

В. Т. Емцев, Е. Н. Мишустин

МИКРОБИОЛОГИЯ

УЧЕБНИК ДЛЯ БАКАЛАВРОВ

8–е издание, исправленное и дополненное

*Рекомендовано
Учебно–методическим объединением
высших учебных заведений Российской Федерации
по агрономическому образованию
в качестве учебника
для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлениям и специальностям
агрономического образования*

**Книга доступна в электронной библиотечной системе
biblio-online.ru**

Москва • Юрайт • 2014

УДК 57
ББК 28.4я73
Е60

Авторы:

Емцев Всеволод Тихонович — доктор биологических наук, профессор, академик Российской академии естественных наук;

Мишустин Евгений Николаевич — академик Российской академии наук.

Рецензенты:

Звягинцев Д. Г. — доктор биологических наук, профессор Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова;

Егоров Н. С. — доктор биологических наук, профессор Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, академик Российской академии естественных наук.

Емцев, В. Т.

Е60 Микробиология : учебник для бакалавров / В. Т. Емцев, Е. Н. Мишустин. — 8-е изд., испр. и доп. — М. : Издательство Юрайт, 2014. — 445 с. — Серия : Бакалавр. Углубленный курс.

ISBN 978-5-9916-3019-1

Учебник состоит из двух разделов: «Общая микробиология» и «Сельскохозяйственная микробиология».

В первом разделе представлено строение микроорганизмов, их систематика и основные свойства.

Второй раздел посвящен практическому использованию микроорганизмов в различных технологических процессах сельского хозяйства.

Соответствует Федеральному государственному образовательному стандарту высшего профессионального образования третьего поколения.

Для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлениям и специальностям агрономического профиля. Может быть полезен специалистам сельскохозяйственного производства.

УДК 57
ББК 28.4я73

© Емцев В. Т., Мишустин Е. Н., 2005
© Емцев В. Т., Мишустин Е. Н., 2012,
с изменениями
© ООО «Издательство Юрайт», 2014

ISBN 978-5-9916-3019-1

Предисловие

Данный учебник предназначен студентам вузов, специализирующимся в различных технологиях сельскохозяйственных предприятий.

Учебник состоит из двух разделов: «Общая микробиология» и «Сельскохозяйственная микробиология».

В *первом разделе* рассмотрено строение микроорганизмов, их систематика и основные свойства. Главное внимание уделено прокариотам; из числа эукариотных организмов дана характеристика водорослей, простейших и микромицетов.

В главах раздела изложены основные положения генетики микроорганизмов, преимущественно бактерий, закономерности их взаимодействия с факторами окружающей среды, различные типы питания, общие закономерности обменных реакций у микроорганизмов. Конкретные микробиологические процессы превращения веществ и их возбудители рассматриваются в качестве звеньев круговоротов биогенных элементов в природе.

Второй раздел — «Сельскохозяйственная микробиология» — подвергся существенной переработке по сравнению с 4-м изданием (1993 г.). В связи с выходом в свет новых современных учебников по почвоведению, агрохимии и агроэкологии были сокращены главы о роли микроорганизмов в процессах почвообразования, системах использования почвы.

В то же время представленные в последнем издании учебника данные о характере реакций почвенных микроорганизмов на действие эколого-географических факторов, являющиеся этапными для отечественной почвенной микробиологии, сохранены в его новой редакции и должны рассматриваться как обязательный элемент процесса обучения микробиологии будущих специалистов сельского хозяйства.

Второй раздел учебника главным образом посвящен практическому использованию микроорганизмов в различных технологических процессах сельского хозяйства. Особое внимание уделено микроорганизмам, применяемым при производстве биопрепаратов (биостимуляторов, биофунгицидов, биоинсектицидов и т. д.) для сельского хозяйства и биоремедиации.

Подробно изложены вопросы использования микроорганизмов и микробиологических методов в решении экологических проблем сельского хозяйства: биоочистки животноводческих стоков, переработки твердых отходов сельского хозяйства и пищевых производств; рассмотрены перспективы применения микробной биотехнологии для комплексной охраны окружающей среды.

Большинство материалов второго раздела учебника основаны на новейших достижениях экологической биотехнологии и поэтому представляют интерес не только для студентов, но и для специалистов сельскохозяйственного производства.

Всем, кто хочет более основательно изучить отдельные проблемы общей и сельскохозяйственной микробиологии, будет полезен приведенный в конце книги список монографий, учебников и различных руководств.

После изучения курса «Микробиология» студент должен обладать следующими компетенциями.

Знать:

- историю и задачи микробиологии;
- систематику, строение и размножение бактерий;
- генетику микроорганизмов, их отношение к факторам внешней среды, взаимоотношения микроорганизмов между собой, метаболизм микроорганизмов, превращение микроорганизмами соединений углерода, азота, фосфора, серы, железа и других элементов;
- почвенные микроорганизмы, методы определения их состава и активности;
- микробиологические процессы трансформации органических веществ почвы, влияние технологических приемов на микробиологические процессы почвы, способы приготовления органических удобрений;
- детоксикация ксенобиотиков микроорганизмами;
- эпифитные микроорганизмы растений;
- основы производства землеудобрительных препаратов, биопрепаратов для защиты и стимуляции роста растений, кормового белка, ферментов, витаминов, антибиотиков, консервантов, грубых и сочных кормов, плодов и овощей;
- микробиологию виноделия.

Уметь:

- приготовить препараты микроорганизмов;
- различать основные формы бактерий;
- готовить искусственные питательные среды для выращивания микроорганизмов;
- определять свободноживущие и симбиотические азотфиксирующие бактерии;
- выявлять численность ризосферных и корневых микроорганизмов, эпифитной микрофлоры растений, биологической активности почвы.

Владеть:

- навыками проведения количественного учета микроорганизмов в различных средах;
- навыками проведения качественных реакций на продукты процессов аммонификации, денитрификации;
- методами получения культуры бактерий, сбраживающих клетчатку, окисляющих жир и клетчатку;
- навыками проведения микробиологического анализа различных типов почв.

Микробиология (от греч. *mikros* — малый, *bios* — жизнь, *logos* — наука) — наука о мельчайших, невидимых невооруженным глазом организмах, называемых микроорганизмами, или микробами.

Микробиология как наука изучает морфологию, систематику и физиологические особенности микроорганизмов, условия их жизнедеятельности, роль в природе и жизни человека. Микробиологи разрабатывают способы использования полезных микробов в сельском хозяйстве и промышленности, средства и методы борьбы с патогенными микроорганизмами, вызывающими болезни растений, животных и человека.

Микроорганизмы можно обнаружить только при помощи оптического или электронного микроскопа. Максимальное увеличение оптического микроскопа составляет 3000. Это позволяет различать частицы размером не менее 0,1—0,2 мкм¹. Современные электронные микроскопы имеют разрешающую способность до 0,15 нм², что дает возможность видеть не только мельчайшие организмы, но и тонкие структуры клеток. Подобный микроскоп увеличивает рассматриваемый объект в 750 000 раз.

Мир микроорганизмов в природе весьма разнообразен. Значительное их число представлено бактериями, в том числе цианобактериями (синезелеными водорослями). Многочисленную группу микроорганизмов составляют грибы. К особой группе ультрамикроскопических организмов относят вирусы, не имеющие клеточного строения и служащие возбудителями различных болезней растений, человека и животных. Известны и ультрамикроскопические паразиты микроорганизмов, так называемые фаги, иначе еще называемые вирусами микробов. Микробиология изучает также многочисленных простейших животных (протозоа) и водоросли, имеющие микроскопические размеры.

Микроорганизмы широко распространены в природе. Они постоянно присутствуют в почвах, водоемах, на поверхности и внутри тела человека, животных и растений, в пищевых продуктах, воз-

¹ 1 мкм (микромметр) = 10⁻³ мм = 10⁻⁶ м.

² 1 нм (наномметр) = 10⁻³ мкм = 10⁻⁶ мм = 10⁻⁹ м.

духе и т. д. Микроорганизмы можно выявить и в песках пустынь, и во льдах Арктики и Антарктики, в воде и иле морей и океанов, на скальных породах высоко в горах и в глубине шахт.

Широкое распространение микроорганизмов свидетельствует об их огромной роли в природе. При их участии происходит разложение различных органических веществ в почвах и водоемах, они обуславливают круговорот веществ и энергии в природе; от их деятельности зависит плодородие почв, формирование каменного угля, нефти, многих других полезных ископаемых. Микроорганизмы участвуют в выветривании горных пород и прочих природных процессах.

Многие микроорганизмы используют в промышленном и сельскохозяйственном производстве. Так, хлебопечение, изготовление кисломолочных продуктов, виноделие, получение витаминов, ферментов, пищевых и кормовых белков, органических кислот и многих веществ, применяемых в сельском хозяйстве, промышленности и медицине, основаны на деятельности разнообразных микроорганизмов. Особенно велико значение микроорганизмов в растениеводстве и животноводстве. Это обогащение почвы азотом, борьба с вредителями сельскохозяйственных культур при помощи микробных препаратов, правильное приготовление и хранение кормов, получение кормового белка, антибиотиков и других веществ микробного происхождения.

