



К научной биографии
академика РАН
Е.Н. КОНДРАТЬЕВОЙ

*К 90-летию со дня рождения
К 210-летию Московского общества
испытателей природы*

МОСКВА
МАКС Пресс
2015

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

Биологический факультет

Российский фонд фундаментальных исследований

Московское общество испытателей природы

МОО «Микробиологическое общество»

**К научной биографии
академика РАН
Е.Н. КОНДРАТЬЕВОЙ**

К 90-летию со дня рождения

*К 210-летию Московского общества
испытателей природы*



МОСКВА – 2015

УДК 579
ББК 28.4г(2) Кондратьева Е.Н.
К11

«Автотрофные микроорганизмы», 5-й Всероссийский симпозиум с международным участием (21–24 декабря 2015 г., Москва, МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет), посвященный 90-летию со дня рождения академика РАН Е.Н. Кондратьевой.
Проведение симпозиума осуществлено при поддержке РФФИ, грант 15-04-20892 г

Составитель:

д.б.н. *Н.Н. Колотилова* (МГУ, биологический факультет, кафедра микробиологии)

Ответственный редактор: профессор *А.И. Непрусов*

К научной биографии академика РАН Е.Н. Кондратьевой /
К11 Сост. Колотилова Н.Н. – М.: МАКС Пресс, 2015. – 60 с.
ISBN 978-5-317-05159-4

Предлагаемый вниманию читателя сборник содержит материалы, связанные с деятельностью и научным наследием крупного российского микробиолога, академика РАН Елены Николаевны Кондратьевой (1925–1995). В него включен ряд документов из Архива кафедры микробиологии МГУ, научные статьи и воспоминания о Елене Николаевне, ряд обзорных работ Е.Н. Кондратьевой, список ее публикаций. В частности, один из обзоров был опубликован в выпуске трудов Московского общества испытателей природы (1966), изданном под ее редакцией. Несмотря на малый объем, сборник дает представление о масштабах научной и педагогической деятельности Елены Николаевны, ее вкладе в развитие микробиологии в нашей стране и за рубежом, созданной ею школе микробиологов. Целью создания сборника является увековечение памяти и сохранения научного наследия Е.Н. Кондратьевой. Издание приурочено к проведению 5-го Всероссийского симпозиума с международным участием «Автотрофные микроорганизмы» (21–24 декабря 2015 г., Москва, МГУ имени М.В. Ломоносова), посвященного 90-летию со дня рождения Е.Н. Кондратьевой, а также к 210-летию МОИП.

Ключевые слова: Е.Н. Кондратьева, фотосинтез и хемосинтез, фототрофные бактерии, метилотрофия.

УДК 579
ББК 28.4г(2) Кондратьева Е.Н.

Напечатано с готового оригинал-макета

Подписано в печать 16.12.2015 г.
Формат 60x88 1/16. Усл.печ.л. 5,0. Тираж 100 экз. Заказ 320.
Издательство ООО «МАКС Пресс».
Лицензия ИД N 00510 от 01.12.99 г.
119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы,
119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы, МГУ им. М.В. Ломоносова,
2-й учебный корпус, 527 к.
Тел. 8(495)939-3890/91. Тел./Факс 8(495)939-3891.

ISBN 978-5-317-05159-4

© Биологический факультет МГУ
имени М.В. Ломоносова, 2015
© Коллектив авторов, 2015

I. АРХИВНЫЕ МАТЕРИАЛЫ, СТАТЬИ, ВОСПОМИНАНИЯ

ПРЕДСТАВЛЕНИЕ В ПРЕЗИДИУМ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК¹

В связи с объявлением выборов в Российскую Академию Наук Ученый совет биологического факультета Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова тайным голосованием выдвинул члена-корреспондента РАН, доктора биологических наук, заведующую кафедрой микробиологии МГУ, профессора КОНДРАТЬЕВУ Елену Николаевну в качестве кандидата на имеющуюся вакансию действительного члена (академика) РАН по Отделению биохимии, биофизики и химии физиологически активных соединений АН СССР по специальности «Общая микробиология».

Е.Н.Кондратьева является одним из ведущих специалистов Советского Союза в области общей микробиологии и пользуется большим международным авторитетом. Плодотворность научного подхода Е.Н.Кондратьевой определяется разнообразием изучаемых микроорганизмов (включая обнаруженные ею новые виды) и глубиной их исследования в связи с решением актуальных проблем теоретического и прикладного значения. Такой подход позволил выявить ранее неизвестные явления и закономерности, в том числе и общебиологического значения, и расширил возможности использования микроорганизмов в биотехнологии.

Выдающееся значение имеют работы Е.Н.Кондратьевой по фототрофным бактериям, важность исследования которых связана с познанием фотосинтеза, азотфиксации и другими проблемами первостепенного значения. В результате изучения фототрофных бактерий Е.Н.Кондратьевой внесен большой вклад в познание фотосинтеза в целом и показано разнообразие свойств этих микроорганизмов. Экспериментально обосновано, что первичные стабильные продукты фотосинтеза могут реализовываться не только для ассимиляции углекислоты, как долго считали, но и в других процессах. Расшированы пути метаболизма углерода, азота и серы у ряда пурпурных и зеленых бактерий и выяснены причины облигатной автотрофии некоторых из них, что нашло отражение в учебниках и монографиях.

Получены решающие доказательства того, что ассимиляция углекислоты зелеными серобактериями происходит не через цикл Кальвина, как это свойственно большинству автотрофов, а в результате функционирования особого механизма (восстановительного цикла трикарбоновых кислот), ключевую роль в котором играет АТФ-зависимая цитратсинтаза. Раньше такой фермент у бактерий не находили.

¹ Архив кафедры микробиологии МГУ имени М.В.Ломоносова.

К открытиям большого значения относится обнаружение способности пурпурных бактерий переключаться с фотосинтеза на рост в темноте в автотрофных условиях при обеспечении энергией в результате окисления неорганических соединений. Установлено также, что некоторые фототрофные бактерии осуществляют аэробное и анаэробное дыхание, а также брожение. Таким образом, их энергетические процессы более разнообразны, чем у других организмов. Эти данные важны для понимания положения фототрофных бактерий в системе прокариот и роли в эволюционном процессе.

Под руководством Е.Н.Кондратьевой успешно ведутся работы по изучению азотфиксации и образования бактериями молекулярного водорода. Итогом является выяснение возможностей интенсификации этих процессов, а также разработка способов получения аммиака и молекулярного водорода на основе биоконверсии солнечной энергии. Обнаружены также активные продуценты молекулярного водорода среди хемотрофных экстремально термофильных бактерий, относящихся, как установлено, к ранее неизвестному роду.

Е.Н.Кондратьева одна из первых начала заниматься метилотрофными микроорганизмами, использующими метанол и другие одноуглеродные соединения. Такие микроорганизмы привлекают к себе все большее внимание в связи с особенностями их метаболизма, в качестве источников белка и других практически важных соединений. Полученные данные существенно дополнили сведения о распространении способности к метилотрофии и энергетических процессах таких микроорганизмов.

К исследованиям биотехнологического плана, которыми руководит Е.Н.Кондратьева, относится использование микроорганизмов для получения аминокислот (аспарагиновой, тирозина, диоксифенилаланина) и ферментов (холестериноксидазы, формиатдегидрогеназы, алкогольоксидазы, гидрогеназы и других). Оно выразилось в нахождении новых активных продуцентов этих соединений и разработке регламентов их получения.

Е.Н.Кондратьевой опубликовано более 200 научных работ, в том числе, ряд обзоров, две монографии и три учебных пособия. Одна из монографий издана в Англии. Получено восемь авторских свидетельств и нагрудный знак «Изобретатель СССР».

Е.Н.Кондратьева удостоена премии им. М.В.Ломоносова МГУ (1970), премии им. С.Н.Виноградского АН СССР (1979). В 1988 году за цикл работ «Биология фотосинтезирующих микроорганизмов и фундаментальные основы фотобиотехнологии» Е.Н.Кондратьевой в числе других авторов была присуждена Государственная премия.

В результате многолетней педагогической деятельности Е.Н.Кондратьевой создана школа микробиологов физиолого-биохимического профиля. Подготовлено тридцать кандидатов наук, шесть ее учеников стали докторами наук.

В течение ряда лет Е.Н.Кондратьева успешно возглавляла на биологическом факультете МГУ работу по повышению квалификации преподавателей и научных сотрудников. Является членом научно-методического совета.

С 1975 по 1985 гг. Е.Н.Кондратьева была Президентом Всесоюзного микробиологического Общества при АН СССР. В настоящее время является вице-президентом Российского Микробиологического Общества.

Председатель научного совета по проблеме «Микробиология» РАН. Почетный член микробиологических обществ Великобритании и Германии. Член редколлегии журнала «Микробиология» и международного журнала «Архивы микробиологии».

Все вышесказанное свидетельствует о том, что деятельность Е.Н.Кондратьевой и возглавляемой ею школы микробиологов обогатили науку принципиально важными данными и внесли большой вклад в использование микроорганизмов для решения актуальных проблем практического характера.

Изложенное позволяет считать Е.Н.Кондратьеву достойным кандидатом на вакансию действительного члена РАН по специальности «микробиология».

Декан биологического факультета МГУ, профессор

М.В.Гусев

Ученый секретарь совета биологического факультета,
кандидат биологических наук

Г.В.Воронцова

«12» марта 1992 г.

НАУЧНО-БИОГРАФИЧЕСКАЯ СПРАВКА¹

1. Биологический факультет

2. Кондратьева Елена Николаевна

3. 16 декабря 1925 г.

4. г. Москва

5. Заведующая кафедрой микробиологии (1989), доктор биологических наук (1964), профессор (1968), действительный член Российской Академии Наук (1992).

6. Премия М.В.Ломоносова МГУ (1970), премия им. С.Н.Виноградского АН СССР (1979), Государственная премия (1989). Почетный член немецкого общества «Гигиены и микробиологии» (1975), и общества «Общей микробиологии» Великобритании (1991).

¹ Архив кафедры микробиологии (1994г.). Текст предназначен для Энциклопедического словаря «Профессора МГУ - академики и члены-корреспонденты Российской Академии Наук» и написан в виде ответов на вопросы в соответствии с требованиями составителей словаря.

7. Окончила биолого-почвенный факультет МГУ (1949) по специальности «физиология растений» (кафедра микробиологии) с присвоением квалификации научного работника в области биологических наук, преподавателя ВУЗа и звание учителя средней школы.

8. Основная область научных исследований: физиология и биохимия микроорганизмов. Тема кандидатской диссертации: «Фотоассимиляция углерода пурпурными бактериями и их развитие в связи с окислительно-восстановительным потенциалом среды» (1953). Тема докторской диссертации: «Фотосинтезирующие бактерии» (1964). В результате работ, проведенных Е.Н.Кондратьевой и под ее руководством, выделены и детально изучены новые виды фототрофных и хемотрофных бактерий, в том числе штаммы, представляющие практический интерес. Создана первая в нашей стране коллекция аноксигенных фототрофных бактерий, что позволило широко использовать эти микроорганизмы для изучения фотосинтеза, азотфиксации и ряда других фундаментальных биологических процессов. В итоге большого числа работ, проведенных с разными видами пурпурных и зеленых бактерий, выяснены особенности их метаболизма (углерода, азота, серы) и возможности его регуляции. Показано, что облигатная автотрофия некоторых видов фототрофных бактерий связана с отсутствием у них цикла трикарбоновых кислот и глиоксилатного шунта. Установлено, что автотрофная ассимиляция диоксида углерода фототрофными бактериями может происходить разными путями. У пурпурных бактерий, как у многих других организмов, функционирует рибулозобисфосфатный цикл. Предполагали, что у зеленых серобактерий действует восстановительный цикл трикарбоновых кислот. Однако, не было известно, как осуществляется его циклизация. Обнаружение у зеленых серобактерий АТФ-зависимой цитрат-лиазы, которую ранее у прокариот не находили, позволило окончательно доказать существование данного механизма.

Иным путем происходит автотрофная ассимиляция углекислоты у зеленых бактерий рода *Chloroflexus*. Показано, что ключевую роль в этом особом циклическом процессе играет малил-КоА-лиаза, при участии которой происходит регенерация ацетил-КоА, как одного из акцепторов диоксида углерода, и образуется глиоксилат.

Открыта способность пурпурных бактерий к росту в темноте в хемолиотоавтотрофных условиях. При этом энергетическим процессом является анаэробное окисление сульфида, тиосульфата или молекулярного водорода. Установлена способность ряда фототрофных бактерий к росту в темноте и в анаэробных условиях в результате брожения и (или) анаэробного дыхания. Таким образом, энергетические процессы фототрофных бактерий (в первую очередь, пурпурных) более разнообразны, чем у каких-либо других организмов. Это подтверждает их филогенетическое родство с некоторыми хемотрофными бактериями и важную роль в процессе биологической эволюции.

Показано, что многие виды пурпурных бактерий способны к поглощению и выделению молекулярного водорода, что связано в большинстве случаев с действием разных ферментов (гидрогеназы и нитрогеназы). Проведена селекция штаммов, способных к активной азотфиксации и выделению водорода в результате действия нитрогеназы. Выяснена зависимость этих процессов от условий роста бактерий. Полученные данные являются основой для использования фототрофных бактерий как азотфиксаторов и продуцентов молекулярного водорода в результате конверсии солнечной энергии, что связано с проблемой возобновления энергетических ресурсов.

Выделены также новые хемотрофные термофильные бактерии, образующие в значительном количестве молекулярный водород в процессе брожения. Найдены штаммы микроорганизмов, которые могут быть использованы в биотехнологии как продуценты гидрогеназы, холестериноксидазы и ряда других ферментов, имеющих практическое значение. Разработаны регламенты их получения.

9. Читает годовой курс «Общая микробиология», 2 спецкурса, ведет спецсеминар. Подготовила 30 кандидатов и 8 докторов наук.

10. Опубликовано более 200 научных статей, 2 монографии (одна издана в Англии), 3 учебных пособия. Имеет 8 авторских свидетельств.

11. С 1975 по 1985 г. была президентом Всесоюзного микробиологического общества. С 1992 г. - вице-президент Российского микробиологического общества. Председатель ученого совета «Проблемы микробиологии» РАН. Член редколлегии журнала «Микробиология» и международного журнала «Архивы микробиологии» (Archives of Microbiology).

АКАДЕМИК ЕЛЕНА НИКОЛАЕВНА КОНДРАТЬЕВА¹ **Р.Н.Ивановский**

Е.Н. Кондратьева является родоначальником Российской научной школы, занимающейся исследованиями в области фототрофных и метилотрофных бактерий. В обзоре систематизированы основные научные данные, научная и общественная деятельность в период с 1953 по 1995 гг. Е.Н. Кондратьева (1925–1995) родилась в Москве в семье известного русского ученого-экономиста Николая Дмитриевича Кондратьева. В 1949 году окончила Московский университет по кафедре микробиологии. Закончив аспирантуру в 1953 году, она остается работать на кафедре. В 1964 году защитила докторскую диссертацию и в 1967 году стала профессором кафедры микробиологии. В 1981 году Е.Н. Кондратьева была избрана членом-корреспондентом Академии Наук СССР, в 1992 году действительным членом Российской Академии Наук. С 1989 по 1995 была заведующим

¹ Микробиология. 1999. Т.68. №6. С.816-822. (По техническим причинам рисунки опущены).

кафедрой микробиологии МГУ. С 1975 по 1985 год Е.Н. Кондратьева была президентом всесоюзного микробиологического общества. В 1970 году Е.Н. Кондратьева была удостоена премии имени М.В. Ломоносова, а в 1979 году премии имени С.Н. Виноградского. В 1988 году за цикл работ «Биология фотосинтезирующих микроорганизмов и фундаментальные основы фотобиологии» Е.Н. Кондратьевой была присуждена Государственная премия СССР. Е.Н. Кондратьева была членом исполнительного комитета Федерации Европейских Микробиологических обществ, почетным членом микробиологических обществ Великобритании и Германии, входила в состав редколлегии ряда научных журналов: в том числе «Микробиология», «Archives of Microbiology», «FEMS Letters» и «Anaerobe».

Основные направления научных исследований Е.Н. Кондратьевой и их современные перспективы

Начало научной работы Е.Н. Кондратьевой по времени совпадает с началом интенсивных исследований фототрофных бактерий. Эта тема стала основной на протяжении всей научной деятельности Е.Н. Кондратьевой, и по существу она явилась основателем Российской школы микробиологов, занимающихся изучением фототрофных прокариот. Её подход к исследованию фототрофных бактерий отличался необычайной широтой, включая в себя выделение новых видов фототрофных бактерий, изучения их таксономического положения, физиологии и особенностей энергетического, углеродного, азотного и серного метаболизма.

Выделение новых видов фототрофных бактерий, таксономия и экология

На кафедре микробиологии Е.Н. Кондратьевой была создана первая коллекция фототрофных бактерий, которая и до настоящего времени является крупнейшей в России. В 1959 она выделила и описала одного из первых представителей рода *Ectothiorhodospira*, *Ectothiorhodospira shaposhnikovii*, названного в честь учителя Е.Н. Кондратьевой Владимира Николаевича Шапошникова. Впоследствии эта бактерия явилась предметом многочисленных исследований в нашей стране и за рубежом. Исследования двух других, выделенных в ее лаборатории представителей фототрофных бактерий, *Thiocapsa roseopersicina* и *Oscillochloris trichoides*, позволили сделать два принципиальных открытия. На основании исследования физиологии и метаболизма *Tcp. roseopersicina* было впервые доказано, что фототрофные бактерии способны к хемолитоавтотрофии - росту в темноте за счет окисления восстановленных соединений серы, фиксируя CO₂ через восстановительный пентозофосфатный шунт (цикл Кальвина) [12]. Исследование *Osc. trichoides* показало, что данный представитель зеленых нитчатых аноксигенных фототрофных бактерий осуществляет автотрофную фиксацию CO₂, используя цикл Кальвина [2]. Это было важным открытием, поскольку, вплоть до последнего времени считалось, что все зеленые аноксигенные бактерии ассимилируют CO₂ через восстановитель-

ный цикл трикарбоновых кислот. Анализ последовательности 16S РНК и ряд фенотипических признаков, отличающих *Osc. trichoides* от других зеленых нитчатых бактерий, дал основания выделить его из семейства *Chloroflexaceae* и сформировать на его базе новое семейство *Oscillochloridaceae* [8]. Поиск новых видов фототрофных бактерий, изучение их систематического положения и места в природных экосистемах получили замечательное развитие в лаборатории фототрофных микроорганизмов Института микробиологии РАН под руководством ученика Елены Николаевны В.М. Горленко. Им был предложен и осуществлен экологический подход к изучению биологии фототрофных бактерий, основанный на принципах адекватности микроорганизмов и среды обитания. Проведены широкомасштабные экологические и биогеохимические исследования водных систем, содержащих сульфид: меромиктических водоемов, соленоводных лагун, наземных и подводных гидротерм. Выявлен комплекс физико-химических условий, регулирующих структуру планктонных и бентосных фототрофных сообществ и распространение отдельных видов пурпурных и зеленых бактерий. На основании экофизиологических и полевых исследований разработана концепция экологических ниш для пурпурных и зеленых бактерий и сформировано представление об эволюционных путях развития аноксигенных фототрофов. Впервые показано присутствие литифицированных остатков цианобактериальных сообществ в метеоритах - углеродистых хондритах, что подтверждает гипотезу Вернадского о космическом происхождении жизни. В результате этих исследований было выделено и описано 25 новых видов фототрофных бактерий, на основе которых сформировано 13 новых родов и 1 семейство. Все новые таксоны признаны международным комитетом по систематике бактерий и вошли в определитель бактерий Берджи.

Изучение физиологии и биохимии фототрофных бактерий

Основной темой исследований на протяжении всей научной деятельности Е.Н. Кондратьевой было изучение механизмов углеродного метаболизма и в частности механизма автотрофной ассимиляции CO_2 у фототрофных бактерий. К моменту начала её научной деятельности считалось, что автотрофная ассимиляция CO_2 у этих организмов происходит через восстановительный рибулозобисфосфатный цикл (цикл Кальвина). И лишь в 1966 году [1] появились данные, указывающие на то, что у зеленых серных бактерий *Chlorobium limicola* автотрофная ассимиляция CO_2 может осуществляться через иной путь - восстановительный цикл трикарбоновых кислот. Ключевыми ферментами данного цикла являются пируватсинтаза и 2-оксоглутаратсинтаза, обеспечивающие фиксацию двух молекул CO_2 и в конечном счете синтез молекулы ацетата в качестве основного продукта функционирования цикла. Однако долгое время не удавалось показать наличия у зеленых серных бактерий цитратлиазы - ключевого фермента данного пути. Это было серьезным аргументом против существования, посту-

лируемого циклического механизма. В 1980 году [6] лаборатории фототрофных организмов МГУ, возглавляемой Е.Н. Кондратьевой, удалось показать наличие АТФ-зависимой формы цитратлиазы, которую ранее у прокариот не обнаруживали. После опубликования этой работы существование восстановительного цикла трикарбоновых кислот считается общепризнанным. Позже функционирование аналогичного цикла автотрофной ассимиляции CO_2 было показано также для: некоторых водородоокисляющих и сульфатредуцирующих бактерий.

Кроме того, в серии исследований, посвященных изучению углеродного метаболизма пурпурных серных бактерий, было показано, что автотрофная ассимиляция углекислоты у пурпурных серных бактерий осуществляется в результате совместного функционирования обоих циклов - цикла Кальвина и отдельных реакций восстановительного цикла трикарбоновых кислот. Это наглядно видно на примере *Tcp. roseopersicina* и *Ect. shaposhnikovii*, у которых цикл Кальвина обеспечивает первичную фиксацию CO_2 , в результате чего синтезируется фосфоенолпируват, включающийся далее в реакции восстановительного цикла трикарбоновых кислот. У пурпурных серных бактерий отсутствует АТФ-зависимая цитратлиаза, вследствие чего восстановительный цикл трикарбоновых кислот не может функционировать как автономная система автотрофной фиксации CO_2 , но способен обеспечить дополнительную фиксацию CO_2 за счет карбоксилирования субстратов, синтезированных в результате функционирования цикла Кальвина. В фотомиксотрофных условиях, когда в среде имеются органические субстраты и неорганические доноры электронов (H_2 или восстановленные соединения серы), восстановительный цикл трикарбоновых кислот становится основным механизмом, обеспечивающим включение CO_2 в углеродный метаболизм пурпурных серных бактерий. Ассимиляцию ацетата в этих условиях роста обеспечивает пируватсиназа. Таким образом, фиксацию углекислоты, сопряженную с ассимиляцией органических соединений, через восстановительный цикл трикарбоновых кислот у пурпурных серобактерий можно рассматривать как дополнительный (к рибулозобисфосфатному циклу) механизм ассимиляции CO_2

К данному периоду относятся также исследования особенностей углеродного метаболизма фототрофных бактерий, обеспечивающих их адаптацию к росту в фотогетеротрофных условиях роста. Показано, что фототрофные бактерии по степени утилизации в процессе роста органических субстратов и углекислоты можно расположить в следующей последовательности: *Rhodospseudomonas palustris* → *Ect. shaposhnikovii* → *Tcp. roseopersicina* → *Chl. limicola*.

