

Потребности прокариот в питательных веществах

Мономеры, необходимые для построения основных клеточных компонентов, могут быть синтезированы клеткой или поступать в готовом виде из среды. Чем больше готовых соединений должен получать организм извне, тем ниже уровень его биосинтетических способностей.

Источники углерода

В конструктивном метаболизме основная роль принадлежит углероду, поскольку все соединения, из которых построены живые организмы, — это соединения углерода. Их известно около миллиона. Прокариоты способны воздействовать на любое известное углеродное соединение, т.е. использовать его в своем метаболизме. В зависимости от источника углерода для конструктивного метаболизма все прокариоты делятся на две группы: автотрофы, к которым принадлежат организмы, способные синтезировать все компоненты клетки из углекислоты, и гетеротрофы, источником углерода для конструктивного метаболизма которых служат органические соединения¹. Понятия «авто-» и «гетеротрофия» характеризуют, таким образом, тип конструктивного метаболизма. Если автотрофия — довольно четкое и узкое понятие, то гетеротрофия — понятие весьма широкое и объединяет организмы, резко различающиеся своими потребностями в питательных веществах.

Наибольшая степень гетеротрофности присуща прокариотам, относящимся к облигатным внутриклеточным паразитам, т.е. организмам, которые могут жить только внутри других живых клеток. Паразитический образ жизни привел к редукции некоторых метаболических путей у этих прокариот, что и обусловило полную их зависимость от метаболизма клетки хозяина.

Другие паразитические прокариотные организмы удается выращивать на искусственных средах, но состав таких сред необычайно сложен. Они содержат, как правило, белки или продукты их неглубокого гидролиза (пептиды), полный набор витаминов, фрагменты нуклеиновых кислот и т.д. Для приготовления питательных сред такого состава используют мясные гидролизаты, цельную кровь или ее сыворотку. Формы, способные расти при создании подходящих условий вне клетки хозяина, называют факультативными паразитами.

¹ Впервые понятия «авто-» и «гетеротрофия» были введены для противопоставления растительного и животного образа жизни. Позднее их распространили на все другие организмы, в том числе и на прокариотные. Термин «автотрофия» означает питающийся самостоятельно, «гетеротрофия» — питающийся другими; от греческих слов: «autos» — сам, «heteros» — другой, «trophe» — пища.

² Термин «сапрофиты» происходит от греческих слов «sapro» — гнилой и «phyton» — растение.

Следующую крупную группу прокариот составляют так называемые сапрофиты — гетеротрофные организмы, которые непосредственно от других организмов не зависят, но нуждаются в готовых органических соединениях². Они используют продукты жизнедеятельности других организмов или разлагающиеся растительные и животные ткани. К сапрофитам относится большая часть бактерий. Степень требовательности к субстрату у сапрофитов весьма различна. В эту группу входят организмы, которые могут расти только на достаточно сложных субстратах (молоко, трупы животных, гниющие растительные остатки), т.е. им нужны в качестве обязательных элементов питания углеводы, органические формы азота в виде набора аминокислот, пептидов, белков, все или часть витаминов, нуклеотиды или готовые компоненты, необходимые для синтеза последних (азотистые основания, пятиуглеродные сахара). Чтобы удовлетворить потребность этих гетеротрофов в элементах питания, их обычно культивируют на средах, содержащих мясные гидролизаты, автолизаты дрожжей, растительные экстракты, молочную сыворотку.

Есть прокариоты, требующие для роста весьма ограниченное число готовых органических соединений в основном из числа витаминов и аминокислот, которые они не в состоянии синтезировать сами, и наконец, гетеротрофы, нуждающиеся только в одном органическом источнике углерода. Им может быть какой-либо сахар, спирт, кислота или другое углеродсодержащее соединение. Описаны бактерии из рода *Pseudomonas*, способные использовать в качестве единственного источника углерода и энергии любое из 200 различных органических соединений, и бактерии, для которых источником углерода и энергии может служить узкий круг довольно экзотических органических веществ. Например, *Bacillus fastidiosus* может использовать только мочевую кислоту и продукты ее деградации, а некоторые представители рода *Clostridium* растут только в среде, содержащей пурины. Использовать другие органические субстраты для роста они не могут. Биосинтетические способности этих организмов развиты в такой степени, что они сами могут синтезировать все необходимые им углеродные соединения.

