

комиссий. Сотрудники ГАИШ регулярно участвуют в конгрессах Союза. Восьмой конгресс МАС состоялся в 1958 г. в Москве.

В настоящее время ГАИШ имеет несколько наблюдательных баз. В 1978 г. вступил в строй крупнейший в мире радиотелескоп РАТАН-600, созданный Академией наук СССР в тесном содружестве с МГУ. При радиотелескопе организована радиоастрономическая лаборатория

ГАИШ в Зеленчуке. Институт приобрел новый телескоп с зеркалом 1,5 м, который устанавливается на создаваемой в горах Узбекистана высокогорной обсерватории ГАИШ. Там, на вершине Майданак (2600 м), установлены уже первые инструменты.

Астрономы ГАИШ черпают в традициях истории своей обсерватории опыт для воспитания новых поколений астрономов и решения новых научных проблем.

ОТКРЫТИЕ НОВОГО ТИПА ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ

[к 125-летию со дня рождения С. Н. Виноградского]

В. Н. ГУТИНА

1 сентября 1981 г. исполнилось 125 лет со дня рождения крупнейшего русского микробиолога, блестящего экспериментатора и выдающегося мыслителя Сергея Николаевича Виноградского (1856—1953).

Чрезвычайно многогранно его научное наследие. С. Н. Виноградского по праву называют одним из основоположников современной общей микробиологии. Его творчество охватывало комплекс естественно связанных между собой направлений, каждое из которых стало основой формирования самостоятельных разделов общей микробиологии. Открытия явлений анаэробной окислительной и хемосинтеза, разработка теоретических основ экологической микробиологии, создание новых методов изучения жизнедеятельности микроорганизмов, исследование многих проблем морфологии и физиологии и углубление понятия о физиологической специфичности микроорганизмов, разработка теоретических принципов таксономии и развитие понятия вида микроорганизмов, наконец, выделение и идентификация новых их разновидностей — таковы главные итоги многолетней деятельности русского микробиолога [1]. Ни одно из названных направлений не утратило своего современного значения, а наиболее важные идеи и открытия С. Н. Виноградского и сегодня предстают перед нами во всем своем величии, являя пример экспериментального мастерства и научной интуиции их автора. Лишь некоторые из высказанных им суждений были впоследствии уточнены.

Однако сколь ни велико научное наследие С. Н. Виноградского, как бы высоко ни оценивалось оно, истинную «жемчужину» его творчества составило открытие нового типа обмена веществ — хемосинтеза, по предложенной им терминологии. Суть этого явления сводится к способности организмов синтезировать органические вещества своего тела из углерода CO_2 за счет энергии окисления неорганического субстрата. Этот новый тип питания стал позднее (с 1946 г.) известен под термином «хемолитоавтотрофия», в котором

отражена специфика источника энергии электронов и углерода. Напомним, что термин «автотрофия» (от греч. *autós* — сам, и греч. *trophé* — пища), что означает «самопитающийся», как и термин «гетеротрофия» были в 1866 г. введены в науку немецким физиологом В. Пфедфером.

Открытие нового типа жизнедеятельности организмов, разработка теоретических основ учения о хемосинтезе, раскрывающего его сущность и общеприродное значение, — одна из наиболее ярких страниц в истории не только микробиологии, но и всей общей физиологии. Нет ни одного достаточно полного историко-научного исследования, в котором не была бы отдана дань заслугам русского микробиолога [2].

Анализируя генезис открытия С. Н. Виноградским новой формы энергетического обмена (анаэробной окислительной), представляется логичным провести параллель между этим открытием и открытием анаэробной жизни (бескислородной жизни) Л. Пастером, хотя оба эти явления и различаются между собой по своим сущностным характеристикам: первое определяется спецификой источника энергии и природой донора электронов, второе — ролью в энергетическом процессе свободного кислорода. Однако оба открытия имели революционное значение — возникли принципиально новые представления о физиологических типах обмена веществ. При этом если открытие С. Н. Виноградского означало обнаружение нового физиологического типа, т. е. единства конкретной формы биоэнергетики и углеродного питания, то открытие анаэробной жизни Л. Пастером представляло собой выявление нового способа жизнедеятельности в отсутствие кислорода. Здесь же уместно отметить, что двух основоположников общей микробиологии объединяла общность творческих позиций по важнейшим теоретическим вопросам современной микробиологии.

