

Г.Г. АБДУЛЛИНА

ВЛИЯНИЕ ТОКСИЧНЫХ СОЕДИНЕНИЙ НА ДЫХАТЕЛЬНУЮ ЦЕПЬ МИКРООРГАНИЗМОВ

(Институт микробиологии и вирусологии МОН РК)

Приведены представления о структуре дыхательных цепей, их изменчивости в зависимости от условий культивирования микроорганизмов.

Энергия жизненно необходима для любого организма. В ходе эволюции микроорганизмы «научились» получать её из разнообразных источников. Гетеротрофные бактерии для этой цели используют органические вещества. Химическую энергию, заключенную в этом веществе, бактерии преобразуют в доступную для них форму – трансмембранный потенциал ионов водорода или АТФ и используют его в различных метаболических процессах.

Преобразование энергии субстрата в доступную для клетки форму осуществляется, в основном, дыхательной цепью. Дыхательная цепь представляет собой совокупность упорядоченных относительно друг друга переносчиков восстановительных эквивалентов, локализованных в цитоплазматической мембране бактерий.

Актуальность изучения дыхательной цепи, прежде всего, определяется тем, что эффективность извлечения энергии из субстрата зависит от структуры дыхательной цепи, точнее от количества пунктов сопряжения. Цепи переноса восстановительных эквивалентов бактерий очень лабильны и могут претерпевать значительные изменения под действием изменений внешних и внутренних факторов. В связи с этим изучение путей переноса восстановительных эквивалентов представляет большой интерес, поскольку дает возможность выяснить закономерность между типом изменений в дыхательной цепи и природой факторов, обуславливающих эти изменения.

Особый интерес представляет исследование дыхательной цепи бактерий после остановки их роста вследствие недостатка того или иного компонента среды культивирования, так как именно лимитированный рост характерен для микроорганизмов в природных условиях и более того, лимитирование роста микроорганизмов являет-

ся основным методическим приемом при промышленном получении микробных метаболитов.

Дыхательная цепь прокариотных организмов локализована в цитоплазматической мембране и представляет собой набор дегидрогеназ, коэнзимов, железосерных центров, негемовых переносчиков электронов и цитохромов.

Спектр коэнзимов более разнообразен по сравнению с дыхательной цепью эукариотных организмов. Он расширен за счет большого количества производных уби – и менахинона и пирролохинолинхинона [1].

С использованием ингибиторного анализа с антимицином изучено поведение пула убихинона и цитохрома *c* в дыхательной цепи митохондрий *Saccharomyces cerevisiae*. Показано, что при физиологических условиях ни убихинон, ни цитохром *c* не функционируют в пуле, что указывает на работу дыхательной цепи дрожжей в виде единой функциональной дыхательной единицы. Хаотропные агенты могут нарушать связь между дыхательными комплексами, что приводит к их свободному распределению в мембране. В этом случае убихинон и цитохром *c* становятся мобильными переносчиками, осуществляя связь между комплексами цепи. Обсуждаются различия в организации дыхательной цепи дрожжей и высших эукариот в связи со способностью дрожжей радикально изменять метаболизм при изменении доступного источника углерода [2].

Показано, что дифениламин ингибирует активируемый вспышкой света перенос электронов в фотосинтетических мембранах *Rhodobacter capsulatus*. Установлено, что дифениламин специфичен к участку Q_0 убигидрохинон цитохром *c*-оксидоредуктазы, где он ингибирует не только восстановление кластера $[2FE-2S]^{2+}$ в субъединице FES и последующее восстановление ци-

тохрома c , но и восстановление гема b_l в субъединицы цитохрома b . В обоих случаях константа кинетического ингибирования составляет 25 ± 10 мкМ. Полное ингибирование дифениламином происходит без нарушения взаимодействия между восстановленным кластером $[2Fe-2S]^{2+}$ и участком Q_0 , считается, что дифениламин является неконкурентным ингибитором участка Q_0 . Установлено, что дифениламин при концентрации более 10 мМ влияет на количество убихинона на участке Q_0 , снижая количество молекул в участке Q_0 с 2 до 1. Дифениламин может замещать более слабо связанный из двух убихинонов в участке Q_0 [3].

