M·GUSEVS L·MIŅEJEVA

MIKROBIOLOĢIJA

MIKROBIOLOĢIJA

M. Gusevs, L. Miņejeva

MIKROBIOLOĢIJA

PSRS Augstākās un vidējās speciālās izglītības ministrija atļāvusi izmantot par mācību grāmatu universitāšu bioloģijas specialitāšu studentiem

RIGA «ZVAIGZNE» 1982

М. В. Гусев, Л. А. Минеева
МИКРОБИОЛОГИЯ
Допущено Министерством высшего и среднего специального образования СССР в качестве учебника для студентов биологических специальностей университетов
Издательство Московского университета 1978

Михаил Викторович Гусев,
Людмила Анатольевна Минеева
МИКРОБИОЛОГИЯ
Рига «Звайгзне» 1982
Перевели с русского *Л. Вулфа* и *С. Вилка*

В учебнике изложены основные сведения о прокариотных микроорганизмах: строение и химический состав прокариотной клетки, особенности энергетического и конструктивного метаболизма основных групп прокариотов. Подчеркнуто многообразие форм жизни на уровне ее прокариотной организации. На современном материале прослежено представление о том, что в основе прогрессивной эволюции прокариотов лежит совершенствование способов получения ими энергии.

Учебник рассчитан на студентов, аспирантов и сотрудников биологических факультетов университетов.

No krievu valodas tulkojušas L. Vulfa un S. Vilka

Mihails Viktora d. Gusevs,
Ludmila Anatolija m. Miņejeva
MIKROBIOLOĢIJA
Vāku zīm. Z. Antons. Redaktore I. Kindzule. Māksl. redaktors J. Sitnieks. Tehn. redaktore V. Burmistre. Korektore I. Liberte
ИБ № 1813
Nodota salikšanai 21.05.81.. Parakstīta iespiešanai 27.01.82. Formāts 60×90/16. Tipogr. papīrs Nr. 1. Literatūras garnitūra. Augstspiedums. 20 uzsk. iespiedl., 20,13 uzsk. krāsu novilk., 21,86 izdevn. l. Metiens 1500 eks. Pasūt. Nr. 100245. Cena 1 rbl. Izdevniecība «Zvaigzne», Rīgā, 226013, Gorkija ielā 105. Izdevn. Nr. 5687/D-128. Iespiesta Latvijas PSR Valsts izdevniecību, poligrāfijas un grāmatu tirdzniecības lietu komitejas Rīgas Paraugtipogrāfijā, 226004, Rīgā, Vienības gatvē 11.

G $\frac{21007-033}{М802(11)-82}$ 72.82.2003000000

Mācibu grāmata sarakstīta studentiem, kas mācās augstskolu bioloģijas fakultātēs, bet negatavojas kļūt par mikrobiologiem. Viens no grāmatas autoriem vairākus gadus lasījis lekciju kursu mikrobioloģijā M. Lomonosova Maskavas Valsts universitātes bioloģijas fakultātes studentiem — biofiziķiem un dzīvnieku fiziologiem. Šīs lekcijas ir grāmatas pamatā.

Autori ir pārliecināti, ka mikrobioloģijai ir ievērojama nozīme biologu sagatavošanā. Bez izziņas materiāla, ko dod mūsdienu zinātne par mikroorganismu pasauli kā zinātne par fizioloģisko daudzveidību un bioķīmisko vienību, kas radusies ilgstošā evolūcijas procesā, nevar veidoties evolucionāri uzskati par dzīvību, tās daudzveidību un vienību. Pašreiz dzīvojošos prokariotos mikroorganismus zināmā mērā var uzskatīt par «dzīviem izrakteņiem», par evolūcijas soļu «pēdām». Tāda pieeja mums liekas augliga, jo atļauj daudzus jautājumus apspriest no evolucionārām pozīcijām, hipotētisku shēmu ietvaros, kas sakārto dažādos prokarioto organismu dzīvības tipus.

Autori pateicas profesoriem I. Atabekovam un T. Tihoņenko — viņi izlasīja un apsprieda nodaļu par vīrusiem, MVU ģenētikas un selekcijas katedras vecākajai zinātniskajai līdzstrādniecei S. Kameņevai — viņa izlasīja un izturēja nodaļu par prokarioto organismu ģenētiku, MVU augu fizioloģijas katedras vecākajai zinātniskajai līdzstrādniecei T. Koržeņevskai, kas palīdzēja sagatavot tekstu par prokariotu attiecībām ar skābekli, un augu fizioloģijas katedras asistentei J. Makarovai par ilustrāciju noformēšanu grāmatai.

It īpaši pateicīgi esam mikrobioloģijas katedras vadītājam profesoram N. Jegorovam par labvēlīgo uzmanību, ko mēs pastāvīgi jutām, gan lasot lekcijas, gan sagatavojot šo grāmatu.

M. Gusevs, L. Miņejeva

I. Ievads

1. NODAĻA

VĒSTURISKAIS APSKATS

Ilgu laiku cilvēki dzīvoja līdzās neredzamām būtnēm, izmantoja tās, precīzāk, to darbības produktus (piemēram, maizes cepšanā no raudzētas mīklas, vīna un etiķa gatavošanā), cieta no tām, ja šīs būtnes bija slimību ierosinātājas vai bojāja pārtikas krājumus, nenojaušot to klātbūtni. Nenojauta tāpēc, ka tās neredzēja, jo mikrobūtņu izmēri ir zem cilvēka redzei iespējamās saskatāmības robežas. Ir zināms, ka cilvēks ar normālu redzi optimālā attālumā (25—30 cm) var saskatīt 0,07—0,08 mm lielus punktveida priekšmetus. Sīkākus objektus cilvēks neredz. To nosaka cilvēka redzes orgānu īpatnības.

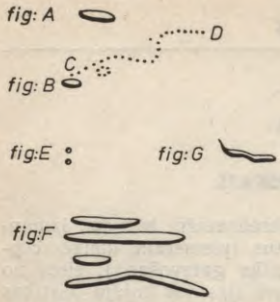
Jau sen notikuši mēģinājumi pārvarēt šo dabas radīto barjeru un paplašināt cilvēka redzes iespējas. Arheoloģiskajos izrakumos senajā Babilonā atrastas abpusēji izliektas lēcas — visvienkāršākās optiskās ierīces. Lēcas izgatavotas no slīpēta kalnu kristāla. Var uzskatīt, ka lēcu izgudrošana bija cilvēka pirmais solis mikropasaules izpētē.

Tālākais optiskās tehnikas progress vērojams XVI—XVII gs. un saistīts ar astronomijas attīstību. XVII gs. sākumā Holandes stikla slīpētāji konstruēja pirmos tālskatus. Izrādījās, ka, novietojot lēcas citādāk nekā teleskopā, var iegūt ļoti sīku priekšmetu palielinājumu. Šāda tipa mikroskopu 1610. g. izveidoja G. Galilejs (*G. Galilei,* 1564—1642). Mikroskopa atklāšana pavēra jaunas iespējas dzīvās dabas pētīšanā.

Vienu no pirmajiem mikroskopiem, kas sastāvēja no divām abpusēji izliektām lēcām un palielināja apmēram 30 reizes, konstruēja un izmantoja augu uzbūves pētīšanai angļu fiziķis un izgudrotājs R. Huks (*R. Hooke,* 1635—1703). Apskatot korķa šķērsgriezumu, viņš korķa audiem atklāja pareizu šūnveida uzbūvi. Vēlāk ieviesās nosaukums šūnas un tās tika attēlotas grāmatā «Mikrogrāfija» (1665). Tieši R. Huks ieviesa jēdzienu šūna sarežģītu dzīvu organismu struktūras vienību apzīmēšanai. Tālākā mikropasaules noslēpumu apgūšana ir cieši saistīta ar optisko ierīču pilnveidošanu.

Mikrobioloģijas rašanās

Ja par mikrobioloģijas zinātnes pirmsākumu uzskatām brīdi, kad cilvēks pirmo reizi ieraudzīja mikroorganismus, tad var precīzi norādīt mikrobioloģijas «dzimšanas dienu» un mikroorganismu



1. att. A. van Lēvenhuka zīmētās baktērijas (39. vēstule, 1683. g. 17. septembris)

pirmatklājēja vārdu. Šis cilvēks ir holandietis Antonijs van Lēvenhuks (*Antony van Leeuwenhoek,* 1632—1723), manufaktūras tirgotājs no Delftas. Interesēdamies par linu šķiedras struktūru, viņš izslīpēja vairākas vienkāršas lēcas. Aizrāvies ar šo smalko un rūpīgo darbu, A. van Lēvenhuks sasniedza lielu pilnību lēcu izgatavošanā, kuras viņš nosauca par mikroskopijām. Pēc ārējās formas tie bija vienkārši abpusēji izliekti stikli sudraba vai misiņa ietvarā (tās mēs tagad saucam par lupām), tomēr pēc optiskajām īpašībām A. van Lēvenhuka lēcām nebija līdzīgu. Tās palielināja 200—270 reizes. Lai novērtētu šīs lēcas, jāatgādina, ka abpusēji izliektu lēcu palielinājuma teorētiskā robeža ir 250—300 reizes.

A. van Lēvenhukam nebija dabaszinātņu izglītības, bet, dabiskas zinātkāres vadīts, viņš ar interesi apskatīja visu, kas gadījās pie rokas: dīķa ūdeni, zobu apsūbējumu, piparu uzlējumu, siekalas, asinis un daudz ko citu. Sākot ar 1673. gadu, A. van Lēvenhuks sāka sūtīt savu novērojumu rezultātus uz Londonas Karalisko biedrību, par kuras locekli viņu vēlāk ievēlēja. A. van Lēvenhuks Londonas Karaliskajai biedrībai nosūtīja vairāk nekā 170 vēstuļu, bet vēlāk novēlēja tai 26 savas ievērojamās mikroskopijas. Lūk, citāts no vienas vēstules: «1676. g. 24. aprīlī apskatīju ... mikroskopā ūdeni un par lielu pārsteigumu ieraudzīju tajā milzīgu daudzumu ļoti sīku dzīvu būtņu. Dažām, kaut arī tās nebija resnākas par matiņiem uz uts ķermeņa, garums 3—4 reizes pārsniedza platumu ... Citām bija pareiza ovāla forma. Pārsvarā bija trešais organismu tips — sīkas būtnes ar astītēm.» Salīdzinot šo aprakstu un optiskās iespējas, kādas bija A. van Lēvenhuka rīcībā, var secināt, ka A. van Lēvenhukam 1676. g. pirmo reizi izdevās ieraudzīt baktērijas (1. att.)*.

A. van Lēvenhuks mikroorganismus atrada visur un secināja, ka apkārtējā vidē to ir daudz. Visus redzētos mikroorganismus, to

---

* Pirmajā vēstulē, ko A. van Lēvenhuks 1673. g. nosūtīja uz Londonas Karalisko biedrību, viņš aprakstīja pelējumu. 17. vēstulē 1676. g. 9. oktobrī, no kuras sniegts citāts, A. van Lēvenhuks aprakstījis piparu ūdens uzlējuma novērojumus, kurus viņš izdarījis 1676. g. 24. aprīlī. Uzskata, ka šajā dienā A. van Lēvenhuks pirmo reizi ieraudzīja baktērijas.

Populārajā zīmējumā, ko A. van Lēvenhuks sniedzis 39. vēstulē 1683. g. 17. septembrī, attēlotas baktērijas, kuras viņš novērojis, pētot cilvēka mutes dobumu.

skaitā arī baktērijas, A. van Lēvenhuks uzskatīja par maziem dzīvnieciņiem un nosauca tos par «animalkuliem». Viņš bija pārliecināts, ka tiem ir tāda pati uzbūve kā lieliem organismiem — ar gremošanas orgāniem, kājiņām, astīti utt.

A. van Lēvenhuka atklājumi bija tik negaidīti un pat fantastiski, ka vēl kādus 50 gadus tie izraisīja vispārēju izbrīnu. 1698. g. ieradies Holandē, A. van Lēvenhuku apmeklēja Pēteris I. No šī brauciena Pēteris I aizveda uz Krieviju mikroskopu, bet vēlāk, 1716. g., galma darbnīcās izgatavoja pirmos mikroskopus Krievijā.

Vēlākie apkārtējās vides sistemātiskie pētījumi ar uzlabotiem mikroskopiem apstiprināja A. van Lēvenhuka secinājumus par mikroorganismu vispārējo izplatību.

Ilgu laiku zinātnieku prātus satrauca trīs galvenās problēmas: rūgšanas un pūšanas procesu daba, infekcijas slimību cēloņi un organismu pašrašanās problēma*. Šīs problēmas ļoti stimulēja tālāko pētījumu attīstību; tā rezultātā radās un intensīvi attīstījās mikrobioloģijas zinātne.

Priekšstatu veidošanās par rūgšanas un pūšanas procesu dabu

Daudzi mikrobioloģiskie procesi cilvēkiem bija pazīstami ļoti senos laikos, bet visagrāk — pūšana un rūgšana. Pēc franču mikrobiologa E. Diklo *(E. Duclaux)*, «rūgšanas parādība ir tikpat veca kā pasaule». Sengrieķu un romiešu autoru sacerējumos var atrast vīna, skābpiena, maizes receptes, kas liecina par rūgšanas plašu izmantošanu sadzīvē. Viduslaikos šie procesi saistīja alķīmiķu uzmanību. Tos pētīja līdzās citām ķīmiskām pārvērtībām. Tieši šajā laikā pirmo reizi mēģināja noskaidrot rūgšanas procesu dabu.

Jēdzienu rūgšana *(fermentatio)*** tādu procesu apzīmēšanai, kuros izdalās gāze, pirmais lietoja holandiešu alķīmiķis J. B. van Helmonts *(J. B. van Helmont,* 1577—1644).

J. van Helmonts atklāja līdzību starp gāzi, kas veidojas, rūgstot vīnogu sulai (ogļskābo gāzi), gāzi, kas izdalās, sadegot oglēm, un gāzi, kas rodas «lejot etiķi uz kaļķakmens», tātad, iedarbojoties skābei uz sārmu. Pamatodamies uz šiem novērojumiem, J. van Helmonts secināja, ka visām minētajām ķīmiskajām pārvērtībām ir vienāda daba.

---

* Par «pašrašanās» problēmu sk. 151. lpp.

** Domā, ka terminu *fermentum* (ferments) un *fermentatio* (fermentācija) pamatā ir latīņu *ferveo* un *fervor* — vārīties, mutuļot vai vārīšanās, viļņošanās. Sākumā šos nosaukumus izmantoja visdažādāko jēdzienu apzīmēšanai, piemēram, par *fermentum* sauca filozofijas akmeni, dažādas ķīmiski aktīvas vielas; *fermentatio* — gremošanas procesus.

Vēlāk rūgšanu izdalīja atsevišķi no pārējiem ķīmiskajiem procesiem, kuros izdalās gāzes. Rūgšanas «dzinējspēku», tās aktīvo ierosinātāju sāka saukt par fermentu. 1697. g. vācu ārsts un ķīmiķis G. Štāls (*G. E. Stahl,* 1660—1734) uzskatu par rūgšanu un pūšanu formulēja kā tīri ķīmiskus procesus. Pēc G. Štāla uzskatiem, rūgšana un pūšana ir ķīmiskas pārvērtības, kuras notiek, ja fermenta molekulas savu iekšējo aktīvo kustību atdod saraudzējamā substrāta molekulām, tātad darbojas arī kā īpatnēji reakciju katalizatori. G. Štāla uzskatiem par pūšanas un rūgšanas procesu dabu pilnībā piekrita un tos aizstāvēja viens no sava laika ievērojamiem ķīmiķiem — J. Lībigs (*J. von Liebig,* 1803—1873). Ne visi pētnieki pievienojās šim uzskatam.

Franču naturālists Ž. Bifons (*G. L. L. Buffon,* 1707—1788) viens no pirmajiem nojauta sakarību starp A. van Lēvenhuka aprakstītajām «globulām» (raugiem) un rūgšanu un pūšanu. Visumā pilnīgi raugu lomu novērtēja franču ķīmiķis A. Lavuazjē (*A. L. Lavoisier,* 1743—1794), pētot kvantitatīvās cukura pārvērtības spirta rūgšanā. 1793. g. viņš rakstīja: «Pilnīgi pietiek ar nelielu daudzumu alus rauga, lai ... dotu pirmo pamudinājumu rūgšanai, pēc tam tā turpinās pati no sevis. Par fermenta iedarbību kopumā ziņošu citur.» A. Lavuazjē tomēr neizdevās to izdarīt, jo viņš kļuva par franču buržuāziskās revolūcijas terora upuri.

Ar 19. gs. 30. gadiem sākās intensīvu mikroskopisku novērojumu periods. 1827. g. franču ķīmiķis Ž. Demazjē (*J. B. Demazier,* 1783—1862) aprakstīja organismu (raugu) *Mycoderma cerevisiae,* kas uz alus virsmas veido plēvi. Viņš bija pārliecināts, ka tie ir ļoti sīki dzīvnieciņi, un pieskaitīja tos pie infuzorijām. Ž. Demazjē darbā tomēr nav nekādu norādījumu par iespējamo sakarību starp rūgšanas procesu un plēvi, kas attīstās virs rūgstoša šķidruma. 10 gadus vēlāk franču botāniķis Š. Kanjārs de Latūrs (*Ch. Cagniard de Latour,* 1777—1859) rūpīgi izpētīja mikroskopā nogulsnes, kas rodas spirta rūgšanā, un secināja: tās sastāv no dzīvām būtnēm, kuru darbība ir rūgšanas cēlonis.

Gandrīz vienlaicīgi vācu dabas pētnieks F. Kitcings (*F. Küthzing,* 1807—1893), pētīdams etiķa veidošanos no spirta, pievērsa uzmanību gļotainajai plēvei, kas veidojas spirtu saturoša šķidruma virspusē. J. Kitcings konstatēja: gļotainā masa sastāv no mikroskopiskiem dzīviem organismiem, kuriem ir tiešs sakars ar etiķa uzkrāšanos vidē. Analogi secinājumi bija otram vācu dabas pētniekam T. Švannam (*Th. Schwann,* 1810—1882).

Tā Š. Kanjārs de Latūrs, F. Kitcings un T. Švanns neatkarīgi cits no cita gandrīz vienlaicīgi nonāca pie slēdziena, ka rūgšanas process ir saistīts ar mikroskopisku dzīvu būtņu darbību. Galveno secinājumu, kas izrietēja no šiem pētījumiem, skaidri formulējis F. Kitcings: «Tātad mums jebkurš rūgšanas process jāaplūko citādāk, nekā to līdz šim darīja ķīmija ... Viss spirta rūgšanas process atkarīgs no rauga klātbūtnes, etiķskābās rūgšanas — no etiķa ierauga.»

Tomēr šis triju pētnieku viedoklis par rūgšanas fermenta bioloģisko dabu neguva atsaucību. Rūgšanas fizikāli ķīmiskās teorijas piekritēji to bargi kritizēja un pārmeta saviem pretiniekiem zinātnē «vieglprātību secinājumos» un pierādījumu trūkumu šai «dīvainajai hipotēzei». Valdošā palika fizikāli ķīmiskās rūgšanas teorija.

Priekšstatu attīstība par infekcijas slimību mikrobioloģisko izcelsmi

Jau sengrieķu ārsts Hipokrāts (ap 460.—377. g. p. m. ē.) izteicis domu, ka lipīgās slimības ceļas no neredzamām dzīvām būtnēm. Avicenna (ap 980.—1037.) «Medicīnas kanonā» rakstīja par «neredzamiem» mēra, baku un citu slimību ierosinātājiem. Līdzīgas domas var atrast itāliešu ārsta, astronoma un dzejnieka Dž. Frakastro (*J. Fracastro,* 1478—1553) darbos.

Krievu ārsts D. Samoilovičs (1744—1805) bija pārliecināts, ka infekcijas slimības izraisa dzīvi mikroorganismi, un pūlējās saskatīt mēra izraisītāju mikroskopā. Ar toreizējiem mikroskopiem tas nebija iespējams, tomēr D. Samoiloviča izstrādātie dezinfekcijas un slimnieku izolācijas pasākumi izrādījās samērā efektīvi cīņā pret epidēmijām un kļuva plaši pazīstami medicīnas pasaulē.

1827. g. itāliešu dabaspētnieks A. Basi (*A. Bassi,* 1773—1856), pētot zīdtauriņu kāpuru saslimšanu, atklāja, ka slimību no slimajiem īpatņiem uz veselajiem var pārnest ar mikroskopisku sēni. Tādā veidā A. Basi pirmo reizi eksperimentāli pierādīja šīs slimības mikrobioloģisko izcelsmi. Ilgu laiku ideja par infekcijas slimību mikrobioloģisko dabu netika atzīta. Valdīja teorija, kurā par slimību cēloni tika uzskatīti dažādi ķīmisko procesu norišu traucējumi organismā. Tomēr, pateicoties lielajai interesei par infekcijas slimību cēloņiem un mikroskopijas tehnikas pilnveidošanai, strauji uzkrājās dati, kas liecināja par mikroorganismu nozīmi infekcijas slimību izcelsmē.

1846. g. vācu anatoms F. Henle (*F. G. Henle,* 1809—1885) «Racionālās patoloģijas rokasgrāmatā» skaidri formulēja infekcijas slimību konstatēšanai nepieciešamos pamatatzinumus. Vēlāk F. Henles vispārīgā formā izteiktās idejas (F. Henlem pašam neizdevās redzēt nevienu cilvēka infekcijas slimību ierosinātāju) eksperimentāli pamatoja R. Kohs (*R. Koch,* 1843—1910), un zinātnē tās pazīstam kā «Henles—Koha triādi».

L. Pastēra zinātniskā darbība

Par mūsdienu mikrobioloģijas pamatlicēju uzskatām izcilo franču zinātnieku Luī Pastēru (*Louis Pasteur,* 1822—1895). L. Pastēra zinātniskā darbība bija daudzpusīga un aptvēra visas tā laika ar mikrobioloģiju saistītās pamatproblēmas.

L. Pastērs, pēc izglītības ķīmiķis, zinātnisko darbu sāka kristalogrāfijā. Viņš atklāja, ka, pārkristalizējot optiski neaktīvu racēmisku vīnskābi, veidojas divu tipu kristāli. Viena tipa kristālu šķīdums polarizētas gaismas plakni griež pa labi, bet otra tipa kristālu šķīdums — pa kreisi. Tālāko pētījumu gaitā L. Pastērs konstatēja, ka racēmiskās vīnskābes šķīdumā kultivēta pelējumsēne patērē tikai vienu izomēro formu (labo). Šajos novērojumos L. Pastērs atklāja mikroorganismu specifisko iedarbību uz substrātu. Tas bija pamats mikroorganismu fizioloģijas tālākajiem pētījumiem. Eksperimenti ar pelējumsēnēm ierosināja L. Pastēru pētīt mikroorganismus.

1854. g. L. Pastērs sāka strādāt par štata profesoru Lilles universitātē, kur viņš veica mikrobioloģiskus pētījumus. Šo pētījumu rezultātā mikrobioloģija kļuva par patstāvīgu zinātnes disciplīnu. Tajā laikā bija uzkrājusies pietiekoši plaša informācija par mikroorganismu universālo izplatību dabā, tomēr mikroskopisko būtņu nozīme dabā, kā arī cilvēka dzīvē arvien vēl nebija atmināta.

Pievērsties rūgšanas procesu pētījumiem L. Pastēru pamudināja Lilles fabrikanta lūgums noskaidrot, kāpēc atkārtoti neizdodas saraudzēt cukurbiešu sulu spirta rūgšanai. Pētījumu rezultāti, kas tika publicēti 1857. g. beigās, neapšaubāmi liecināja, ka spirta rūgšanas process ir īpašas mikroorganismu grupas — raugu — darbības rezultāts vidē bez gaisa.

Gandrīz vienlaicīgi ar spirta rūgšanas pētījumiem L. Pastērs sāka nodarboties ar pienskābo rūgšanu un pierādīja, ka arī šo rūgšanas veidu izraisa mikroorganismi. Tos viņš nosauca par «pienskābes raugiem». Pienskābās rūgšanas pētījumu rezultātus L. Pastērs apkopoja darbā «Memuārs par pienskābo rūgšanu», kuru viņš publicēja dažus mēnešus agrāk nekā spirta rūgšanas pētījumu rezultātus. Tā, kaut arī spirta rūgšana bija hronoloģiski pirmais L. Pastēra pētījumu objekts, materiāli par to presē parādījās vēlāk nekā «memuārs par pienskābo rūgšanu». To uzskata par L. Pastēra «taktisku gājienu».

Tiešām, L. Pastēra pētījumu rezultāti nav tikai vienkārši jauni zinātnes dati. Drosmīgi tika apgāzta valdošā fizikāli ķīmiskā rūgšanas teorija, kuru atbalstīja un aizstāvēja tā laika zinātnes ievērojamas autoritātes: J. Berceliuss (*J. Berzeliuss*, 1799—1848), E. Mičerlihs (*E. Mitscherlich*, 1794—1863), J. Lībigs (*J. von Liebig*, 1803—1873). L. Pastērs to labi saprata. Pienskābā rūgšana ir vienkāršākais cukura molekulas sašķelšanās «ķīmiskais» process divās triozēs (pienskābes molekulās). Pierādījumi par to, ka šī sašķelšanās saistīta ar mikroorganismu darbību, bija spēcīgs arguments par labu rūgšanas bioloģiskajai teorijai. (Pirms L. Pastēra neviens nebija izteicis domu par pienskābās rūgšanas bioloģisko dabu, tāpēc prioritāte šī rūgšanas veida noskaidrošanā pilnīgi pieder L. Pastēram.)

Otrs arguments par labu rūgšanas bioloģiskajai teorijai bija L. Pastēra iegūtais eksperimentālais pierādījums, ka spirta rūgšana var notikt vidē, kurā nav olbaltumvielu. (Saskaņā ar rūgšanas ķīmisko teoriju rūgšana ir olbaltumvielu dabas vielas — fermenta katalītiskās aktivitātes rezultāts.) Iegūtos datus L. Pastērs pēc tam sīki aprakstīja «Memuārā par spirta rūgšanu» (1860).

Pētot sviestskābo rūgšanu, L. Pastērs atklāja, ka daži mikroorganismi ne tikai var eksistēt bez brīvā skābekļa, bet tas ir pat kaitīgs šiem organismiem. Šo pētījumu rezultāti publicēti ziņojumā «Animalkuli — infuzorijas, kas dzīvo bez brīvā skābekļa un izraisa rūgšanu» 1861. g. (Sviestskābes rūgšanas izraisītājus to kustīguma dēļ L. Pastērs uzskatīja par sīkiem dzīvnieciņiem.) Brīvā skābekļa nomācošā ietekme uz sviestskābās rūgšanas procesu bija pēdējais arguments, kas pilnīgi apgāza ķīmiskās rūgšanas teoriju, pēc kuras skābeklis dod pirmo ierosmi «fermenta» olbaltumvielu daļiņu kustībai. L. Pastērs sērijā rūgšanas eksperimentu pārliecinoši pierādīja rūgšanas ķīmiskās teorijas nepamatotību un piespieda savus galvenos pretiniekus atzīt viņu maldus. Par anaerobiozes pētījumiem L. Pastērs 1861. g. saņēma Francijas Zinātņu akadēmijas prēmiju un Londonas Karaliskās biedrības medaļu.

Divdesmit gadus ilgo rūgšanas pētījumu rezultātus L. Pastērs apkopoja darbā «Pētījumi par alu, tā slimībām, slimību cēloņiem, paņēmieniem, kā padarīt alu izturīgu, pamatojoties uz jauno rūgšanas teoriju» (1876). Šajā darbā nobeigtā veidā skaidri formulēta rūgšanas fizioloģiskā teorija: rūgšana ir «dzīve bez gaisa, dzīve bez brīva skābekļa».

1865. g. Francijas valdība griezās pie L. Pastēra ar lūgumu palīdzēt zīdkopjiem, kuriem lielus zaudējumus radīja zīdtauriņu kāpuru slimība. Apmēram piecus gadus L. Pastērs pētīja šo jautājumu un rezultātā secināja, ka slimību ierosina noteikti mikroorganismi. L. Pastērs sīki izpētīja slimības — zīdtauriņu kāpuru pebrīnas — gaitu un sniedza praktiskas rekomendācijas cīņai pret šo slimību. Viņš ieteica mikroskopiski apskatīt zīdtauriņu un kūniņu ķermeņus, lai konstatētu slimības ierosinātāju, atdalīt un iznīcināt saslimušos īpatņus, bet veselajiem radīt labvēlīgus eksistences apstākļus, jo slimības attīstību sekmē kāpuru turēšana sliktos apstākļos.

Atklājis zīdtauriņu kāpuru infekcijas slimību mikrobioloģisko izcelsmi, L. Pastērs secināja, ka arī dzīvnieku un cilvēka infekcijas slimības izraisa mikroorganismi. Kā jau iepriekš minēts, daži tā laika pētnieki uzskatīja mikroorganismus par infekcijas slimību cēloni. Tomēr vairums zinātnieku šo hipotēzi neatzina un piekrita vecajiem uzskatiem par infekcijas slimībām. L. Pastērs droši aizstāvēja infekcijas slimību mikrobioloģiskās izcelsmes teoriju, jo bija ieguvis pieredzi, pētot alus un vīna «slimības», kā arī zīdtauriņu kāpuru slimības. Savā pirmajā darbā par šo tēmu L. Pastērs pierādīja, ka nedēļnieču drudzi, kas tajā laikā bija plaši izplatīts, ierosina noteikts mikroorganisms. L. Pastērs atklāja drudža ierosinātāju un norādīja, ka slimība izplatās tāpēc, ka medicīniskais personāls neievēro antiseptikas nosacījumus. L. Pastērs izstrādāja metodes, kas palīdz izsargāties no slimības ierosinātāja iekļūšanas organismā.

Turpinot infekcijas slimību pētīšanu, L. Pastērs atklāja vistu holeras, osteomielīta, strutojošo abscesu ierosinātājus, kā arī vienu no gāzu gangrēnas ierosinātājiem. Tādā veidā L. Pastērs pierādīja, ka katrai slimībai ir savs specifisks ierosinātājs.

1879. g., pētot vistu holeru, L. Pastērs izstrādāja metodi tādu mikroorganismu kultūru ieguvei, kuras zaudējušas slimības ierosinātāja spējas, t. i., virulenci, un šo atklājumu izmantoja, lai organismu pasargātu no inficēšanās. Tika likti pamati imunitātes (organisma neuzņēmības pret infekcijas slimībām) teorijas izveidošanai.

Šī atklājuma vēsture ir interesanta. L. Pastērs vasaras brīvdienu laikā termostatā nejauši bija atstājis vistu holeras kultūru. Pēc atgriešanās no atvaļinājuma L. Pastērs ar veco kultūru inficēja vistu grupu, bet sev par pārsteigumu konstatēja, ka visas vistas palikušas dzīvas. L. Pastērs iedomājās, ka tik ilgā laikā visi mikroorganismi termostatā ir nobeigušies. Lai varētu turpināt eksperimentus, L. Pastērs ieguva svaigu mikroorganismu kultūru un inficēja ar to divas vistu grupas. Pirmajā grupā bija vistas, kuras iepriekš tika inficētas ar veco kultūru, otrajā — eksperimentos neizmantotas vistas. Rezultāti bija ļoti skaidri: visas pirmās grupas vistas palika dzīvas, bet otrās grupas vistas nobeidzās. Rezultātus vispārinot, L. Pastērs secināja, ka novājinātas mikroorganismu kultūras — infekcijas slimību ierosinātājas — var izmantot cilvēku aizsardzībai pret mikroorganismiem.

Laimīgs gadījums? Uz to varētu atbildēt paša L. Pastēra vārdiem: «. . . novērojumos laimīgi gadījumi ir tikai tiem, kas uz to ir sagatavoti.»

Tā L. Pastērs infekcijas slimību pētīšanu saistīja ar aktīvas cīņas metožu izstrādāšanu pret tām. Pamatojoties uz virulento mikroorganismu novājinātu kultūru — vakcīnu — ieguves metodiku, L. Pastērs atklāja, kā cīnīties ar Sibīrijas mēri un trakumsērgu. Iegūt Sibīrijas mēra ierosinātāju ar novājinātu virulenci bija grūti, jo izrādījās, ka tas veido sporas, un sporām ilgstoši saglabājas virulence. Sibīrijas mēra ierosinātāju kultivējot paaugstinātā temperatūrā, L. Pastērs ieguva kultūru bez sporām un ar novājinātu virulenci.

Ievērojamas grūtības radīja arī efektīvas metodes meklējumi cīņai pret trakumsērgu. Kultivēt «trakumsērgas mikrobu» ārpus organisma neizdevās. (Tikai vēlāk konstatēja, ka trakumsērgas ierosinātājs ir vīruss.) L. Pastērs kopā ar savu skolnieku E. Rū (*E. Roux,* 1853—1933) ilgstošu pētījumu rezultātā, izmantojot slimu dzīvnieku izžāvētas smadzenes, ieguva trakumsērgas ierosinātāja kultūru ar pazeminātu virulenci. Trakumsērgas inkubācijas periods ir samērā garš — no trim nedēļām līdz gadam, tāpēc L. Pastērs ieteica vakcīnu izmantot to cilvēku ārstēšanai, kurus sakoduši traki dzīvnieki. Šī doma izrādījās pareiza. L. Pastēra vakcīnas izplatījās pa visu pasauli. Par godu L. Pastēram, iestādes, kurās vakcinēja pret trakumsērgu, nosauca par Pastēra stacijām. Krievijā pirmo Pastēra staciju (otro pasaulē) 1886. g. Odesā nodibināja pazīstamais mikrobiologs N. Gamaleja (1859—1949).

L. Pastēra zinātnisko atklājumu lomu grūti pārvērtēt. Ar katru no tiem pietiktu, lai zinātnieka vārds mūžos saglabātos zinātnes vēsturē. Pētot pienskābo, spirta un sviestskābo rūgšanu, L. Pastērs pierādīja, ka šos procesus izraisa noteiktas mikroorganismu sugas un rūgšana ir tieši saistīta ar šo organismu dzīvības procesiem. Vēlākos eksperimentos viņš noskaidroja, ka vīna «slimības», tāpat dzīvnieku un cilvēku slimību «vaininieki» arī ir mikroorganismi. L. Pastērs pirmais atzīmēja, ka m i k r o o r g a n i s m i ir a k t ī v a s b ū t n e s, d e r ī g a s v a i k a i t ī g a s, k a s e n e r ģ i s k i i e d a r b o j a s u z a p k ā r t ē j o d a b u, t a i s k a i t ā a r ī u z c i l v ē k u.

L. Pastēra atklājumam, ka eksistē tādi dzīvības tipi, kādu nav augu un dzīvnieku valstī, bija liela nozīme ne tikai mikrobioloģijā, bet arī dzīvības daudzveidības dziļākā izpratnē. Pētot spirta rūg-

šanu, L. Pastērs 1857. g. noskaidroja, ka tā ir raugu darbība vidē bez skābekļa. Vēlāk, pētot sviestskābo rūgšanu, L. Pastērs konstatēja: rūgšanas izraisītājiem skābeklis nav labvēlīgs, un tie vairojas tur, kur skābeklis nevar brīvi ieplūst. Tā L. Pastērs atklāja, ka var eksistēt «dzīvība bez skābekļa», resp., anaerobo eksistences veidu.

Pie teorētiskajiem atklājumiem pieder L. Pastēra darbi par pašrašanās neiespējamību. Strīds par to, no kurienes rodas dzīvās būtnes, to skaitā arī mikroorganismi, — vai no sev līdzīgām, vai citiem dzīvās dabas komponentiem —, ir sens strīds, kas 19. gs. vidū kļuva īpaši aktuāls un pārsniedza zinātnisku diskusiju ietvarus. Pamatojoties uz veiktajiem eksperimentiem, L. Pastērs secināja: «Nē, šodien nav neviena zināma fakta, kas ļautu apgalvot, ka mikroskopiskās būtnes nāk pasaulē ne no dīgļiem, ne no vecākiem, kas tiem līdzīgi. Tie, kas apgalvo pretējo, ir maldu vai slikti veiktu eksperimentu upuri, eksperimentu, kuros viņi kļūdas nav ievērojuši vai nav pratuši no tām izvairīties.»*

Un, beidzot, L. Pastēra veiktie dzīvnieku un cilvēka infekcijas slimību pētījumi (zīdtauriņu slimība, Sibīrijas mēris, vistu holera, trakumsērga) ļāva viņam ne tikai noskaidrot šo slimību dabu, bet arī atrast pret tām cīņas līdzekli. Tāpēc ar pilnām tiesībām var uzskatīt, ka L. Pastērs ar saviem klasiskajiem darbiem infekcijas slimību un to apkarošanas pētīšanā ir licis pamatus medicīniskajai mikrobioloģijai.

Laikabiedri novērtēja L. Pastēra darbus, un tie guva starptautisku atzinību. Parīzē 1888. g. par starptautiskiem ziedojumiem uzcēla zinātniskās pētniecības institūtu, kuru nosauca L. Pastēra vārdā. L. Pastērs bija pirmais šī institūta direktors.

L. Pastēra atklājumi parādīja, cik daudzveidīga, neparasta un aktīva ir ar neapbruņotu aci neredzamā mikropasaule un kādu milzīgu darba lauku paver šīs pasaules izpēte.

Mikrobioloģijas attīstība 19. gs. otrajā pusē

Novērtējot mikrobioloģijas panākumus 19. gs. otrajā pusē franču pētnieks P. Tannerī (*P. Tannery,* 1843—1904) darbā «Vēsturisks apskats par dabaszinātņu attīstību Eiropā (1300—1900)» rakstīja: «Salīdzinot ar atklājumiem bakterioloģijā, citu dabaszinātņu nozaru vēsture 19. gs. pēdējos gadu desmitos izskatās pabāla.»

Mikrobioloģijas panākumi šajā periodā ir tieši saistīti ar jaunām idejām un metodisko pieeju, ko mikrobioloģijā ieviesa L. Pastērs. Viens no pirmajiem L. Pastēra atklājumu nozīmi novērtēja angļu ķirurgs Dž. Listers (*J. Lister,* 1827—1912). Viņš saprata, ka baktēriju iekļūšana brūcēs nezināšanas vai aseptikas elemen-

---

* Par pašrašanās problēmu sk. 151. lpp.

tāro noteikumu neievērošanas dēļ ir iemesls augstajam mirstības procentam pēc operācijām. Dž. Listers pirmo reizi medicīnas praksē ieviesa metodes, kas pasargā brūces no inficēšanās: visu ķirurģisko instrumentu apstrādi ar karbolskābi un tās izsmidzināšanu operāciju zālē operācijas laikā. Tādā veidā viņam izdevās ievērojami samazināt letalitāti pēc operācijām.

Līdzās L. Pastēram viens no medicīnas mikrobioloģijas pamatlicējiem ir vācu mikrobiologs R. Kohs (*R. Koch*, 1843—1910), kas nodarbojās ar infekcijas slimību ierosinātāju pētīšanu. Strādādams par lauku ārstu, R. Kohs sāka pētīt Sibīrijas mēri un 1877. g. publicēja darbu par tā ierosinātāju *Bac. anthracis*. Pēc tam viņa uzmanību piesaistīja cita smaga un tajā laikā plaši izplatīta slimība — tuberkuloze. 1882. g. R. Kohs ziņoja par tuberkulozes ierosinātāja atklāšanu, un viņam par godu šo ierosinātāju nosauca par Koha nūjiņu. R. Koham 1905. g. par tuberkulozes pētījumiem tika piešķirta Nobela prēmija. 1883. g. R. Kohs atklāja holeras ierosinātāju.

R. Kohs lielu uzmanību pievērsa mikrobioloģisko metožu izstrādāšanai. Viņš konstruēja apgaismotāju, ieteica baktēriju mikrofotografēšanu, izstrādāja metodes baktēriju krāsošanai ar anilīnkrāsvielām un ieteica mikroorganismu kultivēšanu uz blīvām barotnēm, kurām pievienots želatīns. Baktēriju tīrkultūru ieguve atklāja jaunas iespējas to īpašību dziļākai izpētei. Tas bija stimuls mikrobioloģijas straujai tālākai attīstībai. Tika iegūtas holeras, tuberkulozes, difterijas, mēra, ļauno ienāšu, krupozās pneimonijas ierosinātāju tīrkultūras.

R. Kohs eksperimentāli pamatoja F. Henles tēzes par infekcijas slimībām, kas zinātnē pazīstamas kā Henles—Koha triāde: 1) mikroorganismus, iespējamos slimības izraisītājus, regulāri jākonstatē saslimušajā organismā; 2) jāiegūst to tīrkultūra; 3) tīrkultūras ievadīšanai veselā organismā jāizraisa tā pati saslimšana. Henles—Koha triāde guva plašu atsaucību medicīnas pasaulē un stimulēja infekcijas slimību pētījumus. (Vēlāk noskaidrojās, ka ne visi infekcijas slimību ierosinātāji atbilst šim tēzēm.)

Krievu mikrobioloģijas aizsācējs ir L. Cenkovskis (1822—1887). Viņa pētījumu objekti bija mikroskopiskie vienšūņi, aļģes un sēnes. L. Cenkovskis atklāja daudzus vienšūņus, pētīja to morfoloģiju un attīstības ciklus. Novērojumi ļāva viņam secināt, ka starp augu un dzīvnieku valsti nav krasas robežas. L. Cenkovskis interesējās par medicīnas mikrobioloģijas problēmām. Viņš nodibināja vienu no pirmajām Pastēra stacijām Krievijā un izstrādāja vakcīnu pret Sibīrijas mēri (tā sauktā Cenkovska dzīvā vakcīna).

Par medicīnas mikrobioloģijas pamatlicēju pelnīti uzskata arī I. Mečņikovu (1845—1916). I. Mečņikovs bija ļoti daudzpusīgs zinātnieks, bet galvenokārt viņa zinātniskās intereses saistīja saimnieka organisma un mikroorganisma—parazīta attiecību problēma. 1883. g. I. Mečņikovs radīja imunitātes fagocitāro teoriju. Jau sen bija zināms, ka cilvēks pēc infekcijas slimības pārslimošanas kļūst neuzņēmīgs pret atkārtotu inficēšanos. Šīs parādības

būtība tomēr palika neizprotama arī pēc tam, kad bija izstrādātas un tika plaši pielietotas aizsargpotes pret vairākām infekcijas slimībām (bakām, vistu holeru, Sibīrijas mēri, trakumsērgu). I. Mečņikovs pierādīja, ka organisma aizsardzība pret patogēnajiem mikroorganismiem ir sarežģīta bioloģiska reakcija, kuras pamatā ir balto asinsķermenīšu (fagocītu) spējas aprīt un sagremot organismā nokļuvušos svešķermeņus. I. Mečņikova ieguldījumu zinātnē novērtēja viņa laikabiedri — 1909. g. par fagocitozes pētījumiem I. Mečņikovam piešķīra Nobela prēmiju.

Vispārīgās mikrobioloģijas attīstībā lielu ieguldījumu devuši krievu mikrobiologs S. Vinogradskis (1856—1953) un holandiešu mikrobiologs M. Beijerinks (*M. Beijerinck,* 1851—1931). Viņi daudz un auglīgi strādāja dažādās mikrobioloģijas nozarēs.

Apguvis L. Pastēra idejas par dzīves formu daudzveidību mikropasaulē, S. Vinogradskis mikroorganismu pētīšanā ieviesa mikroekoloģisko principu.

Lai laboratorijas apstākļos izolētu baktēriju grupas ar noteiktām īpašībām, S. Vinogradskis ieteica radīt specifiskus (elektīvus) apstākļus, kuros attiecīgās grupas organismu attīstībai ir priekšrocības. Paskaidrosim to ar piemēru. S. Vinogradskis paredzēja tādu mikroorganismu sugu esamību, kuras spēj izmantot molekulāro slāpekli, kas kā slāpekļa avots inerts visiem augiem un dzīvniekiem. Lai tādus mikroorganismus izolētu, barotnei tika pievienoti oglekļa, fosfora savienojumi un citi minerālsāļi, bet netika pievienoti slāpekļa savienojumi. Šādos apstākļos nevarēja attīstīties mikroorganismi, kam slāpeklis nepieciešams organisku vai neorganisku savienojumu veidā, bet varēja augt tādas mikroorganismu sugas, kas spēj fiksēt atmosfēras slāpekli. Šādā veidā S. Vinogradskis 1893. g. izolēja no augsnes anaerobu slāpekļa fiksētāju, ko par godu L. Pastēram nosauca par *Clostridium pasteurianum.*

Izmantojot smalkus metodiskus paņēmienus, kuru pamatā bija mikroekoloģiskais princips, S. Vinogradskis izolēja no augsnes mikroorganismus, kas pārstāvēja pilnīgi jaunu dzīvības tipu, un šo jauno dzīvības tipu nosauca par hemolitoautotrofo. Visu šūnas vielu sintēzei hemolitoautotrofi kā vienīgo oglekļa avotu izmanto ogļskābi, bet enerģiju iegūst, oksidējot neorganiskos sēra, slāpekļa, dzelzs, antimona savienojumus un molekulāro ūdeņradi.

Mikroekoloģisko principu dažādu mikroorganismu grupu izolēšanai sekmīgi pielietoja M. Beijerinks. Astoņus gadus pēc tam, kad S. Vinogradskis bija atklājis anaerobo slāpekļa fiksētāju, M. Beijerinks augsnē konstatēja vēl vienu baktēriju sugu, kas aug un fiksē slāpekli aerobos apstākļos — *Azotobacter chroococcum.*

M. Beijerinkam bija neparasti plašs interešu loks. Viņš ir sarakstījis darbus par gumiņbaktēriju fizioloģiju, denitrifikācijas un sulfātredukcijas procesiem, kā arī par dažādu mikroorganismu grupu fermentiem.

S. Vinogradskis un M. Beijerinks lika pamatus mikrobioloģijas ekoloģiskajam virzienam, kas saistīts ar jautājumu par mikroor-

ganismu lomu dabiskos apstākļos un piedalīšanos vielu apritē dabā.

19. gs. 70.—80. gados strauji sāka uzkrāties ziņojumi par mikroorganismu aktīvu darbību vielu pārvērtību procesos dabā. 1877. g. franču ķīmiķi T. Šlēzings (*T. Schloesing*, 1824—1919) un A. Mincs (*A. Müntz*, 1848—1917) pierādīja nitrifikācijas procesa mikrobioloģisko dabu. 1882. g. P. Dēereins (*P. Deherein*, 1830—1902) atklāja denitrifikācijas procesa izcelsmi, bet divus gadus vēlāk — augu atlieku anaerobās noārdīšanās mikrobioloģisko dabu. M. Voroņins (1838—1903) 1867. g. aprakstīja gumiņbaktērijas, bet apmēram divdesmit gadus vēlāk H. Helrīgels (*H. Hellriegel*, 1831—1895) un H. Vilfarts (*H. Willfarth*, 1853—1904) pierādīja šo gumiņbaktēriju spējas fiksēt slāpekli. A. Kostičevs (1845—1895) radīja augsnes veidošanās procesu mikrobioloģisko teoriju.

19. gs. beigas iezīmējās vēl ar vienu svarīgu atklājumu mikrobioloģijas laukā. 1892. g. D. Ivanovskis (1864—1920) atklāja tabakas mozaīkas vīrusu — jaunas mikroskopiskas būtņu grupas pārstāvi. 1898. g. neatkarīgi no D. Ivanovska tabakas mozaīkas vīrusu aprakstīja M. Beijerinks (285. lpp.).

Kā jau iepriekš minēts, 19. gs. otrajai pusei raksturīgi ievērojami atklājumi mikrobioloģijā. Aprakstošo morfoloģiski sistemātisko pieeju mikroorganismu pētīšanai, kas valdīja 19. gs. pirmajā pusē, nomainīja mikroorganismu fizioloģijas pētīšana, kura pamatojās uz precīziem eksperimentiem. Jaunā mikrobioloģijas posma attīstība saistīta ar L. Pastēra darbiem. 19. gs. beigās iezīmējās mikrobioloģijas diferenciācija vairākos virzienos: vispārīgā mikrobioloģija, medicīniskā mikrobioloģija un augsnes mikrobioloģija.

Mikrobioloģijas attīstība 20. gs.

XIX gs. otrajā pusē tika atklāta mikropasaules dzīvības tipu ārkārtīgā daudzveidība. Galvenie nopelni te L. Pastēram, S. Vinogradskim un M. Beijerinkam. Vēlākais pētnieku uzdevums bija šāds: izskaidrot šo daudzveidību, noteikt tās robežas, izpētīt, uz ko tā pamatojas. Par šādas problēmas izvirzīšanu jāpateicas diviem mūsu laiku ievērojamiem mikrobiologiem — A. Kluiveram (*A. Kluyver*, 1888—1956) un K. van Nīlam (*C. van Niel*).

A. Kluivers ir holandiešu zinātnieks, M. Beijerinka skolnieks. Pēc izglītības bioķīmiķis, viņš, kā tas bieži gadās, interesējās un nodarbojās ar mikrobioloģiju. Aizsākot darbu, A. Kluivera uzmanību vispirms piesaistīja mikropasaules dzīvības tipu daudzveidība un kopīgais, kas vērojams šajā daudzveidībā. Tā kā A. Kluivers bija bioķīmiķis, viņš un viņa skolnieki (viens no tiem bija K. van Nīls) veica salīdzinošus bioķīmiskus pētījumus samērā tālu stāvošās mikroorganismu grupās. Tika izpētītas daudzas dažādu mikroorganismu formas un ap mūsu gs. 50. gadu vidu formulēta

teorija, ko mēs tagad saucam par dzīvības bioķīmiskās vienotības teoriju.

1954. g. A. Kluivers un K. van Nīls nolasīja lekciju ciklu, bet vēlāk, izmantojot šīs lekcijas, sarakstīja grāmatu «Mikrobu ieguldījums bioloģijā». Analizējot tajā laikā uzkrāto eksperimentālo materiālu, A. Kluivers un K. van Nīls pierādīja, ka mikroorganismu metabolisma procesu pārsteidzošās daudzveidības pamatā ir ne mazāk pārsteidzoša bioķīmisko procesu vienveidība, t. i., «pilnīgi neatkarīgi no pētāmo organismu veida visus bioķīmiskos procesus var reducēt nedaudzās elementāru reakciju ķēdēs».

Mikroorganismu pasaulē ir liela fizioloģiskā daudzveidība un dažādi dzīvības tipi. Kur tieši meklējama dzīvības bioķīmiskā vienotība? Kopīgais balstās uz triju procesu grupu vienotību: informācijas nodošanas mehānismu vienotību, enerģētisko un konstruktīvo procesu vienotību. A. Kluivers pierādīja divas pēdējās tēzes. Kas attiecas uz pirmo, tad A. Kluivers ar šīs problēmas pētīšanu nenodarbojās. Informācijas nodošanas sistēmas vienotība tika pierādīta vēlāk. Patlaban nav zināmi izņēmumi, kas liktu šaubīties par dzīvības bioķīmiskās vienotības teoriju.

20. gs. sākumā turpinās tālākā mikrobioloģijas diferenciācija. No tās atdalās jaunas zinātniskās disciplīnas (vīrusoloģija un mikoloģija) ar saviem pētījumu objektiem, izdalās virzieni ar dažādiem pētniecības uzdevumiem (vispārīgā, tehniskā, lauksaimniecības, medicīnas mikrobioloģija, mikroorganismu ģenētika). Sniegt īsu apskatu par mikrobioloģijas sasniegumiem 20. gs. mums likās pārāk sarežģīti, tādēļ nolēmām to nedarīt. Patiesībā viss turpmākais materiāla izklāsts (arī pietiekami īss un neaptver visus mūsdienu mikrobioloģijas virzienus) ir mēģinājums raksturot mūsdienu sasniegumus mikrobioloģijas dažādās nozarēs. Atsevišķu pētnieku ieguldījumu konkrētu mikrobioloģijas problēmu risinājumā centāmies sniegt reizē ar materiāla izklāstu.

Līdz ar to mēs īsumā esam pastāstījuši par mikrobioloģijas vēsturi, īpaši izceļot to zinātnieku lomu, kuriem bija nozīme ne tikai atsevišķos mikrobioloģijas, bet arī bioloģijas attīstības posmos: A. van Lēvenhuks atklāja mikropasauli, L. Pastērs noskaidroja mikroorganismu nozīmi dabā, S. Vinogradskis un M. Beijerinks parādīja dzīvības formu daudzveidību mikropasaulē, A. Kluivers un K. van Nīls pierādīja dzīvības bioķīmisko vienotību.

2. NODAĻA

MIKROORGANISMU VIETA DZĪVO ORGANISMU SISTĒMĀ

Jau sākot ar Aristoteli (384.—322. g. p. m. ē.), kas pirmais mēģināja sistematizēt par dzīvajiem organismiem uzkrātās ziņas, bīologi dzīvo pasauli ir iedalījuši augu valstī un dzīvnieku valstī. Mikroskopisko dzīvo būtņu atklājējs A. van Lēvenhuks bija pārliecināts, ka tās ir mazi dzīvi zvēriņi *(viva animalkula)*. No tā laika līdz pat 19. gs. visi atklātie mikroorganismi tika uzskatīti par dzīvnieku valsts sīkākajām būtnēm.

Tā kā vēl nebija aprakstītas pazīmes mikropasaules būtņu sistematizācijai, 18. gs. izcilākais augu un dzīvnieku sistemātiķis K. Linnejs (*K. Linne,* 1707—1778) grāmatā «Dabas sistēma» (1758) visas mikropasaules būtnes apvienoja haosa grupā. 1767. gadā Linnejs no haosa grupas izdalīja piecas dzimtas, vismazākos mikroorganismus ietilpinot *Infusorium* dzimtā.

Nedaudz vēlāk mikroorganismus (infuzorijas) mēģināja sistematizēt dāņu zoologs O. Millers (*O. F. Müller,* 1730—1784). Viņš pirmais šim nolūkam izmantoja K. Linneja binārās nomenklatūras principu. O. Millera sistēmā jau bija ne mazāk par 15 baktēriju sugām, kas pieskaitītas divām ģintīm — *Monas* un *Vibrio.*

Mikroorganismu klasifikāciju mēģināja uzlabot H. Ērenbergs 1839. g. (*Ch. G. Ehrenberg,* 1795—1876). Visas par infuzorijām nosauktās mikroskopiskās būtnes viņš iedalīja 22 dzimtās, no kurām trijās bija bakteriālās formas. H. Ērenbergs pirmais nosauca nūjiņveida formas par *Bacterium,* bet spirālveida — par *Spirillum* un *Spirochaeta.* Visus mikroorganismus H. Ērenbergs uzskatīja par sīkiem dzīvnieciņiem un centās viņu uzbūvē saskatīt līdzību ar augstākajiem dzīvniekiem.

1849. gadā vācu botāniķis K. Nēgeli (*K. W. Nägeli,* 1817—1891) mikroorganismus iedalīja divās grupās. Pirmajā grupā viņš ietvēra pigmentētos mikroorganismus, kurus pieskaitīja aļģu klasei, t. i., augu valstij. Otro grupu — nepigmentētos mikroorganismus — viņš pievienoja sēņu klasei. Visas bezkrāsainās baktērijas (*Bacterium, Vibrio, Spirillum* un *Sarcina*) un raugus K. Negeli apvienoja vienā grupā un ieteica nosaukt tās par *Schyzomycetae* — skaldsēnītēm, t. i., sēnēm, kas dalās.

Kaut arī pamazām uzkrājās ziņas par mikroorganismiem, tomēr jautājums par viņu vietu dzīvo būtņu sistēmā vēl arvien bija neskaidrs.

Itāļu botāniķis M. Perti (*M. Perti*, 1804—1884) 1851. gadā izteica domu, ka baktērijas jāuzskata par pārejas formu starp augiem un dzīvniekiem un šai grupai ieteica nosaukumu *Phytozoida* (augi—dzīvnieki). Vācu botāniķis F. Kons (*F. Cohn*, 1828—1898) pēc rūpīgiem pētījumiem nonāca pie secinājuma, ka mikroorganismiem ir augu daba. 1870.—1876. gados F. Kons pārskatīja esošo baktēriju klasifikāciju un izstrādāja savu baktēriju sistēmu, kurā *Bacteria* dzimta iedalīta 4 apakšdzimtās: *Sphaerobacteria, Microbacteria, Desmobacteria* un *Spirobacteria*. Baktēriju klasifikācijā F. Kons izmantoja morfoloģiskās, funkcionālās un ekoloģiskās pazīmes.

Beidzot, 19. gs. otrajā pusē, vācu biologs E. Hekels (*E. Haeckel*, 1834—1919) nonāca pie slēdziena, ka mikroorganismi būtiski atšķiras gan no augu valsts, gan no dzīvnieku valsts un tos nevar pieskaitīt ne pie vienas no tām. E. Hekels ieteica visus mikroorganismus, kuriem nediferencējas orgāni un audi, apvienot atsevišķā — *Protista** (pirmdzīvnieku) valstī, ietverot tajā organismus, kas daudzējādā ziņā ieņem starpstāvokli starp augiem un dzīvniekiem. Terminu *Protista* vēl tagad izmanto mikrobiologu pētījumu objektu apzīmēšanai.

Mūsdienās nav vienota uzskata par kopīgu dzīvās pasaules sistēmu. Nevajadzētu censties visus eksistējošos organismus stingri shematizēt, jo jebkura mākslīga norobežošana nesader ar dabiskajām saitēm, kuras saista organismus. Saskaņā ar šo tendenci dzīvā pasaule tiek dalīta pēc iespējas mazāk, un par lietderīgu uzskata tikai valstu — *Plantae* (augi) un *Animalia* (dzīvnieki) atzīšanu. Šis uzskats akcentē l ī d z ī b u starp dažādiem organismu tipiem un norāda, ka evolūcijas procesā iespējama pāreja no vienas organismu grupas otrā organismu grupā.

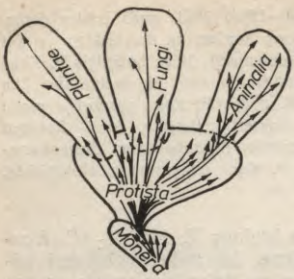
Saskaņā ar pretējo uzskatu dzīvības tipu d a u d z v e i d ī b u vislabāk atspoguļo visu dzīvo būtņu iedalījums lielos taksonos (valstīs).

Pēc pirmā uzskata visi mikroorganismi ir primitīvi augi vai dzīvnieki un atbilstoši pieder *Plantae* vai *Animalia* valstij. Pēc otrā uzskata mikroorganismiem ir unikāls stāvoklis dzīvo būtņu hierarhijā; pirmais to atzīmēja E. Hekelis. Tālākā Hekeļa «pirmdzīvnieku» izpēte noskaidroja šīs grupas neviendabību.

Sākot ar 19. gs. beigām, uzkrājās dati par *Protista* grupas mikroorganismu šūnu uzbūves atšķirībām. Grupu iedalīja augstākajos un zemākajos protistos. Pie augstākajiem protistiem pieskaitīja mikroskopiskos dzīvniekus (vienšūņus), mikroskopiskās aļģes (atskaitot zilaļģes) un mikroskopiskās sēnes (pelējumi, raugi); pie zemākajiem protistiem — visas baktērijas un zilaļģes, kuras pēdējā laikā biežāk sauc par ciānbaktērijām. Iedalījuma augstākajos un zemākajos protistos pamatā ir šūnu organizācijas tipi — eikariotais un prokariotais.** Augstākajiem protistiem ir

* Gr. *protos* — pats vienkāršākais.

** Šos jēdzienus ieteica protozoologs E. Šatons.



2. att. Dzīvās pasaules piecu valstu shēma: prokarioti (*Monera* valsts); vienšūnas eikarioti (*Protista* valsts); daudzšūnu eikarioti (*Plantae, Fungi, Animalia* valstis) (pēc *Whittaker,* 1969)

eikariota šūnu uzbūve (eikarioti), bet zemākajiem — prokariota uzbūve (prokarioti).

Attīstoties šūnu ultrastruktūras pētījumu metodēm, it īpaši elektronmikroskopijai, atklājās liela atšķirība starp eikariotu un prokariotu šūnu uzbūvi. R. Stanijera un K. van Nīla (*R. Stanier, C. van Niel*) darbi 60. gados pierādīja, ka šūnu organizācijas tips ir būtiska pazīme, pēc kuras visas dzīvās būtnes var iedalīt divās grupās.

Paskaidrosim, kāda ir atšķirība starp prokariotiem un eikariotiem. Šūna ir citoplazma, ko aptver šūnas membrāna. Katrai šūnai obligāti ķīmiskie komponenti ir divu veidu nukleīnskābes (DNS un RNS), olbaltumvielas, lipīdi un ogļhidrāti. Obligāti šūnas struktūrelementi ir citoplazma un citoplazmatiskā membrāna. Minētās sastāvdaļas ir bez izņēmuma visās šūnās. Šūnu struktūru smalkās organizācijas pētījumi pierādīja, ka ir būtiska atšķirība starp baktēriju un ciānbaktēriju šūnu uzbūvi, no vienas puses, un pārējo makroorganismu un mikroorganismu uzbūvi, no otras puses.

Prokariotu šūnā ir viena iekšēja telpa, kuru aptver citoplazmatiskā membrāna. Šādas šūnas citoplazmā ir organellas, kuras nav norobežotas no citoplazmas ar membrānu, un tādēļ neveidojas noslēgti sekundāri nodalījumi. Organellas var būt membrānu veidojumi, bet šīs membrānas nav noslēgtas. Prokariotu šūnā nav noformēta kodola un membrāna neatdala DNS no citoplazmas. Atšķirībā no prokariotiem eikariotu šūnās ir sekundāri nodalījumi. Kodolu aptver membrāna. Tā veido sekundāru nodalījumu, kurā koncentrēta kodola DNS. Arī hloroplasti ir sekundāri nodalījumi, kuros ir pigmenti utt. Tādējādi galvenā atšķirība starp abu tipu šūnām ir sekundārie norobežojumi eikariotu šūnās. Dažas prokariotu un eikariotu šūnu organizācijas atšķirības sniegtas 1. tabulā.

Tā kā pastāv principiāla atšķirība starp prokariotu un eikariotu šūnu organizāciju, tika ieteikts visus prokariotus ietvert atsevišķā valstī. R. Merejs (*R. Murray,* 1968) ieteica atkarībā no šūnu organizācijas tipa visus šūnu organismus iedalīt divās valstīs: *Procaryotae* valstī visus organismus ar prokarioto uzbūvi un *Eucaryotae* valstī visus augstākos protistus, augus un dzīvniekus.*

---

* Šis uzskats atspoguļots arī «Berdžija noteicēja» 8. izdevumā (Bergey's Manual ..., 1974).

1. tabula

Prokarioto un eikarioto šūnu organizācijas salīdzinājums
(Никитин, 1974)

Pazīme	Prokariotu šūna	Eikariotu šūna
Kodols un kodola DNS organizācija	Nukleoīds. DNS nav atdalīta no citoplazmas ar membrānu un nav saistīta ar bāziskām olbaltumvielām (histoniem). Mitozes nav	Kodols. DNS no citoplazmas atdala membrāna, un tā saistīta ar histoniem. Mitoze
Hromosomu komplekts, sastāvs, skaits	Viena cirkulāra hromosoma, kas sastāv no DNS. Haploīds komplekts	Vairāk nekā viena hromosoma, sastāv no DNS un olbaltumvielām. Haploīds vai diploīds komplekts
Citoplazmas DNS	Plazmīdas un episomas (nav apkārt membrānas)	Mitohondriji, hloroplasti, centriolas, kinetosomas (bazālie ķermeņi), Goldži aparāts
Citoplazmas organellas, kuras aptver membrāna (sekundāri norobežojumi)	Nav	Ir
Membrānas sastāvs	Sterolus nesatur	Satur sterolus
Elpošanas sistēma	Daļa membrānu vai mezosomas. Mitohondriju nav	Membrānu organellas — mitohondriji
Ribosomas	70—S tipa	80—S tipa
Citoplazmas kustība	Nav	Novēro bieži
Šūnapvalks	Šūnapvalka (ja tas ir) sastāvā ir peptīdglikāni	Šūnapvalka (ja tas ir) sastāvā nav peptīdglikānu
Viciņas	Sastāv no vienas vai nedaudz fibrillām	Katra viciņa sastāv no 20 fibrillām, kuras novietotas grupās. Katrā grupā 2×9+2 fibrillas

R. Vitekers (*R. Whittaker,* 1969) ieteica shēmu, pēc kuras visi dzīvie organismi, kam ir šūnu struktūra, iedalīti 5 valstīs (2. att.). Šāda dzīvās pasaules klasifikācijas sistēma atspoguļo šūnu organizācijas trīs pamatlīmeņus: *Monera** aptver prokariotiskos organismus, kas atrodas pašā primitīvākajā šūnu organizācijas līmenī,

* Jēdzieniem zemākie protisti, *Monera* un *Procaryotae* būtībā ir viena un tā pati nozīme — tie ir prokariotie mikroorganismi.

Protista — mikroskopiskas, pa lielākai daļai vienšūnas nediferencētas dzīvas būtnes, kuras evolūcijas procesā kvalitatīva lēciena rezultātā izveidojās par eikariotām šūnām; daudzšūnu eikarioti ir trijās valstīs — *Plantae, Fungi, Animalia.*

Pēdējām trim taksonomiskajām grupām ir dažādi barošanās veidi. Augiem *(Plantae)* raksturīgs fototrofais barošanās tips, kam pamatā ir fotosintēze, sēnēm *(Fungi)* galvenokārt raksturīgs osmotrofais barošanās tips, t. i., barošanās ar izšķīdušām organiskām vielām, bet dzīvniekiem *(Animalia)* ir holozoiskā barošanās, jo tie apēd un sagremo cietu barību. Augiem un sēnēm raksturīgie barošanās tipi evolūcijas procesā izveidojušies *Monera* līmenī un tālāk attīstījās *Protista* līmenī. Holozoiskais barošanās tips izveidojās *Protista* līmenī.

Neņemoties spriest par to, vai ir lietderīgi dzīvo pasauli iedalīt piecās vai sešās valstīs*, noteikti var apgalvot, ka prokarioto mikroorganismu apvienošana atsevišķā *Procaryotae* valstī ir pamatota, jo ir principiālas atšķirības starp prokarioto un eikarioto šūnu struktūras organizāciju.

---

* Arī dzīvības bezšūnu formas (vīrusus) iesaka apvienot atsevišķā valstī *(Vira)*.

3. NODAĻA

MIKROORGANISMU LIELUMS

Mikroorganismu pasaules pētīšana nav iespējama bez atbilstošām optiskajām ierīcēm — mikroskopiem.

Pirmie mikroskopi parādījās 17. gs., un tie sastāvēja no divām abpusēji izliektām lēcām (objektīva un okulāra). Mikroskopi tolaik bija tik nepilnīgi, ka neizturēja A. van Lēvenhuka lupu konkurenci. Bet, ja A. van Lēvenhuks bija izsmēlis lupu optiskās iespējas, tad mikroskopu optiskās iespējas vēl nebija pat apjaustas.

Jau pirmie mikroskopu konstruktori sadūrās ar divu veidu galvenajiem traucējumiem: sfērisko un hromatisko aberāciju. Izrādījās, ka gaismas stari, ejot caur lēcu, tās centrā lūst citādi nekā lēcas malās, un tāpēc punkta attēls izskatās kā aplītis ar neskaidrām malām (sfēriskā aberācija). Bez tam lēca nevienādi lauž gaismu, kurai ir dažāds viļņu garums, un attēls iegūst varavīksnes oreolu (hromatiskā aberācija). Lai novērstu aberāciju, izcilais matemātiķis un fiziķis L. Eilers 18. gs. 50.—70. gados izstrādāja vairākas teorētiskas atziņas un metodes. Tomēr ilgu laiku viņa darbiem šajā nozarē nebija praktiskas nozīmes. 1827. g. itāliešu zinātnieks Dž. Amiči (*G. Amici*, 1786—1863) uzbūvēja mikroskopu, kurā bija ievērojami samazināta sfēriskā aberācija. Aberācijas novēršanai viņš sāka lietot imersiju.

Mūsdienu mikroskopa teoriju 19. gs. beigās izstrādāja vācu fiziķis un matemātiķis E. Abe (*E. Abbe*, 1840—1905). Pamatojoties uz šo teoriju, tika uzbūvētas pirmās ierīces — apohromāti. Šajos mikroskopos sfēriskā un hromatiskā aberācija parādījās tikai pašos lielākajos palielinājumos.

Mikroskopa optiskās iespējas raksturo tā izšķiršanas spējas, t, i., minimālais saredzamais attālums starp diviem tuvākajiem objekta punktiem, kas vēl nesaplūst kopā. Mikroskopa izšķiršanas spējas atkarīgas no krītošās gaismas viļņu garuma un teorētiski ir puse no krītošās gaismas viļņu garuma, tādēļ gaismas mikroskopam teorētiskā robeža ir 0,2 μm*. Tūlīt jāatzīmē, ka moder-

---

* 1 milimetrs (mm) = 1000 mikrometru (μm).

1 μm = 1 mikrons (μ) = 1000 nanometru (nm) = 1000 milimikronu (mμ).

1 nm = 10 angstrēmu (Å).

Tā kā visvairāk mūsu dienās lieto apzīmējumus mikrometri (μm) un nanometri (nm), tos lietosim arī mēs.

najos gaismas mikroskopos šī robeža praktiski ir aizsniegta un gaismas mikroskopa iespējas būtībā ir izsmeltas.

Viens no gaismas mikroskopa variantiem ir ultravioletais mikroskops, kurā gaismas avots ir ultravioletie stari. Ultravioletā gaisma ar viļņu garumu ap 0,2μm ļauj paaugstināt mikroskopa izšķiršanas spējas līdz 1 μm.

Interesants gaismas mikroskopa pārveidojums ir kontrastfāžu mikroskops, kuru 1938. g. izgudroja holandiešu fiziķis F. Cernike (*F. Zernike,* 1888—1966). Kontrastfāžu mikroskops neizmainīja mikroskopa izšķiršanas spējas, toties paaugstināja apskatāmo objektu kontrastainību. Rezultātā šajā mikroskopā varēja novērot dzīvus mikroorganismus. Ar speciālu ierīci var acij neredzamās staru fāzu izmaiņas, kas rodas, ejot caur objektu, padarīt par acij redzamām gaismas staru amplitūdas izmaiņām.

Tajā pašā laikā Berlīnes Augstākās tehniskās skolas līdzstrādnieki M. Knolls un R. Ruska *(N. Knoll, E. Ruska)* konstruēja pirmo elektronmikroskopu, kurā attēls veidojās pēc cita principa. Ja gaismas mikroskopā attēls rodas, dažādām objekta daļām nevienādi absorbējot gaismu, tad elektronmikroskopā, — galvenokārt nevienādi izkliedējot uz objektu virzītas plūsmas elektronus. Objekta dažādu rajonu elektroncaurlaidība ir atšķirīga. Rezultātā tie objekta rajoni, kas stipri izkliedē un absorbē elektronus, uz ekrāna izskatīsies tumši, bet tie, kas elektronus izkliedē vāji, — gaiši.

Moderns elektronmikroskops ir tehniski sarežģīta iekārta. Mūsu uzdevums nav sniegt apskatu par tā uzbūves detaļām un darba paņēmieniem ar to. Tā kā elektronmikroskopā attēlu veido elektronu plūsma, kuras viļņu garums var sasniegt 0,05 Å, izšķiršanas spējas elektronmikroskopam teorētiski var būt līdz 0,025 Å. Tomēr praktiski izšķiršanas spējas labākajiem mūsdienu elektronmikroskopiem ir 1,5—3 Å robežās. Šo robežu pārsniegt pagaidām traucē aberācija.

Tā ar jaunākajām optiskajām ierīcēm cilvēka acs izšķiršanas spējas izdevies palielināt 250—500 tūkstošus reižu! Optiskās tehnikas pilnveidošana pavērusi iespēju dziļāk izpētīt mikropasauli. Elektronmikroskopā var saskatīt tikai dažu desmitu angstrēmu lielu objektu struktūru.

Kā jau norāda pats apzīmējums, mikroorganismi ir ļoti mazi objekti. Neapbruņotas acs redzamības robeža ir 70—80 μm, un pie mikroorganismiem var pieskaitīt visus tos objektus, kas ir zem šīs robežas. Mikroorganismu pasaule — tā galvenokārt ir vienšūnas formu pasaule. Mikroorganismu izmēru diapazons ir liels (2. tab.). Paši lielākie mikropasaules pārstāvji ietilpst neapbruņotas acs redzamības robežās — ap 100 μm (piemēram, dažas kramaļģes, augstākie protisti). Nedaudz mazākas ir vienšūnas zilaļģes un rauga šūnas. Vairums baktēriju ir vēl mazākas.

Baktēriju vidējais lineārais lielums ir 0,5—3 μm, bet tām ir arī savi «milži» un «pundurīši». Piemēram, pavediena sērbaktērijas *Beggiatoa gigantea* garums sasniedz 55 μm; par vienu no lielākajām baktērijām uzskata *Bacillus megaterium*, tās garums ir 5—10 μm, bet diametrs — aptuveni 1 μm. Spirohetas šūnas garums var sasniegt 500 μm.

Pašas sīkākās no zināmajām baktērijām pieder pie mikoplazmu grupas. Aprakstītas mikoplazmas ar šūnu diametru 0,12—0,15 μm.

2. tabula

Dažādu objektu izmēri

(no Н. В. Кондратьева, 1975; Lehninger, 1974; Lechevalier, Prammer, 1971; Villee, Dethier, 1975; Stanier et al., 1971)

Objekts	Lineārais lielums piemērotās vienībās*
Dažas krama|ģes un augstākie protisti	0,1 mm
Viensūnas za|a|ģe *Chlorella vulgaris*	2—10 μm
Rauga *Saccharomyces cerevisiae* šūna	6—10 μm
Ciānbaktērijas	μm
Anacystis nidulans	0,8—1,0×2,0—6,0
Gloeocapsa alpicola	1—3
Anabaena cylindrica	2,4—4,5×3,3—8,3
Nostoc muscorum	2,4—6,9×2,7—8,7
Baktērijas	
Beggiatoa gigantea	5—13×30—55
Bacillus megaterium	5—10×1
Escherichia coli	0,6×3—2
Staphylococcus aureus	0,6—1
Bdellovibrio bacteriovorus	1×0,3
Mycoplasma mycoides	0,12—0,25
Rickettsia prowazeki	0,3—0,6×0,8—2,0
Spirochaeta plicatilis	0,5—0,7×100—500
Vīrusi	
tabakas mozaīkas	0,02×0,3
govju baku	0,26
gripas	0,1
fāgs T2	0,06×0,2
	nm
∅ X174	25
dzeltenā drudža	22
satelīts	18
Baktēriju šūnas citoplazmas membrānas biezums	10
E. coli ribosoma	18
Globulāras olbaltumvielas molekula	
maza	3,6
liela	13
Aminoskābes molekula	0,6—1,1
Ūdeņraža atoma diametrs	0,1
Attālums starp atomiem olbaltumvielu molekulā	0,1

* Sfēriskām vai tām tuvām formām dots viens lineārais lielums.

Tā kā visu savienojumu molekulām ir noteikti fiziski izmēri, var aprēķināt, ka šūnā ar 0,15 μm diametru var ietilpt 1200 olbaltumvielu molekulas un realizēties aptuveni 100 fermentatīvu reakciju. Tas ir minimums, kas nepieciešams šūnas struktūras uzturēšanai un šūnas metabolisma daļējai nodrošināšanai. Mikoplazmu grupas šūnu lielums sasniedzis teorētiskās robežas, kādas ir dzīvībai šūnu organizācijas līmenī. Sīkākās mikoplazmu šūnas pēc lieluma vienādas vai pat mazākas par vīrusiem — citu mikroskopisko organismu grupu.

Lielāko daļu baktēriju šūnu var redzēt gaismas mikroskopā, bet vīrusi ir ārpus gaismas mikroskopa izšķiršanas spēju robežām, jo vairums vīrusu ir tikai 16—200 nm lieli. Tikai pēc elektronmikroskopa izgudrošanas vīrusus pirmo reizi ieraudzīja un noskaidroja to struktūru. Pēc lieluma vīrusi atrodas vidū starp pašām sīkākajām baktēriju šūnām un pašām lielākajām organisko vielu molekulām. Līdzīgi ir vīrusa — satelīta (18 nm) un lielas globulāras olbaltumvielas molekulas (13 nm) izmēri. Ja agrāk nebija zināms, kas atrodas uz robežas starp biologiem zināmajiem organismiem un nedzīvajām vielām, tad tagad noskaidrots, ka tie ir vīrusi.

Visi vienās un tajās pašās vienībās, piemēram, angstrēmos, izteiktie dzīvo organismu izmēri ietilpst no 10^2 (sīkākie vīrusi) līdz 10^{11} (valzivs izmēri) diapazonā. Ja par mikropasaules un makropasaules robežu var pieņemt neapbruņotas acs redzamības galējo iespēju, t. i., ap 10^6 Å, tad mikropasaulei ir milzīgs lielumu diapazons.

Pārskatot mikropasaules pārstāvjus attiecīgos izmēru «stāvos», redzams, ka objektu lielums vienmēr saistīts ar to struktūras sarežģītību. Mikroorganismu mazie izmēri nosaka dažas to metabolisma īpatnības. Mikroorganismiem ir augsta virsmas attiecība pret tilpumu, kas rada labvēlīgus apstākļus aktīvai vielu apmaiņai starp mikroorganismiem un apkārtējo vidi. Un tiešām, pēc dažādiem rādītājiem mikroorganismu metaboliskā aktivitāte, rēķinot uz vienu biomasas vienību, ir ievērojami augstāka nekā lielākām šūnām. Un tāpēc šķiet likumsakarīgi, ka zemākās dzīvības formas varējušas izcelties un eksistē mūsu laikā, pateicoties mazajiem izmēriem. Mazie šūnu izmēri rada veselu virkni priekšrocību šo dzīvības formu dzīvotspējas paaugstināšanai.

II. Prokariotu valsts

4. NODAĻA

PROKARIOTU ŠŪNAS FORMA, UZBŪVE UN ĶĪMISKAIS SASTĀVS. PROKARIOTU VALSTS MORFOLOĢISKĀ DIFERENCĒŠANĀS

Baktēriju forma

Lielākajai daļai prokarioto mikroorganismu šūnu ir sfēras, cilindra vai spirāles forma. Šūnas var būt novietotas atsevišķi, bet var būt apvienotas pavedienos vai kolonijās (3. att., 1.—8.).

Sfēriskās formas mikroorganismi jeb koki var palikt kopā pēc dalīšanās. Ja dalīšanās notiek tikai vienā plaknē, veidojas šūnu pāri (diplokoki) vai ķēdītes (streptokoki). Ja dalīšanās notiek vienmērīgi trijos savstarpēji perpendikulāros virzienos un šūnas pēc dalīšanās paliek savstarpēji savienotas, veidojas pareizas formas «paciņas» (sarcīnas) vai sfēriskas kolonijas. Ja šūnas dažādās plaknēs dalās vienmērīgi, veidojas nepareizas formas šūnu sakopojumi.

Cilindra formas mikroorganismiem (nūjiņām) šūnas garuma un platuma attiecības var būt ļoti dažādas. Īsu nūjiņu garums tikai nedaudz pārsniedz platumu, tāpēc tās dažreiz grūti atšķirt no kokiem. Spirālos mikroorganismus var atšķirt pēc vītņu skaita: spirillām ir viena vai vairākas vītnes, bet vibrioni izskatās kā izliektas nūjiņas, un tos var uzskatīt par nepilnu spirāles vītni. Dažām baktērijām atkarībā no attīstības stadijas ir slēgta vai vaļēja gredzena forma (*Microcyclus* ģints baktērijas). Šādas šūnas ieteikts nosaukt par toroīdiem (3. att., 9.). Baktērijām, kas vairojas galvenokārt pumpurojoties, aprakstīta šūnu izaugumu (prostēku) veidošanās, kuru skaits var svārstīties no viena līdz astoņiem un vairāk (3. att., 10.). No dabas substrātiem ir izolētas tārpveida baktērijas — garas šūnas ar ļoti tieviem saliektiem galiem, kā arī tādas baktērijas, kas izskatās pēc pareizas formas sešstūrainas zvaigznes (3. att., 11., 12.). Dažu grupu prokariotiem raksturīga vāja (propionskābes baktērijas, mikobaktērijas) vai samērā labi izteikta (aktinomicētes) zarošanās. Aprakstīti morfoloģiski mainīgi (pleomorfi) mikroorganismi, piemēram, korinebaktērijas, kam atkarībā no apstākļiem ir nūjiņu, koku vai vāji zarota forma.

Prokariotu šūnas formu veido stingrs (rigids) šūnapvalks. Šūnas ārējā forma ir iedzimstoša pazīme. Par šīs pazīmes konserva-

3. att. Baktēriju formas:
1 — koks; 2 — diplokoks; 3 — sarcina; 4 — streptokoks; 5 — sfēriskas formas kolonija; 6 — nūjiņveida baktērijas; 7 — spirillas; 8 — vibrioni; 9 — toroidi; 10 — baktērijas ar izaugumiem (prostekām); 11 — tārpveida baktērijas; 12 — baktērijas ar pareizas sešstūrainas zvaigznes formu (pēc *Frobisher*, 1965; Никитин, 1974)

tīvismu sākumā tikai nojauta, bet vēlāk to pierādīja un izmantoja mikroorganismu pirmo klasifikāciju veidošanā. Tomēr ir arī izņēmumi. Vairākām baktērijām (spirohetām, mikobaktērijām, fleksibaktērijām) šūnapvalks ir pietiekami elastīgs, lai šūnu forma noteiktās robežās mainītos, piemēram, izliecoties. Un, beidzot, ir pazīstami arī tādi prokarioti mikroorganismi, kuriem vispār nav šūnapvalka. Šādi mikroorganismi ir mikoplazmas un L formas. Mikoplazmas eksistē dabā, un lielākā daļa mikoplazmu ir patogēnas cilvēkam un dzīvniekiem. L formas iegūtas eksperimentāli tādu ķīmisku savienojumu iedarbības rezultātā, kas noārda baktēriju šūn-

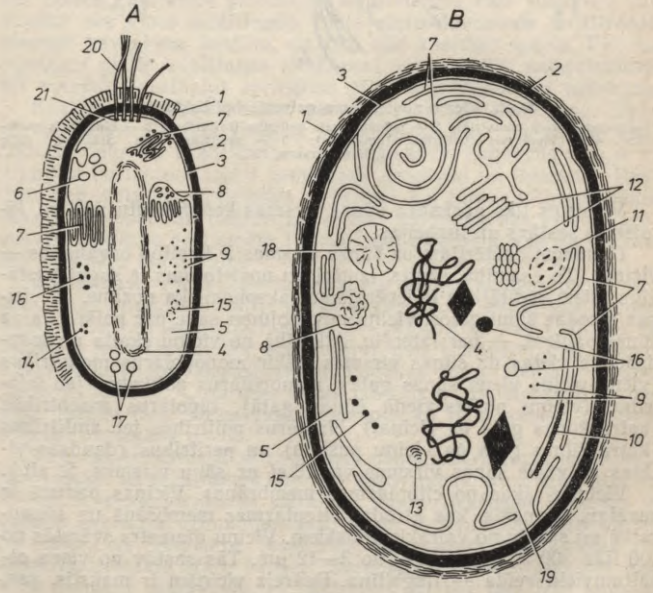
apvalku vai kavē šūnapvalka obligāto komponentu sintēzi. Šiem organismiem raksturīgs spilgti izteikts pleomorfisms.

Tādējādi, salīdzinot ar augstāko organismu morfoloģisko dažādību, prokariotu pasaulē morfoloģisko tipu nav daudz.

Prokariotu šūnas šūnapvalka uzbūve un ķīmiskais sastāvs

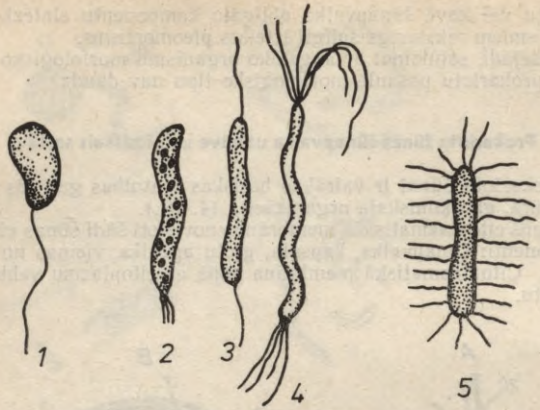
Prokariotu šūnai ir vairākas būtiskas īpatnības gan tās ultrastruktūrā, gan ķīmiskajā organizācijā (4. att.).

Ārpus citoplazmatiskās membrānas novietoti šādi šūnas virsmas komponenti: šūnapvalks, kapsula, gļotu apvalks, viciņas un bārkstiņas. Citoplazmatiskā membrāna kopā ar citoplazmu veido protoplastu.



4. att. Prokariotiskas šūnas shematisks attēls:

A — baktērijas šūna; B — ciānbaktērijas šūna: 1 — gļotu apvalks, kapsula; 2 — šūnapvalks; 3 — citoplazmatiskā membrāna; 4 — nukleoīds; 5 — citoplazma; 6 — hromatofori; 7 — tilakoīdi; 8 — mezosoma; 9 — ribosomas; 10 —fikobilisomas; 11 — vakuola; 12 — gāzu vakuolas; 13 — poli-β-oksisviestskābes granula; 14 — tauku pilieni; 15 — polisaharīdu granulas; 16 — polifosfāta granulas; 17 — sēra iesēlēgumi; 18 — ciānficīna granula; 19 — poliedrālais ķermenis; 20 — viciņa; 21 — bazālais ķermenis (pēc *Schlegel*, 1972; Громов, 1976)



5. att. Viciņu novietojuma galvenie tipi baktērijām:
1 — monopolārais monotrihs; 2 — monopolārais politrihs (lofotrihs); 3 — bipolārais monotrihs; 4 — bipolārais politrihs (amfitrihs); 5 — peritrihs (pēc *Schlegel,* 1972; Е. Н. Кондратьева, 1972)

Vispirms tiks apskatīta šūnas virsmas komponentu uzbūve, ķīmiskais sastāvs un funkcijas.

Daudzām baktērijām uz šūnas virsmas ir kustību organellas — **viciņas.** To esamība, skaits, izmēri un novietojums ir sugai pastāvīgs. Šiem rādītājiem ir ievērojama taksonomiska nozīme. Ja viciņas atrodas šūnu galos, viciņu novietojumu sauc par polāru, ja uz šūnas sāniem, — par laterālu. Atkarībā no viciņu skaita un lokalizācijas vietas uz šūnas virsmas izšķir monopolārus monotrihus (viena viciņa vienā šūnas galā), monopolārus politrihus jeb lofotrihus (viciņu pušķis vienā šūnas galā), bipolārus monotrihus (katrā šūnas galā pa viciņai), bipolārus politrihus jeb amfitrihus (katrā šūnas galā pa viciņu pušķim) un peritrihus (daudzas viciņas uz visas šūnas virsmas vai tikai uz sānu virsmas, 5. att.).

Viciņas sākas no citoplazmas membrānas. Viciņas pamatā ir bazālais ķermenis, kas atrodas citoplazmas membrānā un šūnapvalkā un sastāv no vairākiem diskiem. Viciņu diametrs svārstās no 100 līdz 300 Å, garums — no 3—12 μm. Tās sastāv no viena olbaltumvielu veida — flagellīna. Dažreiz viciņām ir makstis, kas, iespējams, ir no tāda paša materiāla kā šūnapvalks.

Baktēriju pārvietošanās notiek, pateicoties aktīvai viciņu rotācijas kustībai, pie tam peritrihiem un amfitrihiem visas viciņas darbojas saskaņoti. Viciņu kustības mehānisms līdz šim vēl nav līdz galam izprasts. Īpašu kustības veidu — slīdēšanu, t. i., pārvietošanos pa cietu vai pusmīkstu substrātu bez s a r e d z a m ā m

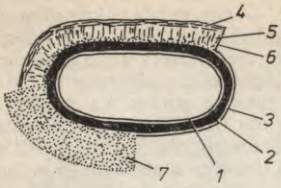
lokomotorām organellām — viciņām, — novēro dažādu mikroorganismu grupu mikroorganismiem (mikobaktērijām, fleksibaktērijām, spirohetām, ciānbaktērijām). Nav noskaidrots arī slīdēšanas mehānisms. Pēc vienas no pirmajām hipotēzēm slīdēšanas pamatā ir gļotu izdalīšanās no daudzām šūnapvalka porām, kā rezultātā šūna atgrūžas no substrāta pretēji gļotu izdalīšanās virzienam. Pēc citas pēdējā laikā izplatītas hipotēzes slīdošā kustība saistīta ar kustīgo bezviciņu šūnu šūnapvalka uzbūves īpatnībām. Šīm šūnām atklāts olbaltumvielu slānis, kas sastāv no noteiktā veidā sakārtotām mikrofibrillām. Pēc jaunākajiem uzskatiem mikrofibrillas ir analogas viciņām, tikai atrodas šūnapvalka iekšpusē. Mikrofibrillu rotācijas kustības rezultātā šūnas virspusē rodas «skrejošais vilnis», t. i., veidojas kustīgi mikroskopiski šūnapvalka izliekumi, tāpēc šūna atgrūžas no cieta vai viskoza substrāta. Līdz šim nav noskaidrots, kāpēc, pārvietojoties ar mikrofibrillām, vajadzīgas gļotas. Dažos gadījumos piemērotas konsistences vidē slīdēšanu var novērot bez gļotu izdalīšanās. Liela gļotu daudzuma izdalīšanās vienmēr kavē šūnu kustību, un tām zūd kustības spējas. Pēc šīs hipotēzes gļotu izdalīšanās slīdēšanai nav absolūti nepieciešama, bet noteiktos apstākļos atvieglina šūnu atgrūšanos no substrāta.

Kustīgās baktērijas aktīvi pārvietojas noteiktā virzienā. Šādu pārvietošanos noteiktā virzienā sauc par t a k s i. To nosaka šādi faktori: vielu vai skābekļa koncentrācija vidē, apgaismojums u. c. Atkarībā no faktora izšķir hemotaksi, aerotaksi un fototaksi. Kustīgās šūnas tiecas pārvietoties uz rajonu, kur tām ir visoptimālākie eksistences apstākļi. Baktērijām ir liels pārvietošanās ātrums, piemēram, baktērija ar viciņām 1 s var veikt attālumu, kas 20—50 reizes pārsniedz tās garumu.

Bārkstiņas. Pie baktēriju virsmas komponentiem pieder arī bārkstiņas (fimbrijas, pili), un to skaits vienai šūnai var būt no dažām līdz vairākiem tūkstošiem. Šīs organellas nav saistītas ar baktēriju kustību, un tās var novērot gan kustīgām, gan nekustīgām baktērijām. Bārkstiņas ir tievākas nekā viciņas, to diametrs ir 50—100 Å, garums — no 0,3 līdz 4 μm. Aprakstītas deviņu dažādu tipu bārkstiņas. Iespējams, ka tā ir salikta un funkcionāli nevienāda grupa.

Vislabāk izpētītas ir tā saucamās dzimumbārkstiņas jeb F pili, kas sastāv no olbaltumvielām. To subvienības, kuru diametrs ir 30—35 Å, veido vienkāršu spirāli ar kanālu iekšpusē. F piliem ir nozīme baktēriju dzimumprocesā, jo pa to kanāliem DNS pāriet no donora uz recipientu. Iespējams, ka, konjugācijas procesā tie stabilizē kontaktu starp šūnām. Skropstiņas nevar uzskatīt par šūnu obligātu sastāvdaļu, jo baktērijas arī bez tām labi aug un vairojas.

Kapsulas un gļotu apvalks. Baktēriju un ciānbaktēriju šūnapvalku bieži no ārpuses sedz gļotainas vielas. Atkarībā no gļotu biezuma un konsistences izšķir makrokapsulas un mikrokapsulas, kā arī gļotu apvalkus. Par kapsulu sauc gļotainu veidojumu, kas



6. att. Prokariotiskās šūnas virsmas struktūru shematisks attēls:

1 — citoplazmatiskā membrāna; 2 — šūnapvalks; 3 — mikrokapsula; 4 — makrokapsulas ārējais slānis; 5 — makrokapsulas vidējais slānis; 6 — makrokapsulas iekšējais slānis; 7 — gļotu apvalks (pēc *Rose*, 1971)

apņem šūnapvalku un kam ir skaidras kontūras. Ja kapsulas biezums ir mazāks par 0,2 μm, tā ir mikrokapsula, un to var ieraudzīt tikai elektronmikroskopā, bet, ja biezums lielāks par 0,2 μm, — makrokapsula, ko var redzēt parastajā gaismas mikroskopā. Lai saskatītu makrokapsulu, preparātu apskata tušas pilienā. Tuša kapsulās neiekļūst, un uz tumša fona labi redzamas šūnas, kam apkārt ir gaišas zonas. Šo paņēmienu sauc par negatīvo kontrastēšanu. Amorfās gļotas ap šūnu, kas viegli atdalās no šūnas virsmas, sauc par šūnas gļotu apvalku. Prokariotiem bez šiem trim veidojumiem novēro daudz pārejas formu.

Kapsula ar šūnapvalku var būt saistīta dažādi. Dažas baktērijas sintezē gļotvielas, kas viegli atdalās no šūnām. Un otrādi, kapsulas (it īpaši mikrokapsulas) var būt tik cieši piesaistītas šūnām, ka šādu kapsulu var uzskatīt par šūnas sastāvdaļu.