Она соответствует снижению способности использовать органические субстраты в качестве источников углерода и увеличению вклада углекислоты в их углеродный метаболизм. Снижение способности к использованию органических субстратов в рассматриваемом ряду фототрофных бак-

терий обусловлено последовательной редукцией ферментных систем, осуществляющих окислительный метаболизм органических соединений. Так *Rps. palustris*, подобно другим пурпурным несерным бактериям, имеет полный цикл трикарбоновых кислот (ЦТК) и глиоксилатный шунт. *Ect. shaposhnikovii*, как все пурпурные серные бактерии, обладает незамкнутым, вследствие отсутствия 2-оксоглутаратдегидрогеназы, циклом трикарбоновых кислот, но этот дефект компенсирован наличием глиоксилатного шунта. Эти бактерии могут использовать органические соединения в качестве основных источников углерода, и в их присутствии только небольшая часть углерода ассимилируется в виде углекислоты. *Tcp. roseopersicina* не имеет замкнутого цикла трикарбоновых кислот и глиоксилатный шунт у этих бактерий отсутствует. Следствием этого является утрата ими способности к использованию органических соединений не только как доноров электронов, но и в качестве основных источников углерода. Основным источником углерода для *Tcp. roseopersicina* становится углекислота а редукция ферментных систем, осуществляющих окисление органических субстратов, у *Ect. shaposhnikovii* и *Tcp. roseopersicina*, коррелирует с увеличением роли реакций восстановительного карбоксилирования в процессе ассимиляции этих субстратов. Так, пируват- и 2-оксоглутаратсинтаза, видимо, возникают в процессе эволюции пурпурных серных бактерий как анаэроботические реакции, компенсирующие отсутствие способности окисления органических субстратов через цикл трикарбоновых кислот или глиоксилатный шунт. Логическим завершением эволюции такого пути использования CO₂, является возникновение у зеленых серных бактерий *Chl. limicola* замкнутого восстановительного цикла трикарбоновых кислот, совмещающего в себе как анаболические функции цикла трикарбоновых кислот, так и автономной системы автотрофной ассимиляции углекислоты, что происходит в результате приобретения этими микроорганизмами способности расщеплять цитрат при участии АТФ-зависимой цитратлиазы.

При исследовании углеродного метаболизма Е.Н. Кондратьеву интересовал также механизм и биоэнергетика транспорта этих субстратов в клетки фототрофных бактерий. Был исследован транспорт моно- и дикарбоновых кислот у пурпурных серных и несерных бактерий. Показано что эти соединения поглощаются клетками несерных пурпурных бактерий в симпорте с протонами а у серных пурпурных бактерий, выделенных и соленоводных источников, косубстратом для их транспорта являются ионы натрия [19-21].

Данный цикл исследований, включающий в себя исследование углеродного и серного метаболизма, был завершен к концу восьмидесятых и внес существенный вклад в познание мира прокариотных фототрофов. В 1988 году по результатам этой работы была присуждена Государственная премия СССР. Данные, полученные в ходе этих исследований, суммированы в ряде обзоров и монографий [9-11,14-17].

Новые механизмы ассимиляции CO₂ и углеродного метаболизма

В последние годы жизни научные интересы Е.Н.Кондратьевой были сфокусированы на исследовании новых видов фототрофных бактерий. К ним относятся сравнительно недавно выделенные представители аноксигенных зеленых нитчатых бактерий, объединенных в семейство *Chloroflexaceae*. Исследования, проведенные в различных лабораториях, показали, что типичный представитель данного семейства *Chloroflexus aurantiacus* способен к автотрофной ассимиляции бикарбоната, но не содержит ключевых ферментов ни одного из ранее известных механизмов автотрофной фиксации CO₂. Это указывало на возможность функционирования неизвестного ранее пути ассимиляции бикарбоната у этого микроорганизма. Исследования, результаты которого опубликованы в 1993 году [5] показали, что автотрофная ассимиляция CO₂ у термофильной нитчатой зеленой бактерии *Cf. aurantiacus* осуществляется через восстановительный цикл дикарбоновых кислот, который по своей структуре является редуцированным вариантом восстановительного цикла трикарбоновых кислот. Конечным продуктом восстановительного цикла дикарбоновых кислот является глиоксилат, который далее утилизируется через сериновый или глициновый пути использования данного субстрата [3]. В настоящее время проводятся исследования мезофильных видов *Chloroflexus* с целью показать, что данный путь автотрофной ассимиляции CO₂ является характерным признаком этих бактерий.

При исследовании новых представителей аноксигенных нитчатых зеленых бактерий *Osc. trichoides*, выделенного и описанного сотрудниками Е.Н. Кондратьевой [7], было впервые показано, что зеленые бактерии способны осуществлять фиксацию CO₂ через восстановительный пентозофосфатный цикл. Это, как указывалось выше, дало основание для выделения представителей данного рода, ранее относившегося к семейству *Chloroflexaceae*, в новое семейство *Oscillochloridaceae* [8]. Данный пример ярко демонстрирует плодотворность широкого подхода Е.Н. Кондратьевой, включающего выделение новых видов бактерий из природных источников, изучение их физиологии, биохимии и филогении и характеризует её как выдающегося ученого.

Еленой Николаевной был заложен также ряд новых перспективных направлений исследований. Реализация одного из них в настоящее время привела к открытию цитрамалатного цикла как нового анаэробического пути ассимиляции ацетата [4]. Стимулом к началу таких исследований послужил известный факт, что ряд пурпурных несерных бактерий, к которым относятся такие известные виды как *Rhodospirillum rubrum* и *Rhodobacter sphaeroides* способны использовать ацетат в качестве единственного источника углерода. В то же время глиоксилатный шунт, необходимый для восполнения субстратов цикла трикарбоновых кислот, расходуемых на биосинтетические нужды клеток, у этих бактерий не функцио-

нирует вследствие отсутствия изоцитратлиазы. Этот факт указывает на то, что в метаболизме этих бактерий функцию глиоксилатного шунта выполняет какой-то иной анаплеротический механизм. Как показали наши исследования, таковым является цитрамалатный цикл. Так же как и глиоксилатный шунт, данный механизм, осуществляет окисление ацетата до глиоксилата в соответствии с уравнением: ацетат \rightarrow глиоксилат + 4[H]. Глиоксилат, образующийся в результате функционирования цитрамалатного цикла, включается в реакции цикла трикарбоновых кислот через малатсинтазную реакцию. Таким образом, цитрамалатный и глиоксилатный циклы являются аналогичными по функции и близкими по биохимической структуре эволюционными вариантами решения проблемы восполнения пула субстратов цикла трикарбоновых кислот, расходуемых клетками на биосинтетические цели.

Елена Николаевна была также первой, кто начал исследование серного метаболизма у фототрофных бактерий. Её работы по изучению метаболизма сульфата, тиосульфата и серы у *Tsp. roseopersicina* стали классическим и до настоящего времени цитируются как пример комплексного и исчерпывающего решения научной проблемы в международной литературе. Полученные данные суммированы в ряде обзоров, опубликованных в русской и международной литературе [9-11,15].

Исследования фототрофных бактерий начаты Е.Н. Кондратьевой в Московском университете по исследованию процесса азотфиксации у прокариотных фототрофов были продолжены в лаборатории биотехнологии и фотосинтеза фототрофных микроорганизмов в институте фотосинтеза и почвоведения РАН в Пущино, организованной при непосредственном участии Е.Н. Кондратьевой. Её руководителем стал ученик Е.Н. Кондратьевой, доктор биологических наук И.Н. Гоготов. Лаборатория известна своими работами по регуляции азотфиксации, поглощению и выделению водорода. Впервые установлено наличие альтернативной (не содержащей молибдена) нитрогеназы у фототрофных бактерий. Результаты работы этого коллектива суммированы в монографии «Молекулярный водород в метаболизме микроорганизмов» [18].

Метилотрофные бактерии

Другим направлением исследований, начатых в Е.Н. Кондратьевой в семидесятые годы, было изучение метаболизма одноуглеродных соединений у метилотрофных бактерий. Эти работы по сути дела заложили фундамент в развитие двух впоследствии самостоятельных научных направлений. Первое из них, связанное с изучением ферментов, принимающих участие в окислении одноуглеродных соединений: метанола, формиата и формальдегида, стало основной темой для вновь созданной кафедры энзимологии химического факультета МГУ, заведующим которой стал академик И.В. Березин. В настоящее время руководителем этого направления является член корреспондент РАН С.Д. Варфоломеев.

Второе направление, а именно изучение физиологии и биохимии метилотрофов, успешно продолжается под руководством ученика Е.Н. Кондратьевой, доктора биологических наук Ю.А. Троценко в Институте биохимии и физиологии микроорганизмов в Пушкино. В институте создана крупнейшая в России коллекция, содержащая более 300 видов аэробных метилотрофных бактерий. С использованием методов молекулярной таксономии (ДНК-ДНК гибридизации и секвенирования 16S рДНК) установлено, что они представляют 12 новых таксонов (4 рода и 8 видов) метиловобактерий. Наиболее значительным достижением этой лаборатории является открытие нового варианта рибулозомонофосфатного цикла ассимиляции одноуглеродных соединений с участием пирофосфатзависимой б-фосфофруктокиназы. Данный фермент впервые очищен и охарактеризован, его наличие является характерным хемотаксономическим признаком всех метанотрофов. Лаборатория активно и весьма успешно решает фундаментальные и биотехнологические проблемы синтеза перспективных биополимеров полигидроксibuтирата и полигидроксивалериата с использованием метиловобактерий.

На кафедре микробиологии МГУ исследования Е.Н. Кондратьевой по изучению метилотрофных бактерий продолжают под руководством другого её ученика, доктора биологических наук, профессора А.И. Нетрусова. Впервые было показано, что окисление одноуглеродных субстратов осуществляется через разветвленную дыхательную систему и сопряжено с синтезом АТФ [13]. Одна из терминальных оксидаз нечувствительна к действию цианида и формиата, являющегося промежуточным субстратом при окислении многих одноуглеродных соединений, что объясняет способность метилотрофов расти за счет окисления данных соединений.

Таким образом, Е.Н. Кондратьева создала не только свою собственную научную школу, но и стояла у истоков создания в России новых научных центров и направлений.

Литература

1. Evans W.C.W., Buchanan B.B., Arnon D.I. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1966. V. 55. P.928.
2. Ivanovsky R.N., Fal Yu.I., Berg I.A., Ugolokova N.V., Krasilnikova E.N., Keppen O.I., Zackarchuk L.M., Zyakun A.M. // Microbiology. 1999. V.145. №7. P.1743-1748.
3. Ivanovsky R.N., Krasilnikova E.N. // Microbiology. 1997. V.64. №3. P.399-404.
4. Ivanovsky R.N., Krasilnikova E.N., Berg I.A. // FEMS Microbiol. Letters. 1997. V.159. P.257-264.
5. Ivanovsky R.N., Krasilnikova E.N., Fal Yu.I. // Arch. Microbiol. 1993. T.159. P.257-264.
6. Ivanovsky R.N., Sintsov N.V., Kondratieva E.N. // Arch. Microbiol. 1980. T.128. P.239-241.
7. Keppen O.I., Baulina O.I., Kondratieva E.N. Photosynthesis Research. 1994. T.41. P.29-33.
8. Keppen O.I., Tourova T.P., Kuznetsov B.B., Ivanovsky R.N., Gorlenko V.M., // Intern. J. Syst. Bacteriol. 1999. T.49. P.102.
9. Kondratieva E.N. // Intern. Rev. Biochem. 1979. T.21. P.117-175.
10. Kondratieva E.N. // Autotrophic bacteria / Eds. Schlegel H.G., Bowien B., Springer-Verlag: Berlin, NY, 1989. P.283-287.
11. Kondratieva E.N., Ivanovsky R.N., Krasilnikova E.N. // Soviet Scientific Review. New York: Gordon and Beach, 1981. P.325-364.

12. Kondratieva E.N., Zhukov V.G., Ivanovsky R.N., Petushkova Yu.P. // Arch. Microbiol. 1976. Т.108. P.287-292.
13. Netrusov A.I., Rodionov Yu.V., Kondratieva E.N. // FEBS Letters. 1977. Т.76. №1. P.56.
14. Кондратьева Е.Н. // Успехи микробиологии. 1974. Т.9. С.44-83.
15. Кондратьева Е.Н. Автотрофные прокариоты. М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1996. 304 с.
16. Кондратьева Е.Н., Горленко В.М. // Успехи микробиологии. 1978. Т.13. С.8-29.
17. Кондратьева Е.Н., Максимова И.В., Самуилов В.Д. Фототрофные микроорганизмы. М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1989. С.375.
18. Кондратьева Е.Н., Гоготов И.Н. Молекулярный водород в метаболизме микроорганизмов. М.: Наука, 1980. 342 с.
19. Ивановский Р.Н., Карзанов В.В. // Микробиология. 1982. Т.51. №2. С.230-235.
20. Карзанов В.В., Ивановский Р.Н. // Микробиология. 1980. Т.49. №2. С.227-232.
21. Карзанов В.В., Ивановский Р.Н., Кондратьева Е.Н. // Микробиология. 1982. Т.51. №5. С.751-755.

ОБАЯНИЕ ЛИЧНОСТИ¹

А.И.Нетрусов

Когда мне предложили написать заметку о Елене Николаевне Кондратьевой, я с радостью согласился. Согласился потому, что всегда приятно написать о человеке, которого уважаешь и любишь. Однако написать кратко и убедительно о таком человеке оказалось очень трудно. Именно в силу нетривиальных особенностей, выделяющих человека из окружающей среды. Иными словами говоря – из-за неординарности его характера.

Действительно, подавляющая часть людей несет на себе отпечаток своей профессии: ученый, например, традиционно сух, занят и, как правило, скучен. Актер, наоборот, весел, эмоционален.

Однако все эти традиционные черты разлетаются в пух и прах, когда речь идет о Елене Николаевне. Прежде всего, она женщина, и невозможно представить людей, не испытавших ее обаяние. Во-вторых, Елена Николаевна – блестящий микробиолог, и ее заслуги в этой области оценены высшим критерием «научности» – она избрана членом-корреспондентом АН СССР (кстати, она единственная женщина на биологическом факультете, удостоенная этой чести).

В-третьих, и это мало кто знает, за исключением, конечно, микробиологов, Елена Николаевна – мастер спорта СССР, судья международной категории, представляющий интересы советского спорта у нас в стране и за рубежом, двукратный чемпион СССР по конному троеборью.

Тем из молодых, кто хотел бы посмотреть Елену Николаевну «в деле», мы порекомендуем сходить в трехзальный корпус МГУ, где находится написанный маслом превосходный портрет, изображающий ее в момент преодоления сложного препятствия.

Наконец, Елена Николаевна обнаружила блестящие организаторские способности на посту Президента Всесоюзного микробиологического об-

¹ «Московский университет», 11 мая 1984 г.

щества и вице-президента Федерации европейских микробиологических обществ.

А теперь – о самом главном. Елена Николаевна - достойная ученица академика Владимира Николаевича Шапошникова, отца технической микробиологии в СССР. Через всю жизнь она пронесла лучшие черты педагога Московского университета. Будучи профессором кафедры микробиологии, она воспитала целую плеяду талантливых учеников, плодотворно работающих ныне во всех крупных научных и производственных центрах страны. Все это позволяет сейчас говорить о собственной научной школе Елены Николаевны, объединенной как научным направлением – бактериальный фотосинтез, так и морально-нравственным климатом, в котором воспитываются ее ученики и который они потом стремятся создать там, где работают.

Высокая требовательность к себе, к исполнению своего гражданского долга и дела, любовь к профессии и доброжелательность - суть ее человеческого почерка.

Остается только поражаться, как много дано природой этой женщине и как много она отдает окружающим!

НАШ РУКОВОДИТЕЛЬ ЕЛЕНА НИКОЛАЕВНА КОНДРАТЬЕВА¹

Е.В.Раменский, А.А.Раменская

Набор на биолого-почвенный факультет университета 1954 года был первым, начавшим учебу в новом здании. Жизнь была прекрасна, как в песне: «Когда взойдешь на Ленинские горы, захватит дух от гордой высоты». Чтобы взобраться на эту высоту, нужно было пройти собеседование для медалистов. Его проводил еще в старом здании на Моховой улыбчивый Николай Сергеевич Егоров. Среди принимающих документы выделялась тоненькая элегантная девушка с огромными глазами, напоминающими Мирей Матье. Как оказалось, это ее портрет, «Заслуженного мастера спорта, чемпиона СССР Е.Кондратьевой», украшал второй этаж холла трехзального спортивного корпуса. Она была написана маслом, верхом, берущей барьер. С годами стало понятно — это был не первый и не последний барьер в жизни Елены Николаевны Кондратьевой.

Знакомство с историческим зданием университета в центре стало недолгим, хотя еще школьниками доводилось бывать там на студенческом научном кружке кафедры микробиологии. На Горы тогда добирались от Калужской площади на перегруженном автобусном маршруте номер 1. Метро пока не провели, и нам еще предстояло мыть мраморные стены

¹ Автотрофные микроорганизмы. К 75-летию со дня рождения академика РАН Е.Н.Кондратьевой. Москва, МГУ, 13-15 декабря 2000. Материалы научной международной конференции. М.: МАКС Пресс, 2000. С.3-6.

подземного вестибюля станции «Университет» и выносить строительный мусор. Автобус разогнался по тогда еще Калужской улице мимо здания президиума Академии, мимо дома номер 33 биоотделения АН, прежде чем одолеть подъем по Воробьевскому шоссе вдоль кромки Воробьевых гор. У гранитной ограды автобус поворачивал, оставляя за спиной неприглядный барачно-промышленный пейзаж Лужнецкой поймы на другом берегу реки, и устремлялся к высотному зданию. На обустройстве стадиона в Лужниках нам еще тоже предстоит поработать. Ретрограды шутили: «Университет остался на Моховой, а здесь МГУ».

Мы были дети войны и, в большинстве своем, вышли из советских коммунальных квартир, а от вей этой роскоши — от новеньких, с иголки, зданий с вращающимися дверями, со своими бассейнами, со скоростными лифтами в главном корпусе, со сверкающей свежим лаком дубовой мебелью и движущимися лентами досок в аудиториях до стоивших больших денег демонстрационных плакатов, выполненных хорошими профессионалами, — захватывало дух, заставляя верить песне: «И куда ни пойдешь, всюду счастье найдешь, нам открыты все пути...» Первая экзаменационная сессия поубавила эйфории. А много позже довелось задуматься, чего стоил стране, обескровленной войной, замечательный Университет, возведенный по воле генералиссимуса с использованием труда заключенных. Кстати, в одном из проектов главное здание следовало увенчать его гигантской скульптурой.

Вскоре стало понятно, что не все прекрасно за монументальным фасадом биофака. Последняя, лысенковская, чистка факультета лишила его многих замечательных профессоров и преподавателей. Заведующий кафедрой микробиологии академик В.Н.Шапошников принадлежал к потомственной старой профессуре. В отличие от своего «смежника» по этажу академика А.И.Опарина, возглавлявшего кафедру биохимии растений, Шапошников держался в стороне от сомнительной лысенковской братии. Он царствовал на своей кафедре, не вмешиваясь в ее повседневную жизнь. Исполнительная власть была в руках профессора И.Л.Работновой. Кафедральная жизнь поразительно напоминала сцены из жизни Художественного театра в булгаковском «Театральном романе». Владимир Николаевич был мэтром технической микробиологии, и в его устах определение «морфолог» звучало почти ругательно. С 1950 года как физиолог-эволюционист он был увлечен бактериальным фотосинтезом. Приводимое на его лекциях сравнение с фотосинтезом эукариот, когда воду в уравнении фотосинтеза заменял ее аналог сероводород, впечатляло.

Этот таинственный красно- и зеленопигментный фотосинтез изучала младший научный сотрудник, таинственная женщина Елена Николаевна Кондратьева. По сравнению, например, с химфаком, биофак был заметно разобщенным сообществом заметных личностей и потомков «больших родителей». На одном лишь нашем курсе учились Рада Никитична Аджу-

бей-Хрущева, внук Ф.Дзержинского, сын М.Шолохова, Галина Шостакович, внук А.Северцова, племянник В.Каверина Лев Киселев. Из-за красавицы Евгении Завенягиной нас не забывал старшекурсник Владимир Познер. Но и на ярком факультетском фоне Елена Николаевна заметно выделялась.

Волейбольную сборную факультета тренировал тогда известный спортсмен, преподаватель кафедры зоологии позвоночных, молодой, но звавшийся уже по имени-отчеству Владимир Евгеньевич Соколов. Как-то после тренировки в трехзальном корпусе великий скептик, дипломник кафедры, тогда еще просто Вадим Федоров, уверенно заявил, что делать диплом на нашей кафедре стоит только у Кондратьевой. Так мы и поступили. В комнате 310 царило согласие. Ее делили дочери расстрелянных, соответственно, красными и белыми, Елена Николаевна Кондратьева и Ирина Теодоровна Нетте. Если коммуниста «товарища Нетте, парохода и человека», воспетого Маяковским, обязаны были знать все школьники, то о знаменитом экономисте далеких времен НЭПа Николае Кондратьеве слышали единицы. А о том, что кандидат биологических наук и чемпион СССР — его дочь, думаю, никто из нас и не догадывался. Да и знания эти были небезопасны. Впрочем, многие годы спустя Елена Николаева говорила нам, что ее не преследовали. Первую большую статью о Николае Дмитриевиче Кондратьеве, написанную экономистом Л.И.Пияшевой, можно было прочесть только во времена перестройки.

Темами наших курсовых и дипломных работ была физиология *Chlorobium* и *Chromatium*. Техника работы с анаэробами отличалась от обычной, и Елене Николаевне на первых порах приходилось работать с нами в четыре руки. Действуя легко и быстро, она была одновременно очень терпелива. У нее все получалось! Она умела слушать, а ее дивный, неповторимый голос останется с нами навсегда. В уже написанных дипломах Елена Николаевна полностью одобрила литературную часть. Ее замечания были точны и предметны, а эксперимент и выводы от начала до конца она продиктовала заново, пользуясь короткими предложениями. Это был кропотливый труд. С таким руководителем нам уже никогда не приходилось работать.

