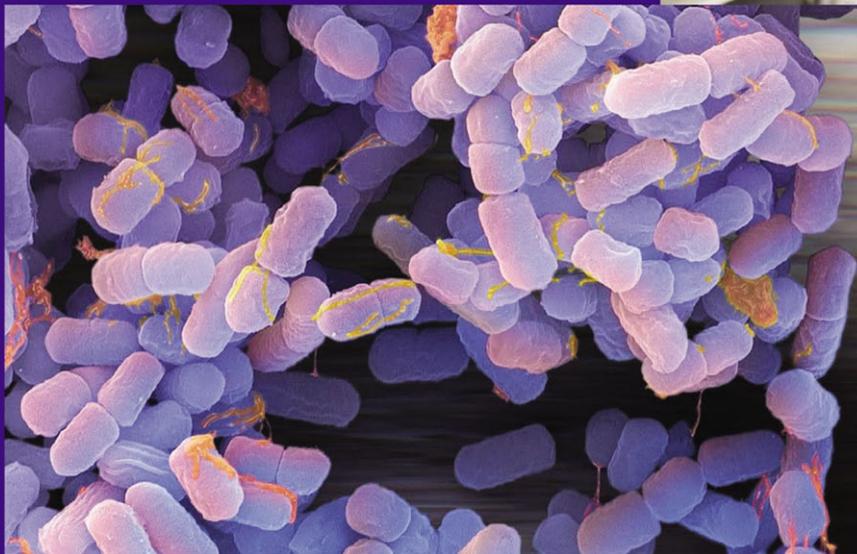


# МИКРОБИОЛОГИЯ

Н. Г. Куранова  
Г. А. Купатадзе



Часть 3  
МИР  
ПРОКАРИОТ



УДК 57

ББК 28.4я73

К 92

### Рецензент

*Тарасенко Е. В.* – кандидат биологических наук, доцент кафедры общей генетики медицинского факультета Российского университета дружбы народов (РУДН)

**Куранова Н.Г.**

**К92 Микробиология. Часть 3. Мир прокариот : Учебное пособие /**  
Н. Г. Куранова, Г.А Купатадзе. — М. : Прометей, 2020 — 118 с.

**ISBN 978-5-00172-049-2**

Пособие — третья часть комплекта по теоретическому курсу микробиологии, предназначенного для получения базовых знаний, а также для углубленного изучения материала при самоподготовке. Пособие включает в себя обзор различных аспектов жизнедеятельности прокариот, их роли в становлении и существовании биосферы, многообразия взаимодействий с другими группами организмов и человеком. Учебное пособие для студентов и бакалавров педагогических вузов, обучающихся по биологическим специальностям.

© Куранова Н.Г., Купатадзе Г.А., 2020

ISBN 978-5-00172-049-2

© Издательство «Прометей», 2020

# ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>1. БИОСФЕРНАЯ РОЛЬ МИКРООРГАНИЗМОВ</b> . . . . .	4
1.1. Участие микроорганизмов в становлении биосферы . . . . .	5
1.2. Участие микроорганизмов в основных геохимических циклах . . . . .	8
1.3. Геологическая деятельность микроорганизмов . . . . .	18
1.4. Роль прокариот в почвообразовании и деструкции опада .	21
1.5. Роль прокариот в поддержании баланса биосферы . . . . .	24
<b>2. БАКТЕРИАЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПРОКАРИОТ</b> . . . . .	26
2.1. Бактериальные сообщества: особенности структурной организации и взаимодействия . . . . .	26
2.2. Распространение микроорганизмов . . . . .	40
2.3. Роль микроорганизмов в современных экосистемах . . .	43
<b>3. БИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПРОКАРИОТ</b> . . . . .	54
3.1. Типы биотических отношений прокариот . . . . .	54
3.2. Взаимоотношения прокариот с растениями . . . . .	58
3.3. Взаимоотношения прокариот с животными . . . . .	63
<b>4. ПРОКАРИОТЫ И ЗДОРОВЬЕ ЧЕЛОВЕКА</b> . . . . .	70
4.1. Микробиота человека и ее значение . . . . .	70
4.2. Патогенность бактерий и иммунная защита человека . .	75
4.3. Бактериальные инфекции человека и патогенные бактерии . . . . .	82
4.4. Проблема антибиотикорезистентности . . . . .	95
<b>5. ПРИМЕНЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ</b> . . . . .	98
5.1. Использование бактерий в сельском хозяйстве . . . . .	99
5.2. Применение микроорганизмов в пищевой промышленности . . . . .	103
5.3. Использование микроорганизмов в металлургии . . . . .	106
5.4. Использование микроорганизмов в очистке окружающей среды от загрязнений . . . . .	109
<b>РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА</b> . . . . .	116

