

УДК 576.809.4

Ж. С. Мелконян

Жгутиковый аппарат у разных видов азотобактера

Жгутиковый аппарат азотобактера неоднократно исследован рядом авторов. О значении жгутикового аппарата для бактерий существовали разные мнения. Одни считали жгутики артефактом (Pijper, 1946, 1947, 1964), другие же—органом перемещения бактерий в среде (Conn a. Elrod, 1947).

В настоящее время, благодаря электронномикроскопическим исследованиям, не вызывает сомнения, что жгутики—это органы передвижения бактерий.

Относительно строения, числа и расположения жгутиков у азотобактера и других бактерий опубликовано много работ (Hofer, 1944; Худякова, 1950; Красильников и др., 1952; Каляев и др., 1962; Labow a. Mosley, 1954; Baillie Ann et al., 1962; Thornley Margaret, Horne, 1962 и др.).

Целью настоящего исследования являлось изучение жгутикового аппарата штаммов трех видов азотобактера как одного из факторов для разграничения видов.

Объекты и методика исследования

Штаммы видов *Az. agile*, *Az. chroococcum* и *Az. nigricans* выделялись из разных типов почв Армянской ССР. Помимо местных штаммов изучались следующие коллекционные штаммы: *Az. agile jakutiae* (ИНМИ, СССР), *Az. macrocytogenes jensen* (оригинал), *Az. agile* дельфтский (Польша), *Az. agile* 22-Д (МГУ), *Az. vinelandii* (ИНМИ, СССР), *Az. vinelandii* Н-1 (Минск), *Az. vinelandii* (Ин-т Пастера, Париж).

Изучение жгутикового аппарата азотобактера проведено нами в Институте микробиологии АН СССР в электронном микроскопе ELMID—2 с помощью сотрудника института Соколова А. А.

Штаммы азотобактера культивировались в жидкой питательной среде Эшби в течение 24—48 часов, а медленно растущие—72 часов при 28°C. Культуры очищались от среды методом капельного диализа. Препараты напылялись вольфрамом.

Результаты исследований и их обсуждение

Исследование 44 штаммов *Az. agile*, в том числе и разновидности *Az. vitreum* (11 штаммов), показало, что все они, за исключением одного, являются перитрихами (рис. 1 и 2). Штамм *Az. agile* № 56 является монотрихом, что подтверждено повторным исследованием (рис. 3). Жгутики у штаммов

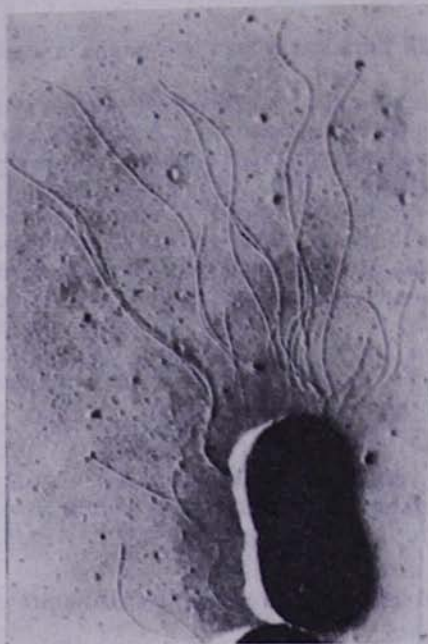


Рис. 1. *Az. agile*, штамм 82. Нормальные перитрихальные жгутики. Ув. 12000 х.

Az. agile в основном длинные, тонкие, эластичные и у большинства местами ясно заметна зернистость структуры. *Az. agile*, штамм № 155, по форме жгутикования сходен с культурами *Az. nigricans* (рис. 4). Следует отметить, что по некоторым культурально-морфологическим свойствам данный штамм также сходен с *Az. nigricans*. У некоторых штаммов *Az. agile* наблюдались видоизмененные утолщенные жгутики с шаровидными вздуттями на концах, у других — колбасовидные и мешковидные выросты (рис. 5 и 6).