Студентам тех лет, в отличие от времен студенчества Елены Николаевны, когда кафедру генетики возглавлял крупный ученый Александр Сергеевич Серебровский, генетику заменили лысенковской пропагандой. Нам приходилось знакомиться с настоящей генетикой, *richtig genetik*, как выражались наши однокурсники из ГДР, полуподпольно, например, на кружке в доме наших однокурсниц Елены и Натальи Ляпуновых, дочерей известного математика. Там в конце 1955 года состоялось первое за тридцать лет выступление в Москве Н.В.Тимофеева-Ресовского. Мы обсуждали с Еленой Николаевной переведенную с английского монографию С.Прескота и С.Дэна «Техническая микробиология», из которой были вы-

брошены главы, посвященные генетике микроорганизмов. Она хорошо понимала, что в наших условиях исследования генетики и генома фототрофов придется отложить. И надолго.

Елена Николаевна была тактична, благожелательна и сердечна. Ей была свойственна высокая простота общения. В отличие от некоторых надутых пустышек, в ней не было и тени самодовольства, высокомерия, а ведь ей было чем гордиться. Как можно забыть ее подарок к нашей свадьбе, скромно подложенный в ящик со стерильной посудой одного из нас, или приезд, когда мы уже давно с ней расстались, в далекое Измайлово, чтобы взглянуть на нашего маленького сына! Как отличалось ее поведение от иных именитых, согласившихся поставить свои фамилии на обложках выпусков реферативного журнала. Уже академиком она постоянно на общественных началах продолжала помогать советами выпуску «Микробиология общия» и даже отредактировала его новую рубрику.

Вспоминается, что в 50-е годы ее любимым архитектором был неоклассик И.Рерберг. Помимо своих любимых животных, разумеется, лошадей, она выделяла бульдогов. Как-то много лет спустя дома у Елены Николаевны мы коснулись языковой безграмотности нашей политической «элиты». Она считала, что дело здесь не только в «босоногом детстве» наших руководителей. «Мой отец был сыном крестьянина, но не уступал в знании языков выходцам из образованных классов и уже до революции стал приват-доцентом. Моя мама (а Евгения Давыдовна, как и Елена Николаевна, владела несколькими языками) иначе не вышла бы замуж за отца. Дело в том, что они могут это себе позволить».

На выпускном кафедральном вечере один из нас набрался храбрости и пригласил Елену Николаевну на танец. Но она исчезла, как это умели делать прекрасные феи, а к нам подсел сам Владимир Николаевич Шапошников и вдруг прочел, как что-то очень личное и совсем нам тогда непонятное, особенно в прекрасный день начала лета, на пороге нашей новой жизни, строки Некрасова:

Поздняя осень. Грачи улетели.
Лес обнажился. Поля опустели.
Только не сжата полоска одна,
Грустные думы наводит она...

II. ИЗ СТАТЕЙ Е.Н.КОНДРАТЬЕВОЙ

ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИЕ ОРГАНИЗМЫ В СВЯЗИ С ЭВОЛЮЦИЕЙ ФОТОСИНТЕЗА¹

Фотосинтез у различных организмов наряду с общими закономерностями имеет ряд особенностей, позволяющих судить об определенных этапах его эволюции. Основной материал дает изучение низших фотосинтезирующих форм, на уровне которых произошли основные изменения в строении фотосинтезирующего аппарата, его функциях и механизме фотосинтеза.

Это можно проследить, если сопоставить в различных аспектах высшие растения, водоросли и фотосинтезирующие бактерии.

В настоящее время среди фотосинтезирующих организмов преобладают растения, имеющие так называемый эукариотический тип строения клеток [63]. Однако сохранились и более примитивные прокариотические формы, способные к фотосинтезу. К ним относятся сине-зеленые водоросли, пурпурные и зеленые бактерии. Существование таких фотосинтезирующих организмов уже является одним из доказательств древнего происхождения процесса фотосинтеза.

Для всех эукариотических организмов, начиная от одноклеточных водорослей и кончая высшими растениями, наряду с общим планом строения ядра свойствен общий характер строения других органоидных компонентов клеток. К их числу принадлежит аппарат фотосинтеза — хлоропласты, представляющие собой обособленные структуры с двойной оболочкой и ламеллярным строением. Ламеллярное строение с наличием парных пластинок присуще также фотосинтезирующему аппарату сине-зеленых водорослей и некоторых видов пурпурных бактерий (*Rhodomicrobium vannielii*, *Rhodospirillum molischianum*). Однако фотосинтезирующие структуры у прокариотических организмов, в отличие от хлоропластов, не отделены от цитоплазмы особой оболочкой и обнаруживают связи с цитоплазматической мембраной, из которой они, видимо, образуются в результате ее инвагинации [27, 44, 59, 38]. Таково же, по всем данным, происхождение фотосинтезирующих структур (хроматофоров) у других видов фотосинтезирующих бактерий. Однако у таких организмов, как *Rhodopseudomonas spheroides*, *Rhodospirillum rubrum*, в клетках не всегда обнаруживаются ламеллярные образования, где концентрируются пигменты, а наблюдаемые хроматофоры имеют характер отдельных пузырьков [32, 39].

¹ Биология автотрофных микроорганизмов. Труды Московского общества испытателей природы. Т. XXIV. Отдел биологический. Секция гидробиологии. Редакторы: Е.Н.Кондратьева, М.М.Телитченко. М.: Изд-во Московского университета, 1966. С.26-37.

Исследование строения фотосинтезирующего аппарата зеленых бактерий затрудняется крайне незначительными размерами их клеток. Тем не менее удалось выяснить, что пигменты зеленых бактерий сосредоточены в образованиях, похожих на хроматофоры пурпурных бактерий [32], или даже в более простых частицах (весом около 1,5 миллиона), не обнаруживающих ни ламеллярного, ни везикулярного строения, но способных осуществлять фотохимический процесс, в результате которого образуется аденозинтрифосфат (АТФ). В связи с простотой строения и состава эти гранулы предлагают называть даже не хроматофорами, а голохромами [38, 39].

Известно, что наряду с хлорофильными пигментами и каротиноидами в состав голохромов зеленых бактерий входят такие переносчики электронов, как цитохромы и хиноны [39]. Эти же компоненты, а также флавины, никотинамидаденин-динуклеотиды и ряд других ферментных систем обнаружены в хроматофорах и хлоропластах [52, 55]. Однако только хлоропласты содержат ферменты восстановительного цикла углерода.

Таким образом, изучение строения фотосинтезирующих аппаратов различных организмов, их формирования и функций позволяет предполагать, что усложнение этих структур шло от образований, подобных голохромам, к появлению сначала везикулярных, а затем ламеллярных хроматофоров и, наконец, хлоропластов. Это подтверждается и тем фактом, что в состав хлоропластов и хроматофоров входят субъединицы (квантозома), обладающие фотохимической активностью.

При рассмотрении пигментов фотосинтезирующих организмов обращает на себя внимание тот факт, что все растения, включая сине-зеленые водоросли, синтезируют хлорофилл *a*, причем у сине-зеленых водорослей это единственный тип хлорофилла. Пурпурные бактерии характеризуются наличием особого хлорофилла (бактериохлорофилла), не встречающегося у растений, но близкого хлорофиллу *a*. Особый хлорофилл, называемый бактериовиридином, или хлоробииум-хлорофиллом, образуют зеленые бактерии. Формула этого пигмента окончательно не выяснена, но установлено, что в отличие от других хлорофиллов он содержит не фитол, а фарнезол [58].

В последнее время появились данные о том, что существуют несколько типов бактериовиридина [62, 48] и два бактериохлорофилла *a* и *b* [34]. Кроме того, показано, что зеленые бактерии наряду с бактериовиридином содержат небольшое количество пигмента, по спектру поглощения похожего на бактериохлорофилл [56, 48]. Но при всем том очевидно, что превращение энергии света в химическую у всех ныне живущих фотосинтезирующих организмов связано с присутствием тетрапиррольных соединений, содержащих магний и имеющих много общего в своих фотохимических свойствах [11, 30]. Возникновение таких фотосенсибилизаторов имело, видимо, чрезвычайно важное значение в процессе биологической эво-

люции. Легко представить как предшественников хлорофиллов свободные порфирины, давшие также начало ряду важнейших биокатализаторов, в первую очередь цитохромам [10, 8]. О древнем происхождении порфиринов говорит тот факт, что их находят в осадочных породах и нефти начиная с кембрийского периода [22].

По предположению Граника [46], функцию хлорофилла на каких-то этапах эволюции могли выполнять соединения, являющиеся в настоящее время промежуточными продуктами на пути его биосинтеза. Однако до сих пор нет достоверных данных о том, что удалось получить мутанты водорослей или бактерий, не содержащие хлорофилла, но сохраняющие способность к фотосинтезу. И с другой стороны, известен мутант пурпурных бактерий, у которого большая часть бактериохлорофилла быстро подвергается феофитинизации, но хроматофоры сохраняют фотохимическую активность, причем показана возможность передачи поглощенной световой энергии от феофитина к небольшой оставшейся части бактериохлорофилла, входящего в фотоактивный центр, где происходит фотохимическая реакция [29]. Возможно, что такую же роль выполняет бактериохлорофилл и у зеленых бактерий [64]. Таким образом, если у растений основная роль в фотосинтезе принадлежит хлорофиллу, то у фотосинтезирующих бактерий его место занимает бактериохлорофилл.

Формула бактериохлорофилла такова, что легко представить его образование из хлорофилла *a* [46, 55]. Исследование пути биосинтеза бактериохлорофилла показывает, однако, что последние продукты на пути его образования (вероятно, после магний-протопорфирин монометилового эфира) несколько отличаются от аналогичных соединений, образующихся при синтезе хлорофилла *a* [47, 50]. Еще раньше, возможно, расходятся пути биосинтеза бактериохлорофилла и бактериовиридина. Хотя в литературе указывается [47, 43], что пурпурные бактерии в некоторых условиях образуют соединения, похожие на феофорбиды, которые можно получить из бактериовиридина, но, по последним данным, существует различие уже в характере свободных порфиринов, образуемых пурпурными и зелеными бактериями [17]. Однако все имеющиеся данные еще недостаточны для того, чтобы сказать определенно, какой из хлорофиллов образовался раньше.

В связи с этим вопросом нельзя не отметить тот факт, что хлорофиллы растений и бактерий имеют определенные различия в спектрах поглощения, особенно выраженные у хлорофилла *a* и бактериохлорофилла. По сравнению с хлорофиллами растений у бактериовиридина, и особенно бактериохлорофилла, основные максимумы поглощения сдвинуты в длинноволновую область и приходятся в клетках на 800-1017 мкм. В результате бактерии, в первую очередь пурпурные, используют при фотосинтезе свет, который не поглощается растениями и нередко развиваются под густым покровом водорослей. Данная особенность могла иметь и имеет опреде-

ленное значение для выживания бактерий при наличии других фотосинтезирующих организмов [61].

Наряду с существованием того или иного хлорофилла для различных фотосинтезирующих организмов характерно присутствие других, так называемых дополнительных, пигментов. Такими универсальными пигментами являются каротиноиды. Для сине-зеленых и некоторых красных водорослей типично также образование фикобилинов. Интересно, что каротиноиды, так же как хлорофилл, локализируются фотосинтезирующих структурах растений и бактерий, хотя могут содержаться и в других частях растений.

Наблюдается определенное усложнение в строении каротиноидов у различных групп фотосинтезирующих организмов. Наиболее простые ациклические каротиноиды (ликопин и его производные) синтезируют пурпурные бактерии. Зеленые бактерии образуют моноциклические каротиноиды, близкие γ -каротину. Основными каротиноидами фотосинтезирующих растений являются бициклические пигменты, имеющие асимметричное или симметричное строение. Соответственно это α - и β -каротин и близкие им соединения [6, 49]. Наибольшее разнообразие в составе каротиноидов обнаруживают пурпурные бактерии и водоросли. По мнению Гудвина (1962), состав каротиноидов может служить одним из показателей эволюции низших фотосинтезирующих организмов. Согласно этому критерию, фотосинтезирующие бактерии, как и по другим признакам, оказываются ближе всего стоящими к сине-зеленым водорослям.

Значение каротиноидов не вполне ясно. Установлено, что эти пигменты могут вызывать фототаксис. Только у сине-зеленых водорослей и пурпурных бактерий фототаксис обуславливает также свет, поглощаемый их хлорофиллами [28]. Ряд данных убедительно говорит о том, что каротиноиды выполняют защитную функцию против фотоокисления [61].

Наконец, известно, что энергия света, поглощенная каротиноидами (как и фикобилинами), может передаваться хлорофиллу и использоваться при фотосинтезе [15].

Но присутствие каротиноидов, по крайней мере у пурпурных бактерий, не обязательно для фотосинтеза, так как получены мутанты этих организмов, способные к нормальному фотосинтезу в анаэробных условиях [31].

Итог фотосинтеза у различных организмов принято выражать одним общим уравнением Ван Ниля:



с вариантом для растений:



Однако сейчас очевидно, что процесс фотосинтеза — более широкое понятие, чем усвоение углерода углекислоты за счет энергии света. Такой вывод позволяет сделать изучение фотосинтеза прежде всего у низших организмов.

Общим результатом поглощения энергии света различными организмами следует признать мобилизацию электрона, обладающего высоким энергетическим потенциалом. Этот процесс, происходящий в фотосинтезирующих структурах растений и бактерий при участии хлорофилла, сопровождается образованием АТФ на пути переноса электрона от хлорофилла через ряд промежуточных соединений. Фотофосфорилирование, связанное с образованием АТФ, имеет место как у растений, так и у бактерий. В фотосинтетической цепи переноса электрона у различных фотосинтезирующих организмов, видимо, участвует ряд соединений, имеющих одинаковую природу, как-то: никотинамидадениндинуклеотиды, флавины, хиноны, цитохромы, а возможно, и другие компоненты [36, 8, 20, 65, 16]. Эта система не только у растений, но и у анаэробных фотосинтезирующих бактерий обнаруживает определенное сходство с цепью переноса электрона (ЦПЭ) при дыхании. Видимо, основное различие состоит в том, что место кислорода занимает фотоокислитель, и процесс может иметь циклический характер.

Несомненным является тот факт, что и при дыхании и при фотосинтезе в переносе электрона участвуют цитохромы типа *c*, которые, возможно, непосредственно взаимодействуют с хлорофиллом. Помимо образования АТФ, результатом фотохимического процесса у растений является образование восстановленного никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ), используемого далее для усвоения углекислоты.

Фотосинтезирующие бактерии также образуют восстановитель, однако обнаруживают определенные отличия от растений. Во-первых, показано, что хромофоры пурпурных бактерий катализируют восстановление не НАДФ, а никотинамидадениндинуклеотид (НАД). Эту особенность интересно отметить, поскольку считают, что НАДФ возник позднее, чем НАД, при переходе организмов к аэробным условиям существования [19]. Как известно, большинство фотосинтезирующих бактерий является строгими анаэробами.

Второе, что отличает бактерий, — это их способность образовывать НАДН₂ не в результате фотохимического процесса, а в результате темновых ферментативных реакций [23, 42]. Вероятно, однако, что данные организмы могут образовывать НАДН₂ и в результате фотохимического процесса и путь его образования определяется характером экзогенного донатора водорода (электрона), его восстановительным потенциалом [37, 23].

Как известно, процесс фотосинтеза и рост у бактерий возможны лишь в том случае, если в среде имеется определенный донатор водорода, как-то: сероводород, тиосульфат, молекулярный водород, некоторые органические соединения.

Для фотосинтеза растений такие соединения не требуются. Фотосинтез у растений сопровождается выделением кислорода. При фотосинтезе бак-

терий кислород не образуется. В этом две основные и, очевидно, связанные между собой особенности бактериального фотосинтеза.

Правда, известно, что некоторые водоросли могут восстанавливать углекислоту за счет использования молекулярного водорода, не образуя при этом кислорода [4]. Получен также мутант *Scenedesmus*, способный осуществлять фотосинтез только в анаэробных условиях без выделения при этом кислорода [25]. Наконец, удается подавлять выделение кислорода хлоропластами с помощью *n*-хлорфенилдиметилмочевины, не влияя на другие первичные реакции фотосинтеза [23]. С другой стороны, бактерии ни в каких условиях кислорода не образуют. Очевидно поэтому, что по сравнению с бактериями другие фотосинтезирующие организмы обладают каким-то дополнительным механизмом в процессе фотосинтеза.

Согласно теории Ван Ниля [67], разделяемой Гаффроном [4, 5, 40], бактерии, как и растения, используют при фотосинтезе для образования восстановителя водород (электрон) воды. Но для удаления окисленных компонентов воды они нуждаются в дополнительных донаторах водорода, тогда как растения осуществляют этот процесс путем выделения кислорода. Однако можно также предполагать, что участие при фотосинтезе воды как донатора водорода (электрона) является особенностью растений, приобретенной ими в процессе эволюции [10, 60, 1, 9, 18]. По-видимому, использование электрона воды в фотохимическом процессе и выделение кислорода при фотосинтезе оказывалось возможным в результате наличия у растений двух фотореакций [1, 24, 33].

По имеющимся данным, фотосинтезирующие бактерии осуществляют только одну фотореакцию [26].

Чем обусловлена способность растений к двум фотохимическим реакциям, пока неизвестно. Можно только констатировать, что этим свойством, как и способностью выделять при фотосинтезе кислород, обладают организмы, содержащие хлорофилл *a*.

Для высших растений характерно использование при фотосинтезе в качестве источника углерода углекислоты. Низшие фотосинтезирующие организмы, в том числе бактерии, также способны к фотовосстановлению углекислоты за счет использования АТФ и восстановителя, образованных на первых стадиях фотосинтеза. При этом пути ассимиляции углекислоты различными организмами имеют общие этапы. У фотосинтезирующих бактерий, как и у растений, усвоение углекислоты связано с функционированием цикла, близкого или идентичного циклу Кальвина [35].

Но у бактерий большая часть первичных продуктов фотосинтеза обычно идет на образование аминокислот, белков и других важнейших компонентов клеток, тогда как у растений значительная часть этих веществ расходуется на образование углеводов, используемых далее при дыхании и различных процессах синтеза, вследствие чего в путях усвоения углекислоты растениями и бактериями возникают определенные различия.

Для ряда низших фотосинтезирующих организмов, в первую очередь бактерий, наряду с усвоением углекислоты характерной является их способность к фотоассимиляции готовых органических соединений. Лучшими источниками углерода для различных представителей пурпурных бактерий являются ацетат и ряд органических кислот, входящих в цикл Кребса [60, 42]. В определенных условиях органические кислоты могут полностью заменить пурпурным бактериям углекислоту. Способность использовать при фотосинтезе ацетат и ряд других органических соединений как непосредственные источники углерода обнаруживают зеленые бактерии [60, 9, 7] и некоторые водоросли [57, 14].

Таким образом, очевидно, что углекислота является лишь одним из возможных источников углерода для фотосинтезирующих организмов, причем для некоторых фотосинтезирующих бактерий и водорослей одной углекислоты недостаточно, а обязательно наличие органических соединений.

Наряду с усвоением при фотосинтезе различных источников углерода пурпурные и зеленые бактерии обнаруживают способность к фотоассимиляции молекулярного азота. Из других фотосинтезирующих организмов таким свойством обладают только некоторые представители сине-зеленых водорослей. Следовательно, способность к азотфиксации проявляют только самые простые фотосинтезирующие формы. Интересен также тот факт, что процесс азотфиксации у различных фотосинтезирующих организмов, видимо, одинаков и по образуемым продуктам сходен с процессом азотфиксации у нефотосинтезирующих бактерий [3].

Фотосинтезирующие бактерии обладают еще одним характерным свойством: при освещении в анаэробных условиях они могут не только использовать при фотосинтезе, но и выделять молекулярный водород.

Изучение этого явления показывает, что выделение водорода происходит в тех случаях, когда количество образовавшегося «восстановителя» и АТФ превышает потребность в них для конструктивных процессов в клетках. Особенно легко обнаружить выделение молекулярного водорода пурпурными бактериями в присутствии некоторых органических соединений, которые через посредство трикарбонового цикла иногда могут полностью разлагаться до CO_2 и H_2 [42]. Таким образом, данный цикл может функционировать и в анаэробных условиях без связи с дыханием.

Кроме фотосинтезирующих бактерий, молекулярный водород выделяют на свету некоторые виды водорослей, но после адаптации в атмосфере водорода.

Возможность выделять и использовать при фотосинтезе молекулярный водород обусловлена способностью фотосинтезирующих бактерий и некоторых водорослей образовывать гидрогеназу. Это свойство вероятно, в результате перехода к аэробным условиям существования утратило большинство растений. Но если к препаратам хлоропластов добавить гидроге-

назу других организмов, они оказываются способными выделять и поглощать молекулярный водород. Последний процесс связан с восстановлением НАДФ и может происходить в темноте, т.е. наблюдается переключение растений на бактериальный способ образования восстановителя [65].

Помимо гидрогеназы в обмене водорода участвует ферредоксин-железосодержащий белок с наиболее низким окислительно-восстановительным потенциалом (E_0 рН 7,5 — 430 мВ) из известных переносчиков электрона. Другая функция ферредоксина у фотосинтезирующих организмов, видимо, состоит в переносе электрона от хлорофилла к НАДФ или НАД, а также непосредственному участию в ассимиляции соединений углерода. Ферредоксин обнаружен и у некоторых нефотосинтезирующих бактерий, обмен которых связан с выделением или использованием молекулярного водорода [66].

Из сравнения свойств различных фотосинтезирующих организмов очевидно, что представители растений (в первую очередь сине-зеленые водоросли, занимающие особое место в растительном царстве) сохраняют способность к большинству реакций, свойственных бактериальному фотосинтезу. Однако не все из этих реакций имеют для растений такое же значение, как и для бактерий. В отличие от растений фотосинтезирующие бактерии не обнаруживают способности к переключению на «растительный» тип фотосинтеза. Это обстоятельство может рассматриваться как одно из подтверждений более раннего происхождения бактериального фотосинтеза.