Анализ научного наследия С. Н. Виноградского уже не раз служил темой специальных историко-научных исследований [3, 4]. Однако до настоящего времени еще

не предпринимались попытки проследить развитие главных аспектов теории хемосинтеза, созданной Виноградским,— энергетического и конструктивного¹. А между тем именно их последующее изучение составило основу современных представлений о специфике хемолитоавтотрофного типа обмена веществ. С целью восполнить этот пробел и написана данная статья.

Естественно, что, когда речь идет о научном открытии, равноценном открытию С. Н. Виноградского, встает вопрос о том, что определило генезис научных интересов его автора, каковы те конкретные факторы, которые сформировали его индивидуальность как мыслителя и исследователя.

Воспроизведем кратко основные вехи начального периода деятельности С. Н. Виноградского, т. е. в период 1887—1890 гг.

Прежде всего заметим, что талант естествоиспытателя выявился у него далеко не сразу—этому предшествовал сложный путь «поиска себя». После окончания в 1873 г. киевской гимназии С. Н. Виноградский, следуя традициям семьи, поступил на юридический факультет Киевского университета. Однако уже через месяц он перевелся на физико-математический факультет того же университета. Но и естествознание в тот период не увлекло будущего микробиолога: он оставил университет, переехал в Петербург и, будучи музыкально одаренным, поступил в Петербургскую консерваторию по классу фортепиано. Однако и музыка не удовлетворила юного С. Н. Виноградского. Двух лет, проведенных в консерватории, оказалось достаточно не только для того, чтобы убедиться в этом, но и для осознания, что истинное его призвание—естественные науки. В 1877 г. он поступил на второй курс естественного отделения Петербургского университета.

Годы студенчества С. Н. Виноградского совпали с периодом деятельности блестящей университетской профессуры—Н. А. Меншуткина, А. Н. Бекетова, А. С. Фаминцына. После окончания курса в 1881 г. С. Н. Виноградский был оставлен при университете для подготовки к профессорскому званию в лаборатории А. С. Фаминцына. Именно здесь окончательно сформировались его научные интересы в области физиологии низших организмов. Примечательно, что уже при выполнении первой самостоятельной экспериментальной работы ярко проявился изобретательский талант Виноградского. Он создал метод прямого микроскопического наблюдения за развитием монокультуры, позволяющей улавливать тончайшие детали морфологии и физиологии исследуемых микроорганизмов.

¹ Данный термин используется как синоним терминов строительный или биосинтетический для обозначения совокупности процессов синтеза в новой клетке.

Годы научной работы в лаборатории А. С. Фаминцына протекали в период расцвета творчества Л. Пастера. Увлеченный идеями и блестящими работами гениального микробиолога, перспективами развития новой экспериментальной дисциплины, С. Н. Виноградский решает всецело посвятить себя микробиологии.

Углублению знаний в этой области, совершенствованию экспериментального мастерства и овладению методами физико-химического анализа существенно содействовала работа С. Н. Виноградского сначала в ботанической лаборатории Страсбургского университета под руководством А. де Бари (в 1885—1888 гг.), а затем в Сельскохозяйственной лаборатории Э. Шульца (с 1888 г.) и в химической лаборатории Е. Хантча Цюрихского политехнического института (до 1891 г.). Эти годы отмечены многими яркими событиями в творческой жизни С. Н. Виноградского. В течение страсбургского периода он провел свои классические исследования морфологии и физиологии серо- и железобактерий. Он не только досконально изучил детали морфологии и цитологии названных бактерий, доказав полную несостоятельность широко распространенной в тот период идеи безграничной полиморфности этих организмов, но и проявил совершенно поразительную интуицию, угадав, казалось бы, чисто случайное явление—исчезновение капелек серы из клеток серобактерий—с ее окислением в целях извлечения энергии. Это явление, не раз наблюдавшееся предшественниками С. Н. Виноградского, не только не получало какого-либо объяснения, но даже не привлекало к себе должного внимания. Проникнув, таким образом, в тайну жизнедеятельности серобактерий, ученый заключил: «Энергетика серобактерий основывается на окислении серы... Окисление серы... сопровождающееся образованием серной кислоты, эквивалентно по энергетике дыхательному акту» [1, с. 46, 47].