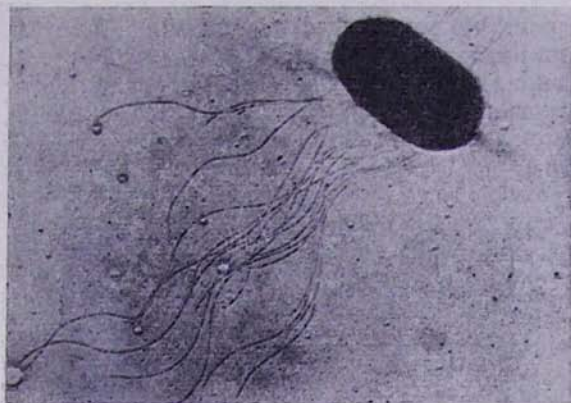


Рис. 2. *Az. vitreum*, штамм 167. Нормальные перитрихальные жгутики.
Ув. 12000 х.

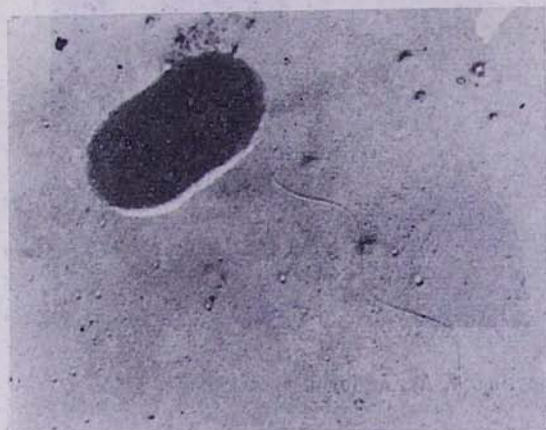


Рис. 3. *Az. agile*, штамм 56. Монотрих.
Ув. 12000 х.

Электронномикроскопические снимки 20 штаммов *Az. chroococcum* показали, что у этого вида жгутики также зернистого строения, длинные, тонкие, эластичные с перитрихальным расположением, а два штамма *Az. chroococcum*, №387 и 388, являются монотрихами. Жгутики некоторых штаммов расположены кольцами и короткими мелкими завитками

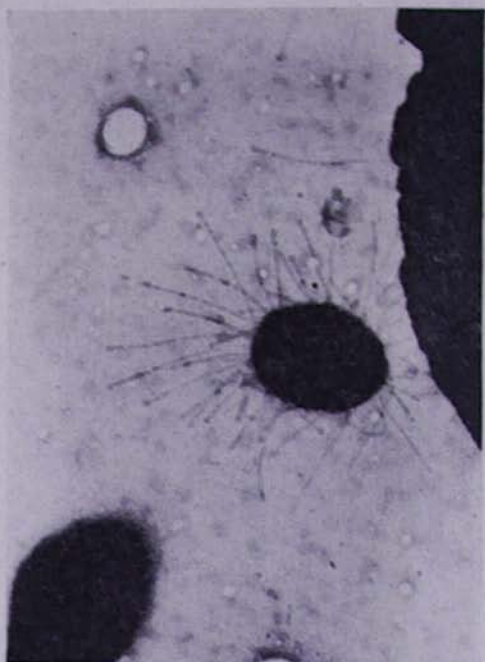


Рис. 4. *Az. agile*, штамм 155. Ув. 12000 х.

(рис. 7 и 8), которые не встречаются у других видов. Наряду с типичными жгутиками наблюдались и клетки с ненормальными жгутиками—короткие, разветвленные с шаровидными образованиями на концах (рис. 9).