# 1. БИОСФЕРНАЯ РОЛЬ МИКРООРГАНИЗМОВ

Термин биосфера ввел Э. Зюсс в 1875 году в книге о геологическом строении земли. Учение о биосфере, разработанное В.И. Вернадским, внесло большой вклад в понимание интеграционных процессов на планете, сопряженных с процессами становления и развития жизни, в том числе и разумной (ноосферы). В монографии «Биосфера» В.И. Вернадский (1926) определил функции живого вещества:

- **энергетическая** — поглощение солнечной энергии, ее трансформация и передача по пищевой цепи;
- **концентрационная** — избирательное накопление веществ, используемых в метаболизме;
- **деструктивная** — минерализация органических веществ и вовлечение их в круговорот;
- **средообразующая** — преобразование физико-химических параметров среды;
- **транспортная** — перемещение веществ в вертикальном (во времени) и горизонтальном (в пространстве) направлениях.

Прокариотические микроорганизмы способны самостоятельно обеспечить все перечисленные процессы, необходимые для существования биосферы, в том числе и замкнутый круговорот биогенных элементов. Два миллиарда лет прокариоты создавали и поддерживали устойчивость первичной биосферы и выступали катализаторами реакций, в первую очередь связанных с углеродом. Прокариоты создали систему взаимоотношений биоты и литосферы, в которую включились эукариоты. В современной биосфере микроорганизмы продолжают выполнять очень важную роль.

## 1.1. Участие микроорганизмов в становлении биосферы

По современным представлениям Земля, как планета, образовалась 4,5 млрд лет назад из космической метеоритной субстанции путем вихревого закручивания и последующего разогрева ядра. Первые твердые породы земной коры датируются возрастом 3,9 млрд лет. Древнейшими осадочными породами в настоящее время считаются породы Гренландии и Северной Канады, возраст которых с помощью различных методов оценивается от 3,7 до 3,95 млрд лет. В то время проходила активная бомбардировка Земли космическими телами, что сопровождалось локальным разогревом и проплавлением коры. Интенсивная дегазация (вытекание газов из недр) привела к формированию атмосферы, состав которой уточнен по составу древнейших горных пород: 98% углекислого газа, 1,5% азота и малые доли других газов, в основном аргона и оксида серы IV. Вырывающиеся пары воды охлаждались и конденсировались на твердой поверхности. Уже 3,5 млрд лет назад были сформированы атмосфера, литосфера и гидросфера. С этого времени начинают доминировать циклические процессы, господствуют физическое выветривание и углекислое выщелачивание — образование карбонатов при связывании углекислого газа. Происходит вынос натрия, кальция, магния, формируются железистые кварциты, карбонатные платформы. В водоемах присутствуют хлориды и сульфаты, откладывается гипс.

Предполагается, что жизнь на Земле зародилась практически сразу после формирования планеты. На сегодняшний момент древнейшими безоговорочными проявлениями жизни считаются находки микрофоссилий из ЮАР и Западной Австралии, по структуре соответствующие строматолитам, возраст которых определяется в 3,5–3,3 млрд лет.

