



УДК 579.8

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ МИКОБАКТЕРИЙ

ECOLOGICAL CONDITIONS OF EXISTENCE OF MYCOBACTERIA POPULATIONS

Р.А. Нуратинов
R.A. Nuratinov

Дагестанский государственный университет,
ул. М. Гаджиева, 43а, Махачкала, Республика Дагестан 367002 Россия
Dagestan State University,
M. Gadzhiev str., 43a, Makhachkala, Republic of Dagestan 367002 Russia

Резюме. Рассматриваются вопросы воздействия разнообразных экологических факторов, при которых обнаруживаются развитие адаптационных механизмов микобактерий. На основе анализа литературных данных и собственных наблюдений авторы приходят к выводу о том, что благодаря высокой устойчивости и развитым адаптационным механизмам эти микроорганизмы получили широкое распространение в окружающей среде и циркулируют в организмах многих животных и человека.

Abstract. Aim. Adaptation possibilities of mycobacteria in the conditions of existence in the external environment and habitats of animals and man are studied. Adaptation mechanisms, which have pathogenic mycobacteria, allow them to survive long and circulate in the environment, which leads to special sanitary and epidemiological value of pathogens of tuberculosis.

Location. Russia, Dagestan.

Results. *Mycobacterium tuberculosis* has a high resistance to influence of cold, heat, chemical and physical factors, moisture and light. They carry high and low temperatures, while more than a year pathogenic properties, and even more in the dark and without sunlight. It should be noted that the stability of pathogenic species of mycobacteria in the external environment is relatively lower than that of saprophytes, capable of quickly adapting to the external environment. Raonin's groups have more widespread in environment, in water, soil, air, plants, and habitats of animals, products of plant and animal origin and their often isolated from clinical samples.

Main conclusions. Environmental conditions define the intensity of habitats of any species of mycobacteria in certain landscapes and their circulation in macroorganism. The impact of the various elements of the environment both in the macro- and microorganisms is a response that was the basis for the development of the doctrine about "limiting factors". This concept applies not only to the necessary for mycobacteria chemical elements, but also to all the other environmental factors (temperature, humidity, aeration conditions etc). Minimum and maximum intensity factors determine the limits of endurance species. Beyond these limits, due to sharply expressed extreme conditions and is portable microorganism existence of species is not possible. The most favorable for the species optimum intensity of environmental factors, usually occupied a middle position. This provision is significantly narrower than the limits of endurance species. At the same time, the nature and mechanisms of interaction of microorganisms with macroorganism just as diverse and play a decisive role in the life and evolution of many species of bacteria, which is an important environmental factor in determining the many sides of evolutionary changes of humans and animals.

Ключевые слова: микобактерии, экологические факторы, ареал.

Key words: mycobacteria, environmental factors, habitat.

Ареал микобактерий в природе разнообразен и широк. Естественно, их изолируют из биоматериалов от животных и человека при микобактериозах. Кроме того, многие представители рода *Mycobacterium* изолированы из организмов диких зверей (олени, обезьяны, барсуки, кабаны, муфлоны, верблюды, опоссумы, лоси, яки, косули, лисицы, многие грызуны и т. д.), птиц (голуби, попугаи, фазаны и др.), земноводных, рыб, дождевых червей, иксодовых клещей и др. Микобактерий обнаруживают в почве, в воде (морской, озерной, речной, водопроводной, плавательных бассейнов), на растениях (овощи, сфагновая растительность), в домашней и больничной пыли, в местах жизнедеятельности человека и обитания животных. Частота изолирования из различных источников и видовой состав нетуберкулезных микобактерий варьируют в широких пределах (Зыков, Ильина, 1978; Kubica, Good, 1981).

Практическое значение микобактерий велико. Как было отмечено, они являются возбудителями туберкулеза у человека и животных (облигатные патогены) и микобактериозов (потенциальные патогены). Очевиден огромный ущерб, наносимый туберкулезом человечеству и животному миру. Размеры этого ущерба еще более увеличиваются с уче-



том денежных расходов на проведение санитарно-гигиенических и карантинных мероприятий.

Изложенные положения выдвигают микобактерий как объект всесторонних исследований. Они также привлекают внимание как синтетики каратиноидов на *n*-алканах (*M. smegmatis*) (Кассич, 1990) и как микробиологические трансформаторы стероидов (*M. fortuitum*) (Biggs et al., 1980).

Многие патогенные и потенциально патогенные бактерии способны существовать и активно размножаться не только в организме хозяина, но и в объектах внешней среды – в почве, в воде, на растительных субстратах (Пушкарева, 1994; Литвин и др., 1998; Сомов, Литвин, 1998). Совершенно очевидно, что этим микроорганизмам необходимо адаптироваться к новым условиям существования, качественно различающимся не только питательными субстратами, но и всем комплексом биотических и абиотических факторов.

Микобактерии проявляют адаптационную изменчивость в виде поли- и плеоморфизма, L-трансформации, при неблагоприятных условиях выражающейся в регуляции синтеза клеточной стенкой продукции межклеточного матрикса и массивного покрова липидной природы, обладают высокой устойчивостью к воздействию абиотических и биотических факторов окружающей среды. При пониженных температурах уменьшается синтез миколовых кислот и корд-фактора клетками. Высокие температуры, напротив, вызывают увеличение синтеза миколовых кислот и корд-фактора.

Среди основных факторов внешней среды, обуславливающих изменчивость кислотоустойчивых микобактерий, следует считать ультрафиолетовые лучи и космические излучения, высокую температуру и влияние воды. В проявлениях изменчивости микобактерий особый интерес представляет переход в микро-, L- и некислотоустойчивые формы (Рудой, 1970; Вейсфейлер, 1975; Рубцова, 1983). Многочисленными исследованиями доказано, что антибактериальные препараты, краски, кислоты и другие химические вещества являются мутагенными факторами для туберкулезных микобактерий, вызывают у культур появление пигмента, образование коротких палочек, интенсивное возникновение зернистых форм, потерю кислотоустойчивости и приобретение других свойств. L-формы микобактерий возникают вследствие изменения структуры клеточной стенки, в результате чего микобактерии приобретают сферическую форму, покрытую цитоплазматической мембраной (Земскова, Дорожкова, 1984).

Способность различных микроорганизмов образовывать *in vivo* L-формы и близкие к ним варианты под влиянием антибиотиков и других факторов, длительное их персистирование в условиях макроорганизма и, главное, способность реверсировать в исходные бактериальные виды требуют ревизии наших взглядов на роль разных форм существования возбудителей инфекционной патологии. И в этом плане становится очевидным, что в процессе симбиотических отношений между макро- и микроорганизмами возникают разнообразные физиологические предпосылки адаптационной изменчивости как возбудителя, так и ответных тканевых реакций организма.

Процесс эволюции микобактерий от предковых форм рассматривают как усложнение состава и структуры химических соединений (липидов), локализующихся в клеточной стенке, что позволяет им развиваться во многих экосистемах, зачастую при неблагоприятных условиях обитания. Считают возможным, что предками микобактерий были прокариоты, сходные с родококками. В процессе эволюции они приобрели более сложный каркас клеточных стенок и ряд дополнительных липидов (сульфолипиды и длинноцепочечные жирные кислоты), обуславливающих патогенность многих видов (Tsucamura, 1971; Kuhlner et al., 1982).

Адаптационные механизмы, которыми обладают патогенные микобактерии, позволяют им длительно выживать и циркулировать в окружающей среде, что обуславливает особое санитарное и эпидемиологическое значение возбудителей туберкулеза. Однако группы Раниона имеют более широкое распространение в окружающей среде – воде,



почве, воздухе, на растениях, в местах обитания животных, продуктах растительного и животного происхождения, – и их часто выделяют из образцов клинического материала.