Наряду с фотосинтезом растения дышат, т. е. располагают двумя источниками энергии. Большинство фотосинтезирующих бактерий строгие анаэробы, и развитие их всегда связано с присутствием света. Только некоторые представители пурпурных бактерий (из сем. *Athiorhodaceae*) могут расти в темноте, окисляя органические вещества за счет кислорода. Недавно показано также, что отдельные представители пурпурных бактерий (*Rhodospirillum rubrum*, *Rhodopseudomonas palustris*) способны расти в темноте, используя для окисления органических веществ в качестве акцептора электрона нитраты [52]. Однако процесс денитрификации, как и процесс дыхания пурпурных бактерий резко тормозится на свету, и бактерии переключаются в основном на фотосинтез.

Такая зависимость говорит о том, что у фотосинтезирующих бактерий нет еще достаточного разделения аппаратов дыхания и фотосинтеза. В клетках бактерий не обнаруживаются образования, подобные митохондриям, которые имели бы свою оболочку. О характере структур, с которыми связаны дыхательные ферменты пурпурных бактерий, данных очень мало. Имеющиеся наблюдения говорят об их близкой связи с хроматофорами [52, 41]. Недавно на поверхности хроматофоров были обнаружены субъединицы, несколько ранее открытые на кристах митохондрий, а также на цитоплазматических мембранах, на которых располагаются дыхательные

ферменты у нефотосинтезирующих бактерий [2]. Все это указывает на общность их происхождения. По-видимому, торможение использования кислорода и восстановления нитратов пурпурными бактериями при их освещении обусловлено тем, что в этих процессах и фотосинтезе участвуют какие-то общие переносчики электронов.

Поскольку основным источником кислорода на Земле являются зеленые растения, логично предположить, что дыхание возникло позднее фотосинтеза. Вполне вероятно, что первыми «дышащими» формами стали фотосинтезирующие организмы после приобретения способности выделять при фотосинтезе кислород.

Выше уже отмечалось, что система переноса электрона, с которой сопряжено фотофосфорилирование у растений и бактерий, имеет общие звенья с дыхательной цепочкой.

На каком-то этапе мог произойти разрыв цепи фотосинтетического переноса электрона и включение в нее кислорода как конечного акцептора электрона [4]. Возможность такого пути образования дыхательной цепочки подтверждается тем фактом, что кислород влияет на процесс переноса электрона и фотофосфорилирование в хлоропластах [1], а также резко выраженными конкурентными взаимоотношениями фотосинтеза и дыхания у бактерий.

По А. И. Опарину [12, 13], первые фотосинтезирующие организмы были анаэробными и гетеротрофами, так как в среде имелись готовые органические соединения и условия носили восстановительный характер. Можно полагать, что далее наряду с использованием органических соединений в процессе фотосинтеза стала усваиваться углекислота, сначала по типу гетеротрофной фиксации, а затем автотрофной ассимиляции.

Такой характер обмена свойствен представителям несерных пурпурных бактерий, среди которых есть строгие анаэробы. С изменением условий среды все большее значение могла приобретать способность организмов строить все соединения своих клеток из углерода углекислоты. В результате появились автотрофные формы, использующие в качестве восстановителей (донаторов электронов) различные неорганические соединения с высоким восстановительным потенциалом. Из живущих фотосинтезирующих организмов такими признаками отличаются пурпурные и зеленые серобактерии. Но все эти организмы сохраняют способность использовать органические соединения и ассимилировать молекулярный азот, что также могло иметь значение для их выживания.

Дальнейшим важным шагом эволюции фотосинтезирующих организмов могло быть приобретение ими способности использовать в качестве восстановителя воду. В результате процесс фотосинтеза оказался независимым от наличия органических соединений и донаторов водорода, которые находились в среде в ограниченном количестве. Такой тип фотосинте-

за, свойственный растениям, дал им большие преимущества и позволил занять господствующее место на Земле.

Вначале фотосинтез, очевидно, обеспечивал все энергетические потребности клеток, и первичные продукты его использовались в различных процессах. С развитием способности к дыханию фотосинтез растений приобрел более специфический характер. Основным направлением этого процесса стало образование запасных веществ, окисляемых далее при дыхании. Таким образом, у растений создалась возможность разграничения во времени, а затем и пространственно процессов роста и фотосинтеза. По мнению В.Н.Шапошникова [21], обособление этих функций явилось основной предпосылкой для дифференциации и специализации органов и тканей у растений. Таковым представляется направление эволюции фотосинтеза в результате сопоставления этого процесса у растений и бактерий.

Очевидно, что более древние черты сохраняют фотосинтезирующие бактерии. Подобные им организмы, возможно, существуют сейчас на других планетах, занимая основное место среди других живых форм [68].

Ближе всего к фотосинтезирующим бактериям как по своей организации, так и по физиологическим свойствам стоят сине-зеленые водоросли.

Однако все известные фотосинтезирующие организмы, даже самые простые, обладают достаточно сложным строением клеток, сформировавшейся пигментной системой и широким набором ферментов. Поэтому о первых этапах становления фотосинтеза больше может сказать изучение его в модельных системах.

Литература

1. Арнон Д. (Arnon D.). 1962. //Тр. V Междунар. биохим. конгресса (Москва, 10—16/VIII 1961). Эволюц. биохимия». Симпозиум III. М., Изд-во АН СССР.
2. Бирюзова В. И., Лукоянова М. А., Гельман Н. С., Опарин А.И. 1964. // Докл. АН СССР. 156, 198.
3. Буррис Р. (Burris R.H.). 1962. // Тр. V Междунар. биохим. конгресса (Москва, 10—16/VIII 1961). Эволюц. биохимия». Симпозиум III. М., Изд-во АН СССР.
4. Гаффрон Г. (Gaffron H.). 1962. Эволюция фотосинтеза // Тр. V Междунар. биохим. конгресса (Москва, 10—16/VIII 1961). Эволюц. биохимия. Симпозиум III. Изд-во АН СССР.
5. Гаффрон Г. (Gaffron H.). 1962. // Тр. V Междунар. биохим. конгресса (Москва, 10—16/VIII 1961). Механизм фотосинтеза. Симпозиум VI. М., Изд-во АН СССР.
6. Гудвин Т. (Goodwin T.V.). 1962. // Тр. Междунар. биохим. конгресса (Москва, 10—16/VIII 1961). Эволюц. биохимия. Симпозиум III. М., Изд-во АН СССР.
7. Доман Н.Г. 1964. // В сб.: «Пробл. эволюц. и техн. биохимии». М., «Наука».
8. Камен М. (Kamen M.D.). 1962. // Тр. V Междунар. биохим. конгресса (Москва, 10—16/VIII 1961). Эволюц. биохимия. Симпозиум III. М., Изд-во АН СССР.
9. Кондратьева Е.Н. 1963. Фотосинтезирующие бактерии. М., Изд-во АН СССР.
10. Красноковский А.А. 1957. // Возникновение жизни на Земле. М., Изд-во АН СССР.
11. Красноковский А.А. 1962. // Тр. V Междунар. биохим. конгресса (Москва, 10—16/VIII 1961). Механизм фотосинтеза. Симпозиум VI. М., Изд-во АН СССР.
12. Опарин А.И. 1957. Возникновение жизни на Земле. М., Изд-во АН СССР.
13. Опарин А.И. 1960. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Изд-во АН СССР.
14. Пименова М.Н., Кондратьева Е.Н. 1965. // Микробиология. Т.34, 230.
15. Рабинович Е. (Rabinovitch E.A.). 1962. // Тр. V Междунар. биохим. конгресса (Москва, 10—16/VIII 1961). Механизм фотосинтеза. Симпозиум VI. М., Изд-во АН СССР.

16. Сисакян Н.М., Бекина Р.М. 1964. // Изв. АН СССР, сер. биол. № 2, 257; № 3, 396.
17. Успенская В.Э. 1965. // Докл. АН СССР. 162, 940.
18. Федоров В.Д. 1964. // Биология сине-зеленых водорослей. Изд-во МГУ.
19. Хоррекер Б. (Horreker B.). 1962. // Тр. V Междунар. биохим. конгресса (Москва, 10—16/VIII 1961). Эволюц. биохимия. Симпозиум III. М., Изд-во АН СССР.
20. Чанс Б., Нишимура М. (Chance B. a. Nishimura M.). 1962. // Тр. V Междунар. биохим. конгресса (Москва, 10—16/VIII/ (1961). Симпозиум VI. М., Изд-во АН СССР.
21. Шапошников В.Н. 1957. // Возникновение жизни на Земле. М., Изд-во АН СССР, 295.
22. Эйбельсон Ф. (Aibelson P.H.). 1962. // Тр. V Междунар. биохим. конгресса (Москва, 10—16/VIII 1961). Эволюц. биохимия. Симпозиум III. М., Изд-во АН СССР.
23. Arnon D.J., Das V.S.R., Anderson J.D. 1963. // Studies on microalgae and photosynthetic bacteria. Jap. Soc. Plant Physiol. Univ. Tokyo Press, 529.
24. Bassham J.A. 1963. // Theoret. Biol. **4**, 52.
25. Bishop N.Y. 1962. // Nature. **195**, 65.
26. Blinks L.R., van Niel C.B. 1963. // Studies on microalgae and photosynthetic bacteria. Jap. Soc. Plant Physiol. Univ. Tokyo Press, 49.
27. Boatman E.S., Douglas H.C. 1961. // J. Biophys. Biochem. Cytol. II, 469.
28. Clayton R.K. 1959. // Handbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin, **17**, I, 37
29. Clayton R.K., 1963a. // Ann. Rev. Plant Physiol. **14**, 159.
30. Clayton R.K., 1963 b. // Biochem. Biophys. Acta. **75**, 313.
31. Cohen-Bazire G., Sistrom W.R., Stanier R.Y. 1957. // J. Cell. and Compar. Physiol. **49**, 25.
32. Cohen-Bazire G. 1963. // Bacterial photosynthesis. The Antioch. Press, Yellow Springs, Ohio, 89.
33. Duysens L.N.M., Sweers H.E. 1963. // Studies of microalgae and photosynthetic bacteria. Jap. Soc. Plant Physiol. Univ. Tokyo Press.
34. Einijhellen K.E., Aasmundrud O., Jensen A. 1963. // Biochem. a. Biophys. Res. Comm. **10**, 232.
35. Elsdon S.R. 1962. // The Bacteria. 3, NY-London, Acad. Press, 1.
36. Frenkel A.W. 1959. // Ann. Rev. Plant Physiol. **10**, 53.
37. Frenkel A.W. 1961. // Life and Light, Baltimore. J. Hopkins Press, 587.
38. Fuller R.C., Conti S.F. 1963. // Studies on Microalgae and Photosynthetic Bacteria. Jap. Soc. Plant Physiol. Univ. Tokio Press, 49.
39. Fuller R.C., Conti S.F., Mellin D.B. 1963. // Bacterial Photosynthesis. The Antioch. Press, Yellow Springs, Ohio, 71.
40. Gaffron H. 1962. // Horizons in Biochemistry. NY, 59.
41. Geller D.M. 1963. // Bacterial Photosynthesis. The Antioch. Press, Yellow Springs, Ohio, 161.
42. Gest H. 1963. // Bacterial Photosynthesis. The Antioch. Press, Yellow Springs, Ohio, 129.
43. Gibson K.D., Neuberger A., Tait G.H. 1963. // Biochem. J. **88**, 325.
44. Giesbrecht P., Drews G. 1962. // Arch. Mikrobiol. **43**, 152.
45. Granick A. 1951. // Ann. Rev. Plant Physiol. **2**, 115.
46. Granick S. 1957. // Proc. Nat. Acad. Sci. Wash., **69**, 292.
47. Griffiths M. 1962. // J. Gen. Microbiol. **14**, 698.
48. Holt A.S., Hughes D.W., Kende H., Purdie J.C. 1963. // Plant a. Cell Physiol. **4**, 49.
49. Jensen S.L. 1963. // Bacterial photosynthesis. The Antioch. Press, Yellow Springs, Ohio, 19.
50. Jones O.T.G. 1963. // Biochem J., **86**, 429.
51. Kamen M. 1961. // Biol. Structure and Function. NY, Acad, Press, 277.
52. Katoh S. 1961. // J. Biochem., **49**, 126.
53. Katoh S. 1963. // Plant a Cell Physiol., **4**, 199.
54. Lascelles J. 1962. // J. Gen. Microbiol. **29**, 47.
55. Lascelles J., 1963. // Bacterial Photosynthesis. The Antioch. Press, Yellow Springs, Ohio, 35.
56. Olson J.M., Romano C.A. 1962. // Biochim. A. Biophys. Acta, **59**, 726.
57. Pringsheim E.G., Wiessner W. 1960. // Nature, **188**, 919.
58. Rapoport H., Hamlow H.P. 1961. // Biochem. a. Biophys. Res. Commun. **6**, 134.

59. Ris A., Singh R. 1961. // J. Biophys., Biochem. a. Cytol., **9**, 63.
60. Stanier R.Y. 1961. // Bacterial Rev. **25**, 134.
61. Stanier R.Y., Cohen-Basire G. 1957. // 7th Symp. Soc. Gen. Microbiol., Cambridge, 56.
62. Stanier R.Y., Smith J.H. 1960. // Biochem. a Biophys. Acta, **41**, 478.
63. Stanier R.Y., van Niel C.B. 1962. // Arch. Microbiol. **42**, 17.
64. Sybesma C., Olson J.M. 1963. // Proc. Nat. Acad. USA, **49**, 248.
65. Tagawa a. Arnon D.J. 1962. // Nature, **195**, 537.
66. Valentine R.C., Wolfe R.S. 1963. // J. Bacteriol. **85**, 1114.
67. van Niel C.B. 1956 // Kluyver A.J., van Niel C.B. The microbe's contribution to biology.
68. Vishniac W. 1960. // Aerospace Med. **31**, 678.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ФОТОТРОФНЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ¹

Возникновение фотосинтеза явилось основой для одного из двух главных направлений развития жизни на Земле и привело, в конечном счете, к появлению высших растений, которые занимают в настоящее время доминирующее место среди организмов, использующих энергию света.

Однако до сих пор наряду с высшими растениями сохранились фототрофы, стоящие на более низких ступенях эволюции. Большинство из них относятся к микроорганизмам. Деятельность многих из таких фототрофов имеет существенное значение в природных условиях, особенно в водной среде. Некоторые фототрофные микроорганизмы представляют интерес в биотехнологическом плане, как продуценты биомассы, богатой белком, и других полезных продуктов в результате биоконверсии солнечной энергии.

Очень большое значение имело и продолжает иметь исследование фототрофных микроорганизмов для познания их организации, функционирования и эволюции фотосинтезирующего аппарата, а также ряда других биологических процессов фундаментального значения. Изучение различных фототрофных микроорганизмов дает возможность управления их биохимической активностью и является предпосылкой для создания модельных фотосинтезирующих систем в целях повышения эффективности использования солнечной энергии. Таким образом, круг проблем, которые определяют большое внимание, предъявляемое к фототрофным микроорганизмам, достаточно широк и далеко еще не исчерпан.

Среди фототрофных микроорганизмов есть прокариоты и эукариоты. Прокариотные фототрофы включают следующие группы бактерий: пурпурные, зеленые, цианобактерии и прохлорофиты, составляющие четыре порядка: *Rhodospirillales*, *Chlorobiales*, *Cyanobacteriales*, *Prochlorales* [1, 7, 11, 21, 23]. К числу фототрофных эубактерий принадлежит также *Heliobacterium chlorum* [16], систематическое положение которой не со-

¹ Фототрофные микроорганизмы. Сборник научных трудов. Пущино, 1988. С.3-11.

всем ясно. Известны и археобактерии из числа экстремальных галлофилов (сем. *Halobacteriaceae*), способные расти в результате фотосинтеза [7, 20].

Эукариотные фототрофные микроорганизмы представлены многими видами ряда отделов водорослей таких как: *Pyrrrophyta*, *Chrysophyta*, *Bacillariophyta*, *Euglenophyta*, *Rhodophyta*, *Xanthophyta*, *Chlorophyta* [2, 10].

Большинство фототрофных микроорганизмов одноклеточные, разной морфологии, часть из них образует колонии. Но известны и многоклеточные виды. Значительное разнообразие фототрофных микроорганизмов проявляется в составе и организации их клеток, а также физиологии и процессах метаболизма. Особенно это выражено среди прокариотных фототрофов, предковые формы которых и приобрели, видимо, способность использовать для своего роста энергию света. Такловыми могли быть и эубактерии, и археобактерии.

Открытие способности к фотосинтезу у археобактерий оказалось весьма важным для понимания того, как может происходить биоконверсия энергии света. До этого считали, что к фотосинтезу способны лишь организмы, использующие тетрапиррольные пигменты, относящиеся к хлорофиллам. Исследование галобактерий показало, что есть организмы, что есть организмы, которые осуществляют фотосинтез при участии лишь каротиноид-белкового комплекса, получившего название бактериородопсина [20]. Однако основное направление эволюции фотосинтеза и соответственно фототрофов связано с микроорганизмами, образующими хлорофиллы [14, 16, 18].

Хлорофиллов известно довольно много. Особенно разнообразен их состав у фототрофных эубактерий. Но уже на уровне таких прокариот появились микроорганизмы (цианобактерии), синтезирующие хлорофилл *a* [2,7], т.е. пигмент, который характерен для всех фототрофных эукариот, начиная с водорослей и кончая высшими растениями (табл. 1). Обнаружены также прокариоты, названные прохлорофитами, которые образуют хлорофиллы *a* и *b*. Их относят к порядку *Prochlorales* [12, 23].

Наряду с хлорофиллами все фототрофные эубактерии и эукариоты содержат каротиноиды, а некоторые из них и другие пигменты (фикобилипротеины). Но непосредственно в фотохимических реакциях они не участвуют. Наибольшие различия в их составе также проявляются у прокариот [7, 23].

Все или основные компоненты фотосинтезирующего аппарата у прокариот располагаются либо в цитоплазматической мембране, либо во внутриклеточных мембранах, имеющих разную форму [8, 13, 21]. В качестве дополнительных компонентов у некоторых из таких фототрофов, а именно у зеленых бактерий и цианобактерий, имеются особые образования в виде хлоросом или фикобилисом, соответственно. В них находится часть пигментов, выполняющих функцию антенны.

Судя по данным для пурпурных бактерий, внутриклеточные фотосинтезирующие мембраны образуются в результате разрастания цитоплазматической мембраны и могут сохранять с ней связь. Происхождение пигментсодержащих внутриклеточных мембран у цианобактерий и прохлорофит не совсем ясно. В то же время, очевидно, что такие фотосинтезирующие структуры, как хлоропласты, имеющие собственную оболочку, возникли лишь на уровне эукариот.

При значительном морфологическом разнообразии фотосинтезирующего аппарата все организмы, образующие хлорофиллы, характеризуются рядом общих свойств в отношении его организации и функционирования. У всех таких фототрофов, наряду с пигментами, выполняющими светособирающую функцию, имеются реакционные центры, в состав которых входит небольшая часть хлорофилла, который непосредственно участвует в фотохимической реакции. Кроме того, у всех фототрофов, содержащих хлорофиллы, образование первого стабильного продукта фотосинтеза в виде АТФ связано с функционированием электронтранспортных систем. В состав их входят хиноны, цитохромы и некоторые другие компоненты, которые у разных организмов могут в той или иной степени отличаться [10, 13, 21, 22].

Образование АТФ происходит при фотосинтезе и у галобактерий. Но в данном случае для этого не требуется, видимо, функционирования электронтранспортной цепи, а обеспечивается участием в транслокации протонов самого бактериородопсина.

Помимо синтеза АТФ биоконверсия света разными фототрофами дает возможность образования ими восстановителей, необходимых для ряда биосинтетических процессов. Способ их образования у разных фототрофов различен. У пурпурных бактерий, судя по ряду данных, имеет место функционирование при фотосинтезе лишь циклической электронтранспортной цепи и образование восстановителя (НАДН) обеспечивается обратным транспортом электронов от исходного Н-донора за счет энергии трансмембранного электрохимического потенциала. Аналогичным образом, как считают, происходит восстановление при фотосинтезе НАД и у зеленых несерных бактерий [12].

В отличие от этого у зеленых серобактерий, по всем данным, функционирует не только циклическая, но и нециклическая электронтранспортная система, что дает возможность прямого восстановления при фотосинтезе и ферредоксина, и НАД.

Однако и пурпурные и зеленые бактерии имеют лишь одну фотосистему. Поэтому в качестве исходного донора электронов они могут использовать лишь сравнительно восстановленные вещества, как то: сульфид, тиосульфат, серу, молекулярный водород или некоторые органические соединения, причем у разных видов возможности в данном отношении не всегда одинаковы [4, 7, 22].

Более сложной организацией фотосинтезирующего аппарата обладают цианобактерии и другие фототрофы, содержащие хлорофилл а. Все такие организмы имеют две фотосистемы, в которые входят разные по составу реакционные центры. В результате этого они могут осуществлять две фотохимические реакции и восстанавливать НАДФ, используя в качестве исходного донора электронов воду, при разложении которой выделяется молекулярный кислород. Но ряд цианобактерий и водорослей проявляет также способность к фотосинтезу при участии одной фотосистемы без выделения O₂. Более того, известны цианобактерии (*Oscillatoria limnetica* и некоторые другие), которые могут расти в результате функционирования лишь 1-й фотосистемы, используя в качестве донора электронов сероводород [21].

Все это свидетельствует о том, что фотосинтез, при котором функционирует всего лишь одна фотосистема, а вода как донор электронов не участвует, имеет более древнее происхождение. В то же время очевидно, что важнейший этап в эволюции фотосинтеза, а именно превращение его из анаэробного в окислительный процесс, т.е. с выделением молекулярного кислорода, произошло еще на уровне прокариот. Это имело решающее значение не только для появления более сложно организованных фототрофов, но и для всего дальнейшего развития жизни на Земле [18, 25].

Среди фотосинтезирующих микроорганизмов есть облигатные и факультативные анаэробы, а также большое число аэробов. Наряду с психрофильными и мезофильными видами встречаются и термофилы. К числу организмов способных расти при более высокой температуре, из фототрофов относятся отдельные представители зеленых несерных бактерий и цианобактерий. Они часто обнаруживаются в горячих источниках с температурой воды до 70-73 °С. Фототрофные микроорганизмы распространены в пресных и соленых водоемах. Некоторые из них растут и в наземных условиях. Помимо галобактерий есть и другие фототрофы, способные расти при очень высокой концентрации хлористого натрия (20% и более). Особенно высокую устойчивость к NaCl проявляет ряд видов пурпурных бактерий, относящихся к семейству *Ectothiorhodospiraceae* [23].