Дыхательная цепь прокариотных организмов отличается значительной изменчивостью. Прежде всего, это касается состава дегидрогеназ, связанных с дыхательной цепью. Конститутивные дегидрогеназы чаще всего ограничены НАДН- и сукцинатдегидрогеназами. Реже они представлены α - глицерофосфат-, малат-, лактат- и глутаматдегидрогеназами [4].

Обнаружено что в дыхательной цепи *Azotobacter vinelandii* функционируют две НАДН: убихинон-оксидоредуктазы. Одна, протондвижущая НАДН-дегидрогеназа (НАДН-1) и вторая, не связанная с запасанием энергии (НАДН-2). Уровень обоих ферментов зависит от концентрации O_2 и NH_3 в среде роста. При увеличении концентрации O_2 уровень НАДН-1 снижается, а НАДН-2 увеличивается. Удаление NH_3 из среды сопровождается увеличением содержания НАДН-2, в то время как уровень НАДН-1 не изменяется. Терминальный участок дыхательной цепи *A. vinelandii* разветвлен, в нем имеются оксидазы bd и 0 -типа, эффективность которых различна. Авторы предполагают, что дыхательная цепь, содержащая НАДН-2 и хинолоксидазу bd -типа, участвует в дыхательной защите нитрогеназы [5].

В мембранах термоацидофильной археобактерии *Sulfolobus metallicus* обнаружили металлосодержащий центр нового типа. Исследования методом ЭПР-спектроскопии показали, что этот центр является железосодержащим кластером с минимум двумя ионами железа. Центр имеет высокий восстановительный потенциал +350 мВ при рН 6,5. Дыхательная цепь *S. metallicus* включает НАДН- и сукцинатдегидрогеназную активности и цитохромы b_{562} , a_{536} и a_{600} в кислород-

редуктазной системе. Новый железосодержащий центр предположительно является функциональным аналогом центров Риске [6].

Значительная часть дегидрогеназ представлена индуцибельными ферментами: глюкозо-, глюконат-, 2-кето-Д-глюконат-, фруктозо-, лактозо-, этанол-, метанол-, формальдегид-, формиат-, Д-аланин-, алло-гидрокси-Д-пролин-, холин-, саркозин- и стероиддегидрогеназами. Место включения индуцибельных дегидрогеназ в дыхательную цепь, для которых оно было установлено, расположено либо на уровне уби- и метахинона, либо на уровне цитохрома c [4].

Охарактеризованы окислительно-восстановительные ферменты и цитохромы восстанавливающей железобактерии *Geobacter metallireducens* YS-15. При росте на бензоате *G. metallireducens* YS-15 получено 1,56 г сухой биомассы клеток в расчете на 1 моль перенесенных электронов. Клетки содержали следующие ферменты цикла трикарбоновых кислот ЦТК (активность в μcat на 1 мг белка): изоцитратдегидрогеназа (0,84), кофермент-А-зависимая 2-кетоглутарат: метилвиологен-оксидоредуктаза (2,80), сукцинатдегидрогеназа (0,80), малатдегидрогеназа (8,35). Зарегистрирована также чувствительная к кислороду растворимая кофермент-А-зависимая 2-кетоглутарат: ферредоксин-оксидоредуктаза (0,14) (не работает с НАД (Ф)). В суспензиях клеток НАД (Ф)Н, но не НАДН мог восстанавливать метилвиологен (2,45). Изоцитрат- и малатдегидрогеназы растворимые, сопряжены НАДФ и НАД соответственно. НАДФН (0,94) и НАДН (1,85) окисляющие активности наблюдались в растворенных в детергентах суспензиях целых клеток с менадионом как искусственным акцептором электронов. Менахинон присутствовал в количестве 1,2 мкмоль в расчете на 1 г белка. Очищен трехгемовый цитохром с молекулярной массой 9684 ± 10 Д, определена последовательность 37 аминокислот. Обсуждаются выход биомассы, окислительно-восстановительные реакции и компоненты, переносящие электроны, в отношении участков, где запасается энергия при росте на Fe^{3+} . [7].

В дыхательных цепях прокариотных организмов представлен и более широкий набор цитохромов a -, b - и c -типов, а также функционирует цитохром d -типа.

Сравнение базы современных данных показало, что определенное число белков, участвую-

щих в процессах дыхания, гомологичны в археобактериях и бактериях.