Микобактерии туберкулеза обладают большой устойчивостью к воздействию холода, тепла, физических и химических факторов, влаги и света. Они переносят высокие и низкие температуры, сохраняя при этом более года патогенные свойства, а в темноте и без доступа солнечного света – еще больше. Следует отметить, что устойчивость патогенных видов микобактерий во внешней среде относительно ниже, чем у сапрофитов, способных быстро адаптироваться в условиях внешней среды (Василев, 1971).

Оптимальная температура для роста патогенных микобактерий составляет +37... 38 °С, а у *M. avium* +40... 42 °С, то есть это температура теплокровных (в том числе человека и птиц). Ниже +27° и выше +42° микобактерии не растут на питательных средах. Температурный диапазон атипичных и сапрофитных микобактерий значительно шире. Так, например, отдельные штаммы *M. phlei* и *M. fortuitum* выделены из почв при температуре +47,5 °С, а *M. smegmatis* при +52 °С, что связывают с существованием термоустойчивых форм данных видов, широко распространенных в природе. Поэтому особую опасность при распространения туберкулезной инфекции представляют условия высоких температур (Freу, Nagan, 1931; Нестеренко и др., 1985).

Высушенные культуры микобактерий туберкулеза значительно более устойчивы к высоким температурам по сравнению с влажными. Считают, что степень устойчивости туберкулезных микобактерий к высоким температурам не является постоянным признаком и носит штаммовый характер, поскольку оказывается зависимой от возраста культуры и наследственных качеств. Даже после 2-часового пребывания в термокамере при 80 °С и 60%-й влажности одеяла и белье больных туберкулезом людей сохраняли инфекционность в отношении морских свинок (Клебанова, 1931).

Не меньшую устойчивость микобактерии проявляют к низким температурам. Их суспензия в физиологическом растворе при температуре, близкой к нулю, сохраняла жизнеспособность в течение 310–330 суток. Температура жидкого воздуха (–180 °С) не убивает их в течение нескольких недель, микобактерии могут перенести температуру жидкого гелия (–269... 262 °С). Многие штаммы микобактерий (патогенных и не патогенных), высушенные в вакууме, сохраняли жизнеспособность в течение 18 лет (Frobisher et al., 1949).

В молоке и сливках, замороженных до –8 °С, микобактерии гибнут через 120 дней. В гниющих легких трупа крупного рогатого скота, зарытого в землю, они гибнут через 167 дней, а в пораженных органах сохраняют жизнеспособность до 502 дней; в мокроте – 5–6 месяцев, а в высушенном состоянии в комнатных условиях – 4 месяца. При воздействии на инфицированную мокроту рассеянного света микобактерии гибнут 1–1,5 месяца. В легочной слизи крупного рогатого скота на пастбище летом они сохраняются до 2, зимой – до 5 месяцев. В сухих фекальных массах, находящихся в затемненном месте, погибают через 126 дней, тогда как на солнце срок жизнеспособности сокращается до 5 часов. Однако имеются совершенно расходящиеся данные, утверждающие, что в фекалиях животных, находящихся под действием солнца, дождя, замораживания и оттаивания, через год культура туберкулезных микобактерий не отличалась от исходной, за исключением снижения патогенности через 587 дней (Маккавейская, 1939).

Установлено, что при низких температурах (+4 °С) клеточные стенки и продуцируемые ими экзопродукты содержат больше ненасыщенных кислот с короткой углеродной цепью (C₁₀–C₁₂), что объясняется адаптацией клеток в ответ на изменение температуры окружающей среды (Shleeва et al., 2002). Считают, что синтез ненасыщенных кислот способствует сохранению проницаемости и текучести мембран и контролируется на уровне плазмид. Такая температурная адаптация имеет исключительное значение для выживания клеток (Павлова, Банникова, 2004).

Mycobacterium bovis под прямыми солнечными лучами погибает через 38 часов. Летние солнечные лучи обезвреживают микобактерии через 30 мин, весенние – через



1 час, зимние – через 2 часа, а ультрафиолетовое излучение – через 2–3 минуты (Ротов и др., 1978).

Большие расхождения в данных исследователей, вероятно, связаны с неодинаковой силой солнечного света на различных географических широтах, где выполнялись подобные исследования, определяемой степенью облачности, временем года и многими другими факторами.

Почва представляет собой биокосную систему, в которой благодаря деятельности микроорганизмов разлагается органическое вещество, высвобождается энергия, изменяется состав почвенного раствора, разрушаются минералы, происходит сложная миграция химических элементов из нижних горизонтов в верхние и в обратном направлении (Перельман, 1977). Естественно, в зависимости от создавшихся условий до момента исследования почвы на выделение микобактерий определяют расходящуюся в широких пределах частоту индикации отдельных видов в различных почвах. Выживаемость микобактерий туберкулеза и сохранение вирулентных свойств в различных почвах зависят от почвенно-географических, климатических и сезонных особенностей.

Из проб почвы выделены практически все известные виды микобактерий. Особенно часто выделяются быстрорастущие *M. phortuitum* из проб глинистых почв (Wolinsky, Rynearson, 1968). Из более половины образцов почв лесостепи и степи Украины (серые оподзоленные, черноземы, черноземы малогумусные и южные) изолировали *M. smegmatis*, реже *M. phlei* и *M. fortuitum*. Из нефтеносных почв западных областей Украины и почв вблизи газовых скважин изолировали *Mycobacterium* sp. (Квасников и др., 1974; Нестеренко, 1982).

В стерильной почве и в вытяжках из нее при температуре +37,5... 38,5 °С микобактерии не только сохраняют свою жизнеспособность, но и могут размножаться (Колычев, 1987).

Mycobacterium avium выживает в почвах Сибири, не изменяя своей вирулентности, до 12 и более месяцев (Посохин, 1952). В почвах Омской области на глубине 15 см в осенне-зимний период *M. bovis* сохранял вирулентность до 4 месяцев, а жизнеспособность до 15 месяцев. На глубине 5 см в летний период эти же микобактерии сохраняли вирулентные свойства до 3 месяцев, а *M. avium* – до 4 месяцев (Колычев, Сухотина, 1983). В мерзлотных почвах Якутии *M. bovis* и *M. avium* сохраняли жизнеспособность и вирулентность на поверхности почвы в течение 12 месяцев, на глубине 5 см – 27 месяцев и на глубине 10–20 см – 3 года (Посохин, 1952). *Mycobacterium bovis*, внесенный в почву поверхностно и на глубину 10 см, сохранял вирулентность в течение 26 месяцев в климатических условиях Таджикистана. В нижележащих слоях почвы микобактерии сохраняют жизнеспособность дольше, чем в поверхностных слоях (*M. avium* до 4 лет) (Ярбаев, 1993).

В зависимости от предельных сроков выживания в дерново-подзолистой супесчаной почве (*M. tuberculosis* – 3 месяца, *M. bovis* – 5 месяцев, *M. avium* – до 18 месяцев) повторно изолированные культуры микобактерий заметно отличались от исходных как морфологическими, так и вирулентными свойствами (Козлов, 1982).

Большое количество микобактерий изолировали из всех образцов почвы хвойных лесов, в связи с чем их считают одним из источников их распространения во внешней среде (Janowieck, 1972).

При изучении изменений, происходящих с *M. tuberculosis*, в образцах почвы, содержащих различное количество тяжелых металлов (20–30 г/т меди, 30–40 г/т хрома, 40–50 г/т никеля, 50–70 г/т цинка, 40–50 г/т свинца, 40–50 г/т никеля, 300–1000 г/т марганца), обнаружили их переход в L-формы, способные реверсировать в нормальные клетки и вызывать развитие патологических изменений у морских свинок (Сорокина, Катола, 2005).

