toks genomas lieka citoplazmoje, kur vyksta tolimesni dauginimosi etapai – viruso genomo transkripcija ir replikacija. Šiems procesams ir reikalingi neatsiskyrę fermentai.



Copyright © 2004 Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

2.36 pav. Bakteriofago lizinis ir lizogeninis vystymosi ciklai

(iš <https://socratic.org/questions/what-are-the-differences-between-a-lytic-infection-and-a-lysogenic-infection>)

Pirmieji keturi etapai (viruso patekimas ant ląstelės paviršiaus, prisitvirtinimas prie ląstelės, viruso patekimas į ląstelę ir viruso genomo atsiskyrimas) sudaro ankstyvąją viruso ir ląstelės sąvei-

kos stadiją. Visi virusai vienodai minėtas būdais įsiskverbia į ląstelę ir atsiskiria nuo savo apvalkalo. Po to vyksta vėlesnės stadijos – virusas, priklausomai nuo jo savybių, gali daugintis **liziniu** arba **lizogeniniu** ciklais (2.36 pav).

Lizinio ciklo atveju viruso DNR, patekusi į ląstelę, sukelia ląstelės DNR irimą ir sustabdo baltymų sintezę. Virusų nukleorūgštis greitai „užgrobia valdžią“ šeimininko ląstelėje, t. y. perima ląstelės sintezės ir energijos virsmų mechanizmus, tuomet ląstelė pradeda sintetinti sau nebūdingas medžiagas – viruso nukleorūgštį ir kapsidės baltymus. Šis etapas vadinamas viruso komponentų sinteze. Jos metu transkribuojama virusinė DNR, ir suformuota nauja iRNR transliuojama į ląstelės ribosomas viruso baltymų ir fermentų sintezei. Pirmiausia transkribuojami genai, koduojantys ankstyvuosius baltymus, reikalingus viruso DNR replikacijai. Vėliau vyksta transkripcija genų, koduojančių vėlyvuosius baltymus (kapsidės baltymus). Susiformavus visiems reikalingiems viruso komponentams, prasideda virusų brandos (susiformavimo) etapas. Virusų formavimosi pradžioje susidaro tuščiavidurės kapsidės, o po to jas užpildo viruso genomai – nukleorūgštys, susijungusios su kondensuojančiais baltymais. Kai viruso DNR įterpiama suformuotą kapsidę, fermentai endonukleazės sukarpo nukleorūgšties molekulę į genomo dydžio fragmentus. Kai kapsidė jau būna užpildyta genomu, fermentai nukerpa perteklinę DNR dalį. Šis mechanizmas nėra labai specifiškas, todėl į kapsidės galima įterpti ir ląstelės šeimininkės DNR fragmentą t. y. atlikti transdukciją. Po to tęsiasi nuoseklus viruso nukleokapsidės formavimasis: visi virusinės dalelės komponentai suartėja ir susijungia, sudarydamos naują virioną. Laikas, nuo viruso įsiskverbimo į ląstelę iki naujos virusinės dalelės subrendimo, vadinamas slaptuoju arba **latentiniu** (lot. *latens* – paslėptas, nematomas) **periodu**. Jis trunka tik apie 20 minučių priklausomai nuo viruso savybių, ląstelių tipo ir kai kurių aplinkos sąlygų. Paskutinis virusų reprodukcijos etapas – jų pašalinimas iš ląstelės. Dažniausiai tai vyksta dalyvaujant fermentams lizocimui, arba peptidazėms, kurie būna užkoduoti viruso genome ir sintetintinami ląstelėje. Ląstelė žūsta, jos sienelė suyra, t. y. įvyksta ląstelės lizė, ir virionai išsilaisvina – atsiduria už ląstelės ribų. Naujų virusų, susiformavusių užkrėstoje ląstelėje, skaičius būna nuo 50 iki 200. Išsilaisvinę jie greitai užpuola greta esančias tinkamas ląsteles, ir virusų koncentracija aplinkoje sparčiai didėja.

Kai kurie virusai, prasiskverbę į ląsteles, lieka latentinės būklės ir atskirai nesidaugina bei nelizuoja užkrėstų ląstelių. Jie tik įterpia savo DNR ląstelės chromosomą. Tokia viruso sąveika su ląstele vadinama **lizogenija**, o virusai – lizogeniniais arba nuosaikiais virusais. Dažniausiai viruso genomai į ląstelės DNR įsiterpia ne bet kurioje, o tik tam tikroje vietoje. Lizogeninio ciklo metu, į ląstelę patekusi viruso DNR vykdo rekombinaciją su ląstelės DNR ir tokiu būdu virsta jos genomo fragmentu – latentiniu viruso genomu, arba **profagu**. Toks genomai dauginasi sinchroniškai su ląstele ir dukterinėse ląstelėse atsiradusios viruso genomo kopijos taip pat išlieka latentinės būklės. Tik kartais, pvz., vienas iš 100 ar 100 000 lizogeninių virusų aktyvuojasi ir ima spontaniškai daugintis liziniu ciklu. Tokią latentinio viruso aktyvaciją gali sužadinti kai kurie veiksniai arba ji, spėjama, įvyksta spontaniškai.

Kai kuriais atvejais, pvz., bakteriofagų nukleorūgštis ne integruojama bakterijos šeimininkės genome, o autonomiškai egzistuoja ir nesinchroniškai dvigubėja bakterijos citoplazmoje. Panašiai veikia ir dalis prokariotų plazmidžių. Latentinis viruso genomai ląstelėje gali:

- visai niekuo nepasireikšti, tuomet jis vadinama „tyliuoju virusu“;
- sukelti ląstelės fenotipo pokyčius, vadinamus lizogenine konversija;
- aktyvuotis (veikiant tam tikriems veiksniams, dažniausiai mutagenams) ir vykdyti lizinį reprodukcijos ciklą.

Ląstelės su lizogeninio viruso genomu gali įgyti naują savybių, pvz., lizogeninės bakterijos gali įgyti imunitetą superinfekcijai tokiu pačiu, bet virulentišku bakteriofagu, gali pasireikšti naujų

požymių (fermentų, toksinų sintezės ir kt.), Pavyzdžiui toksiną botuliną sintetina tik *Clostridium botulinum* rūšies lizogeninės ląstelės.

Virusų klasifikacija. Virusai gali būti klasifikuojami, remiantis skirtingais principais. Klasifikuoti virusus galima pagal įvairius kriterijus:

- kokias ląsteles užkrečia (gyvūnų, augalų, grybų, bakterijų (bakteriofagai) virusai);
- sukeliamas infekcijas ir ligas;
- nukleokapsidės morfologiją;
- viruso struktūrą (pvz., lipidinio apvalkalo buvimą);
- viruso genomo nukleorūgštį (DNR virusai – dvigrandinės DNR virusai, viengrandinės DNR virusai, RNR virusai, atvirkštinės transkripcijos virusai);
- kitas savybes.

Seniau virusų klasifikacija buvo pagrįsta tik jų sukeliamomis ligomis. Ji vadinama **epidemiologine virusų klasifikacija**. Ji sudaryta, atsižvelgiant į pažeidžiamų organizmų grupę, virusų perdavimo būdus, reprodukcijos vietą organizme, vyraujančią simptomatiką ir kt. Toks klasifikavimas buvo patogus gydytojams, veterinarams ir augalų ligų tyrėjams. Paaiškėjus, kad virusai gali sukelti ne vieną ligą, buvo pastebėta, kad tie patys virusai patenka į atskiras klasifikacines grupes. Dabar dažniau vadovaujamosi **biologine virusų klasifikacija**. 1975 m. 3-jame tarptautiniame virusologų kongrese virusai buvo sugrupuoti pagal jų biologines savybes. Atsižvelgiant į jų genomo nukleorūgšties tipą, dydį, formą, struktūrą, replikacijos būdus, virusai skirstomi į šeimas ir gentis. Virusų šeimos taksono pavadinime yra galūnė **-viridae**. Paprastai į šeimą jungiami virusai, turintys bendrą evoliucijos šaką. Gentį taksonomiškai sudaro šeimoje esanti grupė virusų, turinčių tapačias fizikines-chemines ir antigenines savybes. Genties vardas turi galūnė **-virus**. Pagrindinis taksonominis vienetas – rūšis virusologijoje formaliai kol kas nėra pakankamai griežtai apibrėžtas, bet rūšies samprata atitinka žodžio „virusas“ reikšmę. Tokie virusų pavadinimai, kaip „tymų virusas“, „parotito virusas“, reiškia virusų rūšių pavadinimus.

Virusų kilmė nėra išaiškinta, nes jie nesuformuoja fosilijų, tad iki šiol molekulinės technologijos davė daugiausiai naudos aiškinantis jų atsiradimą. Yra trys pagrindinės hipotezės apie virusų kilmę:

Regresyvioji hipotezė. Iš pradžių virusai buvo mažos ląstelės, kurios parazitavo kitas ląsteles. Per ilgą laiką, parazitavimui nereikalingi genai buvo prarasti. Pvz., riketsijos ir chlamidijos (bakterijos) yra gyvos parazitinės prokariotinės ląstelės, kurios kaip ir virusai dauginasi tik svetimoje ląstelėje.

Ląstelinės kilmės hipotezė. Kai kurie virusai galėjo išsivystyti iš mažų DNR ir RNR nuotrupų, kurios atitrūko nuo didesnio organizmo genų rinkinio. Virusų nukleorūgštys ir genetinis kodas savo sandara toks kaip bakterijų. Atskilusi DNR galėjo būti kilusi iš plazmidžių arba transpozonų. Tarp sudėtingiausių virusų (pvz., raupų vakcinos viruso) ir primityviausių parazituojančių bakterijų (*Chlamydia* ir *Mycoplasma*) organizacijos lygių nėra labai didelio skirtumo.

Bendra evoliucijos hipotezė. Virusai galėjo išsivystyti iš sudėtingų baltymų ir nukleorūgščių molekulių tuo pat metu, kai žemėje atsirado pirmosios ląstelės, ir milijardus metų egzistuoja kaip ikiląstelinės organizmų formos. Tačiau neaišku, ar galėjo virusai būti pirminėmis organizmų evoliucijos formomis, jei jų egzistavimui reikalingos pašalinės funkcionuojančios sistemos – ląstelės, kurių negalėjo atstoti jokia sudėtingiausia pirmųjų Žemės vandenyno organinė terpė.

Daugumos virusologų nuomone, virusai yra polifiletinės kilmės (atsiradę iš daugelio pradinių formų). Dabar detalai ištirta virš 5000 virusų rūšių iš jų – apie 2000 sukeliančių žinduolių ir apie

1000 augalų ligas. Įvairiais duomenimis Žemėje egzistuoja ne mažiau kaip 10^6 skirtingų virusų rūšių. Lietuvoje labiausiai paplitusios virusinės augalų ligos yra: agurkų, bulvių, pomidorų paprastoji mozaika, dryžlige, garbanė; gvazdikų ir tulpių marglige, frezijų, chrizantemų, pupinių augalų mozaika, runkelių ir žirnių gelta; dobilų ir agrastų gyslų mozaika ir kt.

Virusų genai gan lengvai gali įsiterpti į ląstelės šeimininkės (dažniausiai bakterijų) genetinę medžiagą. Toks procesas vadinamas **transdukcija** (lot. *transductio* – perkėlimas). Taip pat virusas besidaugindamas gali pasiimti dalį ląstelės genų ir perkelti kitiems organizmams. Dėl šios priežasties virusai naudojami genų inžinerijoje, biotechnologijose, nes gali būti panaudojami kaip vektoriai, kurie leidžia įterpti norimus genus į kitų organizmų genomą. Bakteriofagai naudojami antibakterinėje terapijoje – kovai prieš ligas sukeliančias bakterijas.

KLAUSIMAI

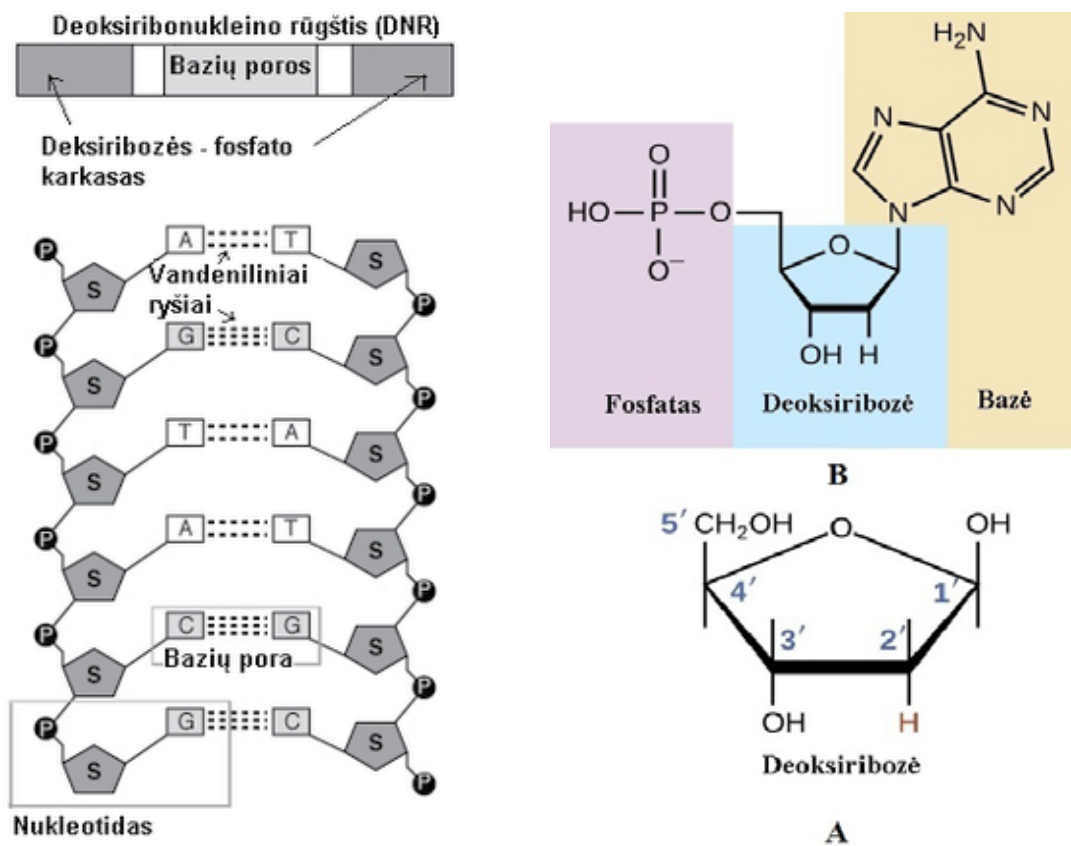
1. Kas tai yra sistematika, klasifikacija, taksonomija?
2. Kas tai yra binominalinė nomenklatūra?
3. Kokias gyvų būtybių karalystes žinote?
4. Į kokias dominijas grupuojami prokariotai?
5. Kokie esminiai skirtumai tarp eukariotų ir prokariotų ląstelių?
6. Kokių formų būna bakterijos?
7. Kokia bakterijų ląstelių gleivių sluoksnio reikšmė?
8. Kaip sudaryta bakterijų ląstelių sienelė ir kokias funkcijas ji atlieka?
9. Kokios bakterijos vadinamos gramteigiamosiomis, gramneigiamosiomis?
10. Kaip sudaryta citoplazmos membrana ir kokias funkcijas ji atlieka?
11. Kokias žinote bakterijų ataugas ir kokias funkcijas jos atlieka?
12. Kas yra taksis? Kokie taksių tipai būdingi bakterijoms?
13. Kas yra bakterijų konjugacija ir kaip ji vyksta?
14. Kaip sudaryta citoplazma ir kokias funkcijas ji atlieka?
15. Kuo skiriasi prokariotų nukleoidas nuo eukariotų branduolio?
16. Kas yra plazmidės ir kokia jų reikšmė?
17. Kaip sudarytos ribosomos, koks jų vaidmuo ląstelėje?
18. Kuo skiriasi prokariotų ir eukariotų ribosomos?
19. Kokie būna intarpai ir kokias funkcijas jie atlieka mikroorganizmų ląstelėse?
20. Kaip sudarytos bakterijų endosporos ir kokias funkcijas jos atlieka?
21. Koks skirtumas tarp bakterijų ir grybų sporų?
22. Į kokias karalystes grupuojami eukariotai?
23. Kas yra grybai ir kokius grybų skyrius žinote?
24. Kas yra mikromicetai?
25. Kokius žinote *Zygomycota* skyriaus grybus ir kuo jie svarbūs?
26. Kuo išskirtini *Ascomycota* skyriaus grybai?
27. Kas yra pelėsiniai grybai ir kokia jų reikšmė?
28. Kas yra mieliagrybiai ir kokia jų reikšmė?
29. Kas yra chromistai ir kokia jų reikšmė?
30. Kokias žinote pirmuonių grupes ir kokią vaidmenį jie atlieka?
31. Kas yra virusai, kaip jie sudaryti, kokia jų reikšmė?
32. Kaip virusai dauginasi?
33. Kodėl virusai negali būti vadinami mikroorganizmais, o tik gyvomis būtybėmis?

3. MIKROORGANIZMŲ GENETIKA

Genetika (gr. *genetikos* – susijęs su kilme, gimimu) – tai mokslas apie organizmų paveldimumo ir kintamumo dėsningumus, jų paveldimos informacijos realizaciją. Mikroorganizmų genetikos tyrimai apima jų paveldimumą ir kintamumą, genų struktūros ir informacijos kodavimo juose principus, genų replikaciją ir perdavimą ląstelės palikuonims, kitiems organizmams, genų funkcionavimą ląstelėje.

3.1. Genomo struktūra

Dauguma palikuonių panašūs į savo tėvus ir tas panašumas, perduodamas iš kartos kartą, vadinamas **paveldimumu**. Prokariotų, kaip ir eukariotų, ląstelių paveldimumo informacija sukaupta nukleorūgštyse (dezoksiribonukleorūgštis – **DNR** ir ribonukleorūgštis – **RNR**). DNR – tai didžiulė polimerinė molekulė, sudaryta iš besikeičiančių fosfato ir pentozinių cukrų – 2-deoksiribozės, prie kurios prijungtos heterociklinės azoto bazės purinai – adeninas (A) ir guaninas (G), bei pirimidinai – citozinas (C) ir timinas (T). DNR molekulė sudaryta iš dviejų grandinių. Jas tarpusavyje jungia vandenilinės jungtys, esančios tarp purino ir pirimidino bazių (3.1 pav.).



3.1 pav. Dvigrandinės DNR spiralės sudėtis. Kairėje DNR grandinės struktūriniai komponentai, dešinėje: A – pentozinis cukrus deoksiribozė, B – nukleotido struktūra
(iš <https://microbenotes.com/watson-and-crick-dna-model/>)

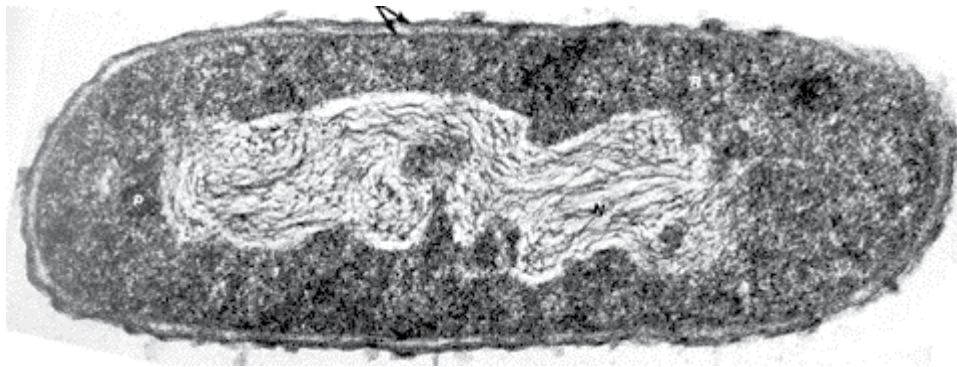
DNR molekulėje abi grandinės susisuka spiralę taip, kad vienos purino bazė adeninas – atsiduria priešais antros pirimidino bazę – timiną, o guaninas priešais citoziną. Be to, vienos grandinės 3' galas visuomet būna priešais kitos 5' galą. Tokia DNR molekulės struktūra vadinama pagal bazes komplementariai suporuota. DNR molekulė yra gana stabili, bet dvi DNR grandinės fermentais len-

gvai atskiriamos viena nuo kitos, nes tai yra būtina replikacijos procesui, kai kiekviena iš grandinių atlieka matricos funkcijas. Dž. Votsonas ir F. Krikas (**D. Watson** ir **Francis Crick**) pirmieji mokslškai pagrindė DNR molekulės struktūrą ir nustatė, kad šioje molekulėje užkoduota genetiškai paveldimų požymių informacija dar vadinama genetiniu kodu, kuri perduodama palikuonims. **Genetinis kodas** yra paveldimos informacijos užšifravimo nukleorūgščių molekulėse sistema, kuri realizuojama organizmuose unikaliu nukleotidų sekos pavidalu – tai atspindi ryšys tarp nukleotidų išsidėstymo nukleorūgščių molekulėse ir aminorūgščių sekos baltymo polipeptidų grandinėje. Baltymo molekulės biosintezėje, atskirų aminorūgščių kodavimui DNR molekulėje, turi būti trys nukleotidai. Jie vadinami **tripletais** arba **kodonais**. Kiekvienas kodonas susideda iš 3 nukleotidų ir atitinka tam tikrą aminorūgštį. Nustatyta, kad iš 64 galimų kodonų, aminorūgščių seką baltymo molekulėje koduoja 61. Teigiama, kad genetinis kodas yra perteklinis, nes daugelį aminorūgščių koduoja keletas kodonų. Pertekliškumas pasireiškia tuo, kad pagal nukleotidų seką galima vienareikšmiškai nustatyti aminorūgščių seką, tačiau iš pastarosios nukleotidų sekos vienareikšmiškai atkurti nebeįmanoma. Pavyzdžiui, aminorūgštį leuciną galima užrašyti kodonais UUA, UUG, CUU, CUC, CUA, CUG, gliciną – GGU, GGC, GGA, GGG, proliną – CCU, CCC, CCA, CCG. Vadinasi, šių trijų aminorūgščių seką galima užrašyti $6 \cdot 4 \cdot 4 = 96$ būdais.

DNR molekulės ilgis paprastai išreiškiamas bazių porų tūkstančiais arba kilobazinėmis poromis (**kbp**). Mažas virusas gali turėti DNR molekulę iš 5 kbp, o *Escherichia coli* chromosomoje jų yra apie 4000 kbp. Nors azoto bazių yra tik 4, bet 1000 tokių bazių, sudarančių vidutinio dydžio geną, gali būti suformuotos iš 4^{1000} variantų. Tai paaiškina, kaip genuose užkoduojama tiek daug įvairių ląstelių požymių. DNR grandinės atkarpa, lemianti arba reguliuojanti kokį nors požymį, vadinama **genu** (gr. *genos* – giminė, kilmė). Pirmasis geno terminą dar 1909 m. pavartojo V. Johansenas (**Wilhelm Johannsen**, 1857 – 1927), tačiau iki 1940 m. manyta, kad genai – tai baltymai. Gene būna nuo 190 iki 16 000 nukleotidų porų, ir kiekvieno geno nukleotidų seka yra unikali. Vienas genas gali lemti vieną ar kelis paveldimus požymius, arba keli genai gali lemti vieną požymį. Genai koduoja tam tikrus funkcionuojančius produktus – ribosomines RNR (**rRNR**), pernašos (transportines) RNR (**tRNR**) ir baltymus. Ląstelėje esanti genų visuma vadinama **genotipu** (*genos* + gr. *typos* – atspaudas, pavyzdys). Jame užkoduota informacija apie organizmo (ląstelės) sandarą, visus jo požymius, funkciją. Nors genotipas lemia visus ląstelės požymius, tačiau jie ne visada yra išreiškiami. Organizmo (ląstelės) išorinių ir vidinių struktūrų ir funkcijų visuma, kuri susidaro, veikiant įvairiems veiksniams ir įvairiomis sąlygomis individo (ląstelės) vystymosi, augimo proceso metu, vadinama **fenotipu** (gr. *phaino* – rodu + *typos*). Taigi fenotipas yra genotipo konkrečiomis sąlygomis atvejis.

3.2. Prokariotų genomo ypatumai

Prokariotų ląstelėse DNR atlieka tas pačias funkcijas kaip ir eukariotuose, tačiau prokariotų ji skiriasi savo struktūra ir veikimu nuo eukariotų DNR. Prokariotinėje ląstelėje visa būtina genetinė informacija yra vienoje DNR molekulėje, kurios ilgis gali siekti daugiau kaip 1 mm, t. y. ji gali būti beveik 1000 kartų ilgesnė už pačią ląstelę. Prokariotų DNR yra kompaktiškai susisukusio žiedo, turinčio tam tikrą vietą citoplazmoje pavidalo. Ji neapribota nuo citoplazmos jokia membrana, kaip eukariotų, todėl prokariotų genetinis aparatas vadinamas ne branduoliu (*nucleus*), o **nukleoidu**. Elektronomikrofotografijose matyti, kad nukleoidas yra maždaug 2 nm storio susiraizgęs DNR siūlas, kuris, nors ir neapgaubtas membranos, yra atskirtas nuo citoplazmos ir paprastai išsidėstęs ląstelės centre (3.2 pav.)



3.2 pav. Prokariotų ląstelės nukleoido vaizdas (šviesesnė zona ląstelės centre)
(iš <http://ibbio.pbworks.com/w/page/59800989/Prokaryotic%20and%20Eukaryotic%20Cells>)

Prokariotų DNR sudaro 20-100 nepriklausomų superspiralizuotų, dalyvaujant RNR, kilpų sistemų. Daugelio prokariotų nukleoidų molekulinė masė yra iki 1-3-106 kDa (kilodaltonai): mažiausias (4-5-105 kDa) turi mikoplazmos, o didžiausias (8,5-106 kDa) – siūlinės melsvabakterės. Kiekviena prokariotinė ląstelė turi vieną būtiną žiedinę DNR, bet eksponentinės populiacijos augimo fazės metu ląstelėse galima rasti DNR kiekį, kurio masė atitinka iki 8 ir daugiau nukleoidų masę: dažnai, veikiant ląsteles įvairiems veiksniams (temperatūrai, terpės pH, jonizuojąčiai spinduliuotei, sunkiųjų metalų druskoms, kai kuriems antibiotikams ir kt.), ląstelėje susintetinama daug DNR kopijų, o kai tik šių veiksnių poveikis nutrūksta, populiacijos gausejimas pereina į stacionarią fazę ir ląstelėse vėl aptinkama po vieną nukleoidą.

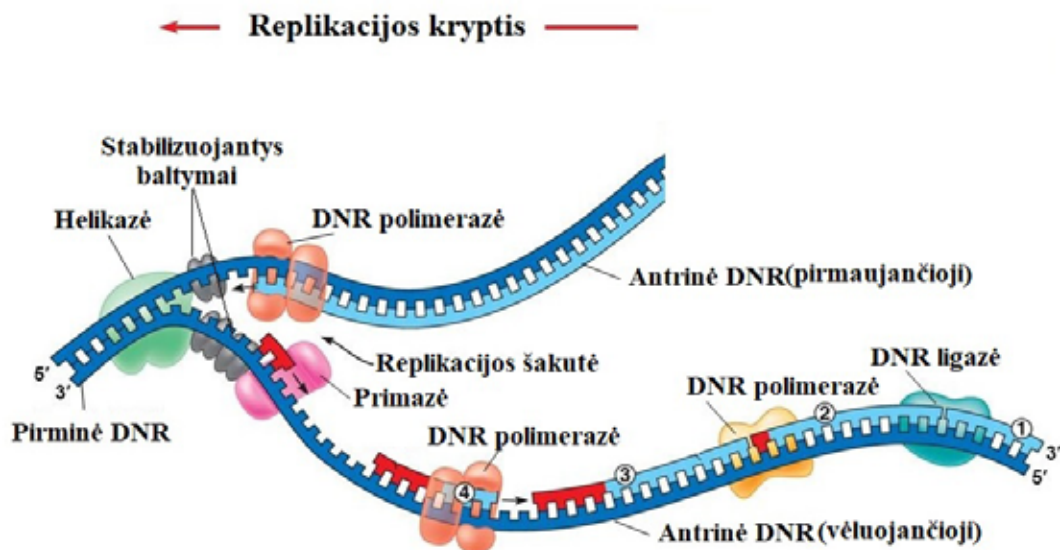
Prokariotai yra **haploidiniai** organizmai, turintys tik po vieną visų genų kopiją, bet jų ląstelėse genetinė informacija gali būti ir nechromosominė, t. y. sutelkta **plazmidėse**. Plazmidės – ne chromosomoje, o citoplazmoje esančios dvigrandės žiedo formos DNR molekulės. Jų yra keletas rūšių, be to, vienos rūšies plazmidžių bakterija gali turėti keletą kopijų. Tai migruojantys bakterijų genetiniai elementai, susiję su savitomis funkcijomis – genų informacijos ir kitas ląsteles perdavimu, atsparumu antibiotikams, toksinų, adhezinų gamyba ir kt. Plazmidžių genai kartais įterpiami į nukleoidą. Taigi, plazmidėse esantys genai prokariotams nėra būtini įprastinėmis gyvenimo sąlygomis, bet svarbūs joms pakitus, bei ląstelių evoliucijai.

Prokariotų ląstelių genome surasti ir kiti „šokinėjantys“ judrieji genai – **transpozonai**. Jie randami visuose organizmuose, o detaliau ištirti mikroorganizmuose. Tai nedideli DNR fragmentai, kurie gali judėti iš vieno DNR molekulės regiono į kitą. Jie būna sudaryti iš 700 – 40 000 bazių porų. Transpozonai gali judėti iš vienos chromosomos į kitą jos vietą, taip pat tarp skirtingų chromosomų ar plazmidžių. Paprasti transpozonai, vadinami **inserciniais elementais** arba **sekomis** (IS elementai – *insertion sequence*), turi tik genus, koduojančius jų įsijungimą į chromosomą arba plazmidę. Kiti, sudėtingi transpozonai, be minėtų genų, turi specialias savybes koduojančių genų, kurie kontroliuoja atsparumą antibiotikams, enterotoksinų sintezę ir kitus požymius. Be to, transpozonai gali būti perduoti kitiems organizmams ar virusams. Pavyzdžiui, *Enterococcus faecalis* perduoda atsparumą vankomicinui *Staphylococcus aureus* transpozonu, vadinamu Tn1546. Taigi, transpozonai potencialiai yra reikšmingi organizmų evoliucijos elementai. Transpozonuose nėra genų, kurių reikia pačių replikacijai, tuo jie skiriasi nuo plazmidžių.

Prokariotų DNR molekulėje bazių porų [A+T] ir [G+C] kiekis yra gana pastovus ir būdingas tam tikrai mikroorganizmų rūšiai, todėl dabar laikomas vienu iš reikšmingiausių identifikavimo kriterijų. Prokariotų DNR molinė [G+C] dalis skirtingų rūšių ląstelėse svyruoja – nuo 22 % iki 75 % (eukariotuose – nuo 28 % iki 58 %). Empiriškai nustatytos ribos laikomos tokiomis, kad jei prokariotų [G+C] skirtumas yra mažiau nei 5 %, tai jie priklauso vienai rūšiai. Jei daugiau nei 10 % – prokariotai priklauso skirtingoms gentims.

3.3. DNR replikacija

Organizmų paveldimumo informacija perduodama naujoms kartoms, genetinei medžiagai replikuojantis (identišškai padvigubėjant). **Replikacija** (lot. *replicatio* – kartojimas) – DNR sintezė, vykstanti prieš ląstelės dalijimąsi. Šis procesas, vyksta visuose gyvuose organizmuose, kurių genomą sudaro DNR. Replikacijos metu abi DNR grandinės yra naujų komplementarių grandinių matricos – taip susintetinamos dvi identiškos DNR molekulės. Dėl DNR sintezės padvigubėja ląstelės genomas ir tuomet gali susidaryti dvi genetiškai identiškos dukterinės ląstelės. Replikacijos pradžioje pirminė dviguboji DNR grandinė išsivynioja, kiekviena grandis tampa matrica naujos grandinės sintezei. Replikacija ląstelėse prasideda nuo savitos DNR pradžios – *ori* (angl. *origin* – pradžia) sekos ir baigiasi ties DNR pabaigos *ter* (angl. *termination* – pabaiga) seka. Žiedo formos prokariotų DNR replikacija visuomet prasideda savitajame DNR pradžios taške, kuris sudarytas iš 245 bazių porų. Replikacijos *ori* srityje susidaro replikacijos šakutės – prasiskiria ir išvyniojama dviejų grandinių DNR, sintetinės naujos komplementarios polinukleotidinės grandinės. Replikacija vyksta pusiau konservatyviuoju mechanizmu, kurio metu iš vienos DNR molekulės susidaro dvi vienodos DNR molekulės. Taip susidariusios naujos DNR molekulės viena polinukleotidinė grandinė yra sena (motininė), o kita (dukterinė) sintetinama naujai. Replikaciją katalizuoja DNR polimerazės, kurioms reikalingas 5–10 nukleotidų ilgio oligonukleotidinis pradmuo. DNR replikacijos substratai yra visi deoksiribonukleotidų 5'-trifosfatai. Pradmens sintezę katalizuoja RNR polimerazė arba savita replikacijos pradmens polimerazė – praimazė. Ilginant vieną polinukleotidinę grandinę deoksiribonukleotidai įjungiami 5'→3' kryptimi, o kitą – 3'→5' kryptimi. Viena komplementari grandinė (vadinama pirmaujančia) nuo pradmens sintetinama ištisai – t.y. nenutrūkstamai. Kita DNR grandinė sintetinama mažais gabalėliais (jų ilgis būna nuo 1000 iki 2000 nukleotidų bakterijose ir nuo 100 iki 400 nukleotidų eukariotuose). Jie vadinami *Okazaki* fragmentais, kuriuos vėliau sujungia fermentas DNR ligazė. Ši grandinė vadinama atsiliekančia arba vėluojančia grandine. Taigi, DNR replikacija vyksta trimis pagrindiniais etapais (3.3 pav.):

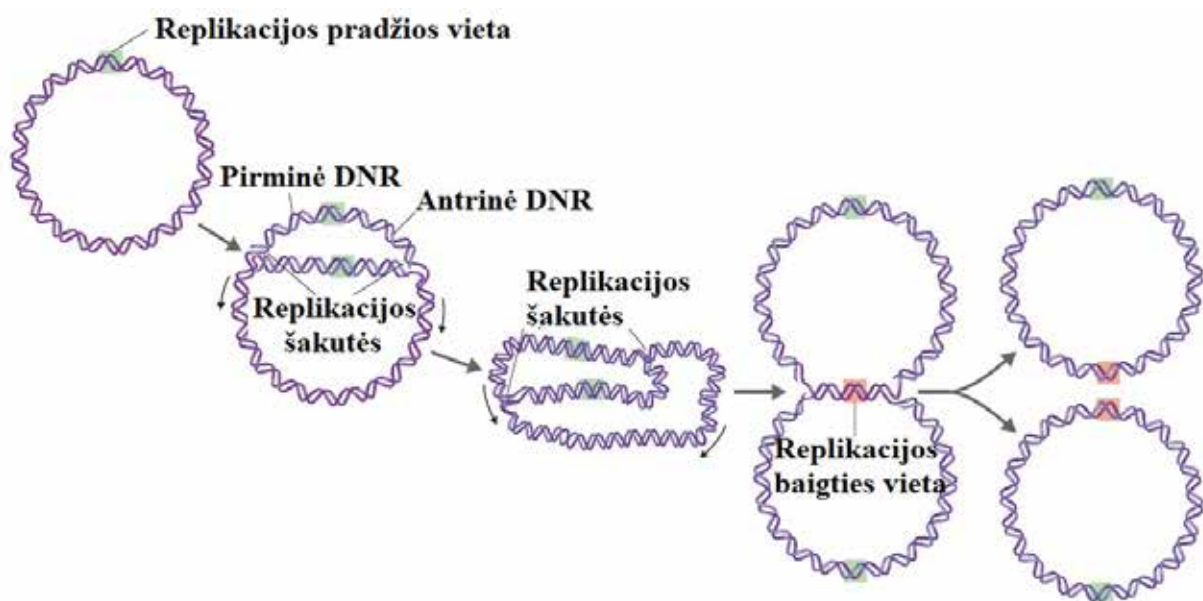


3.3 pav. DNR replikacijos schema (iš <https://labmedicineblog.com/2015/12/07/replication-basics/>)

1. Iniacija (angl. *initiation* – pradžia) – DNR grandinės išsivyniojimas, veikiant fermentui DNR girazei ir vandenilinių jungčių tarp grandinių nutraukimas, veikiant fermentui DNR helikazei.

2. Elongacija (angl. *elongation* – ilgėjimas) – naujų nukleotidų prijungimas, veikiant fermentui DNR polimerazei. Nukleotidai naujoje grandinėje išdėstomi komplementariai motininės grandinės nukleotidams.
3. Terminacija (angl. *termination* – pabaiga) – susijungimas. Replikacija baigiama, susijungus priešpriešais judančioms dvigubėjimo šakutėms. Veikiant DNR ligazei susintetintų DNR grandinių arba jų fragmentų 5' ir 3' galai yra sujungiami į vientisą DNR grandinę.

Replikacija vyksta tiek eukariotų, tiek prokariotų ląstelėse, tačiau mechanizmas ir DNR sintezės greitis skiriasi. Bakterijų nukleoido arba eukariotų chromosomų replikacija dvikryptė, susidaro dvi šakutės ir replikacija vyksta į priešingas puses (3.4 pav.). Ji prasideda vienu metu daugelyje taškų, kurie nutolę vienas nuo kito per 30–300 kbp ir vyksta į abi puses. *E. coli* bakterijose jis geriausiai ištirtas ir yra vadinamas *oriC*. Replikacijos pradžios srityje yra savarankiškai dvigubėjanti seka kuri dar vadinama **replikonu**. Prokariotų replikonas – DNR dalis, prijungta prie ląstelės membranos ir jos struktūrų – mezosomų.



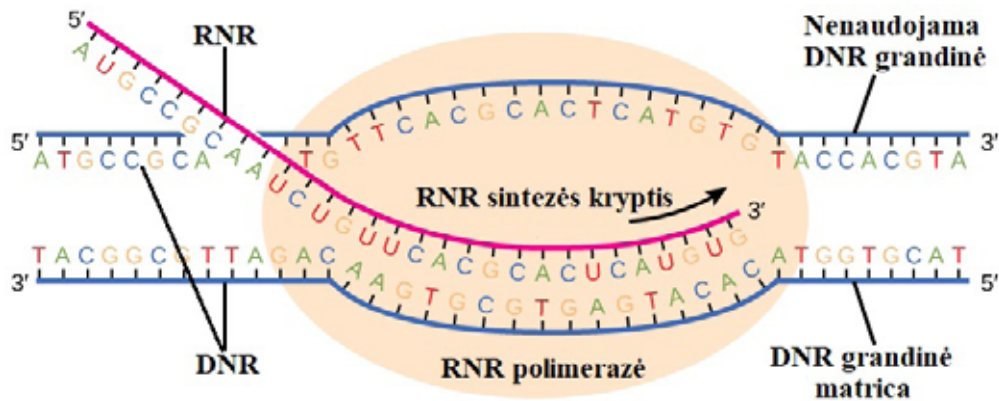
3.4 pav. Prokariotų nukleoido replikacija (iš <https://chekasmikrobio.blogspot.com/2018/01/dnr-replikacija.html>)

Viena eukariotų chromosoma turi daug dvigubėjimo (replikacijos) pradžios taškų. Bakterio-fagų, plazmidžių replikacija yra vienkryptė, susidaro viena replikacijos šakutė.

3.4. Genetinio kodo informacijos ląstelėse realizavimas ir valdymas

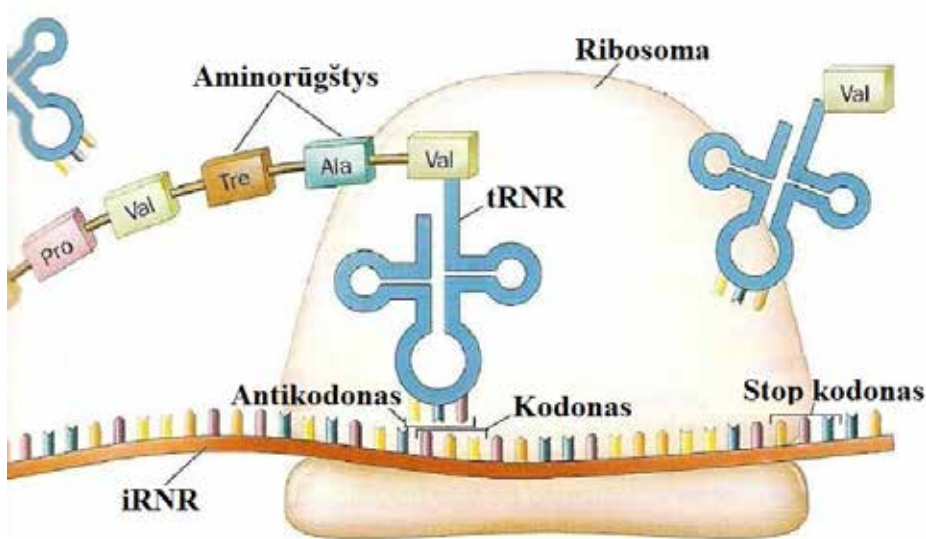
Genetinio kodo informacija valdo baltymų sintezę ląstelėje. Informacija, užkoduota DNR struktūroje, perduodama ribosomoms, kurios vykdo baltymų sintezę. Baltymų biosintezėje dalyvauja DNR, iRNR, tRNR, aminorūgštys, fermentas amino-acil-tRNR sintetaze ir ATP. Mechanizmai, kuriais informacija, užkoduota DNR struktūroje, perduodama ribosomoms baltymų sintezės metu yra 2: **transkripcija ir transliacija**.

Transkripcija (lot. *transcriptio* – perrašymas) – komplementarios iRNR (sintezė ant DNR matricos (3.5 pav)). Taip biologinė informacija, užkoduota DNR nukleotidų sekoje, pirmiausiai įrašoma į RNR molekulę, t. y. informacija apie baltymo aminorūgščių seką, sukaupia DNR molekulėje, perrašoma į iRNR (informacinė RNR) struktūrą: guaninas (G) DNR molekulėje sudaro porą su citozinu (C) iRNR molekulėje, C DNR matricos – su G iRNR, timinas (T) DNR matricoje jungiasi su adeninu (A) iRNR, o adeninas (A) DNR matricoje jungiasi jau su uracilu (U), nes RNR vietoj T turi U. Transkripcija prasideda nuo to momento, kai RNR polimerazė jungiasi prie DNR vietos, vadinamos **promotoriumi**.



3.5 pav. RNR biosintezės (transkripcijos) schema
(iš <https://chekasmikrobio.blogspot.com/2018/01/baltymu-sinteze-transkripcija.html>)

Tik viena DNR grandinė atlieka matricos funkciją. RNR sintetinama taip pat 5' → 3' kryptimi. Galinis DNR, kaip matricos transkripcijos taškas, vadinamas **terminatoriumi**. Tai yra įvairaus ilgio nukleotidų seka, kuri veikia kaip segtukas. Čia iRNR ir RNR polimerazė atsiskiria nuo DNR matricos. Prokariotų ląstelėse translacija iRNR gali prasidėti dar nepasibaigus transkripcijai, o eukariotų ląstelėse transkripcija visada vyksta atskirai nuo translacijos. Skirtingai nei prokariotiniuose organizmuose, eukariotinėse ląstelėse iRNR po transkripcijos dar nėra paruošta baltymų sintezei. Susidariusio iRNR pirmtako (pre-iRNR) brendimas vyksta branduolyje, į citoplazmą patenka jau subrendusi iRNR. Eukariotų ląstelių genome gali būti nukleotidų sekos, kurios nekoduoja baltymų – **intronai**, transkripcijos metu nuo jų taip pat nurašoma informacija, o po to fermentai pašalina iš RNR nuo intronų nurašytą nereikalingą informaciją.



3.6 pav. Transliacijos (baltymų sintezės) schema (iš <https://lt.wikipedia.org/wiki/Vaizdas:Transliacija.jpg>)

Transliacija (lot. *translatio* – perdavimas) – tai iRNR nukleotidų sekos vertimas į baltymo aminorūgščių seką (3.6 pav.). Aminorūgštys citoplazmoje fermentiškai aktyvinamos ir perduodamos vadinamoms pernašos tRNR molekulėms. RNR bazių tripletas vadinamas kodonu. Komplementarus tRNR tripletas vadinamas antikodonu, tRNR viename molekulės gale turi antikodus, kitame – prijungtą savitąją aminorūgštį. Kiekviena aminorūgštis turi savitąją tRNR. iRNR molekulės 5' galas jungiasi prie ribosomos ir kontroliuoja tvarką, pagal kurią aminorūgštys jungiasi į grandinę, nes tRNR molekulės „skaito“ užkoduotą iRNR informaciją. Specialūs „stop“ kodonai iRNR yra UAA, UAG, UGA, kurie nekoduoja jokios aminorūgšties, sustabdo baltymo sintezę ir ribosoma vėl skyla du subvienečius. Tipiški polipeptidai sudaryti maždaug iš 300 aminorūgščių, todėl iRNR turi apie 300 kodonų,

arba 900 nukleotidų. *E. coli* DNR turi apie 4000 genų, taigi joje užkoduota informacija apie maždaug 4000 įvairių rūšių baltymų.

Genų veiklos bakterijų ląstelėse valdymas. Bakterijų ląstelėse gali vykti daug anabolinių (biosintezės) ir katabolinių (medžiagų skaidymo) procesų. Jie nevyksta chaotiškai ir vienu metu, nes ląstelė labai ekonomiškai paskirsto energiją ir medžiagas. Genai reguliuoja šių procesų aktyvumą, koduodami reikiamus fermentus. Fermentai, kurie nuolat sintetinami ir genai, kurie koduoja tokius fermentus, yra nuolat aktyvūs – jie vadinami **konstituciniais**. Kiti fermentai – **indukciniai** (adaptaciniai) sintetinami, kai jų prisireikia. Pastarųjų gamybą reguliuoja represijos ir indukcijos mechanizmai. Geriausiai yra ištirta *E. coli* laktozės operono (*lac*-operono) genų aktyvumo reguliacija. 1961 m. buvo išaiškinti bendrieji baltymo sintezės reguliavimo principai. **Operonas** – struktūrinių ir reguliacinių genų visuma. *Lac*-operoną sudaro 3 struktūriniai genai *z*, *a* ir *y* ir 2 iš trumpų DNR segmentų genai reguliatoriai. Vienas iš jų – operatorius (promotoriaus dalis), kuris valdo struktūrinių genų transkripciją, kitas – promotorius, prie kurio prisijungia RNR polimerazė transkripcijos pradžioje. Struktūriniai genai koduoja indukcinis fermentus: 13-galaktozidazę, kuri skaido disacharidą laktozę monosacharidus gliukozę ir galaktozę (*z* genas), P-galaktozidpermeazę, penešančią laktozę pro *E. coli* membraną (*y* genas), ir galaktozidtransacetilazę. Greta *lac*-operono yra reguliacijos genas – *I* genas, kuris koduoja baltymą slopintoją. Jeigu terpėje nėra laktozės, slopintojas jungiasi prie operatoriaus, neduoda RNR polimerazei transkribuoti struktūrinių genų į iRNR ir fermentai nesintetinami. Esant laktozei, ji jungiasi su baltymu slopintoju, keičia jo erdvinę struktūrą ir tada slopintojas jau negali reaguoti su operatoriumi. RNR polimerazė transkribuoja struktūrinius genus ir fermentai sintetinami. Medžiagos, kurios jungiasi su slopintojais ir keičia jų erdvinę struktūrą, vadinamos induktoriais. *Lac*-operoną skatina laktozė. Transkripcijos skatinimas vadinamas teigiama reguliacija o priešinga transkripcijos reguliavimo forma – jos nutraukimas slopintoju vadinamas neigiama reguliacija. Be *lac*-operono, dabar jau yra išaiškinta ir kitų svarbių operonų. Prokariotų operonuose gali būti apie 10 struktūrinių genų. Maždaug 60-80 % prokariotų genų yra konstituciniai, t. y. jų nereguliuoja operono slopinimo sistema.

Operoną prokariotuose gali reguliuoti ir vadinamasis atenuacijos (lot. *attenuation* -susilpninimas) mechanizmas, kuriuo iRNR sintezę galima nutraukti. Jeigu *E. coli* auga terpėje be aminorūgšties triptofano, bakterija gamina fermentą triptofano sintezei. Papildžius terpę triptofanu, sumažėja tokio fermento sintezė. RNR polimerazė greitai pasiekia naują iRNR vietą, vadinamą atenuatoriumi, atliekančiu terminatoriaus funkciją. Jei ląstelėje ir terpėje nėra triptofano, jau transkribuota iRNR dalis keičia savo konfigūraciją taip, kad atenuatorius negali veikti ir susidaro pilnutinė viso triptofano operono struktūrinių genų iRNR. Toks reguliavimas būdingas tik prokariotų ląstelėms, nes transliacija ir transkripcija yra neatskiriami procesai, vykstantys vienu metu.

Dar vienas operono reguliavimo mechanizmas – kontrolė cikliniu AMP (cAMP, ciklinis adenozino monofosfatas) kaip pavojaus ląstelei signalu. Jeigu ląstelėje sumažėja gliukozės kaip energijos šaltinio kiekis, sintetinama cAMP ir aktyvinamas *lac*-operonas. Esant gliukozei, *lac*-operonas slopinamas. Tokia supresija vadinama kataboline. Genus kartais reguliuoja ir judrieji genai (pvz.; integruotos plazmidės, transpozonai, insercinės sekos), nes jie gali turėti struktūrų su promotorių funkcijomis. Įsiterpę į bakterijų chromosomas, jie gali inaktyvuoti greta esančius genus arba atvirkščiai – juos suaktyvinti.

3.5. Mikroorganizmų kintamumas

Veikdamas kartu su vidaus ir išorės veiksniais ląstelių genotipas kontroliuoja organizmo vystymąsi, morfologiją ir fiziologiją, gyvybines funkcijas t. y. – visus jo požymius. Šių požymių pasireiškimo kintamumas gali būti nepaveldimas – **fenotipinis**, arba paveldimas – **genotipinis**.

3.5.1. Fenotipinis kintamumas

Skirtingu organizmo vystymosi laikotarpiu yra aktyvūs tai vieni, tai kiti genai. Dėl to ontogenezeje genotipas funkcionuoja kaip labili sistema. Individualios raidos proceso metu susiformuoja organizmo fenotipas, kaip genotipo išraiška konkrečiomis sąlygomis. Vienodo genotipo mikroorganizmų fenotipiniai skirtumai vadinami **modifikacijomis** (lot. *modificatio* – mato nustatymas), **fenotipinėmis adaptacijomis** (lot. *adaptatio* – pritaikymas, priderinimas), arba nepaveldimu kintamumu. Modifikacijos pasireiškia tol, kol veikia aplinkos veiksnys sukėlęs šį kintamumą. Tam tikros modifikacijos gali būti stabilesnės, jos būdingos net kelioms palikuonių kartoms. Fenotipinis kintamumas nesusijęs su genetinės medžiagos pokyčiais, todėl jis nėra paveldimas. Bakterijų polimorfizmas (gr. *polymorphos* – daugiaformis) yra vienas iš tokių kintamumo atvejų. Jų forma – lazdelės, rutulėlio arba vingiuota, lemiamą genotipo, bet kiekviena iš šių formų turi daugybę variantų, kurie priklauso nuo augimo stadijos ir sąlygų. Patekusios į naują aplinką, bakterijos kurį laiką (*Lag* fazė) beveik nesisidaugina, jos tam tik rengiasi ir gerokai padidėja jų dydis. Aktyvaus augimo (eksponentinės fazės) metu jos aktyviai dauginasi, todėl lazdelės formos bakterijos būna trumpesnės. Žuvimo fazės metu, veikiant susikaupusiems metabolizmo produktams, gali atsirasti ilgos siūlinės lazdeliškų bakterijų formos. Toks polimorfizmas atsiranda ir pridėjus į terpę kenksmingų ląstelėms cheminių medžiagų. Bet polimorfizmo daugelis bakterijų rūšių nepaveldėja. Kai žalingo poveikio nebelieka, bakterijos vėl įgauna tipišką buvusią formą. Kai kurie antibiotikai (penicilinas, lizocimas) slopina bakterijų sienelės peptidoglikano sintezę ir, susidaro nestabilios L formos, sferoplastai ar protoplastai – bakterijų ląstelių formos be sienelės. Tačiau jų genotipas nėra pakitęs todėl bakterijos, augdamos normaliomis sąlygomis, vėl sintetina peptidoglikaną. Fenotipiniai pokyčiai gali būti susiję ir su biocheminiu mikroorganizmų aktyvumu. Bakterijų pigmentų sintezė taip pat priklauso nuo augimo sąlygų – šviesos, pH. Įvairios mikobakterijos sintetina geltonos ir rudos spalvos pigmentus tik šviesoje arba tik tamsoje. Fotosintetinančios nesierinės purpurinės bakterijos šviesoje vystosi panaudodamos šviesos energiją ir mineralines maisto medžiagas. Tačiau atsidūrusios tamsoje jos nežūva ir, kaip energijos šaltinį, naudoja organines medžiagas. Modifikacijos kaip genotipo funkcionavimas konkrečiomis sąlygomis yra labai svarbios mikrobų prisitaikymo procesams, jos lemia bakterijų populiacijų gyvybingumą, pakitus aplinkos sąlygoms. Paprastai modifikacijos yra trumpalaikės, jos išnyksta, pasikeitus sąlygoms.

3.5.2. Genotipinis kintamumas

Genotipinis kintamumas yra paveldimas, nes jis susijęs su genetinės medžiagos pokyčiais. Yra dvi genotipinio kintamumo formos: **mutacija** ir **genų rekombinacija**.

Mutacija (lot. *mutatio* – pasikeitimas, permaina) staigus ir paveldimas organizmo genetinės medžiagos pakitimas, lemiantis naujų organizmo požymių atsiradimą. Mutacijos atsiranda vykstant mutagenezei (staigūs DNR bazių sekos pokyčiai) – organizmo paveldimiams pakitimams. Ne visos DNR pažaidos virsta mutacijomis, todėl sreikšmingos tik potencialios DNR pažaidos, kurios gali virsti mutacijomis. Prie tokių pažaidų priskiriamas pavyzdžiui, metilinto citozino virtimas timinu, kai nuo citozino pašalinama amino grupė. Organizmai, kuriuose įvyko mutacija vadinami **mutantais**. Kadangi bakterijų ir fenotipinis kintamumas didelis, todėl ilgą laiką mikrobiologijoje mutacijų reiškinys nebuvo aiškus. Įvykus geninei mutacijai, pakinta nukleorūgščių molekulių struktūra: vienas iš nukleotidų iškrinta arba įsiterpia naujas, pakinta nukleotidų linijinė seka. Dėl to pasikeičia genetinė informacija, sutrinka organizmo biocheminės reakcijos. Todėl fenotipinė mutacijų išraiška gali būti žalinga mikroorganizmams, bet kartais jos suteikia jiems labai svarbių naudingų požymių. Pavyzdžiui, nesintetinas kuris nors fermentas, aminorūgštis ar pigmentas, produkuojama gerokai daugiau kurio nors antibiotiko. Kai kurios mutacijos (mikroorganizmo spalvos, formos, judrumo ir kitų požymių pakitimai) matomos aiškiai, bet yra ir tokių mutacijų, kurios pastebimos tik atlikus

specialius tyrimus, – tai atsparumas antibiotikams, cheminė sudėtis ir pan. Tam tikros mutacijos gali visai nepasireikšti fenotipe, tai – **neutralios mutacijos**. Jos atsiranda tada, kai tik vienas nukleotidas DNR struktūroje pakeičiamas kitu. Dėl to, kad genetinis kodas yra pakitęs, ta pati aminorūgštis gali būti užkoduota kitu, nepakitusiu tripletu ir taip mutacijos neutralizuojamos. Mutacijos skirstomos, atsižvelgiant į jų prigimtį, vietą chromosomoje, DNR struktūroje, pokyčių mechanizmus, pakitusių fenotipo požymių charakteristiką, mutacijų pasekmes ir kt. Pagal kilmę skiriamos **spontaniškosios** (natūralios) ir **indukuotosios** (sukeltosios) mutacijos.

Spontaniškosios (lot. *spontaneus* – savaiminis) mutacijos atsiranda savaime, be aiškios priežasties, jos nepriklauso nuo išorinio poveikio. Jos vyksta kiekvienoje bakterijų populiacijoje, o jų dažnumas priklauso nuo mutacijos tipo ir mikroorganizmo rūšies. Spontaniškųjų mutacijų priežastis gali būti DNR replikacijos klaidos, kurios dažniausiai susijusios su DNR polimerazės, užkoduotos pakitusiuose genuose, funkcijomis. Jos pasitaiko labai retai – viena iš 10 milijonų ar net milijardo bakterinių ląstelių. Apskaičiuota, kad kiekviename gene spontaniškosios mutacijos sudaro maždaug 10^{-6} - 10^{-8} dažnį. Jos yra labai svarbios mikroorganizmų evoliucijai, nes lemia bakterijų populiacijų heterogeniškumą bei prisitaikymą prie kintančių aplinkos veiksnių. Pavyzdžiui, jei mutavusi bakterija tampa atspari antibiotikams, tai jos palikuonys lengvai prisitaiko gyventi ekologinėje nišoje kurioje yra antibiotikų. Tokia mutacija apsaugo visą populiaciją nuo žalingo antibiotikų poveikio.

Indukuotosios (lot. *inducere* – įvesti, įtraukti), mutacijos atsiranda paveikus organizmą mutagenais. **Mutagenai** – tai fizikiniai ir cheminiai aplinkos veiksniai, lemiantys organizmų mutacijas. Fizikiniams veiksniams priskiriama jonizuojančioji radiacija, UV spinduliai, aukšta arba žema temperatūra. Cheminiai mutagenai – daugelis alkilinančių junginių, kai kurie alkaloidai, formaldehidai, vandenilio peroksidas, kai kurie biopolimerai (pvz., kito organizmo DNR). Labai stiprūs mutagenai, sukeliantys šimtus kartų daugiau mutacijų negu įprastieji, vadinami **super mutagenais**, pavyzdžiui alkilinantys junginys nitroguanidinas, kuris naudojamas mutacijoms gauti bakterijų biosintezės procesų tyrimuose.

Pagal vietą skiriamos **geninės (taškinės)**, **chromosominės** ir **genominės** mutacijos. Geninė mutacija paliečia vieną geną, o chromosominė mutacija – kelis ar daugiau genų. Geninės arba taškinės mutacijos metu kinta nukleorūgščių struktūra: iškrinta arba prisijungia naujas nukleotidas, kinta tripletų seka. Chromosomų mutacijos rezultatas yra jų struktūros pokyčiai: prarandamas ar įgyjamas kažkoks fragmentas, arba fragmentas DNR pasisuka 180° kampu (**inversija**). Genominė mutacija, gali būti, pavyzdžiui, kai pakinta ląstelės chromosomų skaičius. Padaugėjus chromosomų rinkinių, susidaro poliploidas. Poliploidiniai augalai paprastai būna didesni ir derlingesni už haploidinius ar diploidinius. Mutacijų mechanizmai gali būti įvairūs. Geninės mutacijos dažnai įvyksta, pasikeitus bazių poroms DNR struktūroje. Jeigu vietoj vienos bazės atsiranda kita bazė, tai DNR replikacijos metu pasikeičia bazių pora. Jeigu vietoj vieno purino prijungiamas kitas purinas, o pirimidinas keičiamas į kitą pirimidiną, tai tokios mutacijos vadinamos **tranzicijomis** (angl. *transitton* – perėjimas). Tokios mutacijos, kai vienos bazės keičiamos kitomis, skirtingomis vadinamos **transversijomis** (lot. *versare* – pakeisti), pavyzdžiui purinas pakeičiamas pirimidinu ir atvirkščiai. Tranzicijos ir transversijos iš esmės keičia tripletus (kodonus) ir genetinės informacijos prasmę, nes į pakitusio geno produkte – baltyme būna ne ta aminorūgštis, kuri turėtų būti iki mutacijos. Mutacijos, susijusios su bazių pakeitimu, vadinamos **missense** mutacijomis (angl. *missense* – klaidinga prasmė). Bazių kaita mutacijos metu gali suformuoti kodonus, kurie nekoduoja jokios aminorūgšties, tai – beprasmės arba **nonsense** (angl. *nonsense* – niekai, nesąmonė) mutacijos. Dauguma mutacijų dėl bazių pasikeitimo nepasireiškia fenotipe, nes jos tik šiek tiek pakeičia geno produkto funkciją, arba jas kompensuoja atsarginiai kodonai. Dar vienas mutacijų mechanizmas – **delecijos** (angl. *delete* – išbraukti), arba nukleotidų iškritimas, ir **insercijos** (angl. *insert* – įterpti), arba papildomų nukleotidų įtraukimas. Jos taip pat keičia tripletų

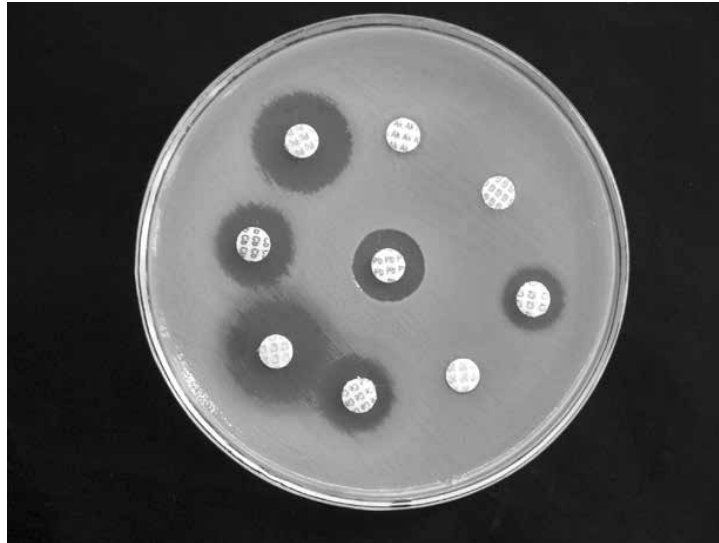
tvarką. Tokios mutacijos dar vadinamos rėmelio poslinkio mutacijomis. Jeigu iškritusių ar įtrauktų nukleotidų skaičius lygus 3 arba kartotiniam 3, tai sintetinamas baltymas gali būti trumpesnis arba ilgesnis ir, dažniausiai, biologiškai neaktyvus. Atskirų chromosomos fragmentų **duplikacija** (chromosomos segmento padvigubėjimas) arba **translokacija** (chromosomos fragmentas pereina į kitą nehomologinę chromosomą) taip pat keičia kodonų seką ir yra mutacijų priežastis. Delecijos, inversijos, insercijos, translokacijos, duplikacijos gali sukelti judrieji genai – transpozonai ir insercinės sekos, galinčios įsiterpti į įvairias genomo vietas. Mutacijos, atstžvelgiant išraišką mikroorganizmų fenotipe, skirstomos morfologines, biochemines, biologines. Jos gali sumažinti ar padidinti virulentiškumą, pakeisti antigenus, kolonijų formas, mikroorganizmų jautrumą antibiotikams. Pavyzdžiui, bakterijos gali prarasti ataugas (žiuželius, fimbrijas, piles), kapsules, ląstelės sienelę (stabilios L formos), gebėjimą sintetinti augimo veiksnius (**auksotrofai**). Bakterijų nevirulentiškos padermės yra labai svarbios gyvųjų vakcinų gamybai. Bakterijos mutantai, pakeitę tam tikrus savo struktūros baltymus, tampa atsparūs antibiotikams.

Viena iš dažnesnių bakterijų mutacijos formų – jų kolonijų **disociacijos** (lot. *dissociatio* – atskyrimas, suskaldymas). Pasėjus gryną bakterijų kultūrą į standžias terpes, gali išaugti dviejų kolonijų tipai: R forma (angl. *rough* – šiurkštus) su nelygiais kraštais, grublėtu paviršiumi ir S forma (angl. *smooth* – lygus) su lygiais kraštais ir paviršiumi. Disociacijos dažniausiai vyksta kryptimi $S \rightarrow R$, kartais būna ir tarpinių kolonijų formų. Tokia mutacija keičia ir bakterijų biocheminius, antigeninius ir virulentiškus požymius, svarbiausi iš jų – ląstelės sienelės lipopolisacharidų pokyčiai. Disociacijų priežastis – mutacijų seka genuose, koduojančiuose fermentus lipopolisacharidų sintezei.

Reversijos (lot. *reversio* – grįžimas) – tai mutacijos kai įvyksta geno atstatymas į pirminę (iki mutacijos) būseną. Tokių mutacijų pasitaiko labai retai. Reversija gali būti tikroji, jeigu pirminė mutacija buvo nukleotidų porų pasikeitimo pasekmė. Taigi, jeigu pirminė mutacija atsiranda dėl pokyčio AT į GC, tai atvirkštinė mutacija keičia GC į AT. Tikroji reversinė mutacija keičia ir bakterijos genotipą ir fenotipą. Fenotipą gali atkurti ir supresinė mutacija, kai antrinė mutacija ištaiso pirminės mutacijos pasekmes. Pavyzdžiui, jeigu po pirminės mutacijos (insercijos arba delecijos) viename DNR fragmente vyksta antrinė mutacija kitame DNR fragmente (insercija arba delecija), tai tripletų sekos tvarką galima ištaisyti. Antrinė mutacija, kuri ištaiso buvusį fenotipą, bet nepašalina pirminės mutacijos, vadinama genų **supresine mutacija**.

Tiriant mikroorganizmų mutacijas ir mutagenų poveikį DNR molekulei, buvo pastebėta, kad bakterijų ir kitų organizmų ląstelėse yra speciali sistema pakitusiai genetinei medžiagai atkurti. **Genetinė reparacija** (lot. *reparatio* – atkūrimas, atitaisymas) – reiškinys, kai ląstelėje specialūs mechanizmai taiso replikacijos klaidas ar mutagenų sukeltas DNR pažaidas. Pavyzdžiui, *E. coli* ląstelėje aptikta apie 30 genų, dalyvaujančių reparacijos procese. Atkuriamosios sistemos pašalina timino dimerus, susidariusius veikiant UV spinduliuotei, t. y. iškerpa pakitusias bazines. Reparacijos sistemų veiksmingumą didina tai, kad DNR molekulė yra dvigrandė. Pažeidimai atpažįstami kaip bazių porų nekomplementarumas, o taisyklinga genetinė vienos DNR grandinės informacija vartojama kaip pavyzdys „remontui“. Reparacinės sistemos dažniausiai veikia replikacijos metu, jas sudaro fermentai, užkoduoti specialiuose genuose. Viena tokių sistemų, kuri pašalina DNR mutacijas, sukeltas UV spinduliuotės, yra fotoreaktyvumo sistema. Šios sistemos fermentai yra aktyvūs tik esant šviesai, jie skaido timino dimerus į monomerus. Kita reparacijos sistema, nepriklausoma nuo šviesos – poreplikacinė reparacijos sistema. Jos metu endonukleazė iškerpa DNR fragmentą su timino dimerais, juos suardo, o veikiant DNR polimerazei, fragmentas atkuriamas komplementarumo principu pagal nepakitusią antąją grandinę. DNR ligazė įtraukia naują atkurtą fragmentą į DNR grandinę. Spėjama, kad mutacijos, kurias sukelia kiti mutagenai, pašalinamos panašiais mechanizmais ir fermentais.

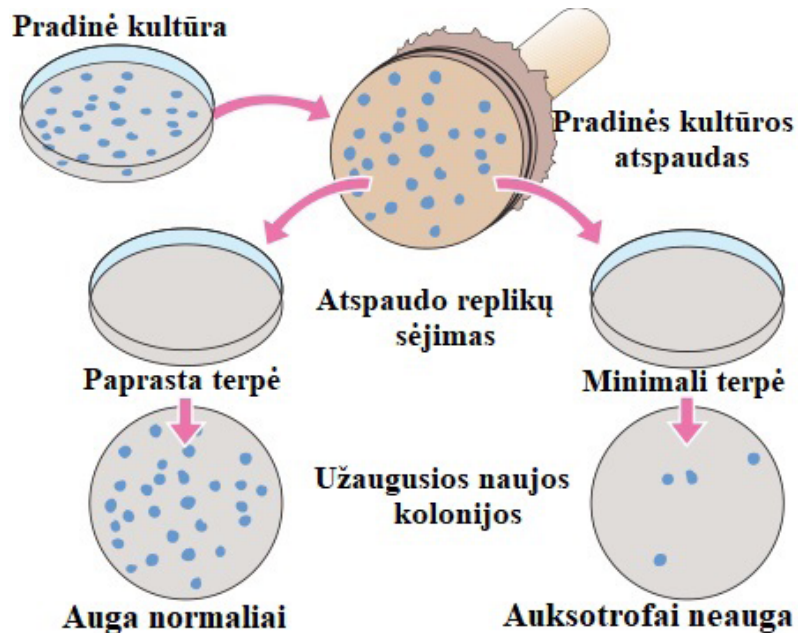
Mikroorganizmai mutantai aptinkami atlikus jų populiacijos selekciją ir nustačius vyraujančią pakitusį fenotipą. Geriausiai tam tinka bakterijos, nes jos dažniausiai sparčiai dauginasi, kaupiasi didžiulės identiškų ląstelių populiacijos, ir tai palengvina mutantų paieškas. Be to, prokariotai yra haploidai, todėl mutavęs genas nestelbiamas palikuonių genome kaip recesyvinis (lot. *recessus* – atsiitraukimas), o iš karto pasireiškia jo lemiamas požymis. Mutantų nustatymas gali būti vykdomas keliais selekcijos būdais. Tiesioginė selekcija – mutantų atranka, veikiant selekcijos veiksniams. Pavyzdžiui, norint išskirti mutantus, atsparius antibiotikui, bakterijų suspensija sėjama į terpę ant kurios išdėstyti antibiotikais impregnuoti diskeliai. Atsparūs antibiotikams mutantai tokioje terpeje auga, o jautrūs apie diskelius sudaro tuščias zonas. Priklausomai nuo jautrumo skirtingiems antibiotikams, skiriasi zonų skersmuo (3.7 pav).



