

**Г.Г. Шлегель**

# **Общая микробиология**

**Москва**  
**«Книга по Требованию»**

УДК 57  
ББК 28  
Г11

Г11      **Г.Г. Шлегель**  
Общая микробиология / Г.Г. Шлегель – М.: Книга по Требованию, 2013. –  
568 с.

**ISBN 978-5-458-32984-2**

В книге излагается положение микроорганизмов в природе: три царства: животные, растения и протисты; прокариоты и эукариоты, участие в круговороте веществ, микроорганизмы на службе человека, общие свойства микроорганизмов. Описывается клетка и ее структура: эукариотическая клетка (эуцит), прокариотическая клетка (протоцит).

**ISBN 978-5-458-32984-2**

© Издание на русском языке, оформление

«YOYO Media», 2013

© Издание на русском языке, оцифровка,

«Книга по Требованию», 2013

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, кляксы, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первозданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.



# Предисловие редактора перевода

Микробиология в настоящее время по праву может считаться одной из основных дисциплин биологии, поскольку без знания особенностей микроорганизмов нельзя понять всего многообразия жизни на Земле, условий ее появления и эволюции. Огромное значение имело и продолжает иметь исследование микроорганизмов для развития таких наук, как биохимия, молекулярная биология, генетика, биофизика, экология и ряд других.

Возникновение и быстрое развитие биотехнологии, приобретающей все большее значение в народном хозяйстве, базируется прежде всего на использовании микроорганизмов как продуцентов множества полезных веществ, как-то: кормового белка, многих ферментов, антибиотиков, стероидных препаратов, аминокислот, витаминов и других. Возможности микроорганизмов в этом отношении чрезвычайно велики. На использовании микроорганизмов основаны методы генетической инженерии, позволяющие создавать новые штаммы, обладающие полезными свойствами и образующие ряд важных веществ.

Большое значение имеет разработка способов рационального использования биохимической активности микроорганизмов для повышения плодородия почв, добычи полезных ископаемых, восполнения энергетических ресурсов и очистки окружающей среды от многих загрязняющих веществ.

Вместе с тем остается необходимым изыскание эффективных способов борьбы с некоторыми микроорганизмами, вызывающими заболевания человека, животных и растений, а также порчу промышленных изделий и нежелательные изменения в окружающей среде. Таким образом, круг проблем, требующих интенсивного и глубокого изучения свойств микроорганизмов, весьма широк и может быть решен лишь усилиями специалистов разного профиля, но хорошо знакомых также с биологией этих мельчайших живых существ.

Быстрое накопление знаний в разных областях микробиологии, как и во многих других науках, определяет потребность в постоянном обновлении учебных пособий для студентов, которым читаются соответствующие курсы.

За последние годы появилось значительное число руководств по микробиологии, где в той или иной степени отражены последние достижения этой науки. Одно из них – новое издание книги профессора Геттингенского университета (ФРГ) Г. Г. Шлегеля «Общая микробиология», которая впервые была опубликована в 1969 году и за прошедшее время

## 6 Предисловие редактора перевода

переиздавалась восемь раз. Одно из ее изданий было переведено на русский язык и опубликовано издательством «Мир» в 1972 году. Этот учебник оказался весьма полезным пособием для студентов-биологов университетов и ряда других вузов, в которых имеются курсы микробиологии.

Достоинства учебника Г. Г. Шлегеля состоят в том, что при кратком изложении основ микробиологии автор сумел показать все разнообразие и важность этой науки. Особенно большое внимание в учебнике уделено рассмотрению физиологии и процессов метаболизма разных групп бактерий, являющихся важнейшими объектами микробиологии.