Все наблюдаемые в электронном микроскопе штаммы *Az. nigricans* (20 штаммов) являются перитрихами и имеют одинаковую форму жгутикования, кроме четырех штаммов, жгутики которых наблюдать не удалось. Этот вид азотобактера по жгутикованию значительно отличается от двух других. У штаммов этого вида жгутики прямые, с явно зернистым строением, утолщенные с заметными или менее заметными

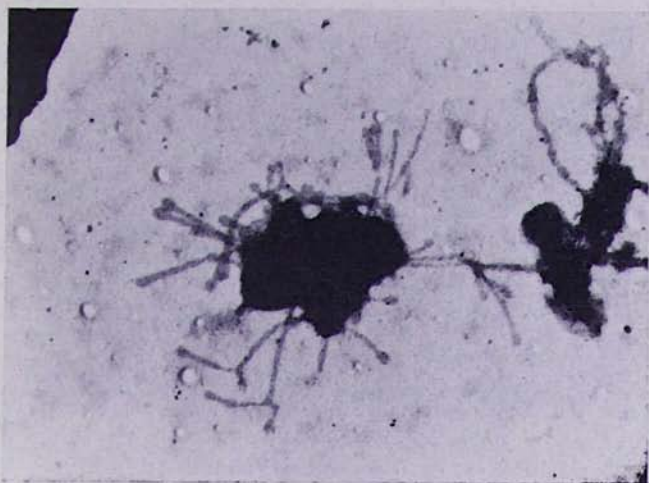


Рис. 5. *Az. agile*, штамм 155. Видоизмененные, утолщенные, разветвленные жгутики.
Ув. 12000 х.

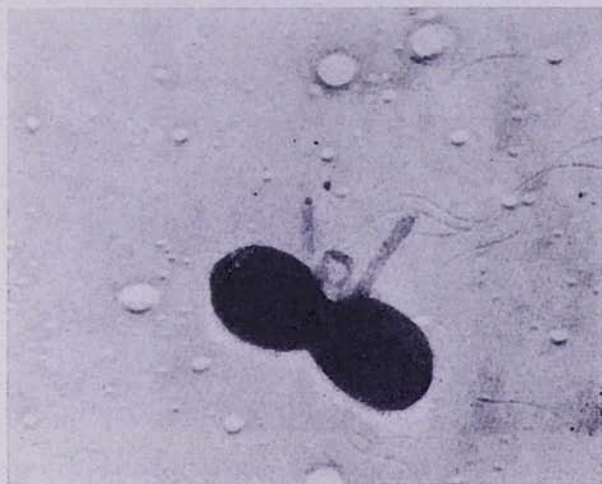


Рис. 6. *Az. vitreum*, штамм 185. Нормальные жгутики и колбасовидные, мешковидные выросты. Ув. 12000 х.

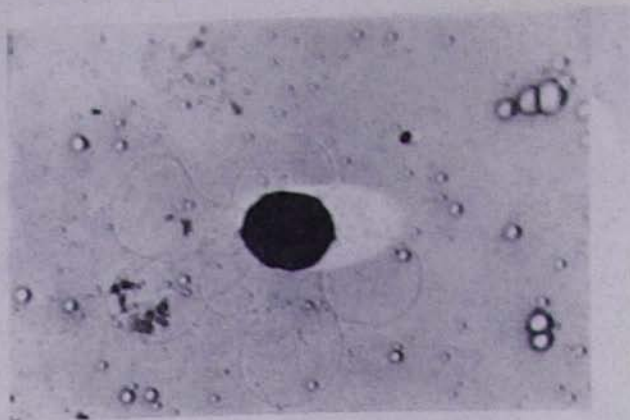


Рис. 7. *Az. chroococcum*, штамм 119.
 Нормальные жгутики с кольцеобраз-
 ным расположением. Ув. 12000 х.