3.7 pav. Atsparių antibiotikams mikroorganizmų mutantų atranka (iš <https://www.mirror.co.uk/news/technology-science/science/humans-facing-antibiotic-apocalypse-papercuts-6862186>)

Netiesioginė selekcija, arba atspaudų replikų (*replica – plating technique*, angl. replica – kopija) metodas. Nedidelis bakterijų skaičius (30 -300 ląstelių) sėjamas į standžią mitybinę terpę, kurioje visos ląstelės turėtų gerai augti. Kiekviena gyvybinga bakterija po inkubacijos palankiose sąlygose, pasidauginusi suformuoja atskirą koloniją. Imamas Petri lėkštelės skersmens dydžio sterilus aksomas (velvetas) ir daromas išaugusių kolonijų atspaudas (3.8 pav.). Bakterijos nuo aksomo pernešamos į 2 Petri lėkštes: vienoje jų yra visos mitybinės medžiagos, o kitoje – minimali terpė, kurioje gali augti tik nemutavusios bakterijos (prototrofai), o mutantai (auksotrofai) neauga, nes terpėje nėra kažkurio būtino augimo veiksnio. Mutantų kolonijos, išaugusios tokioje terpėje, atskiriamos ir tiriamos toliau.

Genų rekombinacija. Rekombinacija (lot. *-re* – prieš, veiksmo atnaujinimas arba pasikartojimas + lot. *combinatio* – jungimas, derinimas) – tai tėvinių ląstelių genetinės informacijos pasiskirstymas palikuonių ląstelėse. Eukartotų ląstelės igyja naujų požymių per rekombinacijas lytinio dauginimosi metu, t. y. po mejozės. Todel jų palikuonys turi abiejų tėvų požymių. Prokariotai dauginasi tik nelytiniu būdu, tačiau rūšinės ir net tarprūšinės genų rekombinacijos juose yra gana paplitusios. Žinomos trys prokariotų genų rekombinacijų formos: **transformacija**, **transdukcija** ir **konjugacija**, kurių metu DNR iš ląstelės donoro pernešama į ląstelę recipientą. Prokariotų rekombinacijos nėra tikras lytinis dauginimasis, nes ląstelė donorė perduoda tik dalį geninės informacijos ląstelei recipientei, kuri igyja tik dalį ląstelės donorės savybių.



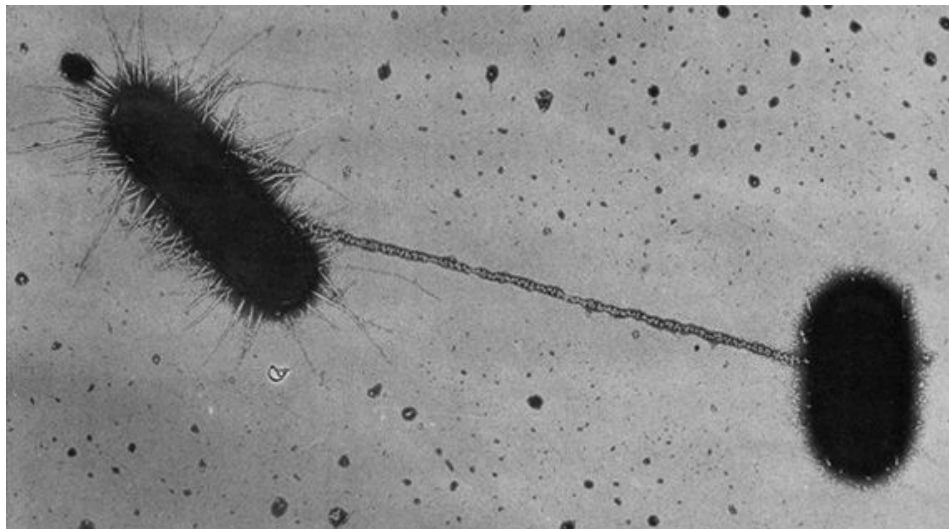
3.8 pav. Netiesioginė selekcija, arba mikroorganizmų atspaudų replikų metodas
(iš https://www.magazinescience.com/en/category/biology/?filter_by=popular&print=print-search)

Transformacija (lot. *transformatio* – pasikeitimas) svetimos DNR fragmentų patekimas į recipientų ląstelę, įjungimas į jos genomą ir, dažniausiai, įjungtos DNR ekspresija (raiška). Tokį reiškinį 1928 m. atrado F. Grifitsas (**Frederick Griffith**). Jis pastebėjo, kad nekenksmingas *Streptococcus pneumoniae* bakterijų kamienas gali virsti virulentišku (sukeliančiu infekcijas), kai yra inkubuojamas su virulentišku, prieš tai aukšta temperatūra sterilizuotu, kamieniu. Iš suirusių bakterijų ląstelių išsilaivinus DNR gali pereiti į kitas, gyvas ląsteles. Transformacijos būdu perduodamas kapsulės susidarymas, atsparumas toksiškiems junginiams, antibiotikams, įvairiems vaistams, gebėjimas sintetinti reikalingas medžiagas, fermentų aktyvumas. Kai kurių bakterijų ląstelės lengvai priima svetimą DNR. Transformacijos reiškiniai pastebėti daugelyje bakterijų, ypač *Bacillus*, *Rhizobium*, *Streptococcus*, *Lactococcus* ir kitų genčių bakterijose. Tai yra dažniausias bakterijų rekombinacijos mechanizmas. Yra skiriama natūrali ir dirbtinė bakterijų transformacija. Natūrali transformacija būdinga daugeliui bakterijų kamienų, kurių ląstelės geba įtraukti svetimą DNR iš aplinkos ir įjungti ją į bakterijos chromosominę DNR. Dažniausiai transformacijoje dalyvauja to paties kamieno kitų bakterijų DNR (pvz., negyvų ląstelių), kuri yra homologiška recipientų ląstelės DNR, bet efektyviai transformuotis gali ir žiedinė ar linijinė plazmidžių DNR. Natūrali transformacijos geba dažniausiai susiformuoja esant dideliame bakterinių ląstelių tankiui arba stokoiant augimo terpės komponentų (pvz., aminorūgščių).

Dirbtinę transformaciją galima sukelti pvz., vėsiai (4 °C temperatūroje) inkubuojant bakterijas tirpaluose su kai kuriais dvivalenčiais katijonais (kalcio, rubidžio chloridais) kartu su DNR (dažniausiai žiedinė plazmidės DNR) ir panaudojus trumpą termošoką (42 °C temperatūrą). Manoma, katijonai ląstelės fosfolipidinėje membranoje neutralizuoja neigiamus DNR fosfato grupių krūvius ir trumpam sudaro poras, per kurias DNR patenka į ląstelę. Dirbtinę transformaciją galima atlikti ir elektroporacijos metodu, kai trumpam yra sukuriama stiprus elektrinis laukas (10–20 kV/cm), kuris ląstelės membranoje suformuoja poras DNR pernašai į ląstelę. Transformacija su rekombinantinėmis DNR yra šiuolaikinės molekulinės biologijos ir genų inžinerijos pagrindas, nes šis būdas įgalina DNR iš skirtingų biologinių šaltinių įterpti bakterijas recipientus ir klonuoti ją daugeliu kopijų.

Transdukcija (lot. *transductio* – perkėlimas) bakterijų genų rekombinacijos tipas, kai dalį geno bakteriofagas perneša iš vienos bakterinės ląstelės į kitą. Ši reiškinį 1952 m. išaiškino J. Lederbergas ir N. D. Zinderis (**Joshua Lederberg** ir **Norton David Zinder**, JAV). Tokia transdukcija, kai bakteriofagai iš suardytos bakterijos perneša į kitą ląstelę bet kurį DNR fragmentą, vadinama bendra, arba perneša tik tam tikrus genus – ribotą, arba specifinę. Atneštas DNR fragmentas gali įsijungti į bakterijos chromosomą vietoj jos homologinio fragmento, o ląstelei dalijantis, patenka į dukterines ląsteles. Tokie individai įgyja naujų savybių. Transdukcijos būdu perduodamas atsparumas vaistams, fermentų aktyvumas, gebėjimas sudaryti žiuželius ir kt. Šia virusų ypatybe pasinaudota kaip vektoriais, kuriais pernešama ir įterpiama svetima DNR (transgenas) į įvairių eukariotinių organizmų genomą. Tuomet naudojami tam tikri (žmogaus, augalo ir kiti) virusai. Perkeltas DNR fragmentas įjungiamas į bakterijos chromosomą ir stabiliai paveldimas ląstelių kartose (stabilioji transdukcija) arba į bakterijos genomą neįjungiamas, jį paveldi tik 1 iš 2 dukterinių ląstelių.

Konjugacija (lot. *conjugatio* – susijungimas) genetinės medžiagos perdavimo būdas vienos bakterijos ląstelės donorės į kitą ląstelę recipientę. Tam reikia tiesioginio bakterijų sąlyčio. Konjugacija vyksta dviem bakterijoms susijungus plonu konjugaciniu tilteliu, per kurį iš vienos ląstelės į kitą patenka DNR molekulės fragmentas (3.9 pav.).



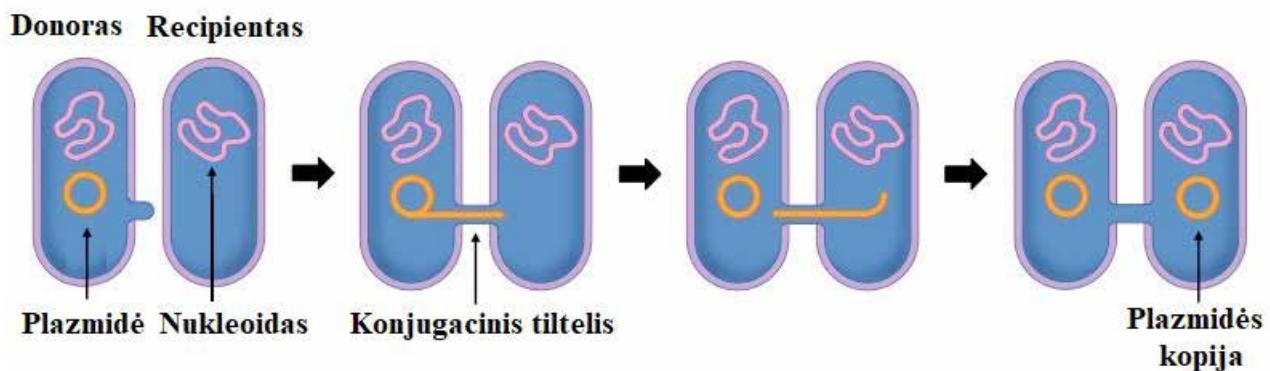
3.9 pav. Prokariotų ląstelių konjugacijos procesas

(iš <https://microbeonline.com/bacterial-pili-fimbriae-characteristics-types-and-medical-importance/>)

Genai, kurie kontroliuoja konjugaciją, yra bakterijų donorų plazmidėse arba integruoti nukleotide. Ar ląstelė yra donorė ar recipientė, priklauso nuo lytinio faktoriaus F (angl. *fertility* – vaisingumas, derlingumas). Ląstelė donorė turi F faktorių (F plazmidę) ir vadinama F⁺ ląstele. Ląstelė recipientė neturi F faktoriaus ir vadinama F⁻ ląstele. F plazmidėje yra genetinė informacija apie vieno ar dviejų F pilių suformavimą, taip pat susidarymą produktų, kurie reguliuoja geninės medžiagos perdavimą. Kaip ir visos plazmidės, F plazmidės – žiedo formos dvigrandės DNR struktūros, kurios gali autonomiškai replikuoti ir pereiti į antrines bakterijas, jų ląstelių dauginimosi metu.

Gramneigiamųjų ir gramteigiamųjų bakterijų konjugacijos mechanizmai yra dalinai skirtingi. Gramneigiamųjų bakterijų konjugacijai reikia F plazmidžių arba lytinio faktoriaus nechromosominių elementų. Plazmidės DNR iš F⁺ bakterijos ląstelės per konjugacinį tiltelį pernešama F⁻ bakterijai. Pernašos metu vyksta F plazmidės DNR replikacija. Viena DNR grandinė lieka donoro ląstelėje, o kita pereina konjugaciniu tilteliu į recipientės ląstelę (3.10 pav.). Komplementarinė (antroji) DNR grandinė sintetinama ląstelėje recipientėje ir suformuotos grandinės tampa žiedo formos dvigrandės DNR struktūra. Bakterija recipientė virsta F plazmidės nešikliu, perduoda F plazmidę savo palikuonims

ir atlieka donoro funkcijas. Taigi, konjugacijos tarp F⁺ ir F⁻ ląstelių metu nedalyvauja bakterijų chromosoma, o perduodama tik plazmidės DNR. Nukleotide esantys genai konjugacijos metu penešami tik tuomet, kai F plazmidės genai donorės ląstelėje yra įtraukti į jos chromosomą. Integracija – gana retas reiškinys, kai plazmidės DNR tampa linijos formos struktūra ir įsiterpia į žiedinį bakterijos genomą.



3.10 pav. Prokariotų konjugacijos proceso schema

(iš <https://ib.bioninja.com.au/standard-level/topic-3-genetics/32-chromosomes/prokaryotic-genetics.html>)

3.6. Mikroorganizmų biotechnologija ir genų inžinerija

Žmonės gyvena pasaulyje, pilname įvairiausių technologijų: informacinių, mobiliųjų, nano ir kitų. Kiekviena iš jų atsirado siekiant aiškių tikslų: gilesnių žinių mokslo tyrimuose, darbo našumo ir kokybės didinimo, lengvesnės buities, jau nekalbant apie maloniausią dalį – laisvalaikio pajavirinimą. Detaliau aptarsime vieną iš mikrobiologams artimiausių savo prigimtimi technologijų – biotechnologiją.

Biotechnologija – bet kuri technologija, susijusi su natūralių biosistemų, gyvų organizmų ar darinių iš jų, panaudojimu, pagrįsta manipuliacijomis su DNR už ląstelės ribų, siekiant pagaminti naują produktą arba jį perdirbti, panaudoti konkrečiam tikslui. Terminas paplito XX a. antroje pusėje, nors mikroorganizmų veiklos biotechnologiniais procesais, pavyzdžiui duonos kepimas, raugintų pieno produktų gamyba, fermentinių sūrų ir vyno darymas, naudojamosi labai seniai. Oficialus biotechnologijos apibrėžimas, kurį 1989 metais priėmė Europos Biotechnologijos Federacijos generalinė asamblėja, yra toks: *biotechnologija yra gamtos ir technikos mokslų integracija, siekiant panaudoti organizmus, ląsteles, jų dalis ir molekulinis analogus produktų gamybai ir paslaugų teikimui*.

Biotechnologija – tai senas ir gerai išvystytas mokslas, darantis vis didesnę įtaką mūsų kasdienybei. Nuo neatmenamų laikų augalai ir gyvūnai buvo veisiami atrankos būdu, o mikroorganizmai naudojami pagaminti tokiems produktams kaip duona, sūris, vynas, alus ir kt. Archeologai atranda tokių primitivios biotechnologijos pavyzdžių, kurių kilmė gali siekti net iki 5000 metų prieš Kristų. Dabartinė biotechnologija apima įvairias technologijas, susijusias su gyvų organizmų ar jų produktų panaudojimu maisto ir medicinos pramonėje, tobulinant augalus ir gyvūnus, formuojant organizmus specifiniam naudojimui, taip pat gerinant žmogaus sveikatą ir įprastinę aplinką. Pastaruoju metu biotechnologija vystosi itin sparčiai. Svarbu paminėti, kad lemiamos įtakos jos vystymuisi turėjo ne tik biologijos, genetikos, medicinos ar biochemijos mokslo šakų plėtra, bet techniniai ir tikslieji mokslai: fizika, chemija, matematika, kompiuterijos laimėjimai. Šiandieninė moderni mikroorganizmų biotechnologijos pramonė naudoja rekombinantinę DNR, dar vadinamą genetiškai modifikuota DNR. Rekombinuotos DNR mikroorganizmai – tai yra bakterijos ar mikroskopiniai grybai, kuriuose genetinė medžiaga buvo pakeista panaudojus *in vitro* (mėgintuvėlyje, kolboje) nukleorūgščių manipuliavimo technikas, įterpiant rekombinuotą (pakeistą) deoksiribonukleininę rūgštį (DNR) ir tiesioginę

nukleorūgšties injekciją į ląstelių ar organoidų vidų. Paimti genetinę informaciją, ją pertvarkyti pagal mūsų poreikius ir perkelti ją iš vieno organizmo į kitą įgalina genų inžinerijos metodai.

Genų inžinerija – genetikos ir molekulinės biologijos metodai, kuriais *in vitro* pagal planą kuriamos, keičiamos ir dauginamos ląstelės genetinės struktūros. Norimos sekos nukleorūgščių sintezės metodai buvo sukurti naudojantis mikroorganizmų genetikos ir nukleorūgščių fermentų tyrimais, organinės chemijos laimėjimais, atradus naujas fermentų klases – ligazes ir restrikcijos endonukleazes. Restrikcijos endonukleazės geba sukarpyti nukleorūgšties DNR molekules tik tam tikrose jos sekos vietose ir tik į šiam fermentui būdingo dydžio atsikartojančius fragmentus, ligazės sujungia sukarpytas DNR molekules. Kitas labai svarbus genų inžinerijos raidos etapas – DNR molekulių, vadinamųjų DNR vektorių (nešiklių), sukūrimas. Vektorius – DNR molekulė, lemianti įjungtos į ją *in vitro* DNR patekimą į ląstelę ir perdavimą iš kartos į kartą vykstant replikacijai. Pirmieji DNR vektoriai buvo sukurti naudojant bakterijų plazmides (ColE1, MB1) arba bakteriofagų (lambda, M13) DNR. Aukštesniųjų organizmų, t. p. ir žmogaus, DNR vektoriai kuriami daugiausia naudojant retrovirusus, adenovirusus bei adenoasocijuotus virusus; darosi įmanoma įjungti genus į ląsteles ir sukurti naujus organizmus su papildomais genais (vadinamieji transgeniniai organizmai). Genų inžinerija padarė dideles permainas biologijoje – galimybė manipuliuoti molekulėmis įgalino kryptingai keisti DNR, RNR ir baltymų struktūrą, taigi ir paveldimumą, įveikti tarprūšinį kryžminimosi barjerą, į bakteriją įjungti žmogaus geną ir priversti ją gaminti žmogaus geno koduojamus baltymus. Genų inžinerija – naujas biotechnologijos etapas: kuriami nauji gydymo metodai (genų terapija), ypač intensyviai imta šifruoti įvairių organizmų genomus, iššifravus žmogaus genomą prasidėjo vadinamoji pogenominė era, susikūrė naujos tyrimų kryptys – transkriptomika, farmakogenomika, proteomika, metaboloma.

Dar 19 a. mikrobiologai išaiškino, kad būtent mikroorganizmai atsakingi už daugybę naudingų ir nuo seno žmonių praktiškai taikomų procesų, tokių kaip duonos, alaus, vyno ir sūrio gamyba. Vėliau, kai buvo išmokta atskirti grynas mikroorganizmų kultūras ir auginti jas maistinėse terpėse, buvo atrinktos jų atmainos, veiksmingesnės gaminant įvairius produktus, panašiai kaip selekcijos būdu buvo sukurtos naujos gyvulių ir augalų veislės. Atradus mutacijas ir išaiškinus mutagenus, buvo sukurtos mikroorganizmų padermės, daugiau gaminančios antibiotikų ir kitų vertingų junginių. Tačiau mutacijos nėra specifinės, todėl veikiant mutagenais, negalima tikėtis gauti norimo mutanto, be to, jos gana retos, dauguma yra žalingos mikroorganizmams. Mokslininkai senai brandino idėją sukurti organizmus su pageidaujamais genais ir požymiais. 1953 m. du JAV mokslininkai J. Vatsonas ir F. Krikas (**James Watson** ir **Francis Crick**), paskelbė pasaulinę naujieną – išaiškino DNR sandarą. Netrukus, nustačius genų struktūrą, genetinį kodą ir genų reguliacijos bei kintamumo mechanizmus, pradėti kurti genetikos ir molekulinės biologijos metodai, kuriais *in vitro* pagal planą būtų, keičiamos ir dauginamos ląstelės genetinės struktūros. Atradus rekombinantines DNR mikroorganizmuose, tapo aišku, kad genų rekombinacijomis galima sukurti ir daug veiksmingiau panaudoti padermes su naudingais genotipiniais pokyčiais, lyginant su mutacijomis. 8-ąjį praėjusio amžiaus dešimtmetį buvo rasti DNR karpantys fermentai – restriktazės ir sukurta nauja technika DNR rekombinantams gaminti. 1973 m. Stenlis Koenas ir Herbertas Bojeris (**Stanley Cohen** ir **Herbert Boyer**), panaudoję turimas molekulinės biologijos žinias ir pritaikę genų inžineriją, augalų bei gyvūnų genus įterpė į žarnyno lazdelę (*Escherichia coli*), todėl šie metai dažniausiai laikomi genų inžinerijos mokslo atsiradimo pradžia. Nuo to laiko mikroorganizmų panaudojimas genų inžinerijai ir biotechnologijai pasiekė reikšmingų rezultatų. Natūraliomis sąlygomis genų mainai imanomi tik tarp giminingų bakterijų, o nauji metodai sudarė galimybę pemešti genus ir sukurti rekombinantines DNR iš negiminingų organizmų. Genai iš žmogaus ląstelių pernešami bakterijų DNR, virusų genai – mielių ląsteles ir t.t. Taip gaunami **genetiškai modifikuoti organizmai (GMO)** – tai organizmai, kurių genome atsirado naujų genų, tokių nėra gamtinėse ar nuo seno auginamose kultūrinėse tos rūšies organizmų formose. Kul-

tivuojančios tokias mikroorganizmų padermes terpėse, galima gaminti įvairius įterptų genų produktus: žmogaus insuliną, interleukinus, interferonus, augimo hormoną, bakterijų ir virusų apsauginius ir diagnostinius antrigenus. 1982 m. buvo parduoti pirmieji GM produktai: insulinas, interferonas bei vakcina gyvulių diarėjai gydyti. 1994 m. susikūrė pirmosios moderniosios biotechnologijos bendrovės Rytų ir Vidurio Europoje.

Lietuvoje genų inžinerijos metodai pradėti taikyti 1975 m. Taikomosios enzimologijos institute (nuo 1992 m. – Biotechnologijos institutas) įkūrus Genų inžinerijos laboratoriją (vadovai A. Janulaitis, K. Sasnauskas). Institute buvo pradėta gaminti restrikcijos endonukleazė ir DNR ligazė. Šiuo metu bendrovėje Thermo Fisher Scientific Baltics gaminami fermentai molekulinei biologijai, o bendrovėje Sicom Biotech – rekombinantiniai baltymai, atlikta svarbių restrikcijos fermentų tyrimų. Apie 30 % visų pasaulyje žinomų restrikcijos endonukleazių atrasta Biotechnologijos institute.

3.7. Genetiniai diagnostikos metodai mikrobiologijoje

Mikroorganizmų genomuose yra savitosios nukleotidų sekos, kurias žinant ir nustatčius tiriamuose mėginiuose ar išskirtoje kultūroje galima gana tiksliai surasti bei atpažinti mikrobus. Savitosios sekos nustatomos nukleorūgščių molekulinės hibridizacijos principu. **Nukleorūgščių hibridizacija** – tai procesas, kai tiriamoji DNR, RNR ar jos fragmentai, denatūruoti iki viengrandžių struktūrų, inkubuojami su žymėtos viengrandės DNR zondais, žinomos struktūros sekomis, po to vertinamas jų susijungimo komplementarumo principu rezultatas – hibridizacijos produktas. DNR arba RNR specifiskai jungiasi su vadinamaisiais zondais (žinomos struktūros DNR ar RNR viengrandžių molekulių fragmentais, paženklintais fermentais, fluorochromais, radioizotopais arba kitais paruoštais žymenimis). Jie skirti „pagauti“, hibridizuotis, komplementariai jungtis su tiriamąja DNR – taikiniu. Susidaro zondo ir sekos taikinio junginys, vadinamas heterodupleksas, kurio specifiskumas priklauso nuo nukleotidų susiporavimo laipsnio. Molekulinė hibridizacija atliekama įvairiais metodais: ant membranų ar filtrų, skysčiuose, audinių preparatuose. Zondo-taikinio heterodupleksų nustatymo efektyvumas skystoje terpėje yra pakankamai mažas, todėl labiausiai paplitęs hibridizacijos būdas yra naudojant kietus paviršius. Vienas iš hibridizacijos objektų – tiriamosios nukleorūgštys – tvirtinamos ant kieto paviršiaus (plastinių membranų, stiklo, kvarco, nailono, kt.), o kiti nukleotidai, šiuo atveju zondo, būna žymėti radioizotopais, fluoroforais arba cheminėmis grupėmis, kurias galima būtų identifikuoti, išmatuoti. Prieš hibridizaciją su nukleozonu tiriamoji DNR sukarpa restriktažėmis į fragmentus, kurie elektroforeze išskirstomi gelyje pagal molekulinės masės dydį. Šia skystąja faze padengiamas kietasis paviršius. Dvi viengrandės nukleotidų grupės sąveikauja, sudarydamos heterodupleksus. Dalis dvigrandžių jungčių susidaro nevysiskai komplementarios ar net nekomplimentarios, todėl po hibridizacijos etapo eina plovimo etapas, kurio metu pašalinamas nehibridizavusių ar nevysiskai hibridizavusių medžiagų perteklius. Siekiant geresnių sąlygų komplementarių sekų hibridizavimuisi, tikslinga naudoti zondų perteklių tiriamųjų nukleorūgščių atžvilgiu bei parinkti optimalią temperatūrą. Šiuo metodu atliekama išskirtų mikroorganizmų DNR analizė, kai norima nustatyti padermių tapatumą arba tam tikrus savituosius genus, pvz., genus, kontroliuojančius atsparumą antibiotikams, toksigenines savybes ir kt.

Tiriamąjoje medžiagoje mikroorganizmų ląstelių kiekis ne visada yra pakankamas, ypač kai kurių infekcijų atvejais, todėl būna sunku tiesiogiai surasti patogeno nukleorūgštį. Siekiant padauginti tiriamųjų genų skaičių arba nustatomų nukroomanizmų genomus, dažnai naudojamos **polimerazės grandininė reakcija** – PGR (angl. polymerase chain reaction PCR), kurios metodiką pirmasis aprašė JAV biochemikas K. B. Malisas (**Kary Banks Mullis**) 1983 m. Per dešimtmečius, kai ši technologija buvo sukurta, įvairios jos atmainos ir modifikacijos pritaikytos skirtingose mokslo srityse. PGR tikslas – nukleorūgščių padauginimas tiriamąjoje medžiagoje. Turint tik vieną geno dydžio DNR

fragmentą, per keletą valandų grandininė reakcija ji padaugina milijonais kopijų. Norint pagausinti DNR fragmento pakankamą tyrimui kiekį, PGR ciklai kartojami 25–40 kartų. Kiekvieną ciklą sudaro trys etapai: DNR denatūravimas, pradmenų prijungimas (anilinimas) ir pradmenų pratęsimas (DNR grandinės sintezė). DNR, kurią norima padauginti, kaitinama, kad ją būtų galima denatūruoti – atskirti grandinės vieną nuo kitos. Po to, pridėjus pradmenų, sudarytų iš nedidelio skaičiaus nukleotidų kaip DNR replikacijos skatintojo ir DNR polimerazės, vykdomas greitas DNR dauginimas, kurio metu po kiekvieno ciklo DNR kaitinama, kad būtų daugiau replikuojamų matricų. PGR fermentas – DNR polimerazė gaunama iš termofilinių bakterijų, todėl ji yra termostabili ir nesuyra, kaitinant DNR. Polimerazės grandininė reakcija naudojama greitai kopijuoti genus ir po to juos atpažinti ir analizuoti. Pasinaudojant kita – **ligazės grandinine reakcija (LGR)**, nukleorūgštys tiriamojame medžiagoje nustatomos, dauginant fragmentus ir sujungiant fermentu ligaze. Fragmentai tuomet jungiasi prie DNR savitųjų sekų, ir tuomet matrica tampa jau susijungę pradmenys. DNR denatūracijos ir pradmenų jungimo ciklai kartojami daug kartų, o pasidauginę pradmenys nustatomi, naudojant žymėtuosius pradmenis.

Genų inžinerija pastaraisiais metais naudojama naujos kartos vakcinoms gaminti, kai į viruso genomą įterpiami mikroorganizmų genai, kontroliuojantys apsauginių antigenų sintezę. Toks virusas su mikroorganizmų genais kaip vektorius organizme dauginasi ir turi savo apvalkale visų įterptų genų reikalingus antigenus, prieš kuriuos formuojasi imuninis atsakas. Tai – vektorinės vakcinos. Tam tikrų virusų genai įterpiami į mielių plazmides, todėl mielės sintetina to viruso apsauginius antigenus. Auginant tokias mieles bioreaktoriuose, gaunami dideli kiekiai reikiamo viruso antigeno iš kurio ir gaminama vakcina. Tobulinant genų inžinerijos metodikas ir molekulinės biologijos bei genetikos mokslų naujos žinios teiks dar daugiau galimybių sukurti naujus infekcinių ligų diagnostikos, terapijos ir profilaktikos metodus.

KLAUSIMAI

1. Kas yra paveldimumas?
2. Kas yra paveldimumo funkcinis vienetas?
3. Kas yra plazmidės ir kuo jos svarbios bakterijoms?
4. Kas yra genas?
5. Kas yra genotipas?
6. Kas yra fenotipas?
7. Kaip vadinami nepaveldimi pakitimai?
8. Kas yra modifikacijos, fenotipinės adaptacijos?
9. Kaip vadinami paveldimi pakitimai?
10. Kas yra spontaniinė mutacija?
11. Kas yra indukuota mutacija?
12. Kokius žinote mutagenus?
13. Kokias žinote prokariotų rekombinacijas?
14. Kokias žinote disociacijas?
15. Kas yra transformacija?
16. Kas yra trasdukcija?
17. Kas yra konjugacija?
18. Kas yra F faktorius ir nuo ko jis priklauso?
19. Kas yra merozigota?
20. Kokia genų inžinerijos praktinė reikšmė mikrobiologijoje?

4. APLINKOS VEIKSNIŲ REIKŠMĖ MIKROORGANIZMAMS

Mikroorganizmus, kaip ir kitus organizmus, nuolat veikia įvairūs fizikiniai, cheminiai ir biologiniai aplinkos veiksniai. Svarbiausi fizikiniai veiksniai yra drėgmė, temperatūra, spinduliuotė (radiacija) ir slėgis. Cheminiai veiksniai – terpės pH, deguonis, įvairios cheminės medžiagos ir jų koncentracija. Biologiniai aplinkos veiksniai – tai vienų organizmų sąveika su kitais mikroorganizmais, grybais, augalais bei gyvūnais. Skirtingų rūšių individai, kovodami už būvį, išskiria antibiotikus, fitoncidus, vitaminus, kitas biologiškai aktyvias medžiagas. Teigiamai mikroorganizmus veikiantys aplinkos veiksniai sudaro palankias sąlygas jiems augti ir plisti, o neigiamai veikiantys veiksniai mikroorganizmų augimą slopina ar juos sunaikina. Teigiamai ar neigiamai aplinkos veiksniai veikia mikroorganizmus, priklauso nuo veiksnio intensyvumo, prigimties ir nuo mikroorganizmo morfologinių bei fiziologinių savybių.

Aplinkos veiksnio reikšmė mikroorganizmams paprastai nusakoma kardinaliomis (lot. *cardinalis* – pagrindinis) reikšmėmis. Jos parodo mikroorganizmų fiziologinių procesų priklausomybę nuo tam tikro aplinkos veiksnio. Kiekvieno veiksnio kardinalios reikšmės yra trys: **minimali**, **optimali** ir **maksimali**. Minimumo taške mikroorganizmo gyvybinė veikla tik prasideda, arba ji vos pastebima, optimumo – fiziologiniai procesai ir augimas intensyviausi, o aukščiau maksimumo mikrobai negali augti ir, dažniausiai, žūsta.

4.1. FIZIKINIAI VEIKSNIAI

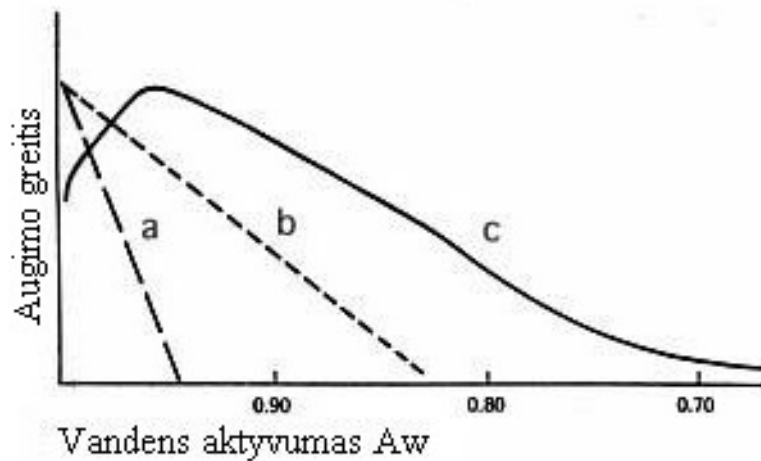
4.1.1. Drėgmė

Mikrobų ląstelėje yra apie 75 – 95 % vandens, todėl tai vienas iš svarbiausių veiksnių, nuo kurio priklauso mikroorganizmų vystymasis. Bakterijos ir mikroskopiniai grybai minta holofitiniu būdu t.y. siurbdami iš aplinkos ištirpusias vandenyje maisto medžiagas. Kai aplinkoje nėra pakankamai vandens, sutrinka mikrobinės ląstelės mityba. Jei ir citoplazma netenka vandens, sutrinka citoplazminės membranos laidumas ir jonų balansas, vėliau pažeidžiamos ribosomos, denatūruojasi baltymai ir mikroorganizmas žūsta. Mikrobai gerai auga tik kai terpėje yra pakankamai drėgmės. Tačiau ne visas vanduo esantis mikroorganizmų aplinkoje gali patekti į jų ląstelių vidų. Įvairių mikrobų galimybes augti skirtingos drėgmės kiekio aplinkoje, tiksliausiai nusako ne bendras aplinkos drėgnis išreikštas procentais, o **vandens aktyvumo** (aktyviojo vandens) rodiklis a_w . Vandens aktyvumas išreiškiamas lygtimi:

$$a_w = \frac{P}{P_o}$$

čia P terpės vandens garų slėgis, P_o gryno vandens garų slėgis.

Vandens aktyvumo matavimo skalė yra nuo 0 (visiškai nėra laisvų vandens molekulių) iki 1 (grynas vanduo). Mikroorganizmai gali vystytis, kai vandens aktyvumas terpėje būna 0,62 – 0,99 (4.1 pav). Pagal prisitaikymą prie terpės drėgmės mikrobai skirstomi į **hidrofilus**, **mezofilus** ir **kserofilus**.



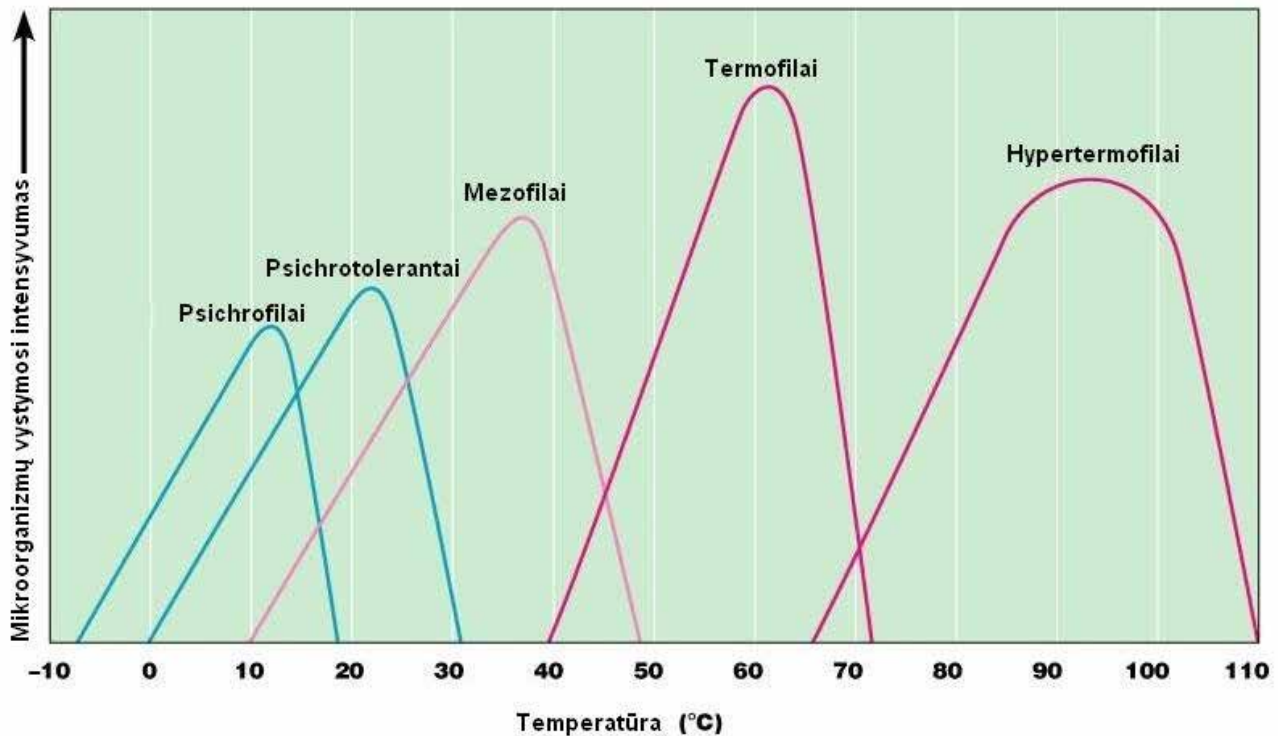
4.1 pav. Mikroorganizmų augimo greitis priklauso nuo terpės a_w : a – hidrofilai, b – mezofilai c- kserofilai
(iš <https://textbookofbacteriology.net/>)

Mikroorganizmų jautrumas drėgmės trūkumui yra nevienodas. Kiekvienai mikroorganizmų rūšiai yra jai optimalus ir minimalus vandens aktyvumo rodiklis. Kai a_w mažesnis už optimalų mikroorganizmas dalį energijos turi eikvoti osmosui reguliuoti ir medžiagų penai t. y. patiria osmosinį stresą, todėl ženkliai silpnėja jo augimas. Daugelis mikroorganizmų yra mezofilai – jie sparčiausiai auga esant vidutinio drėgnumo terpei, kai $a_w \sim 0,9$. Dauguma bakterijų auga tik tuomet, kai vandens aktyvumas didelis – $a_w = (0,99 - 0,90)$, jos yra hidrofilai. Jautriausios yra patogeninės ir/arba žiuželius turinčios bakterijos – meningokokai, treponemos, leptospiros, hemofilinės bakterijos, o iš dirvožemio bakterijų – nitrifikuojančios ir azotą fiksuojančios bakterijos. Atsparesnės tos bakterijos, kurias gaubia gleivių apvalkalėlis, nes jame būna sukauptos vandens atsargos. Gramteigiamosios bakterijos mažiau jautrios nei gramneigiamosios. Kai kurie pelėsiniai ir mieliniai grybai gali augti kai vandens aktyvumas yra žemas (*Zygosaccharomyces rouxii* vystosi kai $a_w = 0,62$) – jie priskiriami kserofilų grupei. Jų aptinkama ant palyginti sausų substratų – džiovintų grūdų, duonos produktų. Ląstelėms netekus vandens, mikrobai ne iš karto žūva. Pvz., gonokokai ir choleros vibriai išdžiūvę lieka gyvi 2 dienas, tuberkuliozės bakterijos – 90 dienų. Itin ilgai gyvybingos lieka sausos kai kurios mikrobo sporos. Atspariausios išdžiūvimui yra bakterijų endosporos, nes jose beveik visas vanduo yra surištas, aktyviojo vandens labai mažai, o metabolizmas nevyksta. Laikomos sausai ir tamsoje jos gali išlikti gyvybingos milijonus metų. Norint ilgai išlaikyti gyvas mikrobo kultūras (vakcinas, pieno rūgšties bakterijų raugus), taikomas **lioofilizacijos** metodas, kai gyvi mikrobai vakuume užšaldomi ir išdžiovinami. Tokių mikrobo gyvybingumas išlieka ilgai.

4.1.2. Temperatūra

Temperatūra laikoma reikšmingiausiu aplinkos veiksniu mikroorganizmų augimui. Daugumai mikrobo palankiausia ta pati aplinkos temperatūra, kaip ir žmogui. Tačiau, skirtingai nuo šiltakraujų gyvūnų, jie neturi temperatūros reguliavimo (termoreguliacijos) mechanizmo, todėl negali palaikyti ląstelių metabolizmui optimalios temperatūros ir jų augimas labai priklauso nuo aplinkos temperatūros. Visi mikroorganizmai auga tam tikrame minimalios, optimalios ir maksimalios temperatūros intervale. **Minimali augimo temperatūra** yra žemiausia temperatūra, kurioje mikroorganizmai gali

daugintis. **Optimali augimo temperatūra** yra ta temperatūra, kurioje mikroorganizmai auga geriausiai. **Maksimali augimo temperatūra** yra aukščiausia temperatūra, kurioje mikroorganizmai dar gali augti. Tarp jų minimalios ir maksimalios temperatūros paprastai yra apie 30 °C skirtumas. Vieniems mikrobams optimali temperatūra žemesnė, kitiems – aukštesnė. Pagal palankiausią augimui temperatūrą visi mikrobai skirstomi **psichrofilus**, **psichrotolerantus**, **mezofilus**, **termofilus** ir **hipertermofilus** (4.2 pav.). Temperatūrų intervalai ir maksimali/minimali augimo temperatūra, kuria apibūdinami psichrofilai, mezofilai ir termofilai, dažniausiai nėra griežtai apibrėžti, nes jie priklauso ir nuo kitų aplinkos sąlygų ar veiksnių.



4.2 pav. Temperatūros reikšmė įvairių mikroorganizmų vystymuisi (iš <https://biology.stackexchange.com/>)

Psichrofilai (gr. *psychros* šaltas + gr. *philos* – mėgėjas) tai mikroorganizmai, kurių augimui palankiausia temperatūra yra 15 °C ar žemesnė. Jie gali augti 0 °C ir žemesnėje temperatūroje, bet ne aukštesnėje kaip 20 °C. Psichrofilai paplitę daugiamečio išsalo zonos grunte, poliariniame šaltų jūrų ir vandenynų vandenyje, lede ar kalnų sniege. Tokių mikroorganizmų fermentai aktyvūs žemoje temperatūroje, ląstelėse vyksta intensyvus metabolizmas, o membranose yra daug nesočiųjų riebalų todėl jos išlieka pusiau skystos būsenos ir šaltyje. Pavyzdžiui *Psychromonas* genties prokariotai gyvena jūros lede ir gali augti kai temperatūra nukrenta iki -12 °C. *Polaromonas* bakterijoms optimali 4 °C, o aukštesnė kaip 14 °C temperatūra joms jau pražūtinga.

Kai kuriems mikroorganizmams galintiems augti žemoje temperatūroje, optimali temperatūra yra 20–40 °C. Jie vadinami **psichrotolerantais** (gr. *psychros* šaltas + lot. *tolero* – pakenčiu ką nors) arba **psichrotrofais**. Psichrotolerantiški mikroorganizmai yra labiau paplitę gamtoje nei psichrofilai, jų gausu vidutinio klimato zonos dirvožemyje ir vandenyje. Jie beveik visuomet aptinkami šaldytuve laikomoje mėsoje, piene ir jo produktuose, daržovėse bei vaisiuose, kurie laikomi 3–5 °C temperatūroje. Tai įvairūs *Penicillium* genties pelėsiniai grybai, *Listeria*, *Pseudomonas* ir daugelis kitų bakterijų.

Mezofilai (gr. *mezos* – vidutinis + gr. *philos* – mėgėjas) – tai mikroorganizmai, kurie auga, esant 10–45 °C temperatūrai. Mezofilų optimali labai įvairi – svyruoja nuo 25 °C iki 39 °C. Šie mikroorganizmai gausiai paplitę vidutinio klimato zonos dirvožemiuose ir vandenyje (*Pseudomonas aeru-*

ginosa, *Bacillus subtilis* ir kt). Mezofilai taip pat yra ir šiltakraujų gyvūnų patogeniški ar natūralios mikrobiotos mikroorganizmai: *Escherichia coli*, *Staphylococcus aureus* ir kt. *E. coli* – tipiška mezofilinė bakterija, jos kardinalių temperatūrų dydžiai yra labai tiksliai apibrėžti. Įvairių *E. coli* padermių augimui optimali temperatūra yra 37 °C, maksimali 48 °C, ir minimali 8 °C.

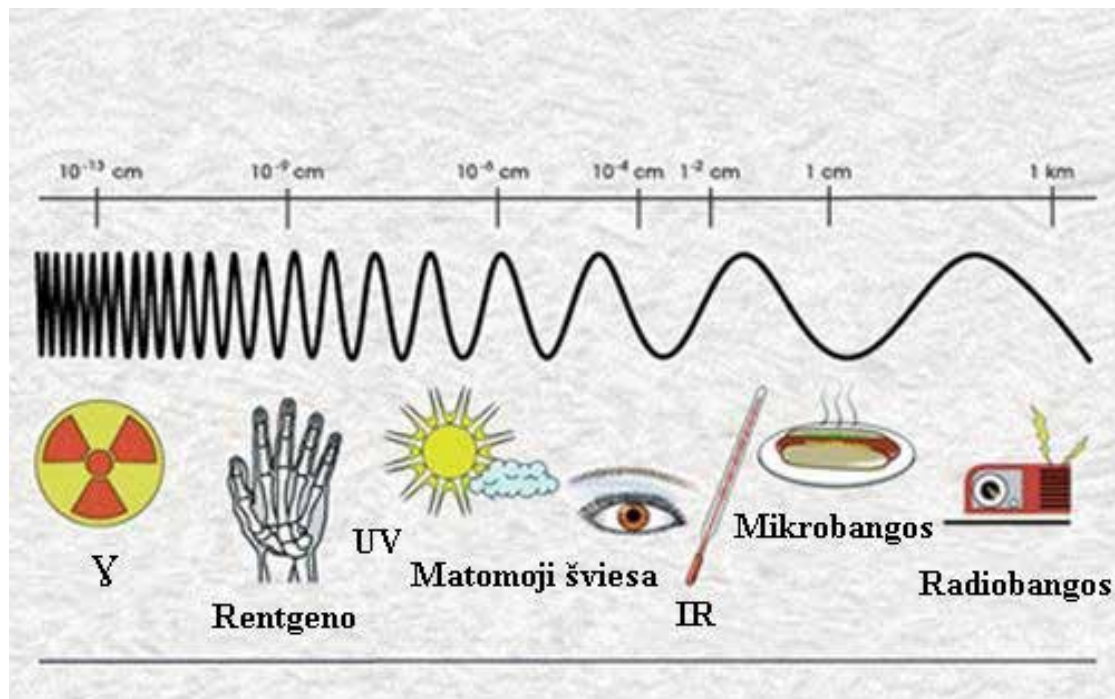
Termofilai (gr. *thermos* – šiltas, karštas + gr. *philos* – mėgėjas) yra mikrobai, kurių optimali augimo temperatūra yra 45 °C ir aukštesnė. Taip aukštai temperatūra pakyla tik specifinėse vietose. Pavyzdžiui, pietų kraštuose saulės spinduliai dirvožemio paviršių vidurdienį gali įkaitinti iki 70 °C. Dėl termofilų veiklos kaista mėšlas, silosas, drėgni sandėliuojami grūdai, šienas, įvairios organinės atliekos. Čia temperatūra gali pakilti iki 50 – 70 °C. Tačiau aukščiausia temperatūra ir joje gyvenantys mikroorganizmai gamtoje aptinkami ten, kur vyksta aktyvi vulkaninė veikla ir trykšta karšto vandens srovės. Tokiuose vandens telkiniuose temperatūra būna artima puode verdančio vandens temperatūrai (100 °C). Aukštesnėje nei 65 °C temperatūroje gali gyventi tik prokariotai, dažniausiai tai įvairios archėjos. Jeloustouno nacionaliniame parke (JAV) karšto vandens ežeruose ir upeliuose gyvena *Geothermobacterium ferrireducens*, *Aquifex aeolicus* bakterijos, kurios auga 65 – 100 °C. Atlanto vandenyno gelmėse (2560 m gylyje, 250 atm. slėgyje) esančiose hidroterminėse angose aptiktos *Pyrolobus fumarii* archėjos, gyvenančios 113 °C. Tokie termofilai kurių augimui optimali temperatūra yra 80 °C ir aukštesnė, vadinami **hipertermofilais** (gr. *hyper* – sudurtinių žodžių dalis, rodanti normos viršijimą + gr. *thermos* – šiltas, karštas + gr. *philos* – mėgėjas). Atspariausias aukštai verdančio vandens temperatūrai žinomas mikroorganizmas yra metanogeninė *Methanopyrus* genties archėja, galinti augti 122 °C.

Tiek žemai, tiek aukštai temperatūrai mikroorganizmai jautriausi spartaus augimo fazėje. Tačiau skirtinga temperatūra mikroorganizmus veikia nevienodai. Mažiau kenksminga žemesnė už minimalią, nei aukštesnė už maksimalią temperatūra. Daugelis bakterijų nežūsta atšaldytos iki -190 °C. Ypač atsparios yra bakterijų endosporos. Pusę metų laikius jas skystame ore, t. y. -190 °C temperatūroje, sporos dar gali sudygti. Pelėsinų grybų sporos nepraranda daigumo pabuvusios 2 savaites -190 °C arba 3 dienas – 250 °C temperatūroje (skystame vandenyje). Svarbiausias šalčio kenksmingas poveikis yra tas, kad susidarę ledo kristalai mechaniškai suardo citoplazmos membraną.

Aukštoje temperatūroje mikrobai greičiau žūva, todėl ši priemonė plačiai taikoma mikroorganizmų naikinimui – **pasterizacijai** ir **sterilizacijai**. Pasterizuojami maisto produktai dažniausiai kaitinami 30 min. 60 °C temperatūroje. Taip sunaikinamos vegetatyvinės mikroorganizmų ląstelės. Sporose, ypač bakterijų endosporose mažai vandens, todėl jos labai atsparesnės aukštai temperatūrai. Endosporos sunaikinamos sterilizuojant terpes arba produktus, juos kaitinant 120 °C suslėgtuose vandens garuose 15 – 20 minučių.

4.1.3. Spinduliuotė (radiacija)

Įvairių spindulių energija sklinda erdvėje kaip elektromagnetinės bangos. Elektromagnetinė spinduliuotė fizikoje reiškia elektromagnetinio lauko bangas (ar jų kvantus, fotonus), sklindančias erdvėje ir nešančias elektromagnetinę pinduliavimo energiją. Joms sklusti, skirtingai nuo akustinių bangų, nėra būtina terpė – jos sklinda ir tuščioje erdvėje (vakuume). Elektromagnetinėms bangoms priskiriamos radijo bangos, mikrobangos, infraraudonosios bangos, regimoji šviesa, ultravioletinės bangos ir jonizuojančios spinduliuotės bangos (4.3 pav.). Radijo bangoms būdingas didžiausias bangos ilgis, o jonizuojantiems spinduliams – mažiausias. Skirtingo bangos ilgio spinduliai turi skirtingą reikšmę įvairiems organizmams, nes mažėjant elektromagnetinės spinduliuotės bangos ilgiui, jų energija didėja ir atvirkščiai.

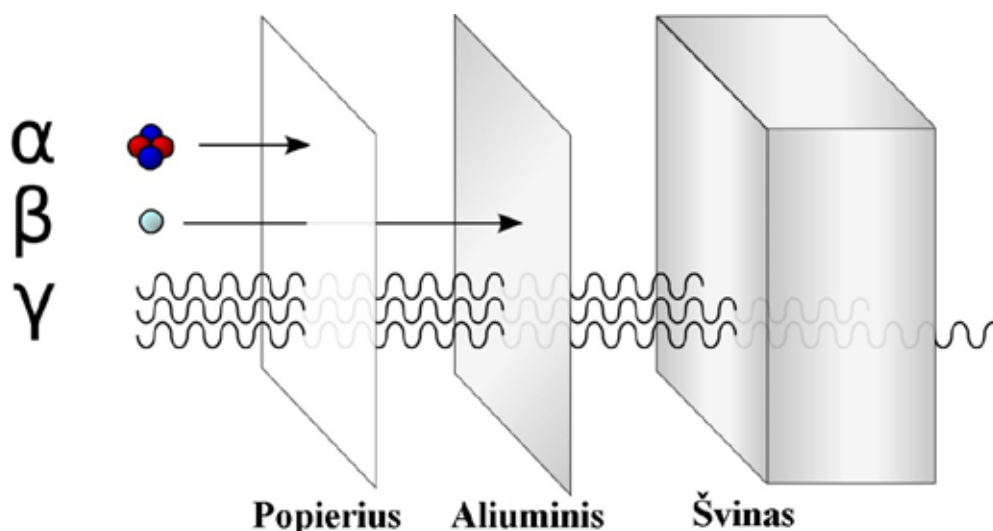


4.3 pav. Elektromagnetinių bangų spektras (iš <https://rampages.us/textset/electromagnetic-radiation/>)

Pagrindinis spinduliuotės šaltinis mūsų planetai yra Saulė, kurios spindulius, pasiekiančius žemės paviršių, sudaro infraraudonosios spinduliuotės, regimosios šviesos ir ultravioletinių spindulių spektras. Regimosios šviesos spinduliai (300 nm – 750 nm bangos ilgio) sudaro apie 75%, infraraudonieji (750 nm – 1,5 mm) – apie 20 % ir tik apie 5 % – ultravioletiniai (10 – 380 nm). Dalį ultravioletinių ir trumpesnių bangų Saulės spindulius sulaiko Žemės atmosferos ozono sluoksniu. Regimosios šviesos spindulių dėka fototrofų ląstelėse vyksta fotosintezė, regos organus turintys organizmai regi aplinką, o mikroorganizmai turintys fotoreceptorius juda fototaksio būdu. Prokariotų jaučiamas šis bangų ilgio diapazonas ženkliai platesnis negu eukariotų. Regimoji šviesa būtina fotosintetinančioms žaliosioms ir purpurinėms sierabakterėms, melsvabakterėms ir dumbliams. Daugeliui kitų mikroorganizmų šviesa nereikalinga arba yra žalinga, nes jos sukeltos fotocheminės reakcijos pažeidžia ląsteles. Infraraudonieji spinduliai (**IR**) nėra matomi plika akimi. Infraraudonosios šviesos kvantai, kurių bangos ilgis didesnis negu 1200 nm, turi mažai energijos, ir nesukelia mikroorganizmų ląstelėse ženklių pokyčių. Būdingiausia IR savybė – jų šiluminis poveikis, dėl to šie spinduliai kartais dar vadinami šiluminiais. Ultravioletiniai spinduliai (**UV**) yra daug energijos turinti elektromagnetinių bangų spinduliuotės spektro dalis. Šiuos spindulius lengvai absorbuoja nukleorūgštys ir baltymai todėl jų molekulėse vyksta fotocheminiai pokyčiai, žalingi ląstelėms. Nuo jų mikroorganizmai arba žūsta, arba juose vyksta paveldimi pakitimai – mutacijos. Poveikis priklauso nuo spindulių dozės ir mikroorganizmo savybių. Kenksmingiausi ląstelėms yra 220-300 nm ilgio UV spinduliai. Jiems veikiant, DNR molekulėje dimerizuojasi pirimidininė bazė – timinas. Susidarę timino dimerai trukdo DNR replikacijai ir ląstelės dauginimuisi. UV spinduliai taip pat suardo vandenilines jungtis tarp komplementarių DNR grandinėlių bei sukelia citozino ir uracilo hidrataciją. UV spinduliuotės savybė naikinti mikroorganizmus panaudojama praktiškai: jais dezinfekuojamos mikrobiologijos laboratorijų, gydymo ir maisto gamybos patalpos, geriamasis vanduo ir kai kurios maisto žaliavos. Tam naudojamos **mikrobocidinės** (*mikrobas* + lot. *caedo* – žudau) argono gyvsidabrio žemo slėgio ar kito tipo lempos. Jos skleisdžia 254 – 230 nm bangų ilgio UV spindulius. Tačiau UV spinduliuotė turi ir tūkumų – ji pasižymi menka skvarba. Daugelis medžiagų – stiklas, vandens garai – nepraleidžia UV spindulių arba juos praleidžia silpnai. Virusai yra jautresni UV spinduliuotei nei kiti mikroorganizmai. Mikroorganizmų, ypač bakterijų sporos yra daug atsparesnės UV spinduliams nei vegetatyvinės ląstelės. Kai

kurios bakterijos, pakenktos ultravioletinių spindulių, dalinai atsistato paveikus jų kolonijas regimajai šviesa. Šis procesas vadinamas fotoreaktyvacija. Nustatyta, kad tuomet suaktyvėja fermentai, kurie suardo dėl spinduliuotės susidariusius timino dimerus.

Dar trumpesnio bangų ilgio spinduliai (Rentgeno spinduliai, α ir β dalelės, γ spinduliai) turi ypač daug energijos ir yra labai skvarbūs (4.4 pav). Jie gali jonizuoti molekules, todėl vadinami **jonizuojančiais spinduliais**. Šie spinduliai ardo ląstelių cheminių junginių molekulinę struktūrą. Silpnė jonizuojanti spinduliuotė mikroorganizmų ląstelėse sukelia mutacijas, o stipresnė – mikroorganizmus sunaikina, nes ardo žiedines struktūras, vandenilines jungtis, oksiduoja dvigubas jungtis ir pan. Labai mažos jonizuojančios spinduliuotės dozės mikrobus vystymąsi skatina, aktyvina jų gyvybinius procesus.



4.4 pav. Skirtingų jonizuojančių spindulių palyginamoji skvarba (iš <https://en.wikipedia.org/wiki/Radiation>)

Apskritai mikroorganizmai yra šimtus ar tūkstančius kartų atsparesni jonizuojančiai radiacijai negu gyvūnai. Žmogui mirtina jonizuojančios spinduliuotės dozė yra 10 Gy (grėjų), o mikroorganizmams didelės žalos ji nepadaro. Mikroskopiniai grybai yra ženkliai atsparesni rentgeno spinduliams nei bakterijos. Įvairios bakterijų rūšys taip pat nevienodai jautrios apšvitai. Pavyzdžiui, *Clostridium botulinum* maždaug 10 kartų atsparesnė spinduliuotei už *Escherichia coli*. *Deinococcus radiodurans* prokariotas yra pats atspariausias jonizuojančiai spinduliuotei iš visų žinomų Žemės organizmų. Esant 5000 Gy apšvitai, *D. radiodurans* nepraranda gyvybingumo, o esant 15000 Gy išlieka gyvybingos 37 % kolonijos ląstelių. Kai kuriose šalyse (pvz., JAV), jonizuojanti spinduliuotė praktikoje taikoma maisto žaliavų ir produktų konservavimui, patogeninių mikroorganizmų naikinimui. Šiam tikslui naudojami radioaktyvių izotopų, dažniausiai elemento Co^{60} skleidžiama spinduliuotė.

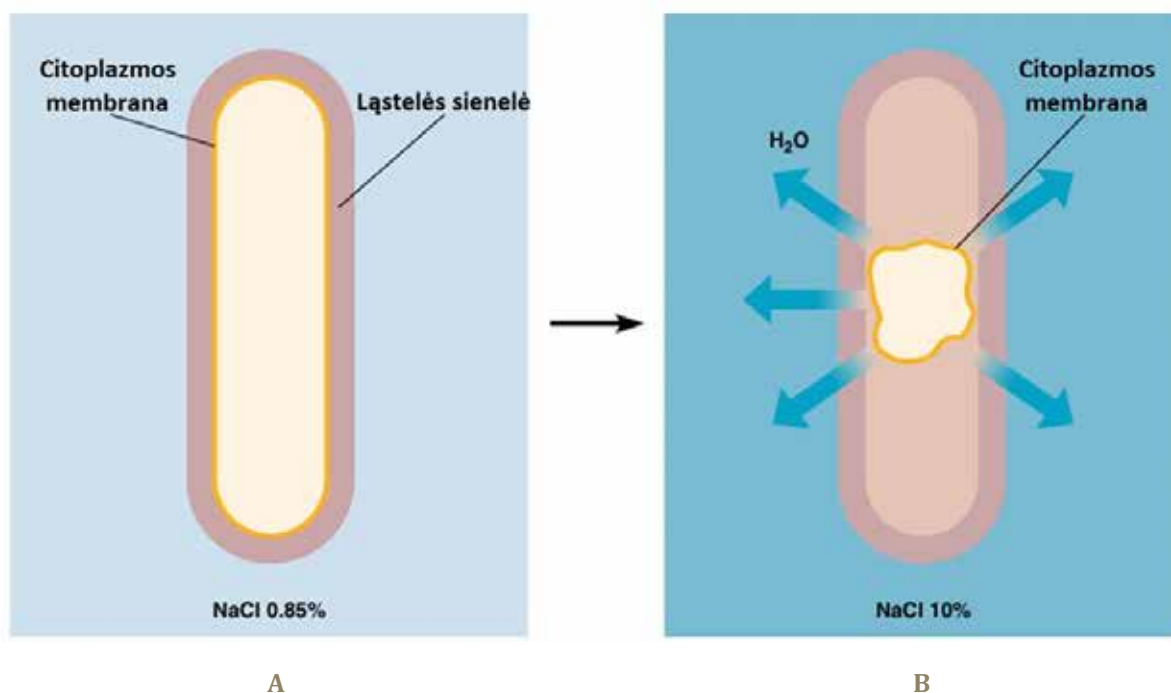
Radiobangos yra ilgiausios elektromagnetinės bangos – jų ilgis siekia nuo kelių mm iki km ilgio. Ilgosios, kelių šimtų m ilgio bangos mikrobus visiškai neveikia. Trumposios (nuo 10 iki 50 m ilgio), ir ypač ultratrumposios, kurių ilgis siekia nuo 1 mm iki 1 m, o dažniai – tarp 300 MHz ir 300 GHz bangos, mikrobams yra žalingos. Pastarosios, dar vadinamos **mikrobangomis**, sklisdamos per terpę, sukelia aukšto dažnumo kintamas sroves, todėl sparčiai pakyla terpės temperatūra (pvz., vanduo stiklinėje gali užverti per 2-3 sekundes). Mikrobangomis veikiant nevienalytį objektą, atskiri jo komponentai įkaista nevienodai, priklausomai nuo molekulinės sandaros ir dielektrinių savybių. Pavyzdžiui, obuolys, panardintas į sirupą, veikiant ultratrumpoms radiobangoms, įkais labiau už sirupą. Šioms bangoms veikiant, mikrobai greitai žūsta dėl šiluminio efekto. Taip užkonservuoti gaminiai nepraranda savo aromato, konsistencijos, vitaminų ir būna pakankamai sterilūs.

4.1.4. Slėgis

Dauguma mikroorganizmų gyvena dirvožemio ir vandens viršutiniame sluoksnyje, todėl yra nuolat veikiami įprasto 1 atmosferos (atm) slėgio. Tačiau ir patekę į didesnio slėgio aplinką, jie dar gali normaliai augti. Tokie mikroorganizmai vadinami **barotolerantais** (gr. *baros* – sunkumas, slėgimas + lot. *tolero* – pakenčiu ką nors). Daugelis mikroorganizmų yra barotolerantai. Paprastai jie vystosi normalaus slėgio sąlygomis, bet ribotą laiką gali pakelti ir aukštą slėgį – veikiami maždaug 650 atm slėgio, lieka gyvybingi apie 1 valandą. Kai kurios bakterijos, mikroskopiniai grybai nežūsta, esant ir 3000 atm slėgiui, virusai – 5000 atm slėgiui. Atspariausios slėgiui yra bakterijų endosporos – jos ilgai išlieka gyvybingos 20 000 atm slėgyje. Kai kurios bakterijos negali augti esant įpratom atmosferos slėgiui. Vandenynų gelmėje hidrostatinis slėgis gali siekti iki 1100 atmosferų ir ten nuolat gyvena bei dauginasi daugybė bakterijų rūšių. Tokie mikroorganizmai vadinami **barofilais** (gr. *baros* – sunkumas, slėgimas + gr. *philos* – mėgėjas). Pavyzdžiui, *Moritella yayanosii* prokariotams optimalus hidrostatinis slėgis 700 atm, o minimalus – 500 atm. Šie mikrobai aptinkami Ramiajame vandenyne 10 km ir didesniame gylyje, o slėgis – 1000 atm. Barofilinių mikroorganizmų randama ir giliuose naftos ar dujų gręžiniuose. Esant didesniai kaip 1100 atm slėgiui, dauguma mikroorganizmų nustoja augti, jų ląstelėse denatūruojasi baltymai, spartėja įvairios cheminės ir fermentinės reakcijos, mažėja organinių koloidų tūris, didėja citoplazmos klampumas ir kt.

4.1.5. Medžiagų koncentracija

Skirtinga ištirpusių medžiagų koncentracija mikrobo ląstelės viduje ir išorėje sudaro tam tikro dydžio **osmosinį slėgį**, dėl kurio ir vyksta osmosas. **Osmosas** (gr. *osmos* – slėgimas, postūmis) yra savaiminis vandens judėjimas (difuzija) pro pusiau pralaidžią membraną iš mažesnės koncentracijos į didesnės koncentracijos tirpalą. Osmosinis slėgis priklauso nuo ištirpusios medžiagos koncentracijos ir temperatūros. Kuo daugiau terpėje ištirpusių medžiagų, tuo didesnis jos osmosinis slėgis. Patekę į hipertoniinį (gr. *hyper* – viršum, per + gr. *tonos* – įtempimas) tirpalą, turintį aukštą osmosinį slėgį, mikroorganizmai subliūkšta, jų citoplazminė membrana atsiskiria nuo sienelės nes vanduo išsiburiamas iš ląstelės (4.5 pav.). Šis reiškinys vadinamas **plazmolize** (gr. *plasma* – lipdinys, darinys + gr.



4.5 pav. Ląstelės normali būseną izotoninėje terpėje (A) ir plazmolizę (B) hipertoniinėje terpėje (iš <http://2015.igem.org/Team:UFSCar-Brasil/plasmolise.html>).

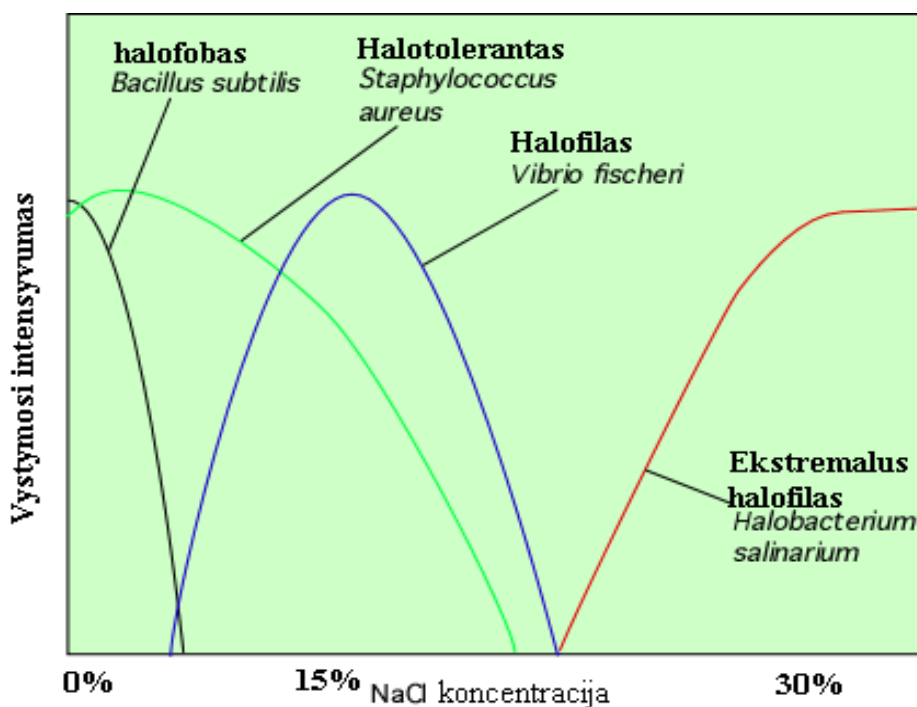
lysis – tirpdymas, atskyrimas). Priešingas procesas, **citolizė**, gali įvykti ląstelei atsidūrus hipotoniniame (gr. *hypo* – priešdėlis, reiškiantis sumažėjimą palyginti su norma + gr. *tonos* – įtempimas) tirpale, pavyzdžiui, distiliuotame vandenyje, turinčiame žemą osmosinį slėgį ir vandens veržimąsi į ląstelę, kuris gali susprogdinti ląstelę. Izotoninis tirpalas yra toks, kai abiejose membranos pusėse ištirpusių medžiagų ir vandens molekulių koncentracija yra tokia pati.

Ištirpusios medžiagos taip pat keičia ir vandens aktyvumą. Tirpstanti medžiaga vandenyje pritraukia jo molekules ir mažina jų judrumą. Tirpalų vandens aktyvumas išreiškiamas lygtimi:

$$a_w = \frac{n_2}{n_1 - n_2}$$

čia n_1 tirpiklio molekulių skaičius, n_2 ištirpusios medžiagos molekulių skaičius.

Distiliuoto vandens $a_w = 1$, o didėjant ištirpusių medžiagų koncentracijai ir tirpalo osmosiniam slėgiui, šis dydis mažėja. Daugeliui mikroorganizmų dauguma mikroorganizmų pakelia gana didelius išorinio osmosinio slėgio ir druskų koncentracijos svyravimus, nes jų ląstelių citoplazma ir membranos sugeba reguliuoti savo vidinį osmosinį slėgį ir druskų koncentraciją. Ši savybė vadinama **osmoreguliacija**. Ji vyksta jonų pernašos metu dalyvaujant kalio jonams (K^+). Nustatyta, kad yra ryšys tarp mikroorganizmų osmosiškumo ir K^+ koncentracijos jų ląstelių viduje. Bakterijų osmosinis slėgis paprastai būna $50 \cdot 10^5 - 80 \cdot 10^5$ Pa, arba 50-80 barų, o kai kurių pelėsinių grybų ir mieliagrybių gali siekti $220 \cdot 10^5$ Pa, arba 220 barų. Vieni mikroorganizmai auga tik labai mažos koncentracijos terpėse, kiti – tik koncentruotuose druskų ar kitų junginių tirpaluose, sūraus vandens telkiniuose. Mikroorganizmai galintys nuolat gyventi aukštos koncentracijos, t. y. aukšto osmosinio slėgio, druskų ar sacharidų terpėse, vadinami **osmofilais** (gr. *osmos* – slėgimas + *philos* – bičiulis, mėgėjas). Pavyzdžiui, kai kurių rūšių mieliagrybiai dauginasi meduje, o uogienės ir kiti panašūs aukštą cukraus koncentraciją turintys gaminiai kartais apipelija arba surūgsta. Taip nutinka, nes daugelio *Penicillium* ir *Aspergillus* pelėsinių grybų bei mieliagrybių ląstelių osmosinis slėgis gana didelis. 1 % sacharozės tirpalo osmosinis slėgis yra $0,71 \cdot 10^5$ Pa, arba 0,71 baro, todėl, norint sustabdyti mikrobą veiklą, koncentracija turi būti daug didesnė – net iki 70 %. Taip apsaugomi nuo gedimo vaisiai ir daržovės, iš verdamos uogienės, marmeladai, vaisių tyrės, košės.