1887 год, когда был сформулирован этот вывод, вошел в историю физиологии как дата открытия новой формы энергетического обмена. Этот своеобразный способ получения энергии клеткой С. Н. Виноградский назвал «минеральным дыханием», а в 1922 г.—«аноргоксидацией».

Открытие «минерального дыхания» у серо- и железобактерий было первым шагом на пути к разработке теории хемосинтетического конструктивного обмена. На этом этапе С. Н. Виноградский еще не располагал данными, подтверждающими зависимость автотрофной ассимиляции углекислоты от энергии химического окисления. Существование этой связи лишь логически предполагалось им, однако не было еще экспериментально подтверждено.

В период пребывания ученого в Цюрихе его внимание привлекли к себе нитрифицирующие бактерии, физиологической особенностью которых является образование окисленных форм азота—нитритов и нитратов. Многочисленные попытки предшественников С. Н. Виноградского выделить

чистые культуры этих бактерий с помощью традиционных органических сред не увенчались успехом [5]. Стала очевидной необходимость в поиске нового принципа решения проблемы.

Подход С. Н. Виноградского к ее изучению был абсолютно новым. Исходя из результатов своих исследований серо- и железобактерий, С. Н. Виноградский сделал два логических допущения: первое — о необходимости создания таких условий культивирования, которые были бы максимально благоприятны для развития только нитрификаторов; и второе — о наличии аналогии в способе их энергетического обмена с «минеральным дыханием» серо- и железобактерий, поскольку конечным результатом деятельности этих микроорганизмов являются окисленные формы неорганических соединений.

Реализация первого из названных допущений означала по существу следование экологическому принципу при культивировании микроорганизмов. Это был первый этап в разработке С. Н. Виноградским так называемого метода элективных, или избирательных, культур, сыгравшего решающую роль в истории изучения многообразия мира микроорганизмов. Суть его заключается в моделировании отбора, содействующего процветанию какого-либо одного, физиологически узкоспециализированного вида за счет подавления ему сопутствующих видов. Второе из названных предположений объяснило и сущность происходящего отбора: среда, лишенная следов органических соединений, оказалась благоприятной для развития нитрификаторов, благодаря чему и были получены их чистые культуры. Изучение динамики процесса нитрификации позволило выявить две его фазы — нитритную и нитратную, каждая из которых вызывается специфическим возбудителем. Получение чистых культур нитрификаторов обусловило возможность перехода к следующему этапу изучения проблемы — специфике хемолитоавтотрофного типа питания. По утверждению Г. А. Заварзина, «открытие бактерий — возбудителей процесса нитрификации, благодаря Виноградскому, оказалось событием, совершившим революцию в микробиологии. Изучение нитрификаторов прошло этапы, характерные для изучения всех специфических процессов, вызываемых микроорганизмами» [6, с. 22]. Речь идет о том, что микроэкологический принцип, воплощенный в метод элективных культур, позволил за короткий срок выделить, идентифицировать и изучить огромное число разнообразных форм микроорганизмов, выявить у них многообразие форм обмена, подтвердить повсеместное распространение в природе.

Получение чистых культур нитрификаторов открыло путь к подтверждению способности этих микроорганизмов к хемосинтетической деятельности в ходе количественных определений соотношений между потреблением окисляемого неорганического субстрата (источник энергии) и синтезированным из углерода CO_2 органическим



С. Н. Виноградский, 1890 г.

веществом. Уже первых данных, подтвердивших осуществление хемосинтетического процесса, оказалось достаточным, чтобы С. Н. Виноградский пришел к выводу принципиального значения: «Органическое вещество на земном шаре образуется при жизнедеятельности живых существ не только в процессе фотосинтеза, но и в процессе хемосинтеза» [1, с. 169].

Этот тезис был сформулирован в работе, опубликованной в 1890 г. Его общий смысл, а также теоретический и экспериментальный уровень работ С. Н. Виноградского были столь высоко оценены его современниками, что его имя почти сразу же получало широкую известность в научных кругах [5]. 20 сентября 1892 г. решением Ученого совета Харьковского университета С. Н. Виноградскому была присуждена степень доктора ботаники без представления докторской диссертации [7].

Представляется обоснованным дифференцировать два этапа в последующем развитии идей ученого. В пределах каждого из них предпринята попытка выделить наиболее существенные линии, приведшие к результатам большого теоретического значения.