Особенно ярко это видно при секвенировании терминальных оксидаз, относящихся к окислительным путям кислорода, нитрата, сульфата и серы. Эти пути включают цитрохромоксидазу, нитратредуктазу, аденилсульфатредуктазу, сульфатредуктазу и полисульфидредуктазу. Эти белки можно рассматривать как последние общие прародительские белки ныне живущих организмов, исходя из предположения, что глубокое расщепление трех доменов жизни произошло между *Archaea* и *Bacteria*, и что не происходит переноса латеральных генов от одного из этих доменов. Молекулярные данные свидетельствуют, что некоторые из наиболее важных дыхательных путей возникли в эволюции очень рано и общий предок ныне живущих организмов не был простым организмом в своем энергетическом обмене. Скорее всего он был способен получать энергию по крайней мере из четырех электрон-транспортных цепей и тем самым способен выживать в очень разных условиях окружающей среды [8].

Описан хемогетеротрофный рост галофильной аноксигенной пурпурной бактерии *Rhodospirillum sodomense* на среде, содержащей ацетат или сукцинат, с добавлением 0,4-0,5% дрожжевого экстракта. Плазматические мембраны, выделенные из клеток, выращенных аэробно в темноте, содержали три цитохрома типа *v* и три связанных с мембраной цитохрома типа *c* ($E_{m7} = +171 \pm 10, +62 \pm 10$ и -45 ± 13 мВ (561-575 нм) и $+268 \pm 6, +137 \pm 10$ и -43 ± 12 (551-540 нм)). Идентифицирован растворимый цитохром типа *c* с молекулярной массой 15 кД ($E_{m7} > +150$ мВ). Спектроскопические и иммунологические методы не выявили присутствия цитохромов класса *c*₂ и высокопотенциальных Fe-S белков. Ингибиторный анализ показал, что лишь 60-70% дыхательной активности блокируется низкими концентрациями цианида, антимицина А и миксотиазола (10,01 и 02 мкМ, соответственно). Таким образом, окислительная электронно-транспортная цепь *Rh.sodomense* разветвлена, ведет к хинооксидазе, полностью блокируется 1 мМ цианида, она участвует в светозависимом восстановлении кислорода и ведет к цитохром-с-оксидазе, которая ингибируется 10 мкМ цианида. Этим *Rh.sodomense* отличается от других видов рода *Rhodospirillum* [9].

Установлено, что в присутствии высоких концентраций меди в среде с метиламином у облигатного метилотрофа *Methylobacillus flagellatus* КТ ингибируется синтез амицианина, что сопровождается активацией метиламинооксидазной системы. Изменяется функционирование терминального участка дыхательной цепи: происходит переключение переноса с оксидазы *c v o* на *o'*. Выделена и очищена оксидаза *c v o* и установлен ее состав (четыре субъединицы с молекулярной массой 57, 40, 35 и 30 кД). Показано, что в качестве простетических групп она содержит один атом меди и шесть гемов (4C:1B:1O). Выявлено, что оксидаза *c v o* является цитохром-с-оксидазой, и ее естественным донором электронов в дыхательной цепи облигатного метилотрофа служит растворимый цитохром C_n [10].

Исследованы окислительно-восстановительные компоненты комплекса цитохрома *vc*₁ из ацидофильной хемолитотрофной бактерии *Thiobacillus ferrooxidans*. Обнаружено присутствие двух гемов в-типа с различными средними точками окислительно-восстановительного потенциала при pH 7,4 (-169 и $+20$ мВ для *v*₁ и *v*₂, соответственно). При pH 3,5 средние точки потенциалов обоих гемов одинаковы и равны $+20$ мВ. Установлено, что антимицин А, Т-оксид 2-гептил-4-гидроксихинолина и стигмателлин индуцируют различные сдвиги б-полос *v* гемов; первые два ингибитора связываются около гема *v*₂ на цитозольной стороне мембран, а стигмателлин – около гема *v*₁ на периплазматической стороне мембран. Показано, что действие ингибиторов стигмателлина, 5-(н-ундецил)-6-гидрокси-4,7-диоксобензотиазола и 2,5-дибром-3-метилбизопропил-п-бензохинона на спектр ЭПР и железо-серный центр Риске исследованного комплекса отличается от их действия на другие, ранее исследованные комплексы *vc*₁ и *v*_{of}. Таким образом, хотя большинство характеристик комплекса цитохрома *vc*₁ из *T. ferrooxidans* сходны с характеристиками комплексов *vc*₁ из других организмов, исследованный комплекс имеет ряд уникальных свойств, по-видимому, связанных с хемолитотрофностью и/или ацидофильностью организма [11].

