

BEHAVIOR OF BACTERIA

B. V. GROMOV

The paper describes the mechanism of bacterial flagellar motor rotation and general patterns of bacterial motility, nature of bacterial chemotaxis providing directional motility is discussed.

Описан механизм работы “мотора”, приводящего в движение бактериальные жгутики, охарактеризованы общие закономерности движения бактерий, природа хемотаксисов, вызывающих движение в определенном направлении.

ПОВЕДЕНИЕ БАКТЕРИЙ

Б. В. ГРОМОВ

Санкт-Петербургский государственный университет

Некоторые люди склонны считать, что способность к определенному поведению характерна только для человека, другие считают, что поведение присуще только животным, снабженным центральной нервной системой. Однако обсуждение особенностей поведения бактерий для специалистов представляется совершенно естественным несмотря на то, что бактерии – это самые примитивные организмы, имеющие клеточное строение, но лишённые клеточных органелл и цитоскелета.

Не существует общепринятого определения термина “поведение”, различные его трактовки подробно обсуждаются в книге М.Г. Гаазе-Рапопорта и Д.А. Поспелова “От амёбы до робота: модели поведения” (М.: Наука, 1987. 285 с.). Авторы приходят к выводу, что в наиболее общем понимании поведение “всегда представляется в виде процесса, в рамках которого реализуется взаимодействие организма с окружающей его средой. Поведение в самом общем виде – это формируемый организмом отклик на сигналы, поступившие к нему от окружающей среды” (с. 10). Следует все же добавить, что под поведением обычно понимают реакции, проявляющиеся в разного рода движениях. Под поведением бактерий понимают способность некоторых из них к направленному передвижению в соответствии с сигналами, поступающими из окружающей среды.

Около половины известных видов бактерий способны двигаться, причем существуют несколько типов движения бактерий. Мы будем говорить только о бактериях, способных плавать за счет работы жгутиков, в основном о кишечной палочке *Escherichia coli*, палочковидной бактерии, обитающей в кишечнике человека и животных и являющейся в то же время модельным объектом во многих биологических исследованиях.

Бактериальный жгутик – замечательное образование. Он состоит из спиральной нити, крюка и базальной структуры (рис. 1). Нить жгутика представляет собой жесткий полый цилиндр, образованный белковыми молекулами, уложенными в плотную спираль. Диаметр цилиндра около 120 нм. По длине нити белковые молекулы образуют 11 рядов. В процессе роста нити белковые молекулы, синтезированные внутри клетки, проходят через полость цилиндра и пристраиваются в спираль на ее конце. На конце жгутика имеется белковая шапочка или крышечка, закрывающая отверстие цилиндра и препятствующая выходу молекул белка в окружающую среду. Длина нити жгутика может достигать нескольких микрометров. Нить жгутика через белковые

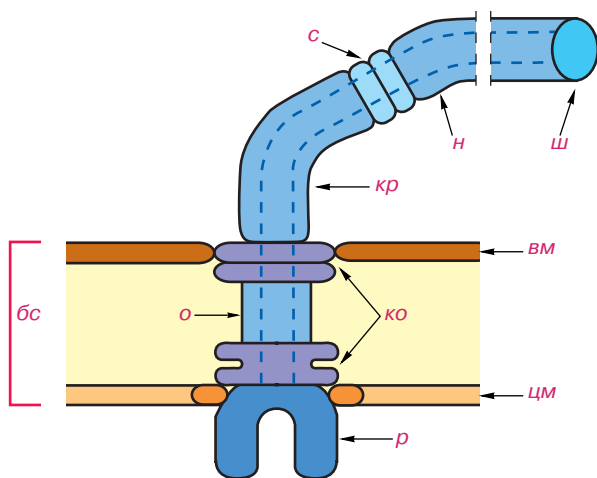


Рис. 1. Схема строения бактериального жгутика: бс – базальная структура, вм – внешняя мембрана, цм – цитоплазматическая мембрана, р – ротор, о – ось, ко – кольца жгутикового мотора, кр – крюк, с – цилиндрики-соединители, н – нить жгутика, ш – шапочка

цилиндрики-соединители прикреплены к крюку. Крюк – относительно короткий цилиндр, образованный другим белком. Крюк обеспечивает мягкое соединение нити с палочковидной осью базальной структуры. Эта ось пронизывает клеточную стенку бактерии, на нее насажены четыре кольца. Три внешних кольца служат для фиксации оси в стенке бактерии, тогда как четвертое, встроенное в цитоплазматическую мембрану клетки представляет собой как бы вращающийся ротор электрического мотора, которым является базальная структура бактериального жгутика.