Большинство фототрофных организмов растут в автотрофных условиях и ассимилируют углекислоту в результате функционирования рибулозобисфосфатного цикла. Это относится не только к эукариотным, но и ко многим прокариотным фототрофам [7, 10, 21]. Однако следует отметить, что помимо фиксации углекислоты на рибулозо-1,5-бисфосфате, разные фототрофы проявляют способность к использованию какой-то ее части в результате других реакций карбоксилирования. Наиболее разнообразны они у пурпурных бактерий [4].

Оказалось также, что у зеленых серобактерий ассимиляция углекислоты происходит при участии особого циклического процесса, получившего название восстановительного цикла трикарбоновых кислот [4, 15, 22]; ри-

булезобисфосфатный цикл вообще не функционирует. Видимо, и зеленые несерные бактерии, к которым относится *Chloroflexus aurantiacus*, утилизируют углекислоту без участия рибулезобисфосфатного цикла. Но каков этот процесс, пока до конца не выяснено [17].

Таким образом, сравнительные исследования различных фототрофных организмов показали, что хотя рибулезобисфосфатный цикл имеет очень широкое распространение, но это не универсальный путь ассимиляции углекислоты автотрофами, как довольно долго считали. Аналогичные результаты получены в последнее время и в отношении использования CO_2 рядом хемолитоавтотрофных бактерий [14].

Многие фототрофные микроорганизмы наряду с углекислотой могут ассимилировать в значительном количестве ряд органических субстратов. Широкие возможности в этом плане проявляют пурпурные и зеленые несерные бактерии [4, 6, 23]. Среди них есть виды, которые используют органические субстраты и как основные источники углерода и как доноры электронов. Некоторые из пурпурных бактерий растут только на органических средах. К числу облигатных фотогетеротрофов относится и такая недавно обнаруженная бактерия, как *Heliobacterium chlorum* [16]. Полагают, что это наиболее примитивная форма зубактерии, способной к фотосинтезу, которая сейчас существует. Галобактерии, которые можно рассматривать как факультативные фототрофы, также растут в любых условиях за счет использования органических веществ [23].

Наряду с этим среди фототрофов имеется значительное число видов, относящихся к облигатным автотрофам. Возможности использования органических веществ у них весьма ограничены и основным источником углерода всегда является углекислота. К таким организмам принадлежат зеленые серобактерии, некоторые пурпурные серобактерии, многие цианобактерии и часть водорослей [4, 10, 21].

Важным процессом, к которому способны многие фототрофные прокариоты, является фиксация молекулярного азота. Большинство азотфиксирующих прокариот характеризуются также способностью выделять молекулярный водород. Как и азотфиксацию, выделение фототрофными бактериями H_2 обычно катализирует нитрогеназа. Оба эти процесса зависят от наличия света или происходят в его присутствии более интенсивно [5].

Все это свидетельствует о том, что первичные стабильные продукты фотосинтеза, которые у разных организмов имеют одинаковую природу, могут обеспечивать различные энергозависимые процессы, а не только ассимиляцию углекислоты, как это раньше считали.

Некоторые фототрофные микроорганизмы растут только при наличии света, другие могут развиваться и в темноте, получая энергию в результате разных процессов. К числу фототрофов, способных расти в отсутствие света, относятся все галобактерии, зеленые несерные бактерии, отдельные представители цианобактерий и часть водорослей [1, 10, 21, 22]. Рост этих

организмов в темноте происходит на органических средах и зависит от наличия молекулярного кислорода, который используется ими как акцептор электронов при дыхании. Лишь отдельные представители галобактерий и зеленых несерных бактерий растут в темноте и в анаэробных условиях, но хуже, чем при наличии O_2 .

Большими возможностями в отношении изменений метаболизма обладают некоторые пурпурные бактерии. Среди них есть организмы, способные расти в темноте, осуществляя и брожение, и анаэробное и аэробное дыхание [4]. Ряд пурпурных бактерий растут в темноте не только на органических средах, но и в хемолитоавтотрофных условиях. В таких условиях они ассимилируют углекислоту за счет энергии, получаемой при окислении неорганических соединений серы или молекулярного водорода [4,6]. К числу пурпурных бактерий, которые способны к разным типам метаболизма и растут как в анаэробных, так и в аэробных условиях на свету и в темноте, относится, например, *Rhodobacter capsulatus* [4].

Обнаружены также бактерии (*Erythrobacter longus*, *Protomonas extorquens*), которые подобно многим пурпурным бактериям образуют бактериохлорофилл *a*. Однако их рост и при наличии света зависит не только от присутствия органических веществ, но и от молекулярного кислорода, поскольку основным источником энергии для них служит аэробное дыхание [9, 19].

Эти данные, определение нуклеотидной последовательности 16S рРНК и некоторые другие результаты исследований свидетельствуют о филогенетическом родстве пурпурных бактерий и ряда хемолитоавтотрофных прокариот, растущих в аэробных условиях [24]. Существует также гипотеза, согласно которой из пурпурных бактерий или близких им прокариот, способных к дыханию, могли произойти митохондрии эукариот. С другой стороны, полагают, что какие-то цианобактерии и прохлорофиты, растущие в клетках других организмов, могли преобразоваться в хлоропласты. В результате такого эндосимбиоза могли появиться водоросли, т.е. фототрофные эукариоты, определенная группа которых дала начало высшим растениям [18, 21, 24].

Итак, исследование разных фототрофных микроорганизмов позволило решить многие принципиальные вопросы, касающиеся биоконверсии солнечной энергии, эволюции этого процесса, а также связи фототрофов с другими организмами. Можно ожидать, что дальнейшее изучение фототрофных микроорганизмов позволит получить еще много данных, имеющих большое научное и практическое значение. Об этом свидетельствует тот факт, что лишь за последние годы открыто значительное число новых фототрофных микроорганизмов, обладающих весьма интересными свойствами.

Литература

1. Гусев М.В., Никитина К.А. Цианобактерии. М.: Наука, 1979. 228 с.
2. Жизнь растений / под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1977. Т.3. 487 с.

3. Ивановский Р.Н., Синцов Н.В., Кондратьева Е.Н. // Arch. Microbiol., V.128. P.239-241.
4. Кондратьева Е.Н. // Microbial Biochem. Intern. Rev. of Biochem., Univ. Park Press, 1979. V.21 P.117-185.
5. Кондратьева Е.Н., Гоготов И.Н. Молекулярный водород в метаболизме микроорганизмов. М.: Наука, 1981. 342 с.
6. Кондратьева Е.Н., Ивановский Р.Н., Красильникова Е.Н. // Soviet Scientific Revue, Amsterdam, 1981. P.326-364.
7. Стейниер Р., Эдельман Э., Ингрэм Дж. Мир микробов. М.: Мир, 1979. Т.3. 486 с.
8. Функциональная структура цианобактерий / под ред. Б.В.Громова. Л.: ЛГУ. 1989.
9. Цыбань В. // Научн. докл. Высшей школы, биол. науки. 1986. №2. С.90.
10. Algal physiology and biochemistry, Oxford, London: Blackwell Sci. Publ., 1974, 989 p.
11. Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. Baltimore, London, Williams and Wilkins, 1984. V.1. 964 p.
12. Burger-Wiersma T. et al. // Nature. 1986. V.320. P.262-264.
13. Drews G., Oelze J. // Biol. Unsere Zeit. 1986. V.16. P.113-123.
14. Fuchs G. // FEMS Microbiol. Rev. 1986. V.39. P. 181-213.
15. Fuchs G. et al. // Arch. Microbiol. 1980. V.128. P.64-71.
16. Gest H., Favinger J.L. // Arch. Microbiol. 1983. V.136. P.11-16.
17. Holo H., Sirevag R. // Arch. Microbiol. 1986. V.145. P.173-180.
18. Olson J. // Annals of New York Acad. of Sci. 1981. V.361. P.8-19.
19. Shiba T., Harashima K. // Microbiol. Sci. 1986 V.3. P.376-378.
20. Stoekenius W. // Trends Biochem. Sci. 1985. V.10. P.483-486.
21. The Biology of Cyanobacteria. Bot. monographs, Oxford, London, Blackwell Sci. Publ., 1982.
22. The Phototrophic Bacteria: Anaerobic life in the light. Oxford, London, Blackwell Sci. Publ., 1983. 119 p.
23. The Prokaryotes. Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, 1981. V.1. 1112p.
24. Woese C.R. et al. // Syst. Appl. Microbiol. 1984. V.5. P.315-326.
25. Woese C. R. // Sci. Amer. 1981. V.244. P.94-106.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРООРГАНИЗМОВ¹

Микроорганизмами принято называть мельчайшие живые существа, размеры которых меньше или немногим превышают разрешающую способность человеческого глаза (0,2 мм). Помимо применения микроскопов, изучение микроорганизмов связано с использованием особых методов их выделения из природных субстратов в виде чистых культур и выращивания на стерильных средах того или иного состава.

Число известных микроорганизмов составляет много тысяч, причем открываются все новые виды. Большинство микроорганизмов в отличие от макроорганизмов одноклеточные, а имеющиеся многоклеточные формы сравнительно мало дифференцированы. Но в систематическом отношении микроорганизмы не представляют собой единой группы. На основании особенностей организации клеток, прежде всего генетического аппарата, они подразделяются на эукариот и прокариот. К эукариотным микроорганизмам относятся многие водоросли, грибы и простейшие. По строению клеток они не отличаются принципиально от макроорганизмов, включая высшие растения и животных, которые также являются эукариотами.

¹ Промышленная микробиология. Учебн. пособие / Ред. Н.С.Егоров. - М.: ВШ, 1989. С. 27-29.

Для всех эукариот характерно наличие в клетках ядра, окруженного мембраной и содержащего набор хромосом, в которых находится ДНК, несущая основную генетическую информацию; распределение ДНК по хромосомам связано с процессом митоза. Кроме того, клетки эукариот имеют развитый эндоплазматический ретикулум, митохондрии (фотосинтезирующие формы и хлоропласты), а также другие органеллы общего характера. Рибосомы, находящиеся в цитоплазме, относятся к 80S-типу. У части эукариотных микроорганизмов наряду с вегетативным и бесполом размножением установлена способность к половому процессу.

Прокариоты, или бактерии (в последнее время эти термины обычно рассматриваются как равнозначные), объединяют только микроформы. Организация их клеток более простая, чем у эукариот. Ядро прокариот, называемое часто нуклеоидом, не окружено мембраной и представлено одной молекулой ДНК кольцевого характера. Эндоплазматический ретикулум, митохондрии и другие обособленные органеллы, свойственные эукариотам, у прокариот отсутствуют, а их функции выполняют клеточная мембрана и (или) внутриклеточные мембраны, которые обычно из нее образуются. Рибосомы относятся к 70S-типу. У эукариот такие рибосомы, а также ДНК, похожая на бактериальную, присутствуют лишь в митохондриях и хлоропластах. Это является важным аргументом в пользу филогенетического родства данных органелл с бактериями и эндосимбиотической гипотезы происхождения эукариот.

Большинство бактерий, так же как водоросли и грибы, имеют ригидную клеточную стенку. Но ее состав иной, чем у эукариот. Типичным компонентом клеточной стенки большинства прокариот, относящихся к зубактериям, является пептидгликан (муреин), состоящий из N-ацетилглюкозамина и N-ацетилмурамовой кислоты. Ни у одного из эукариот такой полимер не обнаружен. Имеются различия в строении жгутиков, которые обуславливают подвижность ряда эукариот и прокариот, в составе липидов и некоторых других компонентов клеток.

Размножение бактерий чаще всего происходит путем бинарного деления, реже почкованием, образованием экзоспор или другими бесполоми способами. У ряда бактерий установлена способность к конъюгации. Но в отличие от полового процесса у эукариот при этом происходит, как правило, лишь частичная передача ДНК из одной клетки в другую.

За последние годы установлено, что среди бактерий есть виды, существенно отличающиеся от других организмов по ряду признаков. Их предложено называть архебактериями, а остальных прокариот — зубактериями. К числу архебактерий относятся метанобразующие микроорганизмы, галобактерии, ряд экстремальных термоацидофилов и некоторые другие формы. Главная особенность архебактерий выражена в последовательности нуклеотидов в 16S рРНК, об этом свидетельствует анализ олигонуклеотидов, которые из них получают. В связи с консервативностью молекул

рРНК этот признак считается весьма важным для определения филогенетических связей различных организмов и построения естественной системы их классификации. Кроме того, археобактерии не содержат муреина в клеточных стенках, образуют особые липиды, в которых нет жирных кислот, а также характеризуются рядом других особенностей своего состава и метаболизма. Некоторые исследователи считают, что археобактерии можно рассматривать как отдельное царство живых существ, возникшее в результате особой линии эволюции.

Иногда к микроорганизмам относят и вирусы. Но чаще их рассматривают как особую категорию биологических объектов, поскольку они не имеют клеточного строения, содержат в отличие от эукариот и прокариот лишь один тип нуклеиновых кислот (ДНК или РНК) и размножаются только в клетках хозяина, каковыми могут быть разные организмы, в том числе бактерии.

Помимо вирусов, в клетках микроорганизмов могут находиться другие дополнительные элементы, несущие генетическую информацию. К числу таковых относятся плазмиды, распространенные у бактерий. Они представляют собой небольшие кольцевые молекулы ДНК, определяющие устойчивость содержащих их штаммов к лекарственным препаратам, способность воздействовать на определенные субстраты и некоторые другие признаки.

Микроорганизмам принадлежит важная роль в природных процессах, а также в практической деятельности человека. Объясняется это рядом причин. Благодаря небольшим размерам микроорганизмы легко перемещаются с токами воздуха, по воде и другими способами. Поэтому они быстро распространяются и встречаются в самых разных местах, включая и те, где другие формы жизни иногда отсутствуют.

Важным свойством микроорганизмов является их способность к быстрому размножению. Известны бактерии, которые делятся каждые 30—60 мин и даже через 8—10 мин. В результате из одной клетки массой около $2,5 \cdot 10^{-12}$ г за 2—4 сут в условиях, обеспечивающих активный рост, могла бы образоваться биомасса порядка 10^{10} т и более. В действительности этого не происходит, так как действуют разные ограничивающие факторы. Но возможности микроорганизмов к быстрому размножению намного превосходят и растения и животных.

Третье, что характеризует микроорганизмы, — это разнообразие их физиологических и биохимических свойств. В результате некоторые из них могут расти в так называемых экстремальных условиях, которые для большинства других организмов неблагоприятны или вообще не поддерживают рост. Особенно разнообразны по свойствам бактерии.

Наряду с мезофилами, оптимальная температура для роста которых составляет 25—35 °С, среди микроорганизмов есть так называемые психрофилы, некоторые из которых при температуре ниже 20 °С не растут, но

могут довольно быстро развиваться при температуре, близкой к нулю. Такие микроорганизмы распространены в морях и океанах, в пещерах, но обнаруживаются и других местах, в том числе в холодильных установках. Значительное число микроорганизмов остаются живыми при температуре 196°C (t жидкого азота) и даже ниже. Этим часто пользуются для их длительного хранения. С другой стороны, такие покоящиеся формы, как эндоспоры, образуемые рядом бактерий, у некоторых видов сохраняют способность к прорастанию после кипячения в течение 1—2 ч. У отдельных видов бактерий (например, *Clostridium botulinum*) споры не погибают при кратковременном повышении температуры до 160–180 °С. Известны также термофильные микроорганизмы, рост которых наблюдается при 60—80 °С и даже выше (90—110°C). Некоторые из них при температуре ниже 60—80 °С не растут. Такие экстремальные термофилы обнаружены, например, среди бактерий, встречающихся в геотермальных источниках.

Довольно много микроорганизмов проявляют значительную устойчивость к высокому гидростатическому давлению, а некоторые из них даже лучше растут при давлении $(1,0—3,5) \cdot 10^7$ Па. Имеются и облигатно барофильные формы. В природных условиях высокое давление бывает в глубинах морей и океанов, в придонных слоях отдельных озер (например, Байкала), а также в глубинных месторождениях нефти, где встречаются микроорганизмы. В то же время многие микроорганизмы сохраняют жизнеспособность в условиях глубокого вакуума, особенно, если производить высушивание клеток после предварительного их замораживания. На этом основан такой широко известный способ хранения микроорганизмов, как лиофилизация.

Некоторые микроорганизмы выдерживают высокие дозы ультрафиолетовой и (или) ионизирующей радиации. К таковым относится *Micrococcus radiodurans*, обнаруженный впервые в консервированном мясе, подвергнутом воздействию γ -излучения. Констатировано также наличие радиорезистентных микроорганизмов в атомных реакторах.

Рост микроорганизмов зависит от активной кислотности (pH) среды. Для большинства видов оптимальное значение pH близко к 7,0, т. е. благоприятна нейтральная среда. Однако известны и ацидофильные формы, которые не растут при pH выше 5,0—5,5. Некоторые из них являются к тому же термофилами. К числу типичных ацидофильных микроорганизмов относится *Thiobacillus ferrooxidans*, встречающийся в кислых серных источниках и распространенный в шахтных водах месторождений разных сульфидных минералов, где в значительном количестве присутствует серная кислота и pH иногда меньше единицы. С другой стороны, есть алкалофильные микроорганизмы, оптимальное значение pH среды для роста которых 10,0—11,0. Примером могут служить некоторые бактерии рода *Bacillus*, разлагающие мочевины с образованием аммиака.

Одним из факторов, ограничивающих рост многих микроорганизмов, является высокое осмотическое давление среды. Это важно учитывать при выборе условий их культивирования. Однако есть осмофилы и даже осмофильные виды. К ним принадлежат некоторые представители дрожжей и мицелиальных грибов (например, *Xeromyces bisporus*), рост которых наблюдается на средах, содержащих 20 % сахара и более. Такие микроорганизмы нередко обнаруживаются в сладких сиропах и варенье.

Известны также бактерии, называемые экстремальными галофилами, оптимальная концентрация хлористого натрия для которых 20—25%, а рост их возможен и при более высоком содержании NaCl (30—32%), т.е. практически в насыщенном его растворе. Если же концентрация хлористого натрия ниже 8-12%, то рост большинства таких бактерий, относящихся в основном к семейству *Halobacteriaceae*, не происходит, а у некоторых видов клетки лизируются. Значительные различия обнаруживаются в действии на разные микроорганизмы меди, мышьяка, сурьмы, ртути и других тяжелых металлов. Некоторые виды и штаммы проявляют к ним большую чувствительность, другие способны расти при сравнительно высоком содержании соединений этих элементов.

В зависимости от отношения микроорганизмов к молекулярному кислороду их принято делить на облигатные аэробы, факультативные анаэробы, аэротолерантные анаэробы и облигатные анаэробы. Большинство микроорганизмов, как и макроорганизмы, являются облигатными аэробами (для роста им необходим молекулярный кислород). Отдельные виды могут расти даже в атмосфере чистого кислорода. Наряду с этим есть микроорганизмы, которые хотя и нуждаются в наличии O₂, но могут расти или лучше растут только при низком его содержании (2—10%). Такие микроорганизмы называют микроаэрофилами, а условия, которых они растут, микроаэробными.

Факультативные анаэробы растут как в присутствии, так и в отсутствие O₂. Но в зависимости от условий роста происходят изменения в их метаболизме, прежде всего в энергетических процессах. Как правило, при наличии молекулярного кислорода такие микроорганизмы переключаются на окисление субстрата с участием O₂, т. е. на аэробное дыхание, поскольку оно более выгодно, чем получение энергии в результате анаэробных процессов. Наглядным примером могут служить некоторые дрожжи, способные осуществлять в анаэробных условиях спиртовое брожение, а в аэробных полностью окисляющие в процессе дыхания сахара с образованием углекислоты и воды. Довольно много факультативных анаэробов и среди бактерий. Это *Escherichia*, некоторые представители рода *Bacillus*, *Paracoccus denitrificans* и ряд других.

К аэротолерантным анаэробам принадлежат многие молочнокислые бактерии, способные расти в присутствии молекулярного кислорода, но

при этом их метаболизм остается таким же, как и в анаэробных условиях. И в том и в другом случае они осуществляют брожение.

Облигатные анаэробы не только не нуждаются для роста в наличии молекулярного кислорода, но для многих видов он токсичен даже в ничтожно малой концентрации. Поэтому выделение и культивирование таких микроорганизмов часто сложно. К числу строгих анаэробов относятся метанообразующие, сульфатредуцирующие бактерии и ряд других прокариот. Среди эукариотных микроорганизмов облигатными анаэробами являются некоторые простейшие, в частности отдельные представители трихомонад. Обнаружены такие формы и среди грибов, но, видимо, это свойство имеет у эукариот вторичное происхождение — возникло в результате утраты способности использовать молекулярный кулярный кислород в своем метаболизме. Напротив, облигатные анаэробы из числа бактерий рассматриваются как наиболее древние формы жизни.

Разнообразны возможные типы питания микроорганизмов. Часть из них, называемые фототрофами, как и зеленые растения, способны использовать для роста энергию света (пурпурные и зеленые бактерии, цианобактерии, прохлорофиты, некоторые галобактерии и водоросли). Остальные микроорганизмы, носящие название хемотрофов, так же как животные и человек, получают энергию в результате окисления различных химических веществ. Среди фото- и хемотрофов известны виды, способные все соединения клеток синтезировать из углекислоты. Их называют автотрофами. Особенно много автотрофов среди организмов, использующих в качестве источника энергии свет (возможность фотосинтеза).

Многим микроорганизмам, как и животным, необходимы для роста органические соединения, которые используются ими в биосинтетических целях. Они носят название гетеротрофов.

В случае хемотрофов окисляемый субстрат, иначе называемый донором электронов, обеспечивает получение организмом энергии и биосинтетические реакции восстановительного характера. У фототрофов донор электронов выполняет обычно только вторую функцию, поскольку источником энергии служит свет.

Таким образом, с учетом источника энергии, донора электронов и характера веществ, используемых в биосинтетических процессах, возможных типов питания восемь; каждый из них реализуется большим или меньшим числом микроорганизмов, относящихся к прокариотам. В отличие от этого эукариотные микроорганизмы, как и макроорганизмы, проявляют способность либо к фотолитоавтотрофии, либо к хемоорганогетеротрофии. Первый тип питания присущ водорослям и высшим растениям, второй — грибам, животным, включая простейшие, и человеку. Другие типы питания, очевидно, оказались менее удачными и не явились основой для двух основных направлений эволюции, приведших к возникновению высокоорганизованных форм эукариот. В то же время сохранение у бакте-

рий разных типов питания, видимо, имеет существенное значение для их выживания при наличии более совершенных форм и позволяет нередко расти в весьма специфических условиях.