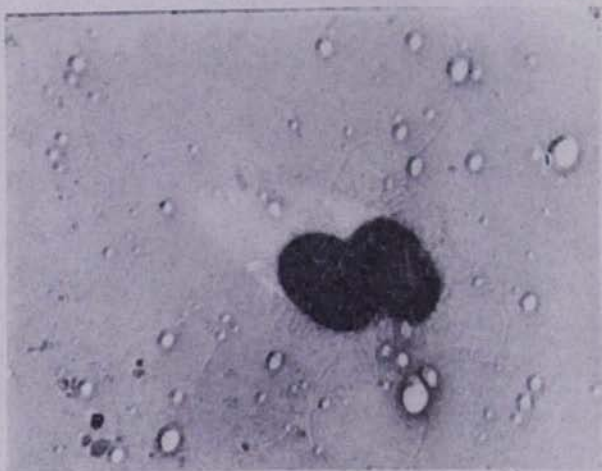


Рис. 8. *Az. chroococcum*, штамм 277. Нор-
 мальные жгутики с кольцеобразным рас-
 положением и короткие мелкие завитушки.
 Ув. 12000 х.

шаровидными образованиями на концах (рис. 10 и 11). Однако наблюдения показали, что данная форма жгутиков, по-видимому, появляется на более поздних фазах развития, а на самых ранних фазах, клетки имеют длинные, тонкие, эластичные жгутики. Это хорошо видно на рис. 12 и 13. У штаммов *Az. nigricans* нетипичная форма жгутикования, мешковидные и колбасовидные образования встречались чаще, чем у предыдущих двух видов (рис. 14 и 15).

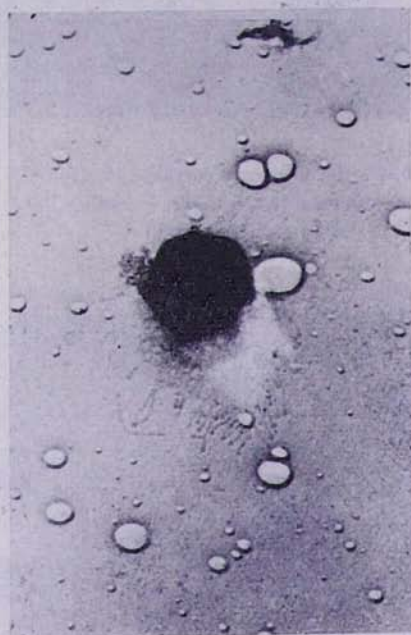


Рис. 9. *Az. chroococcum*, штамм 264.
Видоизмененные жгутики с шаровидными образованиями на концах. Ув. 12000 х.

Коллекционные штаммы видов *Az. agile* и *Az. vinelandii*, исследованные нами, имеют длинные, тонкие, эластичные жгутики, зернистые по структуре. Все они перитрихи (рис. 16 и 17), кроме *Az. agile jakutiae* и *Az. agile* 22—Д, расположение жгутиков которых не удалось выявить. *Az. macrocytopes jensen* (оригинал) по описанию как самого автора, так и по нашим наблюдениям, имеет полярное жгутикование.

Таким образом, на многочисленном материале штаммов

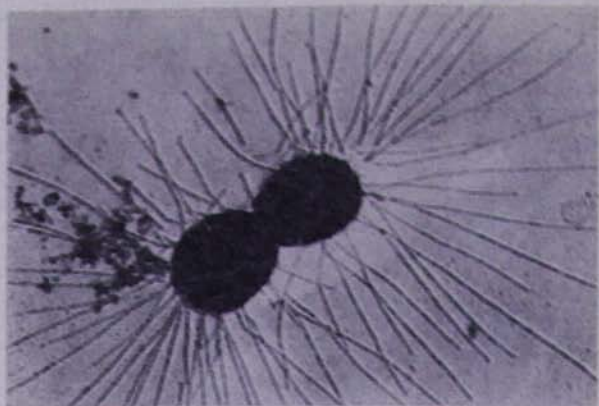


Рис. 10. *Az. nigricans*, штамм 77. Прямые, утолщенные, четко зернистые жгутики. Ув. 12000 х.