Исследовали перенос электронов в изолированных мембранах морской аэробной фототрофной бактерии *Roseobacter denitrificans*. Ингибиторы цитохром *vc*₁ - комплекса антимицин А и

миксотиазол, на 95% ингибировали окисление НАДН, что свидетельствует о линейном характере электронно-транспортной цепи. С этим согласуются и данные о светозависимом поглощении O_2 . Редокс-титрования при 561-575 нм, 552-540 нм и 602-630 нм выявили присутствие трех цитохромов типа *v* ($E_{m,7} +244,24, -163$ мВ), четырех цитохромов типа *c* ($E_{m,7} +280, +210, +125, +20$ мВ) и двух цитохромов типа *a* ($E_{m,7} +335, +218$ мВ). Последующие два цитохрома участвуют в цитохромоксидазной реакции, которая ингибируется цианидом ($I_{50} = 2$ мкМ) и азидом ($I_{50} = 1$ мМ). Растворимый цитохром связан с цитохром *bc₁*-комплексом и с цитохром-*c*-оксидазой. Обсуждаются сходство и различия электронно-транспортной цепи у *R. denitrificans* и анаэробной пурпурной бактерии *Rhodobacter capsulatus* и причины облигатной потребности *R. denitrificans* в аэробных условиях [12].

Принято считать, что в отличие от типичных фототрофных бактерий, у *Roseobacter denitrificans* развитие фотосинтетического аппарата и процесс фотосинтеза происходят только в аэробных условиях. Приводятся доказательства того, что в соответствующих окислительно-восстановительных условиях цитохром *bc₁*-комплекс участвует в фотосинтетическом и дыхательном переносе электронов в соответствии с моделью Q-цикла, причем $Q_{окс}$ путь играет меньшую роль, как в дыхании, так и в светозависимом поглощении O_2 (фотодыхании). Предварительные данные о фотофосфорилировании в мембранах *R. denitrificans* свидетельствуют о вероятном функционировании фотосинтезирующего аппарата и в анаэробных условиях при подходящем окислительно-восстановительном потенциале [13].

Показано, что бактерия *Acidithiobacillus ferrooxidans* может хемолитоавтотрофно расти не только на H_2/O_2 в аэробных условиях, но и на H_2/Fe^{3+} , H_2/S^0 или S^0/Fe^{3+} в анаэробных условиях. Анаэробное дыхание с использованием Fe^{3+} или S^0 как акцептора электронов и H_2 или S^0 как донора электронов служит первичным источником энергии у бактерии.

Анаэробное дыхание, основанное на восстановлении Fe^{3+} , индуцировало бактерии к синтезу значительных количеств цитохрома *c*-типа, который был очищен и представлял собой кислотоустойчивый и растворимый мономер 28 кД. Очищенный цитохром в окисленной форме восста-

навливался в присутствии неочищенного экстракта, а восстановленный цитохром снова окислялся с участием Fe^{3+} , сопряженном с окислением цитохрома *c*-типа, что может быть включено в первичный механизм образования энергии у бактерий с анаэробным дыханием с участием железа [14].

Peschek J.A. полемизирует с японскими исследователями, сообщившими о присутствии у цианобактерий генов, кодирующих несколько типов цитохрома *c* и хинолоксидаз. На основании 25 лет работы с 33 различными видами цианобактерий он констатирует факт наличия у них лишь классической цитохром-*c*-оксидазы *aa₃* типа. Все попытки найти «альтернативные оксидазы» с помощью биохимических методов оказались безуспешными. Физиологические функции дыхания у облигатных фототрофов, а именно, синтез АТФ в периоды темноты, изменение редокс-состояния фотосинтетической электронно-транспортной цепи и дыхательная защита нитрогеназы – могут обеспечиваться единственной конститутивной терминальной оксидазой [15].