По сравнению с прошлыми изданиями книга дополнена рядом новых данных, касающихся недавно открытых форм микроорганизмов (архебактерий и других), биохимии, молекулярной биологии, генетики и экологии разных микробов, а также их практического значения. Материал изложен четко, хорошо систематизирован и легко воспринимается. Этому способствует наличие большого числа рисунков и таблиц. По своему содержанию учебник близок к курсу общей микробиологии, читаемому для студентов-биологов в университетах. Но есть все основания полагать, что он будет также полезен для аспирантов, научных сотрудников и специалистов, работающих в разных областях микробиологической промышленности.

*E. N. Кондратьева*

# Предисловие к 6-му изданию

В настоящем 6-м издании по-новому построено только несколько глав, так как для 5-го издания многие главы были написаны заново или расширены. Во всех главах учтены успехи сравнительной биохимии, физиологии и экологии микроорганизмов. Большинство изменений касается анаэробных бактерий, в частности архебактерий. Становится все более очевидным, что взаимодействие организмов в биосфере нельзя понять без детального знания физиологии бактерий; бактерии одни могли бы поддерживать круговорот веществ на нашей планете, тогда как эукариоты на это не способны.

Я снова должен выразить благодарность коллегам и студентам за профессиональную критику и многочисленные предложения. Ответы на анкеты издательства и благожелательные, конструктивные критические замечания оказались очень полезными. К сожалению, не было возможности учесть все предложения, существенно расширить отдельные главы или снабдить каждую главу заключением и перечнем вопросов для закрепления прочитанного. Это задача семинаров, проводимых параллельно с лекциями, и неспешного самостоятельного изучения материала. Последнее существенно облегчается тем, что книга снабжена обширным предметным указателем и списком учебников, монографий и обзорных статей.

Помимо коллег, упомянутых еще в предисловии к 1-му изданию, большую помочь мне оказали Б. Фридрих и М. Когут, а также Й. Р. Андрезен и Б. Бовин. Много рисунков сделала К. Шмидт; без ее помощи в переработке и редактировании это новое издание не появилось бы. Ей же следует переадресовать благодарность читателей за то, что сохранена низкая стоимость книги. Выраженную мною еще в 1968 г. признательность издательству «Георг Тиме» и на сей раз в полной мере подтверждаю.

Мне хотелось бы еще поблагодарить мою семью и прежде всего жену, а также моих детей, которые, несмотря на то что я был так занят своей работой (или именно поэтому?), нашли себе хорошую дорогу в жизни.

Геттинген, октябрь 1984 г.

Х. Г. Шлегель

# Предисловие к 1-му изданию

Микробиология занимается преимущественно изучением грибов, бактерий и вирусов. Различные представители этих групп по своему морфологическому и физиологическому многообразию не уступают объектам таких «классических» разделов биологии, как ботаника и зоология. Изучение микроорганизмов внесло за последние годы огромный вклад в решение важнейших проблем общей биологии. Микроорганизмы весьма удобны для работы; быстрый рост, высокая способность к адаптации и ряд других ценных свойств сделали их излюбленным объектом для биохимиков и генетиков.

В распоряжении изучающих микробиологию имеется ряд превосходных учебников, таких как «Общая микробиология» Стейниера с соавторами, «Жизнь бактерий» Тимана и «Микробиология» Дэвиса с соавторами (см. список литературы). Однако среди многочисленных руководств не было такого, где бы в сжатой форме были изложены основные сведения по общей микробиологии, необходимые не только микробиологам, но и лицам, изучающим ботанику, зоологию, фармакологию, сельское хозяйство, медицину, химию и физику. Настоящая книга рассчитана именно на этот широкий круг читателей. Мы поставили себе целью дать общий обзор по микробиологии наряду с некоторыми специальными сведениями в надежде пробудить интерес к дальнейшему изучению предмета. При этом мы исходили из того, что читатель уже обладает определенными знаниями в области биологии, например усвоил то, что сообщается в кратких руководствах по ботанике и зоологии, вышедших в той же серии изданий. Кроме того, мы стремились побудить читателя к обстоятельному изучению смежных дисциплин, в первую очередь общей биохимии. Важнейшие метаболические реакции представлены нами лишь в самом общем виде; достаточно подробно описаны только те метаболические процессы, которые типичны для микроорганизмов.