Микроорганизмы оказывают положительное влияние на процессы разложения веществ неприродного происхождения — ксенобиотиков, попадающих в почвы и водоемы и загрязняющих их.

Наряду с полезными микроорганизмами существует большая группа так называемых болезнетворных, или патогенных, микроорганизмов, вызывающих разнообразные болезни сельскохозяйственных животных, растений, насекомых и человека. В результате их жизнедеятельности возникают эпидемии заразных болезней человека и животных, что сказывается на развитии экономики и производительных сил общества.

Полученные в последние десятилетия научные данные не только существенно расширили представления о почвенных микроорганизмах и процессах, вызываемых ими в окружающей среде, но и позволили создать новые отрасли в промышленности и сельскохозяйственном производстве. Например, открыты антибиотики, выделяемые почвенными микроорганизмами, и показана возможность их использования для лечения человека, животных и растений, а также при хранении сельскохозяйственных продуктов. Обнаружена способность почвенных микроорганизмов образовывать биологически активные вещества: витамины, аминокислоты, стимуляторы роста растений — ростовые вещества и т. д. Найдены пути использования белка микроорганизмов для кормления сельскохозяйственных жи-

вотных. Созданы микробные препараты, усиливающие поступление в почву азота из воздуха.

Открытие новых методов получения наследственно измененных форм полезных микроорганизмов позволило шире применять микроорганизмы в сельскохозяйственном и промышленном производстве, а также в медицине. Особенно перспективно развитие генной, или генетической, инженерии. Ее достижения обеспечили развитие биотехнологии, появление высокопродуктивных микроорганизмов, синтезирующих белки, ферменты, витамины, антибиотики, ростовые вещества и другие необходимые для животноводства и растениеводства продукты.

С микроорганизмами человечество соприкасалось всегда, долгое время даже не догадываясь об их существовании. С незапамятных времен люди наблюдали брожение теста, готовили спиртные напитки, сквашивали молоко, делали сыры, переносили различные заболевания, в том числе эпидемические. Свидетельством последнего в библейских книгах служит указание о повальной болезни (вероятно, чуме) с рекомендациями сжигать трупы и делать омовения.

Однако до середины XIX в. даже никто не представлял, что разного рода бродильные процессы и заболевания могут быть следствием деятельности ничтожно малых существ.

До XV в. предполагали, что болезни вызывают «миазмы» — особые болезнетворные испарения, содержащиеся в воздухе. Теорию «болезнетворных миазмов» в IV в. до н. э. создал великий врач древности *Гиппократ*. Его теория была подвергнута пересмотру в V в. до н. э. греческим ученым *Фукидидом*. Последний, наблюдая ужасы чумы, свирепствовавшей во время пелопонесской войны, предположил, что заболевания вызывают не столько болезнетворные миазмы, сколько мельчайшие живые частицы, проникающие в организм человека через рот, — явление, получившее у римлян название *contagium vivum*. Столь гениальное предвидение микробной теории начало утверждаться лишь в XIX столетии.

Позднее итальянский врач *Д. Фракасторо* (1478—1553) (рис. 1), развивая учение о «контагии», писал, что контагий представляет собой инфекционного возбудителя. Попадая, например в организм, этот возбудитель активно размножается и быстро распространяется по всему телу. Возбудители инфекции



Рис. 1. Джироламо Фракасторо (1478—1553)



Рис. 2. Антон ван Левенгук (1632—1723)

могут проникать в организм при непосредственном контакте, через одежду и с воздухом. Своей гениальной догадкой Фракасторо, как и Фукидид, предвосхитил открытие микробов.

В конце XVI в. (около 1590 г.) голландцы Г. и З. Янсены впервые создали сложный микроскоп. В начале XVII в. известный астроном Г. Галилей сконструировал сложный микроскоп с небольшим увеличением, представляющий собой короткофокусные линзы. Этот прибор постепенно совершенствовал как сам Галилей, так и другие исследователи.

В 1646 г. ученый-иезуит, профессор *Collegium Romanum* в Риме А. Кирхнер (1601—1680) обнаружил при помощи лупы в гниющих растворах очень малые живые существа. Он утверждал, что чума и оспа вызывают живые невидимые частицы. Наблюдения Кирхнера остались малоизвестными.

Открытие невидимого мира принадлежит голландскому ученому А. ван Левенгуку (1632—1723) (рис. 2), которого справедливо считают отцом микрографии, т. е. описательной микробиологии. Торговец полотном А. ван Левенгук весь свой досуг посвящал искусству шлифования линз. Ему удалось создать приборы, дававшие значительно более совершенную картину увеличенных объектов, чем существовавшие в те времена оптические системы. Система А. ван Левенгука давала линейное увеличение в 280 раз (рис. 3).

Благодаря интересным открытиям, сделанным при помощи микроскопов, А. ван Левенгук вошел в историю как великопный естествоиспытатель. Он наблюдал компоненты крови, систему кровообращения, структуру тканей растений, микроскопировал насекомых, водоросли, простейших и т. д. Непосредственное открытие микробов произошло в 1676 г., когда А. ван Левенгук, рассматривая в микроскоп капли дождевой воды, стоявшей несколько дней в бочке, заметил огромное количество очень маленьких движущихся организмов. В свежей дождевой воде таких существ не оказалось. Отсюда исследователь заключил, что зародыши организмов попадают в воду из воздуха. А. ван Левенгук однажды записал, что никогда его взору не представлялось более приятного зрелища, чем тысячи живых существ «анималькулей» («живых зверьков») в капле воды.

О своих наблюдениях А. ван Левенгук в письмах сообщал в Лондонское королевское общество. Для нас особенно интересно од-

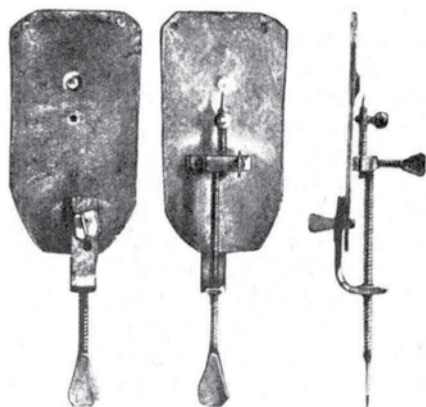


Рис. 3. Микроскоп А. ван Левенгука

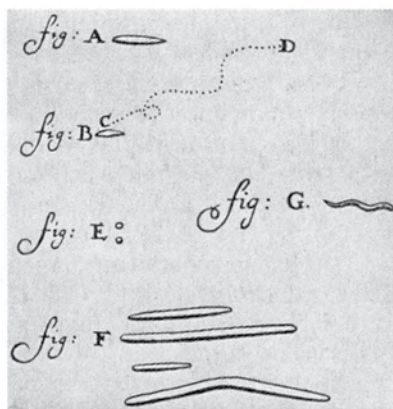


Рис. 4. Первые рисунки бактерий из налета зубов людей, посланные А. ван Левенгуком, 17 сентября 1683 г. в письмо № 39 в Лондонское королевское общество

но из его писем с подробным описанием и отчетливыми изображениями различных бактерий, обитающих во рту человека (рис. 4). Собрано уже 20 объемных томов рукописей исследователя.

Интересовался работами ученого и его современник русский царь Петр I. Во время поездки в Голландию весной 1698 г. он встретился с А. ван Левенгуком, ознакомился с усовершенствованными им микроскопами и серией препаратов. Петр I выразил желание приобрести увеличительные инструменты для русской Кунсткамеры. Один микроскоп царь получил в подарок.

С 1725 г. в мастерских Академии наук в Санкт-Петербурге началось производство отечественных микроскопов. Среди умельцев-конструкторов этих точных инструментов особенно прославился *И. Беляев* с сыновьями. Производством микроскопов в России в конце XVIII в. руководил известный механик-самоучка *И. Кулибин*. В 1741 г. в распоряжении Российской академии наук уже был 21 микроскоп.

В результате развития оптики после открытий А. ван Левенгука всеобщее внимание к миру микроорганизмов возрастало. Началось описание отдельных их представителей. Вместе с тем ученые того времени еще не подозревали о роли микроорганизмов в природе. Для наблюдателей это были лишь весьма курьезные, интересные существа, составлявшие развлечение для микроскопистов.

Накопление материала о формах и разнообразии микроорганизмов продолжалось довольно долго. Размеры объекта крайне затрудняли исследования. Возможности его познания даже у опытных исследователей иногда вызвали скептицизм. Так, выдающийся шведский ученый *К. Линней* (1707—1778), создавший первую систе-

му живого мира, введший бинарную номенклатуру, в 1767 г. в статье «Mundus invisibles» высказал отрицательное отношение к изучению микробов. Великий систематик не мог разобраться в разнообразных формах микроорганизмов и объединил их в один общий род, дав ему характерное название «Chaos» («Хаос»). К. Линней считал, что не следует углубляться в изучение этого невидимого мира, так как творец, создавая его, очевидно, предполагал сохранить эту область за собой.