Кроме того, микроорганизмы в целом характеризуются способностью использовать гораздо больше химических веществ, чем макроорганизмы. Это касается прежде всего соединений углерода. Некоторые микроорганизмы растут на очень сложных органических средах, содержащих те или иные факторы роста, т. е. вещества, которые необходимы им в готовом виде, поскольку синтезировать их они сами не могут. Чаще всего факторами роста являются витамины, но могут быть аминокислоты, пурины, пиримидины и другие органические соединения. Даже отдельные виды и штаммы микроорганизмов, которых относят к автотрофам, обнаруживают такую потребность.

Организмы, нуждающиеся в факторах роста, называют ауксотрофами с указанием на то, в каком или в каких конкретно сотовых соединениях они нуждаются. Соответственно виды и штаммы, не обнаруживающие эту потребность, носят название протографов. К числу микроорганизмов, проявляющих высокую требовательность к составу среды и нуждающихся в ряде факторов роста, относятся многие молочнокислые бактерии, а также представители простейших. Ауксотрофные штаммы микроорганизмов легко образуются в результате мутаций.

Известны также микроорганизмы (называемые паратрофами), которые являются облигатными внутриклеточными паразитами. К числу таковых относятся риккетсии. Из-за высокой требовательности в отношении питания подбор сред для выращивания некоторых микроорганизмов является сложной проблемой, а часть видов на искусственных средах культивировать вообще пока не удастся. Но многие микроорганизмы, даже из числа гетеротрофов, хорошо растут на синтетических средах, содержащих всего одно органическое соединение углерода, которое используется как источник энергии и в биосинтетических целях.

Значительное число микроорганизмов способно использовать белки, нуклеиновые кислоты, парафины, разные углеводы, включая целлюлозу и другие высокомолекулярные вещества. С другой стороны, есть микроорганизмы, рост которых обеспечивают такие простые органические вещества, как этанол, ацетат, гликолат и многие другие. Широко распространены так называемые метилотрофы, использующие в качестве источника энергии и углерода метан, метанол, метилированные амины и монооксид углерода, которые рост макроорганизмов не поддерживают, а многие даже токсичны. Наряду с использованием различных природных соединений углерода некоторые микроорганизмы могут воздействовать и на синтетические вещества, включая пластмассы и пестициды.

Характерная особенность ряда бактерий — способность расти, получая энергию в результате окисления молекулярного водорода, сероводорода,

аммония, нитритов, солей двухвалентного железа и некоторых других неорганических соединений. При этом многие из них растут в автотрофных условиях. Соответственно окисляемым субстратам выделяют такие группы хемолитоавтотрофов, как водородные, нитрифицирующие, серные бактерии, железобактерии. К числу хемолитоавтотрофных микроорганизмов, окисляющих H_2 , относятся также многие метанобразующие бактерии, отдельные представители ацетатобразующих, сульфат- и серовосстанавливающих бактерий.

Различные возможности проявляют микроорганизмы в отношении источников азота. Некоторые виды хорошо растут на средах с пептоном и другими органическими азотсодержащими соединениями, в том числе мочевиной. Значительное число микроорганизмов могут ассимилировать нитраты и еще больше аммоний.

Интересной и важной особенностью ряда прокариотных микроорганизмов является их способность фиксировать молекулярный азот. Долгое время считалось, что это свойство проявляется лишь у немногих видов, как-то у азотобактеров, отдельных представителей клостридий и фототрофных бактерий, а также у клубеньковых бактерий. Однако в последние годы показано, что способность к ассимиляции молекулярного азота распространена более широко.

Многие микроорганизмы, как и растения, могут использовать для синтеза серосодержащих соединений клеток сульфаты. Но некоторые виды способностью к ассимиляционной сульфатредукции не обладают и поэтому нуждаются для роста в наличии восстановленных соединений серы.

Помимо потребности в так называемых макроэлементах, или основных биоэлементах, к которым относят углерод, азот, кислород, водород, фосфор, серу, магний, железо, калий и кальций, микроорганизмы нуждаются для роста в ряде других элементов, но обычно в гораздо меньшем количестве. Поэтому их называют микроэлементами или минорными биоэлементами. В основном это различные металлы (цинк, медь, кобальт, никель, молибден, медь и ряд других), входящие в состав отдельных ферментов. Однако следует отметить, что потребность отдельных микроорганизмов в некоторых элементах может существенно различаться и зависит иногда от условий их роста.

Например, потребность бактерий в молибдене существенно возрастает при использовании ими в качестве источника азота нитратов или молекулярного азота, поскольку этот элемент входит в состав нитратредуктазы и нитрогеназы, т. е. ферментов, участвующих в ассимиляции клетками соответственно NO_3^- и N_2 . Для роста бактерий, получающих энергию в результате окисления Fe^{2+} до Fe^{3+} , железо необходимо в значительно большем количестве, чем требуется другим организмам.

Для многих известных микроорганизмов характерен лабильный метаболизм. Такая способность выражается не только и их способности ис-

пользовать большое число разных соединений углерода, азота и других элементов, но нередко проявляется в переключении с одного типа питания на другой. Например, значительное число фототрофных микроорганизмов могут расти в темноте в гетеротрофных, а некоторые и в авто-трофных условиях. Ряд бактерий проявляет способность и к хемолитоавтотрофии, и к хемоорганогетеротрофии. Такие организмы принято называть факультативными автотрофами.

Некоторые микроорганизмы обнаруживают способность к так называемой миксотрофии, или смешанному типу питания. Например, одновременное использование в процессах биосинтеза органических веществ и ассимиляции углекислоты по тому же типу, как в автотрофных условиях. Известны также случаи, когда микроорганизмы одновременно окисляют и органические и неорганические субстраты. Особенно четко способность к миксотрофии проявляется при их культивировании в проточных условиях с лимитированием по разным субстратам.

Однако ряд микроорганизмов характеризуется постоянством своих потребностей в питании и, соответственно, процессах метаболизма. Среди них есть облигатные фототрофы и облигатные хемотрофы. Известны облигатные автотрофы, которые используют органические вещества в очень ограниченной степени и во всех условиях основным источником углерода для них служит углекислота. Примером могут служить многие цианобактерии и нитрифицирующие бактерии. Напротив, некоторым гетеротрофам всегда необходимы определенные органические соединения. Часть из них, как уже отмечалось, удается культивировать только на сложных средах, содержащих ряд факторов роста. К числу таковых относится, например, ряд молочнокислых бактерий. Но есть микроорганизмы, рост которых возможен на средах, содержащих очень простые органические вещества, например метан или метанол. Однако другие соединения углерода их заменить не могут.

Изучение различных микроорганизмов значительно расширило представление о том, в каких условиях возможно существование жизни. В результате проведенных исследований установлен также ряд важнейших биохимических закономерностей. Оказалось, что многие реакции, которые имеют место у микроорганизмов, аналогичны таковым у растений и животных. Это подтверждает биохимическое единство всех организмов, обитающих на Земле. Вместе с тем установлено, что некоторые микроорганизмы имеют особенности не только в составе своих клеток, но и в тех процессах, которые могут осуществлять.

Выше уже отмечалось, что только некоторые бактерии способны ассимилировать молекулярный азот с образованием из него аммиака, который используется для синтеза аминокислот и других азотсодержащих веществ клеток. Лишь некоторые микроорганизмы могут расти, используя углеводороды, лигнин и ряд других соединений углерода, а также получая энер-

гию в результате окисления ряда неорганических веществ. Это определяется наличием у них особых ферментов, катализирующих реакции, к которым микроорганизмы не способны. Только среди микроорганизмов есть виды, способные расти в отсутствие молекулярного кислорода в результате таких энергетических процессов, как различные брожения и анаэробное дыхание.

До недавнего времени считали, что фотосинтез облигатно связан с наличием у организмов, которые его осуществляют, того или иного хлорофилла, представляющего собой магнийсодержащие тетрапиррольные пигменты. Однако недавно установлено, что у галобактерий, способных к фотосинтезу, данный процесс происходит при участии пигментбелкового комплекса бактериородопсина, в который входит C_{20} -каротиноид ретиналь. Этот комплекс очень похож на ретиналь, являющийся зрительным пигментом животных.

Большинство автотрофов, включая растения и микроорганизмы, ассимилируют углекислоту в результате действия рибулезобисфосфатного цикла, называемого также циклом Кальвина. Однако у фототрофных зеленых серобактерий, а также у некоторых хемотрофных бактерий (*Hydrogenobacter* и *Sulfolobus*), как недавно установлено, функционирует совершенно иная система автотрофной ассимиляции углекислоты, получившая название восстановительного цикла трикарбоновых кислот. Похожим путем ассимилируют углекислоту метанобразующие бактерии, но процесс не имеет циклического характера. Аналогичным образом, видимо, происходит усвоение углекислоты анаэробными бактериями, образующими ацетат, а также некоторыми другими анаэробами из числа прокариот.

Важным результатом изучения метаболизма микроорганизмов, способных расти за счет использования метана, метанола и других C_1 -соединений, более восстановленных, чем CO_2 , является открытие у них трех принципиально различных путей ассимиляции формальдегида: серинового, рибулезомонофосфатного и ксилулезофосфатного циклов. Таких примеров, свидетельствующих о разнообразии путей ассимиляции и диссимилиации микроорганизмов различных соединений, можно привести очень много.

Огромное значение имело и продолжает иметь изучение микроорганизмов для развития молекулярной биологии и генетики. Достаточно напомнить, что первые данные относительно роли дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) как носителя генетической информации были получены в опытах на бактериях. Достижения в области молекулярной биологии и генетики микроорганизмов явились основой развития генетической инженерии. Изучение микроорганизмов вносит также много нового в понимание биологической эволюции и представляет большой интерес в связи с вопросом о существовании жизни на других планетах.

Трудно переоценить значение микроорганизмов в круговороте веществ, который осуществляется в природе. В результате способности воздействовать на разнообразные субстраты, нередко накапливая при этом в среде те или иные продукты метаболизма, и быстро расти в разных условиях, микроорганизмы вызывают существенные изменения в окружающей среде. Они играют важнейшую роль в превращении многих веществ в почве и водоемах, участвуют в формировании и разрушении месторождений ряда полезных ископаемых, а также других природных процессах.

Без многих процессов, которые осуществляют микроорганизмы в природе, жизнь на Земле давно бы прекратилась или приняла другие формы. Наглядным примером значения микроорганизмов в природе является их активное участие в разложении азотсодержащих органических веществ в почве, ведущем к образованию аммония и нитратов, а также фиксация молекулярного азота, от чего зависит рост растений.

Не меньшее значение имеет разложение микроорганизмами и безазотистых полимерных соединений, прежде всего целлюлозы, которая в огромных количествах образуется ежегодно растениями. В результате деятельности микроорганизмов происходит также освобождение окружающей среды от ряда загрязняющих и ядовитых веществ, в частности пестицидов.

Однако не все микроорганизмы и не всегда полезны. Некоторые из них, как известно, являются возбудителями разных заболеваний человека, животных и растений. Не все микробиологические процессы, происходящие в почвах, повышают их плодородие, некоторые из них имеют обратное действие. При массовом развитии водорослей и ряда других микроорганизмов в водоемах могут происходить нежелательные изменения их режимов, а также накопление веществ, токсичных для человека и животных.

В результате роста микроорганизмов нередко происходит порча сельскохозяйственной продукции, промышленных изделий и сооружений, в частности подземных трубопроводов и металлического оборудования в шахтах. Поэтому необходима работа по предупреждению таких явлений, наносящих существенный ущерб народному хозяйству.

С. другой стороны, микроорганизмы давно используются человеком для получения некоторых продуктов питания и для других целей. Особенно интенсивно микробиологическая промышленность развивается в последние годы. Основой для этого служит изучение свойств разных микроорганизмов, прежде всего ни физиологии, биохимии и генетики. В результате этого установлено, что с помощью микроорганизмов можно получать самые разные вещества, в том числе те, которые химическим путем синтезировать еще не удается или такой путь более сложный и дорогой.

Из разных микроорганизмов наиболее широкое применение имеют дрожжи, относящиеся к одноклеточным грибам. Отдельные производства основаны на использовании мицелиальных грибов. Ряд промышленных процессов связан с применением бактерий, принадлежащих к разным сис-

тематическим группам. Среди них есть и анаэробы и аэробы. В меньшей степени используются пока водоросли и еще реже простейшие. Можно полагать, что в ближайшее время будут найдены новые микроорганизмы, представляющие практический интерес. Примером могут служить недавно обнаруженные термофильные анаэробы, образующие в значительном количестве уксусную кислоту и другие продукты, имеющие практическое значение. Использование их в производстве дает ряд преимуществ по сравнению с теми видами, которые нашли применение раньше.

Важное значение для микробиологической промышленности имеет получение мутантов, способных к образованию требуемых продуктов в большем количестве, чем исходные штаммы. Некоторые из таких мутантов, например, синтезирующих пенициллин, с успехом используют в заводских условиях. В последнее время для получения штаммов микроорганизмов с полезными свойствами начали применять генную инженерию. Таким путем удалось, например, перенести гены, обуславливающие способность к азотфиксации, в бактерии, которые таким свойством не обладали. В результате введения в клетки *Methylophilus methylotrophus* гена, ответственного за синтез глутаматдегидрогеназы, повышена скорость роста этой бактерии, используемой в крупнотоннажном производстве белка на основе переработки метанола. Большим успехом является клонирование в клетках микроорганизмов генов, определяющих способность к синтезу проинсулина, интерферона и гормона роста человека. В результате появилась возможность с помощью соответствующих штаммов микроорганизмов получать эти ценные для медицины соединения.

Очень важным для использования микроорганизмов в промышленности является подбор сред и условий культивирования на основе глубокого знания процессов метаболизма, что позволяет регулировать их биохимическую активность. Многие микробиологические производства основаны на использовании растущих культур соответствующих видов. Из разных способов выращивания микроорганизмов наибольшие возможности дает непрерывно-проточное культивирование, применение которого в производственных условиях все расширяется.

Для получения некоторых продуктов используют суспензии клеток, а также клетки микроорганизмов в иммобилизованном состоянии, связанные с тем или иным носителем. В таком виде они могут длительное время сохранять свою ферментативную активность и многократно применяться для синтеза ряда веществ, в частности некоторых аминокислот. Продолжаются также работы по совершенствованию приборов и аппаратов, используемых в микробиологических производствах. Таким образом, в настоящее время промышленная микробиология представляет собой важную область биотехнологии, базирующуюся на достижениях микробиологии, биохимии, молекулярной биологии, генетики, математики и техники.

III. ОСНОВНЫЕ НАУЧНЫЕ ТРУДЫ Е.Н. КОНДРАТЬЕВОЙ

Монографии:

1. Кондратьева Е.Н. Фотосинтезирующие бактерии. М.: Изд. АН СССР, 1963. -315с.
2. Kondratieva E.N. Photosynthetic bacteria. Israel Program for Scientific Translations: Jerusalem, 1965. - 244 p.
3. Кондратьева Е.Н. Фотосинтезирующие бактерии и бактериальный фотосинтез. М.: Изд. МГУ, 1972. - 73с.
4. Кондратьева Е.Н., Гоготов И.Н. Молекулярный водород в метаболизме микроорганизмов. М.: Наука, 1980. - 340с.
5. Кондратьева Е.Н. Хемолитотрофы и метилотрофы, М.: Изд. МГУ, 1983. - 171с.
6. Кондратьева Е.Н., Максимова И.В., Самуилов В.Д. Фототрофные микроорганизмы. М.: Изд. МГУ, 1989. - 376 с.
7. Кондратьева Е.Н. Автотрофные прокариоты. М: Изд. МГУ, 1996. - 302с.

Статьи:

8. Работнова И.Л., Кондратьева Е.Н., Немте И. Т., Аронес С. Фиксация азота атмосферы азотобактером в различных условиях азрации. // Микробиология. 1949. Т.18, №6. С.509-518.
9. Кондратьева Е.Н. О физиологии серных и несерных пурпурных бактерий. // Микробиология. 1954. Т. 23, №6. С.719-741.
10. Кондратьева Е.Н. Использование пурпурными бактериями органических соединений в присутствии света. // Микробиология. 1956. Т. 25, №4. С.393-400.
11. Кондратьева Е.Н. Развитие факультативно-анаэробных пурпурных бактерий в зависимости от окислительно-восстановительных условий среды. // Микробиология. 1957. Т.26, № 6. С.717-721.
12. Кондратьева Е.Н., Федоров В.Д., Грешных К.П. О морфологии зеленых серобактерий. // Докл. АН СССР. 1958. Т. 123, №2. С. 365.
13. Шапошников В.Н., Кондратьева Е.Н., Федоров В.Д. К изучению зеленых серобактерий рода *Chlorobium*. // Микробиология. 1958. Т.27. №6. С.529-535.
14. Кондратьева Е.Н. Фотосинтезирующая активность пурпурных бактерий (*Rhodospseudomonas* sp.) и окислительно-восстановительный потенциал среды. // Сб. Проблемы фотосинтеза. Изд. АН СССР, 1959. С. 373-379.
15. Шапошников В.Н., Кондратьева Е.Н., Красильникова Е.Н., Раменская А.А. Зеленые бактерии, использующие органические соединения. // Докл. АН СССР. 1959. Т. 129, №6. С. 1424-1426.
16. Кондратьева Е.Н., Новикова Г.А., Жебровский В., Рубинштейн Ф.И. Методика и результаты лабораторных испытаний лакокрасочных покрытий //Сб. НИМИФ. 1959.
17. Шапошников В.Н., Кондратьева Е.Н. Использование пурпурными бактериями *Rhodospseudomonas palustris* C₂-C₃ - органических кислот // Докл. АН СССР. 1960. Т.130, №1. С.202-205.
18. Кондратьева Е.Н., Мошенцева Л.В. Пигменты зеленых серобактерий *Chloropseudomonas ethylicum*. // Докл. АН СССР. 1960. Т. 135, №2. С.460-462.
19. Немте И.Т., Кондратьева Е.Н., Кузнецова В.М. Испытание антисептических свойств разных органических соединений. // Сб. Предохранение неметаллических материалов от поражения микроорганизмами в тропических условиях. ОНТИ-ВИАМ. 1960. С.41-46.
20. Новикова Г.А., Немте И.Т., Кондратьева Е.Н. Лабораторные методы испытания лакокрасочных покрытий на поражаемость микроорганизмами. // Сб. Предохранение неметаллических материалов от поражения микроорганизмами в тропических условиях. ОНТИ-ВИАМ, 1960. С.47-50.
21. Кондратьева Е.Н., Немте И.Т., Новикова Г.А., Жебровский В.В., Котова М.А. Испытание лакокрасочных покрытий на поражаемость микроорганизмами // Сб. Предохранение неметаллических материалов от поражения микроорганизмами в тропических условиях. ОНТИ-ВИАМ, 1960. С.51-55.
22. Shaposhnikov V.N., Kondratieva E.N., Fedorov V.D. A new species of green sulphur bacteria. // Nature. 1960. V. 187. P.167.

23. Кондратьева Е.Н. Зеленые серобактерии // Микробиология. 1961. Т.30, №2. С.346-363.
24. Кондратьева Е.Н. Использование зелеными бактериями органических соединений в процессе фотосинтеза. // 5-й Междунар. биох. конгр. М., 1961. Т.П.
25. Кондратьева Е.Н., Успенская В.Э. Образование витамина В₁₂ фотосинтезирующими бактериями. // Докл. АН СССР. 1961. Т.136, №3. С.718-719.
26. Скалинский Е.И., Кондратьева Е.Н. Новый вид зеленых серобактерий. // Докл. АН СССР. 1961. Т. 138, №2. С.456-457.
27. Кондратьева Е.Н., Раменский Е.В. Развитие анаэробных фотосинтезирующих бактерий в зависимости от окислительно-восстановительных условий среды. // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1961. №4. С.155-159.
28. Мошенцева Л.В., Кондратьева Е.Н. Образование хлорофиллов пурпурными и зелеными бактериями при фотоавтотрофном и фотогетеротрофном развитии. // Микробиология. 1962. Т. 31, №2. С.199-202.
29. Успенская В.Э., Кондратьева Е.Н. Отношение фотоавтотрофных бактерий к витаминам и синтез витаминов этими организмами. // Микробиология. 1962. Т.31, №3. С.396-401.
30. Балицкая Р.М., Кондратьева Е.Н. Влияние интенсивности света на использование СО₂ и органических соединений при фотосинтезе *Chloropseudomonas ethylicum*. // Микробиология. 1963. Т.33, №2. С.193-199.
31. Кондратьева Е.Н., Петрова Л.Н. Использование некоторых органических соединений зелеными серобактериями *Chloropseudomonas ethylicum*. // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1963. №1. С.160-162.
32. Шапошников В.Н., Кондратьева Е.Н., Балицкая Р.М. Влияние некоторых восстановителей на развитие зеленых серобактерий и синтез ими бактериовиридина при различных интенсивностях света. // Докл. АН СССР. 1963. Т.151, №3. С.708-711.
33. Кондратьева Е.Н. Бактериальный фотосинтез. // Успехи микробиологии. 1964. Т.1. С.5-29.
34. Кондратьева Е.Н., Малофеева И.В. К изучению каротиноидов пурпурных серобактерий. // Микробиология. 1964. Т.33, №3. С.758-762.
35. Кондратьева Е.Н., Петрова Л.Н., Феденко Е.П. Использование зелеными бактериями *Chloropseudomonas ethylicum* органических соединений в зависимости от присутствия углекислоты и сероводорода. // Докл. АН СССР. 1964. Т.154, №2. С.453-456.
36. Кондратьева Е.Н., Новикова Г.А., Кузнецова В.М. Антимикробные свойства карбамидной смолы и ее использование некоторыми микроорганизмами. // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1964. №2. С.166-170.
37. Ерохин Ю.Е., Нестеров А.И., Финогенова Т.В., Кондратьева Е.Н. Образование пурпурными бактериями бактериохлорофилла и свободных порфиринов в зависимости от интенсивности света. // Микробиология. 1964. Т.33, №6. С.951-955.
38. Успенская В.Э., Кондратьева Е.Н. Образование свободных порфиринов зелеными фотосинтезирующими бактериями. // Докл. АН СССР. 1964. Т. 157, №3. С.678-680.
39. Кондратьева Е.Н., Дорман Л.Л., Елисеева Н.В. Использование аминокислот зелеными бактериями. // Вестн. Моск. Ун-та. 1965. №5. С.38-41.
40. Кондратьева Е.Н., Тараненко Л.И., Сумарукова Р.С. Потребность пурпурных и зеленых серобактерий в некоторых микроэлементах. // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1965. №2. С.176-180.
41. Кондратьева Е.Н., Корженко В.П., Малофеева И.В. Аминокислотный состав фотосинтезирующих бактерий. // Микробиология. 1965. Т.34, №5. С.753-756.
42. Зайцева Г.Б., Гуликова О.М., Кондратьева Е.Н. Биохимические изменения в клетках *Chromatium minutissimum* при фотоавтотрофных и фотогетеротрофных условиях роста. // Микробиология. 1965. Т. 34, №4. С.577-583.
43. Кондратьева Е.Н. Сравнительная физиология зеленых фотосинтезирующих бактерий. // 9-й Межд. Микробиологич. Конгресс, Москва. Тезисы докл. 1965. С.166.
44. Кондратьева Е.Н. Фотосинтезирующие организмы в связи с эволюцией фотосинтеза / Сб. Биология автотрофных микроорганизмов. М.: Изд. МГУ, 1966. С.26-37.