Цианид калия в концентрации 20-500 мкМ ингибирует дыхание аэробных культур *Zygomonas mobilis*, но в тоже время стимулирует их рост. В глубинных культурах после удлиненной лаг-фазы сохраняется удлинение фазы экспоненциального роста, что позволяет достигать высоких показателей плотности биомассы. В аэробных хемостатных культурах в присутствии цианида наблюдается повышение концентрации биомассы. Стимуляция роста связана со снижением продукции ингибиторного метаболита ацетальдегида при низком уровне дыхания. Рост в присутствии цианида не изменяет содержание цитохромов в мембране [16].

Механизм светостимулируемого «темнового» дыхания исследовали с помощью амперометрического определения концентрации кислорода. Показано наличие пула вещества или веществ, восстанавливающихся на свету и доокисляющихся после выключения света. Величина восстановленного пула зависела от фотосинтетического электронного транспорта и прямо зависела от концентрации кислорода в среде, в которой осуществлялся предшествующий фотосинтез. Ингибиторный анализ показал, что обычное «темновое» дыхание почти полностью подавлялось цианидом и стимулировалось разобщителем СССР

(*m* – chlorocarbonylcyanide phenylhydrazone), тогда как светостимулируемое «темное» дыхание было нечувствительно к дыхательным ядам и разобшителю, т.е. светостимулируемое «темное» дыхание не было связано с цитохром-оксидазой и аккумуляцией энергии. Светостимулируемое «темное» дыхание не было обусловлено окислением восстановленных переносчиков электротранспортной цепи, так как оно не подавлялось DBMIB, а количество поглощенного в светостимулируемом «темном» дыхании кислорода на порядок превышало сумму всех переносчиков. Предполагается наличие у цианобактерий механизма противодействия кислородному стрессу, активно снижающего внутриклеточную концентрацию кислорода во время фотосинтеза [17].

Редуктазы оксида азота (РОА), обнаруженные в бактериях, принадлежат к большому семейству ферментов, включающему цитохром-оксидазы. Охарактеризованы два типа бактериальных редуктаз оксида азота: комплекс типа цитохром *bc* (ц РОА), который получает электроны от растворимого белка-донора; и несодержащий компонент цитохрома *c* тип редуктазы оксида азота (*x* РОА), использующий хинон в качестве донора электронов. Обсуждается эволюционная связь между редуктазами оксида азота и цитохром-оксидазой [18].

Проведено сравнительное изучение параметров энергетического обмена двух штаммов *Saccharomyces cerevisiae* – исходного N73 и полученного в результате лазерного воздействия штамма Y-503. Скорость поглощения кислорода клетками штамма Y-503 была выше, чем у исходного, во всех фазах роста, максимальные различия (в 3 раза) отмечены в линейной фазе. Характер действия ингибиторов дыхательной цепи – ротенона, антимицина А и цианида – на клеточное и митохондриальное дыхание обоих штаммов был идентичным. В дыхательной цепи митохондрий *S. cerevisiae* № 73 и Y-503 функционируют два пункта энергетического сопряжения, и практически весь поток электронов идет через цитохром-оксидазу. Предполагается, что большая дыхательная активность клеток *S. cerevisiae* Y-503 по сравнению с клетками штамма №73 связана с увеличением количества митохондрий и суммарной площади сопрягающих митохондриальных мембран и является одним из факто-

ров, определяющих высокую физиолого-биохимическую активность этого штамма [19].

Описаны свойства выделенной из придонных осадков бактерии, способной к сульфатредукции и дыханию с участием галоидов. Анаэробная бактерия, обозначенная как ТВР-1, выделена близ Arthur Kill в заливе Нью-Йорк/Нью-Джерси. ТВР-1 была способна к окислительному дегалогенированию 2,4,6-трибромфенола до фенола. ТВР-1 – грамтрицательный подвижный вибрион, облигатный анаэроб, накапливающий ацетат при росте на лактате и сульфате, содержащий десульфовиридин и не способный расти в отсутствие NaCl. В присутствии лактата в качестве донора электронов штамм использовал сульфат, сульфит, серу и тиосульфат, но не мог расти на нитрате, фумарате или акрилате. ТВР-1 дегалогенировал бромфенолы, но не мог использовать фенолы, замещенные другими галоидами, или галогенированные бензоаты. По физиологическим данным и его 16 S рНК штамм отнесен к *Desulfovibrio*. По данным роста на синтетических средах с лактатом и 4-бромфенолом или 2,4,6-трибромфенолом, организм способен использовать при дыхании галоиды. По предварительным данным, присутствие сульфатов не тормозило дебромирования. В культурах, содержащих сульфат и 4-бромфенол, дебромирование предшествует поглощению сульфата. После дегалогенирования 50-70% 4-бромфенола оба процесса идут параллельно [20].