Первый этап, начавшийся сразу же после опубликования работ С. Н. Виноградского (т. е. после 1890 г.) и продолжавшийся примерно до конца 40-х годов, отмечен тремя главными событиями, давшими импульс к формированию и развитию самостоятельных направлений общепаразитического значения. Одно из них — экспериментальное доказательство правомерности главных идей С. Н. Виноградского — о специфике анаэробного, или, по современной терминологии, хемолитотрофного (либо просто литотрофного), способа извлечения энергии и донора электрона и

о реальности существования хемосинтетического, т. е. хемоавтотрофного, типа конструктивного обмена.

Уже в первое десятилетие после опубликования С. Н. Виноградским своей концепции анаэробной окислительной стала объектом экспериментального изучения многих исследователей. В 1916—1917 гг. крупнейший немецкий физиолог и биохимик О. Мейергоф получил данные, полностью подтвердившие вывод С. Н. Виноградского о наличии физиологической аналогии между окислением минерального соединения и актом дыхания. Заслугой О. Мейергофа следует также считать и то, что, руководствуясь выдвинутой им ранее (1913 г.) концепцией биоэнергетической сущности процессов жизнедеятельности [8], он направил изучение проблемы анаэробной окислительной в русло детального выяснения внутренних механизмов этого биоэнергетического процесса. Преемственность исследований Пастера и Виноградского была, таким образом, упрочнена в ходе все более углубляющегося изучения двух специфических способов жизнедеятельности — анаэробного и анаэробно-анаэробного.

Вторым важным событием описываемого периода можно считать выдвижение О. Мейергофом идеи общности биохимической природы и ферментативных механизмов центральных метаболических процессов. Эта идея возникла у него как непосредственный результат сравнительного изучения «минерального дыхания» и обычного дыхания, протекающего за счет диссимилиации органических веществ [9]. Возникновение этой идеи следует рассматривать как один из первых этапов в развитии концепции физиолого-биохимического единства органического мира [10]. Результаты изучения анаэробной окислительной и хемосинтеза значительно содействовали ее формированию и развитию.

Третьим значительным событием рассматриваемого периода, которое также связано с открытием С. Н. Виноградским нового типа обмена веществ, следует считать зарождение в 20-е годы принципиально нового направления в изучении жизнедеятельности микроорганизмов — геохимического, ставшего впоследствии основой для формирования самостоятельного раздела микробиологии — геологической микробиологии.

Часто формирование биогеохимии всецело связывается с именем В. И. Вернадского. Его основополагающая роль в теоретическом и методологическом обосновании нового направления не подлежит сомнению. Однако нельзя забывать, что истоки идеи о геохимической функции микроорганизмов восходят к трудам основоположников микробиологии Х. Эренберга, Ф. Кона, Л. Пастера, С. Н. Виноградского. Им принадлежат первые конкретные высказывания о глобальной роли микроорганизмов в формировании земного пласта, в круговороте важнейших элементов, в синтезе и распаде органических соединений. Общеизвестной заслугой В. И. Вернадского является разработка целостной концепции,

трактующей функции различных групп организмов, в том числе и микроорганизмов, в генезисе и эволюции биосферы. Большое внимание при создании своей концепции В. И. Вернадский уделил роли автотрофов, в том числе и хемоавтотрофов, которые «производят в биосфере огромную геохимическую работу, как разлагая эти (т. е. неорганические.— В. Г.) соединения, так и создавая, как следствие этого разложения, новые синтезы. Их роль значительна в истории углерода, серы, азота, железа, марганца и... вероятно, многих других элементов» [11, с. 52]. Существенной конкретизацией концепции геохимической роли микроорганизмов содействовал и один из основателей советской общей микробиологии — Б. Л. Исаченко. Согласно оценке Г. А. Заварзина, «Исаченко... в отличие от Вернадского, который рассматривал организмы как специфические концентраторы химических веществ..., рассматривал микроорганизмы не как концентраторы, а как специфические катализаторы химических реакций» [6, с. 9]. Правомочность позиции Б. Л. Исаченко подтверждена всем последующим развитием физиологии микробов, а также изучением их разнообразной геохимической деятельности.