О последовательных этапах зарождающейся в архее жизни можно судить только по косвенным данным. Прокариотическая биосфера, сложившаяся в позднем архее, была достаточно разнообразна. Основными продуцентами выступали пурпурные и зеленые бактерии, осуществлявшие аноксигенный фотосинтез. Синтезируемая органика потреблялась разнообразными гетеротрофами — бродильщиками, десульфатирующими

бактериями и бактериями, осуществляющими железное дыхание. Считается, что сульфатредукция появилась на Земле 2,7 млрд лет назад. В архее, в условиях дегазации, микроорганизмы активно использовали эндогенные источники питания, поступающие из земных недр. Донором электронов выступал водород, а акцепторами — сера, вода и углекислый газ. Микроорганизмы первоначально были связаны с геологической средой и участвовали в трансформации минералов. В современной биосфере, особенно в «экстремальных экотопах» (термальных источниках, гипергалинных водоемах, содовых озерах и т.д.) сохранились древние реликтовые микроорганизмы. Нитевидные бактерии, живущие в водах, заполняющих пористые породы в глубинах Земли, имеют возраст около 3,2 млрд лет. Они используют водород, серу и углекислый газ. По геохимическим данным 2,41 млрд лет назад существовали микроорганизмы, окисляющие марганец, вероятно в процессе марганцевого фотосинтеза.

Важнейшим этапом становления биосферы стало появление в атмосфере молекулярного кислорода. Предположительно это событие произошло 2,4–2,3 млрд лет назад. Однако наличие кислорода в атмосфере до рубежа в 2 млрд не доказано. Косвенным доказательством служат крупномасштабные отложения железных кварцитов и наличие красноцветных пород (оксигенного гематита), датированных возрастом в 2 млрд лет и более, образование их месторождений требовало присутствия кислорода. Основная гипотеза происхождения — биогенная. Быстрый рост концентрации кислорода в атмосфере связывают с появлением процесса оксигенного фотосинтеза у цианобактерий. Первые цианобактерии (протоцианобактерии) вероятно были гетеротрофными организмами, неспособными к фиксации углекислого газа и фотосинтезу. По анализу на сигнатурные молекулы прокариот (гопаниды) возраст цианобактерий оценивается в 2,7 млрд лет. Согласно сравнительному геномному анализу, белки, необходимые для оксигенного фотосинтеза, появились у цианобактерий 2,6–2,5 млрд лет назад или позднее. Примечательно, что цианобактерии, обнаруженные в отложениях, датированных возрастом 2,2–2,0 млрд лет, уже имели все современные морфологические формы. Вероятно, к этому времени цианобактерии были сформированы во всем их многообразии и морфологическая эволюция таксона прекратилась. Сложились цианобактериальные

сообщества с замкнутым циклом (продуцент-консумент-редуцент), способные адаптироваться к изменениям среды. Адаптационные возможности связаны с латеральным переносом генов и комбинаторным биоразнообразием внутри цианобактериального сообщества. Возможно, вначале весь кислород, вырабатываемый цианобактериями, шел на окисление железа. Образование местонахождений железного кварцита прекратилось 2 млрд лет тому назад в связи с уменьшением доступных соединений железа. Кислород стал накапливаться в атмосфере, а углерод депонироваться в органических соединениях и в карбонатах щелочноземельных металлов. Накопление кислорода привело к усилению окислительных процессов и к изменению распространенности не только растворенного железа, но и соединений других элементов, в первую очередь серы и азота. Благодаря появлению процесса хемосинтеза, связанного с наличием кислорода, организмы стали использовать сероводород, окисляя его до сульфатов и сульфитов. Ускорение удаления сероводорода из океана спровоцировало ускорение окислительного фотосинтеза. Использование организмами для защиты (инактивации) от кислорода имеющихся фотосинтетических комплексов привело к модификации последних и появлению процесса **аэробного дыхания**.