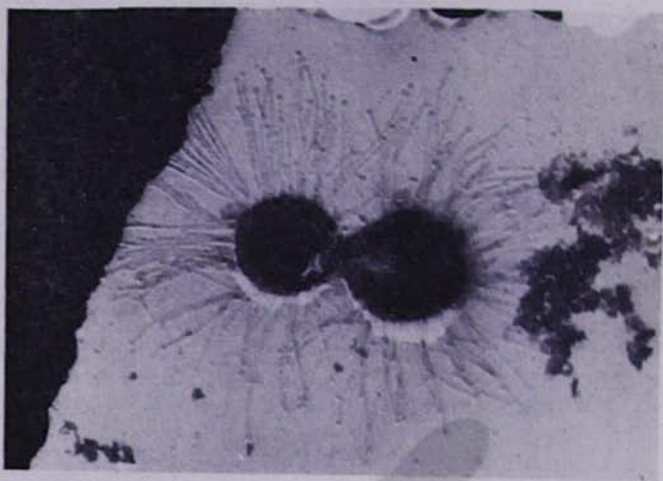


Рис. 11. *Az. nigricans*, штамм 27. Прямые, утолщенные, четко зернистые жгутики с шаровидными образованиями на концах. Ув. 12000 х.

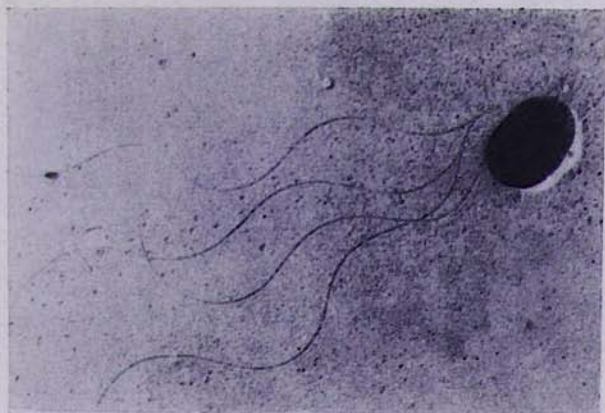


Рис. 12. *Az. nigricans*, штамм 71. Ранняя фаза развития—жгутики длинные, тонкие.

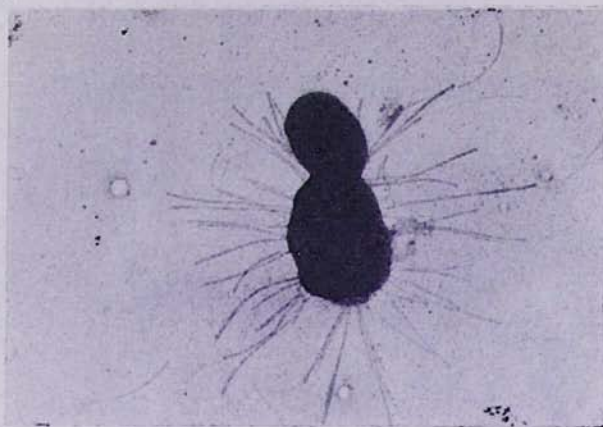


Рис. 13. *Az. nigricans*, штамм 71. От молодой клетки отходят длинные тонкие жгутики, а от крупной—прямые, утолщенные жгутики. Ув. 12000 х.

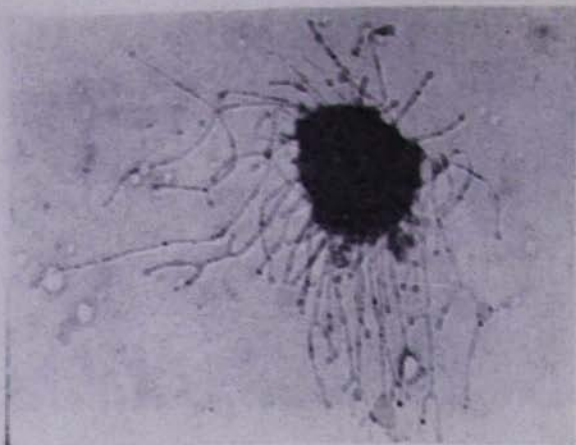


Рис. 14. *Az. nigricans*, штамм 105. Видоизмененные, разветвленные жгутики со вздутиями Ув. 12000 х.