Kapsulu veidošanās ir atkarīga no mikroorganisma celma un tā kultivēšanas apstākļiem. Dažas baktērijas mutācijas rezultātā viegli pārvēršas no kapsulu veidotājām par bezkapsulu formām (šis process nosaukts par S⟶R transformāciju). Par kapsulu esamību var spriest pēc koloniju izskata uz cietas barotnes. Kolonijām, kas sastāv no šūnām ar kapsulām, ir gluda virsma. Tās sauc par S kolonijām (no angļu valodas vārda *smooth* — līdzens, gluds). Kolonijām, kuru šūnām nav kapsulu, virsma ir nelīdzena un tās sauc par R kolonijām (no angļu valodas vārda *rough* — nelīdzens).

Baktēriju un ciānbaktēriju kapsulu uzbūves pētījumi ar citoloģiskām, citoķīmiskām un imunoloģiskām metodēm pierādīja, ka kapsulām ir noteikta daudzslāņaina ultrastruktūra. Kapsulām ir fibrillāra uzbūve — tās satur fibrillas, kas atsevišķos kapsulas slāņos var būt paralēlas vai perpendikulāras šūnapvalkam. Atsevišķiem kapsulas slāņiem var būt atšķirīga ķīmiskā uzbūve un antigēnu īpašības (6. att.).

Kapsulas, iespējams, zināmā mērā var uzskatīt par šūnapvalka atvasinājumu, jo tajās ir vairāki tādi paši komponenti kā šūnapvalkam. Tomēr kapsulas un šūnapvalka ķīmiskie sastāvi nav vienādi. Dažādu baktēriju un ciānbaktēriju sugu kapsulām nav vienāds ķīmiskais sastāvs, un kapsulās ir tādas vielas, kādu nav šūnapvalkā. Galvenie ķīmiskie komponenti vairumam prokariotu kapsulu ir homopolimēri vai heteropolimēri polisaharīdi. Homopolisaharīdu (glukānu, mannānu) sastāvā ir tikai viena veida cukuru atlikumi. Heteropolisaharīdi sastāv no dažādu cukuru atlikumiem,

piemēram, *Pseudomonas aeruginosa* kapsulu polisaharīdā ir D⁻ glikozes, D⁻ galaktozes, D⁻ mannozes, L⁻ ramnozes un D⁻ glīkuronskābes atlikumi. Izpētīto ciānbaktēriju gļotu kapsulas vai makstis arī sastāv no polisaharīdiem, kuros visbiežāk ir glikozes, galaktozes, ksilozes, ramnozes un glikuronskābes atlikumi. Kapsulu sastāvā var būt arī polipeptīdi, olbaltumvielas, mukopolisaharīdi un lipopolisaharīdi. Dažu *Bacillus* sugu kapsulas sastāv galvenokārt no polipeptīda — glutamīnskābes polimēra, kurā ir gan tās D izomēri, gan L izomēri.

Kapsula nav obligāta prokariotu šūnas sastāvdaļa, un tās trūkums nerada šūnas aktivitātes traucējumus. Tomēr uzskata, ka kapsula šūnai ir zināmā mērā noderīga. Acīmredzot šūnai ir labvēlīga vides viskozitātes palielināšanās, ko rada makstu vai kapsulu gļotas. Gļotas aizsargā šūnu pret nelabvēlīgiem apstākļiem: mehāniskiem bojājumiem, izžūšanu, rada papildu osmotisko barjeru, kavē fāgu iekļūšanu. Daudzu prokariotu gļotu apvalkiem ir antigēnu īpašības, kuras nosaka šo celmu virulenci. Kā tas noskaidrots azotobakteram, dažreiz gļotu veidojumi kalpo par rezerves vielu avotu. Gļotu fibrillas saista kolonijā blakus esošās šūnas, kā arī piestiprina šūnas pie dažādām virsmām. Pēdējā laikā dažu baktēriju sintezētos gļotu polimērus izmanto par asinsplazmas aizvietotājiem un sintētisko plēvju ieguvei.

Šūnapvalks — svarīgs un obligāts prokariotu šūnas struktūrelements (izņemot mikoplazmas un L formas), kas kapsulveidotājām baktērijām atrodas zem gļotām, bet baktērijām, kam nav kapsulu, tiešā kontaktā ar vidi. Prokariotu šūnapvalkā ir 5—50% šūnas sausnes. Šūnapvalks ir mehāniska barjera starp protoplastu un ārējo vidi, un no tā ir atkarīga šūnas forma. Šūnā vienmēr ir augstāka sāļu koncentrācija nekā ārējā vidē, tāpēc starp šūnu un vidi ir liela osmotiskā spiediena starpība. Šūnapvalks mehāniski aizsargā šūnu pret pārmērīgu ūdens iekļūšanu tajā.

Pēc uzbūves un ķīmiskā sastāva prokariotu šūnapvalks stipri atšķiras no eikariotu šūnapvalka. Šūnapvalkā ir specifiski polimēru kompleksi, kādu nav citos šūnas komponentos. Šūnapvalka uzbūve un ķīmiskais sastāvs ir sugai raksturīgi — tā ir svarīga diagnostiska pazīme. Pēc šūnapvalka uzbūves prokariotus iedala divās lielās grupās. Atklājās, ka fiksētās mikroorganismu šūnās, tās vispirms krāsojot ar kristālvioleto, bet pēc tam ar jodu, veidojas krāsains komplekss. Ja šādas šūnas apstrādā ar spirtu, rezultāts atkarīgs no šūnapvalka uzbūves. Tā saucamajām grampozitīvajām sugām komplekss paliek šūnā, tāpēc tās paliek nokrāsotas, bet gramnegatīvajām sugām komplekss no šūnām izskalojas un tās atkrāsojas.* Noskaidrots, ka krāsainais komplekss veidojas uz protoplasta un tā izskalošanās atkarīga no šūnapvalka caurlaidības.

* Šādu krāsošanas metodi audu krāsošanai pirmais ieteica dāņu zinātnieks H. Grams (1853—1938) 1884. g. Vēlāk šo metodi izmantoja mikroorganismu krāsošanai.

3. tabula

Grampozitīvo un gramnegatīvo prokariotu šūnapvalku ķīmiskais sastāvs
(*Rose*, 1971)

Šūnapvalku komponenti	Gramnegatīvie prokarioti	Grampozitīvie prokarioti
Glikopeptīdi (mureīna komplekss)	+	+++
Polisaharīdi	+	+
Teihojskābes	—	+
Olbaltumvielas	+	±
Lipīdi	+++	+
Lipopolisaharīdi	+	—
Lipoproteīdi	+	—

Apzīmējumi: (+) — ir; (+++) — ir lielā daudzumā; (—) — nav; (±) — ir, bet ne visām sugām.

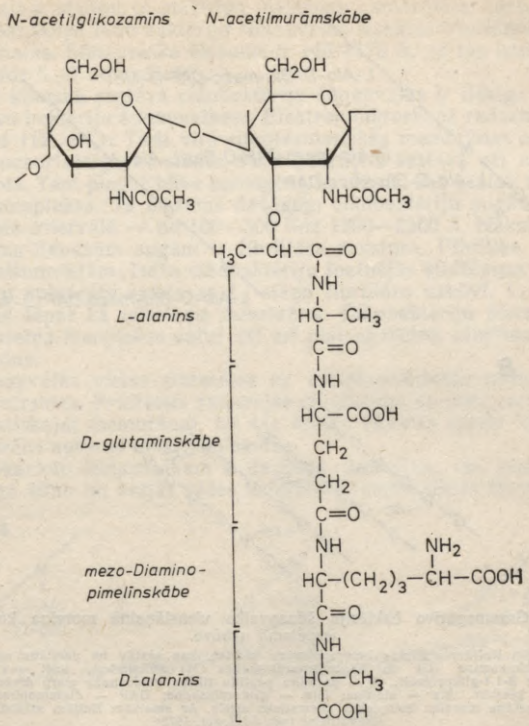
Grampozitīvo un gramnegatīvo prokariotu šūnapvalki atšķiras ne vien pēc ķīmiskā sastāva, bet arī pēc ultrastruktūras (3. tab.).

No prokariotu šūnapvalka sastāvā ietilpstošajām septiņām dažādu grupu ķīmiskajām vielām glikopeptīdi ir tikai šūnapvalkā. Uzskata, ka glikopeptīdi veido šūnapvalka stingro karkasu. Grampozitīvajās baktērijās glikopeptīdi ir līdz 90% no šūnapvalka masas, bet gramnegatīvajās baktērijās to ir ievērojami mazāk (5—10%). Pētīto ciānbaktēriju šūnapvalki ir līdzīgi gramnegatīvo baktēriju šūnapvalkiem un satur no 22 līdz 52% glikopeptīdu.

Glikopeptīdi (jeb mureīna komplekss, mukopeptīdi, peptīdglikāni) ir heteropolimēri. To uzbūves pamatā pamīšus novietoti N-acetilglikozamīna un N-acetilmurāmskābes atlikumi, kas savā starpā saistīti ar β-1,4-glikozīdsaitēm (7. att.). N-acetilmurāmskābe ir acetilglikozamīna un pienskābes esteris. Pie N-acetilmurāmskābes pievienota īsa peptīda ķēdīte, kas sastāv no D un L alanīna, L lizīna, D glutamīnskābes, *mezo*-diaminopimelīnskābes un dažām citām aminoskābēm. Uzmanību saista divas peptīda ķēdītes īpatnības — D formas aminoskābju klātbūtne (dabai nerakstūrīga konfigurācija) un augsts diaminoskābju, t. i., aminoskābju ar divām aminogrupām, saturs molekulā. Abas šo aminoskābju aminogrupas var piedalīties peptīdu saišu veidošanā, turklāt diaminoskābes — papildu peptīdu saišu veidošanā starp heteropolimērajām ķēdēm.

Mureīna kompleksa telpiskās organizācijas pamatu veido heteropolimēru stiegras, kas savā starpā saistītas ar peptīdu ķēdītēm (horizontālās saites). Gramnegatīvo baktēriju mureīna komplekss sastāv no viena slāņa (8. att.), bet grampozitīvajām baktērijām tas ir daudzslāņains un atsevišķos slāņus savā starpā saista peptīdu tiltiņi (vertikālās saites, 9. att.).

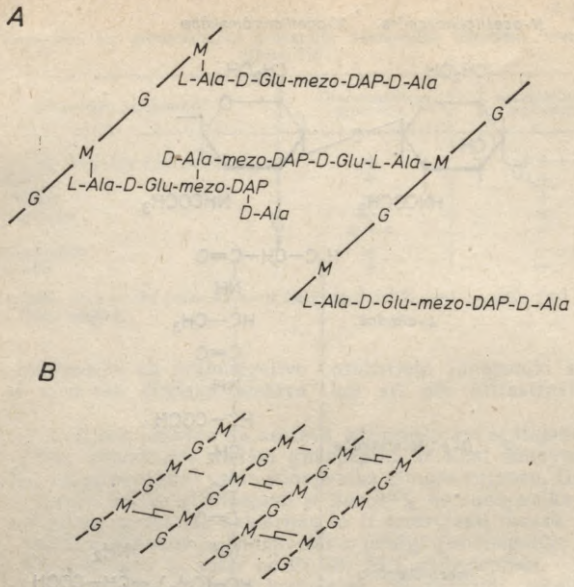
Prokariotu šūnapvalku sastāvā bez mureīna kompleksa ir vēl viena unikāla ķīmisko savienojumu klase — teihojskābes. Tās ir



7. att. *E. coli* šūnapvalka glikopeptīda fragmenta struktūra.

tikai grampozitīvajām baktērijām. Šo polimēru pamatā ir ribīts (pieclocekļu spirts), un to atlikumi saistīti kopā ar fosfodiestera saitēm (10. att.). Spirtu molekulu brīvās hidroksilgrupas var būt aizvietotas ar D-alanīna, glikozes, N-acetilglikozamīna un vēl dažu citu cukuru atlikumiem.

Grampozitīvo baktēriju šūnapvalkos nelielos daudzumos atrasti polisaharīdi, olbaltumvielas un lipīdi. Teihojskābes un grampozitīvo baktēriju citu minoro komponentu molekulas ir cieši saistītas ar mureīna kompleksu un, iespējams, ir novietotas tā telpiskās struktūras izveidotajos dobumos, tāpēc elektronmikroskopā lielākā daļa grampozitīvo baktēriju šūnapvalku izskatās homogēni. To



8. att. Gramnegatīvo baktēriju šūnapvalka vienslāņainā mureīna kompleksa iespējamā uzbūve.

Ar treknām līnijām attēlotas heteropolimēru ķēdītes, kas sastāv no pamīšus novietotiem N-acetilglikozamīna (G) un N-acetilmurāmskābes (M) atlikumiem, kuri savā starpā saistīti ar β-1,4-glikozīdsaiti. A — parādīta peptīdu tiltiņa veidošanās starp divām heteropolimēru ķēdītēm. Ala — alanīns; Glu — glutamīnskābe; DAP — diaminopimelīnskābe. B — vienslāņa mureīna kompleksa shematisks attēls. Ar smalkām līnijām attēloti peptīdu šķērstiltiņi (pēc *Schlegel*, 1972)

biezums ir līdz 200—300 Å. Par apvalka izturību liecina fakts, ka tas var izturēt līdz 30 atm lielu spiedienu.

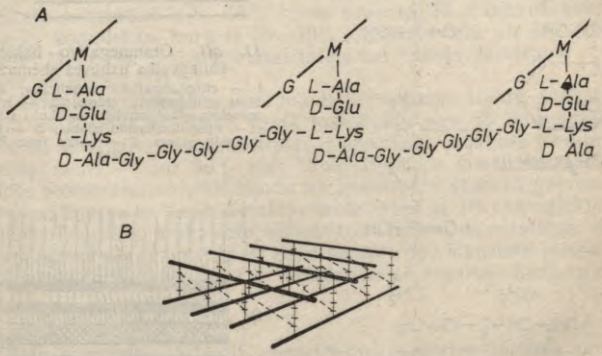
Daudz sarežģītāks ir gramnegatīvo baktēriju un ciānbaktēriju šūnapvalku ķīmiskais sastāvs un ultrastruktūra. Mureīna komplekss ir vienslāņains un piegul citoplazmatiskajai membrānai (11. att.). Virs tā ir irdens olbaltumvielu slānis. Ar ķīmiskajām analīzēm noskaidrots, ka šajās olbaltumvielās ir pilns aminoskābju komplekts. Virs olbaltumvielām novietots lipopolisaharīdu slānis. (Interesanti, ka lipopolisaharīdu ogļhidrātu komponents bez parastajiem plaši izplatītajiem monosaharīdiem satur retus 3,6-dezoksicukuru grupas savienojumus.) Virs lipopolisaharīdiem atrodas lipoproteīdu slānis. Uzskata, ka slāņos virs mureīna kompleksa ir daudz poru. Katram gramnegatīvo baktēriju šūnapvalka

ķīmiskajam slānim ir atšķirīga elektronu caurlaidība, tāpēc elektronmikroskopā tādu baktēriju šūnapvalks izskatās trīsslāņains vai četrslāņains. Šūnapvalka biezums ir 140—170 Å, un tas iztur spiedienu līdz 6—7 atmosfērām.

Pēc ķīmiskā sastāva ciānbaktēriju šūnapvalks ir līdzīgs gramnegatīvo baktēriju šūnapvalkam. Elektronmikroskopā redzami četri tā slāņi (12. att.). Tieši virs citoplazmatiskās membrānas atrodas elektroncaurlaidīgs L_1 slānis, kura ķīmiskais sastāvs vēl nav noskaidrots. Tam piegul blīvs homogēns L_2 slānis, kas sastāv no mureīna kompleksa. Tā biezums dažādām ciānbaktēriju sugām svārstās lielā intervālā — no 100—300 līdz 1200—2500 Å. Nākošais — L_3 slānis daudzām sugām ir fibrillāra rakstura. Fibrillas sastāv no olbaltumvielām. Dažu ciānbaktēriju īpatnējās slīdēšanas spējas pa cietu substrātu saista ar L_3 slāņa fibrillāro uzbūvi. L_4 slānis izskatās tāpat kā trīsslāņu membrāna. Ciānbaktēriju šūnapvalks bez mureīna kompleksa satur vēl arī polisaharīdus, olbaltumvielas un lipīdus.

Šūnapvalka vielas sintezējas uz citoplazmatiskās membrānas ārējās virsmas. Priekšteči sintezējas citoplazmā un iziet cauri citoplazmatiskajai membrānai. Uz tās ārējās virsmas esošie fermenti priekštečus apvieno makromolekulās.

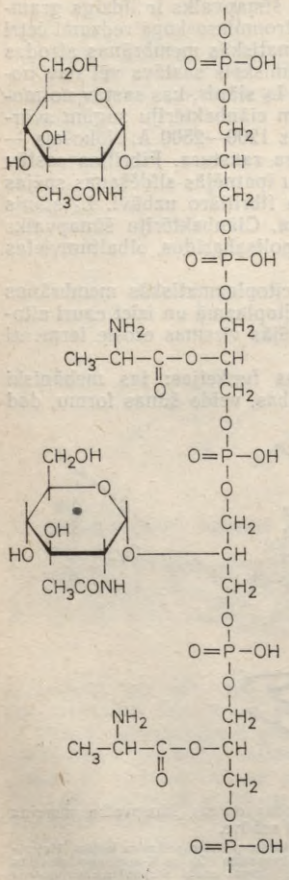
Prokariotu šūnapvalkam ir dažādas funkcijas: tas mehāniski aizsargā šūnu no ārējās vides iedarbības, veido šūnas formu, dod



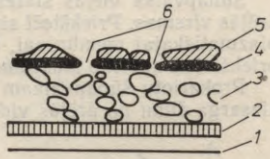
9. att. Grampozitīvās baktērijas *Staphylococcus aureus* šūnapvalka mureīna kompleksa iespējamā uzbūve.

A — glikopeptīda uzbūve un peptīdu tiltiņu veidošanās starp heteropolimēru ķēdēm. Heteropolimēru ķēdes, kurās pamīšus ir novietoti N-acetilglikozamīna (G) un N-acetilmurāmskābes (M) atlikumi, attēlotas ar treknām līnijām. Peptīdu tiltiņus starp *Staphylococcus aureus* heteropolimērajām ķēdēm veido pieci glicīna atlikumi. Ala — alanīns; Glu — glutamīnskābe; Gy — glicīns; Ly — lizīns. B — daudzslāņu mureīna kompleksa shematisks attēls. Ar treknām līnijām attēlotas heteropolimēru ķēdes; ar punktētām — peptīdu tiltiņi starp viena slāņa heteropolimēru ķēdēm (horizontālās saites); ar smalkām šķērslīnijām — peptīdu tiltiņi, kas savieno dažādu slāņu heteropolimēru ķēdes (vertikālās saites) (pēc *Rose*, 1971)

šūnai iespēju eksistēt hipotoniskos šķīdumos. Noteiktos apstākļos prokariotu mikroorganismi var iztikt bez šūnapvalkiem. Atklājās, ka, iedarbojoties uz šūnām ar noteiktām ķīmiskām vielām, apvalks var zust pilnīgi (protoplasti) vai daļēji (sferoplasti). To ievēroja, apstrādājot baktēriju šūnas ar lizocīmu — fermentu olas baltumā un asaru šķidrumā. (Lizocīmu izdala dažas baktērijas.) Tika noskaidrots, ka šis ferments šķeļ β-1,4-glikozīdsaiti, kura N-acetilglikozamīna un N-acetilmurāmskābes atlikumus saista mureīna kompleksā. Lizocīma iedarbībā iegūtajiem protoplastiem vai sferoplastiem ir

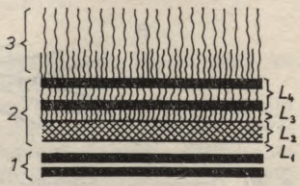


10. att. Gliceroteihojskābes struktūrformula. Pārmaiņus novietoti D-alanīna un N-acetilglikozamīna atlikumi (pēc *Rose*, 1971)



11. att. Gramnegatīvo baktēriju šūnapvalka uzbūves shēma:

1 — citoplazmatiskā membrāna; 2 — blīvs glikopeptīdu slānis; 3 — irdeni novietotu olbaltumvielu molekulu slānis; 4 — lipopolisaharīdu slānis; 5 — lipoproteīdu slānis; 6 — poras (pēc *Rose*, 1971)



12. att. Ciānbaktēriju šūnapvalka uzbūves shēma:

1 — citoplazmatiskā membrāna; 2 — šūnapvalks (L_1 — nezināma ķīmiska sastāva slānis; L — glikopeptīdu slānis; L_3 — olbaltumvielu fibrillu slānis; L_4 — sarežģītas uzbūves slānis); 3 — gļotu apvalks (pēc *Iost*, 1965)

sfēriska forma. Tie ir ļoti jutīgi pret ārējo osmotisko spiedienu un var eksistēt tikai tad, ja barotnes osmotiskais spiediens sabalansēts ar osmotisko spiedienu šūnā. Labvēlīgos apstākļos sferoplastiem un protoplastiem ir novērojama zināma metaboliska aktivitāte, bet tie ir zaudējuši vairošanās spējas.

Baktērijas bez šūnapvalka sastopamas arī dabā. Šādas baktērijas ir mikoplazmas, kas ir saprofīti un dzīvnieku un cilvēka parazīti. Laboratorijās, eksperimentāli izmantojot penicilīnu, lizocīmu un citus preparātus, iegūtas mikoplazmām līdzīgas formas — L formas. Labvēlīgos apstākļos tām ir metaboliska aktivitāte un vairošanās spējas. L formas var būt ģenētiski stabilas. Pastāv uzskats, ka mikoplazmas cēlušās no parastajām baktērijām tādas mutācijas rezultātā, kas kavē šūnapvalka vielu sintēzi līdzīgi tam, kā eksperimentos iegūst ģenētiski stabilas L formas.

Pateicoties unikālajam prokariotu šūnapvalka ķīmiskajam sastāvam un tā atšķirībai no augu un dzīvnieku šūnapvalka, radās iespēja izveidot un pielietot tādus ārstnieciskos līdzekļus, kas specifiski iedarbojas uz prokariotu šūnapvalku. Uz to pamatojas penicilīna, novobiocīna un citu antibiotiku iedarbība. Piemēram, mureīna kompleksa sintēzes procesā augošās baktēriju šūnās penicilīns kavē peptīdu saišu veidošanos.

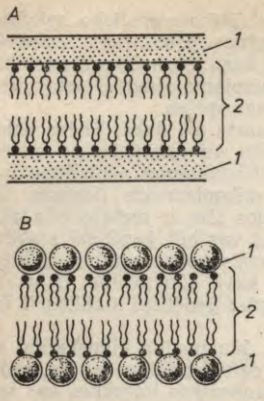
Citoplazmatiskā membrāna ir obligāts jebkuras šūnas komponents, jo tā norobežo šūnas saturu no šūnapvalka. Citoplazmatiskajā membrānā ir 8—15% šūnas sausnes. Tā ir olbaltumvielu — lipīdu komplekss, kurā ir 50—70% olbaltumvielu un 15—30% lipīdu. Membrānas sastāvā konstatēts arī neliels daudzums ogļhidrātu un RNS (4. tab.).

Citoplazmatiskajā membrānā ir divu grupu lipīdi: neitrālie lipīdi un fosfolipīdi. Brīvā veidā fosfolipīdu nav, jo tie veido kompleksu ar olbaltumvielām. Lipīdi ir specifisks jebkuras membrānas komponents — līdz 90% visu šūnas lipīdu ir membrānās. Prokariotu membrānu neitrālo lipīdu un fosfolipīdu sastāvā galvenokārt ir piesātinātas un nepiesātinātas taukskābes ar 16—18 oglekļa atomiem. Daudzos prokariotu membrānu lipīdos konstatētas dažas tiem specifiskas taukskābes, kādu parasti nav eikariotu mikroorganismu membrānās. Tādas ir taukskābes ar sazarotu ķēdi un ciklo-

4. tabula

Dažu grampozitīvo baktēriju citoplazmatisko membrānu ķīmiskais sastāvs
(Reaveley, 1968; *Owen, Freer,* 1972; *Theodore et al.,* 1971)

Mikroorganisms	Ķīmiskais sastāvs %			
	olbaltumvielas	lipīdi	ogļhidrāti	RNS
Bacillus licheniformis	43—49	18—25	—	13—15
Staphylococcus aureus	56	25	4	15
Micrococcus lysodeikticus	42—50	26,4	4,7	—



13. att. Elementārās bioloģiskās membrānas uzbūves modeļi:

A — H. Dousona un D. Danielli izveidotais modelis; B — elementārās membrānas modelis, kurā paredzēta membrānas olbaltumvielu globulāra uzbūve. 1 — olbaltumvielu slānis; 2 — lipīdu slānis (pēc *Rose*, 1971; *Lehninger*, 1974)

propāntaukskābes, t. i., taukskābes ar ciklisku grupējumu. Citoplazmatiskās membrānas olbaltumvielas var iedalīt strukturālajās un fermentatīvajās olbaltumvielās. Pirmās ir membrānu struktūras elements, otrās piedalās fermentatīvos procesos.

Citoplazmatiskās membrānas biezums svārstās 70—100 Å robežās. Elektronmikroskopā tā visbiežāk izskatās trīsslāņaina. Katra slāņa biezums ir ap 25—30 Å.

Izstrādāti vairāki membrānu uzbūves modeļi, tomēr neviens no tiem pietiekami neizskaidro zināmo membrānas funkcijas izpildei nepieciešamo struktūras organizāciju. Līdz pat pēdējam laikam visvairāk tika atzīts H. Dousona un Dž. Danielli 1935. gadā izstrādātais tā saucamais «elementārās membrānas» modelis. Pēc šī modeļa elementārā membrāna sastāv no diviem olbaltumvielu slāņiem, starp tiem ir lipīdu slānis ar divām pareizi orientētām molekulu kārtām. Lipīdu molekulu hidrofilie gali orientēti pret olbaltumvielu molekulām, bet hidrofobie gali ir iekšpusē (13. att., A). Šāds modelis izskaidro daudzas dabisko membrānu īpašības. Tomēr uzkrājušies arī tādi dati, kurus nevar izskaidrot, izmantojot Dousona—Danielli modeli. Uz dažu membrānu virsmas konstatētas globulāras olbaltumvielu subvienības. Bez tam Dousona—Danielli modelis nepietiekami izskaidro jautājumu par vielu iekļūšanu caur membrānu šūnā, jo šajā modelī pieņem, ka olbaltumvielu un lipīdu slāņi ir nepārtraukti. Vielu transportu caur membrānu labāk var izprast, pieņemot, ka membrānu olbaltumvielām ir globulāra uzbūve (13. att., B).

Pēdējā laikā radušies citi membrānu uzbūves modeļi, kuros uzsvērta transporta funkcija, tomēr arī tie pilnīgi neizskaidro visas membrānu īpašības. Interesi rada dati par membrānu asimetrisko uzbūvi. Asimetrija saistīta ne vien ar binārā slāņa lipīdu molekulu, kā arī ārējā un iekšējā olbaltumvielu slāņa molekulu uzbūves atšķirībām, bet arī ar olbaltumvielu un lipīdu molekulu novietojumu katrā slānī.

Citoplazmatiskajai membrānai ir dažādas funkcijas. Membrānu preparātiem konstatēta adenozīntrifosfatāzes aktivitāte, tie katalizē vielu sintēzi šūnapvalkā un gļotu apvalkā. Membrānās lokalizēti

oksidācijas fermenti un elektronu pārnesēji. Šeit atrodas arī fermenti (permeāzes), kuri realizē dažādu organisko un neorganisko vielu aktīvu divpusīgu specifisku transportu.

Prokariotu šūnu citoplazmatiskā membrāna morfoloģiski saistīta ar citoplazmas iekšējām struktūrām un citām šūnas organellām (nukleoīdu, ribosomām), kā arī ar šūnapvalku.

Citoplazma ir šūnas saturs, ko ietver citoplazmas membrāna. Prokariotu šūnu citoplazmā ir kodolaparāts un dažādi ieslēgumi. Ilgu laiku uzskatīja, ka citoplazma ir homogēns olbaltumvielu šķīdums, kurā iegremdētas šūnas organellas. Pēdējie pētījumi liecina, ka citoplazma ir membrānu caurausta sistēma.

Heterotrofo prokariotu membrānu veidojumi citoplazmā nosaukti par m e z o s o m ā m*, bet pēc izcelšanās un uzbūves analogie fotosintezējošo prokariotu veidojumi — par t i l a k o ī d i e m (plakana forma) vai h r o m a t o f o r i e m** (pūslīšu forma, 4. att.).

Mezosomas, tilakoīdi un hromatofori veidojušies no citoplazmatiskās membrānas un dažos gadījumos ar to vēl ir saistīti. Šīs organellas veidojas tad, kad notiek citoplazmas membrānas invaginācija (ieliekšanās uz iekšu), citoplazmas membrānas augšanas ātrumam pārsniedzot šūnapvalka augšanas ātrumu.

Fotosintezējošo prokariotu hromatoforos un tilakoīdos lokalizēti pigmenti, fotosintētiskās elektronu transporta ķēdes, kā arī fosforilācijas sistēmas komponenti.

Pagaidām nepilnīgi noskaidrotas ir mezosomu funkcijas. Labi attīstītas un pēc uzbūves sarežģītas ir tikai grampozitīvo baktēriju mezosomas. Vairumam gramnegatīvo baktēriju mezosomas ir vāji attīstītas un samērā vienkāršas. Izņēmums ir atsevišķas gramnegatīvo baktēriju grupas (slāpekļa fiksētāji, metānoksidētājas baktērijas un nitrifikatori).

Mezosomām ir dažāds lielums, forma un novietojums šūnā. Pavisam ir trīs mezosomu pamattipi: lamelārās (plātņveida), vezikulārās (pūslīšveida) un tubulārās (cauruļveida). Bieži var novērot jaukta tipa mezosomas, kuras sastāv no lamellām, caurulītēm un pūslīšiem. Pēc novietojuma šūnās izšķir mezosomas, kas veidojas šūnas dalīšanās un šķērssienas (septas) veidošanās zonā, mezosomas, pie kurām piestiprināts nukleoīds (kodola mezosomas), un mezosomas, kas veidojas citoplazmatiskās membrānas invaginācijas rezultātā (perifērās mezosomas).

Mūsu dienās ir vairākas hipotēzes par mezosomu nozīmi prokariotu šūnā.

1. Mezosomas — p r o k a r i o t u š ū n a s s t r u k t u r ā l i f u n k c i o n ā l ā a p a r ā t a n e p i e c i e š a m a s a s t ā v d a ļ a.

---

* Literatūrā sastopami citi heterotrofo prokariotu citoplazmas membrānu veidojumu nosaukumi: perifēriskie ķermeņi, hondrioīdi, plazmalemasomas.

** Daži pētnieki ar jēdzienu h r o m a t o f o r i apzīmē visas tās prokariotu organismu organellas, kurām novēro fotosintētisko aktivitāti.

Tās piedalās svarīgos šūnas metabolisma procesos (DNS replikācija un segregācija, šūnas dalīšanās, šūnapvalka vielu sintēze).

2. Mezosomas nav obligāta prokariotu šūnas sastāvdaļa un kalpo tikai noteiktu šūnas funkciju pastiprināšanai. Ja uzskata, ka fermenti uz citoplazmatiskās membrānas lokalizēti samērā vienmērīgi, tad mezosomas, kas veidojas, invaginējoties membrānai, palielina kopējo aktīvo virsmu. Šādā gadījumā mezosomas un citoplazmatiskā membrāna ir funkcionāli identas. Uzskatot, ka citoplazmas membrāna ir funkcionāli neviendabīga un atsevišķiem tās rajoniem ir specifiska fermentatīva aktivitāte, var pieņemt, ka citoplazmatiskās membrānas invaginācijas rezultātā veidojas funkcionāli šauri specializētas mezosomas.

Saskaņā ar šo uzskatu šūnā var veidoties mezosomas, kas piedalās enerģētiskajā metabolismā (elpošanā un citās oksidēšanas-reducēšanas reakcijās), šūnas dalīšanās procesā, lipīdu, citohromu, šūnapvalka vielu, eksofermentu un sporu apvalku sintēzē. Konstatēts, ka slāpekļa fiksētājām baktērijām slāpekļa fiksācijas process ir saistīts ar citoplazmas iekšējo membrānu.*

3. Šūnas metabolisma procesos mezosomas nepiedalās aktīvi, tās pilda tikai strukturālu funkciju, nodrošinot prokariotu šūnas fizisku kompartmentalizāciju, t. i., telpiski norobežo šūnas saturu atsevišķos nodalījumos un rada labvēlīgus apstākļus fermentatīvo reakciju secīgai norisei. (Eikariotiem daudz pilnīgāku kompartmentalizāciju nodrošina pilnīgi noslēgti membrānu veidojumi — šūnas funkcionāli specializētas organellas: mitohondriji, hloroplasti, Goldži aparāts u. c.)

Vairāku atšķirīgu hipotēžu vienlaicīga pastāvēšana liecina par to, ka baktēriju mezosomu funkcijas vēl joprojām nav noskaidrotas. Šo veidojumu nepieciešamība prokariotu šūnās ir apšaubāma, jo ar mezosomām saistītie procesi var notikt arī tādās šūnās, kur to nav. Visticamākais ir uzskats, ka mezosomas tikai pastiprina atsevišķas šūnu funkcijas. Pagaidām nav noskaidrots jautājums par to, vai mezosomām ir funkcionālais specifiskums un cik lielā mērā tas piemīt atsevišķām šūnām un dažādām prokariotu grupām.

Ribosomas ir nukleoproteīdu veidojumi, kuru diametrs ir 200—300 Å. Tās piedalās olbaltumvielu biosintēzē. Prokariotu šūnā ir 5000—50 000 ribosomu, kuru sastāvā vienādās daļās ietilpst RNS

---

* Daži pētnieki domā, ka prokariotu šūnās funkcionāli strukturālā diferenciācija ir daudz lielāka nekā pieņemts uzskatīt un daži prokariotu citoplazmatiskās membrānas veidojumi ir līdzīgi eikariotu šūnas organellām: mitohondrijiem, endoplazmatiskajam retikulam, Goldži aparātam u. c. (В. И. Бирюзова, М. Н. Поглазова). Šie autori ieteikuši par mezosomām apzīmēt tikai tos membrānu veidojumus, kas veidojas membrānas invaginācijas rezultātā šūnas dalīšanās un septas veidošanās rajonā, kā arī piedalās šūnapvalka vielu sintēzē, septas veidošanā un augšanas procesos. Ar nukleoīdu saistītos membrānu veidojumus, kas piedalās nukleoīda DNS replikācijā un tai sekojošajā segregācijā, iesaka saukt par nukleidosmām.

(tā saucamā ribosomālā RNS) un olbaltumvielas. Ribosomu sedimentācijas konstante ir 7OO S, un tās sastāv no divām nukleoproteīdu subvienībām, kam sedimentācijas konstantes attiecīgi ir 3O S un 5O S.* Olbaltumvielu sintēzē piedalās ribosomu kompleksi, kurus sauc par poliribosomām vai polisomām. Ribosomas citoplazmā var atrasties brīvi un var būt saistītas ar membrānām.

Kodols (nukleoīds). Ilgu laiku zinātnieki strīdējās par to, vai pastāv atšķirība starp prokariotu un eikariotu šūnu kodoliem.

Patlaban ir noskaidrots, ka prokariotu un eikariotu ģenētiskais materiāls ir DNS molekulas, bet to strukturālajā organizācijā ir būtiskas atšķirības. Prokariotiem DNS ir vairāk vai mazāk kompakta un atrodas noteiktā citoplazmas rajonā. Prokariotu kodols nav norobežots no citoplazmas ar membrānu. Lai pasvītrotu prokariotu un eikariotu kodolu uzbūves atšķirības, ieteikts prokariotu kodolu saukt par n u k l e o ī d u.

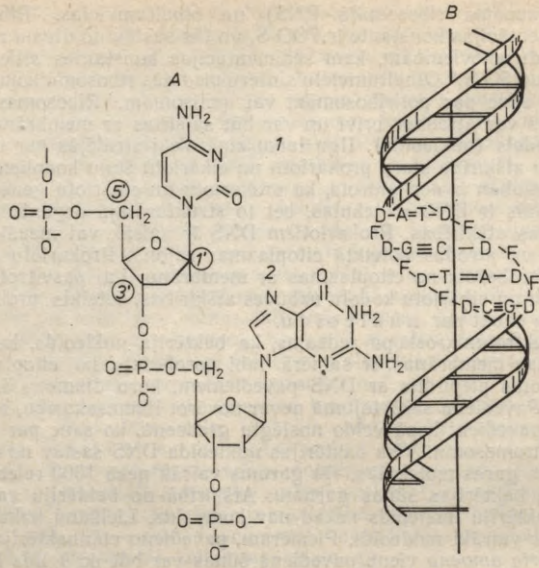
Elektronmikroskopā redzams, ka baktēriju nukleoīds, kaut arī tam nav membrānas, ir samērā labi norobežots no citoplazmas. Nukleoīds piepildīts ar DNS pavedieniem, kuru diametrs ir 25—30 Å. Pavedienu sakārtojumā nevar novērot likumsakarību, bet visi DNS pavedieni kopā veido noslēgtu gredzenu, ko sauc par baktērijas hromosomu. Visa baktērijas nukleoīda DNS sastāv no vienas 1,4 mm garas molekulas; tās garums vairāk nekā 1000 reizes pārsniedz baktērijas šūnas garumu. Atšķirībā no baktēriju vairuma ciānbaktēriju nukleoīds nekad nav kompakts. Lielšūnu baktērijām bieži ir vairāki nukleoīdi. Piemēram, pavedienu ciānbaktērijas *Oscillatoria amoena* viena pavediena šūnās var būt no 1 līdz 8 nukleoīdiem.

DNS sastāvā ir četras slāpekļa bāzes (adenīns, guanīns, timīns un citozīns), cukurs (dezoksiriboze) un fosforskābe. Noskaidrots, ka DNS molekula sastāv no divām polinukleotīdu ķēdītēm. Šīm ķēdītēm ir dubultspirāles forma (14. att.). Spirāles karkasā pamīšus novietoti cukura un fosforskābes atlikumi. Katras polinukleotīdu ķēdes slāpekļa bāzu molekulas ir novietotas perpendikulāri spirāles asij, vērstas uz iekšu un savstarpēji saistītas ar ūdeņraža saitēm pēc komplementaritātes principa, t. i., adenīns (A) savienots ar timīnu (T), bet guanīns (G) — ar citozīnu (C). Adenīna un guanīna telpiskā struktūra atļauj veidoties pāriem tikai atbilstoši ar timīnu un citozīnu. DNS molekulā bāzu pāru A—T un G—C saturs noteiktai sugai ir pastāvīgs lielums, tāpēc tam ir svarīga diagnostiska nozīme.

DNS molekulā sakopota gandrīz visa prokariotu šūnas ģenētiskā informācija. DNS molekulas dalīšanās (dubultošanās jeb replikācijas) mehānisms ir puskonservatīvs. Normālos apstākļos tā vienmēr notiek pirms šūnas dalīšanās. DNS replikācija sākas nukleoīda piestiprināšanās vietā pie citoplazmatiskās mem-

---

* Apzīmējumi 3O S, 5O S un 7O S — sedimentācijas konstantes, ar kurām noteiktos standarta apstākļos raksturo daļiņu nosēšanās ātrumu centrifūgā.



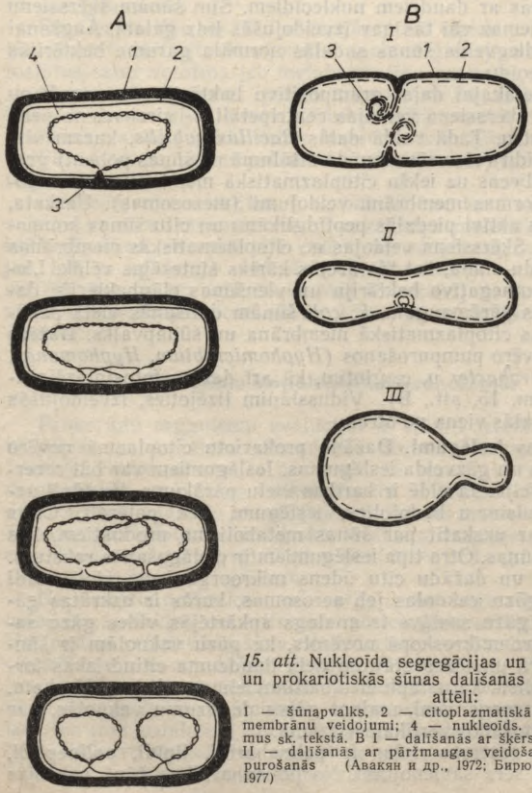
14. att. Dezoksiribonukleīnskābes (DNS) uzbūve. A — DNS pavediena fragments, kas sastāv no pamīšus novietotiem dezoksiribozes un fosforskābes atlikumiem. Pie dezoksiribozes pirmā oglekļa atoma pievienota slāpekļa bāze:
1 — citozīns; 2 — guanīns. B — DNS dubultspirāle; D — dezoksiriboze; F— fosfāts; A — adenīns; T — timīns; G — guanīns; C — citozīns (pēc *Schlegel*, 1972; *Rose*, 1971)

brānas, jo pēc pašreizējiem uzskatiem tur atrodas nukleoīda dalīšanās aparāts. Replikācija notiek vienā virzienā. Bieži var novērot, ka DNS saistīta ar citoplazmatisko membrānu ar mezosomas starpniecību. DNS dubultspirāle replikācijas vietā atritinās, un pēc komplementaritātes principa uz katras no divām polinukleotīdu ķēdēm kā uz matrices sintezējas otra polinukleotīdu ķēde. Vēl nav noskaidrots, kā notiek spirāles atritināšanās pirms replikācijas. DNS molekulas replikācijas sākšanās vietā atrodas gēns—replikators, kas nosaka replikācijas sākumu. Gēns—replikators saistīts tieši ar citoplazmatisko membrānu vai ar tās pārveidnēm. DNS replikācijā izveidojušies meitnukleoīdi arī paliek saistīti ar membrānu. (Uz komplementārās DNS molekulas sintezētais gēns—replikators tūlīt saistās ar noteiktu citoplazmatiskās membrānas rajonu vai ar mezosomu, kurai šajā laikā notikusi dalīšanās.) Domājams, ka tālākā DNS molekulas replikācija notiek paralēli membrānas sintēzei tajā vietā, kur DNS molekula saskaras ar citoplazmatisko mem-

brānu. Rezultātā atdalās (segregējas) DNS meitmolekulas un izveidojas atsevišķi nukleoīdi (15. att., A).

DNS replikācijas sākšanās un realizācijas mehānismu izpratnē ir vēl daudz neskaidrību. Tomēr jau tagad noskaidrots, ka šos procesus katalizē ar DNS un citoplazmatiskās membrānas kompleksu cieši saistīti fermenti. Nav šaubu, ka citoplazmatiskajai membrānai ir noteicošā loma šajos procesos.

Prokariotiem raksturīga amitotiska bināra šūnu dalīšanās. Tā vienmēr sākas zināmu laiku pēc tam, kad beidzies DNS molekulas replikācijas cikls. Iespējams, ka baktēriju hromosomas replikācija ierosina kaut kādus šūnas dalīšanās procesus un replikācijas cikla



15. att. Nukleoīda segregācijas un replikācijas (A) un prokariotiskās šūnas dalīšanās (B) shematiskie attēli:

1 — šūnapvalks, 2 — citoplazmatiskā membrāna; 3 — membrānu veidojumi; 4 — nukleoīds. A — paskaidrojumus sk. tekstā. B I — dalīšanās ar šķērssienas veidošanos, II — dalīšanās ar pāržmaugas veidošanos; III — pumpurošanās (Авакян и др., 1972; Бирюзова и Поглазова, 1977)

nobeigums kalpo par signālu prokariotu šūnas dalīšanās sākumam. Tādējādi normālos apstākļos eksistē noteikta saistība starp baktēriju hromosomas replikāciju un baktēriju šūnas dalīšanos. Dažādu ķīmisku vielu un fizikālu faktoru iedarbība, kas nomāc DNS replikāciju, aptur arī šūnu dalīšanos. Noteiktos apstākļos saskaņu starp abiem procesiem tomēr var izjaukt. Tad šūnas dalās, nenotiekot DNS sintēzei. To izdevies panākt tādām baktēriju šūnām, kuras ieguvušas noteiktas ģenētiskā aparāta mutācijas.

Baktēriju hromosomas replikācijas un šūnu dalīšanās procesu secību var traucēt baktēriju kultivēšana dažādās temperatūrās. Kultivējot *Bacillus subtilis* bagātīgā barotnē 37° temperatūrā, intensīvi dalās nukleoīdi un aug šūnas. Rezultātā kultūrā veidojas diegveida šūnas ar daudziem nukleoīdiem. Šīm šūnām šķērssienu (septu) nav nemaz vai tās nav izveidojušās līdz galam. Augšanai palēninoties, diegveida šūnas sadalās normāla garuma baktērijās ar vienu nukleoīdu.

Daloties lielākajai daļai grampozitīvo baktēriju un pavedienu ciānbaktēriju, šķērssiena veidojas centripetāli — virzienā no perifērijas uz centru. Tādā veidā dalās *Bacillus subtilis,* kuram vispirms šūnas vidū (vienmēr vienādā attālumā no šūnas poliem) gredzenveidīgi ieliecas uz iekšu citoplazmatiskā membrāna un veidojas dažādas formas membrānu veidojumi (mezosomas). Uzskata, ka mezosomas aktīvi piedalās peptīdglikānu un citu šūnas komponentu sintēzē. Šķērssiena veidojas no citoplazmatiskās membrānas un mukopeptīdu slāņa, bet tās ārējās kārtas sintezējas vēlāk. Lielākā daļa gramnegatīvo baktēriju un vienšūnas ciānbaktēriju dalās, veidojoties pāržmaugām. *E. coli* šūnām dalīšanās vietā pakāpeniski ieliecas citoplazmatiskā membrāna un šūnapvalks. Dažām baktērijām novērō pumpurošanos (*Hyphomicrobium, Hyphomonas, Pasteuria, Nitrobacter* u. c. ģintīm, kā arī dažām fotosintezējošajām baktērijām, 15. att., B). Vidusslānim lizējoties, izveidojušās meitšūnas atdalās viena no otras.

Citoplazmas ieslēgumi. Dažādu prokariotu citoplazmā novērō cietus, šķidrus un gāzveida ieslēgumus. Ieslēgumiem var būt rezerves vielu funkcija. Ja vidē ir barības vielu pārākums, tie šūnā uzkrājas. Organismam badojoties, ieslēgumi tiek patērēti. Citus ieslēgumus var uzskatīt par šūnas metabolisma produktiem, kas neizdalās no šūnas. Otra tipa ieslēgumiem ir pielāgošanās raksturs. Ciānbaktēriju un dažādu citu ūdens mikroorganismu šūnās tādi ieslēgumi ir gāzu vakuolas jeb aerosomas, kurās ir uzkrātas gāzes. Vakuolu gāzu sastāvs ir analogs apkārtējās vides gāzu sastāvam. Elektronmikroskopā novērots, ka gāzu vakuolām ir šūnveida struktūra un tās sastāv no liela daudzuma cilindriskas formas gāzu pūslīšu, kurus aptver olbaltumvielu membrāna. Uzskata, ka ūdens mikroorganismi, mainot gāzes daudzumu vakuolās, var regulēt pārvietošanos vertikālā virzienā.

Prokariotu rezerves vielas ir polisaharīdi, lipīdi, polipeptīdi, polifosfāti un sēra savienojumi. No polisaharīdiem šūnā uzkrājas

glikogēns, ciete un cietei līdzīga viela — granuloze. Granuloze ir rezerves polisaharīds, kas specifisks klostrīdiju grupas anaerobajām sporulējošajām baktērijām. Minētie polisaharīdi sastāv no glikozes atlikumiem. Nelabvēlīgos apstākļos šūnas tos izmanto par oglekļa un enerģijas avotu. Lipīdi uzkrājas tauku pilienu veidā, kas stipri laužgaismu un tāpēc labi saskatāmi gaismas mikroskopā. Šāda veida rezerves viela ir β-oksisviestskābes polimērs, kas uzkrājas daudzu baktēriju šūnās. Dažām baktērijām, kas oksidē ogļūdeņražus, poli-β-oksisviestskābe veido līdz 70% šūnu sausnes. Mikobaktērijās rezerves viela ir vaski (augstāko taukskābju un spirtu esteri). Tauku uzkrāšanās šūnā notiek apstākļos, kad vidē ir daudz oglekļa, bet maz slāpekļa. Lipīdi šūnām ir labs oglekļa un enerģijas avots.

Otrs baktērijās un ciānbaktērijās plaši izplatīts rezerves vielu tips ir polifosfāti (savienojumi ar makroerģiskajām saitēm). Polifosfātus satur volutīna jeb metahromatīna granulas, kuras var saskatīt pēc krāsošanas ar īpašām krāsvielām. Šūnas tos izmanto kā fosfora un enerģijas avotu. Ciānbaktērijām novērotas ciānficīna granulas, kas ir peptīdu dabas rezerves viela. Ķīmiskā analīze parādīja, ka šis peptīds ir polimērs, kas sastāv no arginīna un asparagīnskābes.

Daudzām sērbaktērijām, t. i., baktērijām, kuru metabolisms ir saistīts ar sēra savienojumiem, raksturīga molekulārā sēra uzkrāšanās šūnā. Ja apkārtējā vidē ir sērūdeņradis, tad sērs uzkrājas, bet, ja apkārtējā vidē sērūdeņradis izsīcis, — oksidējas par sulfātu. Aerobajām bezkrāsainajām sērbaktērijām sērs ir enerģijas avots, bet aerobajām fotosintezējošajām sērbaktērijām — elektronu donors.

Prokariotu morfoloģiskā diferencēšanās

Prokariotu organismu evolūcijai ir spilgti izteikts fizioloģiski bioķīmiskais novirziens. Prokariotu attīstībai raksturīga dažādu funkciju veidošanās un to pārbaude, kā rezultāts ir dzīvības tipu daudzveidība mūsdienu mikropasaulē. Pārsteidzošā prokariotu daudzveidība radusies uz samērā ierobežotas morfoloģiskās bāzes. Tiešām, prokariotu morfoloģiskā evolūcija nogājusi neievērojamu ceļu, tādēļ mēs varam runāt tikai par morfoloģiskās diferencēšanās iedīgļiem.

No daudzu prokarioto mikroorganismu veģetatīvajām šūnām noteiktos apstākļos var attīstīties morfoloģiski atšķirīgi veidojumi. Var rasties veģetatīvās šūnas ar izmainītu formu, funkcionāli specializētas šūnas un dažādi daudzšūnu veidojumi. Vairumā gadījumu prokariotu morfoloģiskā diferencēšanās vērsta uz izdzīvotības paaugstināšanu. Veidojas specializētas šūnas ar palielinātu izturību pret nelabvēlīgiem apstākļiem (baktēriju endosporas, cistas). Efektīvu vairošanos nodrošina aktinomicētu konīdijas, ciānbaktēriju hormogonijas un endosporas.

Morfoloģiskās diferencēšanās pamatā ir noteikti bioķīmiskie procesi, kas savukārt ir atbilstošās ģenētiskās informācijas izpausme.* Tā ieprogrammēta šūnas ģenētiskajā aparātā un realizējas atkarībā no apstākļiem, kas radušies šūnā vai nu tās attīstības gaitā, vai arī ārējo apstākļu iedarbībā. Tālāk tiks apskatīti divi piemēri prokariotu pasaules morfoloģiskās diferencēšanās ilustrācijai.

1. Šūnu diferencēšanās *Hormogoneae* klases pavedienu (daudzšūnu) ciānbaktērijām. Ciānbaktēriju nodalījumā un, iespējams, visā prokariotu valstī tieši šī klase ir morfoloģiski visvairāk progresējusi.

2. Endosporu un to funkcionālo analogu veidošanās dažās baktēriju grupās.

Ciānbaktēriju morfoloģiskā diferenciācija. Ciānbaktērijām ir vienšūnas, koloniālās un pavedienveida formas.** Vienšūnas ciānbaktērijas ir atsevišķi dzīvojošas šūnas, koloniālās ciānbaktērijas — zināma šūnu skaita apvienojums vienā veselā. Par cementējošo materiālu kalpo šūnu izdalītās gļotas. Visbiežāk kolonijām nav noteiktas formas. Tās veidojas noteiktās ciānbaktēriju kultūras attīstības stadijās, bet dažreiz ir pastāvīgi veidojumi.

Pavedienu ciānbaktērijas ir sarežģīti daudzšūnu mikroorganismi ar šūnu diferencēšanās elementiem. Pavedienu ciānbaktēriju morfoloģiskā pamatvienība ir t r i h o m a — ķēdītē apvienotas šūnas. Ciānbaktēriju trihomas var būt sakārtotas vienā vai vairākās rindās, un bieži tās aptver gļotainas makstis (16. att.).

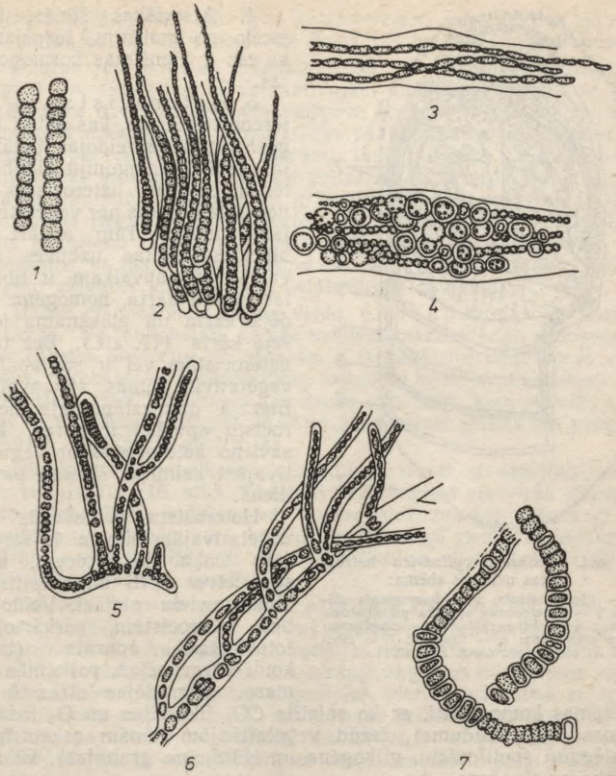
Tātad pavedienu ciānbaktērijas ir izolēti pavedieni, kas sastāv no vienrindas un vairākrindu trihomām. Pēdējās ir koloniāli organismi. (Ar jēdzienu pavediens apzīmē trihomu kopā ar tās maksti.) Dažām ciānbaktērijām šūnu protoplasti trihomas robežās saistīti savā starpā ar smalkiem citoplazmas pavedieniem — plazmodesmām, kas iet caur šūnu šķērssienu porām. Trihomā šūnas var atšķirties pēc formas un lieluma, tādēļ trihomas var būt simetriskas un asimetriskas (16. att.). Tas viss apliecina, ka trihoma ir vienots organisms, noteikta f i z i o l o ģ i s k a v i e n ī b a, bet ne **atsevišķu šūnu mehānisks sakopojums.**

Par to liecina arī šūnu morfoloģiskā diferencēšanās ciānbaktēriju tīrkultūrās. Kaut arī šūnu morfoloģiskā diferencēšanās novērojama vairumam pavedienu ciānbaktēriju, tomēr visvairāk tā ir izteikta *Hormogoneae* klases ciānbaktērijām, kuras acīmredzot ir

---

* F. Žakobs un Z. Mono *(F. Jacob, J. Monod)* diferencēšanos formulē šādi: «Vienu šūnu salīdzinājumā ar otru var uzskatīt par diferencētu, ja abu genomi ir vienādi, bet tajās sintezētais olbaltumvielu kopums ir atšķirīgs.»

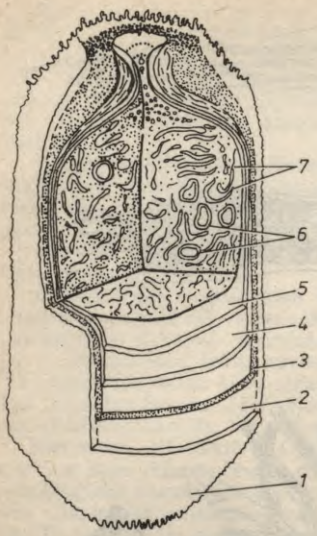
** Pēc N. Timofejeva-Resovska domām, koloniālās, pavedienu vai plātņu formas ir vienšūnas organismi, ja visām šūnām kolonijās, pavedienos un plātnēs ir vienāda uzbūve un funkcijas. Daudzšūnu organismu šūnām ir dažādas funkcijas, t. i., tās ir funkcionāli diferencētas (sk.: Тимофеев-Рессовский Н. В. и др. Краткий очерк теории эволюции, 1969, с. 24).



16. att. Hormogoneae klases pārstāvji:
1 — *Oscillatoria lacustris;* 2 — *Calotrix contarenii;* 3 — *Microcoleus tenerrimus;* 4 — *Anabaena solicola;* 5 — *Stigonema ocellatum;* 6 — *Hapalosiphon fontinalis;* 7 — *Nodularia harveyana* (pēc Н. В. Кондратьева, 1975)

ciānbaktēriju morfoloģiskās evolūcijas virsotne. Šīs klases ciānbaktērijām vienas sugas kultūrā var būt vairākas morfoloģiskas formas.

1. Dažāda garuma izolēti pavedieni.
2. Vairākrindu pavedieni ar dažāda lieluma un formas šūnām.
3. Hormogonijas — nedaudzu šūnu (dažreiz 2—3 šūnu) fragmenti, kas izslīd no maksts un ir sākums jauniem pavedieniem. Hormogonijām ir aktīvas kustības spējas. Tām nekad nav makstu.



17. att. Anabaena cylindrica heterocistas uzbūves shēma:

1 — fibrillu slānis; 2 — homogēnais slānis; 3 — heterocistas apvalka plākšņainais slānis; 4 — šūnapvalks; 5 — citoplazmatiskā membrāna; 6 — tilakoīdi; 7 — ribosomas (pēc *Lang, Fay*, 1971)

4. Atsevišķas šūnas, kas izceļo no makstīm. Iespējams, ka tās ir vienšūnas hormogonijas.

5. Heterocistas — diferencētas šūnas, kas aktīvi augošās kultūrās veidojas lielākajai daļai hormogoniju ciānbaktēriju. Parasti heterocistas ir nedaudz lielākas par veģetatīvajām šūnām. Tām apkārt ir blīvs sarežģītas uzbūves apvalks. Šim apvalkam ir fibrillāra ārējā kārta, homogēna vidējā kārta un plākšņaina iekšējā kārta (17. att.). Bez tam heterocistām vēl ir saglabājies veģetatīvās šūnas šūnapvalks. Biezajā daudzslāņainajā heterocistu apvalkā ir poras, kas savieno heterocistas ar veģetatīvajām kaimiņu šūnām pavedienā.

Heterocistu veidošanās no veģetatīvajām šūnām ir sarežģīts bioķīmisks process, kas sevī ietver RNS un specifisku olbaltumvielu sintēzi. Veidojoties heterocistām, pārkārtojas fotosintēzes aparāts (tilakoīdi pārgrupējas, palielinās to masa, degradējas otrās fotosistēmas komponenti, ar ko saistīts CO_2 fiksācijas un O_2 izdalīšanas spēju zudums), izzūd veģetatīvajām šūnām raksturīgie ieslēgumi (polifosfātu, glikogēna un ciānficīna granulas), kā arī aktivējas elpošana.

Heterocistas pavedienos vienmēr veidojas ik pēc noteikta šūnu skaita. Iegūtie eksperimentālie dati liecina, ka aerobos apstākļos ciānbaktēriju heterocistas ir slāpekļa fiksācijas centri. Tātad tās ir šūnas, kas diferencētas noteiktas funkcijas efektīvākai veikšanai. Fiksētais slāpeklis no heterocistām nonāk veģetatīvajās šūnās, no kurām heterocistas savukārt saņem oglekļa savienojumus.

6. Dažādu tipu sporas, kurās bieži apvienota vairošanās funkcija ar piemērošanos nelabvēlīgiem dzīves apstākļiem. Ciānbaktērijām var novērot a) hormosporas — daudzšūnu veidojumus ar blīvu apvalku, b) sporas jeb akinetas — atsevišķas šūnas ar blīvu apvalku, pie tam katra akineta veidojas no vienas veģetatīvās šūnas, c) endosporas, kas lielā daudzumā vei-

dojas mātšūnas iekšienē, d) eksosporas, kas atšķiras no endosporām ar to, ka veidošanās gaitā tās iznāk šūnas virspusē.*

Sporas jeb akinetas ciānbaktērijām vienlaicīgi ir vairošanās orgāni un, salīdzinot ar veģetatīvajām šūnām, veidojumi ar paaugstinātu izturību pret nelabvēlīgiem ārējiem apstākļiem, piemēram, pret izžūšanu un temperatūras paaugstināšanos. Akinetas ir lielākas par veģetatīvajām šūnām, tām ir blīvs daudzslāņains šūnapvalks ar augstu lipīdu un polisaharīdu saturu. Akinetās uzkrājas ciānficīna granulas un glikogēns, tām ir palielināts DNS daudzums (iegūti dati, kas liecina par akinetu poliploiditāti). Dažām pavedienu ciānbaktērijām akinetas novērotas vienmēr, un, iespējams, ka tās ir šo organismu dabiska attīstības stadija. Citām sugām akinetas attīstās tikai nelabvēlīgos apstākļos.

Dažas ciānbaktēriju sugas veido endosporas, ar kurām vairojas. Ne funkcionāli, ne pēc uzbūves ciānbaktēriju endosporas nav identas baktēriju endosporām. Ciānbaktēriju endosporas veidojas, norobežojoties citoplazmas rajoniem kopā ar tilakoīdiem un kodolvielu. Rezultātā izveidojas daudz sīku šūnu, kam apvalks sintezējas mātšūnas iekšpusē. Mātšūnas apvalkam plīstot vai pārgļotojoties, endosporas atbrīvojas.

Ciānbaktēriju pavedieni ir nezaroti vai zaroti, un zarojuma veidi var būt dažādi (16. att.). Tādējādi morfoloģiski visvairāk diferencēto ciānbaktēriju kultūrās var novērot dažādus šūnu tipus un to kombinācijas. Jāņem vērā, ka dažādie šūnu tipi vienā ciānbaktēriju kultūrā nomaina cits citu ne vien attīstības gaitā, bet arī atkarībā no kultivēšanas apstākļiem.

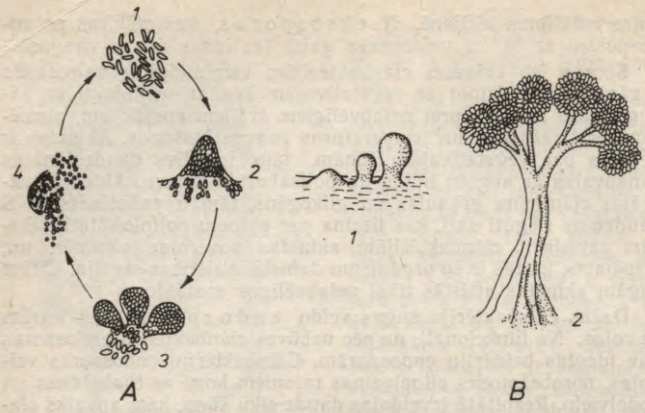
Nostoc muscorum gaismā ir pastāvīgs attīstības cikls, kas sastāv no vairākām stadijām. Katrai stadijai ir atšķirīga morfoloģija. Vispirms novēro kustīgas hormogonijas, tad šūnu sakopojumus bez noteikta sakārtojuma, tālāk sāk strauji augt pavedieni, kam seko to saskaldīšanās (daļēji hormogonijās), vienlaicīgi notiek arī gļotaino makstu sairšana, ciešo sakopojumu izzušana un heterocistas saturošo pavedienu satrūkšana. Kultivējot *N. muscorum* glikozes barotnē tumsā, tā aug ļoti lēni un veido nenoteiktu šūnu masu.

Vairākas morfoloģiski dažādas formas novēro citai labi izpētītai sugai — termofilam un kosmopolītam *Mastigocladus laminosus*. Atkarībā no kultivēšanas apstākļiem šīs ciānbaktērijas var būt atsevišķi koki, pavedieni ciešos kamolos un pavedieni ar neīstu zarošanos. Morfoloģiski diferencētu formu maiņa attīstības gaitā vērojama arī *Anabaena variabilis* un *Amorphonostoc punctiforme* kultūrās.

Tādējādi šūnu morfoloģisku diferencēšanos ciānbaktērijām var novērot vienas sugas kultūru robežās. Šīs diferencēšanās funkcijas un apmēri kultūru attīstības gaitā vēl nepietiekami izpētīti.

---

* Iegūtie dati liecina, ka eksosporas ir pumpurošanās rezultātā veidojušās sīkas meitšūnas.



18. att. Dažu mikobaktēriju augļķermeņi un attīstības cikla shēma. A. *Myxococcus* attīstības cikla shēma:

1 — veģetatīvās šūnas, kas aktīvi vairojas; 2 — šūnu sakopojums pirms augļķermeņa izveidošanās; 3 — augļķermenis; 4 — mikrocistas. B. Augļķermeņi: 1 — *Myxococcus;* 2 — *Chondromyces* (pēc *Schlegel,* 1972)

Specializētie baktēriju šūnu veidojumi (cistas un endosporas). Daudzām baktērijām ir veidojumi, kas nelabvēlīgos apstākļos palīdz tām ilgstoši izdzīvot, bet, apstākļiem uzlabojoties, pāriet atpakaļ aktīvā stāvoklī. Tās ir cistas un endosporas.

C i s t a s novēro dažādās baktēriju grupās: azotobakteram, spirohetām, miksobaktērijām un riketsijām. Cistu veidošanās vairumam miksobaktēriju ir attīstības cikla noteikta stadija (18. att., A). Pēc aktīvās vairošanās stadijas miksobaktēriju šūnas sakopojas un veido tā saucamos augļķermeņus. Augļķermeņos šūnas pāriet miera stāvoklī. Šīs šūnas — miksosporas — var morfoloģiski neatšķirties no veģetatīvajām šūnām, bet reizēm tajās rodas morfoloģiskas un citoloģiskas izmaiņas: pabiezinās šūnapvalks un izveidojas ar gļotām pārklātas īsas nūjiņas vai koki, kas ir optiski blīvi un stipri laužgaismu. Šādas morfoloģiski atšķirīgas mierā esošas miksobaktēriju šūnas sauc par m i k r o c i s t ā m. Mikrocistas funkcionāli ir, bet pēc uzbūves nav analogas baktēriju endosporām. Mikrocistas pret karsēšanu, žāvēšanu un dažādiem citiem fizikāliem faktoriem ir daudz izturīgākas nekā veģetatīvās šūnas.

Miksobaktēriju augļķermeņi var būt vai nu gļotu masa, kurā iegremdētas šūnas, vai arī samērā raksturīgi diferencēti veidojumi (sporangiji), kurus virs substrāta pacelļ vienkārši vai zaroti kātiņi (18. att., B).

E n d o s p o r a s. Endosporas veido *Bacillus, Clostridium, Desulfotomaculum, Sporosarcina* un dažas citas baktēriju ģintis. Bak-

tērijas veido sporas tad, kad vidē rodas sporu veidošanos inducējoši apstākļi. Uzskata, ka sporas nav sporu veidotāju baktēriju obligāta stadija. Var radīt apstākļus, kuros baktēriju šūnu augšana un attīstība daudzās ģenerācijās risēs bez sporu veidošanās stadijas.

Sporu veidošanos inducē dažādi faktori: barības vielu nepietiekamība vidē, pH un temperatūras izmaiņas, kā arī šūnas metabolisma produktu uzkrāšanās pārāk lielā koncentrācijā. Tomēr konkrētais indukcijas mehānisms vēl nav noskaidrots. Vislabāk izpētīta endosporu veidošanās *Bacillus* un *Clostridium* ģinšu baktērijām. Baktēriju endosporām raksturīga izturība pret augstu temperatūru, dažādu toksisku vielu iedarbību, radiāciju un citiem nelabvēlīgiem faktoriem. To izskaidro ar sporu, it īpaši ar sporu olbaltumvielu, augsto atūdeņotības pakāpi.

Katrā baktēriju šūnā veidojas viena spora (19. att.). Sporas veidošanās sākas ar veģetatīvās šūnas nukleoīdu morfoloģijas izmaiņām. Vairāki nukleoīdi (parasti divi) pāriet uz vienu šūnas galu, saplūst un veido kodolvielas pavedienu šūnas sporogēnajā zonā. Nav noskaidrota nukleoīdu saplūšanas bioloģiska nozīme. Ir zināms, ka šajā periodā DNS sintēze sākumā palēninās, bet pēc tam pavisam pārtraucas. Dažiem sporulētājiem aerobiem novērota ievērojamas daļas lielpolimērās DNS izdalīšanās no šūnām vidē. Konstatēta būtiska atšķirība starp veģetatīvo šūnu un sporu DNS nukleotīdu sastāvu. Sporu DNS satur vairāk guanīna un citozīna. Šie fakti liecina par ievērojamām izmaiņām šūnas ģenētiskajā aparātā pirms sporas veidošanās.

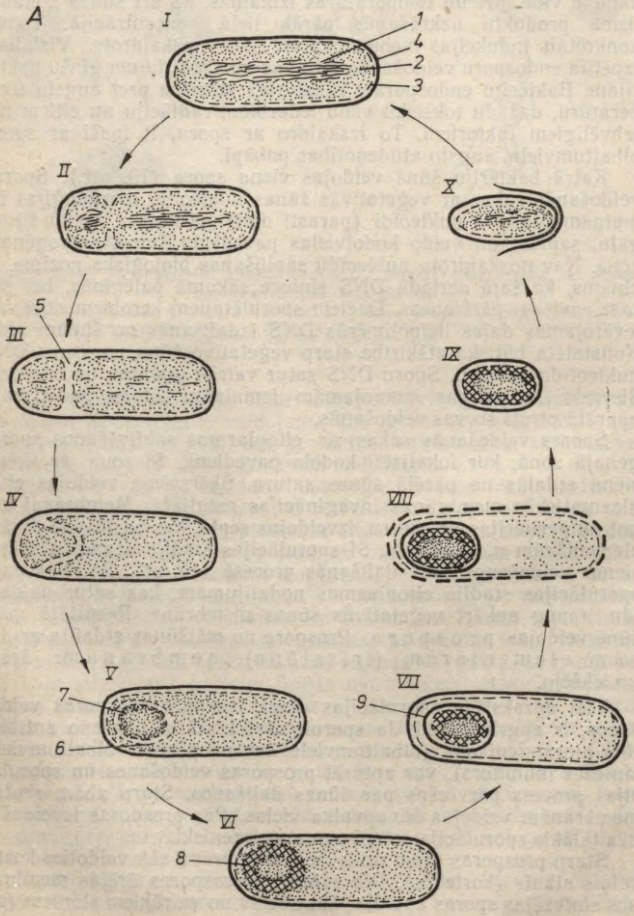
Sporas veidošanās sākas ar citoplazmas sablīvēšanos sporogēnajā zonā, kur lokalizēti kodola pavedieni. Šī zona ar šķērssienu atdalās no pārējā šūnas satura. Šķērssiena veidojas citoplazmatiskās membrānas invaginācijas rezultātā. Membrānai augot no perifērijas uz centru, izveidojas septa, kas sastāv no divām elementārām membrānām. Šī sporulācijas stadija atgādina šķērssienas veidošanos šūnu dalīšanās procesā (15. att., B). Nākošajā sporulācijas stadijā citoplazmas nodalījumam, kas satur nukleoīdu, apaug apkārt veģetatīvās šūnas membrāna. Rezultātā mātšūnā veidojas p r o s p o r a. Prospora no mātšūnas atdalīta ar d i v ā m e l e m e n t ā r ā m (t r ī s s l ā ņ u) m e m b r ā n ā m: ārējo un iekšējo.

Visi aprakstītie sporulācijas etapi, ieskaitot prosporas veidošanos, ir apgriezeniski. Ja sporulējošai kultūrai pievieno antibiotiku hloramfenikolu (olbaltumvielu un membrānu olbaltumvielu sintēzes inhibitors), var apturēt prosporas veidošanos un sporulācijas process pārvēršas par šūnas dalīšanos. Starp abām septas membrānām veidojas šūnapvalka vielas. Pēc prosporas izveidošanās tālākie sporulācijas etapi nav apgriezeniski.

Starp prosporas ārējo un iekšējo membrānu sāk veidoties kortikālais slānis (kortekss). Pēc tam virs prosporas ārējās membrānas sintezējas sporas apvalks, kas sastāv no vairākiem slāņiem (no

viena līdz trīs). Sporu apvalka slāņu skaits, biezums un uzbūve dažādām sporu veidojošo baktēriju sugām ir atšķirīgi. Sporu apvalka veidošanā piedalās sporas ārējā membrāna un mātšūnas protoplasts.

Daudzām baktērijām virs sporas apvalka ir īpašs veidojums — eksosporiums, kura uzbūve atkarīga no baktēriju sugas. Eksospo-

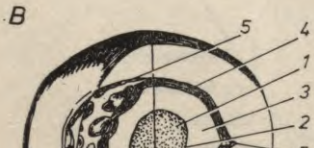


riums bieži sastāv no daudziem slāņiem ar atšķirīgu mikrostruktūru. Visi sporas segapvalki aptver protoplastu mātšūnas iekšienē. Segslāņos ir aptuveni puse visas sporas sausnes. Pēc sporas izveidošanās šūnapvalks izšķīst (līze) un spora nonāk vidē.

Eksosporiums sastāv no lipīdiem un olbaltumvielām. Iespējams, ka tam ir papildu barjeras funkcija, aizsargājot sporu no ārējās iedarbības un regulējot dažādu vielu iekļūšanu sporā. Tomēr vēl nav datu, kas par to liecinātu. Mehāniska eksosporiuma atdalīšana nerada sporas bojājumus. Šādām sporām dīgšanas spējas ir tādas pašas kā sporām, kurām eksosporiums nav atdalīts.

Sporas apvalks satur galvenokārt olbaltumvielas, bez tam arī nelielu daudzumu lipīdu un glikopeptīdu. Salīdzinājumā ar veģetatīvās šūnas olbaltumvielām apvalka olbaltumvielas satur daudz cistīna. Iespējams, ka disulfīdu saites, kas veidojas starp cistīna atlikumiem, paaugstina sporu apvalka olbaltumvielu mehānisko izturību. Sporu apvalki ir nejutīgi pret dažādu lītisku fermentu iedarbību. To galvenais uzdevums ir sporu aizsargāšana pret nelabvēlīgiem apstākļiem. Sporu apvalki pasargā sporas no priekšlaicīgas izdīgšanas. Izrādās, ka ir arī mutantu sporas bez apvalka. Tās dīgst tūlīt pēc izkļūšanas no mātšūnas, kaut arī apstākļi augšanai nav labvēlīgi.

Korteksss sastāv galvenokārt no glikopeptīda molekulām. Bez tam korteksā ir liels daudzums dipikolīnskābes. Dipikolīnskābi satur tikai sporas, veģetatīvajās šūnās tās nav. Dipikolīnskābe var būt līdz 15% no kopējā sporas sausnes daudzuma. Uzskata, ka šim savienojumam ir liela loma sporu termoizturīgumā, kā arī protoplasta miera stāvokļa stabilizācijā. Sporai dīgstot, no korteksa daļas, kas piegul iekšējai citoplazmatiskajai membrānai, veidojas veģetatīvās šūnas šūnapvalks. Sporas protoplasts satur veselu genomu (DNS), RNS un fermentu sistēmas, kas nodrošina elpošanu un augšanu. Lai gan spora satur visus vajadzīgos fermentus, to aktivitāte ir ārkārtīgi zema.



19. att. Sporulējošo baktēriju attīstības cikls (A) un endosporas uzbūve (B): A. I — veģetatīvā šūna; II — citoplazmatiskās membrānas invaginācija; III — sporas šķērssienas (septas) veidošanās; IV — prosporas dubultās membrānas sistēmas veidošanās; V — izveidojusies prospora; VI — korteksa veidošanās; VII — sporapvalka veidošanās; VIII — mātšūnas līze; IX — briva nobriedusi spora; X — sporas dīgšana; 1 — nukleoīds; 2 — citoplazma; 3 — citoplazmatiskā membrāna; 4 — šūnapvalks; 5 — sporas septa; 6 — sporas ārējā membrāna; 7 — šūnas iekšējā membrāna; 8 — korteksss; 9 — sporapvalks. B. 1 — sporas serde; 2 — sporas iekšējā membrāna; 3 — korteksss; 4 — sporas ārējā membrāna; 5 — sporapvalks, kas sastāv no vairākām kārtām; 6 — eksosporiums (pēc Дуда, 1974; *Lechevalier, Pramer*, 1971)

Nepilnīgi izpētīti ir sporulācijas bioķīmiskie procesi. Zināms, ka sporulāciju kontrolē mātšūnas ģenētiskais aparāts, kas satur par šī procesa atsevišķiem posmiem atbildīgos gēnus. Pēc mūsdienu datiem, sporulāciju kontrolē vairāk nekā 100 gēnu. Vielas, no kurām veidojas spora, daļēji sintezējas *de novo,* daļēji nāk no mātšūnas gatavā veidā. Iegūti dati par to, ka specifiskā sporu viela — dipikolīnskābe — veidojas no baktēriju šūnapvalka mureīna kompleksā ietilpstošās diaminopimelīnskābes.

Izveidojušās baktēriju endosporas var ilgstoši saglabāt dzīvotspēju — simtiem (bet varbūt pat tūkstošiem) gadu.* Labvēlīgos apstākļos sporas dīgst un veidojas veģetatīvā šūna. Sporu dīgšana ir process, kas saistīts ar sarežģītām bioķīmiskām un fizioloģiskām pārvērtībām. Tā sākas ar intensīvu ūdens uzņemšanu un sporas uzbriešanu. Pirmajā dīgšanas posmā aktivējas fermenti, it īpaši lītiskie, strauji pieaug elpošanas intensitāte, t. i., mobilizējas enerģija, izmainās ķīmiskais sastāvs — izzūd dipikolīnskābe. Sporai dīgstot, zūd $^1/_3$ sākotnējās masas. Nākošajos posmos noārdās kortekss, plīst sporas apvalks, spora dīgst, tiek pabeigta šūnapvalka veidošana un izveidojusies veģetatīvā šūna dalās (19. att.).

Iepriekš norādīts, ka baktēriju endosporām ir raksturīga termoizturība: dažu baktēriju sugu sausas sporas ieļ bojā 2 stundās 165 °C temperatūrā, beļ pārkarsētā tvaikā 121 °C temperatūrā — 15 minūtēs.** Šī iemesla dēļ galvenā problēma pārtikas produktu un citu materiālu sterilizācijā ir sporu iznīcināšana. Šī uzdevuma risināšanā ļoti svarīgas ir zināšanas par sporulāciju un sporu dīgšanu veicinošiem faktoriem.

---

* Dzīvotspējīgas sporas izolētas no mamutu liķiem un ēģiptiešu mūmijām, kuru vecumu skaita gadu tūkstošos.

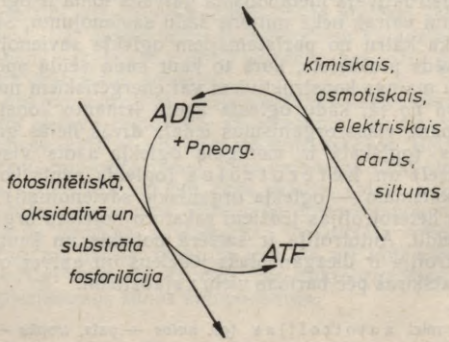
** Aprakstītas sporas, kuras saglabājušas dzīvotspēju pēc tam, kad 20 min vārītas koncentrētā sālsskābē.

5. NODAĻA

PROKARIOTU METABOLISMA VISPĀRĪGAIS RAKSTUROJUMS

Prokarioto mikroorganismu dzīves veids ir pastāvīga savas biomasas veidošana. Šūnā norisošo procesu kopumu, kas nodrošina tās biomasas veidošanos, sauc par vielu maiņu jeb metabolismu.

Šūnu metabolismā ir divas dažādas virzības reakciju plūsmas: enerģētiskais metabolisms (katabolisms) un konstruktīvais metabolisms (anabolisms). Enerģētiskais metabolisms ir reakciju plūsma, kurā enerģija mobilizējas un uzkrājas ATF un citu ar enerģiju bagātu savienojumu veidā. Šo enerģiju šūna var izmantot biosintēzes reakcijās. Konstruktīvais metabolisms — reakciju plūsma, kuru rezultātā no uzņemtajām vielām sintezējas šūnu vielas; šajā procesā tiek patērēta brīvā enerģija, kas uzkrāta ATF vai citos ar enerģiju bagātos savienojumos. Konstruktīvie un enerģētiskie procesi šūnā noris vienlaicīgi. Vairumam prokarioto mikroorganismu tie savā starpā cieši saistīti un grūti nodalāmi. Tomēr dažiem prokariotiem ir atsevišķa reakciju plūsma, kas kalpo tikai enerģijas ieguvei vai tikai biosintēzei.



20. att. Sakarība starp ATF patērējošiem un ATF veidojošiem procesiem

Sakari starp konstruktīvajiem un enerģētiskajiem procesiem realizējas pa vairākiem kanāliem. Galvenais no tiem — enerģētiskais kanāls. Katabolisma reakcijas sagādā enerģiju, kas nepieciešama dažādu šūnas vielu biosintēzei un citām ar enerģijas patēriņu saistītām šūnas funkcijām (20. att.). Bieži biosintēzes reakcijām bez enerģijas vajadzīga arī reducētāja — ūdeņraža (elektronu) — pievadīšana. Arī reducētāja avots ir enerģētiskā metabolisma reakcijas. Un beidzot, enerģētiskajiem un konstruktīvajiem procesiem var būt vienādi starpposmi vai starpprodukti (kaut arī reakciju plūsmas virzība katrā no ceļiem ir atšķirīga). Tas rada starpproduktu izmantošanas iespējas katrā metabolisma ceļā. Šādus starpproduktus ieteikts saukt par amfibolītiem, bet abām plūsmām vienādās reakcijas — par amfiboliskām. Pēc A. Kluivera *(A. Kluyver)* ieteikuma svarīgākos metabolītus, kas veidojas metabolismu ceļu krustpunktos un pilda daudzveidīgas metabolistiskās funkcijas, sauc par centrabolītiem.

Gan enerģētiskajam, gan konstruktīvajam prokariotu metabolismam raksturīga ārkārtīga daudzveidība, jo šīs dzīvības formas par enerģijas avotiem un substrātiem ķermeņa vielu veidošanai spēj izmantot ļoti plašu organisko un neorganisko savienojumu klāstu. Bez tam metabolisma daudzveidības pamatā ir arī substrātu dažādie izmantošanas ceļi, jo atkarībā no apstākļiem viens substrāts var metabolizēties pa dažādiem ceļiem.

Konstruktīvais metabolisms

Visi dzīvie organismi ir veidoti no oglekļa savienojumiem, tāpēc arī konstruktīvajā metabolismā galvenā loma ir ogleklim. Patlaban zināmi vairāk nekā miljons šādu savienojumu. Šķiet, varam apgalvot, ka katru no pazīstamajiem oglekļa savienojumiem var izmantot kāds prokariots, kurš to kaut kādā veidā spēj izmantot savas vielu maiņas konstruktīviem vai enerģētiskiem mērķiem.

Atkarībā no tā, kādu oglekļa avotu izmanto konstruktīvajam metabolismam, visus organismus iedala divās lielās grupās: autotrofos (ogļskābe ir vienīgais oglekļa avots visu ķermeņa vielu sintēzei) un heterotrofos (oglekļa avots konstruktīvajam metabolismam — oglekļa organiskie savienojumi).* Tā autotrofijas un heterotrofijas jēdzieni raksturo noteiktu organismu barošanās veidu. Autotrofija ir samērā noteikts un šaurs jēdziens, bet heterotrofija ir diezgan plašs jēdziens un aptver organismus, kas stipri atšķiras pēc barības vielu vajadzībām.

---

* Pirmo reizi autotrofijas (gr. *autos* — pats, *trophe* — barība) un heterotrofijas (gr. *heteros* — cits, *trophe* — barība) jēdzienus lietoja, lai pretstatītu augu un dzīvnieku dzīves veidu.

Visaugstākā heterotrofijas pakāpe ir prokariotiem — obligātiem iekššūnu parazītiem, t. i., organismiem, kas var dzīvot tikai citās dzīvās šūnās. Pie tādiem pieder *Rickettsiales* un *Chlamydiales* rindu baktērijas. Pateicoties parazītiskajam dzīves veidam, vairāki metabolisma ceļi šiem organismiem reducējušies, tāpēc tie ir pilnīgi atkarīgi no saimnieka šūnas metabolisma.

Pētot psitakozes ierosinātāju, kas pieder *Chlamydia* ģintij, atklājās, ka tam nav pašam savas ATF—ADF sistēmas, fosfotransferāzes, kā arī glikozes un trikarbonskābju cikla fermentu. Tajā pašā laikā šiem organismiem atrasti fermenti, kas nepieciešami vairāku šūnas komponentu biosintēzei. Acīmredzot šo organisma atkarību no saimnieka šūnas pirmām kārtām nosaka sava enerģētiskā metabolisma trūkums.

Citus parazitāros organismus izdodas kultivēt mākslīgās barotnēs, kurām ir ļoti sarežģīts sastāvs. Barotnes vienmēr satur olbaltumvielas vai to nepilnīgas hidrolīzes produktus (peptīdus), pilnu vitamīnu komplektu, nukleīnskābju fragmentus utt. Šādu barotņu sagatavošanai izmanto gaļas hidrolizātus, asinis vai serumu. Tādas parazitāro organismu formas, kas piemērotos apstākļos spēj augt ārpus saimnieka šūnas, sauc par fakultatīviem parazītiem.

Nākošā lielā organismu grupa ir saprofīti* — heterotrofi, kas nav atkarīgi no citiem organismiem tieši, bet kuriem vajadzīgi gatavi organiskie savienojumi. Tie izmanto citu organismu darbības produktus vai trūdošus augu un dzīvnieku audus. Lielākā daļa baktēriju ir saprofīti.

Saprofītiem ir samērā atšķirīgas barības vajadzības. Šajā grupā ir organismi, kas var augt tikai sarežģītos bioloģiskos substrātos, piemēram, pienā, nobeigušos dzīvnieku līķos, pūstošās augu atliekās, t. i., tiem obligāti barības elementi ir ogļhidrāti, organiskais slāpeklis aminoskābju komplekta veidā, visi vai daļa vitamīnu, nukleotīdi vai gatavi komponenti to sintēzei (slāpekļa bāzes, pentozes). Lai apmierinātu šo heterotrofu vajadzību pēc barības elementiem, parasti tos kultivē barotnēs, kas satur gaļas hidrolizātus, augu ekstraktus, sūkalas.

Sastop mikroorganismus, kuru augšanai nepieciešams samērā neliels skaits gatavu organisko savienojumu, ko tie paši nespēj sintezēt. Galvenokārt — vitamīni un aminoskābes. Beidzot, ir arī tādi heterotrofi mikroorganismi, kam vajadzīgs tikai viens oglekļa organiskais avots. Tas var būt kāds cukurs, spirts, skābe vai cits oglekli saturošs savienojums. Pārējie barotnes komponenti — minerālais slāpeklis amonija savienojuma vai nitrāta veidā, fosfāts, sulfāts, mangāns, dzelzs, magnija joni, kā arī tādi elementi, kuri šūnām vajadzīgi mikrodaudzumos. Šie mikroorganismi paši spēj sintezēt nepieciešamos šūnas komponentus.

---

* Jēdziens saprofīti cēlies no grieķu vārda *sapros* — pūstošs un *phyton* — augs.

Heterotrofajiem mikroorganismiem barotnē vajadzīgi gatavi organiskie savienojumi, un tie pēc biosintēzes spēju attīstības pakāpes atšķiras no tiem heterotrofajiem mikroorganismiem, kam barības prasības ir minimālas un nepieciešams ne vairāk kā viens organisks oglekļa savienojums. Tomēr ķīmiskās organizācijas līmenis visiem brīvi dzīvojošiem šūnu organismiem ir vienāds.

Visaugstāk attīstītas biosintēzes spējas ir autotrofo organismu grupai, jo tie no ogļskābes spēj sintezēt visus šūnas komponentus. No iepriekš minētā redzams, ka prokariotu pasaulē nav krasas robežas starp autotrofajiem un heterotrofajiem organismiem, tāpat kā nav krasas robežas starp organiskajiem un neorganiskajiem savienojumiem vienoglekļa savienojumu rindā (CO_2, CO, HCOOH, HCHO, CH_3OH, CH_4). Katrs šīs rindas savienojums var būt oglekļa avots noteiktai prokariotu grupai. Jēdzienu autotrofija tomēr izdevīgi izmanto konkrēta konstruktīvā metabolisma tipa apzīmēšanai, jo evolūcijas procesā tas specifiski saistījies ar noteikta veida enerģētiskajiem procesiem. Pie tam prokariotiem izveidojušies tādi metabolisma tipi, kādu nav augstāk organizētām formām.

Brīvi dzīvojošo šūnu formu ķīmiskās organizācijas vienādais līmenis liecina par to, ka visas šūnas neatkarīgi no struktūras organizācijas līmeņa uzbūvētas no samērā ierobežota skaita vienveidīgu zemmolekulāru ķīmisku savienojumu. Šie savienojumi pieder pie četrām pamatgrupām: ogļhidrātiem, lipīdiem, aminoskābēm un mononukleotīdiem. Tie ir ķīmiskie «būvbloki», no kuriem uzbūvēti šūnu polimēri. Polimēru veidošanās stadijā pēc funkcijas un uzbūves dažādie šūnas metabolīti sintezējas, dažādi kombinējoties būvblokiem. Milzīgā daudzuma sugu un funkcionāli specifisko olbaltumvielu pamatā ir 20 aminoskābju kombinācijas, bet, lai šifrētu visu ģenētisko informāciju vienā šūnā vai daudzšūnu organismā, pietiek ar 4 nukleotīdu kombinācijām.

Ogļhidrātu sintēze. Ja mikroorganismus kultivē barotnēs, kur oglekļa avots ir C_1, C_2 vai C_3 savienojumi, tad nepieciešamie cukuri (pirmkārt, C_6 un C_5) tiem jāsintezē no šiem oglekļa avotiem. Barotnēs, kurās vienīgais oglekļa avots ir CO_2, autotrofiem cukuri sintezējas Kalvina cikla reakcijās (236. lpp.). Barotnēs ar C_2 un C_3 savienojumiem heterotrofi nepieciešamo cukuru sintēzei zināmā mērā izmanto katabolisma plūsmas reakcijas, piemēram, glikolīzes reakcijas. Tā kā dažas šī ceļa reakcijas ir neapgriezeniskas, tad to heterotrofo mikroorganismu šūnās, kas spēj izmantot C_2 un C_3 savienojumus (spirtus un skābes), ir izveidojušās speciālas fermentatīvas reakcijas, kas ļauj apiet šīs katabolistiskā ceļa neapgriezeniskās reakcijas. Tādējādi prokariotajos mikroorganismos nepieciešamie monosaharīdi sintezējas, šūnā esošā katabolisma aparāta izmantošanu kombinējot ar speciālām reakcijām, kas kalpo tikai biosintēzei.

Prokariotiem ir labi attīstīta cukuru savstarpējo pārvērtību fermentatīvo reakciju sistēma. Šīs reakcijas ir īpatnējas, jo tajās vien-

mēr notiek nevis brīvu cukuru, bet gan to nukleozīddifosfoatvasinājumu savstarpējās pārvērtības. Cukuru nukleozīddifosfoatvasinājumi veidojas no nukleozīdtrifosfātiem un cukura-1-fosfātiem šāda tipa neapgriezeniskās reakcijās: nukleozīdtrifosfāts+cukura-1-fosfāts⟶nukleozīddifosfātcukurs+pirofosfāts. Šie nukleozīddifosfāti pārnes glikozilgrupas. Mikroorganismos pārnesēja funkciju pilda dažādi nukleozīddifosfāti: ADF, GDF, CDF un UDF.

Polisaharīdi veidojas, cukura atlikumam no nukleozīddifosfātcukura pievienojoties akceptora molekulai pēc šādas shēmas: nukleozīddifosfātcukurs + (cukurs)n ⟶ nukleozīddifosfāts + (cukurs)n+1.

Lipīdu biosintēze. Lipīdu grupā apvienoti savienojumi ar dažādām ķīmiskajām īpašībām: tauki (glicerīna un taukskābju esteri), augstmolekulāras taukskābes, vaski (augstāko taukskābju un spirtu esteri), karotinoīdi, kā arī daži vitamīni un to priekšteči. Lipīdi ūdenī nešķīst, bet šķīst organiskajos šķīdinātājos. Prokariotos lipīdi ir šūnu membrānu un šūnapvalka sastāvā, kā arī kalpo par šūnas rezerves vielām.