Для того чтобы полнее отразить основные взаимосвязи, мы сосредоточили главное внимание на физиологии бактерий. Понимание молекулярных взаимодействий делает биологию более простой и легче обозримой. Многочисленные внешние проявления жизни и биохимические процессы удается свести к неким общим причинам, к ограниченному числу элементарных структур и процессов, а также типов строения и метаболизма. В свою очередь знание этих последних позволяет установить определенные эвристические принципы, полезные и для описательного подхода. Таким образом, проникновение в глубину способствует и большей широте охвата изучаемых проблем.

*Благодарности.* За многообразную помощь, критику и советы, которые я получил со стороны моих сотрудников, я хочу здесь выразить особую признательность Д. Клаусу, У. Эберхардту, Г. Готтшальку и Н. Пфеннигу. Значительное участие в работе приняла д-р К. Шмидт. Без ее участия в составлении эскизов рисунков, в проработке текста и его редактировании своевременное завершение рукописи оказалось бы невозможным. Я благодарен Л. Шнелльбехеру за своевременное и компетентное выполнение рисунков и М. Велскоп – за перепечатку текста и составление предметного указателя.

Я признателен также всем коллегам, предоставившим в мое распоряжение неопубликованные фотографии или высококачественные фотокопии уже опубликованных иллюстраций. Бескорыстное разрешение воспроизвести эти иллюстрации тоже должно быть упомянуто с благодарностью.

И наконец, следует отметить особую заслугу издательства «Георг Тиме», взявшего на себя труд издать серию весьма недорогих, хорошо оформленных кратких учебников по биологическим наукам.

Геттинген, ноябрь 1968 г.

*Х. Г. Шлегель*

# 1. Положение микроорганизмов в природе

## 1.1 Три царства: животные, растения и протисты

Различия во внешнем виде и в строении животных и растений, служившие вплоть до прошлого столетия основой классификации живых существ, видны с первого взгляда. Эти различия определяются принципиальной разницей в способе питания. Животные питаются готовыми органическими веществами (С-гетеротрофно), которые внутри их тела, в пищеварительном тракте, перевариваются и всасываются. В процессе эмбрионального развития животного пищеварительная полость образуется у него путем втячивания стенки зародыша на стадии гаструляции: этот процесс должен обеспечить образование внутренних всасывающих поверхностей. Такой структурный принцип характерен для всего животного царства, от кишечнополостных (Hydrozoa; пример – гидра) до высших позвоночных.

Растения с их совершенно иным С-автотрофным способом питания устроены совсем иначе. Они синтезируют вещества, необходимые для построения тела, прямо из неорганических соединений, используя солнечный свет как источник энергии. Фотосинтетически активные клетки и ткани с поглощающими свет пигментами (хлорофиллами и каротиноидами) ориентированы у растений во внешнюю среду и образуют большие наружные поверхности. Другие важнейшие различия между животными и растениями касаются клеточных оболочек, способности к активному передвижению и способности синтезировать определенные вещества.

Царства животных и растений могли быть разграничены достаточно четко, до тех пор пока мало что было известно о микроорганизмах. Даже грибы имели столько общих с растениями признаков, что, несмотря на гетеротрофность, их можно было относить к растениям. Труднее было решить, к какому царству следует отнести бактерий, слизевики и другие одноклеточные организмы. Для третьего царства живых существ было предложено собирательное название **протисты** (Геккель, 1866 г.).

Царство протистов охватывает организмы, отличающиеся от животных и растений слабой морфологической дифференцировкой, – это главным образом одноклеточные. По строению своих клеток протисты могут быть подразделены на две четко разграниченные группы. У высших протистов клетки сходны с животными и растительными клетками; это эукариоты. К ним относятся водоросли, грибы и простейшие.