Прокариоты достигли больших успехов в быстром росте и размножении, в занятии разных экологических ниш, в развитии мощной ферментативной системы, обеспечивающей ускорение как окислительных, так и восстановительных процессов, в вертикальном и горизонтальном переносе генов. Аэробная среда и процесс дыхания позволили получать больше энергии, но малые размеры и структурная организация клеток прокариот ограничивали возможности внутренней дифференциации. Накопление связанного азота и молекулярного кислорода стало предпосылкой для развития эукариотических организмов. Появление эукариот относят к среднему протерозою. Считается, что это были одноклеточные водоросли-продуценты, заменившие цианобактерий в океане.

Становление системы биогеохимических циклов современного типа, поддерживаемой бактериями как катализаторами геохимических процессов, завершилось примерно 1,5–1,0 млрд лет тому назад. Биохимические циклы стали сопряжены с органическим углеродом, углекислым газом и кислородом. За счет

деятельности прокариот сформировались связанные между собой и стабилизированные в планетарном масштабе циклы основных биогенных элементов с единым глобальным электронным потоком, дающим энергию жизни и формирующим биосферу.

На прокариотическом этапе становления биосферы сформировались все важнейшие процессы, обеспечивающие не только существование самой жизни, но и координацию собственно биоциклов: синтез белка и АТФ, азотофиксация, фотосинтез, хемосинтез, метаногенез, анаэробное и аэробное дыхание. Разбалансировка этих процессов может нарушить циркуляцию биоэлементов в планетарном масштабе.

## 1.2. Участие микроорганизмов в биогеохимических циклах

### *Цикл углерода*

Основными этапами цикла углерода (Рис. 1), происходящими с участием организмов (биоцикл) являются:

- фиксация углекислого газа и ассимиляция его в органических соединениях (продукция органики);
- разложение органических соединений с выделением углекислого газа (деструкция).

Особое значение имеет образование и окисление метана, так называемая «метановая петля» углеродного цикла, осуществляемая только прокариотами. При разложении органики, углерод не только окисляется, но и восстанавливается до метана. Масштабность процесса метаногенеза, производимого метаногенными археями, впечатляет. В настоящее время около 77% поступающего в атмосферу метана в год, что приблизительно составляет 360 Мг ( $360 \times 10^6$  т), имеет биогенное происхождение. При этом половина выделяющегося метаногенами метана, не доходя до атмосферы, окисляется аэробными метанотрофами.

На этапе фиксации углекислого газа прокариоты уступили первенство эукариотам. Тем не менее, по расчетам, доля первичной продукции в океане, образуемой пикопланктоном, может достигать до 60%. Таким образом, даже в современной мире прокариоты обеспечивают около 1/4 годовой продукции