Taukskābes, kurām ir pāra skaits oglekļa atomu, sintezējas, acetil-KoA molekulai secīgi pievienojoties C_2 atlikumiem. Vispirms no acetil-KoA veidojas malonil-KoA. Malonil-KoA sintēzes ceļi ir dažādi. Vienā no tiem karboksilējas acetil-KoA metilgrupa, ko katalizē biotīnsaturošs ferments acetil-KoA-karboksilāze:

$$CH_3—CO\sim S—KoA + CO_2 + ATF \longrightarrow$$
$$\longrightarrow HOOC—CH_2—CO\sim S—KoA + ADF + Pn$$

Acetilgrupas tālāk saistās ar acilpārnesējām olbaltumvielām (APO), un veidojas tioesteri. Nākošais posms — divu acilgrupu kondensācija, kuru gaitā atšķeļas karboksilgrupa:

$$\underset{\text{acetil-APO}}{CH_3—CO\sim S—APO} + \underset{\text{malonil-APO}}{HOOC—CH_2—CO\sim S—KoA} \longrightarrow$$
$$\longrightarrow \underset{\text{acetoacetil-APO}}{CH_3—CO—CH_2—CO\sim S—APO} + CO_2 + HS—APO$$

Pēc tam fermentatīvu reakciju sērijā notiek acetoacetil-APO oksidēto oglekļa atomu reducēšana:

$$1)\ CH_3-CO-CH_2-CO\sim S-APO + NADF\cdot H_2 \xrightarrow{\text{kondensējošais ferments}}$$
$$\longrightarrow \underset{\text{3-oksibutiril-APO}}{CH_3-CHOH-CH_2-CO\sim S-APO} + NADF^+ ;$$

$$2)\ CH_3-CHOH-CH_2-CO\sim S-APO \xrightarrow{\text{krotonāze}}$$
$$\longrightarrow \underset{\text{krotonil-APO}}{CH_3-CH=CH-CO\sim S-APO} + H_2O;$$

$$3)\ CH_3-CH=CH-CO\sim S-APO+NADF\cdot H_2 \rightarrow$$
$$\rightarrow \underset{butiril-APO}{CH_3-(CH_2)_2-CO\sim S-APO}.$$

Butiril-APO kondensējas ar jaunu malonil-APO molekulu, reakcijas produkts reducējas, un izveidojas C_6 taukskābes molekula. Iepriekš aprakstītās pakāpeniskās C_2 atlikumu pievienošanas rezultātā sintezējas taukskābes, kas parasti satur 16—18 oglekļa atomus. Dažās baktēriju grupās var sintezēties taukskābes, kas satur līdz 30 oglekļa atomu.

Maz zināms par faktoriem, kas nosaka taukskābes garumu. Iespējams, taukskābes sintēze pārtraucas tāpēc, ka sintezējamā taukskābe vairāk neatbilst acilpārnesējai olbaltumvielai vai kādam no fermentiem.

Taukskābes, kurām ir nepāra skaits oglekļa atomu, sintezējas, sākumā kondensējoties propionil-APO ar malonil-APO:

$$CH_3-CH_2-CO\sim S-APO+HOOC-CH_2-CO\sim S-APO\longrightarrow$$
$$\longrightarrow CH_3-(CH_2)_3-CO\sim S-APO$$

Lielākai daļai baktēriju lipīdi satur zināmu daudzumu nepiesātinātu taukskābju, t. i., skābes ar vienu, divām vai trim dubultsaitēm. Dubultsaišu veidošanās skābes molekulā var notikt dažādi. Viens no šiem ceļiem atklāts dažās baktēriju grupās, tam nepieciešama molekulārā skābekļa piedalīšanās:

$$\underset{palmitīn\text{-}KoA}{CH_3-(CH_3)_{14}-CO\sim S-KoA}+O_2+NADF\cdot H_2\longrightarrow$$
$$\longrightarrow CH_3-(CH_2)_5-CH=CH-(CH_2)_7-CO\sim S-KoA+2H_2O+$$
$$+NADF^+$$

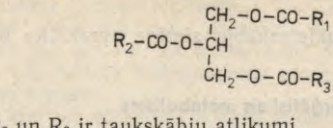
Papildu dubultsaites tajā pašā molekulā var veidoties analogā reakcijā, piedaloties tam pašam fermentam.

Pseudomonas, Lactobacillus un obligāti anaerobajās baktērijās funkcionē cits dubultsaišu veidošanās mehānisms. Dubultsaites skābes molekulā rodas tās sintēzes sākuma stadijā 3-oksiskābes dehidratācijas rezultātā (sk. 2. reakciju 61. lpp.). Pēc tam notiek skābes molekulas oglekļa ķēdes pagarināšanās līdz atbilstošam garumam.

Triglicerīdu sintēzes ceļi ir atšķirīgi un sastāv no vairākiem posmiem. Viens no ceļiem ir šāds: substrāts ir fosfodioksiacetons (glikolīzes starpprodukts), tam reducējoties, veidojas 3-fosfoglicerīns:

$$CH_2OH-CO-CH_2OP+NAD\cdot H_2\longrightarrow CH_2OH-CHOH-CH_2OP+$$
$$+NAD^+$$

Pakāpeniski pie 3-fosfoglicerīna molekulas pievienojas kofermenta A un taukskābju esteri, kā rezultātā izveidojas triglicerīds:



kur R_1, R_2 un R_3 ir taukskābju atlikumi.

Aminoskābju biosintēze. Vairākums prokariotu spēj sintezēt visas šūnu olbaltumvielu sastāvā ietilpstošās aminoskābes. Aminoskābju biosintēzē oglekļa skeleti ir dažādu metabolisma ceļu (no trikarbonskābju cikla, oksidatīvā pentozofosfāta cikla u. c.) starpprodukti. Aminoskābes sintēzes pēdējā posmā ar aminēšanas vai pāraminēšanas reakcijām nākamās aminoskābes molekulā nonāk slāpeklis. Šajā gadījumā amonija jons iekļaujas organiskās vielas molekulā un veidojas L-glutamīnskābe, L-asparagīnskābe, L-alanīns un L-glutamīns. Pārējās aminoskābes sintezējas pāraminēšanas reakcijās, kur viena no šo četru iepriekš minēto aminoskābju aminogrupām tiek pārnesta uz organisko vielu molekulām — sintezējamo aminoskābju priekštečiem.

Ja slāpekļa avots ir nitrātu vai molekulārais slāpeklis, tam pirms ieslēgšanās aminoskābēs ir jāreducējas. Šo slāpekļa formu reducēšanās notiek vairākos posmos, un beigās veidojas amonija slāpeklis.

Mononukleotīdu sintēze. Šūnu nukleīnskābes (RNS, DNS) sastāv no mononukleotīdiem. Bez tam mononukleotīdi ietilpst vairāku kofermentu sastāvā un tādā veidā piedalās dažādos katalītiskajos procesos.

Centrālā vieta mononukleotīdu biosintēzē ir purīnu un pirimidīnu bāzu sintēzei. Vairums mikroorganismu šos savienojumus spēj sintezēt no zemmolekulāriem komponentiem *de novo*. Purīnu un pirimidīnu mononukleotīdi sintezējas pa savstarpēji n e a t k a r ī g i e m ceļiem. Purīnu nukleotīdu sintēzē secīgu fermentatīvu reakciju rezultātā veidojas inozīnskābe, no kuras pēc attiecīgām purīna gredzena ķīmiskām modifikācijām sintezējas adenilskābe (AMF) un guanilskābe (GMF). *De novo* sintēzē pirmais pirimidīnu nukleotīds ir orotidilskābe, kurai dekarboksilējoties veidojas uridilskābe (UMF). Uridilskābe ir citidilnukleotīdu priekštece. Citidilnukleotīdu sintēze notiek tikai trifosfātu līmenī, tāpēc vispirms no UMF rodas UTF, bet, pēdējam aminējoties, — CTF.

Atbilstošajiem ribonukleotīdiem reducējoties d i f o s f ā t u līmenī, veidojas dezoksiribonukleotīdi (dažām baktērijām šis process noris trifosfātu līmenī). DNS specifiskais nukleotīds — timidilskābe — sintezējas, fermentatīvi metilējoties dezoksiuridilskābei.

Daudzi mikroorganismi spēj izmantot barotnes gatavās purīnu un pirimidīnu bāzes, to nukleozīdus un nukleotīdus: šiem mikro-

organismiem ir atbilstoši fermenti, kas katalizē šādus eksogēno purīnu un pirimidīnu atvasinājumu izmantošanas ceļa posmus: bāze ⇄ nukleozīds ⇄ nukleotīds (mono ⇄ di ⇄ trifosfāts).

Olbaltumvielu un nukleīnskābju sintēze aprakstīta 6. nodaļā.

Enerģētiskais metabolisms

Prokarioto mikroorganismu enerģētisko procesu apjoms ievērojami pārsniedz biosintētisko procesu apjomu. To norise rada būtiskas izmaiņas vidē, jo visbiežāk mikroorganismu enerģētiskie procesi notiek zināmā mērā ārpus šūnas, bet, piemēram, dzīvniekiem šie procesi koncentrēti šūnu iekšienē. Daudzveidīgas un neparastas ir prokariotu enerģētiskās iespējas un enerģētiskās eksistences veidi. Tas viss ierosinājis pētniekus sevišķu uzmanību veltīt prokariotu enerģētiskā metabolisma pētījumiem.

Pirms sākam iztirzāt prokarioto mikroorganismu enerģētisko metabolismu no evolucionārā viedokļa, jāatgādina daži bioenerģētikas pamatjēdzieni. Tiks sniegts arī prokariotu enerģētisko procesu vispārīgais raksturojums.

Daži bioenerģētikas jēdzieni. Bioenerģētika pēta enerģijas pārvērtības dzīvos organismos, t. i., bioloģisko sistēmu termodinamiku. Termodinamika pamatojas uz vairākiem vienkāršiem principiem (likumiem), kuri attiecināmi uz jebkuru procesu, kas noris dzīvajās un nedzīvajās sistēmās.* Izolētas sistēmas kopīgā enerģija nemainās nevienā šai sistēmā norisošajā procesā, t. i., pirmais termodinamikas likums ir likums par enerģijas saglabāšanos. Otrs termodinamikas likums nosaka zināmus ierobežojumus sistēmas enerģijas spontānās pārvēršanās iespējām, un to var formulēt šādi: visi procesi tiecas sistēmas un apkārtējās vides kopīgās entropijas pieaugšanas virzienā.

Entropija — sistēmas iekšējās enerģijas nekārtības mērs, t. i., tā nosaka sistēmas haotiskuma pakāpi katrā dotajā momentā. Entropijas lielums norāda to sistēmas iekšējās enerģijas daļu, kura nevar tikt pārvērsta par darbu. Pamatojoties uz otro termodinamikas likumu, ar lielu varbūtību var paredzēt noteikta procesa (piemēram, ķīmiskās reakcijas) norises virzienu sistēmā. Entropijas izmaiņas sistēmā un apkārtējā vidē ne vienmēr ir viegli izmērīt.

Procesa virziena paredzēšanai izdevīgi noteikt sistēmas brīvās enerģijas izmaiņas (ΔG). Brīvā enerģija ir sistēmas kopīgās enerģijas tā daļa, ko var pārvērst darbā. Apstākļos, kad nemainās sistēmas temperatūra, spiediens un tilpums, kā tas ir,

---

* Par sistēmu termodinamikā sauc vielas kopumu, kas ir pētāmais objekts. Tas var būt Visums kopumā, atsevišķs organisms vai viena šūna. Visu, kas atrodas ārpus pētāmās sistēmas, apzīmē par apkārtējo vidi.

piemēram, ķīmiskajām reakcijām atšķaidītos ūdens šķīdumos un dzīvā organismā, spontāni norisēs tie procesi, kas izraisa brīvās enerģijas samazināšanos sistēmā, t. i., procesi, kuros brīvās enerģijas izmaiņas ir negatīvs lielums ($-\Delta G$). Šādus procesus sauc par eksergoniskiem. Procesus, kuros ΔG ir pozitīvs lielums, sauc par endergoniskiem. Šie procesi nevar norisēt spontāni. Lai notiktu endergoniskie procesi, enerģija sistēmai jāpievada no ārpuses.

Katru ķīmisko reakciju raksturo noteiktas standarta brīvās enerģijas izmaiņas ($\Delta G_0'$), t.i., brīvās enerģijas izmaiņas standarta temperatūras un spiediena apstākļos, izejvielu un reakcijas produktu 1M koncentrācijā un ar vides pH 7,0. Piemēram, $\Delta G_0'$ ATF hidrolīzei ir $-7{,}3$ kcal (izejvielu un reakcijas produktu 1M koncentrācijā, 37° temperatūrā, pH 7,0, Mg^{2+} jonu pārākumā).* Biologs pēc brīvās enerģijas izmaiņām var analizēt bioloģiskos procesus. Bioloģiskajās sistēmās, vienalga, vai tas ir vienšūnas mikroorganisms, vai augstākais organisms ar sarežģītu organizāciju, bioenerģētikas likumi ir vienoti, tāpēc bioenerģētikas pamatjēdzienus var attiecināt uz kādu abstraktu šūnu kā bioloģisko sistēmu.

Bioloģiskajās sistēmās izšķir trīs galvenos enerģijas pārvēršanās veidus: 1) gaismas enerģijas pārvēršanos ķīmiskajā enerģijā, kas uzkrājas reducētu oglekļa savienojumu molekulās (fotosintēze); 2) reducēto oglekļa savienojumu un dažu neorganisku savienojumu ķīmiskās enerģijas pārvēršanos bioloģiski pieejamā makroerģisko saišu enerģijā; 3) makroerģisko saišu ķīmiskās enerģijas izmantošanu šūnā dažāda veida darba (ķīmiskā, mehāniskā, osmotiskā un elektriskā) veikšanai.

Siltuma enerģiju organismi nevar izmantot darba veikšanai. Lai siltumu varētu izmantot par enerģijas avotu, jābūt lielai temperatūru starpībai, kā tas ir mūsdienu siltuma mašīnās. Dzīvajās sistēmās tāda temperatūru starpība (ap 100°) nav iespējama.

Par darba avotu organismiem var būt tikai ķīmiskā enerģija, tāpēc no bioenerģētikas viedokļa dzīvās sistēmas var uzskatīt par hemodinamiskām mašīnām. Enerģija, kas atbrīvojas eksergonisko reakciju norisē, tikai tad kļūst pieejama šūnai, kad tā tiek izmantota ar enerģiju bagātu savienojumu sintēzei.

Prokariotajos mikroorganismos ir vairāki ar enerģiju bagātu savienojumu tipi. Tie ir fosforskābes atvasinājumi, piemēram, nukleozīdtrifosfāti (ATF, GTF, UTF) un acilfosfāti (acetilfosfāts), kā arī karbonskābju atvasinājumi, piemēram, aciltioesteri (acetil-KoA).

Centrālā vieta ķīmiskās enerģijas pārnešanas procesos ir ATF—ADF sistēmai. Kad šūnā noris eksergoniskas reakcijas, darbojoties atbilstošiem fermentiem, izdalās enerģija. Šī enerģija pāriet uz ADF molekulu, kas pārvēršas par ATF. Tādā veidā brīvā

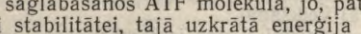
---

* 1 kcal = $4{,}1868 \cdot 10^3$ J.

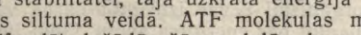
enerģija šūnā uzkrājas kā makroerģisko fosfāta saišu ķīmiskā enerģija. Endergoniskās reakcijas vienmēr ir saistītas ar eksergoniskajām reakcijām. Endergoniskajās reakcijās no ATF atšķeļas galējā fosfāta grupa un ATF no jauna pārvēršas par ADF. Galējā fosfāta grupa tiek pārnesta uz noteiktām akceptora molekulām, tās saņem šajā procesā atbrīvoto enerģiju un var veikt šūnā noteiktu darbu.

ATF molekulā ir četras OH grupas, kas spēj jonizēties.

Ja pH ir 7,0, ATF ir anjoni ar lielu lādiņu. Intaktajās šūnās tikai neliela ATF molekulu daļa ir brīvi anjoni. Šūnā ATF molekulas galvenokārt veido kompleksus ar magnija un mangāna joniem ($MgATF^{2-}$, $MnATF^{2-}$). ATF molekulā ir divas makroerģiskās fosfāta saites. Tām hidrolizējoties, atbrīvojas ievērojams brīvās enerģijas daudzums:

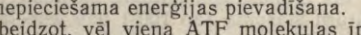


$$ATF + H_2O \longrightarrow ADF + Pn;\ \Delta G_0' = -7{,}3 \text{ kcal.}$$



$$ADF + H_2O \longrightarrow AMF + Pn;\ \Delta G_0' = -7{,}3 \text{ kcal.}$$

Pēdējai fosfāta grupai atšķeļoties no AMF molekulas, atbrīvojas ievērojami mazāk brīvās enerģijas:



$$AMF + H_2O \longrightarrow \text{adenozīns} + Pn;\ \Delta G_0' = -3{,}4 \text{ kcal.}$$

Tik nozīmīgu lomu šūnas enerģētiskajā metabolismā ATF molekula evolūcijas procesā ieguvusi sakarā ar noteiktām īpatnībām. ATF molekula ir termodinamiski nestabila. Tas izriet no ATF hidrolīzes ΔG ievērojamā negatīvā lieluma. Tajā pašā laikā ķīmiski ATF molekula ir ļoti stabila, jo ATF nefermentatīvās hidrolīzes ātrums normālos apstākļos ir ļoti mazs. Tas nodrošina enerģijas efektīvu saglabāšanos ATF molekulā, jo, pateicoties molekulas ķīmiskajai stabilitātei, tajā uzkrātā enerģija nevar nelietderīgi izkliedēties siltuma veidā. ATF molekulas mazie izmēri ļauj tai viegli difundēt dažādās šūnas daļās, kuru biosintētisko reakciju norisei nepieciešama enerģijas pievadīšana.

Un, beidzot, vēl viena ATF molekulas īpašība, kas tai nodrošina centrālo vietu šūnas enerģētiskajā metabolismā. Brīvās enerģijas izmaiņas ATF hidrolīzē ir $-7{,}3$ kcal/mol. Ja šo lielumu salīdzina ar vairāku citu fosforilētu savienojumu analogiem lielumiem, iegūstam noteiktu skalu. Skalas vienā galā ir fosforilētie savienojumi, kuru hidrolīzē atbrīvojas ievērojams daudzums brīvās enerģijas (lielas negatīvās ΔG vērtības), bet otrā galā — fosforilētie savienojumi, kuru hidrolīzes ΔG ir neliela negatīva vērtība. Savienojums ar lielu negatīvo ΔG vērtību ir fosfoenolpirovīnogskābe ($\Delta G_0' = -14{,}8$ kcal), bet savienojums ar zemu negatīvo ΔG vērtību — glicero-1-fosfāts ($\Delta G_0' = -2{,}2$ kcal). ATF atrodas šīs skalas vidū, un tāpēc tā spēj izpildīt enerģētiskās funkcijas — pārnest enerģiju no savienojumiem ar lielu enerģiju uz savienojumiem ar mazu enerģiju.

ATF bieži sauc par šūnas «enerģētisko valūtu», tātad, turpinot šo analoģiju, var sacīt, ka šūna evolūcijas procesā «valūtas vienību» izvēlējusies samērā racionāli. ATF makroerģiskajā fos-

fāta saitē ieslēgtā brīvās enerģijas daudzuma izmantošana bioķīmiskajās reakcijās padara šūnu par enerģētisku mehānismu ar augstu efektivitāti.

Prokariotu enerģētiskie mehānismi (vispārīgs raksturojums). K. van Nīls *(C. van Niel)* izteica domu, ka jebkura dabā eksistējoša vai laboratorijā sintezēta viela, ja tā spēj oksidēties, var kalpot par enerģijas avotu kādam mikroorganismam. Dabā ir milzīgs skaits oksidēties spējīgu ķīmisku savienojumu. Procesus, kas var kalpot par enerģijas avotu mikroorganismiem, vispārinātā veidā var attēlot šādi: $A \longrightarrow B + \bar{e}$. Piemēram, $Fe^{2+} \longrightarrow Fe^{3+} + \bar{e}$ vai $-CH_2-CH_2- \longrightarrow -CH=CH- + 2H^+ + 2\bar{e}$. Par enerģijas avotu mikroorganismi var izmantot tādas reakcijas, kurās iespējama ūdeņraža vai elektronu atņemšana.

Pēdējā piemērā oglekļa substrāta oksidēšanos var uzskatīt par divu elektronu vai divu ūdeņraža atomu ($2H^+ + 2\bar{e}$) atņemšanu no substrāta. Protoni izdalās vidē un, ja nepieciešams, no tās tiek uzņemti. Elektroni vienmēr tiek nodoti attiecīgām molekulām. Tādējādi visas oksidatīvi—reduktīvās pārvērtības nosaka elektronu pārvietošanās.

Savienojumus, kas spēj oksidēties, t. i., var būt par atraujamu elektronu (ūdeņraža) avotu, sauc par elektronu (ūdeņraža) donoriem. Tā kā elektroni nespēj eksistēt patstāvīgi, tos jāpārnes uz molekulām, kas spēj elektronus uzņemt un tādā veidā reducēties. Šīs molekulas sauc par elektronu (ūdeņraža) akceptoriem. Kādi šeit pastāv ierobežojumi? Par elektronu donoru nevar būt maksimāli oksidēta viela, bet par akceptoru — maksimāli reducēta viela.

Mēģināsim iedomāties jebkura enerģētiskā procesa shēmu. Ir jābūt enerģētiskajam resursam — substrātam. No tā veidojas vielas, kuras tieši piedalās enerģētiskajās pārvērtībās.* Enerģētiskā resursa loma bieži ir apkārtējās vides biopolimēriem: olbaltumvielām, lipīdiem, polisaharīdiem (celulozei, cietei, glikogēnam). Vispirms ārpus šūnas šīs vielas līdz monomēriem saskalda tie fermenti, kurus mikroorganismi sintezē un izdala apkārtējā vidē (eksofermenti). Biopolimēru šķelšana nav saistīta ar šūnas enerģijas ieguvi. Radušies monomēri tiek pakļauti tālākām fermentatīvām pārvērtībām, kurās izdalās enerģija. Lai atbrīvoto enerģiju šūna varētu izmantot dažādiem mērķiem, šiem procesiem obligāti ir jābūt saistītiem ar fosfora savienojumu transportu. Ilgu laiku nebija skaidrs, kāds sakars ir starp reakcijām, kurās pārvietojas elektroni, un reakcijām, kurās notiek fosforilācija. No fizikālajām un ķīmiskajām likumsakarībām neizriet, ka vienai no šo reakciju plūsmām jāizraisa otra. Pēdējā laikā samērā labi izzināts abu reakciju plūsmu savstarpējais sakarību mehānisms. Šīs problēmas izklāsts sniegts turpmāk (263. lpp.). Ir

---

* Par enerģētisko resursu var būt ne tikai dažādi ķīmiskie savienojumi, bet arī gaisma.

zināmi vairāki fosforilācijas tipi, kuriem ir atšķirīgs ATF veidošanās mehānisms un enerģētisko substrātu avoti: substrāta fosforilācija, oksidatīvā fosforilācija un fotofosforilācija.

Enerģētiskais metabolisms kopumā saistīts ar šūnas biosintētiskajiem un citiem ar enerģiju saistītiem procesiem. Šo procesu norisei tas piegādā enerģiju, reducētājus un nepieciešamos starpproduktus. Atkarībā no konkrētiem apstākļiem abu metabolisma plūsmu savstarpējā sadarbība neizslēdz zināmas to apjoma izmaiņas šūnā. Visu konstruktīvā metabolisma procesu maksimālais apjoms ir atkarīgs no tiem pieejamās enerģijas daudzuma atbilstoši klasiskās termodinamikas likumiem. Noteiktos apstākļos enerģētiskā metabolisma procesā šūna vairāk enerģijas uzkrāj nekā patērē. Tādā gadījumā enerģija jākonservē. ATF molekulās enerģija saglabājas īsu laiku. Pēc izdarītajiem aprēķiniem vidējais ATF molekulu «dzīves» ilgums ir ap $^1/_3$ sek. Šajā savienojumā enerģija ir m o b i l ā f o r m ā un tai jāapgādā visi tajā brīdī norisošie no enerģijas atkarīgie procesi. Enerģijas uzkrāšanas problēma šūnā atrisināta diezgan racionāli — tā tiek uzglabāta diezgan stipri reducētu ķīmisko savienojumu molekulu veidā, kas ir šūnu metabolīti vai inertas rezerves vielas, galvenokārt ogļhidrātu vai lipīdu tipa.

Prokariotu eksistences veidi un metabolisma tipi

Prokariotie organismi par enerģijas avotu var izmantot gaismas enerģiju vai ķīmisko pārvērtību enerģiju. Atkarībā no enerģijas avota prokariotus iedala f o t o t r o f o s (enerģijas avots — gaisma) un h e m o t r o f o s (enerģijas avots — oksidēšanas-reducēšanas reakcijas). Organismus, kuriem elektronu avots (donors) enerģētiskajā procesā ir neorganiskās vielas, ieteikts saukt par l i t o t r o f i e m, bet organismus, kuriem par elektronu donoru kalpo organiskie savienojumi, — par o r g a n o t r o f i e m. Atkarībā no enerģijas avota un elektronu donora veida iespējami četri enerģētiskā metabolisma pamattipi: hemolitotrofija, hemoorganotrofija, fotolitotrofija un fotoorganotrofija. Bez tam atkarībā no galējā elektronu akceptora dabas oksidēšanas-reducēšanas (tumsas) reakcijās visus hemotrofos organismus var iedalīt divās kategorijās: aerobos (galējais elektronu akceptors ir molekulārais skābeklis) un anaerobos (galējais elektronu akceptors ir organiskās vai neorganiskās vielas).

Molekulārais skābeklis prokariotus ietekmē dažādi. Te var izdalīt četras prokariotu pamatgrupas. Prokariotus, kuru augšanai nepieciešams O_2, sauc par o b l i g ā t i a e r o b i e m. Obligāti aerobajiem mikroorganismiem molekulārais skābeklis ir obligāts galējais elektronu akceptors.

Ir pazīstamas baktērijas, kas aug tikai tādās barotnēs, kur nav O_2. Molekulārais skābeklis tām ir toksisks. Šādus organismus sauc par o b l i g ā t i a n a e r o b i e m.

Un, beidzot, aprakstīti tādi prokarioti mikroorganismi, kuri var eksistēt gan molekulārā skābekļa klātbūtnē, gan arī bez tā. Šādai indiferencei pret skābekli var būt dažāds raksturs. Baktērijas, kurām nevajag molekulārā skābekļa (tas nepiedalās baktēriju metaboliskajās reakcijās), bet kuras var augt tā klātbūtnē, tātad ir izturīgas (tolerantas) pret to, sauc par fakultatīvi anaerobām (aerotolerantām). Atkarībā no apstākļiem (O_2 klātbūtne vai trūkums vidē) daudzas baktērijas piemērojušās par galējo elektronu akceptoru izmantot molekulāro skābekli vai noteiktus neorganiskos un organiskos savienojumus, pārslēdzoties no viena metabolisma veida uz otru, piemēram, no elpošanas uz rūgšanu — un otrādi. Tādas baktērijas sauc par fakultatīvi aerobām.

Jēdzienus mikroaerotoleranti (var izturēt zemu O_2 koncentrāciju vidē) un mikroaerofili (mikroorganisma augšanai optimāla ir zema O_2 koncentrācija vidē) izmanto, lai konkretizētu dažādu mikroorganismu attieksmi pret molekulāro skābekli, neatkarīgi no procesiem, kas ir šo parādību pamatā.

Teorētiski katrs enerģētiskā metabolisma tips var realizēties, jo organismam ir dažādas bioķīmiskās iespējas. Jau iepriekš minēts, ka visus mikroorganismus atkarībā no konstruktīvā metabolisma īpatnībām iedala divās grupās: autotrofos un heterotrofos. No tā izriet, ka var būt dažādu enerģētiskā un konstruktīvā metabolisma tipu 12 kombinācijas, kas parāda prokarioto mikroorganismu eksistences (barošanās) iespējas (5. tab.). Visus minētos barošanās veidus pārstāv reāli eksistējoši prokariotie mikroorganismi. Dažādām mikroorganismu grupām ar noteiktu eksistences veidu tomēr ir stipri atšķirīgs mikroorganismu sugu skaits. Trijās aerobo un anaerobo hemoorganoheterotrofu grupās, kā arī hemolitoautotrofu grupā (aerobie mikroorganismi) koncentrēta lielākā daļa nefotosintezējošo prokariotu. Visās citās grupās ir nedaudzas (no 1 līdz 10) baktēriju sugas. Tāda nevienmērīga barošanās tipu sadale raksturīga arī fotosintezējošajiem prokariotiem. Lielākā daļa sugu (visas ciānbaktērijas, vairums purpura un zaļo sērbaktēriju) pieder pie fotolitoautotrofās grupas. Un tam nav gadījuma raksturs.

Ja organisma enerģijas avots ir organisko savienojumu oksidēšanas-reducēšanas reakciju pārvērtības vai arī organiskie savienojumi ir elektronu donors, enerģētiskajā reakciju plūsmā radušies starpprodukti vienmēr tiek izmantoti par «būvblokiem» konstruktīvajā metabolismā, tātad organiskie savienojumi ir arī oglekļa avots. Šādā veidā enerģētiskā metabolisma organotrofais tips zināmā mērā nosaka konstruktīvā metabolisma heterotrofo raksturu.

Arī heterotrofais konstruktīvā metabolisma tips nosaka enerģētiskā metabolisma organotrofo raksturu, jo, izmantojot organiskos savienojumus par oglekļa avotu, ķermeņa vielu sintēzē radušies starpprodukti bieži ieslēdzas enerģētiskās plūsmas reakcijās. Iepriekš teiktais par enerģētiskā un konstruktīvā metabolisma sadarbību organisko savienojumu izmantošanā attiecas uz vairumu to prokarioto mikroorganismu, kuri metabolismā iesaista organiskās vielas.

Parasti prokariotu barošanās veida raksturošanai izmanto vispārīgākus jēdzienus nekā tos, kuri doti 5. tabulā. Veidojot salikteņus no divām vai trim pazīmēm, piemēram, enerģijas avots (foto, hemo)+elektronu donora daba (organo, lito), enerģijas avots+ +oglekļa avots ķermeņa vielu sintēzei (auto, hetero) vai enerģijas avots+elektronu donora daba+oglekļa avots ķermeņa vielu sintēzei.*

5. tabulā minētās enerģētiskā un konstruktīvā metabolisma galveno tipu kombinācijas raksturo visus prokarioto organismu eksistences veidus. Dažiem prokariotiem ir tikai viens noteikts barošanās veids. Piemēram, vienšūnas ciānbaktērija *Anacystis nidulans* par enerģijas avotu var izmantot tikai gaismu, bet par galveno oglekļa avotu konstruktīvajā metabolismā — tikai ogļskābi. Pēc eksistences veida (metabolisma tipa) šis organisms ir obligāts fotolitoautotrofs. Daudzas *Thiobacillus* ģints baktērijas ir obligāti hemolitoautotrofas, jo enerģijas avots tām ir dažādu sēra savienojumu oksidācijas procesi, bet oglekļa avots ķermeņa vielu sintēzei — tikai ogļskābes ogleklis. Vairums baktēriju ir obligāti hemoorganoheterotrofas, jo par oglekļa un enerģijas avotu izmanto organiskos savienojumus.

Prokarioti parasti pieder pie viena no iepriekš minētajiem barošanās tipiem. Tomēr ir arī daudz izņēmumu. Dažām ciānbaktērijām novēro ne tikai fotolitoautotrofiju, bet arī fotolitoheterotrofiju vai hemoorganoheterotrofiju (dažiem *Tolypothris tenuis, Chloragloea fritschii* celmiem). Vairākas hemolitoautotrofās *Thiobacillus (T. novellus, T. intermedius)* sugas var eksistēt hemoorganoheterotrofi, jo tās enerģijas un oglekļa iegūšanai izmanto organiskos savienojumus.

Minētajos piemēros redzams, ka šo ciānbaktēriju un *Thiobacillus* sugu metabolistiskās iespējas ir plašākas par viena metabolisma tipa robežām. Šādi mikroorganismi ir fakultatīvi fotolitoautotrofi vai hemolitoautotrofi. Dotais metabolisma tips šiem organismiem nav vienīgais. Organismus, kas spēj pāriet no viena barošanās veida uz otru, sauc par miksotrofiem vai mezotrofiem.

Iepriekš aprakstītie prokariotu barošanās pamattipi konstatēti vairāk nekā divdesmit dzīvības tipiem (formām). (Jāpiezīmē, ka augstāko augu un dzīvnieku pasaulē ir tikai divas dzīvības formas.) Dzīvības forma — jēdziens, kas no vienas puses atspoguļo enerģētiskā metabolisma specifiku, no otras puses — noteiktas organismu grupas konstruktīvā metabolisma specifiku. Dzīvības formu apskatīsim tiem mikroorganismiem, kam obligāts hemoorganoheterotrofais eksistences veids. Šo mikroorganismu enerģētiskajiem procesiem ir atšķirīgi substrāti, specifiskie oksidācijas-redukcijas procesi un galējie elektronu akceptori, bet konstruktīvajiem

* Jēdzieni hemoorganotrofija un hemoheterotrofija, fotoorganotrofija un fotoheterotrofija, fotolitotrofija un fotoautotrofija tiek lietoti kā sinonīmi, kaut arī tie nav identiski.

5. tabula

Prokariotu mikroorganismu eksistences veidi
(Заварзин, 1974; Е. Н. Кондратьева, 1975)

Enerģijas avots	Elektronu donori	Elektronu galējie akceptori	Oglekļa avots ķermeņa vielu sintēzei	Eksistences veids	Pārstāvji
oksidēšanas-reducēšanas reakcijas	neorganiskie savienojumi (H_2, H_2S, NH_3, Fe^{2+} u. c.)	molekulārais skābeklis	CO_2	hemolitoaero-autotrofija	nitrificējošās, tiobaktērijas, ūdeņraža baktērijas
			organiskie savienojumi	hemolitoaero-heterotrofija	dažas ūdeņraža un dzelzs baktērijas
		CO_2, SO_4^{2-}	CO_2	hemolitoanaero-autotrofija	metānveidotājas baktērijas
			organiskie savienojumi	hemolitoanaero-heterotrofija	sulfātreducētājas baktērijas
	organiskie savienojumi	molekulārais skābeklis	CO_2	hemoorgano-aeroautotrofija	bakteriālā skudrskābes oksidācija
			organiskie savienojumi	hemoorganoaero-heterotrofija	lielākā daļa baktēriju*
		organiskie savienojumi	CO_2	hemoorgano-anaeroautotrofija	metānveidotājas baktērijas
			organiskie savienojumi	hemoorgano-anaerohetero-trofija	pienskābes, sviestskābes u. c. rūgšanas baktērijas
gaisma	neorganiskie savienojumi (H_2O, H_2S, S u. c.)	—	CO_2	fotolitoautotrofija	ciānbaktērijas, vairums purpura un zaļo sērbaktēriju, dažas nesēra purpurbaktērijas**
			organiskie savienojumi	fotolitoheterotrofija	dažas ciānbaktērijas, lielākā daļa purpura un zaļās sērbaktērijas
	organiskie savienojumi	—	CO_2	fotoorganoautotrofija	dažas purpurbaktērijas
			organiskie savienojumi	fotoorganohetero-trofija	visas nesēra purpurbaktērijas, dažas purpura un zaļās sērbaktērijas, halobaktērijas

* Visi dzīvnieki, sēnes.
** Augstākie augi.

procesiem — biosintētisko spēju attīstības pakāpe, t. i., tiem ir dažāda vajadzība pēc gatavām barības vielām.

Visprimitīvākā un evolucionāri senākā enerģētisko procesu grupa ir rūgšanas procesi. Rūgšanas procesos organiskās vielas ir elektronu donors un galējais akceptors, bet molekulārais skābeklis oksidācijas reakcijās nepiedalās. Ir pazīstama pienskābā, spirta, propionskābā, sviestskābā rūgšana. Katrā no tām citādāk risināta «enerģētiskā problēma» un katru no tām izraisa noteikta mikroorganismu grupa. Rūgšanu izraisītājiem mikroorganismiem ir specifiskas biosintēzes spējas. Vairākiem prokariotu dzīvības tipiem ir raksturīgs hemoorganoheterotrofais (anaerobais) barošanās veids. Noteiktas prokariotu grupas realizē konkrētu enerģētiskā metabolisma tipu (dažādus rūgšanas veidus), to kombinējot ar konstruktīvā metabolisma īpatnībām.

Ir pazīstami prokariotu mikroorganismi, kuri enerģiju iegūst, ar molekulāro skābekli nepilnīgi oksidējot organisko substrātu. Šāds enerģijas ieguves veids raksturīgs enerģētiskajam metabolismam tikai tādiem dzīvības tipiem (formām), kas atrodas uz zemas attīstības pakāpes.

Dažādie prokariotu dzīvības tipi atspoguļo enerģētisko procesu evolūciju. Šis jautājums iztirzāts nākošajā nodalījumā.

Metabolisma regulācija prokariotu šūnās

Visi šūnā norisošie metabolisma procesi tiek regulēti. Pateicoties šai procesu regulācijai, tiek stingri koordinētas atsevišķas fermentu sistēmas. Šūnu var apzīmēt par labi saskaņotu ierīci ar attīstītu regulāro sakaru sistēmu. Šūnu regulāro mehānismu efektivitāte ir ļoti augsta. Tieši šie mehānismi nodrošina vides barības vielu ekonomisku izmantošanu, nepieļauj starpproduktu un galaproduktu pārmērīgu sintēzi un, vides apstākļiem mainoties, ļauj šūnai ātri adaptēties.

Šūnu metabolisma pamatā ir fermentu darbība. Pēc ķīmiskajām īpašībām visi fermenti ir vienkāršas (proteīni) vai saliktas (proteīdi) olbaltumvielas. Proteīdi ir olbaltumvielu komplekss ar kādu citu vielu — kofaktoru. Par kofaktoru var būt metāla joni, vitamīni (riboflavīns, tiamīns, pantotēnskābe, nikotīnamīds) vai tiem līdzīgi ķīmiski savienojumi. Kofaktori ar olbaltumvielu molekulu var būt saistīti vai nu cieši, vai arī vāji. Ja tie ir cieši saistīti, tos sauc par fermentu prostētiskajām grupām, bet, ja saistība nav cieša, — par kofermentiem. Fermentam realizējot savu katalītisko funkciju, koferments var atdalīties no olbaltumvielas molekulas. Fermenta olbaltumvielu komponentam ir raksturīgs šaurs substrātspecifiskums, turpretim kofermentiem šī specifiskuma nav. Kofermentu specifiskumu nosaka katalītiskās

darbības mehānisms. Kofermentu funkcija ir elektronu vai noteiktu funkcionālu grupu, piemēram, acilgrupu, metilgrupu, aminogrupu u. c., pārnešana. Fermenti funkcionē kā bioloģiski katalizatori, pazeminot aktivācijas enerģiju. Tādā veidā fermenti padara iespējamu to reakciju norisi, kas parastos fizioloģiskos apstākļos nevarētu norisēt. Pateicoties savas molekulas ķīmiskajai uzbūvei, ferments «pazīst» substrāta molekulu, saistās ar to un nodrošina tās tālāko pārvērtību noteiktā metabolisma ceļā. Šūnā reakcijas notiek zināmā kārtībā, vienlaicīgi darbojoties daudziem fermentiem. Funkcionāli saistītie fermenti bieži ir apvienoti arī strukturāli un veido multifermentu kompleksus. Kompleksu struktūras organizācijas līmeņi ir dažādi. Visvienkāršākajā gadījumā atsevišķi fermenti ir izšķīduši citoplazmā un funkcionē neatkarīgi viens no otra, piemēram, glikolīzes fermenti.

Augstāks strukturālās organizācijas līmenis ir tad, ja viena metabolisma ceļa visi vai daļa fermentu apvienojas kompleksā. Šādā kompleksā fermenti ir cieši saistīti cits ar citu. Ārpus kompleksa fermenti vienmēr pilnīgi vai daļēji zaudē aktivitāti. Šādi kompleksi atklāti dažādām baktērijām, pētot vairāku aminoskābju sintēzi.

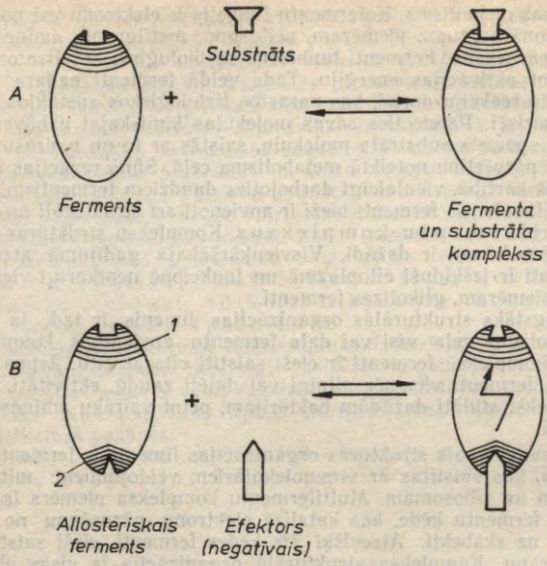
Visaugstākais struktūras organizācijas līmenis ir fermentu sistēmām, kas saistītas ar virsmolekulāriem veidojumiem: mitohondrijiem un ribosomām. Multifermentu kompleksa piemērs ir elpošanas fermentu ķēde, kas katalizē elektronu pārnešanu no substrāta uz skābekli. Atsevišķi šīs ķēdes fermenti cieši saistīti ar membrānu. Kompleksa strukturālā organizācija ir visas elpošanas ķēdes normālas darbības pamatā.

Tā kā fermentiem ir galvenā loma šūnu metabolismā, viss regulējošais mehānisms tā vai citādi ir saistīts ar fermentu darbību. Metabolisko procesu regulācija šūnā notiek dažādos līmeņos un ar dažādiem mehānismiem, bet beigu beigās šī regulācija ietekmē fermentatīvo reakciju ātrumu, tā saucamo regulatoro fermentu aktivitāti un fermentu sintēzi.

Visvienkāršākais regulācijas tips ir regulācija ar tādu parametru starpniecību, kas ietekmē fermentatīvo reakciju ātrumu. Katram fermentam ir noteikts pH optimums, tieksme pēc sava substrāta un produkta, kofermenta, dažu metālu joniem, tādēļ fermentatīvās reakcijas ātrums ir vairāku parametru funkcija. Katra parametra lielums ietekmē reakcijas ātrumu. Faktisko fermentatīvās reakcijas ātrumu nosaka visu šo parametru lielumi.

Fermentu aktivitātes regulācijas pamatā ir to metabolismā nozīmīgāko fermentu aktivitātes izmaiņas, kuri ir pirmie šūnas metabolītu sintēzes ķēdē.

Visizplatītākais fermentu aktivitātes regulācijas mehānisms — atsevišķa metabolisma ceļa pirmā fermenta inhibēšana (katalītiskās darbības nomākšana) ar šī ceļa galaproduktu tad, kad produkta līmenis šūnā sasniedzis noteiktu robežu, t. i., sasniegta tā zināma «pārprodukcija». Šādu fermentu,



21. att. Substrāta saistīšanās ar fermentu (A) un negatīvā efektora iedarbība uz allosteriskā fermenta katalītisko aktivitāti (B): 1 — katalītiskais centrs; 2 — regulatorais (allosteriskais) centrs (pēc *Schlegel*, 1972)

kas izmaina aktivitāti, kad uz to iedarbojas noteikts metabolīts, sauc par regulatoru vai allosterisku fermentu, bet metabolītu, kas iedarbojas uz allosterisko fermentu, sauc par efektoru, retāk par modulatoru vai modifikatoru. Efektori var būt ne tikai attiecīgā ceļa galaprodukti, bet arī šo fermentu substrāti un daži radniecīgu metabolisma ceļu galaprodukti. Tāds efektors, kurš pazemina fermenta katalītisko aktivitāti, ir negatīvs, ja paaugstina — pozitīvs. Pozitīvais efektors visbiežāk mēdz būt attiecīgā regulatorā fermenta substrāts.

Fermenta un efektora (vai efektoru) savstarpējās iedarbības rezultātā rodas fermenta trešējās struktūras izmaiņas, kuras ietekmē allosteriskā fermenta katalītisko aktivitāti (21. att.). Regulatoro fermentu molekulu uzbūve vienmēr ir sarežģītāka nekā to fermentu, kas nepakļaujas regulācijai. Regulatorie fermenti sastāv no vairākām polipeptīdu ķēdēm (subvienībām). Uz fermenta molekulas virsmas ir specifiskas vietas sub-

strāta (katalītiskais centrs) un efektoru (allosteriskie jeb regulatorie centri) saistīšanai.

Visvienkāršākais piemērs regulācijai pēc negatīvās atgriezeniskās saites principa — pirmā fermenta regulācija nesazarotā biosintēzē, piemēram, L-izoleicīna biosintēzes regulācija. L-treonīna veidošanās par L-izoleicīnu sastāv no piecām fermentatīvām reakcijām (22. att.). L-izoleicīna sintēzes pirmais ferments L-treonīndezamināze ir regulators ferments, un to inhibē tikai L-izoleicīns. Noskaidrots, ka fermentam ir divi aktīvie centri: katalītiskais — substrāta (L-treonīna) un regulatorais — efektora (L-izoleicīna) saistīšanai.

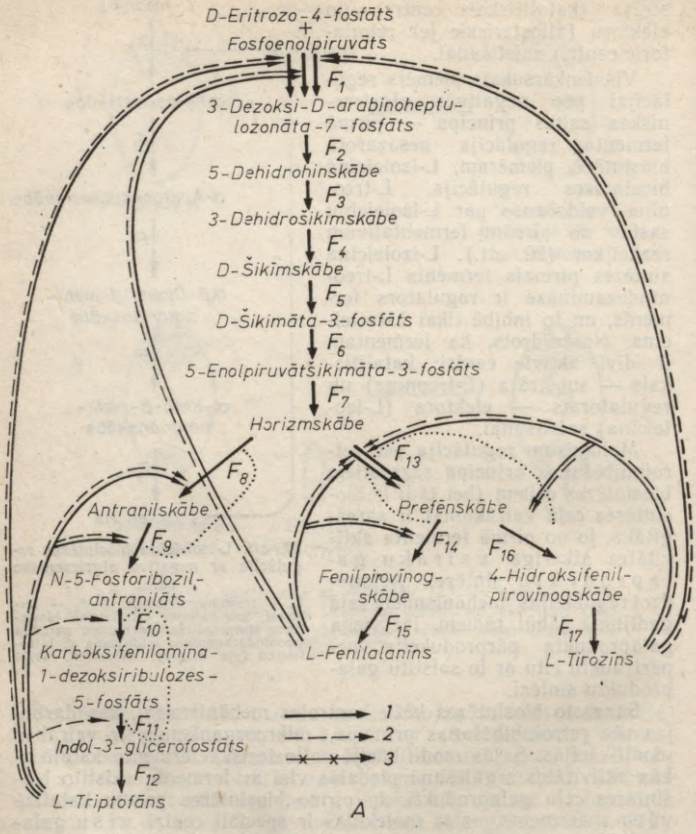
Mehānismu regulācija pēc retroinhibēšanas principa sazarotiem biosintēzes ceļiem (bet tādi ir biosintēzes ceļu vairākums) ir sarežģītāka, jo no pirmā fermenta aktivitātes atkarīga vairāku galaproduktu sintēze. Acīmredzot regulācijas mehānismiem šajā gadījumā jābūt tādiem, lai viena galaprodukta pārprodukcija nepārtrauktu citu ar to saistītu galaproduktu sintēzi.

22. att. L-izoleicīna biosintēzes regulācija ar negatīvo atgriezenisko saiti:

f_1 — treonīndezamināze; f_2—f_5 — fermenti, kas katalizē L-izoleicīna biosintēzes starpstadijas. Ar bultiņu parādīta treonīndezamināzes inhibēšana ar L-izoleicīnu (pēc *Dagley, Nicholson,* 1973)

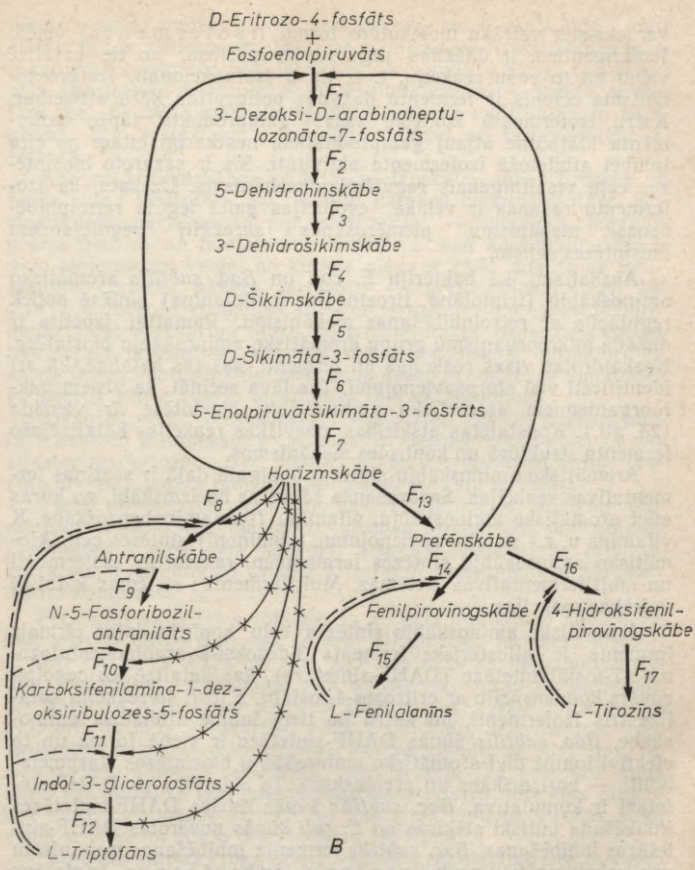
Sazaroto biosintēzes ķēžu kontroles mehānismiem, kas darbojas pēc retroinhibēšanas principa, mikroorganismos ir vairākas modifikācijas. Šajās modifikācijās allosteriskā fermenta katalītiskās aktivitātes regulēšanā piedalās visi ar fermentu saistīto biosintēzes ceļu galaprodukti. Ja pirmo biosintēzes posmu katalizē viens ferments, uz tā molekulas ir speciāli centri visu galaproduktu — efektoru — saistīšanai. Iespējami arī citi varianti. Piemēram, lai notiktu ievērojama inhibēšana, šūnā visiem galaproduktiem jābūt pārākumā, jo katram produktam atsevišķi nav inhibēšanas efekta (multivalentā inhibēšana); jābūt galaproduktu savstarpēji neatkarīgai darbībai — katrs galaprodukts daļēji inhibē fermenta aktivitāti, vienlaicīgi visu galaproduktu klātbūtne rada lielāku inhibējošo efektu nekā atsevišķo produktu inhibējošo efektu summa (kumulatīvā jeb aditīvā inhibēšana).

Pēdējo gadu pētījumos atklāts, ka daži allosteriskie fermenti



23. att. Aromātisko aminoskābju biosintēzes regulācija *E. coli* (A) un *Bac. sub*
Aromātisko aminoskābju

f_1 — 3-dezoksi-D-arabīnheptulozonāt-7-fosfātsintetāze (DAHF-sintetāze); f_2 — dehidrohinināze; f_3 — šikimāta-5-enolpiruvāta-3-fosfātsintetāze; f_7 — horizmātsintetāze; f_8 — antra indolglicerofosfātsintetāze; f_{10} — triptofānsintetāze; f_{13} — horizmātmutāze; f_{14} — prefenāt zīnaminotransferāze, 1 — inhibēšana; 2 — represija; 3 — indukcija. Ar paralēlām bulti



tilis (B). Parādītas tikai galvenās regulatorās saites.
biosintēzes fermenti:

nātsintetāze; f_3 — 5-dehidrohinnātdehidratāze; f_4 — šikimātdehidrogenāze; f_5 — šikimātnilātsintetāze; f_9 — fosforibozīltransferāze; f_{10} — fosforibozilantranilātizomerāze; f_{11} — dehidratāze; f_{15} — fenilalanīnaminotransferāze; f_{16} — prefenātdehidrogenāze; f_{17} — tirozīnām apzīmēti izofermenti, ar punktētu līniju apvilkti fermentu kompleksi

var eksistēt vairāku molekulāro formu (izofermentu) veidā. Izofermentiem ir dažādas regulatorās īpašības, un tie katalizē vienu un to pašu reakciju, t. i., tie ir izofunkcionāli. Izofunkcionālisma cēlonis ir fermenta dažādās polipeptīdu ķēžu attiecības. Katru izofermentu kontrolē «savs» galaprodukts, tāpēc izofermentu klātbūtne atļauj galaproduktiem neatkarīgi citam no cita inhibēt atbilstošā izofermenta aktivitāti. Šis ir sazaroto biosintēzes ceļu vispilnīgākais regulācijas mehānisms. Uzskata, ka izofermentu rašanās ir vēlākā evolūcijas gaitā iegūta retroinhibēšanas mehānismu piemērošanās sarežģīti regulējamiem biosintēzes ceļiem.

Apskatīsim, kā baktēriju *E. coli* un *Bac. subtilis* aromātisko aminoskābju (triptofāna, tirozīna un fenilalanīna) sintēzē notiek regulācija ar retroinhibēšanas mehānismu. Pamatīgi izpētīta ir dažādu mikroorganismu grupu aromātisko aminoskābju biosintēze. Noskaidrotas visas reakcijas un fermenti, kas tās katalizē, kā arī identificēti visi starpsavienojumi. Tas ļāva secināt, ka visiem mikroorganismiem aromātisko aminoskābju biosintēze ir vienāda (23. att.). Konstatētas atšķirības atsevišķas reakcijas katalizējošo fermentu struktūrā un kontroles mehānismos.

Aromātisko aminoskābju sintēzes kopīgajā daļā ir septiņas fermentatīvas reakcijas. Sazarošanās sākas ar horizmskābi, no kuras atiet aromātisko aminoskābju, vitamīnu (paraaminobenzoskābe, K vitamīns u. c.) un citu savienojumu (ubihinoni) sintēzes ceļi. Aromātisko aminoskābju sintēzes fermentiem raksturīgi izofermenti un multifermentatīvās sistēmas. Multifermentās sistēmas katalizē vairākas reakcijas.

Aromātisko aminoskābju sintēzes ceļu kopīgās daļas pirmais ferments ir allosterisks ferments 3-dezoksi-D-arabinoheptulozonāta-7-fosfātsintetāze (DAHF-sintetāze), kas katalizē fosfoenolpiruvāta kondensāciju ar eritrozes-4-fosfātu. *E. coli* šo reakciju katalizē trīs izofermenti, un katru no tiem inhibē atbilstošā aminoskābe. *Bac. subtilis* šūnās DAHF-sintetāze ir vienā formā un to efektīvi inhibē divi aromātisko aminoskābju biosintēzes starpmetabolīti — horizmskābe un prefēnskābe. To iedarbība uz DAHF-sintetāzi ir kumulatīva. *Bac. subtilis* šūnās esošās DAHF-sintetāzes inhibēšana būtiski atšķiras no *E. coli* šūnās novērotās DAHF-sintetāzes inhibēšanas. *Bac. subtilis* fermenta inhibēšanas mehānismu var raksturot kā pakāpenisku inhibēšanu: triptofāns inhibē antranilsintetāzi, tā rezultātā uzkrājas horizmskābe; fenilalanīns un tirozīns inhibē attiecīgi prefenātdehidratāzi un prefenātdehidrogenāzi, un rezultātā uzkrājas prefēnskābe; horizmskābe un prefēnskābe, sasniegušas sliekšņa koncentrācijas, nomāc DAHF-sintetāzes aktivitāti. Tādējādi DAHF-sintetāzes inhibēšanai *Bac. subtilis* šūnās vajadzīgs aromātisko aminoskābju biosintēzes augsts starpproduktu līmenis.

Lai no horizmskābes sintezētos triptofāns, nepieciešamas 5 fermentatīvas reakcijas (23. att.). *Bac. subtilis* šūnās šo reakciju fer-

menti neveido multifermentu kompleksus, bet *E. coli* šūnās konstatēti divi multifermentu kompleksi: pirmais+otrais un trešais+ +ceturtais triptofāna ceļa ferments. *Bac. subtilis* šūnās triptofāna ceļa allosterisko fermentu — antranilātsintetāzi — inhibē triptofāns, bet *E. coli* šūnās allosteriski regulējas multifermentu komplekss, kas sastāv no antranilātsintetāzes un fosforiboziltransferāzes.

Kad no horizmskābes veidojas prefēnskābe, sākas tirozīna un fenilalanīna biosintēze. Šo reakciju katalizē horizmātmutāze. Horizmskābes pārvēršanās par prefēnskābi — vienīgais kopīgais posms tirozīna un fenilalanīna sintēzē. *E. coli* horizmātmutāze ir divu izofermentu veidā, no kuriem viens ir cieši saistīts ar fenilalanīna sintēzes nākošo fermentu — prefenātdehidratāzi, bet otrs — ar nākošo «tirozīna» sintēzes fermentu — prefenātdehidrogenāzi. Pētot sakarību starp horizmātmutāzes izofermentiem un nākošajiem fermentiem, kas metabolizē prefēnskābi, noskaidrojās, ka tie ir apvienoti olbaltumvielu kompleksā. Kompleksu veidojošos fermentus inhibē «sava» biosintēzes ceļa galaprodukts.

Atšķirībā no *E. coli* horizmātmutāzes *Bac. subtilis* horizmātmutāze neveido kompleksus ar nākošajiem fermentiem, kā arī tā nav allosterisks ferments. *Bac. subtilis* šūnās ir regulējami pirmie tirozīna un fenilalanīna individuālo biosintēzes ceļu fermenti.

Tātad allosteriskie fermenti, kas retroinhibējoši kontrolē aromātisko aminoskābju biosintēzi, atrodas aromātisko savienojumu biosintēzes kopīgā ceļa sākumā, atsevišķo biosintēzes ceļu sākumā vai ir strukturāli saistīti ar pirmajiem fermentiem multifermentu kompleksā.

Fermentu aktivitātes inhibēšanu ar galaproduktiem novēro arī katabolisma ceļos. Galvenie šo ceļu allosterisko fermentu efektori ir AMF, ADF un ATF, pie tam ATF darbojas kā negatīvais efektors, kas inhibē katabolisma ceļu allosterisko fermentu aktivitāti, bet AMF un ADF — kā pozitīvie efektori. ATF, ADF un AMF regulatorā darbība konstatēta, pētot ogļhidrātu noārdīšanas ceļu (glikolīze, trikarbonskābju cikls), starpmetabolisma reakcijas, rezerves vielu sintēzes regulāciju. Nav izslēgts, ka adenilāti šūnā pilda vēl plašākas regulatīvās funkcijas, uzturot noteiktas attiecības starp biosintēzes ātrumu un enerģijas ieguves ātrumu, tādā veidā saskaņojot šūnas metabolisma regulāciju.

Fermentu sintēzes regulācija. Nākošais regulācijas tips — regulācija ģenētiskā līmenī. Tā ir saistīta ar fermentu sintēzi. Katra metabolisma procesa ātrums atkarīgs no vairākiem faktoriem. Viens no tiem — katra procesā funkcionējoša fermenta aktīvās formas koncentrācija. Fermenta koncentrāciju nosaka tā sintēzes un sabrukšanas ātrumu attiecības. Fermentu sintēzes ātrums atkarībā no apstākļiem var mainīties.

Visus fermentus iedala divās klasēs: konstitutīvajos un induciblos. K o n s t i t u t ī v o fermentu sintēzes ātrums ir pastāvīgs, tāpēc arī to koncentrācija šūnā ir vairāk vai mazāk pastāvīga. Pie

tiem pieder, piemēram, glikolītiskie fermenti. Bez konstitutīviem fermentiem šūnā ir arī tādi fermenti, kuru daudzums var krasi mainīties atkarībā no barības vielu sastāva vidē. Tos sauc par induciblīem fermentiem. Ja vidē nav tiem nepieciešamo substrātu, šie fermenti šūnā ir niecīgā daudzumā. Ja videi pievieno vielu, kas ir attiecīgā fermenta substrāts, šūnā notiek strauja šī fermenta sintēze, t. i., novērojama fermenta sintēzes indukcija. Sevišķi skaidri tas redzams, ja inducējošais substrāts ir oglekļa vai slāpekļa avots.

Klasisks induciblo fermentu piemērs ir *E. coli* β-galaktozidāze. Atklājās, ka barotnē, kurai pievienota glikoze, kultivētas *E. coli* šūnas nevar izmantot laktozi. Ja šādas šūnas pārnes barotnē, kur laktoze ir vienīgais oglekļa avots, pēc zināma periода notiek intensīva β-galaktozidāzes sintēze. Šī fermenta iedarbības rezultātā laktoze hidrolizējas par D-glikozi un D-galaktozi. Šādā veidā *E. coli* var izmantot laktozi par vienīgo oglekļa avotu. Ja šūnas, kas augušas barotnē ar laktozi, pārnes uz barotni ar glikozi, β-galaktozidāzes sintēze pārtraucas.

β-galaktozidāzes indukcijas pētījumi *E. coli* šūnās ļāva noskaidrot: šūnu augšana barotnē ar laktozi nav tādu mutantu atlases rezultāts, kuri laktozes izmantošanas spējas ieguvuši mutācijas rezultātā. So fermentu spēj sintezēt visas šūnas. Pierādīja, ka indukcijas procesā nenotiek šūnā esošās β-galaktozidāzes aktivēšana. Tā sintezējas no aminoskābēm *de novo*. Vairums katabolisko fermentu ir inducibli.

Aprakstīti vairāki indukcijas tipi. Substrāta izmantošana ir fermentatīvu reakciju sērija, kuru shematiski var attēlot šādi:

$$A \xrightarrow{f_1} B \xrightarrow{f_2} C \xrightarrow{f_3} D \xrightarrow{f_4} E \xrightarrow{f_5} G,$$

kur B, C, D, E ir substrāta A pārvērtību ceļa starpprodukti, G — galaprodukts; f_1—f_5 — fermenti, kas katalizē substrāta katabolisma atsevišķus posmus.

1. Substrāts A ir attiecīgā ceļa visu fermentu (f_1—f_5) induktors. Tā iedarbības rezultātā vienlaicīgi un koordinēti palielinās fermentu sintēzes ātrums. Tādu indukcijas mehānismu sauc par saskaņotu jeb koordinētu indukciju.

2. Induktors (substrāts A) inducē pirmo fermentu (f_1). Rezultātā strauji uzkrājas pirmās reakcijas produkts (viela B). Šis starpmetabolīts B inducē fermenta f_2 sintēzi, uzkrājas viela C un inducējas ferments f_3. Šajā gadījumā notiek metabolisma ceļa fermentu sintēzes pakāpeniska inducēšana ar iepriekšējās reakcijas produktu. Šādu indukcijas mehānismu sauc par pakāpenisku indukciju.

3. Eksistē arī jaukts indukcijas mehānisms, kurā daļu attiecīgā ceļa fermentu saskaņoti inducē substrāts—induktors, bet pārējos fermentus pakāpeniski inducē metabolisma ceļa starpprodukti.

Interesanti atzīmēt, ka inducētā fermentu sintēze mikroorganismos aprakstīta jau XX gs. trīsdesmitajos gados, tomēr vēl ilgu laiku netika izprasts šī procesa mehānisms. Pateicoties inducētajai fermentu sintēzei, mikroorganismi spēj adaptēties dažādos apstākļos. Panākumi šūnu metabolisma regulācijas mehānismu atšifrēšanā ļāva izskaidrot šīs plaši izplatītās parādības dabu, mehānismu un nozīmi šūnā (97. lpp.).

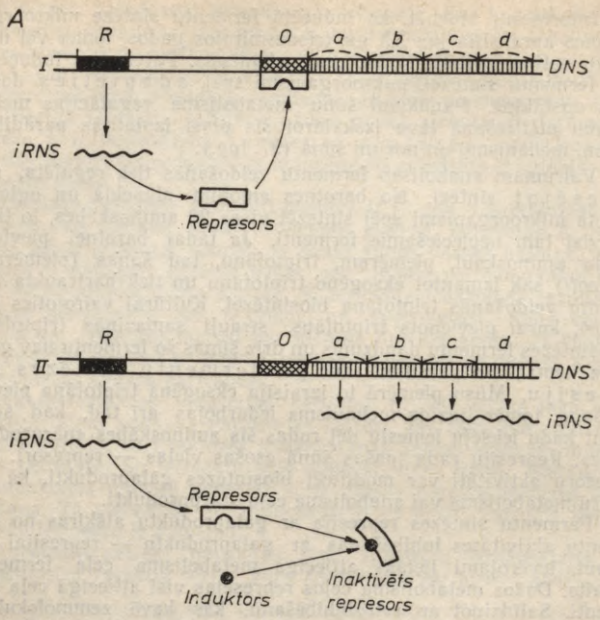
Vairumam anabolisko fermentu veidošanās tiek regulēta, represējot sintēzi. No barotnes amonija slāpekļa un oglekļa avota mikroorganismi spēj sintezēt visas 20 aminoskābes, jo tiem ir visi tam nepieciešamie fermenti. Ja tādai barotnei pievieno kādu aminoskābi, piemēram, triptofānu, tad šūnas (piemēram, *E. coli*) sāk izmantot eksogēno triptofānu un tiek pārtraukta fermentu veidošanās triptofāna biosintēzei. Kultūrai vairojoties barotnē, kurai pievienots triptofāns, strauji samazinās triptofāna biosintēzes fermentu daudzums un drīz šūnās šo fermentu nav gandrīz nemaz. Šo parādību sauc par fermentu sintēzes represiju. Mūsu piemērā to izraisīja eksogēnā triptofāna pievienošana, tomēr līdzīgs mehānisms iedarbojas arī tad, kad šūnā kaut kādu iekšēju iemeslu dēļ rodas šīs aminoskābes «pārprodukcija». Represiju rada īpašas šūnā esošas vielas — represori. Represoru aktivitāti var modificēt biosintēzes galaprodukti, kā arī dažu metabolisma vai anabolisma ceļu starpprodukti.

Fermentu sintēzes represija ar galaproduktu atšķiras no fermentu aktivitātes inhibēšanas ar galaproduktu — represijai pakļauts ievērojami lielāks attiecīgā metabolisma ceļa fermentu skaits. Dažos metabolisma ceļos represējas visi attiecīgā ceļa fermenti. Salīdzinot ar retroinhibēšanu, kas kavē zemmolekulāro vielu (šūnas metabolītu) pārprodukcijas veidošanos, represijas gadījumā papildus tiek nomākta arī to fermentu (šūnas olbaltumvielu) sintēze, kuri attiecīgajā brīdī šūnai nav vajadzīgi. Te izpaužas šūnas metabolisma ekonomijas princips.

Represija, tāpat kā indukcija, var būt saskaņota jeb koordinēta, t. i., attiecīgā ceļa galaprodukts katra fermenta sintēzi nomāc vienādi. Tas notiek tādā gadījumā, ja metabolisma ceļa fermentu sintēzi nosaka DNS molekulā secīgi novietotu gēnu grupa — operons. Visiem operona gēniem ir kopīga ģenētiskā kontrole.

Bieži viena ceļa fermenti represējas dažādā mērā. Sazarotajos biosintēzes ceļos represijas mehānismi var būt modificēti (tāpat kā inhibēšanas mehānismi), lai viena substrāta vairākiem galaproduktiem nodrošinātu labāku regulāciju.

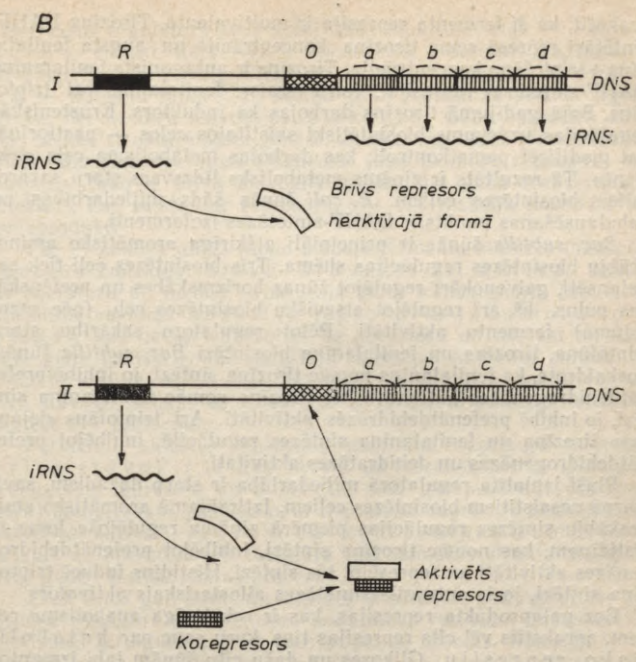
Atgriezīsimies pie aromātisko aminoskābju biosintēzes regulācijas piemēra *E. coli* un *Bac. subtilis* šūnās (23. att.). DAHF-sintetāze, kas *E. coli* šūnās ir triju allosterisku izofermentu veidā, tiek ne tikai retroinhibēta, bet arī represēta. Rezultātā fermenta kopīgā aktivitāte ir triju izofermentu aktivitātes summa, pie tam katru no tiem atbilstošā aminoskābe kontrolē dubultīgi (inhibē-



24. att. Fermentu sintēzes indukcijas un represijas mehānismu shematisks attēls. A. Indukcija: I — gēns regulators veido represora olbaltumvielu, kas saistās ar gēnu operatoru, un tiek nomākta struktūras gēnu transkripcija; II — induktora klātbūtnē notiek induktora saistīšanās ar represoru, izmainās represora konformācija, un tas vairs nevar saistīties ar operatoru. Atbrīvotais operators «atļauj» stuktūras gēnu transkripciju.

šana+represija). *E. coli* šūnās kopīgā aromātisko savienojumu ceļa citu fermentu represiju nenovēro. *Bac. subtilis* šūnās galvenais regulācijas mehānisms, kas kontrolē aromātisko savienojumu biosintēzes kopīgo daļu, ir DAHF-sintetāzes inhibēšana, ko izraisa horizmskābe un prefēnskābe.

Pētot triptofāna biosintēzes (no horizmskābes) regulācijas mehānismus, atklājās, ka *Bac. subtilis, E. coli* un citu baktēriju triptofāna sintēzes fermentus determinējošie gēni veido operonu, tāpēc šos fermentus minētajiem organismiem koordinēti represē triptofāns. *Bac. subtilis* šūnās horizmskābe inducē antranilātsintetāzi, fosforibozil transferāzi, kā arī, iespējams, visu pārējo triptofāna sintēzes ceļa fermentu sintēzi.



B. Represija: I — gēna regulatora produkts ir represora neaktīvā forma, kas nespēj saistities ar operatoru, tādēļ notiek struktūras gēnu transkripcija; II — korepresora klātbūtnē veidojas aktīvs korepresora un represora komplekss, kas saistās ar operatoru, un tiek bloķēta struktūras gēnu transkripcija. R — gēns regulators; O — gēns operators; a, b, c, d — struktūras gēni (pēc *Lehninger*, 1974)

Horizmātmutāzes izofermentu, kā arī tirozīna un fenilalanīna sintēzes starpfermentus *E. coli* šūnās represē katra ceļa galaprodukts. *Bac. subtilis* šūnās tirozīna un fenilalanīna individuālo biosintēzes ceļu pirmie fermenti ne tikai inhibējas, bet arī represējas.

Aromātisko aminoskābju sintēzi kontrolējošie regulatorie sakari neaprobežojas tikai ar galaprodukta «sava» biosintēzes ceļa fermentu aktivitātes inhibēšanu vai piedalīšanos to represijā. Noteikta regulatora sakarība ir starp triptofāna, tirozīna un fenilalanīna biosintēzes ceļiem. *E. coli* baktērijām DAHF-sintetāzes izofermentu aktivitāti papildus krusteniski kontrolē represija, inhibēšana un indukcija. Fenilalanīna DAHF-sintetāzes represijai *E. coli* šūnās vajadzīgs fenilalanīns+triptofāns. Var

uzskatīt, ka šī fermenta represija ir multivalenta. Tirozīna DAHF-sintetāzi represē zema tirozīna koncentrācija un augsta fenilalanīna + triptofāna koncentrācija. Tirozīns ir antagonists fenilalanīna DAHF-sintetāzes represijai, kuru izraisa fenilalanīns vai triptofāns. Šajā gadījumā tirozīns darbojas kā induktors. Krusteniskās regulācijas uzdevums biosintētiski saistītajos ceļos — pastiprināt vai modificēt pamatkontroli, kas darbojas metabolisma ceļa «iekšienē». Tā rezultāts ir zināms metabolisks līdzsvars starp sazarotajiem biosintēzes ceļiem. *E. coli* šūnās šāds mijiedarbības un sabalansēšanas punkts ir DAHF-sintetāzes izofermenti.

Bac. subtilis šūnās ir principiāli atšķirīga aromātisko aminoskābju biosintēzes regulācijas shēma. Trīs biosintēzes ceļi tiek sabalansēti, galvenokārt regulējot šūnas horizmskābes un prefēnskābes pulus, kā arī regulējot atsevišķu biosintēzes ceļu (pēc sazarojuma) fermentu aktivitāti. Pētot regulatoro sakarību starp triptofāna, tirozīna un fenilalanīna biosintēzi *Bac. subtilis* šūnās, noskaidrots, ka fenilalanīns nomāc tirozīna sintēzi, jo inhibē prefenātdehidrogenāzes aktivitāti, bet tirozīns nomāc fenilalanīna sintēzi, jo inhibē prefenātdehidrāzes aktivitāti. Arī triptofāns «iejaucas» tirozīna un fenilalanīna sintēzes regulācijā, inhibējot prefenātdehidrogenāzes un dehidratāzes aktivitāti.

Plaši izplatīta regulatorā mijiedarbība ir starp dažādiem, savā starpā nesaistītiem biosintēzes ceļiem. Iztirzājamā aromātisko aminoskābju sintēzes regulācijas piemērā zināma regulējoša loma ir histidīnam, kas nomāc tirozīna sintēzi, inhibējot prefenātdehidrogenāzes aktivitāti un represējot tās sintēzi. Histidīns inducē triptofāna sintēzi, jo ir antranilātsintetāzes allosteriskais aktivators.

Bez galaprodukta represijas, kas ir raksturīga anabolisma ceļiem, aprakstīts vēl cits represijas tips, kuru sauc par katabolītisko represiju. Glikozes un dažu citu šūnām labi izmantojamu oglekļa un enerģijas avotu klātbūtne nomāca daudzu induciblo fermentu sintēzi. Piemēram, glikoze nomāc β-galaktozidāzes sintēzi pat tad, ja barotnē ir šī fermenta induktors — laktoze. Katabolītisko represiju var uzskatīt par mikroorganismu šūnas piemērošanos, lai vispirms izmantotu vieglāk pieejamos enerģijas avotus. Šāda enerģijas avota klātbūtnē uz laiku tiek pārtraukta citu, šūnai mazāk «izdevīgu» enerģētisko substrātu izmantošana un slēgti šo substrātu katabolisma ceļi.

Fermentu sintēzes indukcijas un represijas mehānismus sāka izprast 50. gados, pēc tam, kad F. Žakobs un Ž. Mono (*F. Jacob, J. Monod*) uzsāka β-galaktozidāzes indukcijas pētījumus *E. coli* šūnās un izstrādāja fermentu sintēzes indukcijas un represijas modeli (24. att.).

F. Žakobs un Ž. Mono atklāja, ka *E. coli* genomā bez strukturālā gēna, kas kontrolē β-galaktozidāzes sintēzi, ir vēl speciāli gēni regulatori. Viens no tiem (gēns R) neietekmē fermenta struktūru. Tā uzdevums ir regulēt strukturālā gēna transkripciju. Parādīsim, kā gēns regulators ietekmē strukturālā gēna transkripcijas pro-

cesu. Gēns regulators kodē specifiskas olbaltumvielas — represora — sintēzi. Represors ir allosteriska olbaltumviela, kurai ir divi saistīšanas centri. Viens no centriem «pazīst» operatoru — noteiktu nukleotīdu secību DNS molekulas posmā (gēns 0) —, bet uz otru iedarbojas efektors. Gēns operators atrodas blakus strukturālajam gēnam, un tā ir represora piesaistīšanās vieta. Bez tam operators «aizliedz» (kad to bloķē represors) vai «atļauj» (kad ir brīvā stāvoklī) strukturālā gēna transkripciju. Efektori, kas saistās ar represoru, var būt reakciju substrāti vai galaprodukti.

Pēc F. Žakoba un Ž. Mono modeļa fermentu sintēzes indukcijā represora molekula brīvā stāvoklī ir aktīva, saistās ar operatoru un nomāc strukturālā gēna transkripciju. Induktora klātbūtnē veidojas neaktīvs represora—induktora komplekss, kas nevar iedarboties uz operatoru un nomākt strukturālā gēna transkripciju. Rezultātā inducējas fermenta sintēze. Ja induktora šūnā vairāk nav, represors no jauna pāriet brīvā, aktīvā stāvoklī, saistās ar operatoru, un rezultātā attiecīgā fermenta sintēze tiek pārtraukta.

Fermentu sintēzes represijas gadījumā represora molekula brīvā stāvoklī ir neaktīva un neiedarbojas uz operatoru. Veidojoties represora un atbilstošā ceļa galaproduktu (korepresoru) kompleksam, piemēram, ar triptofānu, represors aktivējas. Izveidojies aktīvais represora—korepresora komplekss saistās ar operatoru un rezultātā tiek nomākts strukturālā gēna (vai gēnu) transkripcijas process.

Tādā veidā gan fermentu sintēzes indukcijas, gan represijas gadījumā represora un operatora sadarbības rezultātā tiek nomākts atbilstošā strukturālā gēna transkripcijas process. Starpība ir tā, ka indukcijas gadījumā efektors (induktors), iedarbojoties uz represoru, pazemina tā spējas saistīties ar operatoru, bet represijas gadījumā efektors (korepresors) šīs spējas paaugstina.

Saskaņā ar F. Žakoba un Ž. Mono modeli represijas un indukcijas pamatā ir vieni un tie paši mehānismi un indukciju var uzskatīt par vienkāršu derepresiju. Jau iepriekš iztirzātajā piemērā par triptofāna regulāciju redzams, ka viena bioķīmiskā ceļa gēni bieži ir apvienoti grupās un veido transkripcijas un regulācijas vienību — operonu. Visiem operonā apvienotajiem strukturālajiem gēniem ir viens operatorposms, kas ir lokalizēts operona malā un kuru koordinēti regulē (represē vai inducē) viens represors.

6. NODAĻA

PROKARIOTU EVOLŪCIJAS ĢENĒTISKIE MEHĀNISMI

Rodoties dzīvajiem organismiem, sākas bioloģiskās evolūcijas posms, kurā noteicošā ir mainība, iedzimtība un dabiskā izlase. Mainība un iedzimtība ir īpašības, kas piemīt visiem dzīvajiem organismiem. Jēdzienā dabiskā izlase, ko ieviesa Č. Darvins, atspoguļojas konkurence starp dažādiem dzīviem organismiem, kā arī organismu un vides attiecības, t. i., ārējās vides faktoru ietekme uz organismu izdzīvotību. Rezultātā tālāk evolucionē tie organismi, kuri ieguvuši izdzīvotspēju paaugstinošas īpašības.

Organisma ģenētiskajā aparātā ir informācija par visām dotā organisma pazīmēm. Tas nodrošina šo pazīmju saglabāšanos un precīzu reprodukciju vairošanās procesā, tāpēc pēcnācēji vairumā gadījumu saglabā pilnīgu līdzību ar vecākiem. Tas liecina par ģenētiskā aparāta lielo stabilitāti un tā funkcionēšanas mehānismu precizitāti. Tomēr ģenētiskā aparāta stabilitāte nav absolūta. Pretējā gadījumā nebūtu nekādu izmaiņu iespēju, kā arī tādu evolucionāro pārvērtību, kuru rezultātā radās dzīvības formu daudzveidība. Šīs dzīvības formu daudzveidības liecinieki (un pārstāvji) esam arī mēs. Tādējādi ģenētiskajam aparātam ir jābūt tā veidotam, lai no vienas puses būtu nodrošināta tā stabilitāte, bet no otras — pietiekams plastiskums, t. i., mainības spējas.

Šajā nodaļā tiks apskatīti divi no trim prokariotu evolūciju virzošajiem spēkiem: ģenētiskā aparāta organizācija un darbība, kas nosaka iedzimtības un mainības īpašības; ģenētiskā materiāla izmaiņu rašanās un procesi, kas šīs izmaiņas izraisa. Novērtēsim šo atsevišķo procesu nozīmi prokariotu evolūcijā.

Prokariotu ģenētiskais aparāts

Līdz mūsu gs. četrdesmitajiem gadiem tikai nedaudzi mikrobiologi uzskatīja, ka baktērijām iedzimtības pamatā ir tādi paši principi kā augstākajiem organismiem. Tā kā prokariotiem nav ne kodola, ne hromosomu, kas būtu analogi eikariotu kodolam un hromosomām, secināja, ka ģenētiski baktērijas ir arhaiskas dzīvības formas.

Kamēr nebija izstrādātas metodes baktēriju kultūru ieguvei no vienas šūnas tīrkultūru audzēšanai, vairums pētnieku domāja, ka dabā eksistē samērā ierobežots baktēriju sugu skaits, bet to morfoloģiskā un fizioloģiskā daudzveidība ir baktēriju ārkārtīgās mainības rezultāts. Uzskatīja, ka atkarībā no kultivēšanas apstākļiem un attīstības stadijas baktērijām var būt visdažādākās morfoloģiskās un fizioloģiskās pazīmes.

Sāds uzskats, kas mikrobioloģijas vēsturē apzīmēts pār pleomorfismu, būtībā noliedza baktēriju spējas pēc noteiktām likumsakarībām mantot zināmu pazīmju summu.

Pēc tam kad R. Kohs *(R. Koch)* izstrādāja baktēriju tīrkultūru ieguves metodes un bija iegūtas pirmās tīrkultūras, noskaidrojās, ka katrai baktēriju sugai ir noteikta šūnu forma un noteikts fizioloģisko pazīmju kopums. Pleomorfisms atdeva pozīcijas monomorfismam — uzskatam, ka baktērijas ir organismi ar nemainīgām pazīmēm. Monomorfisma galējā izpausme bija pilnīga jebkādas baktēriju mainības noliegšana. Visu baktēriju tīrkultūru mainības faktus monomorfisma piekritēji izskaidroja ar kultūru inficēšanos vai citām darba neprecizitātēm.

Strādājot ar baktērijām, tomēr uzkrājās dati par baktēriju īpašību izmaiņām. Piemēram, atklājās, ka baktērijas, kas ir jutīgas pret noteiktu ārstniecisko līdzekli, var kļūt pret to rezistentas. Tomēr, kaut arī eksperimentu rezultāti nepārprotami norādīja, ka baktērijām līdzīgi augstākajiem organismiem piemīt iedzimtība un mainība, nebija zināms ne materiālais šo īpašību nesējs (ģenētiskais materiāls), ne tā darbības mehānisms. Attīstoties augstāko organismu ģenētikai, noskaidrojās sakarība starp noteiktām organisma pazīmēm un abstraktām iedzimtības pamatvienībām — gēniem. Bija radies priekšstats, ka gēni ir lokalizēti šūnas kodola hromosomās un nes informāciju par iedzimtības pazīmēm. Katrs gēns nosaka vienu pazīmi*. Gēnu komplektam pārgrupējoties krustošanās gaitā (rekombinācijas) vai izmainoties pašiem gēniem (mutācijas), rodas izmaiņas ģenētiskajā materiālā. Rezultātā var rasties organisms ar citādām pazīmēm, kuras pāries no paaudzes paaudzē.

M. Beijerinks *(M. Beijerinck)* viens no pirmajiem izprata, ka baktērijām un augstākajiem organismiem ir kopīgi ģenētikas likumi. Mūsu gs. sākumā viņš izteica domu, ka, iespējams, arī baktēriju mainība ir saistīta ar gēnu mutācijām. Tādā veidā ideja par sakarību starp gēnu un pazīmi tika attiecināta arī uz baktērijām. Tā kā nebija piemērotu metožu ģenētiskajiem eksperimentiem, turpmākajos trīsdesmit gados baktēriju ģenētiku nepētīja.

Baktēriju ģenētikas pētījumi aizsākās 1943. gadā, kad S. Lurija un M. Delbriks *(S. Luria, M. Delbrück)* publicēja rakstu par

---

* Tā tas ir vienkāršākajos gadījumos. Parasti viens gēns ietekmē dažādas organisma pazīmes un attiecīgi katra pazīme ir daudzu gēnu aktivitātes rezultāts.

baktēriju mutācijām. Šo mutāciju rezultātā pret fāgiem jutīgas baktērijas kļūst pret tiem rezistentas. Šajā darbā nozīmīgākie ir nevis eksperimentos iegūtie dati, bet S. Lurijas un M. Delbrika izstrādātās baktēriju ģenētikas pētīšanas pamatmetodes. Viņi pirmo reizi parādīja, kā eksperimentēt, kā apstrādāt iegūtos rezultātus un, galvenais, kā tos analizēt. Kļuva skaidrs, ka baktērijas (un bakteriofāgi) ir ideāls objekts ģenētiskiem pētījumiem, jo ģenētisko eksperimentu var veikt ar milzīgu īpatņu skaitu un rezultātus iegūt laikā, īsākā par diennakti.

Tā kā baktērijām ir atrastas ar augstākajiem organismiem kopīgas mainības un iedzimtības likumsakarības, kam pamatā ir ģenētiskā aparāta uzbūves un funkciju principiāla līdzība, rezultātus, kas iegūti ģenētiskajos eksperimentos ar baktērijām, var vispārināt. Pateicoties baktēriju un bakteriofāgu izmantošanai ģenētiskajiem pētījumiem, paplašinājās mūsu zināšanas šajā posmā un radās iespējas ģenētikas pētījumiem pacelties kvalitatīvi jaunā — molekulārā līmenī.

Ģenētiskā materiāla ķīmiskās īpašības. Pirmais baktēriju «ieguldījums: vispārīgajā ģenētikā bija ģenētiskā materiāla ķīmisko īpašību atšifrēšana. Līdz 40. gadiem uzskatīja, ka gēna galvenais ķīmiskais komponents, kas pilda informācijas funkciju, ir hromosomu olbaltumvielas. Par DNS, kas lielā daudzumā ir visās hromosomās, domāja, ka tai ir struktūras funkcijas. 20. gados iegūtie dati par DNS uzbūvi radīja priekšstatu, ka DNS molekula satur apmēram vienādus adenīna, guanīna, citozīna un timīna daudzumus. Uzskatīja, ka šo četru bāzu nukleotīdi veido tetranukleotīdu vienību un DNS ir polimērs, kurā šī vienība monotoni atkārtojas. Tādējādi DNS molekula tika uzskatīta par cietes tipa lineāru makromolekulu, kuras uzbūve nav atkarīga no izolēšanas avota. Šāds priekšstats par DNS molekulas uzbūvi neatbilda minējumiem par iespējamo DNS lomu ģenētiskās informācijas glabāšanā šūnā.

1944. g. O. Everijs, S. Makleods un M. Makkartijs *(O. Avery, C. MacLeod, M. McCarty)* transformācijas eksperimentos pierādīja, ka DNS spēj pārnest pazīmes no viena baktēriju celma uz otru, t. i., ka tieši DNS, nevis hromosomu olbaltumvielas ir šūnas ģenētiskais materiāls. O. Everija un viņa līdzstrādnieku atklājumu uzņēma ar neuzticību un atzina tikai 1950. g., kad bija uzkrājies pietiekami daudz pierādījumu.

Vispirms 1948. g. E. Čargrafs *(E. Chargraff)* atklāja, ka četri nukleotīdi DNS molekulā ne vienmēr ir vienādos daudzumos. Izanalizējis dažādu bioloģisko avotu DNS molekulu bāzu sastāvu, Čargrafs konstatēja, pirmkārt, ka bāzu sastāva atšķirības dažādu bioloģisko avotu DNS molekulās ir diezgan būtiskas, otrkārt, ka bāzu molekulārais saturs DNS molekulā atbilst noteiktai likumsakarībai — adenīna daudzums vienmēr ir vienāds ar timīna daudzumu, bet guanīna — ar citozīna daudzumu (Čargrafa ekvivalences likums). Iegūtie dati liecināja, ka ir nepareizi uzskatīt DNS par monotonu polimēru.

E. Čargrafa pētījumu rezultāti radīja iespēju s a i s t ī t DNS funkcijas šūnā ar tās ķīmisko uzbūvi. Izpētot ģenētisko transformāciju un DNS molekulas uzbūvi, varēja secināt, ka ģenētisko informāciju DNS molekulā nosaka četru nukleotīdu bāzu specifiskā kārtība polinukleotīdu ķēdē.

Paralēlos pētījumos veiksmīgi apvienoja ģenētiskās un bioķīmiskās analīzes metodes. Rezultātā noskaidrojās, ka katram gēnam ir viena primāra funkcija — tas nosaka tikai viena fermenta sintēzi. Īsi formulējot, viens gēns — viens ferments. Savukārt no fermenta aktivitātes atkarīga noteiktās pazīmes izpausme. Pētot mikroorganismus šajā pašā darbu sērijā, tika pierādīta konkrēta fermenta sakars ar konkrētu pazīmi. Ja agrāk, pētot augstākos organismus, tika konstatēta sakarība starp gēnu un pazīmi, tad tagad, pētot mikroorganismus, sakarība konkretizējās: gēns—ferments—pazīme.

Pateicoties panākumiem DNS ķīmiskās uzbūves un ģenētiskās funkcijas pētījumos, radās izpratne par to, ka četru nukleotīdu secība DNS molekulā nosaka ģenētisko kodu. Tas realizējas kā noteikta aminoskābju secība fermentatīvajās olbaltumvielās, t. i., gēns—ferments. Lai atšifrētu ģenētisko kodu, bija jānoskaidro, kāda sakarība ir starp nukleotīdu secību gēnā un aminoskābju atlikumu secību fermentatīvajā olbaltumvielā, kuras sintēzi kontrolē šis gēns.

Tātad 50. gadu beigās bija sasniegts ievērojams progress šūnas ģenētiskā aparāta uzbūves un funkciju izpētē, pie tam lielākā daļa zināšanu bija iegūtas eksperimentos ar mikroorganismiem, it īpaši ar baktērijām. Tomēr gandrīz nekas nebija zināms par DNS molekulas uzbūvi un tās ģenētisko funkciju realizēšanos, tāpēc tālākā šī virziena attīstība kavējās.

E. Čargrafs konstatēja būtiskas īpatnības DNS molekulas telpiskajā organizācijā — adenīna (A) un timīna (T), kā arī guanīna (G) un citozīna (C) molāro daudzumu. Vairākiem zinātniekiem neizdevās izstrādāt DNS molekulas modeli, bet 1953. gadā Dž. Votsons un F. Kriks *(G. Watson, F. Crick)* izstrādāja tādu DNS molekulas modeli, ar kuru varēja izskaidrot tās strukturālās un funkcionālās īpašības.

DNS molekulas uzbūve un replikācija. Atbilstoši Dž. Votsona un F. Krika izstrādātajam modelim DNS molekula ir dubultspirāle, kas sastāv no divām polinukleotīdu ķēdēm ar kopīgu asi (14. att.). Polinukleotīdu ķēdes karkasā pārmaiņus novietoti ir cukura (dezoksiribozes) un fosforskābes atlikumi, kas savienoti savā starpā ar 3,5-fosfodiestera tiltiņiem; purīna un pirimidīna bāzes novietotas perpendikulāri spirāles asij un vērstas uz dubultspirāles iekšpusi. Katra bāze vienā polinukleotīdu ķēdē tajā pašā plaknē ar ūdeņraža saitēm ir saistīta ar bāzi otrā polinukleotīdu ķēdē. Četru DNS molekulas bāzu molekulu telpiskā uzbūve atļauj adenīnam saistīties tikai ar timīnu (ar divām ūdeņraža saitēm), bet guanīnam — tikai ar citozīnu (ar trim ūdeņraža saitēm). Adenīna—timīna un

guanīna—citozīna saistīšanas specifiskumu nosaka bāzu uzbūves īpatnības. Šis specifiskums ilustrē struktūras komplementaritātes principu, kam ir svarīga nozīme bioloģisko sistēmu organizācijā un funkcionēšanā. Ūdeņraža saites starp komplementārajām bāzēm stabilizē dubultspirāles polinukleotīdu ķēdes.

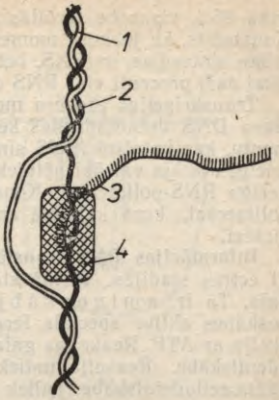
Pamatojoties uz struktūras komplementaritātes principu, Čargafa ekvivalences likumu var viegli izskaidrot ar Votsona—Krika modeli. Tomēr tas nav galvenais. Šis princips, kuru atklāja, pētot DNS uzbūvi, ļāva izskaidrot DNS molekulu precīzās dubultošanās, t. i., replikācijas, būtību. Tā kā bāzu secība vienā ķēdē nosaka bāzu secību otrā ķēdē, radās doma, ka DNS molekulas replikācija notiek, polinukleotīdu ķēdēm attālinoties vienai no otras un pēc tam uz katras polinukleotīdu ķēdes kā uz matrices sintezējoties komplementārai polinukleotīdu ķēdei. (Šo domu drīz vien apstiprināja liels skaits eksperimentu.) Rezultātā izveidojas divas DNS molekulas, kurās ir pa vienai polinukleotīdu ķēdei no iepriekšējās DNS molekulas un viena jaunsintezēta ķēde. Šāds DNS replikācijas mehānisms nosaukts par puskonservatīvu. Ģenētisko informāciju satur katra polinukleotīdu ķēde, tātad DNS molekulās ir divi pilni ģenētiskās informācijas komplekti un informācija ir komplementāro nukleotīdu secībā.

Šūnu RNS un DNS transkripcija. Jau trīsdesmitajos gados šūnās konstatēja divu veidu nukleīnskābes, no kurām viena (DNS) lokalizēta eikariotu kodolā vai prokariotu molekulā, bet otra (RNS) atrodas šūnas citoplazmā. RNS un DNS ir atšķirīga ķīmiskā uzbūve. RNS dezoksiribozes vietā satur ribozi un timīna vietā uracilu. RNS molekulas sastāv no vienas polinukleotīdu ķēdes, kas atšķirībā no DNS molekulām nav sakārtotas stingri noteiktā veidā.