К группе **низших протистов** принадлежат бактерии, в том числе цианобактерии (сине-зеленые водоросли); это прокариоты, которые по строению своих клеток существенно отличаются от всех других организмов. К бактериям относятся также риккетсии – облигатные внутриклеточные паразиты. Название «микроорганизмы» указывает лишь на малую величину всех этих существ, которые в действительности являются протистами. **Вирусы**, как неклеточные частицы, можно противопоставить всем организмам; они не способны размножаться самостоятельно, их репродукция может происходить только внутри живых клеток.

## 1.2 Прокариоты и эукариоты

Элементарной физической единицей живого является клетка; это наименьшая жизнеспособная единица. По своему химическому составу все живые существа очень сходны. Основные компоненты всякой клетки – это дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), рибонуклеиновые кислоты (РНК), белки, липиды и фосфолипиды. Изучение тонкого строения различных типов клеток позволило, однако, выявить заметные различия между бактериями и цианобактериями, с одной стороны, и животными и растениями (включая также их микроскопически малых представителей) – с другой. Различия между теми и другими настолько глубоки, что эти две группы организмов противопоставляются друг другу как прокариоты и эукариоты. Прокариот мы вправе рассматривать как реликтовые формы, сохранившиеся с самых ранних времен биологической эволюции, а появление эукариотических форм, возникших из прокариот, – как величайший скачок в истории жизни.

Эукариоты имеют истинное ядро. Оно содержит преобладающую часть генома эукариотической клетки. Геном в основном представлен набором хромосом, которые в ходе процесса, называемого митозом, удваиваются и распределяются между дочерними клетками. В хромосомах ДНК находится в связи с гистонами. В эукариотической клетке имеются и другие органеллы, содержащие ДНК – митохондрии и (у растений) хлоропласти, но в этих органеллах находится лишь очень малая часть клеточного генома, которая представлена молекулами ДНК, замкнутыми в кольцо. Рибосомы в эукариотической клетке более крупные (80S), чем у прокариот.

Прокариоты не имеют окруженного мембраной ядра. ДНК в виде замкнутой в кольцо молекулы свободно располагается в цитоплазме. Эта «бактериальная хромосома» содержит всю необходимую для размножения клетки информацию. Кроме того, в прокариотической клетке могут содержаться очень небольшие кольцевые молекулы ДНК – плазмиды; без них, однако, клетка может обойтись. Прокариотическая клетка органелл не содержит; подразделение клетки на компартменты менее выражено, чем у эукариот. Рибосомы меньше (70S). У прокариот рибосомы, ферменты белкового синтеза и состав клеточной стенки имеют ряд особенностей, благодаря которым на клетку могут специфически

воздействовать многие антибиотики. О других различиях будет сказано позже (разд. 2.2).

Прокариоты морфологически относительно слабо дифференцированы, поэтому среди них можно различить лишь ограниченное число форм. В основном это либо сферические формы, либо прямые и изогнутые палочки. С таким внешним «единобразием» удивительно контрастирует чрезвычайное многообразие и пластичность метаболических процессов. В то время как животные и растения нуждаются в молекулярном кислороде, многие группы прокариот способны жить без доступа воздуха (в анаэробных условиях), получая необходимую для роста энергию в результате брожения или анаэробного дыхания. Другие группы прокариот обладают способностью использовать энергию света и строят нужные им вещества либо из органических соединений, либо из углекислоты (двуокиси углерода). Некоторые бактерии могут получать энергию путем окисления различных неорганических соединений или элементов. Среди бактерий широко распространена также способность к фиксации молекулярного азота.

Благодаря такой физиологической разносторонности и гибкости, а также высокой скорости синтетических процессов и роста, простому строению клеток и несложной структуре генетического аппарата прокариоты в последние десятилетия стали излюбленным объектом при изучении многих проблем общей биологии. Именно это обстоятельство (наряду с недостатком места) явилось причиной того, что в нашей книге главное место будет отведено биологии бактерий.