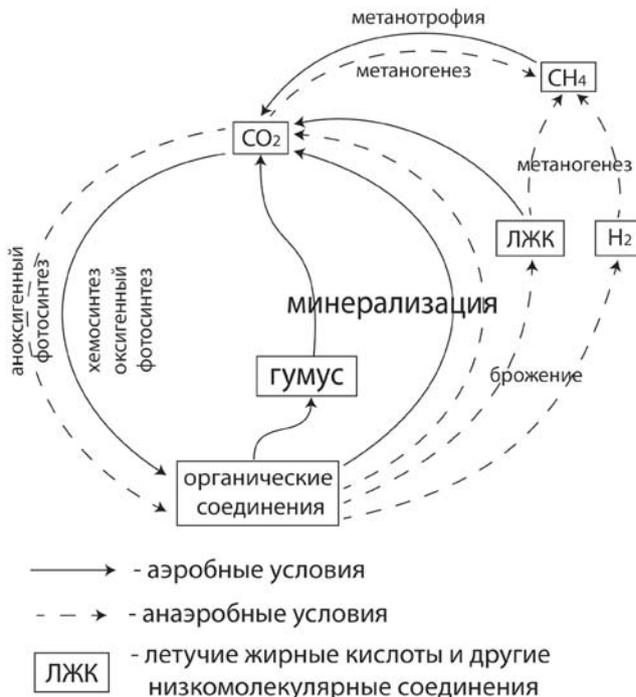


Рис. 1. Схема биоцикла углерода

органического вещества. Ассимиляция (фиксация) углекислого газа осуществляется прокариотами в процессах фотосинтеза и хемосинтеза, как в аэробных, так и в анаэробных условиях. Ежегодно образуется огромное количество биомассы: на суше ассимилируется до 60 Гт ( $60 \times 10^9$  т) в год, в водной среде более 40 Гт.

Количество углекислого газа в современной атмосфере составляет всего 0,03–0,04%, он поступает в атмосферу в результате дыхания, сжигания топлива, извержения вулканов, но главным образом, в результате деятельности деструкторов, минерализующих органику. Только из листового опада минерализуется до 50 Гт углерода в год. В результате всей хозяйственной деятельности человека в атмосферу выбрасывается 5–6 Гт углекислого газа в год, что на порядок меньше, чем в результате деятельности деструкторов.

В качестве редуцентов прокариоты и в современном мире продолжают играть важнейшую роль, и их вклад в деструкцию весьма значителен. Около 90% углекислого газа при разложении органики выделяется за счет работы редуцентов (грибов и прокариот) и только 10% приходится на дыхание высших организмов и деятельность человека. При этом в аэробных условиях грибы обеспечивают 2/3, а бактерии 1/3 продукции углекислого газа, в анаэробных — прокариоты становятся основными деструкторами.

Остановимся более подробно на прокариотах деструкторах. Целлюлозу разлагают бактерии, имеющие сложный ферментный комплекс целлюлазу. В анаэробных условиях это такие свободноживущие бактерии, как *Bacillus dissolvens*, *B. cellulosa*, некоторые виды клостридий и симбиотические бактерии, обитающие в рубце жвачных животных (*Ruminococcus albus*, *R. flavefaciens*, *Bacteroides succinogenes*, *Butyrivibrio fibrisolvens*, *Clostridium cellobioparum* и др.). Аэробное разложение целлюлозы осуществляют актиномицеты, грибы и такие бактерии, как *Cytophaga*, *Cellvibrio*, *Celfalculica*. Ксиланы разрушаются легче, чем клетчатка, так как многие бактерии имеют фермент ксиланазу. В анаэробных условиях крахмал разлагают сахаролитические клостридии. Фитопатогенные бактерии (*Erwinia cinerea*, *Bacillus macerans*, *B. polymyxa*, *Clostridium pectinovorum*, *Cl. felsineum*) имеют ферменты эстеразы, деполимеразы, гидролазы, воздействующие на пектин. Более 50 различных бактерий, среди которых *Flavobacterium*, *Bacillus*, *Cytophaga*, *Pseudomonas*, *Streptomyces*, *Nocardia*, *Micromonospora* могут разрушать хитин. Лигнин — одно из самых распространённых на земле органических соединений, составляет от 13 до 30% массы одревесневших тканей растений. Мономерами лигнина являются производные фенилпропана, которые соединяются между собой разнообразными способами. Когда лигнин синтезируется в клетках растений, ферменты принимают участие только на этапе присоединения радикалов к фенолу. Впоследствии эти радикалы начинают взаимодействовать спонтанно, создавая беспорядочные, случайные связи, которые не поддаются ферментативному воздействию со стороны растений. Тем не менее, в природе лигнин очень медленно, но всё же разлагается. Бактерии *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Agrobacterium* и др. имеют фермент фенолксидазу, который способствует

отщеплению фенольной группы. Мономеры лигнина совместно с жирами, углеводами, пептидами, восками принимают участие во вторичной полимеризации при формировании гумуса. Алканы, ароматические соединения и жиры так же разлагаются с большим трудом. Нефть и её производные могут разрушать такие бактерии как *Mycobacterium album*, *Bacterium alifaticum*, *Nocardia* и коринобактерии. Ароматические соединения подвергаются окислению под действием фермента диоксидазы, который вырабатывают *Bacterium benzoli*, *B. phenoli*, *B. toluolicum*, а так же виды рода *Pseudomonas*. В переработке жиров принимают участие грибы, актиномицеты, микобактерии и такие бактерии как *Pseudomonas fluorescens*, *Bacterium prodigiosum*, *B. pyocianum*.