Первую серьезную попытку систематизировать микробов в 1786 г. сделал датский ученый *О. Мюллер*, описавший живые микроскопические организмы (анималькули), обитающие в воде и почве. Их назвали «инфузории» — развивающиеся в настоях (infusium). Следующим систематиком микробов был *Х. Г. Эренберг*. В 1838 г. в книге «Инфузории как совершенные организмы» он предложил разделить инфузории на 22 семейства, из которых три содержат описания бактерий. Книга была снабжена прекрасным атласом.

Ряд ценных данных о микроорганизмах получил русский исследователь, известный врач *Д. С. Самойлович* (1744—1810). Изучая причины свирепствовавших тогда эпидемий чумы, он много внимания уделил раскрытию природы этого заболевания. В результате исследователь пришел к оригинальному для своего времени заключению, что возбудителем чумы служит «особливое и совсем отменное существо». В 1792—1793 г. Д. С. Самойлович попытался изготовить вакцину, привив здоровым людям очень малые дозы «слабой чумы». По-видимому, он вводил разведенный в воде гной из бубонов больных легкой формой болезни. Врач и ученый совершенствовал свои знания, работая в ряде стран Европы. В Лейдене он защитил диссертацию и получил звание доктора медицины. Д. С. Самойлович был членом пятнадцати академий.

Нельзя не отметить и работы *М. М. Тереховского* (1740—1796), доказавшего, что анималькули, возникающие в настоях, происходят из воды, используемой для этих настоев. Ученый отмечал, что предварительное кипячение или замораживание такой воды делает настои стерильными. Таким образом, опыты Тереховского с удивительной простотой доказали, что анималькули не зарождаются внезапно, самопроизвольно из неживой материи, а появляются в колбах с настоями вместе с некипяченой водой. Выводы ученого предвосхитили научные обоснования, сделанные через сто лет Л. Пастером, положившим начало *асептике* — системе стерилизации посредством кипячения или использования горячих паров.

Закрывающим событием ознакомительного этапа развития микробиологической науки стала вышедшая в середине XIX в. в России книга *П. Ф. Горяинова* (в основном он придерживался систематики Х. Г. Эренберга) «Зоология», один из разделов которой был посвящен инфузориям.

Новая эра систематических и морфологических исследований микроорганизмов началась с работ ботаников *Ф. Кона* (1828—1898) и *К. Негели* (1817—1891). Их исследования помогли установить природу некоторых микроорганизмов (бактерий). С именами этих ученых связан возникший в то время спор о существовании и устойчивости у бактерий естественно-исторических видов. *Ф. Кон* был убежденным мономорфистом, т. е. признавал у бактерий, как и у высших организмов, постоянство видов. *К. Негели*, подобно большинству его современников, относился к плеоморфистам. По его взглядам, отдельные виды микроорганизмов в зависимости от условий существования способны легко менять форму и физиологические функции. Представления плеоморфистов возникли отчасти вследствие несовершенных методик работы с микроорганизмами, культуры которых загрязнялись посторонними формами микроскопических существ.

Так или иначе, но к середине XIX в. был накоплен большой материал о разнообразных группах микроорганизмов. Однако физиологию и обмен веществ микроскопических существ исследования не затрагивали. Поэтому роль микромира в природе, а также в жизни и деятельности человека оставалась невыясненной.

Дальнейшее широкое развитие микробиологии связано с именем великого французского ученого *Л. Пастера* (1822—1895) (рис. 5). Он впервые показал огромную роль микроорганизмов как участников разнообразных биохимических превращений и возбудителей заболеваний живых существ. Работы *Л. Пастера* открыли новый период в развитии микробиологии, который называют физиологическим.

В начале научной деятельности *Л. Пастер*, будучи по образованию химиком, сделал ряд важных открытий в области химии. Он наблюдал, как гриб *Penicillium glaucum* и дрожжи, развиваясь на соли рацемической винной кислоты, потребляют лишь один из оптических изомеров. Работа ученого сыграла важнейшую роль в развитии биохимии, дала мощный толчок развитию исследований в области стереохимии ферментативного катализа.

Первым шагом на пути *Л. Пастера* к будущим микробиологическим исследованиям послужило открытие брожения как результата жизнедеятельности микроорганизмов. По воззрениям того времени, данный процесс считался чисто химическим, вызываемым са-



Рис. 5. Луи Пастер (1822—1895)

мопроизвольно распадающимся белком. Л. Пастер, кроме того, установил, что каждый тип бродильного процесса имеет своих возбудителей. В дальнейшем ученый доказал, что сахар превращается в молочную кислоту под воздействием специфических молочнокислых бактерий, спиртовое же брожение вызывают другие микроорганизмы — дрожжи.

Позднее, изучая возбудителей маслянокислого брожения, Л. Пастер выявил, что они могут жить только в отсутствие кислорода, т. е. были открыты «строгие анаэробы». Открытие бескислородной жизни вызвало взрыв протестов, так как считалось, что кислород — «жизненный газ», без которого существование организмов невозможно. Обнаруженное Л. Пастером явление анаэробизма имело большое значение в создании теории брожения. По мнению Л. Пастера, брожение — не что иное, как жизнь без свободного кислорода. При анаэробизме бактерии получают необходимую для жизни энергию, вызывая распад, т. е. брожение, органических соединений.

Изучая уксуснокислое брожение, т. е. окисление бактериями винного спирта в уксусную кислоту, Л. Пастер убедился в существовании особого типа превращений органических веществ микроорганизмами, названного окислительным брожением. Эти исследования имели не только научное, но и практическое значение. Так, по вопросам бродильного производства — виноделию, пивоварению и получению уксуса — Л. Пастер опубликовал три монографии. В них были даны ценные указания по улучшению технологии данных процессов. Ученый доказал, что даже болезни вина и пива возникают при участии микроорганизмов.

Исследуя брожение, Л. Пастер не мог пройти мимо такого распространенного и важного процесса, как гниение белковых веществ, который ранее рассматривали как химический. Он убедился в биологической природе гниения, установив также, что распад мочевины вызывают бактерии, отдельные виды которых ученый описал.

Самопроизвольное зарождение живых организмов признавалось в течение многих веков. Работы ряда исследователей, в том числе М. М. Тереховского, показали его невозможность, тем не менее до середины XIX в. проблема оставалась нерешенной. Лишь работы Пастера, определившие роль отдельных микроорганизмов в различных процессах, позволили окончательно установить невозможность самозарождения микробов. За решение этой проблемы Л. Пастеру была присуждена премия Французской академии наук. Безупречные опыты ученого доказали, что если питательные среды простерилизованы, т. е. надежно обезврежены от микроорганизмов, то жизнь в них даже в примитивных формах зародиться не может. В качестве возражения оппонентам Л. Пастер указывал на методические ошибки проведенных ими экспериментов.

В результате микробиолог сумел внушить людям безграничное доверие к хорошо проведенной стерилизации, устранив навсегда опасение, что после нее могут самопроизвольно возникнуть другие микробы. Современные дезинфекция и антисептика, а позднее асептика основываются с теоретической точки зрения на работах Л. Пастера.

С 1849 г. на юге Франции стали гибнуть шелковичные черви от болезни, называемой пембриной. К 1865 г. шелковичная промышленность юга страны оказалась на грани гибели. Комиссия сената Франции обратилась к Л. Пастеру с просьбой выяснить причины болезни. В течение пяти лет ученый работал над установлением инфекционного характера заболевания. Для борьбы с болезнью он рекомендовал профилактические меры. В результате заболевание пембриной было ликвидировано. Пастер рекомендовал также меры борьбы с другой болезнью шелковичного червя — фляшерией, или спячкой. Возбудителем этой болезни был стрептококк.

Исследуя болезни шелковичных червей, ученый приблизился к решению медицинских и ветеринарных вопросов. Труды, посвященные пембрине и фляшерии, привели к ценным практическим и теоретическим результатам. Например, Л. Пастер разработал несложный метод проверки и селекции грены, позволяющий удалять из питомников бабочек, зараженных пембриной. С теоретической точки зрения изучение тутового шелкопряда также имело большое значение. В результате анализа проведенных работ исследователь разработал микробную теорию заразных заболеваний.

В середине XIX в. в крови животных, павших от сибирской язвы, учеными были обнаружены неподвижные нитевидные тельца — «бактеридии». Л. Пастера заинтересовала причина этого заболевания, встречавшегося как у человека, так и у животных. Он установил, что его вызывает бактерия. Это было доказано опытами по отстаиванию чистой культуры сибиреязвенной палочки. Бактерии оседали на дно сосуда, и животное не заболело от прививки ему из верхнего прозрачного слоя жидкости, так как развитие болезни могли вызвать только бактерии, содержащиеся в нижнем, мутном слое.