Второй период в истории развития идей С. Н. Виноградского начался примерно с конца 40-х годов и продолжается по настоящее время. Его главное значение можно оценить с позиций «вклада» хемоавтотрофов в познание функционального разнообразия живого мира, дополняющего и конкретизирующего представления о потенциальных возможностях жизни. Для иллюстрации сказанного следует прежде всего рассмотреть главные итоги изучения двух сторон хемолитоавтотрофии — энергетической и биосинтетической. И не только потому, что основополагающими знаниями о них наука обязана С. Н. Виноградскому. Изучение этих форм обмена у хемолитоавтотрофов имело немалое общеприкладное значение, в частности, для расширения знаний о механизмах функционирования аппарата дыхания, а также для конкретизации такого широкого понятия, как «автотрофия».

Начнем с итогов изучения вопроса о характере энергетической сущности анаэробной окислительной. Не углубляясь в детали, попытаемся проследить наиболее принципиальные линии, по которым шло развитие центральной идеи концепции С. Н. Виноградского.

Как было отмечено, окончательному утверждению идеи тождественности анаэробной окислительной и аэробного дыхания содействовал О. Мейергоф: он установил сходство в структуре и функционировании этих двух систем энергообеспечения. О. Мейергоф изучал также количественное расходование выделяющейся свободной энергии на ассимиляционные процессы, соотношение между энергетическим и конструктивным обменами и т. д. В 20—30-е годы подтверждение первоначального заключения О. Мейергофа о низком коэффициенте использования свободной энергии окисления

хемолитоавтотрофами дали в своих работах З. Ваксман, Л. Баас-Бекинг и Г. Паркс, а позднее А. Парди, Г. Энгель и Р. Михайл и целый ряд других исследователей.

В 50—60-е годы наиболее значительным событием в изучении внутренних механизмов хемолитотрофии было доказательство наличия у хемолитотрофов всех элементов универсальной энергетической системы, т. е. цепи окислительно-восстановительных реакций, являющихся переносчиком электрона от окисляемого субстрата на внутренний (НАД), а затем и конечный акцепторы, а также механизма фосфорилирования. Наряду с этим в те же годы происходило интенсивное накопление данных, указывающих на наличие индивидуальных для аэробных и анаэробных хемолитотрофов ферментных систем переноса электронов. Это имело особое значение в связи с тем, что увлечение вышеназванной концепции биохимического единства, особенно давшее о себе знать в середине 40-х годов, по справедливому замечанию Е. Л. Рубан, «приводило к стиранию той специфики и разнообразия, которые наблюдаются в обмене микроорганизмов и которые мы еще не в состоянии охватить» [12, с. 4].

Интенсивное изучение, особенно в период 50—60-х годов, структуры «дыхательной цепи», т. е. системы переноса электронов, привело к основному результату: выявлению сходства и различий с митохондриальной дыхательной системой высших организмов. Сходство заключается в наличии полного набора компонентов дыхательной цепи — системы дагидрогеназ (НАД и НАДФ), флавиновых ферментов, иногда убихинонов или нафтохинонов (витамина К) и системы цитохромов. Это сходство уже к 1959 г. было интерпретировано как «убедительное подтверждение концепции родства всех форм жизни и монофилетического происхождения всего множества ныне известных нам живых организмов» [2, с. 172].

Наиболее интенсивно изучалась цитохромная система хемолитотрофов. Характеризуя динамику ее изучения, следует отметить, что если на первом этапе преобладающими были своего рода феноменологические исследования, т. е. открытие цитохромов, то в последующее время внимание ученых сосредоточилось на изучении концентрации и механизмов функционирования цитохромов, их локализации и вариабельности, взаимодействия с другими компонентами дыхательной цепи. К середине 60-х годов знания по названным вопросам достигли уже такого уровня, когда стало возможным проведение широких аналогий при характеристике цитохромных систем хемолитоавтотрофов, гетеротрофов и митохондрий высших организмов. Эффективность такого подхода выразилась уже в том, что известный у хемолитотрофов обратный перенос электронов, требующий высокого расходования окисляемого субстрата, был гипотетически обоснован наличием у них мощной дыхательной системы. В действительности так оно и ока-

залось: в середине 60-х годов в лаборатории Г. А. Заварзина у них была выявлена значительно более высокая концентрация цитохромов по сравнению не только с гетеротрофами, но даже и с митохондриями высших организмов — факт поистине поразительный, с точки зрения критериев «эволюционной продвинутой» современных организмов.