Pētot RNS bioloģisko lomu, atklājās tieša sakarība starp citoplazmatiskās RNS daudzumu un olbaltumvielu biosintēzes intensitāti šūnā. Ievērojami vēlāk tika noskaidrots, ka lielākajai daļai prokariotu un eikariotu RNS veido strukturālus kompleksus ar olbaltumvielām — ribosomas. Ribosomās sintezējas visas šūnu olbaltumvielas. Katrā šūnā ir triju veidu RNS: informācijas vai matricu (iRNS jeb mRNS), ribosomālā (rRNS) un transporta (tRNS). Tām ir dažāds lielums, struktūra un ķīmiskā uzbūve. Visu trīs veidu RNS ir tieši saistītas ar olbaltumvielu biosintēzes procesu šūnā, kaut arī katrai ir sava specifiska funkcija.

Atklātā sakarība starp gēnu (DNS posms) un noteikta fermenta sintēzi liecināja, ka šūnā ir mehānisms, kas ar DNS molekulas nukleotīdu noteiktu secību izteikto ģenētisko informāciju realizē fermentatīvās olbaltumvielas aminoskābju noteiktā secībā. Šūnās DNS atrodas tālu no olbaltumvielu sintēzes vietas. Sevišķi tas ir izteikts eikariotiem. Tāpēc bija maz ticams, ka polipeptīdu ķēde sintezējas tieši uz DNS polinukleotīdu ķēdes. Tika izteikta doma, ka ģenētiskās informācijas realizēšanās šūnā notiek divās stadijās un svarīga loma tajā ir ķīmiskajam savienojumam — starpniekam starp gēnu un fermentu. Tūlīt noprata, ka šis starpnieks ir RNS.

Uzskatīja, ka DNS molekula transkribējas RNS molekulas nukleotīdu komplementārajā secībā. RNS molekula pārvietojas no kodola rajona uz citoplazmu un kalpo par matrici noteiktas fermentatīvās olbaltumvielas sintēzei. Sākumā domāja, ka gēna ģenētiskā informācija transkribējas ribosomālās RNS nukleotīdu secībā un rezultātā veidojas tādas ribosomas, kas specializējušās tikai viena veida olbaltumvielu sintēzei. Tomēr drīz vien eksperimentālie dati šo pieņēmumu noraidīja.



25. att. Transkripcijas shematisks attēls:

1 — divpavedienu DNS molekula; 2 — DNS polinukleotīdu ķēde, kas darbojas kā matrice; 3 — RNS molekula, kas sintezējas; 9 — RNS-polimeráze (pēc *Stent*, 1974; *Schlegel*, 1972)

Pierādījās, ka ribosomās notiek nespecifiska olbaltumvielu sintēze. F. Žakobs un Ž. Mono (*F. Jacob, J. Monod*) pieņēma, ka šūnās ir īpašs RNS veids, kuru viņi nosauca par informācijas jeb matricu RNS*. Pēc F. Žakoba un Ž. Mono hipotēzes noteikta DNS molekulas posma informācija transkribējas iRNS molekulas nukleotīdu secībā. Šī molekula pārvietojas uz citoplazmu un saistās ar nespecializētajām ribosomām, kuras satur ribosomālo RNS. Ribosomas iRNS ģenētiskā informācija tiek pārtulkota (translējas) fermenta olbaltumvielu molekulas aminoskābju atlikumu noteiktā secībā.

Intensīvi pētot iRNS īpašības, noskaidrojās, ka šajās molekulās ģenētiskā informācija ir vienas vai vairāku polipeptīdu ķēžu sintēzei un tādēļ tām ir stipri atšķirīga relatīvā un molekulārā masa. iRNS molekula eksistē tikai īsu laiku. Katra molekula var būt matrice tikai nedaudzām fermenta molekulām. iRNS molekulas ir komplementāras tiem DNS molekulas rajoniem, no kuriem tās transkribētas. Transkripcijas process šūnā tiek stingri kontrolēts, tāpēc dažādi gēni transkribējas dažādos laikos. Novērots, ka dažādiem gēniem ir atšķirīgs arī transkripcijas ātrums un komplementāro iRNS molekulu daudzums.

Vienlaicīgi tika pierādīts, ka arī pārējie RNS veidi (ribosomālā un transporta) transkribējas no noteiktiem DNS matrices rajoniem. Aptuveni 3% baktērijas *E. coli* DNS kalpo par matrici ribosomālās RNS sintēzei. Informācija par transporta RNS sintēzi kodēta apmēram desmit reizes mazākā DNS daudzumā. Tādējādi vairāk

* 1957. gadā informācijas RNS esamību prognozēja padomju bioķīmiķi A. Belozerskis un A. Spirins.

nekā 96% visas bakteriālās DNS transkribējas iRNS molekulās. Konstatēts, ka jebkurā momentā apmēram puse no RNS, kas patlaban sintezējas, ir iRNS, bet sakarā ar iRNS labilitāti šūnā tā ir tikai daži procenti visa RNS daudzuma.

Transkripcijas procesa mehānisma pētījumi pierādīja, ka tikai viena DNS dubultspirāles ķēde ir aktīva matrice (25. att.). Fermentu, kas katalizē iRNS sintēzi uz DNS matrices, 1960. g. vienlaicīgi atklāja vairāki pētnieki. Šo fermentu nosauca par DNS atkarīgo RNS-polimerāzi. Konstatēts, ka *E. coli* satur vienu RNS polimerāzi, kura katalizē arī ribosomālās un transporta RNS sintēzi.

Informācijas RNS translācija. Translācijas procesu var iedalīt četrās stadijās. Pirmā stadija notiek citoplazmas šķīstošajā daļā. Tā ir aminoskābju aktivācijas stadija. Aminoskābes aktivē speciāls ferments, kas katalizē aminoskābju reakciju ar ATF. Reakcijas galaprodukti ir pirofosfāts un aminoaciladenilskābe. Reakcija notiek katalītiskajā centrā, un radusies aminoaciladenilskābe paliek piesaistīta fermentam:

$$\text{aminoskābe} + \text{ATF} \xrightleftharpoons{\text{aktivējošais ferments}}$$

$$\text{pirofosfāts} + \left[\begin{matrix}\text{aminoaciladenil-}\\ \text{skābe}\end{matrix} - \begin{matrix}\text{aktivējošais}\\ \text{ferments}\end{matrix}\right].$$

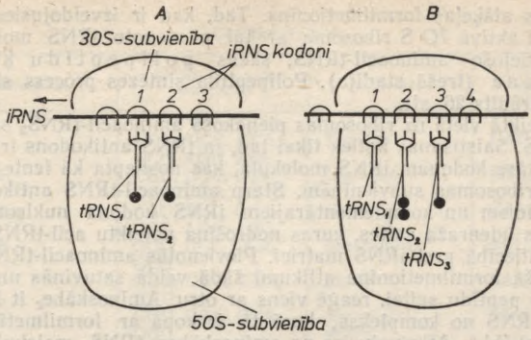
Pēc tam aktivējošais ferments katalizē aminoskābes atlikuma pievienošanos transporta RNS (tRNS) molekulai.

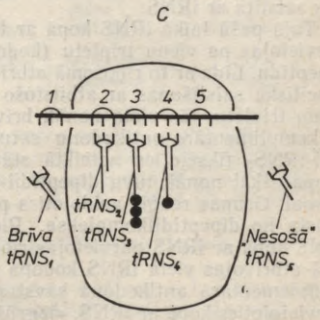
$$\left[\begin{matrix}\text{aminoaciladenil-}\\ \text{skābe}\end{matrix} - \begin{matrix}\text{aktivējošais}\\ \text{ferments}\end{matrix}\right] + \text{tRNS} \rightleftharpoons$$

$$\rightleftharpoons \text{aminoacil-tRNS} + \text{AMF} + \text{aktivējošais ferments}.$$

Abas fermentatīvās reakcijas (aminoskābes molekulas aktivāciju un pārnešanu uz tRNS molekulu) katalizē viens un tas pats aktivējošais ferments, kas tika nosaukts par aminoacil-tRNS-sintetāzi. Konstatēts, ka šūnā ir vismaz 20 dažādu aminoacil-tRNS-sintetāžu un katra no tām ir specifiska noteiktai aminoskābei, kā arī tRNS. Atbilstošo aminoacil-tRNS-sintetāžu molekulārā organizācija palīdz pazīt «savu» aminoskābi un «savu» tRNS, un tāpēc šo aminoskābi var pārnest uz atbilstošo tRNS. Aktivējošajiem fermentiem ir izteikts specifiskums aminoskābes un tRNS pazīšanā — pēc izdarītajiem aprēķiniem kļūdīšanās varbūtība ir ievērojami mazāka par $1 \cdot 10^4$.

Iztirzājot transkripcijas mehānismu, iepazinām ģenētiskās informācijas pārrakstīšanos no DNS uz iRNS, tomēr šajā gadījumā tā paliek nukleotīdu «valodā». Translācijas procesā ģenētiskā informācija tiek pārtulkota no nukleotīdu «valodas» aminoskābju





26. att. Translācijas procesa shematisks attēls:

A — aminoacetil-tRNS$_2$ pievienošanās pie funkcionāli aktīvas 7O S ribosomas, kas nes iniciējošo aminoacetil-tRNS$_1$ molekulu. B un C — nobīde par vienu un diviem tripletiem. Paskaidrojumi tekstā (pēc *Stent*, 1974; *Schlegel*, 1972; *Rose*, 1971)

«valodā». Izrādās, ka būtiska loma šajā procesā ir aminoacil-tRNS-sintetāzēm. No šī brīža aminoskābe ir piesaistīta atbilstošajai tRNS, un ģenētiskā koda translācijas procesā aminoacil-tRNS molekulā tiek pazīta nevis aminoskābe, bet tRNS. Katrā tRNS polinukleotīdu ķēdē ir īpašs triplets — a n t i k o d o n s. Tas ir komplementārs noteiktam iRNS tripletam — k o d o n a m. Pateicoties antikodonam, tRNS var kontaktēt ar iRNS molekulas noteiktās kārtības nukleotīdiem.

Otra translācijas stadija — i n i c i ā c i j a s s t a d i j a — sākas ar to, ka iRNS molekula un iniciējošā tRNS vispirms kontaktē ar ribosomu 3O S subvienību, bet pēc tam — ar 5O S subvienību. Rezultātā veidojas funkcionāli aktīva 7O S ribosoma. Iniciējošā aminoacil-tRNS baktērijām ir formilmetionil-tRNS, kuras aminoskābes atlikums ir metionīna atvasinājums. Pēc polipeptīdu ķēdes izvei-

došanās atšķeļas formilmetionīns. Tad, kad ir izveidojusies funkcionāli aktīvā 70 S ribosoma ar tai pievienoto iRNS molekulu un iniciējošo aminoacil-tRNS, sākas polipeptīdu ķēdes augšana (trešā stadija). Polipeptīda sintēzes process shematiski parādīts 26. att.

Noteiktā vietā uz ribosomas pienākošā aminoacil-$tRNS_2$ saistās ar iRNS. Saistīšanās notiek tikai tad, ja tRNS antikodons ir komplementārs kodonam iRNS molekulā, kas nostiepta kā lente starp divām ribosomas subvienībām. Starp aminoacil-tRNS antikodona nukleotīdiem un komplementārajiem iRNS kodona nukleotīdiem veidojas ūdeņraža saites, kuras nodrošina noteiktu acil-tRNS stāvokli attiecībā pret iRNS matrici. Pievienotās aminoacil-tRNS un iniciējošā formilmetionīna atlikumi šādā veidā satuvinās un, veidojoties peptīdu saitei, reaģē viens ar otru. Aminoskābe$_2$ it kā izstumj tRNS no kompleksa, kurā tā ir kopā ar formilmetionīnu (aminoskābi$_1$). Atbrīvojusies no aminoskābes, $tRNS_1$ molekula paliek saistīta ar iRNS.

Tajā pašā laikā iRNS kopā ar tai piestiprināto tRNS ribosomā pārvietojas pa vienu tripletu (kodonu). Šī tRNS nes izveidojušos dipeptīdu. Līdz ar to ribosomā atbrīvojas vieta, kur var notikt iRNS specifiskā saistīšanās ar atbilstošo tRNS. iRNS pārvietojoties par vienu tripletu, tās vietā nonāk brīvais iRNS kodons, kurš saistās ar komplimentāro antikodonu saturošo aminoacil-$tRNS_3$. Aminoacil-$tRNS_3$ fiksējoties noteiktā stāvoklī, tās aminoskābes aminogrupa atkal nonāk tuvu dipeptidil-$tRNS_2$ esterificētajai karboksilgrupai. Grupas reaģē, veidojoties peptīdu saitei, un $tRNS_2$ tiek izgrūsta no dipeptidilkompleksa. Pie $tRNS_3$ izveidojas tripeptīds. tRNS kopā ar iRNS pārvietojas ribosomā vēl pa vienu soli. Rezultātā atbrīvojas vieta iRNS kodona un atbilstošās aminoacil-$tRNS_4$ komplementārā antikodona savstarpējai iedarbībai. Brīvā $tRNS_2$, pārvietojoties kopā ar iRNS, «izgrūž» priekšējo $tRNS_1$ molekulu, un tā atstāj ribosomu.

Sintēzes beigu (ceturtā stadija) signālu dod speciāli kodoni iRNS molekulā. Ribosomas var piestiprināties secīgi pie viena iRNS pavediena šūnā. Tādā gadījumā uz iRNS matrices vienlaicīgi sintezējas vairākas polipeptīdu ķēdes. Dažreiz ar vienu iRNS pavedienu saistās līdz simt ribosomu. Kompleksus, ko veido iRNS molekula ar tai pievienotajām ribosomām, sauc par polisomām. Atklāts, ka baktērijās ribosomas var pievienoties tādam iRNS pavedienam, kura transkripcija no DNS molekulas vēl nav beigusies. Tas liecina par šūnas transkripcijas, kā arī translācijas procesu efektivitāti un saistības dinamismu.

Ģenētiskais kods. Jautājumu par to, kā notiek nukleīnskābju četru burtu valodas tulkošana olbaltumvielu divdesmit burtu valodā, ilgu laiku mēģināja izskaidrot teorētiski. Tikai 1961. gadā M. Nirenbergs atrada eksperimentālu pieeju šīs problēmas risinājumam. Turpmākajos gados vairākās laboratorijās tika veikts milzu darbs, un jau 1965. gadā ģenētiskais kods bija atšifrēts (6. tab.).

6. tabula

Ģenētiskais kods

Aminoskābe	Tripleti, kas kodē aminoskābi	Aminoskābe	Tripleti, kas kodē aminoskābi
Serīns	UCU, UCC, UCA, UCG, AGU, AGC	Tirozīns	UAU, UAC
Leicīns	CUU, CUC, CUA, CUG, UUA, UUG	Histidīns	CAU, CAC
Arginīns	CGU, CGC, CGA, CGG, AGA, AGG	Glutamīns	CAA, CAG
Alanīns	GCU, GCC, GCA, GCG	Asparagīns	AAU, AAC
Valīns	GUU, GUC, GUA, GUG	Lizīns	AAA, AAG
Glicīns	GGU, GGC, GGA, GGG	Asparagīnskābe	GAU, GAC
Treonīns	ACU, ACC, ACA, ACG	Glutamīnskābe	GAA, GAG
Prolīns	CCU, CCC, CCA, CCG	Cisteīns	UGU, UGC
Izoleicīns	AUU, AUC, AUA	Metionīns	AUG
Fenilalanīns	UUU, UUC	Triptofāns	UGG

Eksperimentāli pierādīts, ka katru no šūnas olbaltumvielu sastāva 20 aminoskābēm kodē triju nukleotīdu secība, kas nosaukta par tripletu jeb kodonu. Maksimālais iespējamo variāciju skaits pa trim no četrām dažādām bāzēm ir 64 (4^3). Tātad 20 aminoskābju kodēšanai šūnā ir 64 kodoni.

Tālākie pētījumi pierādīja, ka ģenētiskajam kodam ir vairākas svarīgas īpatnības.

1. Ģenētiskais kods ir deģeneratīvs, t. i., katru aminoskābi (atskaitot metionīnu un triptofānu) kodē vairāk nekā viens triplets. Atšķiras aminoskābju koda deģenerativitātes pakāpe: deviņām aminoskābēm (piemēram, fenilalanīnam, histidīnam, tirozīnam, lizīnam u. c.) katrai pa diviem kodiem, vienai (izoleicīnam) — 3, piecām aminoskābēm (valīnam, prolīnam, treonīnam, alanīnam un glicīnam) — 4 un trim aminoskābēm (arginīnam, serīnam, leicīnam) — 6 kodi. Vienu aminoskābi kodējošiem tripletiem atšķirīgs ir tikai trešais nukleotīds. (Izņēmums ir aminoskābes ar 6 kodoniem.) Tas liek domāt, ka kodona nukleotīdiem ir nevienlīdzīga nozīme — galvenā loma ir pirmajiem diviem nukleotīdiem, bet trešais ir mazāk nozīmīgs.

2. Ģenētiskais kods nepārsedzas, t. i., viena kodona nukleotīds vienlaicīgi nevar piederēt blakus novietotajam kodonam.

3. Ģenētiskajā kodā starp atsevišķiem kodoniem nav «komatu», bet ir «pieturas zīmes» starp atsevišķiem gēniem. Šīs «pieturas zīmes» ir speciālu kodonu funkcija. Polipeptīdu ķēdes sintēze uz iRNS matrices sākas ar to, ka pirmais polipeptīdu ķēdē nokļūst tripleta AUG kodētais N-formilmetionīns. iRNS molekulā

šim tripletam ir kodona iniciatora funkcija. Atšifrējot ģenētisko kodu, atklājās, ka trīs tripleti (UAG, UAA un UGA) neatbilst nevienai aminoskābei un tādēļ tos nosauca par terminējošiem.

4. Ģenētiskais kods ir universāls. Vispirms lielāko daļu kodonu atšifrēja baktērijai *E. coli*. Tālākie pētījumi parādīja, ka noteiktu aminoskābi kodējošie tripleti ir vienādi visiem dzīvajiem organismiem — gan prokariotiem, gan eikariotiem (ieskaitot cilvēku). Ģenētiskā koda universālā daba liecina par to, ka ģenētiskais kods ir izveidojies evolūcijas procesa sākumā un ilgstošo evolucionāru pārvērtību gaitā saglabājies līdz mūsu dienām gandrīz neizmainīts.

Iespējams, ka sākumā olbaltumvielās bija tikai 15 aminoskābes, kuru kodēšanai pietika ar divu nukleotīdu kombinācijām, bet trešais nukleotīds kā «komats» atdalījis dupletos kodonus. Izveidojoties jaunām aminoskābēm (tirozīns, triptofāns, metionīns, glutamīns un asparagīns), radās vajadzība pēc papildu kodoniem, jo visi dupletie kodoni bija aizņemti. Tā radās tripletu kods. Iespējams, ka izmainījās trešā nukleotīda funkcija — no «komata» starp blakus esošiem kodoniem tas kļuva par aminoskābes koda locekli. Zināma nevienlīdzība starp trešo un diviem pirmajiem nukleotīdiem varētu būt liecība sākotnēji dažādajām nukleotīdu funkcijām.

Prokariotu šūnas ģenētiskie elementi. Kā jau iepriekš minēts, šūnas ģenētiskais materiāls novietots citoplazmā. Prokariotiem to nenorobežo membrāna. Atšķirībā no eikariotu šūnu īstā kodola prokariotu kodolu sauc par nukleoīdu. Prokariotu ģenētiskais materiāls apkopots vienā cirkulārā DNS pavedienā, kura garums var sasniegt 1,0—1,4 mm. Saprotams, ka šis DNS gredzens baktērijās nevar būt izvērstā veidā. Lai baktērijas hromosoma varētu ietilpt kodola rajonā, tai jābūt blīvi sakārtotai. DNS pavedienu ģenētikā sauc par baktēriju hromosomu. Normālā stāvoklī viss baktēriju ģenētiskais materiāls ir vienā hromosomā, t. i., baktēriju šūna ir haploīda. Tomēr aprakstītas arī tādas baktērijas, kurām noteiktos apstākļos šūnā ir vairāk nekā viens nukleoīds. Ja *E. coli* kultivē bagātīgā barotnē, notiek strauja DNS sintēze un vidēji vienā šūnā ir 4 nukleoīdi. Arī ciānbaktērijām DNS daudzums šūnā mainās atkarībā no augšanas ātruma.

Daudzu sugu baktērijām šūnā ir gan hromosomas, gan vēl viens ģenētisko elementu tips. Sie ģenētiskie elementi — plazmīdas — šūnā var atrasties autonomi, t. i., ārpus hromosomas. Parasti par to, ka baktēriju šūnā ir plazmīdas, var spriest pēc noteiktām plazmīdu ģenētiskā materiāla kodētām pazīmēm. Pie tādām pazīmēm pieder, piemēram, rezistence pret dažiem ārstnieciskajiem preparātiem (sulfamīdi, streptomicīns, hloramfenikols, tetraciklīns), to nosaka plazmīdas, kas nosauktas par R faktoriem; spēja konjugācijas procesā pārnest gēnus, ko nosaka dzimumfaktors (F faktors); antibiotikām radniecīgu vielu — kolicīnu — sintēze, ko nosaka plazmīdas — kolicinogēnie faktori.

Dažas plazmīdas šūnā var atrasties ne tikai autonomi, bet arī integrētas hromosomā. Tās ir e p i s o m a s, piemēram, mērenie fāgi (λ, P_2, P_{22}) un F faktors.

Plazmīdu DNS ir apmēram 1% no baktēriju hromosomas DNS daudzuma. Pētot plazmīdas ar fizikālām metodēm, noskaidrots, ka tās ir nelielas cirkulāras divpavedienu DNS molekulas. Arī ciānbaktērijām konstatēta gan hromosomas DNS, gan neliels daudzums autonomu cirkulāru divpavedienu DNS molekulu, kuru funkcijas vēl nav noskaidrotas.

Prokariotu organismu ģenētiskā materiāla izmaiņas

Kā jau iepriekš minēts, pirmos mikropasaules pētniekus pārsteidza mikroorganismu formu un pazīmju milzīgā daudzveidība. Savā laikā tas bija iemesls diskusijai par to, vai zemākajām dzīvības formām eksistē reāli atšķiramas sugas, starp kurām nav pārejas formu, vai arī viena suga variē gandrīz bezgalīgi un pats jēdziens «suga» nav piemērojams zemākajiem organismiem, jo tad zūd tā jēga. Strīds izbeidzās tad, kad E. Kohs bija atklājis tīrkultūru metodi. Pierādījās, ka baktēriju suga ir realitāte. Priekšstats par vienkāršām pārejām starp ģintīm un sugām izrādījās nepareizs.

Eksperimentējot ar mikroorganismiem, pētnieki bieži novēroja, ka vienas sugas baktēriju populācija izmainās tad, ja to kultivē ilgstoši vai dažādos apstākļos. Uzkrājās milzīgs daudzums faktu par baktēriju populāciju mainību. Mainīgās pazīmes var iedalīt vairākās grupās.

1. Morfoloģiskās pazīmes: šūnu forma un lielums, kustības spējas, viciņu īpatnības, sporu veidošanās utt.

2. Kultūras pazīmes: gļotainas vai krokotas kolonijas uz cietas barotnes, homogēnas vai heterogēnas kultūras šķidrā barotnē, plēves vai duļķojuma veids, kultūras krāsa.

3. Fizioloģiski bioķīmiskās pazīmes raksturo kultūras aktivitāti, piemēram:

a) noteiktu substrātu izmantošana;

b) dažādu gāzu (O_2, N_2, CO_2) uzņemšana vai izdalīšana;

c) noteikta faktora nepieciešamība barotnē. (Ja kultūra neaug tādā barotnē, kurā trūkst kāda vitamīna vai aminoskābes, tas nozīmē, ka šī kultūra to nespēj sintezēt.)

Ilgu laiku nevarēja izskaidrot mikroorganismu mainības mehānismus. Tikai pēdējos 10—15 gados, pētot prokariotu ģenētiskā aparāta uzbūvi un darbību, sāka izprast šo jautājumu.

Pirms problēmas tālākā iztirzājuma nepieciešams paskaidrot dažus jēdzienus. G e n o t i p s j e b g e n o m s ir organisma visu gēnu kopums, t. i., tā ģenētiskā konstitūcija. F e n o t i p s ir organisma pazīmju kopums.

Izrādījās, ka ir divu tipu izmaiņas. Pie pirmā tipa pieder tādas izmaiņas, kas ārējo apstākļu izmaiņas ietekmē novērojamas

vairumam populācijas īpatņu. Izmaiņām ir adekvāts, t. i., pielāgošanās raksturs, un tās novēro tikai tad, ja darbojas to izraisītājs faktors. Šāda mikroorganismu mainība nosaukta par adaptīvu, bet pati parādība par adaptāciju. Otrā tipa pazīmju izmaiņas sākotnēji īpatņu populācijā novēro reti (vienai šūnai no 10^4—10^{11} šūnām). Ja šīs izmaiņas konkrētajiem īpatņiem paātrina augšanas ātrumu vai paaugstina dzīvotspējas, tad tie pakāpeniski uzkrājas populācijā un izspiež pārējos īpatņus. Pētījumi ļāva secināt, ka otrā tipa izmaiņām ir gadījuma raksturs, t. i., tās nav adekvātas ārējo apstākļu maiņai. Un beidzot, šīs izmaiņas ir pastāvīgas, t. i., organismam vairojoties, tās pāriet no paaudzes uz paaudzi. Šādas izmaiņas nosauca par mutāciju. Šo jēdzienu ieviesa H. de Frīzs, aprakstot iedzimstošās izmaiņas augiem. Vēlāk šo jēdzienu sāka lietot analogas parādības apzīmēšanai baktērijām.

Ar piemēriem paskaidrosim atšķirību starp adaptāciju un mutāciju. Dažas pavedienu ciānbaktērijas var izmantot atmosfēras molekulāro slāpekli. Ja šādu ciānbaktēriju kultūru zināmu laiku audzē vidē ar slāpekli, tiek nomāktas slāpekļa fiksācijas spējas un ciānbaktērijas aug, izmantojot vides slāpekli. Ja kultūru atkal pārnes vidē bez slāpekļa, kultūras spējas fiksēt atmosfēras molekulāro slāpekli atjaunojas. Tādējādi attiecīgo ciānbaktēriju slāpekļa saistīšanas spējas atkarīgas no kultivēšanas apstākļiem. Bet daudzas pavedienu ciānbaktērijas nevar izmantot atmosfēras slāpekli. Šīs baktērijas atmosfēras slāpekli nespēj izmantot arī tad, ja kultūru audzē barotnē bez slāpekļa. Pirmajā gadījumā kultūrai ir slāpekļa fiksācijas spējas, kuras novērojamas noteiktos apstākļos. Šī pazīme ir kodēta šūnas genomā un izpaužas nepieciešamības gadījumā. Šis ir adaptācijas piemērs. Otrajā gadījumā slāpekļa fiksācijas spēju nav un tās neparādās, mainot baktēriju audzēšanas apstākļus.

No slāpekļa fiksētājas kultūras, kas aug barotnē ar slāpekli, ir iespējams izolēt atsevišķas šūnas un iegūt celmus (klonus), kas zaudējuši spējas fiksēt slāpekli. Ja šādas kultūras pārnes barotnē bez slāpekļa, atmosfēras slāpekļa fiksācijas spējas neatjaunojas. Tas pamatojas uz izmaiņām šūnas ģenētiskajā materiālā — mutācijām. Iespējams, ka tās ciānbaktērijas, kas nespēj fiksēt slāpekli, sākotnēji veidojušās kā mutanti slāpekļa fiksētāju ciānbaktēriju šūnu populācijās.

Viegli iedomāties, ka šādiem mutantiem ir izdevīgāk izmantot barotnes slāpekli, nevis molekulāro atmosfēras slāpekli. Tie sāk augt ātrāk un pakāpeniski izspiež no populācijas lēnāk augošās sākotnējās formas šūnas. Protams, šāda situācija iespējama tikai tad, ja vidē vienmēr ir tāda veida slāpeklis, kuru šūna var izmantot. Barotnē bez slāpekļa radušies mutanti, kuri zaudējuši spējas fiksēt slāpekli, nav dzīvotspējīgi un lemti bojāejai. Ja šūnas ģenētiskajā materiālā mutāciju rezultātā rodas izmaiņas, kas šūnai atņem spēju dzīvot konkrētos eksistences apstākļos, tad tās ir le-

tālās mutācijas. Šajā piemērā labi redzama ārējās vides loma un dabiskās izlases darbība. Ārējā vidē rodas noteikti apstākļi (dotajā piemērā dažādie slāpekļa avoti), bet dabiskā izlase atkarībā no konkrētām organismu un vides attiecībām nosaka radušos mutantu likteni.

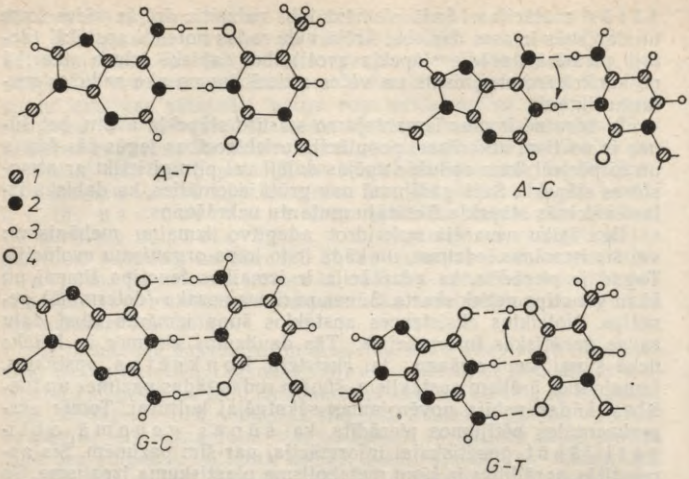
Ja barotnē ir maz izmantojamo saistīto slāpekļa avotu, bet šūnas ir no tiem atkarīgas, populācijā priekšrocības iegūs tās šūnas un to pēcteči, kam radušās spējas daļēji vai pilnīgi iztikt ar atmosfēras slāpekli. Šajā gadījumā nav grūti iedomāties, ka dabiskā izlase veicinās slāpekļa fiksētāju mutantu uzkrāšanos.

Ilgu laiku nevarēja izskaidrot adaptīvo izmaiņu mehānismu: vai šīs izmaiņas iedzimst, un kāda ir to loma organismu evolūcijā. Tagad ir pierādīts, ka adaptācija ir izmaiņas fenotipa līmenī un šūnu genotips netiek skarts. Šūnas pazīmes nosaka (determinē) genotips. Noteiktos eksistences apstākļos šūna izmanto tikai daļu savas ģenētiskās informācijas. Tās daudzums vienmēr ir lielāks nekā šūnai nepieciešams, lai eksistētu konkrētos apstākļos. Izmainoties ārējiem apstākļiem, šūnām rodas tādas pazīmes un īpašības, kādas nebija novērojamas sākotnējai kultūrai. Tomēr eksperimentālos pētījumos pierādīts, ka šūnas genomā obligāti jābūt ģenētiskajai informācijai par šīm pazīmēm. Šīs aprakstītās parādības ir šūnu metabolisma plastiskuma izpausme. To nosaka šūnas regulatorie mehānismi, no tiem viens darbojas transkripcijas līmenī. Tādējādi adaptīvās izmaiņas pieskaitāmas pie to parādību kategorijas, kas saistītas ar šūnas metabolisma regulāciju, bet ne ar genotipa izmaiņām. No minētā izriet, ka adaptīvā mainība neskar šūnas ģenētisko konstitūciju, nav iedzimstoša un tādēļ tai nav nozīmes organismu evolūcijā.

Pie iedzimstošo izmaiņu kategorijas pieder tās izmaiņas, kas notiek šūnas genomā. Šīs izmaiņas ir divu veidu: tās, kas rodas mutāciju rezultātā, un tās, kas rodas, rekombinējoties ģenētiskajam materiālam.

Mutācijas — lēcienveidīgas izmaiņas šūnas ģenētiskajā materiālā, kuru rezultātā parādās jaunas pazīmes. Mutācijas rašanās ir nejauša, un tās biežums svārstās no 10^{-4} līdz 10^{-11}. Svarīga mutacionālās mainības īpatnība ir tās neadekvātums ārējās vides izmaiņām. Mutācijas īpatņu populācijā rodas vienmēr, bieži bez redzamas iedarbības uz populāciju. Mutācijas, kuru izcelšanās cēloņi mums nav zināmi, sauc par spontānām mutācijām. Pēdējā laikā ģenētiskā materiāla uzbūves un funkciju pētījumu rezultātā noskaidrots spontāno mutāciju rašanās mehānisms.

Parasti DNS replikācija noris precīzi. Bet dažreiz notiek kļūdīšanās, kuru dēļ izmainās nukleotīdu sastāvs vienā no DNS pavedieniem. Kā jau iepriekš minēts, katra no DNS polinukleotīdu ķēdēm kalpo par matrici komplementārās kēdes sintēzei. Sintēzes procesā noteiktu bāzu pāros (A—T un G—C) veidojas ūdeņraža saites. Pēc tam veidojas starpnukleotīdu 3,5-fosfodiestera saites un notiek polimerizācija. Nukleotīdu avots komplementāro ķēžu



27. att. Ūdeņraža saišu veidošanās starp bāzēm dažādās tautomērās formās: 1 — ogleklis; 2 — slāpeklis; 3 — ūdeņradis; 4 — skābeklis. A — adenīns; A^x — iminoformas adenīns; T — timīns; T^x — enolformas timīns; G — guanīns; C — citozīns (pēc *Stent*, 1974)

sintēzei ir šūnas metaboliskā fonda mononukleotīdi. Ūdens vidē katra bāze var būt vairākās atšķirīgās tautomērās formās*, kuras ir noteiktā līdzsvarā. Lai pāros adenīns—timīns un guanīns—citozīns veidotos ūdeņraža saites, šīm bāzēm jābūt visvarbūtīgākajā tautomērajā formā. Ūdeņradis, kas piedalās ūdeņraža saites veidošanā, citām, mazāk varbūtīgajām tautomērajām formām atrodas citā stāvoklī un ūdeņraža saite veidojas ar citu bāzi. Piemēram, adenīns retajā iminoformā (A^x) veido pāri ar citozīnu, bet timīns retajā enolformā — pāri ar guanīnu (27. att.). Viegli iedomāties, ka retajā tautomērajā formā var būt kāda no polinukleotīdu ķēdes — matrices — purīna vai pirimidīna bāzēm vai šūnas fonda mononukleotīda bāze, kas ieslēdzas sintezējamā ķēdē. Rezultātā veidosies nepareizs bāzu pāris, piemēram, A^x—C. Nākošajā replikācijā citozīns veidos pāri ar guanīnu (C—G) un polipeptīdu ķēdes noteiktajā vietā pāra A—T vietā pastāvīgi būs pāris G—C. Šajā gadījumā notikusi punktveida mutācija, t. i., izmaiņas polinukleotīdu ķēdes vienā nukleotīdu atlikumā. Viena purīna (A) vietu ieņems cits purīns (G), un attiecīgi notikusi viena pirimidīna (T) apmaiņa ar citu (C). Tādas izmaiņas, kurās viena

* Tautomēri ir strukturāli izomēri, kas eksistē līdzsvarā.

purīna — pirimidīna pāra vietā stājas cits purīna — pirimidīna pāris, sauc par tranzīcijām.

Apmainītais nukleotīda atlikums ir koda tripleta sastāvā. Atkarībā no kodona, kurā notikusi mutācija, kā arī no izmaiņas rakstura tam var būt dažādas sekas. Visbiežāk triplets kodēs citu aminoskābi un veidosies fermentatīva olbaltumviela ar izmainītu aminoskābju secību. Ja fermenta olbaltumvielā ir izmainījusies viena aminoskābe, fermenta funkcionālā aktivitāte var palikt tāda pati, ievērojami atšķirties vai zust pilnīgi.

Iztirzātais piemērs neizskaidro visu mutāciju izcelšanos. Mutāciju cēloņi un izcelšanās mehānismi ir daudzveidīgi. To konstatēja, pētot inducētās mutācijas. 1927. g. H. Mellers un L. Stadlers *(H. Muller, L. Stadler)* pierādīja, ka rentgena un ultravioletie stari var paaugstināt mutāciju biežumu, t. i., var inducēt mutācijas*. Vēlāk atklājās, ka inducēt mutācijas var daudzi fizikālie un ķīmiskie faktori, kas iedarbojas uz šūnas ģenētisko materiālu.

No fizikālajiem faktoriem izmaiņas ģenētiskā materiāla struktūrā galvenokārt rada īsviļņu izstarojumi. Pie ķīmiskajiem mutagēniem pieder bāzu analogi, akridīna atvasinājumi, alkilējošie un dezaminējošie aģenti. Pētījumu rezultāti, kas gūti pēdējos gados, palīdzējuši izskaidrot dažādu fizikālo un ķīmisko mutagēnu iedarbības mehānismu, kā arī to radītās DNS struktūras un ķīmiskā sastāva izmaiņas. Pēc DNS izmaiņu rakstura gan spontānās, gan inducētās mutācijas var iedalīt punktveida mutācijās (izmainījies viens DNS molekulas nukleotīda atlikums) un mutācijās, kurās izkrīt par vienu nukleotīdu lielāks DNS molekulas posms. Atkarībā no tā, kādas konkrētas ķīmiskās un strukturālās izmaiņas notiek DNS molekulā viena nukleotīda atlikuma robežās (apmaiņa, iespraudums vai izkrišana), punktveida mutācijas var iedalīt četrās klasēs.

Jau iztirzāts spontānās tranzīcijas (punktveida mutāciju 1. klase) piemērs. Šajā piemērā DNS molekulā ieslēdzas retās tautomērās formas bāze un rezultātā viens purīna—pirimidīna pāris apmainās ar otru (A—T⟶G—C). Tranzīcijas var inducēt bāzu analogi, piemēram, 5-bromuracils (5-BU) un 2-aminopurīns (2-AP). 5-BU struktūra ir līdzīga timīna struktūrai, tāpēc sintezējamā komplementārajā DNS ķēdē tas atbilstošā nukleotīda ketoformas veidā ieslēdzas timīna vietā un veido pāri A-5-BU. Bet 5-BU ir raksturīga liela līdzsvara novirze uz enolformas veidošanos. Enolforma var stāties pārī nevis ar adenīnu, bet ar guanīnu, tāpēc nākošajā replikācijas ciklā veidojas pāris 5-BU—G. Tālākajā replikācijā guanīns stājas pāri ar citozīnu. Tādā veidā

---

* 1914. g. V. Henrijs *(W. Henry)* konstatēja, ka ultravioletie stari ir mutagēni baktērijām, bet 1925. g. G. Nadsons un G. Fiļipovs atklāja rentgena staru mutagēno iedarbību uz raugiem.

A—T vietā stājas G—C. Analoga ir 2-AP darbība. Sākumā tas ieslēdzas sintezējamā polinukleotīdu ķēdē adenīna vietā, bet tālāk var veidot pārus gan ar timīnu, gan ar citozīnu.

DNS tranzīcijas izraisa arī slāpekļpaskābe. Domājams, ka tā oksidatīvi dezaminē citozīnu par uracilu, adenīnu par hipoksantīnu un guanīnu par ksantīnu. Hipoksantīns, kas izveidojies no adenīna, nākošajā replikācijā veido pāri nevis ar timīnu, bet ar citozīnu; uracils, kas radies, dezaminējoties citozīnam, veido pāri nevis ar guanīnu, bet ar adenīnu; tikai guanīna pārvēršanās ksantīna bāzu pāros nerada izmaiņas, jo ksantīns (līdzīgi guanīnam) veido pāri ar citozīnu. Iztirzātie piemēri parāda, kā, dažādiem faktoriem iedarbojoties uz DNS replikācijas procesu, tiek traucēta bāzu pāru veidošanās. Tā sekas ir nukleotīdu maiņa DNS polinukleotīdu ķēdē.

Ir iespējama arī polinukleotīdu ķēdes purīna nomaiņa ar pirimidīnu un pirimidīna nomaiņa ar purīnu. Tādas izmaiņas sauc par transversijām (punktveida mutāciju 2. klase). Pagaidām nav zināms transversiju rašanās mehānisms. Izpētīts tikai tas, ka transversijas var rasties spontāni. Pagaidām nav zināmi arī mutagēni, kas specifiski izraisītu transversijas.

Pie trešās punktveida mutāciju klases pieder mutācijas, kurās DNS polinukleotīdu ķēdē rodas lieka bāze. Sādas mutācijas izraisa, piemēram, akridīna krāsvielu grupas ķīmiskie savienojumi. Akridīna un tā atvasinājumu plakanās molekulas iespiežas starp divām blakus esošām polinukleotīdu ķēdes bāzēm. Replikācijas procesā pie akridīna molekulas bieži pievienojas lieka bāze un tālāk sintezējas polinukleotīdu ķēde ar lieku bāzi.

DNS molekulas polinukleotīdu ķēdē var izkrist viena bāze — delēcija (punktveida mutāciju 3. klase). Delēcijas var izraisīt dažādi mutagēni, piemēram, alkilējošas un dezaminējošas vielas, kā arī akridīna krāsvielas.

Arī īsviļņu starojumam ir mutagēna iedarbība. No ultravioletajiem stariem visspēcīgākā mutagēnā iedarbība ir stariem, kuru viļņa garums ir 260 nm, t. i., tiem, kurus nukleīnskābes absorbē visvairāk. Kaut arī ultravioletie stari bija pirmais atklātais mutagēns, ilgu laiku neizprata to iedarbības mehānismu. Tagad izpētīts, ka ultravioletie stari galvenokārt iedarbojas uz pirimidīna bāzēm, izraisot kovalento saišu veidošanos starp diviem vienā polinukleotīdu ķēdē blakus novietotajiem pirimidīniem: $\widehat{TT}$, $\widehat{CC}$, $\widehat{TC}$, t. i., veidojas pirimidīnu dimēri. Dimēru pārvērtības DNS replikācijā ir bāzu pāru veidošanās procesa kļūdu cēlonis.

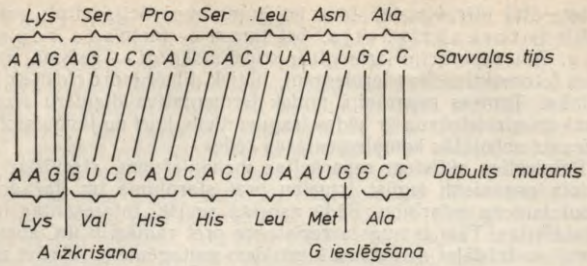
Pētot ultravioleto staru iedarbību uz baktērijām, vēlāk arī uz ciānbaktērijām, konstatēja, ka izraisītie bojājumi var tikt izlaboti (reparēties). Izrādās, ka ultravioleto staru mutagēnajai darbībai ir potenciāls raksturs, t. i., šūnu bojāejas vai izdzīvošanas, kā arī inducēto mutāciju parādīšanās varbūtība atkarīga no vides apstākļiem, kādos šūna nokļūst pēc apstarošanas. Prokariotiem

zināmi divi ultravioleto staru bojājumu reparācijas tipi: gaismā notiek fotoreaktivācija, bet tumsā — tumsas reparācija. Abu reparāciju fermenti ir stipri atšķirīgi — gaismā, piedaloties fotoreaktivācijas fermentam, notiek dimēru monomerizēšanās. Tumsas reparācijā notiek fermentatīva diamēru «izgriešana» un aizvietošana ar ķēdes fragmentiem, kuri no jauna sintezējušies uz nebojātās komplementārās ķēdes.

Pateicoties aktīviem reparācijas mehānismiem, atsevišķu prokariotu organismi iegūst izturību pret starojuma un dažādu ķīmisku faktoru iedarbību. Šādā aspektā sevišķi interesantas ir ciānbaktērijas. Tām ir augsta rezistence pret radiāciju un, apstarojot vai apstrādājot ar dažiem ķīmiskiem mutagēniem, relatīvi mazs inducēto mutāciju biežums. Vienšūnas zilaļģu mutacionālās mainības un reparācijas procesu pētījumos noskaidrojās, ka šai prokariotu grupai ir efektīvas letālo un mutacionālo bojājumu reparācijas sistēmas: fermentatīvā fotoreaktivācija, ultravioleto staru radīto bojājumu tumsas reparācija un DNS pārrāvumu reparācija. Tālāk tiks iztirzāta iespējamā sakarība starp ciānbaktēriju ģenētisko stabilitāti un to evolūcijas īpatnībām.

Mutāciju fenotipiskā izpausme. Tātad mutācija ir stabilas izmaiņas šūnas ģenētiskajā materiālā un tā, tāpat kā jebkura cita šūnas ģenētiskā informācija, realizējas pa ceļu: gēns⟶ferments⟶pazīme. Dažādu mutāciju liktenis šajā ceļā ir atšķirīgs. Tranzīciju un transversiju tipu punktveida mutācijas pieder pie «maigākajām», jo šajās mutācijās izmainās tikai viens nukleotīdu pāris. Jau tika norādīta svarīga ģenētiskā koda īpatnība — koda deģenerativitāte. Ja tranzīciju vai transversiju tipa punktveida mutācijas notikušas, piemēram, viena tripleta trešajā nukleotīdā, kas kodē alanīnu, valīnu, glicīnu, treonīnu vai prolīnu, redzams, ka nekāda nukleotīda izmaiņa neradīs citādu aminoskābju kārtību mutantā gēna kodētajā olbaltumvielā (6. tab.). Sajā gadījumā runa ir par īstu mutāciju, t. i., stabilām DNS nukleotīdu secības izmaiņām. Šī mutācija atbilstoši transkribējas iRNS molekulas nukleotīdu secībā, bet translācijā aminoskābju secību tas neietekmē, jo viena kodona vietā ir tās pašas aminoskābes cits kodons. Šādas mutācijas apzīmē par «klusējošām».

«Klusējošās» var būt arī tās mutācijas, kuru dēļ polipeptīdu ķēdē ir nomainījusies viena aminoskābe, t. i., tās ir guvušas izpausmi translācijas procesā. Ja nomainītā aminoskābe atrodas tālu no fermenta aktīvā centra un neietekmē tā struktūru, nerodas fermenta funkciju izmaiņas un mutanto fermentu praktiski nevar atšķirt no normālā. Tādu mutāciju var atklāt, analizējot mutantā un normālā fermenta aminoskābju secību. Ja punktveida mutācijas rezultātā nomainās aktīvā centra aminoskābe vai mutācija ietekmē aktīvā centra struktūru, tūlīt jūtama mutācijas ietekme uz fermenta funkcijām. Fermenta funkcionālā aktivitāte var izmainīties plašā diapazonā — no nelielas aktivitātes samazināšanās līdz pilnīgam tās zudumam. Dažreiz tikai vienas aminoskābes nomaiņa



28. att. Tripletu nepareiza nolasīšana DNS molekulas viena nukleotīda izkrišanas (A) un ieslēgšanās (G) rezultātā (pēc *Schlegel,* 1972; *Lehninger,* 1974)

tripletā var šajā vietā pārtraukt informācijas nolasīšanu. Ja mutācijā rodas terminējošais kodons, polipeptīdu ķēdes sintēze apraujas.

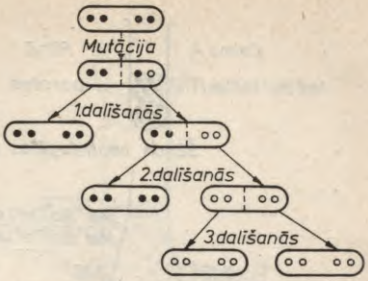
Delēciju un iestarpināšanas tipa mutācijām nepareizi tiek nolasīti tripleti aiz mutējušā posma (28. att.). Tā kā starp tripletiem nav «pieturas zīmju», ja nerodas terminējošais kodons, nepareizā nolasīšana turpinās līdz iRNS translācijas beigām. Nolasīšana pārtraucas tikai tad, kad rodas terminējošais kodons. Parasti šāda tipa mutācijās rodas ievērojamas fermenta struktūras izmaiņas, kas saistītas ar fermenta aktivitātes zudumu. Daudzas no šīm mutācijām ir letālas.

Lai iztirzātajos piemēros izpaustos mutācijas, ir jānotiek vismaz vienam tādas DNS replikācijas ciklam, kura rezultātā izmainās nukleotīdu secība (premutācija). Tikai tad, ja sākotnējās izmaiņas pēc replikācijas nostiprinās DNS meitmolekulā, tās kļūst stabilas un tātad iedzimstošas. Mutācija izpaužas fenotipā tikai tad, kad notikuši gan transkripcijas, gan translācijas procesi. Dažos gadījumos mutējošā pazīme, t. i., mutācijas fenotipiskā izpausme, sākas tikai pēc vairākkārtīgas šūnu dalīšanās. Tā, ja mutācijas rezultātā traucēta kāda vitamīna, piemēram, tiamīna, sintēze, vēl vairākās ģenerācijās nenovēro, ka mutantiem būtu vajadzīgs tiamīns*. Sajā laikā mutantās šūnas izmanto to tiamīnu, ko saturējusi mātšūna. Vitamīna krājumiem izsīkstot, mutanti var attīstīties tikai tādā vidē, kurai pievienots eksogēnais tiamīns.

Mutanto pazīmju izpausmi ietekmē arī nukleoīdu skaits prokariota šūnā. Uzskata, ka visi prokarioti ir haploīdi. To gēni lokalizēti vienā hromosomā, t. i., veido vienu saistības grupu. Citoloģiskie novērojumi liecina, ka tā ir ne vienmēr. Noteiktos apstākļos prokariotu šūnā var būt vairāki nukleoīdi. Aprakstītas *E. coli* šūnas, kurām ir četri nukleoīdi. Ja tādā šūnā notiek mutācija, kuras rezultātā traucēta noteikta metabolīta sintēze, tā vēl (pēc viena

* Tiamīnu nesintezējošā mutanta fenotipu apzīmē ar Thi−, bet genotipu — thi−.

replikācijas ⟶ transkripcijas⟶translācijas cikla) neizpaužas, jo nebojātie gēni pārējos nukleoīdos kodēs nepieciešamā metabolīta sintēzi. Lai mutantais gēns izpaustos fenotipiski, šūnā tam jābūt «tīrā» veidā, t. i., šūnā jābūt vienam nukleoīdam ar mutanto gēnu vai arī visiem šūnas nukleoīdiem jābūt ar vienādu genotipu. Tas notiek pēc vairākkārtējas šūnu dalīšanās (29. att.).



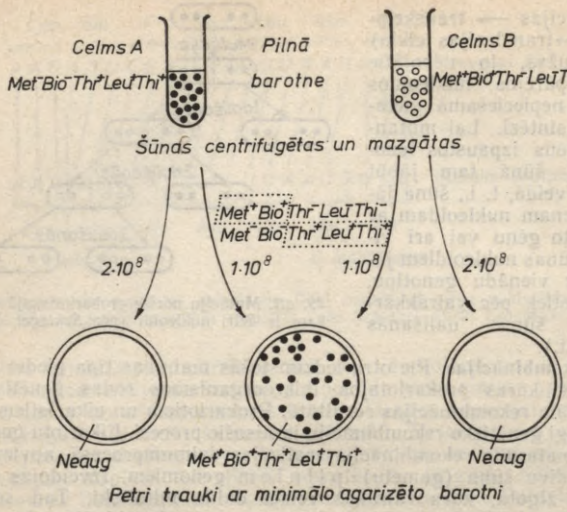
29. att. Mutāciju norise prokariotiskajā šūnā, kam ir četri nukleoīdi (pēc *Schlegel*, 1972)

Rekombinācijas. Pie otra iedzimstošās mainības tipa pieder izmaiņas, kuras prokariotajos mikroorganismos rodas ģenētiskā materiāla rekombinācijas rezultātā. Prokariotiem un eikariotiem ir atšķirīgi ģenētisko rekombināciju izraisošie procesi. Eikariotu ģenētiskā materiāla rekombinācija realizējas dzimumprocesā, apvienojoties divu šūnu (gametu) pilniem genomiem. Izveidojas diploīda zigota, kura vairākas reizes dalās mitotiski. Tad seko reduktīvā dalīšanās (mejoze), kuras procesā rekombinējas abu gametu ģenētiskais materiāls.

Prokariotiem ģenētiskā materiāla rekombinācija notiek, daļēji apvienojoties divu šūnu genomiem. Pazīstami trīs tā saucamo paraseksuālo procesu pamattipi: konjugācija, transformācija un transdukcija. Paraseksuālo procesu rezultātā notiek ģenētiskā materiāla rekombinācijas.

Konjugācija. Vairākkārt mēģināja noskaidrot, vai baktērijām notiek dzimumprocess. Reizēm mikroskopā varēja redzēt divu baktēriju šūnu saplūšanu. Bet, lai to varētu uzskatīt par konjugāciju, nepietiek ar mikroskopiskiem novērojumiem vien. Ir vajadzīgi ģenētiski pierādījumi. Tikai 1946. gadā Dž. Lederbergam un E. Tatumam (*J. Lederberg, E. Tatum*) izdevās atklāt baktēriju ģenētisko rekombināciju. Klasisko eksperimentu baktēriju krustošanā veica ar *E. coli* K12 auksotrofajiem mutantiem, t. i., mutantiem, kuriem traucēta noteiktu metabolītu, piemēram, aminoskābju vai vitamīnu, sintēze (30. att.). Viens no celmiem (celms A) bija *E. coli* K12 metionīndeficīts un biotīndeficīts mutants (Met^-Bio^-), kas sintezē treonīnu, leicīnu un tiamīnu (Thr^+ Leu^+ Thi^+). Otrs celms (celms B) — treonīndeficīts, leicīndeficīts un tiamīndeficīts (Thr^- Leu^- Thi^-) mutants, kas spēj sintezēt metionīnu un biotīnu (Met^+ Bio^+). Šie mutanti neauga minimālā*

* Minimālā barotne satur glikozi, amonija slāpekli, minerālsāļus un mikroelementus.



30. att. Dž. Lederberga un E. Tatuma baktēriju ģenētiskās krustošanās eksperimenta shematisks attēls. Paskaidrojumi tekstā (pēc *Schlegel,* 1972; *Stent,* 1974)

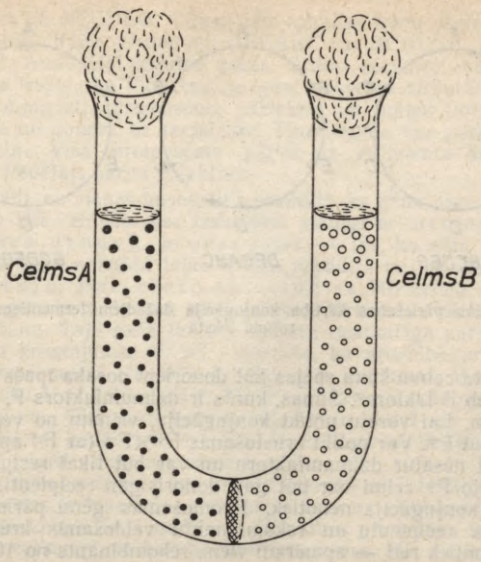
barotnē. Dž. Lederbergs un E. Tatums abus celmus kopā vienu nakti kultivēja pilnā* barotnē, bet pēc tam attīrīja no barotnes un uzsēja uz agarizētas minimālās barotnes. Minimālajā barotnē izauga p r o t o t r o f o šūnu kolonijas, kurām bija abu sākotnējo celmu pazīmes, t. i., fenotips Met⁺ Bio⁺ Thr⁺ Leu⁺ Thi⁺. Iegūtos rezultātus var izskaidrot tā: kultivējot abus mutantus, ir apvienojies to ģenētiskais materiāls un izveidojušies ģenētiskie rekombinanti, kuru genomā ir B celma *met⁺ bio⁺* gēni un A celma *thr⁺ leu⁺ thi⁺* gēni.

Tālākie pētījumi pierādīja, ka šādi rekombinanti rodas tikai tad, ja starp A un B celmu baktēriju šūnām ir t i e š s k o n t a k t s.

Uzskatāmi to var demonstrēt eksperimentā ar U veida caurulīti (31. att.), kuras abus galus atdala porains stikla filtrs. Caur

---

* Par pilno barotni izmanto gaļas—peptona buljonu vai minerālo barotni, kam pievienots rauga ekstrakts un kazeīna hidrolizāts, kuros ir pilns komplekts aminoskābju un vitamīnu.

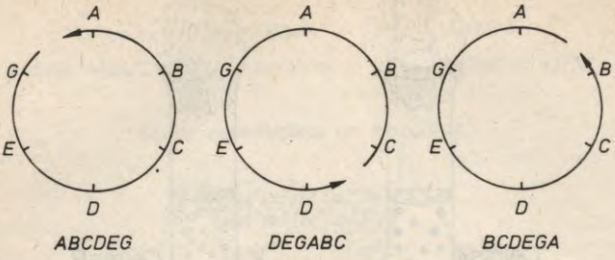


31. att. Eksperiments U veida caurulē. Paskaidrojumi tekstā (pēc *Stent,* 1974)

šo filtru var iziet lielas molekulas, bet nevar iziet baktērijas. Vienā caurulītes nodalījumā iesēj un kultivē auksotrofo celmu A, bet otrā — auksotrofo celmu B. Cauri porainajam filtram viegli izkļūst abu celmu kultūršķidruma molekulas, bet nav iespējams tiešs abu celmu kontakts. Nevienā no U veida caurulītes nodalījumiem ģenētiskos rekombinantus atrast nevar.

Sākumā domāja, ka prokariotu dzimumprocess ir analogs eikariotu dzimumprocesam un abi vecāku celmi bakteriālās konjugācijas procesā ir līdzvērtīgi. Bet V. Heiss *(W. Hayes)* pierādīja, ka bakteriālā konjugācija ir process, kurā abi vecāku celmi n a v l ī d z v ē r t ī g i. Baktēriju konjugācijā notiek ģenētiskā materiāla vienvirziena pārnešana no donora šūnas uz recipienta šūnu. Vecāku celmi nav līdzvērtīgi tādēļ, ka šūnā vienmēr tiek pārnesta tikai daļa donora šūnas ģenētiskā materiāla un rezultātā veidojas nepilna zigota jeb m e r o z i g o t a. Viss rekombinācijas un rekombinantās hromosomas veidošanās process notiek recipienta šūnā.

No kā atkarīgs bakteriālās konjugācijas virziens, vai, citiem vārdiem, ar ko atšķiras donora šūna no recipienta šūnas? Izrādās,



32. att. Gēnu pāriešanas kārtība konjugācijā dažādiem fermentiem. Paskaidrojumi tekstā

ka noteiktu celmu šūnu spējas būt donoriem nosaka īpašs dzimumfaktors jeb F faktors*. Šūnas, kurās ir dzimumfaktors F, sauc par F^+ šūnām. Lai varētu notikt konjugācija, vienam no vecāku celmiem jābūt F^+. Var notikt krustošanās $F^+ \times F^-$ (ar F^- apzīmē celmus, kuri nesatur dzimumfaktoru un var būt tikai recipienti) un $F^+ \times F^+$, jo F^+ celmi var būt gan donori, gan recipienti. $F^- \times F^-$ variantā konjugācija nenotiek. Hromosomas gēnu pāriešana no donora uz recipientu un rekombinantu veidošanās krustojumos $F^+ \times F^-$ notiek reti — apmēram viens rekombinants no 10^7 vecāku šūnām. Tajā pašā laikā F faktora pārnešanas efektivitāte ir 100%. Konjugācijas rezultātā gandrīz visas F^- šūnas pārvēršas par F^+.

Izrādījās, ka atsevišķos krustojumos var panākt, lai rekombinantu veidošanās notiktu daudz biežāk. Donorcelmus (F^+) ar lielu rekombināciju biežumu nosauca par Hfr.** Analizējot krustojumu Hfr$\times F^-$, noskaidrojās, ka konjugācijas procesā donora genoma daļas pārnešana uz recipientu kļūst biežāka, bet zūd F faktora pārnešanas spējas.

Kāds ir bakteriālās konjugācijas mehānisms, un kāda ir atšķirība starp F^+ un Hfr celmiem? Pamatojoties uz eksperimentiem ar *E. coli,* konjugācijas procesa mehānismu izskaidroja F. Žakobs un E. Volmans. Viņi pētīja ģenētisko rekombinantu veidošanos laikā, kāds nepieciešams ģenētisko pazīmju pāriešanai no donora uz recipientu. F. Žakobs un E. Volmans sastādīja *E. coli* Hfr celma hromosomas karti. Gēnu lokalizāciju hromosomā viņi raksturoja ar laika ilgumu no kontakta nodibināšanas brīža starp donoru un recipientu līdz attiecīgā gēna pāriešanai uz recipienta celmu. Eksperimenti liecināja, ka gēni konjugācijā pārvietojas l i n e ā r i n o t e i k t ā k ā r t ī b ā (32. att.). Shematiski gēnu pāriešanas secību

---

* F faktora nosaukums cēlies no angļu valodas vārda *fertility* — auglība.

** Hfr — pirmie burti no angļu valodas vārdiem *high frequency of recombination* (liels rekombināciju biežums).

var attēlot kā ABCDEG. Citiem Hfr celmiem gēnu pāriešanas secība var būt citāda, piemēram, DEGABC vai BCDEGA, bet nekad BEDCAG. Analizējot iegūtos datus, autori secināja: šāda gēnu pāriešana iespējama tikai tad, ja gēni novietoti cirkulārā hromosomā. Konjugācijā hromosoma pārtrūkst un notiek lineāra gēnu pāriešana no donora uz recipientu. Hromosoma var pārtrūkt jebkurā vietā. Visa hromosoma pāriet uz recipienta šūnu 90—100 min. Pēdējais pāriet F faktors.

Tādējādi, no vienas puses, tika parādīts, ka gēnu pārejas secību dažādiem Hfr celmiem var izskaidrot vienīgi ar hromosomas cirkulāro uzbūvi, no otras puses, — tas, ka gēni pāriet uz recipienta šūnu noteiktā laika sprīdī, norādīja uz noteiktu lineāru pāreju. Par ciešo saistību ar Hfr celma hromosomas gēniem liecina arī F faktora pāriešanas kārtība uz recipienta šūnu. Tajā pašā laikā F faktora neatkarīgā pāriešana uz recipientu krustojumos $F^+ \times F^-$ pierāda, ka attiecībā pret baktērijas hromosomu tā stāvoklis F^+ šūnās ir autonoms. Varēja secināt, ka visu tipu celmu (Hfr, F^+, F^-) baktērijām hromosoma ir cirkulāra. Cirkulārā hromosoma nevar pāriet uz recipienta šūnu, tādēļ tai kādā vietā ir jāsatrūkst. Kļuvusi lineāra, hromosoma spēj pāriet no donora uz recipientu.

Hromosomas stāvokļa izmaiņas atkarīgas no F faktora. F^+ celmos F faktors ir lokalizēts citoplazmā un nav atkarīgs no baktērijas hromosomas. Šajā gadījumā F faktora pārnešana notiek ļoti bieži un neatkarīgi no baktērijas hromosomas. Hfr celmos F faktors ir ieslēdzies baktērijas hromosomā un kļuvis par tās sastāvdaļu. Dažādos Hfr celmos ir atšķirīgs F faktora novietojums un orientācija. No F faktora novietojuma un orientācijas ir atkarīga cirkulārās hromosomas pārtrūkšanas vieta un hromosomas gēnu pāriešanas virziens. Pati par sevi F faktora ieslēgšanās nesarauj hromosomu, bet pārtrūkšanu padara iespējamu konjugācijā, t. i., tiešā kontaktā ar F^- šūnu. (F^- šūna kaut kādā veidā inducē hromosomas pārtrūkšanu.) F faktora DNS satur vairākus gēnus, starp tiem ir gēns, kas ir sākuma punkts hromosomas orientētai pāriešanai konjugācijas procesā. Hromosoma pārtrūkst dzimumfaktora rajonā. Daļa gēnu, tai skaitā arī orientētās pāriešanas gēns, tiek pārnests hromosomas pāriešanas sākumā, bet daļa — beigās. Tādējādi $F^+ \rightleftarrows$ Hfr šūnu savstarpējā pārvērtība ir saistīta ar spontānu dzimumfaktora pāreju no autonoma stāvokļa integrētā, — un otrādi, kuras biežums ir 10^{-5}. Tas ļauj izskaidrot rekombinantu veidošanos $F^+ \times F^-$ krustojumos. Krustošanās (rekombinantu rašanās biežums ir apmēram 10^{-7}) atkarīga no Hfr variantiem (Hfr mutantiem), kas spontāni radušies F^+ šūnu populācijā.

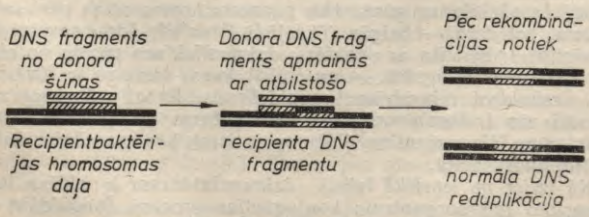
Kā izriet no iepriekš teiktā, dzimumfaktoram ir aktīva loma prokarioto mikroorganismu konjugācijas procesā (pagaidām tas pierādīts tikai baktērijām). F faktors ir DNS fragments, kas sastāda apmēram 1% no baktērijas hromosomas DNS. Dzimumfak-

tora ģenētiskās struktūras pētījumi uzsākti nesen. Ir zināms, ka F faktora genomā ir gēni, no kuriem atkarīga DNS pāriešana un dzimumbārkstiņu jeb F pilu sintēze. F pili nodrošina kontaktu starp konjugējošām šūnām un kalpo par kanālu DNS pāriešanai no donora uz recipientu. F faktors spēj eksistēt šūnā divos stāvokļos. Tāpēc pēc ģenētiskajām īpašībām tas pieskaitāms baktēriju plazmīdu grupai, kuras sauc par episomām. F faktora funkcijas baktēriju ģenētiskās rekombinācijas procesā, kā redzēsim tālāk, neaprobežojas tikai ar piedalīšanos konjugācijā.

Konjugācijas eksperimentos skaidri pierādīts, ka recipienta šūnā nonāk tikai DNS. Kāda ir šī DNS? Ja šūnas pēc konjugācijas atdala ar mikromanipulatoru, Hfr šūna saglabā dzīvotspēju un veido koloniju. Ja šūna būtu vienkārši atdevusi daļu savas hromosomas, tā ietu bojā. (Ja Hfr šūnā būtu vairāki nukleoīdi, dzīvotnespējīgas šūnas parādītos pēc vairākkārtējas dalīšanās.) DNS pārejot uz recipienta šūnu, saglabājas donora šūnas genoma veselums, jo recipienta šūnā nonāk donora v i e n p a v e d i e n a DNS. Pēc tam recipientā sintezējas komplementārā ķēde un atjaunojas DNS divpavedienu struktūra. Ir iegūti dati, kas liecina par to, ka konjugācijas procesā kopējas donora šūnā palikusī DNS ķēde. Šādā veidā notiek divpavedienu DNS molekulas veidošanās.

Pēdējā konjugācijas stadijā izveidojas rekombinētā baktēriju hromosoma, kas satur daļu donora Hfr un daļu recipienta F^- genoma. Rekombinācija notiek F^- šūnā, kas pārvēršas par m e r o z i g o t u. Merozigota vienmēr satur daļu donora genoma un pilnu recipienta genomu. Donora DNS atrod h o m o l o g u s posmus recipienta DNS molekulā, un starp abām DNS notiek ģenētiskā apmaiņa (33. att.). Rezultātā daļa no donora DNS integrējas recipienta genomā, bet atbilstošā recipienta DNS daļa no tā tiek izslēgta. Integrācijas efektivitāte ir ļoti augsta. Pēc F. Žakoba un E. Volmana *(F. Jacob, E. Wollman)* aprēķiniem, varbūtība, ka no Hfr uz F^- šūnu pārnestais donora gēns ieslēgsies recipienta genomā, ir apmēram 0,5.

Transformācija pieder pie tām ģenētiskajām rekombinācijām,



33. att. Donora DNS fragmentu un recipienta šūnas hromosomu apmaiņa (pēc *Schlegel*, 1972)

kas notiek bez šūnu konjugācijas. Inficējot peles ar streptokokiem *(Streptococcus pneumoniae)*, 1928. g. transformāciju novēroja F. Grifits *(F. Griffith)*, bet viņš šo parādību neizskaidroja. F. Grifits ievadīja pelēm divus streptokoku celmus dažādos variantos. Viens no celmiem (R celms) kapsulas neveidoja un bija avirulents, bet otrs (S celms) gan veidoja kapsulas, gan bija virulents. Ja pelēm ievadīja S celmu, peles diennakts laikā nobeidzās un to asinīs varēja atrast lielu daudzumu streptokoku. Ja pelēm ievadīja R celmu, tās nenobeidzās un no tām varēja izolēt šo bezkapsulu celmu. Ja pelēm ievadīja nonāvētu virulento S celmu, peles palika dzīvas un virulento celmu no tām izolēt nevarēja. Ja sajauca kopā nonāvētu virulento S celmu ar dzīvu avirulento R celmu, inficētās peles nobeidzās un no to asinīm varēja izolēt lielu daudzumu virulento kapsulu veidotāju pneimokoku šūnu. Tātad R celms no nonāvētajām virulentajām kapsulotajām šūnām bija saņēmis virulences pazīmi un spējas veidot kapsulas. Drīz vien noskaidroja, ka peļu organismam transformācijas procesā nav nekādas nozīmes. Transformācija var notikt *in vitro*, R celma šūnām augot karstumā nonāvētu S celma baktēriju klātbūtnē, un tad, kad R šūnām pievieno S baktēriju šūnu ekstraktu.

Šo parādību 1944. g. atšifrēja O. Everijs, S. Makleods un M. Makkartijs *(O. Avery, C. MacLeod, M. McCarty)*, noskaidrojot transformējošā aģenta ķīmisko dabu. Viņi pierādīja, ka īpašību maiņu izraisa virulentā celma DNS, kas pāriet uz avirulento celmu šūnām. Transformācija mūsu dienās konstatēta *Bacillus, Rhizobium, Neisseria, Streptococcus, Haemophilus* un *Escherichia* ģinšu baktērijām. 1970. g. S. Šestakovs aprakstīja vienšūnas ciānbaktērijas *Anacystis nidulans* transformāciju. Var secināt, ka šādam ģenētiskā materiāla pāriešanas veidam prokariotu pasaulē ir ievērojami plašāka izplatība un lielāks īpatsvars, nekā domāja sākumā.

Transformācijas procesu var iedalīt divos posmos: DNS fragmenta iekļūšana recipienta šūnā (I posms) un DNS fragmenta ieslēgšanās recipienta šūnas genomā (II posms). DNS iekļūšana recipienta šūnā atkarīga kā no pašas DNS dabas, tā no recipienta šūnas fizioloģiskā stāvokļa. Noskaidrots, ka par transformētāju var būt lielmolekulāri divpavedienu fragmenti, kuru daudzums ir apmēram 1% no donoru genoma. Sekmīgas transformācijas svarīgs nosacījums ir transformējamo šūnu fizioloģiskais stāvoklis. Ja šūna DNS fragmentu var uzņemt no ārpuses, tādu šūnu sauc par k o m p e t e n t u. Kompetenci novēro noteiktu laika periodu (parasti drīz pēc dalīšanās), un tā ir saistīta ar pārmaiņām, kas šūnā rodas starp divām dalīšanās reizēm, domājams, ar olbaltumvielu dabas receptoru īslaicīgu parādīšanos uz šūnas virsmas.

Nav vēl noskaidrots, kā kompetentajā šūnā iekļūst lielais DNS fragments. Baktēriju šūnā var iekļūt dažādu bioloģisku avotu DNS, bet genomā DNS ieslēdzas tikai tad, ja tā ir pietiekami homologa.

Kad šūnā iekļuvušais DNS fragments atrod recipienta DNS fragmentu, starp tiem notiek ģenētiskā apmaiņa. Šī apmaiņa noris līdzīgi konjugācijas pēdējam posmam (33. att.). Recipienta šūnā iekļuvušais tuvu radniecīgas DNS fragments samērā bieži izraisa transformāciju (biežums ap 0,2—0,3)*. Izmantojot eksperimentos iezīmētu transformējošo DNS, noskaidrots, ka recipienta šūnā iekļuvušais DNS fragments sadalās divos pavedienos. Viens no tiem apmainās ar recipienta DNS, bet otrs sadalās līdz oligonukleotīdiem.

Transdukcija. Ja par kritēriju pieņemam fāgu un baktēriju šūnu savstarpējās attiecības, fāgus var iedalīt divās grupās.

1. Fāgi, kas, nonākuši saimnieka šūnā, vairojas un veido nobriedušus fāgus. Šie fāgi, šūnai lizējoties, pēc vairošanās cikla iziet no šūnas. Šādus fāgus sauc par virulentajiem jeb lītiskajiem, bet baktēriju šūnas — par fāgjutīgām.

2. Fāgi, kas, nonākuši šūnā, nevairojas, bet pāriet neinfekciozā stāvoklī (profāga stāvoklis). Šos fāgus sauc par mērenajiem, bet baktēriju celmus — par lizogēniem.

Lizogēnā celma šūna šo neinfekciozo veidojumu — profāgu — nes sevī un nākošajās ģenerācijās reproducē. Tas notiek tik ilgi, līdz kādā brīdī profāgs inducējas, veidojas infekciozie fāgi, un šūna lizējas. Profāgu var inducēt ar ķīmiskajiem un fizikālajiem faktoriem, piemēram, ar nelielu ultravioleto staru devu. Profāga indukcija var notikt arī spontāni mums nezināmu iemeslu dēļ. Profāga spontānās indukcijas biežums ir neliels — ap 10^{-5}. Pēc profāga indukcijas lizogēnajā šūnā visi procesi notiek tāpat kā tad, kad fāgs veģetatīvi vairojas jutīgā, no ārpuses ar virulentu fāgu inficētā baktēriju šūnā. Tādējādi mērenie fāgi var būt gan profāga, gan infekciozā stāvoklī.

Vislabāk ir izpētīts *E. coli* celma K12 mērenais fāgs λ. Noskaidrots, ka profāga stāvoklī fāga DNS ir ieslēgta baktēriju šūnas genomā. *E. coli* K12 hromosomā fāga DNS ieņem stingri noteiktu vietu starp gēniem, no kuriem viens determinē noteiktu galaktozes sintēzes pakāpi *(gal)*, bet otrs — noteiktu triptofāna sintēzes pakāpi *(trp)*. Kļuva skaidrs, ka fāga pāriešana profāga stāvoklī ir saistīta ar fāga ģenētiskā materiāla ieslēgšanos baktērijas hromosomā. Profāga indukcija ir integrācijai pretējs process.

Mērenie fāgi, nonākuši nelizogēnā baktērijā, tajā var būt divos stāvokļos: autonomā, t. i., veģetatīvā stāvoklī, kad fāga vairošanās nav atkarīga no baktēriju šūnas genoma, un integrālā, t. i., profāga stāvoklī, kad fāga genoms ir baktērijas genoma daļa un reproducējas sinhroni ar to. Pēc savas ģenētiski ieprogrammētās uzvedības (iespēja baktērijas šūnā atrasties divos stāvokļos) mērenie fāgi, tāpat kā dzimumfaktors, pieskaitāmi baktēriju episomām.

---

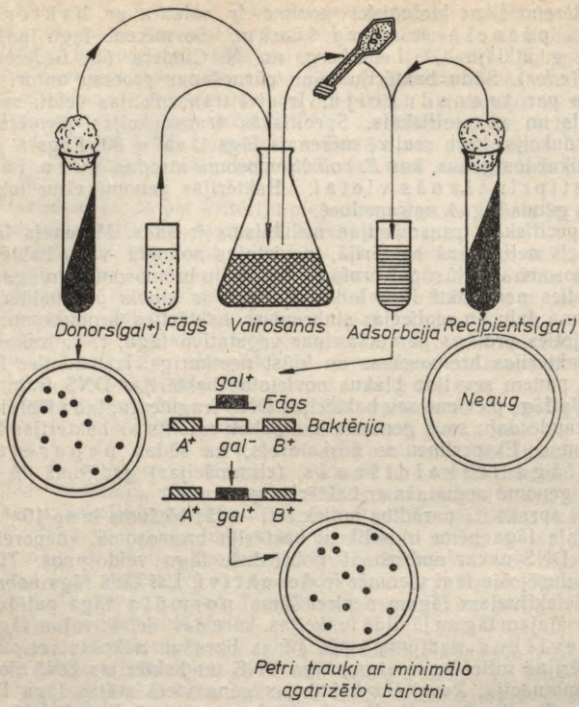
* Transformācijas biežums starp vienas ģints sugām ir ap 10^{-3}, starp dažādām ģintīm — ap 10^{-6}.

Mēreno fāgu bioloģiskā nozīme ir saistīta ar baktēriju gēnu pārnešanu starp šūnām. Šo mēreno fāgu īpašību 1952. g. atklāja Dž. Lederbergs un N. Cinders *(D. Lederberg, N. Zinder)*. Šādu baktēriju gēnu pārnešanas procesu autori nosauca par transdukciju. Ir divi transdukcijas veidi: specifiskais un nespecifiskais. Specifiskās transdukcijas piemērs ir transdukcija, kuru realizē mērenais fāgs λ vai φ 80. Fāgs λ pārnes tikai tos gēnus, kas *E. coli* hromosomā atrodas tuvu fāga piestiprināšanās vietai. Baktērijas genomā citur lokalizētos gēnus fāgs λ netransducē.

Specifiskās transdukcijas mehānisms ir šāds. Mērenais fāgs, nonācis nelizogēnā baktērijā, novietojas noteiktā vietā baktēriju hromosomā un kļūst par profāgu. Baktēriju hromosomā profāgs var atrasties nenoteikti ilgu laiku. Profāgs ir kļuvis par baktērijas genoma daļu un replicējas sinhroni ar baktērijas hromosomu. Inducējoties profāgs pārvēršas par veģetatīvo fāgu, t. i., izskaldās no baktērijas hromosomas un kļūst neatkarīgs. Izskaldoties fāgs bieži paņem sev līdz blakus novietotos baktērijas DNS fragmentus. Ja fāgs pievieno sev baktērijas DNS fragmentu, tad vienlaicīgi tas zaudē daļu sava genoma, kas paliek saistīts ar baktērijas hromosomu. Eksperimentos noskaidrots, ka šādas nepareizas profāga izskaldīšanās (eliminācijas) gadījumā $^1/_4$—$^1/_3$ fāga genoma apmainās ar baktēriju genomu.

Šī aprakstītā parādība notiek reti — tās biežums ir ap 10^{-6}. Tā kā daļa fāga gēnu ir palikusi baktēriju hromosomā, «nepareizā» fāga DNS nevar nodrošināt nobriedušu fāgu veidošanos. Tāpēc transducējošie fāgi vienmēr ir defektīvi. Lai tāds fāgs nobriestu, defektīvajam fāgam nepieciešama normāla fāga palīdzība. Normālajam fāgam jāpilda funkcijas, kuru nav defektīvajam fāgam. Atsevišķos gadījumos pēc šūnas līzes un nākošās recipienta baktērijas inficēšanas starp fāga DNS un baktērijas DNS notiek rekombinācija. Rezultātā baktērijas gēna vietā stājas fāga DNS gēns. Tā, piemēram, ja lizogēnajā donora celmā *E. coli* K12, kas satur fāgu, ir *gal*+ gēns, tad pēc atbilstošās indukcijas un nelizogēnā recipienta celma, kam ir gēns *gal*−, inficēšanas ar fāgu λ apmēram viena baktērija no 10^6 inficētajām recipienta šūnām iegūst donora celma gēnu *gal*+. Shematiski transdukcijas process parādīts 34. att.

Nespecifisko transdukciju realizē *Salmonella typhimurium* fāgs P_{22} un *E. coli* fāgs P_1. Tajā tiek pārnesti gēni no baktērijas hromosomas dažādiem rajoniem. Transducējošie fāgi, kā likums, vienmēr ir defektīvi. Nespecifiskās transdukcijas mehānisma izskaidrojums ir šāds. Fāgiem P_{22} un P_1 vairojoties jutīgajās baktērijās — donoros, neliels baktērijas DNS fragments var nokļūt jaunā fāga olbaltumvielu apvalkā (kapsīdā). Rezultātā izveidojas neparasts fāgs, kas satur fāga olbaltumvielas un baktērijas DNS fragmentu. Ja tāds fāgs inficē recipienta baktēriju, donora baktērijas DNS nonāk tās šūnā



34. att. Transdukcijas procesa shematisks attēls. Paskaidrojumi tekstā (pēc *Schlegel*, 1972)

tādā pašā veidā kā fāga DNS. Var notikt apmaiņa starp transducēto baktērijas DNS un baktēriju hromosomas homologo rajonu, un veidojas rekombinanti, kas nes nelielu daļu donora šūnas ģenētiskā materiāla.

Līdz šim pazīmju pārnešana ar mērenajiem fāgiem atklāta *Bacillus, Escherichia, Shigella, Pseudomonas, Staphylococcus, Salmonella* un *Vibrio* ģinšu baktērijām.

Noslēgumā nedaudz jāpakavējas pie baktēriju episomu, konkrēti, dzimumfaktora nozīmes ģenētiskā materiāla apmaiņā. Jau iztirzāta F faktora nozīme baktērijas hromosomas pārnešanā no

Hfr uz F⁻ šūnām. Konjugācijas procesā dzimumfaktors pārvelk baktērijas hromosomu no šūnas uz šūnu. Pētot Hfr celma pāriešanu F⁺ stāvoklī, t. i., F faktora pāriešanu no integrētā stāvokļa uz autonomo, 1959. g. noskaidroja, ka, izskaldoties no baktērijas hromosomas, F faktors var paņemt līdz pieguļošo baktērijas genoma daļu. Tādu dzimumfaktoru, kas sev pievienojis baktērijas genomu, apzīmē par F′. Autonomais F′ faktors, tāpat kā F faktors, var ātri pāriet F⁺×F⁻ krustojumos, integrēties baktērijas hromosomā, veidojot Hfr celmu, vai arī spontāni izzust kultūras augšanas gaitā. Par vienu baktērijas hromosomas posmu lielākais autonomais F faktors konjugācijas procesā var nonākt citās baktēriju šūnās un tādējādi aktīvi piedalīties ģenētiskā materiāla īpatnējā pārnešanas procesā.

Un beidzot, F faktoram atklāta vēl viena īpašība — tas spēj nodrošināt citu bakteriālo plazmīdu pārnešanu. Šīs plazmīdas pašas nevar pāriet no šūnas uz šūnu, tātad ir netransmisīvas. Pie tādām plazmīdām pieder daži R faktori un kolicinogenitātes faktori.

Autonomais F faktors var pārnest ģenētisko materiālu (baktēriju hromosomas posmus un netransmisīvās plazmīdas) ne tikai starp vienas sugas, bet arī starp taksonomiski tālām baktērijām. Piemēram, F faktors var pārnest *lac* gēnu no *E. coli* šūnām uz *Shigella, Salmonella* un *Pasteurella* ģinšu baktērijām. Cits piemērs — R faktoru (rezistences pret dažiem ārstnieciskajiem līdzekļiem) strauja izplatīšanās ar F faktora starpniecību *Enterobacteriaceae* dzimtas baktērijām.

Atsevišķu ģenētisko mehānismu nozīme prokariotu evolūcijā

Jau apskatījām prokariotu ģenētiskā aparāta organizāciju. Tika uzsvērtas stabilitātes un darbības precizitātes iezīmes. Deģenerativitātes izveidošanās ģenētiskā koda attīstības gaitā un efektīvu reparācijas sistēmu rašanās ir tādu evolūcijā iegūtu pazīmju piemēri, kas paaugstina ģenētiskā aparāta stabilitāti un pasargā to no ārējās iedarbības.

Augsta ģenētiskā stabilitāte ir ciānbaktērijām jeb zilaļģēm. Jau norādīts, ka ciānbaktērijām ir augsta radiorezistence, bet zems radiācijas inducētās mutaģenēzes līmenis. Tas liecina par reparācijas sistēmu efektivitāti. Šīs prokariotu grupas lielā ģenētiskā stabilitāte atļauj uzskatīt mūsdienu ciānbaktēriju sugas par reliktu formām.

Tomēr, neskatoties uz nodrošinājumu, ģenētiskā aparāta stabilitāte nav absolūta un funkcionēšanas kļūdas ir neatņemamas tā pavadones. Paradoksāli, bet evolūcijas procesā pilnveidošanās notiek, pateicoties šīm kļūdām. Atskaitot ciānbaktērijas, citiem prokariotiem raksturīgas lielas ģenētiskās mainības spējas.

Dažādu ģenētisko procesu likumsakarības un nozīmi prokarioto organismu evolūcijā vieglāk izprast, ja to darbību apskata

kādā ģenētiski samērā viendabīgā organismu populācijā. Tādas populācijas ģenētisko sastāvu sauc par genofondu. Šīs populācijas evolūcija ir genofonda izmaiņas, kas notiek noteiktu ģenētisko mehānismu darbības un izlases rezultātā.

Pateicoties gēnu mutācijām, genofondā rodas jaunas iedzimstošās pazīmes. Mutācijas veido iedzimstošo izmaiņu fondu, kas ir evolūcijas izejmateriāls. Iespējams, ka mutācijas arī ir pats pirmais iedzimstošās mainības veids. Tas var būt parādījies vienlaicīgi ar DNS funkcionēšanas sākumu, jo šai mainībai nav nepieciešamas papildu struktūras un mehānismi. Mutācijas spējas nosaka pati DNS molekulas ķīmiskā uzbūve, bet mutacionālā mainība realizējas pa tiem pašiem kanāliem, pa kuriem ģenētiskā informācija realizējas parastā šūnā. Tāpēc varam uzskatīt, ka evolūcijas sākuma posmā vienīgais mainības veids bija mutacionālā mainība.

Evolūcijas ātrums bija atkarīgs no mutāciju rašanās biežuma*. Var tikai pieņemt, ka bioloģiskās evolūcijas sākumā mutāciju biežums ir bijis ievērojami lielāks nekā tagad un organismu «derīgo» mutāciju bijis vairāk nekā «kaitīgo». Evolūcijas sākuma posmā palielināts mutāciju biežums varēja būt tādēļ, ka šajā periodā īsviļņu izstarojuma iedarbība uz prokariotu šūnu bija daudz intensīvāka, bet vēl nebija aizsargājošo reparācijas mehānismu.

Jādomā, ka nākošais svarīgais ieguvums bija ģenētiskās rekombinācijas procesu izveidošanās. Varēja notikt dažādu īpatņu ģenētiskā materiāla apmaiņa un īpatņu veidošanās ar rekombinantu genomu. Ģenētiskajās rekombinācijās genofondā nerodas jauni gēni. Tā ir ģenētisko rekombināciju un mutāciju principiāla atšķirība. Ģenētisko rekombināciju rezultātā var notikt dažādu gēnu apvienošanās un dažādu gēnu kombināciju variantu veidošanās prokariotu šūnas genomā. Tā kā izlase iedarbojas uz visu genomu un tātad uz visu organisma pazīmju kopumu, ģenētiskā rekombinācija paātrina evolūcijas procesu, dodot izlases darbībai papildu materiālu.

Ir zināmi trīs pamatprocesi, kuru rezultātā var notikt prokariotu rekombinācija: konjugācija, transformācija un transdukcija. Vispilnīgākais ir konjugācijas process, jo tajā notiek vispilnīgākā divu šūnu ģenētiskā materiāla apmaiņa. Labvēlīgos apstākļos iespējama visas donora DNS pāriešana uz recipienta šūnu.

---

* Interesanti, ka, rēķinot uz vienu lokusu vienā paaudzē, spontāno mutāciju rašanās biežums dažādos struktūras gēnos izrādījās ļoti līdzīgs. (Spontāno mutāciju rašanās biežums ir aprēķināts zīdītājiem, drozofilām un baktērijām.) Tomēr nevajag aizmirst, ka evolūcijas ātrums ir apgriezti proporcionāls indivīda ģenerācijas ilgumam, t. i., laikam, kurā tas sasniedz reproduktīvu vecumu. Baktērijām, kuras ātri vairojas, ģenerācijas laiks ir 20 min., bet lieliem dzīvniekiem līdz dzimumgatavības sasniegšanai paiet gadi.

Un beidzot, ģenētiskā materiāla apmaiņas procesu pilnveidošanās ceļā prokariotu šūnas ir ieguvušas īpašu šūnas ģenētisko struktūru — episomas. Episomu (pirmkārt, F faktora) īpašību un funkciju pētījumi liecina, ka tām ir svarīga nozīme gēnu migrācijā. Tās ļoti ātri var pārnest gēnus un, pats galvenais, var pārnest gēnus uz tālu taksonomisko grupu baktērijām. Šī procesa nozīme prokariotu evolūcijas procesā, iespējams, vēl nav pietiekami novērtēta.

7. NODAĻA

PROKARIOTU SISTEMĀTIKAS PROBLĒMAS PROKARIOTU MIKROORGANISMU GRUPAS

Augstāko organismu klasifikācija zināmā mērā atspoguļo to evolūcijas saistību. Pēc šī principa izveidot prokariotu valsts klasifikāciju ir daudz sarežģītāk. Pirms pāriet pie īsa šī jautājuma apskata, lietderīgi sniegt to jēdzienu definīcijas, kuri izmantoti tālākajā izklāstā:*

sistemātika — organismu daudzveidības teorija, kas pēta sakarību starp organismu grupām (taksoniem);

klasifikācija — organismu iedalījums grupās (taksonos);

taksonomija — organismu grupu (taksonu) nosaukšana, norobežošana, pakārtošana;

taksons — organismu grupa ar noteiktu vienveidību.

Taksonomiskā pamatkategorija ir suga. Pēc mūsdienu priekšstatiem «suga ir savstarpēji tuvu organismu grupa, kam dotajā evolūcijas posmā ir kopēja izcelsme, raksturīgas noteiktas morfoloģiskās, bioķīmiskās un fizioloģiskās pazīmes. Vienas sugas organismi izlases rezultātā ir norobežoti no citām sugām un piemērojušies noteiktai videi.»** Jāpiebilst, ka sugas robežās var notikt ģenētisko materiālu apmaiņa. Sugu uzskata par vissīkāko taksonomisko vienību, un tādēļ tā ir taksonomiski nedalāma.*** Sugas apvieno ģintīs, ģintis — dzimtās, dzimtas — rindās, rindas — klasēs, klases — nodalījumos un nodalījumus — valstīs. Dažreiz ģintis grupē tribās, kuras savukārt apvieno dzimtās. Augstākajām taksonomiskajām kategorijām pagaidām nav apmierinošu definīciju. Visu taksonomisko kategoriju noteikšanai izmanto organismu pazīmes. Var būt morfoloģiskās, citoloģiskās, kultūras, fizioloģiski bioķīmiskās, imunoloģiskās u. c. pazīmes. Šīs pazīmes palīdz iedalīt organismus precīzās taksonomiskās grupās.

---

* G. Zavarzina (1974) definējumi.

** N. Krasiļnikova (1974) definējums.

*** Mikroorganismu ģenētikā lietojamie jēdzieni klons un celms nav taksonomiskās kategorijas.

Prokariotu sistemātikas problēmas

Dzīvo organismu klasifikācija ir apvienojoša. Tā atspoguļo mūsu zināšanu līmeni šajā nozarē. 2. nodaļā aprakstīti 18.—19. gs. zinātnieku pirmie mēģinājumi klasificēt baktērijas. Vēl aktuālāka baktēriju klasifikācijas problēma kļuva 20. gs., jo palielinājās zināšanu apjoms gan plašumā (jaunu baktēriju sugu aprakstīšana), gan dziļumā (jau aprakstīto sugu sīkāka vispusīga izpēte).

20. gs. pirmo baktēriju klasifikācijas sistēmu izveidošanai izmantoja tos pašus principus, pēc kuriem botāniķi sastādīja augstāko augu klasifikācijas sistēmu. Galveno uzmanību pievērsa morfoloģiskajām pazīmēm. Tomēr drīz noskaidroja, ka pēc morfoloģiskajām pazīmēm vien baktērijas taksonomiskajās grupās iedalīt nevar. Nepieciešamību baktēriju klasifikācijai izmantot ne tikai morfoloģiskās, bet arī fizioloģiskās pazīmes pamatoja S. Vinogradskis un M. Beijerinks*. Klasificējot pienskābes baktērijas, šo S. Vinogradska un M. Beijerinka atklājumu izmantoja S. Orla-Jensens (*S. Orla-Jensen*).

Pašlaik prokariotu klasifikācijai ir divi galvenie virzieni. Pirmā klasifikācijas virziena mērķis — izveidot prokariotu filoģenētisko sistēmu. Tas nozīmē izveidot vienotu sistēmu, kas objektīvi atspoguļotu dažādu prokariotu grupu un to evolucionārās attīstības vēstures radniecību. Otram virzienam galvenokārt ir praktisks mērķis — lai prokariotu klasifikācija iespējami labāk noderētu ātrai mikroorganismu identifikācijai, t. i., lai noskaidrotu mikroorganisma piederību noteiktam taksonam. Visskaidrāk šī tendence izpaužas «Berdžija baktēriju noteicējos» (*Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*), kurus periodiski izdod Amerikāņu bakteriologu biedrība, pieaicinot izcilākos speciālistus atsevišķu baktēriju grupu izpētei. Pirmo noteicēja izdevumu 1923. gadā publicēja amerikāņu bakteriologu grupa D. Berdžija vadībā (*D. H. Bergey*, 1860—1937), pēdējais izdevums iznāca 1974. gadā.

Pēdējā noteicēja izdevumā visas atklātās baktēriju formas pieskaitītas *Bacteria* nodalījumam un iedalītas 19 grupās**. Baktēriju iedalītas pēc viegli nosakāmām pazīmēm. Pēc šīm pazīmēm nosauktas grupas, piemēram, baktērijas ar gļotu apvalkiem (3. grupa), spirālās un izliektās baktērijas (6. grupa), gramnegatīvās aerobās nūjiņas un koki (7. grupa), nūjiņas un koki, kas veido endosporas (15. grupa). «Berdžija baktēriju noteicējos» lielākoties netiek ņemtas vērā pat acīmredzamas evolucionāras saites starp dažādu grupu pārstāvjiem. Galvenais klasifikācijas «pēc Berdžija» mērķis — viegla baktēriju identifikācija.