Для борьбы с сибирской язвой Л. Пастер предложил предохранительные прививки. Ранее экспериментируя с возбудителем куриной холеры, он обнаружил, что впрыскивание ослабленных разведений возбудителя обуславливает невосприимчивость птицы к заболеванию. Данный принцип был положен в основу профилактики сибирской язвы животных. Сибиреязвенную палочку выращивали при повышенной температуре (42—43 °С), что вызывало резкое снижение ее болезнетворных свойств и даже полную их потерю. Затем прививали животному ослабленную культуру (вакцинация), вызывая формирование длительной невосприимчивости (иммунитет) к болезни.

Эффект иммунизации наглядно продемонстрировали на одной из ферм под Парижем. Стадо из 60 овец и десяти коров поделили на две равные по числу голов группы, животным одной группы сделали прививки, а другую группу оставили как контрольную. Затем все стадо заразили активной культурой сибиреязвенной палочки. Результат был поразительным: через несколько дней контрольные животные погибли, вакцинированные же остались живы.

Изучая сибирскую язву, ученый выяснил и причину существования «проклятых пастбищ». При выпасе скота на таких пастбищах животные нередко заражались. Оказалось, что здесь закапывали павший от болезни скот. Л. Пастер доказал, что сибиреязвенный микроб способен длительное время существовать в почве. Земляные черви выносят на поверхность почвы споры микроорганизма, инфицирующие корм, который и вызывает болезнь.

После работ с сибирской язвой Л. Пастер занимался поиском возбудителей и других заразных болезней. В его лаборатории исследовали краснуху, или рожу, свиней, фурункулез и послеродовую горячку человека и, наконец, бешенство. Было обнаружено, что каждую из перечисленных болезней вызывает специфический микроорганизм, внедряющийся в живой организм извне. Особенно следует остановиться на работах великого французского ученого по изучению бешенства, которые были начаты им в 1880 г. Исследования в этом направлении позволили установить следующее. Возбудитель болезни, находящийся в слюне больных собак, невидим под микроскопом. Теперь-то мы знаем, что это был вирус. Выяснилось также, что яд бешенства локализуется в головном и спинном мозге. При медленном высушивании мозга бешеных кроликов Пастер получил сильно ослабленную вакцину. Введением животным эмульсий этого препарата удалось иммунизировать их и сделать невосприимчивыми к активному вирусу бешенства.

Работы Л. Пастера по предохранительным прививкам против бешенства стали широко известны. В 1886 г. появились и первые пациенты — люди, покусанные бешеными животными. Прививка спасла их от смерти. Это произвело такое впечатление, что толпы укушенных животными людей из Франции, Великобритании, Австрии, Бельгии, России, Румынии, Финляндии хлынули в лабораторию Пастера. Однако вследствие отдельных неудач возникали сомнения и нападки на Пастера. Его даже обвиняли в шарлатанстве.

Тем не менее огромный опыт свидетельствовал в пользу ученого, и метод антирабических (против бешенства) прививок распространялся все шире. Уже к концу 1886 г. свыше 2500 человек избежали бешенства благодаря антирабическим прививкам.

Исследования Л. Пастера, приведшие к разработке метода предохранительных прививок, заложили основы новой науки — иммунологии.

Таким образом, было оправдано гениальное предвидение знаменитого английского химика и философа *Р. Бойля*, который еще в XVII в. считал, что природу заразных болезней поймет тот, кто объяснит явление брожения.

Заслуги Л. Пастера были оценены еще при его жизни. В 1873 г. он был избран во Французскую медицинскую академию, а в 1882 г. — в Академию наук Франции. В 1884 г. Санкт-Петербургская академия наук избрала известного естествоиспытателя членом-корреспондентом по разряду биологических наук физико-математического отделения, а в 1893 г. — почетным членом.

Долгое время Л. Пастер работал в небольшой лаборатории. В 1871 г. ученый писал, что его лаборатория была слишком ничтожна, и для воплощения его больших планов в ней недостает света, воздуха и места.

На средства, собранные по подписке, в Париже в 1888 г. был открыт Пастеровский институт. Крупный взнос на строительство института был сделан правительством России. В этом, ставшем впоследствии знаменитым, институте работали многие выдающиеся микробиологи, в том числе русские. Среди них автор классических работ в области сравнительной патологии, эволюционной морфологии, микробиологии и иммунологии И. И. Мечников. Длительное время (1922—1953) проработал в институте и С. Н. Виноградский, выполнивший важнейшие исследования в области почвенной микробиологии.

В число сотрудников Пастеровского института входили известные русские ученые А. М. Безредка, Н. Ф. Гамалея, В. А. Хавкин, Я. Ю. Бардах, Н. В. Склифосовский, Г. Н. Габричевский, Л. А. Тарасевич, П. В. Циклинская и многие другие. Контингент русских был столь велик, что историограф Пастеровского института А. Делане в шуточной форме говорил, что он не знает, была ли в конце XIX в. институт Пастера французским или русско-французским учреждением.

Интенсивная работа в области медицинской микробиологии в XIX в. началась и во многих других странах. В Германии, например, исследования большой важности по этиологии ряда инфекционных болезней были выполнены *Р. Кохом* (1843—1910) (рис. 6). Он был и создателем современной микробиологической техники.

Значительный вклад в развитие медицинской микробиологии

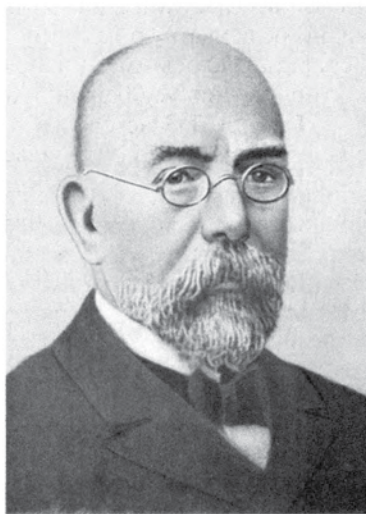


Рис. 6. Роберт Кох (1843—1910)



Рис. 7. Сергей Николаевич Виноградский (1856—1953)

внесли также *П. Эрлих*, *Э. Беринг*, *О. Ру* и др. Выдающимися были и работы русских медицинских микробиологов *Л. С. Ценковского* (1822—1887), *И. И. Мечникова* (1845—1916), *Н. Ф. Гамалеи* (1859—1949), *Г. Н. Габричевского* (1860—1907), *Д. К. Заболотного* (1866—1929).

В России важная роль микробиологии для народного здравоохранения обусловила создание медицинских научно-исследовательских учреждений микробиологического профиля. Когда стало очевидным, что на микробиологических процессах основаны многие пищевые производства, а в сельском хозяйстве с их учетом построены почти все агротехнические приемы, появилась потребность в более широком изучении микроорганизмов. Приведем краткий очерк основополагающих исследований в области почвенной и сельскохозяйственной микробиологии, выполненных ранее и проводящихся сейчас в ряде стран.

Известны работы французских ученых XIX столетия *Я. Шлезинга* и *А. Мюнца* по изучению процесса нитрификации. Русский ученый *С. Н. Виноградский* (рис. 7), работая во Франции, создал классический труд «Микробиология почвы» (1952). Долгое время отдел почвенной микробиологии в Пастеровском институте возглавлял известный ученый *Ж. Пошон*. Книга *Ж. Пошона* и *Г. де Баржака* «Почвенная микробиология» была переведена на русский язык и издана в нашей стране (1960). В 1970 г. во Франции вышла фундаментальная работа *И. Домерга* и *Ф. Манжено* «Экология почвенных микроорганизмов».

Принципиальное значение имеют исследования английских микробиологов, особенно всемирно известной Ротамстедской опытной станции, где в прошлом веке *Р. Уорингтон* изучал особенности процесса нитрификации. Позднее здесь были развернуты исследования по симбиотической азотфиксации и микоризе у растений (*Ф. Натман*, *В. Мосс*).

В Нидерландах в конце XIX и начале XX столетия исследования в области фиксации молекулярного азота свободноживущими и симбиотическими бактериями провел *М. Бейеринк* (рис. 8). В Германии в конце XIX в. *Г. Гельригель* и *Г. Вильфарт* выполнили принципиально важные работы, показавшие, что у бобовых растений фиксация молекулярного азота связана с наличием на их корнях клу-

беньков. В первой четверти XX в. основательные методические работы по почвенной микробиологии были сделаны *Ф. Лёнисом*, написавшим труд «Основы сельскохозяйственной бактериологии». Много внимания Лёнис уделял также изучению цикла азота. Позднее профессор *Г. Мюллер* опубликовал книгу «*Bodenbiologie*» (1965) — одно из лучших руководств по почвенной микробиологии.

Много интересных работ выполнено в Скандинавских странах. Результаты исследований по биохимии процесса азотфиксации, проведенные в 40-х гг. XX столетия финским ученым *А. Виртаненом*, были отмечены Нобелевской премией. В этот период в Швеции *Е. Мели* опубликовал ценные труды о симбиотических грибах.