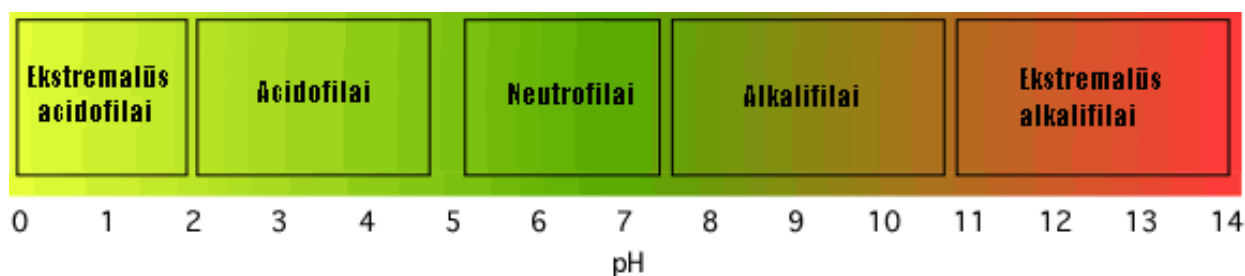
4.6 pav. NaCl koncentracijos reikšmė įvairių bakterijų vystymuisi
(iš <https://www.studyblue.com/notes/note/n/microbial-growth-nutrition-and-growth-control/>)

Osmofilai, kurie gerai auga daug natrio chlorido (valgomosios druskos) turinčiose terpėse, tiksliau vadinami **halofilais** (gr. *halo* – druska + *philos* – mėgėjas), (4.6 pav.). Tai visi organizmai (mikroorganizmai, augalai ir gyvūnai), mėgstantys labai druskingą aplinką, dažniausiai gyvenantys sūriuose vandenyse ir druskožemiuose. Fakultatyviniai halofilai arba **halotolerantai** (gr. *halo* + lot. *tolero* – pakenčiu ką nors) gerai auga terpėse, kuriose druskų koncentracija 2 – 5 %, pvz., *Staphylococcus aureus*, *Achromobacter* bakterijos. *Halobacterium*, *Micrococcus* ir *Sarcina* genčių kai kurios bakterijos puikiai auga tik koncentruotuose (20 – 30 %) NaCl tirpaluose, jos vadinamos **ekstremaliais halofilais**, nes jokie kiti gyvi organizmai tokio aukšto osmosinio slėgio sąlygomis neišgyvena. Dauguma mikroorganizmų gali augti tik tuomet, kai terpėje druskų koncentracija panaši jų koncentracijai geriamajame vandenyje ar dirvožemyje. Didesnės druskų koncentracijos terpėje, didėjant osmosiniam slėgiui, tokių mikrobu augimas slopinamas, arba jie žūsta. Tokie mikroorganizmai vadinami **halofobais** (gr. *halo* + *phobos* – baimė). Žalingas koncentruotų druskų tirpalų poveikis taikomas praktikoje, konservuojant įvairias maisto žaliavas: mėsą, žuvį, daržoves, vaisius. 1 % valgomosios druskos tirpalo osmosinis slėgis yra $6,2 \cdot 10^5$ Pa, arba 6,2 baro. 5-10 % NaCl tirpalas nuslopina daugelio gedimų sukeliančių ir patogeninių bakterijų veiklą. Paprastai ilgam laikymui mėsa dažniausiai sūdoma 30 %, o žuvis – 20 % valgomosios druskos tirpalu.

4.2. CHEMINIAI VEIKSNIAI

4.2.1. Terpės rūgštingumas (pH)

Terpės rūgštingumas, arba vandenilio jonų koncentracija, išreiškiama pH rodikliu, kurio matavimo intervalas yra nuo 0 iki 14. Rūgšti arba šarminė yra terpė, priklauso nuo H^+ ir OH^- jonų koncentracijos. Rūgščia laikoma terpė, kai pH 0-6, neutralia kai pH apie 7, o šarminė – kai pH 8-14. H^+ ir OH^- jonai yra labai judrūs, todėl net mažas jų koncentracijos pokytis stipriai veikia mikroorganizmų augimą. Terpės pH lemia ląstelės paviršiaus elektros krūvį, kuris veikia citoplazmos membranos pralaidumą, tuo pačiu ir ląstelės mitybą. Kintant pH, keičiasi terpės medžiagų disociacijos laipsnis, o tai turi reikšmės mikroorganizmų metabolizmui. Įvairūs mikroorganizmai gali augti, kai terpės pH nuo 1 iki 11. Kai terpė rūgšėja, mažėja dalies autotrofų anglies šaltinio H_2CO_3 tirpumas, o Cu^{2+} , Mg^{2+} , Al^{3+} jonų tirpumas didėja todėl jų koncentracija gali tapti toksiška mikroorganizmams. Stipriai šarminėje aplinkoje mažėja ląstelei svarbių Fe^{2+} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+} katijonų tirpumas ir jie iškrinta nuosėdomis, jų nebepasisavina mikroorganizmai. Daugelis mikroorganizmų mažai jautrūs lėtiems pH svyravimams nuo 6 iki 9. Tik staigiai pakitus aplinkos pH, galimas trumpalaikis nežymus ląstelės citoplazmos pH pokytis, tačiau jau per 30 min. jis vėl sureguliuojamas. Pagal tai, koks terpės pH rodiklis optimaliausias, jie skirstomi 3 grupes: **neutrofilus**, **acidofilus** ir **alkalifilus** (4.7 pav.).

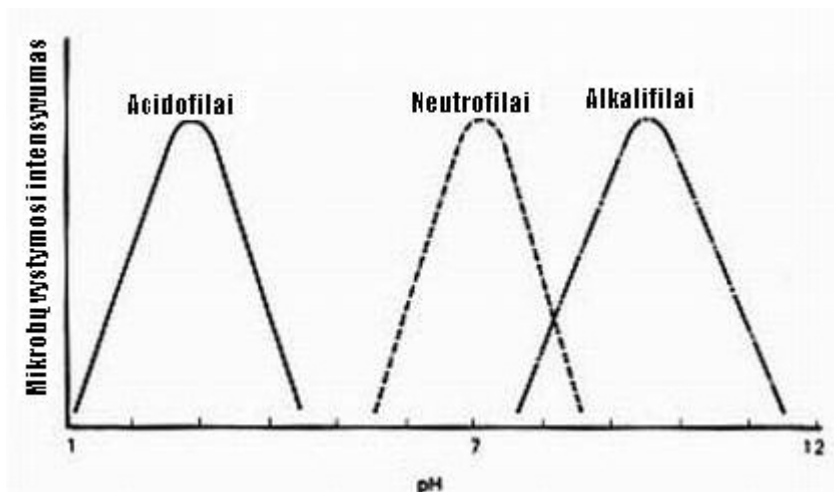


4.7 pav. pH skalė ir mikroorganizmų grupės pagal nuo terpės rūgštingumo rodiklį
(pagal <https://textbookofbacteriology.net/>)

Daugumai mikroorganizmų optimalus pH yra 5,5 – 7,9, jie vadinami **neutrofilais** (lot. *neutris* – nei vienas, nei kitas + gr. *philos* – mėgėjas) pvz., *Azotobacter chroococcum*, *Escherichia coli*, *Bacil-*

lus megaterium ir kt. Neutrofilai gali augti nuo pH 4 iki 9. Rūgščiose terpėse, kurių pH 4 ir žemesnis, geriausiai augantys mikroorganizmai vadinami **acidofilais** (lot. *acidus* rūgštus + gr. *philos* – mėgėjas). Rūgšti terpė dažnai palanki tokiems mikroorganizmams, kurie patys išskiria įvairias rūgštis (pvz., acto, pieno rūgšties bakterijos, sierą oksiduojančios bakterijos). Daugelis mikroskopinių grybų taip pat geriau auga silpnai rūgščiose terpėse. Labai rūgščiose ir karštose versmėse ir jas supančiame grunte, kurio pH gali siekti 1 ar mažiau, gyvena acidofiliniai *Picrophilus*, *Sulfolobus*, *Thiobacillus* genčių prokariotai. Jiems optimali terpės pH yra 1 – 3. Šie mikroorganizmai vadinami **ekstremaliais acidofilais**, nes tokiose sąlygose visi kiti gyvi organizmai greitai žūsta. **Alkalifilai** (arab. *Al qilj* – šarmas + gr. *philos* – mėgėjas) yra mikroorganizmai kuriems optimalus pH 8 ar daugiau. Tai, pavyzdžiui, kai kurios *Bacillus* genties bakterijos, skaidančios baltymus (amonifikuojančios) – *B. cereus*, *B. anthracis*, *B. alcalophilus*. **Ekstremalūs alkalifilai** (*Natronobacterium gregoryi*, kai kurios fototrofinės purpurinės bakterijos) aptinkami natrio karbonato (Na_2CO_3) prisotintuose vandens telkiniuose, arba karbonatingame grunte, kur pH 10 ar daugiau. Prokariotai, augantys labai rūgščiose arba labai šarminėse terpėse, sugeba savo ląstelės viduje palaikyti neutralų pH. Skirtingą jonų gradientą tarp ląstelės vidaus ir išorės reguliuoja metaboliniai procesai (protonų ir elektronų siurbiai) ir ląstelės barjerai (sienelė ar citoplazmos membrana). Jų sandaros ypatumai lemia mikroorganizmų atsparumą aplinkos terpės ekstremalioms pH reikšmėms.

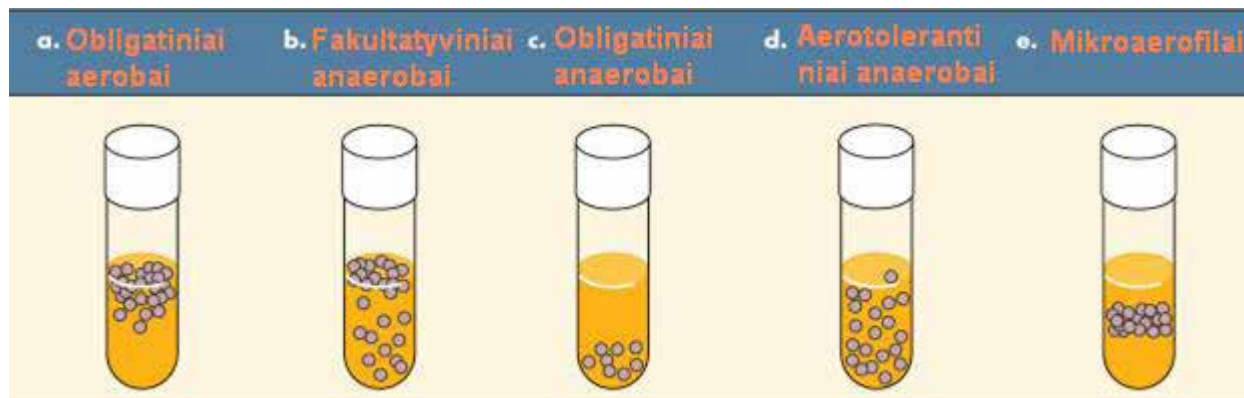
Mikroorganizmai augdami, į terpę išskiriamais savo metabolitais, keičia jos pH dydį. Pavyzdžiui pieno rūgšties bakterijos išskiria pieno rūgštį, todėl terpės pH gali pažemėti iki 4,7 – 4,4. Pelėsiniai grybai, naudodami organines rūgštis kaip anglies šaltinį, rūgščią terpę pamažu paverčia neutralia. Auginant mikroorganizmų biomasę, svarbu palaikyti pastovų optimalų pH, nes dalis jų netoleruoja išskirtų rūgščių. Pagal terpės pH reikšmę mikrobams, galima reguliuoti biosintezės procesus. Pvz., mieliagrybiai rūgščioje terpėje iš cukraus gamina daug etilo alkoholio ir mažai glicerolio. Kai aplinka šarminė, labai padidėja glicerolio išeiga, o etilo alkoholio – sumažėja. Rauginant ar parūgštinus maisto produktus acto, citrinų arba pieno rūgštimi, jie apsaugomi nuo puvimo bakterijų, kurios yra alkalifilinės ir rūgščioje terpėje neauga (4.8 pav.)



4.8 pav. Skirtingų grupių mikroorganizmų vystymosi galimybės priklauso nuo terpės pH (pagal <https://textbookofbacteriology.net/>)

4.2.2. Deguonis

Deguonis gamtoje randamas laisvas arba sujungtas. Pirmuoju atveju jo yra Žemės atmosferoje – molekulinio deguonies (O_2) forma, antruoju atveju jis įvairiu santykiu įeina į neorganinių ir organinių junginių sudėtį. Deguonis yra būtinas kiekvienos ląstelės cheminis elementas. Mikroorganizmai molekulinio deguonies (O_2) atžvilgiu skirstomi į 2 grupes – **aerobus** ir **anaerobus** (4.9 pav).



4.9 pav. Mikroorganizmų grupės pagal jų poreikį molekuliniai deguoniui (O_2)
(pagal <https://biology.stackexchange.com/>)

Aerobais (gr. *aer* – oras + gr. *bios* – gyvybė, gyvenimas) vadinami organizmai, kurių medžiagų ir energijos apykaitos (oksidaciniai) procesams vykti yra reikalingas oro deguonis. Dauguma mikrobus yra aerobai. Tai visi pirmuonys, mikroskopiniai dumbliai, pelėsiniai grybai ir daugelis bakterijų. Tie aerobai, kurių augimui būtinas įprastas ore esančio deguonies kiekis (apie 21 %) vadinami **obligatiniais** (lot. *obligatus* – įpareigotas) **aerobais**. Įvairūs aerobai nevienodai jautrūs aukštai deguonies koncentracijai. Kai kurie aerobai, pvz., *Spirillum volutans*, neauga, jei deguonies koncentracija tokia aukšta. Jie vystosi, tik kai O_2 yra mažai – apie 2 %. Tokie aerobai vadinami **mikroaerofilais**. Jų augimui deguonis būtinas, bet ne didesnės kaip – 10 % koncentracijos. 100 % deguonies koncentracija slopina visų obligatinių aerobų vystymąsi. Daugelis obligatinių aerobinių bakterijų normaliai auga, kai aplinkoje būna iki 40 % O_2 , bet nustoja augti koncentracijai pakilus iki 50 %.

Mikroorganizmai, kurių metabolizmui deguonis nereikalingas, vadinami **anaerobais** (gr. *ana* – prieš + gr. *aer* – oras + gr. *bios* – gyvybė). Daugeliui jų kenkia net ir nedidelis molekulinio deguonies kiekis terpėje – jie tuomet gali žūti. Tai **obligatiniai anaerobai**. Šiems mikroorganizmams priklauso tik kai kurie prokariotai – metaną gaminančios, sulfatus redukuojančios, sviesto rūgšties ir kai kurios kitos bakterijos. Obligatiniai anaerobai oksidacijos reakcijose, kaip vandenilio akceptorius, naudoja ne deguonį, o nitratus, sulfatus arba kitus oksiduotus junginius. Veikiant molekuliniam deguoniui, visų organizmų ląstelėse, kartu su kitais oksidacijos produktais, susidaro ir vandenilio peroksidas. Aerobai gamina fermentą katalazę, kuris vandenilio peroksidą skaido į vandenį, ir deguonį taip neutralizuodami jo toksišką veikimą. Obligatiniai anaerobai katalazės neturi, todėl ir nedidelis deguonies kiekis aplinkoje jiems būna žalingas. Obligatinės anaerobinės pvz., kai kurios *Clostridium* genties bakterijos gali būti paplitusios ir tokiose terpėse, kuriose yra deguonies, nes sudaro sporas kurios jam atsparios. Dalis anaerobų yra mažiau jautrūs aplinkos deguoniui. Pavyzdžiui pieno rūgšties bakterijos, kai kurios *Clostridium* (*C. tetani*, *C. perfringens* ir kt.) priklauso anaerobiniam metabolizmo tipui, bet gali augti ir esant aplinkoje deguonies. Tokie mikroorganizmai vadinami **aerotolerantiniais** (gr. *aer* – oras + lot. *tolerantia* – kantrybė) **anaerobais**. Kai kurie mikroorganizmai, priklausomai nuo deguonies kiekio aplinkoje, geba keisti metabolizmo tipą (pvz., kvėpavimą rūgimu, arba atvirkščiai. Jie vadinami **fakultatyviniais anaerobais**. Tokie mikrobai yra mieliagrybiai, *Escherichia*, *Salmonella*, *Shigella*, *Staphylococcus* genčių bakterijos.

Naudojant vakuuminį įpakavimą iš pakuotės išsiurbiamas oras, o modifikuotos atmosferos pakuotėse (MAP) oro dujų santykis pakeičiamas ir tokiu būdu apsaugoma nuo aerobinių arba anaerobinių mikrobus, produktai ilgesnį laiką negenda.

4.2.3. Cheminės medžiagos

Dauguma cheminių medžiagų yra mikroorganizmų įsisavinamos ir tinkamos jiems kaip maistas. Cheminių medžiagų reikšmė mikroorganizmams priklauso nuo cheminės junginių prigimtės ir koncentracijos, kitų aplinkos sąlygų. Dalis cheminių medžiagų vieniems mikroorganizmams yra maisto medžiagos, kitiems tos pačios medžiagos kenksmingos. Pavyzdžiui, pieno rūgštis grybui *Geotrichum candidum* yra maistas, o amonifikavimą (puvimą) sukeliančių bakterijų augimą slopina. Daugelio cheminių junginių mažas koncentracijas mikrobai naudoja kaip maisto medžiagas, jos skatina jų augimą. Didesnės medžiagų koncentracijos jau gali slopinti mikrobų augimą, o labai didelės – juos sunaikina. Tačiau kai kurių, ypač dirbtinių, cheminių medžiagų mikroorganizmai nesugeba įsisavinti, arba jos mikrobams yra nuodingos. Įvairios medžiagos, tinkamos reguliuoti mikroorganizmų kiekį aplinkoje, atsižvelgiant į jų cheminę prigimtį ir reikšmę ląstelėms skirstomos į grupes, kurių svarbiausios yra: fenoliai, alkoholiai, halogenai, aldehydai, sunkieji metalai, oksiduojančios medžiagos, šarmai ir rūgštys.

Fenoliai. Fenoliai yra organiniai junginiai, kurie susideda iš šešianario aromatinio žiedo, tiesiogiai susijungusio su hidroksilo grupe (-OH). Fenoliai pasižymi stipriomis mikrobocidinėmis savybėmis – jie denatūruoja baltymus, suardo ląstelės citoplazmos membraną. Fenolis ir jo dariniai (krezoliai, ksilenoliai, ortofenilfenolis, bifenoliai (heksachlorofenas) gali būti naudojami ligoninių ir laboratorijų patalpų dezinfekcijai. Fenolis (C_6H_5OH) yra paprasčiausia šių junginių grupės medžiaga. Vandeningas fenolio tirpalas (karbolio rūgštis) – pirmoji medicinoje, nuo 1867 m., plačiai pradėta naudoti antibakterinė medžiaga, kaip pūlingų infekcijų profilaktikos priemonė. Bakterijų vegetacinės ląstelės 1 % fenolio tirpale žūva per 20 min., o endosporas sunaikinamos per kelias valandas. 5 % karbolio rūgšties tirpalu dezinfekuojami chirurginiai instrumentai. Tačiau fenolis turi nemalonų kvapą ir dirgina odą ir gali sukelti odos uždegimą. Heksachlorofenas (chlorintas bifenolis) buvo plačiai naudojamas antiseptikas. Jis veikia mikrobų ląstelių membranas – net mažos koncentracijos jo tirpalai yra mikrobocidiniai. Heksachlorofenas mažai toksiškas žmogui, trumpai veikdamas nedirgina audinių. Chirurginėms žaizdoms plauti vartojami nuo 1:1000 iki 1:10000 koncentracijos heksachlorofeno tirpalai. Šio junginio yra ir chirurginiuose muiluose. Panašus heksachlorofeną yra ortofenolis, kuris vartojamas mišiniuose su kitais cheminiais junginiais. Iš fenolių mišinio gaminamas lizolis – rausvai rudas, skaidrus, vandenyje tirpstantis skystis, skirtas įvairios paskirties patalpoms dezinfekuoti.

Halogenai. Tai cheminiai elementai sudarantys druskas – fluoras (F_2), chloras (Cl_2), bromas (Br_2) ir jodas (I_2). Dažniausiai vartojamas jodas, chloras bei jų junginiai. Jodas, lyginant su kitais halogenais, turi stipriausią antimikrobinį poveikį. Jis pasižymi stipriomis oksidacinėmis savybėmis – oksiduoja ląstelėje esančias chemines medžiagas, pažeidžia ląstelių membranas, denatūruoja baltymus. Jodas efektyviai sunaikina bakterijas, mikromicetus, kai kuriuos virusus, o didesnės koncentracijos – ir kai kurių bakterijų sporas. Dažniausiai naudojamas jodo tinktūrų pavidalu: tai – 2 % vandeniniai etanolio jodo ir kalio jodido tirpalai. Jodas yra veiksmingas antiseptikas, tačiau didesnės koncentracijos dirgina odą, palieka dėmes, gali sukelti alergines reakcijas, be to, jodo tirpalai yra nepatvarūs. Dažniau naudojami organiniai jodo junginiai – jodoforai. Jie pasižymi jodo antimikrobinio aktyvumu, bet nedažo ir mažiau dirgina.

Chloras yra veiksminga ir nebrangi dezinfekuojamoji medžiaga. Hipochloro rūgštis (HOCl) yra efektyviausia chloro forma, nes jos krūvis yra neutralus ir pro ląstelės membraną į citoplazmą patenka laisvai, kaip ir vanduo. Hipochloro rūgštis yra stiprus oksidatorius, kuris stabdo daugumos ląstelių fermentų funkcijas. Bakterijų vegetatyvinės ląstelės ir mikromicetai žūva per 30 min., tik jų sporos ilgai išlieka gyvybingos. Dezinfekcijai dažnai vartojami chloro turintys preparatai: chlorkalkės, chloraminas, chloro dujos, natrio hipochloritas (chloroksas), kalcio hipochloritas, kurių veik-

mingumas priklauso nuo tirpalo koncentracijos ir jame esančio laisvo chloro kiekio. Chloro junginiai dažnai naudojami buityje, maisto pramonėje, gydymo profilaktikos įstaigose, dezinfekuojuojant patalpas ir įvairius daiktus. Europoje 95 % geriamojo, baseinų ir nuotekų vandens dezinfekuojama chloru ir jo junginiais.

Alkoholiai. Dezinfekcijai ir antiseptikai dažniausiai naudojamas etanolis ir izopropanolis, kurie denatūruoja baltymus, tirpina ląstelių membraną lipidus. Bakterijas, mikromicetus ir lipidų turinčius virusus veiksmingiausiai naikina 70 % ir didesnės koncentracijos etanolio ir izopropanolio tirpalai. Tačiau bakterijų sporos dažniausiai išlieka gyvybingos ilgą laiką. Alkoholiai dažnai būna kitų dezinfekuojamųjų tirpalų sudėtyje, nes sustiprina dezinfekuojamųjų medžiagų poveikį. Etanolis dažnai naudojamas odos paviršiaus, termometrų, smulkių chirurginių instrumentų dezinfekcijai, nesukelia alergijos, nepalieka dėmių.

Aldehidai. Sterilizacijai ir dezinfekcijai vartojami formaldehidas ir glutaraldehidas. Ypač stipriu toksiniu poveikiu mikroorganizmams pasižymi formalino (37,5 % formaldehido) vandeniu ar etanoliu skiesti tirpalai. 0,1 % koncentracijos tirpalas naudojamas dezinfekcijai. Jis reaguoja su aminorūgščių amino grupėmis, trikdo ląstelės fiziologinę veiklą. Efektyviai sunaikina vegetatyvines mikroorganizmų ląsteles ir jų sporas. 10-15 % tirpalai vartojami audinių konservavimui – fiksavimui (pvz., anatominių preparatų). Tačiau formaldehidas yra labai toksiškas ir pavojingas žmogui, stipriai dirgina audinius, kvėpavimo takų gleivinę. Glutaraldehidas mažiau kenksmingas nei formaldehidas. Jo 2 % buferiniai tirpalais dezinfekuojami medicinos instrumentai ir laboratoriniai įrankiai.

Sunkiųjų metalų druskos. Mikroorganizmams toksiškos gyvsidabrio, sidabro, vario, švino ir kt. druskos. Sunkiųjų metalų jonai pasižymi savybe jungtis su fermentų sulfhidrilinėmis grupėmis (-SH) ir jas užblokuoti. Todėl mikrobų ląstelėse vyksta baltymų denatūracija, jie koaguliuoja ir susidaro albuminai. Priklausomai nuo metalo, druskos disociacijos laipsnio ir tirpalo koncentracijos sunkiųjų metalų druskos gali veikti mikrobostatiškai ar mikrobocidiškai. Jos pagal intensyvumą suskirstomos į eilę (Šmydebergo eilė): bismuto, švino ir aliuminio preparatai – daro antimikrobinį, sutraukiantį ir dirginantį poveikį; geležies, vario ir cinko druskos – turi sutraukiantį, dirginantį bei prideginantį poveikį; sidabras ir gyvsidabris – dažniausiai veikia prideginančiai.

Sunkiųjų metalų organiniai ir neorganiniai junginiai nuo senų laikų naudojami infekcinėms ligoms gydyti, jų profilaktikai, dezinfekcijai. Vario junginiai dažniausiai vartojami naikinti dumblius atviruose vandens telkiniuose ir fitopatogeninius grybus. Gyvsidabrio junginiai vartojami gydyti grybelines ir kitas infekcines ligas, drabužių dezinfekcijai. Gyvsidabrio chlorido tirpalas (sublimatas), praskiestas nuo 1:1000 iki 1:5000, vartojamas dezinfekcijai. Chirurgijoje vartojamas gyvsidabrio junginys diacidis, pasižymintis mikrobostatiniu veikimu. Cinko sulfato, vario preparatų iki 0,5 % tirpalai naudojami akių infekcinių ligų gydymui.

Oksiduojančios medžiagos. Plačiausiai naudojamos oksiduojančios medžiagos yra kalio permanganatas ir vandenilio peroksidas. Efektyviai naikina įvairius mikroorganizmus, jų sporas ir virusus. Šių medžiagų veikimo mechanizmas pagrįstas tuo, kad kontaktuojant jų tirpalams su ląstelėmis, atskykla atominis ar molekulinis deguonis, kuris oksiduoja mikroorganizmų organinius junginius pvz., membranų lipidus, baltymus, DNR. Stipresniu antimikrobinio veikimu pasižymi atominį O išskiriantys preparatai. Kalio permanganatas vandeniniuose tirpaluose atpalaiduoja atominį O, kuris veikia oksiduojančiai, be to dar susidaro mangano dioksidas, kuris denatūruoja baltymus. Naudojamas 0,1 % – burnai, gerklei skalauti, ginekologijoje, urologijoje; iki 0,5 % – žaizdoms plauti; 2-5 % – opų, nudegimų gydymui.

Vandenilio peroksidas (27,5-31 %) – perhidrolis, naudojamas praskiestas (3 %) – vandenilio peroksido tirpalas, kuris antimikrobiškai veikia silpniau už kalio permanganatą. Vandenilio peroksi-

das vartojamas kaip sterilizuojamoji (6-25 % tirpalai), dezinfekuojamoji (3-6 % tirpalai) medžiaga ir antiseptikas (0,3-3 % tirpalai). Be to, veikia dezodoruojančiai, skaido toksinus, stabdo kapiliarinį kraujavimą, kadangi, veikiant deguoniui, fibrinogenas (kraujo baltymas, dalyvaujantis kraujo krešėjime) greičiau virsta fibrinu. Naudojamas žaizdoms plauti, burnai ar gerklei skalauti.

Šarmai ir rūgštys. Neorganinės rūgštys veikia mikrobocidiškai, mikrobostatiškai (priklausomai nuo koncentracijos). Jos denatūruoja mikroorganizmų ląstelių baltymus, kurie virsta albuminais. 1-2 % neorganinės rūgštys veikia sutraukiančiai, tačiau jau gali dirginti odą ar gleivines, o 30 % ir didesnės koncentracijos jau sukelia audinių nekrozę. Dažnai naudojami boro rūgštys 2,5-5 % tirpalai dehidratuoja ląstelių citoplazmą, baltymai koaguliuoja ir mikroorganizmai žūsta. Boro rūgštys vandeniniai tirpalai naudojami akims plauti, o tirpalas etanolyje – ausų infekcinių ligų gydymui. Boro rūgštys tepalu gydomos odos grybelinės ligos. Organinės rūgštys – acto, pieno, benzoinė, parabenai, vartojamos maisto produktų, kosmetikos priemonių ir vaistų konservavimui. Kai kurių parabenų yra augaluose kaip apsauga nuo bakterijų ir grybų. Salicilo rūgštis inaktyvuoja fermentus, dalyvaujančius pantoteno rūgštys sintezėje, vartojama kaip vietinis antiseptikas. Šarmų poveikį lemia OH grupės. Jie denatūruoja baltymus. Šarmai kartais naudojami operacinės vietos paruošimui, chirurgo rankų paruošimui – amoniako tirpalas, o natrio karbonato tirpalas – skalavimams bei pavilgams. Vandeninis amoniako tirpalas vartojamas ir rankų antiseptikai.

4.3. BIOLOGINIAI VEIKSNIAI, PARTNERIŲ TARPUSAVIO SANTYKIAI

Gamtoje mikroorganizmai visuomet yra biocenozės dalis. Čia tarp mikroorganizmų populiacijų, mikroorganizmų ir augalų bei mikroorganizmų ir gyvūnų susiklosto tam tikri santykiai. Visi organizmai dalyvaujantys biocenozės tarpusavio santykiuose, vadinami **partneriais** (angl. *partner* – dalyvis, bendrininkas). Didesnysis santykių dalyvis vadinamas šeimininku. Biocenozėse partnerių santykiai gali būti įvairaus pobūdžio ir nevienodo intensyvumo, kintantys laike. Jie gali būti naudingi (pozityvūs), žalingi (negatyvūs) arba neutralūs (4.1 lentelė.). Santykių pobūdį ir formą dažniausiai lemia mitybos ir metabolizmo ryšiai.

4.1 lentelė. Partnerių tarpusavio santykių formos ir rezultatai

Santykių forma	Poveikis Rūšis A/rūšis B	Santykių rezultatas
Neutralūs santykiai	0 / 0	Vieni kitų neveikia
Simbioziniai santykiai		
Mutualizmas	+ / +	Abiejų rūšių individų daugėja
Protokooperacija	+ / +	Abiejų rūšių individų daugėja, nors gyvybiškai ši sąveika nebūtina
Komensalizmas	+ / 0	Vienos rūšies (A) individų daugėja, kitos skaičius nekinta
Antagonistiniai santykiai		
Konkurencija	- / -	Abiejų rūšių individų mažėja
Amensalizmas	0 / -	Viena rūšis (A) slopina kitą rūšį (B), todėl šios individų skaičius mažėja
Parazitizmas	+ / -	Parazitų (A) daugėja, šeimininkų (B) mažėja
Grobuoniškumas	+ / -	Plėšrūnų (A) daugėja, o aukų (B) mažėja

4.3.1. Neutralūs santykiai

Neutralūs santykiai yra tokie, kai dviejų organizmų ar jų populiacijų asociacija neveikia vieni,

kitų. Taip gali nutikti, jei mikroorganizmai nevykdo jokios veiklos. Pavyzdžiui, kai išdžiovinti grūdai laikomi sandėlyje, ant grūdų paviršiaus esantys epifitiniai mikroorganizmai nevykdo jokios veiklos dėl per mažo vandens aktyvumo.

4.3.2. Simbioziniai santykiai

Simbiozė (gr. *symbíōsis* – sugyvenimas) – artimas ir dažnai ilgalaikis dviejų arba daugiau skirtingų rūšių organizmų sugyvenimas. Simbiozėje gyvenantys organizmai vadinami simbiozės dalyviais arba simbiontais. Erdviniu požiūriu simbiontai gali būti vienas kito ląstelėje ar kūne (endosimbiozė) arba greta vienas kito (ektosimbiozė). Simbiozės terminą 1879 m. pirmasis pavartojo vokiečių botanikas H. A. de Baris (**Heinrich Anton de Bary**, 1831 – 1888) turėdamas galvoje tik abipusiai naudingus santykius tarp dviejų organizmų. Dabar simbiozė traktuojama įvairiai. Vieni mokslininkai simbioze vis dar vadina tik abipusiai naudingus santykius, kiti – bet kokius biologinius organizmų ar populiacijų ryšius.

Mutualizmas (lot. *mutuus* – abipusis), labai paplitusi organizmų simbiozės forma, kai dviejų rūšių individai gyvena kartu, teikdami vienas kitam naudos. Dažnai toks sugyvenimas būtinas jų egzistavimui, nes mutualistiniai ryšiai padeda išvengti plėšrūnų arba gauti maisto. Pavyzdžiui žmogaus virškinamajame trakto gyvenančios bakterijos yra aprūpintos čia patenkančiu maistu ir palankiomis aplinkos sąlygomis, o jos tiekia vitaminus ir kitas biologiškai aktyvias medžiagas, kurių pats žmogus nesugeba sintetinti. Kitas klasikinis mutualizmo pavyzdys yra jungtinis organizmas – kerpės (grybų ir dumblių arba melsvabakterių sugyvenimas). Dumbliai ar melsvabakterės vykdo fotosintezę ir aprūpina grybus organinėmis medžiagomis, o grybai dumblius – mineralinėmis medžiagomis ir vandeni (4.10 pav).



4.10 pav. Augalų ir grybų mutualistiniai santykiai: A – kerpės gniužulo skerspjūvis (iš <https://www.photomacrography.net/>); B – augalo šaknys apgautos grybienos hifų (iš <http://mycorrhizas.org/>)

Kerpės gali augti ant uolienų (akmenų), kur nei pavieniai kerpių grybai, nei pavieniai kerpių dumbliai ar melsvabakterės negalėtų egzistuoti. Mikromicetams pelėsiui *Mucor ramarnianus* ir mielėms *Rhodotorula rubra* būtinas vitaminas B₁ (tiaminas). *M. ramarnianus* sintetina šio vitamino komponentą pirimidiną, bet nesintetina kito komponento – tiazolo, o mielės gamina tiazolą, bet nesintetina pirimidino. Abiejų mikromicetų poreikiai patenkinami, juos auginant mišrioje kultūroje. **Mikorizė** (gr. *mykes* – grybas + *rhiza* – šaknis) yra labai paplitę mutualistiniai santykiai tarp grybų ir augalų šaknų. Manoma, kad bent 95 % augalų sudaro mikorizę. Ji labai svarbi ir žemės ūkio augalams. Mikorizės grybai didina dirvos mineralinių medžiagų tirpumą, palengvina augalams jų įsisavinimą, saugo šaknis nuo patogenų ir gamina augimo hormonus, o augalai grybus aprūpina organiniais an-

glies junginiais.

Žemės ūkyje itin svarbūs mutualistiniai santykiai tarp mikroorganizmų ir augalų, pavyzdžiui santykiai tarp gumbelių bakterijų ir pupinių šeimos augalų. Gumbelinės bakterijos įsikuria jų šaknyse, kuriose susiformuoja gumbeliai. Gumbeliuose gyvendamos gumbelinės bakterijos fiksuoja atmosferos azotą ir aprūpina augalus azotingais organiniais junginiais, o augalai aprūpina gumbelinės bakterijas anglies junginiais.

Protokooperacija (gr. *protos* – pirmas + lot. *cooperatio* – bendradarbiavimas) arba **siner-gizmas** (gr. *synergia* – bendras veikimas) – tai tokie santykiai, kai abu partneriai turi naudos iš tų santykių, bet gali normaliai gyventi ir be partnerio. Ši simbiozės forma taip pat abipusiai naudinga, bet nebūtina abėjoms rūšims. Pavyzdžiui, kultivuojant kartu kelias mikroorganizmų rūšis, sustiprėja jų fiziologines funkcijas. Auginant kartu mieles ir pieno rūgšties bakterijas, sustiprėja pienarūgštis rūgimas. Kai celiuliozę skaidantys mikroorganizmai dirvožemyje gyvena simbiozėje su azoto fiksuotojais, celiuliozė yra skaidoma sparčiau. Celiuliozės skaidytojai iš azoto fiksuotojų gauna azotinių organinių junginių, o pastaruosius aprūpina organiniais anglies junginiais. Tiek celiuliozę skaidantys mikroorganizmai, tiek ir azoto fiksuotojai dirvožemyje gali gyventi vieni be kitų. Protokooperacijos tarp mikroorganizmų ir augalų pavyzdys, kai dirvožemyje šaknų zonoje mikroorganizmų visada yra daugiau, negu dirvožemyje toliau nuo šaknų zonos. Augalai šaknimis išskiria medžiagas, skatinančias mikroorganizmų augimą. Mikroorganizmai irgi išskiria medžiagas, skatinančias augalų šaknų augimą.

Komensalizmas (lot. *co...* – su, kartu + lot. *mensa* – stalas, valgis) yra simbiozės atmaina kai vienam partneriui bendras sugyvenimas yra naudingas, o kitam – neturi reikšmės. Tai reiškia, kad vienas iš simbiونتų gyvena kito sąskaita nesuteikdami jam naudos ir nedarydami žalos. Pagal komensalo ir šeimininko santykius skiriami keli komensalizmo tipai: sinoikija (bendras būstas), entoikija (vienas gyvena kito kūne). Pavyzdžiui, gyvūnų žarnyne gyvena daugybė saprotrofinių mikroorganizmų. Kitas komensalų pavyzdys – epifitiniai (gr. *epi* – ant + gr. *phyton* – augalas) mikroorganizmai, kurie gyvena ant antžeminių augalo dalių. Jie yra augalų komensalai – maitinasi augalų išskyromis bet visai neveikia pačių augalų. Įvairūs komensalai mikroorganizmai gyvena ant žmogaus odos ar gyvūnų kailio, minta jų kūno išskirtomis medžiagomis ir nesukelia žalos šeimininkui.

4.3.3. Antagonistiniai santykiai

Tarp mikroorganizmų, gyvenančių toje pačioje vietovėje, kaip ir tarp augalų bei gyvūnų, dažnai vyksta kova dėl būvio ir evoliucijos metu susiformavo santykiai, kurie bent vienam iš partnerių būna žalingi t. y. antagonistiniai. **Antagonizmas** (gr. *antagōnisma* – ginčas, kova) yra santykiai, kai vienas ar abu dalyviai žalingai veikia vienas kitą, sustabdydami augimą ir dauginimąsi.

Konkurencija (lot. *concurrentia* – bėgti drauge) – tai dviejų organizmų siekiančių pasinaudoti tais pačiais ištekliais, antagonistinė sąveika. Todėl šie santykiai atsiranda tik tarp tokių organizmų, kurių poreikiai yra tokie patys. Konkurencija – vienintelė sąveika, turinti neigiamą poveikį, tiek vieni, tiek kiti pusei. Skiriamos tarprūšinė ir vidurūšinė, aktyvioji ir pasyvioji konkurencija. Aktyviojoje konkurencinėje kovoje augalai ir mikroorganizmai gamina ir panaudoja alelopatines (gr. *allelon* – savitarpis, *pathos* – poveikis, kentėjimas) chemines medžiagas, pvz., fitoncidus, eterinius aliejus. Kai viena rūšis savo elgsena tiesiogiai netrukdo kitai rūšiai maitintis ir daugintis, o tik naudojasi ta pačia ekologine niša ir dėl kurios konkuruoja – tai pasyvioji konkurencija.

Amensalizmas (gr. *a* – neigimas + lot. *mensa* – valgymas), dviejų populiacijų, rūšių antagonistinių tarpusavio santykių tipas: viena rūšis engia kitą, bet pati antrosios nėra veikiamas. Amensalizmas labai dažna antagonistinių santykių forma augalų, grybų, bakterijų pasaulyje. Pavyzdžiui

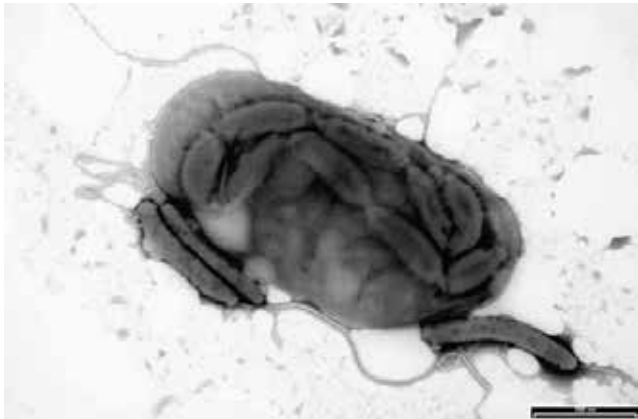
pieno rūgšties bakterijų pagaminta pieno rūgštis slopina puvimo bakterijas (konkurentus) ir jas eliminuoja (lot. *eliminare* – išskirti, išstumti, pašalinti). Daugelis įprastų dirvožemio mikroorganizmų slopina ligas sukeliančius patogeninius mikrobus. Būdinga mikroorganizmams amensalizmo forma – antibiozė, kai vienas iš mikroorganizmų išskiria kitiems toksiškus metabolizmo produktus, slopinančius jų augimą ir dauginimąsi. Maži tokių metabolitų kiekiai slopina kitus mikrobus ir jie pasižymi mikrobostaziniu (*mikrobas* + gr. *stasis* – sustojimas) veikimu. Didesni kiekiai naikina kitus mikrobus ir jie pasižymi mikrobocidiniu veikimu. Nėra griežtos ribos tarp mikrobostazinio ir mikrobocidinio veikimo. Kai kurie mikrobai gamina specialias medžiagas – antibiotikus (gr. *anti* – prieš + gr. *biotikos* – gyvybinis), kurie naikina kitus mikrobus konkurentus. Skirtingi antibiotikai turi savitą veikimo spektrą ir kitus mikrobus veikia nevienodai (4.11 pav). Antibiotikas penicilinas, pirmą kartą išgautas iš pelėsinio grybo *Penicillium chrysogenum*, veikia gramteigiamąsias bakterijas ir visai neveikia gramneigiamųjų. Kitas antibiotikas streptomocinas, gautas iš aktinobakterijų *Streptomyces griseus*, veikia kai kurias gramneigiamąsias bakterijas. Nistatinas, gautas iš aktinobakterijų, veikia tik grybus. Chloramfenikolis yra plataus spektro antibiotikas naikinantis daugelį bakterijų bet nedaro neigiamo poveikio grybams.



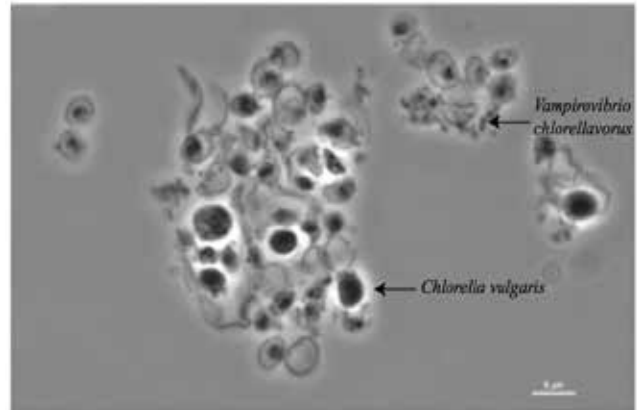
4.11 pav. Skirtingų antibiotikų veikimo spektras prieš bakterijas (iš <https://www.microbiologie.info/>)

Parazitizmas (gr. *parasitos* – įnamis, veltėdis) antagonistinių santykių forma, kai vienas iš dalyvių gyvena išnaudodamas kitą organizmą ir taip kenkdamas pastarajam. Parazitizmas – gamtoje plačiai paplitęs ekologinis reiškiny. Manoma, bent 50 % visų žinomų gyvų organizmų yra parazitiniai tam tikroje savo gyvenimo ciklo stadijoje. Parazitai, būdami mažesni už šeimininką, maitinasi jo medžiagomis, ar kūnu, todėl šeimininkas serga, nusilpsta ir gali žūti. Jie dažnai pasižymi specifiskumu, t. y. gali užkrėsti tik tam tikrų rūšių šeimininkus, kartais tik tam tikras populiacijas ar genotipus. Neretai parazitas geba išvengti šeimininko apsauginių reakcijų arba jų neprovokuoti. Vieną šeimininką parazituojančios rūšys sudaro bendriją, kurioje gali vykti sinergistinė arba antagonistinė sąveika ir tarp pačių parazitų rūšių. Kraujasiurbių vabzdžių (uodų, moskitų, musių cėcė ir kitų) ryšys su šeimininku yra trumpalaikis ir ribojasi tik maitinimusi. Pagal gyvenimo būdo charakteristikas šie kraujasiurbiai nėra priskirtini parazitams, bet jie dažnai yra kitų patogeniškų parazitų (maliarinių plazmodijų, leišmanijų, tripanosomų, filarijų) pernešėjai. Parazitų vislumas yra kur kas didesnis nei laisvai gyvenančių rūšių, nes tikimybė pasiekti reikiamą šeimininką dažniausiai yra maža. Parazitizmas turi neabejotiną įtaką ne tik atskiroms šeimininko organizmams, bet reguliuoja populiacijų gausumą ir ekosistemų kiekybinį bei kokybinį stabilumą. Parazitų organizme taip pat gali būti parazitų, toks reiškiny vadinamas hiperparazitizmu. Parazitiniai santykiai susiformuoja ne tik tarp mikroorganizmų, bet ir tarp mikroorganizmų ir gyvūnų, mikroorganizmų ir augalų. Bakterija *Bdellovibrio bocterio-*

vorus parazituoja įvairias *Pseudomonas*, *Escherichia* genčių bakterijas. *Vampirovibrio chlorellavorus* parazituoja *Chlorella* genties dumblius (4.12 pav.).



A



B

4.12 pav. Parazitinės bakterijos: A – *Bdellovibrio bocteriovorus*, parazituoja *Escherichia coli* (iš <https://www.researchgate.net/>); B – *Vampirovibrio chlorellavorus* parazituoja *Chlorella* (iš <https://ecogenomic.org/news>)

Virulentiški fagai kurie dauginasi įvairių organizmų ląstelėse irgi laikomi parazitais. Apie bakteriofagų kaip biologinių veiksnių reikšmę bakterijoms plačiau parašyta skyriuje 2.2. Parazitiniai santykiai tarp patogeninių mikroorganizmų ir gyvūnų ar žmonių arba augalų gali pasireikšti kaip infekcinė liga. Kad mikroorganizmai galėtų parazituoti, jie dažniausiai turi patekti į šeimininko vidų. Toks patekimas vadinamas užkrėtimu, arba **infekcija** (lot. *infectio* – užkrėtimas). Nuo mikrobo parazito patekimo iki ligos požymių išryškėjimo praeina tam tikras laiko tarpas, vadinamas inkubaciniu laikotarpiu. Jo trukmė priklauso nuo mikroorganizmo ir šeimininko savybių ir paprastai trunka nuo valandos iki kelių dienų, kartais net iki kelių mėnesių. Per šį laikotarpį ligos sukėlėjai intensyviai dauginasi. Užpultasis organizmas stengiasi apsisaugoti nuo mikroorgaizmo parazito. Toks apsisaugojimas vadinamas **imunitetu** (lot. *immunitas* – laisvumas nuo ko nors).

Grobuoniškumas (plėšrūnizmas) – antagonistinių santykių forma, kai didesnis ar stipresnis organizmas – grobuonis užpuola paprastai mažesnę, silpnesnę organizmą – auką ir juo minta. Ši sąveika naudinga tik vienai pusei – plėšrūniui, nes tokiu būdu jis apsirūpina maistu, įsisavina energiją. Skirtingai nuo parazitų, kurie nesunaikina iš karto savo aukos – šeimininko (nes tai būtų nenaudinga parazitui, jis sunaikintų savo gyvenamą aplinką), grobuoniški santykiai aukai visuomet yra pražūtingi. Be to, santykiai grobuonis – auka paprastai trunka labai trumpai. Pavyzdžiui, žmogaus žarnyne gyvenančios amebos minta žarnyno mikrobiotos bakterijomis. Kartais vieni pirmonys pvz., *Didinium nasutum* minta kitais (*Paramecium*) pirmuonimis juos prarydami. *Myxococcus* genties bakterijos li-zuoja (gr. *lysis* – tirpdymas, atskyrimas) kitas bakterijas ir jomis minta. Dirvožemio grybas *Arthro-botrys* gaudomaisiais grybienos žiedais gauda nematodus ir jais minta. Dauguma bestuburių minta įvairiais vienaląsčiais dumbliais.

KLAUSIMAI

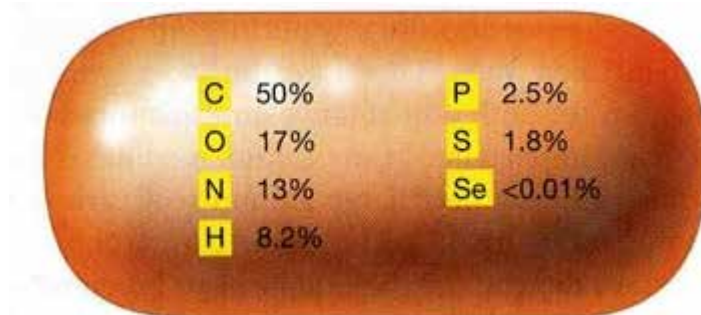
1. Kokios aplinkos sąlygos yra optimalios?
2. Kokia yra drėgmės reikšmė mikroorganizmams?
3. Kas yra vandens aktyvumas ir nuo ko jis priklauso?
4. Kaip mikroorganizmai reaguoja į vandens aktyvumą?
5. Kokia įtaką mikroorganizmams turi medžiagų koncentracija?
6. Kaip mikroorganizmai reaguoja į skirtingą osmosinį slėgį?

7. Koks osmosinis slėgis būna mikroorganizmų ląstelėse?
8. Kokie yra kardinalūs temperatūros taškai mikrobams?
9. Ką reiškia psichrofiliniai, mezofiliniai, termofiliniai mikroorganizmai?
10. Kas atsitinka mikroorganizmams, kai temperatūra aukštesnė už maksimalią?
11. Kas yra pasterizacija, sterilizacija?
12. Kas atsitinka mikroorganizmams, kai temperatūra žemesnė už minimalią?
13. Kokia spinduliuotės reikšmė mikroorganizmams?
14. Ką nulemia terpės pH?
15. Kokia pH reikšmė mikrobams?
16. Kuo rauginimas skiriasi nuo marinavimo?
17. Kokia įtaką mikrobams turi deguonis?
18. Kas yra obligatiniai anaerobai?
19. Kas yra aerotolerantiniai anaerobai?
20. Kas yra fakultatyviniai anaerobai?
21. Koks procesas vadinamas rūgimu?
22. Kokią įtaką mikrobams turi įvairios cheminės medžiagos?
23. Kas yra dezinfekcija, antiseptika, beicavimas?
24. Kokie santykiai tarp organizmų yra neutralūs?
25. Kokie santykiai tarp organizmų yra vadinami simbioze?
26. Kokie santykiai tarp organizmų yra vadinami mutualizmu?
27. Kokie santykiai tarp organizmų yra vadinami sinergizmu (protokooperacija)?
28. Kokie santykiai tarp organizmų yra vadinami komensalizmu?
29. Kokie santykiai tarp organizmų yra vadinami antagonizmu?
30. Kokie santykiai tarp organizmų yra vadinami amensalizmu?
31. Koks yra mikrobostazinis veikimas?
32. Koks yra mikrobocidinis veikimas?
33. Kas yra antibiotikai?
34. Kokie santykiai tarp organizmų yra vadinami konkurencija?
35. Kokie santykiai tarp organizmų yra vadinami parazitizmu?
36. Kas yra infekcija (užkrėtimas)?
37. Koks laikotarpis vadinamas inkubaciniu?
38. Kas yra imunitetas, igimtas imunitetas, igytas imunitetas?
39. Kokie santykiai tarp organizmų yra vadinami grobuoniškumu?

5. MIKROORGANIZMŲ MITYBA

5.1. Mikroorganizmų ląstelių cheminė sudėtis

Mikroorganizmų ląstelių cheminė sudėtis sudėtis mažai skiriasi nuo kitų organizmų ląstelių sudėties. Didžiąją dalį (75-98 %) bakterijos ląstelės sudaro vanduo, tačiau bakterijų ramybės būsenos dariniuose – sporose, vandens būna vos 18-20 %. Likusią dalį – 2 – 25 % sudaro įvairios sausosios medžiagos. 70-98 % sausųjų medžiagų ląstelėje sudaro organinės medžiagos ir 2-30 % – mineralinės. Iš organinių medžiagų ląstelėje daugiausia būna baltymų (40-80 %), sacharidų (10-30 %), nukleorūgščių (5-30 %), riebalų (1-30 %). Kitų organinių medžiagų būna nedaug, tačiau jų įvairovė mikroorganizmų ląstelėse labai didelė ir jų sudėtis priklauso nuo metabolizmo savitumų. Daugiau kaip 95 % mikrobinių ląstelių sausųjų medžiagų sudaro keli pagrindiniai cheminiai elementai: anglis, deguonis, vandenilis, azotas, siera, fosforas, kalis, kalcis, magnis ir geležis, kurie vadinami **makroelementais**. Bakterijų ląstelėse šių elementų vidutiniškai būna tiek: anglies – 50, deguonies – 17, azoto – 13, vandenilio – 8, fosforo – 2,5, sieros – 1, kalio – 1, natrio – 1, kalcio 0,5, magnio – 0,5, chloro – 0,5, geležies – 0,2, kitų elementų – 0,3 % (5.1 pav.).



5.1 pav. Bakterijos ląstelės cheminių elementų sudėtis

Anglis, deguonis, vandenilis ir azotas visuomet yra polisacharidų, baltymų ir nukleorūgščių sudėtyje todėl šie elementai vadinami pagrindiniais gyvybės elementais arba **organogenais** (*organo-* + gr. *genos* – giminė, kilmė). Daugelis gyvybiškai svarbių ląstelės makromolekulių, be organogenų, dar turi sieros ir fosforo. Vieno iš minėtų 6 elementų trūkumo neimanoma kompensuoti jokių kitų elementų ir mikroorganizmai privalo gauti didelius jų kiekius su maistu. Jie vadinami **būtinaisiais maisto elementais** arba **makroelementais**. Kalis, kalcis, magnis, natrio ir geležis ląstelėje dažniausiai yra katijoninės būsenos ir atlieka įvairias funkcijas. Mikroorganizmai kartu su makroelementais turi gauti ir nedidelius kiekius kitų elementų: mangano, cinko, kobalto, molibdeno, nikelio, vario ir kt. Jų ląstelėms reikia labai mažai: paprastai pakanka tiek, kiek yra vandenyje ir aplinkoje, todėl šie elementai vadinami **mikroelementais**. Dar mažesniais kiekiais, arba išvis nebūtinai, ląstelių sudėtyje aptinkami elementai yra beveik visi likusieji žinomi ir gamtoje aptinkami elementai. Dėl itin mažos koncentracijos ląstelėse, jų nustatymas kartais reikalauja labai tikslių cheminių ar fizikinių metodų, todėl jie vadinami **pėdsakiniais elementais**.

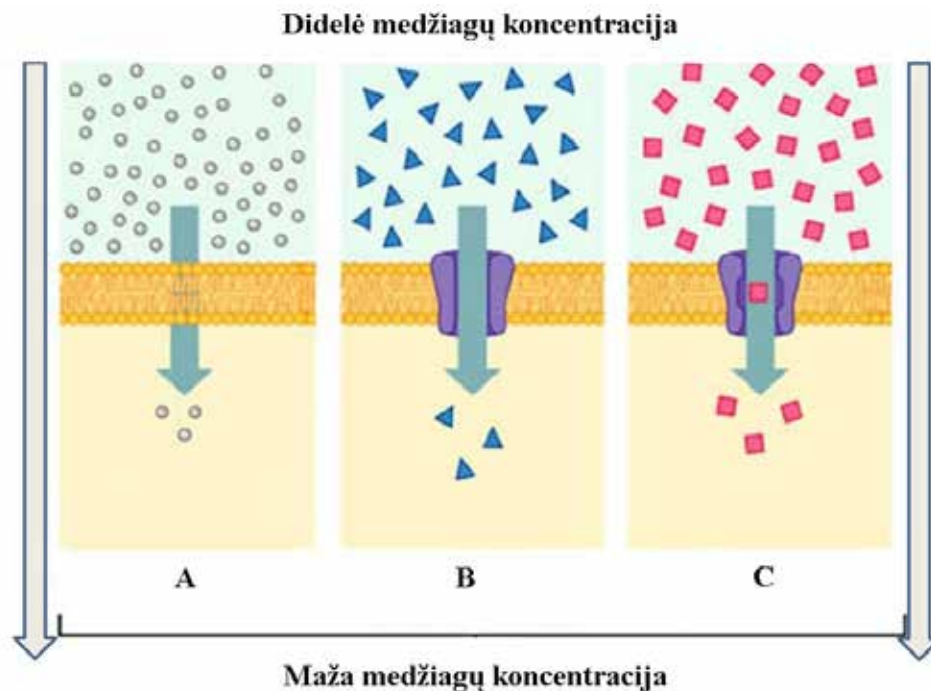
Didžiulė mikrobų ląstelių morfologinė ir fiziologinė įvairovė lemia tai, kad įvairūs mikroorganizmai sunaudoja maisto medžiagų labai skirtingai. Kai kurioms bakterijoms pakanka tik vandens, azoto šaltinio amoniako, anglies šaltinio – karbonatų ir trupučio mineralinių druskų. Pavyzdžiui, *Neurospora* gali augti paprastoje mineralinių druskų terpėje, kurioje dar yra pėdsakai biotino (vitaminas H), o energijos ir anglies šaltinis – gliukozė. Kitiems mikroorganizmams reikalingos sudėtingos maisto medžiagos, tokios kaip kraujo serumas, plazma. Kai nustatoma, kokia konkretaus mikroorganizmo ląstelės cheminė sudėtis, tai tuomet galima suprasti, kiek ir kokių medžiagų bei elementų reikia jų mitybai.

5.2. Medžiagų patekimas ląstelę

Mikrobinė ląstelė iš aplinkos turi gauti jai reikalingų įvairių medžiagų. Tos medžiagos, kurios, patekusios į organizmą, naudojamos energijai gauti arba kurti (sintetinti) sudėtinės ląstelės dalis vadinamos maistu arba **maisto medžiagomis**. Pagal tai kaip medžiagos patenka į ląstelę, mikroorganizmų mityba gali būti **holozoinė** (gr. *holos* – visas + gr. *zoon* – gyvūnas) arba **holofitinė** (gr. *holos* – visas + gr. *phyton* – augalas). Misdamas holozoiniu būdu, organizmas praryja kietas maisto daleles, jos organizme suvirškinamos. Taip minta žmogus, visi gyvūnai, o iš mikroorganizmų – pirmuonys. Misdami holofitiškai, organizmai įsiurbia vandenyje ištirpusias maisto medžiagų molekules ar nedideles jų grupes. Dauguma organinių medžiagų, kurios netirpsta vandenyje arba turi didelę molekulinę masę, tiesiogiai ląsteles patekti negali. Jas skaido fermentai – cheminių junginių **hidrolazės** iki mažos molekulinės masės ir, dažniausiai, tirpių vandenyje junginių, kurias jau pasisavina mikrobinės ląstelės. Įvairių mikroorganizmų fiziologinių ir sistematinių grupių hidroliziniai fermentai truputį skiriasi savo savybėmis. Taip minta visi augalai ir mikroorganizmai, išskyrus pirmuonis, t. y. archėjos, bakterijos, grybai, dumbliai ir įvairūs chromistai.

Daugelio bakterijų ląstelės išorėje esanti kapsulė arba gleivinis sluoksnis yra purūs ir neturi arba turi labai mažai reikšmės maisto medžiagų patekimui ląstelę. Mikrobo ląstelių sienelė yra su poromis ir atlieka koštuvo funkcijas – laisvai praleidžia jonus, pavienes molekules. Poros sulaiko tik stambesnes molekules ar jų grupes. Nustatyta, kad daugelio gramteigiamųjų bakterijų sienelė nepraleidžia polimerų pvz., dekstrinų, kurių molekulinė masė didesnė kaip 10 000 daltonų. Kitų bakterijų sienelės, pvz., *Bacillus megaterium*, praleidžia polimerus kurių molekulinė masė apie 50 000 daltonų. Apskritai mikroskopinių grybų ląstelių sienelė labiau trukdo medžiagoms patekti į ląstelę nei bakterijų. Daugiausia įtakos medžiagoms patekti ląstelę turi citoplazmos membrana – joje yra medžiagų pernešos mechanizmai. Jie yra įvairūs ir priklauso nuo molekulių dydžio, cheminės prigimties ir krūvio. Maisto medžiagos pro ląstelės membraną gali judėti pasyviai – **difuzijos, palengvintosios pernašos** būdais, arba aktyviai – **aktyviosios pernašos** ir **grupinės translokacijos** būdais.

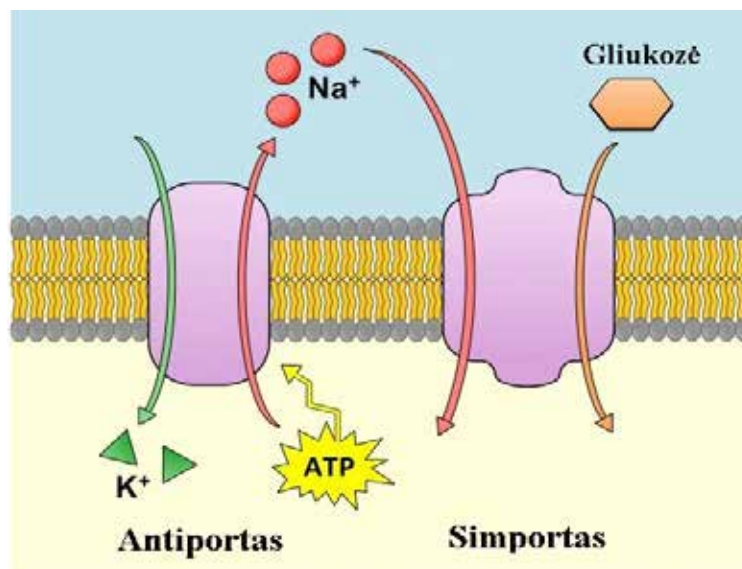
Difuzija (lot. *diffusio* – sklidimas, išsilieėjimas) yra paprasčiausias medžiagų patekimo į ląstelę būdas. Difuzijos būdu medžiagos juda per ląstelės membraną dėl jų koncentracijų skirtumo – iš didesnės koncentracijos į mažesnę. Vykstant šiam procesui, ląstelės energija nepanaudojama, todėl šis būdas vadinamas **pasyviuoju** pernašos būdu (5.2 pav.). Tokiu būdu į ląstelę patenka vanduo, deguonis ir kai kurios disocijuotos medžiagos. Įvairios medžiagos difunduoja nevienodu greičiu – tik vanduo juda visiškai laisvai, o kitos – lėčiau. Todėl dauguma ištirpusių vandenyje medžiagų patenka į ląstelę per citoplazmos membraną dėka specialių pernešos mechanizmų. Difuzijos pro selektyviai laidžią citoplazmos membraną greitis padidėja, dalyvaujant baltymams nešikliams – **permeazėms**, arba baltymams kanalams, kurių yra membranoje. Kiekvienas baltymas nešiklis yra specifinis ir perneša tik tam tikras ištirpusias medžiagas. Ląstelės membranos išorėje vandenyje ištirpusios medžiagos sujungiamos su permeazėmis ir, patekusios į ląstelės vidų, atjungiamos nuo permeazių. Permeazės vėl difunduoja į ląstelės išorę, ir procesas gali kartotis. Jeigu patenkančios medžiagos koncentracija išorėje didesnė negu ląstelėje, mikrobai energijos neieškoja. Molekulių judėjimas į ląstelės vidų sustoja, išnykus koncentracijos gradientui. Difuzija, kurioje dalyvauja baltymai nešikliai arba baltymai kanalai, vadinama **palengvintąja difuzija** arba **pernaša**. Palengvinta pernaša artima pasyviai difuzijai ta prasme, kad medžiagos juda pagal koncentracijos gradientą termodinamiškai palankia kryptimi. Eukariotinėse ląstelėse palengvinta difuzija – dažnas reiškinys, tačiau jis retas prokariotuose. Pavyzdžiui, sacharidai, aminorūgštys į eukariotinę ląstelę patenka palengvintos difuzijos būdu, tuo tarpu prokariotinėse ląstelėse – aktyviaja pernaša.



5.2 pav. Medžiagų judėjimo per citoplazmos membraną difuzijos būdai: A – pasyvioji difuzija, B – palengvintoji difuzija per baltymą kanalą, C – palengvintoji difuzija per baltymą nešiklį (iš <https://slide-share.ru/passive-transport>)

Mikroorganizmai dažniausiai gyvena aplinkoje, kurioje yra mažai maisto medžiagų. Todėl mintant holofitiškai maisto medžiagas reikia sugebėti pernešti į ląstelės vidų prieš medžiagų koncentracijos gradientą. Tokiu atveju maisto medžiagos negali difuzijos būdu patekti, nes jų koncentracija ląstelėje jau yra didesnė. Maisto medžiagų molekulės prieš koncentracijos gradientą galima pernešti **aktyviosios pernašos** būdu. Aktyvioji pernaša yra ištirpusių molekulių pernešimas iš mažesnės koncentracijos į didesnę, t. y. prieš koncentracijos gradientą, naudojant energiją. Nors šis procesas panašus palengvintąją pernašą, tačiau skiriasi tuo, kad mikroorganizmai taip sugeba kaupti reikalingas medžiagas ląstelės viduje ir aktyviajai pernašai būtina energija. Esant tokiam transporto mechanizmui, ląstelės viduje gali susidaryti tirpių medžiagų koncentracija kelis tūkstančius kartų didesnė negu išorėje. Pavyzdžiui, kai kurie mikroorganizmai sukaupia ląstelėje 10^3 kartų daugiau K^+ jonų, negu jų yra aplinkoje. Dėl tokios transporto sistemos bakterijos gali gyventi aplinkoje, kurioje būna net ir maža reikalingų cheminių medžiagų koncentracija. Aktyviajai pernašai, kaip ir palengvintajai pernašai, būdingas didelis specifiškumas pernešamoms molekulėms. Pernašos sistemą sudaro specialūs jungiamieji baltymai, esantys gramneigiamųjų bakterijų periplazminėje erdvėje. Šie periplazminiai baltymai sujungia pernešamas molekules. Molekulės, padedant citoplazminės membranos permeazėms, patenka ląstelės vidų (citoplazmą). Nors pernašai naudojamos energijos šaltinis dažniausiai yra ATP, bet kai kurios pernašos sistemos naudoja daug energijos turinčius fosfatinis junginius – dauguma ištirpusių sacharidų į mikrobinę ląstelę patenka ne gryni, o esterių su ortofosfato rūgštimi pavidalo. Gerai ištirtas *E. coli* laktozės pernašos mechanizmas. Permeazė kurios molekulinis svoris yra 30000 daltonų, perneša į ląstelės vidų laktozės molekulę. Tuo pačiu metu ląstelės vidų patenka ir protonas. Didesnę protonų koncentraciją citoplazminės membranos išorėje palaiko elektronų pernašos grandinės veikla. Toks dviejų medžiagų aktyviosios pernašos viena kryptimi tipas vadinamas **simportu** (5.3 pav.). Energija, sukaupia dėl protonų gradiento, naudojama medžiagų aktyviajai pernašai į ląstelės vidų. Nors iki galo nėra išaiškintas šis pernašos mechanizmas, tačiau

manoma, kad prijungus protoną prie permeazės, kinta pastarosios forma ir giminingumas pernešamai medžiagai. Taip *E. coli* pasisavina amino ir kitas organines rūgštis (sukcinatą, malatą). Protonų judėjimo energija gali netiesiogiai valdyti aktyviąją pernašą, dažniausiai dėl Na^+ jonų gradiento susidarymo. Pavyzdžiui, *E. coli* natrio pernašos sistema reaguoja ląstelės vidų patenkančius protonus, pašalindama natrio jonus iš ląstelės vidaus į išorę. Pernaša, kurios metu pernešamos medžiagos juda priešingomis kryptimis, vadinama **antiportu**. Dėl protonų antiporto sudaręs Na^+ gradientas padeda patekti ląstelės vidų sacharidams ir aminorūgštims. Natrio jonai prisijungia prie baltymo nešiklio, kuris keičia savo formą ir prisijungia bei perneša sacharido ar aminorūgšties molekulę į ląstelės vidų. Natrio jonai dėl mažos jų koncentracijos ląstelės viduje atsiskiria nuo nešiklio. Tuo pačiu metu disocijuoja ir perneštos medžiagos – aminorūgštys ar sacharidai. Šiuo atveju naudojama ne protonų judėjimo, o ATP energija. Mikroorganizmai dažnai turi kelias kiekvienos maisto medžiagos pernašos sistemas. Pavyzdžiui, *E. coli* galaktozę gali pernešti penkios, glutamino rūgštį ir leuciną – trys, K^+ – dvi pernašos sistemos. Kelios tos pačios medžiagos pernašos sistemos gali skirtis energijos šaltiniu, giminingumu pernešamai medžiagai, reguliavimo pobūdžiu. Kintant aplinkos sąlygoms, mikroorganizmams tokia pernašos sistemų įvairovė yra labai naudinga. Apskritai, dauguma maisto medžiagų į mikroorganizmų ląsteles patenka būtent aktyviosios pernašos būdu.