45. Кондратьева Е.Н., Мехтиева В.Л. Фракционирование стабильных изотопов серы зелеными фотосинтезирующими бактериями. // Микробиология. 1966. Т.35, №4. С.569-572.
46. Мехтиева В.Л., Кондратьева Е.Н. Фракционирование стабильных изотопов серы пурпурными фотосинтезирующими бактериями *Rhodospseudomonas* sp. // Докл. АН СССР. 1966. Т.166, №2. С.465-468.
47. Кондратьева Е.Н., Мехтиева В.Л., Сумарукова Р.С. О направленности изотопного эффекта на первых этапах окисления сульфида пурпурными бактериями // Вестн. Моск. Ун-та. 1966. №5. С. 45-48.
48. Успенская В.Э., Кондратьева Е.Н., Акулович Н.К. Разделение двух хлорофиллов зеленых бактерий методами хроматографии. // Докл. АН СССР. 1966. Т.167, №3. С.702-705.
49. Нестеров А.И., Гоготов И.Н., Кондратьева Е.Н. Значение интенсивности света для использования различных соединений углерода фотосинтезирующими бактериями. // Микробиология. 1966. Т.35, №2. С.193-199.
50. Годнев Т.Н., Кондратьева Е.Н., Успенская В.Э. О возможных путях биосинтеза бактериовиридина (хлоробиум-хлорофилла). // Известия АН СССР. Серия биол. 1966. №4. С.525-531.
51. Кондратьева Е.Н., Сурмели Д.Д., Иванов А.И., Смоленкова Н.В., Гусев М.В., Сумарукова Р.С. Испытание кровельных и гидроизоляционных рулонных материалов на биостойкость. // Труды НИИ Асбестцемент - М.: Изд. литературы по строительству, 1966. Т.31. С.128-141.
52. Кондратьева Е.Н. Метаболизм углерода у зеленых фототрофных бактерий. // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1967. №10. С.77-94.
53. Малофеева И.В., Кондратьева Е.Н. Обменный фонд свободных аминокислот фотосинтезирующих бактерий. // Микробиология. 1967. Т.36, №5. С.891-897.
54. Кондратьева Е.Н., Мехтиева В.Л. Изотопный эффект при окислении сульфида фотосинтезирующими бактериями. // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1967. №1. С.150-151.
55. Доман Н.Г., Кондратьева Е.Н., Симискер Я. Альтернативные пути ассимиляции ацетата *Chloropseudomonas ethylicum*. // Докл. АН СССР. 1967. Т.172, №4. С.969-972.
56. Кондратьева Е.Н., Успенская В.Э. Биосинтез зелеными фотосинтезирующими бактериями порфиринов и бактериовиридина 660 (бактериохлорофилла *c*). // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1968. №4. С.97-110.
57. Троценко Ю.А., Кондратьева Е.Н. О характере использования некоторых спиртов зелеными фотосинтезирующими бактериями. // Докл. АН СССР. 1968. Т.178, №1. С.218-221.
58. Удельнова Т.М., Кондратьева Е.Н., Бойченко Е.А. Содержание железа и марганца у различных фотосинтезирующих микроорганизмов. // Микробиология. 1968. Т.37, №2. С.197-200.
59. Быков М.А., Панфилова А.Л., Чернов М.М., Кондратьева Е.Н. Биостойкость фибролита. // Промышленное строительство. 1968. №10. С.39-41.
60. Малофеева И.В., Захватаева Н.В., Кондратьева Е.Н. Способность к переаминированию у *Chloropseudomonas ethylicum*. // Микробиология. 1968. Т.37, №5. С.777-783.
61. Кондратьева Е.Н., Красильникова Е.Н., Новикова Л.М. Образование полисахаридов зелеными фотосинтезирующими бактериями. // Микробиология. 1968. Т.37, №3. С.417-424.
62. Кондратьева Е.Н., Троценко Ю.А., Воронина О.И. Физиологические особенности различных штаммов *Chloropseudomonas ethylicum*. // Известия АН СССР, серия биол. 1968. №2. С. 218-226.
63. Шувалов В.В., Кондратьева Е.Н., Литвин Ф.Ф. Фотоиндуцированное поглощение кислорода зелеными фотосинтезирующими бактериями. // Докл. АН СССР. 1968. №3. С.711-714.
64. Борисов А.Ю., Ивановский Р.Н., Кондратьева Е.Н. Фотоиндуцированное окисление цитохромов у *Rhodospseudomonas* sp. // Мол. биол. 1968. Т.2. №4. С.489-497.
65. Кондратьева Е.Н., Гоготов И.Н. Выделение и потребление молекулярного водорода представителями *Chloropseudomonas*. // Микробиология. 1969. Т.38, №6. С.938-944.
66. Кондратьева Е.Н., Гоготов И.Н. Об условиях образования водорода *Rhodospseudomonas* sp. // Известия АН СССР, серия биол. 1969. №1. С.161-164.

67. Кондратьева Е.Н., Малофеева И.В., Сумарукова Р.С. О способности к восстановительному аминированию и переаминированию у *Chromatium minutissimum*. // Микробиология. 1969. Т.38, №1. С.13-17.
68. Кондратьева Е.Н., Троценко Ю.А. Фотометаболизм формиата у зеленых серобактерий // Докл. АН СССР. 1969. №1. С.202-209.
69. Самуилов В.Д., Кондратьева Е.Н. Исследование фотофосфорилирования в препаратах хроматофоров бактерий разных видов. // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1969. №5. С.97-100.
70. Феденко Е.П., Кондратьева Е.Н., Красновский А.А. Протохлорофилльные мутанты *Rhodospseudomonas palustris*. // Науч. докл. высш. школы. Биол. Науки. 1969. №8. С.102-111.
71. Лопоницина В.В., Новожилова М.М., Кондратьева Е.Н. Фотосинтезирующие бактерии, выделенные из Аральского моря. // Микробиология. 1969. Т.38, №2. С.358-363.
72. Чернядьев И.И., Кондратьева Е.Н., Доман Н.Г. Ассимиляция углекислоты *Rhodospseudomonas palustris*. // Известия АН СССР. Серия биол. 1969. Т.5. С.670-675.
73. Верхотуров В.Н., Кондратьева Е.Н., Лопоницина В.В., Рубин А.Б. Спектрофотометрические исследования нового штамма пурпурных серобактерий // Молекулярная биол. 1969. Т.3. С.683-689.
74. Черни Н.Е., Соловьева Ж.В., Федоров В.Д., Кондратьева Е.Н. Ультраструктура клеток двух видов пурпурных серобактерий. // Микробиология. 1969. Т.38, №3. С.479-484.
75. Гусев М.В., Шендерова Л.В., Кондратьева Е.Н. Отношение к молекулярному кислороду разных видов фотосинтезирующих бактерий. // Микробиология. 1969. Т.38, №5. С.787-792.
76. Kondratieva E.N., Gogotov I.N. Production of hydrogen by green photosynthetic bacteria (*Chlorospseudomonas*). // Nature. 1969. V.221, №5175. P.83-84.
77. Кондратьева Е.Н., Рубин А.Б. О физико-химических свойствах фотосинтезирующих бактерий *Ectothiorhodospira shaposhnikovii*. // Сб. Физиология и биохимия здорового и больного растения. 1970. М.: Изд. МГУ. С.273-292.
78. Чернядьев И.И., Кондратьева Е.Н., Доман Н.Г. Использование формиата в фотосинтезе *Rhodospseudomonas palustris*. // Известия АН СССР. Сер. биол. 1970. №6. С.895-898.
79. Чернядьев И.И., Кондратьева Е.Н., Доман Н.Г. Ассимиляция ацетата *Rhodospseudomonas palustris*. // Микробиология. 1970. Т.39, №1. С.24-29.
80. Гусев М.В., Шендерова Л.В., Кондратьева Е.Н. Влияние концентрации кислорода на рост и выживаемость фотосинтезирующих бактерий. // Микробиология. 1970. Т.39, №4. С.562-566.
81. Захватаева Н.В., Малофеева И.В., Кондратьева Е.Н. Изучение способности к азотфиксации фотосинтезирующих бактерий. // Микробиология. 1970. Т.39, №5. С.761-766.
82. Кондратьева Е.Н., Егоров Н.С. О проблемах микробиологии и подготовке микробиологов в Московском университете. // Вестн. Моск. Ун-та. 1970. № 2. С.2-14.
83. Кондратьева Е.Н., Нестеров А.И., Гоготов И.Н. Фотосинтез пурпурных и зеленых бактерий при действии монохроматического света различных длин волн. // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1970. №12. С.69-76.
84. Кондратьева Е.Н., Красильникова Е.Н., Троценко Ю.А., Гоготов И.Н. О путях использования некоторых соединений углерода зелеными бактериями. // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1970. №3. С.141.
85. Красновский А.А., Феденко Е.П., Ланг Ф., Кондратьева Е.Н. Спектрофлуорометрия пигментов исходного штамма и протохлорофилльных мутантов *Rhodospseudomonas palustris*. // Доклады АН СССР. 1970. Т.190, №1. С.218-221.
86. Борисов А.Ю., Кондратьева Е.Н., Самуилов В.Д., Скулачев В.П. Соотношение фотовосстановления НАД и фотофосфорилирования в хроматофорах. // Мол. биол. 1970. №4. С.795-807.
87. Троценко Ю.А., Симискер Я.А., Кондратьева Е.Н., Доман Н.Г. Продукты ассимиляции углекислоты и некоторых органических соединений *Chlorospseudomonas*. // Известия АН СССР, серия биол. 1970. №3. С.415-422.

88. Кондратьева Е.Н., Спектор Э.М., Гутман А.М., Гусев М.В. Исследование влияния вулканизации латексов на биостойкость получаемых из них пленок. // Каучук и резина. 1970. №1. С.15-22.
89. Ткачева З.Г., Кондратьева Е.Н. Формиатдегидрогеназа и формиатгидрогеназа *Chloropseudomonas ethylica*. // Микробиология. 1971. Т.40, №1. С.63-67.
90. Кондратьева Е.Н., Захватаева Н.В. Фиксация молекулярного азота фотосинтезирующими бактериями в зависимости от наличия света, АТФ и характера экзогенного субстрата. // Докл. АН СССР. 1971. Т.196, №3. С.698-700.
91. Успенская В.Э., Родова Н.М., Кондратьева Е.Н. Образование каталазы фотосинтезирующими бактериями. // Микробиология. 1971. Т.40, №3. С.455-460.
92. Ивановский Р.Н., Красильникова Е.Н., Кондратьева Е.Н. Окисление сероводорода зелеными бактериями в зависимости от присутствия органических соединений. // Микробиология. 1971. Т.40, №3. С.783-789.
93. Нетрусов А.И., Верхотуров В.Н., Кирикова Н.Н., Кондратьева Е.Н. Изучение дыхательной системы у *Pseudomonas* sp., ассимилирующего одноуглеродные соединения. // Микробиология. 1971. Т.40, №2. С.200-206.
94. Kondratieva E.N., Ivanovsky R.N. The effect of organic compounds on photoproduction of hydrogen sulfide by green bacteria. // Internat. Congress on Photosynthesis. Abstracts. 1971. P.105.
95. Кондратьева Е.Н. Автотрофные микроорганизмы и регуляция их метаболизма. // Сб. Регуляция биохимических процессов у микроорганизмов. Тез. докл. Пушино, 1972. С.71.
96. Кондратьева Е.Н., Красильникова Е.Н. Ферменты углеводного метаболизма у *Chloropseudomonas ethylica*. // Микробиология. 1972. Т.41, №2. С.217-223.
97. Успенская В.Э., Кондратьева Е.Н. Рост фотосинтезирующих бактерий *Ectothiorhodospira shaposhnikovii* в темноте в аэробных условиях. // Микробиология. 1972. Т.41, №3. С.449-455.
98. Кондратьева Е.Н., Малофеева И.В. Ассимиляция неорганических источников азота фототрофными бактериями. // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1972. №12. С.87-98.
99. Кирикова Н.Н., Троценко Ю.А., Кондратьева Е.Н. Ассимиляция одноуглеродных соединений *Pseudomonas* sp. 2. // Микробиология. 1972. Т.41, №1. С.5-10.
100. Платоненкова Л.С., Киселева О.А., Кондратьева Е.Н. Образование неконъюгированных птеридинов фототрофными бактериями в зависимости от условий роста. // Микробиология. 1972. Т.41, 35. С.818-822.
101. Фирсов Н.Н., Ивановский Р.Н., Кондратьева Е.Н. Действие ацетата на окисление сероводорода и фотоассимиляцию углекислоты *Ectothiorhodospira shaposhnikovii*. // Микробиология. 1972. Т.41, №6. С.953-958.
102. Кондратьева Е.Н., Ткачева З.Г., Малофеева И.В. Ферредоксинзависимая формиатдегидрогеназа зеленой фотосинтезирующей бактерии *Chloropseudomonas ethylica* штамм 5И. // Докл. АН СССР. 1972. Т.203, №6. С.1411-1413.
103. Кондратьева Е.Н. Пути ассимиляции углерода при фотосинтезе // Сб. Современные проблемы фотосинтеза. М. Изд. МГУ. 1973. С.196-212.
104. Борисов А.Ю., Ивановский Р.Н., Кондратьева Е.Н. Сравнительное исследование люминесценции зеленых и пурпурных фотосинтезирующих бактерий в области 440 мкм // Биохимия. 1973. Т.38, №1. С.59-61.
105. Кондратьева Е.Н., Чернядьев И.И., Доман Н.Г. Регуляция активности карбоксилат у фотосинтезирующих бактерий // Сб. Управление биосинтезом микроорганизмов. Красноярск, 1973. С. 173-174.
106. Красильникова Е.Н., Новикова Л.М., Сумарукова Р.С., Кондратьева Е.Н. О природе запасного полисахарида у зеленых бактерий // Известия АН СССР, сер. биол. 1973. №3. С.411-413.
107. Красильникова Е.Н., Педан Л.В., Фирсов Н.Н., Кондратьева Е.Н. Ферменты цикла трикарбоновых кислот у разных видов фототрофных бактерий // Микробиология. 1973. Т.42, №6. С.995-1000.
108. Кондратьева Е.Н. Хемоавтотрофные бактерии // Жизнь растений. М.: Изд. Просвещение, 1973. Т.1. С.337-352.

103. Кондратьева Е.Н. Фототрофные бактерии // Жизнь растений. М.: Изд. Просвещение, 1973. Т.1. С.323-336.
104. Кондратьева Е.Н. Метаболизм углерода у фототрофных бактерий (пурпурных и зеленых) // Успехи микробиологии. 1974. Т.9. С.44-83.
105. Красильникова Е.Н., Кондратьева Е.Н. О начальных путях метаболизма пирувата у фототрофных бактерий // Микробиология. 1974. Т.43, №5. С.776-779.
106. Чернядьев И.И., Кондратьева Е.Н., Доман Н.Г. Активность рибулозодифосфат- и фосфопируваткарбоксилазы у фототрофных бактерий // Микробиология. 1974. Т. 43, №6. С.949-954.
107. Фирсов Н.Н., Чернядьев И.И., Ивановский Р.Н., Кондратьева Е.Н., Вдовина Н.В., Доман Н.Г. Пути ассимиляции углекислоты *Ectothiorhodospira shaposhnikovii* // Микробиология. 1974. Т.43, №2. С.214-219.
108. Кондратьева Е.Н., Рубин А.Б., Сумарукова Р.С., Платоненкова Л.С. О составе неконъюгированных птеридинов у фототрофных бактерий // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1974. № 5. С.87-89.
109. Кондратьева Е.Н., Доман Н.Г. Метаболизм углеродных соединений при фотосинтезе // В кн. Биофизика фотосинтеза. М.: Изд. МГУ, 1975. С. 183-223.
110. Кондратьева Е.Н., Петушкова Ю.П., Жуков В.Г. Рост и окисление соединений серы *Thiocapsa roseopersicina* в темноте // Микробиология. 1975. Т.44, №3. С.389-394.
111. Красильникова Е.Н., Петушкова Ю.П., Кондратьева Е.Н. Рост пурпурной бактерии *Thiocapsa roseopersicina* в темноте в анаэробных условиях // Микробиология. 1975 Т.44, №4. С.700-703.
112. Гоготов И.Н., Нетрусов А.И., Кондратьева Е.Н. Гидрогеназная активность метилотрофа *Pseudomonas methylica* // Микробиология. 1975. Т.44, №5. С.779-783.
113. Троян О.С., Кирикова Н.Н., Кондратьева Е.Н. Метилотрофные бактерии, выделенные из активных илов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 9. С. 100-104.
114. Kondratieva E.N., Malofeeva I.V., Rubin A.B. Ferredoxin-linked nitrate-reductase from the phototrophic bacterium *Thiocapsa roseopersicina* // FEBS Letters. 1975. V.59. P.188-191.
115. Кондратьева Е.Н., Гоготов И.Н. Микроорганизмы - продуценты водорода // Известия АН СССР. Серия биол. 1976. № 1. С.69-86.
116. Красильникова Е.Н., Педан Л.В., Кондратьева Е.Н. Рост пурпурных серобактерий в темноте в анаэробных условиях // Микробиология. 1976. Т.45, №4. С.581-585.
117. Гоготов И.Н., Зорин Н.А., Кондратьева Е.Н. Очистка и свойства гидрогеназы из фототрофной бактерии *Thiocapsa roseopersicina* // Биохимия. 1976. Т.41. С.836-842.
118. Кондратьева Е.Н., Красильникова Е.Н., Педан Л.В. Условия роста в темноте в присутствии кислорода *Ectothiorhodospira shaposhnikovii* // Микробиология. 1976. Т.42, №1. С.172-74.
119. Кондратьева Е.Н. Источники ферментов, их выделение // Иммуобилизованные ферменты. М.: Изд. МГУ, 1976. Т.1. С.48-67.
120. Kondratieva E.N. The dark metabolism of purple sulfur bacteria // Proceedings of 2nd Intern. Symp. on Photosynthetic Prokaryotes, Dundee, 1976. P.47.
121. Kondratieva E.N. Phototrophic microorganisms as source of hydrogen and hydrogenase formation // In: «Microbial Energy Conversion», Göttingen, 1976. P.205-216.
122. Gogotov I.N., Kondratieva E.N. Hydrogenase systems and hydrogen metabolism of phototrophic bacteria // In: «Microbial production and utilization of gases». Academie der Wissenschaften zu Göttingen. 1976. P.255-262.
123. Kondratieva E.N., Gogotov I.N. Hydrogenase properties of phototrophic microorganisms // 10th International Congress of Biochemistry, Hambourg, 1976. P.208.
124. Kondratieva E.N., Zhukov V.G., Ivanovsky R.N., Petushkova Yu.P., Monosov E.Z. The capacity of phototrophic sulfur bacterium *Thiocapsa roseopersicina* for chemosynthesis // Arch. Microbiol. 1976. V.108. P.287-292.
125. Кондратьева Е.Н., Фирсов Н.Н., Захарчук Л.М. Метаболизм углерода у *Ectothiorhodospira shaposhnikovii* // Международный симпозиум «Рост микроорганизмов на C1-соединениях», Пушино, 1977. С.138.

126. Kondratieva E.N. Hydrogenase of phototrophic bacteria // IFIAS Workshop on Physico-Chemical Aspects of Electron Transport Processes in Enzyme Systems. 1977.

127. Netrusov A.I., Rodionov Yu.V., Kondratieva E.N. ATP-generation coupled with C1-compound oxidation by methylotrophic bacterium *Pseudomonas* sp. 2 // FEBS Lett. 1977. V.76, №1. P.56-58.

128. Кондратьева Е.Н. Физиологические и биохимические особенности строгих анаэробов // Сб. Теоретические и методические основы изучения анаэробных микроорганизмов. Пушино, 1978. С.45-68.

129. Кондратьева Е.Н. Биоконверсия солнечной энергии при участии фототрофных микроорганизмов (обзор) // Прикл. биохимия и микробиология. 1978. Т. 14, №6. С.805-817.

130. Кондратьева Е.Н. Бактериальный фотосинтез // Сб. Новое в познании фотосинтеза. М.: Знание, 1978. С.16-24.

131. Кондратьева Е.Н. Образование микроорганизмами горючих газов (водорода и метана) // Труды 2-го съезда болгарских микробиологов, София, 1978. С.249-257.

132. Кондратьева Е.Н., Горленко В.М. Пурпурные и зеленые бактерии // Успехи микробиологии. 1978. Т. 13. С.8-29.

133. Троян О.С., Нетрусов А.И., Скурдов И.В., Кондратьева Е.Н. Окисление одноуглеродных соединений бактериями разных родов // Прикл. биохимия и микробиология. 1978. Т. 14, №2. С.202-207.

134. Kondratieva E.N., Gogotov I.N. Nitrogen fixation in purple bacteria // 12th Internat. Congress of microbiology (Abstracts). 1978. P. 132.

135. Kondratieva E.N., Ivanovsky R.N. Energy-providing processes in purple bacteria // Шведско-советский симпозиум по физико-хим. биологии. 1978. С.128.

136. Kondratieva E.N., Gogotov I.N., Zorin N.A., Serebriakova L.T. The properties of hydrogenase from *Thiocapsa roseopersicina* // BBA. 1978. V.335. P.335-343.

137. Кондратьева Е.Н. Образование микроорганизмами молекулярного водорода // Сб. «Роль микроорганизмов в круговороте газов в природе». М.: Наука, 1979. С.131-160

138. Кондратьева Е.Н., Красильникова Е.Н. Рост *Ectothiorhodospira shaposhnikovii* на средах с разными соединениями серы // Микробиология. 1979. Т.48, №2. С.194-201.

139. Красильникова Е.Н., Кондратьева Е.Н. Возможные пути образования ацетил-коА у пурпурных бактерий // Микробиология. 1979. Т.48, №5. С.779-784.