Baktēriju identifikācijai izmanto pazīmju kopu: morfoloģiskās

---

* Šo jautājumu samērā labi izprata J. Kons (*J. Cohn*), kas baktērijas klasificēja pēc morfoloģiskajām, funkcionālajām un ekoloģiskajām pazīmēm (19. lpp.).

** Ciānbaktērijas (zilaļģes) šajā noteicējā netiek apskatītas.

pazīmes (ķermeņa forma, viciņas, kapsulas, sporu veidošana, šūnas struktūras īpatnības, krāsošanās pēc Grama metodes), kultūras pazīmes (pazīmes, kuras novēro, laboratorijā audzējot baktēriju tīrkultūras) un fizioloģiski bioķīmiskās pazīmes (enerģijas ieguves veidi, nepieciešamās barības vielas, attieksme pret ārējās vides faktoriem, nukleotīdu sastāvs un secība DNS molekulā, ribosomālās RNS nukleotīdu sastāvs, aminoskābju secība fermentatīvās olbaltumvielās ar analogām funkcijām).

«Berdžija noteicēja» 8. izdevumā vairs netiek veidota klasifikācijas klasiskā hierarhiskā sistēma. Tā saglabājusies tikai fragmentāri, un šīs sistēmas vietā ir iepriekšminēto grupu saraksts. Noteicējs vērtīgs tādēļ, ka tas ir vispilnīgākais pazīstamo baktēriju formu kopsavilkums un mūsdienu labākais palīgs baktēriju noteikšanai.

Izdarīti vairāki mēģinājumi, lai radītu augstāko augu un dzīvnieku filoģenētiskām sistēmām analogu baktēriju filoģenētisko sistēmu. Vispirms tradicionālā evolūcijas koka izveidošanai mēģināja izmantot uzkrātās ziņas par baktēriju fenotipiskajām pazīmēm. Sastādot sistēmu, izmantoja tradicionālo principu. Visas pazīmes tika novērtētas pēc to nozīmīguma pakāpes. Rezultātā izveidojās subjektīva pazīmju hierarhiskā sistēma, kura balstījās tikai uz pētnieka pieredzi un intuīciju. Objektus iedala taksonomiskajās grupās pēc pazīmju svarīguma. Mikroorganismu iedalīšana taksonomiskajās grupās atkarīga arī no tā, kādā kārtībā, izdarot klasifikāciju, ņemtas vērā pazīmes. Viegli ievērot, ka hierarhiskās sistēmas struktūru nosaka pazīmju kārtība, kaut arī šī kārtība ir izvēlēta patvaļīgi.

Tāpēc grupa baktēriju sistemātiķu mikroorganismu radniecības pakāpes noteikšanai sāka izmantot citu metodi. So metodi nosauca par numerisko sistemātiku. Tās pamatidejas 18. gs. vidū formulēja franču botāniķis M. Adansons (*M. Adanson,* 1727—1806):

visas objekta pazīmes ir l ī d z v ē r t ī g a s;

pētāmā objekta aprakstīšanai izmanto m a k s i m ā l o izpētāmo un noteicamo pazīmju skaitu;

līdzības pakāpi nosaka pēc sakrītošo pazīmju skaita, t. i., tā ir s a k r ī t o š o p a z ī m j u s k a i t a f u n k c i j a.

Pēc M. Adansona principiem izveidotās klasifikācijas mikroorganismu noteikšana ir darbietilpīgs process. Tāpēc tikai mūsdienās, pateicoties panākumiem skaitļošanas tehnikā, tā attīstās un tiek praktiski pielietota. Klasifikācija formāli novērš subjektivitātes elementu, jo visas objekta pazīmes novērtētas vienādi. Tā ir šīs klasifikācijas priekšrocība. Tomēr tai ir arī trūkumi. Parasti mikroorganismu novērtēšanai izmanto aptuveni 100 pazīmes, kas aptver apmēram 10% no visām baktēriju fenotipu noteicošajām pazīmēm. Tātad ir uzskaitīta tikai neliela klasificējamā objekta pazīmju daļa. Līdz šim numeriskā sistemātika baktēriju klasifikācijā nav ienesusi nekā jauna.

Un, beidzot, baktērijas var klasificēt pēc viena principa. Sī

klasifikācija ir saistīta ar molekulārās bioloģijas attīstību. Baktēriju radniecības pakāpi nosaka, izpētot un salīdzinot primāro uzbūvi tām makromolekulām, kuras šūnas izpilda svarīgākās funkcijas. Pie tādām makromolekulām pieder DNS, kas satur visu šūnas ģenētisko informāciju, un fermentatīvās olbaltumvielas*. Grupa zinātnieku, to skaitā arī padomju bioķīmiķi A. Belozerskis un A. Spirins, izstrādāja DNS molekulu analīzes metodi.

Ir zināms, ka ģenētiskā informācija DNS molekulā ierakstīta, kombinējoties četrām slāpekļa bāzēm pa trim kopā. Saskaņā ar ģenētiskās kodēšanas likumiem atšķirīgas informācijas nevar būt ierakstītas vienādi, tādēļ organismi ar dažādu DNS nukleotīdu sastāvu atšķirsies. Ja divu salīdzināmo organismu DNS nukleotīdu sastāvs ir vienāds, tie var būt gan līdzīgi, gan atšķirīgi, jo ģenētiskās kodēšanas pamatā ir ne tikai bāzu saturs kodēšanas vienībā (tripletā), bet arī bāzu kārtība (94. lpp.).

Taksonomijā salīdzina dažādu objektu DNS kopējā bāzu daudzuma guanīna un citozīna (GC) summu, kas izteikta molārajos procentos (M%). Nosakot G un C bāzu saturu lielākam baktēriju daudzumam, atklājās, ka tas svārstās no 25 līdz 75 M%, ciānbaktērijām — no 35 līdz 71 M%**.

Smalkāka organisma ģenētiskās līdzības novērtēšanas metode ir DNS hibridizācija. Pēc tās var spriest par šo organismu DNS homoloģiskuma pakāpi. Metodes pamatā ir denaturētas (vienpavediena) DNS spējas atbilstošos apstākļos denaturēties, t. i., apvienoties ar komplementāro pavedienu un veidot divpavedienu DNS molekulu. Šim nolūkam no vienas sugas organismiem izdalīto DNS sildot denaturē un fiksē uz kāda nesēja, piemēram, gelā. No otras sugas organismiem iegūst iezīmētu DNS, kuru denaturē un degradē vairāk vai mazāk sīkos fragmentos. Pēc tam rada tādus apstākļus, kuros var notikt iezīmētās DNS reasociācija ar DNS, kas fiksēta uz nesēja. Divpavedienu DNS daudzums, kas veidojas no dažādo organismu vienpavediena DNS, parāda šo organismu līdzības pakāpi. (Divpavedienu DNS daudzums viegli nosakāms pēc radioaktīvās iezīmes tad, kad atdalīti nereaģējušie un nesaistītie fragmenti.)

Datiem par DNS uzbūvi baktēriju sistemātikā ir milzīga nozīme. Salīdzinot organismu ģenētiskos aparātus, kuros ierakstīta visa informācija par organisma pazīmēm, var spriest par organismu līdzību vai atšķirību. Tomēr, kā rādījusi šīs metodes izmantošanas pieredze baktēriju sistemātikā, lai noteiktu filoģenē-

---

* Vairāki pētnieki uzskata, ka dabiskā klasifikācija izveidosies pēc aminoskābju secības noskaidrošanas funkcionāli līdzīgās olbaltumvielās — fermentos, jo evolūcija, pēc viņu uzskata, ir vispirms olbaltumvielu evolūcija.

** Eikariotu mikroorganismu DNS nukleotīdu sastāva svārstības (M%): sēnēm — 26—70, aļģēm — 37—68, protozojiem — 26—68, augstākajiem augiem un dzīvniekiem 85—45. Vīrusu DNS bāzu sastāva svārstības ir apmēram tādas kā baktērijām.

tiskās saites starp baktēriju grupām, baktēriju genomu līdzības pakāpe var noderēt tikai kā viena pazīme no morfoloģiskajām, citoloģiskajām un fizioloģiski bioķīmiskajām pazīmēm. Salīdzinot informāciju par baktērijas ģenētisko aparātu un to fenotipisko raksturojumu, vairākos gadījumos ir konstatēts, ka ne vienmēr novērojama atbilstība, t. i., organismu fenotipu līdzība ne vienmēr korelē ar to DNS uzbūves līdzību un homoloģiskumu.

Tā baktēriju klasifikācijas metode, kurā tiek salīdzināti genomi, visu šūnas ģenētisko informāciju novērtē summāri. Šī metode ir nepilnīga, jo tā neuztver nelielas informācijas atšķirības, kas tomēr var noteikt svarīgas organisma īpašības. Paskaidrosim to ar piemēru. Autotrofajai ogļskābes asimilācijai šūnā bez tiem fermentiem, kas jau ir heterotrofajiem organismiem, nepieciešami divi specifiskie fermenti: ribulozes difosfātkarboksilāze un fosforibulokināze. Informācija par šiem fermentiem genomā ierakstīta 3×10^2 bāzu pāros. Pavisam genomā ir aptuveni 10^6 bāzu pāri. Tātad autotrofās ogļskābes asimilācijas pazīme baktērijām ir saistīta ar niecīgām izmaiņām baktērijas genoma uzbūvē, kuras izmantojamā metode neuztver. Bet šī pazīme taksonomijā ir ļoti svarīga, jo no tās ir atkarīga mikroorganismu autotrofija, kā arī iedalījums augu un dzīvnieku valstīs.

Tātad patlaban nav kaut cik detalizētas prokariotu evolūcijas shēmas. Analizējot cēloņus, kuru dēļ līdzšinējie mēģinājumi radīt šādu sistēmu ir bijuši neveiksmīgi, G. Zavarzins nonācis pie secinājuma, ka «zemākajiem organismiem sistēmas struktūras ievērojami atšķiras no tradicionālā evolūcijas koka, kas skaidri saskatāms vairāk diferencētām formām». Tas nozīmē, ka prokariotu radniecība pamatojas uz citiem principiem un citām likumsakarībām. G. Zavarzins konstatēja, ka prokariotu pasaulē (precīzāk, baktēriju pasaulē, jo tieši šos objektus apskata autors) notiek samērā brīva ģenētiskā materiāla apmaiņa. Šīs apmaiņas īpatnības ir, pirmkārt, obligāti nelielu genoma fragmentu pārnešana un, otrkārt, ģenētiskā materiāla pāriešana no vienas fenotipiski atšķirīgas taksonomiskās grupas uz otru, t. i., lielos taksonomiskos attālumos.

Pārnesamā genoma fragments ir pietiekami liels, lai vienlaicīgi pārietu gēnu grupa, kas nosaka vismaz vienu pazīmi. Iepriekšējā nodaļā iztirzāti prokariotu pasaulē atklātie ģenētiskā materiāla pārnešanas un integrācijas mehānismi. Darbojoties šiem mehānismiem, var notikt plaša ģenētiskās informācijas apmaiņa. (Organismiem, kam ir dzimumprocess, vairumā gadījumu ģenētiskās informācijas apmaiņa iespējama tikai starp tuvu radniecīgām formām; te noteicošais ir ģenētiskās izolācijas mehānisms.) Rezultātā rodas priekšstats par prokariotu valsts kopējo pazīmju fondu. Organismā šīs ģenētiski determinētās pazīmes var brīvi kombinēties cita ar citu, tomēr dažas pazīmes nav savienojamas. Pazīmju nesaderīgumam var būt loģiski, funkcionāli un ekoloģiski iemesli. Dažas pazīmes ir loģiski nesavienojamas, piemēram, pazīmes, kas nosaka vienu īpašību — objekts nevar būt

vienlaicīgi sarkans un zaļš; dzelzs oksidācija, kas ir enerģijas ieguves veids *Thiobacillus* ģints baktērijām, nevar notikt neitrālā vai sārmainā vidē, jo šādos apstākļos divvērtīgās dzelzs joni ir nestabili. Statistiski pierādīta vēl dažu citu pazīmju nesaderība. Šo nesaderību iemesli nav zināmi.

Tādējādi, pēc G. Zavarzina uzskatiem, prokariotu daudzveidība ir atkarīga no pieļaujamās pazīmju kombinācijas. Ierobežotāja ir dažu pazīmju nesaderība vienā organismā. Šādi uzskati principiāli izmaina iespējamo prokariotu sistēmas struktūru: klasiskā evolūcijas koka vietā to var uzskatīt par noslēgtu telpu, kurā ir visi prokariotie mikroorganismi. Baktēriju grupu savstarpējos sakarus, kas apvieno fenotipiski līdzīgas formas, grafiski var attēlot kā tīklu. Šajā tīklā baktēriju grupas ir saistītas savā starpā, pie tam kaimiņu grupām var būt atšķirīga tikai viena pazīme.

Tātad visi jau aprakstītie mēģinājumi izstrādāt prokariotu pasaules detalizētu d a b i s k o sistēmu ļauj secināt, ka šī problēma netiks tik drīz atrisināta. Prokariotu morfoloģiskās, fizioloģiski-bioķīmiskās un ģenētiskās īpašības liecina, ka to sistemātiką nevar izmantot augstāko augu sistemātikas izveidošanai noderīgos sīki izstrādātos principus. Tas, protams, šo uzdevumu sarežģī, bet nepadara neiespējamu. Jau tagad var izsekot galvenajiem prokariotu evolūcijas virzieniem. Tie saistīti ar liela mēroga evolucionārām pārvērtībām, un tos var saskatīt, aplūkojot lielākās taksonomiskās kategorijas. Viens no daudzsološākajiem pieņēmumiem ir doma, ka prokariotu progresīvās evolūcijas pamatā ir enerģijas ieguves veidu pilnveidošanās.

Prokarioto mikroorganismu grupas

«Berdžija noteicēja» astotajā izdevumā (*Bergey's Manual* ..., 1974) visi prokariotie mikroorganismi (baktērijas un ciānbaktērijas) apvienoti atsevišķā valstī. Kāds šajā valstī sakars starp baktērijām un ciānbaktērijām? Noteicēja sastādītāji saskata divas iespējas. Pēc vienas no tām *Procaryotae* valstī ir divi nodalījumi.

I nodalījums. Fototrofie prokarioti

1. klase. Zilās fotobaktērijas (ciānbaktērijas jeb zilaļģes)
2. klase. Purpura fotobaktērijas
3. klase. Zaļās fotobaktērijas

II nodalījums. Pret gaismu indiferentie prokarioti

1. klase. Baktērijas
2. klase. Riketsijas (obligāti eikariotu šūnu parazīti)
3. klase. Mikoplazmas (baktērijas bez šūnapvalkiem)

Ciānbaktēriju klase ievietota pirmajā nodalījumā, kurā apvienoti visi fotosintezējošie prokarioti. Tādējādi ciānbaktērijas tiek uzskatītas par fotosintezējošām baktērijām, kas no citām baktēriju grupām atšķiras ar pigmentu sastāvu un aerobo fotosintēzes tipu.

Otrajā klasifikācijas variantā atšķirības starp ciānbaktērijām un citām baktērijām pasvītrotas vairāk. *Procaryotae* valsts iedalīta divos nodalījumos: *Cyanobacteria* un *Bacteria*. Šis iedalījums akcentē to, ka ciānbaktērijas un baktērijas ir divas līdzvērtīgas taksonomiskas kategorijas. Atšķirības starp tām ir šādu taksonomisko attiecību pamatā. «Berdžija noteicēja» astotajā izdevumā priekšroka dota otrajam klasifikācijas variantam.

Bacteria nodalījumā ir 19 grupas.

Baktēriju grupas

Tās baktēriju grupas, kas sīkāk tiks apskatītas tālākajās nodaļās, šeit raksturotas ļoti īsi. Un otrādi: lielāka uzmanība pievērsta tām grupām, kuras turpmāk netiks apskatītas.

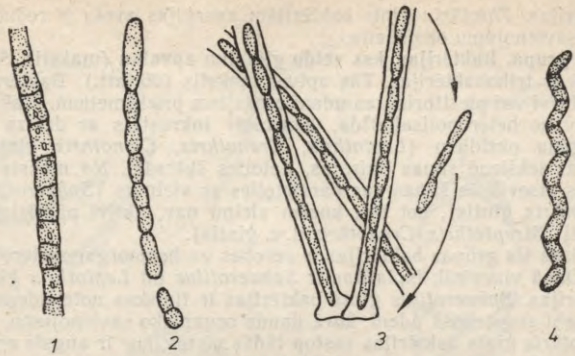
1. grupa. Fototrofās baktērijas (239. lpp.). Pie šīs grupas pieder fotosintezējošās baktērijas. Tām ir raksturīgs specifisks pigmentu komplekts un īpašs fotosintēzes tips. Baktēriju pigmenti ir dažādi bakteriohlorofili un karotinoīdi. Atšķirībā no ciānbaktēriju un zaļo augu fotosintēzes baktēriju fotosintēzē neizdalās skābeklis. Grupā ir trīs dzimtas: *Rhodospirillaceae* (nesēra purpurbaktērijas), *Chlorobiaceae* (zaļās sērbaktērijas), *Chromatiaceae* (purpura sērbaktērijas).

2. grupa. Slīdošās baktērijas. Šajā grupā ir divas baktēriju rindas: *Myxobacterales* un *Cytophagales*. Pirmās rindas baktērijas ir gramnegatīvās nūjiņas ar plānu, elastīgu šūnapvalku. Šīm baktērijām ap šūnu ir vairāk vai mazāk izteikts gļotu slānis. Baktērijas ar slīdošām kustībām var pārvietoties pa cietu substrātu (30. lpp.). Nav lokomotoro struktūru — viciņu. Miksobaktērijas veido tā sauktos augļķermeņus, kuru iekšienē šūnas pāriet miera stāvoklī (18. att. 52. lpp.).

Miksobaktērijas ir obligāti aerobi hemoorganoherotrofas un enerģiju iegūst elpojot. Tām raksturīga aktīvu lītisko fermentu veidošanās. Šie fermenti hidrolizē šādas makromolekulas: polisaharīdus (celulozi un hitīnu), olbaltumvielas, nukleīnskābes un taukskābju esterus. Pateicoties šīm spējām, miksobaktērijas noārda augu atliekas. Daudzas miksobaktērijas lizē prokariotu (piemēram, *Myxococcus, Cystobacter, Nannocystis* ģinšu pārstāvjus) un eikariotu mikroorganismu šūnas. Miksobaktērijas galvenokārt dzīvo augsnē.

Cytophagales rindas baktērijas pēc kustību tipa ir līdzīgas miksobaktērijām, bet neveido augļķermeņus. Tās ir nūjiņas, kas novietotas pa vienai vai sakārtotas pavedienos (*Saprospira* ģints baktērijas ir spirālas, 35. att.).

Šajā rindā ir sugas, kas dzīvo hemolitoautotrofi, hemoorganoheterotrofi vai miksotrofi. Ir obligāti un fakultatīvi aerobas for-



35. att. Cytophagales rindas pārstāvji:
1 — *Beggiatoa*; 2 — *Vitreoscilla*; 3 — *Leucothrix*; 4 — *Saprospira* (pēc *Lechevalier, Pramer*, 1971)

mas*. Rindā ir četras dzimtas: *Cytophagaceae, Beggiatoaceae, Simonsiellaceae* un *Leucothrichaceae.*

Cytophagaceae dzimta apvieno hemoorganoheterotrofās baktērijas. Tās spēj izmantot dažādus polisaharīdus (agaru, celulozi, hitīnu, cieti, pektīnu, inulīnu u. c.). Enerģijas avots tām ir elpošanas process, tomēr dažu citofāgu sugu baktērijām enerģiju dod rūgšana. *Cytophaga* ģintij tuva ir *Sporocytophaga* ģints, kas veido ieapaļas cistas. *Cytophagaceae* dzimtā ietvertas arī jūrās un saldūdeņos dzīvojošās slīdošās trihobaktērijas (*Flexibacter, Flexithrix, Saprospira* un *Herpetosiphon* ģintis).

Beggiatoaceae dzimtā ir trihobaktērijas. Tās ir elastīgas un spēj slīdoši kustēties. Trihobaktērijas iedala ģintīs atkarībā no tā, vai šīs baktērijas, augot sulfīdu klātbūtnē, veido sēra granulas jeb neveido. *Beggiatoa* un *Thioploca* ģinšu šūnās sēru konstatē, bet *Vitreoscilla* ģints šūnām šādas pazīmes nav (269. lpp.).

Morfoloģiski līdzīgas ir *Leucothrix* un *Thiothrix* ģinšu baktērijas, kas ietilpst *Leucothrichaceae* dzimtā. Tās veido garus pavedienus, kas sastāv no ovālām vai cilindriskām šūnām. Pavedieni parasti ir piestiprināti pie substrāta un atšķirībā no *Beggiatoaceae* dzimtas baktērijām nav kustīgi. Šīs baktērijas vairojas ar atsevišķām kustīgām šūnām (gonīdijām), kas iziet no pavedieniem. Tās daudzējādā veidā atgādina pavedienveida zilaļģes, vienīgā atšķirība — nav fotosintēzes pigmentu. *Leucothrichaceae* dzimtas baktērijas ir obligāti aerobas. Šajā dzimtā ir hemoorganoheterotrofas (*Leucothrix* ģints) vai hemolitotrofas (*Thiothrix* ģints)

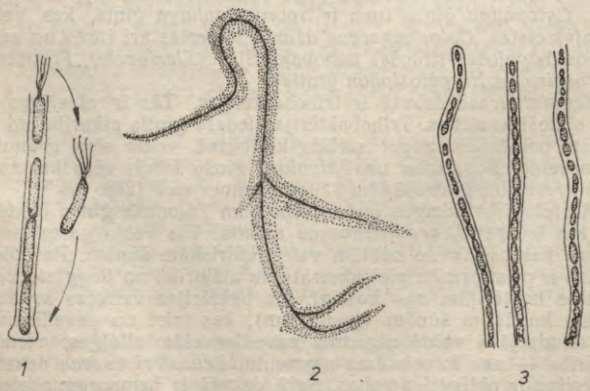
* Jēdzienu izskaidrojums 68. lpp.

baktērijas. *Thiothrix* ģints baktērijām enerģijas avots ir reducēto sēra savienojumu oksidācija.

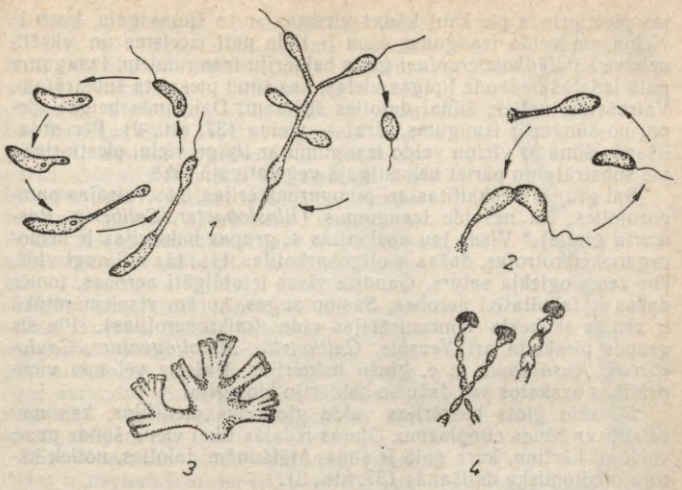
3. grupa. Baktērijas, kas veido gļotainu apvalku (maksti). Šajā grupā ir trihobaktērijas. Tās aptver makstis (36. att.). Baktērijas peld brīvi vai piestiprinātas ūdenī esošajiem priekšmetiem. Makstis sastāv no heteropolisaharīda, kas bieži inkrustēts ar dzelzs vai mangāna oksīdiem (*Leptothrix, Crenothrix, Clonothrix* ģintis). Maksts iekšienē šūnas vairojas, daloties šķērsām. No maksts izejošās atsevišķās šūnas var pārvietoties ar viciņām (*Sphaerotilus, Leptothrix* ģintis), bet tās, kurām viciņu nav, aktīvi pārvietoties nespēj (*Streptothrix, Crenothrix* u. c. ģintis).

Visas šīs grupas baktērijas ir aerobas un hemoorganoheterotrofas. Dabā visvairāk izplatītas ir *Sphaerotilus* un *Leptothrix* ģinšu baktērijas. *Sphaerotilus* ģints baktērijas ir tipiskas notekūdeņiem. Tās labi aug tekošā ūdenī, kurā daudz organisko savienojumu, bet *Leptothrix* ģints baktērijas sastop tādās vietās, kur ir augsts organisko vielu un dzelzs saturs (274. lpp.).

4. grupa. Baktērijas ar pumpuriem un izaugumiem. Šajā grupā ir baktērijas, kam attīstās diegveida šūnu izaugumi, — prostēkas vai ar citoplazmu nesaistīti gļotaini piedēkļi (37. att.). Prostēkas veidojas *Hyphomicrobium, Hyphomonas, Caulobacter, Prosthecomicrobium* u. c. ģinšu baktērijām. Prostēkas ir šūnu izaugumi, kas nav atdalīti no citoplazmas. No ārpuses prostēkas aptver šūnapvalks, tām ir citoplazmatiskā membrāna, citoplazma ar ribosomām, dažreiz kodolviela un mezosomas.



36. att. Baktērijas, kas veido gļotainas makstis:
1 — *Sphaerotilus;* 2 — *Leptothrix;* 3 — *Crenothrix* (pēc Работнова, 1966; Заварзин, 1972; *Lechevalier, Pramer*, 1971)



37. att. Pumpurbaktērijas un (vai) baktērijas ar kātiņiem:
1 — *Hyphomicrobium;* 2 — *Caulobacter;* 3 — *Nevskia;* 4 — *Gallionella* (pēc *Brock*, 1970; *Lechevalier, Pramer*, 1971; *Schlegel*, 1966)

Dažu baktēriju izaugumi ir funkcionāli saistīti ar vairošanos (*Hyphomicrobium, Hyphomonas, Pedomicrobium* ģintis)*. Parasti *Hyphomicrobium* ģints baktērijas ir nūjiņas ar smailiem galiem, bet tās var būt arī ovālas, olveida vai pupveida. Tām ir īpatnējs attīstības cikls. Mātšūna, kas piestiprinājusies pie substrāta, veido tievu izaugumu, kurā pēc dalīšanās pāriet viens no nukleoīdiem. Izaugumam pagarinoties, rodas hifai līdzīgs veidojums ar pumpuru galā. Nobriestot pumpuram, izaug viciņa. Meitšūna (nobriedis pumpurs) atdalās no mātšūnas un kādu laiku ir kustīga. Pēc tam tā piestiprinās pie substrāta vai citām šūnām un zaudē viciņu. Tad meitšūna veido izaugumu un pumpuru (37. att., 1). Diegveida izaugumi var zaroties, un katra zara galā veidojas pumpurs. Dažos gadījumos pumpurs veido izaugumu un pumpuru, neatdaloties no mātšūnas. Rezultātā veidojas hifu un šūnu sakopojums. Izaugumi var parādīties abos šūnas polos.

Caulobacter, Prosthecomicrobium, Ancalomicrobium ģinšu baktēriju izaugumi nav saistīti ar vairošanās funkciju. *Caulobacter* ģints šūnas lielākoties ir nūjiņas ar vienu polāru viciņu. Baktēri-

* Analoģisks vairošanās veids aprakstīts fotosintezējošajām *Rhodomicrobium* ģints (1. grupa) baktērijām.

jas piestiprinās pie kaut kādas virsmas ar to šūnas galu, kurā ir viciņa, un veido izaugumu, kam ir tāda pati izcelsme un iekšējā uzbūve kā *Hyphomicrobium* ģints baktēriju izaugumiem. Izauguma galā izdalās nedaudz lipīgas vielas, kas šūnu piesaista substrātam. Vairošanās notiek, šūnai daloties šķērsām. Dalīšanās beigās vienai no šūnām ir izaugums, otrai — viciņa (37. att., 2). Pēc atdalīšanās šūna ar viciņu veido izaugumu ar lipīgo vielu, piestiprinās pie substrāta un pāriet nekustīgajā veģetatīvajā fāzē.

Šai grupai pieskaitītas arī pumpurbaktērijas. Tās vairojas pumpurojoties, bet neveido izaugumus (*Blastobacter, Seliberia, Pasteuria* ģintis).* Visas jau apskatītās 4. grupas baktērijas ir hemoorganoheterotrofas, dažas ir oligokarbofilas, t. i., tās mīl augt vidē, kur zems oglekļa saturs. Gandrīz visas ir obligāti aerobas, tomēr dažas ir fakultatīvi aerobas. Sastop sugas, kurām vispiemērotākā ir zemas skābekļa koncentrācijas vide (mikroaerofilas). Pie šīs grupas pieskaita arī *Nevskia, Gallionella, Metallogenium, Caulococcus, Kusnezovia* u. c. ģinšu baktērijas. Pašreiz vēl nav vienprātības uzskatos par dažu šo baktēriju bioloģiju.

Nevskia ģints baktērijas veido gļotainus piedēkļus, kas nav saistīti ar šūnas citoplazmu. Gļotas izdalās tikai vienā šūnas pusē, veidojot kārtiņu, kura galā ir šūna. Mātšūnām daloties, notiek kātiņu dihotomiska dalīšanās (37. att., 3).

N. Holodnija (1882—1953) pētījumu rezultātā radies priekšstats, ka arī *Gallionella* ģints baktērijas veido gļotainus piedēkļus (kātiņus). Kātiņi ir nedzīvs baktēriju šūnu ekskrēts. Tie sastāv no fibrillu kūlīša, kas ir piesātināts ar dzelzs hidroksīdu. Dzelzs hidroksīds var būt līdz 90% no visa šūnu sausās masas daudzuma (37. att., 4). Uzskata, ka *Gallionella* ģints baktērijas, augot minerālā mākslīgā barotnē, var eksistēt hemoautolitotrofi, jo dzelzs oksidācija ir saistīta ar aktīvu ogļskābās gāzes fiksāciju. *Gallionella* ģints baktērijas ir mikroaerofilas.

Tomēr pēdējā laikā ir radušās šaubas par šo uzskatu pareizību. Daži pētnieki uzskata, ka *Gallionella* sastāv no diviem mikroorganismiem: kātiņu veido mikoplazmveidīgs organisms, kas spēj oksidēt dzelzi, bet kātiņa galā (retāk sānos) novietotā baktērija ir pavadone. Iespējams, mikoplazmveidīgā mikroorganisma parazitēšanai uz baktēriju šūnas ir simbiotisks raksturs, vai arī to var uzskatīt kā komensālismu, kurā vienam no partneriem šāda kopdzīve dod zināmu labumu, bet otram — nekaitē.

Iegūti dati, ka pie mikoplazmām pieder arī *Metallogenium, Caulococcus* un *Kusnezovia* ģinšu baktērijas, kas savās kolonijās uzkrāj dzelzs un mangāna oksīdus (144. lpp.).

5. grupa. Spirohetas. Sajā grupā ir viena baktēriju rinda — *Spirochaetales*. Tās ir tievas, spirālas vienšūnas baktērijas, kam ir

---

* Pumpurbaktērijas ir arī purpurbaktēriju *Rhodopseudomonas* ģints (1. grupa), metānoksidējošo baktēriju *Methylomonadaceae* dzimta (7. grupa) un nitrificējošo baktēriju *Nitrobacter* ģints (12. grupa) mikroorganismi.

īpatnēja morfoloģija un kustības veids (5. att., 30. lpp.). Šūnu garums svārstās no 3 līdz 500 μm. Spirohetām ir tendence veidot anomālas formas (granulas, cistas un sferoīdus). Tās vairojas, daloties šķērsām. Šūna sastāv no protoplazmas cilindra, aksiālā pavediena un ārējā apvalka. Apvalks ir plāns un elastīgs. Pateicoties šim apvalka īpašībām, spirohetas spēj īpatnēji pārvietoties. Gramnegatīvas. Šīs grupas baktērijām ir atšķirīga attieksme pret skābekli. Ir obligāti aerobas (*Leptospira* gints), fakultatīvi un obligāti anaerobas (*Spirochaeta, Treponema, Borrelia* ģintis) baktērijas. Hemoorganoheterotrofas. Brīvi dzīvojošās obligāti anaerobās *Spirochaeta* ģints baktērijas saraudzē glikozi, veidojot etiķskābi, pienskābi, skābeņskābi, skudrskābi, etilspirtu, CO_2 un H_2.

38. att. Spiroheta (pēc Работнова, 1966)

Spirochaetales rindas dažādām baktērijām ir nepieciešami būtiski atšķirīgi substrāti. Šajā grupā ir brīvi dzīvojošas baktērijas, kas galvenokārt mīt sālsezeros un saldūdens ezeros (vidē, kur ir augsta H_2S koncentrācija); komensāli dzīvojošās baktērijas, piemēram, *Cristispira,* kas dzīvo saldūdens un jūras molusku gremošanas traktā; *Treponema, Borrelia* un *Leptospira* ģinšu parazīti. Dažas parazītu sugas ir patogēnas: *Treponema pallidum* ir sifilisa, bet *Borrelia recurrentis* — atgulas tīfa ierosinātāja.

6. grupa. Spirālās un izliektās baktērijas. Šīs grupas baktērijas apvienotas *Spirillaceae* dzimtā. Šūnām ir izliektas nūjiņas vai dažu vītņu spirāles forma. Atšķirībā no spirohetām šūnapvalks ir stingrs, tādēļ šūna formu nemaina. Šūnas kustas ar vienu (*Campylobacter* ģints) vai daudzām viciņām (*Spirillum* ģints), kas novietotas vienā vai abos šūnas galos. Šajā grupā ir aerobas, mikroaerofīlas un anaerobas baktērijas. *Spirillaceae* dzimtas šūnas ir hemoorganoheterotrofas. Tām būtiski atšķiras prasības pēc barības vielām. Dažas sugas var augt sintētiskās barotnēs, kurās ir viens oglekļa avots, amonija slāpeklis un citi minerālsāļi; citu augšanai vajadzīgas sarežģītas olbaltumvielu—peptona barotnes. Pie *Spirillum* ģints galvenokārt pieder saprofīti, kas sastopami stāvošos un piesārņotos ūdeņos, kā arī trūdošos augos un dzīvnieku atliekās. Vairākas brīvi dzīvojošas baktērijas mīt jūrās. Starp spirillām ir arī parazīti. Dažas sugas ir patogēnas, piemēram, *Spirillum minor* cilvēkiem ierosina slimību, ko sauc par žurkas kodiena drudzi.

Pie 6. grupas ir pieskaitīta arī *Bdellovibrio* ģints. H. Štolpa

un M. Starra 1963. gadā atklātais un par *Bdellovibrio bacteriovorus** nosauktais mikroorganisms izraisīja milzīgu interesi, jo izrādījās, ka tas var parazitēt citu baktēriju šūnās. *Bdellovibrio bacteriovorus* ir sīka gramnegatīva nedaudz izliekta nūjiņa, kuras lielums ir 0,25—0,4×1,8—1,2 μm. Tai ir viena polāra viciņa, kas ir nedaudz resnāka par parasto baktēriju viciņu (ap 28 nm; tipiskas baktēriju viciņas resnums ir 15—20 nm). Salīdzinot ar parasto baktēriju viciņu, *Bdellovibrio bacteriovorus* viciņai ir atšķirīga uzbūve. *Bdellovibrio* viciņa sastāv no 13 nm resnas serdes un 7,5 nm bieza apvalka — šūnapvalka turpinājuma.

Bdellovibrio bacteriovorus sugai ir gan obligāti parazitāri celmi, kas dzīvo tikai citu baktēriju šūnās, gan brīvi dzīvojoši celmi. Brīvi dzīvojošos celmus laboratorijas apstākļos var iegūt no parazitārajiem celmiem. Nesen aprakstītas divas fakultatīvi parazitāras *Bdellovibrio* sugas, t. i., tās var dzīvot ne vien saimnieka — baktērijas — šūnās, bet arī sarežģītā barotnē saprofītiski. *Bdellovibrio* ģints baktērijas ir aerobi hemoorganoheterotrofi. Brīvi dzīvojošie celmi var attīstīties tikai barotnēs, kas satur raugu ekstraktu un (vai) peptonu.

Sevišķi interesants ir *Bdellovibrio* parazītisms citu baktēriju šūnās. Konstatēts, ka šo parazītu saimnieku spektrs ir ļoti plašs — dažādas grampozitīvo un gramnegatīvo baktēriju sugas. *Bdellovibrio* pārvietojas daudz ātrāk nekā citas baktērijas. Tāpēc tā spēj aktīvi meklēt un atrast saimnieka šūnu. Sasniegusi baktēriju, *Bdellovibrio* cieši piestiprinās pie tās un caururbj šūnapvalku. Iekļuvusi telpā starp šūnapvalku un citoplazmatisko membrānu, tā sāk vairoties. Šūnā vienmēr nonāk vairākas *Bdellovibrio* baktērijas, tādēļ šūnapvalks tiek bojāts vairākās vietās vienlaicīgi. Atkarībā no saimnieka šūnas lieluma tajā var izveidoties pat 20—50 parazīta šūnu. Tādā gadījumā saimnieka šūna atgādina ar *Bdellovibrio* piebāztu maisu. Parazīta attīstība šūnā ilgst 3—5 stundas, pēc tam parazīti saimnieka šūnu sarauj un atbrīvojas no tās. Konstatēts, ka pēc tam daļa *Bdellovibrio* šūnu pārvēršas par cistām — mazām ovālām vai sfēriskām šūnām ar biezu apvalku — un nonāk miera stāvoklī. Piemērotos apstākļos, kad apkārt daudz baktēriju šūnu, cistas strauji dīgst.

Bdellovibrio ģints baktērijas dabā ir plaši izplatītas. Tās mīt augsnē, jūrās un saldūdeņos. Šīs baktērijas izmanto cīņai pret epidēmijām, piemēram, holeras apkarošanai.

7. grupa. Gramnegatīvās aerobās nūjiņas un koki. Šajā grupā ir 5 dzimtas: *Pseudomonadaceae, Azotobacteraceae, Rhizobiaceae, Methylomonadaceae* un *Halobacteriaceae.*

Pie *Pseudomonadaceae* dzimtas pieder gramnegatīvas taisnas vai viegli izliektas nūjiņas. Organellas — polārās viciņas. Tipiskie dzimtas pārstāvji ir apvienoti *Pseudomonas* ģintī.

---

* Lat. *bdello* — dēle, *vorus* — rijējs; šo baktēriju nosaukuma tulkojums — «dēles-vibrioni, kas rij baktērijas».

Tās visumā ir obligāti aerobas hemoorganoheterotrofas baktērijas, kas izmanto plašu organisko savienojumu spektru. Dažas ģints baktēriju sugas ir fakultatīvi hemolitotrofas. Tās var iegūt enerģiju, oksidējot molekulāro ūdeņradi vai oglekļa oksīdu. Aprakstītas fakultatīvi aerobas *Pseudomonas* sugas, kuru galējais elektronu akceptors ir nitrāti.

Pseudomonas ģints baktērijas dabā sastopamas visur. Tās ir pastāvīgas gaisa, augsnes, jūru, saldūdeņu, dūņu un notekūdeņu iemītnieces. Tās aktīvi mineralizē organiskās vielas. Daudzām sugām veidojas ūdenī šķīstoši un fluorescējoši pigmenti. Pēdējie piesaistīja uzmanību ar to, ka no tiem izdalījās antibiotiskas vielas. Šīs antibiotiskās vielas iedarbojas pret sēnēm, tai skaitā raugiem, kā arī grampozitīvajām un gramnegatīvajām baktērijām. Vairākas *Pseudomonas* sugas izmanto mikrobioloģiskajā rūpniecībā, lai iegūtu dažādus organiskos savienojumus: skābes (pirovīnogskābi, glikonskābi, α-ketoglutārskābi), aminoskābes (glutamīnskābi, asparagīnskābi, valīnu u. c.), kā arī fermentus (asparagināzi, peroksidāzi). Dažas *Pseudomonas* sugas ierosina augu un dzīvnieku slimības. Plaši izplatītā saprofītiskā *Ps. aeruginosa* suga cilvēkam un dzīvniekiem var izraisīt ilgi nedzīstošu brūču un vāšu veidošanos.

Pseudomonadaceae dzimtas *Xanthomonas* ģints baktērijas ir fitopatogēnas un mīt tikai uz augiem vai augu atliekām. *Gluconobacter* un *Pseudomonas* ģints baktēriju morfoloģija un fizioloģija ir līdzīga. *Gluconobacter* ģints baktērijas spēj oksidēt etilspirtu līdz etiķskābei (272. lpp.).

Azotobacteraceae dzimtā apvienotas lielu baktēriju sugas. Šīm baktērijām atkarībā no kultūras vecuma un kultivēšanas apstākļiem var mainīties morfoloģija. Šajā dzimtā ir gan kustīgu (peritrihas vai ar polārām viciņām), gan nekustīgu baktēriju sugas. *Azotobacter* ģints baktērijas veido cistas. Hemoorganoheterotrofas. Spēj fiksēt molekulāro slāpekli. Obligāti aerobas. Mīt augsnē, ūdeņos un uz augu virsmas.

Azotobakters ir pirmais mikroorganisms (atklāja M. Beijerinks 1901. g.), kam konstatēja spēju fiksēt molekulāro slāpekli*. *Azotobacter* laboratorijas kultūrām ir spilgti izteikts polimorfisms. Jaunās kultūrās atkarībā no sugas var novērot nūjiņveida, ovālas vai kokveida šūnas. Šūnas bieži savienotas pa divām vai veido sakopojumus, bet retāk — četru vai vairāku šūnu ķēdītes. Jaunās šūnas ir kustīgas. Vecās kultūrās šūnas pāriet miera stāvoklī, veidojot cistas ar bieziem apvalkiem. *Azotobacter* ģints šūnas veido makrokapsulas.

Azotobakteram samērā līdzīgas ir *Azomonas* ģints baktērijas, bet tās cistas neveido.

---

* Patlaban slāpekļa fiksācijas spējas konstatētas vairāk nekā 80 baktēriju (dažādām aktinomicētēm, raugiem, pelējumsēnēm) un daudzām ciānbaktēriju sugām.

No rīsa lauku skābajām augsnēm izolētas slāpekļa fiksētājas baktērijas, kuru īpašības līdzīgas *Azotobacter* un *Azomonas* ģinšu baktēriju īpašībām. Šīs baktērijas apvienotas *Beijerinckia* ģintī, un to galvenā atšķirība ir lielā izturība pret skābu vidi (var augt vidē, kuras pH ir 3). *Beijerinckia* ģints baktērijas plaši izplatītas dienvidu un tropiskajās augsnēs, daudz to ir uz tropisko augu lapām.

Rhizobiaceae dzimtā apvienotas sugas, kas daudzējādā ziņā līdzīgas *Pseudomonadaceae* dzimtas baktērijām, bet atšķiras no tām ar pleomorfismu un spējām izraisīt augu izaugumus (veido gumiņus un gallus) uz dažādu augu saknēm un stublājiem. *Rhizobium* ģintī apvienotas gumiņbaktērijas. Tās izraisa gumiņu veidošanos uz tauriņziežu saknēm un simbiozē ar tauriņziežiem fiksē slāpekli.

Gumiņbaktērijām ir spilgti izteikts pleomorfisms. Jaunās kultūrās var novērot nūjiņas un kokus, kustīgas un nekustīgas šūnas, dalīšanos un pumpurošanos. Tālākās attīstības gaitā novēro nepareizas formas šūnu — bakteroīdu — veidošanos. Pastāv dažādi uzskati par bakteroīdu dabu. Daži pētnieki uzskata, ka bakteroīdi ir patoloģiskas, deģeneratīvas formas, kas slāpekļa fiksācijas procesā ir neaktīvas. Tomēr vairums pētnieku uzskata bakteroīdus par dzīvotspējīgu, aktīvu gumiņbaktēriju attīstības stadiju, kam ir galvenā loma slāpekļa fiksācijā. Gumiņbaktēriju un tauriņziežu attiecības var uzskatīt par m u t u ā l i s m u, t. i., tādu simbiozes veidu, kurā abiem simbiontiem no kopdzīves ir labums: augi saņem slāpekli, gumiņbaktērijas — oglekļa savienojumus un minerālsāļus.

Ilgu laiku mēģināja pierādīt, ka gumiņbaktērijas var fiksēt molekulāro slāpekli arī tad, ja tās kultivē mākslīgā barotnē. Neveiksmes lika secināt, ka slāpekļa fiksācijas obligāts nosacījums ir gumiņbaktēriju simbioze ar tauriņziežiem. Tomēr 1975. g. ieguva datus, ka dažādas gumiņbaktēriju sugas spēj fiksēt slāpekli arī bez saistības ar augu šūnām. Lai fiksētu slāpekli, gumiņbaktērijām vajadzīgi piemēroti oglekļa avoti (galvenokārt pentozes), minimāls fiksētā slāpekļa daudzums un trikarbonskābju cikla starpprodukti.

Iedarbojoties visām *Agrobacterium* ģints baktērijām (izņemot *A. radiobacter*), uz dažādu augu stublājiem rodas izaugumi. Tāpēc šīs baktērijas uzskata par šūnu parazītiem. Saimnieka auga audos baktērijas nokļūst caur virsmas bojājumiem. Baktērijas bojā ļoti dažādus augus. Piemēram, tipiskais ģints pārstāvis *A. tumefaciens* ierosina gallu veidošanos vairāk nekā 40 dzimtu augiem.

Pie *Methylomonadaceae* dzimtas pieder gramnegatīvas baktērijas, kurām oglekļa un enerģijas avots ir vienīgi vienoglekļa savienojumi (metāns un metanols). Dzimtā ir divas ģintis: *Methylomonas* un *Methylococcus*. *Methylomonas* ģints baktērijas ir atsevišķas taisnas, izliektas vai zarotas nūjiņas, kas pārvietojas ar vienu polāru viciņu. Obligāti aerobas. *Methylococcus* ģints apvieno nekustīgus kokus. To fizioloģija līdzīga *Methylomonas* ģints baktēriju fizioloģijai.

Halobacteriaceae dzimtā ir obligāti halofilas baktērijas. Tās var augt tikai tādās barotnēs, kurās ir ne mazāk kā 12% NaCl. Ekstremālie halofili vislabāk aug barotnēs, kurās NaCl daudzums ir 20—30%. Halofiliem ir neparasta šūnapvalka uzbūve. Tas nesatur mukopeptīdu slāni, kas ir visu citu baktēriju šūnapvalkos, bet sastāv galvenokārt no lipoproteīdiem, kuru lipīdu un olbaltumvielu komponenti ir samērā reti sastopami. To izskaidro ar baktēriju neparastajiem eksistences apstākļiem. Lai saglabātos šūnas struktūras kopvienība, halobaktērijām ir nepieciešama augsta nātrija, hlora un magnija koncentrācija. Ja jonu koncentrācija zemāka par minimālo, šūnapvalks sašķīst atsevišķos gabalos.

Halobaktērijas ir hemoorganoheterotrofas, obligāti aerobas. Tās satur karotinoīdus (visizplatītākais ir bakterioruberīns) un violetu bakteriorodopsīna kompleksu, kura sastāvā ir retināls. Baktērijas novēro tur, kur tām ir piemērots sāļums: dažos sālsezeros, olbaltumvielu produktos, kas konservēti ar sāli, piemēram, sālītās zivīs.

8. grupa. Gramnegatīvas fakultatīvi aerobas nūjiņas. Tās apvieno divās dzimtās: *Enterobacteriaceae* un *Vibrionaceae*.

Enterobacteriaceae dzimtā ir gramnegatīvas gan kustīgas, gan nekustīgas, nesporulējošas aerobas un fakultatīvi aerobas nūjiņas. Dažu šīs dzimtas sugu baktērijas veido kapsulas. Hemoorganoheterotrofas. Atsevišķām sugām ir nepieciešams speciāls barotnes sastāvs. Enerģiju iegūst elpošanas vai rūgšanas procesā.

Šīs dzimtas mikroorganismi plaši izplatīti dabā. Ir daudz gan patogēnu, gan saprofītisku sugu. Tās mīt jūrās, augsnēs, saldūdeņos, trūdošās augu un dzīvnieku atliekās, kā arī ir cilvēka un daudzu sugu dzīvnieku pastāvīgi zarnu iemītnieki.

Visvairāk izpētītā šīs dzimtas baktērija ir *Escherichia coli*. Šī baktērija vienmēr ir cilvēka un dzīvnieku zarnās, tādēļ pēc *E. coli* klātbūtnes spriež par ūdeņu piesārņojuma pakāpi un pārtikas produktu tīrību. *E. coli* ir nosacīti patogēns mikroorganisms, t. i., tā ir cilvēka zarnu pastāvīgs komponents, kurš, atslābstot organisma aizsargfunkcijām, var iekļūt citos orgānos un ierosināt stiprus iekaisuma procesus. Smagu slimību ierosinātājas ir *Salmonella* un *Shigella* ģinšu baktērijas. *Salmonella typhi* — vēdertīfa ierosinātāja, dažādas *Shigella* sugas baktērijas ierosina bakteriālo dizentēriju.

Vibrionaceae dzimtas baktērijas ir gramnegatīvas kustīgas (visbiežāk ar vienu polāru viciņu), taisnas vai izliektas nūjiņas ar rigidu šūnapvalku. Hemoorganoheterotrofas. Enerģiju iegūst elpošanas vai rūgšanas procesā. Pēdējā gadījumā veido dažādas skābes. Gāzveida produktu (CO_2 un H_2) veidošana nav raksturīga visām dzimtas baktērijām. Fakultatīvi aerobas. Galvenokārt mīt jūrās un saldūdeņos. Dzimtā ir arī patogēnas baktērijas, piemēram, Āzijas holeras ierosinātāja *Vibrio cholerae*.

9. grupa. Gramnegatīvas anaerobas baktērijas. Grupas galvenā taksonomiskā vienība ir *Bacteroidaceae* dzimta. Tās ir pareizas formas nūjiņas vai ar tieksmi uz pleomorfismu, nesporulējošas, nekustīgas vai kustīgas. Obligāti anaerobas. Hemoorganoheterotrofas. Dzimtā ir trīs ģintis *(Bacteroides, Fusobacterium* un *Leptotrichia),* kurām ir atšķirīgi rūgšanas galaprodukti. Saraudzējot glikozi, *Bacteroides* ģints baktērijas veido skābju maisījumu, kura sastāvā galvenokārt ir dzintarskābe, etiķskābe, skudrskābe, pienskābe un propionskābe; sviestskābe ir neievērojamā daudzumā. *Fusobacterium* galvenais rūgšanas produkts ir sviestskābe, bet *Leptotrichia* — pienskābe.

Šo baktēriju galvenā dzīves vieta ir cilvēka un dzīvnieku zarnas, kā arī kukaiņu gremošanas trakts. Dažas sugas ir patogēnas un izraisa dažādus ādas, kā arī citu audu un orgānu bojājumus.

10. grupa. Gramnegatīvie koki un kokbaciļi. Grupā ir viena — *Neisseriaceae* dzimta, kurā ir četras ģintis: *Neisseria, Branhamella, Moraxella* un *Acinetobacter.* Tie ir nekustīgi koki vai nūjiņas, kas sakārtotas pāros, ķēdītēs vai masveida sakopojumos. Aerobas. Pirmo triju ģinšu baktērijas ir parazīti, kam vajadzīgas sarežģītas barības vielas. *Acinetobacter* ģints baktērijas ir saprofīti.

Neisseria ģints baktērijas ir īpaši adaptējušās parazitārajam dzīves veidam. Ārpus saimnieka organisma tās ātri zaudē dzīvotspēju. Dažas sugas ir patogēnas, piemēram, *N. meningitidis* ir epidēmiskā meningīta ierosinātājs.

11. grupa. Gramnegatīvie anaerobie koki. Šajā grupā ir tikai viena — *Veillonellaceae* dzimta. Koku diametrs ir 0,3—2,5 μm. Koki parasti apvienoti pa pāriem, bet var veidot arī ķēdītes un šūnu sakopojumus. Tie ir anaerobi hemoorganoheterotrofi ar augstām barības prasībām. Šajā grupā ir tikai siltasiņu dzīvnieku parazīti — cilvēka un dzīvnieku gremošanas trakta, mutes dobuma, kā arī elpošanas ceļu parazīti.

12. grupa. Gramnegatīvās hemolitotrofās baktērijas. Pie šīs grupas pieder mikroorganismi, kas iegūst enerģiju, oksidējot slāpekļa, sēra, dzelzs un mangāna neorganiskos savienojumus. Atkarībā no oksidējamo neorganisko savienojumu ķīmiskajām īpašībām grupu iedala trijās apakšgrupās.

Pirmajā apakšgrupā ir *Nitrobacteraceae* dzimtas baktērijas, kam enerģijas avots ir amonija slāpekļa *(Nitrosomonas, Nitrosococcus, Nitrosospira* un *Nitrosolobus* ģintis) vai nitrītu (*Nitrobacter, Nitrococcus, Nitrospina* ģintis) oksidēšanās procesi (272. lpp.). Dzimtā ir morfoloģiski dažādas kustīgās vai nekustīgās formas: nūjiņas, koki un spirillas. Hemolitoautotrofas. Daži *Nitrobacter winogradskyi* celmi ir fakultatīvi hemoorganoheterotrofi. Visi mikroorganismi ir fakultatīvi aerobi. Šajā dzimtā nav parazitāru baktēriju. Šīs baktērijas mīt augsnē, jūrās un saldūdeņos.

Otrajā apakšgrupā apvienotas baktērijas, kuras iegūst enerģiju, oksidējot reducētā sēra savienojumus (*Thiobacillus* (269. lpp.), *Sulfolobus* ģintis), kā arī baktērijas, kuru tīrkultūras līdz šim nav iegūtas, bet kuru šūnās novērotas sēra granulas (*Thiobacterium, Thiovulum, Thiospira* ģintis).

Trešajā apakšgrupā (*Siderocapsaceae* dzimta) ietvertas baktērijas, kas dzelzs vai mangāna oksīdus spēj uzkrāt ārpus šūnām vai kapsulās (274. lpp.). Dzimtā ir četras ģintis (*Siderocapsa, Siderococcus, Ochrobium* un *Naumanniella*), kas atšķiras galvenokārt morfoloģiski. Tā kā šo baktēriju tīrkultūras nav iegūtas, to metabolisms vēl nav noskaidrots. Pieņem, ka tās ir hemoorganoheterotrofas. Šīs baktērijas galvenokārt mīt dzelzi saturošos ūdeņos.

13. grupa. Metānveidotājas baktērijas. (280. lpp.). Grupā ir viena dzimta — *Methanobacteriaceae*, kurā ir trīs ģintis: *Methanobacterium, Methanosarcina* un *Methanococcus*. Tās ir klasificētas pēc morfoloģijas. *Methanobacteriaceae* dzimtas baktērijām ir viendabīgas dzimtas fizioloģiskās pazīmes: visas ir obligāti aerobas, un to galvenais rūgšanas produkts ir metāns. Baktēriju enerģijas avots ir dažādu organisko un neorganisko vielu oksidēšana (molekulārais ūdeņradis, oglekļa oksīds, metilspirts, skudrskābe, etiķskābe un dažas citas organiskās skābes), bet galvenais elektronu akceptors ir ogļskābe. Pēc citām pazīmēm grupa nav viendabīga — ir kustīgas un nekustīgas, grampozitīvas un gramnegatīvas baktērijas. Sporu veidošanās nav novērota. Baktērijas mīt purvos, dažādās attīrīšanas iekārtās un atgremotāju priekškuņģos.

14. grupa. Grampozitīvie koki. Grupa iedalās divās apakšgrupās: pirmajā ir aerobās un fakultatīvi aerobās baktērijas (*Micrococcaceae* un *Streptococcaceae* dzimta), otrajā — obligāti anaerobi (*Peptococcaceae* dzimta).

Micrococcaceae dzimtas baktērijas (*Micrococcus, Staphylococcus* un *Planococcus* ģintis) ir koki, kas dalās vairāk nekā vienā plaknē un kam ir tendence pēc dalīšanās palikt kopā un veidot sfēriskus vai nepareizas formas sakopojumus. Aerobas un fakultatīvi aerobas hemoorganoheterotrofas baktērijas ar dažādām prasībām pēc barības vielām. Enerģiju iegūst elpošanas vai rūgšanas procesā. Galvenokārt saprofītas. Noārdot daudzas sarežģītas organiskās vielas, darbojas kā «atkritumu savācēji». Šajā dzimtā ir arī patogēnas baktērijas, kas pieder galvenokārt *Staphylococcus* ģintij, piemēram, *S. aureus* izraisa strutošanu, retāk asinssaindēšanos (sepsi).

Streptococcaceae dzimtā apvienoti nekustīgi, nesporulējoši, fakultatīvi anaerobi, hemoorganoheterotrofi koki, kam vajadzīgas sarežģītas barības vielas. Dzimtā ir 5 ģintis. Tās klasificētas pēc baktēriju morfoloģijas un rūgšanas galaproduktiem: *Streptococcus, Pediococcus* un *Aerococcus* ģints baktērijas ir homofermentatīvas (180. lpp.), bet *Leuconostoc* — heterofermentatīvas pienskābes baktērijas (206. lpp.).

Peptococcaceae dzimtā ir obligāti anaerobi koki. Rūgšanā izdalās CO_2 un molekulārais ūdeņradis. Starp rūgšanas produktiem konstatētas zemākās taukskābes, dažos gadījumos arī dzintarskābe un etilspirts. Pienskābe nav rūgšanas galvenais produkts. Šīs dzimtas baktērijas atrod augsnē, uz graudzālēm, cilvēka un dzīvnieku mutes dobumā, gremošanas traktā, kā arī elpošanas ceļos. Dažas sugas ir patogēnas.

15. grupa. Nūjiņas un koki, kas veido endosporas. Baktērijas apvienotas vienā — *Bacillaceae* dzimtā, kurā ir 5 ģintis. Visplašākās un interesantākās no tām ir *Bacillus* un *Clostridium* ģintis.

Bacillus ģintī (276. lpp.) ir nūjiņas, kuru lielums svārstās plašās robežās (0,3—2,2×1,2—7,0 μm). Vairums sugu ir kustīgas. Viciņas novietotas galvenokārt laterāli. Raksturīga endosporu veidošanās. Pēc Grama metodes krāsojas dažādi: pozitīvi, negatīvi vai pozitīvi tikai jaunās kultūras. Obligāti vai fakultatīvi aerobi. *Bacillus* ģints baktērijas sintezē dažādus lītiskos fermentus. Šie fermenti šķeļ polisaharīdus, olbaltumvielas, taukus un citas makromolekulas. Atsevišķas sugas veido antibiotikas, piemēram, bacitracīnu un subtilizīnu. Vairums *Bacillus* sugu ir saprofītas un galvenokārt mīt augsnē. Starp *Bacillus* baktērijām ir arī patogēnas, piemēram, *Bacillus anthracis* — Sibīrijas mēra ierosinātāja, kā arī sugas, kas ierosina dažādas infekcijas slimības posmkājiem.

Clostridium ģints (199. lpp.) nūjiņas no iepriekšējās ģints nūjiņām atšķiras pēc sporulācijas veida un ir obligāti anaerobas. Enerģijas avots tām ir sviestskābā rūgšana. Lielākā daļa *Clostridium* ģints baktēriju ir saprofītas un mīt augsnē. Šajā ģintī ir samērā bīstamas patogēnas sugas: *Clostridium tetani* — stingumkrampju ierosinātāja; *Clostridium perfringens* un dažas citas *Clostridium* sugas — gāzes gangrēnas ierosinātājas; *Clostridium botulinum* — producē eksotoksīnu — vienu no spēcīgākajām bioloģiskajām indēm (5—10 mg šī toksīna var nonāvēt visus zemeslodes iedzīvotājus).

16. grupa. Grampozitīvās nesporulējošās nūjiņas. Šī ir neliela grupa ar vienu dzimtu — *Lactobacillaceae,* kurā ir viena ģints — *Lactobacillus.* Šīs ģints baktērijas enerģiju iegūst homofermentatīvajā vai heterofermentatīvajā pienskābās rūgšanas procesā. *Lactobacillus* ģints baktērijas dabā ir plaši izplatītas. Tās atrod augsnē, uz augiem, uz trūdošām dzīvnieku un augu atliekām, pienā un piena produktos, kā arī mugurkaulnieku zarnās. Tikai dažiem atsevišķiem *Lactobacillus* ģints pārstāvjiem ir patogēnas īpašības. Uzskata, ka tiem ir zināma nozīme zobu kariesa izraisīšanā.

17. grupa. Aktinomicētes un tām radniecīgi organismi. Pie šīs grupas pieskaita korinebaktērijas, *Propionibacteriaceae* dzimtu un *Actinomycetales* rindu, kurā ir 8 dzimtas.

Korinebaktēriju grupā «Berdžija noteicēja» 8. izdevumā ieslēgtas *Corynebacterium, Arthrobacter* (un tām tuvu stāvošās

Brevibacterium un *Microbacterium* ģinšu baktērijas), *Cellulomonas* un *Kurthia* ģintis. *Corynebacterium* ģints baktērijām ir morfoloģiskās mainības tendence. *Corynebacterium* kultūrā var novērot ne tikai īsas nūjiņas, bet arī kokus, vāles veida šūnas un vāji zarotas šūnas. Šīs ģints kultūrām raksturīgi, ka šūnas novietojas leņķī vai blakus.

Vairums *Corynebacterium* sugu baktēriju ir nekustīgas. Visas ir hemoorganoheterotrofas. Enerģiju iegūst elpošanas vai rūgšanas procesā. Galvenokārt obligāti aerobas, tomēr ir arī fakultatīvi aerobas. Ģintī ir gan brīvi dzīvojošas sugas, gan cilvēka un dzīvnieku parazīti. Dažas sugas ir patogēnas, piemēram, *C. diphteriae* ir difterijas ierosinātāja. Daudzas korinebaktērijas ir augu slimību ierosinātājas.

Korinebaktēriju grupai pieskaita arī *Arthrobacter* ģinti, kam salīdzinājumā ar iepriekšējo ģinti ir lielāka tendence zaroties un veidot kokveida šūnas. Eksponenciālajā kultūras augšanas fāzē šūnām ir nepareizu nūjiņu forma, bet stacionārajā fāzē kultūra sastāv galvenokārt vai tikai no kokveida šūnām. Ja šādas šūnas pārnes svaigā barotnē, tām vairākās vietās izspiežas uz āru izaugumi un rezultātā izveidojas nepareizas formas nūjiņas vai šūnas ar rudimentāru zarojumu. Atsevišķas sugas jaunās kultūrās (nūjiņu stadijā) ir nekustīgas un pēc Grama metodes krāsojas neskaidri, koku forma ir grampozitīva. Visas sugas ir obligāti aerobas, hemoorganoheterotrofas. *Arthrobacter* ģints baktērijas ir augsnes mikrofloras pamatkomponents, kas aktīvi noārda organiskās vielas.

Aprakstītajām baktērijām tuvas ir *Cellulomonas* ģints baktērijas. To raksturīgākā īpatnība ir spēja noārdīt celulozi.

Propionskābes baktērijas (*Propionibacterium* ģints, 192. lpp.) un *Eubacterium* ģints baktērijas apvienotas *Propionibacteriaceae* dzimtā. *Propionibacteriaceae* dzimtas baktērijām ir šādas kopīgas pazīmes: pleomorfisms, sporu trūkums, pozitīva krāsošanās pēc Grama metodes, saraudzējot ogļhidrātus, veido organisko skābju maisījumu. Atšķirībā no *Propionibacterium* ģints baktērijām *Eubacterium* ģints baktērijas ir obligāti aerobas un, saraudzējot cukuru, veido galvenokārt sviestskābi, etiķskābi un skudrskābi (bet ne propionskābi, kas raksturīga *Propionibacterium* ģints baktērijām). *Eubacterium* mīt cilvēka un dzīvnieku zarnās, tās atrod arī augsnē, kā arī augu un dzīvnieku produktos. Dažas sugas ir patogēnas.

Actinomycetales rindā apvienotas baktērijas, kas parasti veido zarotus pavedienus, bet dažās ģintīs pat labi attīstītu micēliju. Ja aktinomicētes aug uz blīvas barotnes, tām var saskatīt substrāta un gaisa micēliju. Substrāta micēlijs veidojas agarizētā barotnē, bet virs barotnes paceļas gaisa micēlija hifas. *Actinomycetales* rindas baktērijām ir dažādi vairošanās veidi. Lielākā daļa aktinomicētu vairojas ar sporām jeb konīdijām, kas veidojas speciālos orgānos — sporangijos. Sporangiji atšķiras pēc formas (gari vai īsi, taisni vai spirāliski, spirāliskajiem var būt dažāds vītņu

skaits) un novietojuma (pakāpenisku, pretēju, mieturī u. c.). Šīs pazīmes izmanto aktinomicētu klasifikācijai. Izšķir divus sporulēšanas veidus: fragmentāciju un segmentāciju. Fragmentācijas gadījumā nukleoīdi izvietojas hifā vienmērīgi un ap tiem norobežojas citoplazma. Pēc tam, zināmu laiku saglabājoties sporangija apvalkam, katrai topošajai sporai izveidojas savs apvalks. Sporas atbrīvojas pēc sporangija apvalka plīšanas.

Segmentācijas gadījumā arī notiek sporulējošās hifas nukleoīda dalīšanās un citoplazmas norobežošanās ap nukleoīdiem. Bet šajā gadījumā pēc tam veidojas šķērssienas, kas nodala katru nukleoīdu kopā ar citoplazmu. Izveidojas atsevišķas sporas. Kad sporas nobriedušas, sporangijs sadalās atsevišķos segmentos — sporās.

Pēdējā «Berdžija noteicēja» izdevumā *Actinomycetales* rindu pēc šai grupai raksturīgajām morfoloģiskajām pazīmēm (īstā micēlija veidošanās, sporu un sporangiju veids) iedala astoņās dzimtās.

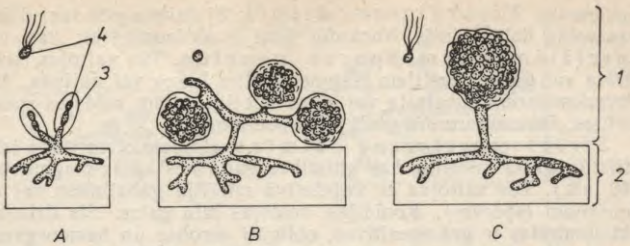
Actinomycetaceae dzimtā ir grampozitīvi organismi, kuri atsevišķās attīstības stadijās veido zarotus pavedienus, kas ātri fragmentējas. Rezultātā veidojas kokveida un dažādu nepareizu formu šūnas. *Actinomycetaceae* dzimtas organismi neveido ne sporas (konīdijas), ne micēliju. Dzimtā ir aerobi (*Rothia* ģints), anaerobi (*Bifidobacterium* ģints) un fakultatīvi aerobi (lielākā daļa *Actinomyces* ģints sugu, *Arachnia* un *Bacterionema* ģintis) mikroorganismi. Sugas iedala pēc šūnapvalka ķīmiskā sastāva un glikozes rūgšanas galaproduktiem.

Lielākā daļa šīs dzimtas baktēriju ir saprofīti, kas dzīvo augsnē. Tās par oglekļa un enerģijas avotu izmanto plašu organisko savienojumu spektru. Dažas *Actinomyces* un *Arachnia* sugas ir patogēnas.

Mycobacteriaceae dzimtā ir viena — *Mycobacterium* ģints. Mikobaktērijas ir nekustīgas grampozitīvas pareizas vai nepareizas formas nūjiņas. Attīstības gaitā tās pārvēršas par kokiem. Raksturīga mikobaktēriju morfoloģiskā pazīme ir zaroto šūnu veidošanās. Zarošanās pakāpe ir atkarīga no baktēriju sugas un augšanas apstākļiem, it īpaši no barotnes sastāva. Zarošanos novēro tikai jaunās kultūrās, kas aktīvi vairojas. Mikobaktērijām, tāpat kā iepriekšējai dzimtai, micēlijs neveidojas. Atsevišķās augšanas stadijās šūnām ir paaugstināta izturība pret skābēm un spirtiem.

Vairums mikobaktēriju ir saprofītas, dzīvo augsnē un izmanto dažādus organiskos savienojumus. Dažas sugas ir patogēnas, piemēram, *M. tuberculosis* ir tuberkulozes un *M. leprae* — lepras ierosinātāja.

Frankiaceae dzimtas vienīgā ģints ir *Frankia* ģints. Šīs ir baktērijas ar īstu micēliju. Tās ir endosimbionts sakņu gumiņos augiem, kas nepieder pie tauriņziežu dzimtas. Pierādīts, ka gumiņos tiek fiksēts slāpeklis. *Frankia* ģints baktērijas var dzīvot



39. att. Actinoplanaceae dzimtas pārstāvji:
A — *Dactylosporangium;* B — *Streptosporangium;* C — *Actinoplanes.* 1 — gaisa micēlijs; 2 — substrāta micēlijs; 3 — sporangijs; 4 — sporas (pēc *Lechevalier, Pramer,* 1971)

arī saprofītiski augsnē. Līdz šim tās nav izdevies kultivēt mākslīgā barotnē.

Actinoplanaceae dzimtas mikroorganismi vienmēr veido skaidri izšķiramu substrāta micēliju, bet dažreiz arī gaisa micēliju. Šīs dzimtas aktinomicētēm virs substrāta veidojas sporangiji ar sporām (39. att., A). Sporangiju forma ir dažāda. Atšķirīgs ir sporu skaits un novietojums sporangijos. Arī sporu forma ir dažāda. Tās ir gan kustīgas, gan nekustīgas. Pēc šīm pazīmēm *Actinoplanaceae* dzimtu iedala ģintīs.

Actinoplanes ģints organismiem substrāta micēlijs ir zarots. Šis micēlijs galvenokārt veidojas uz ūdenī esošiem putekšņiem un augu atliekām. Substrāta virspusē ir sporangijnesēji jeb sporangiofori — hifas ar sporangijiem. Sporangiju forma var būt gan sfēriska, gan nepareiza. Sporangija iekšpusē no saritinātās hifas veidojas kustīgas sporas (zoosporas, 39. att., B). Visas šīs dzimtas aktinomicētes ir aerobas, hemoorganoheterotrofas, saprofītiskas vai fakultatīvi parazītiskas. Mīt galvenokārt augsnē, saldūdeņos, kā arī uz augu un dzīvnieku atliekām.

Īpatnējs micēlijs ir *Dermatophilaceae* dzimtas aktinomicētēm, jo hifas dalās gareniski un šķērsām, veidojot parenhimatozu šūnu masu. *Dermatophilus* ģints baktērijas veido kustīgas kokveida sporas. *Geodermatophilus* ģintī, sairstot hifām, rodas nekustīgas kokveida vai kubveida šūnas. Šīs šūnas par hifām var izaugt tūlīt vai arī vispirms veido kustīgas sporas (zoosporas). Zoosporas nonāk miera stāvoklī un izaug par hifām. Visi dzimtas organismi ir obligāti vai fakultatīvi aerobi hemoorganoheterotrofi, kam vajadzīgas sarežģītas barības vielas. Patogēna ir *D. congolensis* (rada ādas bojājumus cilvēkam un dzīvniekiem).

Aerobās aktinomicētes, kuras veido vāji vai labi attīstītu micēliju (substrāta vai retāk gaisa), kas sairst kokos un nūjiņās,

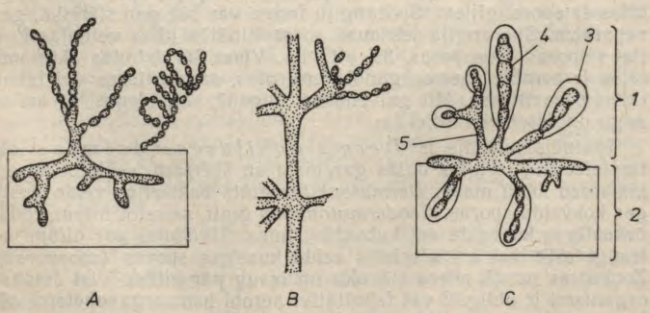
apvienotas *Nocardiaceae* dzimtā. Šī dzimta pēc sporulēšanas veida dalās ģintīs. *Nocardia* ģintī ir aktinomicētes, kas uz speciālām hifām sporas neveido. Tās vairojas, substrāta vai gaisa micēlijam fragmentējoties kokos vai nūjiņās. Uz *Pseudonocardia* substrāta vai gaisa micēlija hifām veidojas sporu ķēdītes. *Pseudonocardia* ģintī hifas pumpurojas.

Streptomycetaceae dzimtas aktinomicētes veido labi attīstītu gaisa micēliju, kas attīstības gaitā neskaldās fragmentos (40. att.). Tās vairojas ar veģetatīvā micēlija gabaliņiem vai ar konīdijām (sporām). Konīdijas veidojas hifu galos. Šīs dzimtas aktinomicētes ir grampozitīvas, obligāti aerobas un hemoorganoheterotrofas (izņemot *Sporichtia* ģints aktinomicētes, kas ir gramvariablas un fakultatīvi aerobas).

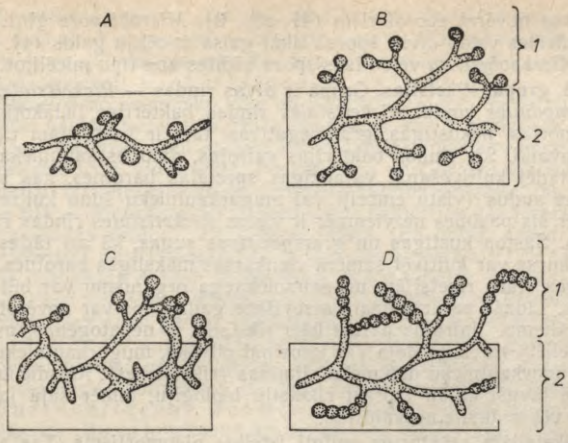
Galvenajā ģintī — *Streptomyces* — ir ap 500 sugu. Šo sugu aktinomicētēm gaisa micēlijā ir taisnas vai spirāliskas sporu ķēdītes, kurās ir trīs vai vairāk nekustīgu sporu (40. att., A). Daudzas *Streptomyces* sugas veido antibiotikas, kas iedarbojas uz baktērijām, sēnēm, aļģēm, vienšūņiem, fāgiem, kā arī uz audzējiem.

Atšķirībā no iepriekšējās ģints *Streptoverticillium* sporu ķēdītes veidojas uz gaisa micēliju vertikālo hifu sānu zariem (40. att., B).

Sporichtia ģints no pārējām ģintīm atšķiras ar to, ka veido tikai gaisa micēliju. Gaisa micēliji substrātam piestiprinās ar lipīgu vielu, kas izdalās hifu pamatnē. Hifu galos veidojas kustīgas sporas. *Microellobosporia* ģintī apvienotas aktinomicētes, kurām ir labi attīstīts gan substrāta, gan gaisa micēlijs un uz hifām veidojas sporangiji ar nekustīgām sporām. Sporangijos sporas sakārtotas īsās ķēdītēs pa 1—5. Sporas veidojas, hifām vienlaicīgi daloties (40. att., C).



40. att. Streptomycetaceae dzimtas pārstāvji:
A — *Streptomyces;* B — *Streptoverticillium;* C — *Microellobosporia.* 1 — gaisa micēlijs; 2 — substrāta micēlijs; 3 — sporangijs; 4 — sporas; 5 — sporangijnesējs (pēc *Lechevalier, Pramer,* 1971)



41. att. Micromonosporaceae dzimtas pārstāvji:
A — *Micromonospora;* B — *Actinobifida;* C — *Microbispora;* D — *Micropolyspora.* 1 — gaisa micēlijs; 2 — substrāta micēlijs (pēc Кучаева, 1974)

Arī *Micromonosporaceae* dzimtas aktinomicētes, tāpat kā iepriekšējās dzimtas aktinomicētes, veido pastāvīgu micēliju. Visas šīs dzimtas aktinomicētes veido gan substrāta, gan gaisa micēliju (izņemot *Micromonospora* ģinti, kam nav gaisa micēlija). Vairojas ar sporām, kas ir novietotas pa vienai, pāros vai ķēdītēs. Ķēdītēs var būt līdz 20 sporām. Sporangiju nav. Sporas novietotas tieši uz hifām vai uz ļoti īsām spornesējhifām (sporoforiem). Lielākā daļa šo aktinomicētu ir obligāti aerobas, nedaudzas ir fakultatīvi aerobas (*Thermomonospora* ģints, *Micromonospora* ģints atsevišķas sugas); ir aprakstītas arī anaerobas *Micromonospora* sugas. Grampozitīvas, hemoorganoheterotrofas. Gramvariablas ir termofilās aktinomicētes, kuras ir apvienotas *Thermoactinomyces* un *Thermomonospora* ģintīs. Tās ir galvenokārt augsnes, retāk ūdeņu saprofīti.

Ģintīs iedala pēc sporulēšanas veida. Aktinomicētes, kurām atsevišķas sporas veido tikai viens no micēlija veidiem — substrāta micēlijs —, pieder pie *Micromonospora* ģints (41. att., A). Tai tuvas ir *Thermoactinomyces* un *Thermomonospora* ģintis, kurās ir termofilas abu tipu micēlijus veidojošas aktinomicētes. Tās aug tikai 45—60 °C temperatūrā. *Thermomonospora* veido atsevišķas sporas tikai gaisa micēlijā, bet *Thermoactinomyces* — gan gaisa, gan substrāta micēlijā. *Actinobifida* ģints aktinomicētu gaisa un substrāta micēlijam raksturīga dihotomiska zarošanās, ko sevišķi

labi var novērot sporoforiem (41. att., B). *Microbispora* ģints aktinomicētes veido divas sporas tikai gaisa micēliju galos (41. att., C). *Micropolyspora* veido īsas sporu ķēdītes abu tipu micēlijos.

18. grupa. Riketsijas. Grupā ir divas rindas — *Rickettsiales* un *Chlamydiales* rinda. *Rickettsiales* rindas baktērijas lielākoties ir pleomorfas, nekustīgas, gramnegatīvas, tām ir baktērijām tipiski šūnapvalki. Šīs rindas baktērijas vairojas, daloties saimnieka šūnās, tādēļ kultivēšanai vajadzīgas speciālas barotnes, kas satur dzīvus audus (vistu embriji vai mugurkaulnieku šūnu kultūras). Tomēr šīs pazīmes ne vienmēr ir visām *Rickettsiales* rindas riketsijām. Sastop kustīgas un grampozitīvas sugas, kā arī tādas sugas, kuras var kultivēt samērā vienkāršās mākslīgās barotnēs. Attiecības starp riketsijām un saimniekauga organismu var būt dažādas. Līdzās parazītismam atsevišķos gadījumos var novērot pat mutuālismu. Vairums parazītisko riketsiju ir nepatogēnas, un tikai neliela riketsiju daļa var ierosināt cilvēka, mugurkaulnieku un bezmugurkaulnieku dzīvnieku slimības (riketsiozes). Mūsdienu pētījumi ļāvuši daļēji izprast riketsiju bioloģiju, tomēr šajā jautājumā vēl ir daudz neskaidrību.

Riketsijām raksturīgs spilgti izteikts pleomorfisms. Tas attiecas gan uz šūnu formu, gan lielumu. Lielajā riketsiju šūnu formu daudzveidībā var izšķirt četrus pamattipus:

1) kokveida šūnas, kuru diametrs parasti ir mazāks par 0,5 μm;
2) nūjiņas, kuru garums ir 1—1,5 μm;
3) garas nūjiņas, to garums ir 3—4 μm;
4) diegveida un micēlijveida formas. Tās ir dīvaini izlocītas, sasniedz 40 μm un lielāku garumu.

Nelabvēlīgos apstākļos šūnas nonāk miera stāvoklī — pabiezinās apvalks un citoplazma, kā arī veidojas deģeneratīvas formas ar līzes pazīmēm, satura granulāciju vai citām īpatnībām. Visi riketsiju morfoloģiskie varianti droši vien ir to attīstības cikla likumsakarīgas stadijas vai arī atspoguļo riketsiju eksistences apstākļus saimnieka organismā.

Kokveida un nūjiņveida riketsijas vairojas daloties, bet diegveida formas skaldās. Skaldīšanās rezultātā veidojas koki un īsas nūjiņas.

Riketsiju šūnās ir baktēriju šūnām tipiski struktūrelementi: nukleoīds (viens vai vairāki), citoplazma, elementārā citoplazmatiskā membrāna (25 Å×3), trīsslāņains šūnapvalks (24Å+30 Å+ +25 Å) un ribosomas. Šūnas aptver kapsulām līdzīgs veidojums. Lielākajai daļai riketsiju uz šūnas virsmas ir bārkstiņu tipa veidojumi.

Visām pētītajām riketsijām novērota zināma enerģētisko un biosintētisko procesu aktivitāte. Tām konstatēta citohromu sistēma. Elpošanā iegūto enerģiju riketsijas uzkrāj ATF veidā. Riketsijas var realizēt dažu vielu, piemēram, olbaltumvielu un lipīdu, biosintēzes procesus.

Rickettsiales rindu atkarībā no riketsiju eksistēšanas īpatnībām saimnieka organismā iedala trīs dzimtās. Piemēram, šūnu parazīti, kuru galvenā vairošanās vieta ir posmkāju audi vai noteikti orgāni, apvienoti *Rickettsiaceae* dzimtā.

Atkarībā no saimnieku loka un iedarbības efekta *Rickettsiaceae* dzimtas baktērijas iedalās tribās. Riketsijas, kas ir patogēnas saimniekiem — cilvēkam un mugurkaulniekiem dzīvniekiem, apvienotas *Rickettsiae* tribā (*Rickettsia, Rochalimaea* un *Coxiella* ģintis). Tās ir daudzu bīstamu cilvēka un dzīvnieku slimību ierosinātājas (izsitumu tīfa — *Rickettsia prowazekii,* citas baktērijas var izraisīt dažādus drudža veidus). *Ehrlichieae* tribas (*Ehrlichia, Cowdria* un *Neorickettsia* ģintis) baktērijas nav patogēnas cilvēkam, bet ir patogēnas dažiem dzīvniekiem. Šīs riketsijas neattīstās barotnēs, kur nav šūnu. *Wolbachia* tribas (*Wolbachia, Rickettsiella* un *Blattabacterium* ģintis) riketsijas ir mugurkaulniekiem nepatogēnas sugas. Tās piemērotas eksistencei, galvenokārt simbiozei posmkājos. Patogēnas kukaiņu kāpuriem un dažiem citiem bezmugurkaulniekiem ir tikai *Rickettsiella* ģints riketsijas.

Bartonellaceae dzimtas riketsijas atrod galvenokārt cilvēka un citu mugurkaulnieku eritrocītos (*Bartonella* ģints) vai tikai mugurkaulniekos dzīvniekos (*Grahamella* ģints). Var kultivēt barotnēs bez šūnām.

Anaplasmataceae dzimtā ir ļoti sīkas riketsijas — dažādu savvaļas un mājdzīvnieku obligāti parazīti. Tie vairojas asins plazmā vai eritrocītos. Daudzas no šīm riketsijām neattīstās ārpus saimnieka organisma. *Anaplasma, Paranaplasma* un *Aegyptionella* ģinšu riketsijas eritrocītos veido īpatnējus sakopojumus.

Chlamydiales rindā ir viena dzimta — *Chlamydiaceae* — un viena ģints — *Chlamydia.* Hlamīdijas ir obligāti mugurkaulnieku dzīvnieku un cilvēka parazīti. Tām ir sarežģīts attīstības cikls. Hlamīdijas var vairoties tikai šūnu citoplazmā. Līdz šim nav izdevies tās kultivēt ārpus šūnām. *Chlamydia* ģints baktērijas ir nekustīgas kokveida šūnas, kuru lielums ir atkarīgs no attīstības cikla stadijas. Infekciozas ir sīkās šūnas ar 0,2—0,4 μm diametru. Šīs infekciozās šūnas sauc par elementārķermenīšiem. Tās satur kompaktu nukleoīdu un ribosomas. Elementārķermenīšus aptver stingrs šūnapvalks, kas ir analogs gramnegatīvo baktēriju šūnapvalkiem.

Elementārķermenīšiem iekļūstot saimnieka šūnā, saimnieka šūnas citoplazmatiskās membrānas invaginācijas rezultātā izveidojas citoplazmatiskā vakuola, kurā vairojas iekļuvušie elementārķermenīši. Attīstības cikla sākumā elementārķermenīši palielinās, un rezultātā izveidojas lielas sfēriskas šūnas, kuru diametrs ir 0,8—1,5 μm. Vienlaicīgi pārveidojas šūnas struktūra. Šūnā strauji pieaug RNS daudzums, nukleoīds kļūst mazāk blīvs, un kļūst plānāks šūnapvalks. Šīs lielās šūnas vairojas daloties. Tā ir hlamīdiju attīstības cikla neinfekciozā stadija. Pēc mikrokolonijas izveidošanās novēro vēl vairākas dalīšanās reizes. Pēc tam šūnu

vairošanās izbeidzas, to izmēri samazinās, nukleoīds kļūst elektronoptiski blīvs, bet šūnapvalks trīsslāņains — šūnas nobriest par infekcioziem elementārķermenīšiem. Pēc saimnieka šūnas citoplazmatiskās vakuolas membrānas un šūnapvalka sagraušanas elementārķermenīši šūnu atstāj, nonāk citās organisma šūnās, un attīstības cikls atkārtojas. Elementārķermenīši dzīvotspējas zināmu laiku var saglabāt ārpus šūnas un pēc tam inficēt saimnieka organismu.

Obligātais parazītisms šūnās specifiski ietekmējis hlamīdiju metabolismu, it īpaši enerģētisko metabolismu. Kaut arī pēc nepieciešamo kofaktoru pievienošanas hlamīdijas var realizēt noteiktas oksidācijas reakcijas, piemēram, oksidēt glikozi, pirovīnogskābi un glutamīnskābi, tomēr tās nevar sintezēt ar enerģiju bagātus savienojumus (to skaitā ATF). Tāpēc hlamīdijas ir nosauktas par «enerģētiskajiem parazītiem». Hlamīdijas parazitē dažādos mugurkaulniekos (putnos, cilvēkā un citos zīdītājos). Tās ierosina vairākas cilvēka slimības, piemēram, trahomu *(C. trachomatis)* un elpošanas ceļu iekaisumus *(C. psittaci)*.

19. grupa. Mikoplazmas. Mikoplazmas ir organismi, kam nav šūnapvalka. Šīs pazīmes taksonomiskā vērtība ir tik liela, ka visus mikroorganismus bez šūnapvalka iedala atsevišķā klasē. Pēdējā «Berdžija noteicēja» izdevumā mikoplazmas ir iedalītas *Mollicutes* klasē, *Mycoplasmatales* rindā*.

Tā kā šiem organismiem nav stingra šūnapvalka, tiem ir virkne morfoloģisku, kultūras un citoloģisko īpatnību. Mikoplazmām ļoti raksturīgs ir polimorfisms. Vienas sugas kultūrā vienlaicīgi var novērot lielus lodveida ķermeņus, sīkus graudiņus, elipses, diska, nūjiņas un diegveida formas. Diegveida formas var zaroties un veidot micēlijam analogas struktūras. Lielo formu mikoplazmu lielums sasniedz 10 μm, sīkās struktūras — elementārķermenīši — ir uz gaismas mikroskopa redzamības sliekšņa vai arī zemāk par to. To lielums ir 0,1—0,2 μm.

Aprakstīti dažādi mikoplazmu vairošanās veidi: binārā dalīšanās; lielāko ķermeņu un pavedienu fragmentācija, kuras rezultātā veidojas liels koku skaits; process, kas atgādina pumpurošanos.

Mikoplazmu kultūrās novērotas vissīkākās no visām zināmo mikroorganismu formām. Tāpēc ir iespējams, ka tieši mikoplazmas var uzskatīt par visvienkāršākajām sistēmām, kas spēj patstāvīgi reproducēties. Tomēr vēl nav eksperimentālu datu par to, tieši kuras mikoplazmu sīkākās polimorfās struktūras spēj patstāvīgi reproducēties. Kā jau norādīts, sīko mikoplazmu struktūru izmēri nepārsniedz gaismas mikroskopa izšķiršanas spējas, tāpēc to vairošanos vizuāli novērot nav iespējams. Nav arī izdevies atdalīt viendabīgu sīko struktūru frakciju un pierādīt tās spējas vairoties. Pēc teorētiskajiem aprēķiniem, vismazākā strukturālā vienība, kas mākslīgā barotnē spēj patstāvīgi reproducēties, nedrīkst būt mazāka

* Lat. *mollia* — lokans, *cutes* — āda; gr. *myce* — sēne, *plasma* — plazma.

par sfērisku ķermeni ar 0,15—0,20 μm diametru vai 13 μm garu pavedienu, kura diametrs ir ap 20 nm. Šādas struktūras novēro mikoplazmu kultūrās, un tās, iespējams, var uzskatīt par dzīvotspējīgām reproduktīvām formām.

Mikoplazmu šūnām ir apmēram 75 Å bieza trīsslāņu citoplazmatiskā membrāna. Šūnas iekšienē ir citoplazma, bet centrā — nukleoīds ar DNS pavedienu. Citoplazmā novērotas 150 Å lielas ribosomas, bet mezosomas nav atklātas. Dažu sugu mikoplazmu šūnas aptver lipīdu, polisaharīdu vai lipopolisaharīdu kapsulas. Visas šīs ultrastruktūras īpatnības atklātas tikai lielajām mikoplazmu formām; mikroformām tās nav saskatāmas.

Pēc ģenētiskās informācijas apjoma genomā mikoplazmas ieņem starpstāvokli starp *E. coli* un T fāgiem. Noskaidrots, ka mikoplazmu DNS ir cirkulāra hromosoma, kurai ir puskonservatīvais replikācijas mehānisms. DNS nukleotīdu sastāvā zems ir guanīna un citozīna saturs (GC). Visumā mikoplazmu grupā GC daudzums svārstās robežās no 23 līdz 39 M%.

Tā kā mikoplazmām nav šūnapvalka, tām ir izveidojusies stabilāka un elastīgāka citoplazmatiskā membrāna nekā bakteriālajiem protoplastiem. Acīmredzot šo īpašību nodrošināšanā ievērojama nozīme ir holesterīnam — parazītisko mikoplazmu membrānu lipīdu galvenajam komponentam. Lai lielākā daļa mikoplazmu varētu augt, tām ir vajadzīgs eksogēns holesterīns un citi sterīni. Samērā nesen atklātas sugas, kuru augšanai eksogēnais sterīns nav vajadzīgs. Pamatojoties uz šo pazīmi, *Mycoplasmatales* rindu iedala divās dzimtās: *Mycoplasmataceae* dzimtā ir sterīnatkarīgas mikoplazmas, bet *Acholeplasmataceae* dzimtā ir tādu baktēriju sugas, kuru augšanai eksogēnie sterīni nav nepieciešami.

Ar šūnapvalka trūkumu saistīta vēl viena mikoplazmu īpatnība — to nejutīgums pret tādām antibiotikām, kas specifiski iedarbojas uz šūnapvalku, piemēram, penicilīnu un tā analogiem.

Mikoplazmām ir ļoti daudzveidīgas fizioloģiskās un bioķīmiskās pazīmes. It īpaši tas kļuva redzams tad, kad atklāja jaunas brīvi dzīvojošas sugas. Šie mikroorganismi var augt pēc sarežģītības atšķirīgās mākslīgās barotnēs (no vienkāršām minerālbarotnēm līdz komplicētām organiskajām barotnēm) vai arī tikai saimnieka organismā. Tas liecina par mikoplazmu samērā plašo biosintēzes spēju diapazonu. Mikoplazmām ir dažādi enerģijas ieguves veidi. Aprakstītas sugas, kas enerģiju iegūst, oksidējot vai saraudzējot organiskās vielas (monosaharīdus un polisaharīdus), kā arī, iespējams, oksidējot neorganiskās vielas (dzelzi un mangānu). Pazīstamas obligāti aerobas un obligāti anaerobas mikoplazmas, kā arī tādas mikoplazmu sugas, kas aug tikai stipri skābā vidē (acidofilās) un paaugstinātā temperatūrā (termofilās).

Agrāk uzskatīja, ka mikoplazmas galvenokārt ir cilvēka un augstāko dzīvnieku parazīti. Tagad priekšstati par šīs mikroorganismu grupas eksistences veidiem un izplatību ir ievērojami paplašinājušies. Mikoplazmas atrod augsnē un stāvošos ūdeņos, tās ir izolētas

no akmeņoglēm un karsto avotu ūdens. Ir aprakstītas brīvi dzīvojošas mikoplazmas, kas var augt gan minerālās barotnēs, gan saprofītiski, un arī tādas mikoplazmas, kas veido simbiotiskas asociācijas ar baktērijām, zemākajām sēnēm, augiem, putniem, kā arī ar citiem augstākajiem dzīvniekiem un cilvēku. Iespējams, ka dažos gadījumos tas ir komensālisms, bet vairumā gadījumu — tipisks parazītisms. Daudzas parazītiskās mikoplazmas ir patogēnas. Tās ir augu, dzīvnieku un cilvēka slimību ierosinātājas, piemēram, *M. pneumoniae* cilvēkam ierosina akūtas elpošanas ceļu slimības un pneimoniju.

Mycoplasmataceae dzimtā ir viena — *Mycoplasma* — ģints, kurā ietilpst 36 sugas. Visas šīs dzimtas mikoplazmas ir hemoorganoheterotrofas. Tām ir nepieciešamas speciālas barotnes un eksogēns holesterīns. Enerģiju iegūst, vielas saraudzējot vai oksidējot. Glikozes izmantošana notiek glikolītiski. Mikoplazmām, kas pilnībā oksidē enerģētisko substrātu, atrasts funkcionējošs trikarbonskābju cikls un elektronu pārnesēju ķēde.