Частота индикации микобактерий из проб почвы может быть зависима и от ее заселенности микроорганизмами-антагонистами и микроорганизмами-симбионтами. Так, в почвах, обсемененных *Bacillus mycoides*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Escherichia coli* и гри-



бами рода *Aspergillus* обнаружили наименьшее количество микобактерий (Ваксман, 1947; Шведова, Соколова, 1997), тогда как в ассоциации с дрожжами *Rhodotorulla glutini* даже *M. tuberculosis* может длительно храниться в почвенном покрове (7 месяцев), не теряя биологических свойств и вирулентности (Сорокина и др.,). Показано, что в ассоциации с дрожжами *M. tuberculosis* не только ускоряет свой рост на питательных средах, но даже способен развиваться в дрожжевых клетках, демонстрируя тем самым патогенные свойства (Лазовская, 1998). На этой основе разработана новая питательная среда для выделения и выращивания микобактерий, одним из составляющих ингредиентов которой является аутолизат дрожжей *S. cerevisiae* (Нуратинов и др., 1998).

Mycobacterium bovis длительно сохраняет жизнеспособность в глинистых засоленных почвах (до 23 месяцев) и может быть вынесен на поверхность произрастающими растениями (Кисленко, 1972, 2001).

Количественный и видовой состав микобактерий в почвах различных ландшафтов неравномерный. Так, из 64 % образцов глинистых почв, отобранных в разных штатах США, выделили *M. fortuitum*, тогда как в образцах почв Японии в 60,5 % случаев изолировали *M. aqri* и только в 1,5 % случаев – *M. fortuitum* (Wolinsky, Rynearson, 1968).

Прослежена зависимость распространенности микобактерий в почве от вертикальной поясности. Из проб почвы равнинной зоны в 25 % случаев выделили микобактерий, среди которых более 80 % составляли виды, отнесенные ко II и IV группам Раниона (*M. fortuitum*, *M. smegmatis*, *M. aqri*). Они также были выделены из 22,5 % образцов почв предгорной зоны (в основном быстрорастущие, нефотохромогенные), из проб почвы горной и высокогорной – в 2–3 раза меньше. Вместе с тем количество и разнообразие микобактерий в почвах пастбищ оказалось зависимым от степени интенсивности их использования для выпаса. Чем больше занавожена почва, тем чаще в ней обнаруживали микобактерий. Унавоженные почвы пахотных земель, огородов и садов больше заселены микобактериями IV группы Раниона, в основном *M. smegmatis* и *M. fortuitum* (Нуратинов, Халималов, 2004). Имеются сообщения о том, что туберкулезные микобактерии в почве могут оставаться жизнеспособными более 2 лет, на глубине 5–12 м – до 4 лет (Кузин, 1982; Кудяков, 1983), а *M. avium* в унавоженной почве – до 9 лет (Ярных, 1985).

Наиболее резистентными к почвенным условиям оказались *M. intracellulare* и *M. gordonae*. В нестерильной почве на глубине 15 см быстрорастущие микобактерии выживают 11–15 месяцев, скотохромогенные – 19 месяцев. Учитывая повсеместность распространения атипичных микобактерий, считают, что их следует рассматривать как нормальную (аутохтонную) почвенную микрофлору (Колычев, 1976).

Микобактерии, способные усваивать высшие газообразные гомологи метана, выделены из почв нефтеносных районов и вблизи газовых скважин, а *M. cuneatum* изолировали даже из образцов нефти и керна (Seto et al., 1975).

Вода также является одним из лимитирующих факторов окружающей среды, действующим на микроорганизмы. Туберкулезных микобактерий находили живыми через 150 дней после внесения в воду, а *M. avium* – через 18 месяцев. В сточных водах они сохраняются в течение 11–15 месяцев, в речной воде – 70 дней, в водопроводной воде – 5 месяцев, в проточной воде – свыше года (Ротов и др., 1978; Козлов, 1982).

На выживаемость микобактерий в воде большое влияние оказывает солнечный свет и температура. Установлено, что при хранении воды в летнее время под воздействием солнечных лучей (на открытом воздухе) микобактерии туберкулеза птичьего вида выживают не более 12 дней, а в темноте при комнатной температуре 23,5 месяца (Левченко, 1965).

Частота нахождения микобактерий и видовой состав в пробах воды зависит от источников происхождения. По разным литературным данным, микобактерий обнаружили: в питьевой водопроводной воде (*M. kansasii*, *M. gordonae*, *M. scrofulaceum*, *M. cytaea*, *M. fortuitum*, *M. austroafricanum*); в воде плавательных бассейнов (*M. kansasii*, *M. marinum*, *M. gordonae*, *M. flavescens*, *M. scrofulaceum*, *M. terre*, *M. fortuitum*, *M. aurum*,



M. parafortuitum); в морской воде (*M. kansasii*, *M. marinum*, *M. scrofulaceum*); в пресной воде (*M. kansasii*, *M. marinum*, *M. scrofulaceum*); в аквариумной воде (те же, что и в питьевой водопроводной воде); в горячих источниках (*M. kansasii*, *M. marinum*); в речной воде (*M. gordonae*, *M. intracellulare*); в дождевой воде (*M. intracellulare*); в загрязненной нефтью воде (*M. intracellulare*, *M. fortuitum*) (Wolinsky, Rynearson, 1968; Dawson, 1971; Biggs et al., 1980; Roberts, 1981; Рыбка и др., 1981; Ильина и др., 1982).

Из 59 проб воды, отобранных из различных источников (речная, артезианская, геотермальная, водопроводная, стоячих водоемов), в среднем в 13,6 % случаев выделили *M. fortuitum*, *M. marinum*, *M. intracellulare*. С наибольшей частотой (22,2 %) их изолировали из проб воды стоячих водоемов. *Mycobacterium marinum* был обнаружен в геотермальной воде, с температурой на выходе +54 °С. Следует отметить, что геотермальная вода, содержащая 5,2 г/л минеральных солей, оказывала стимулирующее влияние на рост и размножение микобактерий. Разработанная на основе геотермальной воды питательная среда оказалась наиболее эффективной в сравнении с традиционно используемыми в бактериологии туберкулеза (Нуратинов и др., 2005).

Растительность занимает промежуточное положение в цепи передачи микобактерий из почвы человеку и животным. Среди эпифитной микрофлоры микобактерии являются редкими поселенцами, поскольку они не находят на растительных покровах необходимых условий обитания. Выделения некоторых растений оказывают даже подавляющее рост и развитие микобактерий влияние (например *Pinus silvestra*). Именно поэтому противотуберкулезные санатории стараются размещать в сосновых борах.

В литературе сравнительно редко встречаются работы, посвященные определению количественного и видового состава микобактерий в филлосфере. Имеющиеся данные утверждают о том, что микобактерии могут быть вынесены из почвы растущими растениями, и чаще всего их обнаруживают на покровах низкорослых или стелющихся по почве трав, на корнях, корнеплодах и овощах.

Только в 4 из 102 проб овощей и зелени (томаты, огурцы, картофель, укроп, петрушка) удалось изолировать микобактерии, в основном *M. terre*. Очень редко микобактерии обнаруживали в глубине тканей корнеплодов и овощей, что указывает на возможность их проникновения через корневую систему растения и движения по направлению тока жидкости вверх по кроне (Нуратинов, Халималов, 2004).

В растительных кормах обнаруживают больше микобактерий. Вероятно, обсеменение в этом случае происходит в процессе кормопроизводства (уборка урожая, сенокосшение, силосование и т. д.), поскольку в это время, с одной стороны, многократно увеличивается прямой контакт филлосферы с почвой, а с другой – многие атипичные микобактерии способны расти и даже размножаться на мертвой растительной ткани.