140. Кондратьева Е.Н., Гоготов И.Н., Грузинский Н.В. Влияние азотсодержащих соединений на фотовыделение пурпурными бактериями водорода и азотфиксацию // Микробиология. 1979. Т.48, №3. С.389-395.

141. Красильникова Е.Н., Жуков В.Г., Кондратьева Е.Н. Метаболизм глицерина у пурпурных бактерий // Микробиология. 1979. Т.48, №4. С.586-591.

142. Троян О.С., Кондратьева Е.Н. Окисление метилотрофными бактериями C1-соединений при наличии других углеродных субстратов // Труды института ВОДГЕО. Научные исследования в области механической и биологической очистки промышленных и сточных вод. 1979. С.96-103.

143. Пинчукова Е.Е., Варфоломеев С.Д., Кондратьева Е.Н. Выделение, очистка и исследование стабильности растворимой гидрогеназы *Alcaligenes eutrophus* Z-1 // Биохимия. 1979. Т.44. С.605-615.

144. Кондратьева Е.Н., Родова Н.А., Ивановский Р.Н. Энергетический метаболизм у фототрофных бактерий и его регуляция // Сб. Регуляция биохимических процессов у микроорганизмов. Пушино, 1979. С.124-136.

145. Kondratieva E.N. Interrelations between modes of carbon assimilation and energy production in photosynthetic bacteria // Internat. Rev. of Bacterial Biochemistry. University Park Press. 1979. №21. P.117-175.

146. Zorin N.A., Gogotov I.N., Kondratieva E.N. Hydrogen production by hydrogenase of *Alcaligenes eutrophus* Z-1 in the presence of oxygen // FEMS Microbiol. Letters. 1979. №5. P.301-304.

147. Ivanovsky R.N., Karzanov V.V., Kondratieva E.N. Transport of C-4 dicarboxylic acids in purple bacteria // 3rd Internat. Symposium on photosynthetic prokaryotes. Abstr. – UK, Oxford. 1979. P.B43.

148. Захарчук Л.М., Ивановский П.Н., Кондратьева Е.Н. Метаболизм ацетата у *Ectothiorhodospira shaposhnikovii* при росте в темноте // Микробиология. 1980. Т.49, №3. С.383-388.
149. Захарчук Л.М., Кондратьева Е.Н., Ивановский П.Н. Метаболизм пропионата у *Ectothiorhodospira shaposhnikovii* в темноте // Микробиология. 1980. Т.49, №5. С.669-676.
150. Суицков Н.В., Ивановский П.Н., Кондратьева Е.Н. АТФ-зависимая цитрат-лиаза у зеленой фототрофной бактерии *Chlorobium limicola* // Микробиология. 1980. Т.49, №5. С.514-516.
151. Серебрякова Л.Т., Тесля К.А., Гоготов И.Н., Кондратьева Е.Н. Нитрогеназная и гидрoгеназная активность несерных пурпурных бактерий *Rhodopseudomonas spheroides* и *Rhodopseudomonas capsulata* // Микробиология. 1980. Т.49. С.401-407
152. Ivanovsky R.N., Sintsov N.V., Kondratieva E.N. ATF-linked citrate-lyase activity in the green sulfur bacterium *Chlorobium limicola* forma *thiosulfatophilum* // Arch. Microbiol. 1980. V.128. P.239-241.
153. Ivanovsky R.N., Zackharova E.V., Netrusov A.I., Rodionov Yu.V. The effect of formate on oxidase activities in different bacteria // FEMS Microbiol. Lett. 1980. №8. P. 139-142.
154. Кондратьева Е.Н., Красильникова Е.Н. Восстановление нитратов пурпурными бактериями в разных условиях роста // Микробиология. 1981. Т.50, №6. С. 1066-1071.
155. Сахно О.Н., Ивановский П.Н., Кондратьева Е.Н. Глутаминсинтетазная-глутаматсинтазная система у *Rhodopseudomonas spheroides* // Микробиология. 1981. Т.50, №4. С.607-612.
156. Храмов В.А., Кондратьева Е.Н. Образование карбамоилфосфата и цитруллина фототрофными бактериями // Микробиология. 1981. Т.50, №5. С.932-933.
157. Kondratieva E.N., Ivanovsky R.N., Krasilnikova E.N. Light and dark metabolism in purple bacteria // Soviet Scientific Review. 1981. V.II. P.325-364.
158. Красильникова Е.Н., Макарова Л.М., Кондратьева Е.Н. Рост пурпурных бактерий в разных условиях в зависимости от содержания железа // Микробиология. 1982. Т.51, №3. С.379-385.
159. Карзанов В.В., Ивановский П.Н., Кондратьева Е.Н. Поглощение ацетата *Thiocapsa roseopersicina* // Микробиология. 1982. Т.51, №5. С.751-755.
160. Egorov N.S., Koupletskaya M.B., Kondratieva E.N. Tyrosine and 3,4-dihydrophenilalanine synthesis by *Citrobacter freundii* // Enzyme Engineering. 1982. V.6. P. 165-166.
161. Красильникова Е.Н., Ивановский П.Н., Кондратьева Е.Н. Рост пурпурных бактерий за счет использования ацетата в анаэробных условиях в темноте // Микробиология. 1983. Т.52, №2. С.244-248.
162. Kondratieva E.N., Gogotov I.N. Production of molecular hydrogen in microorganisms // Adv. in Biochemistry Engineering / Biotechnology. 1983. V.28. P.139-190.
163. Красильникова Е.Н., Кондратьева Е.Н. Рост разных видов пурпурных бактерий рода *Ectothiorhodospira* в темноте // Микробиология. 1984. Т.53, №3. С.526-528.
164. Красильникова Е.Н., Кондратьева Е.Н. Усвоение ацетата *Ectothiorhodospira shaposhnikovii* в темноте в анаэробных условиях // Микробиология. 1984. Т.53, №5. С.719-723.
165. Цыганков А.А., Гоготов И.Н., Кондратьева Е.Н. Рост и синтез гидрогеназы *Rhodopseudomonas capsulata* при непрерывном культивировании // Микробиология. 1984. Т.53, №3. С.392-398.
166. Kondratieva E.N., Gogotov I.N. Hydrogenase activity of purple bacteria under different growth conditions and properties of *Rhodopseudomonas capsulata* hydrogenase // Microbial growth on C1-compounds. Proceedings of 4th Internat. Symposium. Washington. 1984. P.59-61.
167. Kondratieva E.N., Gogotov I.N. Production of molecular hydrogen by microorganisms // In: Microbial activities. Adv. in Biochem. Engineering. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, NY. 1983. P. 139-142.
168. Кондратьева Е.Н. Микроорганизмы, их разнообразие и применение в народном хозяйстве // Биотехнология. М.: Наука, 1984. С.5-12.
169. Кондратьева Е.Н. Образование молекулярного водорода хемолитотрофами и фототрофами // Сб. Биоконверсия солнечной энергии. Пушино, 1984. С.44-54.

170. Зацепин С.С., Нетрусов А.И., Кондратьева Е.Н. Образование молекулярного водорода *Citrobacter freundii* // Сб. Биоконверсия солнечной энергии. – Пушино, 1984. С. 163-167.

171. Кондратьева Е.Н. Физиология и биохимия фототрофных бактерий // Сб. Генетика и физиология микроорганизмов – перспективных объектов геной инженерии. Пушино, 1985. С.97-107.

172. Kondratieva E.N., Keppen O.I., Krasilnikova E.N. Physiology and metabolism of *Chloroflexus aurantiacus* in different growth conditions // 5th International Symp.on Photosynthetic Prokaryotes, Switzerland, 1985. Abstracts. P.215.

173. Chumakov K.M., Kondratieva E.N. Phylogeny of phototrophic bacteria by sequencing of 5S RNA // 5th International Symp.on Photosynthetic Prokaryotes, Switzerland, 1985. Abstracts.

174. Красильникова Е.Н., Кеппен О.И., Горленко В.М., Кондратьева Е.Н. Рост *Chloroflexus aurantiacus* на средах с разными органическими соединениями и пути их метаболизма // Микробиология. 1986. Т.55, №3. С.425-430.

175. Красильникова Е.Н. Кондратьева Е.Н. Активность АТФ-сульфуриказы у *Chloroflexus aurantiacus* и других фотосинтезирующих бактерий в зависимости от температуры // Микробиология. 1986. Т.55, №4. С.543-547.

176. Kondratieva E.N., Zackharova E.V., Duda V.I., Krivenko V.V. A new anaerobic bacterium from hot spring // Proceedings of 14th International Congress of Microbiology, England, 1986. P.38.

177. Rodionov Yu.V., Lebedeva N.V., Kondratieva E.N. Ammonium inhibition of nitrogenase activity in purple and green bacteria // Arch. Microbiol. 1986. V.43. P.345-347.

178. Кондратьева Е.Н., Красильникова Е.Н. Потребление глицерина фототрофной зеленой бактерией *Chloroflexus aurantiacus* // Микробиология. 1987. Т.56, №5. С. 730-734.

179. Красильникова Е.Н., Кондратьева Е.Н. Восстановление нитратов *Chloroflexus aurantiacus* // Микробиология. 1987. Т.56, №6. С.907-910.

180. Красильникова Е.Н., Кондратьева Е.Н. Рост *Chloroflexus aurantiacus* в анаэробных условиях в темноте и метаболизм органических субстратов // Микробиология. 1987. Т.56, №3. С.357-361.

181. Захарова Е.Б., Кривенко В.В., Митюшина Л.Л., Дуда В.И., Кондратьева Е.Н. Новая облигатно-анаэробная термофильная бактерия // Микробиология. 1987. Т.56, №2. С.288-293.

182. Kondratieva E.N. Metabolism of purple bacteria under chemolithoautotrophic growth conditions // Lithoautotrophy. A centenary meeting in memory of S.N.Winogradsky, August 23-28, 1987. Georg-Gustav-Universität, Göttingen. P.12.

183. Григорьева Г.А., Кондратьева Е.Н. Перенос R-плазмид в клетки фототрофной бактерии *Ectothiorhodospira shaposhnikovii* // Микробиология. 1988. Т.57, №1. С.86-89.

184. Кондратьева Е.Н. Систематическое положение и физиолого-биохимическое разнообразие фототрофных микроорганизмов // Фототрофные микроорганизмы. Пушино, 1988. С.3-10.

185. Красильникова Е.Н., Кондратьева Е.Н. Использование *Chloroflexus aurantiacus* разных соединений серы // Микробиология. 1988. Т.57, №3. С.507-509.

186. Кондратьева Е.Н., Красильникова Е.Н. Использование тиосульфата *Chloroflexus aurantiacus* // Микробиология. 1988. Т.57, №3. С.357-360.

187. Волова Т.Г., Гусейнов О.А., Калачева Г.С., Кондратьева Е.Н., Медведева С.Е., Пузырь А.И., Федорова Я.В. Особенности метаболизма и ультратонкой организации карбокси-добактерий при выращивании их на средах с окисью углерода // Микробиология. 1988. Т.57, №5. С.793-798.

188. Keppen O.I., Rodionov Yu.V., Lebedeva N.V., Kondratieva E.N. A green filamentous bacterium capable of nitrogen fixation // 6th Internat. Symp. on Photosynthetic Prokaryotes, Noordwijkerhout, the Netherlands, 8-13 August 1988. Abstracts. P.123.

189. Gogotov I.N., Kondratieva E.N. Nitrogen metabolism in green bacteria // 6th Internat. Symp. on Photosynthetic Prokaryotes, Noordwijkerhout, the Netherlands, 8-13 August 1988. Abstracts. P.123.

190. Kondratieva E.N., Kolotilova N.N., Ivanovsky R.N. Utilization of organic compounds as electron donors for CO₂ fixation in cyanobacteria // 6th Internat. Symp. on Photosynthetic Prokaryotes, Noordwijkerhout, the Netherlands, 8-13 August 1988. Abstracts. P.250.

191. Кондратьева Е.Н. Способность фототрофных бактерий к хемоавтотрофии // Сб. Хемоситез. К 100-летию открытия С.Н.Виноградским. М.: Наука, 1989. С. 139-147.

192. Кондратьева Е.Н. Общая характеристика микроорганизмов // Промышленная микробиология. М.: ВШ, 1989. С. 17-29.

193. Кондратьева Е.Н., Красильникова Е.Н. Фототрофные бактерии как продуценты поли-β-гидроксиполлуктаната // Прикл. биохимия и микробиология. 1989. Т.25, №6. С.785-789.

194. Kondratieva E.N., Zackharova E.V., Duda V.I., Krivenko V.V. *Thermoanaerobium lactoethylicum* sp. nov., a new anaerobic bacterium from a hot spring from Kamchatka // Arch. Microbiol. 1989. V.151. P.117-122.

195. Kondratieva E.N. Chemolithotrophy of phototrophic bacteria // In: Autotrophic bacteria. Eds. H.G.Schlegel, B.Bowien. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, NY, 1989. P.283-287.

196. Красильникова Е.Н., Кондратьева Е.Н. Метаболизм органических соединений у *Rhodospirillum fulvum* при росте в темноте в анаэробных условиях // Микробиология. 1991. Т.60, №4. С.581-586.

197. Kondratieva E.N., Pfennig N., Trüper H. Phototrophic prokaryotes // In: The Prokaryotes. 2nd Edition. Eds. A.Balows et al. Springer-Verlag, NY, Berlin, London, 1991. V.1. P.312-330.

198. Grigorieva G., Kondratieva E.N. Conjugative transfer of plasmids in phototrophic bacteria // 7th International Symp. On Photosynthetic Prokaryotes, Amherst, Massachusetts, USA, 1991. Abstracts. P.120.

199. Keppen O.I., Lysenko A.M., Bulygina E.S., Kondratieva E.N. The genetic characteristic of the green filamentous bacterium *Oscillochloris* sp. strain DG6 // 7th International Symp. on Photosynthetic Prokaryotes, Amherst, Massachusetts, USA, 1991. Abstracts. P.168.

200. Kondratieva E.N. The diversity of energetic processes in phototrophic bacteria // 7th International Symp. on Photosynthetic Prokaryotes, Amherst, Massachusetts, USA, 1991. Abstracts. P.170.

201. Kondratieva E.N., Ivanovsky R.N. Carbon metabolism in *Chloroflexus aurantiacus* // FEMS Microbiol. Letters. 1992. V.100. P.269-272.

202. Кеппен О.И., Баулина О.И., Лысенко А.М., Кондратьева Е.Н. Новая зеленая бактерия, относящаяся к семейству Chloroflexaceae // Микробиология. 1993. Т.62, №2. С.267-275.

203. Keppen O.I., Baulina O.I., Kondratieva E.N. *Oscillochloris trichoides* neotype strain DG6 // EMBO Workshop on green and heliobacteria. Nyborg, Denmark, 16-19 August 1993. Abstracts. P.51.

204. Keppen O.I., Baulina O.I., Kondratieva E.N. *Oscillochloris trichoides* neotype strain DG6 // Photosynthesis Research. 1994. V.41. P.29-33.

205. Митрофанова Т.И., Захарова Е.В., Кондратьева Е.Н. Состав клеточных стенок *Thermohydrogenium kirishiense* и *Thermohydrogenium lactoethylicum* // Микробиология. 1996. Т.65, №6. 768-771.

206. Lebedeva E.V., Malinina N.V., Kondratieva E.N. Comparative characterization of isocitrate dehydrogenase from phototrophic bacteria *Chlorobium limicola* and *Rhodospseudomonas palustris* // Diversity, genomics and physiology of photosynthetic prokaryotes. Abstracts. Indiana University, Bloomington, Indiana, USA. 1996. P.9.

Авторские свидетельства

1. Спектор Э.М., Гутман А.М., Кондратьева Е.Н., Гусев М.В. Способ обработки бумаги, картона, ткани, древесины и других волокнистых материалов. - По заявке № 108034, приоритет от 28 мая 1966 г. № 198121.

2. Березин И.В., Кондратьева Е.Н., Егоров Н.С., Троян О.С., Платоненкова Л.С., Захарова Е.В., Нетрусов А.И., Родионов Ю.В., Карзанов В.В. Штамм метилотрофных бактерий № 101 - продуцент формилдегидрогеназы. - По заявке № 2325857, приоритет от 16 февраля 1976 г. № 543627.

3. Кондратьева Е.Н., Богоров Л.В., Гоготов И.Н., Зорин Н.А. Штамм *Thiocapsa roseopersicina* BBS-1 - продуцент гидрогеназы. - По заявке № 2337936, приоритет от 25 марта 1976 г., № 566879.

4. Березин И.В., Кондратьева Е.Н., Егоров Н.С., Яковлева В.И., Малофеева И.В., Андреева А.П., Губницкий Л.С., Щербакова Р.Н. Способ получения L-аспарагиновой кислоты. По заявке № 255143, приоритет от 9 февраля 1977 г., № 659611.

5. Егоров Н.С., Кондратьева Е.Н., Малофеева И.В. Штамм *Escherichia coli* 85 - продуцент L-аспарагиновой кислоты. - По заявке № 2423976, приоритет от 26 ноября 1977 г., №644833.

6. Куплетская М.Б., Кондратьева Е.Н., Егоров Н.С. Штамм *Citrobacter freundii* 62 - продуцент тирозин-фенолоксидазы. - По заявке № 2604018, приоритет от 13 марта 1978 г., №763462.

7. Иванов М.В., Вайнштейн М.М., Гоготова Г.И., Бен Д., Рингфайт М., Хейнцциц Х., Пассини., Реха Г., Висснер А., Кондратьева Е.Н. Способ удаления сероводорода из газа и жидкой среды. - По заявке WPC 12/ №26076 (ГДР), 1986 г.

8. Дольникова Г.А., Родионов Ю.В., Ивановский Р.Н., Захарова Е.В., Рачинская Л.Г., Танышкова С.Д., Кондратьева Е.Н. Штамм *Rhodococcus* - продуцент внеклеточной холестериноксидазы. - По заявке № 33854117/31-13, положительное решение 28.06.1986.

УЧЕНИКИ Е.Н.КОНДРАТЬЕВОЙ

Список кандидатов наук, подготовленных Е.Н.Кондратьевой, и темы диссертаций, которые они защитили.

1. Успенская В.Э., 1966. Образование зелеными бактериями порфиринов в связи с синтезом бактериовиридина (хлоробиум-хлорофилла).
2. Нестеров А.И., 1967. Фотосинтез у пурпурных и зеленых бактерий в зависимости от интенсивности и спектрального состава света.
3. Троценко Ю.А., 1968. Пути использования при фотосинтезе различных соединений углерода зелеными серобактериями (*Chloropseudomonas* sp.).
4. Малофеева И.В. 1968. Состав и некоторые пути образования аминокислот у фотосинтезирующих бактерий.
5. Гоготов И.Н., 1968. Образование молекулярного водорода пурпурными и зелеными фотосинтезирующими бактериями.
6. Ивановский Р.Н., 1969. Исследование некоторых компонентов электрон-транспортной цепи фотосинтезирующих бактерий.
7. Феденко Е.П., 1969. Получение и исследование мутантов *Rhodospseudomonas palustris* с нарушенным синтезом бактериохлорофилла.
8. Самуилов В.Д., 1969. Соотношение электронного транспорта и фосфорилирования в фотосинтетической цепи *Rhodospirillum rubrum*.
9. Соловьева Ж.В., 1970. Ультратонкое строение некоторых фотосинтезирующих бактерий.
10. Захватаева Н.В., 1971. Изучение способности к азотфиксации некоторых фотосинтезирующих бактерий.
11. Кирикова Н.Н., 1971. Использование бактериями рода *Pseudomonas* одноуглеродных соединений.
12. Шендерова Л.В. 1971. Действие кислорода на фотосинтезирующие бактерии.
13. Швинка Ю.Э. Влияние спектрального состава света на развитие *Ectothiorhodospira shaposhnikovii*.
14. Ткачева З.Г., 1972. Пути окисления формиата зелеными фототрофными бактериями.
15. Платоненкова Л.В., 1973. Птеридины фототрофных бактерий.
16. Фирсов Н.Н., 1973. Метаболизм углерода у пурпурных серобактерий.
17. Непрусов А.И., 1976. Энергетический обмен метилотрофных микроорганизмов.
18. Богоров Л.В., 1976. Биология пурпурной серобактерии.
19. Кеппен О.И., 1977. Новый вид почкующихся фототрофных бактерий.

20. Троян О.С., 1978. Использование организмами одноуглеродных соединений.
21. Пинчукова Е.Е., 1979. Растворимая гидрогеназа водородной бактерии *Alcaligenes eutrophus* Z-1.
22. Захарова Е.В., 1980. Роль формиата в дыхательной системе метилотрофов.
23. Захарчук Л.М., 1981. Метаболизм углерода у пурпурных бактерий рода *Ectotiorhodospira* при росте в темноте.
24. Сахно О.Н., 1981. Активность нитрогеназы и пути ассимиляции аммония у *Rhodopseudomonas spheroides*.
25. Синцов Н.В., Автотрофная ассимиляция углекислоты зелеными серобактериями рода *Chlorobium*.
26. Карзанов В.В., 1982. Поглощение органических кислот пурпурными бактериями.
27. Зацепин С.С., 1984. Метаболизм молекулярного водорода у *Citrobacter freundii*.
28. Бакурова О.В., 1985. Влияние высокой температуры на рост и фотометаболизм углекислоты у пурпурных серобактерий.
29. Колотилова Н.Н., 1987. Исследование способности цианобактерий к фотосинтезу без выделения молекулярного кислорода.
30. Лебедева Н.В., 1988. Действие аммония на активность нитрогеназы у разных фототрофных бактерий.
31. Бокова И.Г., 1989. Образование и свойства целлюлаз *Clostridium thermocellum*.
32. Рачинская Л.Г., 1990. Свойства *Rhodococcus aquosus*, продуцента холестериноксидазы.
33. Аникин А.И., 1992. Свойства и аналитическое применение холестериноксидазы из *Rhodococcus aquosus*.
34. Митрофанова Т.И., 1995. Свойства новых штаммов анаэробных термофильных бактерий.

Ученики Е.Н.Кондратьевой – доктора наук

1. Самуилов В.Д. (1979)
2. Нестеров А.И. (1983)
3. Гоготов И.Н. (1983)
4. Ивановский Р.Н. (1985)
5. Троценко Ю.А. (1987)
6. Нетрусов А.И. (1989)
7. Феденко Е.М. (1993)
8. Верховцева Н.В. (1993)
9. Захарчук Л.М. (2006)
10. Колотилова Н.Н. (2013)

ОГЛАВЛЕНИЕ

I. Архивные материалы, статьи, воспоминания	3
II. Из статей Е.Н.Кондратьевой	20
III. Основные научные труды Е.Н.Кондратьевой	49