В истории изучения другого компонента дыхательного аппарата, системы дегидрогеназ, центральным событием следует считать обнаружение у хемолитоавтотрофов обратного переноса электронов и определение места вступления электрона в дыхательную цепь. Большая заслуга в установлении этих фактов принадлежит английскому биохимику М. Алиму и его сотрудникам. Приняв во внимание, что при хемолитотрофии происходит окисление субстратов с положительным потенциалом и что при обычном потоке электронов (как у гетеротрофов) происходит восстановление только конечного акцептора электрона (цитохромов), но не восстановление начального (НАД), имеющего более отрицательный, чем окисляемый субстрат, потенциал, авторы предположили, что у хемолитотрофов должен действовать обратный перенос электрона, обеспечивающий восстановление НАД и НАДН. Это предположение получило убедительное экспериментальное подтверждение. Факт участия в этом процессе АТФ, его генерация и потребление были до этого (в начале 60-х годов) хорошо изучены американским микробиологом и биохимиком Л. Кисовым, работавшим с нитробактером. Так же, руководствуясь допущением, что «простой перенос электрона от нитрита посредством цитохромов к кислороду неправдоподобен... Окисление нитрита требует, по-видимому, потребления энергии в форме АТФ» [16, с. 982], Кисов исследовал генерацию АТФ на участке движения электрона от субстрата до цитохромов и его потребление — от субстрата до восстановления НАД. В итоге его исследований этот своеобразный способ восстановления НАД был выявлен почти у всех хемолитотрофов, за исключением водородных бактерий, у которых, как показали Л. Пейкер и В. Вишняк [17], электрон субстрата непосредственно восстанавливает НАД. Открытие у хемолитотрофов обратного переноса электронов, сходного с митохондриальным, представляет большой интерес с эволюционной точки зрения. Столь же существенным для понимания специфики внутренних механизмов анаэробной окислительной системы было установление и двух других фактов — функционирования флавиновых дегидрогеназ, иногда образующих самостоятельную электронпереносящую цепь [18], и непосредственной связи дыхательной системы с окислительным ферментным комплексом [19].

Целая глава в истории изучения энергетического аппарата хемолитотрофов связана с выяснением особенностей синтеза АТФ, т. е. механизма фосфорилирования, его локализации и интенсивности, приро-

ды связи с электронпереносящей системой. Следует сразу, однако, отметить, что, как и у всех прокариотных организмов, функционирование названных звеньев у хемолитотрофов изучено наименее полно. Объясняется это прежде всего техническими трудностями прямого экспериментирования, что вынуждает к постоянному поиску все новых методов и их варьированию.

Начало изучения фосфорилирования у хемолитотрофов восходит к работе К. Фоглера и В. Умбрейта 1942 г. [20]. Авторы сообщали, что им удалось обнаружить синтез фосфорных органических соединений по мере окисления серы тионовыми бактериями. Ими одновременно был выдвинут и целый ряд вопросов хемолитотрофного бактериального фосфорилирования. В их последующем изучении достаточно четко просматриваются две параллельные линии: первая — калориметрические определения эффективности использования свободной энергии фосфорилирования на ассимиляционные процессы, вторая, наметившаяся после открытия (в 1939—1941 гг.) Ф. Липманом функций АТФ, — определения выходов АТФ, изучение клеточной локализации процессов фосфорилирования, системы его регуляции и взаимодействия с дыхательным аппаратом. Изучение названных вопросов сопровождалось сопоставлением получаемых данных, с одной стороны, с знаниями о митохондриальном фосфорилировании [21] и, с другой — о бактериальном фосфорилировании в целом. В этой же связи особый интерес представляло установление в середине 60-х годов существенного отличия бактериального фосфорилирования от митохондриального, заключающегося в наличии у бактерий окисленной, а не восстановленной формы переносчика электрона (НАД), вступающего в макроэргическую связь с фактором фосфорилирования, более низкого дыхательного контроля (зависимость скорости дыхания от неорганического фосфора и АДФ) и низкой чувствительности к разбавителям дыхания и окислительного фосфорилирования. Кроме того, у бактерий была выявлена уникальная вариабельность в выраженности названных свойств как у различных групп бактерий, так и в зависимости от характера их культивирования.