Наибольшее число атипичных микобактерий обнаружили в кукурузном силосе (25,9 %), сене разнотравном (17,6 %), в соломе (13,3 %) и в комбикорме (10,5 %). Частота выделения и видовой состав микобактерий зависимы от вертикальной поясности ландшафта, где они заготовлены (Вердиева и др., 2001).

В 25 % случаев выделили микобактерий из объектов внешней среды и в 17,6 % – из кормов в свиноводческих хозяйствах Хорватии (Dawson, 1971).

Навоз для микобактерий туберкулеза является защитной от воздействия неблагоприятных факторов средой. Мнения авторов в отношении сроков выживаемости микобактерий в навозе расходятся в широких пределах. Вероятно, такое положение связано с тем, что исследования проводились в во многом отличающихся природно-климатических зонах и при различных условиях его происхождения и хранения. Так, например, в подстилочном навозе в условиях центральной зоны страны микобактерии сохраняются более 7 месяцев, а в жидком навозе – 475 дней. В навозной жиже на открытом воздухе под воздействием рассеянного света в условиях Таджикистана *M. bovis* сохраняет вирулентность до 280 дней (Ярбаев, 1993). В глубокой несменяемой подстилке из древесных опилок и стружки, находящейся непосредственно на земле в неотапливаемом помещении, *M. avium*



сохраняет вирулентность 9,5 лет (Определитель..., 1997а, б). *Mycobacterium bovis* в опилках сохранял вирулентность при температуре +5... 20 °С 4–11 месяцев, а *M. avium* – 3 месяца; продолжительность выживания у *M. bovis* – 16 месяцев, у *M. avium* – 18 месяцев. В глубокой подстилке из измельченных стержней кукурузы *M. avium* сохраняют жизнеспособность 12 месяцев (Левченко, 1965).

В навозе на глубине 0,5–1 см *M. avium* выживал в течение 15 суток, в навозе из торфа и конских фекалий – 8 месяцев. Он оставался жизнеспособным в навозе с соломенной подстилкой и гниющими материалами около года, а в условиях Сибири до 7 лет, в сточных водах – 15 месяцев (Кузин, 1992).

Разнообразен видовой состав микобактерий, выделенных из проб навоза. При исследовании 126 проб навоза, взятых из различных хозяйств Дагестана, были выделены 1 штамм *M. tuberculosis*, 4 штамма *M. bovis*, 5 штаммов микобактерий I, 1 штамм III и 11 штаммов IV группы Раниона (Нуратинов, Халималов, 2004).

В продуктах животного происхождения микобактерии удерживаются различное время. По одним данным, в молоке они гибнут в течение 305 дней, а по другим (в скисшем молоке) – инактивируются через 2 недели (Ротов и др., 1978). В молоке, хранящемся в холодильнике, *M. bovis* сохранял жизнеспособность до 240–280 дней (Ярных, 1985). При обеззараживании молока инфракрасным электронагревом *M. bovis* терял вирулентность и жизнеспособность при 75 °С за 1 минуту, а *M. tuberculosis* и *M. avium* при 77–80 °С через 30 секунд. При нагревании молока до 85 °С *M. bovis* погибает в течение 30 минут, при 90 °С – через 4 минуты, а при кипячении – через 3 минуты (Кузин, 1992). При исследовании 150 проб молока выделили 1 штамм *M. bovis*, 1 штамм I, 2 штамма II, 2 штамма III и 7 штаммов IV групп Раниона (Нуратинов, Халималов, 2004). В свежем масле при 4 °С микобактерии сохраняются до 10 месяцев, а в соленом при обычной температуре погибают через 10 дней. В твердых сырах живые микобактерии обычно не обнаруживаются, а в других видах сыров могут сохраняться до 260 дней. В замороженном мясе микобактерии остаются жизнеспособными до 1 года, а в соленом мясе – 1,5 месяца (Кассич, 1990). Сравнительно более широко изучены микобактерии, выделенные из биоматериалов, полученных от больных туберкулезом, сенсibilизированных к туберкулину сельскохозяйственных животных, аналогичного материала от диких животных и клинических образцов. Такое положение не представляется удивительным, поскольку диагностика и дифференциальная диагностика туберкулеза в конечном итоге связана с выделением и идентификацией изолированных культур. Есть основания полагать, что количественный и видовой состав выделенных из биоматериалов культур сопоставим с аналогичными результатами, полученными при идентификации штаммов, изолированных из проб почвы, растительности, воды, кормов и других объектов внешней среды, снятых в пределах определенных ландшафтов.

От реагировавшего на туберкулин крупного рогатого скота в Эстонии выделены микобактерии комплекса *avium – intracellulare* в 64 % случаев, *M. scrofulaceum* – 10,4 %, *M. gastri* – в 6,6 %, *M. phlei* – в 5,2 %, *M. gordonae* – в 3,9 % и *M. fortuitum* – в 63,9 % случаев. От свиней в большинстве случаев (92,5–95 %) выделяли микобактерий комплекса *avium – intracellulerae* (Мартма, 1982).

Около 90 % культур, выделенных из биоматериалов от свиней и больных микобактериозом людей в Латвии, составлял комплекс *avium – intracellulerae*. Аналогичные результаты получены в условиях Литвы. Однако исследования, проведенные в Белоруссии, показали иную картину. Из материала, отобранного от свиней с туберкулезоподобными изменениями во внутренних органах, чаще всего (90 %) изолировали нефотохромогенные и лишь в 8,1 % случаев быстрорастущие микобактерии (Кассич, 1990; Румачик, 1990).

В Западном Полесье Украины из биоматериалов от животных чаще всего (в 60,7 % случаев) выделяли нефотохромогенные, затем скотохромогенные (31,2 %) и реже быстрорастущие микобактерии (8,1 %). В зоне степи и лесостепи в таком же мате-



риале в большинстве случаев обнаруживали быстрорастущие (*M. fortuitum*, *M. phlei*, *M. vacce*), затем нефотохромогенные и реже всего скотохромогенные микобактерии. В Харьковской и Ровенской областях Украины в основном выделяли скотохромогенные (*M. scrofulaceum*, *M. gordonae*), реже быстрорастущие и меньше всего нефотохромогенные (*avium – intracellulareae*, *M. gastris* и *M. triviale*) виды (Кочмарский, 1974; Кассич, 1990).

Из проб биоматериалов сенсibilизированного крупного рогатого скота чаще всего выделяли культуры микобактерий, относящихся к группе нефотохромогенных, затем быстрорастущих и реже всего скотохромогенных микобактерий (Байтерякова и др., 1982).

В 64,2 % случаев от крупного рогатого скота в Пензенской области выделили быстрорастущие микобактерии (*M. fortuitum*, *M. phlei*). Затем по частоте следовали микобактерии комплекса *avium – intracellulare* (28,6 %) и редко встречались скотохромогенные (*M. scrofulaceum*, *M. gordonae*) виды (Кудяков, 1983).

В Сибири и на Дальнем Востоке крупный рогатый скот чаще сенсibilизируется *M. fortuitum* и *M. smegmatis* (15,4 % случаев) и значительно реже (2,6 %) – микобактериями комплекса *avium – intracellulare* (Донченко, Донченко, 1994).

Из биоматериалов, реагировавших на туберкулин крупного рогатого скота, в Республике Дагестан выделили 44 штамма (17,6 %) микобактерий, в числе которых идентифицировали 1 культуру *M. tuberculosis*, 12 – *M. bovis*, 13 – II, 1 – III и 12 – IV групп Раниона (Нуратинов, Устаров, 1997).