### 1.3 Участие в круговороте веществ

В соответствии со своей ролью и функцией в балансе природы организмы разделяются на три группы. Зеленые растения синтезируют органические вещества, используя энергию солнца и углекислоту, поэтому их называют **продуцентами**. Животные являются **потребителями** (консументами); они расходуют значительную часть первичной биомассы для построения своего тела. Тела животных и растений в конце концов подвергаются разложению, при котором органические вещества превращаются в минеральные, неорганические соединения. Этот процесс, называемый **минерализацией**, осуществляют в первую очередь грибы и бактерии; в балансе природы они служат **деструкторами**. Таким образом, биоэлементы участвуют в циклических процессах. Здесь уместно коротко остановиться на биогеохимических круговоротах углерода, азота, фосфора и серы.

**Круговорот углерода.** В круговороте углерода микроорганизмы выполняют функцию, очень важную для поддержания жизни на Земле. Они обеспечивают минерализацию углерода, переведенного зелеными растениями в органические соединения, и тем самым поддерживают весьма неустойчивое равновесие (рис. 1.1). Атмосферный воздух содержит чуть больше 0,03% двуокиси углерода (12 мкМ/л). Фотосинтетиче-

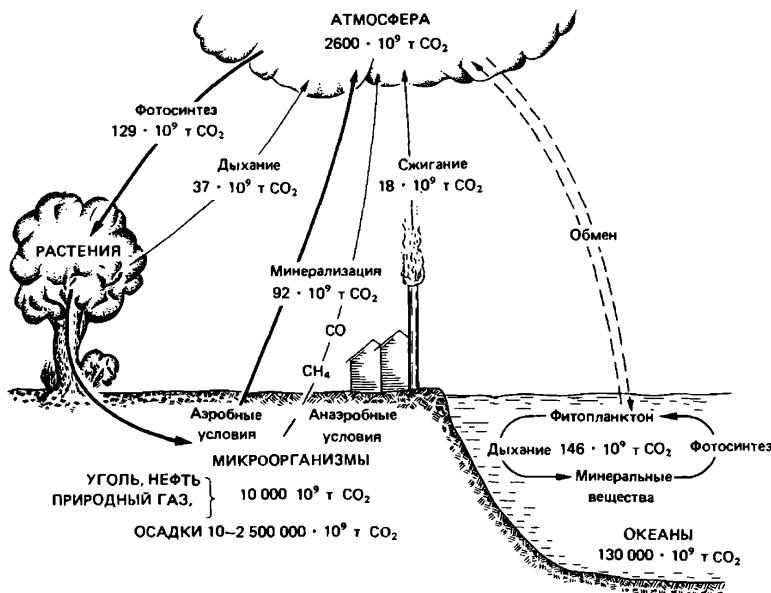


Рис. 1.1. Круговорот углерода в биосфере. Цифры около стрелок указывают годовой оборот  $\text{CO}_2$  (фиксация, образование, обмен). Фотосинтетическая фиксация углекислоты зелеными растениями быстро истощила бы ее запасы в атмосфере, если бы органические соединения не разлагались микроорганизмами и не окислялись до  $\text{CO}_2$ , что восполняет запас углекислоты в воздухе. Сжигание углеродсодержащего ископаемого топлива (нефти, природного газа, угля) приводит к постепенному росту содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере.

ская же продуктивность зеленых растений так велика, что запас  $\text{CO}_2$  в атмосфере был бы исчерпан примерно за 20 лет. Это относительно короткий срок в человеческих масштабах времени; ведь считается, что запасов энергии и угля на Земле хватит на срок от 1000 до 3000 лет. Даже если учесть запасы  $\text{CO}_2$  в океанах, то этого газа хватило бы лишь примерно на 2000 лет.