Любая бактерия может существовать, только если на ее цитоплазматической мембране функционирует протондвижущая сила, заставляющая протоны заходить внутрь клетки. Протондвижущая сила обеспечивается разностью концентраций протонов на внешней и внутренней сторонах мембраны (на внешней стороне их больше) и наличием более отрицательного заряда на внутренней стороне мембраны, протоны же, как известно, несут положительный заряд. У бактерий, живущих в средах с высокой концентрацией соли, вместо протонов могут быть использованы катионы натрия. Протондвижущая сила обеспечивает многие жизненно важные для бактерий процессы обмена клетки с окружающей средой, кроме того, она используется при работе жгутика. По существующей гипотезе внутреннее, встроенное в цитоплазматическую мембрану кольцо базальной структуры, то есть вращающийся ротор, окружено мембранными белками, имеющими определенный отрицательный заряды – это статор мотора. Протондвижущая сила заставляет протоны прохо-

дить через базальную структуру внутрь клетки, при этом в какой-то момент они задерживаются на определенных участках ротора, придавая им положительный заряд, затем протоны уходят внутрь клетки. Заряженные участки расположены таким образом, что возникает сила притяжения между заряженными участками ротора и статора, кольцо начинает вращаться. Установлено, что для полного оборота кольца через базальную структуру должно пройти 500–1000 протонов. Вращение кольца через жестко связанную с ним ось и крюк передается нити жгутика, которая функционирует как пропеллер или корабельный винт. Кольцо совершает около 300 оборотов в секунду. Нить жгутика представляет собой жесткую спираль, закрученную против хода часовой стрелки. Если кольцо также вращается против часовой стрелки, нить как бы ввинчивается в окружающий раствор. На работу жгутика бактерия тратит около 0,1% всей расходуемой ею энергии.

Число жгутиков у разных бактерий может быть различным: у кишечной палочки 6–7 жгутиков, расположенных в разных местах клеточной поверхности. Если жгутики вращаются против часовой стрелки, их нити накладываются одна на другую и образуется единая спираль (рис. 2), лучше обеспечивающая движение бактерии. При вращении жгутика клетка бактерии, естественно, тоже вращается в противоположном направлении, но число оборотов невелико, поскольку клетка намного массивнее жгутика. По всей видимости, поскольку в процессе движения клетка все время вращается, она неспособна воспринимать направление силы тяжести, то есть не обладает способностью к гравитаксису. Во всяком случае пока нет никаких свидетельств наличия у бактерий такой способности.

Однако пришло время обратить внимание на то, что из-за мелких размеров клеток в силу законов физики бактерии в водной среде находятся в условиях,

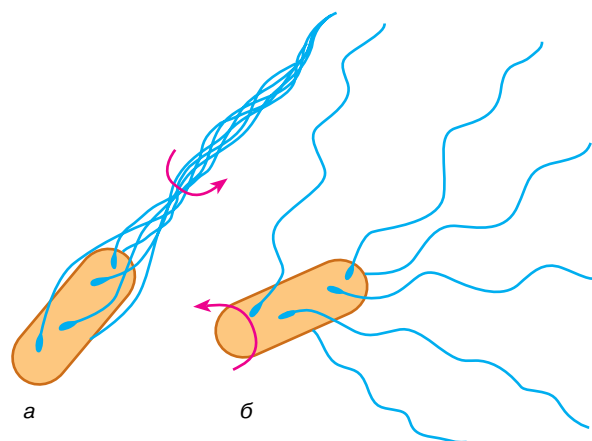


Рис. 2. Расположение жгутиков на клетке кишечной палочки при их вращении против часовой стрелки (а) и по часовой стрелке (б)

совсем не похожих на те, в которые попадает пловец. Важной гидродинамической характеристикой плывущего предмета является число Рейнольдса, представляющее собой отношение сил инерции к силам вязкости. С уменьшением размеров объекта это число уменьшается, поэтому водная среда является для бактерий вязкой, каковой для нас была бы патока. Бактерия плывет до тех пор, пока работает винт, вклад инерции исключительно мал. Кроме того, бактерии, даже мертвые, находящиеся в водной среде, перемещаются в результате так называемого броуновского движения, бактериальная клетка все время подвержена ударам окружающих молекул, находящихся в тепловом движении. Удары, наносимые с разных сторон, бросают бактерию из стороны в сторону.