5.3 pav. Gliukozės ir kalio jonų aktyvioji pernaša per citoplazmos membraną simporto ir antiporto būdais (iš <https://ib.bioninja.com.au/standard-level/topic-1-cell-biology/14-membrane-transport/cotransport.html>)

5.3. Mikroorganizmų mitybos tipai

Mikroorganizmų mityba priklauso nuo maisto medžiagų apykaitos ir energijos gavimo būdų. Svarbiausios mitybai maisto medžiagos, kuriose yra makroelementai anglis, deguonis, azotas ir vandenilis. Visų mikroorganizmų gyvybinei veiklai taip pat būtinas energijos šaltinis ir protonai (vandenilio atomai) bei elektronai. Mikroorganizmų mitybos tipai skirstomi pagal tai, iš kur mikrobai gauna energijos ir anglies, bei koks yra elektronų ir/arba vandenilio šaltinis. Pagal tai, iš kur mikrobai gauna energijos, jie skirstomi **fototrofus** (gr. *photos* – šviesa + gr. *trophe* – maistas, mityba) ir **chemotrofus** (gr. *chemo* – sąsaja su chemija arba cheminiais procesais + gr. *trophe* – maistas, mityba). Fototrofai organinių medžiagų sintezei naudoja šviesos (fotonų) energiją. Chemotrofai organinei medžiagai kurti naudoja energiją, gautą oksiduojant įvairias organines ar neorganines medžiagas. Pagal tai iš kur mikrobai gauna elektronus ar vandenilį organinių junginių sintezei, jie skirstomi į **litotrofus** (gr. *litos* – akmuo, mineralas + gr. *trophe* – maistas, mityba) ir **organotrofus** (gr. *organikos* – įrankiu sukurtas

+ gr. *trophe* – maistas, mityba). Liotrofai elektronus organinei medžiagai kurti gauna iš neorganinių junginių (H_2 , NH_3 , H_2S , CO , Fe^{2+} ir kt.), o organotrofai – iš įvairių organinių junginių. Pagal tai, iš kur mikrobai gauna anglies organiniams junginiams sintetinti, jie skirstomi į **autotrofus** (gr. *autos* – pats + gr. *trophe* – maistas, mityba) ir **heterotrofus** (gr. *heteros* – kitas + gr. *trophe* – maistas, mityba). Autotrofai anglį organinei medžiagai kurti įsisavina iš CO_2 , o heterotrofai – iš organinių junginių. Autotrofijos sąvoka yra gana konkreti, o heterotrofija – labai plati, turinti daug niuansų.

Mikroorganizmų mitybos tipas apibūdinamas tiksliai, kai iš minėtų trijų porų terminų sudaromas vienas jungtinis terminas. Yra žinomi 8 mitybos tipai: fotoorganoautotrofai, fotoorganoheterotrofai, fotolitoautotrofai, fotolitoheterotrofai, chemoorganoautotrofai, chemolitoautotrofai, chemolitoheterotrofai ir chemoorganoheterotrofai. Apžvelgsime 4 pačius svarbiausius ir labiausiai paplitusius gamtoje mikroorganizmų mitybos tipus (5.1 lentelė).

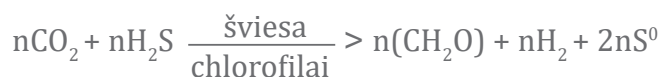
5.1 lentelė. Labiausiai paplitę mikroorganizmų mitybos tipai
(iš <http://www.simplynotes.in/microbiology/nutritional-types-of-microorganisms/>)

Mikroorganizmų mitybos tipai	Energijos šaltinis	Vandenilio/elektronų šaltinis	Anglies šaltinis
Fotolitoautotrofai	Šviesa	Neorganiniai junginiai	CO_2
Fotoorganoheterotrofai	Šviesa	Organiniai junginiai	Organiniai C junginiai
Chemolitoautotrofai	Neorganiniai junginiai	Neorganiniai junginiai	CO_2
Chemoorganoheterotrofai	Organiniai junginiai	Organiniai junginiai	Organiniai C junginiai

Fotolitoautotrofai – tai organizmai, kurie organinių medžiagų sintezei naudoja šviesos fotonų energiją, elektronus gauna iš neorganinių junginių – H_2O , H_2S , o anglį – iš CO_2 , t. y. vykdo fotosintezę. Mikroorganizmams fotolitoautotrofams priklauso melsvabakterės, purpurinės ir žaliosios sierabakterės ir kitos vykdančios fotosintezę bakterijos bei mikroskopiniai dumbliai. Melsvabakterės, mikroskopiniai dumbliai, kaip ir žalieji augalai, CO_2 redukcijai naudoja vandens vandenilį. Bendra supaprastinta fotosintezės lygtis tokia:



Purpurinės ir žaliosios sierabakterės CO_2 redukuoti naudoja vandenilio sulfido arba sieros elektronus. Bendros supaprastintos lygtys tokios:



arba

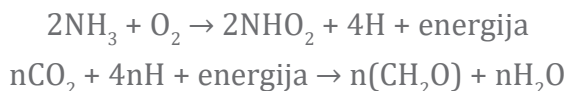


Fotoorganoheterotrofai – tai bakterijos, kurios naudoja šviesos fotonų energiją, tačiau negali vykdyti įprastinės fotosintezės ir naudoti tik CO_2 kaip vienintelį anglies šaltinį. Siekdamos patenkinti savo anglies poreikius, jos turi gauti organinių C turinčių junginių iš aplinkos t. y. angliavandenių, riebalų rūgščių ar alkoholių. Organiniai junginiai fotoorganoheterotrofams yra kartu ir elektronų šaltinis. Fotoheterotrofinių bakterijų pavyzdžiai – purpurinės ir žaliosios ne sieros bakterijos, flavo-

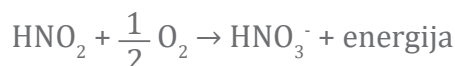
bakterijos, heliobakterijos ir kt. Pvz., bakterija *Rhodospirillum rubrum* naudoja sukcinatą kaip elektronų donorą. Supaprastintos lygtis tokia:



Chemolitoautotrofai – tokie mikroorganizmai, kurie organinių medžiagų sintezei naudoja energiją ir elektronus, gautus oksiduojant įvairius neorganinius junginius (H_2 , NH_4^+ , NO_2^- , Fe^{2+} , H_2S , S^0 , SO_3^{2-} , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$, CO ir kt.), ir anglį iš CO_2 , t. y. vykdo chemosintezę. Šį reiškinį pirmasis aprašė S. Vinogradskis (Серге́й Никола́евич Виногра́дский, 1856–1953) 1888 m. Jis nustatė, kad nitrifikuojančios bakterijos (*Nitrosomonas europaea*) oksiduodamos amoniaką į nitrito rūgštį gauna energiją ir ją panaudoja CO_2 redukcijai į organinius junginius. *N. europaea* vykdomos chemosintezės bendros supaprastintos lygtys tokios:

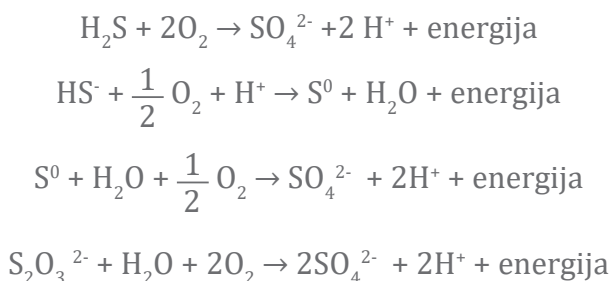


Dabar žinoma, kad chemolitoautotrofams taip pat priklauso ir nitritus (NO_2^-) į nitratus (NO_3^-) oksiduojančios *Nitrobacter*, *Nitrococcus*, *Nitrospira* ir kitų genčių nitrifikuojančios bakterijos. Supaprastinta nitritų oksidacijos lygtis tokia:

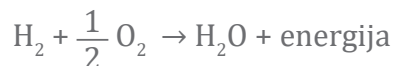


Toks mikrobiologinis procesas, kurio metu amoniakas oksiduojamas iki nitritų, o pastarieji oksiduojami iki nitrato, vadinamas **nitrifikacija**. Nitrifikacijos reakcijos ir jų reikšmė plačiau aprašyta skyriuje 5.2.2.2

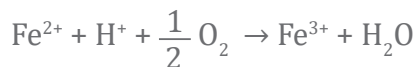
Chemolitoautotrofams taip pat priklauso vandenilio sulfidą (H_2S) ir sierą (S^0) oksiduojančios bespalvės sierbakterės (*Beggiatoa*, *Thiothrix* ir kt.), vandenilio sulfidą ir tiosulfatus ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$) oksiduojančios tioninės bakterijos (*Thiobacillus*). Supaprastintos oksidacijos lygtys tokios:



Aerobinės ir anaerobinės vandenilio bakterijos *Paracoccus denitrificans*, *Hydrogenobaculum acidophilum* ir kt.) oksiduoja vandenilį (H_2). Supaprastinta vandenilio aerobinės oksidacijos lygtis tokia:



Gelžbakterės (*Gallionella*, *Leptospirillum* ir kt.) ir archėjos (*Ferroplasma*), oksiduoja divalentių geležies junginius (Fe^{2+}). Supaprastinta oksidacijos lygtis tokia:



Chemoorganoheterotrofai – tokie organizmai, kurie organinių medžiagų sintezei panaudoja energiją, elektronus ir anglį, gautus iš organinių junginių. Jie patys mineralinių medžiagų nepaverčia organiniais junginiais, o turi gauti juos jau susintetintus iš kitų organizmų. Chemoorganoheterotrofams priklauso grybai, pirmuonys ir dauguma bakterijų (puvimo ir rūgimo procesus sukeliančios). Jie skirstomi **saprotrofus** (gr. *sapros* – supuvęs + gr. *trophe* – maistas, mityba) ir **parazitus** (gr. *parasitos* – įnamis, veltėdis). Saprotrofai minta negyvais gyvūninėmis ar augalinėmis organinėmis medžiagomis, o parazitai – gyvas. Parazitai – kai kurios bakterijos, grybai ir pirmuonys. Tai augalų, gyvūnų ir žmogaus ligų sukėlėjai.

Kai kurie mutavę mikroorganizmai tampa **auksotrofais** (gr. *auxe* – padidėjimas + gr. *trophe* – maistas, mityba). Tai mikrobai, kuriems būdingi padidinti specifiniai mitybos poreikiai, nei likusiems tos pat rūšies individams. Kitaip tariant, auksotrofai yra mikroorganizmai, kurie negali augti, jei terpėje nėra tam tikrų medžiagų. Jas privalo gauti iš aplinkos, nors kiti, nemutavę, rūšies individai šias medžiagas geba pasigaminti patys. Pavyzdžiui, auksotrofas gali neturėti fermento, reikalingo tam tikros aminorūgšties sintezei, ir toks mutantas neaugs terpėje be šios aminorūgšties. Pasitaiko mikroorganizmų, kurie priklausimai nuo aplinkos sąlygų gali misti įvairiai – ir autotrofiškai ir heterotrofiškai. Tokie mikrobai vadinami **miksotrofais** [gr. *mixis* – mišinys + gr. *trophe* – maistas, mityba). Miksotrofai yra euglendumbliai, titnagdumbliai ir kai kurie kiti mikroorganizmai.

Gamtoje labiausiai paplitę chemoorganoheterotrofiniai ir fotolitoautotrofiniai mikroorganizmai, chemolitoautotrofinių mikroorganizmų yra mažiau, o kitų mitybos tipų – tik pavienės rūšys.

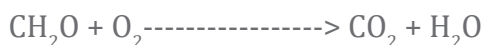
5.4. Mikroorganizmų mityba ir dalyvavimas cheminių elementų apykaitoje

5.4.1. Mikrobinė anglies junginių apykaita

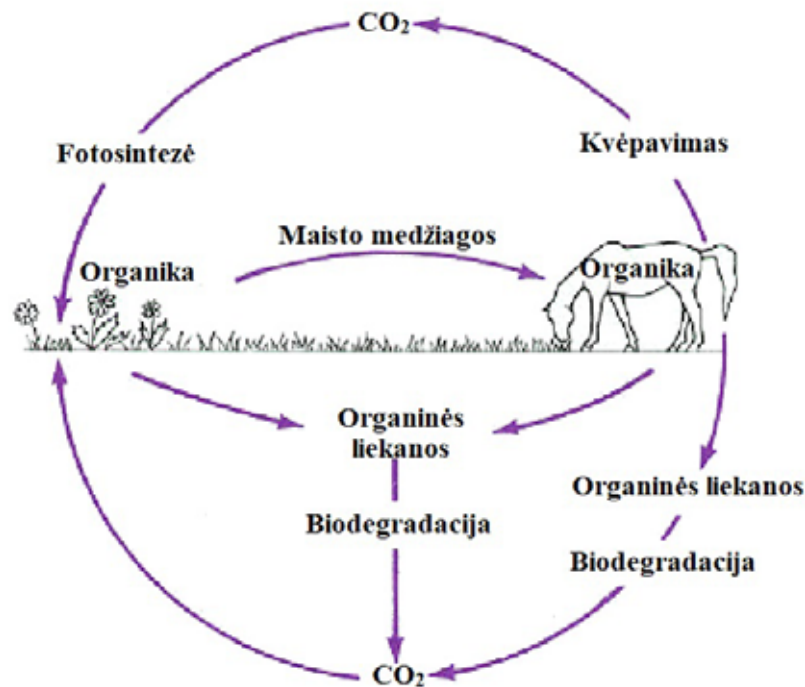
Anglis yra svarbiausias gyvųjų organizmų cheminis elementas ir gyvosios materijos pagrindas. Žinomos gyvybės formos egzistuoja tik ten, kur vyksta anglies apykaita. Ji sudaro apie 50 % sausos organizmų, taip pat ir mikroorganizmų, masės. Vykstant fotosintezei ir chemosintezei, iš CO₂ autotrofiniuose organizmuose susidaro organiniai junginiai:



Svarbiausi organinių anglies junginių gamintojai (producentai) yra žalieji augalai, dumbliai, melsvabakterės ir chemosintetinančios bakterijos. Manoma, kad visos mūsų planetos antžeminė augalija anglies per metus sukaupia apie 115 milijardus, o jūrų dumbliai – apie 55 milijardus t sausos masės. Paruoštus organinius anglies junginius vartoja heterotrofiniai organizmai – gyvūnai ir pirmuonys (konsumentai):



Gyvūnams ir augalams baigus gyvenimą, jų liekanas skaido grybai ir mikroorganizmai – vyksta biodegradacija. Anglies dioksido pavidalu anglis grįžta atmosferą ir kvėpuojant augalams bei gyvūnams, mikroorganizmams ardant organines liekanas, sudeginant kasmet 5-6 milijardus tonų fosilinių iškasenų. Nemažai anglies dioksido išmeta į atmosferą ir ugnikalniai. Taip anglies dioksido pavidalu anglis vėl įsijungia anglies apykaitos ciklą (5.4 pav.). Bet jo koncentracija ore beveik nesikeičia ir sudaro 0,03 % bendrojo atmosferos dujų tūrio. Dalis organinės anglies glūdi sedimentinėse uolienose, akmens anglies kloduose, naftos ar dujų telkimuose redukuotą junginių pavidalu ir anglies apykaitos cikle nedalyvauja, kol neišgaunama iškasenų pavidalu.



5.4 pav. Anglies apykaitos ciklas gamtoje (iš http://textbookofbacteriology.net/environment_2.html)

Mikroorganizmai sugeba prisitaikyti prie bet kokio natūralaus anglies šaltinio, todėl gamtoje nėra organinių junginių, kurių mikrobai nesugebėtų pasisavinti. Anglies junginiai, gauti dirbtinės sintezės būdu (pvz., herbicidai, detergentai), yra palyginti atsparūs mikroorganizmų skaidymui. Todėl neretai iškyla sunkumų valant pramonės ir buitines nuotekas arba tvarkant atliekas. Skirtingos aktinobakterijos ardo aminoalkoholį, parafiną ir net įvairias gumas. Yra bakterijų, gebančių naudoti mitybai beveik viską, kas turi anglies. Pavyzdžiui, *Burkholderia cepacia* (seniau – *Pseudomonas cepacia*) turinti dvigubai didesnę genomą nei *Escherichia coli*, gali pasisavinti daugiau kaip 100 skirtingų anglies junginių. Vieni mikroorganizmai yra „išrankūs“ ir pasisavina ribotą anglies junginių skaičių. Metano bakterijos pasisavina ne tik CO₂, skruzdžių rūgštį bet ir dar keletą giminingų vieną anglies atomą turinčių molekulių. O, pavyzdžiui, patogeniškos leptospiros kaip anglies ir energijos šaltinį naudoja tik ilgagrūdės riebalų rūgštis.

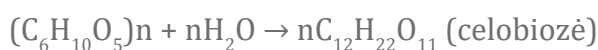
Anglis yra keturvalentė ir sudaro įvairiausios struktūros sudėtingiausius organinius ir neorganinius junginius. Gamtoje anglies yra jos oksiduose (CO₂, CO, įvairūs karbonatai), redukuotuose junginiuose (angliavandeniliai), arba ji gali būti laisva. Labai paplitę ir dalinai oksiduoti, arba nevysiškai redukuoti anglies junginiai – tai angliavandeniai: krakmolas, celiuliozė, pektinai ir kitos medžiagos. Anglies junginių mitybinė vertė ir panaudojimas priklauso nuo jos oksidacijos laipsnio skirtumo proceso pradžioje ir pabaigoje, tirpumo vandenyje, mikroorganizmų fiziologinių galimybių bei aplinkos sąlygų.

Oksiduoti anglies junginiai. Tai anglies monoksidas, anglies dioksidas ir karbonatai. Mikroorganizmai, galintys pasisavinti CO, priklauso fiziologinei (ne sistematinei) karboksidobakterijų grupei. Tai *Pseudomonas carboxydovorans*, *P. carboxydrogena*, *Carbophilus carboxidus* ir kt. Karboksido bakterijos yra naudingos, nes mažina anglies monoksido kiekį Žemės atmosferoje. Anglies dioksidą pasisavina tiek autotrofiniai, tiek dalis heterotrofinių mikroorganizmų. Autotrofinių mikroorganizmų kultivavimui, kaip anglies šaltinis į terpę dedamas natrio hidrokarbonatas (NaHCO₃) arba karbonatai, dažniausiai – CaCO₃ (kreida), taip pat anglies dioksidas (pučiant orą, kuriame yra 1 – 5 % CO₂). Heterotrofiniams mikroorganizmams karbonatų į terpę dedama ir tuomet, kai jie, augdami, intensyviai

išskiria organines rūgštis, pvz., pieno rūgšties bakterijos – pieno rūgštį, mikroskopiniai grybai – citrinos rūgštį ir kt.

Dalinai redukuoti anglies junginiai (ne visiškai oksiduoti angliai junginiai). Šios junginių grupės anglies atomai nėra visiškai nei oksiduoti, nei redukuoti. Tai įvairūs angliavandeniai: monosacharidai, disacharidai, polisacharidai, alkoholiai, organinės rūgštys, riebalai ir kt. Juose anglis yra atitinkamose grupėse $-\text{CH}_2\text{OH}$, $=\text{CHOH}$, $-\text{COH}$, $-\text{COOH}$. Šių anglies junginių mitybinė ir energetinė vertė skiriasi. Pavyzdžiui, karboksilinės grupės anglis (prie trijų jungčių prisijungę deguonies atomai, o prie vienos – radikalas) yra menkos vertės. Todėl skruzdžių (metano) rūgštis (HCOOH), oksalo (rūgštynių) rūgštis (HOOC-COOH) laikomos prastais anglies šaltiniais. Organinius junginius kurie turi $-\text{CH}_2\text{OH}$, $=\text{CHOH}$, $-\text{COH}$ - grupes (angliavandeniai, glicerolis, pieno rūgštis, vyno rūgštis, citrinų rūgštis) heterotrofiniai mikroorganizmai pasisavina gerai. Iš angliavandenių geriausiai pasisavinami monosacharidai, ypač heksozės (gr. *hex* – šeši) – monosacharidai, kurių pagrindinė grandinė susideda iš šešių anglies atomų, pvz., gliukozė, fruktozė. Daugumai mikroorganizmų anglies šaltiniu terpėje geriausiai tinka gliukozė arba junginiai, kurie lengvai virsta gliukozės molekulėmis. Disacharidai, pavyzdžiui maltozė ar sacharozė pasisavinami prasčiau. Daugelis mikroorganizmų negali naudoti laktozės, nes jos sudėtyje yra galaktozės. Pentozes bei heksozes gerai pasisavina *Fusarium* genties grybai ir kai kurios mielių rūšys. Iš pentozių geriausiai mikroorganizmams tinka ksilozė bei arabinozė. Daugelis organinių rūgščių, kaip tarpiniai metabolizmo produktai, taip pat yra geros mitybinės vertės. Jų mitybinė vertė didėja, alifatinei grandinei ilgėjant iki šešių anglies atomų. Iš alkoholių taip pat geriausiai pasisavinami tie, kurių sudėtyje yra šeši anglies atomai, prasčiau – trys (glicerolis) ir labai blogai vienas (metilo alkoholis). Aldehydų ir ketonų mitybinė vertė dar menkesnė negu alkoholių.

Celiuliozės mikrobiologinis skaidymas. Celiuliozė – (lot. *cellula* – ląstelė), ląsteliena, $(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$, polisacharidas, sudarytas iš β -gliukozės liekanų, sujungtų β -1,4-gliukozidiniais ryšiais. Tai pagrindinė augalų susintetinta organinė medžiaga. Augaluose yra 40-70 % celiuliozės. Celiuliozės skaidymas – vienas iš didžiausios apimtys natūralių mikrobiologinių procesų. Celiuliozės skaidymo produktai dirvoje virsta pagrindinėmis humuso sudėtinėmis medžiagomis, kurios išlaiko savo hidrofiliškumą. Dėl hidrofiliinių savybių daug humuso turintys gruntai gerai sulaiko vandenį ir jame ištirpusių druskų jonus, todėl humusingi dirvožemiai būna derlingi. O augalų liekanos (nukritę lapai, žolė, šiaudai, smulkios durpės ir kt.) tinkamos naudoti kaip organinės trąšos dirvožemio struktūrai gerinti. Celiuliozę skaidantys mikroorganizmai turi fermentą celiuliazę (endo- β -1,4-gliukonazės ir ekzo- β -1,4-gliukonazės), kuri celiuliozę skaido iki celobiozės ir tada β -gliukozidazė celobiozę suskaido iki gliukozės:



Tolimesnis gliukozės skaidymas priklauso nuo to, kokie mikroorganizmai ir kokiomis sąlygomis ją toliau skaidys. Aerobiniai celiuliozę skaidantys mikroorganizmai iš pradžių ją skaido į celobiozę, pastarąją į gliukozę, o gliukozę – iki CO_2 ir H_2O . Miško paklotėje ir dirvožemiuose yra gausu aerobinių celiuliozės skaidytojų – mikroskopinių grybų (*Aspergillus*, *Botrytis*, *Chaetomium*, *Rhizoctonia*, *Trichoderma*, *Myrothecium*, *Trichothecium*, *Alternaria*, *Verticillium*, *Penicillium* ir kt.), bakterijų (*Cytophaga*, *Sporocytophaga*, *Myxococcus*, *Archangium*, *Polyangium*, *Cellulomonas*) ir aktinobakterijų (*Micromonospora*, *Streptomyces*, *Streptosporangium* ir kt.).

Anaerobiniai celiuliozę skaidantys mikroorganizmai celiuliozę skaido iki celobiozės, celobiozę iki gliukozės, o gliukozę į įvairias organines rūgštis (sviesto, acto, gintaro, skruzdžių, pieno), etanolį, CO_2 ir H_2 . Tai dažniausiai įvairios *Clostridium* genties bakterijos, kurios paplitusios dirvožemyje, dumble, žarnyne, mėšle, nuotekose bei kai kurios *Enterobacter* genties bakterijos.

Nei žmogus, nei gyvūnai celiuliozės neskaido, nes neturi šį polimerą skaidančio fermento celiulazės. Atrajotojų ir kitų gyvūnų mintančių augaliniu maistu, turinčiu daug celiuliozės, virškinamajame trakte, ją sparčiai skaido įvairūs mikroorganizmai. Evoliucijos metu susidarė simbioziniai santykiai tarp mikroorganizmų celiuliozės skaidytojų ir atrajotojų. Galvijų didžiajame prieskrandyje celiuliozės skaidytojai hidrolizuoja celiuliozę bei hemiceliuliozes ir pagamina lakiąsias riebalų rūgštis – acto, skruzdžių, pieno, sviesto, gintaro bei dujas – H_2 , CO_2 . Celiuliozę ir hemiceliuliozes skaidančios bakterijos yra *Clostridium sp.*, *Fibrobacter succinogenes*, *Ruminococcus albus*, *R. flavefaciens*, *Butyrivibrio fibrisolvens*. Dėl šių ir kitų atrajotojų virškinamajame trakte gyvenančių mikroorganizmų veiklos, suskaidoma apie 90 % į skrandį su pašaru patekusios celiuliozės. Iš jos pagammama 50-70 % acto rūgšties, 17-21 % propiono rūgšties, 14-20 % sviesto rūgšties ir mažais kiekiais valerijono ir skruzdžių rūgščių.

Aromatinių junginių mikrobiologinis skaidymas. Aromatiniai junginiai (gr. *aroma* – kvapi žolė) yra labai paplitę ir sudaro apie 20-30 % visos Žemės biomasės. Aromatinius junginius gali skaidyti daugelis bakterijų, mielės ir kai kurie grybai. Beveik visada, suardant aromatinių žiedą, reikalingas deguonis. Anaerobiškai aromatinis junginys pasisavina tik kai kurios fototrofinės bakterijos (*Rhodospseudomonas*, *Rhodospirillum*). Vykstant aromatinių junginių metabolizmui, susidaro tarpiniai dioksibenzolo dariniai: katechinas, protokatechinas (homoprotokatechinas), gentizanas ir homogentizanas. Jų aromatinis žiedas suardomas specifinių oksigenazių dėka, kai nutrūksta jungtis tarp dviejų gretimų hidroksilo grupių arba tarp hidroksilo anglies atomo ir nehidroksilo. Augaluose labai paplitęs aromatinių junginių kondensacijos produktas – ligninas. Skirtingų augalų bei jų dalių lignino sudėtis yra skirtinga. Ligninas (lot. *lignum* – mediena) – tai nereguliarios struktūros polimeras, esantis sumedėjusių ląstelių sienelėse. Susidaro polimerizuojantis koniferilo, p-kumarilo, koniferilo ir sinapilo alkoholiams. Lapuočių medienoje yra 20–30 % lignino (makromolekulėje daugiausia sinapilo alkoholio), spygliuočių – iki 50 % lignino (daugiausia koniferilo alkoholio). Ligninas labai atsparus mikroorganizmų ardymui, jis skaidomas lėčiausiai iš visų natūralių organinių polimerinių junginių ir tik aerobinėmis sąlygomis. Aktyviausiai ligniną skaido įvairūs pittinginiai bei kempininiai grybai (*Ganoderma*, *Polyporus*, *Pleurotus*, *Sporotrichum*, *Stereum*); pelėsiniai grybai (*Acremonium*, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Aureobasidium*, *Chaetomium*, *Circinella*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Gliocladium*, *Mortierella*, *Phanerochaete*, *Phoma*, *Trichoderma*, *Verticillium* ir kt.), bakterijos (*Agrobacterium*, *Flavobacterium*, *Pseudomonas* ir kt.) aktinobakterijos (*Streptomyces* ir kt.). Medieną ypač energingai ardo žalingasis trobagrybis (*Serpula lacrymans*), kuris per keletą savaičių gali nepataisomai sugadinti medinius pastatus arba jų dalis. Šie mikroorganizmai išskiria įvairius fermentus – peroksidazes, lakazes, esterazes, dioksigenazes, dehidrogenazes, demetoksilazę, fenoloksidazes, monooksigenazes, ligninazę. Vieni mikroorganizmai išskiria vienus fermentus, kiti mikroorganizmai – kitus. Todėl lignino skaidymo procesas yra sudėtingas ir priklauso nuo mikroorganizmų komplekso bei jų išskirtų fermentų. Vieniems mikroorganizmams vykstant ligninų dehidrataciją, oksidaciją, demetilinimą sudaro mi tarpiniai aromatiniai junginiai. Kiti mikroorganizmai šiuos junginius jungdami su aminorūgštimis ar baltymais suformuoja humusą.

Daugelio pesticidų pagrindą sudaro aromatinių angliavandenilių dariniai, kuriuose yra halogenų (Cl, F, Br, I), sulfo- (HO_3S -), nitrogrupių (O_2N -). Halogenų, sulfo- ir nitrogrupių buvimas aromatiniuose angliavandeniliuose labai apsunkina mikrobinių jų ardymą, ir kai kurių pesticidų ardymas tęsiasi daugeli metų. Pesticidai yra **kšenobiotikai** (gr. *xenos* – svetimas + *bios* – gyvybė), t.y. jie gamtoje natūraliai niekada neegzistavo. Nesuirę pesticidai kaupiasi dirvoje, gruntiniuose vandenyse ir daro didelę žalą gamtai. Kasmet pesticidų naudojimo tempai yra daug didesni nei jų skaidymo tempai, o jų daroma žala išryškėja tik praėjus dešimtmečiams. Alkilbenzeno sulfonatai yra anijoninės paviršiaus

aktyviosios medžiagos irgi yra ksenobiotikai, kurie yra plačiai naudojami skalbiklių komponentai, gerai išplaunantys riebalus.

Pektinų mikrobiologinis skaidymas. Pektinai (gr. *pēktos* – sukrešęjęs) yra didelės molekulinės masės (10–100 kDa) ir vandenyje netirpūs polisacharidai. Randami visų augalų ir kai kurių dumblių ląstelių sienelėse. Jų gausu uogose, kaulavaisiuose, pluoštiniuose augaluose (linuose, kanapėse ir kt.), kur pektinai suklijuoja augalų ląsteles ir audinius, suteikia jiems tvirtumo. Pektinai sudaryti daugiausia iš D-galaktopiranozilurono rūgties liekanų, susijungusių $\alpha 1 \rightarrow 4$ glikozidinėmis jungtimis, su angliavandenių (D-arabinozės, D-galaktozės ir kitomis) priemaišomis. Pektinus skaidančių mikroorganizmų įvairovė didelė, jie paplitę paklotėje ir dirvožemyje. Tai aerobinės bakterijos (*Paenibacillus macerans*, *P. polymyxa* ir kt.), anaerobinės bakterijos – (*Clostridium acetobutylicum*, *C. felsineum*, *C. aurantibutyricum* ir kt.), mikroskopiniai grybai (*Botrytis cinerea*, *Cladosporium* sp., *Fusarium* sp., *Penicillium* sp. ir kt.), chromistai (*Pythium pectinolyticum* ir kt.). Pektinus mikroorganizmai skaido fermentų pektinazių dėka. Ši savybė plačiai taikoma norint išgauti augalų pluoštą. Mikroorganizmai suardo pektinus pluoštiniuose augaluose, pavyzdžiui linese, juos mirkant arba klojėnant. Mirkant linus pektinus raugina anaerobinės bakterijos *Clostridium acetobutylicum* ir *C. felsineum*. Jos išskiria pektinazes ir suskaido pektinus į galakturono rūgštį $[\text{CHO}(\text{CHOH})_4\text{COOH}]$, galaktozę ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$), arabinozę ($\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_5$), ksilozę ($\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_5$), acto rūgštį (CH_3COOH) ir metanolį (CH_3OH). Monosacharidus (galaktozės, arabinozės, ksilozės) jos raugina ir paverčia sviesto bei acto rūgštimis, todėl linmarkos skystis palaipsniui rūgštėja. Kai pektinai suardomi, linai turi būti ištraukiami iš linmarkos ir džiovinami, nes vėliau *C. acetobutylicum* ir *C. felsineum* bakterijos pradeda skaidyti ir patį linų pluoštą (celiuliozę).

Dalis linų pluošto išgaunama paprastesniu būdu – juos klojėnant. Rudenį linų stiebai klojami ant žolės ir jų stiebeliuose iš pradžių vystosi bakterijos, o vėliau vyrauja mikroskopiniai grybai. Tai *Rhizopus*, *Aureobasidium*, *Alternaria* ir kitų genčių grybai. Ne tik pektinus, bet ir celiuliozę gali skaidyti *Cladosporium herbarum*, *Trichoderma viride*. Išvardinti mikrobai pektinus iš pradžių suskaido į galakturono rūgštį, galaktozę, arabinozę, ksilozę, acto rūgštį ir metanolį, o vėliau šie junginiai, aerobinėmis sąlygomis, oksiduojami į CO_2 ir H_2O .

Krakmolo mikrobiologinis skaidymas. Krakmolas, $(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$ yra augalų atsarginė polimerinė maisto medžiaga, netirpi šaltame vandenyje. Jis sudarytas iš linijinio polisacharido α -amilozės (15 – 27 %) ir šakoto polisacharido amilopektino (73 – 85 %). Įvairių augalų krakmolas skiriasi amilopektino 1,4 ir 1,6 jungtimis, polimerizacijos laipsniu, krakmolo grūdelių forma ir kitomis savybėmis. Dauguma dirvožemio mikroorganizmų – bakterijos, aktinobakterijos, grybai, chromistai geba lengvai skaidyti krakmolą. Jie išskiria gliukoamilazę, α - ir β -amilazes, kurios skaido 1,4 amilozės bei amilopektino jungtis, ir amilo-1,6-gliukozidazę, kuri skaido 1,6 amilopektino jungtis. Skilimo produktas yra maltozė, kuri suskaidoma į 2 gliukozės molekules ir dalyvauja tolesniame metabolizme (rūgimo ar kvėpavimo procesuose).

Riebalų mikrobiologinis skaidymas. Riebalai yra trigliceridai, glicerolio ir riebalų rūgščių esteriai priklausantys lipidams. Tai hidrofobinės, netirpstančios vandenyje, bet tirpstančios organiniuose tirpikliuose medžiagos. Riebalus skaido daugelis mikroorganizmų – *Pseudomonas*, *Serratia*, *Bacillus*, *Clostridium*, *Chromobacterium*, *Syntrophomonas*, *Syntrophobacter* ir kitos bakterijos, *Mycobacterium* aktinobakterijos ir mikroskopiniai grybai *Galactomyces*, *Trichoderma*, *Penicillium*, *Aspergillus* ir kiti. Jie išskiria fermentus lipazes, kurios riebalus suskaido į glicerolį ir riebalų rūgštis. Glicerolis, veikiamas fosfokinazės yra fosforilinamas ir patenka į glikolizės reakcijas bei virsta piruvatu, o vėliau, Krebso cikle (6.8 pav.), gali būti oksiduojamas iki CO_2 ir H_2O . Riebalų rūgštys yra dalinai atsparios mikrobiniam skaidymui, todėl mikroorganizmams skaidant riebalus jos palaipsniui kaupiasi. Dėl sukauptų riebalų rūgščių riebalai apkarsta. Sviesto rūgštis yra karti, todėl mikrobams augant grietinėje,

svieste ar jų gaminiuose, kaupiasi sviesto rūgštis ir šie produktai apkarsta. Kai kurias riebalų rūgštis mikrobai oksiduoja iki ketonų, kurie taip pat yra kartūs. Nesočiosios riebalų rūgštys oksiduojasi dėl ore esančio deguonies ir susidaro kartūs riebalų rūgščių peroksidai. Mikrobai, gebantys skaidyti riebalų rūgštis tai daro vadinamojo β -oksidacijos proceso būdu – kai nuo riebalų rūgščių atskeliama po 2 anglies atomus, t. y. aceto grupė ($\text{CH}_3\text{CO}-$). Proceso pradžioje riebalų rūgštys aktyvuojamos kofermentu-A (Co-A), sudaromos acetyl-Co-A molekulės, o riebalų rūgštyse lieka 2 anglies atomais mažiau. Acetyl-Co-A patenka Krebso ciklą, kur anglis oksiduojama iki CO_2 , o atlaisvintas Co-A gali vėl sutruminti riebalų rūgštis 2 anglies atomais. Riebalų ir lipidų jungtyse būna sukaupta daugiau energijos, nei baltymuose ar sachariduose. Pavyzdžiui, iš palmitino rūgšties, kurios molekulėje yra 16 anglies atomų pilnai ją oksidavus Krebso cikle ir kvėpavimo grandinėje, gaunamos 129 ATP molekulės.

Redukuoti anglies junginiai. Visiškai redukuoti anglies atomai yra angliavandeniliuose. Juose anglis yra metilo $-\text{CH}_3$ ir/arba metileno $=\text{CH}_2$ grupėse. Alifatiniai angliavandeniliai su mažu anglies atomų skaičiumi grandinėje yra dujiniai (metanas, etanas, propanas, butanas), su didesniu – skysti ($\text{C}_{10}-\text{C}_{24}$, pvz., naftos angliavandeniliai) ir su didžiausiu – kieti ($\text{C}_{18}-\text{C}_{35}$, pvz., parafinai). Kuo ilgesnė anglies atomų grandinė angliavandeniliuose, tuo sunkiau juos skaido mikroorganizmai. Sočiuosius alifatinius angliavandenilius gerai pasisavina įvairios aktinobakterijos (*Corynebacterium*, *Mycobacterium*, *Nocardia*) ir *Pseudomonas* genčių bakterijos. Išskiriamos dvi pasisavinančių angliavandenilius mikroorganizmų grupės: pasisavinantys metaną mikroorganizmai ir pasisavinantys kitus angliavandenilius. Pirmoji grupė skirstoma obligatinius ir fakultatyvinius **metanotrofus**. Obligatinėms metanotrofinėms bakterijoms anglies šaltiniu gali būti tik metanas. Metaną oksiduoja *Methylobacter*, *Methylobacter*, *Methylococcus*, *Methylosinus*, *Methylocystis*, *Methylobacterium*. Metaną oksiduojančios bakterijos plačiai paplitusios dirvožemyje ir vandenyje. Jų ląstelėse yra specifinė fermentų sistema metano monooksigenazės, kurios prie metano (CH_4) prijungia deguonį sudaro metanolį, iš jo – formaldehidą (HCHO), vėliau – skruzdžių rūgštį:



Sočiuosius alifatinius angliavandenilius oksiduoja ir kai kurie mikroskopiniai grybai (įvairūs mieliagrybiai bei pelėsiniai grybai), bei kai kurios melsvabakterės ir žaliadumbliai. Oksidacija vyksta tik aerobinėmis sąlygomis, todėl būtinas laisvas deguonis.

Sintetiniai alifatinių angliavandenilių polimerai – įvairios plastmasės (polietilenai, polipropilenai, polivinilchloridai) mikroorganizmų yra visai neardomi arba ardomi labai sunkiai ir ilgai. Todėl plastmasės gaminių atliekos gamtoje kaupiasi, manoma, kad joms suirti prireiks kelių šimtmečių.

5.4.2. Mikrobinė azoto junginių apykaita

Mikroorganizmų ląstelėse būna apie 14 % azoto. Tai gyvybiškai svarbus ir būtinas ląstelės mityboje elementas, kaip ir anglis. Organizmuose azoto yra aminorūgštyse, baltymuose, nukleorūgštyse ir kituose junginiuose. Gamtoje azotas būna oksiduotas (NO_3 , NO_2), laisvasis molekulinis (N_2) ir redukuotas (NH_3 , R-NH_2). Oksiduotas ir redukuotas azotas mikroorganizmų pasisavinamas skirtingai.

Oksiduotiems azoto junginiams priklauso nitratai (pvz., KNO_3 , NaNO_3 ir kt.). Tai fiziologiškai šarminės druskos, nes, ląstelėms pasisavinant NO_3^- anijonus, aplinkoje kaupiasi K^+ ir Na^+ katijonai. Nitratinį azotą pasisavina daugelis mikroorganizmų, Nitratų asimiliacija susijusi su jų redukcija iki amoniako, bet šis procesas vyksta gan lėtai.

Juos prastai pasisavina įvairūs mikroskopiniai grybai (*Saccharomyces*, *Mucor*, *Rhizopus*).

Redukuoti azoto junginiai. Tai amonio druskos (pvz., NH_4Cl , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$), amonio hidroksidas (NH_4OH) bei amino ($-\text{NH}_2$) arba imino ($-\text{NH}$) grupes turintys organiniai junginiai. Amonio jonus daugumos mikroorganizmų ląstelės pasisavina lengvai. Amonio druskos vadinamos fiziologiškai

rūgščiomis, nes jų anijonai, kaupdamiesi terpėje, ją rūgština. Karbamidas (šlapalas), amino, nukleo rūgštys ir baltymai taip pat yra redukuoti azoto junginiai.

Laisvasis azotas sudaro apie 78 % oro tūrio (arba 75,6 % oro masės, t. y., $\sim 4 \times 10^{15}$ t). Normaliame slėgyje azoto dujos ląstelių cheminėse reakcijose nedalyvauja, nes jis mažai aktyvus. Taip yra dėl stiprių cheminių ryšių azoto molekulėje. Todėl oro sudėtyje esančio laisvojo azoto tiesiogiai įsisavinti negali nei gyvūnai, nei augalai – tik azotą fiksuojančios bakterijos.

Pagal tai, iš kur mikroorganizmai gali įsisavinti azotą organinių medžiagų sintezei, jie skirstomi **aminoautotrofus** ir **aminoheterotrofus**. Aminoautotrofai organines savo ląstelės medžiagas sintetina iš mineralinių azoto junginių, amoniako arba molekulinio laisvojo azoto. Aminoheterotrofams būtina gauti aminorūgščių iš aplinkos, nes patys jų nesintetina. Mikroorganizmai išskiria egz fermentus ir suardo kitų organizmų pagamintus baltymus iki aminorūgščių. Aminorūgštys patenka į mikrobinę ląstelę, ir iš jų sintetinami ląstelei būdingi baltymai. Aminoheterotrofams priklauso daugiau nei pusė visų žinomų mikroorganizmų.

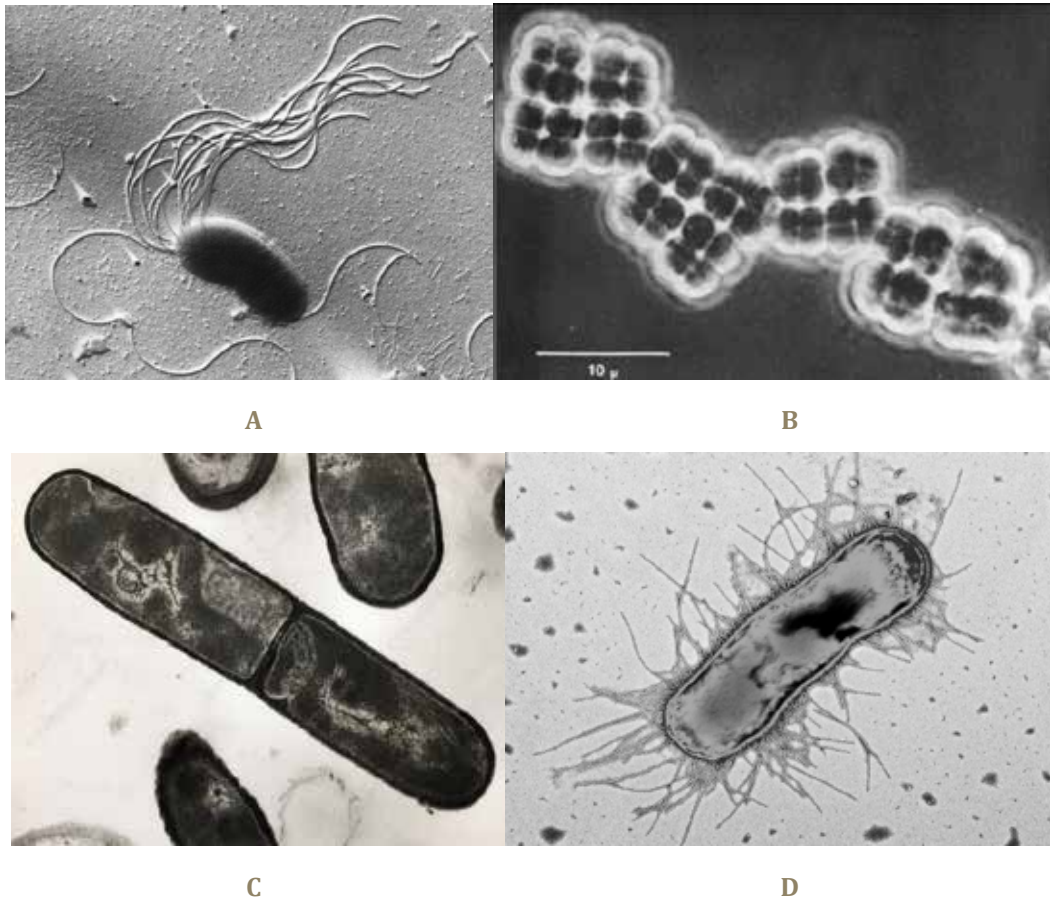
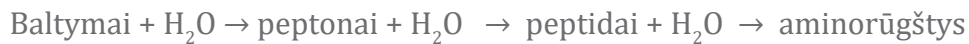
Įvairiausi mikroorganizmai yra jungiamoji grandis, dalyvaujanti azotinių junginių apykaitoje kai vykdo **amonifikaciją, nitrifikaciją, denitrifikaciją, azoto fiksaciją, azoto imobilizaciją**.

5.4.2.1 Amonifikacija

Amonifikacija (amoni(akas) + lot. *facio* – darau) **arba azotinių organinių junginių mineralizavimas** – tai mikroorganizmų sukeltas amoniako (NH_3) biocheminis išsiskyrimas iš azoto turinčių organinių medžiagų (baltymų, aminorūgščių, karbamido ir kitų). Azotinių organinių junginių su augalų ir gyvūnų liekanomis, mėšlu patenka į dirvožemį bei vandenį. Amoniako išskyrimo intensyvumas priklauso nuo to, koks anglies ir azoto santykis yra skaidomoje medžiagoje. Jei skaidomoje medžiagoje C:N santykis būna iki 25:1 arba azoto dar mažiau, tai skaidant tokias medžiagas, visas azotas naudojamas mikroorganizmų ląstelės junginių sintezei, ir amoniakas neišskiriamas. Jei C:N santykis mažesnis nei 10:1 arba N dar daugiau, tuomet amoniakas išskiriamas intensyviai kaip perteklinio azoto junginys. Išsiskyręs amoniakas įvairiomis dalimis gali būti absorbuotas dirvožemio dalelių, reaguoti su dirvožemio rūgštimis, sunaudojamas aminoautotrofinių organizmų (augalų ir dalies mikroorganizmų) ląstelių medžiagų apykaitoje. Azoto turintys junginiai, kaip ir anglies junginiai, gali būti naudojami ir energijos šaltiniu. Dalį amoniako nitrifikuojančios bakterijos oksiduoja į nitrito, vėliau – į azoto rūgštį, arba, priklausomai nuo amonifikacijos greičio, jis tiesiog išgaruoja atmosferą. Azotinių organinių junginių amonifikacija dirvožemyje yra naudingas reiškinys, nes augalams netinkamas organinių junginių azotas paverčiamas mineraliniu t. y. augalų įsisavinamu azotu, o pats procesas vyksta per visą jų vegetacijos periodą, todėl dirvožemyje nepatiriami azoto nuostoliai. Amonifikacija laikoma žalingu reiškiniu, kai vyksta maisto produktuose bei pašaruose, nes jie tampa netinkami maistui ar pašarui dėl blogo kvapo ir kai kurių toksiškų skilimo produktų. Amonifikacijoje dalyvauja įvairūs mikroskopiniai grybai, *Bacillus*, *Clostridium*, *Proteus*, *Pseudomonas* genčių bakterijos ir kiti aerobiniai ir anaerobiniai mikroorganizmai. Amonifikacija gerina azoto apytaką gamtoje, augalų mitybą, dirvožemio derlingumą. Dėl organinių trąšų, augalų likučių, durpių ir kitų organinių junginių amonifikacijos azotas tampa prieinamas augalams. Jei amonifikacija vyksta anaerobinėmis sąlygomis, susidaro augalams kenksmingų šalutinių produktų.

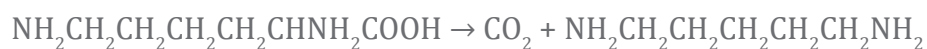
Baltymų amonifikacija (puvimas). Iš azotinių organinių junginių labiausiai paplitę baltymai. Jų būna augalinėse ir gyvūninėse liekanose, mėšle, todėl baltymų amonifikuotojų gausu dirvožemyje. Tai beveik visi grybai ir aktinobakterijos, aerobinės ir anaerobinės bakterijos *Proteus vulgaris*, *Pseudomonas fluorescens*, *P. aeruginosa*, *Bacillus mycoides*, *B. subtilis*, *Clostridium sporogenes*, *C. putrificum*, *Sarcina maxima* ir kitos (5.5 pav.). Baltymai yra stambios molekulės, todėl tiesiogiai ląstelės vidų patekti negali. Mikroorganizmai išskiria proteazes kurios ląstelės išorėje esančius baltymus suskaido

į smulkesnius polimerus – peptonus ir tuomet į peptidus. Didesni kaip penkių aminorūgščių peptidai į ląstelę patekti negali, todėl jie, veikiami peptidazių, dar suskaidomi iki aminorūgščių, kurios jau tiesiogiai pernešamos per membraną į ląstelės vidų:



5.5 pav. Baltymus amonifikuojančios bakterijos: A – *Pseudomonas fluorescens*, B – *Sarcina maxima*, C – *Bacillus subtilis*, D – *Escherichia coli* (iš <https://www.sciencephoto.com/>)

Patekusios į ląstelę, aminorūgštys gali būti naudojamos mikroorganizmo baltymų sintezei arba skaidomos toliau. Vienas iš tolimesnių aminorūgščių skaidymo būdų yra **deamininimas**. Šio virsmo metu aminogrupė ($-\text{NH}_2$) atskeliama nuo aminorūgšties molekulės. Gyvuose organizmuose vyksta vadinamas α -aminorūgščių deamininimas, kurio metu išsiskiria amoniakas ir susidaro ketono rūgštys – oksidacinis deamininimas (oksidatorius kofermentas FAD) arba nesočiosios riebalų rūgštys – neoksidacinis deamininimas (būdingas bakterijoms ir grybams). Atskeltos aminogrupės redukuojamos iki amonio jonų (NH_4^+), kurie gali būti pašalinami iš ląstelės, o ketono arba riebalų rūgštys įjungiamos į Krebso ciklą. Aerobiniams mikrobams skaidant aminorūgštis galutiniai skilimo produktai yra CO_2 , NH_3 , H_2S , H_2O . Kitas aminorūgščių skaidymo būdas – **dekarboksilinimas**. Dekarboksilinimą katalizuoja fermentas dekarboksilazė, kuri atskelia CO_2 iš HOOC - grupės ir, priklausomai nuo skaidomos aminorūgšties, sudaromi įvairūs aminai. Pavyzdžiui, dekarboksilinant aminorūgštį liziną sudaromas CO_2 ir aminas kadaverinas:



Dekarboksilinant ornitiną sudaromas CO_2 ir aminas putrescinas:

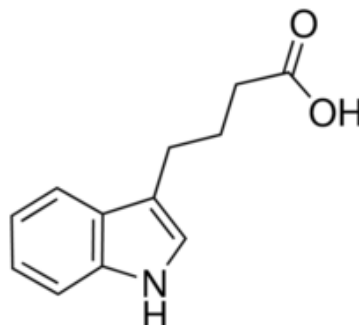


Dekarboksilinant arginina sudaromas CO_2 ir aminos agmatinas:



Kadaverinas, putrescinas ir agmatinas susidaro pūvant gyvūnų liekanoms, gendant mėsos, žuvies produktams. Šie junginiai yra nuodingi žmogui ir gyvūnams, todėl dar vadinami lavonų nuodais.

Deaminuojant ir dekarboksilinant aminorūgštį triptofaną sudaromas **heteroauksinas** (3-indolilacto rūgštis, 5.6 pav.). Heteroauksinas yra fitohormonas – augalų augimą ir išsišaknijimą skatinanti medžiaga.



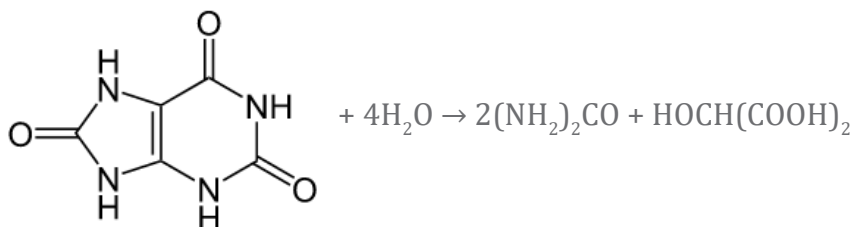
5.6 pav. Heteroauksinas (3-indolilacto rūgštis), (iš <http://lt.plant-growth-regulator.com/>)

Karbamido (urėjos, šlapalo) amonifikacija. Karbamidas labai plačiai paplitęs gamtoje organinis azoto junginys. Jį su šlapimu išskiria žmogus ir kiti žinduoliai bei įvairūs grybai. Suaugęs žmogus per metus išskiria apie 11 kg karbamido. Dirbtinis karbamidas, kaip vertinga trąša, gaminamas ir pramoniniu būdu įvairiose trąšų gamyklose. (pvz., AB „Achema“). Dirvožemyje paprastai būna gausu karbamidą skaidančių urobakterijų (*Bacillus pasteurii*, *Sporosarcina pasteurii*, *S. ureae*, *Ureaplasma* ir kitų). Tai aerobinės ir anaerobinės bakterijos, kurios auga tik šarminėje terpėje. Jos visos gamina fermentą ureazę, kuri karbamidą verčia amonio karbonatu, o pastarasis, kaip nepatvarus aplinkoje junginys, savaime suskyla į NH_3 , CO_2 ir H_2O :



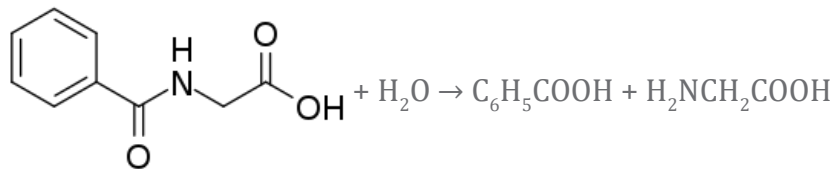
Padidėjusi amoniako koncentracija aplinkoje slopina ureazės sintezę ir aktyvumą, o tuo pačiu ir karbamido amonifikavimą.

Šlapimo ir hipuro rūgščių amonifikacija. Šlapimo rūgštį išskiria vabzdžiai, ropliai ir paukščiai, o žinduolių organizmuose jos susidaro dažniausiai labai mažai. Dirvožemyje gausu *Bacillus* genties bakterijų, kurios aktyviai hidrolizuoja šlapimo rūgštį į karbamidą ir tartrono (hidroksipropano) rūgštį:



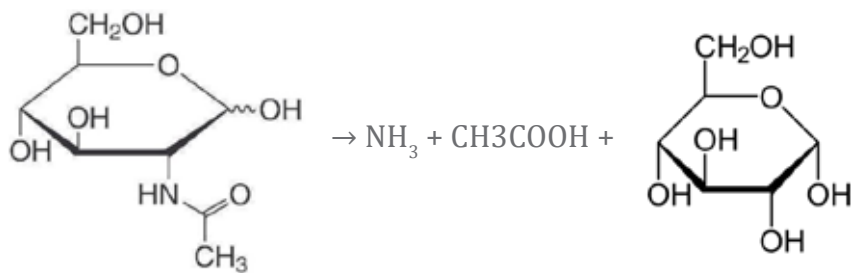
Susidariusį karbamidą urobakterijos toliau amonifikuoja į amoniaką, aukščiau minėtu būdu.

Hipuro rūgštis (benzenkarbonilaminoetano rūgštis) susidaro gyvūnų ir žmogaus kepenyse. Ji iš organizmo šalinama su šlapimu. Kai kurios aerobinės bakterijos hidrolizuoja hipuro rūgštį į benzenkarboksirūgštį ir aminorūgštį gliciną:



Susidariusį gliciną mikroorganizmai amonifikuoja aukščiau minėtu deaminavimo būdu į amoniaką arba dekarboksilinimo būdu į kitus junginius.

Chitino amonifikacija. Chitinas (gr. *chiton* – apvalkalas) – polisacharidas, susidedantis iš N-acetilgliukozamino liekanų, sujungtų β-1,4-gliukozidiniu ryšiu. Chitinas yra antras po celiuliozės pagal paplitimą gamtinis polimeras. Grynas chitinas cheminėmis ir fizikinėmis savybėmis, bei biologine paskirtimi panašus į celiuliozę. Tai yra pagrindinis nariuotakojų (vabzdžių, vėžiagyvių), kitų bestuburių kutikulos ar kitų skeleto darinių komponentas, jo yra daugelio grybų, kai kurių dumblių ląstelių sienelėje. Chitinas atlieka apsauginę ir atraminę funkciją. Žuvus chitino turintiems organizmams chitinas gali būti mikroorganizmų amonifikuojamas ir virsti humusu. Dirvožemyje visuomet būna gausu chitiną skaidančių aktinobakterijų (*Streptomyces*, *Nocardia*, *Micromonospora*), bakterijų (*Bacillus*, *Chitinophaga*, *Flavobacterium*, *Cytophaga*, *Pseudomonas*), grybų *Mortierella*, *Aspergillus* ir kitų amonifikuotojų. Šie mikrobai išskiria fermentus chitinazę ir chitobiazę. Chitinazė chitiną suskaido į chitobiozę, chitotriozę ir N-acetilgliukozaminą. Toliau chitobiazė šias medžiagas suskaido į amoniaką, acto rūgštį, gliukozę (α-D-gliukopiranozę):

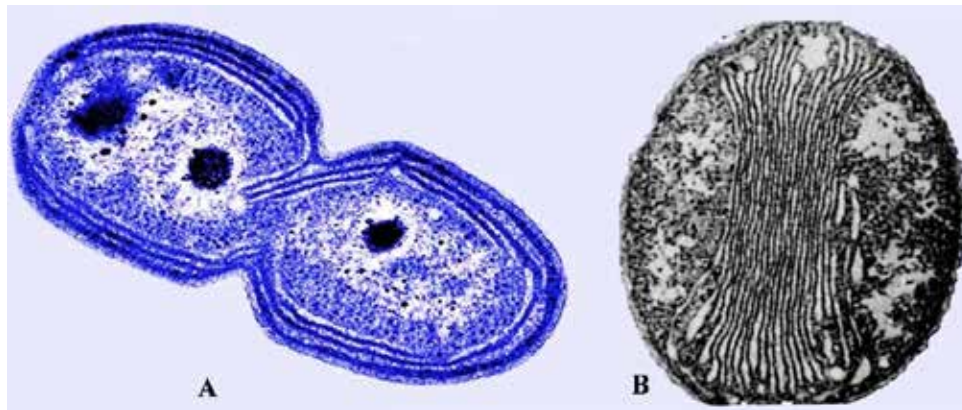


Nukleorūgščių amonifikacija. Nukleorūgščių yra visų eukariotų ląstelių branduoliuose, arba prokariotų nukleoiduose ir plazmidėse. Organizmams žuvus, nukleorūgštys patenka į aplinką – dirvožemį ir vandenį. Ten gyvenantys mikroorganizmai (kai kurie grybai, aktinobakterijos ir bakterijos), išskiria fermentus – nukleazes. Nukleazės suskaido nukleorūgštis (DNR arba RNR) į purinus (adeniną, guaniną), pirimidinus [citoziną, timiną (uracilą)], ortofosfato rūgštį ir aldopentozes (2-deoksi-D-ribozę, ribozę). Purinai ir pirimidinai toliau skaidomi į karbamidą ir aminorūgštis, tuomet į amoniaką, skruzdžių, acto, pieno rūgštis ir CO₂. Kai kurių mikroorganizmų metabolizme šie junginiai būna ir anglies ir energijos šaltiniu. Anaerobinėmis sąlygomis purinus ir pirimidinus skaido tik *Clostridium* genties bakterijos, pavyzdžiui *C. acidurici* ir *C. cylindrosporum*. Šie mikroorganizmai yra labai specializuoti ir be minėtų junginių terpėje neauga. Purinai rauginami iki ksantino, kuris toliau gali būti suskaidomas iki skruzdžių rūgšties ir ir glicerolio, arba acto rūgšties ir CO₂. Pirimidinus skaido *C. uracilium* iki acto rūgšties, NH₃ ir CO₂. Paprastai pirimidinai skaidomi sunkiau nei purinai.

5.4.2.2. Nitrifikacija

Nitrifikacija (lot. *nitro* + lot. *facio* – darau) – mikrobiologinis procesas, kurio metu bakterijos amoniaką arba amonio jonus oksiduoja iki nitrito, o pastarąjį – iki azoto (nitrato) rūgšties. Nitrifikacijos procesas yra svarbi azoto biogeocheminio ciklo dirvožemyje dalis. Rusų mikrobiologas Sergėjus Vinogradskis (**С. Виноградский**, 1856–1953) išsamiai ištyrė šį reiškinį ir išskyrė nitrifikuojančias bakterijas. Dabar žinoma, kad amoniaką iki nitritų oksiduoti gali dvi grupės mikroorganizmų: amo-

niaką oksiduojančios bakterijos ir archėjos. Dirvožemyje amoniaką oksiduoja tiek bakterijos, tiek archėjos, tuo tarpu jūrose ir vandenynuose šiame procese dominuoja archėjos. Dirvožemyje ar vandenyje gyvenančios chemolitoautotrofinės bakterijos, dviem etapais oksiduoja amoniaką į nitrito ir azoto rūgštį. Tai gramneigiamosios, aerobinės, lazdeliškosios, rutulėškosios ar pleomorfiškosios (nepastovios formos ir dydžio) bakterijos. Jų nitrifikacijos sistema lokalizuota citoplazmos membranoje ir jos vidinėse klostėse. Oksidavimo metu gautą energiją šios nitrifikuojančios bakterijos panaudoja įsisavinti CO₂ ir ląstelės gyvybinei veiklai. Pirmoje stadijoje *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*, *Nitrospira* genčių bakterijos (5.7 pav.) oksiduoja amoniaką ar amonio jonus į nitrito rūgštį pagal tokią supaprastintą lygtį:



5.7 pav. Nitrifikuojančios bakterijos ir jų ląstelėse matomos vidinės membranos (padidinta elektroniniu mikroskopu): A – *Nitrosomonas* sp.; B – *Nitrobacter* sp. (iš <https://www.aquaportail.com/>)

Amoniakui oksiduojantis iki nitrito, azoto atomas netenka 6 elektronų ir susidaro tarpinis oksidacijos junginys – hidroksilaminas (NH₂OH), kuris katalizuoja hidrosilaminoksidoreduktazei, oksiduojasi iki nitrito. Elektronai nuo hidroksilamino į kvėpavimo grandinę patenka per citochromus ir toliau transportuojami iki oksidazės. Šioje elektronų transporto atkarpoje ir sintetinama ATP. Nustatyta, kad suoksidavusios 35 amoniako molekulės *Nitrosomonas* įsisavina vieną CO₂ molekulę. Antroje stadijoje *Nitrobacter*, *Nitrospina*, *Nitrococcus* genčių bakterijos oksiduoja nitrito rūgštį į azoto rūgštį pagal tokią supaprastintą lygtį:



Molibdeno turintis fermentas nitritoksidazė (ji lokalizuota vidinėje citoplazmos membranos pusėje) nitritą oksiduoja iki nitrato. Citochromų nešami elektronai patenka ant paskutinės oksidazės, kur juos prisijungia galutinis akceptorius – molekulinis deguonis. Šis procesas ląstelėje vyksta intensyviai, nes mikroorganizmuose gausu citochromų. Oksidavimo metu gautą energiją šios bakterijos taip pat naudoja CO₂ įsisavinti ir gyvybinei veiklai. Nustatyta, kad suoksidavusi 135 nitrito rūgšties molekulės *Nitrobacter winogradskyi* bakterija įsisavina vieną CO₂ molekulę. Oksiduojant amoniaką iki nitritų, o nitritus iki nitratų, bakterijos negali tiesiogiai redukuoti NAD⁺, nes tiek amoniako, tiek nitritų oksidacijos redukcijos potencialas yra per didelis. Todėl NAD⁺ redukuojamas vykstant atgalinei elektronų pernašai, t. y. panaudojant ATP. Daug ATP (3 molių) reikia, kad iš NAD⁺ ir nitrito susidarytų NADH. Todėl šie mikroorganizmai, net ir palankiomis sąlygomis, auga lėtai.

Aktinobakterijos (*Arthrobacter*, *Corynebacterium*, *Nocardia* ir kt.), bakterijos (*Pseudomonas*, *Xantomonas* ir kt.), grybai (*Fusarium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Cladosporium* ir kt.) taip pat oksiduoja amoniaką, hidroksilaminą ir kt. redukuotus azoto junginius iki nitritų ir nitratų. Tačiau šiuose mikroorganizmuose nitrifikacija nesusijusi su energijos apykaita ir vadinama **heterotrofine nitrifikacija**.

Heterotrofiškai nitrifikuojama žymiai lėčiau negu autotrofiškai, ypač šarminėse dirvose.

Nitrifikuojančių bakterijų pagamintos nitrito ir azoto rūgštys gali parūgštinti dirvožemį, o daugelis augalų prastai auga rūgščioje dirvoje. Užtat tokioje aplinkoje pagerėja kalio, magnio, kalcio, fosforo druskų tirpumas. Be to, dirvožemyje būna bazių, todėl azoto rūgštis neutralizuojama, ir susidaro nitratai arba salietros. Tai yra vienos iš geriausių azoto trąšų augalams.

5.4.2.3. Denitrifikacija

Denitrifikacija yra nitratinio azoto redukcija iki nitritų, amoniako ar laisvojo azoto. Denitrifikacija būna tiesioginė, arba biologinė (vykdo mikroorganizmai), ir netiesioginė, arba cheminė. Tiesioginė denitrifikacija dar skirstoma į asimiliacinę ir disimiliacinę denitrifikaciją. Asimiliacinės denitrifikacijos, arba asimiliacinės nitratų redukcijos, metu nitratai redukuojami iki amoniako (NH_3) ar azotinių organinių junginių. Šio proceso metu ATP nesusidaro, o kaip energijos šaltinis naudojama, pavyzdžiui, gliukozė. Supaprastinta asimiliacinės denitrifikacijos lygtis:



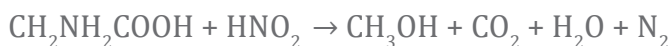
Išlaisvintą amoniaką gali sunaudoti patys mikroorganizmai arba augalai savų aminorūgščių ar kitų azotinių organinių junginių sintezei. Tiesioginę asimiliacinę denitrifikaciją vykdo įvairios bakterijos, melsvabakterės, mikromicetai ir augalai.

Disimiliacinę denitrifikaciją vykdo tik specifinės denitrifikuojančios bakterijos (*Alcaligenes*, *Agrobacterium*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Thiobacillus* ir kt.), kurios aerobinėmis sąlygomis naudoja ore esantį deguonį, o anaerobinėmis – nitratų deguonį. Denitrifikuojančios bakterijos paplitusios dirvožemyje, mėsle, vandens telkinių dumblyje. Disimiliacinę denitrifikaciją jų ląstelėse vyksta pagal tokią supaprastintą schemą:



Disimiliacinę denitrifikaciją priklauso nuo nitratreduktazių aktyvumo. Šie fermentai aktyvuojami, kai aplinkoje sumažėja laisvo deguonies ir esant pakankamai organinių medžiagų, kurios naudojamos kaip vandenilio donorai.

Netiesioginė denitrifikacija vyksta rūgščioje aplinkoje, kai, pavyzdžiui, dirvožemio pH mažesnis kaip 5,5. Tuomet vyksta cheminės reakcijos tarp nitrito ar nitratinės rūgšties ir aminorūgščių, jų metu išskiriamas laisvas azotas (N_2), ar jo oksidai (NO , N_2O). Pavyzdžiui, glicino ir nitrito rūgšties reakcija vyksta pagal tokią supaprastintą lygtį:



Taip pat žinoma, kad nitratai reaguoja su metoksilinėmis lignino grupėmis sudarydami dujinį metilnitritą (CH_3ONO).

Denitrifikacija – labai paplitęs gamtoje reiškinys, kurio metu visame pasaulyje į atmosferą išgaruoja apie 230 mln. tonų azoto. Intensyvi denitrifikacija padaro ženklus azoto nuostolius dirvožemyje. Tai žalinga žemės ūkiui, nes dirvožemio nitratus paverčia kitais, išgaruojančiais azoto junginiais (amoniaku ir laisvu azotu); augalai negali pasisavinti molekulinio azoto, o tai mažina derlingumą. Denitrifikaciją dirvožemiuose slopina arba visai pašalina tinkama agrotechnika, drenžas. Nitratų denitrifikacija vyksta ir užteršto vandens telkiniuose, nuotekų vandenyje ir dumblyje. Taip vanduo apsaugomas nuo nitratų kaupimosi jame. Be to, nitratų perteklius geriamajame vandenyje ir maiste kenkia žmonių sveikatai.

5.4.2.4. Azoto imobilizacija

Dauguma dirvožemio mikroorganizmų yra heterotrofai, t. y. maitinasi organiniais azoto turinčiais junginiais. Tačiau azoto neturtingus dirvožemiuose, kuriuose gana daug anglies junginių (pvz.,

celiuliozės ir kt.) bet labai mažai azoto, dirvožemio mikroorganizmai savo ląstelių organinių junginių kūrimui pradeda naudoti ir mineralinį azotą. Toks reiškinys, kai mikroorganizmai savo ląstelių statybai naudoja azotinius mineralinius junginius (amonio druskas, nitratus), t. y. azotingi junginiai virsta ląstelių baltymais, vadinamas azoto imobilizacija. Mineralinį azotą gali pasisavinti daugelis dirvožemio mikroorganizmų: *Aspergillus* ir *Penicillium* genčių mikromicetai, kai kurie *Torula* genčių mieliagrybiai, daugelis aktinobakterijų ir bakterijų (*Pseudomonas fluorescens*, *Azotobacter chroococcum*, *Bacillus subtilis*, *Escherichia coli* ir kt.). Azoto imobilizacija yra atvirkščias mineralizacijos (amonifikacijos) procesui. Eksperimentiniai duomenys rodo, kad vidutiniškai 50 g organinės anglies mikroorganizmai panaudoja 2 g azoto. Taigi kai dirvožemyje C:N 20-25:1, čia gali kauptis mineralinis azotas. O santykiui esant C:N > 25:1 prasideda ir intensyvėja azoto imobilizacija. Jeigu žemės ūkio reikmėms naudojamame dirvožemyje yra mažai azotinių mineralinių junginių, toks procesas nepageidautinas. Siekiant, kad dirvožemio mikroorganizmai sunaudotų kuo mažiau mineralinių azoto junginių, reikia vengti tręšti daug anglies junginių turinčiomis trąšomis – šiaudais, šviežiu šiaudingu mėšlu ir pan. Jeigu tokiam dirvožemyje yra daug azotinių mineralinių junginių, ir yra pavojus, kad jie iš dirvožemio bus išplauti, azoto imobilizavimas – pageidautinas reiškinys. Balkšvažemiuose, išplautžemiuose mikroorganizmai gali imobilizuoti iki 20 % tirpių junginių azoto. Šiems mikrobams žuvus, azotingi organiniai junginiai vėl gali būti mineralizuoti amonifikuojančių mikroorganizmų. Taip augalai panaudoja apie 10-30 % imobilizuoto azoto, o likusi dalis tokio azoto pereina į humuso sudėtį. Taigi, azoto imobilizacija yra naudingas procesas, turintis svarbią agronominę ir ekologinę reikšmę, nes dirvožemio mikroorganizmai rudenį sunaudoja nemažai azoto, kuris augalams tuomet beveik nereikalingas. Tuomet azotas patenka į mikrobų ląsteles, kuriose jis sujungiamas ir nebeišplaunamas rudens ar žiemos sezono metu. O pavasarį mineralizuojantis negyvų mikroorganizmų ląstelėms azotas vėl virsta augalų pasisavinamais junginiais – amoniu bei nitratais.