Изучение фосфорилирования у хемолитотрофов не только расширяло представления об особенностях бактериального фосфорилирования, но и раскрывало внутреннюю природу анаэробной окислительной реакции. Так, было показано, что хорошо развитая система фосфорилирования у хемолитотрофов, коррелирующая с автотрофным типом обмена, не сопровождается, однако, большими запасами макроэргических связей (низкие выходы АТФ). Для объяснения этого явления А. Асано и А. Броди [22] выдвинули в 1965 г. гипотезу, согласно которой у бактерий одновременно функционируют несколько иногда перекрещивающихся путей переноса электрона, из которых лишь некоторые сопрягаются с синтезом АТФ. Далее, у литоавтотрофов была выявлена

иная, чем у гетеротрофов, локализация включения электрона в дыхательную цепь (т. е. не только на уровне НАД), а также изучена главная их особенность — способность использовать в качестве донора электроны минеральных веществ. Результаты ее изучения послужили К. Ван-Нилу поводом к предположению о том, что «анаэробная хемоавтотрофия предшествовала фотоавтотрофии, которая тоже произошла от какого-то типа анаэробного обмена» [2, с. 191].

В ходе всего последующего развития идей С. Н. Виноградского обсуждение вопроса о способности хемосинтетиков к облигатной автотрофии вызвало наиболее оживленную дискуссию. Альтернативные суждения были высказаны главным образом по поводу того, насколько облигатна автотрофность хемосинтетиков и не свойственны ли им элементы гетеротрофного обмена.

История изучения этого вопроса неоднократно освещалась в работах отечественных и зарубежных ученых [5, 6, 12 и др.]. Поэтому нет необходимости вновь останавливаться на ней подробно. Представляется более целесообразным указать на те направления в изучении проблемы углеродного обмена хемоавтотрофов, которые привели к подтверждению центральной идеи С. Н. Виноградского.

Центральной линией исследований в названной области следует считать пересмотр идеи С. Н. Виноградского об облигатности автотрофии хемосинтетиков. Несмотря на то, что С. Н. Виноградский, а затем и О. Мейергоф экспериментально доказали наличие хемосинтетической активности у некоторых хемоавтотрофов, в последующие годы было высказано немало сомнений относительно однозначности полученных результатов. Поводом к этому послужили, например, наблюдения так называемой «остаточной нитрификации» [23] — явления незначительного поглощения кислорода в отсутствие окислительного процесса, или якобы благоприятного воздействия органических соединений на развитие облигатных хемоавтотрофов, наконец, открытие среди хемолитотрофов факультативных гетеротрофов и т. д. Еще при жизни С. Н. Виноградского как им самим, так и его последователями, например многими советскими микробиологами, были выявлены истоки большинства утверждений, опровергающих основной тезис С. Н. Виноградского. Как правило, главная причина сводилась к методическим погрешностям экспериментирования. В то же время ряд из этих утверждений удалось объяснить только в ходе последующего детального изучения всего комплекса обменных процессов хемоавтотрофов. По некоторым вопросам, например о бактерицидном или бактериостатическом воздействии органических веществ, были найдены компромиссные решения.

Другие направления в изучении проблемы «автотрофности» анаэробных окислителей составили работы по идентификации промежуточных продуктов фиксации углерода

углекислоты хемоавтотрофами. Сразу после работ С. Н. Виноградского и до 50-х годов исследования в этой области носили в достаточной мере эмпирический характер — преобладающей была констатация того или иного промежуточного продукта. Однако методология исследований в этой области радикально изменилась после того, как в 1957 г. М. Кальвин опубликовал свою схему, отображающую последовательность реакций автотрофной ассимиляции CO_2 . Эта универсальная схема, ставшая известной как «цикл Кальвина», сразу же приобрела роль главного критерия «автотрофности» организмов. Ключевые признаки цикла — характер первичного продукта (фосфоглицериновая кислота), цикличность реакций, наличие полного ферментного комплекса цикла и главным образом двух строго специфичных для автотрофов ферментов (карбоксилазы рибулозодифосфата и фосфорибулокиназы) стали главными критериями способности организмов к истинной автотрофии. Именно при ориентации на эти факты развернулись в 60-е годы исследования углеродного питания хемоавтотрофов. Выявление у них всех звеньев цикла Кальвина, уточнение его кинетики и механизма стало заслугой многих отечественных и зарубежных микробиологов и биохимиков. Цикл был обнаружен почти у всех изученных хемоавтотрофов. Несмотря на то, что амфибиозм (синтез мономеров), протекающий по циклу трикарбоновых кислот Кребса, в целом сходен у гетеротрофов и хемоавтотрофов, хотя у последних и с некоторыми отличиями, это, как было доказано, ни в какой мере не уменьшает специфичности хемолитоавтотрофного обмена, открытого С. Н. Виноградским. Способность представителей этого физиологического типа строить свое тело только из углерода CO_2 и только за счет энергии окисления минеральных субстратов — уникальная особенность обмена этой группы современных организмов. Почти 100-летний путь их изучения — яркое подтверждение гениальности открытия С. Н. Виноградского. «Имя Виноградского, — писал в своей книге американский микробиолог З. Ваксман, — занимает выдающееся место в бактериологии благодаря огромному влиянию его исследований на последующее развитие многих ответвлений этой науки» [24, с. VII].