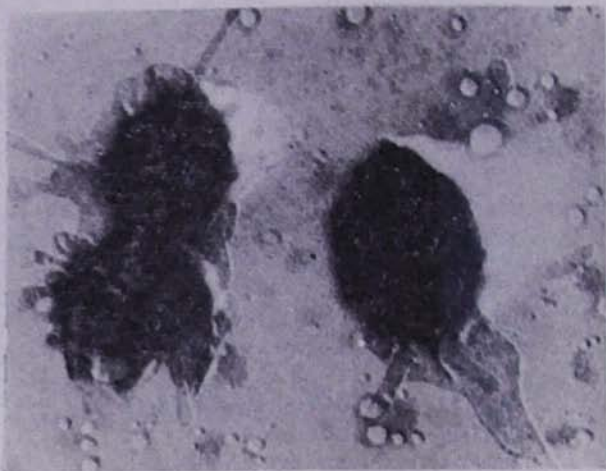


Рис. 15. *Az. nigricans*, штамм 115. Колбасовидные и мешковидные выросты. Ув. 12000 х.

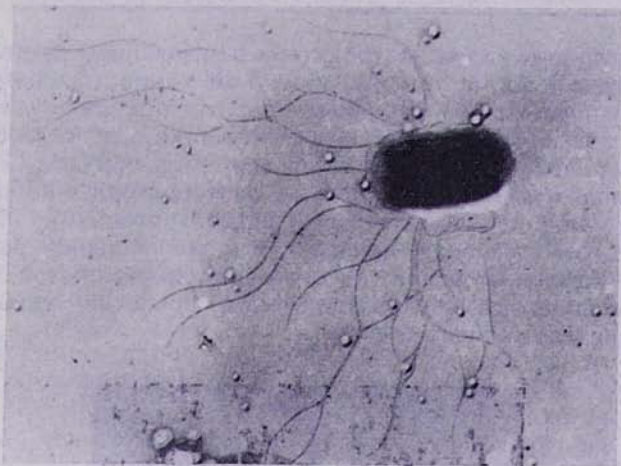


Рис. 16: *Az. agile* (дельфтский). Нормальные перитрихальные жгутики. Ув. 12000 х.

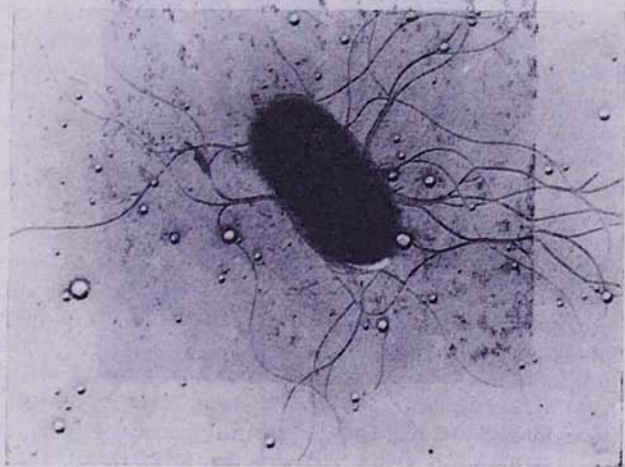


Рис. 17. *Az. vinelandii* (ИНМИ). Нормальные перитрихальные жгутики. Ув. 12000 х.

трех изученных видов азотобактера и некоторых коллекционных штаммов *Az. agile* и *Az. vinelandii* было доказано, что все они имеют в основном перитрихальное жгутикование, только *Az. agile* штамм №56 и *Az. chroococcum* штаммы №387 и 388 являются монотрихами. Число и расположение жгутиков у азотобактера, по-видимому, не может считаться видовым признаком. Внутри одного и того же вида, наряду с перитрихальным расположением жгутиков, редко, но встречаются и монотрихи. Эти штаммы по своим другим признакам являются типичными представителями своего вида.