Зеленым растениям пришлось бы вскоре прекратить фиксацию  $\text{CO}_2$ , если бы низшие животные и микроорганизмы не обеспечивали возвращение этого газа в атмосферу в результате непрерывной минерализации органического материала. В общем балансе веществ на земном шаре почвенным бактериям и грибам принадлежит не меньшая роль, чем фотосинтезирующими зеленым растениям. Взаимозависимость всех живых существ на Земле находит наиболее яркое выражение в круговороте углерода.

Следует отметить еще одну особенность процесса минерализации: небольшая часть минерализованного углерода (1–1,5%) поступает в атмосферу не в виде  $\text{CO}_2$ , а в форме метана. Этот газ образуется из орга-

нических веществ в местах, недоступных для кислорода воздуха (в почве тундр, на рисовых полях, в рубце жвачных), попадает затем в атмосферу и окисляется там OH-радикалами через окись углерода ( $\text{CO}$ ) до  $\text{CO}_2$ . В процессе образования метана, так же как и других газов, встречающихся в следовых концентрациях ( $\text{H}_2$ ,  $\text{CO}$ ,  $\text{N}_2\text{O}$ ,  $\text{NO}_2$ ), участвуют главным образом бактерии.

Моря на первый взгляд кажутся огромным резервом углекислоты. Однако следует учесть, что скорость обмена  $\text{CO}_2$  атмосферы с  $\text{CO}_2$  морей, где более 90% этого вещества находится в форме  $\text{HCO}_3^-$ , очень мала; за один год таким образом обменивается только десятая часть атмосферной двуокиси углерода. К тому же в газообмене моря с атмосферой участвует лишь тонкий поверхностный слой воды. Огромные количества  $\text{CO}_2$ , находящиеся в океанах ниже слоя температурного скачка, выходят на поверхность лишь в немногих областях (Западная Африка, Чили) и обогащают там атмосферу (до 0,05%). Уже на протяжении многих лет содержание двуокиси углерода в воздухе неуклонно возрастает. С одной стороны, это следует отнести за счет сжигания нефти и угля; в 1976 г. на Земле было израсходовано (в основном сожжено) около  $3,2 \cdot 10^9$  т нефти. С другой стороны, повышение концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере связано, вероятно, с уменьшением фотосинтетической фиксации углерода в результате сведения больших лесных массивов и деградации почвы. Следует подчеркнуть, что Мировой океан представляет собой мощную буферную систему, которая стремится поддерживать содержание  $\text{CO}_2$  в атмосфере на определенном уровне.

В результате фотосинтетической фиксации  $\text{CO}_2$  зелеными растениями образуются в первую очередь сахара и другие родственные им соединения. Основная масса фиксированного углерода как у древесных, так и у травянистых растений на время откладывается в форме полимерных углеводов. Примерно 60% двуокиси углерода, фиксируемой на сушке, идет на образование древесины. Древесина состоит на 75% из полисахаридов (целлюлоза, гемицеллюлозы, крахмал, пектин и арабиногалактаны) и содержит лишь немногим больше 20% лигнина и лигнанов; белка в ней очень мало (1%). У злаков и других травянистых растений содержание полисахаридов еще выше.

Преобладание полисахаридов среди продуктов ассимиляции зеленых растений обусловливает большую роль сахаров в питании всех живых организмов, нуждающихся в органической пище. Глюкоза и другие сахара в форме полимеров – это количественно преобладающие субстраты для процессов минерализации в природе; в виде мономеров они служат предпочтительными питательными веществами для большинства гетеротрофных микроорганизмов.

**Круговорот азота** (рис. 1.2). Центральное место в круговороте азота занимает аммоний. Он является продуктом разложения белков и аминокислот, попадающих вместе с остатками животного и растительного происхождения в почву. В хорошо аэрируемых почвах аммоний подвергается нитрификации; бактерии родов *Nitrosomonas* и *Nitrobacter* окисляют