Arī *Acholeplasmataceae* dzimtā ir viena ģints — *Acholeplasma,* kurā ir 5 sugas. Vislabāk izpētīta ir *A. laidlawii* — pirmā saprofītiskā mikoplazma, kuru 1936. gadā izolēja no Londonas notekūdeņiem. Patlaban ģintī apvienotas brīvi dzīvojošas saprofītiskās mikoplazmas — putnu un zīdītāju parazīti. Dažas no šīm mikoplazmām, iespējams, ir patogēnas.

Šajā mikoplazmu grupā ir mikroorganismi, kuri patstāvīgās ģintīs ir iedalīti pēc uzbūves īpatnībām vai neparastām pazīmēm (*Spiroplasma* un *Thermoplasma* ģintis). No citrusaugu lapām izolētā *Spiroplasma citri* veido spirāliskus pavedienus. Šai mikoplazmai ir izteikta uzbūves īpatnība — bieži uz membrānas novērojams slānis, kas, iespējams, ir modificēts šūnapvalks vai tam samērā līdzīga struktūra.

1970. gadā no akmeņoglēm, kurām novēroja pašsakaršanu, izolēja organismu, kas pēc morfoloģijas un citoloģijas (pleomorfisms un šūnapvalka trūkums) atgādināja mikoplazmas. Šī mikroorganisma optimālā augšanas temperatūra ir 59° (apakšējā un augšējā augšanas robeža — attiecīgi 45° un 62°), bet optimālais skābums — pH 2. Organismu nosauca par *Thermoplasma acidophila* un iedalīja atsevišķā ģintī. Noskaidrojās, ka *T. acidophila* membrānu stabilitāti neietekmē augsta temperatūra, zems pH, lītiskie fermenti, detergenti, osmotiskais šoks. Unikāla *T. acidophila* īpatnība ir tās nukleoīda DNS saistība ar histonveidīgajām olbaltumvielām. Līdz šim bija zināms, ka bāziskās olbaltumvielas — histoni — saistīti tikai ar eikariotu organismu DNS.

Aprakstītas 40 augu slimības, kuru ierosinātāji, domājams, ir mikoplazmas. Vēl nav noskaidrotas to mikroorganismu īpašības, kuri piedalās dzelzs, kā arī mangāna oksidācijā un pieder pie *Metallogenium, Gallionella* un *Siderococcus* ģintīm. Ir iegūti dati, kas liecina par to, ka šiem organismiem ir mikoplazmu īpašības. To-

mēr, lai to pilnīgi pierādītu, vajadzīgi turpmākie tīrkultūru pētījumi noteikta sastāva sintētiskajās barotnēs.

Mūsdienu zināšanas par mikoplazmām ļauj secināt, ka šīs grupas organismu morfoloģiskā un citoloģiskā vienveidība ir saistīta ar fizioloģisko un bioķīmisko daudzveidību. Tāpēc no evolūcijas viedokļa šī grupa ir ļoti interesanta. Vispirms — mikoplazmu saistība ar tiem prokariotiem, kuriem ir šūnapvalks. Laboratorijas apstākļos ir iespējams iegūt un ilgstoši kultivēt baktēriju formas, kas zaudējušas šūnapvalku (tā saucamās L formas). Tas liecina, ka starp mikoplazmām un baktērijām ar šūnapvalku pastāv saistība.

Izteikta hipotēze, ka tieši mikoplazmas ir mūsdienu baktēriju priekšteči, jo tās progresīvās evolūcijas ceļā ir visvienkāršāk organizētie prokarioti. Cita hipotēze pieņem, ka mikoplazmas veidojušās no atbilstošām baktēriju formām. Un beidzot, mikoplazmas un tām līdzīgie organismi tiek uzskatīti par iespējamiem eikariotu priekštečiem.

Saskaņā ar eikariotu simbioģenētiskās izcelsmes hipotēzi eikarioti cēlušies no mikoplazmu tipa prokariotajiem organismiem. Ja mikoplazmu tipa prokariotajos mikroorganismos iekļāvās hemoheterotrofās aerobās baktērijas, tās pārvērtās par mitohondrijiem, bet iekļāvušās ciānbaktērijas pārvērtās par hloroplastiem. Pirmajā gadījumā veselas pārvērtību virknes rezultātā izveidojās hemotrofie eikarioti, bet otrajā — fotosintezējošie eikarioti.

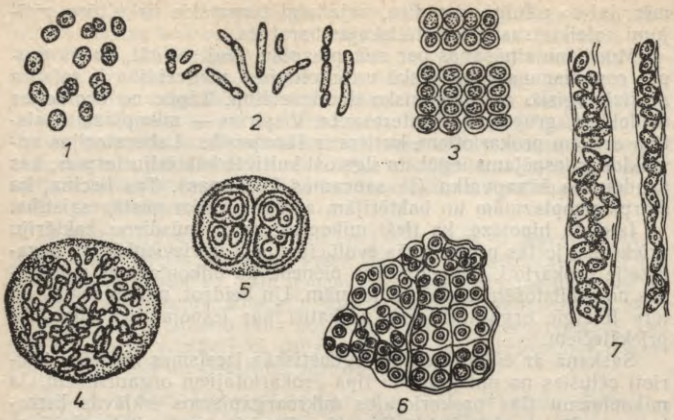
Ciānbaktēriju grupas

«Berdžija noteicēja» 8. izdevumā (1974) *Cyanobacteria* nodalījuma sīkāka klasifikācija nav dota. Ieteiktas daudzas un samērā atšķirīgas ciānbaktēriju klasifikācijas, tomēr neviena no tām nav guvusi atzinību. Samērā nozīmīgas ir A. Jeļenkina (1936, 1938, 1949) un L. Geitlera (1932) izstrādātās sistēmas. Pirmā no šīm sistēmām pieņemta Padomju Savienībā, bet otrā — ārzemēs.

Ciānbaktērijas klasificē tikai pēc to morfoloģiskajām pazīmēm. Tāpēc ciānbaktēriju dabiskās klasifikācijas izstrādāšanā jāsaduras ar tām pašām problēmām, kuru dēļ ir apgrūtināta baktēriju dabiskās klasifikācijas izstrādāšana. Tālāk sniegta A. Jeļenkina ieteiktā un M. Gollerbaha (1953) papildinātā ciānbaktēriju klasifikācija. Salīdzinot ar L. Geitlera sistēmu, A. Jeļenkina sistēmai ir zināmas priekšrocības, jo tā pamatojas uz filoģenētisko principu un tajā ir mēģināts, izmantojot esošās zināšanas par ciānbaktērijām (piemēl tikai par to morfoloģiju), atklāt dažādo šo organismu grupu filoģenētisko saistību.

Ciānbaktērijas iedala 3 klasēs: *Chroococceae, Chamaesiphoneae* un *Hormogoneae.*

1. *Chroococceae* klasē ir vienšūnas un koloniālas formas (42. att.). Šūnas kolonijās ir cieši sakļāvušās vai salipušas ar gļotām. Šūnu novietojums kolonijās ir nekārtīgs vai samērā



42. att. Croococcaceae klases pārstāvji:
1 — *Synechocystis aquatilis;* 2 — *Synechococcus elongatus (Anacystis nidulans);* 3 — *Merismopedia trolleri;* 4 — *Aphanotheca stagnina;* 5 — *Gloeocapsa alpina;* 6 — *Chlorogloea sarcinoides;* 7 — *Tubiella elenkinii* (pēc Голлербах и др., 1953)

pareizs. Retos gadījumos kolonijām ir pavediena forma. Nav endosporu, eksosporu un heterocistu. Klasi iedala trijās rindās.

Chroococceae rindā apvienotas vienšūnas un brīvi dzīvojošas (nepiestiprinājušās) koloniālas dažāda veida ciānbaktērijas, kam nav gļotainās cauruļveida maksts.

Chroococcales ir visplašākā rinda *Chroococceae* klasē — tajā ir 28 ģintis. Šīs rindas ciānbaktērijas dabā plaši izplatītas. Vislabāk izpētītas ir *Synechococcus, Synechocystis, Microcystis, Gloeocapsa* un *Aphanothece* ģinšu ciānbaktērijas.

Entophysalidales rindā ir vienšūnas un koloniālie organismi, kas veido pie substrāta piestiprinātus lapoņus. Šīm ciānbaktērijām raksturīga tendence augt vertikāli. Rindā ir 7 ģintis, katrā no tām vairāk par trim sugām. Vislabāk ir izpētīta viena no *Chlorogloea* sugām — *Chl. fritschii.**

---

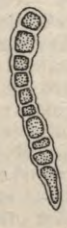
* 1950. gadā no Indijas augsnēm *Chl. fritschii* izolēja A. Mitra. Viņš to pieskaitīja *Chroococceae* klases *Entophysalidales* rindai. Tomēr turpmākajos pētījumos *Chl. fritschii* atklājās tādas organisma uzbūves īpatnības, kas vairākiem pētniekiem lika apšaubīt tās piederību *Chroococceae* klasei. Saī ciānbaktērijai atklāts sarežģīts attīstības cikls, kurā ir četras morfoloģiskās stadijas, to skaitā filamentozā, pseidoparenhimatozā un vienšūnas stadija. Tai novēroti heterocistām analogi veidojumi. Tāpēc pētnieki uzskata, ka *Chl. fritschii* jāpieskaita pie *Hormogoneae* klases *Nostocalges* rindas *Nostoc* ģints un jānosauc par *Nostoc fritschii.*

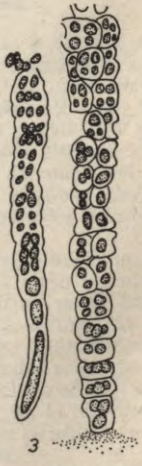
Tubiellales rindā ir pavedienveida ciānbaktērijas. Lineāri novietotās šūnas aptver gļotaina maksts. Šūnas makstī atrodas brīvi, un starp tām nav plazmodesmu. Šūnas dalās vienā virzienā. Vairojas, pavedieniem sairstot atsevišķās daļās vai šūnām izkļūstot no maksts. Šīs rindas ciānbaktērijas ieņem starpstāvokli starp pavedienveida *Chroococceae* klases organismiem un vienkāršākām *Hormogoneae* klases pavedienformām.

2. ***Chamaesiphoneae*** **klasē** ir tikai sēdošas vienšūnas (diferencēta virsotne un pamats), koloniālas un pavedienveida ciānbaktērijas (43. att.). Pavedienveida ciānbaktērijas var veidot lapoņus, kuros pavedieni bieži saaug ar sānu virsmām un veido neīsto parenhīmu. Nav plazmodesmu, heterocistu, hormogoniju un makstu. Bieži veidojas endosporas un eksosporas, ar kurām ciānbaktērijas vairojas (sk. piezīmi 51. lpp. beigās). Abās pārējās klasēs ciānbaktērijas sporas neveido, tādēļ tā ir tikai šai ciānbaktēriju klasei raksturīga pazīme. Klasi iedala četrās rindās: *Pleurocapsales, Dermocarpales, Siphononematales* un *Endonematales.*

Pie *Pleurocapsales* rindas pieder ciānbaktērijas, kas veido pavedienus vai neīstās parenhīmas lapoņus. Vairojas ar endosporām. Rindā ir 7 ģintis. Trijās pārējās rindās ir pavedienu formas, kurām ir atšķirīgs resnums, apvalka krāsa un vairošanās veids.

3. ***Hormogoneae*** **klasē** ir pavedienu (daudzšūnu) ciānbaktērijas (16. att.). Šūnas ir saistītas ar plazmodesmām. Šīs klases ciānbaktērijas veido trihomas un pavedienus. Var būt heterocistas. Vairojas ar hormogonijām, retāk — ar sporām vai hormosporām. Šo klasi iedala 5 rindās: *Stigonematales, Mastigocladales, Diplonematales, Nostocales* un *Oscillatoriales.*





43. att. Chamaesiphoneae klases pārstāvji:
1 — *Pleurocapsa minor;* 2 — *Dermocarpa aquaedulcis;* 3 — *Siphononema polonicum* (pēc Голлербах и др., 1953)

Pie *Stigonematales* rindas pieder pavedienveida ciānbaktērijas, kas sastāv no vienas vai vairākām trihomu kārtām un kam raksturīga īstā zarošanās. Tām gandrīz vienmēr ir heterocistas un hormogonijas. Rindā ir 12 ģintis. Vislabāk izpētītas ir *Hapalosiphon, Fischerella* un *Stigonema* ģinšu ciānbaktērijas.

Nostocales rindā ir pavedienveida ciānbaktērijas, kas sastāv no vienas trihomas. Tās nezarojas vai zarojas neīsti. Pavedieniem visā garumā ir vienāda uzbūve. Dažām sugām pavedieni var būt simetriski (paplašinās vai sašaurinās abos galos), bet citām — asimetriski (paplašinās vai sašaurinās virzienā no pamatnes uz virsotni). Rindā ir daudz sugu, kuras iedala 22 ģintīs. Pazīstamākās un vairāk izpētītās ciānbaktēriju sugas ir no *Anabaena, Aphanizomenon, Tolypothrix, Nostoc* un *Gleotrichia* ģintīm.

Atšķirībā no pārējām rindām *Oscillatoriales* rindai nekad nav heterocistu. Pavedienveida ciānbaktērijas sastāv no vienas trihomu kārtas, tām var būt makstis. Trihomas var būt gan simetriskas, gan asimetriskas. Rindā ir ļoti daudz sugu, kas pieder 29 ģintīm. Vislabāk izpētītas ir *Oscillatoria, Phormidium, Lyngbya, Plectonema* ģinšu ciānbaktērijas.

8. NODAĻA

DZĪVĪBAS IZCELŠANĀS UN EVOLŪCIJAS PROBLĒMAS

Prokariotu šūnas rašanās

Pēc mūsdienu uzskatiem, dzīvība ir matērijas evolūcijas rezultāts. Priekšstatiem par dzīvības izcelšanos, attīstību un būtību ir gara vēsture, bet vēl pavisam nesen šie jautājumi bija tikai filozofisku pētījumu objekts. Tikai pēdējos 10—15 gados tos sāka risināt eksperimentāli. Patlaban laboratorijās ir iegūtas atbildes uz daudziem minētajiem jautājumiem.

Dzīvības izcelšanās uzskatu attīstība

Pirmie mēģinājumi atbildēt uz jautājumu, kas ir dzīvība, droši vien radās jau cilvēces attīstības sākumā. Pašos senākajos civilizāciju kultūras pieminekļos, kas saglabājušies līdz mūsu dienām, mākslinieciskā formā atainojas toreizējie priekšstati par dzīvo būtņu rašanos. Izrakumos Urukā — pilsētā, kas eksistēja IV gadu tūkstoša vidū p. m. ē., — atrasta vāze, uz kuras attēlots, kā no jūras viļņiem parādās augi, virs tiem izvietojas dzīvnieki, vēl augstāk — cilvēki un noslēgumā — dzīvības un auglības dievietes attēls. Par to liecina arī līdz mūsdienām saglabājušies lielo civilizāciju radītie mīti par pasaules radīšanu.

Pieņēmumus, ka dažādas dzīvās būtnes rodas no ūdens un pūstošām organiskām atliekām, var atrast senos ķīniešu un indiešu rokrakstos, par to stāsta arī ēģiptiešu hieroglifi un senās Babilonijas ķīļu raksti. Senās Ēģiptes pētnieki bija pārliecināti, ka vardes, krupji, čūskas un pat krokodili rodas no dūņu slāņa, kas paliek pēc Nīlas plūdiem. Senajā Ķīnā uzskatīja, ka kodes rodas no jaunām bambusa atvasēm. Pie tam uzskatīja, ka liela nozīme ir siltumam, mitrumam un saules gaismai. Domu par to, ka dzīvās būtnes rodas spontāni no nedzīvās matērijas, senās Grieķijas un Romas filozofi pieņēma kā pašu par sevi saprotamu.

Sākotnēji ticība dzīvības pašizcelsmei nebija saistīta ar noteiktu pasaules uzskatu. Pašrašanos uzskatīja par acīm redzamu, dabā pastāvīgi novērojamu faktu. Un tikai ievērojami vēlāk pašrašanās

ieguva noteiktu teorētisku pamatojumu un to sāka izskaidrot gan no materiālisma, gan ideālisma pozīcijām.

Viens no sengrieķu filozofiem — Milētas Taless (VII gs. beigas—VI gs. sākums p. m. ē.) dzīvības izcelšanos mēģināja izskaidrot no stihiskā materiālisma pozīcijām. Viņš uzskatīja, ka dzīviba ir matērijai piemītoša īpašība. Pēc Milētas Talesa domām, materiālais pirmavots bija ūdens un no tā dabiskā ceļā radās pasaule. No materiālisma pozīcijām dzīvo būtņu pašizcelsmi izskaidroja arī sengrieķu filozofs Demokrīts (460.—370. g. p. m. ē.). Pēc viņa teorijas, matērija ir uzbūvēta no atomiem — vissīkākajām, nedalāmām, mūžīgām un nemainīgām daļiņām, kas atrodas kustībā; dzīvība radās dabas spēku savstarpējas iedarbības rezultātā, sevišķi uguns atomiem iedarbojoties uz mitras zemes atomiem.

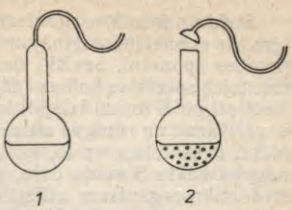
Dzīvības pašrašanās idejas pretējs — ideālistisks izskaidrojums saistīts ar Platona (428./427.—347. g. p. m. ē.) vārdu. Platons uzskatīja, ka pati par sevi augu un dzīvnieku matērija nav dzīva. Dzīva tā kļūst tikai tad, kad tajā iemiesojas nemirstīgā dvēsele — psiheja. Šī Platona ideja bija ļoti dzīvotspējīga. To par pareizu uzskatīja arī Aristotelis (384.—322. g. p. m. ē.), kura mācība kļuva par visas viduslaiku zinātniskās kultūras pamatu un bija valdošā apmēram divus tūkstošus gadu. Aristoteļa darbos ir aprakstīti neskaitāmi dzīvo būtņu — augu, kukaiņu, tārpu, varžu, peļu un dažu jūras dzīvnieku — pašrašanās «fakti». Pašizcelsmei nepieciešama tikai sadalījušos organisko atlieku, kūtsmēslu, bojātas gaļas, dažādu atkritumu vai netīrumu klātbūtne. Aristotelis šiem «faktiem» deva zināmu teorētisku pamatojumu, spontāno dzīvo būtņu parādīšanos izskaidrojot ar kāda garīga pirmsākuma iedarbību uz nedzīvo matēriju.

Viduslaikos idejas par dzīvo būtņu rašanos no nedzīvās matērijas papildinājās ar jauniem «faktiem». Holandiešu dabaszinātnieks J. van Helmonts (*J. van Helmont,* 1577—1644), kurš bija slavens ar saviem pētījumiem par augu barošanos, piedāvāja peļu iegūšanas paņēmienu: ja vaļēju podu piepilda ar sasvīdušu veļu un pievieno nedaudz graudu, tad apmēram pēc trim nedēļām parādās pele, «jo ieraugs, kas atrodas veļā, caur graudu apvalku iekļūst graudā un pārvērš to pelē».

Renesanses laikmetā dabas parādības sāka pētīt eksperimentāli un jautājumu par dzīvu būtņu pašizcelsmi pārskatīja no jauna. Itāļu ārsts F. Redi (1626—1698) nolēma pārbaudīt, vai tiešām «tārpi» (mušas kāpuri), kā to visi uzskatīja, rodas no pūstošas gaļas. F. Redi gaļu ievietoja trīs stikla traukos, vienu no tiem viņš atstāja atvērtu, otru apsedza ar plānu marli, bet trešo — ar pergamentu. Visi trīs gaļas gabali sāka pūt, bet «tārpi» parādījās tikai atvērtajā traukā. Ar šo vienkāršo eksperimentu F. Redi pierādīja, ka «tārpi» nerodas no pūstošas gaļas, bet parādās tikai tur, kur mušas var iedēt oliņas tieši gaļā.

F. Redi mēģinājumi pirmo reizi nopietni iedragāja m a k r o s k o p i s k o o r g a n i s m u pašrašanās ideju.

Pēc tam kad A. van Lēvenhuks atklāja mikroorganismus, tie kļuva par dzīvības pašizcelsmes galveno strīdus objektu. Šķita loģiski, ka visdrīzāk spējīgi pašrasties ir primitīvāk veidotie organismi. A. van Lēvenhuks noraidīja iespēju, ka mikroorganismi varētu pašrasties no nedzīvās matērijas. Vienā no vēstulēm Londonas Karaliskajai biedrībai viņš rakstīja: «Es uzskatu, ka mēs jau varam būt pietiekami pārliecināti par to, ka visi dzīvnieki, lai cik mazi tie būtu, rodas nevis pūšanā, bet tikai no sev līdzīgiem vairošanās procesos.»



44. att. L. Pastēra eksperiments ar kolbām, kurām kakls izliekts S veidā:

1 — kolba ar cukurotu rauga ūdeni (pēc sterilizācijas un atdzesēšanas ilgu laiku saglabā sterilitāti); 2 — tā pati kolba 48 stundas pēc izliektā kakla atdalīšanās; novērojama mikroorganismu augšana (pēc *Kenyon, Steinman,* 1972)

Angļu naturālists Dž. Nidhems (*J. Needham,* 1713—1781) uz šo jautājumu atbildēja eksperimentāli. Sērijā eksperimentu viņš stikla kolbās gatavoja dažādus uzlējumus, dažas minūtes tos vārīja, pēc tam kolbas aiztaisīja ar parastiem aizbāžņiem. Pēc dažām dienām traukos parādījās mikroorganismi. No tā viņš secināja, ka mikroorganismi rodas spontāni no nedzīvas organiskas vielas, t. i., ka zemākajām dzīvajām būtnēm pašrašanās ir iespējama.

Dž. Nidhema eksperimentus atkārtoja itāļu dabaszinātnieks L. Spalancani (*L. Spallanzani,* 1729—1799). Viņa mēģinājumi ārēji neatšķīrās no Dž. Nidhema mēģinājumiem, tikai L. Spalancani aiztaisīja trauku ar aizbāzni nevis pēc, bet pirms vārīšanas un pati vārīšana ilga nevis dažas minūtes (kā Dž. Nidhema mēģinājumos), bet ievērojami ilgāk — no 30 min. līdz 1 stundai. Šādos traukos pēc pāris dienu uzglabāšanas netika konstatēti nekādi mikroorganismi. L. Spalancani secināja, ka Dž. Nidhema mēģinājumos mikroorganismi uzlējumos parādījās, vai nu nokļūstot tur no gaisa (jo traukus aiztaisīja ar parastiem aizbāžņiem pēc vārīšanas), vai arī nepietiekami ilgās vārīšanas dēļ visi uzlējumā esošie mikroorganismi negāja bojā. (Vispirms jau tas attiecas uz baktēriju vistermoizturīgākajām formām — sporām.) L. Spalancani izdevās mikroskopā novērot mikroba dalīšanos divās vienādās meitšūnās, no kurām katra atkal dalījās divās šūnās. Tāpēc zinātnieks varēja apgalvot, ka mikroorganismi rodas nevis pašrodoties, bet gan no sev līdzīgiem.

L. Spalancani secinājumi tomēr neiedragāja Dž. Nidhema un viņa piekritēju ticību pašrašanās teorijai. Dž. Nidhems izskaidroja L. Spalancani negatīvos rezultātus ar to, ka viņš savus uzlējumus ir pārāk spēcīgi apstrādājis, līdz ar to gājis bojā arī to «dzīvības spēks».

Strīdu par mikroorganismu pašrašanos pilnīgi izbeidza L. Pastērs. Ar precīziem mēģinājumiem viņš pierādīja, ka mikroorganismi nerodas spontāni. Sevišķi smalkus eksperimentus viņš izdarīja, izmantojot speciālas kolbas (44. att.). Šajās kolbās, kurām bija stipri izstiepti un S formā izliekti kakli, ielēja cukurotu rauga ūdeni. Pēc uzvārīšanas un rūpīgas atdzesēšanas kolbas paliek sterilas ļoti ilgu laiku, neskatoties uz to, ka tās nav aiztaisītas ar aizbāžņiem. Ja nogriež kakla S veida daļu, pēc dažām dienām kolbā sākas intensīva mikroorganismu attīstība. Cauri S veida kaklam neuzkarsētais gaiss var viegli iekļūt kolbā, bet gaisā esošie mikroorganismi tiek aizturēti kakla izliekumos. Pēc S veida daļas atdalīšanas mikroorganismi nonāk kolbā un sāk ātri vairoties. Ar šo vienkāršo mēģinājumu L. Pastērs apgāza iebildumu, ka karsējot tiek nonāvēts noslēpumainais «dzīvības spēks», kas atrodas barotnē un parastā (nekarsētā) gaisā. Viņš neapstrīdami pierādīja, ka «pašrašanās» vairumā mēģinājumu notiek, ja sterilā barotnē nokļūst gaisa mikroorganismi.

Pašrašanās hipotēzes no jauna parādījās 20. gs. Domāja, ka pašrašanās notiek submikroskopiskām dzīvām daļiņām — vīrusiem. Tomēr arī šajā gadījumā tika pierādīts, ka vīrusi nerodas no nevīrusa materiāla, bet veidojas tikai no sev līdzīgām daļiņām, t. i., vīrusiem.

Tādējādi, kaut arī dažādos dzīvu organismu organizācijas līmeņos pašrašanos teorija bija pārliecinoši apgāzta, jautājums par dzīvības izcelšanos palika atklāts. No iepriekš apskatītā materiāla var izdarīt pamatsecinājumu, ka mūsu dienās (ar to saprotot laika posmu ar pietiekamu vēsturisku ilgumu) spontāna dzīvības rašanās nav iespējama. Tomēr šie pētījumi neatrisināja dzīvības izcelšanās problēmu.

Šo jautājumu neatrisina arī hipotēze par dzīvības izcelšanos ārpus Zemes un tās atnešanu uz Zemes kaut kādu sporu vai dīgļu veidā no citas planētas.* Šo hipotēzi nevar uzskatīt par apmierinošu, jo tā nenoskaidro šo sporu un dīgļu sākotnējo rašanos. Šaubas izraisa arī tas, vai sporas un dīgļi var saglabāt dzīvotspēju ilgajos kosmiskajos ceļojumos, kad tie nonāk ļoti zemā temperatūrā un tiek intensīvi apstaroti. Mūsdienās nevienam nav šaubu par to, ka dzīvība var eksistēt arī citās Visuma daļās. Tomēr ir apšaubāma d z ī v u organismu nokļūšanas iespēja uz Zemes no kosmiskās telpas.

Tādējādi uz jautājumu par dzīvu organismu pašrašanās iespēju no nedzīvas matērijas bija saņemta noliedzoša atbilde. Te lieli nopelni ir L. Pastēram. Daudzi L. Pastēra laikabiedri viņa eksperimentu rezultātus uztvēra kā dubultu pierādījumu tam, ka ir pil-

---

* XX gs. sākumā ļoti populāra bija S. Areniusa *(S. Arrhenius)* panspermijas teorija. Pēc šīs teorijas, dzīvie organismi ir atnesti uz Zemes no kosmiskās telpas. Sevišķi pievilcīga šķita hipotēze, ka dzīvo organismu dīgļi nokļūst uz Zemes ar meteorītiem un kosmiskajiem putekļiem.

nīgi neiespējama dzīvu organismu rašanās no neorganiskajām vielām.* Tas noveda strupceļā tos pētniekus, kuri pašrašanās teorijā redzēja vienīgo dzīvības izcelšanās iespēju.

20. gs. šīs problēmas izpētei pievērsās padomju bioķīmiķis A. Oparins. 1924. g. viņš izvirzīja hipotēzi, kurā izklāstīja jaunu pieeju dzīvības izcelšanās jautājumam. A. Oparins postulēja**, ka tikai bioloģiskā organisko vielu sintēze uz Zemes notiek mūsdienu eksistences etapā. Pirmatnējās bezdzīvības apstākļos uz Zemes varēja notikt neorganiska (abiogēna) oglekļa savienojumu sintēze, kam sekoja to pirmsbioloģiskā evolūcija. Šīs evolūcijas rezultātā organiskie savienojumi pakāpeniski kļuva sarežģītāki. No tiem veidojās telpiski norobežotas sistēmas, kas pārvērtās par dzīvības priekštečiem un pēc tam par primārām dzīvām būtnēm. Turpmākajos gados A. Oparina formulētās idejas ieguva plašu atzinību un tika pamatotas ar plašu eksperimentālo materiālu. Lielākā daļa mūsdienu zinātnieku uzskata, ka dzīvība radās uz mūsu Zemes agrā tās attīstības periodā. Tā ir ilgas evolūcijas rezultāts, kuras laikā notika virkne diezgan ticamu likumsakarīgu procesu.

Senāk visas dzīvības izcelšanās teorijas bija hipotētiskas, bet pašreiz, pateicoties pēdējo 10—15 gadu sasniegumiem, var apgalvot, ka šīs problēmas risināšanai ir izstrādāta eksperimentāla pieeja.

Bez šaubām, jautājums par dzīvības izcelšanos ir vispārbioloģiska problēma. Vēl vairāk, šīs problēmas auglīga risināšana ir iespējama tikai kopā ar citām zinātnēm — ķīmiju, ģeoloģiju, paleontoloģiju, fiziku. Kādēļ šim jautājumam tik daudz uzmanības tiek pievērsts mikrobioloģijas kursā? Uz to var atbildēt ar K. van Nīla vārdiem: «... viņam (mikrobiologam) ir darīšana ar bioloģisko materiālu, kas acīmredzot ir pietiekami tuvs «dzīvības avotiem», un tajā pašā laikā viņš ir atbildīgs par strupceļu, kas radās tādēļ, ka neizdevās pierādīt dzīvības pašrašanos».

Senās Zemes apstākļu raksturojums

Uzskata, ka mums redzamais Visums eksistē 10—15 miljardus gadu un mūsu Zeme radās apmēram pirms 4,5—5 miljardiem gadu. Pēc mūsdienās plaši izplatītā uzskata, Zeme izveidojās, akumulējoties aukstiem, cietiem ķermeņiem (planetozimālijām). Sākotnēji Zeme bija diezgan viendabīga, bet pamazām homogēnā viela diferencējās garozā, mantijā un kodolā. Šis periods, kura laikā notika Zemes formēšanās vienotā cietā ķermenī, noslēdzās apmēram pirms 4,6 miljardiem gadu.

---

* Pats L. Pastērs pieļāva iespēju, ka, pastāvot kādiem nezināmiem, īpašiem apstākļiem, varēja notikt spontāna dzīvības rašanās. 1878. g. viņš rakstīja, ka neuzskata pašrašanos par principā neiespējamu.

** Postulēt — pieņemt par izejas punktu bez pierādījuma *(tulk. piez.)*.

Lai izprastu dzīvības rašanās un evolūcijas procesu, nepieciešams iedomāties tos apstākļus, kuros uz Zemes varēja notikt dzīvības pašrašanās. Nākošajā periodā pēc Zemes noformēšanās uz tās notika aktīvi ģeoloģiskie procesi, kas mainīja Zemes izskatu. Šajā periodā notika Zemes garozas, hidrosfēras un atmosfēras veidošanās.

Pirmatnējās Zemes galvenā ūdens masa bija hidratētos iežos saistītā veidā, tāpēc sākotnēji Pasaules okeāns saturēja mazāk nekā 10% no mūsdienu okeānu ūdens daudzuma. Pārējie 90% ūdens veidojās vēlāk, izdaloties ūdens tvaikiem no Zemes iekšējiem slāņiem. Uzskata, ka Pasaules okeāna pH visas Zemes vēstures laikā ir bijis diezgan stabils, svārstoties robežās no 8 līdz 9. Tādējādi Pasaules okeāna formēšanās notika pakāpeniski, ciešā saistībā ar Zemes garozas veidošanos.

Ar Zemes garozas formēšanos saistīta arī Zemes atmosfēras veidošanās. Pirmatnējās Zemes atmosfēra būtiski atšķīrās no mūsdienu atmosfēras. Pēc mūsdienu priekšstatiem, senās Zemes atmosfērai, t. i., tai atmosfērai, kurā attīstījās dzīvība, bija r e d u k t ī v s raksturs. Tā saturēja galvenokārt ūdeņradi un ūdeņraža savienojumus (metānu, amonjaku un ūdens tvaikus). Atmosfērā mazākā daudzumā bija sērūdeņradis, slāpeklis, ogļskābā gāze un cēlgāzes. Šajā atmosfērā nebija b r ī v ā (m o l e k u l ā r ā) s k ā b e k ļ a. Molekulāro skābekli saturošas atmosfēras (skābekļa atmosfēras) rašanās notika daudz vēlāk un ir saistīta ar fotosintezējošo organismu dzīvības norisēm. Brīvā skābekļa trūkumam pirmējā Zemes atmosfērā bija principiāla nozīme ķīmiskās evolūcijas attīstībā, jo šajā procesā izveidojušās organiskās vielas skābekļa klātbūtnē nevarētu ne sintezēties, ne ilgstoši saglabāties ģeoloģisko periodu laikā.

Ar mūsdienu metodēm konstatēts, ka Visumā plaši izplatīti ir tie elementi, kuri bija nepieciešami ķīmiskās (pirmsbioloģiskās) evolūcijas sākuma etapā. Visplašāk izplatītie elementi ir ogleklis, ūdeņradis, skābeklis un slāpeklis. Tālāk seko magnijs (magnijs ir visizplatītākais metāls). Tāpat konstatēta ievērojama nātrija, kālija, hlora, sēra, kalcija, dzelzs un fosfora izplatība. Ūdeņradis sastāda vairāk nekā 80% visas kosmiskās vielas, bet ūdeņradis un hēlijs kopā — vairāk nekā 99%. Pēc izplatības Visumā ūdeņradim un hēlijam seko ogleklis, slāpeklis un skābeklis.

Tādējādi organisko vielu sintēzei kalpoja Visumā plaši izplatītie ķīmiskie elementi: ogleklis, ūdeņradis, skābeklis, slāpeklis, sērs un fosfors. Tomēr bioloģiski svarīgu molekulu sintēze no šiem elementiem varēja notikt tikai tad, ja šīs reakcijas tika nodrošinātas ar brīvu enerģiju, kuras avoti uz pirmatnējās Zemes (tāpat kā mūsdienās) bija Saules starojums, elektriskā izlādēšanās, Zemes dzīļu siltuma enerģija un radioaktīvais starojums. Visvarenākais no tiem — Saules starojums. Tā kā pirmatnējās Zemes atmosfērā praktiski nebija molekulārā skābekļa, nebija arī ozona ekrāna. (Mūsdienu atmosfēras ozona slānis atrodas 30 km augstumā un spē-

cīgi absorbē ultravioletā starojuma īsviļņus.) Tātad ievērojama daļa ultravioletā starojuma īsviļņu cauri pirmatnējās Zemes atmosfērai nonāca uz tās virsmas, tādēļ senās Zemes apstākļos Saules starojuma garo viļņu nozīme bija niecīga.

Kaut arī elektriskās parādības nav iespējams novērtēt kvantitatīvi, uzskata, ka tās uz senās Zemes bija ievērojami intensīvākas nekā mūsdienās. Elektriskās izlādēšanās rezultātā notiek lokāla spēcīga temperatūras paaugstināšanās, kas izraisa radikālu veidošanos un atmosfēras komponentu elektronu uzbudinātu stāvokli. Elektrisko lādiņu enerģijai droši vien bija liela nozīme organisko molekulu abiogēnā sintēzē un tai sekojošā polimerizācijā.

Zināma loma senās Zemes apgādē ar brīvo enerģiju bija arī tiem enerģijas veidiem, kuru avots ir Zemes garoza. Tā ir radioaktivitāte un vulkāniskais siltums. Uzskata, ka galvenais radiācijas avots uz senās Zemes bija nestabilie kālija (^{40}K) un urāna (^{238}U, ^{235}U) izotopi, kuriem sabrūkot veidojas α un β daļiņas, kā arī rentgena stari. Pierādīts, ka šie starojumi organisko vielu sintēzes reakcijās ir visai efektīvi enerģijas avoti. Pēc mūsdienu priekšstatiem, vulkāniskā darbība uz senās Zemes bija ievērojami intensīvāka nekā pašreiz, tomēr arī to nav iespējams novērtēt kvantitatīvi. Pēdējie divi enerģijas veidi ir lokalizēti Zemes garozā un hidrosfērā, tādēļ tiem ir sevišķa nozīme, jo monomēru un polimēru sintēzes reakciju lielākā daļa nevar notikt gāzveida fāzē, t. i., atmosfērā.

Organisko vielu veidošanās uz pirmatnējās Zemes

Var pieņemt šādu dažādas sarežģītības pakāpes organisko vielu rašanās procesu secību.

1. Visu enerģijas veidu iedarbības rezultātā no ķīmiskajiem elementiem sintezējās pirmējie savienojumi: ogļūdeņraži (pirmkārt, metāns), amonjaks, cianūdeņradis, oglekļa oksīds, sērūdeņradis, vienkāršie aldehīdi (vispirms formaldehīds) utt. Šiem savienojumiem nav bioķīmiskas nozīmes. Viņu galvenā īpašība — augsta reakcijas spēja.

2. Pirmējie savienojumi bija izejvielas bioķīmiski svarīgu organisku vielu — monomēru veidošanai.

3. No monomēriem kondensācijas ceļā veidojās polimēri — galvenie visu dzīvu organismu sastāva komponenti.

Pirmo bioloģiskās evolūcijas sākuma stadijai nepieciešamo izejvielu (ogļūdeņražu, cianīdu un cianīdu atvasinājumu) veidošanās notika ilgi pirms Saules sistēmas rašanās. Kā jau iepriekš minēts, tam nepieciešamie elementi, pirmkārt, ogleklis un ūdeņradis, ir plaši izplatīti Visumā, tādēļ arī vienkāršākie oglekļa un ūdeņraža savienojumi atrodami visur: uz zvaigžņu virsmas, kuru temperatūra ir vairāki tūkstoši grādu, un starpzvaigžņu gāzu putekļveida

matērijā, kur temperatūra ir tuva absolūtai nullei. Daudz vieglo ogļūdeņražu un ciāna atrasts komētās.

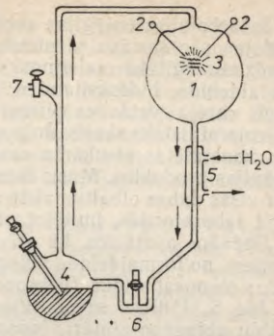
No šī redzes viedokļa sevišķu interesi izraisa meteorītu un Mēness grunts paraugu izpēte. Tie ir vienīgie ārpuszemes objektu paraugi, kurus var izpētīt t i e š i. Meteorītu ķīmiskais sastāvs izrādījās diezgan līdzīgs planetozimāliju sastāvam — ķermeņiem, no kuriem formējās mūsu Zeme. Tie visi satur oglekli. Dažu meteorītu, tā saucamo ogles hondrītu sastāvā konstatēts sarežģīts organisko vielu maisījums, kas radies abiogēnā ceļā. Blakus augstmolekulāriem ogļūdeņražiem ogļu hondrītos atrastas aminoskābes, cukuri, purīni un porfirīni. Pierādīts, ka šie organiskie savienojumi abiogēnā ceļā veidojušies pašos meteorītos. Mēness grunts paraugos ir ievērojams metāna daudzums, daudz mazāk etāna un niecīgs daudzums augstmolekulāro ogļūdeņražu. Bez tam šajos paraugos atrastas vairāk nekā sešas dažādas aminoskābes, to skaitā glicīns un alanīns. Tagad ir skaidrs, ka Mēness oglekļa savienojumiem ir dažāda izcelšanās: daļa no tiem radās Mēness formēšanās laikā, bet citi tur nokļuva kopā ar nepārtraukti krītošajiem meteorītiem un komētām.

Tādējādi meteorītos un Mēness gruntī — šajos ārpuszemes matērijas paraugos — ķīmiskajā evolūcijā radās diezgan sarežģīti organiskie savienojumi. Ā r p u s Z e m e s izveidojās dažas no tām neorganiskajām vielām, kas ir v i s u Z e m e s d z ī v o o r g a n i s m u ķīmiskās uzbūves pamatā. Mūsu dienās ir pierādīts, ka līdzīgu organisku savienojumu abiogēnā rašanās Visumā ir plaši izplatīta parādība. Šīs pārvēršanās var notikt uz kosmisko putekļu daļiņu virsmas un dažādos kosmiskos ķermeņos. Pilnīgi iespējams, ka Zeme saņēma zināmu daudzumu organisko vielu jau planētas formēšanās procesa laikā un papildus pastāvīgi saņēma organisko vielu «porcijas», krītot uz tās meteorītiem un komētām. Tomēr organisko savienojumu pamatmasa acīmredzot radās uz Zemes vēlāk Zemes garozas, atmosfēras un hidrosfēras veidošanās procesā.

Savā laikā A. Oparins un Dž. Holdeins *(J. Haldane)* izteica pieņēmumu, ka uz senās Zemes notikušos procesus ir iespējams modelēt, radot laboratorijās tādus apstākļus, kādi bija uz pirmatnējās Zemes. Izvirzītais pieņēmums stimulēja pētāmās problēmas eksperimentālās pieejas izstrādāšanu, un tā izrādījās visai auglīga. Mūsu dienās laboratorijās abiogēni ir sintezēta virkne to sarežģīto organisko molekulu, kas ietilpst ikkatra šūnu organisma sastāvā.

S. Millers (*S. Miller,* 1953) pirmais mēģināja abiogēni sintezēt bioloģiski svarīgus savienojumus. Viņš imitēja pirmatnējās Zemes atmosfēras sastāvu, radot gāzu maisījumu, kas sastāvēja no metāna, amonjaka, molekulārā ūdeņraža un ūdens tvaikiem. Šajā gāzu maisījumā S. Millers ierosināja elektrisko izlādi un pēc tam analizēja izveidojušos reakcijas produktus. S. Millera aparāta uzbūves shēma parādīta 45. attēlā. Reakcijas kolbā ar gāzes maisī-

jumu bija iemontēti volframa elektrodi, kas vienu nedēļu nepārtraukti radīja 60 000 V liela sprieguma dzirksteļizlādi. Mazākā kolbā ielieto ūdeni nepārtraukti vārīja. Ūdens tvaiki gāja cauri reakcijas kolbai un kondensējās dzesinātājā. Cirkulācijas procesā ūdens tvaiki reakcijas kolbā saistījās ar reakcijas produktiem un pārnesa tos uz uztvērēju, kur notika to koncentrēšana. Identificējot reakcijas produktus, tika konstatētas aminoskābes (glicīns, α-alanīns, β-alanīns, sarkozīns, α-aminosviestskābe, glutamīnskābe un asparagīnskābe) un organiskās skābes (skudrskābe, etiķskābe, propionskābe, glikolskābe, pienskābe). Pēc S. Millera datiem, galvenie izlādes zonas reakcijas pirmprodukti ir aldehīdi un ciānūdeņradis. Ūdens fāzē sekundāro reakciju rezultātā no izlādes zonas reakcijas pirmproduktiem rodas aminoskābes un organiskās skābes.



45. att. S. Millera aparāta shēma:

1 — reakcijas kolba; 2 — volframa elektrodi; 3 — dzirksteļu izlāde; 4 — kolba ar verdošu ūdeni; 5 — dzesinātājs; 6 — uztvērējs; 7 — krāns, caur kuru aparātā ievada gāzu maisījumu (pēc *Kenyon, Steinman*, 1972)

Mūsu dienās dažādās laboratorijās veikta daudzu bioloģiski svarīgu momomēru abiogēnā sintēze. Ir iegūta plaša informācija par aminoskābju abiogēno sintēzi (7. tabula).

7. tabula

Aminoskābju abiogēnā sintēze

Reaģējošās vielas	Fāze	Enerģijas avots	Konstatētās aminoskābes
CH_4, NH_3, H_2, H_2O	gāzveida	elektriskā izlāde	asparagīnskābe, alanīns, glicīns, diamīndzintarskābe, valīns, histidīns, prolīns, lizīns, serīns, asparagīns, arginīns, ornitīts, glutamīnskābe, cisteīns, taurīns, cistamīns
CO_2, NH_3, H_2, H_2O	„	„	
CH_4, NH_3, H_2O, H_2, CO, N_2, CO_2	„	rentgena stari	
CH_4, NH_3, H_2O	„	ultravioletie stari	
NH_3, HCN, H_2O	ūdens	siltums (70°)	
CH_4, NH_3, H_2O	gāzveida	β stari	
CH_2O, N_2, H_2O	ūdens	Saules gaisma	
H_2S, NH_3, H_2O	—	ātrie elektroni	

Iedarbojoties enerģijas avotam, tabulā uzskaitītās aminoskābes veidojas pēc sastāva vienkāršos gāzu un ūdens maisījumos. Nedaudz sarežģītākā maisījumā, kurā ir C_2, C_3 ogļūdeņraži, etiķskābes aldehīds, hidroksilamīns, hidrazīns un citi savienojumi, kas viegli varēja veidoties pirmatnējos Zemes apstākļos, sintezējās ievērojami lielāks skaits aminoskābju, to skaitā arī tādas, kuras netika konstatētas vienkārša sastāva gāzveida un ūdens maisījumu reakcijas produktos. Mūsu dienās eksperimentāli pierādīts, ka gandrīz visas dabas olbaltumvielu sastāvā ietilpstošās aminoskābes var iegūt laboratorijās, imitējot pirmatnējos Zemes apstākļus.

Dažādos apstākļos, kā arī iedarbojoties ar dažādiem enerģijas avotiem, no formaldehīda abiogēni izdevies sintezēt aptuveni 30 dažādus monosaharīdus (heksozes, pentozes, tetrozes un triozes).

Jau S. Millers savos eksperimentos konstatēja zemāko taukskābju abiogēno sintēzi. Iedarbojoties ar elektrisko izlādi uz metāna un ūdens maisījumu, demonstrēta to taukskābju sintēze, kuras satur līdz 12 oglekļa atomu. Pagaidām neskaidra ir augstāko taukskābju — bioloģisko membrānu komponentu veidošanās.

Purīnu bāzēm ir salīdzinoši sarežģīta molekulu uzbūve, tāpēc to abiogēnā veidošanās ir diezgan apšaubāma. Tomēr spāņu zinātnieks Dž. Oro *(J. Oro)*, karsējot HCN un NH_3 ūdens maisījumu, pierādīja adenīna sintēzes iespēju. Vēlāk abiogēni tika iegūtas arī citas purīna bāzes. Dž. Oro no vienkāršām organiskām molekulām izdevās sintezēt arī uracilu.

Nākošais svarīgais solis ķīmiskajā evolūcijā bija nukleozīdu un nukleotīdu, pirmkārt, adenīna atvasinājumu, sintēze. Amerikāņu bioķīmiķim K. Ponnamperumam *(C. Ponnamperuma)* izdevās parādīt, ka, apstarojot ar ultravioletajiem stariem adenīna un ribozes ūdens šķīdumu fosforskābes klātbūtnē 40°C temperatūrā, notiek kondensācijas reakcija un veidojas adenozīns. Ja reakcijas maisījumam pievieno etilmetafosfātu, tad rodas arī nukleotīdi: AMF, ADF un ATF. Fosfora savienojumu funkcija šajās ķīmiskajās sintēzēs ir divējāda: tiem ir katalītiska loma, un tie var ieslēgties reakcijas produktos. ATF abiogēnā sintēze, kas ir dažu samērā vienkāršu ķīmisku reakciju rezultāts, liecina, ka šis savienojums varēja parādīties agri. Pirmās dzīvās struktūras ATF varēja saņemt no apkārtējās vides. Apskatot nukleotīdu abiogēno sintēzi, acīm redzama ir pirmsbioloģisko fosforilācijas procesu nozīme. Tāpēc liela uzmanība tika pievērsta jautājumam par to pirmējo savienojumu, kam piemīt fosforilējošas īpašības, iespēju veidoties abiogēni. Ortofosfātiem šādu īpašību nav, bet karsējot tie viegli kondensējas, veidojot pirofosfātus, trifosfātus un vairāku locekļu lineārus fosfātus, kas satur makroerģiskās fosfātu saites. Tātad šie savienojumi viegli sintezējas, un tāpēc var uzskatīt, ka tie ir aktīvi fosforilējošie aģenti — iespējamie funkcionālie ATF priekšteči.

Nākošais pirmsbioloģiskās evolūcijas etaps — sarežģītāku organisku savienojumu veidošanās, kas saistīta ar monomēru

polimerizāciju. Visas dzīvās šūnas sastāv no četru pamattipu makromolekulām: olbaltumvielām, nukleīnskābēm, lipīdiem un polisaharīdiem. No tām pašas sarežģītākās šūnas vielas ir olbaltumvielas un nukleīnskābes. Īsumā apskatīsim šo savienojumu abiogēno izcelsmi. Pierādīts, ka peptīdu veidošanās varēja notikt tiešā aminoskābju kondensācijā, iedarbojoties kādam noteiktam enerģijas avotam vai kondensējošam aģentam. Tie, apejot aminoskābju stadiju, varēja veidoties arī tieši no reaģētspējīgiem aminoskābju priekštečiem.

Vislielāko interesi izraisa dati par augstmolekulāro peptīdu (polipeptīdu) abiogēnās sintēzes iespējām. Pieņemot, ka organiskie savienojumi uz pirmatnējās Zemes ir izcēlušies termiski, S. Foks *(S. Fox)* mēģināja sopolimerizēt maisījumu, kas sastāvētu no 18 dabā sastopamām aminoskābēm. Karsējot aminoskābju bezūdens maisījumu 170°—180 °C temperatūrā 6—10 stundas, radās polipeptīdi, kuru daudzums atkarībā no apstākļiem bija 5—40%. Polimerizācijas procesu paātrināja fosforskābes vai polifosforskābes pievienošana. Šo skābju klātbūtnē polimerizācija notika stundas laikā 65 °C temperatūrā.

Iegūto polimēru struktūras un sastāva analīze parādīja, ka tie sastāv no 18 aminoskābēm, kuras ar peptīdu saitēm ir savienotas savā starpā. Sintezēto polimēru īpatnējā molekulu masa svārstās no 3000 līdz 10 000. Šo polimēru pirmējai struktūrai ir raksturīga noteikta aminoskābju secība ķēdē, kuru, iespējams, nosaka pašu aminoskābju struktūras īpatnības. Tāpēc var uzskatīt, ka pirmsbioloģiskās evolūcijas procesā noteiktu aminoskābju secību polipeptīdos varēja noteikt un ilgstoši saglabāt pašu aminoskābju īpašības bez nukleīnskābju līdzdalības.

S. Foka iegūtajiem polimēriem bija daudzas dabā sastopamajām olbaltumvielām tuvas īpašības:

1) mikroorganismi tās izmantoja par barības avotu *(Lactobacillus arabinosus)*;

2) deva pozitīvu biureta un ksantoproteīnu reakciju;

3) to elektroforētiskais kustīgums bija līdzīgs olbaltumvielu kustīgumam;

4) tos hidrolizēja proteināzes (tripsīns un himotripsīns);

5) hidrolizējot skābes, radās aminoskābju maisījums;

6) pievienojot amonija sulfātu, izgulsnējās no šķīduma;

7) saturēja 13,2% slāpekļa (slāpekļa saturs olbaltumvielās ir apmēram 16%);

8) tiem piemita katalītiskā aktivitāte;

9) spēja veidot mikrosistēmas, ko no apkārtējās vides norobežoja membrānveidīgi virsējie slāņi.

Šie augstmolekulārie polipeptīdi ir ļoti līdzīgi dabā sastopamajām olbaltumvielām, tāpēc tie tika nosaukti par proteinoīdiem (olbaltumvielām līdzīgi). Evolūcijā principiāli svarīgas bija šādas proteinoīdu īpašības: noteikta aminoskābju secība,

katalītiskā aktivitāte un spēja veidot no ārējās vides norobežotas mikrostruktūras. Noskaidrots, ka proteinoīdos monomēri ir noteiktā kārtībā, pateicoties specifiskām monomēru saistīšanas reakcijām ar augošo polipeptīdu ķēdi. Tas ļauj pieņemt, ka evolūcijas procesā olbaltumvielas ir izveidojušās pirms nukleīnskābēm un kādu laiku funkcionējušas bez nukleīnskābju dalības.

G. Šrams (*G. Schramm*) pierādīja, ka polinukleotīdi var izveidoties bez fermentu līdzdalības. Polinukleotīdu sintēze notika, ja nukleotīdus un nukleozīdus 60 °C temperatūrā fosforilēja un kondensēja fosforilējošu aģentu klātbūtnē. Izveidojušos polimēru īpatnējā molekulmasa bija no 15 000 līdz 50 000, to nukleotīdu ķēde sastāvēja no 60—200 nukleotīdiem. Tā tika iegūta poliadenilskābe, poliuridilskābe, policitidilskābe un to sopolimēri. Tādējādi eksperimentāli ir pierādīts, ka pirmatnējās Zemes apstākļos bija iespējama to bioloģiski svarīgo savienojumu (monomēru un polimēru) abiogēna sintēze, kuri tālāk kalpoja par izejmateriālu visu dzīvo organismu uzbūvei.

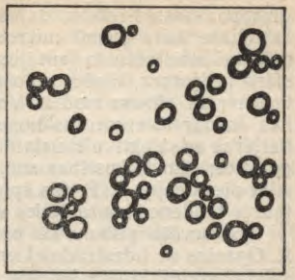
Šī jautājuma konspektīvā izklāsta nobeigumā jāatzīmē, ka minēto bioloģiski svarīgo savienojumu sintēze savā ziņā bija «jau bioķīmiski iepriekš noteikta». Paskaidrosim to ar sekojošu piemēru. 7. tabulā parādīta aminoskābju veidošanās dažādos apstākļos, iedarbojoties dažādiem enerģijas avotiem. Visās reakcijās sintezējās līdzīgi organiskie savienojumi, t. i., procesa virzību noteica ne tik daudz apstākļi, cik reaģējošo molekulu īpašības. Šis princips ir visa ķīmiskā evolūcijas procesa pamatā. Bez šaubām, tas zināmā mērā ierobežoja radušos organisko savienojumu spektru. Iespējams, ka sākumā šis spektrs bija plašāks, bet saglabājās tikai tie savienojumi, kuri ķīmiski izrādījās stabilāki, t. i., izturēja zināmu ķīmisku izlasi. Jēdzienam ķīmiskā izlase nav nekā kopīga ar jēdzienu bioloģiskā (Darvina) izlase, jo starp organiskām molekulām, protams, neeksistēja nekāda konkurence. Katras molekulas liktenis bija atkarīgs no tās stabilitātes apkārtējās vides apstākļos, un «priekšroku» ieguva izturīgākās molekulas. Mazāk izturīgās ātri sadalījās, izzūdot no organisko savienojumu uzkrājumu fonda.

Telpiski norobežotu sistēmu rašanās

Jau apskatītās oglekļa savienojumu ķīmiskās evolūcijas rezultātā organiskās vielas sāka uzkrāties senās Zemes hidrosfērā, kura sastāvēja no organisku un neorganisku komponentu šķīduma («pirmējā buljona»). Aprēķināts, ka organisko vielu koncentrācija Pasaules okeāna ūdeņos, kas bija radusies ķīmiskās evolūcijas procesā, varēja sasniegt 1%.

Dzīvībai raksturīgs ir tas, ka tā vienmēr ir saistīta ar noteiktām, no ārējās vides telpiski norobežotām struktūrām vai sistēmām. Dzīvība ar ārējo vidi ir pastāvīgā mijiedarbībā pēc vaļējo

(atklāto) sistēmu tipa. Var secināt, ka nākošais dzīvības izcelšanās evolūcijas etaps bija abiogēni sintezēto organisko savienojumu formēšanās noteiktās struktūrās. Arī šis evolūcijas posms mūsdienās nav tikai prāta iztēles produkts. Telpiski norobežotas atklātas sistēmas no dažādiem sākotnējiem komponentiem var iegūt eksperimentāli.



46. att. S. Foksa proteinoīdu mikrosfēras (pēc *Fox*, 1965)

S. Foks, atdzesējot ūdenī izšķīdušos proteinoīdus, ieguva mikroskopiskas daļiņas, kuras viņš nosauca par mikrosfērām. Šīm mikrosfērām bija noteikta iekšējā struktūra un virkne bioloģiskā ziņā interesantu īpašību. Holandietis H. G. B. de Jongs (*H. G. B. de Jong*), sajaucot gumiarābika un želatīna šķīdumus, novēroja mikroskopisku struktūru veidošanos, kuras nosauca par koacervāta pilieniem. Vēlāk tika pierādīts, ka koacervāti rodas, apvienojoties dažādiem polimēriem, piemēram, polipeptīdiem un polinukleotīdiem, pie tam koacervātu ieguvē galvenais nav vis komponentu iekšmolekulārās struktūras specifiskums, bet gan šo komponentu polimerizācijas pakāpe. Šādas telpiski norobežotas vaļējas sistēmas, kas uzbūvētas no polimēriem un kam, kā tas tālāk būs parādīts, piemīt spēja augt un veikt izlasi, tika nosauktas par protošūnām vai protobiontiem (probiontiem).

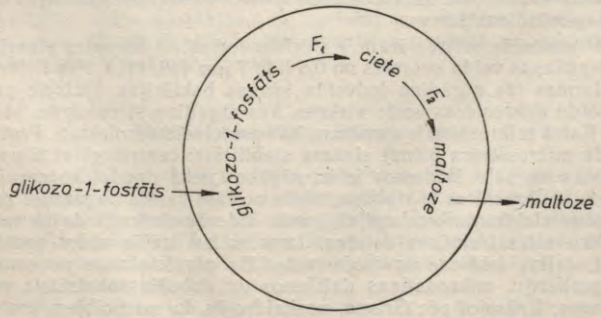
Pieņemot, ka mikrosfēra ir protošūnas modelis, īsi apskatīsim dažas mikrosfēru īpašības, jo izklāsta gaita ļauj evolūcijas procesu iedomāties kā sekojošus secīgus etapus: aminoskābes⟶proteinoīdi⟶mikrosfēras (protošūnas)⟶⟶⟶(?)⟶pirmējās šūnas⟶mūsdienu šūnas.

Proteinoīdu mikrosfērām ir sfēriska forma, to diametrs atkarībā no iegūšanas veida svārstās no 0,5 līdz 7 μm (46. att.). Pēc lieluma un formas tās atgādina lodveida formas baktērijas. Dažreiz proteinoīdu mikrosfēras veido virknes, kas atgādina streptokoku ķēdītes. Katrā mikrosfērā ir apmēram 10^{10} proteinoīdu molekulu. Proteinoīdu mikrosfērām piemīt zināma stabilitāte: centrifugējot tās nesadalās un sāļu šķīdumos ir izturīgākas nekā daudzi koacervāta pilieni. Mikrosfēras ir stabilas, tāpēc no tām varēja pagatavot preparātus elektronmikroskopijai, kurās izdevās saskatīt dažas mikrosfēru ultrastruktūras detaļas. Izmainoties ārējās vides apstākļiem, daļiņu iekšienē novēroja materiāla pārvietošanos no centra uz perifēriju, mikrodaļiņas dalīšanos un dubulta robežslāņa veidošanos. Krāsojot pēc Grama, noskaidrojās, ka no skābiem proteinoīdiem veidotās mikrosfēras ir gramnegatīvas, bet mikrosfēras, kuru sastāvā pietiekamā daudzumā ir bāziskie proteinoīdi, ir

grampozitīvas. Proteinoīdajās mikrosfērās konstatēta fermenta tipa aktivitāte, kura piemīt mikrosfēras veidojošiem proteinoīdiem. Tomēr, lai atrisinātu šo jautājumu, nepieciešams veikt tālākus mikrosfēru pētījumus, tāpēc protošūnas katalītisko aktivitāti apskatīsim koacervāta pilienu modelī. Var nosaukt vēl citas mikrosfēru īpašības, kas ir interesantas no evolūcijas viedokļa: mikrosistēmās ir barjeras ar selektīvu caurlaidību; mikrosfēras spēj dalīties un pumpuroties; tām ir kustības spēja, kas palielinās, mikrosfēru suspensijai pievienojot ATF; tās spēj augt, pieaugot mikroda|iņas masai; tām ir tendence kontaktēties vienai ar otru.

Koacervāta pilienu kā pirmšūnas organizācijas modeli pētīja A. Oparins ar līdzstrādniekiem. Parasti koacervāta pilienus iegūst, salejot pretēji lādētu koloīdu šķīdumus, piemēram, želatīna ar gumiarābika, histona un RNS, histona un želatīna utt. Samaisot homogēnas izcelsmes šķīdumus, veidojas sfēriskas daļiņas (koacervāta pilieni). Polimēru koncentrācija pilienā ir par vienu vai divām pakāpēm augstāka nekā apkārtējā šķīdumā. Koacervāta pilieni no šķīduma ir atdalīti ar skaidri izteiktu virsmu, tomēr tie no vides spēj selektīvi uzņemt dažas vielas — aminoskābes, cukurus, mononukleotīdus —, kā arī izdalīt vidē tajos notiekošo reakciju produktus.

Viens no interesantākajiem eksperimentiem ar koacervātu pilieniem bija šāds: koacervātos, kuri bija izveidoti no histona un gumiarābika, ievadīja fermentu fosforilāzi. Pēc tam koacervātu pilienus ievietoja glikozo-1-fosfāta šķīdumā, kur tie absorbēja šķīduma glikozo-1-fosfātu. Vienlaicīgi ar glikozo-1-fosfāta absorbciju tajos notika fermentatīva glikozo-1-fosfāta pārvēršana cietē, kuras uzkrāšanās rezultātā palielinājās piliena izmēri. Ja koacervāta pilienos ievadīja divus fermentus (fosforilāzi un β-amilāzi), tad notika s e c ī g a fermentatīva glikozo-1-fosfāta pārvēršana cietē un tālāka tās pārvēršana maltozē, kura no piliena difundēja šķīdumā



47. att. Cietes sintēze un hidrolīze koacervāta pilienā:
f_1 — fosforilāze; f_2 — β-amilāze (pēc *Oparina*, 1976)

(47. att.). Piemēri liecina, ka koacervāta pilieni ir labs vaļējās sistēmas modelis. Tie no apkārtējās vides spēj uzņemt vielas un enerģiju, pārvērst tos sintēzes vai sadalīšanās produktos; sintēzes produkti ieiet piliena sastāvā un nodrošina tā pieaugšanu, bet sadalīšanās produkti izdalās vidē. Fermentatīvo reakciju ātrums koacervāta pilienos ir ievērojami augstāks nekā homogēnos šķīdumos. Sevišķi spilgti atšķiras divu saistītu fermentu darbības ātrumi. (Fermentu kopējās darbības ātrums koacervātā daudzkārt pārspēj to ātrumu homogēnos apstākļos.) Eksperimenti ar koacervātiem parādīja, ka dzīvajās sistēmās ļoti svarīga ir virsmolekulārā strukturālā organizācija. Sevišķa nozīme tai ir šūnas katalizatoru funkcionēšanā.

Ar koacervāta pilienu modeli tika pierādīta pilienu iekšējās organizācijas līmeņa saistība ar pilienu spēju augt. Izrādījās, ka pilnīgi vienādos apstākļos pilieni, kuriem eksperimentos ir radīta pilnīgāka iekšējā organizācija, aug ātrāk nekā pilieni ar zemāku iekšējās organizācijas līmeni. Pēdējiem raksturīga arī zemāka stabilitāte un ātrāka sadalīšanās. Protams, abu tipu koacervāta pilienu tālākais liktenis nav vienāds. Acīm redzama ir to koacervāta pilienu priekšrocība, kuri ārējās vides apstākļos ir stabilāki un kuriem ir ilgāks eksistences laiks. Šeit ir saskatāma jauna likumsakarība, kura radusies telpiski norobežotu vaļēju sistēmu (protošūnu) rašanās un attīstības posmā; to var uzskatīt par pārejas posmu no ķīmiskās uz bioloģisko evolūciju. Šī posma likumsakarību var apzīmēt par pirmsbioloģisko dabisko izlasi (pēc A. Oparina). Veidojoties pirmējiem dzīvajiem organismiem, šajā etapā izveidotā likumsakarība bija visas tālākās protošūnu evolūcijas pamats.

Jaunās telpiski norobežotās sistēmas ar noteiktu struktūras organizācijas līmeni ieguva arī jaunas īpašības, kādu nebija to veidojošiem organiskajiem savienojumiem. Šīs īpašības (metabolisma iedīgļi, struktūras pašuzturēšanas un augšanas spēja) ir raksturīgas augstākam matērijas organizācijas līmenim. Tāpēc šīs īpašības var uzskatīt par to īpašību dīgļiem, kuru attīstības rezultātā radās dzīvie organismi. Jaunajām bioloģiskajām īpašībām atbilst arī jaunās bioloģiskās likumsakarības, arī pirmsbioloģiskā dabiskā izlase.

Protošūnas evolūcija

No visu procesu kopuma, kuru rezultātā radās pirmējās dzīvās šūnas, apskatīsim tikai trīs galvenos: dzīvo organismu asimetrijas izveidošanos; katalītiskās aktivitātes rašanos un evolūciju; matrices sintēzes sākšanos.

Optiskās aktivitātes rašanās. Dabā ir sastopami vairāki telpiskās izomērijas (stereoizomērijas) veidi. Viens no tiem ir saistīts ar molekulā esošā oglekļa atoma asimetriju, t. i., oglekli, kam ir četras dažādas grupas. Šādiem izomēriem ir vienādas fizikālās un ķīmiskās īpašības, bet polarizācijas gaismas plakni tie var griezt

vai nu pa labi, vai pa kreisi. Atkarībā no tā izšķir labos un kreisos optiskos stereoizomērus.

Organiskajos savienojumos, no kuriem uzbūvēts organisms, ir pārstāvēts tikai viens no iespējamajiem aktīvajiem stereoizomēriem. Tā ir pazīme, pēc kuras atšķiras visi dzīvie organismi no nedzīvās dabas. Organismi spēj sintezēt un uzkrāt tikai vienu stereoizomēru. Piemēram, visu dabā sastopamo olbaltumvielu sastāva aminoskābes ir L formas (stereoizomēri, kuri polarizācijas gaismas plakni griež pa kreisi), izņemot pašu vienkāršāko aminoskābi glicīnu, kura nav optiski aktīva. Tajā pašā laikā, sintezējot organiskās vielas laboratorijas apstākļos, vienmēr veidojas abu stereoizomēru viendabīgs maisījums, ko sauc par racēmisko maisījumu. Šeit parādās principiālā atšķirība starp organisko vielu sintēzi dzīvās šūnās un laboratorijas apstākļos. Pirmajā gadījumā biosintētiskās reakcijas produkts ir viela ar vienu noteiktu optisku formu, bet otrajā gadījumā reakcijas produkts ir sintezētās vielas abu optisko formu viendabīgs maisījums.

Mūsdienās asimetrisko organisko vielu sintēze šūnās notiek uz tajās jau esošās asimetrijas bāzes. Rodas jautājums, kā gan asimetriskā sintēze radās pirmo reizi. Mūsdienu literatūrā var atrast diezgan daudz hipotēžu, kas izskaidro optiskās aktivitātes rašanos. Pirmos mēģinājumus specifiski sintezēt vai noārdīt optiski aktīvas vielas, iedarbojoties uz tām ar aplī polarizētu gaismu, XX gs. sākumā veica J. Vant Hofs *(J. Van't Hoff)*. Viņa pētījumus turpināja virkne zinātnieku. Neskatoties uz to, ka stereoķīmiskais efekts, kas radās šajos mēģinājumos, bija niecīgs, tika pierādīta šo procesu iespējamība. Pašreiz ir zināmi dažādi asimetrisko organisko vielu abiogēnās sintēzes ceļi. Pēc Dž. Bernala *(J. Bernal)* domām, viens šīs sintēzes veids ir organisko vielu asimetriskā sintēze uz nesimetrisku kvarca kristālu virsmas. Šis pieņēmums tika apstiprināts eksperimentāli.

Tātad mūsdienās ir pierādīts, ka organisko vielu pirmējā asimetriskā sintēze principā ir iespējama. Jāveic tālāki vispusīgi pētījumi, lai noskaidrotu, kad radās asimetriskās sintēzes spēja (vai tas notika nelielu organisko molekulu, to polimēru līmenī vai arī vēlāk — protošūnu evolūcijas procesā, tām selektīvi absorbējot atsevišķus optiskos izomērus no apkārtējās vides).

Katalītiskās aktivitātes rašanās un evolūcija. Analizējot iepriekš izklāstīto materiālu, ir redzams, ka jau telpiski norobežotajām vaļējām sistēmām piemita primitīvs metabolisms, jo šo sistēmu struktūras organizācija radīja labvēlīgus apstākļus bioķīmisko reakciju pakāpeniskai norisei. Vienus no šo reakciju produktiem protošūna asimilēja, citus izdalija vidē. Rezultātā notika protošūnas tilpuma un masas palielināšanās, kas savukārt izraisija skaldīšanos («dalīšanos») un meitas protošūnu rašanos. Iespējams, ka izveidojušās jaunās protošūnas mijiedarbībā ar ārējo vidi saglabāja zināmu specifiskumu, absorbējot noteiktus ārējās vides komponentus un pārveidojot tos zināmā virzienā. Ja

zināma īpašību nemainība saglabājas vairākās protošūnas paaudzēs, tad varam uzskatīt, ka notiek īpašību noturības («iedzimtības») spējas formēšanās. Protošūnas, atrazdamās nepārtrauktā pirmsbioloģiskās dabiskās izlases ietekmē, evolūcijas gaitā pilnveidoja savas metabolisma spējas, t. i., noteikta priekšroka bija tām protošūnām, kuru «metabolisma aparāts» bija vairāk piemērots ārējās vides apstākļiem, nodrošināja aktīvāku vielu maiņu un līdz ar to arī intensīvāku noteiktā protošūnu tipa populācijas pieaugumu.

Zināms, ka mūsdienu šūnu metabolisma pamatā ir augsti organizēts katalītiskais aparāts. Tādēļ protošūnas evolucionārā attīstība ir saistīta ar katalītiskā aparāta attīstību un pilnveidošanos. Pirmie protošūnām pieejamie katalizatori bija salīdzinoši vienkārši ārējās vides organiskie un neorganiskie savienojumi. Labi zināma dažu metālu sāļu spēja paātrināt ūdeņraža pārnešanas reakcijas. Tomēr šo neorganisko savienojumu katalītiskā aktivitāte ir ļoti zema. Izrādījās, ka to var ievērojami paaugstināt, neorganiskos savienojumus saistot ar dažām organiskām molekulām. Piemēram, dzelzs joni ūdeņraža pārnešanas reakciju var paātrināt pavisam nedaudz, bet, ja dzelzi iekļauj porfirīna gredzenā, tad šā kompleksa (hēma) katalītiskā aktivitāte salīdzinājumā ar dzelzs jona aktivitāti pieaug 1000 reizes. Varam uzskatīt, ka pirmsbioloģiskās dabiskās izlases ietekmē protošūnas evolūcijas procesā katalizatoru pilnveidošanās notika līdzīgi. Šeit jāpasvītro, ka katalītiskās aktivitātes evolūcija varēja notikt tikai pēc šo katalizatoru ieslēgšanas protošūnas metaboliskā aparāta sistēmā. (Katalizatoru molekulas, kas atrodas brīvi šķīdumā, evolucionēt nevar, jo molekulām, kas spēj sliktāk vai labāk katalizēt noteiktas reakcijas, nerodas nekādas priekšrocības salīdzinājumā ar tām molekulām, kurām katalītiskā aktivitāte nepiemīt.) Izlase iedarbojas tikai uz veselām sistēmām — protošūnām —, un, ja izveidojusies katalītiskā aktivitāte radīja kādas priekšrocības, tad protošūnas labāk auga, vairojās un, protams, dominēja noteiktā evolūcijas posmā.

Mūsdienu kofermenti (adenīna un flavīna atvasinājumi, koferments A u. c.) radās, apvienojoties dažādām (organiskām un neorganiskām) molekulām. Pašreiz funkcionējošo kofermentu skaits ir neliels. Tie ir universāli visos dzīvos organismos esoši katalizatori.* Mūsdienu kofermentu universālās īpašības liecina par to, ka tie radušies metabolisma aparāta formēšanās procesa sākumā, bet kofermentu stabilitātes saglabāšanās tik ilgā evolūcijas procesa laikā liecina, ka šis variants vislabāk izpildīja konkrēto uzdevumu. Sākumā protošūnas bija pilnīgi heterotrofas un droši vien sarežģītos kofermentus uzņēma tieši no vides. Tikai ievērojami vēlāk pro-

---

* Sākotnēji kofermentu skaits droši vien bija ievērojami lielāks, bet vēlāk ievērojams kofermentu daudzums tika aizvietots ar pilnīgākiem katalizatoriem — fermentiem.

tošūnas (vai — vēl labāk — attīstītas šūnas) sāka patstāvīgi sintezēt kofermentus.

Tālākā metabolisma sarežģīšanās, sazarojoties tā saliktajiem ceļiem, prasīja precīzāku bioķīmisko reakciju secības saskaņošanu. Salīdzinot ar mūsdienu fermentiem, kofermentiem bija ievērojami zemāka katalītiskā aktivitāte. Tiem nepiemita substrātu specifiskums, tādēļ tie vairs neatbilda kādas noteiktas šūnu metabolisma attīstības pakāpes prasībām. Tāpēc tos nomainīja vai papildināja spēcīgāki un pilnīgāki katalizatori — fermenti. Visticamāk, ka evolūcijas procesā mūsdienu fermentu priekštečiem vispirms parādījās katalītiskā aktivitāte, bet substrāta specifiskums radās ievērojami vēlāk. Par mūsdienu fermentu priekštečiem var uzskatīt vienkāršos peptīdus. Patlaban ir eksperimentāli apstiprināta peptīdu spēja paātrināt noteiktas reakcijas, piemēram, hidrolīzi, dažādu savienojumu aminēšanu un α-ketoskābju karboksilēšanu. Fermentu olbaltumvielas izveidojās, to pirmējai, otrējai un trešējai struktūrai iespējami labi pielāgojoties veicamajām funkcijām.

Dzīvo organismu izveidošanās procesā jāmin vēl viens svarīgs notikums — **matrices sintēzes sākšanās.** Kā zināms, mūsdienās nukleīnskābju funkcija šūnās ir informācijas saņemšana, uzglabāšana un nodošana nākošajām paaudzēm. Bez nukleīnskābēm nevar notikt «atcerēšanās» un precīza visu šūnas īpašību atjaunošanās.

Modeļu eksperimentos tika pierādīta salīdzinoši vienkāršā un vieglā telpiski norobežotu sistēmu izveidošanās, kuru formēšanos neietekmēja komponentu iekšmolekulārā struktūra, svarīga bija tikai to polimerizācijas pakāpe. Otrs moments, kuru minējām, apspriežot proteinoīdu īpašības, ir zināma aminoskābju secības noteiktība polipeptīdu ķēdēs, kas ir atkarīga no pašu proteinoīda sastāvā ietilpstošo aminoskābju īpašībām. Var secināt, ka evolūcijas sākuma posmos protošūnas varēja rasties un nodot pēctečiem informāciju bez nukleīnskābju piedalīšanās. (Informācija bija ieslēgta pašos proteinoīdu tipa polipeptīdos.)

Tālākā polipeptīdu struktūras sarežģīšanās un funkciju pilnveidošanās izraisīja noteiktu aminoskābju grupējumu rašanos. Šīm aminoskābēm bija protošūnai derīga katalītiskā aktivitāte. Tomēr «pilnveidotāka» polipeptīda izveidošanās protošūnai deva priekšrocības tikai tajā gadījumā, ja, šūnai daloties, tika nodrošināta noteikta aminoskābju secība poleptīdā, t. i., ja to varēja nodot meitas protošūnām. Ja tas nebija iespējams, tad radušies «veiksmīgie» aminoskābju grupējumi polipetīdā, protošūnām daloties, izzuda. Tādēļ, lai varētu notikt tālāka progresīvā evolūcija, protošūnām bija jārada speciāls aparāts, kas vairākās protošūnu paaudzēs nodrošinātu pietiekami precīzu polipeptīdu reproducēšanos ar noteiktu aminoskābju secību. Rezultātā formējās principiāli jauns sintēzes mehānisms — matrices sintēze. Tā pamatojās uz jaunas organisko vielu grupas — polinukleotīdu īpašību izmantošanu.

Polinukleotīdu galvenā īpašība ir precīza reproducēšanās. Ar modeļu eksperimentiem pierādīts, ka par matrici var kļūt polinukleotīdu ķēde. Šī matrice saista brīvos nukleotīdus. Sajaucot AMF ar poliuridilskābi, AMF brīvās molekulas ar ūdeņraža saitēm, kas veidojas starp komplementārām bāzēm, piesaistās pie poliuridilskābes atlikumiem. Rezultātā rodas spirālveida struktūra. Tādas pašas noturīgas komplementāras spirāles rašanos novēroja, sajaucot policitidilskābi ar guanozīnmonofosfātu. Komplementāru polinukleotīdu sintēze var notikt tikai tad, ja starp mononukleotīdiem, kas saistīti ar matrici, rodas starpnukleotīdu saites. Modeļu eksperimentos pierādīts, ka šādas saites var rasties bez jebkādu fermentu piedalīšanās. Tātad polinukleotīdi varēja kalpot kā matrice komplementāru polinukleotīdu nefermentatīvai sintēzei.

Visneskaidrākais jautājums — kādā veidā polinukleotīdu molekulās radās un nostiprinājās informācija par olbaltumvielu struktūru, t. i., par visām šūnas īpašībām. Ir dati, ka starp diviem polimēru tipiem — poliaminoskābēm un polinukleotīdiem — pastāv specifiska mijiedarbība. Šīs mijiedarbības raksturs atkarīgs no aminoskābju un nukleotīdu sastāva. Pamatojoties uz to, ir izteikta hipotēze, ka principā poliaminoskābes un polinukleotīdi protošūnā varēja viens otru «pazīt». Lai starp tiem nodibinātu noteiktus informatīvus sakarus, vispirms bija nepieciešama specifiska šo polimēru kompleksu veidošanās. Nav izslēgts, ka pirmajos etapos informācijas plūsma gāja abos virzienos (polinukleotīds⇄protoolbaltumviela) un tādā veidā nostiprinājās savstarpējie sakari starp noteiktu aminoskābju secību protoolbaltumvielās un nukleotīdu secību polinukleīnskābēs. Vēlāk informācijas plūsma kļuva vienvirziena (polinukleotīds⟶protoolbaltumviela).

Vēl nav noskaidrots jautājums par to, kādā evolūcijas procesa posmā nukleīnskābes sāka uzkrāt informāciju par olbaltumvielu struktūru. Pēc viena uzskata, evolūcijas sākuma posmā informācijas molekulu lomu pildīja olbaltumvielām līdzīgas molekulas, un pirmās primitīvās šūnas funkcionēja bez nukleīnskābēm. (Šim variantam tika pievērsta galvenā vērība, jo tas ir eksperimentāli labāk izpētīts.) Otra hipotēze — pirmās radās nukleīnskābes, un vēlāk uz tajās esošās informācijas bāzes izveidojās olbaltumvielas («gēnu dzīvības» hipotēze).*

* Šīs hipotēzes autors ir amerikāņu ģenētiķis H. Mellers *(H. Muller)*. Viņš izteica domu, ka dzīve sākas ar gēna vai gēnu grupas abiogēnu izveidošanos. Membrānas un katalītiski aktīvas olbaltumvielas parādījās vēlākos etapos. Šo hipotēzi it kā apstiprina divi apsvērumi: pirmais balstās uz mūsdienu priekšstatu par vīrusu molekulāro struktūru un reproducēšanos, bet otrais — uz mononukleotīdu polifunkcionālajām īpašībām. Ir labi zināms, ka nukleotīdi ne tikai veido šūnas ģenētisko aparātu, bet piedalās arī visdažādākajās metabolisma reakcijās: pārnes enerģiju (ADF, ATF), elektronus un ūdeņraža atomus (NAD, NADF, FMN, FAD), cukurus, acilgrupas u. c. Pēc šo nukleotīdu īpašību konstatēšanas tika izteikta doma, ka pašā sākumā varēja rasties galvenokārt no mononukleotīdiem un polinukleotīdiem sastāvoša dzīvības forma.

Tām dzīvības formām, kuras radās uz «olbaltumvielu pamata», nebija informācijas pārnesējas sistēmas, kas izmanto nukleīnskābju īpašības. Tāpēc uz «olbaltumvielu pamata» radušās dzīvības formas bija nestabilas. Savukārt «gēnu dzīvība» nevarēja evolucionēt bez to olbaltumvielu piedalīšanās, kurām piemīt katalītiskā aktivitāte. Pagaidām nav zināms, kā radās no olbaltumvielām un nukleīnskābēm sastāvošas dzīvības formas. Skaidrs, ka abu savienojumu tipu «satikšanās» iesāka evolūcijas posmu, kurā savstarpējas mijiedarbības procesā notika olbaltumvielu un nukleīnskābju sintēzes iekšējo mehānismu un kodu formēšanās.

*

* *

Mūsu uzdevums nebija apskatīt visus procesus, kuru darbības rezultātā protošūnas pārvērtās par pirmatnējām šūnām. Būtībā nav noskaidrota šūnu metabolisma un reproducēšanās mehānismu rašanās. Tālāko dzīvo šūnu evolūcijas procesu var iedomāties daudz vieglāk, jo mūsdienu prokariotās dzīvības formas ir līdz mums nonākušās evolūcijas «pēdas».

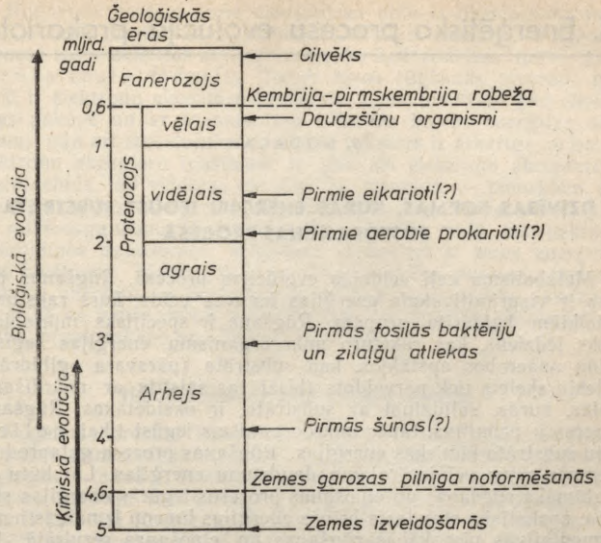
Paleontoloģijas dati par dzīvības izcelšanos uz Zemes

Iegūtie dati liecina, ka Zemes garozas galīgā noformēšanās notika pirms apmēram 4,6 miljardiem gadu. Mūsu ziņas par dzīvības rašanās un attīstības vēsturi attiecas galvenokārt tikai uz pēdējo, apmēram 600 milj. gadus garo periodu. Pārējais laika posms — aptuveni 90% no visas Zemes eksistences vēstures — dzīvības izcelšanās un attīstības jautājumu pētīšanā būtībā ir balta lapa.

Molekulārā paleontoloģija pēta seno nogulu organiskās vielas. Te ir iegūti interesanti rezultāti, bet grūtības rada iegūto rezultātu interpretācija, t. i., nav drošu kritēriju, pēc kuriem varētu pamatot konstatēto organisko atlieku biogēno vai abiogēno izcelšanās veidu. Ļoti interesanti atradumi ir Dienvidāfrikas nogulu iežos, kuru vecums ir vairāk nekā 3 miljardi gadu. Šajos iežos atrastas pārakmeņojušās niecīgu struktūru atliekas, kuras atgādina mūsdienu baktērijas. Šīs nūjiņveidīgās mikrostruktūras (0,5×0,25 μm) nosauktas par *Eobacterium isolatum*. Elektronmikroskopā tām ir konstatēts mūsdienu baktēriju apvalkiem līdzīgs divslāņu šūnas apvalks.

Citos iežos, kuru vecums arī ir apmēram 3 miljardi gadu, atrasti stromatolīti (stromatolīti — savdabīgi kaļķakmens veidojumi, kurus uzskata par seno fotosintezējošo organismu — zilaļģu — dzīvības norišu produktiem).

Ja pieņemam, ka iežos atrastās fosilās atliekas tiešām ir senie prokariotie mikrorganismi (baktērijas vai zilaļģes) vai to dzīvības norišu produkti, tad jāatzīst, ka jau tajā laikā pilnībā bija noformējušās tās dzīvības formas, kuras «pēdu» veidā nonākušas līdz mūsu



48. att. Atsevišķu bioloģiskās evolūcijas posmu shematisks attēls laikā (pēc *Oparina,* 1976; *Fox, Dose,* 1975; *Lehninger,* 1974)

dienām. Jāsecina, ka dzīvībai uz Zemes, rēķinot atpakaļ, vajadzēja rasties laika posmā no 4,6 līdz 3 miljardiem gadu. Atsevišķu evolūcijas posmu shematisks attēls laikā dots 48. att.

Jādomā, ka Zemes atmosfēras skābekli ir veidojušas zilaļģes (ciānbaktērijas). Sākumā visu zilaļģu izdalīto skābekli absorbēja Zemes garoza, kurā notika intensīvi oksidēšanās procesi. Pēc mūsdienu ģeoloģiskajiem datiem, tikai vidējā protozoja skābekļa daudzums atmosfērā sasniedza 1% no tagadējā atmosfēras skābekļa daudzuma. Uz to laiku tad arī var attiecināt pirmo aerobo prokariotu izveidošanos.

III. Enerģētisko procesu evolūcija prokariotos

9. NODAĻA

DZĪVĪBAS FORMAS, KURAS ENERĢIJU IEGŪST SUBSTRĀTA FOSFORILĀCIJAS PROCESĀ

Metabolisma ceļi veidojās evolūcijas procesā. Rūgšanas process ir visprimitīvākais enerģijas ieguves veids, kurš raksturīgs noteiktām baktēriju grupām. Rūgšana ir specifisks mikrobioloģisks jēdziens, kas raksturo mikroorganismu enerģijas ieguves veidu anaerobos apstākļos, kad substrāta (pārsvarā ogļhidrātu) oglekļa skelets tiek pārveidots (bieži tas saistīts ar noārdīšanu) vielās, kuras, salīdzinot ar substrātu, ir oksidētākas. Rūgšanas process ir primitīvs, tāpēc mikroorganisms iegūst tikai n e l i e l u daļu substrāta ķīmiskās enerģijas. Rūgšanas procesa galaprodukti vienmēr satur vēl ievērojamu daudzumu enerģijas. Lai būtu uzskatāmāka rūgšanas un elpošanas procesos iegūtās enerģijas starpība, apskatīsim standarta brīvās enerģijas līmeņu izmaiņas homofermentatīvās pienskābās rūgšanas un elpošanas rezultātā, kad izmantots viens un tas pats enerģētiskais substrāts (glikoze):

$$C_6H_{12}O_6 \xrightarrow{\text{rūgšana}} 2C_3H_6O_3 \qquad C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \xrightarrow{\text{elpošana}} 6CO_2 + 6H_2O$$

$$\Delta G_0' = -47{,}0 \text{ kcal} \qquad \Delta G_0' = -686{,}0 \text{ kcal}$$

Homofermentatīvās pienskābās rūgšanas procesā no vienas saraudzētās glikozes molekulas sintezējas divas ATF molekulas; elpošanas procesā, pilnīgi oksidējot glikozes molekulu, veidojas 38 ATF molekulas. Abos gadījumos ATF makroerģiskajās fosfāta saitēs uzkrājas apmēram 40% brīvās enerģijas.

Rūgšanas procesam raksturīga saraudzējamā substrāta saistīta oksidēšanās-reducēšanās bez skābekļa līdzdalības, t. i., tas ir atkarīgs tikai no iekšējām substrāta oksidēšanās-reducēšanās spējām. Rūgšanas procesā notiek zināmi substrāta iekšmolekulārie un starpmolekulu pārgrupējumi, kuru rezultātā daļa enerģijas izdalās un uzkrājas ATF molekulās. Saraudzēt var diezgan daudz savienojumu — ogļhidrātus, spirtus, organiskās skābes, aminoskābes. Vispār pret rūgšanas substrātiem prasības ir augstākas nekā pret oksidēties spējīgiem substrātiem. Ķīmiska viela var tikt saraudzēta tikai tad, ja tā satur nepilnīgi oksidētus (vai reducētus) oglekļa atomus. Tad ir iespējami tālāki oksidēšanas-reducēšanas pārveidojumi starp substrāta molekulām vai arī vienas un tās pašas molekulas atsevišķiem atomiem.

Rūgšanas procesa tiešā enerģētiskā daļa ir oksidēšanas norises, jo tikai oksidēšanās reakcijās izdalās enerģija. Rūgšanas procesā tās ir saistītas ar visprimitīvāko fosforilācijas tipu — substrāta fosforilāciju. Tomēr visos rūgšanas procesos galvenā ir elektronu akceptoru problēma. Gala rezultātā gan oksidācijas pakāpe un ar to saistītais izdalītās brīvās enerģijas daudzums, gan arī izveidojušos produktu raksturs ir atkarīgs no galējo elektronu akceptoru īpašībām. Ja galējais elektronu akceptors ir acetaldehīds, tad veidojas etanols, ja piruvāts, — pienskābe. Akceptējot elektronus, izveidojušies reducētie organiskie savienojumi no mikroorganismu šūnām izdalās apkārtējā vidē, kur uzkrājas ievērojamos daudzumos. Rūgšanas procesiem ir zems enerģētiskais iznākums. Tāpēc, lai šūnas biosintētiskos procesus nodrošinātu ar enerģiju, ir jāpārstrādā ievērojami substrāta daudzumi. Atkarībā no vidē uzkrātā produkta izšķir pienskābo, spirta, sviestskābo, propionskābo un citu tipu rūgšanas.

Homofermentatīvā pienskābā rūgšana

Rūgšanas procesu izklāstu sāksim ar evolucionāri visvecākās un pašas primitīvākās rūgšanas — homofermentatīvās pienskābās rūgšanas — analīzi. Homofermentatīvās pienskābās rūgšanas bioķīmisko reakciju secību sauc arī par glikolīzi*, fruktozodifosfāta ceļu (FDF) vai Embdena—Meijerhofa—Parnasa (EMP) ceļu pēc to pētnieku vārdiem (*H. Embden, O. Meyerhof*, Я. О. Парнас), kas deva lielu ieguldījumu šo procesu izpētē). Homofermentatīvās pienskābās rūgšanas vispārējā shēma parādīta 49. attēlā.

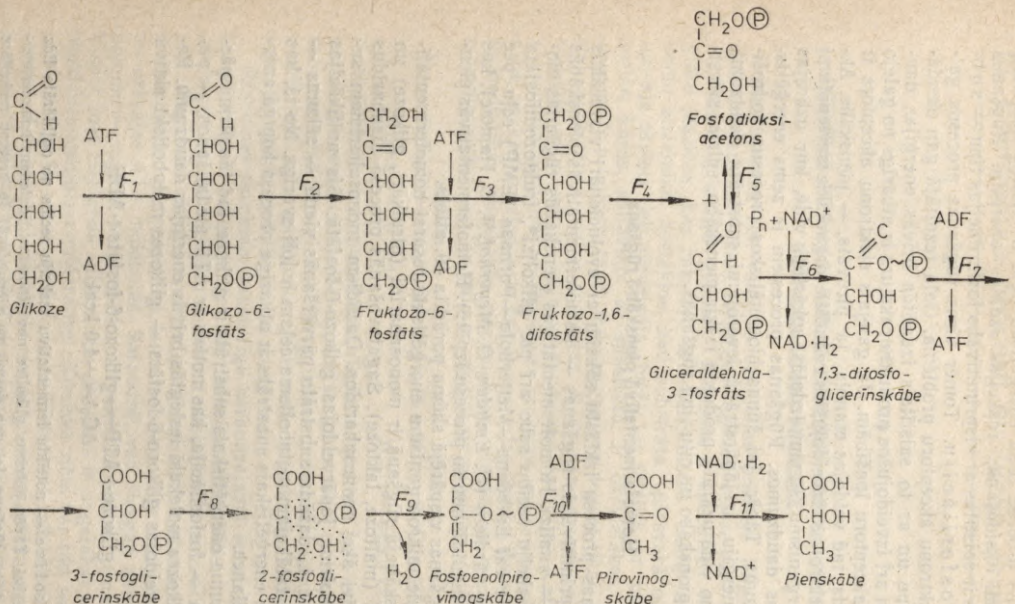
Galvenie mikroorganismu enerģētiskie resursi homofermentatīvajā pienskābajā rūgšanā ir monosaharīdi (pirmkārt, glikoze) un disaharīdi (maltoze, laktoze). Sagatavošanās procesā disaharīdus fermentatīvi šķeļ monosaharīdos. Dažādiem monosaharīdiem savukārt vispirms jāpārveidojas glikozo-6-fosfātā. Šis unifikācijas moments, t. i., dažādu substrātu pārvēršanās vienā — sākuma — substrātā, tālākajam metabolisma ceļam ir ļoti svarīgs. No tā, kas ir sākuma enerģētiskais substrāts, ir atkarīga procesa kopīgā enerģētiskā bilance.

Ja sākuma enerģētiskais substrāts ir glikoze, tad tās pirmā pārveidošana — fosforilācija, kas notiek ar ATF piedalīšanos, — palielina glikozes molekulā ieslēgtās brīvās enerģijas daudzumu. Rezultātā izveidojas glikozo-6-fosfāts — glikozes metaboliski aktīvā forma:

$$\text{glikoze} + \text{ATF} \longrightarrow \text{glikozo-6-fosfāts} + \text{ADF}$$
$$\Delta G_0' = -4{,}0 \text{ kcal}$$

---

* Glikolīze — noteikta fermentatīvu reakciju secība no ogļhidrāta līdz pirovīnogskābei. Tāpēc jēdziens glikolīze nav sinonīms jēdzienam homofermentatīvā pienskābā rūgšana, lai gan desmit no vienpadsmit šo procesu reakcijām ir identiskas.