Подсчитано, что плыть целенаправленно в одном направлении бактерия может не более 3 с, затем удары окружающих молекул разворачивают ее в случайном направлении. Видимо, в связи с этим бактерии выработали собственный механизм изменения направления движения. Когда нить жгутика вращается против хода часовой стрелки, бактерия движется приблизительно по прямой, эта стадия движения определяется как пробег. Скорость перемещения в период пробега у разных бактерий обычно бывает в пределах 20–80 мкм/с. Кишечная палочка плывет со скоростью около 30 мкм/с, нетрудно рассчитать, что, если бы даже она могла плыть все время прямо, ей удалось бы за 1 ч проделать путь всего лишь в 10 см. Правда, несколько иная оценка получится, если соотнести скорость передвижения с длиной тела организма. Длина молодой кишечной палочки около 1,7 мкм, многие люди имеют рост 170 см, то есть человек в миллион раз длиннее. Если бы он двигался относительно длины своего тела с той же скоростью, что и кишечная палочка, то его скорость составляла около 100 км/ч. Пробег бактерии, однако, длится около одной секунды, после чего происходит переключение жгутикового мотора, который начинает вращаться по ходу часовой стрелки, что приводит к остановке и развороту бактерии в случайном направлении. Переключение мотора занимает менее 1 мс. У кишечной палочки при этом единая жгутиковая спираль распадается, жгутики разлетаются в разные стороны и бактерия совершает “кувырок” (см. рис. 2). Мотор вращается по ходу часовой стрелки всего около 0,1 с, после чего снова переходит к вращению против часовой стрелки, и бактерия опять плывет по прямой, но уже в другом, случайном направлении. Длительность пробега или частота кувырков, что одно и то же, в некоторых пределах постоянны и зависят от организма и условий среды. Замечено, что этот показатель, кроме того, характеризует конкретную бактерию, придавая ей индивидуальность. После деления две дочерние клетки приобретают новые собственные характеристики, это, разумеется, наследуемые индивидуальные свойства организмов.

Пока окружающая среда остается неизменной, бактерии плавают беспорядочно, такое передвижение не имеет смысла, так же как заблудившийся в лесу человек, не имеющий ориентиров, проходит многие километры, не удаляясь значительно от исходной точки своего пути.

Установлено, что само по себе плавание не дает бактерии никаких преимуществ. Однако совершенно гомогенной окружающей среда бывает редко даже в лабораторных условиях. Если среда неоднородна, бактерии в некоторых случаях могут определять эту неоднородность, тогда движение становится целенаправленным — это так называемые таксисы, которые можно рассматривать как элементарные поведенческие реакции.

Впервые на это явление еще в 90-х годах прошлого столетия обратили внимание немецкие ученые. Теодор Энгельманн обнаружил, что в водных микроскопических препаратах можно видеть, как некоторые бактерии скапливаются вокруг пузырьков воздуха, попавших под покровное стекло, тогда как другие от этих пузырьков убегают. В первом случае бактерии нуждались в молекулярном кислороде, а во втором он был для них вреден. Это явление получило название аэротаксиса. Вильгельм Пфедфер помещал в воду, содержащую бактерии, капилляр, наполненный раствором различных веществ. Иногда бактерии скапливались у окончания капилляра и даже набивались внутрь. Это явление определяют как хемотаксис. В опытах Пфедфера бактерий привлекали сахара или пептон — вещества, используемые ими в качестве пищи. Однако уже Пфедфер показал относительность целесообразности хемотаксиса: он помещал в капилляр с пептоном сулему — яд, который бактерии не замечали, набиваясь в капилляр, умирали. После описанных наблюдений микробиологи на долгие годы потеряли интерес к изучению поведения бактерий, вероятно, потому, что в то время не было адекватных методов изучения этого явления.