Рис. 18. *Az. nigricans*, штамм 43. Спиралеобразно закрученные жгутики. Ув. 68000 х.

Все исследованные виды азотобактера, в том числе и коллекционные, имеют зернистую структуру жгутиков; у тонких жгутиков при слабом оттенении вольфрамом зернистость структуры заметна лучше. Каляев и сотр. (1962) описали сегментообразное строение жгутиков бактерий, принадлежащих к разным семействам, родам и видам. Автор связывает сегментообразное строение со спиралеобразной фор-

мой жгутиков, ссылаясь на работы ряда авторов (Стар и Ульямс, Робертис и Френчи, Байссет). Лабау и Мосли (Labow a. Mosley, 1954) точными расчетами доказали спиралеобразное строение жгутиков, которые на фотоснимках выглядят в виде поперечных штрихов. Надо полагать, что описанная нами зернистость жгутиков всех изученных штаммов азотобактера представляет спиралеобразное строение. Тем более, что на некоторых наших снимках жгутики оставляют впечатлительные спирально закрученных веревок (рис. 18). Эти снимки очень похожи на снимки, представленные Лабау и Мосли и Стар и Ульямс (цит. по Месробяну, 1963).

Жгутики видов *Az. agile*, *Az. chroococcum* и *Az. vine-landii* по форме в основном сходны между собой, представляют длинные, тонкие, эластичные нити. Однако следует отметить, что некоторые штаммы *Az. chroococcum* помимо длинных жгутиков характеризуются и наличием коротких жгутиков, иногда в виде завитков, которые наблюдали Красильников и Худякова. Кольцеобразное расположение жгутиков, описанное Красильниковым и сотр. (1952) для штаммов вида *Az. nigricans*, мы наблюдали только у некоторых штаммов *Az. chroococcum*.

Az. macrocytogenes jensenii, выделенный Йенсеном (Jensen, 1955) в отдельный вид, как было установлено самим автором и нами, имеет полярное расположение жгутиков. Установление однородности жгутикования *Az. agile jakutiae* и *Az. macrocytogenes* дополнительно дало бы возможность охарактеризовать последнюю культуру как разновидность *Az. agile*. К сожалению, многократные попытки обнаружить форму жгутикования *Az. agile jakutiae* не увенчались успехом. Идентичность же вышеотмеченных двух штаммов установлена нами раньше (1964).

Особый интерес представляет жгутиковый аппарат штаммов *Az. nigricans*. Как было отмечено выше, все исследованные нами штаммы имеют утолщенные четко зернистые жгутики. Тонкие, эластичные жгутики появляются только на очень ранних фазах развития. Форма жгутиков *Az. nigricans* в числе других признаков может охарактеризовать данный вид и является устойчивым признаком.

У отдельных клеток штаммов *Az. agile* и *Az. nigricans* наблюдались мешковидные и колбасовидные выросты. Эти выросты встречались отдельно, а иногда с нормальными жгутиками на одной клетке (рис. 6). Подобные выросты наблюдали Красильников с сотр. (1965, 1966) и Болтянская (1967) у штаммов *Az. chroococcum* и *Az. nigricans*. Авторы связывают появление этих выростов с процессом цистообразования при

сильном истощении питательной среды и полагают, что с их помощью увеличивается активная поверхность клетки, что поддерживает поступление необходимых элементов питания из обедненной среды.

Выводы

1. Жгуты штаммов разных видов азотобактера имеют перитрихальное расположение и спиралеобразное строение. Внутри одного вида редко встречаются штаммы с одним полярным жгутиком.

2. Жгуты штаммов *Az. nigricans* отличаются от штаммов *Az. agile*, *Az. chroococcum*, *Az. vinelandii* и в числе других признаков могут охарактеризовать данный вид.

3. Жгуты же вышеотмеченных трех видов азотобактера в основном сходны, только среди штаммов *Az. chroococcum* встречаются особи с кольцеобразным расположением жгутиков, а также в виде мелких завитков.