Среди работ сельскохозяйственного профиля в США особенно следует отметить исследования *С. Ваксмана* по почвенной микробиологии. В 1927 г. вышел в свет его фундаментальный труд «Принципы почвенной микробиологии». С. Ваксман — автор широко применяемого антибиотика стрептомицина, за открытие которого ему была присуждена Нобелевская премия. В США опубликована серия книг по общей микробиологии, и в частности наиболее полный определитель бактерий.

В Польше еще в конце XIX в. *А. Пражмовский* исследовал симбиоз клубеньковых бактерий с бобовыми растениями. В Венгрии перед Второй мировой войной *Д. Фехер* изучал микроорганизмы многих почв, в том числе тропических. Этот ученый создал школу почвенных микробиологов. До начала Второй мировой войны вопросами почвенной микробиологии занимался известный чешский ученый *И. Стоклаза*. Его работы были посвящены исследованиям фиксации молекулярного азота, превращения в почве азота, серы и других элементов, выделения почвой диоксида углерода («дыхание почвы»).

Русская школа микробиологов признана во всем мире. В предреволюционный период в России была заложена база для классификационно-систематических работ. Это направление исследований связано с именами выдающихся ученых — *Л. С. Ценковского*, *А. П. Артари* (1862—1919), *Г. А. Надсона* (1867—1940) и др.

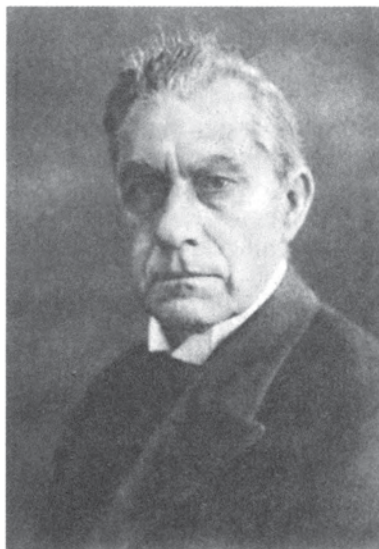


Рис. 8. Мартинус Виллем Бейеринк (1851—1931)

В это же время определилось и второе научное направление — эколого-физиологическое. Среди его приверженцев выделяется *С. Н. Виноградский* (1856—1953), открывший хемосинтез у микроорганизмов. Он же установил усвоение молекулярного азота свободноживущими бактериями и провел оригинальные исследования по экологии почвенных микроорганизмов.

Другой крупнейший микробиолог — *В. Л. Омелянский* (1867—1928), ученик *С. Н. Виноградского*, изучал вопросы нитрификации, азотфиксации, распада целлюлозы, а также экологию микроорганизмов почвы. *В. Л. Омелянский* написал учебник «Основы микробиологии» (1909), переиздававшийся несколько раз. В 1923 г. он опубликовал первое практическое руководство по микробиологии.

Общеизвестно имя *Д. И. Ивановского* (1864—1920), открывшего фильтрующийся вирус и ставшего основоположником вирусологии. Много внимания ученый уделял и вопросам почвенной микробиологии: фиксации атмосферного азота, распаду белков, целлюлозы и т. д.

Усвоению бактериями молекулярного азота в почве и распространению бактерий в море были посвящены работы *Б. Л. Исаченко* (1871—1948).

Третье направление развития микробиологии может быть названо биохимическим. *В. И. Палладин* (1859—1922) и *С. П. Костычев* (1877—1931) выполнили классические исследования, изучая процессы дыхания и брожения. Большой вклад в выяснение трансформации микроорганизмами соединений, содержащих углерод, внес *В. С. Буткевич* (1872—1942), который получил также интересные результаты в области экологической (морской) микробиологии.

В 90-х гг. XIX столетия были организованы небольшие учреждения, разрабатывавшие вопросы сельскохозяйственной микробиологии. В Петербурге открылась Сельскохозяйственная микробиологическая лаборатория Департамента земледелия, директором ее был *М. Г. Тартаковский*. В Москве при Обществе акклиматизации животных и растений на частные пожертвования была создана Бактериолого-агрономическая станция, которую возглавил *С. А. Северин*.

Во многих городах, например в Москве, Харькове, Одессе, открылись медицинские микробиологические институты. В некоторых из них вели исследования по общей и сельскохозяйственной микробиологии. Так, в Институте экспериментальной медицины в Санкт-Петербурге были выполнены уже отмечавшиеся выше классические работы *С. Н. Виноградского* и *В. Л. Омелянского*.

Исследования по общей и сельскохозяйственной микробиологии были начаты и в ряде высших учебных заведений, где читали лекции по микробиологии. В 1894 г. курс микробиологии был вве-

ден в Петровской сельскохозяйственной академии (ныне Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева). Его читал *Н. Н. Худяков*, автор первого учебника по сельскохозяйственной микробиологии, опубликованного в 1926 г.

В первом десятилетии XX в. микробиология становится обязательным предметом для изучения в большинстве высших учебных заведений. В Петербургском университете преподавание курса общей микробиологии было начато *Б. Л. Исаченко* в 1906 г., в Московском университете — *А. П. Артари* в 1907 г.

Интерес к почвенной микробиологии привлекли выступления выдающихся почвоведов — *В. В. Докучаева*, *П. А. Костычева* и др. Причем *В. В. Докучаев* считал, что курс микробиологии должен быть введен незамедлительно во всех университетах страны.

В 20—30 гг. XX в. сеть биологических и сельскохозяйственных научно-исследовательских учреждений и высших учебных заведений в России значительно расширилась. В большинстве из них шли исследования в области микробиологии. Многие вузы уже имели кафедры микробиологии.

На современном этапе развития науки, техники и сельского хозяйства невозможно представить себе отрасль, где микробиологические процессы не имели бы значения. На свойствах и жизнедеятельности микроорганизмов основаны технологические процессы в различных отраслях промышленности и сельскохозяйственного производства. Микроорганизмы активно участвуют в круговороте веществ в природе. Возможно, именно они помогут решить проблемы питания, охраны окружающей среды.

Знания в области микробиологии способствуют формированию современного биологического мировоззрения у специалистов сельского хозяйства, что имеет большое значение для их успешной работы.

Возникает необходимость глубокого анализа характера микробиологических процессов, идущих в почвах, занятых сельскохозяйственными культурами; знания основных функций, присущих микроорганизмам; умения ориентироваться и оценивать возможные последствия воздействия тех или иных агротехнических приемов в целом на характер микрофлоры и деятельность микроорганизмов. В дальнейшем это позволит выбрать наиболее перспективные из них, успешно управлять процессами повышения плодородия почвы и урожайности сельскохозяйственных культур.

Современная агрономия представляет собой синтез новейших достижений биологической и сельскохозяйственной науки и практики. Без понимания сущности микробиологических процессов почвы, умения анализировать роль микроорганизмов, ответственных за их течение, немыслима успешная деятельность будущих аг-

рономов, а также совершенствование современных технологий выращивания сельскохозяйственных культур.

В результате освоения курса общей и сельскохозяйственной микробиологии агроном может направленно регулировать численность микроорганизмов и активность микробиологических процессов в почве, правильно и широко применять микробные препараты и продукты микробного синтеза, совершенствовать способы обработки почвы, внесения удобрений, мелиорации, оптимально чередовать сельскохозяйственные культуры, применять другие приемы технологии сельскохозяйственного производства.

Общая микробиология

Морфология и ультраструктура клеток бактерий

Большинство микроорганизмов — одноклеточные существа. Микробная клетка обычно отделена от внешней среды клеточной стенкой (иногда лишь цитоплазматической мембраной) и содержит различные субклеточные структуры. Существуют два основных типа клеточного строения, различающиеся рядом фундаментальных признаков. Это эукариотные и прокариотные клетки. Микроорганизмы, имеющие истинное ядро, называют *эукариотами* (от греч. *eu* — истинный, *karyon* — ядро). Микроорганизмы с примитивным ядерным аппаратом относят к *прокариотам* — доядерным организмам.

К эукариотам принадлежат грибы, водоросли и простейшие. По строению они сходны с растительными и животными клетками. Бактерии, в том числе цианобактерии (синезеленые водоросли), относят к прокариотам. Особую группу прокариот составляют археобактерии (археи).

В эукариотной клетке есть ядро, отделенное от окружающей его цитоплазмы двухслойной ядерной мембраной с порами. В ядре находятся одно-два ядрышка — центры синтеза рибосомальной РНК и хромосомы. В прокариотных клетках¹ ядерная мембрана, ограничивающая генетический материал от цитоплазмы, отсутствует. ДНК в клетках такого строения не образует структур, похожих на хромосомы эукариот. Естественно, у прокариот не происходят и процессы митоза и мейоза. У большинства прокариот нет внутриклеточных органелл, ограниченных мембранами, они лишены также митохондрий и хлоропластов, эндоплазматического ретикулума, комплекса Гольджи и лизосом.

1.1. Морфологические типы бактерий

Форма бактерий. Бактерии, как правило, — одноклеточные организмы, однако существует ряд форм, состоящих из многих кле-

¹ Ниже рассматривается строение только прокариотной (бактериальной) клетки, так как строение эукариотной клетки уже известно студенту из соответствующих курсов ботаники и зоологии.