Литература

1. Виноградский С. Н. Микробиология почвы. М.: Изд-во АН СССР, 1952.
2. Клейвер А., Ван-Ниль К. Вклад микробов в биологию. М.: Изд-во иностр. лит., 1959.
3. Гутина В. Н. Сергей Николаевич Виноградский. — В кн.: Люди русской науки. М.: Физматгиз, 1963, с. 274—286.
4. Имшенецкий А. А. Памяти С. Н. Виноградского. — Микробиология, 1953, т. 22, № 5, с. 639—643.

5. Гутина В. Н. Физиология нитрифицирующих бактерий. М.: Изд-во АН СССР, 1963.
6. Заварзин Г. А. Литотрофные микроорганизмы. М.: Наука, 1972.
7. Департамент народного просвещения. Об утверждении разных лиц в ученых степенях. Ф. 733, оп. 150, ед. хр. 913. Дело II разряда 1893.
8. Meyerhof O. Zur Energitik der Zell-Vorgänge. Göttingen, 1913.
9. Meyerhof O. Untersuchungen über den Atmungsvorgang nitrifizieren — der Bakterien. — Pflug. Ges. Physiol., 1916, B. 164, S. 352—527; 1917, B. 166, S. 240—280.
10. Kluver A. Y., Donker H. Y. L. Die Einheit in der Biochemie. — Chem. Zelle und Gewebe, 1926, B. 13, H. 1, S. 134—190.
11. Вернадский В. И. Автотрофность человечества. — В кн.: Биогеохимические очерки. 1922—1932. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
12. Рубан Е. Л. Физиология и биохимия нитрифицирующих бактерий. М.: Изд-во АН СССР, 1961.
13. Брода Э. Эволюция биоэнергетических процессов. М.: Мир, 1978.
14. Гельман Н. С., Лукоянова М. А., Островский Д. Н. Дыхательный аппарат бактерий. М.: Наука, 1966.
15. Гусев М. В., Гохлернер Г. Б. Свободный кислород и эволюция клетки. Теоретическое исследование. М.: Изд-во МГУ, 1980.
16. Kiesel L. On the assimilation of energy from inorganic sources in autotrophic forms of life. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1964, B. 52, S. 980.
17. Parcker L., Vishniac W. Chemosynthetic fixation of carbon dioxide and characteristics of hydrogenase in resting cell suspension of *Hydrogenomonas ruflandii* nov. sp. — J. Bacteriol., 1955, B. 70, S. 216.
18. Заварзин Г. А. О возбудителе второй фазы нитрификации. II. Об участии в нитрификации дыхательных пигментов. — Микробиология т. 27, № 5, с. 542—546.
19. Имшенецкий А. А., Рубан А. Л. Бесклеточная нитрификация. — Микробиология, 1956, т. 25, № 2, с. 272—275.
20. Vogler K. G., Umbreit W. The nature of energy storage material active in the chemosynthetic process. — J. Gen. Physiol., 1942, B. 26, S. 157.
21. Скулачев В. П. Трансформация энергии в биомембранах. М.: Наука, 1972.
22. Asano A., Brodie A. Biochem. a. Biophys. Res. Communis, 1965, B. 19, S. 121.
23. Bömeke H. Beiträge zur Physiologie nitrifizierender Bakterien. — Arch. Mikrobiol., 1939, B. 10, № 3—4, S. 385—420.
24. Waksman S. Sergei N. Winogradsky. His life and work. The history of a great bacteriologist. New Brunswick, 1953.