Широта ареала микобактерий не заканчивается только на сельскохозяйственных животных. Они выделены из органов и тканей многих тепло- и холоднокровных животных, насекомых. Кроме возбудителей туберкулеза, которым свойственно преимущественно поражение определенных видов животных и человека, атипичные виды микобактерий были изолированы из биологического материала: оленей (*M. intracellulare*, *M. kansasii*, *M. terre*); рыб (*M. marinum*); обезьян (*M. scrofulaceum*, *M. simie*); морских свинок (*M. flavescens*); крупного рогатого скота (*M. scrofulaceum*, *M. avium*, *M. intracellulare*, *M. vacce*, *M. fortuitum*, *M. smegmatis*, *M. paratuberculosis*, *M. xenopei*); свиней (*M. scrofulaceum*, *M. paratuberculosis*, *M. porcinum*, *M. triviale*, быстрорастущие IV группы Раниона); птиц (*M. scrofulaceum*, *M. intracellulare*); овец (*M. scrofulaceum*, *M. paratuberculosis*); насекомых (*M. intracellulare*); кабанов (*M. terrae*); муфлонов (*M. terrae*); ламантинов (*M. chelonei*, *M. abscessus*); аквариумных рыб (*M. chelonei*, *M. abscessus*); цыплят (*M. chitae*); дождевых червей (*M. bovis*); полевых мышей (*M. terrae*); диких голубей (*M. intracellulare*) и т. д. Следует также отметить, что из клинических образцов выделены представители практически всех групп Раниона и все облигатно патогенные микобактерии (Wolinsky, Rynearson, 1968; Dawson, 1971; Biggs et al., 1980; Roberts, 1981; Ильина и др., 1982; Кассич, 1990; Ярбаев, 1993; Нуратинов, Халималов, 2004).

Как видно из изложенного, условия среды определяют интенсивность развития того или иного вида микобактерий в определенных ландшафтах и их циркуляцию в макроорганизме. На воздействие различных элементов среды как у макро-, так и у микроорганизмов проявляется ответная реакция, что послужило основой разработки учения о «лимитирующих факторах». Это понятие применимо не только к необходимым для жизнедеятельности микобактерий химическим элементам, но и ко всем другим экологическим факторам (температура, влажность, условия аэрации и т. д.). Минимум и максимум интенсивности фактора определяют пределы выносливости вида. За этими пределами в силу резко выраженных экстремальных условий, непереносимых микроорганизмом, существование вида невозможно. Наиболее благоприятен для вида оптимум интенсивности экологического фактора, занимаемый обычно срединное положение. Это положение значительно уже, чем пределы выносливости вида. В то же время характер и механизмы взаимодействия микроорганизмов с макроорганизмом также многообразны и играют ре-



шающую роль в жизни и эволюции многих видов бактерий, являющихся важным экологическим фактором, определяющим многие стороны эволюционных изменений человека и животных.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Байтерякова Т.И., Рубцова И.Н., Макаров Ю.А. 1982. Персистирование микобактерий в организме крупного рогатого скота. *Проблемы туберкулеза*. 11: 59–62.
- Ваксман З.А. 1947. Антагонизм микробов и антибиотические вещества. М.: Иностранная литература. 392 с.
- Василев В.Н. 1971. Микобактериозы и микозы легких. София: Медицина и физкультура. 382 с.
- Вейсфейлер Ю.К. 1975. Биология и изменчивость микобактерий туберкулеза и атипичных микобактерий. Будапешт: Академия наук Венгрии. 327 с.
- Вердиева Э.А., Нуралинов Р.А., Баратов М.О. 2001. Микобактериальный пейзаж в животноводческих районах РД. *В кн.*: Тезисы докладов координационного совещания и конференции. Омск: 75–78.
- Донченко А.С., Донченко В.С. 1994. Туберкулез крупного рогатого скота, верблюдов, яков, овец и пантовых оленей. Новосибирск: РАСХН, Сиб. отделение, ИЭВСиДВ. 353 с.
- Земскова З.С., Дорожкова И.Р. 1984. Скрыто протекающая туберкулезная инфекция. М.: Медицина. 220 с.
- Зыков М.П., Ильина Т.В. 1978. Потенциально патогенные микобактерии и лабораторная диагностика микобактериозов. М.: Медицина. 174 с.
- Ильина Т.Б., Данко Ю.Ю., Урбан В.П. 1982. Распространение потенциально патогенных и сапрофитных микобактерий в природе и среди домашних животных. *В кн.*: Ленинградский ветеринарный институт. Сборник научных трудов. Вып. 72. Инфекционные и инвазионные болезни сельскохозяйственных животных в хозяйствах Нечерноземной зоны РСФСР. Л.: 46–52.
- Касич Ю.Я. 1990. Туберкулез животных и меры борьбы с ним. Киев: Урожай. 303 с.
- Квасников Е.И., Нестеренко О.А., Панченко Л.П. 1974. Быстрорастущие бактерии рода *Mycobacterium* Lehman and Neumann, выделенные из почв Украины. *Биологические науки*. 11: 96–101.
- Кисленко В.Н. 1972. Выживаемость микобактерий туберкулеза бычьего типа в почве пастбищ. *Ветеринария*. 6: 48–50.
- Кисленко В.Н. 2001. Экология *M. bovis* и *M. avium* в почве. *В кн.*: Актуальные вопросы ветеринарии. Материалы научно-практической конференции факультета ветеринарной медицины НГАУ (Новосибирск, 2001). Новосибирск: 41–46.
- Клебанова А.А. 1931. К вопросу о влиянии физических факторов на жизнеспособность БК. *Проблемы туберкулеза*. 2: 202–206.
- Козлов В.С. 1982. Биологические свойства микобактерий разных видов, выделенных из почвы. *Проблемы туберкулеза*. 3: 65–68.
- Колычев Н.М. 1976. Характеристика микобактерий, изолированных из объектов звероводческих и животноводческих ферм. *В кн.*: Сибирский научно-исследовательский ветеринарный институт. Сборник научных трудов. Вып. 2. Омск: 47–55.
- Колычев Н.М. 1987. О сохранении вирулентности микобактерий во внешней среде. *Ветеринария*. 5: 29–32.
- Колычев Н.М., Сухотина В.П. 1983. Дезинфекция почвы при туберкулезе. *Ветеринария*. 4: 22–23.
- Кочмарский А.Ф. 1974. Изменчивость разных типов микобактерий и их роль в эпизоотологии туберкулеза. *Ветеринария*. 38: 12–18.
- Кудяков В.Н. 1983. Сенсибилизирующие и патогенные свойства атипичных быстрорастущих микобактерий в опытах на морских свинках. *Бюллетень ВИЭВ*. 51: 10–11.
- Кузин А.И. 1982. Оздоровление животноводческих хозяйств от туберкулеза. М.: Россельхозиздат. 103 с.
- Кузин А.И. 1992. Туберкулез сельскохозяйственных животных и его профилактика. М.: Россельхозиздат. 189 с.
- Лазовская А.Л. 1998. Способ определения обсемененности патогенными микобактериями объектов окружающей среды. Патент РФ № 2115734.
- Левченко И.Д. 1965. Изучение выживаемости микобактерий туберкулеза птичьего типа в почве, воде, помете и глубокой подстилке. Автореф. дис. ... к.в.н. Харьков. 21 с.
- Литвин В.Ю., Гинзбург А.Л., Пушкарева В.И., Романова Ю.М., Боев В.В. 1998. Эпидемиологические аспекты экологии бактерий. М.: Фарма Рус-Принт. 256 с.
- Маккавейская А.И. 1939. О стойкости туберкулезных палочек в фецесе и органах крупного рогатого скота. *Советская ветеринария*. 7: 44–45.
- Мартма О.В. 1982. Современное состояние проблемы атипичных микобактерий в ветеринарии. *Ветеринария*. 5: 22–24.
- Нестеренко О.А. 1982. Систематика нокардиоподобных и коринеподобных бактерий. Автореф. дис. ... д.б.н. Киев. 49 с.
- Нестеренко О.А., Квасников Е.И., Ногина Т.М. 1985. Нокардиоподобные и коринеподобные бактерии. Киев: Наукова думка. 333 с.
- Нуралинов Р.А., Вердиева Э.А., Гаргацов А.А. 1998. Влияние качественного состава питательной среды на выделение и культивирование микобактерий, нокардий и родококков. *В кн.*: Разработка и производ-