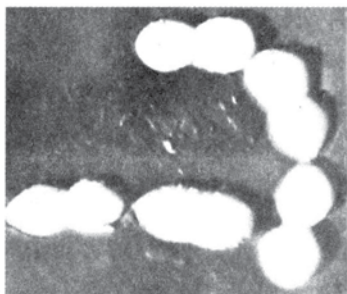


Рис. 9. Диплококки. Электронная микрофотография (по: Р. С. Вильямс)

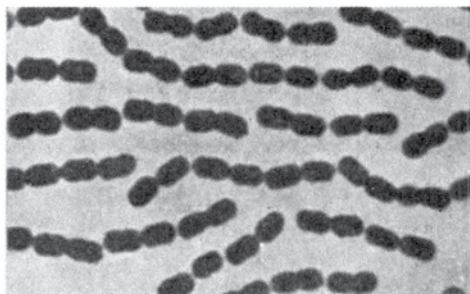


Рис. 10. Стрептококки. Электронная микрофотография (по: Д. Кун, П. Эдлеман)

ток. Форма клетки бактерии довольно проста, это может быть шар или цилиндр, иногда изогнутый. Размножаются бактерии преимущественно делением на две равноценные клетки. Бактерии шаровидной формы называют **кокками** (от лат. *coccus* — зерно). Кокки бывают сферическими, эллипсоидальными, бобовидными и ланцетовидными.

По расположению клеток относительно друг друга после деления кокки подразделяют на несколько форм. Те формы, которые после деления клетки расходятся и располагаются поодиночке, называют **монококками**. Иногда кокки при делении образуют скопления, напоминающие виноградную гроздь. Подобные формы относят к **стафилококкам**. Кокки, остающиеся после деления в одной плоскости связанными попарно, называют **диплококками** (рис. 9), а образующие различной длины цепочки — **стрептококками** (рис. 10). Сочетания из четырех кокков, появляющиеся после деления клетки в двух взаимно перпендикулярных плоскостях, представляют собой **тетракокки**. Некоторые кокки делятся в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, что приводит к образованию своеобразных скоплений кубической формы, называемых **сарцинами**.

Большинство бактерий имеет цилиндрическую, или палочковидную, форму. Раньше все палочковидные формы назывались **бациллами** (от лат. *bacillum* — маленькая палочка). После 1875 г., когда немецкий ботаник Ф. Кон открыл существование спор¹ у так называемой сенной палочки, палочковидные спорообразующие формы стали именовать **бациллами**, а не образующие спор — **бактериями**.

Палочковидные бактерии различают по форме, размерам в длину и в поперечнике, форме концов клетки, а также по взаимному расположению. Они могут иметь цилиндрическую форму с прямыми концами или овальную — с закругленными или заостренными

¹ Споры (эндоспоры) — особые покоящиеся клетки, окруженные плотными оболочками, образующиеся внутри бактериальных клеток.

концами. Бактерии бывают также слегка изогнутыми, встречаются нитевидные и ветвящиеся формы (микобактерии и актиномицеты).

В зависимости от взаимного расположения отдельных клеток после деления палочковидные формы подразделяют на *собственно палочки* (одиночное расположение клеток), *диплобактерии* или *диплобациллы* (парное расположение клеток), *стрептобактерии* или *стрептобациллы* (цепочки различной длины).

Нередко встречаются извитые, или спиралевидные, бактерии, характеризующиеся разным числом витков. К этой группе относят *спириллы* (от лат. *spira* — завиток), имеющие форму длинных изогнутых (от 4 до 6 витков) палочек, *вибрионы* (от лат. *vibrio* — изгибаюсь), представляющие собой лишь 1/4 часть витка спирали, похожие на запятую; особую группу представляют *спирохеты* — длинные и тонкие клетки с большим числом (от 6 до 15 и более) мелких витков (рис. 11). Кроме перечисленных выше основных, встречаются и иные формы. Так, обнаружены бактерии, несущие на поверхности

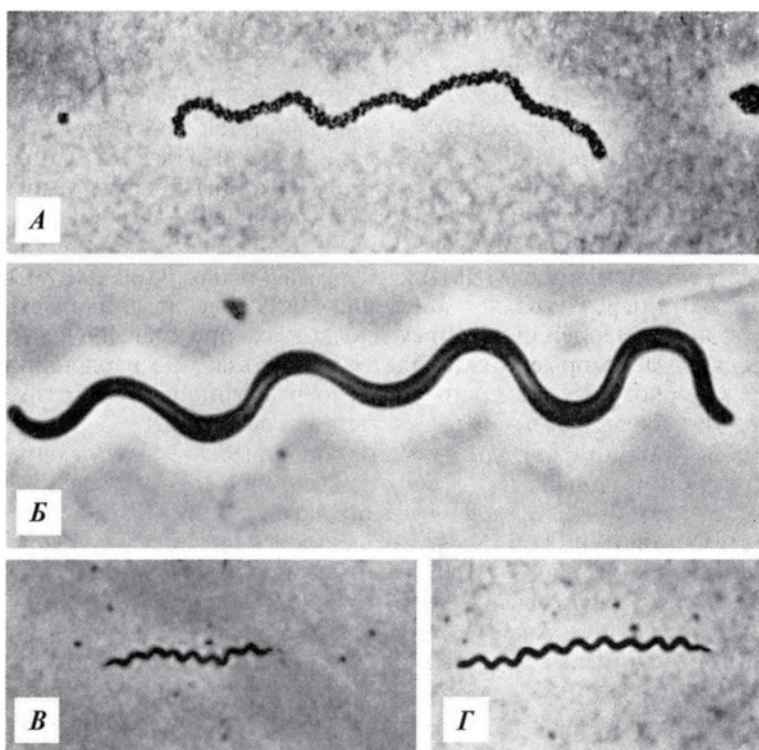


Рис. 11. Извитые (спиральные) бактерии — спирохеты *Spirochaeta plicatilis* (А); *Cristispira* sp. (Б); *Treponema pallidum* (В); *Borellia anserina* (Г), × 2200 (по: Д. Кун)

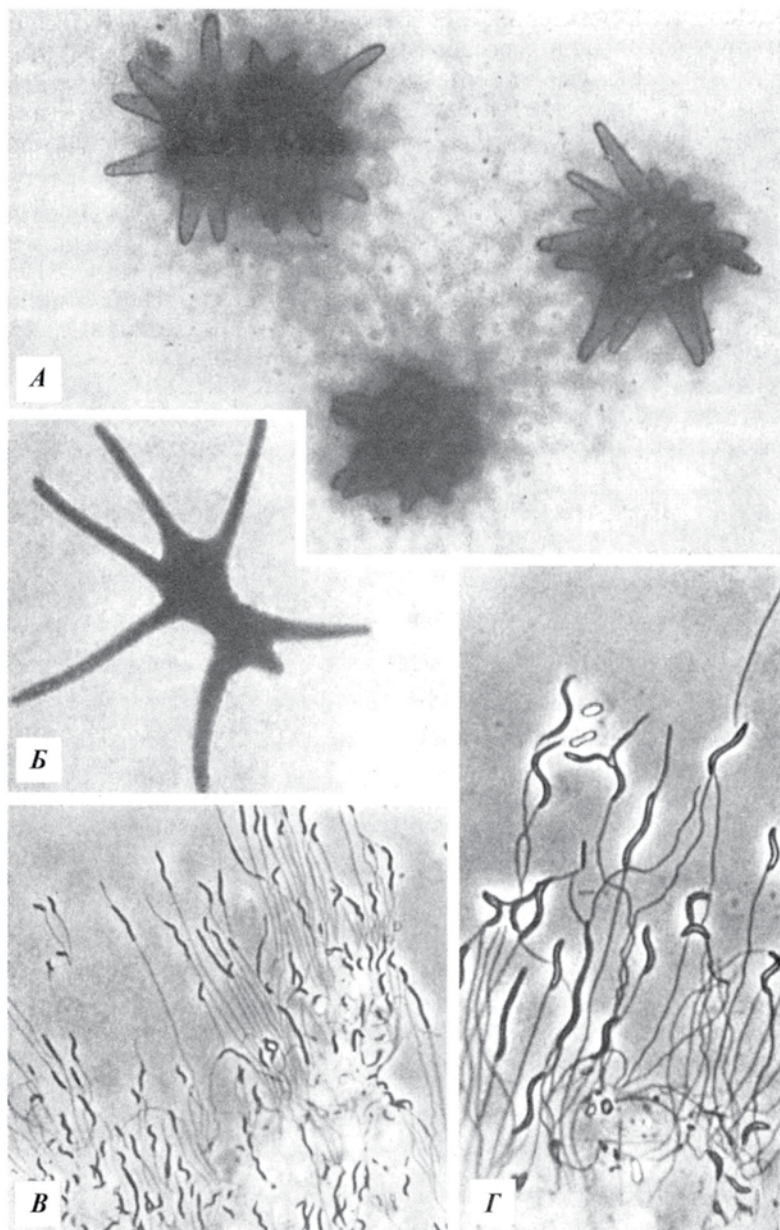


Рис. 12. Необычные формы микроорганизмов: *Prostecomicrobium pneumaticum* (А); *Anacalomicrobium adeum* (Б) (по: Д. Стейли); Б, Г — *Thiodendron* sp. (по: Х. Хиппе)

клетки протоплазматические выросты — *протекти*, треугольные и звездообразные бактерии, а также имеющие форму замкнутого и незамкнутого кольца и червеобразные бактерии (рис. 12).