Исследованы электрон-транспортные реакции и окислительно-восстановительные свойства фотоактивного бактериохлорофилла в реакционных центрах *Rhodobacter sphaeroides*, модифицированных D₂O и криоразтворителями.

Исследовано влияние дейтирования, добавления глицерина и диметилсульфоксида на редокс-потенциал E_m бактериохлорофилла специальной пары P₂ или (P_m P_L), скорость миграции энергии от бактериофеофитина H_m к (P_m P_L), перенос электрона от (P_m P_L) к бактериофефитину H_L и затем к хинону Q_A в реакционных центрах *Rhodobacter sphaeroides*. Показано, что замещение H₂O > D₂O не изменяет величину потенциала E_m специальной пары, тогда как добавление 70% глицерина и 35% диметилсульфоксида (по объему) увеличивает значение E_m на 30 и 45 мВ соответственно константы скоростей миграции энергии K_m (H_m →^{K_m} P₂), разделения зарядов

$K_c (P_m P_L) + H_L \leftrightarrow K_c (P_m P_L) + H_L$, переноса электрона на хинон K_Q не изменялись при добавлении глицерина, изотопное замещение и добавление диметилсульфоксида увеличивало значения K_m , K_c , K_Q в 2-3 раза. Проведен теоретический анализ зависимости потенциала редокс-центра от диэлектрической проницаемости E , набухания белковой глобулы в растворителе, а также от микроскопических параметров – изменения распределения зарядов (зарядовых смещений) в белковом интерьере вблизи редокс-центра. Показано, что замена H_2O на диметилсульфоксид может привести к увеличению E_m на десятки милливольт. Обнаружено отсутствие корреляции между изменениями величины E_m и скорости разделения зарядов K_c при изотопном замещении и добавлении криопротекторов. Оценено влияние изменения E среды на скорость переноса электрона в результате уменьшения энергии межмолекулярного взаимодействия между донором и акцептором [21].

Проведено изучение изменения активности дыхания и содержания адениновых нуклеотидов (АТФ, АДФ, АМФ) в клетках дрожжей *Yarrowia lipolytica* в процессе развития цианидрезистентного дыхания. Установлено, что переход дрожжей из логарифмической фазы роста в стационарную, обусловленный исчерпанием глюкозы, сопровождается снижением активности эндогенного дыхания и развитием цианидрезистентной оксидазы. Цианид активировал дыхание клеток стационарной фазы роста. Цианидрезистентное дыхание подавлялось БКГ-ингибитором альтернативной оксидазы. В отсутствие цианида БКГ не проявлял эффекта на дыхание клеток, обладающих цианидрезистентной оксидазой. Это указывает на то, что альтернативный путь не используется клетками *in vivo*. Падение активности эндогенного дыхания клеток сопровождалось снижением уровня адениновых нуклеотидов. При добавлении цианида наблюдалось резкое снижение уровня АТФ, заметное увеличение содержания АДФ (в 2 раза) и АМФ (в 5 раз). БКГ в отсутствие цианида практически не изменял уровень адениновых нуклеотидов. Установлено, что падение скорости потребления кислорода клетками при переходе в стационарную фазу роста обусловлено снижением активности основной цитохромной дыхательной цепи (динитрофенол ДНФ стимулировал дыхание). Альтернативная оксидаза синтезируется в клетке, но находится в

неактивном состоянии. Показано, что стимуляция дыхания цианидом обусловлена активацией альтернативной оксидазы под действием образующегося АМФ. Одним из факторов, индуцирующих развитие альтернативной оксидазы, может быть снижение в клетке уровня АТФ [22].