- ство диагностических сухих питательных сред и микротестсистем: Тезисы докладов (Махачкала, 1998). Махачкала: 103–105.
- Нуратинов Р.А., Казиахмедов З.А., Найманов А.Х., Овдиенко Н.П. 2005. Питательная среда для выделения и выращивания микобактерий. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2: 77–84.
- Нуратинов Р.А., Устаров Р.Д. 1997. Идентификация микобактерий, выделенных из биоматериалов. *В кн.: Международная конференция, посвященная 30-летию Прикаспийского ЗНИВИ «Современное состояние и перспективы интеграции ветеринарной науки и практики в условиях реформирования сельскохозяйственного производства прикаспийского региона»: Тезисы докладов (Махачкала, 1997).* Махачкала: ПЗНИВИ: 44.
- Нуратинов Р.А., Халималов М.М. 2004. Микроорганизмы рода микобактериум в биогеоценозах РД. *Вестник ДНЦ РАН*. 16: 52–58.
- Определитель бактерий Берджи. Т. 1. 1997а. М.: Мир. 432 с.
- Определитель бактерий Берджи. Т. 2. 1997б. М.: Мир. 363 с.
- Павлова И.Б., Банникова Д.А. 2004. Экологические аспекты существования и развития популяций микобактерий. *Ветеринарная патология*. 1–2: 65–68.
- Перельман А.И. 1977. Биокосные системы Земли. М.: Наука. 137 с.
- Посохин Е.Г. 1952. Выживаемость туберкулезных бацилл птичьего типа в почве усадебных территорий. *В кн.: Сибирский научно-исследовательский ветеринарный институт. Сборник научных трудов.* Вып. 4. Новосибирск: 139–146.
- Пушкарева В.И. 1994. Патогенные бактерии в почвенных и водных сообществах: Дис. ... д.б.н. М. 220 с.
- Ротов В.И., Кокуричев П.И., Савченко П.Е., Трач Ю.А. 1978. Туберкулез сельскохозяйственных животных. Киев: Урожай. 238 с.
- Рубцова И.Н. 1983. Изменение формы микобактерий в организме животных и их значение в бактериологической диагностике туберкулеза. *Бюллетень ВИЭВ*. 51: 32–36.
- Рудой Н.М. 1970. О мутагенном и бактерицидном действии ультрафиолетовых лучей на микобактерии туберкулеза. *Проблемы туберкулеза*. 2: 4–8.
- Румачик И.И. 1990. Взаимосвязь выделения микобактерий из материала от реагирующего на туберкулин скота и объектов внешней среды. *В кн.: Труды ВИЭВ.* Вып. 28. Минск: 47–51.
- Рыбка Л.Н., Макаревич Н.М., Виноградова Р.Г. 1981. Нетуберкулезные микобактерии во внешней среде. *Проблемы туберкулеза*. 7: 57–60.
- Сомов Г.А., Литвин В.Ю. 1998. Сапрофитизм и паразитизм патогенных бактерий. Новосибирск: Наука. 207 с.
- Сорокина А.И., Кандыбина Т.В., Катола В.М. 2005. Влияние почв на морфофизиологические свойства *M. tuberculosis*, ассоциированных с дрожжами *Rhodotorula glutinis*. *В кн.: Сборник научных трудов, посвященный 70-летию ДальЗНИВИ.* Благовещенск: Дальневосточный зональный научно-исследовательский ветеринарный институт: 47–49.
- Сорокина А.И., Катола В.М. 2005. Формы изменчивости микобактерий туберкулеза в почве пастбищ и загонов. *В кн.: Сборник научных трудов, посвященный 70-летию ДальЗНИВИ.* Благовещенск: Дальневосточный зональный научно-исследовательский ветеринарный институт: 44–46.
- Шведова Н.И., Соколова Г.Н. 1997. Влияние микробов-антагонистов на микобактерии туберкулеза. *В кн.: Научные основы развития животноводства Западной Сибири.* Омск: 65–66.
- Ярбаев Н. 1993. Туберкулез крупного рогатого скота в Республике Таджикистан. Автореф. дис. ... д.в.н. Новосибирск. 38 с.
- Ярных В.С. 1985. Санитарные мероприятия в системе противозооэпизоотической защиты. *Ветеринария*. 11: 26–30.
- Biggs C.B., Pyke T.R., Wovcha M.C. 1980. Process for microbial transformation of steroids. USA patent No 4211841.
- Dawson D.I. 1971. Potencial pathogens among strains of mycobacteria isolated from house-dust. *Medical Journal of Australia*. 1: 679–681.
- Frey C., Hagan W.A. 1931. The distribution of acid-fast bacteria in soil. *The Journal of Infectious Diseases*. 49(6). 497–506.
- Frobisher M., Klein G.C., Cummings M.M. 1949. Preservation of mycobacteria by desiccation in vacuo. *American review of tuberculosis*. 60: 621–627.
- Janowieck M. 1972. Atypowe pratki w patologii gruz licy ludzi i swerstz-met. *Veterinary*. 28(7): 593–600.
- Kubica G.P., Good R.C. 1981. The genus *Mycobacterium* (except *M. leprae*). *In: The Procariotes*. Vol. 2. Berlin: Springer: 1962–1984.
- Kuhller G.K., Taneja R., Kaur S., Verma I.N. 1982. Lipid composition and virulence of *Mycobacterium tuberculosis* H₃₇R_v. *Australian journal of experimental biology and medical science*. 60(5): 541–547.
- Roberts G.D. 1981. Mycobacteria and Nocardia. *In: Laboratory Procedures in Clinical Microbiology*. New York – Heidelberg – Berlin: Springer Verlag: 365–406.
- Seto N., Sakayanagi S., Jizuca H. 1975. C₁-Compounds utiliziers isolated from the oil and natural gas field in Japan. *In: Microbial growth on C1-compounds: proceedings of the International Symposium on Microbial Growth on C1-Compounds (September 5, 1974, Tokyo, Japan).* Suita, Japan : Society of Fermentation Technology: 35–44.



- Shleeva M.O., Bagramyan K., Telkov M.V., Mukamolova G.V., Young M., Kell D.B., Kaprelyants A.S. 2002. Formation and resuscitation of "non-culturable" cells of *Rhodococcus rhodochrous* and *Mycobacterium tuberculosis* in prolonged stationary phase. *Microbiologi*. 148(5): 1581–1591.
- Tsucamura M. 1971. Proposal of a new genus, *Gordona*, for slightly acid-fast organisms occurring in sputa of patients with pulmonary disease and in soil. *Journal of general microbiology*. 68: 15–26.
- Wolinsky E., Rynearson T. 1968. *Mycobacteria* in soil and their relation to disease-associated strains. *The American review of respiratory disease*. 97(6): 1032–1037.