Особую группу гетеротрофных прокариот, обитающих в водоемах, составляют олиготрофные бактерии, способные расти при низких концентрациях в среде органических веществ. Организмы, предпочитающие высокие концентрации питательных веществ, относят к копиотрофам¹. Если у типичных копиотрофов оптимальные условия для роста создаются при содержании в среде питательных веществ в количестве примерно 10 г/л, то для олиготрофных организмов — в пределах 1—15 мг углерода/л. В средах с более высоким содержанием органических веществ такие бактерии, как правило, расти не могут и погибают.

¹ Термины происходят от греческих слов «oligos» — малый, «copiosus» — изобилие и «trophe» — пища.

Различия между гетеротрофными прокариотами с высокими потребностями в готовых органических соединениях и теми, потребности которых минимальны и сводятся, как правило, к одному какому-нибудь органическому источнику углерода, заключаются, таким образом, в степени развития их биосинтетических способностей. Крайняя степень развития биосинтетических способностей — способность строить все клеточные компоненты из углекислоты — присуща группе автотрофных прокариот.

Как можно видеть из изложенного выше, в мире прокариот не существует резкой границы между авто- и гетеротрофными организмами, так же как нет ее в ряду одноуглеродных соединений (CO_2 , CO , НСООН , НСНО , $\text{СН}_3\text{ОН}$, СН_4), каждое из которых может служить источником углерода для определенной группы прокариот. Однако использование термина «автотрофия» удобно для обозначения конкретного типа конструктивного метаболизма, поскольку в процессе эволюции он оказался специфически связанным с определенными видами энергетических процессов, что привело к появлению у прокариот таких типов, жизни, которые отсутствуют у более высокоорганизованных форм.

Способы существования и типы жизни у прокариот

В зависимости от того, какой источник энергии могут использовать прокариоты, их делят на фототрофов (источник энергии — свет) и хемотрофов (источник энергии — окислительно-восстановительные реакции). Организмы, у которых источниками (донорами) электронов в энергетическом процессе являются неорганические вещества, предложено называть литотрофными, а те, у которых донорами электронов служат органические соединения, — органотрофными. Тогда в зависимости от источника энергии и природы донора электронов возможны четыре основных типа энергетического метаболизма: хемолитотрофия, хемоорганотрофия, фотолитотрофия и фотоорганотрофия.

У прокариот с хемотрофным типом энергетического метаболизма одно и то же соединение служит донором электронов, большая часть которых перемещается в соответствии с термодинамическим градиентом, что приводит к выделению свободной энергии, а меньшая — используется для образования восстановителя, потребляемого в конструктивном метаболизме. Это положение справедливо в отношении прокариот с энергетикой бродильного и дыхательного типов, при использовании в качестве энергетических ресурсов органических и неорганических соединений. У фототрофов использование света в качестве источника энергии требует дополнительного подключения химических соединений, служащих донорами электронов для образования восстановителя. Это связано со спецификой света как энергетического ресурса для живых систем.

Каждый тип энергетического метаболизма может осуществляться на базе различных биосинтетических способностей организма. Выше уже обсуждалось деление всех прокариот в зависимости от особенностей конструктивного метаболизма на две группы: авто- и гетеротрофов. Следовательно, можно выделить 8 сочетаний типов энергетического и конструктивного метаболизма, которые отражают возможности способов существования (питания) прокариот (табл.). Всем способам питания соответствуют реально существующие прокариотные организмы.

Таблица 12

Способы существования прокариот

Источник энергии	Донор электронов	Источник углерода	Способ существования	Представители прокариот
Окислительно-восстановительные реакции	неорганические соединения (H_2 , H_2S , NH_3 , Fe^{2+} и др.)	CO_2	хемолитоавтотрофия	нитрифицирующие, тионовые, водородные бактерии; ацидофильные железобактерии
		органические соединения	хемолитогетеротрофия	метанобразующие архебактерии, водородные бактерии
	органические соединения	CO_2	хемоорганавтотрофия	факультативные метилотрофы, окисляющие муравьиную кислоту
		органические соединения	хемоорганогетеротрофия	большинство прокариот*
Свет	неорганические соединения (H_2O , H_2S , S^0 и др.)	CO_2	фотолитоавтотрофия	цианобактерии, пурпурные и зеленые бактерии**
		органические соединения	фотолитогетеротрофия	некоторые цианобактерии, пурпурные и зеленые бактерии
	органические соединения	CO_2	фотоорганавтотрофия	некоторые пурпурные бактерии
		органические соединения	фотоорганогетеротрофия	пурпурные и некоторые зеленые бактерии, галобактерии, некоторые цианобактерии