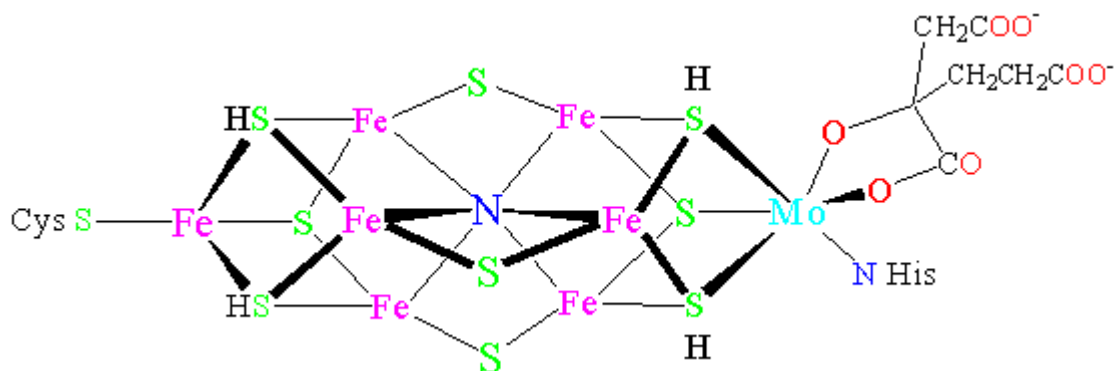
5.4.2.5. Atmosferos molekulinio azoto fiksacija

Cheminės reakcijos, kai laisvas molekulinis azotas (N_2) paverčiamas azoto junginiais, vadinamas **azoto fiksacija** (lot. *fixus* – tvirtas). Žemės atmosferoje yra didelės azoto atsargos (78,09 % pagal tūrį), bet nei augalai, nei gyvūnai atmosferos molekulinio azoto nepajėgia pasisavinti. 1900 m. vokiečių mokslininkai F. Haberis ir K. Bošas (**Fritz Haber** ir **Carl Bosch**) pasiūlė metodą, kaip atmosferos azotą paversti amoniakiniu azotu, naudojant metalus-katalizatorius. Tačiau ir tuomet cheminei reakcijai vykti būtina kelių šimtų laipsnių temperatūra ir didelis slėgis. Norint vieną toną gryno azoto sujungti amoniako pavidalu reikia 5-6 t sąlyginio naftos kuro, elektros energijos ir brangiųjų metalų.

Procesas, kai mikroorganizmai ląstelės junginių sintezei naudoja atmosferos molekulinį azotą, vadinamas **biologine azoto fiksacija**. Dujinis atmosferos azotas tuomet redukuojamas ir įjungiamas organinių rūgščių sudėtį, sudaromos aminorūgštys, o iš jų vėliau sintetinami baltymai. Mikroorganizmai fiksuojantys atmosferos molekulinį azotą, vadinami azoto fiksuotojais, arba **diazotrofais** (gr. *di* – priešdėlis, reiškiantis, kad objektas sudarytas iš 2 dalių, turi 2 požymius + pranc. *azo* – azotas + gr. *tropfe* – mityba). Azotą gali fiksuoti tik kai kurie prokariotiniai mikroorganizmai. Pirmiausia buvo atrastos simbiozinės, vėliau ir nesimbiozinės azotą fiksuojančios bakterijos.

Azoto molekulė (N_2) yra labai inertiška ir įprastinėmis sąlygomis nereaguoja su kitais elementais bei medžiagomis. Nustatyta, kad fiksuojamas azotas yra redukuojamas vandeniliu. Redukavimo reakcijoms būtinos anaerobinės sąlygos, todėl mokslininkus klaidino aerobinių azoto fiksuotojų buvimas, nes jiems reikalingas deguonis. Dabar žinoma, kad ir aerobiniams azoto fiksuotojams azotui fiksuoti būtinos anaerobinės sąlygos. Yra išsiaiškinta koku būdu aerobiniai azoto fiksuotojai geba apsisaugoti nuo neigiamo deguonies poveikio azoto redukcijos reakcijoms. Azoto redukavimo reakcijos vyksta dalyvaujant fermentų kompleksui. Vienas svarbiausių šio komplekso fermentų yra **nitrogena-**

zė. Ją sudaro dvi dalys – vienoje dalyje baltymas sujungtas su molibdenu (Mo), geležimi (Fe) ir siera (S). Kitoje dalyje baltymas sujungtas su Fe ir S (5.8 pav.).



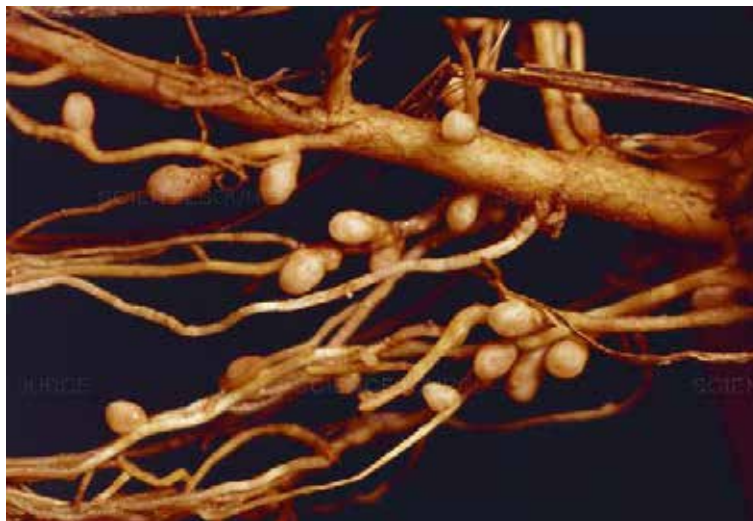
5.8 pav. Nitrogenazės reakcijos centro dalis (Iš <https://www.sciencedirect.com/>)

Apskaičiuota, kad vienai azoto molekulei (N_2) paversti dviem amoniako (NH_3) molekulėmis reikia 943 kJ energijos. Ją azotą fiksuojančios bakterijos gauna kvėpavimo, rūgimo ar fotosintezės metu. Supaprastinta azoto fiksacijos lygtis yra tokia:



Nitrogenazė ir pats azoto fiksavimo procesas yra labai jautrūs deguoniui, todėl azoto fiksavimas įmanomas tik anaerobinėmis sąlygomis. Kai azotas fiksuojamas aerobinių mikroorganizmų ląstelėse, tai specialus mechanizmas apsaugo fiksacijos procesą nuo neigiamo deguonies poveikio. Tokie azoto fiksuotojai gamina baltymą **leghemoglobina**, kuris suriša deguonį ir sudaro anaerobines sąlygas. Leghemoglobino sandara panaši į kraujo hemoglobino sandarą. Melsvabakterėse azoto fiksavimas vyksta heterocistose (gr. *heteros* – kitas + gr. *kystis* – pūslė), kurių stora sienelė apsaugo nitrogenazę nuo deguonies, o pačiose heterocistose nėra II-os fotosistemos, todėl fotosintezės metu neišskiriamas deguonis. Kai kurių aerobinių azoto fiksuotojų ląstelėse, pvz., *Azotobacter*, deguonis surišamas suintensyvėjus kvėpavimui azoto fiksavimo metu. Azoto fiksavimo genai, arba *nif*-genai, lemiantys nitrogenazės ir kitų azoto fiksavimo fermentų komplekso sintezę, dažniausiai yra plazmidėse ir lengvai perduodami konjugacijos metu iš vienos bakterijos kitai.

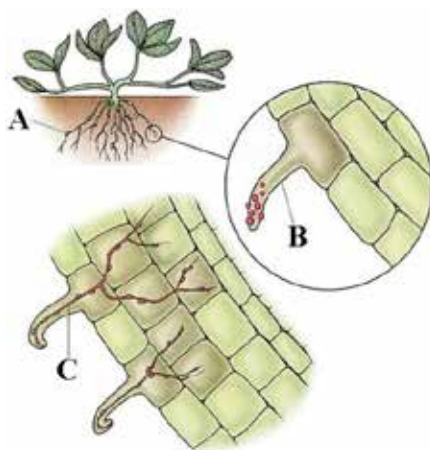
Simbiozinė azoto fiksacija. Simbiozinės azotą fiksuojančios bakterijos gali gyventi ir laisvai dirvožemyje, tačiau azoto fiksaciją vykdo tik tuomet, kai gyvena augalo audiniuose – dažniausiai ant šaknų susidariusiuose gumbeliuose ar kitokiuose dariniuose. Dar senovės Romos ir Graikijos mąstytojai buvo pastebėję, kad pupinių šaimos augalai didina dirvų derlingumą. 1838 m. Ž. Busengo (J. **Boussingault**, 1801 -1887) įrodė, kad pupiniai augalai pagausina azoto kiekį dirvožemyje. 1888 m. M. Beijerinckas iš žirnių šaknų gumbelių išskyrė bakterijas, kurios vėliau pavadintos *Rhizohium leguminosarum*. Lietuviškai jos vadinamos gumbelinėmis bakterijomis. Pasaulyje žinoma daugiau kaip 18 000 rūšių pupinių augalų, iš jų apie 200 rūšių auginami kaip žemės ūkio augalai. Lietuvoje auginama virš 20 pupinių žemės ūkio augalų rūšių. Gumbelinės bakterijos tam tikrą laiką, gyvena jų šaknyse susiformavusiuose gumbeliuose (5.9 pav.) ir tuomet fiksuoja atmosferos molekulinį azotą.



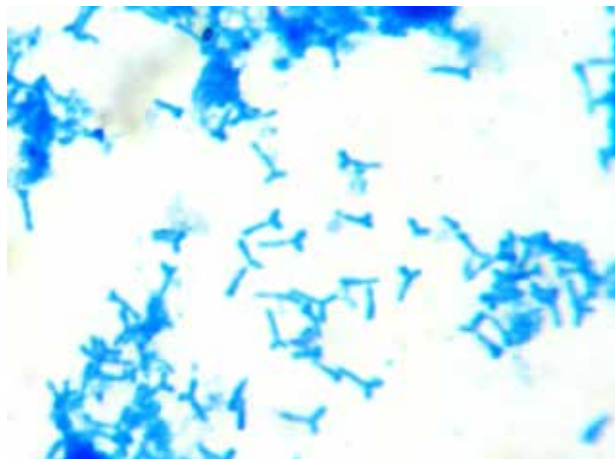
5.9 pav. Augalų šaknų gumbeliai (iš <https://www.sciencesource.com/>)

Augalų ir bakterijų simbiozėje sukaupiamas palyginus didelis azoto kiekis – nuo 50 iki 240 kg/ha. Gumbelinės bakterijos yra specifiniai mikroorganizmai, galintys sudaryti simbiozę tik su vienos ar kelių rūšių (kartais net veislių) pupiniais augalais. Atsižvelgiant į tai, kokios pupinių augalų rūšys gali sudaryti gumbelius ir remiantis bakterijų morfologiniais, fiziologiniais bei genetiniais požymiais, sudaryta gumbelinių bakterijų klasifikacija. Prokariotų duomenų bazės (<https://www.bacterio.net/>) duomenimis išskiriama 10 gumbelinių bakterijų genčių: *Rhizobium*, *Azorhizobium*, *Georhizobium*, *Neorhizobium*, *Allorhizobium*, *Mesorhizobium*, *Pararhizobium*, *Sinorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Pseudorhizobium*.

Gyvendamos laisvai dirvožemyje gumbelinės bakterijos būna 1,2-3,0 μm ilgio ir 0,5-0,9 μm storio judrios, t. y. žiuželėtos ir lazdeliškosios išvaizdos. Jos yra besporės aerobinės ir gramneigiamosios. Bakterijos aktyviai juda dirvožemyje ir gali pasiekti pupinių augalų šaknis. Dėl sausros arba kitų veiksnių praradusios žiuželius jos netenka judrumo ir nepajėgia užkrėsti šaknų. Bakterijos patenka į pupinių augalų šaknis pro šakniaplaukius (5.10 pav., 1). Pupiniai augalai sintetina ir išskiria ant šakniaplaukių paviršiaus baltymus ar glikoproteinus lektinus. Jie atlieka atpažinimo funkciją. Gumbelinių bakterijų išoriniame gleivėtame sluoksnyje yra specifiniai polisacharidai. Sureagavus šaknų lektinams su gumbelinių bakterijų polisacharidais paaiškėja, ar į šakniaplaukį skverbsis bakterijos, ar ne. Gumbelinės bakterijos išskiria celiulazes ir hemiceliulazes, kurios ištirpina dalį šakniaplaukio sienelės ir bakterijos patenka į jo vidų. Šaknies audiniuose gumbelinės bakterijos sudaro 100-200 μm ilgio gleivėtą infekcinę giją, kuri tęsiasi per šakniaplaukį link šaknies vidinių audinių. Nustatyta, kad gumbelinės bakterijos juda gilyn 1-2 paras 5-8 $\mu\text{m h}^{-1}$ greičiu. Bakterijų paveiktose šaknyse sudaromos tetraploidinės ląstelės, jose bakterijos dauginasi. Taip pat sparčiai dauginasi ir užkrėstos bakterijomis šaknies ląstelės, iš kurių sudaromas gumbelis. Įsiskverbusios į šaknis, suformuotuose gumbeliuose, gumbelinės bakterijos pakinta – sudaro sustorėjusius, išsišakojusius kriaušės arba rutulio pavidalo nejudrius darinius, vadinamuosius **bakteroidus** (5.10 pav., 2).



1



2

5.10 pav. Pupinių augalų šaknų *Rhizobium* genties gumbelinės bakterijos: 1 – įsiskverbimas į šaknis (A – susiformavę šaknų gumbeliai, B – užkrėstas šakniaplaukis, C – infekcinės gijos sudarymas) (iš <https://www.microbiologyinpictures.com/>); 2 – bakterijos praradusios pirminę (lazdelės) formą ir virtusios šakotais bakteroidais (metileno mėliu dažyto preparato vaizdas optiniu mikroskopu 1000X, nuotrauka autoriaus)

Susiformavus pirmiesiems bakteroidams, prasideda azoto fiksacija, kuri intensyvėja iki pat augalų žydėjimo. Augalams žydint, gumbeliai pradeda irti. Vienamečių pupinių augalų jie galutinai suyra subrendus sėkloms, o daugiamečių – kas keleri metai. Suirus gumbeliui, gumbelinės bakterijos pasiklinda dirvoje ir gyvena saprotrofiškai, nefiksuodamos azoto. Azoto fiksavimas priklauso nuo pupinio augalo ir gumbelinių bakterijų tokių savybių: virulentiškumo, specifiškumo, konkurencingumo, azoto fiksavimo aktyvumo ir efektyvumo.

Gumbelinių bakterijų **virulentiškumas** yra jų geba patekti į pupinio augalo šaknis, ten dauginis ir sukelti gumbelių susidarymą. Kuo greičiau bakterijos įsiskverbia ir suformuoja šaknų gumbelius, tuo jos yra virulentiškesnės ir sudaromos veiksmingesnės simbiozės sąlygos. Gumbelinių bakterijų ir pupinių augalų virulentiškumo genai turi vienas kitą atitikti – tik tada gumbelinės bakterijos lengvai galės patekti į šaknį. Gumbelių sudarymą lemia *nod*-genai.

Specifiškumas – tai gebėjimas sudaryti efektyvią simbiozę su atitinkamomis pupinių augalų veislėmis ar rūšimis. Pavyzdžiui, *Rhizobium* gentyje yra keletas rūšių (*R. leguminosarum*, *R. galegae* ir *R. lupini*). *R. leguminosarum* rūšis skirstoma į keletą biovarų (bv.) arba biotipų, kurie pasižymi skirtingomis fiziologinėmis ir specifiškumo savybėmis. *R. leguminosarum* bv. *viciae* sudaro gumbelius žirnių, vikių, pupų, pelėžirnių ir lęšių šaknyse, *R. leguminosarum* bv. *trifolii* – dobilų šaknyse, *R. leguminosarum* bv. *phaseoli* – pupelių šaknyse, *R. galegae* – ožiarūčių šaknyse, o *R. lupini* – lubinų ir seradelių šaknyse. *Mesorhizobium* gentyje taip pat yra išskiriama keletas rūšių: *M. loti* sudaro gumbelius garždenių, perluočių ir karaganų šaknyse, o *M. ciceri* – avinžirnių šaknyse. *Bradyrhizobium japonicum* sudaro gumbelius sojų šaknyse. *Sinorhizobium meliloti* sudaro gumbelius liucernų, barkūnų ir ožragių šaknyse. Bakterijų savybė atpažinti tinkamą augalą priklauso nuo bakterijų plazmidėse esančių *hos*-genų.

Konkurencingumas – tai gebėjimas sudaryti gumbelius tik dėl įterptos gumbelinių bakterijų padermės, nepriklausomai nuo to, kad dirvožemyje yra daug tos rūšies laukinių gumbelinių bakterijų padermių. Dirvožemyje į pupinio augalo šaknį dažniausiai skverbiasi ne vienas, bet keletas skirtingų gumbelinių bakterijų padermių. Tačiau augalas priima ribotą bakterijų kiekį, todėl tarp atskirų padermių vyksta konkurencija. Dirvožemyje, kuriame yra laukinių gumbelinių bakterijų, konkurencingais kamienais užkrėsti augalai sudaro vidutiniškai 50-80 % gumbelių. Likusius gumbelius sudaro laukinės gumbelinės bakterijos.

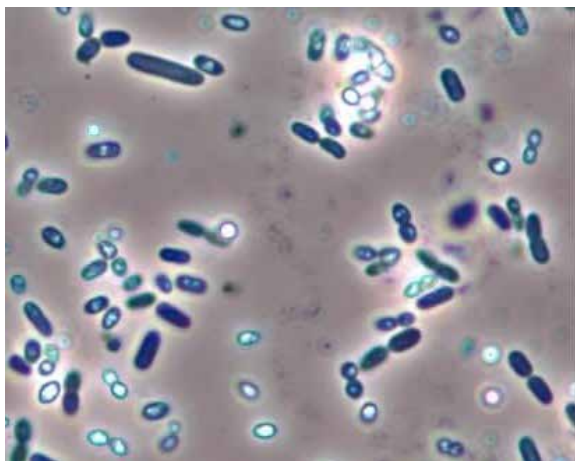
Efektivos gumbelinės bakterijos sudaro daugiau stambių gumbelių ant pagrindinės šaknies, o ant šoninių šaknų – smulkių ir mažiau. Tokie gumbeliai dėl pigmento leghemoglobino būna rožinės spalvos, kuri aiškiai matoma perpjovus gumbelį. **Neefektivos** gumbelinės bakterijos sudaro daug smulkių gumbelių ir ant pagrindinės, ir ant šoninių šaknų. Tokie gumbeliai skerspjūvyje yra balkšvai žalsvi, t. y. juose nėra leghemoglobino ir azoto fiksacija nevyksta. Efektivos bakterijos dar nėra veiksmingos simbiozės garantas pupiniams augalams. Bakterijos gali būti labai efektivos, bet nepakankamai konkurencingos arba nepasižyminčios kitomis būtinomis simbiozės savybėmis, ir tokia simbiozė nebus veiksminga. Priklausomai nuo gumbelinių bakterijų kamieno efektyvumo, augalų fiksuoto azoto kiekis gali sudaryti 70-90 % ir daugiau jiems reikalingo azoto. Apskaičiuota, kad hektare liucernų pasėlio, užkrėstų efektyviomis gumbelinėmis bakterijomis, per metus fiksuojama iki 300 kg (arba perskaičiavus – 900 kg amonio salietros), dobilų ir lubinų – iki 200 kg (arba 600 kg amonio salietros), o vienmečių pupinių augalų (žirnių, pupų, pupelių) – iki 120 kg (arba 360 kg amonio salietros) azoto.

Azoto fiksavimo aktyvumas – tai sugebėjimas fiksuoti kuo daugiau atmosferos azoto dėl specialios fermentinės sistemos veiklos, t. y. molekulinį azotą redukuoti į amoniako jonus (NH_3). *nif*-genai lemia molekulinio azoto fiksavimą.

Dirvožemiuose, kuriuose nuolat auginami arba savaime auga pupiniai augalai, aptinkama ir gumbelinių bakterijų. Lietuvoje ne visuomet būna ar visai nėra sojų, liucernų ar kitų naujai pasėtų pupinių augalų gumbelinių bakterijų. Jei dirvožemiuose nėra gumbelinių bakterijų arba jos neefektivos, augalus galima užkrėsti efektyviomis gumbelinėmis bakterijomis. Pramoniniu būdu gaminamas efektyvių gumbelinių bakterijų preparatas, dažniausiai vadinamas **nitraginu**. Nitragino preparatai skirstomi į keletą pagrindinių grupių: grynos gumbelinių bakterijos, išaugintos agarų arba skystoje terpėje; gumbelinės bakterijos, sumaišytos su įvairiomis balastinėmis medžiagomis (dirva, durpėmis, aliejumi, anglimis, ligninu ir kitomis medžiagomis); išdžiovintų gumbelinių bakterijų biomasė – sausas, liofilizuotas ir granuluotas nitraginas. Todėl dabar žinomi ivairaus pavidalo nitragino preparatai: agarų, dirviniai, skystieji, sausieji, lignino, durpiniai, granuluoti ir kitokie. Nitraginu pupinių augalų sėklos apveliamos (inokuliuojamos) prieš pat sėją.

Be pupinių augalų gumbelinių bakterijų, simbioziniais azoto fiksuotojams priklauso aktinobakterija *Frankia alni*, kuri gyvendama simbiozėje su alksnių, žilakrūmių, šaltalankių ir kai kurių kitų augalų, neaugančių Lietuvoje šaknimis, fiksuoja atmosferos azotą. Su subtropikų bei tropikų augalais simbiozę dažniausiai sudaro melsvabakterės (*Anabaena*, *Nostoc* ir kitos). Jos gumbelius dažniausiai sudaro ant lapų. Yra žinoma, kad azotą fiksuojantys mikroorganizmai gyvena simbiozėje ir su kai kuriais gyvūnais – termitais, augalų sultis čiulpiančiais vabzdžiais ir pan.

Nesimbiozinė azoto fiksacija. Nesimbioziniai azoto fiksuotojai mikroorganizmai nesiskverbia į augalų audinius ir azotą fiksuoja gyvendami laisvai dirvožemyje. Dabartiniu metu žinoma apie 400 rūšių nesimbiozinių azoto fiksuotojų. Tai įvairios aerobinės ir anaerobinės bakterijos. Jos skirstomos į dvi grupes: laisvąsias, kurios gyvena dirvožemyje ir neturi jokio tiesioginio ryšio su augalų šaknimis, ir asociatyvias, kurios gyvena dirvožemyje augalų šaknų zonoje (rizoplane ir rizosferoje). *Azotobacter chroococcum* yra žinomiausios laisvosios aerobinės nesimbiozinės azoto fiksuotojos. Šios gramneigiamosios bakterijos būna apie 4 μm skersmens, judrios, rutuliškos ir su kapsule (5.11 pav., 1). Jos jautrios dirvos rūgštingumui – dauginasi tik neutralioje ar silpnai rūgščioje dirvoje. Be *A. chroococcum*, azotą dar fiksuoja nesimbiozinės *A. vinelandii*, *A. beijerinckii*, *Azorhizophilus paspali*, *Azomonas agilis*, *A. insignis*, *A. macrocytogenes*, taip pat *Beijerinckia*, *Derxia*, *Klebsiella*, *Erwinia* genčių bakterijos, kai kurios *Pseudomonas* rūšys, aktinobakterijos *Arthrobacter*, melsvabakterės – *Nostoc*, *Anabaena* (5.11 pav., 2), *Calothrix* ir kitos.



1



2

5.11 pav. Mikroorganizmai nesimbioziniai azoto fiksuotojai: 1 – *Azotobacter chroococcum*; 2 – *Anabaena*
(iš <https://www.researchgate.net/>)

Laisvąsias anaerobines nesimbiozines azoto fiksuotojas bakterijas iš dirvožemio išskyrė 1893 m. S. Vinogradskis (**С. Виноградский**) ir pavadino *Clostridium pasteurianum*. Jos yra gramteigiamos lazdeliškos, 1,5 – 8,0 μm ilgio ir 0,8-1,3 μm storio, su žiuželiais. *C. pasteurianum* gyvena dirvožemyje kur skaido sacharidus, dekstrinus, organines rūgštis ir išskiria sviesto rūgštį, o gautą energiją panaudoja azotui fiksuoti. Tačiau azotą ji fiksuoja tik tuomet, kai dirvoje nėra laisvai prieinamų mineralinių ar organinių azotinių junginių.

1978 m. buvo atrastos bakterijos – asociatyvios azoto fiksuotojos. Jos gyvena C4 tipo fotosintezę vykdančių augalų (pavyzdžiui cukranendrių) rizoplane ir C3 tipo fotosintezę vykdančių augalų (avižių kviečių, miežių) rizoplane. Miglinių augalų šaknys išskiria sacharidus, organines rūgštis ir kitus junginius, kuriais minta asociatyvūs azoto fiksuotojai. Tai *Azospirillum*, *Klebsiella*, *Corynebacterium* ir kai kurių kitų genčių aerobinės bakterijos.

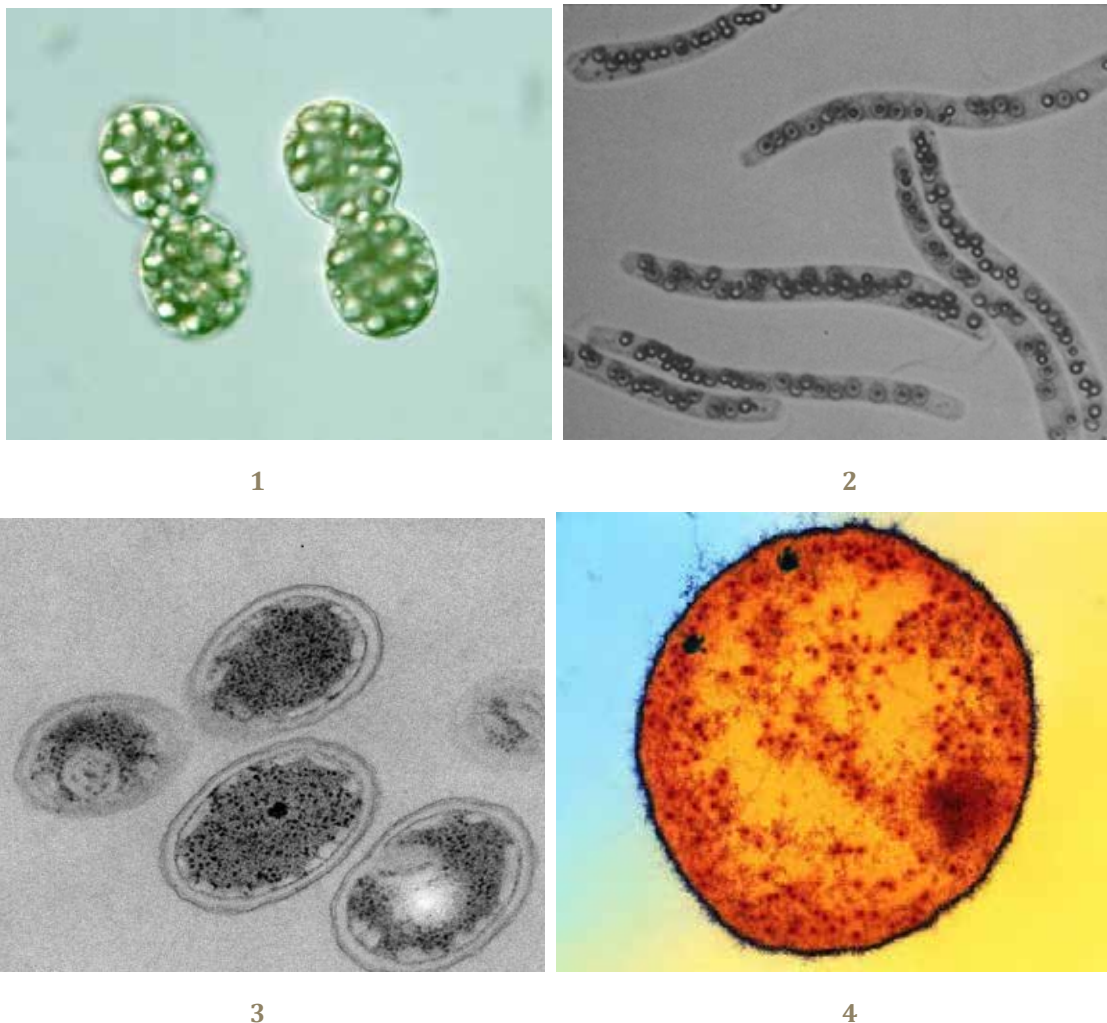
Visi mikroorganizmai azoto fiksuotojai fiksuoja daugiau azoto, kai iš dirvos jie negali gauti mineralinių ar organinių azoto junginių. Mokslininkų paskaičiavimais nesimbioziniai azoto fiksuotojai fiksuoja maždaug 26-86 kg ha^{-1} azoto. Laisvieji azoto fiksuotojai sudaro protokooperacinius ryšius su celiuliozę skaidančiais mikrobais, o asociatyvūs azoto fiksuotojai – su augalų šaknimis, iš jų gauna sacharidų, o pastaruosius aprūpina azoto junginiais. Visiems azoto fiksuotojams reikia nemažai drėgmės ir fosforo, jiems būtinas molibdenas, geležis, kurie įeina į azotą fiksuojančių fermentų sudėtį. Dirvožemyje azoto fiksuotojai yra labai naudingi – kuo daugiau jame tokių mikroorganizmų, tuo mažiau reikia naudoti azoto trąšų, tuo mažiau teršiama gamta tiek gaminant mineralines azoto trąšas, tiek jomis tręšiant. Paskaičiuota, kad Žemės planetoje mikroorganizmai kasmet fiksuoja 175-190 mln. t azoto.

5.4.3. Mikrobinė sieros junginių apykaita

Gamtoje siera aptinkama laisva, oksiduota ir redukuota organiniuose ir neorganiniuose junginiuose. Neorganiniai sieros junginiai – tai gryna siera (S) ir jos mineralai: piritas (FeS_2), galenitas (PbS), sfaleritas (ZnS), gipsas ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), anhidritas (CaSO_4). Sieros vandenilio (SH_2), sieros dioksido (SO_2) yra ugnikalnių dūmuose, daugelyje pelkių ir dumble. Dirvoje taip pat būna sulfatų – CaSO_4 , Na_2SO_4 , K_2SO_4 , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ir sulfidų – FeS_2 , Na_2S , ZnS ir kt. Siera įeina į kai kurių, ląstelėje esančių, organinių junginių sudėtį. Tai aminorūgštys (cistinas, cisteinas, metioninas), taip pat vitaminai (tiaminas, biotinas) ir kiti organiniai junginiai (glutathionas, kofermentas A). Su gyvūnų ir augalų liekanomis siera patenka į dirvožemį ar vandenį. Gyvūnų liekanose sieros būna daugiau negu augalų

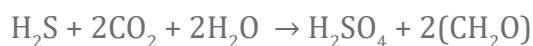
liekanose. Mikroorganizmai aktyviai dalyvauja gamtoje vykstančioje sieros apytakoje. Dauguma mikroorganizmų sierą įsisavina iš sulfatų arba organinių sieros junginių.

Neorganinių sieros junginių oksidacijos procesas vykdomas mikroorganizmų, vadinamas **sulfofikacija**. Jai vykstant, oksiduojami tokie junginiai kaip sieros vandenilis, elementinė siera, tiosulfatas, sulfidai ir tetrationsatai. Sulfofikaciją vykdo bespalvės siūlinės sierabakterės (*Achromatium*, *Macromonas*, *Thiovulum*, *Thiomicrospira*, *Thiosphaera*, *Acidophilium*, *Thermothrix*, *Thiobacterium*, *Thiospira*, *Beggiatoa*, *Thiothrix* ir kitos); fotosintezę vykdančios purpurinės sierabakterės (*Chromatium*, *Thiocystis*, *Thiospirillum*, *Thiocapsa*, ir kitos); žaliosios sierabakterės (*Chlorobium*, *Prosthecochloris*, *Ancalochloris*, *Chlorollexus*, *Heliothrix*, *Oscillochloris*, *Chloronema* ir kitos); tioninės bakterijos (*Thiobacillus*, *Sulfolobus*); kai kurios melsvabakterės ir archėjos (5.12 pav.).



5.12 pav. Bakterijos oksiduojančios sieros junginius: 1 – *Achromatium*; 2 – *Thiospirillum* 3 – *Chlorobium* 4 – *Sulfolobus* (iš <http://textbookofbacteriology.net/>)

Sierabakterės aptinkamos dirvožemyje, ir įvairiuose vandens telkiniuose, versmėse. Sierabakterės gyvena anaerobinėmis sąlygomis, jų vystymuisi reikalingas sieros vandenilis ir anglies dioksidas. Purpurinėms ir žaliosioms sierabakterėms dar būtina šviesa fotosintezei vykdyti. Sieros vandenilis bei kiti sieros junginiai oksiduojami iki sulfatų, arba sieros rūgšties, o anglies dioksidas redukuojamas iki organinių anglies junginių pagal tokią supaprastintą lygtį:



Sierabakterės vandenilio sulfidą oksiduoja dviem etapais. Iš pradžių jis oksiduojamas į sierą, kurią bespalvės siūlinės ir purpurinės sierabakterės gali kaupti savo ląstelėse granulių pavidalu. Jei aplinkoje baigiasi vandenilio sulfidas, bakterijos pradeda oksiduoti jų sukauptą sierą į sieros (sulfato)

rūgštį. Tioninės bakterijos oksiduoja sieros vandenilį ir kitus sieros junginius į sieros rūgštį nesudarydamos ir nekaupdamos grynos sieros. Daugelis šių bakterijų rūšių yra acidofilinės ir termofilinės, t. y. gali vystytis tik labai rūgščioje terpėje (pH 2,2) ir aukštesnėje nei 80°C temperatūroje. Todėl jos aptinkamos tik vulkaninės kilmės karšto vandens telkiniuose.

Dėl sierbakterių ir tioninių bakterijų veiklos susidariusi sieros rūgštis reaguoja su dirvožemio šarminiais elementais ar junginiais ir susidaro įvairūs sulfatai, kurie yra geriausiai augalų įsisavinamos sieros druskos. Taigi, sulfifikacija yra pageidautinas reiškinys. Kai kurios tioninės bakterijos, pvz., *Thiobacillus ferrooxidans*, oksiduoja ne tik sieros, bet ir geležies junginius bei sunkiųjų metalų sulfidus. Šios bakterijos kartais naudojamos hidrometalurgijoje išskiriant iš sulfidų varį ir retuosius metalus: germanį, galį, seleną.

Neorganinių sieros junginių redukcijos procesas vykdomas mikroorganizmų, vadinamas **desulfifikacija**. Tai atvirkščias procesas sulfifikacijai, t. y. toks procesas, kai bakterijos sulfatus ($-\text{SO}_4$), ditionitus ($-\text{S}_2\text{O}_4$), tiosulfatus ($-\text{S}_2\text{O}_3$) ar kitus oksiduotus sieros junginius redukuoja į vandenilio sulfidą (H_2S). Desulfifikacija vyksta užpelkėjusiose dirvose, durpynuose, jūrose, limanuose ir kituose vandens telkiniuose. Sulfatų redukcija labai paplitusi gamtoje. Jai vykstant, kaupiasi H_2S . Sieros vandeniliui oksiduojantis, formuojasi naturalūs sieros telkiniai. Sieros vandeniliui susikaupus dirvožemyje, žūva augmenija, o vandens telkiniuose – augalai ir gyvūnai. Pavyzdžiui, Juodojoje jūroje 200 m gylyje sieros vandenilis pražudė visus gyvus organizmus. Sulfatus redukuojančios bakterijos skaido ir naftos produktus, pagreitina požeminių metalo konstrukcijų koroziją, todėl desulfifikacija dažniausiai yra žalingas procesas. Ją atlieka anaerobinės bakterijos (*Desulfovibrio*, *Desulfotomaculum*), kvėpavimo metu naudojančios sulfatų deguonį, todėl jų kvėpavimas dar vadinamas **sulfatiniu kvėpavimu** ir detaliau aprašytas skyriuje 6.2.3.

Organinius sieros junginius mineralizuoja įvairūs heterotrofiniai aerobiniai ir anaerobiniai mikroorganizmai. Yrant organiniams sieros junginiams, be sieros vandenilio, susidaro įvairių galutinių produktų (pvz., merkaptanų, sulfatų, sulfidų, mineralinės sieros). Šias medžiagas toliau panaudoja kiti mikrobai, jas oksiduodami arba redukuodami. Aerobinėmis sąlygomis tai vykdo įvairios puvinimo bakterijos – *Bacillus subtilis*, *Proteus vulgaris*, aktinomicetai, *Microsporum*, *Aspergillus* genčių grybai ir kt. Baltymų skaidymas, arba amonifikacija detaliau aprašyta skyriuje 5.2.2.1.

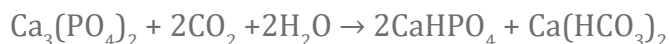
5.4.4. Mikrobinė fosforo junginių apykaita

Gamtoje neorganinio fosforo yra mineraluose: kalcio fosfatuose – apatituose, oksiapatituose, fluoroapatituose, fosforituose, fosfatuose arba geležies oksifosfatuose (vivianite). Žemės plutoje fosforo yra $8 \cdot 10^{-2} \%$, dirvoje – dešimtosios ir šimtosios procento dalys jos masės. Juodžemiuose jo būna 0,1- 0,2 %, priesmėliuose 0,02 – 0,05 %, o vandenyje – 0,01 – 0,07 mg/l. Augaluose būna nuo 0,05 iki 0,5 % fosforo. Gyvūnuose būna apie 3 % fosforo. Jo yra nukleorūgščių, fosfolipidų, kofermentų, ATP, sacharidų esterių ir kitų junginių sudėtyje kaip ortofosfato rūgšties (H_3PO_4) liekana. Su augalų ir gyvūnų liekanomis fosforas patenka dirvą. Čia jo būna nuo 25 iki 85 % įvairiuose organiniuose junginiuose. Vieni mikroorganizmai skaidydami organinius fosforo junginius išlaisvina ortofosfato rūgštį ir ją naudoja, kiti mikrobai naudoja fosforą iš mineralinių fosfatų.

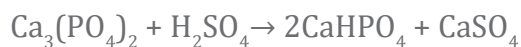
Aerobinėmis sąlygomis organinius fosforo junginius ardo įvairūs mikroorganizmai: bakterijos (*Pseudomonas*, *Bacillus*, *Actinomyces* ir kt.), mikroskopiniai grybai (pelėsiai – *Penicillium*, *Aspergillus*, *Rhizopus*, *Trichothecium*, *Alternaria* ir kt., bei mieliagrybiai – *Rhodotorula*, *Saccharomyces*, *Candida*, *Hansenula* ir kt.). Jie mineralizuoja fosforo organinius junginius, atskeldami nuo jų ortofosfato rūgštį. Ypač aktyviai šią rūgštį iš organinių junginių išskiria bakterija *Bacillus megaterium*, todėl įvairiose šalyse iš šių bakterijų gaminamas preparatas, vadinamas fosforobakterinu ar kitais pavadinimais. Šiuo preparatu prieš sėją užkrečiamos sėklos. Dygstant augalams, bakterijos patenka ant šaknų, dauginasi

ir ardo dirvožemio organinius fosforo junginius, todėl pagerėja augalų mityba. Veikiant fosfobakteriui, augalų derlius gali padidėti 7-17 %. Nustatyta, kad šis preparatas skatina augalų šaknų sistemos vystymąsi, daigų augimą. *B. megaterium* sintetina kai kurias biologiškai aktyvias medžiagas, vitaminus – tiaminą, piridoksį, biotiną, pantoteno ir nikotino rūgštis, kobalaminą ir kt.

Mineraliniai fosforo junginiai dažniausiai netirpsta ar blogai tirpsta vandenyje, todėl augalai jų beveik nepasisavina. Daugelis dirvožemio mikroorganizmų (bakterijos *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Micrococcus*, *Mycobacterium* ir mikroskopiniai grybai *Penicillium*, *Aspergillus* ir kt.), tirpdo neorganinius fosforo junginius. Šie mikrobai į dirvožemį išskiria rūgštis ir anglies dioksidą. CO₂ vandenyje ir virsta angliarūgšte, kuri reaguoja su fosfatais:



Veikiant nitrifikuojančioms bakterijoms (*Nitrobacter*, *Nitrococcus* ir kt.), susidaro azoto rūgštis, o veikiant sierabakterėms (*Achromatium*, *Thiospirillum* ir kt.) – sieros rūgštis. Šie junginiai taip pat tirpdo fosforo mineralus:



Taip gaunama dviguba nauda: neutralizuojamos rūgštys ir sudaromos jų druskos (nitratai, sulfatai), o netirpūs fosfatai paverčiami tirpiaisiais ir šiuos junginius augalai jau gali pasisavinti.

5.4.5. Mikrobinė kitų elementų apykaita

Geležis būna įvairių fermentų dalyvaujančių oksidacijos-redukcijos reakcijose sudėtyje, todėl būtina visiems gyviems organizmams. Augaluose ji būtina chlorofilo, o gyvūnuose – hemoglobino susidarymui. Geležis (Fe²⁺ ir Fe³⁺) dalyvauja citochromų sintezėje kaip fermentų ir elektronų pernešančių baltymų kofaktorius. Geležies dirvoje yra daug, tačiau daugiausia – sunkiai tirpstančiuose junginiuose, kurių augalai negali pasisavinti. Todėl geležies apytakai mikroorganizmai yra labai svarbūs – jie paverčia tirpiaisiais mineralinius, taip pat suardo organinius šio elemento junginius. Kai kurios geležies bakterijos, oksiduodamos redukuotus Fe²⁺ ir Fe³⁺ jonus, gauna energiją, kurią naudoja fiksuoti CO₂. Neorganinius geležies junginius oksiduoja *Leptothrix*, *Crenothrix*, *Gallionella*, *Metallogenium* ir kitų genčių bakterijos. Pavyzdžiui, *Leptothrix* divalentės geležies jungimus (FeCO₃) oksiduoja iki trivalentės Fe₂(CO₃)₃, o šiuos paverčia Fe(OH)₃:



Iš trivalentės geležies (III) hidroksido Fe(OH)₃ susidarė pelkių ir ežerų rūda. Be to, geležies hidroksidas gali kauptis ir užkimšti vandentiekio ar drenažo vamzdžius. Chemolitoautotrofinės tioninės bakterijos, pavyzdžiui *Thiobacillus ferrooxidans* oksiduodamos geležį, atsipalaidavusią energiją naudoja anglies dioksidui pasisavinti:



Anaerobinėmis sąlygomis desulfokuojančių bakterijų sieros junginiai reaguoja su žemėje esančiais geležiniais įrenginiais (pavyzdžiui dujotiekio, naftotiekio ar vandentiekio vamzdžiais) sudarydami geležies sulfidą (FeS) bei geležies (II) hidroksidą Fe(OH)₂, o jie yra geležies korozijos priežastis. Dėl tokios korozijos per metus geležinis vamzdis gali suplonėti maždaug 0,5 mm.

Kalio (K⁺) aptinkama ortoklazo, karnalito, kainito, silvinito ir kitų mineralų sudėtyje. Tačiau šie junginiai mažai tirpūs ar visai netirpūs vandenyje ir tik nedidelę, dirvoje esančio, kalio dalį augalai gali pasisavinti. Veikiant vandeniui ir mikroorganizmams, mineralai suyra, virsta molio klodais bei tirpiomis kalio druskomis, kurias augalai jau gali pasisavinti. Kai kurie dirvos mikroorganizmai – bakterijos bei dumbliai skaido kalio turinčius mineralus, ypač alūno silikatus:



Dirvoje aptinkama specifinių „silikatinių“ bakterijų, kurios aktyviai skaido aliumosilikatus. Neigiamas krūvis šių mineralų kristalinėje gardelėje kompensuojamas kalio, kalcio ar kitais katijonais. Svarbiausioji bakterija, dalyvaujanti aliumosilikatų skaidyme, yra *Bacillus mucilaginosus*. Šių bakterijų biomasės pagamintu preparatu kartais apveliamos žemės ūkio augalų sėklos prieš sėją. Nustatyta, kad tuomet derlius padidėja 5,7 – 6,8 %.

Kalis mikroorganizmų ląstelėse aktyvuoja įvairias fermentų sistemas, pvz., dalyvaujančias baltymų sintezėje. Kalio jonai būtini, susidarant iRNR ir ribosomų kompleksui – tRNR susijungimui su ribosomomis. Kalio poreikis priklauso nuo terpės pH. Pvz., sumažėjus terpės pH nuo 7 iki 6, *Klebsiella* bakterijų ląstelėse kalio padaugėja 30 %. Kalio ląstelėje būna daugiau ir padidinus tepėje NaCl kiekį.

Kalcis (Ca^+) dirvožemyje ir uolienose dažniausiai yra kacio karbonato (CaCO_3) pavidalu ir mažai tirpus. Mikroorganizmai ir augalai išskiria įvairias rūgštis, kurios reaguoja su kalcio karbonatu sudarydamos kalcio hidrokarbonatą – $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$, o jis yra tirpus. Pakitus vandens reakcijai, jis vėl virsta kalcio karbonatu ir nusėda. Vandeniui garuojant, dažnai sudaromi klintiniai tufai. Kalcio hidrokarbonatas virsta kalcio karbonatu ir dėl vandens augalijos (dumblių) veiklos. Šiems augalams iš kalcio hidrokarbonato pasisavinus CO_2 , jis virsta karbonatu ir iškrinta kaip nuosėdos augalų paviršiuje. Atgyvenus dumbliams, karbonatai kaupiasi vandens telkinio dugne ir ilgainiui susidaro kalkiniai sapropeliai (gr. *sapros* supuvęs + gr. *pelos* – dumblas). Klintiniais tufais ir sapropeliais rekomenduojama tręšti rūgščias dirvas ir taip kalcis vėl įtraukiamas į naudingą žemės ūkiui apykaitos ciklą.

Kalcio jonai mikroorganizmų ląstelėse dalyvauja, susidarant želatinazei, fiksuojant azotą, didina bakterijų sporų atsparumą aukštai temperatūrai.

Magnis (Mg^{2+}) yra daugelio fermentų kofaktorius (pvz., aktyvuoja heksokinazę), stabilizuoja ląstelės membranas, svarbus ribosomos dalelių agregacijai, sudaro kompleksą su ATP ir pan., todėl magnio mikroorganizmams reikia gana daug.

Manganas gali sudaryti divalenčius, trivalenčius ir keturvalenčius junginius. Augalai manganą pasisavina tik iš jo divalenčių druskų. Mangano apykaita glaudžiai susijusi su geležies apykaita. Mangano apykaitoje dalyvauja gelžbakterės ar artimi jiems mikroorganizmai, kurie divalenčius mangano junginius oksiduoja trivalenčius, ir augalai jų nepasisavina. Tai bakterija (*Arthrobacter*), grybai (*Curvularia*, *Periconia*) ir kiti mikrobai. Anaerobinėmis sąlygomis mikrobai keturvalenčius mangano junginius redukuoja iki divalenčių.

Molibdenas įeina į bakterijų ląstelių azotą fiksuojančių ir nitratus redukuojančių fermentų sudėtį. Rūgščių dirvų kalkinimas didina molibdeno, kalcio, magnio prieinamumą augalams, t. y. mikroorganizmai jį geriau išskiria iš įvairių junginių.

Natris (Na^+) būtinas ne visiems mikroorganizmams ir jo kiekis ląstelėje paprastai atspindi mikrobų gyvenamąją aplinką. Pavyzdžiui, jūros vandenyje yra palyginti didelis Na^+ kiekis ir čia gyvantiems mikroorganizmams augti dažniausiai reikia nemažai Na^+ . Priešingai, gėlavandenės mikrobų rūšys, paprastai sugeba augti, nesant Na^+ .

K, Mg, Ca ir Na į ląsteles dažniausiai patenka druskų (chloridų arba sulfatų) pavidalu.

KLAUSIMAI

1. Kaip ir kokie mikrobai oksiduoja angliavandenilius?
2. Kokie junginiai vadinami ksenobiotikais ir kokie mikrobai juos skaido?
3. Kam ir kokie mikrobai skaido celiuliozę?
4. Kokį reiškinį vadiname amonifikavimu?
5. Kokie yra azotingi organiniai junginiai?
6. Koks proteazių ir peptidazių vaidmuo skaidant baltymus?
7. Kokie mikrobai dekarboksiluoja aminorūgštis ir kokie galutiniai dekarboksilinimo produktai?
8. Kaip ir kokios bakterijos amonifikuoja karbamidą?
9. Kaip ir kokie mikroorganizmai amonifikuoja chitiną?
10. Kokį reiškinį vadiname nitrifikavimu ir kokios bakterijos tai atlieka?
11. Kokį reiškinį vadiname azoto imobilizavimu?
12. Kuo skiriasi tiesioginis ir netiesioginis denitrifikavimas?
13. Kokį reiškinį vadiname molekulinio azoto fiksavimu ir kokie mikrobai fiksuoja azotą?
14. Kokie mikrobai priklauso simbioziniam azoto fiksotojams?
15. Kas yra gumbelių bakterijų virulentiškumas, efektyvumas, konkurentiškumas, specifiškumas?
16. Kas priklauso nesimbioziniam azoto fiksotojams?
17. Kuo skiriasi laisvieji ir asociatyvūs azoto fiksotojai ir kiek azoto jie fiksuoja?
18. Kokiomis sąlygomis fiksuojamas azotas ir kaip aerobiniai azoto fiksotojai tai atlieka?
19. Kokie mikroorganizmai ir kokio pavidalo išlaisvina sierą iš organinių junginių?
20. Kaip bespalvės siūlinės sierabakterės oksiduoja H_2S ?
21. Kaip tioninės bakterijos oksiduoja H_2S ?
22. Kaip sieros apykaitoje dalyvauja purpurinės ir žaliosios sierabakterės?
23. Kaip vadinamas procesas, kai oksiduoti sieros junginiai redukuojami ir kokios bakterijos dalyvauja šiame procese?
24. Kaip mikroorganizmai dalyvauja fosforo apykaitoje?
25. Kaip mikroorganizmai dalyvauja geležies apykaitoje?
26. Kaip mikroorganizmai dalyvauja K, Mn, Ca, Mo apykaitoje?

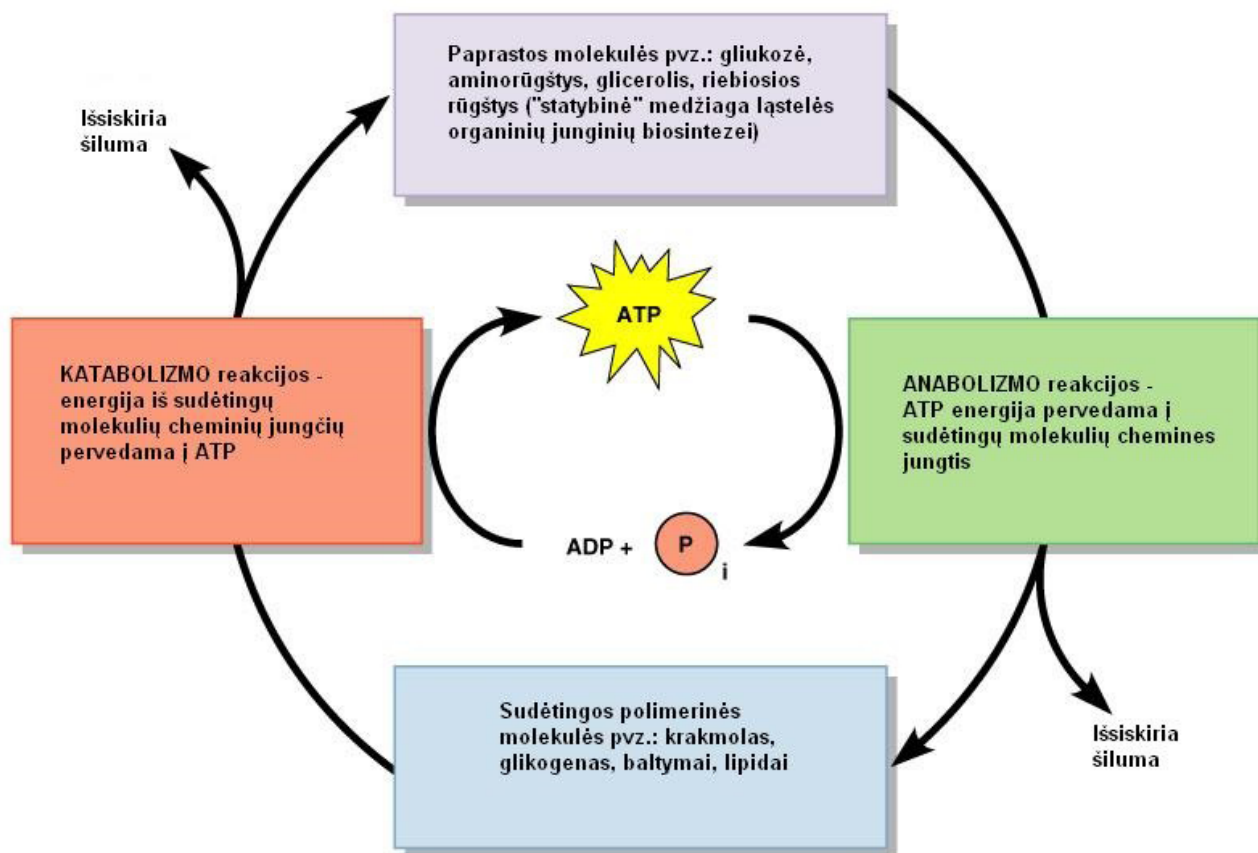
6. METABOLIZMAS, ARBA MEDŽIAGŲ IR ENERGIJOS APYKAITA

Metabolizmas (gr. *metabolē* – pakeitimas, perstūmimas) yra cheminių reakcijų visuma, arba medžiagų ir energijos apykaita vykstanti kiekvienoje gyvoje ląstelėje. Metabolizmo metu vyksta du priešingi procesai – **katabolizmas** (gr. *katabolē* – numetimas žemyn), arba disimiliacija (lot. *dissimilatio* – virtimas nepanašiu), ir **anabolizmas** (gr. *anabolē* – (pa)kilimas), arba asimiliacija, biosintezė (gr. *bios* – gyvybė + *synthesis* – sujungimas).

Katabolizmas – gyvoje ląstelėje vykstančio metabolizmo proceso dalis, kurios metu sudėtingos maisto medžiagos (pvz., angliavandeniai, lipidai, baltymai ir t. t.) yra suskaidomi į paprastesnes medžiagas (CO_2 , H_2O , NH_3) – metabolitus. Medžiagų molekulėse nutrūkus cheminėms jungtims, išsiskiria energija, kuri ląstelėje sukaupiama ATP ir redukuotų nukleotidų kofermentų (NADH, FADH_2) forma, arba išsisklaido aplinkoje šilumos pavidalu. Katabolizmo metu polisacharidai skaidomi į monosacharidus, riebalai – į riebalų rūgštis ir glicerolį, o baltymai – į aminorūgštis. Tai – hidrolizės reakcijos, kurioms reikia vandens cheminių jungčių nutraukimui.

Anabolizmas, arba biosintezė – tai sudėtingų medžiagų (nukleorūgščių, baltymų, sacharidų ir kt.) reikalingų organizmui, sintezė iš paprastesnių, mažiau sudėtingų medžiagų, naudojant katabolizmo metu ATP molekulėse sukauptą energiją. Nukleorūgštys sintetamos iš purinų, pirimidinų, pentozų, ortofosfato rūgščių; baltymai – iš aminorūgščių; oligosacharidai, polisacharidai – iš monosacharidų.

Katabolizmo ir anabolizmo reakcijos organizme visuomet vyksta kartu, daugelis reakcijų ir tarpiniai junginiai būna tie patys, tik reakcijos kryptys priešingos (6.1 pav.).



6.1 pav. Chemoorganoheterotrofų metabolizmo metu vykstanti medžiagų ir energijos apykaita
(iš <http://web2.mendelu.cz/>)

Metabolizmo metu skaidomi junginiai ir susidarantys produktai turi nevienodą reikšmę, todėl paprastai išskiriami du metabolizmo tipai:

Pirminis (centrinis) metabolizmas. Tai pagrindiniai ir gyvybiškai būtini medžiagų virsmai (svarbiausių junginių sintezė ir skaidymas). Jame apdorojami gana dideli kiekiai medžiagų. Pvz., suaugusio žmogaus organizme per parą visiškai suoksiduojami keli šimtai gramų gliukozės. Pagrindinėje medžiagų apykaitoje metabolinių kelių nedaug, jie labai panašūs arba tokie patys visuose gyvuose organizmuose.

Antrinis metabolizmas. Jo metabolinuose keliuose sintetinami ar skaidomi labai maži kiekiai medžiagų. Šis metabolizmas dažnai vyksta tik susidarius tam tikroms sąlygoms. Antrinio metabolizmo metu gaminamos specialios ląstelėms ar organizmams būdingos ir dažniausiai biologiškai aktyvios medžiagos – antibiotikai, toksinai, hormonai. Antrinių metabolinių kelių mikroorganizmų ląstelėse žymiai daugiau, nei pagrindinių, didesnė metabolitų įvairovė ir jie ištirti kur kas mažiau.

Cheminių reakcijų metu nutraukiami arba sudaromi molekulėse esantys cheminiai ryšiai. Reakcijoms vykti reikia nuolatinio atomų, jonų arba molekulių tarpusavio susidūrimo, kuris priklauso nuo tų dalelių išsidėstymo, judėjimo greičio bei energijos kiekio (**aktyvacijos energijos**), būtino reakcijai vykti. Padidėjus temperatūrai, slėgiui bei molekulių skaičiui, dalelės dažniau susiduria ir reakcijos vyksta energingiau – didėja jų greitis. Tačiau aukšta temperatūra ar slėgis pažeidžia ląsteles, sutrinka jų funkcijos ir organizmai gali žūti. Natūrali organizmų ir jų ląstelių temperatūra ir slėgis yra per žemi, kad cheminės reakcijos, palaikančios gyvybines organizmo funkcijas, vyktų pakankamai sparčiai. Todėl organizmuose metabolizmo reakcijas vykdo ir pagreitina (katalizuoja) specifiniai baltymai – **fermentai** (lot. *fermentum* – raugas).

6.1. Fermentai

Medžiagos, kurios greitina chemines reakcijas, bet, jų metu nekeičia savo struktūros, vadinamos **katalizatoriais** (gr. *katalysis* – suardymas). Fermentai yra biologiniai katalizatoriai, kurie pagreitina apie 5000 organizmuose vykstančių metabolinių reakcijų. Jie yra baltymai, kurių molekulinė masė svyruoja nuo 10000 iki kelių milijonų daltonų (molekulių masės matavimo vienetai). Kiekvienas iš kelių tūkstančių žinomų fermentų turi savitą erdvinę konfigūraciją, priklausančią nuo pirminės, antrinės ir tretinės baltymo struktūros. Tokia specifinė kiekvieno fermento forma padeda atpažinti reikiamą substratą tarp daugybės kitų panašių molekulių. Esant optimalioms sąlygoms, jie katalizuoja ir vykdo reakcijas iki 10^8 - 10^{10} kartų greičiau negu jos vyktų be fermentų. Virtimo skaičius (didžiausias substrato molekulių skaičius, kurias fermentas kiekvieną sekundę verčia reakcijos produktu) svyruoja nuo 1 iki 10000, kartais gali siekti ir iki 500000. Pavyzdžiui, fermento laktato dehidrogenazės virtimo skaičius yra 1000, o fermento DNR polimerazės šis skaičius yra 15.

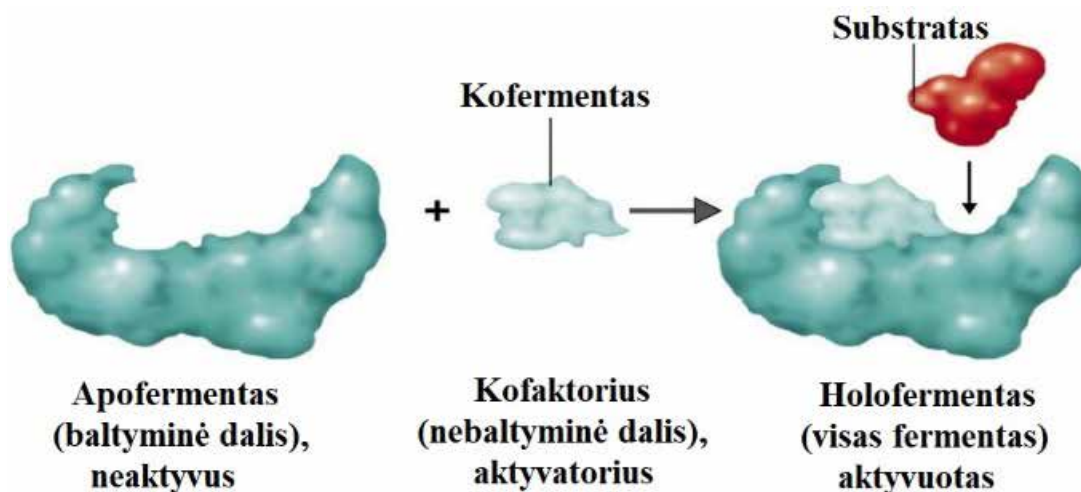
Fermentų klasifikacija. Dažniausiai vartojami trivialieji (lot. *trivialis* – paprastas, kasdieniškas) fermentų pavadinimai, kurie sudaromi iš medžiagos arba reakcijos, kurią fermentas katalizuoja, pavadinimo pridedant, priesagą **-azė**. Pvz., **celiuliazė** skaido celiuliozę, **amilazė** (gr. *amylon* – krakmolas) skaido krakmolą, **dehidrogenazė** (lot. *de* – atskyrimas, pašalinimas panaikinimas + lot. *hydroenium* vandenilis) atskelia vandenilį ir t. t. Pagal tarptautinės biochemikų sąjungos komisijos klasifikacijos nuostatas, fermentai skirstomi į klases, jos – į poklasių, poklasiai į popoklasių, popoklasiai – į konkrečius fermentus. Yra 6 fermentų klasės, kiekvienos jų pavadinimai apibūdina specifiškas reakcijas, kurias jie katalizuoja (6.1 lentelė).

6.1 lentelė. Fermentų klasifikacija pagal katalizuojamas chemines reakcijas

Klasė	Katalizuojamos reakcijos	Reakcijos pavyzdys	Pavyzdžiai
Oksidoreduktazės	Katalizuoja oksidacijos – redukcijos reakcijas. Iš oksiduojamo substrato paimtus elektronus perduoda redukuojamam substratui	$AH + B \rightarrow A + BH$ (redukuota forma) $A + O \rightarrow AO$ (oksiduota forma)	Dehidrogenazės, peroksidazės, reduktazės ir kt
Transferazės	Katalizuoja funkcinų grupių (metil-, acil-, amino- ar fosfatinės) pernašą nuo vienos molekulės ant kitos arba iš vienos tos pačios molekulės dalies į kitą.	$AB + C \rightarrow A + BC$	Aciltransferazės, metiltransferazės, kinazės ir kt.
Hidrolazės	Katalizuoja cheminių jungčių C-O, C-N ar C-S skaidymą dalyvaujant vandeniui.	$AB + H_2O \rightarrow AOH + BH$	Amilazės, lipazės, proteazės ir kt
Liazės	Nedalyvaujant vandeniui skaido substratą (C-C, C-N, C-O ar C-S), sudarydami dvigubą jungtį, arba prijungia funkcinės grupės prie dvigubosios jungties.	$RCOCOOH \rightarrow RCOH + CO_2$	Dekarboksilazės, dehidratazės
Izomerazės	Katalizuoja tos pačios molekulės vidumolekulinį persigrupavimą	$AB \rightarrow BA$	Mutazės, racemazės
Ligazės	Naudodami ATP hidrolizės metu išsiskiriančią energiją, katalizuoja C-O, C-S, C-N ar C-C kovalentinių jungčių susidarymą	$X + Y + ATP \rightarrow XY + ADP + Pi$	Sintetazės, ligazės

Pavyzdžiui, oksidoreduktazių klasės fermentai dalyvauja oksidacijos-redukcijos reakcijose. Kai oksidacijos reakcijose substratas praranda vandenilį, kitų reakcijų metu jis gauna deguonies. Oksidoreduktazių klasės fermentai, kurie perneša vandenilį, vadinami dehidrogenazėmis, kurie prijungia vandenilį – oksidazėmis. Be to, dehidrogenazės ir oksidazės turi dar savitesnius pavadinimus, priklausančius nuo fermentų veikiamo substrato (pvz., laktato dehidrogenazė, citochromo oksidazė ir kt.).

Fermentų struktūra. Dalis fermentų, kuriuos sudaro tik baltyminė dalis vadinami vienkomenčiais fermentais, tačiau daugumą fermentų sudaro kelios sudėtinės dalys ir jie vadinami dvikomenčiais fermentais. **Vienkomenčiai fermentai** sudaryti iš baltymų molekulių kurių masė nuo 10 tūkst. iki kelių milijonų daltonų. Tai dažniausiai hidrolazių klasės fermentai. Dvikomenčiai fermentai sudaryti iš baltymų molekulių sujungtų su nebaltyminėmis dalimis. Baltyminė dalis vadinama **apofermentu**, o nebaltyminė – **kofaktoriumi** (lot. *co...* su, kartu + lot. *factor* – darytojas, gamintojas) – kofermentu arba prostetine (gr. *prosthētos* – pridėtinis) grupe. Apofermentas kartu su kofermentu sudaro **holofermentą** t. y. visą fermentą (6.2 pav.)



6.2 pav. Fermento struktūra ir substrato atpažinimo principas
(iš <https://www.quora.com/What-are-apoenzymes-1>).

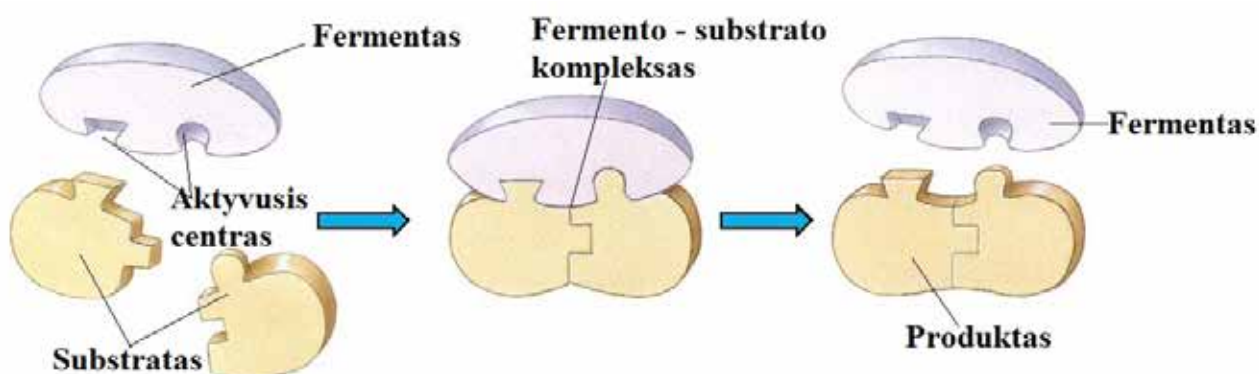
Kofermentai padeda fermentui prisijungti atomus, atskirtus nuo substrato, arba atiduoti atomus, kurių reikia substratui. Kiti kofermentai veikia kaip elektronų nešikliai, perkeliantys elektronus nuo substrato ant kitų molekulių vėlesnėms reakcijoms. Pašalinus kofermentą, apofermentas netenka reakcijų katalizavimo savybių. Kofermentai dažnai būna sudėtingi organiniai junginiai, pavyzdžiui vandenyje ar riebaluose tirpūs vitaminai (6.2 lentelė).

6.2 lentelė. Vitaminai ir jų funkcijos mikroorganizmų metabolizme

Vitaminas	Vitamins, as kofermento paskirtis
Vitaminas B ₁ (tiaminas)	Kokarboksilazės kofermento dalis; dekarboksilinimo reakcijos, piruvato metabolizmas
Vitaminas B ₂ (riboflavinas)	Flavino adenindinukleotidas (FAD), penėša vandenilio jonus (protonus)
Vitaminas B ₃ (vitaminas PP arba nikotino rūgštis)	Nikotinamidadenindinukleotidas (NAD), penėša vandenilio jonus (protonus)
Vitaminas B ₅ (pantoteno rūgštis)	Kofermento A dalis, dalyvauja piruvato ir lipidų metabolizme, perneša acetilo grupę
Vitaminas B ₆ (piridoksinas)	Aminorūgščių metabolizmo kofermentas, dalyvauja peramininimo, dekarboksilinimo, racemizacijos procesuose.
Vitaminas B ₇ (vitaminas H)	Biotinas, dalyvauja karboksilinimo reakcijose, sacharidų ir riebalų rūgščių sintezėje.
Vitaminas B ₉ (folio rūgštis)	Kofermentas (tetrahidrofolio rūgštis), dalyvauja nukleorūgščių ir aminorūgščių sintezėje
Vitaminas B ₁₂ (ciankobalaminas)	Kofermentas (metilo ciankobalamidas) padeda pernešti metilo grupes aminorūgščių metabolizme
Vitaminas C (askorbo rūgštis)	Dalyvauja oksidacijos-redukcijos reakcijose, veikia kaip reduktorius.
Vitaminas E (tokoferolis)	Antioksidantas, saugo metabolizmą nuo laisvųjų radikalų žalingo poveikio.
Vitaminas K (naftochinonai)	Kofermentų grupė, dalyvauja pernešti elektronų pernašoje

Kofaktoriais dažnai būna ir metalų jonai. Pavyzdžiui, Cu^{2+} – citochromoksidazėje; Fe^{2+} arba Fe^{3+} – katalazėje, peroksidazėje; K^{+} – piruvatkinazėje; Mg^{2+} – heksokinazėje; Mn^{2+} – arginazėje; Mo^{6+} – dinitrogenazėje; Ni^{2+} – ureazėje; Se^{2+} – peroksidazėje; Zn^{2+} – alkoholdehidrogenazėje.