Многие бактерии образуют разного вида скопления, агрегаты. Известны и многоклеточные бактерии, чаще всего это нитчатые формы, обитающие в водоемах. К многоклеточным бактериям относят и мицелиальные микроорганизмы — актиномицеты.

Размеры бактерий. Клетки бактерий очень малы. Их измеряют в микрометрах (мкм), а детали тонкой структуры — в нанометрах (нм). Кокки обычно имеют диаметр около 0,5–1,5 мкм. Ширина палочковидных (цилиндрических) форм бактерий в большинстве случаев колеблется от 0,5 до 1 мкм, длина — от 2 до 10. Мелкие палочки обычно бывают шириной 0,2–0,4 мкм, длиной — 0,7–1,5. Среди бактерий встречаются и настоящие гиганты, длина которых достигает десятков и даже сотен микрометров.

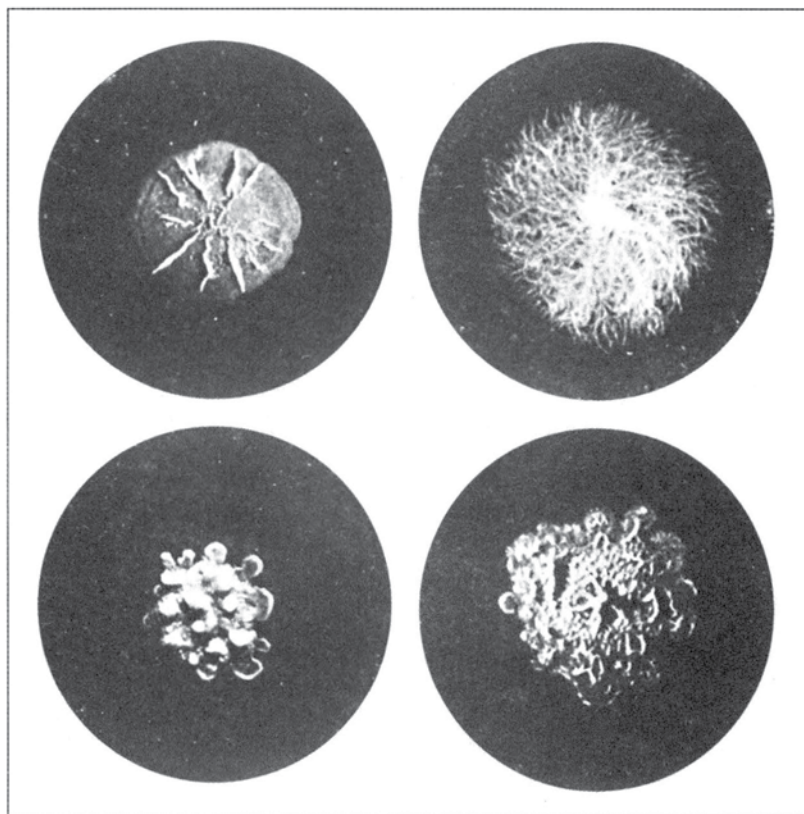


Рис. 13. Некоторые характерные типы колоний бактерий рода *Bacillus* на поверхности твердой питательной среды

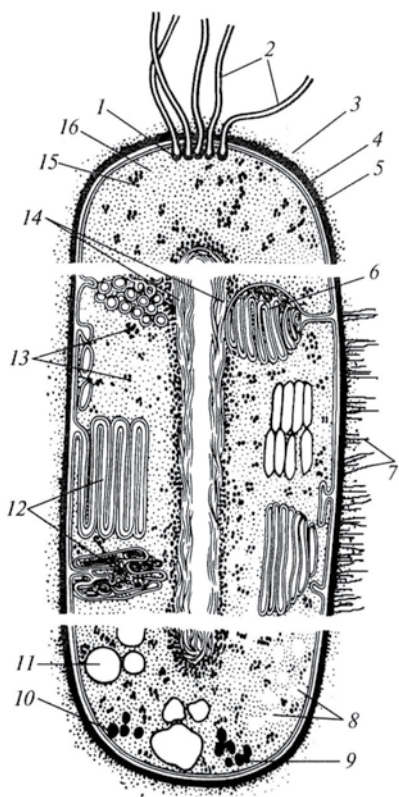


Рис. 14. Схема строения бактериальной клетки (по: Г. Шлегель): *вверху* — основные структуры бактериальной клетки; *в центре* — мембранные структуры (*слева* — фотосинтезирующего микроорганизма, *справа* — нефотосинтезирующего); *внизу* — резервные вещества, или включения: 1 — базальное тельце; 2 — жгутики; 3 — капсула; 4 — клеточная стенка; 5 — цитоплазматическая мембрана; 6 — мезосома; 7 — фимбрии; 8 — полисахаридные капсулы; 9 — гранулы полифосфатов; 10 — липидные капли; 11 — включения серы; 12, 13 — мембранные структуры: ламеллы, хромофоры; 14 — нуклеоид; 15 — рибосомы; 16 — цитоплазма

Формы и размеры бактериальных микроорганизмов значительно колеблются в зависимости от возраста культуры, состава среды и ее осмотических свойств, температуры и других факторов. Из трех основных форм бактерий кокки наиболее стабильны по размерам, палочковидные бактерии несколько изменчивее, причем особенно значительно меняется длина клеток.

Бактериальная клетка, помещенная на поверхности твердой питательной среды, растет, делится, образуя *колонию* бактерий-потомков. Через несколько часов роста колония состоит уже из такого большого числа клеток, что ее можно видеть невооруженным глазом. Колонии бывают слизистой или пастообразной консистенции, в некоторых случаях они пигментированы. Иногда внешний вид колонии настолько характерен, что позволяет без особых трудностей идентифицировать микроорганизм (рис. 13).

1.2. Ультраструктура бактериальной клетки

Бактериальная клетка, несмотря на внешнюю простоту строения, представляет собой довольно сложный организм, которому свойственны процессы, характерные для всего живого.

Ультраструктуру бактерий удалось детально изучить после создания электронного микроскопа с высокой разрешающей способностью, разработки технологии ультратонких срезов клеток, появ-

ления фазово-контрастной, конфокальной, лазерной и других методов микроскопии, усовершенствования методов микрохимических

анализов. Перечисленные методы позволили исследовать как поверхностные, так и внутренние структуры бактерий.

К внешним структурам бактериальной клетки обычно относят капсулы, жгутики, фимбрии и пили, а также клеточную стенку, под которой расположена цитоплазматическая мембрана. Внутреннее содержание бактерий представлено цитоплазмой, в которой находятся нуклеоид, рибосомы и мембранные структуры, а также разнообразные включения (рис. 14). Бациллы и некоторые другие бактерии образуют споры.

Капсулы. Клетки большинства бактерий окружены слизистым слоем, расположенным поверх клеточной стенки, — капсулой (рис. 15). Встречаются *макрокапсулы* с толщиной слоя 0,2 мкм, *микрокапсулы* со слоем менее 0,2 мкм, а также *слизистый слой* и *растворимая слизь*.

По химическому составу капсулы большинства бактерий можно разделить на два типа. Одни представлены полисахаридами, другие — полипептидами. Однако существуют и капсулы с высоким содержанием липидов, гетерополисахаридов и других веществ. Некоторые бактерии, например уксуснокислые (*Acetobacter xylinum*), способны синтезировать своеобразную капсулу, состоящую из аморфной массы молекул целлюлозы.

Капсулы содержат до 98% воды, что составляет дополнительный осмотический барьер, они также защищают клетку от механических повреждений и высыхания. Капсулы служат защитой клетки от действия токсических веществ и радиации, для болезнетворных форм — от защитных сил макроорганизма — фагоцитов, других неблагоприятных факторов окружающей среды.

Замечено, что бактерии, имеющие капсулы, способны жить в такой среде, в которой рост бактерий без капсул ограничен.

Жгутики. Существуют два основных типа подвижных бактерий: *скользящие* и *плавающие*. Скольжение наблюдается у миксобактерий, серных бактерий, цианобактерий и др. Эти организмы способны скользить по твердой поверхности в результате волнообразных сокращений клетки.