Только в 60-х годах нашего столетия американский ученый Юлиус Адлер в университете штата Висконсин продолжил исследования хемотаксиса бактерий, уже, конечно, на совсем другом методическом уровне. Сразу же были обнаружены интересные явления, и исследования поведения бактерий начали развиваться лавинообразно. В настоящее время в этой области накоплен огромный материал, объясняющий наблюдаемые явления с позиций биофизики, молекулярной биологии и молекулярной генетики.

Бактерии способны реагировать не на любые соединения, но только на определенные и различные для разных бактерий. Такие вещества называют хемотаксисами. Среди таксисов есть вещества, привлекающие бактерий, — аттрактанты, и вещества, их отпугивающие, — репелленты. В поверхностных структурах бактериальной клетки есть специальные

белковые молекулы – рецепторы, специфически соединяющиеся с определенным эффектором, при этом молекула эффектора не изменяется, а в молекуле рецептора происходят конформационные и другие изменения. У большинства бактерий есть рецепторы, воспринимающие молекулярный кислород, протоны, у многих есть рецепторы аминокислот, сахаров. Кишечная палочка имеет около 20 различных типов рецепторов, всего клетка кишечной палочки содержит около 25 тыс. молекул рецепторов. Рецепторы расположены не равномерно по всей поверхности клетки, а сконцентрированы на одном из полюсов. Состояние рецептора отражает внеклеточную концентрацию соответствующего эффектора. У кишечной палочки в качестве важных компонентов сенсорной системы функционируют четыре так называемых метилакцепторных белка, которые являются рецепторами или получают сигналы от других рецепторов. Эти белки способны присоединяться к заряженным глутаминным остаткам метильные группы или отдавать их за счет активности соответствующих ферментов, причем уровень метилирования белка соответствует концентрации эффектора. Следует заметить, что у разных бактерий в этом отношении обнаруживаются различия, а в некоторых таксисах метилакцепторные белки участия не принимают, например в таксисе к молекулярному кислороду у кишечной палочки.

Клетки бактерий, находящиеся в течение некоторого времени в средах с разной концентрацией сахара, ведут себя совершенно одинаково, но уровень метилирования соответствующего белка у них различен. Бактерии способны воспринимать изменение концентрации эффектора во времени, поскольку, если концентрация изменяется, она уже не соответствует уровню метилирования метилакцепторного белка. В этом случае сигнал поступает на определенные цитоплазматические белки, изменяя уровень их фосфорилирования, а эти белки передают сигнал уже на жгутиковый мотор, в результате чего изменяется длина пробега. При увеличении концентрации аттрактанта длительность пробега возрастает (а частота кувырков соответственно уменьшается), при увеличении концентрации репеллента длительность пробега уменьшается. При снижении концентраций эффекторов наблюдается обратный эффект. Это, очевидно, означает, что бактерии имеют элементарную память и “помнят”, какой была концентрация эффектора в предыдущий момент. Эта память у них, правда, “девичья”, обычно через 2–3 мин в результате процесса адаптации уровень метилирования белка приходит в соответствие с новой концентрацией эффектора, и длина пробега возвращается к норме. Однако, если в среде создается градиент концентрации эффектора, в результате многочисленных изменений длины пробега в зависимости от направления движения клетки бактерии постепенно приближаются к источнику аттрактанта или удаляются от репеллента (рис. 3).

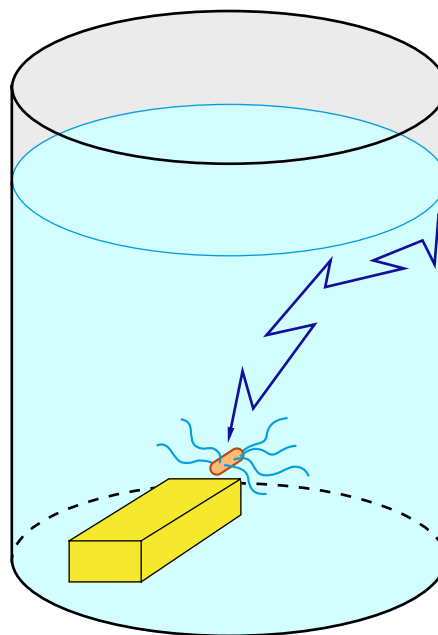


Рис. 3. Путь бактерии к кусочку сахара, положенному в воду и создавшему градиент концентрации сахара в среде