Fermentų veikimo mechanizmas. Fermentai greitina chemines reakcijas vidutiniškai 10^{10} kartų sumažindami molekulių laisvąją aktyvavimo energiją, kuri reikalinga pervesti molekules į aktyvią būseną, kad jos dalyvautų reakcijose. Nors ne visiškai aišku, kaip fermentai iš tiesų mažina aktyvacijos energiją, manoma, kad fermentų veikimas prilygsta rakto ir spynos sąveikai, t.y. fermentai yra specifiški atskiriems substratams. Pavyzdžiui, specifinis fermentas gali katalizuoti peptidinių ryšių tik tarp dviejų aminorūgščių. Kiti fermentai gali hidrolizuoti krakmolą, bet ne celiuliozę. Abu junginiai yra polisacharidai, sudaryti iš vienodų gliukozės subvienetų, tačiau skiriasi subvienetų išsidėstymas šiuose junginiuose. Fermentai yra specifiški todėl, kad aktyviųjų centrų struktūra atitinka substratą panašiai kaip spyna atitinka raktą. Substrato molekulės dažniausiai yra mažesnės už fermentą, ir paprastai kelios aminorūgštys suformuoja aktyvųjį centrą, kuriame vyksta reakcija. Kai fermento erdvinė konfigūracija atitinka substrato molekulių konfigūraciją, tik tada fermentas veikia (6.3 pav.):



6.3 pav. Fermento veikimo mechanizmas (iš <https://schoolbag.info/biology/concepts/28.html>)

Dar nėra tiksliai nustatyta, kaip fermentas savo aktyviajame centre sąveikauja su substrato molekule, bet spėjama, kad fermentinės reakcijos vyksta tokia tvarka:

- Substrato paviršius liečiasi su fermento aktyviuoju centru – molekulės paviršiaus specifinė vieta ir susidaro laikinas junginys – fermento-substrato kompleksas;
- Substrato molekulė pakinta – ji išskaidoma arba sujungiama su kita substrato molekule, pergrupuojami atomai;
- Pakitusios substrato molekulės (reakcijos produktai) atsiskiria nuo fermento molekulės, nes jos nebeatitinka fermento aktyviojo centro;
- Laisvas fermentas gali vėl reaguoti su kitomis substrato molekulėmis.

Fermentų aktyvumas labai priklauso nuo aplinkos veiksnių. Svarbiausi iš jų yra temperatūra, pH, substrato koncentracija ir inhibitoriai.

Fermentinės reakcijos vyksta sparčiai tik tuomet kai fermentų veiklai temperatūra yra optimali. Krentant temperatūrai, molekulės juda lėčiau ir joms gali nepakakti aktyvacijos energijos reakcijai įvykti. Dėl per aukštos temperatūros fermentinių reakcijų greitis taip pat sparčiai mažėja, nes gali prasidėti fermento denatūracija, kai pakinta aminorūgščių išsidėstymas aktyviajame centre. Įvykus denatūracijai, fermentas negrįžtamai praranda savo erdvinę struktūrą, katalizines savybes ir biologinį aktyvumą.

Dauguma fermentų aktyvūs, tik esant optimaliai pH reikšmei. Didėjant ar mažėjant rūgštingumui, fermento aktyvumas ir reakcijos greitis sparčiai mažėja. Pakitus H^+ jonų koncentracijai, daugelis fermento aminorūgščių ir baltymo struktūra taip pat kinta, o dideli pH pakylčiai sukelia baltymo denatūraciją.

Optimalus fermento ir substrato kiekis gali katalizuoti reakciją maksimaliu greičiu. Esant didelei substrato koncentracijai fermentas yra saturuojamas (lot. *saturatio* – įsotinimas), t. y. substratas arba produkto molekulės užima visų fermento molekulių aktyviuosius centrus. Tada substrato koncentracijos didėjimas jau neveikia reakcijos greičio, nes visi aktyvūs fermento centrai būna užimti. Tačiau, esant įprastinėms ląstelės egzistavimo sąlygoms, substratas (-ai) fermentų niekuomet nesaturuoja.

Tam tikros medžiagos gali jungtis su fermentais ir slopinti jų veiklą. Jos vadinamos fermentų **inhibitoriais** (lot. *inhibitio* – sulaikymas). Pagal veikimo mechanizmą, inhibitoriai yra skirstomi į konkurencinius ir nekonkurencinius. Konkurenciniui inhibitoriai užima aktyvųjį fermento centrą ir taip varžosi su substrato molekulėmis. Konkurencinio inhibitoriaus ir substrato molekulių erdvinė ir cheminė struktūra yra panašios. Pavyzdžiui, sulfanilamidas (streptocidas) yra konkurencinis inhibitorius substratui paraaminbenzenkarboksirūgščiai iš kurios daugelis bakterijų sintetina folio rūgštį (vitaminas B_9) veikiantčią kaip kofermentas. Kai mitybinėje terpėje įdėta sulfanilamido, fermento molekulės, kurios paraaminbenzenkarboksirūgštį verčia į folio rūgštį susijungia su sulfanilamido molekulėmis. Tuomet folio rūgšties sintezė nebevyksta ir bakterijos neauga. Žmogaus ląstelėse folio rūgšties metabolizmas vyksta kitaip ir jose toks konkurencinis slopinimas nevyksta, todėl sulfanilamidas selektyviai užmuša bakterijas, bet neveikia mūsų kūno ląstelių. Ne konkurencinių inhibitorių molekulės nesivaržo su substrato molekulėmis dėl aktyviojo centro, tačiau sąveikauja su kita fermento dalimi. Tuomet pakinta fermento molekulės forma, deformuojamas aktyvusis centras ir fermentinis aktyvumas slopinamas. Ne konkurencinis inhibavimas dažnas metalų jonų turinčių fermentų veikloje. Kai kurios medžiagos gali prisijungti metalų jonų aktyvatorius ir taip slopinti fermentines reakcijas. Pavyzdžiui, cianidas gali prisijungti geležį prie jos jonų turinčių fermentų, fluoridas – kalcį ir magnį ir pan. Medžiagos nuodai, tokie kaip cianidas, fluoridas, arsenas ir gyvsidabris vadinamos fermentų nuodais, nes ilgam juos inhibuoja.

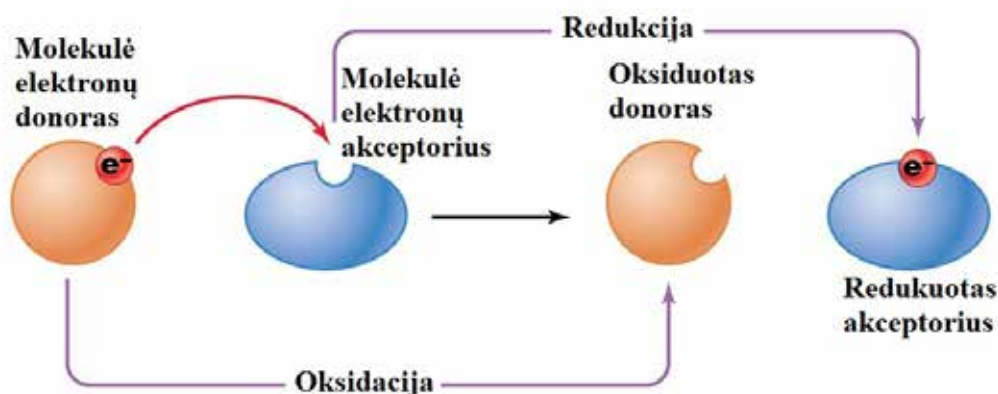
Citoplazmoje yra įvairių fermentų, kuriuos, skirtingoms metabolizmo reakcijoms, sintetina mikroorganizmo ląstelė. Mikroorganizmai dalį fermentų išskiria į terpę, siekdami netirpias maisto medžiagas suskaidyti į tirpius vandenyje junginius. Tokie fermentai vadinami **egzofermentais** arba neląsteliniais fermentais. Egzofermentai yra labai svarbūs dėl mikroorganizmų vyraujančio holofitinio mitybos būdo. Mikrobai išskiria įvairias hidrolazes, kurios skaido jų ląstelių aplinkoje esančias sudėtingas ir vandenyje netirpstančias medžiagas (polisacharidus, riebalus, baltymus ir kt.) paprastesnes ir vandenyje tirpias medžiagas (monosacharidus, riebalų rūgštis, glicerolį, aminorūgštis ir kt.). Ištirpusios jos patenka mikrobine ląstelę ir yra maistas mikroorganizmams. Auginant mikroorganizmų biomasę, terpėje susikaupę egzofermentai gali būti panaudojami žmogaus praktiniams tikslams. Fermentai gali būti dedami į raugiamus pašarus, kur jie netirpius sacharidus paverčia tirpiaisiais ir pagerina pašarų rūgimą ir maistinę vertę. Fermentai vis dažniau dedami į įvairius skalbiklius ir valiklius. Skalbiant ar valant fermentai suskaido riebalus, baltymus (kraują, prakaitą, šokolado ar kavos dėmes ir kt.) į vandenyje tirpius junginius ir jie lengvai išplaunami. Gaminant alkoholinius gėrimus ar girą, vietoj slyklo galima naudoti fermentus, kad krakmolas virstų maltoze. Fermentai dažnai naudojami išdirbant kailius ir odas.

Kiti fermentai lieka mikroorganizmo ląstelėje ir vadinami **endofermentais**, arba viduląsteliniais fermentais. Jie išskiriami į aplinką tik ląstelei žuvus ir suirus citoplazmos membranai. Citoplazmos membranoje yra endofermentų, pavyzdžiui pernešančių per membraną medžiagas (permeazių), kai kurių kvėpavimo fermentų (oksidoreduktazių). Maisto medžiagos patekusios į ląstelės vidų yra veikiamos endofermentų. Taip atskiruose metabolizmo etapuose gaunama energijos bei tarpinių junginių (purinų ir pirimidinų bazių, monosacharidų esterių su ortofosfato rūgštimi, organinių rūgščių ir kitų metabolitų), iš kurių mikroorganizmai sintetina jiems būdingas sudėtingas medžiagas.

Endo- ir egzofermentai yra svarbūs dirvožemyje vykstantiems humuso formavimosi ir organinių liekanų mineralizacijos procesams bei valant nuotekas, užterštą gruntą ir kt. Dauguma dirvožemio biocheminių reakcijų vyksta dėl jame gyvenančių mikroorganizmų fermentų veiklos.

6.2. Katabolizmas ir energijos apykaita

Energijos gavimas mikroorganizmų ląstelėse. Mikroorganizmų, kaip visų gyvų ląstelių, gyvybei palaikyti būtina nuolat naudoti energiją. Ji reikalinga organinių medžiagų sintezei, augimui, judėjimui, dauginimuisi, medžiagų apykaitai ir kitiems tikslams. Mikroorganizmai, kaip ir augalai arba gyvūnai, energiją gauna vykdydami oksidacijos-redukcijos reakcijas. Ši energija susijusi su cheminių medžiagų molekulėse esančiais elektronais, kurie sudaro ryšius tarp atomų. Oksidacijos ir redukcijos reakcijos visuomet vyksta kartu. Kitaip tariant, visuomet, kai viena medžiaga yra oksiduojama, kita tuo pačiu metu redukuojama. Šių reakcijų procesai vadinami oksidacija-redukcija. Oksidacija yra elektronų (e^-) atskyrimas nuo atomo ar molekulės ir dažniausiai toks procesas yra energiją gaminanti reakcija. Pernešant elektroną nuo molekulės donoro ant molekulės akceptoriaus, šiame procese molekulė donoras yra oksiduojama – ji praranda vieną ar daugiau elektronų, o molekulė akceptorius yra redukuojama – ji gauna vieną ar daugiau elektronų (6.4 pav.).

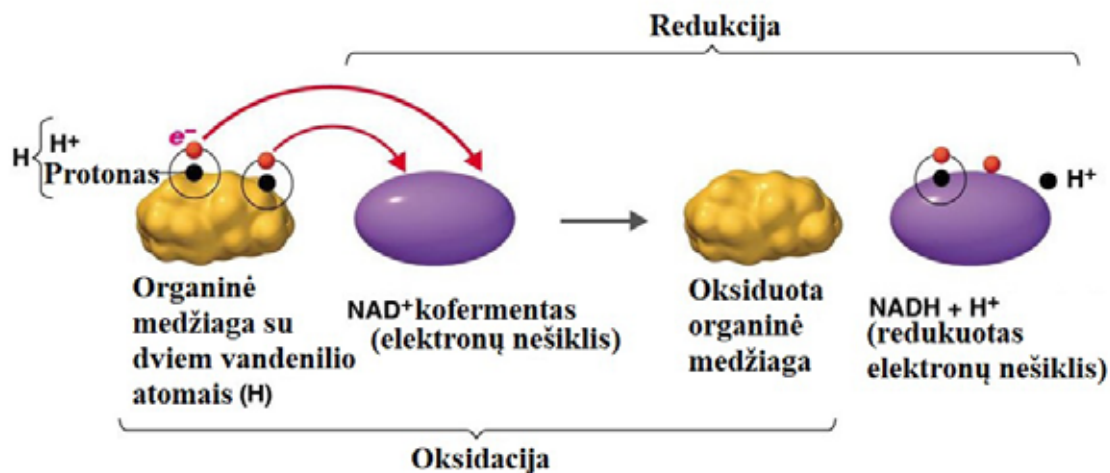


6.4. pav. Oksidacijos-redukcijos reakcija.

(iš <https://chemical--0.blogspot.com/2018/04/41-sulfate-reducing-bacteria-reducing.html>)

Daugelio, ląstelėje vykstančių, oksidacijos ir redukcijos reakcijų metu paprastai pernešami du elektronai (e^-) ir protonai (H^+), todėl vandenilio atskėlimas nuo substrato vadinamas oksidavimu, arba dehidrinimu. Atskelti nuo substrato du vandenilio atomai prijungiami arba prie kofermento, arba prie elektronų akceptoriaus, ir tai vadinama redukavimu. Šie ląstelėse vykstantys procesai vadinami **biologine oksidacija** (6.5 pav). Nei elektronai, nei vandenilio atomai, negali būti ilgam sukaup-

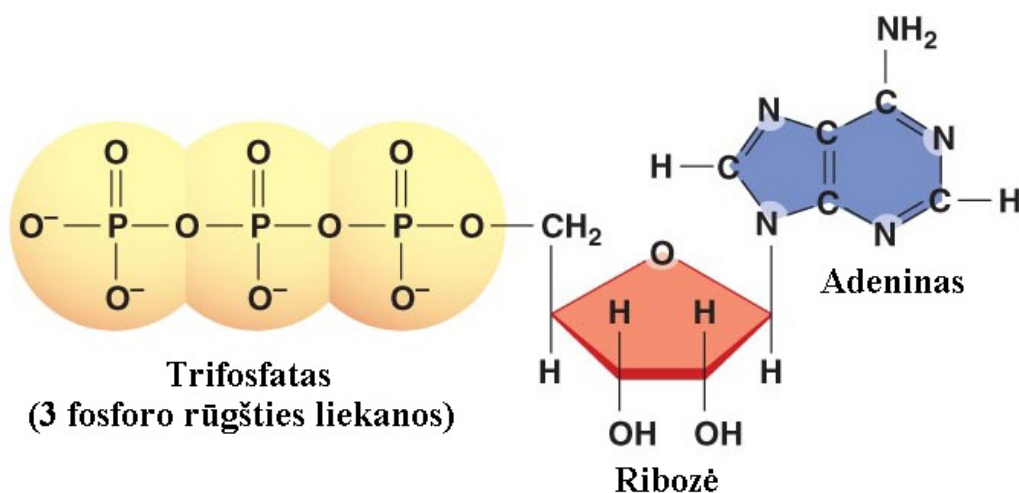
ti aplinkoje, todėl bet koks vienos medžiagos oksidavimo procesas visuomet lydimas kitos medžiagos redukavimo proceso. Vandenilio pernešėjai oksidavimo redukavimo reakcijose yra anaerobinių dehidrogenazių kofermentai – **NAD⁺** (nikotinamidadenindinukleotidas) ir **NADP⁺** (nikotinamidadenindinukleotidofosfatas). Du elektronai ir du protonai (tai atitinka du vandenilio atomus) yra pernešami nuo organinio substrato ant kofermento NAD⁺. NAD⁺ gauna vieną vandenilio atomą ir vieną elektroną, o protonas yra išskiriamas aplinką. NAD⁺ redukuojamas į NADH, kuris tampa daugiau energijos turinčia molekule.



6.5 pav. Biologinė oksidacija

(iš <http://www.tutorsglobe.com/homework-help/biochemistry/biological-oxidation-71965.aspx>)

Mikroorganizmai, kaip ir augalai arba gyvūnai, energiją gauna vykdydami rūgimo, kvėpavimo, arba fotosintezės oksidacijos-redukcijos reakcijas. Nors pirminės energijos šaltinis Žemėje gyvantiems gyviems organizmams yra Saulės spindulių energija, tačiau tik maža dalis mikroorganizmų (mikroskopiniai dumbliai ir kai kurios fotosintetinančios bakterijos) tiesiogiai panaudoja saulės šviesos fotonų energiją. Dauguma mikroorganizmų energiją gauna, kai organinės medžiagos skaidomos į paprastesnes. Biologinės oksidacijos-redukcijos reakcijas ląstelės naudoja katabolizmui, norėdamos išskirti energiją iš maisto medžiagų molekulių. Maistas – tai tarsi ląstelių variklio degalai, kuriuos deginant, stipriai redukuoti junginiai (su daug vandenilio atomų) verčiami stipriai oksiduotais junginiais. Didžiausią dalį biologinės oksidacijos-redukcijos reakcijose gautos energijos mikroorganizmų ląstelės akumuliuoja (kaupia) didžiaenergiuose (makroenergiuose) junginiuose, o likusi dalis išsisklaido kaip šiluma. Makroerginės jungtys yra žymimos simboliu ~ ir jos organinėse molekulėse susidaro tarp deguonies ir fosforo (O~P), azoto ir fosforo (N~P), taip pat tarp anglies ir sieros (C~S). Tokias jungtis turi **adenozintrifosfatas (ATP)**, **adenozindifosfatas (ADP)**, **citidintrifosfatas (CTP)**, **uridintrifosfatas (UTP)**, **guanozintrifosfatas (GTP)**, **kreatinfosfatas**, **acetilfosfatas** ir **acetilo kofermentas A (acetil-CoA)**. Energijos požiūriu iš šių junginių svarbiausias yra ATP. Adenozintrifosfato molekulės visuose organizmuose atlieka universalios „energetinės valiutos“ vaidmenį, jos gali laisvai difunduoti į įvairias ląstelių dalis kur yra energijos poreikis. ATP molekulę (nukleotidą) sudaro azotinė bazė adeninas, angliavandenis ribozė ir trifosfatas (3 fosforo rūgščių liekanos), (6.6 pav).



6.6 pav. Adenozintrifosfato (ATP) molekulės struktūra (iš <https://www.worldofmolecules.com/life/atp.htm>)

Dvi galinės fosfatinių grupių jungtys turi daug energijos, bet nėra tvirtos ir gali lengvai nutrūkti. Atskilus vienai fosforo rūgšties liekanai, ATP virsta **ADP** (adenozindifosfatu):



Čia Pi – ortofosfatas (HPO_4). Laisvos energijos išeiga šioje reakcijoje yra 30,5 kJ, arba 7,3 kcal iš 1 mol ATP. ADP gali skilti toliau ir susidaro AMP (adenozinmonofosfatas). Šių skilimų metu, makroerginėse jungtyse sukaupta energija atpalaiduojama ir naudojama ląstelės energijos poreikiams tenkinti. Ląstelėje ATP molekulių atsargos būna ribotos, nes jos negaunamos su maistu. Todėl ATP kiekis turi būti nuolat papildomas jas sintetinant (regeneruojant) iš ADP arba AMP. ATP, priklausomai nuo ląstelės metabolinių ypatumų, gali būti sintetinamas trimis būdais – substratinio fosforilinimo (rūgimo metu), oksidacinio fosforilinimo (kvėpavimo metu) ir fotosintetinio fosforilinimo (fotofosforilinimo) metu. Dauguma anaerobinių mikrobus sintetina ATP substratinio fosforilinimo būdu. Tai prastesnis energijos gavimo būdas, nes susidaro daug mažiau ATP. Daugelis aerobinių mikrobus sintetina ATP efektyviau – oksidacinio fosforilinimo būdu kvėpavimo, arba elektronų pernašos grandinėje. Fotosintetinančiuose organizmuose, pavyzdžiui augaluose analogiškas procesas vadinamas fotofosforilinimu.

Oksidacinio fosforilinimo metu, elektronai, pernešti nuo organinių junginių prie elektronų nešiklių (dažniausiai prie NAD^+) yra siunčiami per specifinius skirtingus baltymus – elektronų nešiklių grandinę elektronų akceptoriams – deguonies (O_2) ar kitoms neorganinėms molekulėms. Dalyvaujantys oksidaciniame fosforiliniame baltymai, yra sujungti vienas su kitu. Eukariotuose elektronų transportavimo grandinėje naudojami penki pagrindiniai baltymų kompleksai. Šis procesas vyksta prokariotų plazminėje membranoje ir eukariotų vidinėje mitochondrijų membranoje. Elektronų pernašoje nuo vieno elektronų nešiklio prie kito išsiskiria energija, kurios dalis yra naudojama ATP sintezei iš ADP. Tokia elektronų nešiklių grupė, kurioje vyksta oksidacinis fosforilinimas, vadinama **elektronų pernašos grandine** arba **elektronų transporto grandine**.

Substratinio fosforilinimo būdu ATP sintetinama, kai didelės energijos fosfatinė grupė (Pi) yra tiesiogiai, fermentų nešiklių NAD arba FAD, penešama nuo fosforilinos medžiagos prie ADP. Pi cheminėse jungtyse energija fiksuojama, vykstant tiesioginei medžiagos oksidacijos reakcijai. Elektronų pernašos grandinės šiame ATP sintezės mechanizme nėra, todėl substratinis fosforilinimas ATP molekulių išeigos atžvilgiu yra žymiai mažiau vertingas.

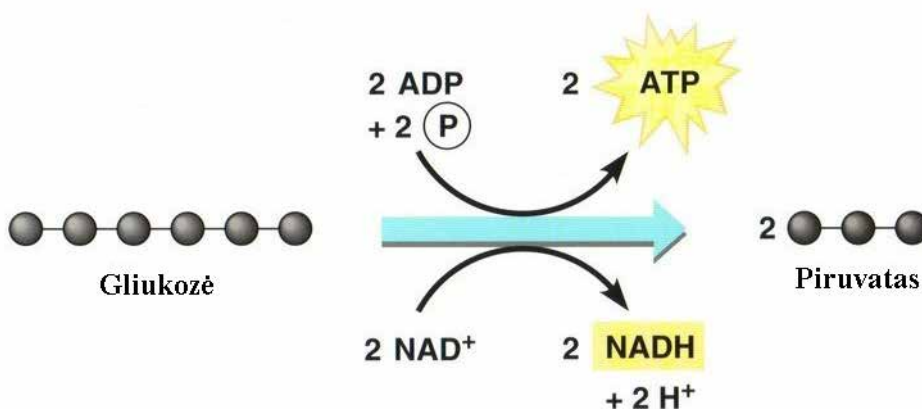
Fotofosforilinimo būdu ATP molekulės gali sintetinti tik fotosintezę vykdančios ląstelės, kurios turi šviesos energiją kaupiančius pigmentus, pavyzdžiui, chlorofilus. Fotosintezės metu, pa-

naudojus šviesos fotonų energiją, organinės molekulės (dažniausiai sacharidai) yra sintetamos iš anglies dioksido (CO_2) ir vandens (H_2O). Fotofosforilinimas pradeda šį procesą, šviesos energiją paverdamas chemine energija ATP ir NADPH pavidalu, kuri vėliau yra panaudojama minėtų organinių molekulių sintezei. Kaip ir oksidacinio fosforilinimo metu, šiame mechanizme veikia elektronų pernašos grandinė.

6.2.1. Sacharidų (angliavandenių) katabolizmas

Įvairių sacharidų katabolizmas yra svarbiausias ir greičiausias visų gyvų organizmų ląstelių energijos gavimo būdas. Todėl ir dauguma mikroorganizmų oksiduoja sacharidus kaip svarbiausią ląstelės energijos šaltinį. Mikroorganizmai taip pat gali skaidyti riebalus ar baltymus, tačiau tai nėra tokie efektyvūs energijos gavimo būdai, todėl vykdomi dažniausiai tik tuomet, kai ląstelei nepakanka sacharidų. Iš sacharidų, gliukozė yra dažniausiai ląstelių naudojamas cheminės energijos šaltinis. Energijai gauti iš gliukozės mikroorganizmai naudoja du procesus **kvėpavimą** (oksidaciją) ir **rūgimą** (fermentaciją). Gliukozės skaidymas būdingas daugumai heterotrofinių mikroorganizmų ir gali vykti įvairiais – Embdeno-Mejerhofo-Parnaso, Varburgo-Dikenso-Horekerio ir kai kuriuose prokariotuose – Entnerio-Dudorovo būdais, pavadintais pagal juos ištyrusių mokslininkų pavardes. Šių būdų pagrindinė pradinė medžiaga yra gliukozė, o svarbiausias bendras metabolitas – 3-fosfoglicerolio aldehidas. Gliukozės skaidymo procese vyksta vadinamas substratinis fosforilinimas, nes reakcijų metu fosfatas, fermentų padedamas, nuo substrato perkeliamas prie ADP molekulės, t. y. vyksta ATP sintezė.

Embdeno-Mejerhofo-Parnaso (EMP) būdas. Šis būdas dar vadinamas **fruktozės-1,6-difosfato būdu**, arba, dažniausiai – **glikolize** (gr. *glykys* – saldus + gr. *lysis* – tirpdyimas, atskyrimas). Glikolizė – tai gliukozės oksidacija iki piruvato (piruvo rūgšties). Tai labiausiai paplitęs pirmasis sacharidų katabolizmo etapas. Šiame procese iš 1 gliukozės molekulės pagaminamos 2 molekulės piruvato, 4 molekulės ATP ir 2 molekulės NADH. Tačiau reakcijos pradžioje 2 molekulės ATP sunaudojamos heksozės fosforilinimui, todėl bendra vienos gliukozės molekulės katabolizmo naudinga energetinė išeiga yra tik 2 molekulės ATP (6.7 pav).



(6.7 pav.) Supaprastinta glikolizės proceso schema
(iš <https://med.cirdy.com/5966/cuales-son-las-formulas-de-la-glucolisis.html>)

Visą glikolizės procesą sudaro dvi stadijos – parengiamoji ir energiją kaupiančioji. Iš pradžių, parengiamosios stadijos metu, dvi ATP molekulės naudojamos fosforilinti 6 anglies atomus turinčią gliukozės molekulę, iš kurios susidaro dvi, po 3 anglies atomus turinčios molekulės – gliceraldehido 3-fosfatas ir dihidroksiacetono fosfatas. Vėliau, energiją kaupiančiosios stadijos metu, dvi triangelės molekulės, vykstant kelioms reakcijoms, oksiduojamos iki piruvato. Šių reakcijų metu dvi NAD^+ molekulės redukuojamos į NADH, o keturios molekulės ATP pagaminamos substratinio fosfori-

linimo būdu. Dvi ATP molekulės sunaudojamos glikolizės pradžioje, o keturios ATP molekulės pagaminamos šio proceso metu, todėl, oksidavus vieną gliukozės molekulę, gaunamos dvi ATP molekulės.

Varburgo-Dikensio-Horekerio (VDH) būdas. Jis dar vadinamas **pentozofosfatinium**, nes šiuo būdu skyla penkiaangliai sacharidai (pentozės) taip pat gerai kaip ir gliukozė. Ilgai buvo manoma, kad glikolizė yra vienintelis energijos gavimo būdas iš sacharidų. Tačiau buvo neaišku, iš kur gali susidaryti įvairių junginių sintezei reikalinga ribozė, taip pat, kaip mikroorganizmai apskritai gali pasisavinti pentozes. 1940 -1950 metais Varburgas, Dikensas, Horekeris (Warburg, Dickens, Horecker) ir kt. mokslininkai nustatė naują sacharidų skaidymo būdą. Pirmiausia jis buvo aptiktas eritrocituose bei mielėse, vėliau ir bakterijose (*Bacillus subtilis*, *Escherichia coli*, *Enterococcus faecalis*, *Leuconostoc mesenteroides*, *Thiobacillus*, ir kt.). Veikiant ATP gliukozė fosforilinama ir sudaroma metabolitiškai aktyvi molekulės forma – gliukozės-6-fosfatas, kuri vėliau virsta ribozės-5-fosfatu ir CO₂:



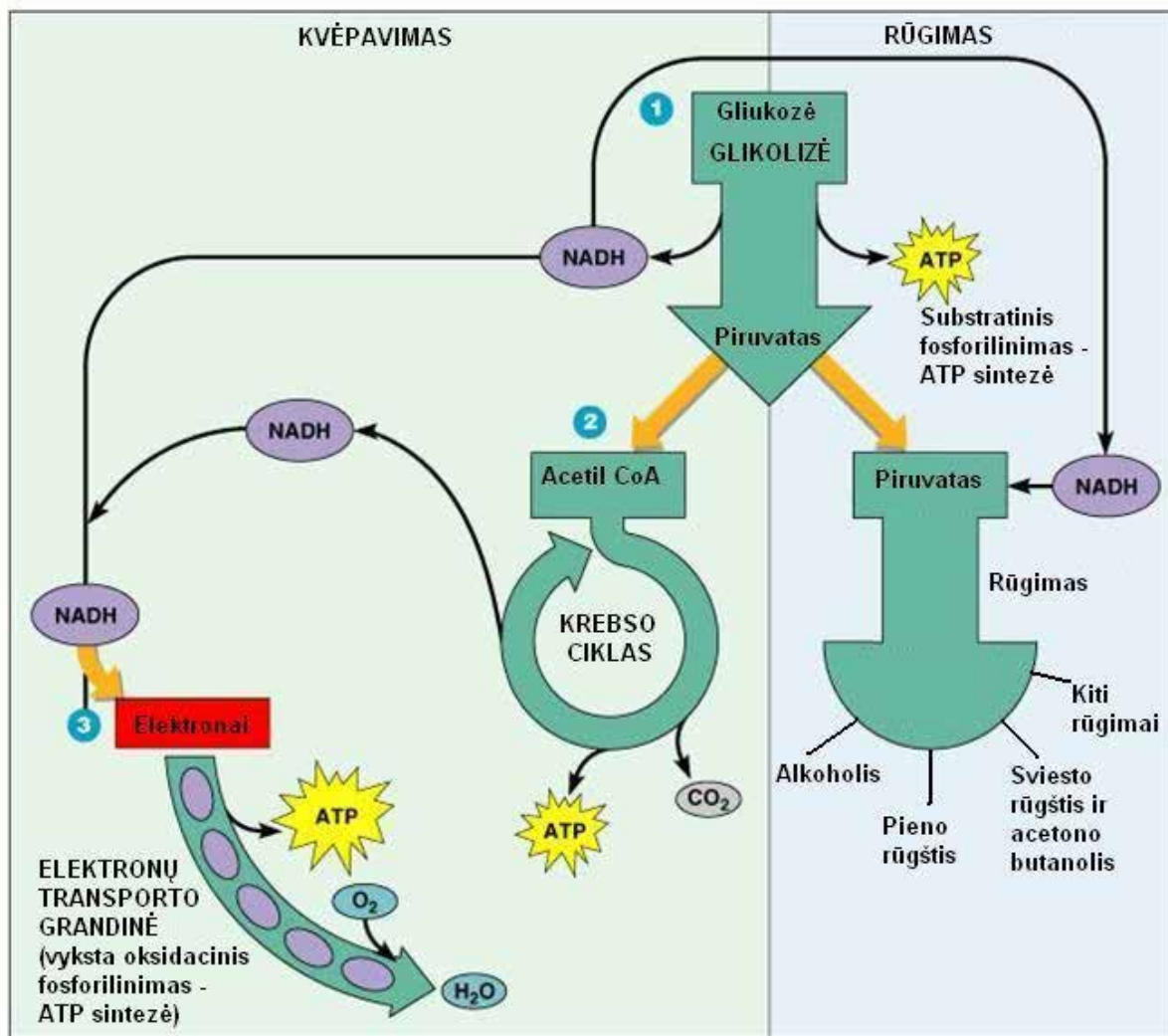
Pagrindinis šio būdo ypatumas tas, kad susidaręs ribozės-5-fosfatas gali būti panaudotas kai kurių nukleorūgščių, aminorūgščių ar antibiotikų biosintzei. Energijai gauti šis būdas perpus mažiau efektyvus negu glikolizė, nes kiekvienai oksiduotai gliukozės molekulei tenka tik po vieną susintetintą ATP molekulę.

Entnerio-Dudorovo (ED) būdas. Tai dar vienas būdas oksiduoti gliukozę iki piruvato, kuris buvo ištirtas ir aprašytas vėliausiai – 1952 m. Jis dar vadinamas **2-keto-3-deoksi-6-fosfogliukonatinium būdu**, ir vyksta tik kai kurių prokariotų ląstelėse (*Acetobacter*, *Pseudomonas*, *Agrobacterium*, *Rhizobium*). Bakterijos, turinčios fermentų, tinkamų ED būdui, gali metabolizuoti gliukozę be glikolizės ar pentozofosfatinio būdų. Supaprastinta schematinė šio būdo lygtis tokia:



Skylant vienai gliukozės molekulei, iš susidariusių 2 ATP molekulių viena jų panaudojama gliukozės fosforilinimui. Susidaro po vieną ATP, NADH, NADPH molekulę. Šio būdo reakcijos keliose vietose pereina glikolizę ir pentozofosfatinį būdus. ED būdas – tai lyg VDH reakcijų ciklo atšaka, nes abiejų būdų pradžia identiška, o tik vėliau dalyvauja du nauji fermentai – 6-fosfogliukonatdehidratazė ir 2-keto-3-deoksi-6-fosfogliukonataldolazė. Testai, nustatantys gebėjimą oksiduoti gliukozę šiuo keliu, kartais naudojami klinikinėse mikrobiologijos laboratorijose atpažinti *Pseudomonas* spp.

Visų gyvų organizmų ląstelėse gliukozė skyla iki 3-fosfoglicerolio aldehido trimis minėtais būdais. Nors dažniausiai procesai prasideda glikolize, bet po jos susidariusių junginių keliai yra skirtingi, priklausimai nuo ląstelių metabolizmo galimybių ar aplinkos sąlygų (6.8 pav.). Tuomet vyksta rūgimo arba kvėpavimo būdų reakcijos.

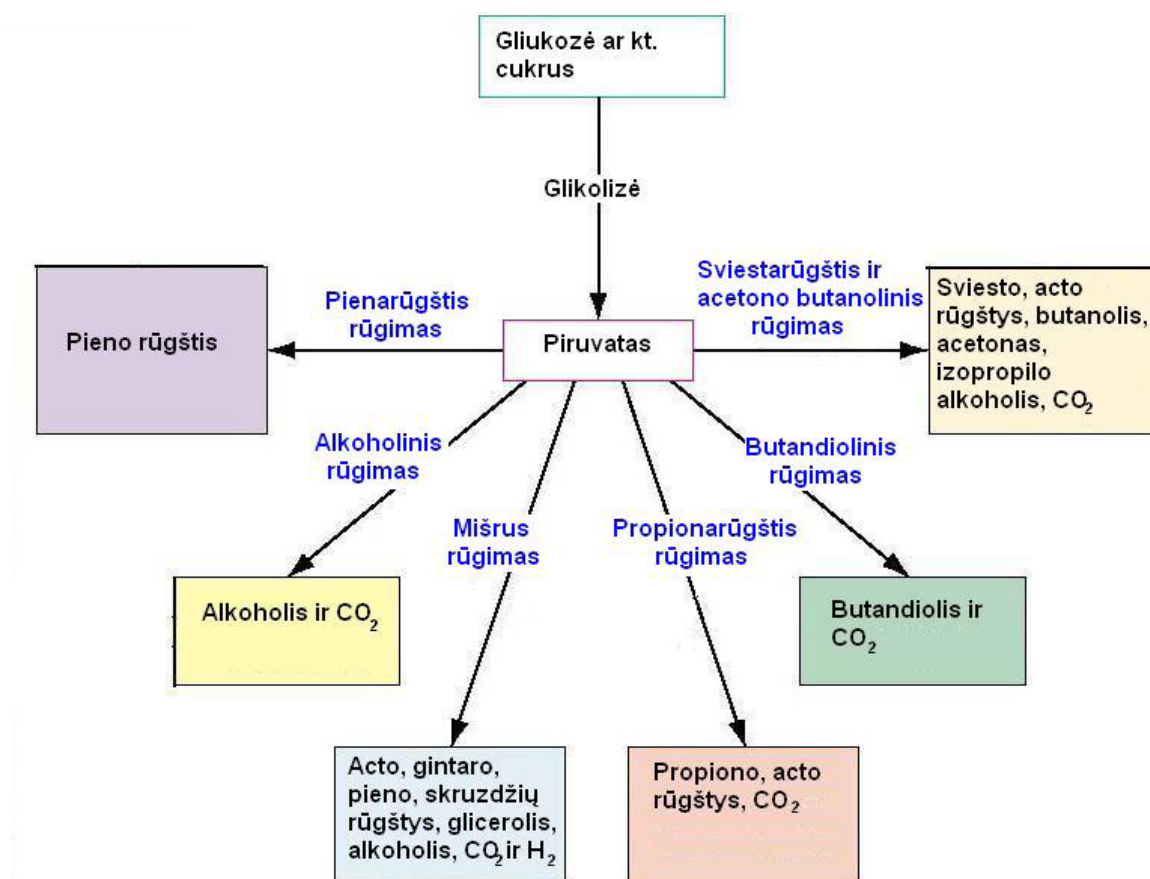


6.8 pav. Kvėpavimo ir rūgimo katabolinių kelių palyginamoji supaprastinta schema
(iš <https://www.studyblue.com/notes/n/micro-ch-5/deck/7379276>)

6.2.2. Rūgimas

Rūgimas arba fermentacija (lot. *fermentatio* – rūgimas, putojimas) – organinių junginių skaidymas (oksidavimas) nenaudojant deguonies. Pirmi organizmai mūsų planetoje atsirado tada, kai laisvo deguonies žemės atmosferoje nebuvo. Todėl rūgimą galima apibūdinti kaip biologinę oksidaciją be deguonies, kurios metu iš organinių junginių gaunama energijos. 19 a. viduryje L. Pasteras (Prancūzija) pirmasis savo atliktais moksliniais eksperimentais pademonstravo, kad rūgimą sukelia gyvi organizmai. 1861 m. jis rašė: „gyvybė galima be deguonies, dėka rūgimo. Rūgimas yra bakterijų egzistavimo būdas be oro“. Pasteras taip pat teisingai pastebėjo, kad skirtingi organizmai gali sukelti įvairius rūgimus, kurių metu susidaro skirtingi galutiniai produktai. 1897 m. chemiko E. Buchnerio (**Eduard Buchner**, Vokietija) vadovaujamai mokslininkų grupei pavyko išskirti specifinius fermentus ir išsiaiškinti, kad juos išskiria rūgimą sukeliantys mikroorganizmai. Dabar rūgimas suprantamas kaip oksidacijos-redukcijos reakcijų energetinis procesas, kuris vyksta nedalyvaujant molekuliniam deguoniui (O₂), nors gali vykti ir aerobinėse sąlygose. Schematiškai rūgimą galima apibūdinti kaip procesą, susidedantį iš dviejų stadijų. Pirmoje (oksidavimo) stadijoje, dažniausiai vykstant glikolizės reakcijoms, gliukozė virsta piruvatu, dėl to atskeliamos dvi poros vandenilio atomų ir juos prisijungia kofermentai NAD ir NADP. Antroje (redukovimo) stadijoje piruvatas ar jo išvestiniai produktai

redukuojami vandeniliu kurį atiduoda redukuoti NADH ir NADPH. Taip susidaro galutiniai rūgimo produktai – alkoholiai arba įvairios organinės rūgštys ir kiti junginiai. Skirtingi mikroorganizmai gali rauginti skirtingas medžiagas, o galutiniai rūgimo produktai priklauso nuo konkretaus mikroorganizmo, rauginamos medžiagos, fermentų ir aplinkos sąlygų. Rūgimams pavadinamai suteikiami pagal tai kokios medžiagos daugiausia susidaro. Pavyzdžiui, kai rūgimo metu daugiausia susidaro alkoholio, toks rūgimas vadinamas alkoholiniu rūgimu, kai pieno rūgštis – pienarūgščiu rūgimu ir t. t. (6.9 pav.).

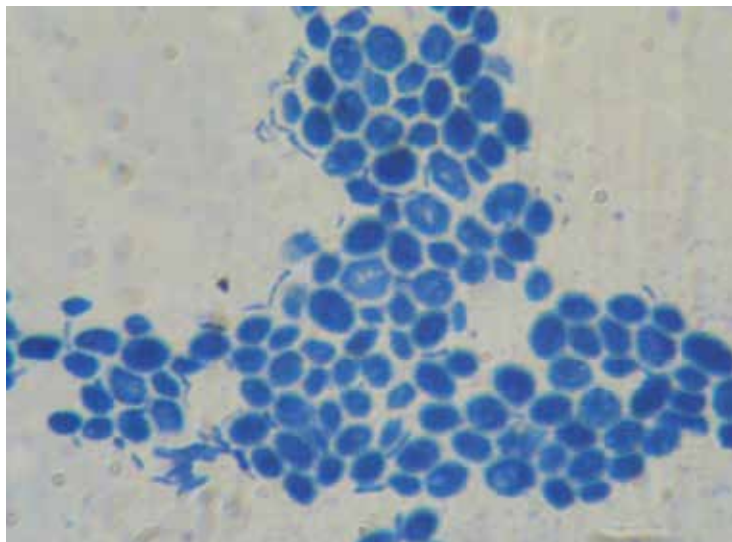


6.9 pav. Rūgimo tipai ir jų metu susidarantys svarbiausi galutiniai junginiai.

Alkoholinis rūgimas. Šis rūgimas yra vienas seniausių žmonijai žinomų ir praktiškai naudojamų cheminių procesų, nors dar ilgą laiką nebuvo suvokiama šio reiškinio tikroji priežastis. Kad iš heksozių gali susidaryti alkoholis, dar 1815 rašė Gei-Liusakas (**Joseph Louis Gay-Lussac**). Jis pateikė šio proceso supaprastintą lygtį:

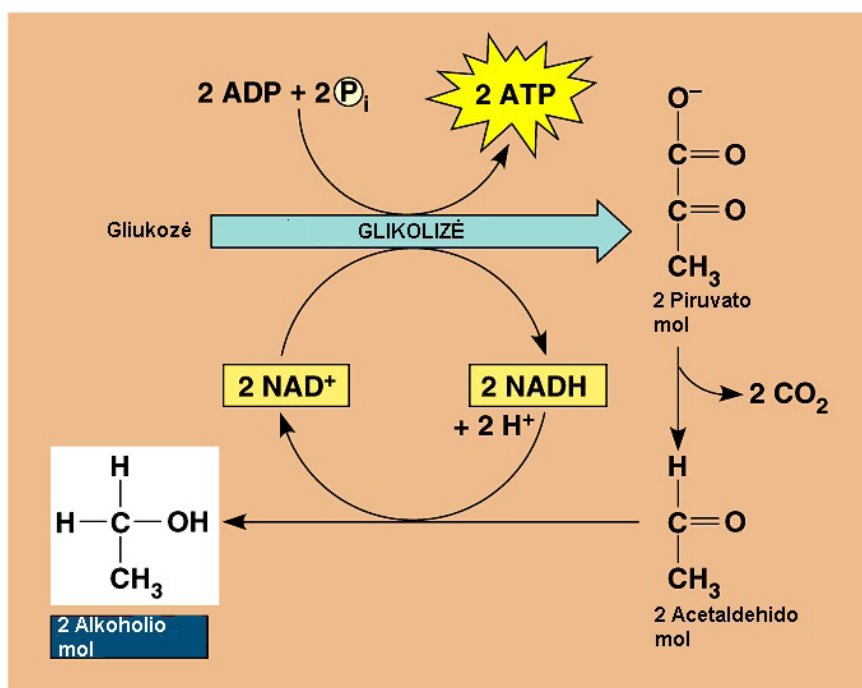


Paties rūgimo esmę išaiškino L. Pasteras, kuris 1857 m. nustatė, kad alkoholinį rūgimą sukelia mielės ir jis vyksta anaerobinėmis sąlygomis. Dabar žinoma, kad alkoholinis rūgimas būdingas ne tik mieliagybiams (ypač *Saccharomyces* genties, 6.10 pav.), taip pat pelėsiniams grybams ir kai kurioms bakterijoms.



6.10 pav. Mielų (*Saccharomyces* sp.) ląstelių vaizdas stebint optiniu mikroskopu
(metileno mėlio dažyto preparato vaizdas optiniu mikroskopu 1000X, nuotrauka A. Krasausko).

Vykstant alkoholiniam rūgimui, mielės skaido gliukozę iki piruvato glikolizės būdu. Iš vienos gliukozės molekulės susidaro 2 piruvato molekulės, kurios dekarboksilinamos (atskeliant CO_2) iki 2 acetaldehido molekulių. Šia reakciją katalizuoja fermentas piruvatdekarboksilazė – pagrindinis alkoholinio rūgimo fermentas. Rūgimo pabaigoje acetaldehidas toliau redukuojamas NADH molekulių iki etilo alkoholio (etanolio) veikiant fermentui alkoholdehidrogenazei (6.11 pav):



6.11 pav. Alkoholinio rūgimo reakcijų supaprastinta schema.
(iš <https://www.createwebquest.com/tuckerr/rachel-tucker-webquest-lactic-acid-vs-fermentation>)

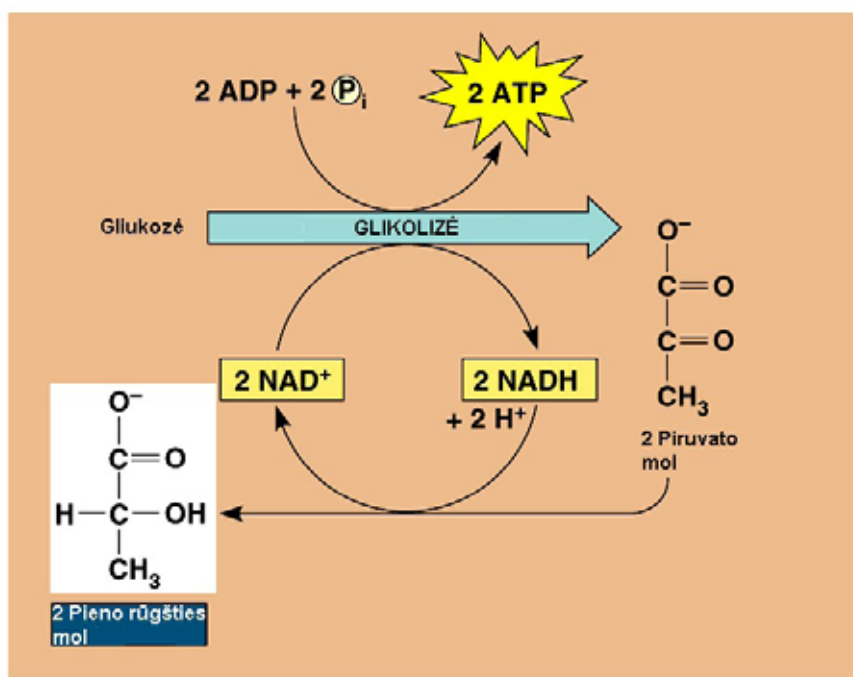
Nors etanolis ir anglies dioksidas yra alkoholinį rūgimą sukeliančių *Saccharomyces* genties mielių ląstelių medžiagų apykaitos atliekos, bet puikiai tinkamos žmogaus praktiniams tikslams. Svarbiausias mielių produktas – etanolis. Įvairios mielės ir jų fermentai naudojami vynui, alui, sidrui ar distiliuoto alkoholio gamybai, taip pat kepant įvairius miltinius gaminius.

Pienarūgštis rūgimas. Pienarūgštį rūgimą sukelia įvairioms bakterijų gentims priklausančios vadinamos pieno rūgšties bakterijos. 1857 m. ši rūgimą taip pat ištyrė L. Pasteras. Jis pirmasis išsiaiškino, kad pienarūgštį rūgimą, kaip ir alkoholinį, taip pat sukelia mikroorganizmai, tik dar mažesni už mieles. Pirmą kartą grynas pieno rūgšties bakterijas iš rūgštaus pieno 1877 m. išskyrė D. Listeris (**Joseph Lister**). Dabar žinoma, kad visos pieno rūgšties bakterijos yra rutuliškos arba lazdeliškos, gramteigiamosios, nesudaro sporų ir dauguma jų be žiuželių, todėl nejudrios. Jos yra aerotolerantiškos, todėl pienarūgštis rūgimas gali vykti ir aerobinėse sąlygose. Pieno rūgšties bakterijos energiją lengvai pasisavina iš monosacharidų – galaktozės, gliukozės, manozės, o disacharidus sacharozę, maltozę, laktozę naudoja pasirinktinai, priklausomai nuo turimų fermentų. Jos yra auksoheterotrofai, todėl augimui reikalingi vitaminai riboflavinai, tiaminas, pantoteno, nikotino, folio rūgštys ir biotinas. Pagal rūgimo produktus pieno rūgšties bakterijos skirstomos į dvi grupes: **homofermentines** ir **heterofermentines** (6.13 pav).

Homofermentinės pieno rūgšties bakterijos skaidydamos monosacharidus pagamina daugiau kaip 90 % pieno rūgšties ir labai nedidelius kiekius kitų junginių (rūgščių, etanolio ir kt.). Bendra supaprastinta homofermentinio rūgimo lygtis yra tokia:



Vykstant homofermentiniam pienarūgščiam rūgimui, heksozės molekulė oksiduojama glikolizės būdu į 2 piruvato molekules (6.12 pav.)



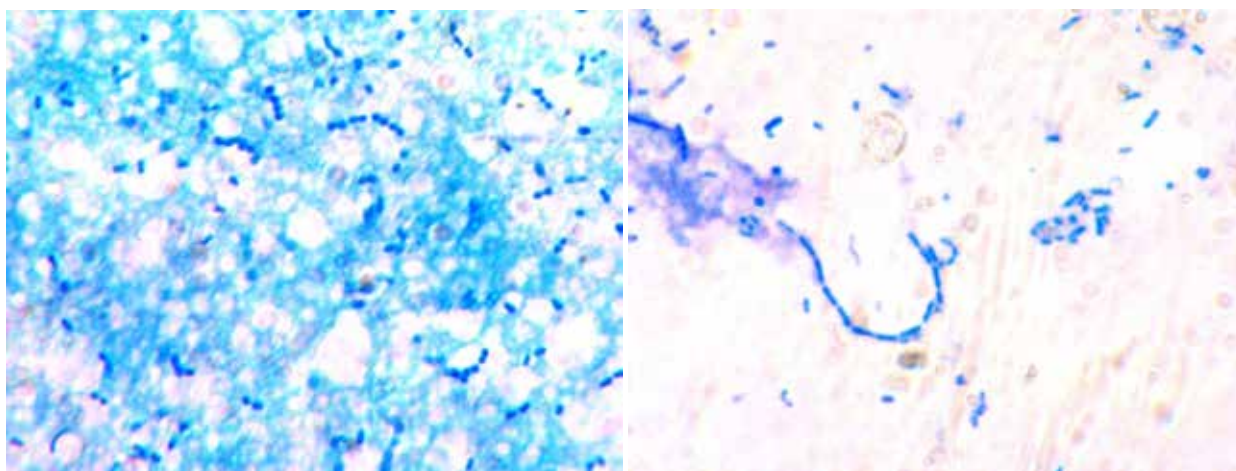
6.12 pav. Homofermentinio pienarūgščio rūgimo reakcijų supaprastinta schema.
(iš <https://www.createwebquest.com/tuckerr/rachel-tucker-webquest-lactic-acid-vs-fermentation>)

Oksidacijos metu yra gaunama energija ir susidaro 2 ATP molekulės. 2 piruvato molekulės toliau redukuojamos į 2 pieno rūgšties molekules. Šią reakciją katalizuoja fermentas laktatdehidrogenazė. Homofermentinėms pieno rūgšties bakterijoms priklauso *Pediococcus*, *Streptococcus*, *Lactococcus* (6.13, A pav.), *Vagococcus* ir kai kurios *Lactobacillus* rūšys (*L. delbrueckii*, *L. acidophilus*, *L. casei*, *L. plantarum* (6.13, B pav.), *L. curvatus*).

Heterofermentinės pieno rūgšties bakterijos, be pieno rūgšties, iš monosacharidų ir disacharidų dar pagamina etanolio, acto rūgšties, CO_2 ir kai kurių kitų junginių. Bendra supaprastinta rūgimo lygtis yra tokia:



Heterofermentinis pienarūgštis rūgimas iki ksiliuliozės-5-fosfato vyksta Varburgo-Dikensso-Horekerio arba Entnerio-Dudorovo būdu. Viena reakcijų grandis veda į gliceraldehid-3-fosfato sudarymą. Gliceraldehid-3-fosfatas irgi sudaromas glikolizės metu ir nuo čia toliau vyksta glikolizė iki piruvato. Iš piruvato gaunama pieno rūgštis – kaip ir homofermentiniame pienarūgščiame rūgime. Kita grandis veda į acetyl-CoA sudarymą. Jis oksiduojamas ir sudaromas etanolis ir CO₂. Abiejų tipų rūgimuose paskutinė reakcija – piruvato redukcija iki pieno rūgšties – yra ta pati, ir ją katalizuoja tas pats fermentas – laktatdehidrogenazė. Heterofermentinėms pieno rūgšties bakterijoms priklauso *Leuconostoc* (6.13, B pav.), *Oenococcus*, *Weissella*, *Carnobacterium*, *Lactosphaera* ir kai kurios *Lactobacillus* genčių rūšys (*L. fermentum*, *L. brevis*, *L. buchneri*, *L. kefir*, *L. kefiranoformans*). Fiziologiškai panašios, tik daug acto rūgšties gamina *Bifidobacterium* genties bakterijos, gyvenančios žmogaus, ypač žindomų kūdikių, žarnyne, o jų sukeltas rūgimas kartais dar vadinamas bifidiniu rūgimu – tai panaši į heterofermentinį pienarūgštį rūgimą sacharidų metabolizmo atmaina.



A

B

6.13 pav. Pienarūgščio rūgimo bakterijos: A – homofermentinės *Lactococcus lactis* rauginame piene, B – homofermentinės *Lactobacillus plantarum* ir heterofermentinės *Leuconostoc mesenteroides* rauginantose daržovėse (metileno mėlio dažyto preparato vaizdas optiniu mikroskopu 1000X, nuotraukos A. Krasausko)

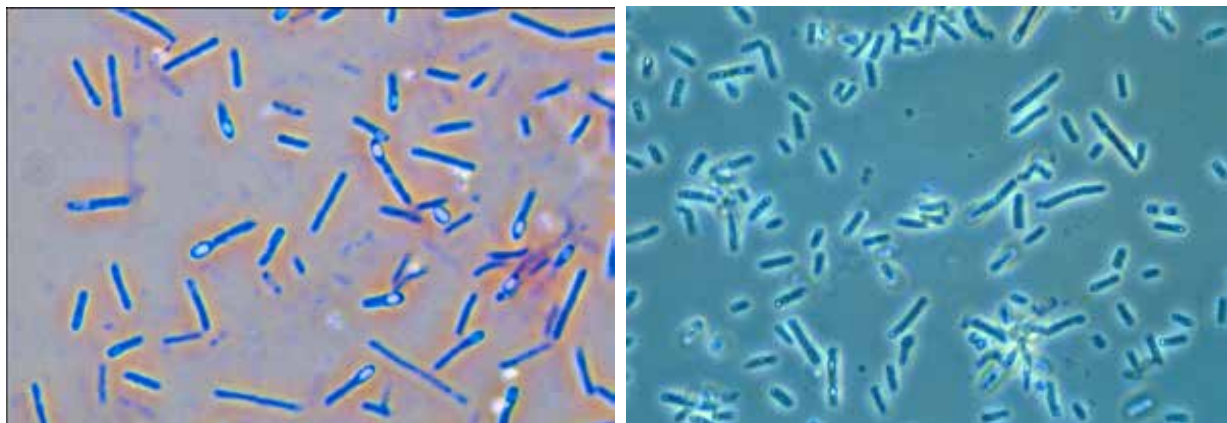
Sviestarūgštis rūgimas. Sviestarūgštį rūgimą sukelia *Clostridium* genties bakterijos, kurių žinoma apie 100 rūšių. Tai gramteigiamosios, judrios (su žiuželiais), sporinės, obligatinės anaerobinės lazdeliškosios bakterijos. Priklausomai nuo rauginamų medžiagų, *Clostridium* genties bakterijos skirstomos į kelias fiziologines grupes – **sacharolitinės, proteolitinės ir purinolitinės**. Sacharolitinės *Clostridium* bakterijos raugina polisacharidus – krakmolą, celiuliozę, alkoholius ir organines rūgštis, proteolitinės – baltymus, peptidus ir aminorūgštis, o purinolitinės – heterociklinius junginius tokius kaip purinai ir pirimidinai. Šių fiziologinių bakterijų grupių sukulto sviestarūgščio rūgimo metu susidaro daug įvairių junginių – be pagrindinio produkto sviesto rūgšties, dar susidaro acto ir kitų organinių rūgščių, alkoholių, CO₂, H₂ ir kt. Sacharolitinės *Clostridium* dar skirstomos keletą fiziologinių tipų. *Clostridium butyricum* (6.14, B pav.), *C. acetobutylicum*, *C. felsineum*, *C. pasteurianum* raugina cukrus, krakmolą, pektinus. Jos gliukozę glikolizės būdu skaido iki piruvato, iš kurio, veikiant feredoksioksidoreduktazei, oksidacinio dekarboksilinimo būdu susidaro acetylCoA. Iš jo, katalizuojant keliems specifiniams bakterijų fermentams per kelias stadijas susidaro sviesto rūgštis (CH₃CH₂CH₂COOH). Priklausomai nuo rūgimo sąlygų be sviesto rūgšties dar susidaro, acetonas (CH₃COCH₃), butanolis (CH₃CH₂CH₂CH₂OH), etanolis (CH₃CH₂OH), izopropilo alkoholis (CH₃CHOHCH₃), acto rūgštis (CH₃COOH), propiono rūgštis (CH₃CH₂COOH), pieno rūgštis (CH₃CHOHCOOH), išsiskiria nemažai dujų – CO₂, H₂. Šiam procesui palankiausia neutrali terpė ir 35 °C temperatūra. Bendra supaprastinta sviestarūgščio rūgimo lygtis tokia:



Sacharolitinės *Clostridium* bakterijos geba fiksuoti atmosferos azotą (N_2), todėl jų veikla dirvožemyje yra naudinga. Daugiausia azoto anaerobinėse sąlygose sugeba fiksuoti *C. pasteurianum*.

Dėl įvairių kitų junginių susidarymo sviestarūgštis rūgimas seniau buvo laikomas nekontroliuojamu. Jeigu rūgimą sukelia *C. acetobutylicum* rūšies bakterijos ir yra neutrali terpė, tai jos iš cukrų, krakmolo ar pektinų gamina sviesto bei acto rūgštis, CO_2 , H_2 . Dėl pastarųjų rūgščių parūgštėjusioje terpėje šios bakterijos pradeda gaminti butanolį ($CH_3CH_2CH_2CH_2OH$) ir acetoną (CH_3COCH_3). Toks rūgimo variantas kartais dar vadinamas acetoniniu butanoliniu rūgimu. Todėl ši sviestarūgščio rūgimo procesą galima skirstyti į sviestarūgštį ir acetoninį butanolinį rūgimus. Kito tipo sacharolitinės bakterijos (*C. cellobioparum*, *C. thermocellum*) raugina celiuliozę, hemiceliuliozes iki acto rūgšties (CH_3COOH), pieno rūgšties ($CH_3CHOHCOOH$), gintaro rūgšties ($(CH_2)_2(CO_2H)_2$), etanolio (CH_3CH_2OH), CO_2 ir H_2 . *C. propionicum* raugina cukrus iki propiono rūgšties (CH_3CH_2COOH), sviesto rūgšties ($CH_3CH_2CH_2COOH$), izovalerijonų rūgšties ($(CH_3)_2CHCH_2COOH$). Pramoniniu būdu, naudojant tokio tipo rūgimą iš kukurūzų miltų ar kitos krakmolingos terpės gaminamas acetonas ir butanolis.

Proteolitinės sviestarūgščio rūgimo bakterijos skaido baltymus bei aminorūgštis ir be sviesto rūgšties dar gamina acto rūgštį, riebalų rūgštis, NH_3 , CO_2 , H_2 , bei įvairius junginius, turinčius nemalonų kvapą. Tai *C. botulinum*, *C. sporogenes*, *C. tetani*, *C. novyi*, *C. septicum*, *C. histolyticum*, *C. tetanomorphum* ir *C. perfringens*. Kai kurios jų gali gaminti ir išskirti labai nuodingas medžiagas – egzotoksinus ir sukelti mirtinas žmonių ar gyvūnų ligas. Pavyzdžiui su nešvarumais į žaizdą patenkusi *C. tetani*, sukelia **stablįgę**, o *C. perfringens*, *C. novyi*, *C. septicum*, *C. histolyticum* – **dujinę gangreną**. Jei suvalgoma mėsos, žuvies, pupinių augalų ar kitų maisto produktų, užterštų dirvožemiu ir *C. botulinum* (6.14, A pav.) galima apsinuodyti jų pagamintu toksinu – botulinu, o liga vadinama **botulizmu**. Šių bakterijų ir ligos pavadinimas kilęs iš lotyniško dešros pavadinimo (lot. *botulus* – dešra). Pavirinus 15 min. botulinas suyra, ir tada nėra pavojaus apsinuodyti, todėl bet kuriuos namie gamintus konservus reikėtų prieš valgant dar kartą pavirinti.



A

B

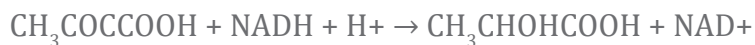
6.14 pav. Sviestarūgščio rūgimo bakterijos: A – proteolitinės *Clostridium botulinum*, B – sacharolitinės *C. butyricum* (Iš <https://phototheque.pasteur.fr/en/feature/224>).

Purinolitinės *Clostridium* bakterijos skaido įvairius purinus – šlapimo rūgštį $[(HO)_3C_5NH_4]$, taip pat adeniną ir guaniną kurių būna nukleorūgštyse, bei kitus gamtinius purino darinius ir gamina sviesto, acto rūgštis, CO_2 , NH_3 . Tokios yra *Clostridium acidurici*, *C. cylindrosporum* ir *C. purinolyticum*.

Clostridium genties bakterijų aptinkama ten, kur organinės medžiagos skaidomos be deguonies. Jų gausu dirvožemyje, dumble, mėšle, nuotekose, virškinimo trakte ir kitur, todėl ir jų sukeliamas sviestarūgštis rūgimas plačiai paplitęs gamtoje. Dirvožemyje, dumble, mėšle, nuotekose, vandenyje

jos skaido netirpius (krakmolą, glikogeną, celiuliozę, hemiceliuliozes, pektinus) bei tirpius sacharidus (cukrus), baltymus, nukleorūgštis ir spartina organikos mineralizavimo procesą. Atrajotojų virškinimo trakte klostridijos skaido celiuliozę, hemiceliuliozes, pektinus, o pagamintus metabolitus jau suvirškina gyvuliai. Linmarkose jos skaido pektinus linų stiebeliuose ir išlaisvina pluoštą. Tai svarbūs ir naudingi procesai. Tačiau, jei daržovės (bulvės, burokai, morkos ir kt.) laikomos kaupuose ir nėra tinkamos ventiliacijos, klostridijos, skaidydamos krakmolą, jas supūdo. Su dirvožemio dalelėmis šios bakterijos gali patekti ruošiamus raugti kopūstus, agurkus bei kitas daržoves, silosą ir kitur, kur normaliai turėtų vykti pienarūgštis rūgimas. Čia iš sacharidų jų pagaminta sviesto rūgštis ar kiti minėti metabolitai, baltymų ir nukleorūgščių skilimo produktai, gadina ir net apnuodija maisto produktus ir pašarus.

Mišrusis rūgimas. Šį rūgimą vykdo įvairios enterobakterijos (gr. *enteron* – žarna + gr. *bakterion* – lazdelė) – *Escherichia*, *Shigella*, *Edwardsiella*, *Salmonella*, *Klebsiella*, *Citrobacter*, *Proteus*, *Providencia*, *Yersinia* ir kt. Tai fakultatyvinės anaerobinės, gramneigiamosios, judrios, besporės, lazdeliškosios bakterijos. Dauguma enterobakterijų gyvena žmogaus ir gyvūnų žarnyne. Su išmatomis jos patenka į dirvožemį ir vandenį, kur išbūna gyvybingos gana ilgai. Enterobakterijų sukiamas rūgimas vadinamas mišriu, nes jo metu sudaroma daug skirtingų junginių: skruzdžių, acto, pieno ir gintaro rūgštys, taip pat glicerolis, etanolis, CO₂, H₂. Iki piruvato sacharidai visuomet skaidomi glikolizės būdu (6.7 pav.). Tačiau vėlesni mišriojo rūgimo produktai sudaro įvairiais būdais. Kai piruvatas redukuojamas, sudaroma pieno rūgštis:



arba toliau iš piruvato sudaromas acetil-CoA (CH₃COSCoA), o iš jo – acto (1) arba skruzdžių (2) rūgštys:



Galutinių produktų kiekio santykis labai priklauso nuo enterobakterijų rūšies ir rūgimo sąlygų. Skruzdžių rūgštis mišriajame rūgime paprastai būna pagrindinis produktas, tačiau terpėje ji ne visuomet kaupiasi, nes kai kurios enterobakterijos skaido skruzdžių rūgštį iki CO₂ ir H₂.

Dalis enterobakterijų gali sukelti **butandiolinį** rūgimą. Joms priklauso tokios enterobakterijų gentys: *Klebsiella*, *Enterobacter*, *Serratia*, *Erwinia*, *Hafnia*. Iki piruvato šis rūgimas vyksta glikolizės būdu (6.7 pav.). Toliau, kaip tarpinis produktas, sudaromas acetonas (CH₃COCHOHCH₃), o iš jo 2,3-butandiolis (CH₃CHOHCHOHCH₃). Šio rūgimo metu mažiau sudaroma rūgščių ir pagrindiniai rūgimo produktai yra butandiolis, etanolis, CO₂, H₂. Tarpinis produktas acetoinas gali būti oksiduojamas iki biacetilo (CH₃COCOCH₃). Biacetilą taip pat gamina heterofermentinės pieno rūgšties bakterijos. Biacetilas suteikia rūgusio pieno produktams specifinį malonų aromatą.

Propionrūgštis rūgimas. Tai toks rūgimas, kai bakterijos iš sacharidų arba pieno rūgšties pagamina propiono (CH₃CH₂COOH), acto (CH₃COOH) rūgščių ir kitų junginių. Propionrūgštis sacharidų rūgimas iki piruvato vyksta glikolizės būdu (6.7 pav.). Priklausomai nuo sąlygų, piruvatas toliau gali būti toliau oksiduojamas į acto (CH₃COOH) rūgštį bei CO₂ arba redukuojamas iki propiono, arba, jei vyksta fumaratinis kvepavimas – iki gintaro [(HOCCCH₂)₂] rūgšties. Dekarboksilinant gintaro rūgštį sudaroma propiono rūgštis. Bendra supaprastinta rūgimo lygtis tokia:



Jei rauginama pieno rūgštis, tuomet ji oksiduojama iki piruvato dalyvaujant flavoproteinams, kaip vandenilio akceptoriams. Po to piruvatas transkarboksilinamas, ir susidaro oksalo acetatas. CO₂

donoras yra (S)-metilmalonil-CoA, o CO₂ nešiklis – biotinas. Veikiant fermentams, malatdehidrogenazei ir fumarazei, susidaro fumaro rūgštis, kurią, fumaratreduktazė redukuoja iki gintaro rūgšties (sukcinato). Šios reakcijos metu vyksta papildoma ATP sintezė. Sukcinatas vėliau virsta sukcinil-CoA, kuris dar po kelių biocheminių virsmų tampa propiono rūgštimi. Tai sudėtingi procesai, kuriuose dalyvauja daug fermentų. Propiono rūgšties sudarymo iš pieno rūgšties bendra supaprastinta lygtis tokia:



Propionrūgštį rūgimą sukelia *Propionibacterium* genties bakterijos, *Veillonella alcalescens*, *Clostridium propionicum*, *Selenomonas ruminantium*, *Micromonospora*. Svarbiausios propionrūgščio rūgimo sukėlėjos – *Propionibacterium* bakterijos. Jos yra aerotolerantinės, gramteigiamosios, nejudrios ir besporės, pleomorfinės (gr. *pleon* – daugiau + gr. *morphe* – forma), t. y. nepastovios formos bakterijos. Šios bakterijos fiziologinėmis savybėmis panašios pienarūgščio rūgimo bakterijų *Lactobacillaceae* šeimai, bet morfologiškai jos labiau primena korinebakterijas. Propiono rūgšties bakterijų aptinkama atrajotojų skrandyje ir žarnyne, ant žmogaus ir gyvulių plaukų, piene, sūriuose ir kituose pieno produktuose. Jų nebūna vandenyje ir dirvožemyje. Gyvendamos virškinamajame trakte jos sintetina vitaminą B₁₂ (ciankobalaminą) ir juo aprūpina gyvūnus. Propiono rūgšties bakterijų biomasė naudojama pramoninei vitamino B₁₂ gamybai. *Propionibacterium freudenreichii* subsp. *shermanii* bakterijos yra svarbios fermentinių sūrinių nokinimo procese. Gaminant fermentinius sūrius, piene esančią laktozę skaido ir išskiria pieno rūgštį įvairios pieno rūgšties bakterijos, o propiono rūgšties bakterijos toliau naudoja pieno rūgštį. Jų pagamintos propiono ir acto rūgštys suteikia fermentiniams sūriams aštrų specifinį skonį, dėl išskirto CO₂ tokie sūriai tampa akytais. Propiono rūgštis naudojama kaip konservantas. Grūdai ir kombinuotieji pašarai, paveikti propiono rūgšties, net ir būdami drėgni ilgai nepelija. Į propiono rūgštimi impregnuotą popierių, vadinamą sviestiniu popieriumi, suvynioti maisto produktai daug ilgiau negenda. Iš didžiojo prieskrandžio bakterijų, gaminami preparatai atkuria įprastus skrandžio ir žarnyno mikroorganizmus po disbakteriozų susidarantių gyvuliams duodant antibiotikų, sulfanilamidinių preparatų. Iš propiono rūgšties bakterijų taip pat gaminami preparatai nuo spindulinės ligos ir uždegimų.