Изучено влияние мышьяка (арсенитов и арсенатов) на рост бактерий и АТФазную активность плазматических мембран. Установлена коррелятивная связь между интенсивностью гидролиза АТФ и уровнем устойчивости бактериальных культур к этим токсическим ионам. Сделано предположение, что механизм детоксикации арсената устойчивыми культурами бактерий связан с ростом АТФазной активности и уровнем её мобилизации [23].

Оксианионы мышьяка и селена могут быть использованы в микробном анаэробном дыхании, как конечные акцепторы электронов. Обнаружение бактерий, утилизирующих арсенат и селенат для своего жизненного цикла из загрязненной окружающей среды и их скорости появления в обогащенной культуре, предполагает, что они широко распространены и метаболически активны в природе.

Токсичные оксианионы арсената и селената являются подходящими терминальными акцепторами электронов для выбранных бактерий, обеспечивающими достаточно энергии для активного роста и метаболизма. Это восстановление может быть связано с окислением различных органических субстратов, включая ацетат, лактат и ароматические соединения. Терминальные редуктазы содержат молибден и могут быть или локализованы в периплазматическом пространстве или мембраносвязанными. Показано, что бактерии, использующие для дыхания арсенат и селенат, широко распространены в окружающей среде и не относятся к какому-то специфическому роду. Полное столкновение их активностей в биогеохимическом круговороте мышьяка и селена только сейчас реализуют. Далее, эти организмы и, возможно, их ферменты, могут быть полезными в биоремедиации селен- и мышьяк-загрязненной окружающей среде.

К настоящему времени установлено, что токсичные металлы могут играть роль акцепторов дыхательной цепи бактерий, в то же время показано, что присутствие токсичных металлов и других ингибиторов дыхательной цепи влияет на

активность компонентов дыхательной цепи у бактерий, устойчивых к этим веществам.