Как и следовало ожидать, в качестве аттрактантов обычно выступают вещества, для бактерий полезные, а в качестве репеллентов вредные. Дело, однако, обстоит не столь просто. Для кишечной палочки эффекторами (аттрактантами или репеллентами) служат только некоторые из аминокислот, причем нет связи с возможностью их использования бактерией. Для той же бактерии ацетат является репеллентом, хотя даже может быть использован в качестве пищевого субстрата и т.п. Поэтому существует мнение, что в действительности эффекторы воспринимаются бактериями как сигналы об определенной экологической обстановке. Наличие какой-либо аминокислоты, например, может свидетельствовать о присутствии разлагающегося белка. Ацетат и другие органические кислоты образуются в процессах сбраживания сахаров и полисахаридов и т.п.

Приспособительное значение хемотаксиса не вызывает сомнений, а в некоторых случаях экспериментально доказано. Например, формы холерного вибриона с нарушенным хемотаксисом оказываются менее болезнетворными (вирулентными), чем исходные. За счет хемотаксиса к корешкам растений приближаются симбиотические или паразитические бактерии, корневые выделения иногда воспринимаются ими с расстояния до 10 см (огромное для бактерий расстояние).

Кроме хемотаксиса бактерии могут проявлять и другие поведенческие реакции. Это прежде всего фототаксис, характерный для бактерий, использующих свет в качестве источника энергии. Для некоторых

патогенных (болезнетворных) бактерий большое значение имеет способность к вискозитаксису — бактерии стремятся в среду с большей вязкостью, существует и термотаксис — движение в сторону повышения или понижения температуры.

Особенно замечательна способность некоторых бактерий плыть вдоль линий магнитного поля — магнетотаксис. В клетках таких бактерий, называемых магнетобактериями, находятся кристаллики железосодержащих минералов (например, магнетита), ориентирующиеся вдоль линий магнитного поля как стрелка компаса. Железо составляет около 3% сухой массы магнетобактерий. Это водные бактерии, обитающие в пресных водоемах и море. Они плывут по линиям магнитного поля Земли, причем в северном полушарии к северному полюсу, а в южном полушарии к южному. Это может показаться странным, дело, однако, в том, что, плывя таким образом, бактерии углубляются в воду в результате того, что их магнитосомы ориентируются по результирующей вертикальной и горизонтальной составляющим магнитного поля. Чем ближе к северу, тем круче они уходят в воду и попадают на поверхность ила, где, очевидно, больше пищи. Кроме того, магнетобактерии лучше себя чувствуют при незначительном содержании молекулярного кислорода, что как раз и наблюдается в поверхностных слоях ила. Как было отмечено, бактерии, видимо, неспособны к гравитаксису и только использование линий магнитного поля Земли дает им возможность различать верх и низ.

Результаты изучения движения и поведения бактерий представляют общенаучный интерес. В самом деле, бактериальная клетка снабжена электрическим мотором, да еще работающим на протонах. У высших организмов ничего подобного не обнаружено. Механизмы рецепции сигналов в хемотаксисе, их передачи и реализации сейчас хорошо изучены. Очевидно, что они оригинальны и значительно отличаются от механизмов, используемых в сенсорных системах организмов с эукариотической клеткой. Видимо, здесь эволюция бактерий шла своим путем.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Каппуччинелли П.* Подвижность живых клеток. М.: Мир, 1982. 125 с.
2. *Moens S., Vanderleyden J.* Functions of Bacterial Flagella // *Crit. Rev. Microbiol.* 1996. Vol. 22. P. 67–100.

* * *

Борис Васильевич Громов, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, зав. кафедрой микробиологии Санкт-Петербургского государственного университета. Область научных интересов — общая и экологическая микробиология, главным образом исследования фототрофных микроорганизмов. Автор 220 печатных работ в отечественных и международных изданиях, в том числе двух монографий и учебных руководств.