6.2.3. Kvėpavimas

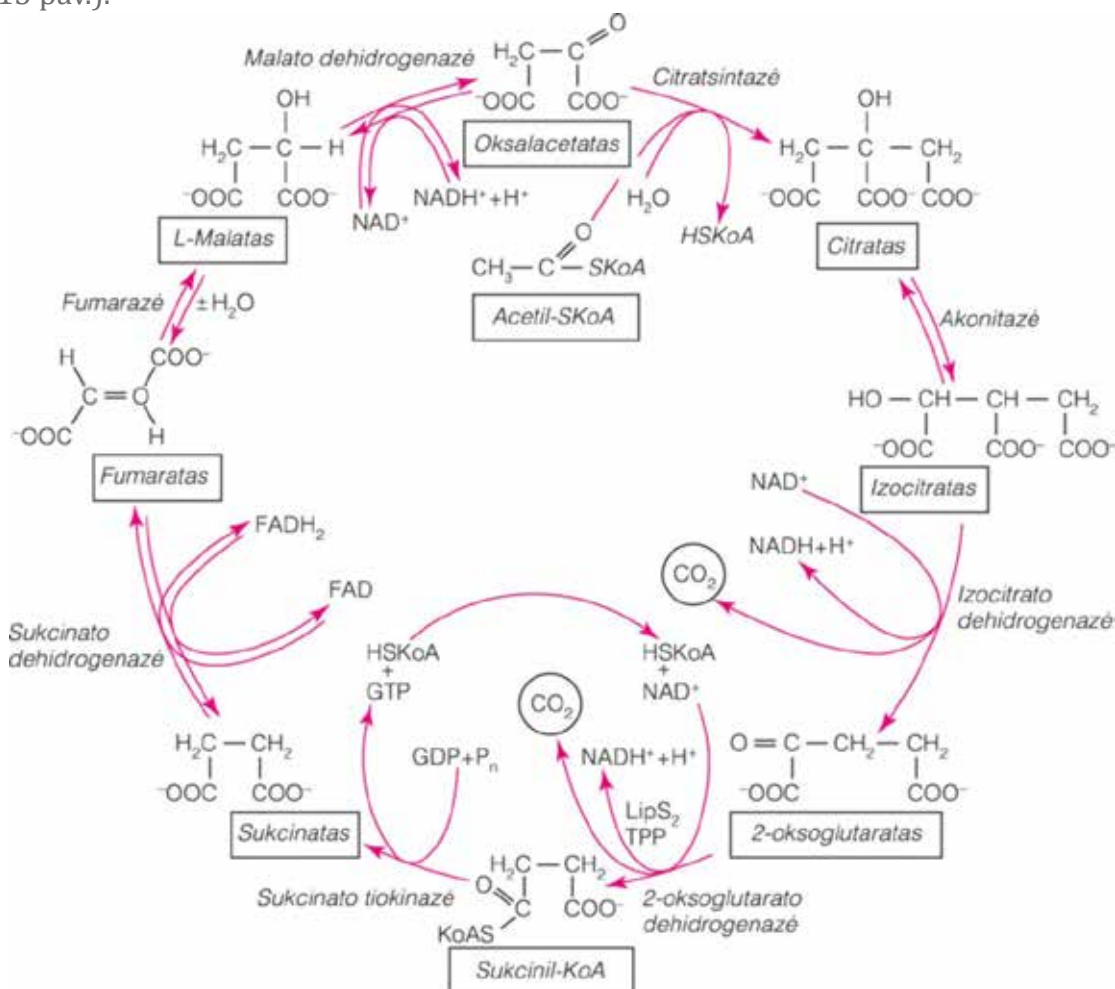
Kvėpavimas yra oksidacinis redukcinis procesas, kai iš vieno substrato (organinio ar neorganinio) atskelti elektronai dalyvaujant kofermentams redukuoja kitą organinį ar neorganinį substratą. Jo metu, kaip ir rūgimo procese, išskiriama energija, kurios dalis panaudojama ATP sintezei, o dalis – išsisklaido aplinkoje šilumos pavidalu. Kai galutinis elektronų akceptorius yra molekulinis deguonis, toks kvėpavimas vadinamas **aerobiniu**. Jei toks elektronų akceptorius yra neorganiniai (nitratai, sulfatai, karbonatai), ar organiniai junginiai (fumaratai), toks kvėpavimas vadinamas **anaerobiniu** (6.3 lentelė). Kvėpavimo metu piruvatas ne redukuojamas, bet per tarpinius produktus, veikiant deguoniui, visiškai oksiduojamas iki H₂O ir CO₂. Kvėpavimas vyksta nuosekliai ir susijęs su dviem svarbiais nuosekliai vykstančiais procesais: piruvato oksidacija Krebso (trikarboksirūgščių) cikle ir oksidaciniu fosforiliniu kvėpavimo grandinėje.

6.3 lentelė. Galutiniai elektronų akceptoriai mikroorganizmų kvėpavimo grandinėse

Elektronų akceptorius	Redukuotas kvėpavimo produktas	Kvėpavimo tipas	Mikroorganizmai
O ₂	H ₂ O	aerobinis kvėpavimas	<i>Escherichia</i> , <i>Streptomyces</i>
NO ₃	NO ₂ , N ₂ O or N ₂	anaerobinis kvėpavimas: denitrifikacija	<i>Bacillus</i> , <i>Pseudomonas</i>

Elektronų akceptorius	Redukuotas kvėpavimo produktas	Kvėpavimo tipas	Mikroorganizmai
SO ₄	S or H ₂ S	anaerobinis kvėpavimas: sulfatinis kvėpavimas	<i>Desulfovibrio</i>
fumaratai	sukcinatai	anaerobinis kvėpavimas: fumaratinis kvėpavimas	<i>Escherichia</i>
CO ₂	CH ₄	anaerobinis kvėpavimas karbonatinis kvėpavimas	<i>Methanococcus</i>

Aerobinis kvėpavimas, visiška oksidacija. Organizmai, dalyvaujantys šiame procese, vadinami aerobiniais, arba aerobais. Dauguma aerobinių mikroorganizmų kvėpavimo proceso metu visiškai oksiduoja organinę medžiagą iki CO₂ ir H₂O ir tai vadinama **visiška oksidacija**. Aerobinis kvėpavimas, kaip ir daugelis rūgimų, prasideda arba glikolize, arba 2-keto-3-deoksi-6-fosfogliukonatinio skaidymo būdu kuomet organinis substratas per keletą reakcijų tampa piruvatu. Toliau piruvatas oksiduojamas į acetil-CoA, jis patenka į **trikarboksirūgščių ciklą**, arba kitaip vadinamą **Krebso ciklą** (6.15 pav.).



6.15 pav. Trikarboksirūgščių (Krebso) ciklo reakcijų schema (iš https://lt.wikipedia.org/wiki/Krebso_ciklas)

Ciklo pradžioje, pereinamosios reakcijos metu, susidaro citratas. Dėl to ciklas kartais dar vadinamas **citrinų rūgšties ciklu**. Acetil-CoA toliau oksiduojamas iki CO₂, o atskelti vandenilio atomai (elektronai ir protonai) prijungiami prie akceptorių. Prijungti prie akceptorių vandenilio atomai patenka kvėpavimo grandinės ciklą. Jame vandenilio atomai oksiduojami deguonimi ir susidaro H₂O, o gauta energija naudojama ATP sintezei. Taigi, aerobinio kvėpavimo metu organinis substratas oksiduojamas iki CO₂ ir H₂O, gaunama biologiškai naudingos energijos – ATP ir tarpinių junginių,

reikalingų medžiagų sintezei. Aerobinio kvėpavimo mechanizmą išaiškino H. Krebsas (**Hans Adolf Krebs**, 1900 – 1981), tyrinėdamas gyvūnų audinių kvėpavimą, todėl šių reakcijų ciklas pavadintas Krebso ciklu – Vokietijoje gimusio anglų mokslininko garbei. Už šį darbą mokslininkas 1953 metais gavo Nobelio premiją. Buvo nustatyta, kad piruvato oksidacija vyksta cikliška, susidarant karboksirūgštims. Karboksirūgštys – tai organinės rūgštys, turinčios karboksilo grupę $-C(=O)OH$, paprastai rašomą $-COOH$ (arba $-CO_2H$). Karboksilo rūgštys yra svabūs protonų donorai.

Trikarboksirūgščių (Krebso) ciklas. Tai baltymų, riebalų ir sacharidų visiško oksidavimo ir cikliška pasikartojančių cheminių reakcijų visuma gyvų organizmų ląstelėse. Ciklo reakcijos eukariotuose vyksta jų ląstelių mitochondrijose, o prokariotų – citoplazmoje. Krebso ciklo metu skaidoma ir oksiduojama acetilkofermento A (acetilCoA) acetilo grupė, išsiskiria anglies dioksidas (CO_2). Bendra supaprastinta Krebso cikle schematinė lygtis tokia:



Krebso ciklas prasideda acetilCoA reaguojant su oksalacetatu. Šią reakciją katalizuoja citrat-sintazė. Susidaro citratas ir kofermentas A (ir sunaudojama viena molekulė vandens). Toliau nuosekliai vykstant 7 fermentais katalizuojamoms reakcijoms citratas vėl paverčiamas oksalacetatu. Ciklo metu gaunami redukuoti kofermentai – nikotinamidadeninindinukleotidas (NADH) ir flavinadeninindinukleotidas ($FADH_2$). Oksiduojant šiuos junginius elektronai toliau perduodami elektronų pernašos grandinei. Dekarboksilinant 2-oksorūgštis susidaro CO_2 . Krebso ciklo metu susidaręs guanozintrifosfatas (GTP), veikiant fermentui nukleozidų difosfatų kinazei, atiduoda galinę fosforilo grupę ADP molekulei ir susidaro ATP. Ciklo tarpiniai junginiai (oksalacetatas, 2oksoglutaratas, sukcinilCoA, fumaratas) yra kitų junginių (pirimidino ir purino nukleotidų, porfirinų, aminorūgščių) sintezės pirminiai junginiai. Krebso ciklas yra susijęs ir su gliukoneogeneze – iš oksalacetato susidarius fosfoenolpiruvatui ląstelėse sintetinami sacharidai. Ciklo reakcijos taip pat gali būti kitų svarbių metabolizmo ciklų dalis, pavyzdžiui yaminobutirato, glioksilato ciklas. Ląstelėse vykstant kai kurioms reakcijoms atkuriamas sunaudoto oksalacetato kiekis, pvz., oksalacetatas gaunamas karboksilinant piruvatą. Krebso ciklo veikla yra reguliuojama – reakcijų greitis priklauso nuo ADP/ATP molekulių ir $NAD^+/NADH + H^+$ jonų koncentracijos santykio. Alosterinis fermentas izocitrato dehidrogenazė yra aktyvinamas ADP, o ATP ir NADH – slopina jo veiklą. Ciklas taip pat reguliuojamas acetilCoA, vykstant oksalacetato ir citrato sintezei. Kadangi Krebso ciklas yra susijęs su elektronų pernašos grandine, todėl jo veikla priklauso ir nuo deguonies koncentracijos ląstelėje. Dėl deguonies trūkumo trikarboksirūgščių ciklas sustoja ir ląstelėse kaupiasi redukuoti vandenilio nešikliai NADH ir $FADH_2$.

Krebso ciklas ląstelėms svarbus tuo, kad acetil-CoA oksiduojamas iki CO_2 ir H_2O , susidaro tarpiniai metabolizmo produktai, kurie reikalingi sintetinti kai kurias aminorūgštis, geležies ir magnio porfirinus, riebalų rūgštis. Viena Krebso ciklo rate vyksta dvi dekarboksilinimo, keturios dehidrinimo ir viena fosforilinimo (ATP sintezės) reakcijos. Po dekarboksilinimo reakcijų išskiriami pirmieji galutiniai kvėpavimo produktai – dvi CO_2 molekulės, t. y. tiek anglies atomų, kiek gauta iš acetilo grupės. Po keturių dehidrinimo reakcijų sudaromi keturi redukuoti piridininiai nukleotidai (trys NADH + H^+ ir vienas FADH). Jų nešami vandeniliai (elektronai ir protonai) tiekiami į kvėpavimo grandinę kur jungiasi su galutiniu akceptoriumi. Aerobinių organizmų ląstelėse vandenilio akceptorius yra molekulinis deguonis (O_2).

Kvėpavimo (elektronų pernašos) grandinė. Vandenilis su deguonimi ląstelėse jungiasi ne tiesiogiai, o per nuosekliai nešiklių grandinę, vadinamą **kvėpavimo grandine**, arba elektronų pernašos grandinę. Ši grandinė prokariotuose yra citoplazmos membranoje, o eukariotiniuose organizmuose – vidinėse mitochondrijų membranose. Įvairių mikroorganizmų kvėpavimo grandinės nevienodos. Daugelio bakterijų kvėpavimo grandinės trumpesnės negu eukariotų. Trumpos grandinės energeti-

niu požiūriu mažiau naudingos, nes jose mažesnė ATP išeiga. Kvėpavimo grandinėje vyksta biocheminės reakcijos, panašios vandenilio deginimo reakcijos, kurių metu išskiriama daug energijos. Čia išskirtos energijos didžioji dalis sukaupiama sintetinant ATP, o likusioji dalis energijos išsisklaido šilumos pavidalu. Elektronams keliaujant pernašos grandine, protonai išstumiami per membraną į jos išorę. Grandinėje elektronai atiduodami galutiniam akceptoriumi – deguoniui. Protonams grįžtant į membranos vidinę pusę sintetinama ATP, o prisijungęs elektronus, deguonis aktyvuojasi ir jungiasi su vandenilio jonais – taip susidaro vanduo. Šitoks sudėtingas ir nuoseklus procesas vadinamas **oksidaciniu fosforilinimu**, arba **fosforilinimu kvėpavimo grandinėje**. Tai efektyviausias ATP sintezės būdas gyvose ląstelėse, nes jo metu gaunama iki 32 ATP molekulių.

Visa kvėpavimo grandinė yra skirstoma į keturis (jei skaičiuojama ir ATP sintazė, tai į penkis) fermentų kompleksus, kurie sąveikauja vienas su kitu dalyvaujant judriems elektronų nešikliams. Ją sudaro kvėpavimo fermentai flavoproteinai, geležies-sieros baltymai, chinonai, citochromai ir įvairios dehidrogenazės.

Dehidrogenazės yra svarbūs kvėpavimo grandinės fermentai, kurių sudėtyje, be baltymų, dar yra kofermentai NAD arba FAD. Šie fermentai perneša vandenilį nuo organinių molekulių kitam akceptoriumi. Dehidrogenazės turi tiek aerobiniai, tiek ir anaerobiniai mikroorganizmai.

Flavoproteinai (lot. *flavus* geltonas + gr. *proteios* – pirmas) – tai fermentai, kurių prostetinę grupę sudaro flavinmononukleotidas (FMN) arba flavinadenindinukleotidas (FAD). Tai vandenilio pernašos fermentai. Šių fermentų aktyvios grupės centre yra du azoto atomai, galintys jungtis su H.

Geležies-sieros baltymai (Fe-S baltymai) – tai elektronų pernašos oksidacijos redukcijos sistemos. Šių baltymų prostetinę grupę sudaro cisteino (aminorūgštis) junginys su $[2\text{Fe}+2\text{S}]$ -centru arba su $[4\text{Fe}+4\text{S}]$ -centru. Feredoksinas, putidarekoksinas, rubredoksinas, adrenoksinas yra įvairūs geležies-sieros baltymai. Yra nustatyta, kad be elektronų pernašos, geležies-sieros baltymai dar dalyvauja ir molekulinio azoto fiksavime, sulfito ir nitrito redukcijoje, fotosintezėje, išlaisvinant ir aktyvuojant molekulinį vandenilį, oksiduojant alkanus (alifatinius angliavandenilius).

Citochromai (gr. *kytos* indas, ląstele + gr. *chroma* – spalva) – tai raudonos spalvos baltymai – elektronų pernašos ir oksidacijos redukcijos reakcijų fermentai. Jie kartu su ir citochromoksidaze dalyvauja pernešant elektronus, kuriuos gauna iš chinonų, nuo redukuoto FAD molekuliniam deguoniui arba kitiems akceptoriams. Citochromai yra geležies porfirino fermentai, kurių prostetinę grupę sudaro hemas (geležies ir azoto junginys porfirino žieduose). Žinoma apie 30 citochromų, jie skiriasi baltymo ir prostetinės grupės ypatumais bei ryšio tarp jų stiprumu. Jie skirstomi į *a*, *b*, *c*, ir kitokius. Citochromų įvairovė kvėpavimo grandinėje priklauso nuo mikroorganizmų rūšies. Galutinis grandinės citochromas a_3 perduoda elektronus deguonies molekulei (O_2), kuri įgyja neigiamą krūvį ir iš supančios aplinkos pasiima protonus. Taip suformuojama vandens molekulė (H_2O).

Chinonai (Peru indėnų k. *kina* – žievė) perneša vandenilį ar elektronus. Palyginus su kitais kvėpavimo grandinės komponentais, jų būna gerokai daugiau, negu reikia normaliai grandinės veiklai. Jie yra įvairių kofermentų ir prostetinių grupių vandenilio „surinkėjai“ ir perduoda jį citochromams. Chinonai yra lipofiliniai, todėl aptinkami membranų lipidinėje pusėje. Žinomi tokie chinonai: ubichinonai (pvz., kofermentas Q (CoQ), aptinkamas eukariotų mitochondrijų vidinėse membranose ir gramneigiamųjų prokariotų citoplazmos membranoje), naftochinonas (aptinkamas gramteigiamuosiuose prokariotuose, plastochinonai (chloroplastuose). Kvėpavimo grandinėje chinonai išsidėstę taip flavoproteininių dehidrogenazių ir citochromų b.

Eukariotų ląstelėse kvėpavimo grandinėje elektronai nuo redukuotų nukleotidų patenka ant flavoproteinų, nuo flavoproteinų – ant geležies-sieros baltymų, nuo geležies-sieros baltymų – ant chinonų, nuo chinonų – ant citochromo *b*, nuo citochromo *b* – ant geležies-sieros baltymų, nuo gele-

žies-sieros baltymų – ant citochromo *c*, nuo citochromo *c* – ant citochromo *a*, nuo citochromo *a* ant citochromoksidazės (citochromo *a₃*), nuo citochromoksidazės ant deguonies. Elektronams keliaujant šia pernašos grandine, ATP sintetinama 3 vietose, t. y. jiems patekus ant flavoproteinų, ant citochromo *c*, ant citochromoksidazės. Sudaromos 3 molekulės ATP iš ADP ir neorganinio fosfato ir 2 molekulės ATP – nuo redukuoto FADH+H⁺ ant deguonies.

Jeigu gliukozės katabolizmas vyksta per fruktozės-1,6-difosfatinį kelią (glikolizę) ir per Krebso ciklą, kai visas vandenilis oksiduojamas kvėpavimo grandinėje iki vandens, tai iš viso susintetinama 38 molekulės ATP eukariotinių organizmų ir daugelio prokariotų ląstelėse. Kai kurių prokariotų kvėpavimo grandinės trumpesnės negu eukariotų, ir elektronams keliaujant nuo redukuotų nukleotidų ant deguonies sudaromos tik 26 ATP molekulės.

Aerobinis kvėpavimas, nevisiška oksidacija. Dalies mikroorganizmų ląstelėse vyksta ir nevisiška oksidacija – kai, be CO₂ ir H₂O, dar susidaro ir organinės rūgštys – acto, citrinų, fumaro, gliukono ir kitos. Grybuose jos yra ne galutiniai, bet tarpiniai metabolizmo produktai. Nevisiška oksidacija kartais klaidingai vadinama aerobiniu, arba oksidaciniu rūgimu. Biochemiškai nevisiška oksidacija yra aerobinio kvėpavimo, kuriam būtinas deguonis, atmaina. Nevisišką oksidaciją sukelia daugelis pelėsinių grybų ir kai kurios bakterijos (*Pseudomonas*, *Acetobacter*, *Gluconobacter* ir kt.). Pagaminamų rūgščių kiekiai ir įvairovė labai priklauso nuo to, kaip grybai aprūpinti maisto medžiagomis. Kultivuojant atitinkamose sąlygose – padidinus sacharidų koncentraciją terpėje ir sumažinus kai kurių elementų (cinko geležies, mangano, vario, magnio, kalio, kalcio), galima reguliuoti organinių rūgščių išsiskyrimą.

Alkoholių oksidacija į acto rūgštį. Acto rūgšties susidarymas – būdinga nevisiška oksidacija aerobinėmis sąlygomis. Žinoma, kad alus ar vynas, palikti stovėti atviruose induose, gana greitai rūgštėja. Tai paaiškinama tuo, kad alų ar vyną iš aplinkos patenka acto rūgšties bakterijos, kurios alkoholį oksiduoja į acto rūgštį. Tai aerobinės, besporės, gramneigiamosios lazdeliškosios bakterijos. Gamtoje jos aptinkamos ant augalų paviršiaus – žiedų, vaisių, lapų, augalų liekanų, ore ir t. t., dažniausiai kartu su mielėmis. Nustatyta, kad bakterijos *Acetobacter* arba *Gluconobacter* etilo alkoholį oksiduoja iki acto rūgšties pagal tokią bendrą supaprastintą lygtį:



Maistui vartojama acto rūgštis vadinama actu ir gaunama iš vyno ar vandeniu skiesto etanolio. Jei acto rūgštis gaunama iš obuolių vyno, tai vadinama obuolių actu, jei iš vynuogių vyno – vynuogių actu ir t. t. Iš etanolio gaunama 90-98 % acto rūgšties.

Be etanolio, acto rūgšties bakterijos gali oksiduoti ir kai kuriuos kitus alkoholius, pavyzdžiui propanolį į propiono rūgštį:



Kai terpeje baigiasi alkoholiai, acto rūgšties bakterijos oksiduoja susidariusią acto rūgštį iki CO₂ ir H₂O.

Sacharidų oksidacija į citrinų rūgštį. 1820 metais vokiečių mikologas ir chemikas Karlas Vemeris (**Carl Wehmer**, 1858 – 1935) nustatė, kad *Penicillium* genties pelėsiai gamina gana daug citrinų rūgšties. Dabar žinoma, kad ši rūgštis grybuose susidaro iš sacharidų Krebso ciklo metu, arba karboksilinant oksaloacetatą. Pramoniniu būdu citrinų rūgštis gaminama *Aspergillus niger* pelėsio biomasei rūgščioje terpėje (pH 2,5-3,5) oksiduojant cukrų. Nevisiška oksidacija tuomet vyksta pagal tokią supaprastintą lygtį:



Tokiu būdu gauta citrinų rūgštis yra pigesnė, negu gauta iš citrinų vaisių – jos išeiga būna

apie 85 % nuo įdėto į terpę cukraus kiekio. Pašarminus terpę, citrinų rūgšties išeiga sumažėja, tačiau daugėja gliukono ($\text{HOCH}_2(\text{CHOH})_4\text{COOH}$), oksalo ((rūgštynių) HOOC-COOH) ir acto rūgščių.

Žinoma apie 40 organinių rūgščių, kurias išskiria mikroskopiniai grybai. Pavyzdžiui pieno rūgštį ($\text{CH}_3\text{CHOHCOOH}$) aktyviai sintetina *Mucoraceae* šeimos (*Rhizopus stolonifer*, *R. oryzae*, *R. nigricans*) ir kiti zigomikotai (*Allomyces*, *Saprolegnia*, *Blastocladiella*). Jie taip pat išskiria nedidelius kiekius fumaro, gintaro, obuolių, skruzdžių, acto rūgščių, taip pat etanolio. Nemažai fumaro rūgšties ($\text{HO}_2\text{CCH=CHCO}_2\text{H}$) gamina įvairūs *Mucor*, *Rhizopus*, *Circinella* mikroorganizmai, o gliukono rūgšties – *Penicillium* ir *Aspergillus* genčių grybai. Itakono rūgštį ($\text{CH}_2=\text{C}(\text{COOH})\text{CH}_2\text{COOH}$) produkuoja kai kurie *Aspergillus* genties grybai – *A. itaconicus* ir *A. terreus*. Obuolių, fumaro, gintaro, citrinų rūgštys ląsteleje susidaro įvairiuose Krebso ciklo etapuose, po to išsiskiria terpę.

Anaerobinis kvėpavimas Kai kurių bakterijų ląstelėse nuo organinio substrato atskeltas vandenilis ir elektronai pernašos procesų metu prisijungimi prie kitokio nei molekulinis deguonis akceptorį – oksiduotų junginių jonų, tokių kaip nitratai, sulfatai, siera, karbonatai arba fumaratai. Toks kvėpavimo būdas vadinamas atitinkamai **nitratinium, sulfatinium, karbonatiniu arba fumaratiniu anaerobiniu kvėpavimu**. Anaerobinio kvėpavimo bakterijos priskiriamos tokioms fiziologinėms grupėms, kaip nitratus redukuojančios (denitrifikuojančios), sulfatus arba sierą redukuojančios (desulfofikuojančios), metaną ir acto rūgštį sudarančios bakterijos. ATP kiekis, gaunamas anaerobinio kvėpavimo metu, priklauso nuo organizmo ir metabolinio kelio. Kadangi vyksta tik dalis Krebso ciklo ir ne visi elektronų pernašos grandinės nešikliai dalyvauja anaerobiniame ląsteliniame kvėpavime, jo metu niekada nesusidaro tokie dideli ATP kiekiai, kaip aerobiniame kvėpavime. Todėl kvėpuojant anaerobiškai energijos išeiga maždaug 10 % mažesnė negu kvėpuojant aerobiškai. Atitinkamai, anaerobai ir auga lėčiau už aerobus. Anaerobinio kvėpavimo bakterijų kvėpavimo grandinės fermentai yra tokie pat kaip aerobiniuose mikroorganizmuose, tik nėra citochromoksidazės. Pvz., nitratus redukuojančiose bakterijose vietoj citochromoksidazės yra nitratreduktazė, sulfatus redukuojančiose – adenilsulfatreduktazė.

Nitratinis kvėpavimas. Šio kvėpavimo metu nitratams redukuojantis, susidaro dujinis azotas (N_2), arba dujiniai azoto junginiai (N_2O , NO_2), kurie išgaruoja į atmosferą. Nitratinis kvėpavimas dar vadinamas **disimiliacine nitratų redukcija**, arba **denitrifikacija**. Šis kvėpavimo būdas būdingas ir daugeliui aerobinių bakterijų, kai jos patenka į anaerobines sąlygas arba kai deguonies koncentracija aerobiniam kvėpavimui per maža. Tokios bakterijos geba panaudoti nitratus, kaip galutinius elektronų akceptorius – taip jos prisitaiko kvėpuoti anaerobinėmis sąlygomis:



Nitratinį kvėpavimą, arba denitrifikaciją, sukelia fakultatyvinės anaerobinės bakterijos, tokios kaip *Paracoccus denitrificans*, *Spirillum volutans*, bei *Alcaligenes*, *Hyphomicrobium*, *Thiobacillus*, *Pseudomonas* genčių kai kurios rūšys, kurios aerobinėmis sąlygomis naudoja oro, o anaerobinėmis – nitratų deguonį. Denitrifikuojančios bakterijos paplitusios dirvožemyje, mėšle, vandens telkinių dumblyje. Vykstant denitrifikacijai susidaro laisvas azotas, ar dujiniai azoto junginiai kurių augalai ir daugelis mikroorganizmų nepasisavina. Tai žalinga žemės ūkiui, nes dirvožemio nitratus bakterijos paverčia išgaruojančiais azoto junginiais augalai jų negali pasisavinti, o tai mažina derlingumą. Denitrifikaciją stabdo arba visai pašalina tinkama agrotechnika, drenažas. Taip sudaromos palankios sąlygos mikroorganizmų aerobiniam kvėpavimui, todėl oksiduoti azoto junginiai iš dirvos nebešalinami.

Sulfatinis kvėpavimas. Šio kvėpavimo metu sulfatus (SO_4^{2-}), tiosulfatus ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$) arba sulfitus (SO_3^{2-}) iki sulfido (H_2S) redukuoja obligatinės anaerobinės bakterijos priklausančios gentims *Desulfovibrio*, *Desulfobulbus*, *Desulfobacter*, *Desulfococcus*, *Desulfovibrio*, *Desulfosarcina*, *Desulfotomaculum*, ir archėjos – *Archaeoglobus*. Šis procesas dar vadinamas **disimidiacine sulfatų redukcija**, arba **de-**

sulfofikacija. Sierą (S^0) iki sulfido redukuoja vandenynų gelmėse aptinkamos archėjos *Pyrodictium occultum*, ar bakterijos *Wolinella*, *Campylobacter* ir *Desulfuromonas acetoxidans*. Toks kvėpavimas vadinamas **sieros redukcija** arba **sieriniu kvėpavimu**:

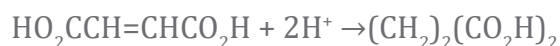


Karbonatinis kvėpavimas. Šis anaerobinio kvėpavimo tipas būdingas metaną gaminančioms archėjoms. Karbonatinio kvėpavimo metu redukuojami karbonatai, todėl jis dar vadinamas **karbonatų redukcija**. Karbonatų, arba CO_2 , redukciją iki metano (metanogenezę) atlieka anaerobinės chemoorganoautotrofinės archėjos priklausančios *Methanobacterium*, *Methanobrevibacter*, *Methanothermus*, *Methanococcus*, *Methanomicrobium*, *Methanospirillum*, *Methanogenium*, *Methanosarcina*, *Methanolobus*, *Methanotherix*, *Methanococcoides*, *Methanoplanus* gentims. Jos energiją gauna oksiduodamos vandenilį (H_2), ir tuo pačiu vykstant CO_2 redukcijai:



Čia elektronų donoras yra H_2 , o protonų šaltinis metano molekulei suformuoti – H_2O . Metaną gaminančių archėjų aptinkama vandens telkinių ir nuotekų valymo dumble ir nuosėduose, gyvūnų ir žmogaus žarnyne. Jos naudojamos ir biodujų, kurių vienas svarbiausių komponentų – metanas, gamyboje.

Fumaratinis kvėpavimas. Chemoorganoheterotrofinės bakterijos, tokios kaip *Escherichia*, *Proteus*, *Salmonella*, *Klebsiella*, *Bacteroides*, *Actinobacillus succinogenes*, *Fibrobacter succinogenes*, *Wolinella succinogenes*, anaerobinėmis sąlygomis gali redukuoti fumaratus iki sukcinatų (gintaro rūgšties):



Šios oksidacijos metu vyksta oksidacinis fosforilinimas ir ATP susidarymas, todėl procesas vadinamas fumaratiniu kvėpavimu.

KLAUSIMAI

1. Kas yra metabolizmas?
2. Kaip suprantamas katabolizmas?
3. Kaip suprantamas anabolizmas?
4. Kokia fermentų reikšmė metabolizmo procesuose?
5. Kokie yra vienkomenčiai fermentai?
6. Kokie yra dikomenčiai fermentai?
7. Kaip suprantamas kofermentas ir kokie elementai gali juo būti?
8. Koks hidrolazių vaidmuo?
9. Kaip veikia fermentai?
10. Koks egzofermentų vaidmuo?
11. Kaip suprantamas biologinis oksidavimas, redukavimas?
12. Koks nikotinamidadeninukleotido (NAD) vaidmuo?
13. Kokių cheminių procesų metu ląstelės gauna energijos?
14. Tarp kokių elementų būna makroerginės jungtys?
15. Kokių procesų sintetinama ATP?
16. Kaip suprantama glikolizė (Embdeno-Mejerhofo-Parnaso būdas)?

17. Kaip suprantamas pentozofosfatinis (Varburgo-Dikenso-Horekerio) būdas?
18. Kaip suprantamas 2-keto-3-deoksi-6-fosfogliukonatinis (Entnerio-Dudorovo) būdas?
19. Kokį reiškinį vadiname rūgimu ir kaip sudaromi rūgimų pavadinami?
20. Koks yra homofermentinis pienarūgštis rūgimas ir kokios bakterijos jį sukelia?
21. Koks yra heterofermentinis pienarūgštis rūgimas ir kokios bakterijos jį sukelia?
22. Kur paplitusios pieno rūgšties bakterijos, kokia jų reikšmė?
23. Kokie mikroorganizmai ir kaip raugina kopūstus?
24. Kokiomis sąlygomis mielės sukelia alkoholinį rūgimą?
25. Kur paplitusios mielės, kokia mielių reikšmė?
26. Kokį rūgimą sukelia *Clostridium* genties bakterijos?
27. Kokia *Clostridium* genties bakterijų reikšmė?
28. Koks yra mišrus rūgimas ir kas jį sukelia?
29. Kokius procesus apima aerobinis kvėpavimas?
30. Kaip suprantamas trikarboksirūgščių (Krebso) ciklas?
31. Kaip suprantama kvėpavimo grandinė?
32. Kokius procesus apima anaerobinis kvėpavimas?
33. Kokius procesus vadiname fosforiliniu?
34. Kaip suprantama chemosintezė?
35. Kas yra metanogenezė?
36. Kokį reiškinį vadiname visiška ir nevisiška oksidacija?
37. Kokios bakterijos ir kaip gamina acto rūgštį?
38. Kaip ir kokie grybai gamina pieno, fumaro, oksalo, citrinų ir kitas rūgštis?

LITERATŪROS SĄRAŠAS

- BAUMAN R., *Mikrobiology With Diseases by Taxonomy*. 5th ed. San Francisco (Calif.): Pearson/Benjamin Cummings. 2017. P. 778
- Biology Dictionary, 2021. [žiūrėta 2021-11-04]. Prieiga per internetą: <https://biologydictionary.net/>
- BLUZMANAS P., RAGAVIČIUS A. *Mikrobiologija ir virusologijos pagrindai* Vilnius : Mokslas, 1987. P. 262
- BRIDŽIUVIENĖ, D., LEVINSKAITĖ, L., LUGAUSKAS, A., PAŠKEVIČIUS, A., PEČIULYTĖ, D., REPEČKIENĖ, J., SALINA, O., VARNAITĖ, R. *Mikrobiologiniai medžiagų pažeidimai*. Vilnius. 1997. P. 469
- ELSAS J. D., JANSSON J. K., TREVORS J. T. *Modern soil microbiology*. 2nd ed. Roca Raton, Fla.: CRC press, 2007 P. 646
- JAY J. M., LOESSNER M. J., GOLDEN D. A., *Modern food microbiology*. 7th ed. USA, 2005. P. 790
- LASINSKAITĖ-ČERKAŠINA, A., PAVILONIS, A., VAIČIUVĖNAS, V. P. 2005. *Medicinos mikrobiologija ir virusologijos pagrindai*. Kaunas: Vitae Litera. p. 706
- LAPINSKAS, E. 1998. *Biologinio azoto fiksavimas ir nitraginas: monografija*. Dotnuva-Akademija: LŽI. P. 218
- LPSN – List of Prokaryotic names with Standing in Nomenclature, 2022 [žiūrėta 2022-02-04]. Prieiga per internetą: <https://www.bacterio.net/>
- LUGAUSKAS A., PAŠKEVIČIUS A., REPEČKIENĖ J. *Patogeniški ir toksiški mikroorganizmai žmogaus aplinkoje*. 2002. P. 434
- LUKOŠIENĖ I. P., KUTORGA E. *Mikologijos laboratoriniai darbai*. 2014. P. 144
- MADIGAN M. T., MARTINKO J. M., BENDER K. S., BUCKLEY D. H., STAHL D. A. *Brock biology of microorganisms*. 14th ed. Boston (Mass.) [etc.]: Pearson, 2015. P. 1032
- MASTEIKIENĖ R. R. *Maisto produktų mikrobiologija*. KTU leidykla „Technologija“, 2010. P. 512
- Microbe online, 2022. [žiūrėta 2022-02-04]. Prieiga per internetą: <https://microbeonline.com/>
- Microbiology Society, 2022. [žiūrėta 2022-02-04]. Prieiga per internetą: <https://microbiologyonline.org/>
- PELENYTĖ M. *Bendroji mikrobiologija/ Maisto produktų mikrobiologija*. Vilniaus kolegija 2011. P. 196
- PITT J.I., HOCKING A.D. *Fungi and food spoilage*. 2nd ed. Gaithersburg, Md.: Aspen publishers, 1999. P. 593
- PRANAITYS P. *Mikrobiologijos pagrindai*. Lietuvos žemės ūkio universitetas, 2009. P. 325
- PUTRAMENTIENĖ, A. *Mikrobiologija, dezinfekcijos ir sterilizacijos pagrindai* Kaunas: Kauno kolegija. 2003. P. 38
- RAMONAITYTĖ D., BAŠINSKIENĖ L. *Maisto toksikologija*. Kaunas, 2001. P.
- SINGLETON P., SAINSBURY D. *Dictionary of Microbiology and Molecular Biology*. John Wiley & Sons Ltd. 2006. P. 895
- Todar's Online Textbook of Bacteriology, 2020. [žiūrėta 2022-02-04]. Prieiga per internetą: <http://textbookofbacteriology.net/>
- TORTORA G. J., FUNKE B. R., CASE C. L. *Microbiology. An Introduction*. 12th ed. 2015. P. 960

TERMINŲ ŽODYNAS

A

Acetogenezė – metabolizmas, kurio metu acetatas gaminamas iš H_2 ir CO_2 arba organinių junginių.

Acidofilas – mikroorganizmas, kuris geriausiai auga rūgščioje aplinkoje.

Adhezija – dviejų skirtingų kietųjų kūnų, kietojo kūno ir skysčio arba nesimaišančių skysčių susiliečiančių paviršių sukibimas dėl kūnų dalelių sąveikos.

Aerobas – organizmas, kuris auga, kai aplinkoje yra laisvo molekulinio deguonies.

Aerotolerantas – tai anaerobinis mikroorganizmas, kuris pakenčia (toleruoja) deguonies buvimą aplinkoje.

Aerotaksis – organizmų judėjimas, reaguojant aplinkoje esantį molekulinį deguonį.

Aerozolis – dispersinė sistema, susidedanti iš dujų ir jose plūduriuojančių kietų arba skystų dalelių.

Aflatoksinai – *Aspergillus flavus* ir kitų grybų gaminamos nuodingos medžiagos.

Akceptorius – cheminė dalelė, prisijungianti elektronus, protonus, molekules, jonus ar laisvuosius radikalus.

Aktinobakterijos (seniau – aktinomicetai, laibagrybiai) bakterijų skyrius. Tai prokariotai savo kolonijų išvaizda panašūs į grybus.

Aktyvacijos energija – energija, kurią reikia suteikti molekulėms, kad jos galėtų dalyvauti cheminėje reakcijoje.

Aktyvusis centras – fermento paviršiaus dalis, kurioje vyksta substrato molekulės prijungimas ir jo cheminių virsmų katalizė.

Aktyvusis transportas – energiją naudojantis procesas, per kurį medžiagos pernešamos į ląstelę arba iš jos, be cheminio pernešamų medžiagų pokyčio.

Alelopatija – tai vieno organizmo išskirtų medžiagų poveikis kitiems organizmams.

Alergija – ypač jautri ir kenksminga organizmui imuninė reakcija į alergenų (kai kuriuos aplinkos faktorius: chemines medžiagas, mikrobus bei jų veiklos produktus, maisto produktus ir kt.).

Alkalifilai – organizmai, geriausiai augantys šarminėje aplinkoje.

Alkoholinis rūgimas – rūgimas, kurio metu gliukozė ar kiti sacharidai, anaerobinėse sąlygose, skaidomi į etanolį ir CO_2 .

Ameboidinis judėjimas – ląstelių judėjimo būdas, kai citoplazmai srūvant į vieną pusę ir slepiančią ląstelės membraną, susiformuoja pseudopodija, į kurią persilieja visas ląstelės turinys.

Amensalizmas – dviejų populiacijų, rūšių tarpusavio santykių tipas: viena rūšis engia kitą, bet pati antrosios nėra veikiamas.

Amilazės – fermentai, hidrolizuojantys krakmolą arba glikogeną.

Amonifikavimas – tai amoniako (NH_3) išskyrimas mikrobams skaidant organinius azotinius junginius.

Aminorūgštys – į baltymų sudėtį įeinančios organinės rūgštys, turinčios amino grupę ($-NH_2$).

Anabolizmas – fermentų katalizuojama organinių medžiagų sintezė vykstanti gyvuosiuose organizmuose.

Anaerobas – organizmas, nenaudojantis laisvo molekulinio deguonies.

Anaerobinis kvėpavimas – ląstelėms reikalingos energijos gavimo būdas, kai kvėpavimo grandinėje elektronai pernešami ne ant molekulinio deguonies, o ant oksiduotų junginių jonų tokių kaip nitratai, sulfatai, karbonatai ir kt.

Anamorfa – nelytinė grybų vystymosi stadija.

Antagonizmas – priešiški santykiai tarp organizmų.

Antibiotikas – mikroorganizmų sintetinama organinė medžiaga, kuri slopina ar naikina kitus organizmus.

Antigenas – tai biologinės kilmės medžiaga ar mikroorganizmas, patekęs organizmą sukelia antikūnų gamybą.

Antikūnas – tai baltymas, organizme neutralizuojantis svetimas biologinės kilmės medžiagas ar mikroorganizmus.

Antimikrobinis – kenksmingas mikroorganizmams, žudantis juos ar stabdantis jų augimą.

Antiseptika – priemonių, naikinančių mikroorganizmus, visuma.

Antiseptikas – cheminė medžiaga, slopinanti ar naikinanti mikroorganizmus.

Antriniai metabolitai – tai tarpiniai ar galutiniai medžiagų apykaitos organiniai produktai, kurie nėra būtini organizmui tinkamai funkcionuoti normaliomis sąlygomis.

Apoptozė – programuota ląstelės mirtis.

Archėjos – (*Archaea*) (archebakterijos arba archeobakterijos) prokariotų dominija. Tai seniausieji vienaląsčiai organizmai, kurių sienelėje nėra mureino. Panašios į bakterijas, tačiau genomas artimesnis eukariotams. Joms priklauso metanogenai bei galintys gyventi ekstremaliomis sąlygomis (halofilai, hipertermofilai, actdofilai) organizmai.

Aseptika – priemonių, mažinančių užteršimo mikroorganizmais tikimybę, visuma.

Aspergiliozė – liga, kurią sukelia *Aspergillus* spp. genties pelėsiai.

ATP – (adenozintrifosfatas) fosfatų biologinės energijos nešėjas organizmuose, universalus visų ląstelių energijos šaltinis.

Atvirkštinė transkriptazė – fermentas, sintetinantis DNR grandinę pagal RNR matricą.

Autochtoninė mikrobiota – nuolatinė žmogaus kūno mikrobiota, mikroorganizmai nuolat gyvenantys organizme.

Augimas – mikrobiologijoje, tai ląstelių skaičiaus, jų tūrio bei masės didėjimas.

Aukšliagrybūnai – (*Ascomycota*) kitaip dar vadinami aukšliagrybiais arba askomicetais, didžiausias grybų skyrius. Jų grybiena daugialąstė, aukšliuose gamina lytines sporas – aukšliaspores.

Autoklavas – prietaisas skirtas sterilizuoti medžiagas ir įrankius, iškaitinant juos aukštoje temperatūroje ir aukštame vandens garų slėgyje.

Autolizė – ląstelių savaiminis irimas (lizė), kurią sukelia tų ląstelių hidroliziniai fermentai.

Autotrofai – organizmai, sintetinantys organines medžiagas iš CO₂ ir tam naudojantys šviesos energiją arba, energiją gautą oksiduojant cheminius junginius.

Auksotrofai – mikroorganizmas mutantas, kuris negali augti, jei terpėje nėra tam tikros medžiagos.

B

Bakteremija – bakterijų buvimas kraujyje.

Bakterijos – prokariotų dominija. Tai vienaląsčiai mikroorganizmai, kurių sienelėse dažniausiai yra mureino.

Baktericidinis agentas – veiksnys kuris naikina bakterijas.

Bacteriocinai – bakterijų gaminami biologiškai aktyvūs baltymai, turintys antimikrobinį poveikį.

Bakteriofagai – prokariotinių ląstelių virusai.

Bacteriostatinis agentas – veiksnys kuris tik slopina bakterijų augimą, bet jų nesunaikina.

Bakteroidai – gumbelinių bakterijų vystymosi stadija (tarpsnis), kai gumbelinės bakterijos būna augalo gumbelyje ir geba fiksuoti azotą.

Bedeguanė (anoksigeninė) fotosintezė – šviesos energijos panaudojimas žaliųjų ir purpurinių sierabakterių ląstelėse sintetinti ATP ciklinio fosforilinimo metu, neišskiriant deguonies.

Binominalinė nomenklatūra – organizmų mokslinis klasifikavimo metodas sukurtas K. Linėjaus, susidedantis iš genties pavadinimo ir tam tikro rūšiai būdingo epiteto.

Biomasė – vienos organizmų rūšies, rūšių grupės ar visos bendrijos individų masė, tenkanti ploto ar tūrio vienetui.

Biokatalizė – mikroorganizmų naudojimas produkto sintezei arba specifinio cheminiam junginio transformavimui.

Bioplėvelės – mikroorganizmų kolonijos apgaubtos lipnia, dažniausiai iš polisacharidų sudaryta medžiaga ir prisitvirtintos prie paviršiaus.

Bioluminescencija – šviesa, kurią spinduliuoja gyvi organizmai, dėl jų ląstelėse vykstančių specifinių fermentinių reakcijų.

Bioremediacija – procesas, kurio metu teršalus iš aplinkos pašalinti ar nukenksminti naudojami mikroorganizmai ir augalai.

Biosintezė – fermentų katalizuojama junginių sintezė gyvuose organizmuose.

Biotechnologija – tam tikros produkcijos gamyba, naudojant gyvus organizmus, biologinės kilmės medžiagas ir biologinius procesus.

Biotransformacija – mikroorganizmų panaudojimas cheminei medžiagai modifikuoti.

Blakstienėlė – trumpa, siūliška ląstelės paviršiaus atauga, kuria naudodamiesi juda kai kurie vienaląsčiai organizmai.

Botulizmas – apsinuodijimas maisto produktais, kuriuose yra *Clostridium botulinum* bakterijų pagaminto toksino botulino.

C

Celiuliazė – fermentas, hidrolizuojantis celiuliozę (p.1,4 jungtis).

Celiuliozė – polisacharidas, sudarytas iš nešakotos grandinės 1,4-β-D-gliukozės molekulių.

Chemolitotrofai – bakterijos (*Nitrosomonas*, *Nitrobacter*), kurios energijos gauna oksiduodamos neorganinius junginius.

Chemoorganotrofai – organizmai, kurie gauna energijos oksiduodami organinius junginius.

Chemotaksis – organizmų (daugiausia vienaląsčių) judėjimas, kai juos veikia cheminiai dirgikliai.

Chlorofilas – fototrofinių organizmų žaliasis pigmentas absorbuojantis šviesos energiją, kuri reikalinga fotosintezei vykdyti.

Chloroplastas – fototrofinių eukariotų organelė, turinti chlorofilo.

Chitinas – polimeras sudarytas iš N-acetil – gliukozamino grandžių, sujungtų β-(1→4) glikozidiniu ryšiu, kurio yra nariuotakojų kūno dangoje ir grybų ląstelių sienelėse.

Chitridiomycota – seniausias grybų skyrius. Šie vienaląsčiai grybai gamina judrias žiuželėtas zoosporas.

Chromogeninė – reakcija suteikianti tam tikrą būdingą spalvą, kuri yra mikroorganizmų identifikavimo charakteristika.

Chromosoma – ląstelės branduolio struktūros pagrindinis komponentas, kuriame yra genai (DNR ir histonai).

Ciklinis fosforinimas (ciklinė elektronų pernaša) – fotosintezę vykdančiuose organizmuose šviesos energijos panaudojimas tik ATP sintezei.

Citochromai – elektronų pernašos grandinės komponentai, elektronų nešikliai.

Citoplazma – ląstelių skystoji terpė apgaubta membrana.

Citoplazmos membrana – pusiau laidus ląstelių citoplazmą gaubiantis sluoksnis, reguliuojantis medžiagų patekimą bei išėjimą iš ląstelės.

Cista – apsauginis sluoksnis, gaubiantis melsvabakterių ir kai kurių pirmuonių ląsteles.

Citrinų rūgšties ciklas – ciklinės biocheminės reakcijos, kurių metu acetatas virsta CO_2 ir NADH. Dar vadinams trikarboninių rūgščių ciklu arba Krebso ciklu.

D

Dehidrogenazės – fermentai, katalizuojantys substrato oksidaciją, atskeliant nuo jo vandenilį.

Dekarboksilinimas – CO_2 atskėlimas nuo organinių rūgščių.

Denatūracija – dėl aukštos temperatūros, radiacijos ar cheminių reagentų poveikio tam tikrų nekovalentinių ryšių biopolimeruose suardymas.

Denitrifikacija – bakterijų anaerobinis kvėpavimo būdas, kurio metu molekulinis azotas ar dujiniai azoto junginiai išskiriami iš nitratų ar nitritų.

Desikacija – džiovinimas, sausinimas.

Dezinfekcija – mikroorganizmų sunaikinimas, inaktyvavimas ar pašalinimas, kad nekiltų infekcija ar kiti nepageidautini reiškiniai.

Dezinfekantas – antimikrobinis agentas, naudojamas tik negyviems objektams dezinfekuoti.

Difterija – sunki viršutinių kvėpavimo takų infekcija, taip pat galinti pažeisti ir širdies raumenį, kuria sukelia *Corynebacterium diphtheriae* bakterijos.

Dimorfizmas – organizmo savybė keisti struktūrą priklausomai nuo aplinkos sąlygų.

Dipikolio rūgštis – organinė rūgštis, svarbi bakterijų sporų susidaryme, suteikia joms termotabilumo savybių.

Diploidas – eukariotinis organizmas, turintis ląstelių branduoliuose dvigubą (diploidinį) homologinių chromosomų rinkinį.

Dizenterija (šigeliozė) – ūminė infekcinė liga (storosios žarnos uždegimas), kurią sukelia *Shigella* genties bakterijos, patekusios virškinimo traktą.

DNR – (deoksiribonukleorūgštis) – geninės informacijos nešėja. Viena iš nukleorūgščių, esančių visose ląstelėse ir kai kuriuose virusuose.

Dominija – biologinės klasifikacijos aukščiausias lygmuo. Yra 3 organizmų dominijos: bakterijos (*Bacteria*), archėjos (*Archaea*), eukariotai (*Eukarya*).

Donoras – 1. chem. atomas, jonas ar molekulė, cheminės reakcijos metu atiduodantis elektroną ar protoną; 2. biol. bet kokia ląstelė, kuri atiduoda geninę informaciją kitai ląstelei.

Dujų vakuolės – membrana apribotos, dujomis užpildytos vakuolės, būdingos melsvabakterių ir kai kitų kurių bakterijų ląstelėms.

E

Egzofermentas – fermentas, gaminamas mikroorganizmų ir išskiriamas į aplinką.

Egzotoksinas – toksiškas, į aplinką išskiriamas, mikroorganizmo baltymas.

Ekologija – mokslas, tiriantis organizmų santykius su gyvenanuja aplinka, gyvosios ir negyvosios gamtos sąveika.

Ekosistema (ekologinė sistema) – abipusiais ryšiais susijęs, funkciškai stabilus gyvosios ir negyvosios gamtos komponentų, tarp kurių vyksta medžiagų ir energijos apykaita, darinys.

Ekotipas – genetiškai identiškų ląstelių populiacija ar vienos rūšies organizmų grupė, prisitaikiusi prie tam tikrų vietinių sąlygų, užimančių tą pačią ekologinę nišą.

Eksponentinis augimas – mikroorganizmų populiacijos augimas kurio metu ląstelių skaičius dvigubėja per tam tikrą, pastovų laiką.

Ekstremofilas – organizmai, dažniausiai vienaląsčiai, kurie nuolat gyvena ekstremaliomis aplinkos sąlygomis.

Elektroforezė – krūvį turinčių molekulių judėjimas elektriniame lauke; baltymų tyrimo metodas.

Elektronų akceptorius – medžiaga, kuri oksidacijos ir redukcijos reakcijoje priima elektronus.

Elektronų donoras – medžiaga, kuri oksidacijos ir redukcijos reakcijoje atiduoda elektronus.

Elektronų pernašos grandinė – metabolizmo reakcijų seka, kai redukuotų nukleotidų elektronai perknešami per membraną ir dėl susidariusio elektrocheminio potencialo sintetinama ATP iš ADP ir neorganinio ortofosfato. Dar vadinama oksidaciniu fosforiliniu.

Elektroporacija – elektrinio impulso panaudojimas ląstelės membranos pralaidumui padidinti.

ELISA – biocheminis metodas, dažniausiai naudojamas imunologijos srityje, siekiant nustatyti antikūnų ar antigeno buvimą. ELISA gali būti naudojama kaip diagnostinė priemonė medicinoje, augalų patologijos studijose bei įvairių pramonės sektorių kokybės kontrolės procesuose..

Embdeno–Mejerhofo (Embden–Nleyerhor) būdas arba glikolizė – reakcijų seka, kurių metu gliukozės molekulė suskaidoma į 2 piruvo rūgšties (piruvato) molekules.

Endocitozė – medžiagos paėmimas į ląstelės **citoplazmą pūslelių pavidalu**. Tai gali būti kietų dalelių, pvz., virusų paėmimas (fagocitozė) arba skysčių paėmimas (pinocitozė).

Endorizosferos mikroorganizmai – dirvožernio mikroorganizmai, kurie gali simbioziškai gyventi augalų šaknyse.

Endosimbiozė – simbiozės forma, kada vienas organizmas gyvena kito organizmo viduje.

Endospora – storasienė, nepalankiems aplinkos veiksniams atspari spora, susidariusi bakterijų ląstelės viduje.

Endotoksinas – toksinas, dažniausiai esantis gramneigiamųjų bakterijų sienelėje lipopolisacharidas, kuris išsiskiria į aplinką mirštant ląstelei.

Enterobakterijos – grupė sporų nesudarančių, gramneigiamųjų, lazdelės formos, fakultatyviai anaerobinių bakterijų pvz., *Salmonella*, *Escherichia*, *Shigella* ir kt. Labiausiai paplitusios gyvūnų ir žmogaus žarnyne.

Enterotoksinas – bakterijų gaminami toksinai, veikiantys gyvūnų ir žmonių žarnų epitelio ląsteles; juos gamina virškinamajame trakte parazituojančios bakterijos.

Enzimai – fermentai.

Epidemija – didelis tam tikros infencinės ligos paplitimas vienos rūšies individų populiacijoje.

Epidemiologija – mokslas apie užkrečiamųjų ligų plitimo priežastis ir sąlygas.

Epifitinis – organizmas gyvenantis ant augalų paviršiaus.

***Escherichia coli* O157:H7** – bakterijų *E. coli* enterotoksigeninė padermė plintanti per fekalinę vandens ar maisto taršą.

Eukariotai (*Eukarya*) – ląsteliniai organizmai, kurių branduolys apgaubtas apvalkalėliu. Branduolyje yra chromosomos, sudarytos iš DNR.

F

FAD (flavinadeninidinukleotidas) – kofermentas, protonų nešiklis.

Fagai – virusai, kitaip bakteriofagai.

Fagotipavimas – mikroorganizmu fagotipo nustatymas; mikroorganizmu rušies vidiniu grupiu nustatymas, atsižvelgiant į jų jautrumą tam tikriems savitiesiems bakteriofagams; padeda atskirti *Salmonella typhi*, *Staphylococcus aureus*, *Mycobacterium tuberculosis* padermes.

Fakultatyvinis – nebūtinai, laisvai pasirenkamas; pvz., mikroorganizmas, galintis augti ir aerobiškai, ir anaerobiškai sąlygomis.

Fermentacija (rūgimas) – organinių junginių oksidacijos–redukcijos reakcijų energetinis procesas, kuris vyksta nedalyvaujant molekuliniam deguoniui ir ATP sintezė vyksta substratinio fosforilavimo būdu.

Fermentai (enzimai) – biologiniai katalizatoriai sudaryti iš baltymų. Be baltymo, fermentų sudėtyje dar gali būti vitaminų, metalų jonų.

Fermenteris (fermentatorius) – hermetiškas, dažniausiai cilindro pavidalo indas mikroorganizmams auginti ir jų sintetiniams produktams gauti.

Fimbrijos – trumpos bakterijų ląstelių ataugos prisitvirtinimui prie įvairių paviršių.

Fitoncidai – augalų imuninės sistemos junginiai, saugantys juos nuo mikroorganizmų kenkėjų, žolėdžių gyvūnų ir kitų augalų konkurencijos.

Fotosintezė – šviesos energijos pavertimas chemine energija chlorofilų turinčiose ląstelėse ir tolesnis tos energijos panaudojimas organinių medžiagų sintezei iš CO₂ ir H₂O.

Fotobiontas – fotosintetinis kerpių simbiotas, kuris gali būti žaliadumblis arba cianobakterija.

Fototaksis – organizmų judėjimas, reaguojant į šviesą.

Fototrofai – organizmai naudotys šviesą kaip energijos šaltinį.

Fungicidas – cheminė priemonė, skirta naikinti grybus.

G

Gametos – haploidinės lytinės ląstelės ar branduoliai, kurioms susiliejus susiformuoja apvaisinta ląstelė – zigota.

Genas – organizmų paveldimumo vienetas, DNR (kai kurių virusų — RNR) molekulės fragmentas, kurio nukleotidų sekoje yra užkoduota genetinė informacija.

Genetiškai modifikuotas organizmas (GMO) – organizmas, kurio genetinė medžiaga buvo dirbtinai pakeista naudojant genų inžinerijos technologijas.

Genomas – visa genetinė medžiaga esanti ląstelėje arba viruse.

Genotipas – visi organizmo chromosomų ir nebranduolinių paveldimumo struktūrų genai, jų padėtis ir sąveiką.

Genų ekspresija (raiška) – DNR sekos genetinės informacijos nurašymas, kurio metu susidaro ribonukleorūgščių (tRNR ir rRNR) molekulės, arba DNR sekos genetinės informacijos vertimas polipeptido aminorūgščių seka..

Genų žemėlapis (genomo žemėlapis) – žinoma genų ar tam tikrų DNR fragmentų vieta chromosomoje.

Gentis (*genus*) – pagrindinis organizmų klasifikacijos taksonas apimantis filogenetiškai artimas rūšis.

Glikokaliksas – iš mukopolisacharidų, glikoproteinų ir glikolipidų sudarytas bakterijų ląstelių apvalkalas. Jei jis tvirtai susikabinęs su sienele ir yra organizuotos struktūros, tai jis vadinamas ląstelės kapsule. Jei ne – glikokaliksas vadinamas gleivių sluoksniu.

Glikolizė – anaerobinis procesas, kurio metu gliukozė per keletą fermentų vykdomų reakcijų virsta piruvo rūgštimi (piruvatu).

Gram–neigiamosios ląstelės – prokariotai, kurie Gram'o budu nusidažo raudonai.

Gram–teigiamosios ląstelės – prokariotai, kurie Gram'o budu nusidažo tamsiai violetine spalva.

Gramo dažymas (dažymas Gramo būdu) – prokariotų dažymo metodas, kuriuo remiantis jie skirstomi į dvi grupes: gramteigiamąsias ir gramneigiamąsias ląsteles. Metodo pavadinimas kilo iš jį 1884 m. išradusio danų bakteriologo Hans Christian Gram pavardės.

Grybai – grupė skirtingų vienaląsčių ir daugialąsčių eukariotinių organizmų, neturinčių chlorofilų, dažniausiai sudaryti iš hifų (grybienos) ir formuojančių įvairias lytines ir nelytines sporas.

Gryna kultūra – visuma vienos rūšies mikroorganizmų ląstelių, išauganti iš vienos pradinės ląstelės.

H

Halofilas – organizmas, kuriam augti reikalinga druska (NaCl).

Halofobas – organizmas, nepakeliantis sūraus vandens ar dirvožemio.

Halotolerantas – organizmas, kuris gali augti esant druskai NaCl, bet ji nėra reikalinga.

Haploidas – organizmas arba ląstelė turintys viengubą (haploidinį) chromosomų rinkinį.

Hematozoidai – vienaląsčiai organizmai parazitaujantys stuburinių gyvūnų ir žmogaus kraujyje.

Hemolizinas – medžiaga arba fermentas, sukeliantis eritrocitų lizę (hemolizę).

Heterocista – diferencijuota melsvabakterių ląstelė, kurioje vyksta azoto (N_2) fiksavimas.

Heterotrofai – organizmai, kurie anglį ir energiją gauna iš organinių junginių.

Heterofermentinis pienarūgštis rūgimas – sacharidų rūgimas, kai be pieno rūgšties, susidaro daugiau rūgimo produktų: acto rūgštis, etanolis, CO_2 ir kt.

Hidrolizė – cheminė reakcija, kurios metu cheminis junginys reaguoja su vandeniu. Reakcijos metu junginio molekulės skyla į dvi mažesnes, kurių viena prisijungia vandens vandenilio protoną, kita – OH^- grupę.

Hifai – siūlo pavidalo vegetatyvinės ląstelės. Aktinobakterijos, dauguma grybų ir dumblių, sudaryti iš hifų.

Hipertermofilas – organizmas, kuriam palanki 80 °C ar aukštesnė augimo temperatūra.

Histonai – baltymai surišantys DNR grandinę eukariotų ir kai kurių archėjų ląstelėse.

Hidrogenazė – fermentas aptinkamas anaerobinių mikroorganizmų ląstelėse dalyvaujantis H_2 apykaitoje.

Homofermentinis pienarūgštis rūgimas – pienarūgščio rūgimo bakterijų vykdomas sacharidų rūgimas, kai sudaroma tik pieno rūgštis.

Holofitinis mitybos būdas – mityba, kurios metu pasisavinamos tik ištirpusios vandenyje maisto dalelės. Į ląsteles jos patenka pernašos per sienelę būdu (paprastoji ir palengvintoji difuzija, aktyvus transportas); būdingas bakterijoms, grybams ir augalams.

Holozoinis mitybos būdas – mityba, kurios metu organizmai praryja kietas maisto daleles; būdingas gyvūnams ir pirmuonims.

I

ID₅₀ – infektyvumo matas; mikroorganizmų skaičius, pakankamas sukelti infekciją 50% eksperimentinių gyvūnų.

Imunitetas – organizmo gebėjimas priešintis infekcijai.

Imunizacija (vakcinacija) – dirbtinis antikūnų gamybos stimuliavimas, norint apsaugoti nuo patogenų. Atliekama įšvirkščiant į organizmą patogenų arba antiserumo ar antikūnų.

In vitro – eksperimentas vykdomas inde, pvz., mėgintuvėlyje.

In vivo – eksperimentas vykdomas gyvuose organizmuose, dažniausiai laboratorijoje.

Infekcija – sąlygos, kuriose patogeninis mikroorganizmas įsikuria šeimininko organizme.

Inokuliacija – gyvų mikroorganizmų įleidimas į augalo ar gyvūno organizmą, mitybinę terpę; pasėjimas, užkrėtimas

K

Kalvino (Calvin) ciklas – tamsoje vykstančių fotosintezės reakcijų grandinė, kurių metu iš CO₂ sintetinami angliavandeniai (fotosintezės tamsos stadija).

Kapsidė – baltyminis apvalkalėlis, gaubiantis viruso genomą.

Kapsomera – viruso kapsidės subvienetas, baltymas.

Kapsulė (glikokaliksas) – kai kurių bakterijų išorinis gleivingas apvalkalas.

Karalystė (Kingdom) – stambiausias organizmų klasifikacijos taksonas, susidedantis iš kelių skyrių (*phyla*).

Karotenoidai – geltonos, oranžinės, raudonos ar purpurinės spalvos pigmentai, paplitę augaluose, dumbliuose ir mikroorganizmuose.

Katabolizmas – fermentinis sudėtingų organinių junginių skaidymas į paprastestnius organinius ar neorganinius junginius, kurio metu gaunama gyvybinei veiklai būtina energija.

Katalizatorius – medžiaga, kuri padidina cheminės reakcijos greitį, tačiau pati nėra sunaudojama reakcijoje.

Klasė (class) – taksonas, apimantis organizmų giminingas eiles arba būrius.

Klasifikacija – organizmų, įskaitant ir mikroorganizmus, skirstymas taksonus [rūšis (*species*), gentis (*genus*), šeimas (*family*), eiles (*order*), klases (*class*), skyrius (*phylum*), karalystes (*kingdom*), dominijas (*domain*)] pagal bendrus požymius.

Koaguliacija – koloidinių dalelių sukibimas į stambesnius agregatus.

Kodonas – trys linijine tvarka iRNR molekulėje išsidėstę nukleotidai, koduojantys tam tikrą aminorūgštį.

Koenocitinė grybiena – daugiabranduolė grybiena, kurios hifuose nėra pertvarėlių (septų).

Kofaktorius – dikomponentų fermentų nebaltyminės kilmės, nedidelės molekulinės masės or-

ganinė medžiaga arba jonas, kurie būtini fermento veikimui..

Kofermentas (koenzimas) – dikomponenčių fermentų nebaltyminė dalis. Pvz., NAD, FAD.

Kokas – rutuliškoji bakterija.

Koliforminės bakterijos – Gram–neigiamosios, lazdeliškosios ir sporų nesudarančios, fakultatyviai anaerobinės bakterijos rauginančios laktozę pvz., *Citrobacter*, *Enterobacter*, *Escherichia*, *Hafnia* ir *Klebsiella*. Paplitusios gyvūnų ir žmogaus žarnyne, užterštame buitinių nuotekų vandenyje.

Kolonija – mikroorganizmų ląstelių grupė, išaugusi kietosiose mitybinėse terpėse iš vienos ląstelės, ir matoma paprasta akimi.

Komensalizmas – tarprūšinis sugyvenimas tarp organizmų, jiems gyvenant kartu, kai vienas organizmas teikia prieglobstį kitam organizmui, o pastarasis yra kuo nors naudingas pirmajam.

Konidija – grybų plonasienė nejudri nelytinė spora, išaugusi iš specializuoto hifo (konidijakočio).

Konidijakotis – nešakotas arba šakotas hifas, kurio viršūnėje iš konidijogeninių ląstelių susidaro konidijos.

Konjugacija – genų perdavimo būdas iš vienos prokariotinės ląstelės kitai, kai jos susijungia per F–pilį; eukariotuose tai procesas, kai haploidinės gametos susijungia, sudarydamos diploidinę zigotą.

Konkurencija – varžymasis tarp organizmų dėl tų pačių aplinkos sąlygų (maisto, vandens ir t. t.), jiems kartu gyvenant.

Kovalentinė jungtis – nejoninis cheminis ryšys, atsirandantis molekulės susidarymo metu, susiformuojant bendroms elektronų poroms tarp dviejų atomų.

Krebso ciklas (trikarboksirūgščių ciklas) – metabolizmo būdas, kuriame acetatas, susidaręs iš piruvo rūgšties, paverčiamas CO₂ ir redukuotais nukleotidais. Ciklo pradžioje, pereinamosios reakcijos metu, susidaro citratas, todėl ciklas kartais vadinamas **citrinų rūgšties ciklu**.

Kserofilas – organizmas galintis augti ypatingai sausose sąlygose, arba kai vandens aktyvumas labai mažas.

Kultūra – mikroorganizmų auginimas kontroliuojamomis laboratorinėmis sąlygomis.

Kvėpavimas – energijos gavimo iš organinio ar neorganinio substrato katabolizmo reakcijų visuma, kai galutinis elektronų akceptorius yra deguonis arba jo turintys junginiai.

L

Laktozė – pieno disacharidas. Ją hidrolizuojant gaunama gliukozė ir galaktozė.

LD₅₀ – letalumo rodiklis; medžiagos dozė, nuo kurios miršta 50% eksperimentinių organizmų.

Leghemoglobinas – deguonį surišantis baltymas, randamas dažniausiai pupinių šeimos augalų šaknų gumbeliuose.

Liofilizacija (sublimacinis džiovinimas) – užšaldytų biologinės kilmės produktų džiovinimas vakuume.

M

Magnetotaksis – organizmų judėjimas, reaguojant į magnetinį lauką.

Maistu plintanti infekcija – tai grupė įvairių ligų, kuriomis žmogus gali susirgti valgydamas užkrėstą maistą ar gerdamas užkrėstus gėrimus.

Maisto intoksikacija (apsinuodijimas maistu) – apsinuodijimas maistu užterštu mikroorganizmų toksinais (infekcinės kilmės apsinuodijimas).

Maisto gedimas – bet kokie maisto kokybės pokyčiai, kurie padaro maistą netinkamą vartojimui.

Mejozė – eukariotų ląstelių redukcinis dalijimasis, per kurį chromosomų skaičius ląstelėje nuo diploidinio sumažėja pusiau – iki haploidinio ir susidaro gametos (lytinės ląstelės).

Melsvabakterės – *Cyanobacteria*, (seniau – melsvadumbliai) bakterijų skyrius. Jose yra chlorofilo a ir fikobilinų, todėl vykdo fotosintezę ir išskiria deguonį.

Membrana – struktūra, gaubianti ląstelę, eukariotų ląstelės vidaus struktūras (organoidus), išskvarbanti citoplazmą sudėtinga vamzdelių sistema (endoplazminis tinklas).

Metabolizmas – visuma biocheminių katabolizmo ir anabolizmo reakcijų, kurių metu apsirūpina gyvybine energija ir naujomis ląstelei reikalingomis medžiagomis.