4. У штаммов азотобактера, помимо типичных, наблюдаются деформированные жгуты, а также мешковидные и колбасовидные выросты.

Ճ. Ս. ՄԵԼԿՈՅԱՆ

ԱՂՈՏԱՐԱԿՏԵՐԻ ՏԱՐՔԵՐ ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ՄՏՐԱՎԱՎՈՐՄԱՆ ՉԵՂԵՐԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Ազոտարակտերի տարրեր տեսակների բազմաթիվ շտամների մտրակավորման ձևերի ուսումնասիրությունները ցույց են տվել, որ նրանք հիմնականում ունեն մտրակների պերիտրիխալ դասավորություն: Տեսակի ներսում երբեմն պատահում են նաև մեկ բևեռային մտրակ ունեցող շտամներ:

Ազոտարակտերի առանձին շտամների միկրոֆոտոնկարները հիմք են ծառայում ենթադրելու, որ նրանց մտրակներն ունեն զրապանակաձև կառուցվածք:

Չնայած մտրակների ձևը չի կարող հիմք հանդիսանալ ազոտարակտերների տարրեր տեսակների դասակարգման համար, սակայն պետք է նշել, որ *Az. nigricans*-ի ուսումնասիրված շտամների մտրակները իրենց ձևով տարրերվում են *Az. agile*-ի, *Az.*

chroococcum-ի և *Az. vinelandii*-ի շտամների մորակների ձևերից, ուստի ալլ հատկանիշների հետ միասին ալն կարող է բնութագրել տվյալ տեսակը: Ազոտաբակտերի վերոհիշյալ երեք տեսակների մորակների ձևերը հիմնականում նման են իրար, միայն *Az. chroococcum* տեսակի ներսում հանդիպում են առանձին շտամներ, որոնց մորակները դասավորված են օղակաձև: Կան նաև մորակների կարճ, ոլորված ձևեր:

Ուսումնասիրությունները ցույց են տվել, որ ազոտաբակտերի մորակների նորմալ ձևերից բացի հանդիպում են նաև պարկանման և երշիկանման ելուստներ:

ЛИТЕРАТУРА

- Болтянская Э. В. 1967. Микробиология, 36, 1.
 Кадыев А. В., Голубева И. В. и Перс И. Ф. 1962. Ж. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии, 10.
 Киракосян А. В., Мелконян Ж. С. 1964. Изв. АН Арм. ССР, биол. науки, 17, 4.
 Красильников Н. А., Худякова Ю. А. и Бирюзова В. И. 1952. Труды Института микробиологии, 2.
 Красильников Н. А., Болтянская Э. В., Соколов А. А., Мелконян Ж. С. ДАН СССР, 164, 4.
 Красильников Н. А., Болтянская Э. В., Соколов А. А. 1966. Микробиология, 35, 2.
 Месробяну Л., Пэунеску Э. 1963. Физиология бактерий. Бухарест, изд. «Меридиане».
 Худякова Ю. А. 1950. Сравнительная характеристика культур азотобактера. Автореф. канд. дисс., М.
 Baillie Ann, Hodkiss W., Norris J. R. 1962. J. Appl. Bacteriology 25, 1.
 Conn H. J. and Elrod R. P. 1947. J. of Bacteriology, 54, 6.
 Hofer A. W. 1944. J. Bacteriology, 48, 6.
 Jensen H. L. 1955. Acta agricul. Scandinavica, 5, 2—3.
 Labow L. W. a. Mosley V. M. 1954. Biochim. Biophys. Acta, 5.
 Pijper A. 1946. J. of Pathology and Bacteriology, 58, 3.
 Pijper A. 1947. J. of Bacteriology, 53, 3.
 Pijper A., Steynberg Anneli 1964. Pathol. et microbiol., 27, 6.
 Thornley Margaret J., Horne R. W. J. Gen. Microbiol., 28, 1.