REFERENCES

- Bayteryakova T.I., Rubtsova I.N., Makarov Yu.A. 1982. The persistence of mycobacteria in the body of cattle. *Problemy tuberkuleza*. 11: 59–62 (in Russian).
- Biggs C.B., Pyke T.R., Wovcha M.C. 1980. Process for microbial transformation of steroids. USA patent No 4211841.
- Dawson D.I. 1971. Potential pathogens among strains of mycobacteria isolated from house-dust. *Medical Journal of Australia*. 1: 679–681.
- Donchenko A.S., Donchenko V.S. 1994. Tuberkulez krupnogo rogatogo skota, verblyudov, yakov, ovets i pantovykh oleney [Tuberculosis of cattle, camels, yaks, sheep and deer antler]. Novosibirsk: Russian Academy of Agricultural Sciences Publ. 353 p. (in Russian).
- Frey C., Hagan W.A. 1931. The distribution of acid-fast bacteria in soil. *The Journal of Infectious Diseases*. 49(6): 497–506.
- Frobisher M., Klein G.C., Cummings M.M. 1949. Preservation of mycobacteria by desiccation in vacuo. *American review of tuberculosis*. 60: 621–627.
- Il'ina T.B., Danko Yu.Yu., Urban V.P. 1982. The spread of potentially pathogenic and saprophytic mycobacteria in nature and among domestic animals. In: Leningradskiy veterinarnyy institut. Sbornik nauchnykh trudov. Vyp. 72. Infektsionnye i invazionnye bolezni sel'skokhozyaystvennykh zhivotnykh v khozyaystvakh Nepochnozemyy zony RSFSR [Leningrad Veterinarian Institute. Collected scientific works. Iss. 72. Infectious and parasitic diseases of livestock in farms of Black Earth Region of the RSFSR]. Leningrad: 46–52 (in Russian).
- Janowieck M. 1972. Atypowe pratki w patologii gruz licy ludzi i swerst-met. *Veterinary*. 28(7): 593–600.
- Kassich Yu.Ya. 1990. Tuberkulez zhivotnykh i mery bor'by s nim [Tuberculosis of animals and its control]. Kiev: Urozhay. 303 p. (in Russian).
- Kislenko V.N. 1972. Survival of bovine type of tubercle bacilli in the soil of pastures. *Veterinariya*. 6: 48–50 (in Russian).
- Kislenko V.N. 2001. Ecology of *M. bovis* and *M. avium* in soil. In: Aktual'nye voprosy veterinarii. Materialy nauchno-prakticheskoy konferentsii fakul'teta veterinarnoy meditsiny NGAU [Actual questions of veterinary medicine. Proceedings of the Conference of the Faculty of Veterinary Medicine of Novosibirsk State Agrarian University (Novosibirsk, 2001)]. Novosibirsk: 41–46 (in Russian).
- Klebanova A.A. 1931. On the influence of physical factors on the viability of bacterial cells. *Problemy tuberkuleza*. 2: 202–206 (in Russian).
- Kochmarsky A.F. 1974. The variability of different types of mycobacteria and their role in the epizootiology of tuberculosis. *Veterinariya*. 38: 12–18 (in Russian).
- Kolychev N.M. 1976. Characteristics of mycobacteria isolated from objects of fur and livestock farms. In: Sibirskiy nauchno-issledovatel'skiy veterinarnyy institut. Sbornik nauchnykh trudov [Siberian Research Veterinary Institute. Collected scientific works]. Iss. 2. Omsk: 47–55 (in Russian).
- Kolychev N.M. 1987. On the conservation of virulence of mycobacteria in the environment. *Veterinariya*. 5: 29–32 (in Russian).
- Kolychev N.M., Sukhotina V.P. 1983. Soil disinfection in tuberculosis. *Veterinary Medicine*. *Veterinariya*. 4: 22–23 (in Russian).
- Kozlov V.S. 1982. Biological properties of different species of mycobacteria isolated from the soil. *Problemy tuberkuleza*. 3: 65–68 (in Russian).
- Kubica G.P., Good R.C. 1981. The genus *Mycobacterium* (except *M. leprae*). In: The Procariotes. Vol. 2. Berlin: Springer: 1962–1984.
- Kudyakov V.N. 1983. Sensitizing and pathogenic properties of atypical mycobacteria in experiments on guinea pigs. *Byulleten' VIEV*. 51: 10–11 (in Russian).
- Kuhller G.K., Taneja R., Kaur S., Verma I.N. 1982. Lipid composition and virulence of *Mycobacterium tuberculosis* H₃₇R_u. *Australian journal of experimental biology and medical science*. 60(5): 541–547.
- Kuzin A.I. 1982. Ozdorovlenie zhivotnovodcheskikh khozyaystv ot tuberkuleza [Health improvement of livestock farms from tuberculosis]. Moscow: Rosselkhozizdat. 103 p. (in Russian).
- Kuzin A.I. 1992. Tuberkulez sel'skokhozyaystvennykh zhivotnykh i ego profilaktika [Tuberculosis of livestock and its prevention]. Moscow: Rosselkhozizdat. 189 p. (in Russian).
- Kvasnikov E.I., Nesterenko O.A., Panchenko L.P. 1974. Fast-growing bacteria of the genus *Mycobacterium* Lehman and Neumann, isolated from soils of Ukraine. *Biologicheskie nauki*. 11: 96–101 (in Russian).