Metanogenai – metaną gaminantys prokariotai – archėjos, kurios redukuoja CO₂ ar mažos molekulinės masės riebalų rūgštis į metaną (CH₄).

Mezofilai – organizmai, kurių augimui palankiausia 25–40 °C temperatūra.

Micelis (Grybiena) – hifų rezginys, sudarantis grybų somatinį kūną.

Mikologija – mokslas apie grybus, jų įvairovę, kilmę, savybes, reikšmę.

Mikoplazmos – labai mažos bakterijos, neturinčios ląstelės sienelės.

Mikorizė – abipusiškai naudinga augalų šaknų simbiozė su grybais.

Mikotoksinai – kai kurių grybų gaminamos nuodingos medžiagos.

Mikozė – grybų sukelta liga.

Mikrobiota – visuma mikroorganizmų, kurie gyvena konkrečioje vietoje.

Mikroorganizmai – (sutrumpintai mikrobai) dažnai tik pro mikroskopą matomi, daugiausia vienląsčiai organizmai. Tai archėjos, bakterijos, pirmuonys, kai kurie grybai, gyvūnai ir augalai.

Mitosporiniai grybai – grybai, kurių lytinis dauginimosi būdas nežinomas. Tai dažniausiai *Ascomycota* arba kai kurie *Basidiomycota* skyrių grybai, todėl atskiros skyriaus nesudaro.

Mitozė – ląstelės branduolio ir visos ląstelės netiesioginis dalijimasis, per kurį sudaromos 2 naujos vienodos ląstelės.

Monomeras – mažos molekulinės masės molekulė, kuri gali jungtis su kitomis tokiomis pat ar kitokiomis molekulėmis ir sudaryti makromolekulę – polimerą.

Mureinas – angliavandenilių ir aminorūgščių polimeras, sudarantis vientisą sluoksnį išorinėje bakterijų plazminės membranos pusėje.

Mutualizmas – simbiozės atmaina, kai dviejų rūšių organizmai gyvena kartu, vienas kitam teikdami naudos.

N

NAD – (nikotinamidadenindinukleotidas) kai kurių dehidrogenazių kofermentas.

Neutrofilai – organizmai, kurių augimui palankiausia terpės pH 7.

Nitrifikacija – aerobinių mikroorganizmų sukelta amoniako arba amonio junginių oksidacija iki nitratų.

Nitrogenazė – fermentas, kuris katalizuoja biologinį azoto fiksavimą.

Nukleoidas – prokariotų genetinės informacijos nešėjas, sudarytas iš DNR ir esantis ląstelės citoplazmoje.

O

Obligatinis – mikroorganizmas galintis gyventi tik tam tikroje aplinkoje, tik tam tikrose sąlygose, pvz., auga nesant oro deguonies. Būtinasis arba privalomas aplinkos veiksnys, organizmo augimui.

Oksidacija – procesas, kurio metu junginiai netenka elektronų ir tampa oksiduoti.

Oksidacinis fosforinimas – metabolizmo reakcijų seka, kai redukuotų nukleotidų elektronai perknešami per membraną ir dėl susidariusio elektrocheminio potencialo sintetinama ATP iš ADP ir neorganinio ortofosfato. **Žr. Elektronų pernašos grandinė.**

Oligotrofai – organizmai, kurie auga, kai yra mažos maisto medžiagų koncentracijos.

Osmosas – savaiminė vandens difuzija pro pusiau laidžią membraną iš mažesnės koncentracijos tirpalo į didesnės koncentracijos tirpalą.

P

Padermė (štamai, kamienai) – mikroorganizmų rūšies atmaina, kuri skiriasi tik kai kuriomis biocheminėmis savybėmis.

Papėdgrybūnai (*Basidiomycota*) – grybų skyrius. Svarbiausias šio skyriaus požymis – papėdės (bazidės) su papėdsporėmis (bazidiosporomis), kurios susidaro lytinio proceso pabaigoje.

Parazitas – organizmas, gyvenantis kito organizmo viduje ar kūno paviršiuje ir mintantis jo medžiagomis.

Pasterizacija – terminis mikroorganizmų vegetatyvinių ląstelių sunaikinimas. Šį metodą pirmasis pagrindė ir panaudojo prancūzų mikrobiologas L. Pasteras.

Patogenas – organizmas, galintis sukelti žmogaus, gyvūnų, augalų ar mikroorganizmų ligą.

Patogeniškumas – mikroorganizmų potencialus gebėjimas sukelti ligą.

Penicilinai – grupė natūralių ar pusiau sintetinių antibiotikų, turinčių β -laktamo žiedą. Penicilinai slopina bakterijų ląstelių sienelės susidarymą.

Peptonas – baltymų hidrolizės produktas. Tai vandenyje tirpių aminorūgščių mišinys vartojamas gaminti mikrobiologines mitybines terpes.

pH – vandenilio jonų (H^+) koncentracijos tiprales rodiklis parodantis tirpalo rūgštingumą ar šarminumą.

Pilė (F-pilė) – bakterijų donorų tuščiavidurė atauga, per kurią konjugacijos metu perduodama DNR iš ląstelės donorės ląstelę recipientę.

Pirminis metabolitas – medžiaga, kuri visuomet susidaro gyvoje ląstelėje medžiagų apykaitos metu.

Plazmidės – prokariotų paveldimumo faktorius, esantis ląstelių citoplazmoje ir perduodantis geninę informaciją nepriklausomai nuo nukleoido.

Pleomorfizmas – tos pačios rūšies mikroorganizmo nepastovios formos ir dydžio ląstelių įvairovė.

Prionai – infekcinės baltyminės medžiagos, sukeliančios žmogaus ir gyvūnų ligas.

Probiotikai – tai gyvi mikroorganizmai, kurie, vartojami tinkamais kiekiais, naudingi vartotojo sveikatai.

Prokariotai – mikroorganizmai (archėjos ir bakterijos), kurių geninės informacijos nešėja (genomas) yra ne ląstelės branduolyje, o nukleoide.

Proteobakterijos (*Proteobacteria*) – didelis gramneigiamųjų bakterijų skyrius. Jam priklauso *Escherichia*, *Salmonella*, *Vibrio*, *Helicobacter*, azotą fiksuojančios ir kai kurios kitos bakterijos.

Protokooperacija – nebūtinai dviejų organizmų populiacijų sugyvenimo santykiai, kai abi populiacijos iš tokio sugyvenimo turi naudos.

Psichrofilai – organizmai, kuriems augti optimali temperatūra yra žemesnė nei 15 °C.

Psichrotolerantai – organizmai, kurie gali augti žemoje temperatūroje, bet optimali temperatūra yra aukštesnė nei 20 °C.

Pumpuravimas – mielių nelytinis dauginimosi būdas, kai motininė ląstelė išaugina dukterinę ląstelę.

R

Redukcija – procesas, kurio metu junginiai prisijungia elektronus ir tampa redukuoti.

Rekombinacija – procesas, kurio metu dviejų skirtingų tėvinių genomų geninė medžiaga perduodama palikuonims.

Replikacija – DNR sintezė (dvigubėjimas), vykstanti prieš ląstelės dalijimąsi.

Retrovirusas – RNR virusas, kurio genomą transkribuoja į DNR jo atvirkštinė transkriptazė.

Ribosomos – ląstelių organelės, sudarytos iš ribosominės RNR ir baltymų. Jose sintetinami baltymai.

Riketsijos (*Rickettsia*) – smulkių gramneigiamųjų bakterijų grupė, nariuotakojų (erkių, utėlių, blusų) simbiotai, o žmogaus ir gyvūnų obligatiniai viduląsteliniai parazitai.

Rizoplanos mikroorganizmai – dirvožemio mikroorganizmai, gyvenantys esant tiesioginiam kontaktui su augalų šaknimis.

Rizosferos mikroorganizmai – dirvožemio mikroorganizmai, gyvenantys šalia augalų šaknų.

Rūgimas – anaerobinis organinių junginių katabolizmo būdas. Šie junginiai vykstant oksidacijos–redukcijos reakcijoms, yra ir pirminis elektronų donoras, ir galutinis elektronų akceptorius.

Rūšis (*species*) – taksonas. Mikrobiologijoje rūšis apibrėžiama kaip padermių, turinčių tas pačias pagrindines savybes ir besiskiriančių viena ar daugiau reikšmingų savybių nuo kitų padermių; apibūdinama kaip filogenetiškai monofiletinė, išskirtinė grupė, pagrįsta DNR seka. Rūšies individai pasižymi dideliu panašumu (prokariotų >97 % 16S rRNR seka tokia pati) ir kryžminasi tarpusavyje (>70 % atvejų).

S

Salmoneliozė – žmogaus ar gyvūnų ūminė infekcinė virškinamojo trakto liga, kurią sukelia *Salmonella* genties bakterijos.

Saprotrofai – mikroorganizmai, kurie minta negyvų organizmų organinėmis medžiagomis.

Simbiozė – artimas ir dažnai ilgalaikis skirtingų rūšių organizmų sugyvenimas.

Sinergizmas (protokooperacija) – nebūtini dviejų organizmų populiacijų sugyvenimo santykiai, kai abi populiacijos iš tokio sugyvenimo turi naudos.

Sistematika – mokslas, tiriantis organizmų įvairovę, jų giminystės ryšius, suskirstymą į sistemines grupes.

Skyrius (*phylum*) – taksonas, jungiantis keletą klasių.

Spora – ramybės būsenos darinys būdingas grybams, sporiniams induočiams ir prokariotams. Bakterijų sporos labai atsparios nepalankioms aplinkoms sąlygoms.

Substratas – medžiaga, kuria minta arba ant jos gyvena organizmas (pavyzdžiui, mitybinių terpių sudedamosios dalys).

Sukcesija – vieno organizmų bendrijos kaita kitų organizmų bendrija, geriau prisitaikiusia dėl aplinkos kitimo ir dėl pačios bendrijos individų gyvybinės veiklos.

Š

Šeima (*family*) – taksonas, jungiantis kelias gentis.

T

Taksis – augalo ar mikroorganizmo judesys link dirgiklio arba nuo jo.

Taksonomija – mokslas apie organizmų identifikavimą, klasifikacijos principus, metodus ir taisykles.

Teleomorfa – mitosporinių grybų lytinė stadija.

Termofilai – organizmai, kurių optimali augimo temperatūra yra daugiau nei 45 °C.

Termolabilumas – neatsparumas aukštai temperatūrai.

Termostabilumas – atsparumas aukštai temperatūrai.

Titnagdumbliai – vienaląsčiai mikroskopiniai dumbliai, kurių ląstelių sienelėje gausu silicio.

Toksinas – vieno organizmo organinė medžiaga nuodinga kitiems organizmams.

Toksoidas – chemiškai paveiktas, susilpnintas toksinas, kuris nebėra toksiškas, bet imunogeninės ir antigeninės savybės išlikusios.

Transdukcija – viruso genetinės informacijos perdavimas iš vienos bakterinės ląstelės kitai bakterinei ląstelei.

Transformacija – genetinės informacijos perdavimas į bakterinę ląstelę su svetima ir laisva DNR.

Transgeninis organizmas – tai organizmas, kurio genetinė medžiaga buvo pakeista, į ją įnešant kitos rūšies organizmo geną ar genų seką, vaidinamą transgenu.

V

Vakcina – biologinis medicininis preparatas skirtas skatinti imunitetą tam tikram antigenui.

Vandenilinis ryšys – silpnas cheminis ryšys tarp vandenilio atomo ir kitos (polinės) molekulės medžiagos, dažniausiai deguonies ar azoto atomų.

Vandens aktyvumas (a_w) – santykinė išraiška vandens kiekio esančio aplinkoje, kuri gali panaudoti mikroorganizmai savo gyvybinei veiklai.

Vektorius – savarankiškai replikuojanti DNR molekulė (viruso ar plazmidės), kuri perneša DNR segmentus tarp organizmų ir gali būti naudojama kaip klonuotų genų ar kitų DNR segmentų, skirtų genų inžinerijai, transportuoti.

Virionas – ląstelę infekuojanti viruso dalelė tuo metu, kai nedalyvauja reprodukcijos cikle.

Virulentiškumas – santykinė patogeno geba sukelti ligą.

Virusas – neląstelinis sutvėrimas, obligatinis ląstelių parazitas, sudarytas iš nukleorūgščių ir baltymų, nevykdantis metabolizmo ir priverčiantis šeimininko ląstelę jį padauginti.

Z

Zygomycota – grybų skyrius. Tai mikroskopiniai grybai, kurių somatinis kūnas sudarytas iš ne-septuotų (dažniausiai) hifų. Jie dauginasi lytiniu būdu zigosporomis, bei nelytiniu būdu – sporangiosporomis.

Ž

Žiuželis – bakterijų, pirmuonių ir kt. lanksti, sąlyginai ilga ląstelės atauga jai judėti.

A

- absorbicija 41, 42, 54, 59
acetilkofermentas 141, 149, 151, 153, 154
acetonas 149, 150, 151
acetoninis butanolinis rūgimas 150
acidofilai 94, 95
actas 12, 14, 95, 99, 113-115, 120
acto rūgštis bakterijos 156
acto rūgštis 148-152, 156, 157, 159
adeninas 68, 72, 120, 141, 150
adenovirusai 62, 82
ADP 136, 141-143, 148, 151, 154, 156
adsorbicija 63, 64
aeracija 38
aerobai 95, 96, 142, 153, 157
aerobinės 35-37, 110, 115, 117, 119, 121, 125, 127, 128
aerobinės sąlygos 47, 145, 148
aerobinis kvėpavimas 152, 153, 156, 157
aerotaksis 35
aerotolerantiniai anaerobai 96
aflatoksinai 48
akceptorius 140, 142, 151-155, 157
akinetės 37, 38, 40
aktinobakterijos 10, 37, 39, 40, 102, 112-117, 120, 121, 123, 127
aktinomicetai 10
aktyvacijos energija 135, 138
aktyvioji pernaša 107, 108
aldehidai 97, 98, 113
alergija 48, 49, 97, 98
alkalifilai 94, 95
alkaloidai 50
alkilinantys junginiai 76
alkoholinis rūgimas 14, 146
alkoholis 14, 30, 97, 98, 109, 113, 114, 146, 147, 149, 156
amebos 103
amensalizmas 99, 101, 102
amilazė 48, 115, 135
aminai 118, 119
aminoautotrofai 117
aminoheterotrofai 117
aminorūgštys 29, 38-40, 69, 72-76, 79, 98, 106, 108, 111, 114, 116-119, 122, 123, 128, 134, 137-139, 144, 149, 150, 154, 155
amoniakas 99, 105, 109, 110, 116-124, 127
amonifikacija 117, 119, 120, 123, 130
amonifikuojančios 95, 97, 118
amorfiškas 28, 29
anabolizmas 134
anaerobai 19, 37, 95, 96, 117, 123, 130, 133
anaerobinės 9, 17, 35-37, 110, 115, 117, 119, 127, 128, 130
anaerobinės sąlygos 15, 47, 96, 117, 123, 124, 129, 156, 157
anaerobinis kvėpavimas 152, 153, 157
anamorfa 41, 42, 47, 49, 50, 52
angliavandeniliai 112, 114, 116, 133
anglies 116
anglies dioksidas 109-116, 118-122, 129, 131, 132, 134, 136, 143, 144, 147-154, 156, 158
anglies monoksidas 109, 110, 112, 119
anglis 36, 37, 94, 95, 101, 105, 108-114, 116, 117, 120, 122, 123, 129, 131
anijonai 114, 116, 117
antagonizmas 99, 101-103
anteridis 54
antibiotikai 17, 19, 27, 29, 30, 32, 33, 36, 41, 47, 48, 70, 77-79, 82, 83, 86, 102, 135, 144, 152
antibiozė 102
antigenai 77, 84
antiportas 108
antiseptika 15, 98, 99
antiseptikai 97, 99
antocianai 40
antvalktis 28, 29
apofermentas 136
apoteciai 44, 50, 51
archėjos 10, 21, 22, 25, 31, 37, 89, 106, 110, 121, 129, 157, 158
argininas 37
aromatiniai junginiai 114
artosporos 43
asimiliacija 134
askokarpai 44
askorbo rūgštis 137
asparaginas 37

aspergiliozēs 42, 48
 ataugos 25, 31, 34, 35
 ATP 107, 108, 116, 121, 122, 130, 132, 134, 136, 141-144, 148, 151-158
 atraktantas 35
 atsparumas 32, 36, 39
 augalai 9, 11-13, 16, 18-21, 40-47, 49, 50-55, 58, 60-62, 66, 67, 86, 94, 99-103, 106, 109, 111, 113-115, 117, 119, 122-128, 130-132, 142
 augimas 9, 27, 28, 30, 31, 35, 86-89, 94, 96, 97, 100-102
 auksinis stafilokokas 17
 aukšliagrybūnai 42, 44, 45
 aukšliai 44-46, 48, 49
 aukšliasporēs 41, 44-46, 49
 auksotrofai 77, 78, 111
 autotrofai 53, 55-58, 94, 109, 112
 azotā fiksuojančios 16, 17, 87, 101, 117, 123, 124, 127, 128, 133, 150
 azotas 29, 32, 37, 40, 42, 51, 105, 108, 116, 117, 119, 120-125, 127, 128, 133
 azotīgi junginiai 40, 101, 117, 122, 123, 128, 133
 azotobakterēs 40
 azoto fiksavimas 101, 117, 123, 124, 126, 127
 azoto imobilizavimas 117, 122, 123
 azoto rūgštis 117, 120-122, 131

B

B1 (tiaminas) 100
 bacilos 27
 bakterijas 8-11, 13-41, 60-63, 65-67, 70-82, 84, 86, 87-89, 91-103, 105-107, 109, 111-116, 118-121, 123-127, 130-132, 144, 146, 148, 157
 bakteriofagai 16, 29, 61, 63-67, 72, 80, 103
 bakteriozē 18
 bakteroidai 125, 126
 baltymai 22, 31-35, 38, 39, 47, 61-66, 69, 72-74, 76, 77, 82, 83, 86, 90, 92, 97-99, 10-107, 114, 116-118, 123-125, 130-132, 134-136, 139, 142, 143, 149, 150, 151, 154-156
 barjeras 29, 30, 32
 barofilai 92
 barotolerantai 92
 beicai 50, 53
 benzoinē rūgštis 99
 bifidinis rūgimas 149
 binominalinē nomenklatūra 20

biocenozē 99
 bioenergetika 18
 biologiniai 86, 99, 103
 biomasē 9, 10, 11, 95, 114, 127, 132, 139, 152, 156
 bioplēvelē 28, 35
 bioreaktorius 84
 biosintezē 28, 33, 134, 144
 biotehnologija 11, 48, 61, 67, 81, 82, 83
 biotinas 105, 128, 131, 137, 148, 152
 botulinas 150
 botulizmas 150
 branduolys 10, 25, 26, 31
 bulvinē fitoftora 55
 bulvinis raupis 43
 butandiolinis rūgimas 151

C

celiuliazē 113, 125, 135
 celiuliozē 28, 41, 53-56, 58, 101, 112-115, 120, 123, 128, 133, 135, 138, 149, 150, 151
 celobiozē 113
 centrifugavimas 33
 cheminiai 86, 94
 chemoautotrofai 17
 chemolitoautotrofai 109, 110, 131
 chemoorganoautotrofai 158
 chemoorganoheterotrofai 109, 111, 134, 158
 chemosintezē 110, 111
 chemotaksis 35
 chemoterapija 17
 chemotrofai 108
 chinonai 155
 chitinas 41, 44, 51, 53, 54, 120, 133
 chitinazē 120
 chitridiomikotai 42
 chlamidijos 61, 66
 chlamidosporos 43, 44
 chloramfenikolis 33, 102
 chloras 97, 98, 105
 chlorofilas 10, 11, 40, 41, 53-57, 131, 142
 chloroplastai 25, 26, 54
 cholera 12, 16, 87
 chromistai 10, 11, 25, 41, 42, 53, 55, 106, 115
 chromosomos 10, 26, 31, 65, 69, 70, 72, 74, 76, 77, 79, 80, 81
 cianidas 139
 ciankobalaminas 137, 152

cianofilinės granulės 37
cinkas 105
cistos 37, 40, 54, 56
citochromai 33, 121, 131, 136, 155, 156
citochromoksidazė 138, 156, 157
citoplazma 25, 26, 31-33, 36, 39, 40, 63-65, 69, 70, 73, 86, 92-94, 97, 99, 154
citoplazmos membrana 29, 30, 32-34, 39, 86, 89, 92, 94, 95, 97, 106-108, 121, 142
citoskeletas 25
citozinas 68, 72, 75, 90, 120
citozolis 33
citrinų rūgštis 48, 95, 113, 153, 154, 156, 157, 159
CO₂ 37
cukrus 28, 95, 150, 156

D

dantų ėduonis 29
daržovės 44, 47, 88, 93, 94, 151
dauginimasis 25, 61, 63-66
dažymas Gramo būdu 29
deguonis 9, 10, 15, 29, 33, 35, 86, 95, 96, 98, 99, 105, 106, 108, 113, 114, 116, 12-124, 130, 136, 141, 142, 145, 150, 152-157
dehidratuotas 39
dehidrogenazės 135, 136, 141, 147-149, 152, 154, 155
dekarboksilazės 118
dekarboksilinimas 118-120, 133, 137, 149, 154
delecija 76, 77
denatūracija 86, 92, 97-99, 138, 139
denitrifikacija 117, 122, 152, 157
deoksiribozė 68
desulfifikacija 130, 158
desulfikuojančios 131
detergentai 112
dezinfekcija 15, 90, 97, 98
diazotrofai 123
diegavirtė 43
difuzija 64, 92, 106, 107
dikarionas 41, 52
dipikolio rūgštis 39
diploidai 25, 41, 46, 54, 76
diplokokai 26, 27
diplolazdelės 26, 27
dirgiklis 35
disacharidai 29, 113, 148

disociacija 77
DNR 10, 11, 22, 25, 26, 31-33, 35, 36, 39, 40, 61-63, 65, 66, 68-84, 90, 98, 135
dominija 10, 20-22, 24, 41, 55, 57
donoras 31, 36, 37, 78, 80, 81, 140, 152, 154, 158
drėgmė 9, 86, 87
druskos 29, 32, 39, 42, 93, 94, 97, 98, 105, 113, 116, 122, 123, 130-132
druskos rūgštis 39
dulkančioji kūlė 53
dumbliagybiečiai 54
dumbliagybis 54, 55
dumbliai 8-11, 25, 42-45, 53-60, 90, 96, 98, 100, 103, 106, 109, 111, 115, 120, 131, 132, 141
duplikacija 77
džiova 16, 19
džiovinimas 87, 100

E

eciosporos 52
egzofermentai 117, 139, 140
egzotoksinai 150
eilė 20, 22, 45-47, 49, 51, 52, 54, 59
ekosistema 41
elektromagnetinės bangos 89, 90, 91
elektronų nešikliai 137
elektronų pernaša 121, 137, 142, 154, 155
elektronų pernašos grandinė 107, 142, 143, 154, 157
endocitozė 64
endofermentai 140
endosporos 27, 38, 39, 40, 87, 89, 92, 97
energija 36, 37, 39, 87, 89-91, 96, 103, 105-112, 116, 117, 120-124, 128, 131, 134-136, 140-145, 148, 150-153, 155, 157, 158
enterobakterijos 151
enterotoksinai 70
Entnerio-Dudorovo 143, 144, 149, 159
entoikija 101
epifitiniai mikroorganizmai 46, 47, 100, 101
ergotaminas 50
ergotizmas 50
ergotoksinas 50
eritromicinas 33
etanolis 95, 98, 99, 113, 147-151, 156, 157
eukariotai 10, 20-22, 25, 31, 33, 34, 41, 53, 55, 57, 61, 68, 69, 71-73, 106, 120, 142, 154, 155, 156

eurotiomicetai 47

evoliucija 21, 41, 42, 61, 66, 70, 76

F

FAD 118, 134, 137, 142, 154-156

fagai 61, 63

fagocitai 17

fagocitozė 29, 30

fakultatyviniai anaerobai 47, 96, 151, 157

fenoliai 97

fenotipas 22, 27, 69, 75, 76, 77, 78

fermentai 16, 18, 28, 30-32, 37, 39, 41, 42, 47, 48, 62-66, 68, 71-75, 77, 79, 80, 82-84, 106, 111, 113-116, 118-124, 128, 131, 132, 135, 136-140, 142-149, 152, 154, 155, 157, 158

fermentinis 152

fermentuotas 42, 47, 48, 81

F faktorius 31, 80

fialidės 47, 48

fikobilisomos 37

filogenetinis žymeklis 22

filogenija 41, 42, 45, 47, 50

filtras 16, 60

fimbrijos 25, 34, 35, 77

fitoncidai 86, 101

fitopatologija 18

flagelinas 34

flavobakterijos 110

flavoproteinai 151, 155, 156

folio rūgštis 137, 139, 148

formaldehidas 98

fosfatai 30, 37, 68, 79, 130, 131, 143, 144, 149

fosfolipidai 32

fosforas 37, 42, 105, 122, 128, 130, 131, 133

fosforilinimas 32, 33, 115, 142-144, 152, 154, 155, 158, 159

fotolitoautotrofai 109

fotoorganoheterotrofai 109

fotoreaktyvacija 91

fotosintezė 10, 33, 40, 41, 53, 57, 90, 100, 109, 111, 124, 128, 129, 141, 142, 155

fototaksis 35, 90

fototrofai 21, 36, 37, 108

fototrofinės 90, 95, 109, 114, 129, 141

fruktozė 47, 113

fumaratinis kvėpavimas 151, 153, 157, 158

fungicidai 46, 50, 51, 52, 55

G

galaktozė 108, 113, 115

galvenis 47

gametangės 41, 43, 54

gametangiogamija 41, 43, 44

gametogamija 41, 43, 59, 60

gametos 41

geležis 98, 105, 110, 124, 128, 130-132, 139, 154-156

gelsvadumbliai 11

gelžbakterės 110, 131, 132

genai 10, 18, 32, 35, 61, 65-70, 74-78, 80-84

genetika 8, 11, 18, 19, 68, 81, 82, 84

genetinė informacija 10, 61, 69, 70, 75-78, 80, 82

genetinis kodas 69, 72, 76, 82

genomas 22, 62-71, 73, 76-84, 112

genotipas 22, 69, 74, 75, 77, 82, 102

gentamicinas 33

gentis 20, 22-25, 27, 32, 36, 38, 66

genų inžinerija 18, 32, 67, 79, 81-84

girazė 31

gyvūnai 49, 94

gleivės 25, 28, 29, 40, 87, 106, 125

gleivūnai 42, 59, 60

glicerolis 30, 40, 95, 113, 115, 120, 134, 139, 151

glikogenas 36, 40

glikolizė 115, 143-145, 147-149, 151, 153, 156, 158

glikoproteinai 31, 63

gliukozė 36, 47, 74, 105, 108, 113, 115, 120, 122, 135, 138, 143-145, 147-149, 156

glutamo rūgštis 40

GMO 82

gramneigiamosios 29, 30, 35, 38, 80, 87, 102, 107, 121, 125, 127, 151, 156

gramteigiamosios 29, 30, 33, 38, 80, 87, 102, 106, 128, 148, 149, 152

granuliozė 36

grybai 48

grybiena 49

gripas 63

grobuonis 103

grobuoniškumas 99, 103

grūdai 47, 50, 51, 53, 87, 89, 100

grybai 10, 11, 20, 21, 36-38, 41-54, 57, 59-61, 66, 86-89, 97-103, 106, 111, 113-115, 117-121, 130, 132, 156, 159

grybiena 41-48, 51-55
guaninas 68, 72, 120, 150
gumbeliai 32, 101, 124-127
gumbelinės 101, 124-127, 133
gumbūnai 42, 60
gyvsidabris 32, 90, 98, 139
gyvūnai 9-13, 17, 18, 20, 21, 29, 41, 43-47, 54-59, 86, 87, 89, 91, 99, 101-103, 106, 111, 114, 117, 119, 123, 127, 128, 130, 131

H

halofilai 94
halofobai 94
halogenai 97
halotolerantai 94
haploidai 25, 41, 47, 52, 54, 59, 70, 76, 78
haustorijos 41, 52, 53, 55
hepatitas 63
herbicidai 112
heterocistos 40, 124
heterofermentinės 148, 149, 151
heterotalinis 43
heterotrofai 41, 53, 54, 57, 58, 109, 111-113, 122, 130
hibridizacija 22, 83
hidratuotas 29
hidrofilai 86, 87
hidroksidai 29
hidroksiprolinas 54
hidrolazės 106, 136, 139, 158
hierarchija 20, 21, 22
hifai 41-47, 49-55, 59, 100
hiperparazitizmas 102
hipertermofilai 88, 89
hipertoninis tirpalas 92
hipotoninis tirpalas 93
hipuro rūgštis 119
holofitinė mityba 41, 86, 106, 107, 139
holozoinė mityba 21
homofermentinės 148, 149
homologiškas 22
homotalinis 43
humusas 17, 41, 113, 114, 120, 123

I

imunitetas 17, 65, 103
indolilacto rūgštis 32, 119

infekcija 15, 16, 19, 48, 50, 52, 53, 66, 97, 103
infekcinės ligos 12, 16, 19, 98, 99, 103
infraraudonieji spinduliai 89, 90
infuzorijos 14
inhibitoriai 138, 139
inkliuzai 39
inkubacinis laikotarpis 103
insercija 76, 77
insercinės sekos 74, 77
inserciniai elementai 70
insulinas 83
intarpai 25, 33, 36, 37
inversija 76, 77
in vitro 81, 82
iRNR 65, 72-74, 132
izomerazės 136

J

javinė blumerija 51
jodas 97
jonai 86, 93-95, 98, 106-108, 113, 116, 118, 120, 121, 127, 131, 132
jonizuojanti spinduliuotė 39, 70, 76, 89, 91
juodligė 16
juodoji rūdė 52

K

kadmis 32
kalcis 30, 39, 105, 122, 130, 132, 139, 156
kalio permanganatas 98
kalis 93, 97, 105, 108, 122, 131, 132, 156
kapsidė 11, 62-65
kapsomeros 62, 63
kapsulė 28, 29, 77, 79, 106, 127
karalystė 20, 21, 41, 42, 45, 53-55, 57
karbamidas 117, 119, 120, 133
karboksidobakterijos 112
karboksisomos 37
karbolio rūgštis 15, 97
karbonatai 105, 112, 119, 132, 152, 157, 158
karbonatinis kvėpavimas 153, 157, 158
karotenoidai 33, 40
karštis 15, 38, 39
katabolizmas 134, 140, 141, 143, 156, 158
katijonai 30, 40, 94, 105, 116, 132
kempinligė 11
kerpės 42, 45, 100

kietosios kūlės 53
kintamumas 61, 68, 74, 75, 82
klasė 20, 22-25, 42-47, 49, 50, 52-54, 56-60, 135
klasifikacija 20-22, 41, 42, 45, 57, 60, 61, 66, 125, 135, 136
kleistoteciai 44, 47, 50, 51
koaguliacija 98, 99
kodonai 69, 73, 76, 77
kofaktorius 131, 132, 136
kofermentas 136, 137, 139, 140, 141, 145, 152, 154, 155, 158
kokai 27
kolonija 12, 27, 29, 46-49, 53, 77, 78, 91
kolonijos 15, 40
komensalizmas 99, 101
koncentracija 10, 30, 35, 39, 63, 65, 86, 92-94, 96-99, 105-108, 111, 119, 138, 139, 154, 156, 157
konidijakočiai 44, 47-49
konidijos 41-44, 47-52
konjugacija 31, 36, 78, 80, 81, 124
konkurencija 99, 101, 102
konservantai 152
konservavimas 91, 94, 98, 99
konsumentai 111
kopūstinis gumbainis 60
kopūstinis paplaskis 43
krakmolas 36, 53, 55-57, 112, 115, 135, 138, 139, 149-151
Krebso ciklas 115, 116, 118, 152-154, 156, 157
ksenobiotikai 114, 115
kserofilai 86, 87
kūlėsporės 53
kūliagybiai 52
kuru 11
kvėpavimas 115, 121, 124, 130, 140-145, 152-159
kvėpavimo grandinė 121, 155
kvietinė tiletkūlė 53

L

laktozė 47, 74, 107, 113, 148, 152
latentinis periodas 65
leghemoglobinas 124, 127
lektinai 125
leotiomietai 50
leukocitai 29
liazės 136

liekanos 39, 41, 44, 45, 47, 49-52, 54, 55, 111, 113, 115, 117, 119, 120, 128, 129, 130
ligazės 71, 72, 77, 82-84, 136
ligazės grandinė reakcija 84
ligninas 41, 114, 122, 127
ligos 10-12, 15, 16, 18, 19, 29, 30, 35, 42, 43, 45-48, 50-55, 57-61, 66, 67, 98, 99, 102, 103, 111
liofilizacija 87
lipazės 48, 115
lipidai 30, 32, 36, 37, 40, 63, 64, 66, 98, 134, 137
lipopolisacharidai 77
litotrofai 108
lizė 30, 65, 103
lizinis ciklas 64, 65
lizocimas 62, 65, 75
lizogenija 65
lizogeninis ciklas 64, 65

M

magnis 105, 122, 132
maistas 36, 38, 44-50, 56, 58, 89, 90, 95, 97-100, 103, 105, 106, 114, 134, 139, 141, 142, 150-152, 156
maisto medžiagos 36, 38, 41, 42, 54, 60, 86, 97, 105-108, 115, 134, 139, 140, 141, 156
maisto žaliavos 44, 47, 50, 90, 91, 94
makroelementai 105, 108
makroerginė jungtis 141
manganas 132
maras 12, 18, 55
masė 29, 30, 32, 33, 37, 39, 106, 111, 115, 117, 130
matrica 69, 71-73, 84
mediena 41, 42, 49, 55, 59
mejozė 25, 54, 61, 63
melsvabakterės 10, 33, 36, 37, 40, 42, 70, 90, 100, 109, 111, 116, 122, 124, 127, 129
membrana 10, 25, 30-33, 37, 39, 63, 64, 69, 72, 74, 79, 83, 88, 92, 93, 97, 98, 106, 107, 118, 121, 140, 154, 155
meningokokai 87
mėsa 88, 94, 150
metabolitas 29, 32, 38-40, 42, 95, 134, 135, 140, 151
metabolizmas 36, 38, 39, 61, 87, 88, 94, 96, 99, 102, 105, 113-115, 120, 134, 135, 137, 139, 140, 144, 149, 154, 156, 158
metalas 29, 30, 32
metanas 10, 113, 116, 153, 157, 158
metanogenezė 158

metanogeninės 89
 metanolis 115, 116
 metanotrofai 116
 mezofilai 86-89
 mezosomos 33
 mielės 14, 31, 40, 42, 44, 46-48, 51, 82, 84, 87, 93, 95, 96, 100, 101, 113, 114, 116, 123, 130, 144, 146, 147, 156, 159
 mieliagrybiai 9, 10, 15
 mikobakterijos 37
 mikologija 42
 mikoplazmos 28, 29, 70
 mikorizė 41, 42, 44, 45, 52, 100
 mikotoksikozės 47-50
 mikotoksinai 47-49
 mikozės 41, 44, 45, 47
 mikroaerofilai 96
 mikrobangos 89, 91
 mikrobiota 89, 103
 mikrobocidinis 90, 97-99, 102
 mikrobostazinis 102
 mikrobų 15
 mikroelementai 105
 mikrokokai 26, 27
 mikromicetai 8-11, 25, 42, 86, 91, 92, 95, 106, 113, 115-117, 130, 131, 157
 mikroorganizmai 8-19, 25, 27-29, 31, 35-37, 40, 41
 mikroskopas 8
 miksobakterijos 36, 40
 miksotrofai 111
 milteniečiai 51
 miltligės 41, 51, 55
 mineralizavimas 41, 44
 mišrusis rūgimas 151
 mitochondrijos 25, 26, 33, 53, 142, 154, 155
 mitozė 25, 61, 63
 mityba 21, 22, 33, 36, 86, 94, 99, 105, 106, 108, 109, 111, 112, 116, 117, 123, 131
 modifikacijos 75, 83
 modifikuotos atmosferos pakuotė 96
 molibdenas 105, 121, 124, 128, 132
 moneros 21
 moniliozė 51
 monomerai 77
 monosacharidai 29, 113, 115, 134, 139, 140, 148
 morfologija 13, 14, 25, 28, 29, 33, 37-39, 41, 42, 50, 60, 62, 63, 66, 74, 77

mozaika 67
 mumija 50, 51
 mureinas 10, 25, 29, 30, 31
 mutacija 75-77, 82, 90, 91, 111
 mutagenai 65-77, 82
 mutagenezė 75
 mutantai 75, 77, 78, 82, 111
 mutualizmas 42, 99, 100, 101

N

NAD 121, 134, 137, 141-147, 151, 154, 155, 158
 NADP 141, 143-146
 naftochinonai 137
 natrio chloridas 93, 94
 natris 105, 108, 132
 neutralūs santykiai 99
 neutrofilai 94, 95
 nikelis 32
 nikotino rūgštis 137
 nitraginas 18, 127
 nitratai 110, 116, 121-123, 131, 132, 152, 157
 nitratinis kvėpavimas 157
 nitrifikacija 110, 117, 120, 121
 nitrifikuojančios 87, 110, 117, 120-122, 131
 nitritai 110, 120-122
 nitrito rūgštis 110, 117, 120-122
 nitrogenazė 124
 nokardijos 37
 nomenklatūra 13, 14, 20
 nukleazės 77, 82, 83, 120
 nukleoidas 25, 31, 32, 69, 70, 72, 80, 81, 120
 nukleokapsidė 62, 65, 66
 nukleorūgštis 11, 22, 61-63, 65, 66, 68, 75, 76, 82-84, 90, 105, 116, 120, 130, 134, 137, 144, 150, 151
 nukleotidai 39, 68, 69, 71-77, 83, 84, 134, 154-156
 nuodai 61, 97, 139, 150
 nuosaikieji virusai 65

O

obligatiniai 16
 obligatiniai aerobai 96
 obligatiniai anaerobai 96, 149, 157
 obligatinis 61, 96
 oksidacija 91, 96-98, 108, 110, 112, 115-117, 120, 121, 129, 130, 131, 133, 136, 137, 140-143, 145, 148, 151-156, 158, 159
 oksidatorius 97

oksidoreduktazės 136
 oksiduotas 112, 113, 116, 120, 128-130, 133, 141
 oogamija 43, 54-57
 oogonė 54
 oomicetai 54
 oomikotai 11, 42, 54
 oosporos 54
 operonas 74
 oras 40, 96
 organoidai 10, 25
 organotrofai 108, 109
 osmofilai 93, 94
 osmosas 28, 29, 87, 92, 93
 osmosinis slėgis 34, 92, 93, 94
 ozonas 90

P

padermė 20, 77, 79, 82, 83, 89, 126
 palaipinis šaknuolis 44
 pantoteno rūgštis 137
 papėdės 52
 papėdgrybūnai 42, 51, 52
 papėdsporės 41, 52
 paprastasis raudonspuogis 49, 50
 paprastasis skalsiagrybis 50
 parabenai 99
 parazitai 11, 16, 35, 41, 43-45, 50-55, 57-61, 99, 102, 103, 111
 parazitizmas 43, 45, 46, 49, 50-55, 57, 60, 63, 66, 99, 102, 103
 partneriai 99, 101
 pasiutligė 18
 pasterizacija 39, 89
 pasterizavimas 15
 patogenai 11, 17, 19, 29, 42, 47, 83, 89, 91, 98, 100, 102, 103
 patogeninės bakterijos 29, 35, 87, 94
 paveldimumas 68, 71, 74, 75, 80, 82
 pėdsakiniai elementai 105
 pektinai 112, 115, 149-151
 pelėjūnas 48, 49
 pelėsiai 9, 10, 12-14, 17, 18, 44, 47, 87-89, 93, 95, 96, 102, 114, 116, 146, 156
 pelijimas 93
 pelikulė 11
 penetracija 64
 penicilinas 17-19, 75, 102

penicilino 17
 peptidai 118, 149
 peptidazės 65, 118, 133
 peptidoglikanas 10, 25, 29-31, 39, 40, 75
 periteciai 44, 47, 49
 peritrichinis 35
 permeazės 32, 106-108
 peronosporiečiai 54, 55
 pesticidai 42, 114
 pH 9, 34, 38, 39, 70, 75, 86, 94, 95, 122, 130, 132, 138, 139, 156
 pienarūgštis rūgimas 14, 15, 28, 101, 146, 148, 149, 151
 pienas 88
 pieno rūgštis 15, 95, 97, 99, 102, 113, 114, 120, 146, 148-152, 157
 pigmentai 25, 37, 40, 41, 75
 pilės 25, 31, 34-36, 77, 80
 pilinas 35
 pimuonys 10
 piocianinas 41
 pirenomicetai 49
 piridoksinas 137
 pirimidinai 68, 76, 120, 134, 140, 149, 154
 pirmonys 103
 pirmuonys 8, 10, 11, 15, 20, 25, 41, 42, 53, 57, 58, 61, 96, 103, 106, 111
 piruvatas 115, 137, 143-145, 147-149, 151-154
 planktonas 55-57, 59
 plazmidė 25, 26, 31, 32, 35, 65, 66, 70, 72, 79, 80-82, 84, 120, 124, 126
 plazmodis 42, 57, 59, 60
 plazmolizė 92
 pleomorfizmas 41, 45
 polifosfatai 36, 37, 40
 polimerai 28, 29, 36, 37, 41, 68, 76
 polimerazė 10, 71-74, 76, 77, 84, 135
 polimerazės grandininė reakcija 83, 84
 polimorfizmas 14, 27, 75
 polipeptidai 29, 36, 37, 69, 73
 poliploidai 76
 polisacharidai 29, 31, 33, 36, 40, 105, 113, 115, 120, 125, 134, 138, 139, 149
 polisomos 33
 populiacija 70, 75, 76, 78, 99, 100-102
 prionai 8, 11, 61

producentai 111
 profagai 65
 prokariotai 10, 20-22, 25, 28, 29, 31-35, 37, 61, 65, 66, 68-74, 78, 80, 81, 88-92, 95, 96, 120, 142-144, 154-156
 promotorius 72, 74
 propiono rūgšties bakterijos 152
 propiono rūgštis 149, 150-152
 propionrūgštis rūgimas 151, 152
 proteazės 37, 117
 protistai 21
 protokooperacija 99, 101, 128
 pseudomicelis 43, 46, 47
 pseudopodijos 11
 psichrofilai 88
 psichrotolerantai 88
 pumpuravimas 41, 44, 46, 47, 52
 purinai 68, 76, 120, 134, 140, 149, 150, 154
 puvimas 12, 17, 44, 51, 55, 59, 60
 puviniai 41, 43, 49, 51

R

radiacija 39
 ragangrybiai 45
 raudonligė 19
 raudonspuogė 49
 raugas 87
 rauginimas 95
 raupai 18
 receptorių 35, 36, 63, 64
 recipientas 32, 36, 78-80
 redukcija 109, 110, 116, 121-123, 129-131, 136, 137, 140, 141, 145, 147, 151, 152, 155, 157, 158
 redukuotas 29, 109, 112, 113, 116, 117, 121, 127, 128, 131, 134, 136, 141, 146, 152-156
 rekombinacija 65, 75, 78-83
 rentgeno spinduliai 91
 reparacija 77
 repelentas 35
 replikacija 31, 32, 64-66, 68-72, 76, 77, 80, 82, 84
 replikonas 72
 restriktazės 82, 83
 reversija 77
 riboflavinai 137, 148
 ribosomos 25, 33, 39, 40, 72, 73, 86, 132
 riebalai 32, 33, 36, 37, 88, 105, 113, 115, 116, 134, 137, 139, 143, 154

riebalų rūgštys 109, 112, 114-116, 118, 134, 137, 139, 150, 154
 riketsijos 40, 66
 rizoidai 42, 54
 rizomicelis 42
 rizoplana 127, 128
 rizosfera 127
 RNR 10, 11, 31, 33, 39, 61-63, 66, 68, 70-74, 82, 83
 roto virusas 63
 rRNR 22, 33, 69
 rūdgybiai 52
 rūdligės 41, 52
 rūgimas 12, 14, 111, 115, 124, 139, 141-152, 159
 rūgštis 42, 47, 48, 50, 97, 99, 113, 115, 117, 118, 122, 131, 146, 148, 149, 151, 154, 156, 157
 rūšis 20, 22, 32-36, 38, 39, 4-49, 51-60

S

sacharidai 32, 42, 47, 105-109, 112, 113, 115, 116, 128, 130, 134, 137, 139, 141, 143, 144, 149, 151, 154, 156
 sacharozė 28, 29, 47, 113, 148
 sintezė 73
 skyrius 25
 slėgis 94
 salicilo rūgštis 99
 salmoneliozė 19
 salvarsanas 17
 santykiai 99-103
 saprotrofai 11, 41, 43-47, 49, 50, 52, 54, 55, 59, 111, 126
 sarcinos 26, 27
 saulė 37, 40
 sėjomaina 43, 50, 52, 53, 55, 60
 selekcija 78, 79, 82
 selektyvios 17
 septos 41, 54
 sienelė 25, 28, 29-32, 34, 35, 38-40, 75, 77, 95
 siera 36, 37, 105, 124, 128-131, 157
 sierabakterės 33, 37, 90, 109, 129-131, 133
 sieros rūgštis 129, 130, 131
 sieros vandenilis 129
 simbiontai 16, 42, 45, 52, 55, 59, 100, 101, 123, 124, 127, 133
 simbiozė 42, 45, 49, 57, 99, 100, 101, 114, 125-127
 simportas 107, 108
 sinoikija 101

sintezė 61, 63, 65, 66, 69, 70-77, 82, 84, 108-112,
 117-119, 122-124, 131, 134, 135, 137, 139, 140,
 142-144, 152-155
 sistematika 8, 14, 20-22, 41, 42, 60
 skaidymas 41, 42, 47, 48, 134, 135, 143-145, 151,
 153
 skiepai 15, 18
 skleročiai 41, 44, 50
 skruzdžių rūgštis 112-114, 116, 120, 151, 157
 skyrius 20, 22-24, 42-45, 51-53, 55, 57, 59, 60
 slėgis 9, 86, 89, 90, 92, 93, 135
 slyvinis ragangrybis 45
 sodinė monilija 51
 somatogamija 41, 43, 44, 46, 52
 sordarijomicetai 49
 spinduliai 89-91
 spinduliuotė 86, 89-91
 spirilos 26, 27, 37
 spirochetos 26, 40
 sporangėkočiai 43, 44, 55
 sporangės 43, 44, 54, 55, 60
 sporangiosporos 41, 43
 sporiniai induočiai 38
 sporos 25, 32, 37-39, 41-44, 52, 53, 56, 57, 59, 60,
 87, 89, 90, 96-98, 149
 sporuliacija 38, 39
 stabligė 150
 stafilokokai 17, 26, 27
 sterilizacija 15, 39, 79, 89, 98, 99
 storasienės 30
 streptocidas 139
 streptokokai 26, 27
 streptolazdelės 26, 27
 streptomycinas 33, 102
 stroma 49
 substratas 19, 35, 38, 41, 42, 44, 45, 47-49, 54, 56,
 59, 135-141, 143, 152, 153, 157
 sulfanilamidas 139
 sulfatai 128-132, 152, 153, 157
 sulfatinis kvėpavimas 153, 157
 sulfofikacija 129, 130
 sunkieji metalai 70, 97, 98
 Svedbergas 33
 sviestarūgštis rūgimas 149, 150
 sviesto rūgštis 15, 113-116, 128, 149, 150, 151

Š

šaldymas 87
 šarmas 97, 99
 šeima 20, 22
 šiltinės 18
 šlapimo rūgštis 119
 šviesa 12, 33, 35, 37, 40, 75, 77, 89, 90, 91

T

tabako mozaikos virusas 16, 60, 63
 tafrinozė 45
 taksis 35
 taksonas 20, 21, 66
 taksonomija 20, 21, 22, 66
 tarša 12
 teicho rūgštys 30
 teleomorfa 41, 48, 52
 teliosporos 52
 temperatūra 9, 28, 38-40, 70, 76, 79, 83, 86-89, 91,
 92, 135, 138, 149
 termofilai 88, 89
 termoreguliacija 87
 terpė 14-16, 28, 34, 36-38, 40, 41, 46-49, 61, 66, 70,
 74, 75, 77-79, 82, 83, 86, 87, 89, 91-96
 tetrakokai 27
 tiaminas 100, 128, 137, 148
 tilakoidai 33
 timinas 68, 72, 75, 77, 90, 91, 120
 tioninės bakterijos 37
 tirpalas 28, 92-94, 97-99
 titnagdumbliai 11, 111
 tokoferolis 137
 toksigeniškumas 83
 toksinai 41, 66, 70, 99, 135, 150
 toksinės medžiagos 53, 79
 toksiškas 94, 96-98, 102, 117
 transdukcija 67, 78, 80
 transferazės 136
 transformacija 78, 79
 transgeniniai organizmai 82
 transkripcija 10, 64-66, 72-74
 transliacija 10, 65, 72-74
 translokacija 77
 transpozonai 66, 70, 74, 77
 transversija 76
 tranzicija 76

triptofanas 74
tRNR 69, 72, 73, 132
tuberkuliozė 87

U

ubichinonas 33
ultravioletiniai spinduliai 40, 76, 77, 89-91
uogos 46, 47, 49, 115
ureazė 119
urobakterijos 119

V

vaisiai 44-47, 49, 51, 55, 88, 93, 94
vaisiakūniai 41-47, 49-52, 54, 59, 60
vaistai 79, 80
vakcina 15, 18, 77, 83, 84, 87
vakuolės 64
vakuumas 87, 89, 96
vandenilinės jungtys 68, 71, 90, 91
vandenilio peroksidas 96, 98, 99
vandenilio sulfidas 109, 110, 118, 128-130, 133
vandenilis 89, 94, 96, 105, 108-110, 113, 114, 122-124, 135-137, 140, 141, 145, 146, 151, 153, 154-158
vandens aktyvumas 86, 87, 93, 100
vanduo 28, 29, 33, 37, 39, 40, 86-98, 100, 105, 106, 109, 112-117, 120-122, 128, 130-132, 134, 136, 142, 143, 152-158
Varburgo-Dikenso-Horekerio 143, 144, 149, 159
varis 98, 156
vaškas 36, 37
veiksniai 86-88, 94, 99, 103
veislė 20
vektorius 80, 82, 84
vezikulės 33
vibrionai 26, 27, 87
virionas 61, 65
viroidai 61
virulentiškumas 65, 77, 79, 126
virusai 8, 11, 16, 19, 60-67, 69, 70, 80, 82-84, 90, 92, 97, 98
vitaminas 42, 46-48, 86, 91, 100, 137, 148
voliutinas 36, 37, 55, 57
vyžligė 45

Z

zigomicetai 44

zigomikotai 43, 44
zigota 46
zondas 83
zoosporangė 43, 55
zoosporos 41-43, 53-56, 60

Ž

žaliadumbliai 11, 37, 55, 56, 116
žarnynas 35, 39, 149, 151, 152, 158
želatina 15
žiuželiai 10, 11, 25, 34, 35, 37, 43, 53-58, 77, 80, 87
žiuželiniai 41, 57, 58, 59
ŽIV 63
žuvis 94, 150

Lotyniškų pavadinimų rodyklė

A

Acanthamoeba 58
Acetobacter 24, 36, 144, 156
Acetobacter acetigenum 28
Acetobacter xylinum 28
Achromatium 129, 131
Achromobacter 94
Acidimicrobiia 22
Acidimicrobium 22
Acidithiobacillia 24
Acidithiobacillus 24
Acidobacteria 22
Acidobacterium 22
Acidophilium 129
Acrasium 57
Acremonium 114
Actinobacillus succinogenes 158
Actinobacteria 10, 22
Actinomyces 22, 130
Actinoplanes 39
Agrobacterium 114, 122, 144
Alcaligenes 122, 157
Algae 55
Allomyces 157
Allorhizobium 125
Alphaproteobacteria 24
Alternaria 113, 114, 115, 130
Amoeba proteus 58
Anabaena 127, 128
Anaerolinea 23
Anaerolineae 23
Ancalochloris 129
Animalia 10, 21, 41
Aquifex 22
Aquifex aeolicus 89
Aquificae 22
Archaea 10, 21, 24
Archaeobacteria 10
Archaeobacteria 22
Archaeoglobi 24
Archaeoglobus 24, 157
Archangium 113
Ardenticatena 23
Ardenticatena 23

Armatimonadetes 23
Armatimonadia 23
Armatimonas 23
Arthrobacter 38, 121, 127, 132
Arthrobacter atrocyaneus 40
Arthrobacter polychromogenes 40
Arthrobotrys 103
Ascomycetes 42
Ascomycota 42, 44, 67
Aspergillus 47, 48, 93, 113-115, 121, 123, 130, 131, 157
Aspergillus flavus 48
Aspergillus fumigatus 48
Aspergillus itaconicus 157
Aspergillus niger 156
Aspergillus oryzae 48
Aspergillus parasiticus 48
Aspergillus sojae 48
Aspergillus terreus 48, 157
Aureobasidium 114, 115
Azomonas agilis 127
Azorhizobium 125
Azorhizophilus paspali 127
Azospirillum 128
Azotobacter 29, 40, 124
Azotobacter chroococcum 16, 94, 123, 127, 128

B

Bacillariophyceae 57
Bacillariophyta 11
Bacilli 23
Bacillus 23, 36, 38, 79, 95, 115, 117, 120, 122, 130, 131, 152
Bacillus alcalophilus 95
Bacillus anthracis 29, 95
Bacillus cereus 95
Bacillus megaterium 38, 95, 106, 130, 131
Bacillus mucilaginosus 132
Bacillus mycoides 117
Bacillus pasteurii 119
Bacillus sphaericus 39
Bacillus subtilis 89, 117, 118, 123, 130, 144
Bacteria 10, 21
Bacteriogloba 28
Bacteroides 23, 158

Bacteroidetes 23
Bacteroidia 23
Balantidium 59
Balneolaeota 23
Balneolia 23
Basidiomycetes 42
Basidiomycota 42, 51
Bdellovibrio 40
Bdellovibrio bocteriovorus 103
Beggiatoa 37, 110, 129
Beijerinckia 127
Betaproteobacteria 24
Bifidobacterium 149
Blastocatella 22
Blastocatellia 22
Blastocladiella 157
Blepharisma japonicum 58
Blumeria graminis 51
Botrydium 56, 57
Botrytis 113
Botrytis cinerea 115
Bradyrhizobium 125
Bradyrhizobium japonicum 126
Burkholderia cepacia 112
Bursaria 58
Butyrivibrio fibrisolvens 114

C

Caldilinea 23
Caldilineae 23
Caldiserica 23
Caldisericia 23
Caldisericum 23
Caldithrix 23
Calditrichaeota 23
Calothrix 127
Campylobacter 24, 158
Candida 130
Candidatus 25
Carbophilus carboxidus 112
Carnobacterium 149
Cellulomonas 113
Centropyxis aculeata 58
Cercozoa 60
Chaetomium 113, 114
Chaos carolinense 58
Chitinispirillia 23

Chitinispirillum 23
Chitinivibrio 23
Chitinivibrionia 23
Chitinophaga 23, 120
Chitinophagia 23
Chlamydia 23, 66
Chlamydiae 23
Chlamydiia 23
Chlamydomonas 56
Chlorella 56, 103
Chlorobea 23
Chlorobi 23
Chlorobia 23
Chlorobium 23, 129
Chloroflexi 23
Chloroflexia 23
Chloroflexus 23
Chlorollexus 129
Chloronema 129
Chlorophyceae 11
Chlorophyta 55
Chromatium 37, 129
Chromista 10, 41, 42, 53
Chromobacterium 115
Chromobacterium violaceum 41
Chromulina 56
Chrysiogenes 23
Chrysiogenetes 23
Chrysococcus 56
Chrysophyseae 56
Chrysophyta 11
Chytridiomycetes 43
Chytridiomycota 42
Ciliatea 58
Circinella 114, 157
Citrobacter 151
Cladosporium 114, 115, 121
Cladosporium herbarum 115
Claviceps purpurea 50
Clostridia 23
Clostridium 23, 36, 38, 96, 113-115, 117, 120, 149, 150, 159
Clostridium acetobutylicum 115, 149, 150
Clostridium acidurici 120
Clostridium aurantibutyricum 115
Clostridium botulinum 38, 66, 91, 150

Clostridium butyricum 149, 150
Clostridium cellobioparum 150
Clostridium cylindrosporum 120, 150
Clostridium felsineum 115, 149
Clostridium histolyticum 150
Clostridium novyi 150
Clostridium pasteurianum 17, 128, 149
Clostridium perfringens 29, 96, 150
Clostridium propionicum 150, 152
Clostridium purinolyticum 150
Clostridium putrificum 117
Clostridium septicum 150
Clostridium sporogenes 117, 150
Clostridium tetani 38, 96, 150
Clostridium tetanomorphum 150
Clostridium thermocellum 150
Clostridium uracilium 120
Coprothermobacter 23
Coprothermobacteria 23
Coprothermobacterota 23
Coriobacteriia 22
Coriobacterium 22
Corynebacterium 27, 116, 121, 128
Corynebacterium insidiosum 40
Corynehacterium 40
Coxiella burnetii 38
Crenarchaeota 24
Crenothrix 131
Curvularia 132
Cyanobacteria 23
Cyanohacteria 10
Cyclotella 57
Cytophaga 23, 113, 120
Cytophagia 23

D

Deferribacter 23
Deferribacteres 23
Dehalococcoides 23
Dehalococcoidia 23
Deinococci 23
Deinococcus 23
Deinococcus radiodurans 91
Deltabacteria 24
Deltaproteobacteria 24
Derxia 127
Desmerella moniliformis 58

Desulfobacter 24, 157
Desulfobulbus 157
Desulfococcus 157
Desulfosarcina 157
Desulfotomaculum 38, 130, 157
Desulfovibrio 130, 153, 157
Desulfuromonas acetoxidans 158
Diatomeae 11
Dictyoglomi 23
Dictyoglossia 23
Dictyoglossus 23
Dictyosteliomycota 57
Didinium nasutum 103

E

Egibacter 22
Elusimicrobia 23
Elusimicrobium 23
Endomicrobia 23
Endomicrobium 23
Entamoeba histolytica 58
Enterobacter 113, 151
Enterococcus faecalis 70
Enterococcus faecalis 144
Epsilonproteobacteria 24
Epulopiscium fishelsoni 28
Erdwardsiella 151
Erwinia 127, 151
Erysipelothrix 23
Erysipelotrichia 23
Erysiphales 51
Escherichia 103, 151-153, 158
Escherichia coli 9, 20, 33, 35, 69, 72, 74, 82, 89, 91, 94, 107, 108, 112, 118, 123, 144
Escherichia 96
Eubacteria 22
Eukaryota 57
Eupenicillium 48
Eurotiales 47
Eurotiomycetes 47
Euryarchaeota 24
Exobasidiomycetes 53

F

Ferroplasma 110
Fibrobacter 23
Fibrobacteres 23

Fibrobacteria 23
Fibrobacter succinogenes 114, 158
Fimbriimonadia 23
Fimbriimonas 23
Firmibacteria 23
Firmicutes 23
Flavobacteriia 23
Flavobacterium 23, 114, 120
Fragilaria 57
Frankia alni 127
Fuligo septica 59
Fungi 10, 21, 41
Fusarium 113-115, 121
Fusobacteria 23
Fusobacteriia 23
Fusobacterium 23

G

Galactomyces 115
Gallionella 110, 131
Gammaproteobacteria 24
Ganoderma 114
Gemmatimonadetes 24
Gemmatimonas 24
Georhizobium 125
Geothermobacterium ferrireducens 89
Geotrichum candidum 97
Giardia muris 58
Gliocladium 114
Gluconobacter 156
Gottschalkia 23

H

Hafnia 151
Halobacteria 24
Halobacterium 24, 37, 94
Halomebacteria 24
Hansenula 130
Heliothrix 129
Helotiales 51
Holophaga 22
Holophagae 22
Homo sapiens 12
Hydrogenobaculum acidophilum 110
Hyphochytriomycota 54
Hyphomicrobium 157

I

Ichthyophthirius 59
Ignavibacteria 23
Ignavibacterium 23

K

Kiritimatiella 24
Kiritimatiellae 24
Kiritimatiellaeota 24
Klebsiella 127, 128, 132, 151, 158
Korarchaeota 25
Korarchaeum 25
Ktedonobacter 23
Ktedonobacteria 23

L

Labyrinthulomycota 54
Lactobacillaceae 152
Lactobacillus 148, 149
Lactobacillus acidophilus 148
Lactobacillus brevis 149
Lactobacillus buchneri 149
Lactobacillus casei 148
Lactobacillus curvatus 148
Lactobacillus delbrueckii 148
Lactobacillus fermentum 149
Lactobacillus kefiranoferiens 149
Lactobacillus kefir 149
Lactobacillus plantarum 148, 149
Lactococcus 79, 148
Leishmania 58
Lentisphaera 24
Lentisphaerae 24
Lentisphaeria 24
Leotiomycetes 50
Leptospira interrogans 28
Leptospirillum 110
Leptothrix 29, 131
Leuconostoc 149
Leuconostoc mesenteroides 28, 144, 149
Limnochorda 23
Limnochordia 23
Listeria 88
Longimicrobia 24
Longimicrobium 24

M

Macromonas 129
Mallomonas 56
Mariprofundus 24
Mesorhizobium 125, 126
Mesorhizobium ciceri 126
Mesorhizobium loti 126
Metallogenium 131
Methanobacteria 24
Methanobacterium 24, 158
Methanobrevibacter 158
Methanococci 24
Methanococcoides 158
Methanococcus 24, 153, 158
Methanogenium 158
Methanolobus 158
Methanomicrobia 24
Methanomicrobium 24, 158
Methanonatronarchaeia 24
Methanonatronarchaeum 24
Methanoplanus 158
Methanopyri 24
Methanopyrus 89
Methanosarcina 158
Methanospirillum 158
Methanothermea 24
Methanothermus 158
Methanothrix 158
Methylobacter 116
Methylobacterium 116
Methylococcus 116
Methylocystis 116
Methylomonas 116
Methylosinus 116
Micrococcus 94, 131
Microcylus 27
Micromonospora 39, 113, 120, 152
Microsporidia 15
Microsporum 130
Mollicutes 24
Monera 21
Monilinia fructigena 51
Moritella yayanosii 92
Mortierella 114
Mucor 14, 44, 116, 157
Mucor mucedo 44

Mucor ramarnianus 100
Mycetozoa 59
Mycobacterium 27, 40, 115, 116, 131
Mycoplasma 24, 66
Myrothecium 113
Myxococcus 103, 113
Myxomycetes 59
Myxomycota 57, 59

N

Naegleria 58
Nanoarchaeota 25
Nanoarchaeum 25
Natronobacterium gregoryi 95
Navicula 57
Nectria cinnabarina 49, 50
Negativicoccus 23
Negativicutes 23
Neisseria gonorrhoeae 35
Neorhizobium 125
Neurospora 105
Nitriliruptoria 22
Nitrobacter 17, 110, 121, 131
Nitrobacter winogradskyi 121
Nitrococcus 110, 121, 131
Nitrosococcus 121
Nitrosomonas 17, 121
Nitrosomonas europaea 110
Nitrososphaera 25
Nitrososphaeria 25
Nitrospira 121
Nitrospina 121
Nitrospira 24, 110
Nitrospirae 24
Nocardia 40, 116, 120, 121
Nostoc 127

O

Ochromonas 56
Oenococcus 149
Oligoflexia 24
Oligoflexus 24
Oligosphaera 24
Oligosphaeria 24
Olpidium brassicae 43
Oomycetes 54
Oomycota 11, 54

Opitutae 24
Opitutus 24
Oscillatoria amoena 31
Oscillochloris 129

P

Paenibacillus macerans 115
Paenibacillus polymyxa 115
Paracococcus denitrificans 110
Paramecium 103
Pararhizobium 125
Pediococcus 148
Penicillium 18, 48, 49, 88, 93, 113, 115, 121, 123, 130, 131, 156, 157
Penicillium aurantiogriseum 49
Penicillium camemberti 48
Penicillium chrysogenum 48, 102
Penicillium crustosum 49
Penicillium expansum 49
Penicillium nalgiovense 48
Penicillium notatum 48
Penicillium oxalicum 48
Penicillium roquefortii 48
Penicillium simplicissimum 48
Penicillium verrucosum 49
Periconia 132
Peridinium willei 58
Peronosporales 54
Phanerochaete 114
Phoma 114
Phycisphaera 24
Phycisphaerae 24
Phytophthora infestans 55
Picrophilus 95
Planctobacteria 24
Planctomycea 24
Planctomyces 24
Planctomycetacia 24
Planctomycetes 24
Plantae 10, 21, 41
Plasmodiophora brassicae 60
Plasmodiophoromycetes 60
Plasmodiophoromycota 57, 60
Pleurotus 114
Polaromonas 88
Polyangium 113
Polyporus 114

Propionibacterium 152
Propionibacterium freudenreichii subsp. *shermanii* 152
Prosthecochloris 129
Proteobacteria 24
Proteus 14, 117, 151, 158
Proteus vulgaris 117, 130
Protista 20, 21, 57
Protoarchaea 24
Protozoa 10, 41, 42, 57
Providencia 151
Pseudomonas 88, 103, 114-117, 120-122, 127, 130, 131, 144, 152, 156, 157
Pseudomonas aeruginosa 35, 41, 89, 117
Pseudomonas carboxydovorans 112
Pseudomonas carboxydrogena 112
Pseudomonas cepacia 112
Pseudomonas fluorescens 117, 118, 123
Pseudorhizobium 125
Psychromonas 88
Puccinia graminis 52
Pucciniales 52
Pucciniomycetes 52
Pyrenulales 47
Pyrodictium occultum 158
Pyrolobus fumarii 89
Pythium pectinolyticum 115

R

Rhizobium 28, 79, 125, 126, 144
Rhizobium galegae 126
Rhizobium leguminosarum 16, 126
Rhizobium leguminosarum bv. *phaseoli* 126
Rhizobium leguminosarum bv. *trifolii* 126
Rhizobium leguminosarum bv. *viciae* 126
Rhizobium lupini 126
Rhizoctonia 113
Rhizohium leguminosarum 124
Rhizopus 44, 115, 116, 130, 157
Rhizopus nigricans 157
Rhizopus oryzae 157
Rhizopus stolonifer 44, 157
Rhodohalobacter 23
Rhodopseudomonas 114
Rhodospirillum 114
Rhodospirillum rubrum 110
Rhodothermaeota 24

Rhodothermia 24
Rhodothermus 24
Rhodotorula 40, 130
Rhodotorula rubra 100
Rubrobacter 22
Rubrobacteria 22
Ruminococcus albus 114
Ruminococcus flavefaciens 114

S

Saccharomyces 46, 116, 130, 146, 147
Saccharomyces cerevisiae 46
Saccharomyces cerevisiae var. *boulardii* 47
Saccharomycetales 46
Saccharomycetes 46
Saprolegnia 54
Sarcina 94
Staphylococcus aureus 94
Salmonella 96, 151, 158
Salmonella typhi 34
Saprolegnia 55, 157
Saprolegniales 54
Saprospira 23
Saprospira 23
Sarcina maxima 117, 118
Sarcodina 58
Scenedesmus 56
Selenomonas ruminantium 152
Seliberia 27
Serpula lacrymans 114
Serratia 115, 151
Serratia marcescens 40
Shigella 96, 151
Sinorhizobium 125
Sinorhizobium meliloti 126
Sordariomycetes 49
Spartobacteria 24
Sphaerotilus natans 29
Sphingobacteriia 23
Sphingobacterium 23
Spirilla 34
Spirillospora 39
Spirillum 24, 27
Spirillum volutans 34, 96
Spirochaeta 24
Spirochaetae 24
Spirochaetes 24

Spirulina 23
Sporobolomyces 40
Sporocytophaga 113
Sporolactobacillus 38
Sporosarcina 38
Sporosarcina pasteurii 119
Sporosarcina ureae 119
Sporotrichum 114
Staphyllococcus 96
Staphylococcus aureus 70, 89
Stephanodiscus 57
Stereum 114
Streptococcus 79, 148
Streptococcus mutans 29
Streptococcus pneumoniae 28, 29, 79
Streptomyces 39, 113, 114, 120, 152
Streptomyces griseus 102
Streptosporangium 39, 113
Sulfolobus 95, 129
Synchytrium endobioticum 43
Synergistes 24
Synergistetes 24
Synergistia 24
Syntrophobacter 115
Syntrophomonas 115
Synura 56

T

Talaromyces 48
Taphrina deformans 45
Taphrinales 45
Taphrina pruni 45
Taphrinomycetes 45
Tenericutes 24
Terrimicrobium 24
Thaumarchaeota 25
Thermoactinomyces 39
Thermococci 24
Thermococcus 24
Thermodesulfobacteria 24
Thermodesulfobacterium 24
Thermoflexia 23
Thermoflexus 23
Thermoleophilia 22
Thermoleophilum 22
Thermolithobacter 23
Thermolithobacteria 23

Thermomicrobia 23
Thermomicrobium 23
Thermoplasma 24
Thermoplasmata 24
Thermoprotei 24
Thermoproteus 24
Thermothrix 129
Thermotoga 24
Thermotogae 24
Thiobacillus 95, 110, 122, 129, 144, 157
Thiobacillus ferrooxidans 130, 131
Thiobacterium 129
Thiocapsa 129
Thiocystis 129
Thiomargarita namibiensis 8, 28
Thiomicrospira 129
Thiosphaera 129
Thiospira 129
Thiospirillum 129, 131
Thiothrix 110, 129
Thiovulum 129
Tilletia caries 53
Torula 123
Tribonema 56
Trichia decipiens 59
Trichoderma 113-115
Trichoderma viride 115
Trichothecium 113, 130
Trypanosoma 58
Tubercularia vulgaris 49

U

Ureaplasma 119
Uroglena 56
Ustilaginomycetes 52
Ustilago tritici 53

V

Vagococcus 148
Vampirovibrio chlorellavorus 103
Veilonella alcalescens 152
Verrucariales 47
Verrucomicrobia 24
Verrucomicrobiae 24
Verrucomicrobium 24
Verticillium 113, 114
Vibrio 14, 24

Vibrio cholerae 27, 34, 35
Vogesella indigofera 40

W

Weissella 149
Wolinella 158
Wolinella succinogenes 158

X

Xanthophyceae 11
Xantomonas 121
Xantophyceae 56

Y

Yersinia 151

Z

Zetaproteobacteria 24
Zoogloea ramigera 28
Zoomastigophorea 58
Zygomycetes 42, 44
Zygomycota 67
Zygosaccharomyces rouxii 87