ЛИТЕРАТУРА

1. Duine J.A., Frank J. (Jr.) Quinoproteins: A novel class of dehydrogenases // Trends.Biochem. Sci.1981.- V.6.-P.278-280.
2. Boumans H., Grivell L., A.Berden Jan.A. The respiratory chain in yeast behaves as a single functional unit // J.Biol.Chem.-1998.- 279.- №9.- С.4872-4877.
3. Sharp R.E., Palmitessa A., Gibney B.R., White J.L., Moser C.C., Daldal F., Dutton P.L. Ubiquinone binding capacity of the *Rhodobacter capsulatus* cytochrome bc₁ complex: Effect of diphenylamine, a weak binding Q₀ site inhibitor // Biochemistry.-1999.- 38.- №11.- С73440-3446.
4. Акименко В.К. Альтернативные оксидазы микроорганизмов. М.: Наука, 1989. – 264.
5. Bertsova Yu.V., Bogashev A.V., Skulachev V.P. The role of different respiratory chain enzymes of *Azotobacter vinelandii* in the respiratory protection // INTAS Sump., "Microbiol. And Cellul.Syst. Pharmacol. Biotechnol. Med.and Environ", Moscow, May 26-30, 1999, proc. С.48.
6. Gomes C.M., Huber H., Stetter K.O. Teixeira M. Evidence for a novel type of iron cluster in the respiratory chain of the archaeon *Sulfolobus metallicus* // FEBS Lett.- 1998.- 432.- №3.- С.99-102.
7. Champine J.E., Underhill B., Johnston J.M., Lilly W., Goodwin S. Electron transfer in the dissimilatory iron-reducing bacterium *Geobacter metallireducens* // Anaerobe.- 2000.- V.6.-P.453-460.
8. Cartresana J., Moreira D. Respiratory chains in the last common ancestor of living organisms // J.Mol.Evol.- 1999.- V.49.- №4.- P.453-460.
9. Bonara P., Principi H., Hochkoeppier A., Borghese R., Zannoni D. The respiratory chain of halophilic anoxygenic purple bacterium *Rhodospirillum sodomense* // Arch.Microbiol.- 1998.- 170.- №6.- P.435-441.
10. Стром Е.В. Терминальный участок дыхательной цепи облигатного метилотрофа *Methylobacillus flagellatus* KT // Автореф. дис. на соиск. уч.степ.канд.биол.наук.- МГУ, Москва,2002.- 23 с.
11. Elbenti A., Nitschke W., Tron P., Michel C., Lemesle-Meunier D. Redox components of cytochrome bc₁-type enzyme in acidophilic prokaryotes. 1. Characterization of the bc₁-type complex of the acidophilic ferrous ion-oxidizing bacterium *Thiobacillus ferrooxidans* // J.Biol.Chem.- 1999.- 274.-№24.-P.16760-16765.
12. Candela M., Zaccherini E., Zannoni D. Respiratory electron transport and light-induced energy transduction in membranes from the aerobic photosynthesis bacterium *Roseobacter denitrificans* // Arch.Microbiol.- 2001.- 175.- №3.-P.168-177.
13. Zannoni D., Schwazze C., Labahn A., Candela M., Venturoli G. Electron transport and energy transduction in membranes from the obligate aerobic (photosynthetic) bacterium *Roseobacter denitrificans* // 10 th Int. Symp.Phototroph.Prokaryotes, Barselona, Aug.26-31, 2000: ISPP 2000: Program and Abstr.- Barselona, 2000.- С.83.
14. Ohmura N., Sasaki K., Matsumoto N., Saiki H. Anaerobic respiration using Fe³⁺, S⁰ and H₂ in the chemolithoautotrophic bacterium *Acidithiobacillus ferrooxidans* // J.Bacteriol.-2002.- 184.- №8.-P.2081-2087.
15. Peschek G.A. The infinite story of cyanobacterial respiration: Do obligate phototrophs really need a host of terminal oxidases // 10 th Int.Symp. Phototroph.Prokaryotes, Barselona, Aug.26-31, 2000.-146.-№6.- P.1259-1266.
16. Kalnenieks U., Galinina N., Toma M., Poole R.K. Cyanide inhibits respiration yet stimulates aerobic growth of *Zimomonas mobilis* // Microbiology.-2000.-146.-N6.-P.1259-1266.
17. Маслов А.И., Павлова Е.А. Светостимулируемое дыхание клеток цианобактерии *Synechococcus* sp. // 4-й съезд О-ва физиологов раст.России. Междунар.конф.»Физиол.-раст.-наука 3-го тысячелетия», Москва.- 4-9окт.1999: Тез.-докл.- М.-1999.-Т.1.-С.75.
18. Hendrics J., Oubrie A., Castresana J., Urbani A., Gemeinhardt S., Saraste M. Nitric oxide reductases in bacteria // Biochim. et biophys. acta Bioenerg.-2000.-1459.-N2-3.-P.266-273.
19. Аливердиева Д.А. Сравнительное изучение некоторых параметров энергетического обмена двух штаммов *Saccharomyces cerevisiae* // Приклад. биохимия и микробиол.-2001.-37.-№1.-С.90-95.
20. Boyle A.W., Phelps C.D., Young L.Y. Characterization of a halorespiring, sulfate-reducing bacterium isolated from estuarine sediments // Abstr. 99 th Gen.Meet.Amer.Soc.Microbiol. Chicago, III, May 30-June 3, 1999.-Washington (D.C.), 1999.-P.610.
21. Красильников П.М., Горохов В.В., Горячева Е.А., Нокс П.П., Пащенко В.З., Рубин А.Б. Исследование электрон-транспортных реакций и окислительно-восстановительных свойств фотоактивного бактериохлорофилла в реакционных центрах *Rhodobacter sphaeroides*, модифицированных D2O и криоадаптивными // Биол.мембраны.-2000.-17.-№3.-С.271-281.
22. Меденцев А.Г., Акименко В.К. Развитие и активация цианидрезистентного дыхания и дрожжей *Yarrowia lipolitica* // Биохимия.- 1999.- 64.-№8.- С.1123-1131.
23. Подольская В.И., Грузина Т.Г., Ульберг З.Р., Соколовская А.С., Грищенко Н.И. Особенности влияния мышьяка на рост бактерий и АТФазную активность плазматических мембран //Приклад. биохимия и микробиол.-2002.-38.- №1.-С.57-62.
24. Stolz J.F., Oremland R.S. Bacterial respiration of arsenic and selenium. // FEMS Microbiology Reviews. - 1999. - 23. - P.615-627.

Резюме

Шолуда микроорганизмдердің өсу жағдайына байланысты олардың өзгермешілігі демалу қатарының құрамы түсініктері көрсетілген.

Summary

Representations about structure of respiratory chains, their variability depending on conditions of microorganisms' cultivation are resulted in the review.