С биоциклом углерода сопряжены циклы водорода и кислорода. При образовании первичного органического радикала ( $\text{CH}_2\text{O}$ ) в процессе фотосинтеза выделяется одна молекула кислорода. Если бы вся органика подвергалась полному разложению на воду и углекислый газ, то кислород не мог бы накапливаться. Кислород атмосферы — это недоиспользованный в деструкции органики остаток кислорода, сохранившегося благодаря выведению части углерода из круговорота. Это происходит за счет отложения органики в виде устойчивых к деструкции соединений (нефть, уголь, сланцы, торф и др.), а также резервации углерода в виде известняка, образующегося, например, из скелетов организмов. Углерод известняка не доступен деструкторам и накапливается в виде осадочных пород, надолго выходя из круговорота.

По образной характеристике Г.А. Заварзина накопление кислородных соединений — это дефект цикла углерода, недостаточная деятельность микроорганизмов-деструкторов.

### *Цикл азота*

Биоцикл азота сопряжён с циклом углерода, так как этот элемент входит в состав белков в пропорции углерод-азот 6:1. Биоцикл азота полностью определяется прокариотами и включает следующие ключевые этапы (Рис. 2):

- азотификация;
- ассимиляция (иммобилизация) азота в органических соединениях;

- аммонификация — разложение азотсодержащих органических веществ;
- нитрификация;
- денитрификация.

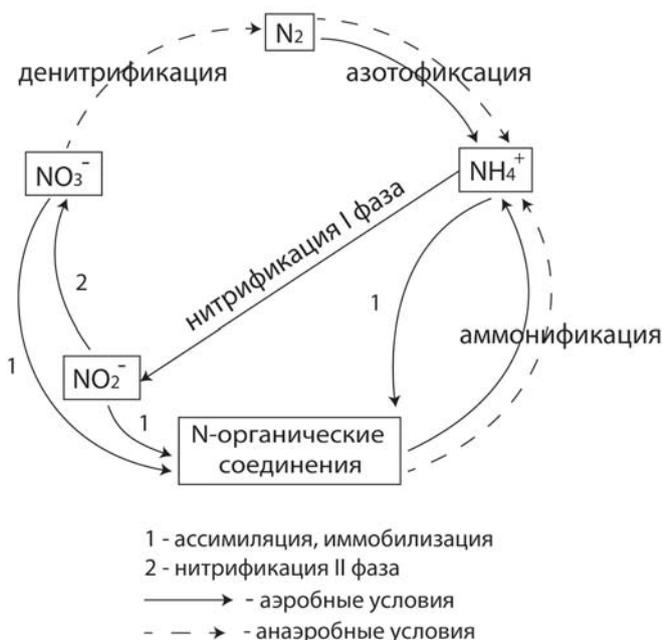


Рис. 2. Схема биоцикла азота

Основное поступление азота из атмосферы в органические соединения происходит благодаря деятельности свободноживущих и симбиотических азотофиксирующих бактерий. В процессе азотофиксации молекулярный азот переводится прокариотами в ионы аммония (см. Часть 2), используемые микроорганизмами и растениями на синтез аминокислот. В живых организмах азот находится в восстановленном состоянии в аминогруппах. При разложении органики и в процессе метаболизма выделяются аммиак, мочевина и мочевая кислота. В аэробных условиях кроме аммиака при аммонификации образуется углекислый газ и окислы серы, а в анаэробных — жирные и ароматиче-