49. att. Homofermentatīvās pienskābās rūgšanas vispārēja shēma:

f_1 — heksokināze; f_2 — glikozofosfātizomerāze; f_3 — fosfofruktokināze; f_4 — fruktozo-1,6-difosfātaldolāze; f_5 — triozofosfātizomerāze; f_6 — gliceraldehīda-3-fosfātdehidrogenāze; f_7 — fosfoglicerātkināze; f_8 — fosfogliceromutāze; f_9 — enolāze; f_{10} — piruvātkināze; f_{11} — laktātdehidrogenāze (pēc *Dagley, Nicholson,* 1973)

Apmēram puse makroenerģiskās fosfāta saites enerģijas cieši saistās glikozo-6-fosfāta molekulā, pārējā enerģija izdalās apkārtējā vidē.

Ja sākuma enerģētiskais substrāts ir laktoze, pirmā metabolisma reakcija ir tās fermentatīva šķelšana ar β-galaktoksidāzi D-galaktozē un D-glikozē. D-galaktoze pēc tam tiek fosforilēta. Šo fosforilācijas procesu katalizē galaktokināze:

$$\text{D-galaktoze} + \text{ATF} \longrightarrow \text{D-galaktozo-1-fosfāts} + \text{ADF}$$

Pēc tam D-galaktozo-1-fosfāts pakāpenisku reakciju rezultātā, kurās UTF piedalās kā koferments, pārvēršas glikozo-1-fosfātā.

Dažām *Lactobacillus* ģints baktērijām ir ferments maltozofosforilāze, kas katalizē šādu reakciju:

$$\text{maltoze} + H_3PO_4 \rightleftarrows \text{glikozo-1-fosfāts} + \text{glikoze}$$

Šīs reakcijas rezultātā disaharīds maltozē tiek šķelts divās glikozes molekulās, viena no tām ir fosforilētā formā. Jāpasvītro, ka šajā reakcijā fosforilētās glikozes molekula sintezējas bez ATF izmantošanas.

Ja glikolīzes procesā izmantojamais sākuma enerģētiskais substrāts ir polisaharīds — glikogēns vai ciete —, tad pirmais tā izmantošanas etaps ir glikozes atlikuma fosforilītiskā atšķelšana, kas notiek pēc sekojošas shēmas:

$$(\text{glikoze})_n + HPO_4^{2-} \longrightarrow (\text{glikoze})_{n-1} + \text{glikozo-1-fosfāts}^*$$

Ja substrāts nav glikoze, sagatavošanas reakciju rezultātā no pārējiem ogļhidrātiem sākumā izveidojas glikozo-1-fosfāts, kas pēc tam pārvēršas glikozo-6-fosfātā. Fosfāta grupas pārnešanu no 1. uz 6. pozīciju katalizē fosfoglikomutāze. Tālākā glikozo-6-fosfāta pārveidošana vienmēr noris vienādi, un sākuma enerģētiskais substrāts to neietekmē. Glikozo-6-fosfāta molekula izomerizējas fruktozo-6-fosfāta molekulā. Reakcijā notiek nelielas brīvās enerģijas izmaiņas, tādēļ šī reakcija viegli var notikt abos virzienos:

$$\text{glikozo-6-fosfāts} \rightleftarrows \text{fruktozo-6-fosfāts}$$

Fruktozo-6-fosfāts fosforilējas 1. pozīcijā. Fosfāta donors ir ATF. Šūnās reakcija praktiski ir neapgriezeniska:

$$\text{fruktozo-6-fosfāts} + 2\text{ATF} \longrightarrow \text{fruktozo-1,6-difosfāts} + \text{ADF}$$

Otrējā molekulas fosforilācija vēl vairāk aktivē heksozi. Reakciju katalizē regulējams ferments — fosfofruktokināze. Fosfofruktokināzes aktivitāti inhibē ATF, bet stimulē ADF un fosfāts. Augsta ATF : ADF attiecība šūnā inhibē šo fermentu un līdz ar to sama-

---

* Glikolīzes procesā polisaharīdus izmanto dažas propionskābās un visas sviestskābās grupas baktērijas. Pēc H. Vuda (*H. Wood,* 1963) datiem, arī homofermentatīvajā pienskābajā rūgšanā par substrātiem var izmantot polisaharīdus — cieti un dekstrīnu —, kurus hidrolizē inducibli fermenti.

zina glikolīzes ātrumu. Fosfofruktokināze ir glikolīzes galvenais regulējamais ferments.

Fruktozo-1,6-difosfāts sadalās 2 triozēs:

fruktozo-1,6-difosfāts $\rightleftarrows$ fosfodioksiacetons + 3-fosfoglicerīnaldehīds (3-FGA)

Šķelšanu katalizē fruktozo-1,6-difosfātaldolāze (aldolāze), kas ir visraksturīgākais glikolīzes ferments. Konstatējot aldolāzi, var spriest, ka dotajā mikroorganismā notiek glikolīze. Nākošajās reakcijās var tikt izmantots tikai 3-FGA. Fosfodioksiacetons izomerācijas rezultātā pārvēršas 3-FGA, šo reakciju katalizē triozofosfātizomeráze:

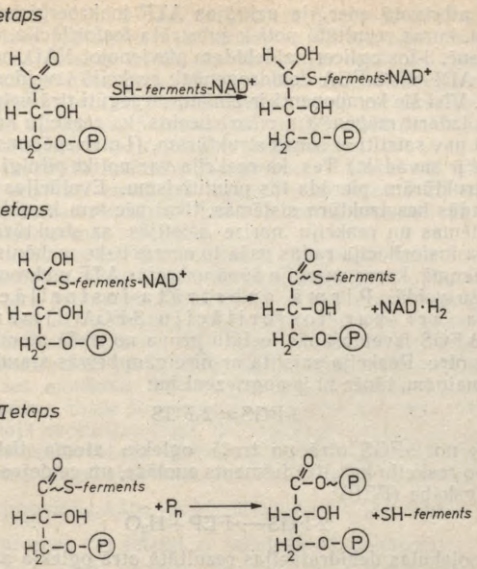
fosfodioksiacetons $\rightleftarrows$ 3-fosfoglicerīnaldehīds

Šajā posmā noslēdzas glikolīzes sagatavošanās stadija: glikozes molekula pēc aktivēšanas un sašķelšanas divās fosfotriozēs ir sagatavota nākošajām pārvērtībām. Vienas glikozes molekulas aktivēšanai izmanto divas ATF molekulas.* Tādējādi līdz šim procesā enerģija tiek tikai patērēta. Bet procesa jēga un uzdevums ir nodrošināt mikroorganismus ar enerģiju. Šis uzdevums tiek veikts nākamajā procesa stadijā. 3-FGA oksidēšana 1,3-difosfoglicerīnskābē (1,3-FGS) ir viens no vissvarīgākajiem glikolīzes posmiem, jo tieši šeit, oksidējot 3-FGA aldehīda grupu, atbrīvotā enerģija tiek uzkrāta 1,3-FGS molekulā. Reakciju katalizē ferments gliceraldehīd-3-fosfāt-dehidrogenāze (3-FGA-dehidrogenāze):

$$3\text{-FGA} + NAD^+ + P_n \longrightarrow 1,3\text{-FGS} + NAD \cdot H_2$$

3-FGA ir elektronu donors, kas pāriet uz oksidēšanas-reducēšanas kofermentu — nikotīnamīdadenīndinukleotīdu (NAD^+ — kofermenta oksidētā forma; $NAD \cdot H_2$ — reducētā forma) —, kas funkcionē kā elektrona pārnesējs no 3-FGA uz pirovīnogskābi. (Pēdējā veidojas tālākos glikolīzes posmos.) Tādējādi 3-FGA aldehīda grupa oksidējas līdz karboksilgrupai. Tomēr reakcijā veidojas nevis brīvā karbonskābe, bet gan fosforskābes un 3-FGS karboksilgrupas jaukts anhidrīds — 1,3-FGS. 3-FGA oksidēšanās līdz 1,3-FGS, ko katalizē NAD — atkarīgā 3-FGA dehidrogenāze —, noris vairākos posmos. Rezultātā notiek substrāta pirmā fosforilācija glikolīzē (50. att.). Pirmajā posmā ferments, kura aktīvajā centrā ir sulfhidrilā grupa (SH-grupa), saistās ar substrāta molekulu, un rezultātā izveidojas fermenta-substrāta komplekss. Substrāta aldehīda grupa saistās ar fermenta SH-grupu. Otrajā posmā ferments katalizē ūdeņraža pārnešanu uz NAD, kas arī ir saistīts ar fermentu. Oksidēšanās rezultātā veidojas makroerģisks starpprodukts — ar enerģiju bagāts tioesteris —, kura veidošanā piedalās fermenta SH-grupa un substrāta karboksilgrupa. Pēdējā oksidē-

* Ja sākuma substrāts ir polisaharīds, piemēram, glikogēns vai ciete, tad glikozes atlieku aktivēšanai tiek izlietota tikai viena ATF molekula.



50. att. Substrāta fosforilācijas mehānisms 3-fosfoglicerīnaldehīda līmenī. Paskaidrojumi tekstā (pēc *Racker*, 1967)

šanās posmā acilgrupa tiek pārnesta uz otro fosfātu. Izveidojas 1,3-FGS un fermenta sākotnējā forma. 1,3-FGS ir augsts enerģētiskais līmenis. Enerģija, kas radusies, oksidējot 3-FGA, tiek uzkrāta 1,3-FGS pirmā oglekļa atoma makroerģiskajā saitē.

Tālāk 1,3-FGS atdod ar enerģiju bagāto fosfāta grupu ADF, un rezultātā sintezējas ATF molekula:

$$1{,}3\text{-FGS} + \text{ADF} \longrightarrow 3\text{-FGS} + \text{ATF}$$

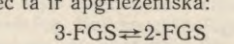
Tādā veidā aldehīda grupas oksidēšanā atbrīvojusies enerģija uzkrājas ATF molekulā.

Tātad ir izveidojusies 3-FGS. Redzams, ka šajā posmā šūna ir atguvusi izlietoto enerģiju: vienas glikozes molekulas fosforilēšanai tika izmantotas divas ATF molekulas, un divas ATF molekulas sintezējās no jauna.

Šajā posmā, 3-FGA oksidējoties par 1,3-FGS un sintezējoties ATF, pirmo reizi notiek fosforilācija, kuru sauc par substrāta fosforilāciju. Fosforilācija notiek substrāta molekulā. Saraudzējamā substrāta fermentatīvās pārveidošanas

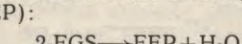
procesā atbrīvotā enerģija uzkrājas ATF makroerģiskajās saitēs. Reakciju, kuras rezultātā notiek substrāta fosforilācija, var izdarīt arī mēģenē, 3-fosfoglicerīnaldehīdam pievienojot NAD, neorganisko fosfātu, ADF un 3-FGA dehidrogenāzi; reakcijā izveidosies 3-FGS un ATF. Visi šie komponenti ir zināmi un iegūti tīrā veidā. Iespēja reakciju izdarīt mēģenē *(in vitro)* liecina, ka reakciju katalizējošie fermenti nav saistīti ar šūnas struktūrām. (Ļoti iespējams, ka veselā šūnā tas ir savādāk.) Tas, ka reakcija var notikt pilnīgi atrauti no šūnas struktūrām, pierāda tās primitīvismu. Evolūcijas gaitā vispirms radās bezstruktūru sistēmas, tikai pēc tam izveidojās struktūru sistēmas un reakciju norise saistījās ar struktūrām. Tātad substrāta fosforilācija radās pašā to enerģētisko mehānismu formēšanās sākumā, kuros enerģija šūnā uzkrājas ATF makroerģisko fosfāta saišu veidā. Pirmā substrāta fosforilācija tiek saukta arī par fosforilāciju 3-FGA līmenī.

Pēc 3-FGS izveidošanās fosfātu grupa no trešā atoma tiek pārnesta uz otro. Reakcija saistīta ar niecīgām brīvās standarta enerģijas izmaiņām, tāpēc tā ir apgriezeniska:



$$3\text{-FGS} \rightleftarrows 2\text{-FGS}$$

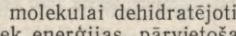
Tālāk no 2-FGS otrā un trešā oglekļa atoma tiek atšķelts ūdens. So reakciju katalizē ferments enolāze, un veidojas fosfoenolpirovīnogskābe (FEP):



$$2\text{-FGS} \longrightarrow \text{FEP} + H_2O$$

2-FGS molekulas dehidratācijas rezultātā otrā oglekļa atoma oksidācijas pakāpe paaugstinās, bet trešā — pazeminās. Tātad dotā reakcija būtībā ir iekšmolekulārs oksidēšanas-reducēšanas process. Kad, 2-FGS molekulai dehidratējoties, veidojas FEP, molekulas iekšienē notiek enerģijas pārvietošana. Rezultātā 2-FGS molekulas otrā oglekļa atoma fosfāta saite ar zemu enerģētisko potenciālu FEP molekulā pārvēršas par augsti enerģētisku saiti.

FEP molekula kļūst par enerģijas bagātas fosfāta grupas donoru. So fosfātu grupu piruvātkināze pārnes uz ADF:



$$\text{FEP} + \text{ADF} \longrightarrow \text{pirovīnogskābe} + \text{ATF}$$
$$\Delta G_0' = -7{,}5 \text{ kcal}$$

Standarta brīvā enerģija ievērojami samazinās, un reakcija praktiski ir neapgriezeniska. Tātad 2-FGS pārvēršanu pirovīnogskābē pavada enerģijas atbrīvošana un uzkrāšana ATF molekulā. Tā ir otrā substrāta fosforilācija. Ar dažām īpašībām tā atšķiras no pirmās substrāta fosforilācijas:

1) ja pirmajā gadījumā makroerģiskās fosfāta saites veidošanās notika vienlaicīgi ar fosfāta grupas pievienošanu substrātam, tad otrajā gadījumā fosfāta grupa substrāta molekulai bija pievienota jau daudz agrāk;

2) pirmā substrāta fosforilācija saistīta ar oksidēšanās reakciju, kuras rezultātā no 3-FGA molekulas atraujas divi elektroni, kas

pāriet uz NAD^+, t. i., 3-FGA molekula ir elektrona donors, bet galējā akceptora jautājums nav atrisināts. Otrajā substrāta fosforilācijā, kas saistīta ar 2-FGS dehidratācijas reakciju, ir atrisināta gan donora, gan akceptora problēma. Šeit iekšmolekulārā oksidēšanas-reducēšanas procesa rezultātā viena un tā pati molekula ir gan donors, gan akceptors. Salīdzinot ar pirmo substrāta fosforilāciju, tā ir otrās substrāta fosforilācijas priekšrocība.

Otrās substrāta fosforilācijas procesā veidojas vēl viena ATF molekula; kopējais enerģijas ieguvums ir divas ATF molekulas uz vienu glikozes molekulu. Tāda ir homofermentatīvās pienskābās rūgšanas procesa enerģētika.

Lai process varētu turpināties, metabolisma ķēdē ir jāatgriežas šī metabolīta oksidētajai formai (NAD^+), t. i., jāatrisina galējā akceptora problēma. Kādā veidā tā šinī konkrētajā gadījumā atrisinās? Iepriekš apskatītajā homofermentatīvās pienskābās rūgšanas procesā veidojas ne tikai enerģija, bet arī divas pirovīnogskābes molekulas un divas $NAD \cdot H_2$ molekulas uz vienu saraudzētās heksozes molekulu. Pirovīnogskābes molekulai ir specifiska ķīmiskā uzbūve, tāpēc šī molekula var kalpot par elektronu akceptoru. Pirmajā evolūcijas etapā donora-akceptora problēma tika atrisināta visvienkāršākajā veidā: divus elektronus no $NAD \cdot H_2$ pārnesa uz pirovīnogskābes molekulu, un izveidojās pienskābe:

$$\text{pirovīnogskābe} + NAD \cdot H_2 \rightleftarrows \text{pienskābe} + NAD^+$$

Summāri procesu var izteikt ar sekojošu vienādojumu:

$$\text{glikoze} + 2P_n + 2ADF \longrightarrow 2\ \text{pienskābe} + 2ATF + 2H_2O$$

Homofermentatīvajā pienskābajā rūgšanā enerģiju iegūst noteiktas prokariotu grupas — homofermentatīvās pienskābās baktērijas. Šīs grupas primitīvisma iezīmes redzamas ne tikai enerģijas ieguves veidā, bet arī citās metabolisma īpatnībās, kuras apskatīsim šo baktēriju raksturojumam veltītajā nodaļā. Atliek tikai rezumēt apskatīto procesu un novērtēt tā «likteni evolūcijā». Homofermentatīvās pienskābās rūgšanas procesā notiek triju tipu ķīmiskas pārvērtības:

sākuma substrāta ogļhidrātu skeleta pārveidošana;
pārveidošana oksidēšanas un reducēšanas procesos;
ATF veidošana.

Homofermentatīvās pienskābās rūgšanas procesu sastādošo reakciju termodinamiskā analīze parāda, ka tās visas, izņemot trīs (glikozes fosforilāciju, fruktozo-6-fosfāta fosforilāciju un FEP pārvēršanu pirovīnogskābē), ir apgriezeniskas. Procesa enerģētiskais iznākums ir divu ATF molekulu veidošanās uz vienu glikozes molekulu.* Procesa enerģētiskā efektivitāte, t. i., efektivitāte, ar kādu šūna izdalīto brīvo enerģiju ieslēdz ATF molekulā, ir apmēram

* Ja sākuma substrāts ir polisaharīds, tad uz vienu glikozes molekulu veidojas 3 ATF molekulas.

40%. Enerģija tiek uzkrāta tikai substrāta fosforilācijas reakcijās. Kā redzams no procesa summārā enerģētiskā raksturojuma, zemais enerģijas iznākums ir apvienots ar augstu enerģētisko efektivitāti, bet visa pamatā ir vienkārši enerģijas ieguves paņēmieni (substrāta fosforilācija). Oksidatīvi reduktīvā pārveidošanās notiek divos procesa posmos, kuros šūna iegūst enerģiju. Ja vērtējam kopējo oksidēšanas-reducēšanas procesa balansu ($C_6H_{12}O_6 \longrightarrow 2C_3H_6O_3$), redzam, ka nenotiek summāras oksidēšanās pakāpes izmaiņas. (Ja salīdzinām atsevišķu oglekļa atomu oksidēšanās pakāpi glikozes un pienskābes molekulās, tad aina ir citāda.) Tas ir tāpēc, ka process ir «ieslēgts sevī», t. i., substrāts ir gan elektronu donors, gan akceptors. «Noslēgtais» procesa raksturs nosaka gan oksidēšanās, gan, bez šaubām, arī enerģētiskās spējas (bet dotajā konkrētajā gadījumā tās pilnīgi neizmanto). Tas viss kopumā noteica homofermentatīvās pienskābās rūgšanas «likteni evolūcijā».

Homofermentatīvā pienskābā rūgšana bija pirmais no pilnības tālu stāvošais enerģijas ieguves veids, kas tālākajā evolūcijas procesa gaitā netika atmests. Tieši otrādi — tas nostiprinājās un tagad ir gandrīz visās baktērijās, raugos, sēnēs, kā arī augstākajos dzīvniekos un augos. Mūsdienās tas ir daudz pilnīgāka enerģētiskā procesa pirmais etaps, kas noformējas, tālāk attīstoties dzīvo organismu enerģijas ieguves veidiem.

Kā var izskaidrot šādu homofermentatīvās pienskābās rūgšanas likteni? Iespējams, ka to bija lietderīgi izmantot kā pirmo sagatavošanas etapu (līdz pirovīnogskābes stadijai) šādu iemeslu dēļ:

1) tam ir augsta enerģētiskā efektivitāte (nejaukt ar procesa enerģētisko iznākumu!);
2) raksturīgs vienkāršs enerģijas ieguves mehānisms;
3) notiek sākuma substrāta pārveidošana tādā formā, kas ir metaboliski izdevīga turpmākajām pārveidnēm.

Homofermentatīvās pienskābes baktērijas

Homofermentatīvā pienskābā rūgšana, kuras pamatā ir glikolītiskā glikozes šķelšana, ir vienīgais enerģijas ieguves veids lielai baktēriju grupai, kas ogļhidrātu rūgšanas procesā pārvērš pienskābē līdz 98% cukura. Šajā grupā ietilpst morfoloģiski atšķirīgas baktērijas: *Streptococcus* ģints lodveida baktērijas, kā arī *Lactobacillus* ģints garākas vai īsākas nūjiņas. Visas šīs šūnas pēc Grama krāsojas pozitīvi, neveido sporas un ir nekustīgas. Homofermentatīvo pienskābes baktēriju metabolismā, kā tas redzams jau apskatītajā procesā, skābeklis neieslēdzas, bet šīs baktērijas var augt skābekļa klātbūtnē, t. i., tās ir fakultatīvi anaerobas. Dažas pienskābes baktērijas ir mikroaerofīlas (68. lpp.). Šo baktēriju šūnās ievērojamā daudzumā ir flavīnu fermenti, ar kuru palīdzību notiek molekulārā skābekļa vāja reducēšanās līdz ūdeņraža

peroksīdam. Sakarā ar to, ka pienskābes baktērijām nav hēmu saturošas olbaltumvielas, konkrēti, katalāzes (fermenta, kas katalizē ūdeņraža peroksīda šķelšanu), ūdeņraža peroksīds šūnā var uzkrāties un nomākt šūnas augšanu.

Dotās baktēriju grupas konstruktīvā metabolisma īpatnība — vāji attīstītas biosintēzes spējas. Tāpēc pienskābes baktēriju augšana ir stipri atkarīga no tā, vai barotnē ir gatavas organiskās vielas (visas aminoskābes, B grupas vitamīni un nukleīnskābju komponenti). Kā oglekļa avotu pienskābes baktērijas izmanto laktozi (piena cukuru) vai maltozi (iesalcukuru, kas veidojas, hidrolizējoties cietei). Tās var izmantot arī dažas pentozes, spirtus un organiskās skābes. Pienskābes baktērijām no visiem nepatogēnajiem mikroorganismiem ir visaugstākās prasības pret substrātu. Šīs baktērijas ir atkarīgas no gatavu organisku vielu klātbūtnes barotnē. Tas liecina par to konstruktīvā metabolisma primitīvismu. Šeit jāatceras dzīvības izcelšanās teorija, ko mūsu dienās atzinuši vairums zinātnieku. Uzskata, ka dzīvība radās okeānā, kas saturēja abiogēnā ceļā radušās organiskās vielas. Pirmajiem organismiem bija nedaudz fermentu, un to biosintētiskās spējas bija vājas. Evolūcijas gaitā biosintētiskās spējas pieauga, līdz ar to arī organismi nebija tik atkarīgi no ārējās vides. Pēc šīs teorijas, homofermentatīvās pienskābes baktērijas atrodas dzīvo organismu evolūcijas sākuma posmā. Acīmredzot kaut kādi apstākļi pasargāja tām līdzīgās primitīvās formas no bojāejas, un šīs šūnas saglabāja sevī noteikta dzīvības evolūcijas posma pazīmes. Pienskābes baktērijas ir izplatītas tādās vietās, kurās tām ir piemērota barība un kur pietiekamā daudzumā ir enerģijas ieguvei nepieciešamie ogļhidrāti. Pienskābes baktērijas ievērojamā daudzumā ir pienā un piena produktos, uz augu virsmas un augu atlieku sadalīšanās vietās; tās ir konstatētas dažādu dzīvnieku, kā arī cilvēka gremošanas traktā un uz gļotādām.

Pienskābes baktērijām ir galvenā loma tajos procesos, kurus no seniem laikiem izmanto dažādu skābo piena produktu ieguvei, dārzeņu skābēšanai un sālīšanai, skābbarības ieguvei. Rūgušpienu gatavo ar *Streptococcus lactis* tīrkultūru. Citur (piemēram, Bulgārijā) šim nolūkam izmanto nūjiņveida baktēriju *Lactobacillus bulgaricus*. Izgatavojot acidofilīnu, pienam pievieno pienskābes baktēriju jauktu kultūru ieraugu, kas sastāv no *Lactobacillus acidophilus* un *Streptococcus lactis*. Kefīrs ir pienskābes baktēriju un raugu kopējās darbības produkts. Ir zināmi daudzi nacionāli skābā piena produkti (kumiss, jogurts u. c.), kurus izgatavo no ķēvju, kamieļu mātēm, aitu un kazu piena. Ieraugs to pagatavošanai ir dabiski izveidojušies un saglabāti pienskābes baktēriju un raugu kompleksi. Pienskābes baktērijām liela nozīme ir arī sieru gatavošanā. Maltozi izmantojošās pienskābes baktērijas piedalās dārzeņu skābēšanā. Sīki sasmalcinātiem dārzeņiem pievieno 2—3% sāls un masu nodrošina pret gaisa piekļūšanu. Sākas spontāna pienskābā rūgšana. Analoģisks process notiek skābbarības ieguvē. Augu

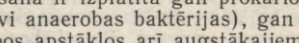
masu cieši iepilda skābbarības torņos vai bedrēs. Dažkārt masai pievieno melasi, lai uzlabotu barības īpašības, un paskābina, lai radītu labvēlīgākus apstākļus pienskābes baktēriju attīstībai. Arī šajā gadījumā notiek spontāna pienskābā rūgšana. Lai labāk varētu kontrolēt procesu, dažreiz pievieno ieraugu.

Pienskābes baktērijas dabā bieži simbiozē ar raugiem. Šajā simbiozē tās ir ieguvušas izturību pret augstām spirta koncentrācijām (pat augstākām nekā paši raugi). Šo pienskābes baktēriju īpašību izmanto to izdalīšanai no substrāta.

Spirta rūgšana

Iepriekš apskatījām visvienkāršāko (un, iespējams, evolucionāri visvecāko) donora-akceptora problēmas atrisinājumu, kurš realizējas homofermentatīvajā pienskābajā rūgšanā. Tālākajā evolūcijas attīstības gaitā šīs problēmas risināšanā tika izmantotas jaunas metaboliskās iespējas. Vienā no tām pirovīnogskābes oksidatīvās dekarboksilācijas rezultātā izveidojās acetaldehīds, kas kļuva par ūdeņraža galējo akceptoru (pirovīnogskābes vietā). Rezultātā no vienas heksozes molekulas veidojās divas molekulas etilspirta un divas molekulas oglekļa dioksīda. Process nosaukts par spirta rūgšanu. Spirta rūgšana ir izplatīta gan prokariotām (dažādas obligāti un fakultatīvi anaerobas baktērijas), gan eikariotām formām (raugi). Anaerobos apstākļos arī augstākajiem augiem ir konstatēta etilspirta uzkrāšanās.

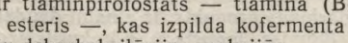
Raugiem spirta rūgšanas procesa reakcijas līdz pirovīnogskābei notiek identiski iepriekš apskatītajam pienskābās rūgšanas procesam, tikai pēdējā reakcija ir aizstāta ar divām citām fermentatīvām reakcijām. Sākumā ferments piruvātdekarboksilāze piruvātu dekarboksilē līdz acetaldehīdam un CO_2:



pirovīnogskābe *acetaldehīds*

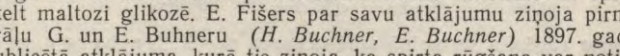
Šī reakcija ir neapgriezeniska. Piruvātdekarboksilāzes koferments šajā gadījumā ir tiamīnpirofosfāts — tiamīna (B_1 vitamīna) un pirofosforskābes esteris —, kas izpilda kofermenta funkcijas daudzās α-ketoskābju dekarboksilācijas reakcijās.

Acetaldehīdu, kas izveidojas reakcijas rezultātā, NAD^+ atkarīgā alkoholdehidrogenāze reducē līdz etilspirtam:



acetaldehīds *etilspirts*

Ūdeņraža donors ir 3-FGA (tāpat kā pienskābajā rūgšanā). Spirta rūgšanas procesu summāri var izteikt šādi:



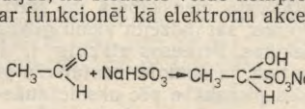
$$C_6H_{12}O_6 + 2P_n + 2ADF \longrightarrow 2CH_3CH_2OH + 2CO_2 + 2ATF + 2H_2O$$

Šajā vienādojumā redzams, ka enerģijas ieguve abos šajos procesos — homofermentatīvajā pienskābajā un spirta rūgšanā — ir vienāda. Abos gadījumos, saraudzējot vienu glikozes molekulu, rodas divas ATF molekulas. Procesos atšķirīgi ir tikai galējie elektrona akceptori. Bez tam, ja homofermentatīvās pienskābās rūgšanas rezultātā radusies pienskābe pēc oksidēšanās-reducēšanās pakāpes būtībā neatšķiras no heksozes (notiek tikai atsevišķu oglekļa atomu oksidēšanās-reducēšanās pakāpes izmaiņas molekulas ietvaros), tad spirta rūgšanas gadījumā ir skaidri izteikts starpmolekulārs sadalījums reducētās (etilspirts) un oksidētās (CO_2) molekulās.

Pirmo reizi principiāli jauni atklājumi rūgšanas procesu izpētē tika izdarīti, pētot raugu izraisīto spirta rūgšanu. Atgādinām: pētot tieši spirta rūgšanu, L. Pastērs pierādīja, ka tas ir ar noteiktu mikroorganismu — raugu — dzīvības norisēm saistīts process. L. Pastērs atklāja, ka brīva gaisa skābekļa piekļūšana inhibē spirta rūgšanu un aktivē elpošanu. Šo parādību nosauca par Pastēra efektu. Pastēra efekts ir raugiem raksturīgais dažādo enerģijas ceļu savstarpējās iedarbības rezultāts. Viena no šīs mijiedarbības izpausmēm ir glikolīzes substrāta fosforilācijas procesa un elpošanas ķēdes oksidatīvās fosforilācijas procesa konkurence par ADF un neorganisko fosfātu.

1891. gadā izcilais vācu bioķīmiķis un organiskās ķīmijas speciālists E. Fišers (*E. Fischer,* 1852—1912) konstatēja, ka sausu raugu ūdens izvilkumam piemīt fermentatīva aktivitāte un spēja šķelt maltozi glikozē. E. Fišers par savu atklājumu ziņoja pirms brāļu G. un E. Buhneru *(H. Buchner, E. Buchner)* 1897. gadā publicētā atklājuma, kurā tie ziņoja, ka spirta rūgšana var notikt ārpus šūnas. Izrādījās, ka raugu bezšūnu ekstrakti pārvērš ogļhidrātus etanolā. Pēc šī atklājuma sākās procesa detalizēta (ķīmiska) izpēte, kura turpinājās līdz 20. gs. četrdesmitajiem gadiem. Pirmo reizi tika pierādīta neorganiskā fosfora ieslēgšana šajā procesā un fosforilēto savienojumu nozīme (Иванов, 1905; *Harden, Young,* 1905). Tika noskaidrota atsevišķu reakciju daba, to katalizējošie fermenti, metabolisma starpprodukti, kofermenti un savstarpējās enerģētiskās pārveidnes. 1933. gadā H. Embdens (*H. Embden*) un O. Meijerhofs *(O. Meyerhof)* izstrādāja pilnīgu spirta rūgšanas shēmu. Beidzot K. Neibergs *(K. Neuberg),* pētot spirta rūgšanas mehānismu, konstatēja vēl vienu svarīgu zemāko dzīvības formu metabolisma īpatnību — ārkārtējo elastīgumu. (Pastēra efekts arī ir metabolisma elastīguma piemērs.) Metabolisma elastīgums, kas piemīt vairumam zemāko dzīvības formu, ir raksturīgs pirmajam evolūcijas posmam, kad evolūcijai bija fizioloģisks, funkcionāls raksturs.

K. Neibergs konstatēja, ka, izmainot spirta rūgšanas procesa standarta apstākļus, tajā var veidoties pavisam citi produkti. Iepriekš aprakstīto normālo rūgšanu K. Neibergs nosauca par pirmo rūgšanas veidu. Ja glikozi raudzējošiem raugiem pievieno bisulfītu (hidrogēnsulfītu), tad galvenais rūgšanas produkts ir glicerīns. Izrādījās, ka bisulfīts veido kompleksu ar acetaldehīdu un tas vairs nevar funkcionēt kā elektronu akceptors:



Rezultātā elektroni no NAD·H_2 pāriet uz fosfodioksiacetonu, kas reducējas par 3-fosfoglicerīnu. Fosfoglicerīns defosforilējas, un veidojas glicerīns. Bez glicerīna vidē uzkrājas arī acetaldehīds (kompleksā ir bisulfītu), etanols un CO_2, bet pēdējo divu produktu veidošanās ir ievērojami nomākta. Spirta rūgšanu, kas notiek bisulfīta klātbūtnē, nosauca par K. Neiberga rūgšanas otro veidu. Šajā gadījumā procesa enerģētiskais iznākums ir divas reizes mazāks nekā normālā spirta rūgšanā, jo viena trioze tiek nevis oksidēta, bet gan reducēta līdz glicerīnam.

Parasti spirta rūgšanai vides pH ir robežās no 3 līdz 6, bet, ja vide ir sārmaina, piemēram, $NaHCO_3$ klātbūtnē, uzkrājas glicerīns. Izrādījās, ka sārmainā vidē acetaldehīds nespēj akceptēt elektronus — šajos apstākļos tas piedalās dismutācijas reakcijā, kurā veidojas etiķskābe un etilspirts. Elektronu akceptors, tāpat kā iepriekšējā gadījumā, ir fosfodioksiacetons. Rūgšanas procesu sārmainā vidē var izteikt šādi:

$$\underset{\text{glikoze}}{2C_6H_{12}O_6} \longrightarrow \underset{\text{glicerīns}}{2C_3H_8O_3} + \underset{\text{etiķskābe}}{CH_3COOH} + \underset{\text{etilspirts}}{CH_3CH_2OH} + 2CO_2$$

Spirta rūgšanu sārmainā vidē nosauca par K. Neiberga rūgšanas trešo veidu.

Mikroorganismi, kas izraisa spirta rūgšanu

Liela praktiskā nozīme ir galvenajiem etilspirta producentiem — raugiem. Raugi ir aerobi eikarioti ar pilnīgi noformētu elpošanas aparātu, anaerobos apstākļos tie veic spirta rūgšanu, t. i., enerģiju iegūst no substrāta fosforilācijas.

Raugu konstruktīvajam metabolismam raksturīgas labi attīstītas biosintēzes spējas. Ir raugu sugas, kas labi attīstās vienkāršās sintētiskās barotnēs; tie spēj sintezēt nepieciešamos organiskos savienojumus. Ir sugas, kurām nepieciešami daži B grupas vitamīni gatavā veidā. Raugu augšanu var stimulēt, pievienojot barotnei vielas, kas satur vitamīnu, aminoskābju un cukuru kompleksu.

Raugi pieder pie dažādām sēņu klasēm un dalās īstajos un neīstajos raugos. Īstie raugi veido sporas (galvenokārt ietilpst *Asco-*

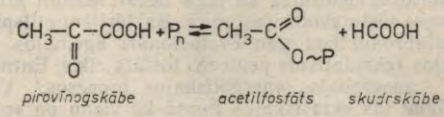
mycetes klasē). Neīstie — tā saucamie asporogēnie raugi — sporas neveido.*

V. Kudrjavcevs sistematizēja īstos raugus un iedalīja tos trīs dzimtās: *Saccharomycetaceae, Saccharomycodaceae, Schizosaccharomycetaceae.***

Saccharomycetaceae dzimtā ir 10 ģintis. Veģetatīvās vairošanās veids — pumpurošanās. Šajā dzimtā ietilpst raugi, kurus plaši izmanto rūpnieciskai etilspirta ieguvei, maizes cepšanai, vīna un alus darīšanai. Otras dzimtas — *Saccharomycodaceae* — trim ģintīm raksturīga polāra pumpurošanās (pumpurveida dalīšanās). *Schizosaccharomycetaceae* dzimtas raugi veģetatīvi vairojas daloties. Āfrikā vienu no šīs dzimtas raugiem — *Schizosaccharomyces pombe* — izmanto spirta ieguvei. Neīstie (asporogēnie) raugi apvienoti *Crytococcaeae* dzimtā. Sie raugi pumpurojas un dažreiz veido micēliju.*** Vairumam šo raugu nepiemīt raudzēšanas spēja. *Cryptococcaceae* dzimtā ir raugi, kuri ir mikroorganismu olbaltumvielu producenti, tāpēc tiem ir liela praktiska nozīme (*Candida, Torulopsis, Trichosporon, Rhodotorula* ģinšu raugi).

Raugu darbību praktiski izmanto virknē rūpniecības nozaru (vīna rūpniecība, spirta ražošana, alus darīšana un maizes cepšana). Spirta ražošanai ar raugu palīdzību par izejvielu izmanto augu izcelsmes ogļhidrātus (kartupeļus un graudaugus), pārtikas rūpniecības (melasi) un celulozes rūpniecības atkritumproduktus (atsārmus), kā arī dažādus lauksaimniecības atkritumus un koksnes hidrolizātus. Rūgšanu veic dažādas raugu *Saccharomyces cerevisiae* rases. Vīnu gatavo, saraudzējot vīnogu sulu, bet alu —, saraudzējot no sadiedzētiem miežiem iegūto alus misu.

Baktērijas. Dažādu grupu baktērijas anaerobos apstākļos spēj uzkrāt etilspirtu. Etilspirts ir arī viens no klostrīdiju un enterobaktēriju izraisīto rūgšanu produktiem, bet tā veidošanās ceļš atšķiras no raugu izraisītās rūgšanas. Šajās grupās acetaldehīds neveidojas, dekarboksilējoties piruvātam, bet gan reducējoties acetilfosfātam, kurš savukārt ir fosforoklastiskās reakcijas produkts:



Nacionālā spirta dzēriena «pulkes» iegūšanai Meksikā izmanto baktēriju *Zymomonas mobilis*. Te glikozes šķelšana līdz pirovīnog-

---

* Asporogēnie raugi pieder *Deuteromyces* klasei *(tulk. piez.)*.

** Īstos raugus iedala dzimtās atkarībā no veģetatīvās vairošanās veida *(tulk. piez.)*.

*** Neīstie raugi pumpurojoties var veidot ne vien micēliju, bet arī pseidomicēliju *(tulk. piez.)*.

skābei notiek pa Entnera—Dudorova ceļu, kas radās ievērojami vēlākā evolūcijas procesa posmā (209. lpp.). Bet pirovīnogskābes tālākā pārvēršana *Zymomonas mobilis* un raugiem ir vienāda. Tās rezultātā rūgšanas produkti veidojas vienādās molārās attiecībās (divas molekulas spirta un divas molekulas oglekļa dioksīda uz vienu glikozes molekulu), bet *Zymomonas mobilis* un raugu veidotajā spirta molekulā oglekļa atomi ir dažādas izcelsmes. Raugu spirta rūgšanā spirta oglekļa atomi ir no 1., 2. un 5., 6. glikozes oglekļa atomiem, bet baktēriju *Zymomonas mobilis* — no 2., 3. un 5., 6. glikozes oglekļa atomiem.

Zymomonas mobilis — gramnegatīvas, kustīgas, īsas nūjiņas. Raksturīga augsta biosintētiskā aktivitāte (aug vienkārša sastāva sintētiskā barotnē tikai tad, ja kā augšanas faktors ir pievienota pantotēnskābe). Anaerobas. Vienīgais enerģijas iegūšanas veids — spirta rūgšana. Tomēr baktērijas var augt molekulārā skābekļa klātbūtnē, jo tām ir ferments katalāze. *Z. mobilis* šūnās atrasti arī citohromi.

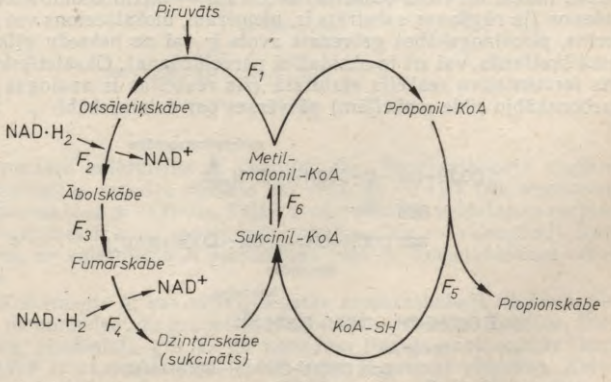
Heterofermentatīvās pienskābes baktērijas uzkrāj barotnē spirtu, metabolizējot glikozi pa oksidatīvo pentozes fosfāta ceļu (202. lpp.). Fermentatīvu reakciju rezultātā izveidojas acetilfosfāts. Acetilfosfātam reducējoties divās pakāpēs, izveidojas etilspirta molekula.

Raugiem līdzīga spirta rūgšana konstatēta obligāti anaerobajai baktērijai *Sarcina ventriculi*. Bez etanola un CO_2 veidojas arī etiķskābe, pienskābe, molekulārais ūdeņradis un nedaudz acetona. Lielā galaproduktu dažādība *S. ventriculi* baktērijām ir tāpēc, ka, glikolītiski saraudzējot glikozi, izveidojies piruvāts tālāk var metabolizēties dažādi: reducēties līdz pienskābei, dekarboksilēties un pēc tam reducēties (kā tas ir raugiem) vai arī fosforoklastiski šķelties, kam seko oksidēšanās un reducēšanās.

Minētie dati dod priekšstatu par to, cik plaši dažādās mikroorganismu grupās ir izplatīta etilspirta veidošanās un cik dažādi ir tā izveidošanas metabolisma ceļi. Var secināt, ka etilspirta uzkrāšanās kultūras šķidrumā kā tāda nevar norādīt etilspirtu veidojošā procesa vietu evolūcijas gaitā. Baktērijām etilspirts var būt viens no galaproduktiem gan evolucionāri agrīnajos (glikolīze), gan vēlākajos (oksidatīvais pentozes fosfāta cikls, Entnera—Dudorova ceļš) anaerobajos enerģētiskajos procesos. Visizteiktāko spirta rūgšanu tās «klasiskajā» formā kā vienu no «piruvāta likteņa» variantiem donora-akceptora problēmas risinājumā glikolīzes procesā novēro eikariotiem — raugiem. Tas, mūsuprāt, nevar būt par pamatu, lai apšaubītu spirta rūgšanas vietu anaerobo enerģētisko procesu evolūcijā. Jau tika minēts, ka raugiem ir noformēts elpošanas aparāts — augstākas pakāpes enerģijas ieguves veids. Rūgšanas process raugos notiek tikai elpošanai nelabvēlīgos apstākļos. Ja šūnā rodas anaerobi apstākļi, noteiktā secībā sāk funkcionēt divas fermentatīvas reakcijas: piruvāts⟶acetaldehīds⟶ ⟶etilspirts.

Propionskābā rūgšana

Abu jau apskatīto rūgšanas tipu rūgšanas specifiku nosaka tikai piruvāta tālākais liktenis, tāpēc piruvāts ir šo procesu centrālais savienojums. Pēc organiskās vielas molekulas metabolizēšanās līdz piruvātam uz šī substrāta bāzes iespējams dažāds donora-akceptora problēmas risinājums. Galvenais sekojošo metabolisko reakciju uzdevums ir NAD^+ molekulas reģenerēšana un atgriešana šūnas metabolismā. Tieša piruvāta reducēšana pienskābē ar $NAD \cdot H_2$ realizējas pienskābajā rūgšanā. Spirta rūgšanā tiek realizēta otra NAD^+ reģenerēšanas iespēja — ūdeņraža pārnešana no $NAD \cdot H_2$ uz piruvāta metabolisma fragmentiem. To veic raugi un dažas baktēriju sugas. Trešā iespēja ir saistīta ar sintēzes procesu — piruvāta molekulas sarežģīšanu, kuras rezultātā rodas akceptors, kas spēj uzņemt ūdeņradi no $NAD \cdot H_2$. Tāda iespēja rodas, ja pēc CO_2 pievienošanas piruvāta molekulai veidojas četrlocekļu oglekļa skelets. Šo procesu sauc par oglekļa dioksīda heterotrofo asimilāciju. Pirmo reizi oglekļa dioksīda heterotrofo asimilāciju, pētot propionskābes baktēriju *Propionibacterium pentosacetum** glicerīna saraudzēšanu, novēroja H. Vuds un K. Verkmans *(H. Wood, C. Werkman)* 1936. gadā. Piruvāta karboksilēšana dikarbonskābē ir nosaukta par Vuda—Verkmaņa reakciju. (Mikroorganismos ir konstatētas dažādas piruvāta vai tā fosforilētā atvasinājuma karboksilēšanas reakcijas. Mūsdienās pierādīts, ka



51. att. Shēma, kas attēlo pirovīnogskābes pārvēršanu propionskābē propionskābajā rūgšanā:

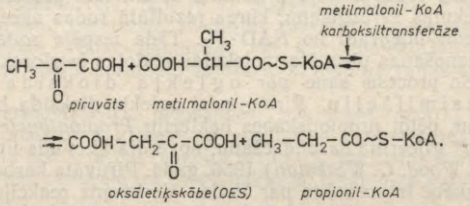
f_1 — metilmalonil-KoA-karboksiltransferāze; f_2 — malātdehidrogenāze; f_3 — fumarāze; f_4 — sukcinātdehidrogenāze; f_5 — KoA-transferāze; f_6 — metilmalonil-KoA-izomerāze (pēc *Dagley, Nicholson*, 1973; *Rose*, 1971)

---

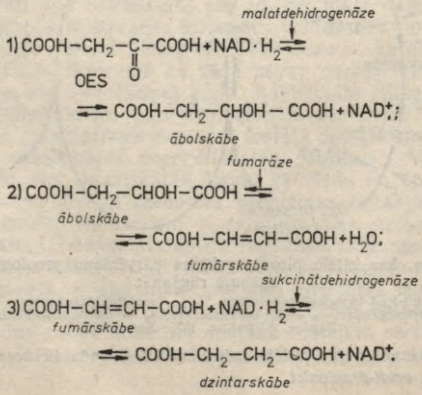
* «Berdžija noteicēja» pēdējā izdevumā 1974. gadā tā nosaukta par *Propionibacterium acidi-propionici.*

karboksilēšanas reakcijas notiek visos heterotrofajos mikroorganismos, kā arī augstāko augu un dzīvnieku šūnās. Bez tam dabā vēl plašākā mērogā notiek CO_2 saistīšana autotrofos organismos hemosintēzē un fotosintēzē.)

Propionskābajā rūgšanā realizējas trešā piruvāta pārveidošanās iespēja — tā karboksilēšana un jauna ūdeņraža akceptora — oksāletiķskābes izveidošana. Pirovīnogskābes reducēšana propionskābē propionskābes baktērijās notiek sekojoši (51. att.). Pirovīnogskābes karboksilācijas reakciju katalizē biotīnatkarīgs ferments. CO_2 grupas donors ir metilmalonil-KoA. Transkarboksilācijas reakcijas rezultātā rodas oksāletiķskābe (OES) un propionil-KoA:

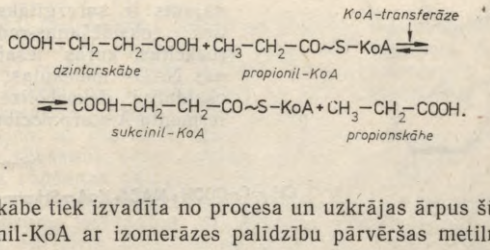


Apskatīsim abu reakcijas produktu (OES un propionil-KoA) tālāko likteni un viena reakcijas substrāta — metilmalonil-KoA — rašanos (ja rūgšanas substrāts ir, piemēram, dioksiacetons vai glicerīns, pirovīnogskābes galvenais avots ir vai nu heksožu glikolītiskā šķelšanās, vai arī to oksidatīvā pārveidošana). Oksāletiķskābe trīs fermentatīvu reakciju rezultātā (šīs reakcijas ir analogas trikarbonskābju cikla reakcijām) pārvēršas par dzintarskābi:



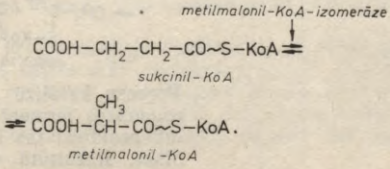
1. un 3. etaps ir reducējošie etapi. Tie noris ar NAD · H_2 molekulas piedalīšanos, kas radies 3-FGA oksidēšanas un piruvāta oksidatīvās dekarboksilācijas rezultātā (252. lpp.).

Nākošā reakcija ir KoA grupas pārnešana no propionil-KoA uz sukcinātu, kuras rezultātā izveidojas sukcinil-KoA un propionskābe. Reakciju katalizē KoA-transferāze:



Propionskābe tiek izvadīta no procesa un uzkrājas ārpus šūnas.

Sukcinil-KoA ar izomerāzes palīdzību pārvēršas metilmalonil-KoA:

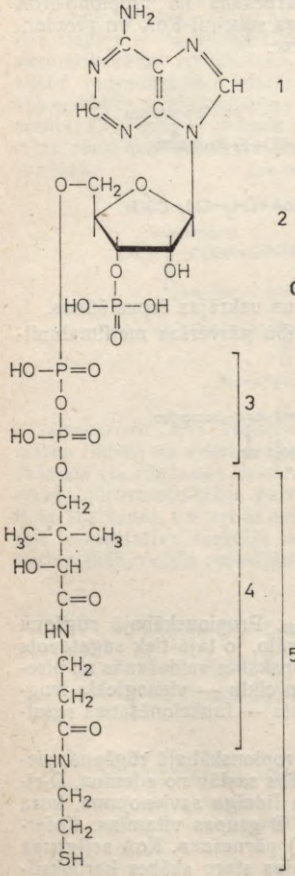


Izomerāzes koferments ir vitamīns B_{12}. Propionskābajā rūgšanā izomerācijas reakciju uzskata par centrālo, jo tajā tiek sagatavots propionskābes priekštecis. Tātad propionskābes veidošanās no pirovīnogskābes ir divu savstarpēji saistītu ciklu — vienoglekļa fragmenta un kofermenta A pārnešanas cikla — funkcionēšanas rezultāts.

Koferments A, kas aktīvi piedalās propionskābajā rūgšanā, pieder mononukleotīdu grupai (52. att.). Tas sastāv no adenīna, D-ribozes, pirofosfāta grupas un peptīdam līdzīga savienojuma, kura sastāvā ir pantotēnskābe — vēl viens B grupas vitamīns. Kofermenta A funkcija ir acilgrupas (RCO^-) pārnešana. KoA acilgrupa ir tioesteris. Tioestera saite, kas veidojas starp skābes karboksilgrupu un KoA tiola grupu, ir makroerģiska.

Tātad iepriekš apskatītajā virknē reakciju notiek propionskābes izveidošanās. Tomēr propionskābā rūgšana ir sarežģīts process, kurā galvenie rūgšanas produkti blakus propionskābei ir etiķskābe

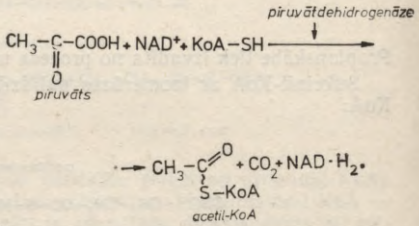
un CO_2. Pamatproduktu stehiometrisko attiecību izpēte parādīja, ka ideālā gadījumā uz katru līdz etiķskābei un CO_2 oksidētu piruvāta molekulu ir divas piruvāta molekulas, kas tiek reducētas līdz propionskābei.



52. att. Koferments A:

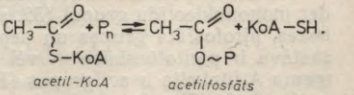
1 — adenīns; 2 — D-riboze; 3 — pirofosfāta grupa; 4 — pantotēnskābe; 5 — peptīdam līdzīgs savienojums — pantotenil-β-aminoetantiols (pēc *Dagley, Nicholson,* 1973)

Apskatīsim piruvāta pārvēršanas ceturto ceļu, kurā veidojas etiķskābe un CO_2. Šeit donora-akceptora problēmas risinājums ir sarežģītāks, jo notiek oksidēšanas-reducēšanas reakcijas, kuras iesaista jaunas NAD^+ molekulas. Piruvātu oksidatīvi dekarbolizē ar kofermenta A starpniecību:



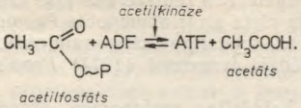
Procesu katalizē piruvātdehidrogenāzes fermentu komplekss, un praktiski tas ir neapgriezenisks. Rezultātā veidojas acetil-KoA — savienojums ar augsti enerģētisku tioestera saiti.

Acetilgrupa ar fermenta fosfotransacetilāzes palīdzību tiek pārnesta uz neorganisko fosfātu. Rezultātā rodas acetilfosfāts un reģenerējas koferments A:



Šajā reakcijā tioestera saitē ieslēgtā enerģija realizējas acetilfosfāta makroerģiskajā fosfāta saitē.

Un beidzot, acetilfosfāts fosfāta grupu pārnes uz ADF, rezultātā veidojas ATF un etiķskābe:

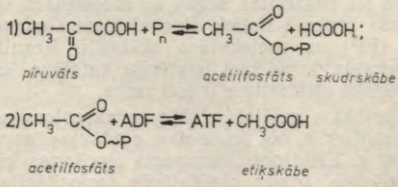


Tādējādi metabolisma posmā no piruvāta līdz acetātam veidojas viena NAD · H_2 molekula un viena ATF molekula. Šī posma enerģētiskā nozīme ir acīm redzama un paskaidrojumus neprasa.

Tāds ir ceturtais ar etiķskābes un CO_2 izveidošanos saistītais donora-akceptora problēmas risinājums.

Salīdzinot ar jau apskatītajiem rūgšanas veidiem (pienskābo un spirta rūgšanu), propionskābā rūgšana ir ievērojami sarežģītāka. Bez rūgšanas pamatproduktiem (propionskābes, etiķskābes un CO_2) propionskābes baktēriju kultūras šķidrumā konstatēts dažāds daudzums pienskābes, skudrskābes, izobaldriānskābes, dzintarskābes, etilspirta, propilspirta, etiķskābes un propionskābes aldehīda, acetona, kā arī diacetila. Rūgšanas galaproduktu sastāvs ir atkarīgs no baktēriju kultūras, barotnes sastāva un kultivēšanas apstākļiem. Tas attiecas gan uz produktu kvalitatīvo, gan kvantitatīvo sastāvu.

Teorētiski propionskābajā rūgšanā no pusotras glikozes molekulas veidojas četras ATF molekulas. Tomēr tika konstatēts, ka enerģētiskais iznākums ir ievērojami lielāks (6 ATF molekulas). Iespējams, ka papildu ATF avots ir dažām propionskābajām baktērijām konstatētā ar ATF veidošanos saistītā fosforklastiskā piruvāta šķelšana:



Propionskābās rūgšanas enerģētiskā efektivitāte ir saistīta arī ar jaunu metabolisma iespēju: transkarboksilācijas un izomerizācijas reakciju izveidošanos, kā arī KoA atvasinājumu piedalīšanos procesā. Dikarbonskābes izveidošana no pirovīnogskābes, tiešas karboksilācijas vietā izmantojot transkarboksilācijas mehānismu, novērš papildu enerģijas izmantošanu šajā propionskābās rūgšanas posmā. Tāpēc propionskābo rūgšanu var uzskatīt par pilnīgāko enerģijas ieguves veidu anaerobos apstākļos.

Propionskābes baktērijas

Propionskābes baktērijas zemāko dzīvības formu evolūcijas procesā ieņem īpatnēju vietu un ir apvienotas *Propionibacterium* ģintī. Tās ir grampozitīvas, nekustīgas, nesporulējošas, pleomorfas. «Berdžija noteicēja» pēdējā izdevumā (1974) *Propionibacterium* ģinti pārstāv 8 sugas.

Propionskābes baktērijas sastopamas atgremotāju dzīvnieku gremošanas traktā, pienā, kā arī cietajos sieros. Dažādām sugām ir dažāda attieksme pret skābekli. Dažas no baktērijām dod priekšroku aerobiem apstākļiem, un pat visanaerobākās formas labāk aug tad, ja vidē ir nedaudz skābekļa. Tādējādi propionskābes baktērijas visumā var pieskaitīt mikroaerofiliem.

Šīs baktērijas enerģiju var iegūt ne tikai klasiskajā propionskābajā rūgšanā. Kaut gan propionskābes baktērijām glikolītiskais glikozes šķelšanas veids ir galvenais, kurā veidojas obligātais starpprodukts — piruvāts —, tām ir konstatēts arī heksozomonofosfāta ceļš (HMF), trikarbonskābju cikla reakcijas, aktīva «flavīnu elpošana» un ar elpošanas ķēdi saistītā oksidatīvā fosforilācija. Katra minētā glikozes šķelšanas ceļa ieguldījums kopējā enerģētiskajā metabolismā ir atkarīgs gan no baktērijas sugas, gan no konkrētiem ārējiem apstākļiem. Propionskābes baktēriju evolūcija noteikti ir saistīta ar piemērošanos aerobiem apstākļiem. Tām konstatēts Pastēra efekts: gaisa skābekļa klātbūtnē tās pārslēdzas uz elpošanu. Bez tam propionskābes baktērijām konstatēti citohromi, citohromoksidāze un katalāze, t. i., elektrontransporta ķēdes komponenti, kas nodrošina elektronu pārnešanu un to mijiedarbību ar molekulāro skābekli, kā arī fermenti — izveidojušies ūdeņraža peroksīdu neitralizētāji. Propionskābes baktēriju aerobajā metabolismā liela nozīme ir «flavīnu elpošanai», kuru uzskata par galveno saiti, kas šīs baktērijas saista ar molekulāro skābekli. «Flavīnu elpošanas» procesā notiek divu elektronu pārnešana no flavoproteīdiem (FP) uz molekulāro skābekli. Rezultātā veidojas ūdeņraža peroksīds, kuru šķeļ baktēriju katalāze. «Flavīnu elpošanas» enerģētiskā efektivitāte ir ļoti zema.

Aerobos apstākļos galējais elektrona akceptors no $NAD \cdot H_2$ ir molekulārais skābeklis, bet anaerobos apstākļos tas var būt fumarāts, nitrāts u. c. Elektronu transports elpošanas ķēdē ir saistīts ar ATF veidošanos, tomēr oksidatīvās fosforilācijas efektivitāte ir zema. To var izskaidrot ar saistības mehānismu nepilnību. Tādējādi propionskābes baktēriju grupā pirmo reizi sastopamies ar tādām prokariotu formām, kam piemīt dažādas enerģētiskās iespējas. Tās izpaužas sarežģīti organizētā enerģētiskās vielu maiņas fermentu aparātā. Pēc L. Vorobjovas domām, propionskābes baktērijās var novērot divas tendences: pirmā ir anaerobā enerģijas ieguves pamatveida uzlabošana, otrā — pielāgošanās aerobiem apstākļiem un pat racionāla molekulārā skābekļa izmantošana.

Evolūcijas gaitā propionskābes baktēriju konstruktīvā meta-

bolisma fermentu aparāts ir sarežģījies un propionskābes baktērijas ir kļuvušas neatkarīgākas no ārējās vides organiskajiem savienojumiem. Propionskābes baktērijām ir labi attīstītas biosintētiskās spējas. Baktērijas var augt vienkāršās sintētiskās barotnēs, izmantojot neorganiskos amonija sāļus kā vienīgo slāpekļa avotu, tad, ja barotnei pievieno pantotēnskābi un biotīnu, dažām sugām arī tiamīnu. Daļai propionskābes baktēriju konstatēta spēja fiksēt slāpekli.

Propionskābes baktērijas piedalās sieru gatavošanā. Pēc pienskābās rūgšanas, kad laktoze pārvērsta pienskābē, sāk vairoties propionskābes baktērijas, kas pienskābi saraudzē tālāk etiķskābē un propionskābē. Šīs skābes veido siera specifisko aso garšu. Mūsdienās propionskābes baktērijas izmanto mikrobioloģiskajā rūpniecībā kā vitamīna B_{12} producentu.

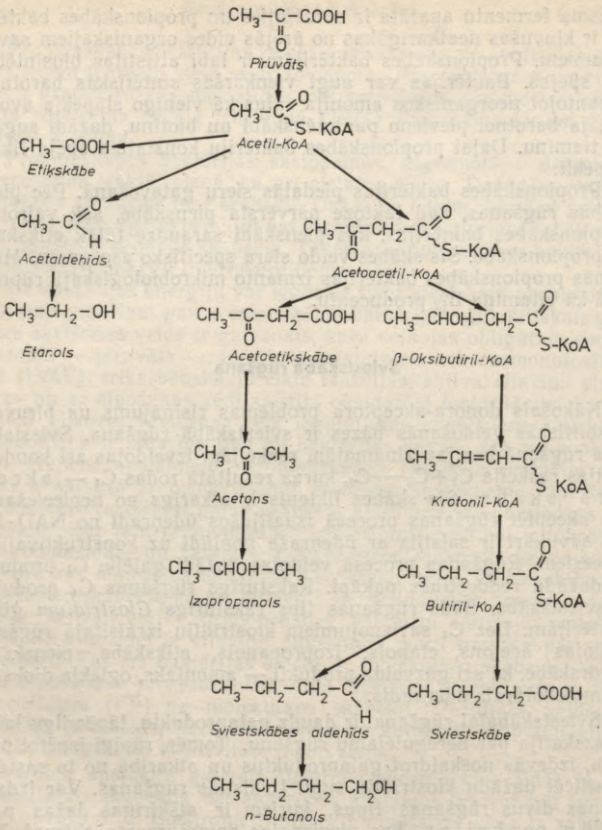
Sviestskābā rūgšana

Nākošais donora-akceptora problēmas risinājums uz piruvāta glikolītiskās veidošanās bāzes ir sviestskābā rūgšana. Sviestskābajā rūgšanā bez jau zināmajām reakcijām izveidojas arī kondensācijas reakcija $C_2+C_2 \longrightarrow C_4$, kuras rezultātā rodas C_4 — akceptora skābe. Šīs skābes liktenis ir atkarīgs no nepieciešamības akceptēt rūgšanas procesā izdalījušos ūdeņradi no $NAD \cdot H_2$, kas savukārt ir saistīts ar ūdeņraža noplūdi uz konstruktīvajiem procesiem. Rūgšanas procesā veidojas dažādi galējie C_4 produkti ar dažādu reducētības pakāpi. Raksturīgs rūgšanas C_4 produkts ir sviestskābe. Šāds rūgšanas tips raksturīgs *Clostridium* ģints baktērijām. Bez C_4 savienojumiem klostrīdiju izraisītajā rūgšanā veidojas acetons, etanols, izopropanols, etiķskābe, pienskābe, skudrskābe, kā arī gāzveida produkti — amonjaks, oglekļa dioksīds un molekulārais ūdeņradis.

Sviestskābajai rūgšanai ir daudz galaproduktu, tāpēc ilgu laiku to uzskatīja par neregulējamu rūgšanu. Tomēr, rūpīgi izpētot procesu, izdevās noskaidrot galaproduktus un atkarībā no to sastāva klasificēt dažādu klostrīdiju sugu izraisītās rūgšanas. Var izdalīt vismaz divus rūgšanas tipus, kuriem ir atšķirīgas dažas papildu reakcijas, kas pievienojas pamatprocesa shēmai. Tās ir sviestskābā un acetonbutilā rūgšana.* *Clostridium* ģints baktērijas, kas veic klasisko sviestskābo rūgšanu, veido sviestskābi, etiķskābi, CO_2 un H_2, bet nav spējīgas vidē uzkrāt neitrālus produktus. Tāds rūgšanas tips ir raksturīgs *C. butyricum, C. pasteu-*

---

* Daži autori izšķir divu veidu acetonbutilo rūgšanu: īstā acetonbutilā rūgšana, ko izraisa *C. acetobutylicum,* un tā saucamā izopropilā rūgšana, kas ļoti atgādina iepriekšējo, bet acetona vietā veidojas izopropilspirts. Uzskata, ka izopropilo rūgšanu veic *C. butylicum.* Bet «Berdžija noteicēja» pēdējā izdevumā *C. butylicum* kā atsevišķa suga nav izdalīta.

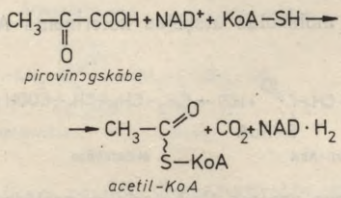


53. att. Klostrīdiju izraisīto rūgšanas procesu galveno produktu veidošanās shēma (pēc *Schlegel*, 1972; *Rose*, 1971)

rianum, C. beijerinckii, C. rubrum u. c. *Clostridium* ģints baktērijas, kas veic acetonbutilo rūgšanu, vienmēr veido sviestskābi un virkni citu skābju, bet tām ir raksturīga arī neitrālu produktu (butilspirta, etilspirta, izopropilspirta, acetona) uzkrāšana fermentācijas vidē. Neitrālus produktus rūgšanas procesā veido *C. acetobutylicum, C. barkeri, C. sticklandii, C. felsineum, C. sporogenes* u. c.

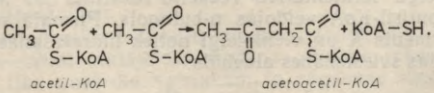
Clostridium ģints baktērijas iedala grupās ne tikai pēc rūgšanas galaproduktiem, bet arī pēc raudzējamā substrāta veida. Pēc šīs pazīmes klostrīdijas iedala s a h a r o l ī t i s k a j ā s klostrīdijās, kuras kā rūgšanas substrātu izmanto ogļhidrātu tipa vielas (cieti, celulozi), spirtus un organiskās skābes; p r o t e o l ī t i s k a j ā s klostrīdijās, kuru rūgšanas substrāts ir olbaltumvielas, peptīdi un aminoskābes; un p u r i n o l ī t i s k a j ā s klostrīdijās, kas specifiski piemērojušās heterociklisku savienojumu (purīnu un pirimidīnu) saraudzēšanai. Apskatīsim klostrīdiju glikozes saraudzēšanas procesa ķīmiju, galveno uzmanību pievēršot fermentatīvo reakciju jaunajai secībai pēc piruvāta izveidošanās. Arī fermentatīvo reakciju jaunā secība nosaka šī rūgšanas tipa specifiku (53. att.).

Klostrīdijas šķeļ glikozi glikolītiski. Pirovīnogskābe tiek «klastiski» dehidrēta, un rodas aktīvā acetāta forma —acetil-KoA:

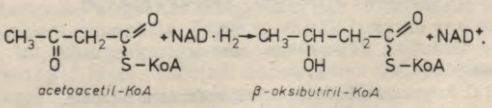


Acetil-KoA — centrālais savienojums, no kura veidojas visi klostrīdiju izraisītās rūgšanas produkti.

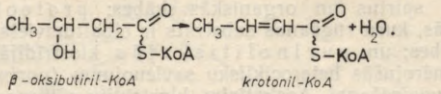
Sviestskābes sintēze sākas ar divu acetil-KoA molekulu kondensāciju, ko katalizē ferments tiolāze:



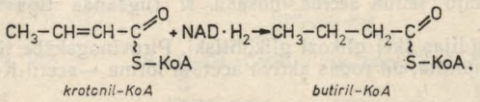
Acetoacetil-KoA reducējas β-oksibutiril-KoA, piedaloties fermentam β-oksibutiril-KoA-dehidrogenāzei:



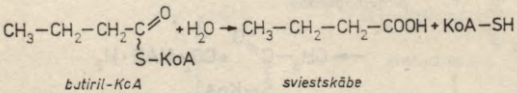
Tālākā pārvēršanās notiek, no β-oksibutiril-KoA atšķeļoties ūdens molekulai. Šo reakciju katalizē ferments krotonāze. Izveidojas savienojums ar dubulto oglekļa saiti:



Krotonil-KoA fermentatīvi reducējas par butiril-KoA:

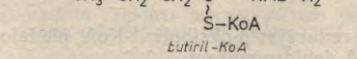


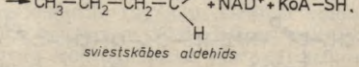
No butiril-KoA molekulas atšķeļas koferments A, un izveidojas sviestskābe:



Glikozes šķelšanas process *C. butyricum* noslēdzas ar sviestskābes, etiķskābes un gāzu — CO_2 un H_2 — izveidošanos.* (Vēlāk apskatīsim citu galaproduktu veidošanās iespēju.) Acetonbutilās rūgšanas klostrīdijām sviestskābes veidošanās notiek rūgšanas sākuma posmā. Paskābinoties videi, inducējas to fermentu sintēze, kas vidē uzkrāj neitrālos produktus, galvenokārt n-butanolu un acetonu.

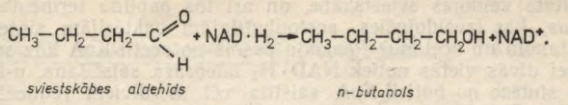
Divu secīgu fermentatīvu reakciju rezultātā no sviestskābes priekšteča butiril-KoA veidojas n-butanols. Pirmajā reakcijā atšķeļas koferments A un vienlaicīgi notiek hidratēšanās, kā rezultātā izveidojas sviestskābes aldehīds:



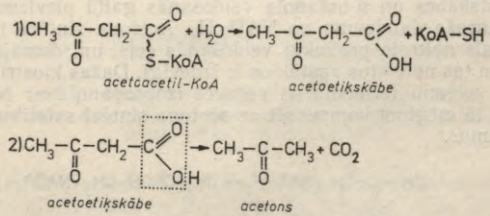


* Daži *C. butyricum* celmi vidē uzkrāj nedaudz n-butanola.

Seko sviestskābes aldehīda reducēšana ar NAD · H_2, un rodas n-butanols:



Acetona veidošanās ceļš sākas no acetoacetil-KoA (53. att.), kuru deacilējot rodas acetoetiķskābe (1. reakcija). Acetoetiķskābi inducibils ferments acetoacetātdekarboksilāze dekarboksilē acetonā (2. reakcija):



C. acetobutylicum papildu fermentatīvajās reakcijās veidojas n-butanols un acetons. Šo reakciju fizioloģiskā nozīme ir n e i t r ā l u galaproduktu izveidošana. Sākumā videi ir neitrāls pH, bet tas strauji krītas, uzkrājoties sviestskābei un etiķskābei. Acetonbutilās baktērijas ir izstrādājušas paņēmienus pieaugošā skābuma likvidēšanai, kuri sāk funkcionēt zemā pH un ierosina neitrālo produktu sintēzi. Vienlaikus notiek vides kopējā skābuma pazeminā-šanās, kas arī liecina par šo baktēriju aktīvu pretestību nelabvēlīgiem vides apstākļiem.

Pētot acetonbutilo baktēriju rūgšanas fizioloģiju, V. Šapošņikovs (1884—1968) atklāja šīs rūgšanas divfāzu raksturu. Šī īpašība vēlāk tika novērota vairumam to rūgšanas tipu, kuriem ir raksturīgi vairāki galaprodukti. Divfāzu parādības pamatā ir cieša konstruktīvo un enerģētisko procesu saistība. Sākumā, kad kultūra aktīvi aug, pateicoties intensīvajiem biosintētiskajiem procesiem, notiek rūgšanā izveidotā reducētāja izmantošana konstruktīviem mērķiem. Tas savukārt ir saistīts ar vairāk oksidētu rūgšanas galaproduktu sintēzi (I fāze). Augšanai palēninoties un kultūrai pārejot stacionārā augšanas fāzē, reducētāja izmantošana konstruktīviem mērķiem samazinās. Tāpēc to vairāk izmanto enerģētiskajos procesos, un, likumsakarīgi, veidojas vairāk reducēti rūgšanas galaprodukti (II fāze). Tādējādi konstruktīvā metabolisma mērogi nosaka enerģētisko procesu raksturu un virzienu.

Kā donora-akceptora problēmas risinājumā var novērtēt sviestskābes baktērijām raksturīgo fermentatīvo reakciju secību, kuru rezultātā veidojas sviestskābe, un arī tos papildu fermentatīvos etapus, kas izveidojušies, acetonbutilajām baktērijām sintezējot n-butanolu un acetonu? Reakciju posmā no acetil-KoA līdz sviestskābei divās vietās notiek $NAD \cdot H_2$ ūdeņraža saistīšana. n-Butanola sintēze no butiril-KoA saistīta vēl ar diviem reducēšanas etapiem. Tātad n-butanola veidošanās nav tikai pretdarbība pieaugošajam skābumam. Šajā papildu posmā visai efektīvi notiek rūgšanas procesā radušos $NAD \cdot H_2$ molekulu utilizācija.

Aplūkosim šādā pašā aspektā acetona sintēzi. Daļa acetoacetil-KoA metabolizējas acetonā, un kā starpprodukts veidojas acetoetiķskābe. Līdz ar to zūd daļa potenciālo ūdeņraža akceptoru, kas varētu sviestskābes un n-butanola veidošanās gaitā pievienot atbilstošu ūdeņraža daudzumu no $NAD \cdot H_2$. Acetona sintēze tomēr ir pats īsākais neitrālo produktu veidošanās ceļš, un, domājams, ka baktērijām tas noteiktos apstākļos ir izdevīgi. Dažas klostrīdiju sugas spēj acetonu fermentatīvi reducēt izopropanolā ar $NAD \cdot H_2$ ūdeņradi, tā mēģinot kompensēt ar acetona sintēzi saistītos akceptoru zudumus.

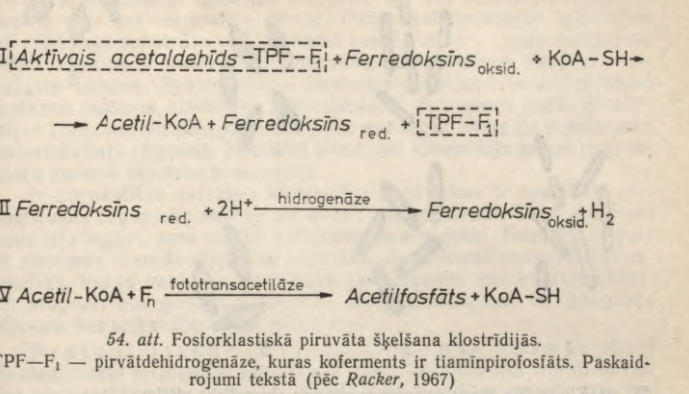
$$\underset{\text{acetons}}{CH_3-\underset{\underset{O}{\|}}{C}-CH_3} + NAD \cdot H_2 \rightarrow \underset{\text{izopropanols}}{CH_3-CHOH-CH_3} + NAD^+$$

Pārējie klostrīdiju izraisītās rūgšanas produkti veidojas tajās fermentatīvajās reakcijās, no kurām daļu jau iztirzājām, apspriežot evolucionāri agrākos rūgšanas tipus.

Etiķskābe veidojas, piruvātam šķeļoties fosforklastiskā reakcijā. Šīs reakcijas rezultātā acīmredzot veidojas arī lielākā daļa sviestskābajai rūgšanai raksturīgā ūdeņraža. Minētās reakcijas īpatnība: tajā piedalās dzelzi saturoša olbaltumviela — ferredoksīns — elektronu (ūdeņraža) pārnesējs. (Ferredoksīni ir olbaltumvielas ar augstu negatīvo potenciālu, kas ir tuvs ūdeņraža potenciālam. Atšķirībā no citohromiem ferredoksīnu dzelzs, kas pievieno un atbrīvo elektronus, nav hēma veidā. Ferredoksīna molekulas sastāvā ir arī neorganiskais sērs.)

C. butyricum fosforoklastiskās piruvāta šķelšanas fermentatīvo reakciju secība parādīta 54. attēlā. Pirmajā posmā notiek pirovīnogskābes dekarboksilācija un aktīvā acetaldehīda-fermenta kompleksa izveidošanās. Otrajā posmā koferments A pievieno acetilgrupu, bet ferredoksīns — ūdeņradi. Iedarbojoties fermentam hidrogenāzei, no reducētā ferredoksīna izdalās molekulārais ūdeņradis (trešais posms), bet acetilgrupu ferments fosfotransacetilāze pārnes uz fosfātu (ceturtais posms). Pēc tam fosfāta grupa no acetilfosfāta tiek pārnesta uz ADF; izveidojas acetāts uz ATF.

Klostrīdijām ir aprakstīti arī citi molekulārā ūdeņraža veidošanas ceļi. Viens no tiem ir rūgšanas procesā radušās skudrskābes



54. att. Fosforklastiskā piruvāta šķelšana klostrīdijās.
TPF—F_1 — pirvātdehidrogenāze, kuras koferments ir tiamīnpirofosfāts. Paskaidrojumi tekstā (pēc *Racker*, 1967)

fermentatīva šķelšana līdz CO_2 un H_2, otrs — tieša molekulārā ūdeņraža atbrīvošana no NAD · H_2. Kā redzams, daba atradusi dažādus ceļus, kā atbrīvoties no ūdeņraža pārpalikuma un reģenerēt ūdeņraža pārnesējus, atgriežot tos šūnu metabolismā.

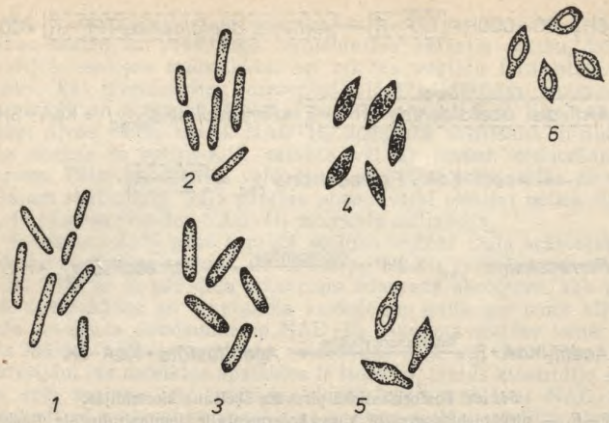
Etilspirts klostrīdijās veidojas, reducējot aktīvo acetātu, kas ir acetilfosfāta vai acetil-KoA veidā.

Interesanta *Clostridium* ģints metabolisma īpatnība ir oglekļa dioksīda fiksācijas spējas tālāka attīstība. Pēc mūsdienu priekšstatiem, klostrīdijas izmanto oglekļa dioksīdu par ūdeņraža galējo akceptoru (vēl viens donora-akceptora problēmas risinājums), kā arī sintezējot dažus metabolisma starpproduktus. Dažādām *Clostridium* sugām ir pierādīta CO_2 fiksācija pie C_2 un C_3 savienojumiem: acetil-KoA, piruvāta, propionil-KoA.

Arī sviestskābās rūgšanas enerģētiskais iznākums ir divi moli ATF uz vienu molu saraudzētas glikozes. Tomēr ir iespējamas papildu reakcijas, kuru rezultātā šūnas var iegūt enerģiju, piemēram, fosforklastiskajā piruvāta šķelšanā un oksidatīvās fosforilācijas reakcijās, kas saistītas ar elektronu pārnešanu no NAD · H_2 uz flavoproteīdu. Pierādīts, ka dažas *Clostridium* sugas, augot barotnē ar etanolu, acetātu vai glicīnu, izmanto šo primitīvo elektrontransporta sistēmu.

Clostridium ģints baktērijas

Clostridium ģints jaunajām veģetatīvajām šūnām ir nūjiņas forma, tās ir kustīgas (peritrihas), grampozitīvas. Novecojot tās zaudē kustības spēju, uzkrāj granulozi — cietes tipa rezerves



55. att. Klostrīdiju sporu veidošanās procesa shematisks attēls:
1 — jaunas veģetatīvas šūnas; 2, 3 — šūnas stacionārā fāzē; 4, 5 — sporu veidošanās stadijas; 6 — šūnas ar nobriedušām sporām (pēc Jerusaļimska, 1963)

vielu — un sāk veidot sporas. Sporu veidošanas procesā tās maina formu, kļūstot vārpstveidīgas, jo sporas diametrs vienmēr ir lielāks nekā veģetatīvās šūnas diametrs (55. att.).

Klostrīdijas ir obligāti anaerobas, tikai daži celmi, piemēram, *C. histolyticum* celmi, var augt gaisa klātbūtnē — tātad ir fakultatīvi anaerobi. Strādājot tieši ar klostrīdijām, L. Pastērs atklāja anaerobiozi, t. i., dzīvi bez skābekļa. Skābekļa toksiskā iedarbība uz klostrīdijām ir saistīta ar flavīna fermentu lielo daudzumu un citohromu un katalāzes trūkumu. (Mūsdienās iegūti dati, ka dažām *Clostridium* sugām tomēr ir nedaudz katalāzes.) Flavīnu fermenti pārnes ūdeņradi no oksidējamā substrāta uz skābekli. Veidojas ūdeņraža peroksīds, kurš uzkrājoties saindē baktēriju šūnas. Klostrīdijām ir zināmi mehānismi, ar kuru palīdzību tās atbrīvojas no skābekļa. Viens no aizsardzības paņēmieniem ir gāzu (CO_2 un H_2) izdalīšana agrās baktēriju attīstības stadijās. Paaugstinoties gāzu koncentrācijai vidē, skābeklis no tās tiek izspiests. Baktēriju kultūras attīstības sākumā daļa šūnu absorbē skābekli un iet bojā, tādā veidā radot piemērotus apstākļus citu šūnu attīstībai.

Jau minējām, ka klostrīdijas atkarībā no izmantojamā substrāta iedala vairākās grupās: saharolītiskajās, proteolītiskajās un purinolītiskajās.

Saharolītiskās klostrīdijas izmanto ogļhidrātus: monosaharīdus un polisaharīdus, kurus šīs baktērijas hidrolizē ar aktīviem amilo-

litiskajiem fermentiem. Liela grupa saharolītisko klostrīdiju ir piemērojusies celulozes saraudzēšanai. So baktēriju augstais substrāta specifiskums izpaužas tādējādi, ka tās monosaharīdus izmanto vāji vai neizmanto nemaz. Dažas saharolītiskās baktērijas kā rūgšanas substrātu var izmantot pektīnvielas — augu starpšūnu vielu. Pektīns ir metil-D-galakturonskābes polimērs. Skābei ir sarežģīta uzbūve. Pektinolītisko fermentu iedarbībā tā hidrolizējas dažādos cukuros, skābēs un metilspirtā. *C. felsineum* sugas klostrīdijas satur aktīvu pektināzi un tāpēc var iegūt enerģiju pektīnvielu sviestskābajā rūgšanā. Mērcējot linus, šai klostrīdiju sugai ir praktiska nozīme šķiedras macerācijā.

Ir aprakstītas vairākas klostrīdiju sugas, kas ir specifiski pielāgojušās organisko skābju un spirtu izmantošanai. Tā *C. kluyveri* enerģiju iegūst, saraudzējot etilspirtu un etiķskābi. Enerģijas avots ir sistēmas etanols-etiķskābe saistītās oksidēšanas-reducēšanas reakcijas, kurās veidojas taukskābe (sviestskābe vai kapronskābe). *C. kluyveri* enerģētiskajā procesā etanols funkcionē kā ūdeņraža donors, bet etiķskābe — kā akceptors.

P r o t e o l ī t i s k ā s ir tās baktēriju sugas, kurām ir aktīvi proteolītiskie fermenti, tādēļ tās ir spējīgas izmantot olbaltumvielas un peptīdus, tos hidrolizējot līdz aminoskābēm un pēc tam pakļaujot enerģētiskiem procesiem. Šai grupai pieder *C. putrificum, C. histolyticum, C. sporogenes* un citas saprofītas sugas. Šīm sugām radniecīgas ir arī patogēnās baktērijas: *C. botulinum* — producē botulīnu — eksotoksīnu, kas ir viena no visspēcīgākajām bioloģiskajām indēm; *C. tetani* — stinguma krampju nūjiņa, kas cilvēka organismā veido stinguma krampju *(tetanus)* toksīnu.

Aminoskābju saraudzēšanas mehānismu klostrīdijās atšifrēja L. Stiklends (*L. Stickland*, 1935). Pierādīts, ka tas notiek aminoskābju pāra saistītā oksidēšanā-reducēšanā, kur viena no aminoskābēm oksidējas, bet otra — reducējas. Oksidējamās aminoskābes, t. i., ūdeņraža donori, ir glutamīnskābe, asparagīnskābe, alanīns, valīns, serīns, leicīns u. c. Reducējamās aminoskābes ir glicīns, prolīns, ornitīns, arginīns u. c. Tā kā šajos procesos pirmās substrāta fosforilācijas līmenī enerģija netiek iegūta, galvenais enerģijas avots ir saistītā oksidēšana-reducēšana. Viena no aminoskābēm (oksidējamā) dezaminējas ketoskābē, kura pēc tam oksidatīvās dekarboksilācijas reakcijas rezultātā pārvēršas par taukskābi. Šis process ir saistīts ar fosforilāciju, un tā rezultātā šūna iegūst enerģiju. Aminoskābes oksidēšanas rezultātā radušos $NAD \cdot H_2$ saista reduktīvi dezaminētā aminoskābe.

Daļa kolostrīdiju ir specifiski piemērojušās slāpekli saturošu heterociklisku savienojumu — tai skaitā purīnu un pirimidīnu — saraudzēšanai. Tās sauc par p u r i n o l ī t i s k a j ā m klostrīdijām. Šai grupai piederošā *C. acidiurici* nespēj izmantot ne ogļhidrātus, ne aminoskābes, bet var attīstīties barotnē, kur purīni ir gan oglekļa, gan enerģijas avots. Purīnu saraudzēšana ir sarežģīts process: tā sastāv no daudzpakāpju reakcijām, kuru rezultātā baktē-

rijas iegūst tām nepieciešamos oglekļa avotus un enerģiju ATF veidā.

Ķlostrīdiju konstruktīvais metabolisms ir pielīdzināms propionskābes baktēriju biosintētiskajām spējām. Par progresīvu iezīmi uzskatāms tas, ka šajā grupā ir ievērojami plašāk izplatīta slāpekļa fiksēšanas spēja. Tāpēc klostrīdijas ir neatkarīgākas no ārējās vides (neliela atmosfēras slāpekļa fiksācijas spēja tika konstatēta jau propionskābes baktērijām). Pēc mūsdienu datiem, 12 *Clostridium* ģints sugām piemīt slāpekļa fiksācijas spēja. Kā jau minēts, pirmo anaerobo slāpekļa fiksētāju no augsnes izdalīja S. Vinogradskis, un šo baktēriju par godu L. Pastēram nosauca par *C. pasteurianum*.

Mūsu dienās *Clostridium* ģints baktērijas izmanto arī praktiski. Piemēram, parfimērijai nepieciešamās sviestskābes ieguvei *Clostridium* sugas baktēriju izraisīto acetonbutilo rūgšanu izmanto, lai rūpnieciskā mērogā iegūtu acetonu un butanolu. Savā laikā mūsu zemē radās ārkārtīga nepieciešamība pēc šiem produktiem. Tajā laikā tos iegūt ķīmiski bija daudz sarežģītāk nekā mikrobioloģiski. Trīsdesmitajos gados akadēmiķas V. Sapošņikovs organizēja vienu no pirmajām mikrobioloģiskās rūpniecības nozarēm PSRS, kur ar acetonbutilo baktēriju palīdzību tika apgūta n-butanola un acetona ieguve.

Alternatīvie ogļhidrātu saraudzēšanas ceļi

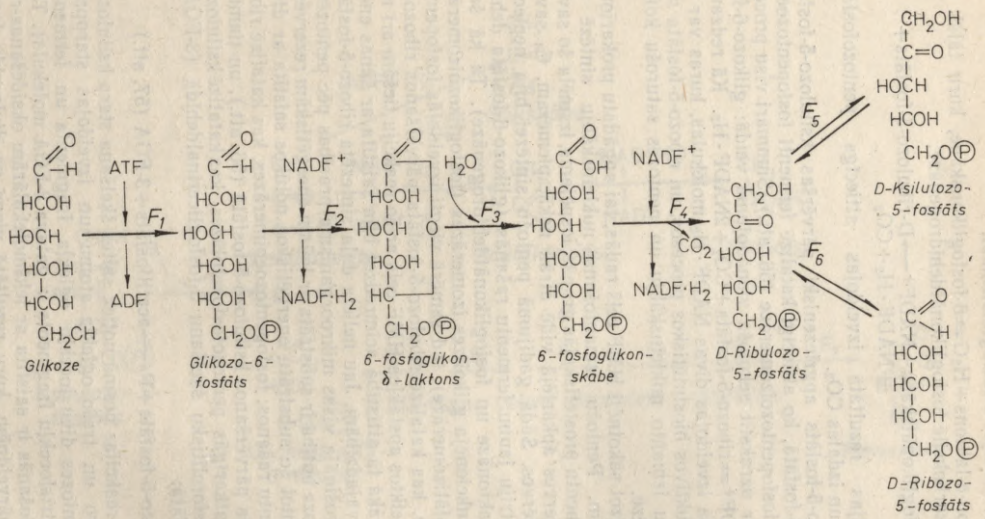
Ilgu laiku uzskatīja, ka ogļhidrātus var saraudzēt tikai glikolītiski un ka dažādie piruvāta metabolisma varianti ir atkarīgi no dažādajiem donora-akceptora problēmas risinājumiem. Tomēr pakāpeniski uzkrājās dati, kas noteikti liecināja par cita ogļhidrātu šķelšanās ceļa eksistenci. Glikolīzes shēma nespēja izskaidrot ne to, kā notiek pentožu kā enerģētiskā substrāta izmantošana, ne arī to, kā notiek nukleīnskābēm nepieciešamās ribozes sintēze mikroorganismos.

Četrdesmitajos gados, pateicoties vairāku laboratoriju darbiem, tika atšifrēts ogļhidrātu šķelšanās ceļš, kurš atšķīrās no glikolīzes. To nosauca par heksozomonofosfāta ceļu (citi nosaukumi: oksidatīvais pentozofosfāta ceļš, fosfoglikonāta ceļš, Varburga—Dikensa—Horekera ceļš).

Heksozomonofosfāta (HMF) ceļš. HMF ceļa sākuma posma shēma parādīta 56. att. Pirmajā reakcijā ar ATF palīdzību notiek glikozes fosforilācija un tās pārvēršana metaboliski aktīvā glikozo-6-fosfāta formā, kā tas analoģiski notiek glikolīzes pirmajā etapā. Nākošajā reakcijā glikozo-6-fosfāts tiek dehidrēts. Šo reakciju katalizē glikozo-6-fosfāt-dehidrogenāze:

$$\text{glikozo-6-fosfāts} + \text{NADF}^+ \rightleftharpoons \text{6-fosfoglikon-}\delta\text{-laktons} + \text{NADF} \cdot H_2$$

Reakcijas īpatnība ir tā, ka tajā kā ūdeņraža akceptors piedalās $NADF^+$. 6-fosfoglikonlaktons ir ļoti nestabils un vai nu spon-



56. att. Heksozomonofosfāta ceļa shēma (sākuma posmi):

f_1 — heksokināze; f_2 — glikozo-6-fosfātdehidrogenāze; f_3 — laktonāze; f_4 — fosfoglikonātdehidrogenāze (dekarboksilējošā); f_5 — fosfopentozoepimerāze; f_6 — fosfopentozoizomerāze (pēc *Dagley, Nicholson*, 1973)

tāni, vai ar speciāla šūnas fermenta — laktonāzes — līdzdalību hidrolizējas, veidojot 6-fosfoglikonskābi:

6-fosfoglikon-δ-laktons + $H_2G \rightleftharpoons$ 6-fosfoglikonskābe, kuru tālāk oksidatīvi dekarboksilē fosfoglikonātdehidrogenāze:

$$\text{6-fosfoglikonātskābe} + \text{NADF}^+ \longrightarrow \text{D-ribulozo-5-fosfāts} + \text{NADF} \cdot H_2 + CO_2$$

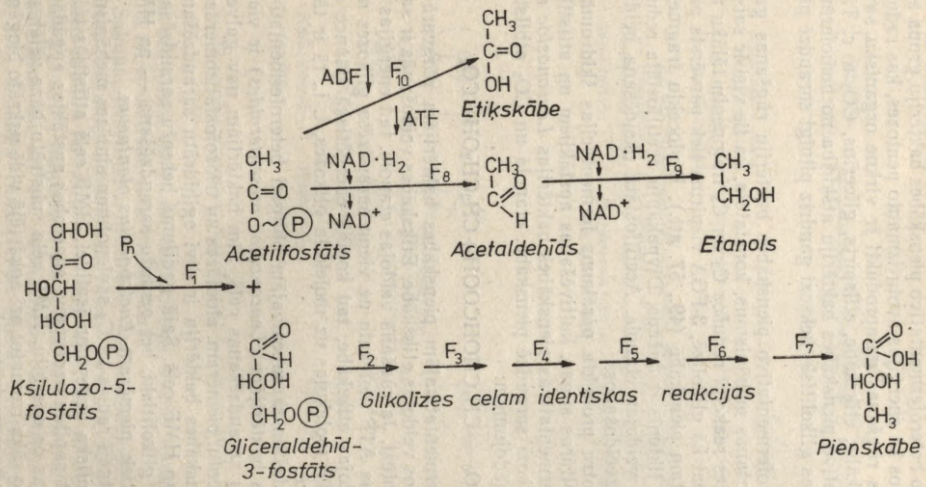
Šīs reakcijas rezultātā izveidojas attiecīgs pentozofosfāts, $NADF \cdot H_2$ un izdalās CO_2.

Ribulozo-5-fosfāts apgriezeniski pārvēršas ksilulozo-5-fosfātā un ribozo-5-fosfātā, ko attiecīgi katalizē fermenti fosfopentozoepimerāze un fosfopentozoizomerāze (56. att.). Summāri visu procesu kopumā var uzrakstīt sekojoša vienādojuma veidā: glikozo-6-fosfāts + $2NADF^+ \rightleftharpoons$ ribozo-5-fosfāts + CO_2 + $2NADF \cdot H_2$. Kā redzams, šajā procesā izveidojas divas $NADF \cdot H_2$ molekulas, kuras var izmantot reduktīvos biosintētiskos procesos, un ribozo-5-fosfāta molekula, kuru izmanto nukleīnskābju un pentozes saturošu kofermentu sintēzē.