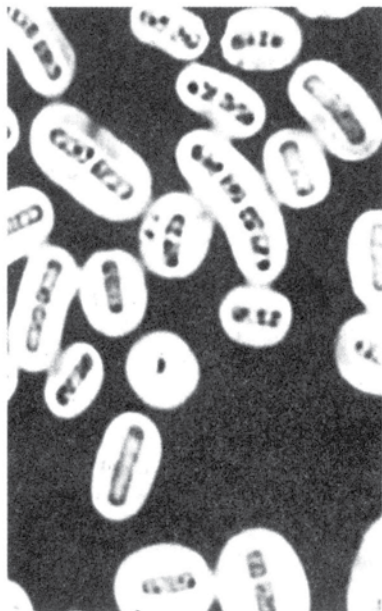


Рис. 15. Капсулы *Bacillus megaterium*, $\times 2160$ (по: С. Робинсу)

Плавающие палочковидные бактерии передвигаются при помощи особых нитевидных структур — жгутиков. Так движется большинство спирил, энтеробактерий, псевдомонад. Кокки, за исключением отдельных видов, жгутиков не имеют.

Бактерию с одним жгутиком называют *монотрихом*; с пучком жгутиков на одном конце клетки — *лофотрихом*; на обоих концах — *амфитрихом*; со жгутиками, расположенными по всей поверхности клетки, — *перитрихом* (рис. 16).

Таким образом, ясно, что число жгутиков неодинаково у разных видов бактерий. Например, спириллы (*Spirillum*) имеют от 5 до 30 жгутиков, вибрионы (*Vibrio*) — один или два-три жгутика на полюсе клетки. У палочковидных бактерий *Proteus vulgaris* и *Clostridium tetani* насчитывается от 50 до 100 жгутиков. Толщина жгутиков колеблется от 12 до 20 нм (более сложно устроенные жгутики имеют толщину до 35 нм), длина — от 10 до 20 мкм. У некоторых спирилл жгутики могут достигать в длину 70 мкм и более, причем длина может меняться в зависимости от состояния культуры и факторов внешней среды.

Жгутики хорошо видны в электронный микроскоп, для наблюдения через оптический микроскоп требуется их специальная обработка. Считают, что жгутики не относятся к жизненно важным структурам бактериальной клетки. Например, виды бактерий, для которых характерны жгутики, можно вырастить в условиях, при которых эти структуры не развиваются. У некоторых подвижных бактерий наблюдаются «фазовые вариации», т. е. в течение одной фазы цикла развития бактерии жгутики имеются, в другой — отсутствуют. Жгутики даже можно разрушить, а клетка останется жизнеспособной.

В строении жгутика можно выделить нить, крюк и базальное тельце, расположенное под цитоплазматической мембраной. Жгутиковая нить волнообразно изогнута и состоит из белка флагеллина. Белковые молекулы жгутиков собраны в спиральные цепи, закругленные вокруг полой сердцевины. Крюк жгутика представляет собой изогнутый белковый цилиндр. Он служит связующим звеном между жесткой нитью и базальным телом, соединяясь с палочкой, или осью, входящей в состав базального тельца. Последняя состоит из двух или четырех колец, встроенных в клеточную стенку и цитоплазматическую мембрану бактерии, цилиндра и палочки-оси, на которой крепятся кольца и основание крюка.

Жесткая спираль нити жгутика вращается в результате работы базального тела, представляющего собой своеобразный электромотор. Считают, что вращение жгутика определяется кольцом, расположенным в цитоплазматической мембране, в то время как другие кольца базального тела неподвижны и служат для крепления в клеточной стенке палочки-оси, через которую вращение кольца передается на крюк, а затем на нить жгутика.

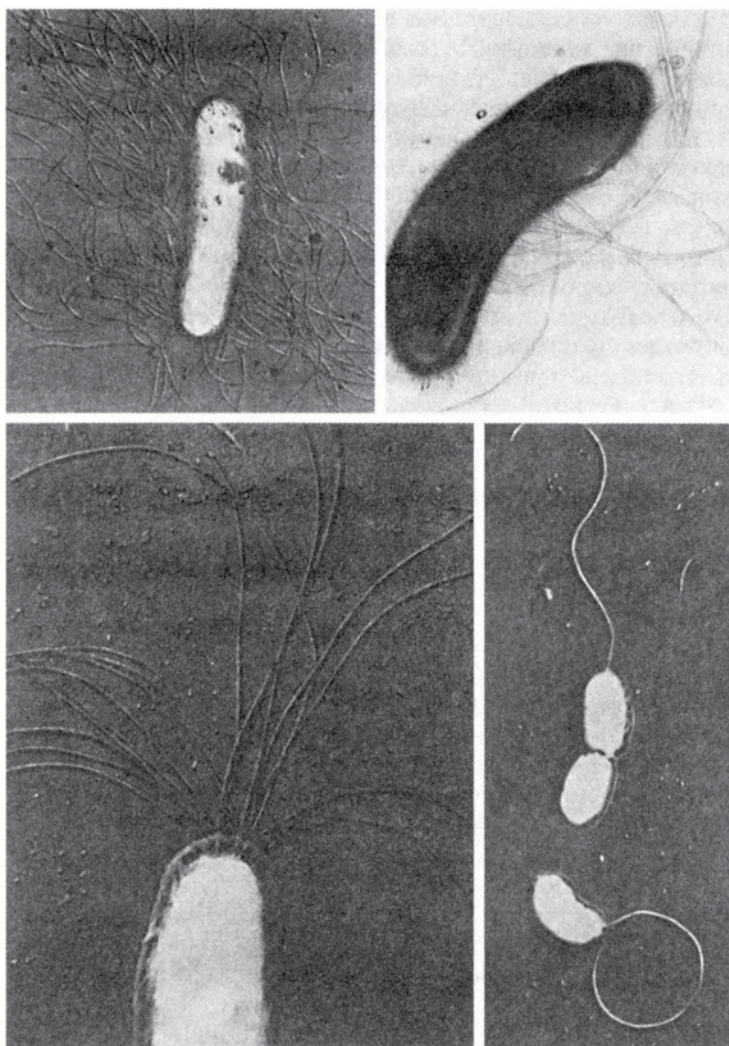


Рис. 16. Бактерии с разными типами жгутикования.
Электронная микрофотография

Энергетика вращения жгутика обеспечивается трансмембранной протондвижущей силой $\Delta \mu_{\text{H}^+}$ в соответствии с механизмом, описанным в главе «Питание микроорганизмов». Предполагают, что на один оборот мотора расходуется энергия переноса примерно 10^3 протонов. Основание жгутика, вероятно, вращается так, что последний как бы ввинчивается в среду, не совершая беспорядочных биений, и таким образом продвигает клетку вперед.

Скорость передвижения бактериальных клеток со жгутиками зависит от особенностей аппарата движения и свойств среды — ее вязкости, температуры, рН, осмотического давления и др. Большинство бактерий за 1 с проходит расстояние, равное размерам их клетки. Однако некоторые виды при благоприятных условиях за то же время могут пройти расстояние, превышающее размеры клетки в 50 раз и более.

Все подвижные бактерии передвигаются в направлении, которое определяется теми или иными внешними воздействиями. Движение, ориентированное относительно направления действия какого-либо фактора, носит название таксиса. В зависимости от природы внешнего фактора, под воздействием которого происходит движение, различают хемотаксис, аэротаксис, фототаксис, термотаксис, магнетотаксис и вискозитаксис.

Хемотаксис — это движение бактерий в определенном направлении относительно того или иного источника химического соединения — эффектора. Бактерии определяют наличие разницы в концентрации эффектора в пространстве и во времени. Химические соединения для каждой бактерии можно подразделить на вещества, не вызывающие таксисов, и на эффекторы — аттрактанты и репелленты. Аттрактанты — соединения, привлекающие организмы, репелленты — вещества, их отпугивающие. Аттрактанты большей частью представлены пищевыми субстратами, а репелленты — ядовитыми соединениями.

Аэротаксис связан с разницей содержания в среде кислорода, а *термотаксис* — с разницей температур. При *фототаксисе* условием направленного движения бактерий служит различие в интенсивности освещения. Фототаксис обнаруживается прежде всего у фототрофных бактерий.

Магнетотаксис — это способность бактерий двигаться по силовым линиям магнитного поля Земли. В клетках этих организмов имеются включения магнетита, выполняющие функцию магнитной стрелки. Если в Северном полушарии магнетобактерии плывут в направлении Северного полюса, то в Южном — в направлении Южного. *Вискозитаксис* — это реакция бактерий на изменение вязкости раствора: они способны плыть в направлении ее увеличения или снижения. Считают, что таксисы можно рассматривать как элементарную форму поведения бактерий.

Фимбрии и пили. Кроме жгутиков, клетки бактерий могут иметь длинные, тонкие и прямые нити — фимбрии. Фимбрии значительно короче и тоньше жгутиков, но более многочисленны. Обнаружены они как у подвижных, так и у неподвижных организмов. Длина фимбрии составляет 1,5 мкм, диаметр — 7 нм. На одну бактериальную клетку обычно приходится 50—400 фимбрий. Они располагаются по всей поверхности клетки и состоят из белка — пилина.