- Lazovskaya A.L. 1998. A method for determining of contamination by pathogenic mycobacteria of the environment. Patent of Russian Federation No 2115734. Published 20.07.1998 (in Russian).
- Levchenko I.D. 1965. Izuchenie vyzhivaemosti mikobakteriy tuberkuleza ptich'ego tipa v pochve, vode, pomete i glubokoy podstilke [Study of survival rate of the avian type of tuberculosis in soil, water, litter, and deep litter: PhD Abstract]. Kharkov. 21 p. (in Russian).
- Litvin V.Yu., Ginzburg A.L., Pushkareva V.I., Romanova Yu.M., Boev V.V. 1998. Epidemiologicheskie aspekty ekologii bakteriy [Epidemiological aspects of ecology of bacteria]. Moscow: Farma Rus-Print. 256 p. (in Russian).
- Makkaveyskaya A.I. 1939. On durability of tubercle bacilli in feces and organs of cattle. *Sovetskaya veterinariya*. 7: 44–45 (in Russian).
- Martma O.V. 1982. Current status of atypical mycobacteria in veterinary medicine. *Veterinariya*. 5: 22–24.
- Nesterenko O.A. 1982. Sistematika nokardiopodobnykh i korinepodobnykh bakteriy [Systematics of nokardioform and coryneform bacteria: SciD Abstract]. Kiev. 49 p. (in Russian).
- Nesterenko O.A., Kvasnikov E.I., Nogina T.M. 1985. Nokardiopodobnye i korinepodobnye bakterii [Nokardioform and coryneform bacteria]. Kiev: Naukova dumka. 333 p. (in Russian).
- Nuratinov R.A., Halimalov M.M. 2004. Microorganisms of the genus *Mycobacterium* in ecosystems of Republic of Dagestan. *Vestnik DNTs RAN*. 16: 52–58 (in Russian).
- Nuratinov R.A., Kaziakhmedov Z.A., Naimanov A.Kh., Ovdienko N.P. 2005. The nutrient medium for the isolation and cultivation of mycobacteria. *Sibirskiy vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki*. 2: 77–84 (in Russian).
- Nuratinov R.A., Ustarov R.D. 1997. Identification of mycobacteria isolated from biomaterials. In: Mezhdunarodnaya konferentsiya, posvyashchennaya 30-letiyu Prikaspiyskogo ZNIVI "Sovremennoe sostoyanie i perspektivy integratsii veterinarnoy nauki i praktiki v usloviyakh reformirovaniya sel'skokhozyaystvennogo proizvodstva prikaspiyskogo regiona": Tezisy dokladov [International Conference dedicated to the 30th anniversary of the Caspian Zonal Research Veterinary Institute "Contemporary state and prospects of integration of veterinary science and practice in terms of reforming the agricultural production in the Caspian region": Theses of reports (Makhachkala, 1997). Makhachkala: Caspian Zonal Research Veterinary Institute Publ.: 44 (in Russian).
- Nuratinov R.A., Verdiyeva E.A., Gargatsov A.A. The influence of the qualitative composition of the culture medium for the isolation and cultivation of mycobacteria and *Rhodococcus pectoris*. In: Razrabotka i proizvodstvo diagnosticheskikh sukhikh pitatel'nykh sred i mikrotestsystem: Tezisy dokladov [Development and production of diagnostic dry culture media and mikrotestsystems: Abstracts (Makhachkala, 1998)]. Makhachkala: 103–105 (in Russian).
- Opredelitel' bakteriy Berdzhii [Bergey's Manual of Determinative Bacteriology]. Vol. 1. 1997b. Moscow: Mir. 432 p. (in Russian).
- Opredelitel' bakteriy Berdzhii [Bergey's Manual of Determinative Bacteriology]. Vol. 2. 1997b. Moscow: Mir. 363 p. (in Russian).
- Pavlova I.B., Bannikova D.A. 2004. Ecological aspects of the existence and development of populations of mycobacteria. *Veterinarnaya patologiya*. 1–2: 65–68 (in Russian).
- Perelman A.I. 1977. Biokosnye sistemy Zemli [Ecosystems of the Earth]. Moscow: Nauka. 137 p. (in Russian).
- Posokhin E.G. 1952. Survival of avian type of tubercle bacilli in the soil of farmsteads. In: Sibirskiy nauchno-issledovatel'skiy veterinarnyy institut. Sbornik nauchnykh trudov [Siberian Research Veterinary Institute. Collected scientific works. Collection of scientific papers]. Iss. 4. Novosibirsk: 139–146 (in Russian).
- Pushkareva V.I. 1994. Patogennye bakterii v pochvennykh i vodnykh soobshchestvakh [Pathogenic bacteria in the soil and aquatic communities: SciD Thesis]. Moscow. 220 p. (in Russian).
- Roberts G.D. 1981. Mycobacteria and Nocardia. In: Laboratory Procedures in Clinical Microbiology. New York – Heidelberg – Berlin: Springer Verlag: 365–406.
- Rotov V.I., Kokurichev P.I., Savchenko P.E., Trach Yu.A. 1978. Tuberkulez sel'skokhozyaystvennykh zivotnykh [Tuberculosis of farm animals]. Kiev: Urozhay. 238 p. (in Russian).
- Rubtsova I.N. 1983. Changing of form of mycobacteria in animals and their importance in the bacteriological diagnosis of tuberculosis. *Byulleten' VIEV*. 51: 32–36 (in Russian)
- Rudoy N.M. 1970. On the mutagenic and bactericidal effect of UV rays on *Mycobacterium tuberculosis*. *Problemy tuberkuleza*. 2: 4–8 (in Russian)
- Rumachik I.I. 1990. Relationship of isolation of mycobacteria from material and reacting to tuberculin livestock and environmental. In: Trudy VIEV [Proceedings of All-Russian Research Institute of Experimental Veterinary] Iss. 28. Minsk: 47–51 (in Russian).
- Rybka L.N., Makarevich N.M., Vinogradova R.G. 1981. Non-tuberculous mycobacteria in the environment. *Problemy tuberkuleza*. 7: 57–60 (in Russian).
- Seto N., Sakayanagi S., Jizuca H. 1975. C₁-Compounds utilizers isolated from the oil and natural gas field in Japan. In: Microbial growth on C₁-compounds: proceedings of the International Symposium on Microbial Growth on C₁-Compounds (September 5, 1974, Tokyo, Japan). Suita, Japan: Society of Fermentation Technology: 35–44.
- Shleeva M.O., Bagryan K., Telkov M.V., Mukamolova G.V., Young M., Kell D.B., Kaprelyants A.S. 2002. Formation and resuscitation of "non-culturable" cells of *Rhodococcus rhodochrous* and *Mycobacterium tuberculosis* in prolonged stationary phase. *Microbiologi*. 148(5): 1581–1591.



- Shvedova N.I., Sokolova G.N. 1997. Influence of microbial antagonists on *Mycobacterium tuberculosis*. In: Nauchnye osnovy razvitiya zhivotnovodstva Zapadnoy Sibiri [Scientific basis for the development of animal husbandry in Western Siberia]. Omsk: 65–66 (in Russian).
- Somov G.A., Litvin V.Yu. 1998. Saprotizm i parazitizm patogennykh bakteriy [Saprotizm and parasitism of pathogenic bacteria]. Novosibirsk: Nauka. 207 p. (in Russian).
- Sorokina A.I., Kandybina T.V., Katola V.M. 2005. Influence of soils on morphological properties of *M. tuberculosis*, associated with *Rhodotorulla glutinis*. In: Sbornik nauchnykh trudov, posvyashchenny 70-letiyu Dal'zNIVI [Collected scientific works dedicated to the 70th anniversary of Far East Zone Research Veterinary Institute]. Blagoveshchensk: Far East Zone Research Veterinary Institute: 47–49 (in Russian).
- Sorokina A.I., Katola V.M. 2005. Forms of variability of *Mycobacterium tuberculosis* in the soil of pastures and paddocks. In: Sbornik nauchnykh trudov, posvyashchenny 70-letiyu Dal'zNIVI [Collected scientific works dedicated to the 70th anniversary of Far East Zone Research Veterinary Institute]. Blagoveshchensk: Far East Zone Research Veterinary Institute: 44–46 (in Russian).
- Tsucamura M. 1971. Proposal of a new genus, *Gordona*, for slightly acid-fast organisms occurring in sputa of patients with pulmonary disease and in soil. *Journal of general microbiology*. 68: 15–26.
- Vasilev V.N. 1971. Mikobakteriozy i mikozy legkikh [Mycobacterioses and fungal infections of the lungs]. Sofia: Medicine and Physical Education Publ. 382 p. (in Russian).
- Veisfeiler Yu.K. 1975. Biologiya i izmenchivost' mikobakteriy tuberkuleza i atipichnykh mikobakteriy [Biology and variability of *Mycobacterium tuberculosis* and atypical *Mycobacteria*]. Budapest: Hungarian Academy of Sciences Publ. 327 p. (in Russian).
- Verdiyeva E.A., Nuratinov R.A., Baratov M.O. 2001. Mycobacterium landscape in pastoral areas of Republic of Dagestan. In: Tezisy dokladov koordinatsionnogo soveshchaniya i konferentsii [Theses of reports coordinating meetings and conferences]. Omsk: 75–78 (in Russian).
- Waksman S.A. 1947. Antagonizm mikrobov i antibioticheskie veshchestva [Microbial Antagonism and Antibiotic Substances]. Moscow: Inostrannaya Literatura Publ. 392 p. (in Russian).
- Wolinsky E., Rynearson T. 1968. *Mycobacteria* in soil and their relation to disease-associated strains. *The American review of respiratory disease*. 97(6): 1032–1037.
- Yarbaev N. 1993. Tuberkulez krupnogo rogatogo skota v Respublike Tadjikistan [Tuberculosis of cattle in the Republic of Tajikistan: SciD Abstract]. Novosibirsk. 38 p. (in Russian).
- Yarnykh V.S. 1985. Sanitary measures to protect the Antiepidemiological system. *Veterinariya*. 11: 26–30 (in Russian).
- Zemskova Z.S., Dorozhkova I.R. 1984. Skryto protekayushchaya tuberkuleznaya infektsiya [Latent tuberculosis infection]. Moscow: Meditsina. 220 p. (in Russian).
- Zykov M.P., Il'ina T.V. 1978. Potentsial'no patogennyye mikobakterii i laboratornaya diagnostika mikobakteriozov [Potentially pathogenic mycobacteria, and laboratory diagnosis of mycobacteriosis]. Moscow: Meditsina. 174 p. (in Russian).