Acīmredzot sākotnēji HMF ceļš radās, lai apgādātu prokariotus ar pentozēm. Pentožu izmantošana nukleīnskābju sintēzē un daudzu fermentu prostētiskajās grupās, iespējams, izsmēla šo savienojumu rezerves apkārtējā vidē ātrāk nekā, piemēram, C_4 savienojumu rezerves. Šādā gadījumā pentožu sintēzei bija nepieciešama tikai triju jaunu fermentu rašanās (glikozo-6-fosfāta dehidrogenāze, laktonāze un fosfoglikonātdehidrogenāze). Tā kā šajā laikā jau funkcionēja glikolīzes izomerāzes (fosfoglikozoizomerāze un triozofosfātizomerāze), tad samērā viegli izveidojās fosfopentozoizomerāze, kas katalizē ribulozo-5-fosfāta pārvēršanos ribozo-5-fosfātā. Noteiktos apstākļos HMF ceļš ar šo reakciju tiešām arī noslēdzas. Tālākā tā attīstība acīmredzot bija saistīta ar šūnas enerģētiskajām vajadzībām. Jau neliela daļa sintezētā ribozo-5-fosfāta pilnībā nodrošināja visas mikroorganisma prasības pēc pentozēm. Pārējā pentoze būtībā ir substrāts ar lielām enerģētiskām rezervēm. Spēja izmantot šo substrātu enerģētiskos nolūkos saistīta ar divu jaunu fermentu rašanos: fosfopentozoepimerāzes, kas katalizē ribulozo-5-fosfāta pārvēršanos ksilulozo-5-fosfātā (56. att.), un tiamīnpirofosfāta atkarīgās pentozofosfoketolāzes, kas katalizē ksilulozo-5-fosfāta fosforolītisku šķelšanu 3-fosfoglicerīnaldehīdā (3-FGA) un acetilfosfātā:

$$\text{ksilulozo-5-fosfāts} + P_n \longrightarrow \text{acetilfosfāts} + \text{3-FGA} \quad \text{(57. att.)}$$

Pirmajā reakcijas posmā notiek saites šķelšana starp ksilulozo-5-fosfāta otro un trešo oglekļa atomu un izveidojas starpprodukts — pentozes divu locekļu oglekļa fragmenta un fermenta komplekss (trīslocekļu fragments ir gatava 3-FGA molekula). Tālākā pārveidošanās ir saistīta ar iekšmolekulārām oksidēšanas-reducēšanas pārveidnēm, kuru rezultātā viens no divlocekļu fragmenta atomiem kļūst vairāk oksidēts, otrs — vairāk reducēts. Vei-



57. att. Heterofermentatīvās pienskābās rūgšanas shēma:

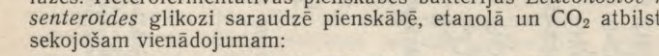
f_1 — pentozofosfoketolāze; f_2 — gliceraldehīd-3-fosfāt-dehidrogenāze; f_3 — fosfoglicerātkināze; f_4 — fosfogliceromutāze; f_5 — enolāze; f_6 — piruvātkināze; f_7 — laktātdehidrogenāze; f_8 — acetaldehiddehidrogenāze; f_9 — alkoholdehidrogenāze; f_{10} — acetātkināze (pēc *Schlegel*, 1972)

dojas ar tiamīnpirofosfātu saistīts acetilatlikums. Pie vairāk oksidētā oglekļa atoma uzkrājas enerģija. Pārnesot acetilatlikumu no tiamīnpirofosfāta uz neorganisko fosfātu, veidojas acetilfosfāts.

Tā saucamo heterofermentatīvo pienskābes baktēriju grupa anaerobos apstākļos kā enerģijas avotu izmanto pentozes, kas radušās HMF ceļā. Šīs rūgšanas galaprodukti ir virkne organisku savienojumu: pienskābe, etiķskābe, etilspirts, glicerīns, CO_2 u. c. Tā ir heterofermentatīvo pienskābes baktēriju atšķirība no homofermentatīvajām, kuras glikolītiski heksozi gandrīz pilnīgi saraudzē pienskābē.

Pētot heterofermentatīvo pienskābes baktēriju rūgšanas galaproduktu veidošanās mehānismus, konstatēja, ka tie visi ir saistīti ar fosfoketolāzes reakcijā radušos C_2 un C_3 fragmentu tālāku metabolismu. Tāpat kā glikolīzē, 3-FGA vispirms tiek pārvērsts piruvātā, bet pēc tam pienskābē (49., 57. att.). Divlocekļu fragmenta (acetilfosfāta) liktenis ir dažāds. Divpakāpju acetilfosfāta reducēšanas procesā veidojas etanols. Acetilfosfāta oksidēšana beidzas ar etiķskābes izveidošanos.

Viena vai otra produkta pārākums fermentācijas šķidrumā ir atkarīgs no kultūras sugas, kultivēšanas apstākļiem un attīstības fāzes. Heterofermentatīvās pienskābes baktērijas *Leuconostoc mesenteroides* glikozi saraudzē pienskābē, etanolā un CO_2 atbilstoši sekojošam vienādojumam:



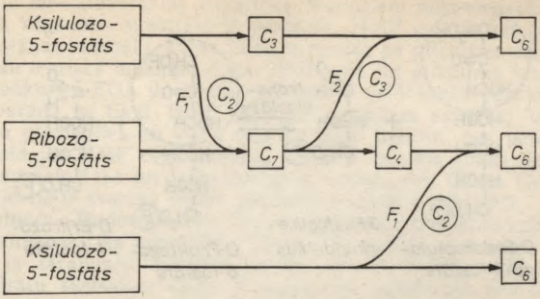
$$C_6H_{12}O_6 \longrightarrow CH_3CHOHCOOH + CH_3CH_2OH + CO_2$$

Citām heterofermentatīvajām pienskābes baktērijām pārsvarā ir tie procesi, kuros veidojas etiķskābe. Etiķskābes veidošanās ir saistīta ar ATF sintēzi. Ja rūgšanā veidojas etanols, tad enerģijas iznākums ir viena ATF molekula uz vienu saraudzētu glikozes molekulu; ja veidojas etiķskābe, tad kopējā enerģētiskā bilance sastāda divas ATF molekulas uz molekulu glikozes, t. i., tā ir tāda pati kā glikolīzē.

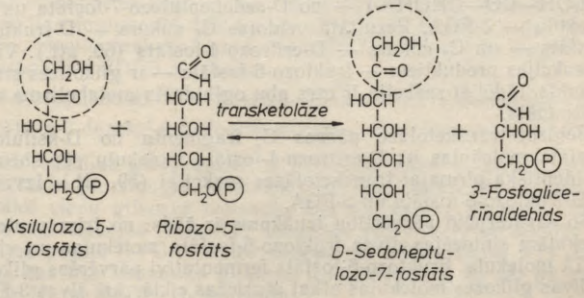
HMF ceļš dažām tā saucamajām obligāti heterofermentatīvajām pienskābes baktērijām *(Leuconostoc mesenteroides)* ir vienīgais ogļhidrātu saraudzēšanas ceļš. Šīm baktērijām nav galveno glikolīzes fermentu, piemēram, aldolāzes un triozofosfātizomerāzes. Vairumam pienskābes baktēriju ir divi ogļhidrātu saraudzēšanas ceļi: glikolīze un HMF ceļš. Šajā gadījumā heksožu saraudzēšana vienmēr notiek glikolītiski, bet pentožu saraudzēšana — pa HMF ceļu. Tā tas notiek, piemēram, *Lactobacillus plantarum.*

Tātad, sākotnēji radies kā C_5 savienojumu sintēzes mehānisms, t. i., šauri specifiska uzdevuma izpildei, HMF ceļš attīstījās tālāk un sāka izpildīt papildu uzdevumu, anaerobos apstākļos apgādājot mikroorganismus ar enerģiju. HMF ceļa substrātu bāze vēlāk paplašinājās, jo to sāka izmantot arī apkārtējā vidē uzkrāto biogēnās izcelsmes pentožu saraudzēšanai.

Bet ar to vēl HMF ceļa evolucionārā attīstība neapstājās. Izveidojās pentozofosfāta cikls, kura darbības rezultātā notika pil-



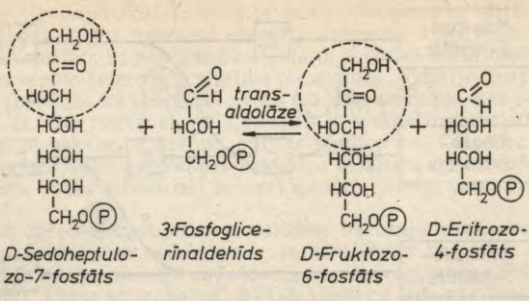
58. att. Heksozomonofosfāta ceļa shēma (pēdējie posmi): f_1 — transketolāze; f_2 — transaldolāze; C_2 — glikolaldehīda grupa; C_3 — dioksiacetona grupa; $\boxed{C_3}$ — 3-fosforglicerīnaldehīds (3-FGA); $\boxed{C_4}$ — D-eritrozo-4-fosfāts; $\boxed{C_6}$ — D-fruktozo-6-fosfāts; $\boxed{C_7}$ — D-sedoheptulozo-7-fosfāts (pēc *Schlegel*, 1972)



59. att. Transketolāzes reakcija (pēc *Lehninger*, 1974; *Rose*, 1971)

nīga organisko molekulu degradācija. Pirms apspriežam tā funkciju, īsi apskatīsim pašu mehānismu.

Sākuma substrāts ir pentozes, kas izveidojušās no ribulozo-5-fosfāta (ksilulozo-5-fosfāts un ribozo-5-fosfāts, 56. att.). Piedaloties diviem papildu fermentiem — transketolāzei un transaldolāzei —, notiek C_2 un C_3 fragmentu pārnešana starp izomērajiem pentozo-5-fosfātiem, kā arī to savstarpējās pārveidošanās produktiem (58. att.). Sākumā transketolāze pārnes C_2 fragmentu — glikolaldehīda grupu ($CH_2OH—CO—$) no ksilulozo-5-fosfāta uz ribozo-5-fosfāta molekulu. Izveidojas C_7 cukurs — D-sedoheptulozo-7-fosfāts — un C_3 cukurs — 3-FGA (59. att.). 3-FGA, kas izveidojies



60. att. Transaldolāzes reakcija (pēc *Lehninger*, 1974; *Rose*, 1971)

transketolāzes reakcijā un, kā zināms, ir glikolīzes starpprodukts, ir pirmais šo abu ceļu krustpunkts.

Tālāk transaldolāze iedarbojas uz transketolāzes reakcijas produktiem un pārnes C_3 fragmentu — dioksiacetona grupu ($CH_2OH—CO—CHOH—$) — no D-sedoheptulozo-7-fosfāta uz C_3-molekulu — 3-FGA. Rezultātā veidojas C_6 cukurs — D-fruktozo-6-fosfāts — un C_4 cukurs — D-eritrozo-4-fosfāts (60. att.). Viens no reakcijas produktiem — fruktozo-6-fosfāts — ir glikolīzes starpprodukts, tādēļ šī reakcija ir otrs abu ogļhidrātu metabolisma ceļu krustpunkts.

Beidzot transketolāze pārnes C_2 fragmentu no D-ksilulozo-5-fosfāta molekulas uz D-eritrozo-4-fosfāta molekulu pēc shēmas, kas identiska pirmajai transketolāzes reakcijai (59. att.). Izveidojas D-fruktozo-6-fosfāts un 3-FGA.

Šo savstarpējo pārvērtību iznākums ir šāds: no trim pentozes molekulām sintezējas divas fruktozo-6-fosfāta molekulas un viena 3-FGA molekula. Fruktozo-6-fosfāts fermentatīvi pārvēršas glikozē, un divas glikozes molekulas atkal atgriežas ciklā. Arī divas 3-FGA molekulas var kondensēties, izveidojot vienu glikozes molekulu. Funkcionējot pilnam HMF ceļam, no sešām tajā iesaistītajām glikozes molekulām piecas molekulas resintezējas, bet viena pilnīgi oksidējas līdz CO_2 un H_2. To var izteikt ar vienādojumu:

$$6\text{glikozo-6-fosfāts} + 12\ NADF^+ \longrightarrow 5\ \text{glikozo-6-fosfāts} + 6\ CO_2 + 12\ NADF \cdot H_2 + P_n.$$

Tātad HMF ceļš ir ciklisks mehānisms, kas kalpo pilnīgai ogļhidrātu degradācijai. Pie tam no glikozes atšķeltais ūdeņradis (2H) nonāk aerobās pārnešanas mehānismos.

Apskatīsim HMF ceļa pēdējā posma funkcijas. Kaut arī ir tādi mikroorganismi, kas ogļhidrātus aerobos apstākļos noārda tikai pa HMF ceļu, šim ceļam kā pilnīgas ogļhidrātu noārdīšanas mehā-

nismam nav universālas izplatības. Daudziem mikroorganismiem, kuriem rūgšanas substrāts ir pentozes, HMF ceļš kalpo pentožu pārvēršanai heksozēs, kuras tālāk saraudzē pa glikolīzes ceļu. Bez tam jau iepriekš minējām divus HMF ceļa un glikolīzes krustošanās punktus 3-FGA un fruktozo-6-fosfāta veidošanās posmos. Tas viss parāda ne tikai HMF ceļa un glikolīzes saistību, bet arī iespēju pārslēgties no viena ceļa uz otru. Beidzot, bez pentozēm, kas veidojās HMF ceļa sākumā, zināma nozīme šūnas dzīvē ir arī transketolāzes un transaldolāzes veidotajiem C_4 un C_7 cukuriem, jo tie ir svarīgu šūnas metabolītu sākuma substrāti.

Entnera—Dudorova ceļš. Trešais ogļhidrātu šķelšanas veids mikroorganismos tika konstatēts, izpētot ^{14}C sadalījumu spirta molekulā, ja saraudzēja noteiktā oglekļa atomā iezīmēto glikozi. Šo ogļhidrātu šķelšanas veidu nosauca par ogļhidrātu noārdīšanas 2-keto-3-dezoksi-6-fosfoglikonāta (KDFG) ceļu vai Entnera—Dudorova ceļu (pēc to zinātnieku vārdiem, kas atšifrēja šī ceļa fermentatīvo reakciju secību un būtību). Entnera—Dudorova ceļa kopējā shēma parādīta 61. attēlā.

Pirmās divas šī ceļa reakcijas — glikozes molekulas fosforilēšana un dehidrēšana līdz 6-fosfoglikonskābei — ir identiskas HMF ceļa sākuma reakcijām. Entnera—Dudorova ceļam specifiskas ir divas nākamās reakcijas: 6-fosfoglikonskābes dehidratēšana, ko katalizē 6-fosfoglukonāt-dehidratāze un kuras rezultātā rodas KDFG skābe; pirmās reakcijas produkta sašķelšana divos C_3 fragmentos, iedarbojoties KDFG-aldehāzei:

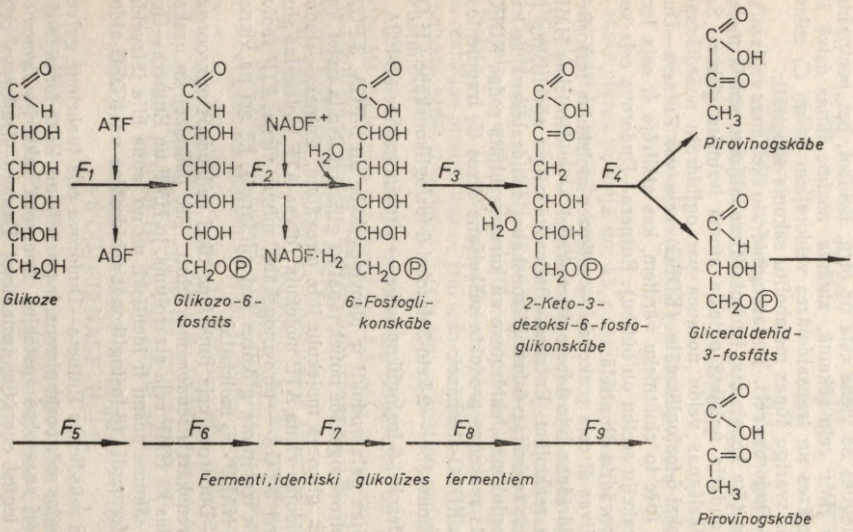
1) 6-fosfoglikonskābe $\longrightarrow$ 2-keto-3-dezoksi-6-fosfoglikonskābe $+ H_2O$;

2) 2-keto-3-dezoksi-6-fosfoglikonskābe $\longrightarrow$ pirovīnogskābe + 3-FGA

Otrās reakcijas galaprodukti ir pirovīnogskābe un 3-FGA. 3-FGA oksidēšana pirovīnogskābē notiek tāpat kā glikolīzē. No tā izriet, ka, sadalot vienu glikozes molekulu līdz piruvātam, Entnera—Dudorova ceļā veidojas viena ATF molekula (divas ATF molekulas sintezējas posmā 3-FGA $\longrightarrow$ pirovīnogskābe, mīnus viena ATF molekula, kas tiek izmantota glikozes fosforilēšanai), kā arī pa vienai $NAD \cdot H_2$ un $NADF \cdot H_2$ molekulai.

Entnera—Dudorova ceļš funkcionē tikai nedaudzos mikroorganismos, galvenokārt *Pseudomonas* ģintī. Pēc pašreizējiem uzskatiem, tas radās kā HMF ceļa atzarojums, jo HMF un Entnera—Dudorova ceļu sākuma posmi ir identiski, un no jauna bija jāizveido tikai divi fermenti (6-fosfoglikonāt-dehidratāze un KDFG-aldolāze).

Kaut gan mūsdienās Entnera—Dudorova ceļš funkcionē galvenokārt aerobajos mikroorganismos, ir pierādījumi, ka tā formēšanās notika obligāti anaerobos apstākļos. Anaerobā baktērija *Zymomonas mobilis* iegūst enerģiju, izmantojot Entnera—Dudorova ceļu (186. lpp.). Šīs baktērijas galvenie rūgšanas produkti ir etilspirts un CO_2. Iespējams, ka *Z. mobilis* ir viens no tiem mikroorganismiem, kuros sākotnēji izveidojās Entnera—Dudorova ceļš.



61. att. Entnera—Dudorova ceļš:

f_1 — heksokināze; f_2 — glikozo-6-fosfātdehidrogenāze; f_3 — 6-fosfoglikonātdehidratāze; f_4 — 2-keto-3-dezoksi-6-fosfoglikonātaldolāze; f_5 — gliceraldehīd-3-fosfātdehidrogenāze; f_6 — fosfoglicerātkināze; f_7 — fosfogliceromutāze; f_8 — enolāze; f_9 — piruvātkināze (pēc *Dagley, Nicholson,* 1973; *Schlegel,* 1972)

Visticamāk, ka Entnera—Dudorova ceļa izveidošanās bija saistīta ar prokariotu pieaugošo vajadzību pēc piruvāta. Tāpēc radās nepieciešamība pēc mehānisma, kurā piruvāts no sākuma substrāta izveidotos pēc iespējas īsākā ceļā. Entnera—Dudorova ceļā piruvātu iegūst pēc 4 reakcijām, bet glikolīzē nepieciešamas 9 reakcijas. Nav noskaidrots jautājums, kādēļ Entnera—Dudorova ceļš evolūcijas procesā neattīstījās plašāk.

Kā redzams procesa shēmā (61. att.), Entnera—Dudorova ceļš vairākās vietās krustojas ar glikolīzi un HMF ceļu. 6-fosfo-glikonskābe ir gan Entnera—Dudorova, gan HMF ceļa starpprodukts; piruvāts un 3-FGA — Entnera—Dudorova ceļa un glikolīzes starpprodukti.

10. NODAĻA

DZĪVĪBAS FORMAS, KURAS ENERĢIJU IEGŪST FOSFORILĀCIJAS PROCESĀ

Iepriekšējā nodaļā apskatījām dažādu fizioloģisko grupu mikroorganismus, kuru enerģētiskais metabolisms pamatojas uz substrāta fosforilāciju un kuras nav atkarīgas no molekulārā skābekļa klātbūtnes. Šo mikroorganismu priekšteči uz Zemes parādījās bezskābekļa atmosfēras laikā. Tajā laikā izveidojušies dažādo anaerobo organismu varianti ir saglabājušies līdz mūsu dienām jau aprakstīto mikroorganismu grupu veidā. (Vēlreiz jāpasvītro, ka pašreiz eksistējošās anaerobo mikroorganismu formas nevar pilnīgi identificēt to senajiem priekštečiem, jo tās ilgstoši bijušas pakļautas dabiskās izlases ietekmei.) Iepriekšējā nodaļā raksturotās anaerobo prokariotu grupas evolucionāri ir savstarpēji saistītas un atšķiras ar dažādu donora-akceptora problēmas risinājumu, kurš savukārt ir saistīts ar asimilācijas spēka (ATF un reducētāju) iegūšanas iespējām, kā arī ar ūdeņraža pārnesēju reģenerēšanu.

Evolūcija neapstājās pēc anaerobās enerģijas ieguves veida izveidošanas, kurš balstījās uz organisko savienojumu oksidēšanu-reducēšanu. Iepriekš aprakstītajām mikroorganismu grupām obligāti nepieciešamās organiskās vielas apkārtējā vidē pamazām sāka izsīkt. Organismiem, kas eksistēja uz substrāta fosforilācijas rēķina, radās nepieciešamība meklēt gan jaunus oglekļa, gan jaunus brīvās enerģijas avotus. Bija nepieciešams atrast tādu enerģijas ieguves veidu, kas izmantotu kādu nepārtraukti darbojošos enerģijas avotu. Šāds enerģijas avots ir Saules enerģija.

Spriedumu loģika un eksperimentālie dati par dzīvības izcelšanos ļauj pieņemt, ka dzīvie organismi pēc dažādu organisku savienojumu pārveidošanas anaerobos apstākļos sāka izmantot gaismu. Lai tas varētu notikt, vispirms bija nepieciešama tādu pigmenta molekulu rašanās, kas spētu absorbēt gaismas kvantus. Sākotnēji dzīvība bija bezkrāsaina. Izveidojoties gaismu uztverošām struktūrām, dzīvībai radās iespēja izmantot gaismas enerģiju. Gaismu uztverošu molekulu izveidošanās radīja priekšnoteikumus mūsdienu dzīvības formu attīstībai. Dažādo prokarioto gaismas enerģiju izmantojošo mikroorganismu grupu eksistence mūsdienās pierāda, kā evolūcijas gaitā notika pakāpeniska minēto iespēju realizācija.

Fotosintezējošos prokariotos mikroorganismus pārstāv vairākas baktēriju grupas (purpura sēra un nesēra baktērijas, kā arī zaļās sērbaktērijas) un ciānbaktērijas jeb zilaļģes.

Pirmo fotoreceptoru problēma

Zemes virsmu sasniedz gaismas stari, kuru viļņu garuma diapazons ir no 300 līdz 1100 nm. Gaismas starus, kuru viļņu garums ir īsāks par 300 nm un garāks par 1100 nm, aiztur Zemes atmosfēra. Redzamās gaismas viļņu garums ir no 400 līdz 700 nm. Gaisma izstarojas kvantu vai fotonu veidā. Kvantu enerģija ir apgriezti proporcionāla viļņu garumam, tāpēc ar enerģiju bagātāki ir īso viļņu garumu kvanti, t. i., ultravioletie stari un redzamās gaismas malējie violetie stari, bet visnabadzīgākie ir spektra garo viļņu apgabala kvanti (sarkanie un infrasarkanie stari).

Mūsdienu fotosintezējošie mikroorganismi ir pielāgojušies redzamās un infrasarkanās gaismas izmantošanai. Ar enerģiju bagātākie ultravioletie stari fotosintēzē netiek izmantoti. Uzskata, ka ultravioletie stari bija viens no galvenajiem enerģijas avotiem abiogēnajā organisko vielu sintēzē. Pēc dzīvo organismu izveidošanās īsviļņu ultravioleto staru iedarbība kļuva letāla (izraisīja nāvi). Ultravioleto staru letālā iedarbība izskaidrojama ar šo staru neparasti augsto fotoķīmisko aktivitāti: absorbējot ultravioletos starus, organiskās molekulas s a d a l ī j ā s. Bet ar enerģiju nabadzīgā redzamā un infrasarkanā gaisma, kas absorbēta piemērotās sistēmās, nodrošina s e c ī g u reakciju norisi. Lielākā uz Zemes krītošās Saules enerģijas daļa (apmēram 75%) ir redzamā gaisma (400—700 nm), gandrīz 20% ir infrasarkanā, un tikai apmēram 5% ir gaisma ar viļņu garumu 300—400 nm (ultravioletie stari).

Mūsdienās visiem zināmajiem fotosintezējošajiem organismiem obligāti ir magnija-porfirīna pigmenti — hlorofili, kas uzbūvēti no četriem ar oglekļa tiltiņiem savienotiem un slēgtas (cikliskas) struktūras porfirīna gredzeniem. Ir zināmi apmēram desmit hlorofila grupas pigmenti, kas atšķiras ar dažādām ķīmiskām grupām. Šīs ķīmiskās grupas ir pievienotas porfirīna kodola pirola struktūrai.

Vairums zinātnieku uzskata, ka pirmie fotoreceptori bija porfirīni. Eksperimentāli ir pierādīts, ka porfirīns var sintezēties abiogēni no vienkāršām vielām — pirola un aldehīdiem. Šī sintēze var notikt tādos apstākļos, kas imitē pirmatnējos Zemes apstākļus. Tas liecina, ka porfirīni varēja rasties pirmsbioloģiskās evolūcijas procesā. Iespējams, ka pirmās vienkāršākās porfirīna molekulas varēja funkcionēt kā elektronu pārnesēji dažādās oksidēšanas-reducēšanas reakcijās. Galīgā struktūru piemērošanās izpildāmajām funkcijām notika bioloģiskās evolūcijas periodā, kad porfirīni tika ieslēgti pirmajās dzīvajās šūnās. Tālākajā evolūcijas gaitā šīs molekulas sāka šauri funkcionāli specializēties. Tiešām, porfirīni

piedalās tikai nedaudzās oksidēšanas-reducēšanas rakstura reakcijās. Svarīgs moments porfirīnu evolūcijā bija metāla jonu ieslēgšana porfirīnu kodola centrā. Metāla atomu un pirola gredzenu slāpekļa atomu saista kovalentās un koordinatīvās saites, kuras, pirmkārt, porfirīna molekulai nodrošina lielu struktūras stabilitāti un, otrkārt, veicina tās tālāku funkcionālu specializāciju. Visi porfirīni, kuriem piemīt fotosensibilizējoša darbība, ir magnija kompleksi. Porfirīniem, kas piedalās tumsas elektrona transportā (citohromiem), kā arī fermentiem katalāzei un peroksidāzei porfirīna gredzena centrā ir dzelzs atoms.

A. Krasnovskis ar līdzstrādniekiem pierādīja, ka dažiem metālu oksīdiem — titāna, cinka un volframa oksīdam — piemīt porfirīniem analoga fotosensibilizējoša iedarbība. Šie savienojumi ir fotoaktīvi tuvējā ultravioletā spektra daļā. Nav izslēgts, ka šie oksīdi varēja kalpot kā pirmie fotoreceptori. Tomēr dzīvajās šūnās tālākā šī veida fotoreceptoru formēšana nenotika.

Fotosintezējošo prokariotu pigmenti

Tātad organismu spēja izmantot gaismas enerģiju pirmām kārtām ir saistīta ar specifisku fotoreceptoru molekulu — pigmentu — veidošanos. Katrai fotosintezējošo prokariotu grupai ir raksturīgs un nemainīgs pigmentu sastāvs. Atsevišķu pigmentu daudzuma attiecības svārstās atkarībā no organismu sugas un kultivēšanas apstākļiem. Kopsummā fotosintezējošie pigmenti nodrošina 400—1100 nm garu gaismas viļņu absorbciju, t. i., praktiski visā uz Zemi krītošās Saules enerģijas viļņu garumu diapazonā.

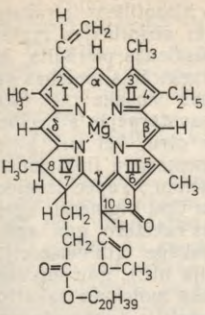
Visi fotosintezējošie pigmenti pieskaitāmi divām ķīmisko savienojumu klasēm: 1) pigmenti, kuru galvenā sastāvdaļa ir tetrapirola struktūra (hlorofili un fikobiliproteīdi); 2) pigmenti, kuru galvenā sastāvdaļa ir garas poliizoprenoīdās ķēdes (karotinoīdi). Visiem fotosintezējošajiem pigmentiem ir raksturīga ķīmiskās uzbūves īpatnība — konjugēto divkāršo saišu sistēma.* No konjugēto divkāršo saišu daudzuma ir atkarīga pigmentu spēja uztvert ar enerģiju nabadzīgos gaismas kvantus un arī karotinoīdiem piedēvētā spēja aizsargāt hlorofilu no molekulārā skābekļa.

Hlorofili. Jau iepriekš apskatījām, ka hlorofili radās noteiktā porfirīnu molekulu evolūcijas posmā. Eksperimentāli ir pierādīta hlorofilu abiogēnās sintēzes iespēja un tas, ka jau agrā formēšanās posmā tie varēja tikt ieslēgti šūnas sastāvā.

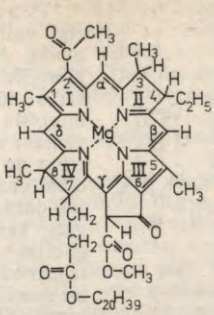
Ir zināms, ka fotosintezējošajiem prokariotiem ir vairāki struktūras ziņā atšķirīgi hlorofili (62. att.). Fotosintezējošo baktēriju šūnu hlorofili ieguvuši bakteriohlorofilu nosaukumu. Vairums foto-

---

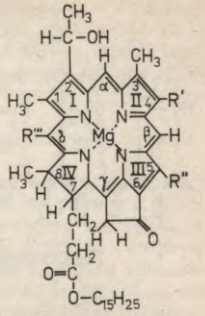
* Par konjugētām sauc tādas divkāršās saites, kas mijas ar parastajām, t. i., $-\overset{|}{C}=\overset{|}{C}-\overset{|}{C}=\overset{|}{C}-$.



Hlorofils a



Bakteriohlorofils a



Bakteriohlorofils c un d

62. att. Fotosintezējošo prokariotu hlorofilu struktūrformulas. Bakteriohlorofils a no augstāko augu un ciānbaktēriju hlorofila a atšķiras ar to, ka tam ir 1 — reducēts otrais pirola gredzens; 2 — pirmajā pirola gredzenā otrajā vietā vinila grupa aizvietota ar acetilgrupu. Bakteriohlorofili c un d atšķiras no hlorofila a:

1 — pie C_{19} nesatur karboksilgrupu; 2 — fitola ($C_{20}H_{39}OH$) vietā satur farnezolu ($C_{15}H_{25}OH$); 3 — otrajā vietā ir oksietilgrupa. Bez tam bakteriohlorofiliem c un d ir atšķirīgi radikāli 4., 5. un δ vietā (pēc Е. Н. Кондратьева, 1972)

sintezējošo baktēriju satur bakteriohlorofilu a, kuram šūnās ir vairāki absorbcijas maksimumi 375 un 890 nm viļņu garuma diapazonā. Baktērijas, kurām ir bakteriohlorofils a, var absorbēt gaismu ar viļņu garumu līdz 900 nm.

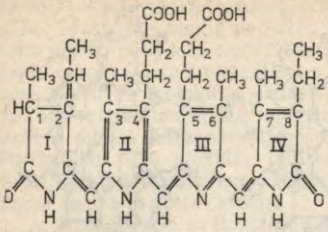
Nesen divām purpurbaktēriju sugām *(Rhodopseudomonas viridis* un *Thiocapsa pfennigii)* atrasts hlorofils, kura spektrālās īpašības atšķiras no bakteriohlorofila a. Tas ir nosaukts par bakteriohlorofilu b. Atšķirīgā īpatnība ir spēja absorbēt gaismu ar viļņu garumu līdz 1100 nm. (Šūnā bakteriohlorofila b absorbcijas maksimums garo viļņu daļā ir 1020—1040 nm.)

Galvenie zaļo sērbaktēriju hlorofila pigmenti ir bakteriohlorofili c un d, kuriem ir nedaudz atšķirīga struktūra un absorbcijas spektri.* Bez šiem pigmentiem vairākās zaļajās sērbaktērijās konstatēts bakteriohlorofils a, apmēram 5—10% kopējā hlorofila pigmentu daudzuma. Bakteriohlorofili c un d ļauj zaļajām sērbaktērijām izmantot gaismu ar viļņu garumu līdz 840 nm (bakteriohlorofila c absorbcijas maksimums ir 745—755 nm, d — 705—740 nm).

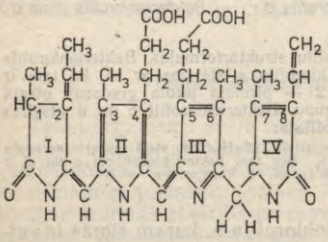
Atšķirībā no citām fotosintezējošajām baktērijām ciānbaktērijas satur hlorofilu a, kurš ir obligāts visām eikariotu aļģēm un augstākajiem augiem. Hlorofils a nodrošina gaismas absorbciju līdz 700—740 nm.

---

* Literatūrā vēl var atrast novecojušos zaļo sērbaktēriju pigmentu nosaukumus: bakterioviridīns vai hlorobiumhlorofils.



Fikocianobilīns



Fikoeritrobilīns

63. att. Iespējamās C-fikocianīna un C-fikoeritrīna hromatoforo grupu struktūrformulas (pēc *Chapman*, 1973)

Visiem hlorofiliem ir raksturīgi vairāki absorbcijas maksimumi. Mūsdienās pierādīts, ka hlorofilu spektrālās īpašības veselās šūnās nosaka ne tikai hlorofilu savstarpējās attiecības vienam ar otru, bet arī attiecības ar membrānu lipīdiem un olbaltumvielām. Tāpēc izveidojas dažādu tipu pigmentu agregāti, kurus raksturo gan agregācijas pakāpe (dimerizācija, trimerizācija utt.), gan blīvums un specifisks molekulu sakārtojums. Hlorofili šūnā atrodas kompleksā ar olbaltumvielu-lipīdu membrānu struktūrām, kuras ievērojami ietekmē dzīvās šūnas pigmenta molekulas strukturālās un funkcionālās īpašības.

Fikobiliproteīdi — sarkani un zili pigmenti. Tie ir tikai vienai prokariotu grupai — ciānbaktērijām jeb zilaļģēm*. Pigmenta hromoforā grupa — fikobilīns — ir kovalenti saistīts ar ūdenī šķīstošā globulīna tipa olbaltumvielām. Fikobilīns sastāv no četriem pirola gredzeniem, kas atšķirībā no hlorofila nav saistīti ciklā, bet izvērsti vaļējā ķēdē un nesatur metāla atomus (63. att.).

Ciānbaktēriju šūnās ir konstatēti trīs fikobiliproteīdi: C-fikociāns (hromatoforā grupa — fikociānobilīns; absorbcijas maksimums — 615 nm), C-fikoeritrīns (hromatoforā grupa — fikoeritrobilīns; absorbcijas maksimums — 565 nm) un C-allofikociāns (hromatofors — allofikocianobilīns; absorbcijas maksimums — 620 un 650 nm). Divi pirmie fikobiliproteīdi sastopami biežāk un lielākos daudzumos. Ciānbaktērijas pēc noteiktām C-fikociāna un C-fikoeritrīna kombinācijām var iedalīt vairākās specifiskās grupās.

I grupa — vienmēr ir C-fikociāns, bet C-fikoeritrīna nav *(Anabaena variabilis. Chlorogloea fritschii, Anacystis nidulans, Plectonema boryanum* u. c.);

---

* Fikobiliproteīdi ir sastopami arī divām eikariotu aļģu klasēm — sārtaļģēm un kriptoficejām.

II grupa — sugas, kurām ir gan C-fikoeritrīns, gan C-fikociāns (*Tolypothrixtenuis, Nostoc muscorum, Fremyella diplosiphon* utt.);

III grupa — sugas, kurās dominē C-fikoeritrīns, bet C-fikociāns ir ļoti niecīgā daudzumā (*Phormidium persicinum, P. fragile,* citas *Phormidium, Trichodesmium erythraeum, Oscillatoria rubescens* u. c.).

Nav izslēgts, ka visas sugas niecīgos daudzumos satur arī allofikociānu.

Ciānbaktēriju šūnās fikobiliproteīdi veido agregātus: monomēri apvienojas pa diviem, trim, sešiem utt. Agregācijas pakāpe ir atkarīga no kultivēšanas apstākļiem (pH, temperatūras un šķīduma jonu spēka), kā arī no kultūras vecuma. Vecās kultūrās vērojama agregātu sabrukšana. Fikobiliproteīdu pigmentu agregātu veidošanās fizioloģiskā jēga pagaidām nav noskaidrota. Ir pierādīts, ka agregācijas rezultātā izmainās fikobiliproteīdu spektrālās īpašības.

Fikobiliproteīdu pigmenti ciānbaktēriju šūnās ir diskrētu morfoloģisku vienību — fikobilisomu — veidā, kas novietojušās tilakoīdu ārējā pusē. Fikobilisomas acīmredzot ir struktūras, kurās fikobiliproteīdu pigmenti organizēti augstāka līmeņa agregātos — poliagregātos.

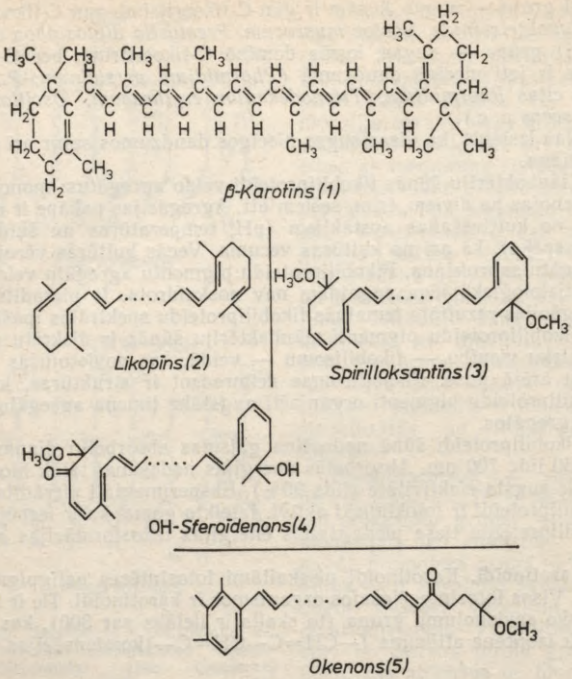
Fikobiliproteīdi šūnā nodrošina gaismas absorbciju diapazonā no 450 līdz 700 nm. Absorbētās enerģijas nodošanai tālāk hlorofilam ir augsta efektivitāte (līdz 90%). Eksperimentāli pierādīts, ka fikobiliproteīdi ir fotoķīmiski aktīvi. Izteikta goma, ka ir iespējama fikobiliproteīdu tieša piedalīšanās enerģijas transformācijas reakcijās.

Karotinoīdi. Karotinoīdi pieskaitāmi fotosintēzes palīgpigmentiem. Visos fotosintezējošajos organismos ir karotinoīdi. Tie ir liela ķīmisko savienojumu grupa (to skaits ir lielāks par 300), kas būtībā ir izoprēna atlikuma $(-CH=C(CH_2)-CH=C-)$ kondensācijas produkti. Vairums karotinoīdu veidojušies, kondensējoties astoņiem izoprēna atlikumiem. Dažiem karotinoīdiem poliizoprēna ķēde ir izvērsta (alifātiskie karotinoīdi), bet vairumam vienā vai abos ķēdes galos novietoti aromātiskie gredzeni (monocikliskie un bicikliskie karotinoīdi).

Pēc ķīmiskās uzbūves karotinoīdus iedala divās grupās. Pie pirmās pieder karotinoīdi, kuri nesatur skābekli. Otrā grupā ir skābekli saturoši karotinoīdi — ksantofili*.

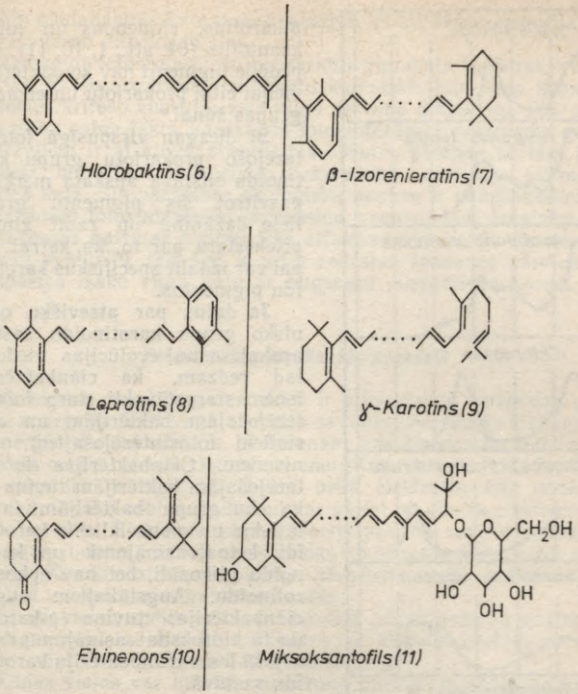
---

* Ksantofilais skābeklis var būt gredzeniem pievienoto hidroksila (—OH), metoksila (H_3CO—), epoksīda () grupu vai ketogrupu (O=) sastāvā. Fotosintezējošiem prokariotiem nav atrasti karotinoīdi ar epoksīda grupām — epoksikarotinoīdi.



64. att. Dažu fotosintezējošo baktēriju un ciānbaktēriju karotinoīdu

Fotosintezējošo baktēriju un ciānbaktēriju karotinoīdu sastāvs ir ļoti dažāds. Bez pigmentiem, kas visām fotosintezējošo prokariotu grupām ir vienādi, katrai no tām ir konstatēti noteikti karotinoīdi vai to kompleksi. Visdažādākais karotinoīdu pigmentu sastāvs ir purpurbaktērijām, no kurām jau izdalīti vairāk nekā 20 karotinoīdu. Vairumam purpurbaktēriju šūnās ir ksantofilu grupas alifātiskie karotinoīdi. Dažas purpurbaktēriju sugas satur monocikliskos karotinoīdus, un tikai nesēra purpurbaktērijām *Rhodomicrobium vannielii* un *Rhodopseudomonas acidophila* ir atrasts nedaudz β-karotīna — bicikliska karotinoīda —, kas ir izplatīts zilaļģēs un citos fotosintezējošos un nefotosintezējošos organismos. Dažām purpurbaktērijām raksturīgās karotinoīdu struktūrformulas parādītas 64. attēlā, 2—5. No atsevišķo karotinoīdu daudzuma un

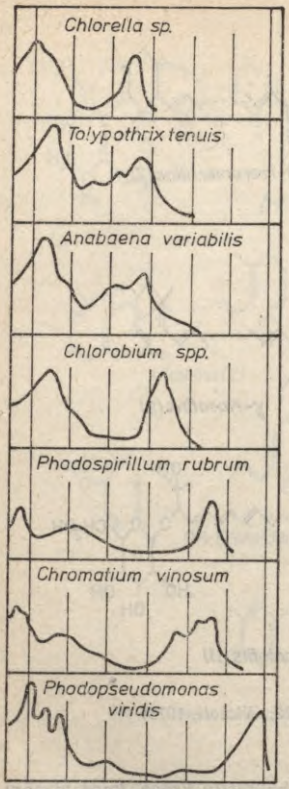


struktūrformulas (pēc Е. Н. Кондратьева 1972; *Nichols*, 1973)

sastāva kompleksā ir atkarīga purpurbaktēriju krāsa, kura biezām šūnu suspensijām var būt purpurvioleta, sarkana, rozā, brūna vai dzeltena.

Zaļo baktēriju karotinoīdu sastāvs atšķiras no purpurbaktēriju karotinoīdu sastāva. *Chloropseudomonas ethylica* un virknei *Chlorobium* sugu galvenais karotinoīds ir hlorobaktīns — monociklisks savienojums ar aromātisku gredzenu (64. att., 6). Zaļajām baktērijām specifisks karotinoīds ir ne vien hlorobaktīns, bet arī leprotīns un β-izorenieratīns (64. att., 7, 8). Zaļās baktērijas satur arī γ-karotīnu (64. att., 9).

Ciānbaktēriju karotinoīdu komplekts atšķiras gan no fotosintezējošo baktēriju karotinoīdiem, gan arī no eikarioto fotosintezējošo organismu pigmentiem. Galvenie ciānbaktēriju karotinoīdi ir



65. att. Zaļaļģu, ciānbaktēriju, purpura un zaļo sērbaktēriju šūnu absorbcijas spektri (pēc Е. Н. Кондратьева, 1972; М. В. Гусев, 1969)

β-karotīns, ehinenons un miksoksantofils (64. att., 1, 10, 11). Divi pēdējie pigmenti nav konstatēti nevienai citai prokariotu un eikariotu grupas šūnai.*

Šī diezgan virspusīgā fotosintezējošo prokariotu grupu karotinoīdu sastāva apskata mērķis ir pasvītrot šīs pigmentu grupas lielo dažādību un radīt zināmu priekšstatu par to, ka katrai grupai var izdalīt specifiskus karotinoīdu pigmentus.

Ja datus par atsevišķu organisko grupu karotinoīdu sastāvu apskatām no evolūcijas viedokļa, tad redzam, ka ciānbaktērijas ieņem starpstāvokli starp fotosintezējošajām baktērijām un eikariotiem fotosintezējošajiem organismiem. Ciānbaktērijas fotosintezējošajām baktērijām tuvina tas, ka abu grupu baktērijām ir alifātiskie un monocikliskie karotinoīdi, ketoatvasinājumi un karotinoīdu glikozīdi, bet nav epkosikarotinoīdu. Augstākajiem augiem ciānbaktērijas tuvina β-karotīna un tā hidroksilatvasinājumu dominējošā loma ciānbaktēriju karotinoīdu sastāvā.

Karotinoīdu pigmenti absorbē zilā un zaļā spektra gaismu, t. i., 400—550 nm garus gaismas viļņus. Šie pigmenti, tāpat kā hlorofili, ir lokalizēti tilakoīdu olbaltumvielulipīdu membrānās un diezgan vāji saistīti ar olbaltumvielām.

Pēc mūsdienu uzskatiem, fotosintezējošajos prokariotos karotinoīdu funkcijas ir daudzveidīgas. Kā fotosintezējošie palīgpigmenti tie absorbē īsā spektra gaismas kvantus un tālāk tos atdod hlorofilam. Enerģijas pārnešanas efektivitāte dažādiem karotinoīdiem ir dažāda un svārstās robežās no 30 līdz 90%. Pierādīta karo-

* 1971. gadā izdalītajai pavedienveida baktērijai *Chloroflexus aurantiacus*, kas satur bakteriohlorofilus a, c, d, bez β-karotīna, γ-karotīna, to glikozīdiem un citiem atvasinājumiem ir atrasti apmēram 4% ehinenona.

tinoīdu piedalīšanās fototakses reakcijās, kā arī šūnas hlorofila aizsargāšanā no fotooksidācijas.

Pārskatot fotosintezējošo prokariotu pigmentu īpašības, varam secināt, ka šo organismu pigmentu komplekti ļauj tiem izmantot uz Zemes krītošo enerģiju visā viļņu garuma diapazonā (65. att.). Uzmanību pelna fakts, ka dažādu fotosintezējošo organismu grupu pārstāvjiem ir atšķirīgi absorbcijas spektri, pirmām kārtām ievērojamās hlorofilu absorbcijas maksimumu novirzes sarkanajā spektra daļā. Šīs parādības ekoloģiskā nozīme ir neapšaubāma, jo tā dažādām fotosintezējošo organismu grupām ļauj izvairīties no konkurences gaismas ieguvē. Kas attiecas uz hlorofilu absorbcijas spektru evolūciju, tad šeit ir acīm redzama tendence pārvietoties uz spektra īsāko viļņu daļu ar augstāku enerģētisko līmeni.

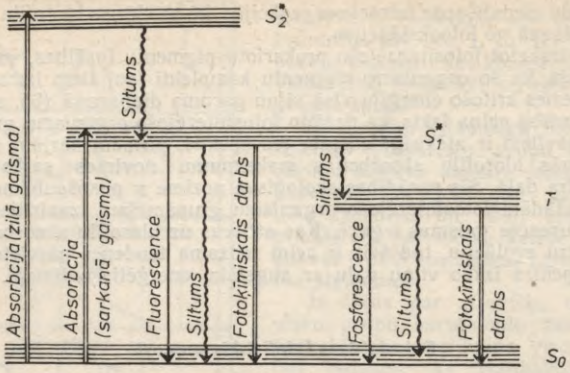
Fotosintēzes fotofiziskie procesi

Molekulas enerģija galvenokārt ir atkarīga no molekulas elektronu enerģijas. Elektronu enerģiju savukārt nosaka to izvietojums uz enerģētiskajām orbītām. Elektronam, kas atrodas no kodola vistālākajā orbītā, piemīt vislielākās enerģijas rezerves, t. i., tas atrodas augstākā enerģētiskā līmenī nekā elektrons, kas novietots kodolam tuvākā orbītā. Elektroni var pāriet no vienas elektronu orbītas uz otru. Elektronu pārvietošanos pavada vai nu molekulas enerģijas zudums, vai tās uzņemšanas no ārpuses, t. i., notiek enerģētiskā stāvokļa izmaiņas. Līdzīga pāriešana notiek, molekulai absorbējot vai izstarojot gaismas kvantu.

Tātad vielas spēja absorbēt noteikta viļņa garuma gaismu ir atkarīga no vielas molekulu uzbūves un pirmām kārtām no elektronu sadalījuma enerģētiskajās orbītās.

Kādas vielas var būt labi elektronu donori un akceptori? Labi donori ir tās vielas, kuru elektroni, absorbējot kvanta enerģiju, salīdzinoši viegli pāriet uz attālāko orbītu ar augstāku enerģētisko līmeni, bet molekula kopsummā — ierosinātā stāvoklī. Pretējas īpašības raksturīgas elektronu akceptoriem: vislabākie akceptori ir no tādiem atomiem sastāvošas vielas, kuru elektroniem ir vislielākā iespēja tuvoties kodolam.

Kādām īpašībām jāpiemīt gaismai, ja tā ir elektronus ierosinošs faktors? Gaismas kvantiem jānodrošina elektronu pāriešana no zemāka enerģētiskā līmeņa uz augstāku. Tas ir iespējams tajā gadījumā, ja enerģētisko līmeņu starpība, elektronam pārejot no vienas orbītas uz otru, ir vienlīdzīga gaismas kvanta enerģijai. Bija nepieciešama tādu vielu rašanās, kuru molekulās elektronu pāriešana atbilstu absorbētās gaismas kvanta enerģijai. Šādām prasībām atbilst hlorofilu un citu pigmentu molekulas, kurām elektrona pāriešana ierosinātā augsti enerģētiskā stāvoklī notiek, iedarbojoties gaismas kvantiem, kuru viļņu garums ir diapazonā 400—1100 nm.



66. att. Hlorofila molekulas enerģētisko līmeņu un to savstarpējo pāreju shēma:

S_0 — singleta pamatlīmenis; T — tripleta līmenis; S_1^* — pirmais ierosinātais singleta līmenis; S_2^* — otrais ierosinātais singleta līmenis (pēc Б. А. Рубин, 1976; Е. Н. Кондратьева, 1972)

Izsekosim procesiem, kas notiek, hlorofila molekulai absorbējot gaismas kvantu (66. att.). Tumsā hlorofila molekula atrodas stabilā neierosinātā stāvoklī un tās elektroni — tā saucamajā pamata singleta stāvoklī (S_0). Kad uz hlorofila molekulas nonāk gaismas kvants, daļu kvanta enerģijas absorbē viens no elektroniem. Šis elektrons pēc tam pārvietojas uz jaunu, ar enerģiju bagātāku līmeni, bet hlorofila molekula pāriet ierosinātā stāvoklī. Atkarībā no absolūtā kvanta enerģijas elektrons var pāriet dažādos enerģētiskajos līmeņos: zilās gaismas kvants paceļ elektronu uz otro ierosināto singleta līmeni, sarkanās gaismas kvants — uz pirmo. Ierosinātā singleta stāvoklī (S^*_1 un S^*_2) hlorofila molekula saglabājas ļoti īsu brīdi (otrajā singleta stāvoklī — 10^{-12}—10^{-13} s, pirmajā — 10^{-9}—10^{-7} s), pēc tam molekula atgriežas stabilajā sākuma stāvoklī. Molekulas atgriešanās izejas stāvoklī var notikt dažādi, un elektronu absolūtā enerģija zūd vai nu siltuma (pārejas $S^*_2 \longrightarrow S^*_1$, $S^*_1 \longrightarrow S^*_0$, $S^*_1 \longrightarrow T$, $T \longrightarrow S_0$), fluorescences ($S^*_1 \longrightarrow S_0$), vai fosforescences veidā ($T \longrightarrow S_0$).

Šie jau minētie hlorofila molekulas pāriešanas veidi no ierosināta stāvokļa pamatstāvoklī neizsmeļ visas iespējas. Šūnā hlorofila molekulas ir cieši saistītas ne vien viena ar otru, bet arī ar citiem fotosintēzes aparāta komponentiem, veidojot vienotu strukturālo sistēmu. Tāpēc hlorofila molekula ierosinātā stāvoklī var absorbēto kvanta enerģiju nodot blakus esošajām pigmenta molekulām, ierosinot tām ierosinātu stāvokli. Enerģijas nodošana no vie-

nas molekulas uz otru, iespējams, notiek pirmajā ierosinātā singleta līmenī.

Pēc mūsdienu uzskata, noteiktas hlorofila molekulas ir cieši saistītas ar elektronu transporta ķēdes locekļiem, tādēļ šo molekulu gaismas absorbcija un pāriešana ierosinātā stāvoklī savukārt ierosina elektronu transportu. No šī viedokļa interesanta ir $S^*_1 \longrightarrow S_0$ pāriešana caur tripleta (T) līmeņa starpstāvokli. Pigmenta molekulai tripleta stāvoklī ir raksturīga zināma stabilitāte (molekulas eksistēšanas laiks T līmenī ir no 10^{-7} līdz 10^{-3} s; tas ir atkarīgs no pigmenta īpašībām un apstākļiem), kā arī augsta ķīmiskā aktivitāte. Šīs abas īpašības apstiprina uzskatu, ka fotoķīmiskā aktivitāte ir saistīta ar hlorofila molekulas tripleta stāvokli.

Tātad noteikta veida ierosināta hlorofila molekula var atdot elektronu attiecīgajam akceptoram. Atdodot elektronu, t. i., izpildot elektrona donora lomu, hlorofila molekula pāriet potenciāla elektrona akceptora stāvoklī. Gaismas iedarbības rezultātā pigmenta molekula kļūst gan donors, gan akceptors. Gaismas ierosinātais hlorofils var atdot elektronu piemērotam akceptoram — fotooksidēties, bet, uzņemot elektronu no attiecīga donora, — reducēties. Fotosintēzes fotoķīmisko procesu pamatā ir apgriezeniska hlorofila oksidēšanās-reducēšanās reakcija gaismas ietekmē.

Fotosintēzes fotoķīmiskie procesi

Ir pierādīts, ka fotosintezējošo šūnu hlorofilu funkcijas ir atšķirīgas. Vairums hlorofila molekulu spēj tikai absorbēt gaismas enerģiju un nodot to blakus esošām molekulām. Tikai nedaudzās pigmenta molekulās notiek fotoķīmiskā reakcija, t. i., ar fotoinducēto elektronu transportu saistītās elektromagnētiskās enerģijas pārvēršanās ķīmiskajā enerģijā. Augos šīs specializētās hlorofila molekulas ir tikai 1/200—1/400 daļa no kopējā hlorofila daudzuma šūnā, ciānbaktērijās — 1/30—1/100, fotosintezējošajās baktērijās šī attiecība ir apmēram 1/25—1/50.

Baktēriju fotoķīmiski aktīvās hlorofila formas ir dažādi bakteriohlorofili: purpurbaktērijām, kas satur bakteriohlorofilu a, tas ir P_{890}; purpurbaktērijām, kas satur bakteriohlorofilu b — P_{985}; zaļajām baktērijām — P_{840}.* Ciānbaktērijām un augstākajiem augiem hlorofila a fotoķīmiski aktīvā forma ir P_{700} un, iespējams, arī P_{680}.

Hlorofila fotoķīmiski aktīvās formas veido tā saucamo f o t o ķ ī m i s k ā s r e a k c i j a s c e n t r u. Fotoķīmiskās reakcijas centra hlorofilu īpatnība ir tā, ka tie ir cieši saistīti ar fotosintētiskās elektronu transporta ķēdes locekļiem. Galvenokārt tie ir saistīti ar pirmajiem hlorofila molekulas elektronu akceptoriem un ar elektrona

* Fotoķīmiski aktīvās hlorofila formas pieņemts apzīmēt ar burtu P, norādot viļņa garumu, pie kura notiek gaismas inducētās pigmenta absorbcijas izmaiņas.

donoru, kas ir nepieciešams elektrona vakances («caurumu») aizpildīšanai pigmenta molekulā.

Gaismas kvanti, kurus ir absorbējusi galvenā fotosintētisko pigmentu masa, ar induktīvās rezonanses mehānisma palīdzību tiek pārnesti uz reakcijas centra hlorofila molekulu. Fotoķīmiskā reakcija notiek tad, kad fotoķīmiski aktīvā hlorofila molekula pāriet ierosinātā stāvoklī. Rezultātā no tās tiek atrauts elektrons. Šo elektronu uzņem savienojums, kas izpilda primārā akceptora funkciju. Elektrona pāriešana no hlorofila molekulas uz primāro akceptoru notiek pret redokspotenciāla gradientu, t. i., pretēji, kā tam vajadzētu notikt pēc mijiedarbībā esošo sistēmu redokspotenciālu lielumiem.

Redokspotenciāls raksturo noteiktu vielu spēju būt elektronu donoriem vai akceptoriem. Eksperimentāli šo potenciālu var izmērīt jebkurai redokssistēmai. Atbilstoši iegūtajiem lielumiem dažādas vielas veido noteiktu redokspotenciālu skalu. Šo skalu ir pieņemts attiecināt uz reakcijas $H_2 \rightleftarrows 2H^+ + 2e^-$ redokspotenciālu, kura standarta skaitlis ir $-0{,}42$ V.

Ūdeņraža standarta redokspotenciāla lielais negatīvais skaitlis liecina par augsto reducētāja spēju, t, i., spēju atdot elektronus. Jo augstāks ir dotās oksidēšanas-reducēšanas sistēmas standarta redokspotenciāla negatīvais skaitlis, jo lielāka ir tās spēja reducēt, — un otrādi. Sistēmas $H_2O \rightleftarrows {}^1/_2O_2 + 2H^+ + 2e^-$ standarta redokspotenciāls ir $+0{,}82$ V. Šī potenciāla augstā pozitīvā vērtība izskaidro gan ūdens vājo spēju atdot elektronus, gan arī molekulārā skābekļa augsto spēju uztvert elektronus. Tātad, ja enerģija netiks pievadīta no ārpuses, elektroni vienmēr pārvietosies no elektronegatīvajām sistēmām uz elektropozitīvajām atbilstoši divu un vairāku sistēmu redokspotenciālu lielumiem.

Tātad fotoķīmiskās reakcijas rezultātā elektrons tiek pārnests pretēji oksidēšanas-reducēšanas potenciāla gradientam uz absorbētās gaismas kvanta enerģijas rēķina un tiek uztverts savienojumā, kas pilda primārā elektronu akceptora funkcijas. Šī savienojuma reducētā forma ir pirmais ķīmiskais produkts, kurā akumulējas absorbētā gaismas kvanta enerģija.

Jautājums par primārā elektrona akceptora dabu pagaidām vēl nav pilnīgi atrisināts. Iespējams, ka dažādiem organismiem tie var būt dažādi savienojumi. Pēc vairāku autoru domām, fotosintezējošajām baktērijām primārais elektrona akceptors var būt ferredoksīns (nehēma dzelzs proteīds ar negatīvu redokspotenciālu robežās no 0,43 līdz 0,49 V), hinoni un pteridīni. Uzskata, ka ciānbaktērijām tas varētu būt ferredoksīns vai fitoflavīns — olbaltumviela ar augstu reduktīvo potenciālu. Ilgu laiku domāja, ka zaļaļģēm un augstākajiem augiem primārais elektronu akceptors ir $NADF^+$, kura potenciāls ir $-0{,}32$ V. Uzskatīja, ka līdzīgu funkciju var veikt ferredoksīns. Bet drīz tika pierādīts, ka fotoķīmiskās reakcijas rezultātā izveidojies reducētājs ir ar zemāku potenciālu ($-0{,}6$ V). Tā kā tas nav pierādīts pārliecinoši, tad jautājums par primārā elektronu akceptora ķīmisko dabu dažādās fotosintezējošo orga-

nismu grupās ir atklāts un visbiežāk primāro akceptoru attēlo kā vielu x ar −0,6 V vai pat zemāku potenciālu.

Kas notiek pēc tam, kad primārais akceptors satver elektronu? Saraujot telpiskās saites, sistēmā notiek elektrona krišana, un process izpaužas kā izstarošana. Normāli dzīvā šūnā ir virkne pārnesēju, kas atrodas primārā elektronu akceptora tuvumā, un pa šiem pārnesējiem elektrons var atgriezties savā vietā hlorofila molekulā. Elektrona atgriešanās ir tumsas process. Elektrons pārvietojas cauri pārnesēju ķēdei atbilstoši elektroķīmiskajam gradientam. Visas procesa pakāpes ir eksergoniskas, t. i., notiek brīvās enerģijas samazināšanās. Notiek tā saucamais cikliskais elektronu transports. Enerģija šajā gadījumā netiek izstarota uzreiz, bet tiek sadalīta nelielās porcijās, kas dod iespēju apgriezenisko (lejupejošo) elektronu plūsmu saistīt ar ADF fosforilēšanu. Fosforilēšana, kas saistīta ar elektronu ciklisko plūsmu, ieguvusi cikliskās fosforilācijas nosaukumu.

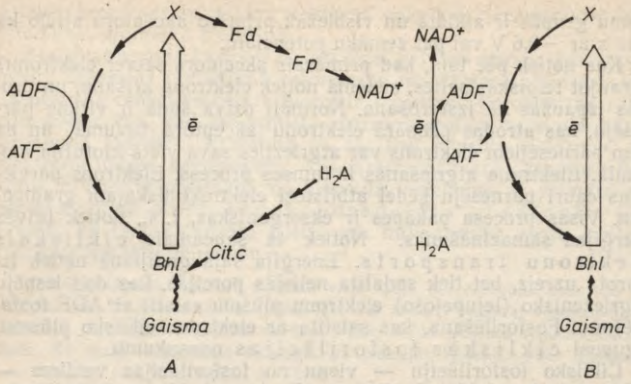
Ciklisko fosforilāciju — vienu no fosforilācijas veidiem — 1954. gadā konstatēja D. Arnons *(D. Arnon)*. Viņam izdevās pierādīt, ka, noteiktām pigmentus saturošām struktūrām absorbējot gaismu, ADF un neorganiskā fosfora klātbūtnē veidojas ATF. Tādos pašos apstākļos tumsā tas nenotiek. Tādējādi tika konstatēta noteikta sakarība starp fotoinducēto elektronu plūsmu un fosforilāciju. Jautājumu par šīs sakarības būtību apskatīsim nedaudz vēlāk.

Cikliskās elektronu plūsmas un fosforilācijas sasaistes vietas pagaidām vēl nav noskaidrotas, tomēr ir pietiekami daudz datu par to, ka divu elektronu cikliskā pārvietošana ir saistīta vismaz ar vienu fosforilācijas procesu.

Vienīgais cikliskās fotofosforilācijas galaprodukts ir ATF. Biosintēzes procesiem ir nepieciešama ne tikai enerģija ATF veidā, bet arī reducētājs (komplekss, ko D. Arnons nosauca par «asimilējošo spēku»). Sevišķi asi nepieciešamība pēc reducētāja parādās tad, kad konstruktīvo procesu galvenais vai vienīgais oglekļa avots ir CO_2 — galēji oksidēts savienojums. Lai oglekļa dioksīdu varētu pārvērst šūnas struktūrelementos un metabolītos, nepieciešams to reducēt līdz ogļhidrātu, olbaltumvielu, lipīdu līmenim. Cikliskajā fosforilācijā reducētājs neveidojas. Tāpēc vairumā gadījumu nav iespējams eksistēt tikai uz šīs fosforilācijas rēķina. Ļoti iespējams, ka cikliskā fosforilācija sākumā radās līdztekus jau esošajai substrāta fosforilācijai. Evolucionējot pilnīgākas gaismas enerģijas izmantošanas virzienā, radās tādi elektronu transporta ceļi, kuros vienlaikus veidojas gan ATF, gan reducētājs.

Reducētāja veidošanās problēma fotosintezētājās baktērijās

Ir pierādīts, ka fotosintezējošajās baktērijās ir ar fotofosforilāciju saistīts cikliskais elektronu transports. Par to, kā notiek reducētāju veidošanās, uzskati ir dažādi. Pēc viena no šiem uzskatiem



67. att. Fotosintezējošo baktēriju reducētāja veidošanās iespējas un tām atbilstošie elektronu transporta ceļi:

Bhl — bakteriohlorofīls; Fd — ferredoksīns; Fp — flavoproteīds; NAD+ — nikotīnamīdadenīndinukleotīds; ATF — adenozintrifosfāts; H_2A — eksogēnais elektronu (ūdeņraža) donors; X — neidentificēts pirmais elektronu akceptors; ē — elektrons (pēc Е. Н. Кондратьева, 1972)

fotosintezējošajās baktērijās funkcionē fotoinducēts neciklisks elektronu transports, kura rezultātā hlorofila molekulai atrautais elektrons neatgriežas pie tās atpakaļ, bet caur vairākiem pārnesējiem (ferredoksīnu, flavoproteīdu) nonāk NAD+ molekulā. NAD+ šūna kalpo kā centrabolīts un piedalās ļoti daudzās oksidēšanas-reducēšanas reakcijās. Tātad elektrons, kurš atstājis hlorofila molekulu, tiek it kā izvadīts no sistēmas. Rodas vienvirziena nenoslēgta elektronu plūsma. No šī redzes viedokļa reducētāja veidošanās ir fotoķīmiskas reakcijas rezultāts. Vēl vairāk, vienas fotoķīmiskas reakcijas rezultātā inducējas gan cikliskais elektronu transports, kura rezultātā veidojas ATF, gan necikliskais elektronu transports, kurā veidojas reducētais NAD+. Tiek uzskatīts, ka fotosintezējošajās baktērijās necikliskais elektronu transports nav saistīts ar fotofosforilāciju. Pārliecinoši pierādīts, ka zaļajās sērbaktērijās fotosintēzes necikliskajā elektronu transportā notiek reducētāja veidošanās.

Pēc otra uzskata reducētāju veidošanās nav tieši saistīta ar fotoķīmisko reakciju. Reducētājs veidojas, pārnesot elektronus pretēji elektroķīmiskajam gradientam tumšā (tā saucamā apgrieztā elektronu pārnešana) no eksogēnā donora uz attiecīgu akceptoru — NAD+ molekulu. Elektronu pārnešana pretēji elektroķīmiskajam gradientam notiek uz to ATF molekulu rēķina, kas sintezējušās cikliskās fosforilācijas procesā. Apgrieztā elektronu pārnešana, veidojot reducēto NAD+, ir pierādīta

dažādām nesēra purpurbaktērijām, bet vēl agrāk konstatēta hemoautotrofo baktēriju grupai (268. lpp.). Abas reducētāja veidošanas iespējas un tām atbilstošais elektronu transports fotosintezējošajās baktērijās shematiski attēlots 67. att.

Jāatzīmē, ka iepriekš apskatītie divi iespējamie reducētāja veidošanas ceļi neizslēdz viens otru un fotosintezējošās baktērijās funkcionē abi procesi. Pēc E. Kondratjevas domām, atkarībā no baktēriju sugas un kultivēšanas apstākļiem baktēriju fotosintēzē var būt dažāds gan reducētāja veidošanās ceļš, gan tā raksturs. Atkarībā no oglekļa avota nepieciešamība pēc reducētāja var ievērojami variēt: tā ir lielāka, ja oglekļa avots ir CO_2, bet mazāka, ja oglekļa avots ir reducēti organiskie substrāti.

Baktēriju fotosintēzes eksogēno elektronu donoru raksturs

Fotoinducētā necikliskā elektronu transporta (67. att., A) rezultātā elektrons, kas atrāvies no hlorofila molekulas, neatgriežas pie tās (kā tas notiek cikliskajā elektronu transportā), bet pāriet no primārā akceptora (savienojums X) uz citiem pārnesējiem — ferredoksīnu, flavoproteīdu un NAD, no kurienes pēc tam tiek izmantots reducēšanas reakcijās. Hlorofila molekulā rodas elektrona vakance («caurums»). Lai pigmenta molekula varētu funkcionēt, šo elektrona vakanci ir nepieciešams aizpildīt. Fotosintezējošajās baktērijās šim nolūkam ir izveidojusies elektronu plūsma, kuru donori ir viegli oksidējamas eksogēnas vielas.

Fotosintezējošās baktērijas par eksogēniem elektronu donoriem izmanto gan organiskas, gan neorganiskas vielas. Pēdējā gadījumā tie galvenokārt ir dažādi reducēti sēra savienojumi (H_2S, sulfīts, molekulārais sērs, tiosulfāts, tetrationāts, tioglikolāts) un arī molekulārais ūdeņradis. Šiem neorganiskajiem savienojumiem baktēriju fotosintēzē ir tikai elektronu donoru funkcija, bet organisko savienojumu funkcijas ir nedaudz sarežģītākas. Pēdējo gadu pētījumi pierāda, ka visas fotosintezējošās baktērijas lielākā vai mazākā mērā spēj izmantot organiskos savienojumus. Izmantojamo organisko savienojumu skaits ir samērā liels: organiskās skābes, cukuri, spirti, aminoskābes un citas vielas.

Organiskās vielas fotosintezējošo baktēriju metabolismā tiek iekļautas pa vairākiem ceļiem: 1) organiskās vielas ir tikai eksogēnie elektronu donori; 2) organiskie savienojumi ir oglekļa avoti; 3) organiskos savienojumus vienlaikus izmanto gan kā eksogēnos elektronu donorus, gan kā oglekļa avotu. Dažas purpurbaktērijas spēj vairoties arī tumsā, tāpēc ceturtā iespēja — organiskie savienojumi kalpo gan kā enerģijas, gan kā oglekļa avots, kas realizējas, augot tumsā.

Tā kā mēs pašreiz apskatām fotosintēzes procesa evolucionāro veidošanos, noskaidrosim šī procesa elektronu transporta būtību, kas fotosintezējošajās baktērijās izveidojās elektrona pārnešanai

no eksogēnā donora līdz hlorofila molekulai (67. att., A). Šis process ir saistīts ar necikliskio elektronu transportu. To organisko un neorganisko savienojumu, kurus fotosintezējošās baktērijas izmanto kā eksogēnos elektronu donorus, redokspotenciāli nevar nodrošināt NAD^+ reducēšanu tumsā*. Tajā pašā laikā tie ir pietiekami augsti, lai nodrošinātu elektronu pāriešanu uz bakteriohlorofila molekulām reakcijas centrā. Šajā procesā, kas pēc savas būtības ir tumsas process, elektroni no eksogēna donora pārvietojas pa elektroķīmisko gradientu — «no kalna lejā». Elektronu transportā piedalās virkne pārnesēju, starp tiem ir identificēts citohroms c. Visticamāk, ka fotooksidētai hlorofila molekulai elektrons tiek nodots tieši no citohroma c. Šī elektronu transporta ceļa izveidošanās (no elektronu eksogēnā donora uz fotooksidēto hlorofila molekulu) nodrošina hlorofila molekulas pastāvīgu reģenerāciju.

Visu iepriekš aprakstīto procesu kopējais rezultāts ir «asimilācijas spēka» — tādu stabilu produktu kā ATF un $NAD \cdot H_2$ — izveidošana.

Tādējādi noteiktā prokariotu evolūcijas posmā izveidojās dzīvības formas, kuru eksistences pamatā ir gaismas enerģijas izmantošana. Lai varētu izmantot gaismas enerģiju, ir nepieciešamas dažas eksogēnas vielas (neorganiskais fosfāts, noteikti organiski vai neorganiski savienojumi). Varam tikai iedomāties, kā, formējoties šim gaismas enerģijas ieguves procesam, veidojās efektīvāki jaunā enerģijas veida izmantošanas mehānismi. Pirmajā posmā, kad šūnās sāka veidoties aparāts gaismas enerģijas izmantošanai, apkārtējā vidē vēl bija pietiekams daudzums reducēto organisko savienojumu un gaismu izmantoja tikai kā papildu enerģijas avotu fotoasimilācijas nodrošināšanai. Šīs funkcijas nodrošināšanai bija nepieciešama gaismas enerģijas transformēšanās ķīmiskajā enerģijā ATF formā. Šāds process notiek cikliskajā elektronu transportā. Gaismas enerģijas izmantošanas sākuma posmā tas bija pietiekoši. Pašreiz nav zināma tāda prokarioto mikroorganismu grupa, kuriem šāds metabolisma tips funkcionētu «tīrā» veidā. Vistuvāk šāda veida metabolismam ir anaerobās nesēra purpurbaktēriju sugas.

Pakāpeniska reducēto organisko substrātu daudzuma samazināšanās apkārtējā vidē toreiz eksistējošiem fototrofajiem organismiem radīja nepieciešamību paplašinot izmantojamo oglekļa avotu spektru. Tie ieguva spēju saistīt oglekļa dioksīdu. Šī iegūtā spēja savukārt radīja nepieciešamību pēc elektronu avotiem, kuri vajadzīgi oglekļa dioksīda reducēšanai līdz šūnu oglekļa savienojumu redukcijas pakāpei. Gaismas enerģiju sāka izmantot ne tikai ATF, bet arī reducētāja veidošanai, t. i., noformējās necikliskais elektronu transports. Tomēr elektronu noplūdi uz konstruktīvajiem pro-

---

* Izņēmums ir molekulārais ūdeņradis, kura redokspotenciāls (—0,42 V) ir pietiekams NAD^+ reducēšanai.

cesiem bija nepieciešams kompensēt ar tādu elektronu pieplūdi, kas varētu aizpildīt elektronu vakanci hlorofila molekulā.

Apkārtējā vidē nepārtraukti tika meklēti savienojumi, kuri varētu izpildīt eksogēno elektronu donoru funkciju. Iegūstot spēju izmantot organiskos savienojumus kā eksogēnos elektronu donorus, mikroorganismi ieguva arī zināmu neatkarību no ārējās vides organiskajiem savienojumiem. Šāda spēja piemīt purpurbaktērijām un zaļajām sērbaktērijām.

Ciānbaktērijas un otrās fotosistēmas rašanās

Pirmo fototrofo prokariotu izplatības areālus ierobežoja tas, ka to elektronu donori — reducētie sēra savienojumi — nebija sastopami visur. Acīmredzami milzīgas priekšrocības būtu tādām baktēriju formām, kas, saglabājot noformētā fotosintētiskā aparāta pozitīvos momentus, spētu par eksogēno elektronu donoru izmantot kādu visur izplatītu savienojumu. Tāds savienojums ir ūdens. Tāpēc nākošais principiāli svarīgākais solis fotosintēzes un fotosintezējošo organismu evolūcijā bija spēja izmantot ūdeni kā eksogēno elektronu donoru.

Bet, tā kā sistēmas ūdens—skābeklis redokspotenciāls ir +0,85 V, ūdens elektroni nevar aizpildīt elektronu vakanci, kas necikliskajā elektronu transportā radusies hlorofila reakcijas centrā. Ūdens elektronus varētu izmantot tikai tad, ja to enerģētisko līmeni paceltu virs hlorofila molekulas līmeņa (hlorofila P_{700} redoksstandarta potenciāls neuzbudinātā stāvoklī ir apmēram +0,4 V).

Daba atrisināja šo problēmu, radot papildu pigmentu sistēmu, kura nosaukta par II fotosistēmu. Tās uzdevums ir «atraut» elektronus no ūdens molekulas un «pacelt» tos tādā līmenī, kas padarītu iespējamu elektronu iekļaušanu iepriekš aprakstītajā I fotosistēmā. II fotosistēmas rašanās, kas padarīja iespējamu ūdens molekulas izmantošanu par eksogēno elektronu donoru, notika zināmā prokariotu evolūcijas etapā. Mēs nezinām, kā tas notika. Līdz mūsu dienām ir saglabājusies tikai viena prokarioto organismu grupa, kurai ir izveidojusies pilnīga II fotosistēma un kuras fotosintēzes process funkcionē kvalitatīvi jaunā līmenī. Tā ir ciānbaktēriju jeb zilaļģu grupa.

II fotosistēmas izveidošanās pirmām kārtām ir saistīta ar jaunas fotoreceptoru grupas parādīšanos un tādu fotoķīmiski aktīvu reakcijas centru izveidošanos, kas ir piemēroti ūdens fotooksidācijai. Ciānbaktērijās parādījās jauna hlorofila forma — hlorofils a, izveidojās noteikta tipa fotoķīmiski aktīvs reakcijas centrs (P_{680}) un arī jauna pigmentu klase — fikobiliproteīdi.

Līdz šim vēl nav noskaidrots, kāds ir II fotosistēmas aktīvā reakcijas centra redokspotenciāls, bet uzskata, ka tas ir pozitīvāks nekā sistēmas ūdens—skābeklis potenciāls. Līdz ar to ūdens

elektroni un II fotosistēmas reakcijas centra pigmenti var savstarpēji iedarboties. Šīs iedarbības rezultātā notiek ūdens fotooksidācija un izdalās molekulārais skābeklis. Šī procesa — elektronu pārnešana no ūdens uz II fotosistēmas reakcijas centru un molekulārā skābekļa izdalīšanās — norises būtība ir visneskaidrākais jautājums fotosintēzes izpētē. Tātad līdz ar II fotosistēmas izveidošanos kļuva iespējams izmantot ūdeni kā eksogēno elektronu donoru. Šī procesa blakusprodukts ir molekulārais skābeklis.

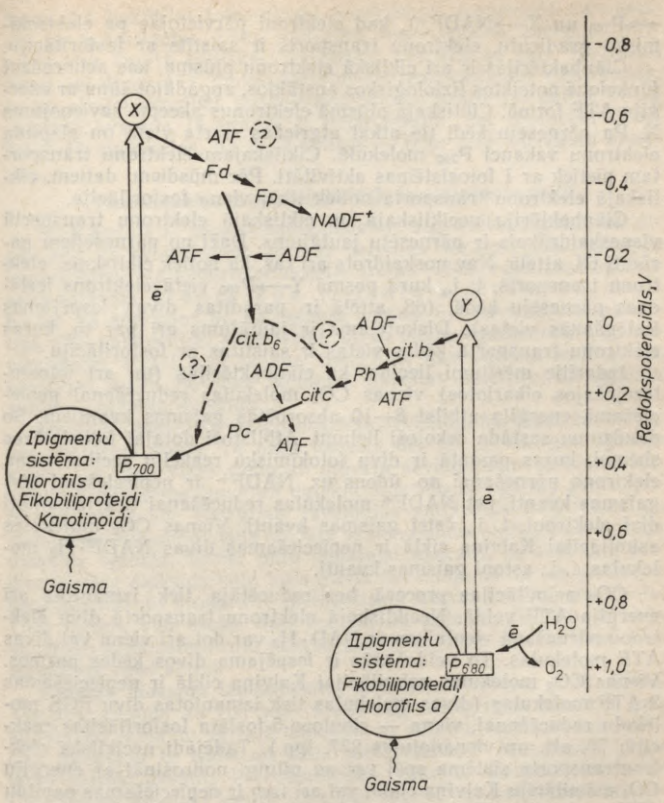
Fotosintēze, kas noris, koordinēti funkcionējot divām fotosistēmām, un kuras rezultātā no ūdens izdalās skābeklis, kļuva par vienu no augstāko dzīvības formu enerģētiskā metabolisma pamattipiem. Šis enerģētiskais metabolisms mūsdienu dzīvās pasaules enerģētiskajā sistēmā ieņem dominējošo vietu. Mūsdienās akceptētā ciānbaktēriju fotosintēzes vispārējā shēma sastāv no noteiktas reakciju sērijas, kas ietver divas secīgi darbojošās fotoreakcijas (68. att.). Ar II fotosistēmu saistītās reakcijas rezultātā notiek ūdens fotooksidācija:

$$4H_2O \xrightarrow{\text{gaisma}} 2H_2O + O_2 + 4H^+ + 4\bar{e}$$

Gaisma, kuru absorbē II fotosistēmas fotoreceptori — fikobiliproteīdi un hlorofils a —, tiek nodota šīs reakcijas centram (pigmenta specializētā forma, jādomā, ka P_{680}). Reakcijas centra elektrons uz absorbētās gaismas enerģijas rēķina pārvietojas pretēji elektroķīmiskajam gradientam apmēram līdz nulles potenciāla līmenim. Tur to akceptē viela Y, kuras ķīmiskās īpašības nav identificētas. II fotosistēmas reakcijas centra oksidētā molekula reducējas uz ūdens elektrona rēķina. Elektrons no akceptora Y pa pārnesēju ķēdi nonāk I fotosistēmas reakcijas centrā un aizpilda elektrona vakanci tieši tāpat kā bakteriālajā fotosintēzē. Elektronu pārnešana no savienojuma Y līdz I fotosistēmas reakcijas centram ir tumsas process, kas sastāv no veselas sērijas reakciju. Šajās reakcijās piedalās pārnesēji ar krītošiem redokspotenciāliem. Uzskata, ka šajā posmā elektronu transports vienā vai divās vietās ir saistīts ar fosforilāciju.

I fotosistēmas reakcijas centra molekulas ierosinātais elektrons (ciānbaktērijām centrs ir hlorofila a forma, kuru apzīmē ar P_{700}) pārvietojas pretēji elektroķīmiskajam gradientam. To akceptē molekula X, kuras redokspotenciāls ir apmēram $-0{,}6$ V. Elektrons no savienojuma X pa pārnesēju ķēdi (ferredoksīns un flavoproteīds) nonāk līdz $NADF \cdot H_2$ ($E_0 = -0{,}32$ V) molekulai. Iespējams, ka divu elektronu pārnešana no savienojuma X uz $NADF^+$ arī ir saistīta ar ATF sintēzi. Reducētās NADF molekulas tālāk tiek izmantotas kā elektronu donori dažādos biosintētiskos procesos, pirmām kārtām CO_2 reducēšanai.

Ciānbaktēriju fotoķīmisko fotosintēzes reakciju rezultāts ir «asimilācijas spēka» — $NADF \cdot H_2$ un ATF — izveidošanās. Kā redzams, ciānbaktēriju fotosintēzes galaprodukti principā ir analogi



68. att. Ciānbaktēriju fotosintēzes elektronu pārnešanas un fosforilācijas shēma: P_{680} — iespējamais II fotosistēmas reakcijas centrs; Y — II fotosistēmas pirmais elektronu akceptors; Ph — plastohinons; cit. — citohroms; Pc — plastocianīns; P_{700} — I fotosistēmas reakcijas centrs; Fd — ferredoksīns; Fp — flavoproteīds; $NADF^+$ — nikotinamīdadenīndinukleotīdfosfāts (pēc М. В. Гусев, 1968; *Krogman*, 1973)

bakteriālās fotosintēzes galaproduktiem, izņemot to, ka bakteriālās fotosintēzes gadījumā reducētājs ir $NAD \cdot H_2$ formā. Tādējādi savstarpēji saistītā un secīgā divu fotosistēmu funkcionēšana ciānbaktērijās nodrošina necikliskо elektronu transportu, kuri ar $NADF \cdot H_2$ starpniecību ieslēdzas šūnas konstruktīvajā metabolismā. Necikliskās elektronu transporta ķēdes divos posmos (Y⟶

$\longrightarrow P_{700}$ un $X \longrightarrow NADF^+$), kad elektroni pārvietojas pa elektroķīmisko gradientu, elektronu transports ir saistīts ar fosforilāciju.

Ciānbaktērijās ir arī cikliskā elektronu plūsma, kas acīmredzot funkcionē noteiktos fizioloģiskos apstākļos, apgādājot šūnu ar enerģiju ATF formā. Cikliskajā plūsmā elektronus akceptē savienojums X. Pa pārnesēju ķēdi tie atkal atgriežas starta vietā un aizpilda elektronu vakanci P_{700} molekulā. Cikliskajam elektronu transportam pietiek ar I fotosistēmas aktivitāti. Pēc mūsdienu datiem, cikliskajā elektronu transportā notiek tikai viena fosforilācija.

Ciānbaktēriju necikliskajā un cikliskajā elektronu transportā visneskaidrākais ir pārnesēju jautājums. Daži no pārnesējiem parādīti 68. attēlā. Nav noskaidrots arī tas, kā notiek cikliskais elektronu transports, t. i., kurā posmā $Y \longrightarrow P_{700}$ vietā elektrons ieslēdzas pārnesēju ķēdē (68. attēlā ir parādītas divas iespējamās ieslēgšanās vietas). Diskutējams ir jautājums arī par to, kuras elektronu transporta ķēdes vietas ir saistītas ar fosforilāciju.

Izdarītie mērījumi liecina, ka ciānbaktērijās (un arī fotosintezējošajos eikariotos) vienas CO_2 molekulas reducēšanai nepieciešamā enerģija atbilst 8—10 absorbētās gaismas kvantiem. Šo daudzumu sastāda sekojoši lielumi. Atbilstoši dotajai fotosintēzes shēmai, kuras pamatā ir divu fotoķīmisku reakciju secība, viena elektrona pārnešanai no ūdens uz $NADF^+$ ir nepieciešami divi gaismas kvanti, bet $NADF^+$ molekulas reducēšanai tiek izmantoti divi elektroni, t. i., četri gaismas kvanti. Vienas CO_2 molekulas asimilācijai Kalvina ciklā ir nepieciešamas divas $NADF \cdot H_2$ molekulas, t. i., astoņi gaismas kvanti.

CO_2 asimilācijas procesā bez reducētāja tiek izmantota arī enerģija ATF veidā. Necikliskajā elektronu transportā divu elektronu pārnešana vienlaikus ar $NAD \cdot H_2$ var dot arī vienu vai divas ATF molekulas. To veidošanās ir iespējama divos ķēdes posmos. Vienas CO_2 molekulas asimilācijai Kalvina ciklā ir nepieciešamas 3 ATF molekulas (divas molekulas tiek izmantotas divu FGS molekulu reducēšanai, viena — ribulozo-5-fosfāta fosforilācijas reakcijā; 70. att. un vienādojums 237. lpp.). Tādējādi necikliskā elektrontransporta sistēma spēj vai nu pilnīgi nodrošināt ar enerģiju CO_2 asimilāciju Kalvina ciklā, vai arī tam ir nepieciešamas papildu ATF molekulas. Trūkstošās ATF molekulas var iegūt cikliskajā procesā, katras molekulas sintēzei patērējot vēl divus gaismas kvantus.

Izrādījās, ka fotosintezējošās baktērijas neatkarīgi no eksogēnā elektronu donora redokspotenciāla CO_2 reducēšanai patērē tikpat daudz — 8—10 kvantus. Saskaņā ar pieņemto teoriju, ka baktērijām ir tikai viena fotosistēma, elektrona aktivēšanai un akceptēšanai savienojumā X ir nepieciešams viens gaismas kvants. Tādēļ NAD^+ molekulas reducēšanai nepieciešami tikai divi gaismas kvanti. No tā izriet, ka baktērijām CO_2 asimilācijai nepieciešams daudz mazāk kvantu nekā tiem organismiem, kuriem ir divas fotosistēmas. Lai izskaidrotu eksperimentāli iegūtos datus, ir izteikta

doma, ka baktēriju fotosintēzes necikliskais transports nav saistīts ar fosforilāciju. Tādā gadījumā nepieciešamā enerģija ATF veidā tiek iegūta cikliskajā elektronu pārnešanas ceļā (pārnesot vienu vai divus ATF molekulas sintēzei nepieciešamos elektronus). Ja tas atbilst īstenībai, tad fotosintezējošās baktērijas patērē 7—10 gaismas kvantus (4 kvanti ir nepieciešami, lai sintezētu divas $NAD \cdot H_2$ molekulas, un 3—6 kvanti — triju ATF molekulu sintēzei).

Fotosintezējošo prokariotu CO_2 izmantošanas veidi

Šajā nodaļā ir nepieciešams nedaudz atgriezties atpakaļ un atgādināt, ka evolucionāri pirmās dzīvības formas, kas enerģiju ieguva substrāta fosforilācijas ceļā, ārējās vides organiskos oglekļa savienojumus vienlaikus izmantoja divām vajadzībām: kā enerģijas un kā oglekļa avotus. Šie savienojumi apkārtējā vidē pakāpeniski sāka izsīkt, tāpēc mikroorganismiem bija nepieciešams atrast gan jaunus enerģijas, gan oglekļa avotus. Kā enerģijas avotu tie sāka izmantot gaismas enerģiju, kā oglekļa avotu — oglekļa dioksīdu.

Oglekļa dioksīds ir galēji oksidēts savienojums, tāpēc tas nevar būt enerģijas avots. Tā paša iemesla dēļ tas ir «dārgs» oglekļa avots. Un tikai vides reducēto oglekļa savienojumu izzušana piespieda organismus izmantot oglekļa dioksīdu kā oglekļa avotu, patērējot ļoti daudz enerģijas. Izveidojās autotrofās CO_2 fiksācijas mehānismi un spēja visus oglekļa savienojumus sintezēt no oglekļa dioksīda oglekļa. Tomēr būtu nepareizi uzskatīt, ka līdz tam brīdim oglekļa dioksīds būtu bijis inerts savienojums un tas anaerobo hemoheterotrofo prokariotu metabolismā nemaz netiktu izmantots. Tieši otrādi, visi esošie dati liecina, ka oglekļa dioksīds dažādo anaerobo hemoheterotrofo mikroorganismu grupu metabolismā tika izmantots visai aktīvi.

Oglekļa dioksīda izmantošana hemoheterotrofajos prokariotos. Tagad ir zināms, ka visi heterotrofie organismi (gan zemākie, gan augstākie) izmanto oglekļa dioksīdu, ar zināmu fermentatīvu reakciju palīdzību to ieslēdzot savā metabolismā.* Mūsdienās ir zināmi vairāki desmiti karboksilācijas reakciju. Eksperimentos ar *Clostridium kluyveri* iegūtie dati ļauj spriest par heterotrofo mikroorganismu spējām izmantot CO_2 — šī baktērija no CO_2 iegūst apmēram 25% oglekļa. CO_2 funkcijas hemoheterotrofo baktēriju metabolismā ir sekojošas: ieslēdzot C_1 grupu, tiek modificēti šūnu metabolītu oglekļa skeleti un regulēts metabolītu oksidēšanas-reducēšanas līmenis, jo CO_2 grupas ieslēgšana jebkurā molekulā ievērojami paaugstina dotās vielas oksidācijas pakāpi.

8. tabulā ir dotas dažas CO_2 ieslēgšanas reakcijas dažādu hemoheterotrofo mikroorganismu grupu šūnas metabolītos.

* Hipotēzi, ka CO_2 izmantošana ir visiem organismiem kopēja īpašība, A. Ļebedevs izteica jau 1908. gadā. Pirmo reizi CO_2 fiksāciju propionskābes baktērijām novēroja H. Vuds un K. Verkmanis (*H. Wood, C. Werkman*) 1936. gadā.

8. tabula

CO_2 ieslēgšanās šūnas metabolītos dažādās hemoheterotrofo mikroorganismu grupās

Ferments	Katalizējamā reakcija
Piruvātkarboksilāze	pirovīnogskābe+CO_2+ATF⟶OES+ADF+P_n
FEP-karboksikināze	FEP+CO_2+ADF⟶OES+ATF
FEP-karboksilāze	FEP+CO_2⟶OES+P_n
FEP-karboksitransfosforilāze	FEP+CO_2+P_n⟶OES+PP_n
Malātdehidrogenāze (malikoferments)	pirovīnogskābe+CO_2+NADF·H_2⟶ābolskābe+ +NADF+
Izocitrātdehidrogenāze	α-ketoglutārskābe+CO_2+NADF·H_2⟶ izocitronskābe+NADF+
Piruvātsintāze	acetil-KoA+CO_2+$Fd_{red.}$⟶pirovīnogskābe+ +$Fd_{oks.}$+KoA-SH
α-ketobutirātsintāze	propionil-KoA+CO_2+$Fd_{red.}$⟶α-ketobutirāts+ +$Fd_{oks.}$+KoA-SH

Saīsinājumi: OES — oksāletiķskābe, FEP — fosfoenolpirovīnogskābe, Fd — ferredoksīns.

Tajā laikā, kad radās nepieciešamība plašāk izmantot CO_2 kā oglekļa avotu šūnas vielu sintēzei, hemoheterotrofajā metabolismā CO_2 piesaistīšanai jau bija izveidojušās daudzas fermentatīvas reakcijas. Jāpievērš uzmanība tam, ka oglekļa dioksīda akceptori bija organiskās skābes, kas vairumā gadījumu tika izmantotas aktivizētā formā. Tāpēc pārejas sākums uz intensīvāku CO_2 izmantošanu konstruktīvajā metabolismā, kas gala rezultātā noveda pie autotrofijas, bija jau hemoheterotrofā metabolisma dzīlēs.

Šķiet, pilnīgi ticami, ka konstruktīvā metabolisma autotrofais tips veidojās paralēli gaismas enerģijas izmantošanas aparātam, jo evolūcijas sākuma etapos enerģētiskie un konstruktīvie procesi bija atkarīgi no vieniem un tiem pašiem organiskajiem avotiem. Tātad mikroorganismi bija spiesti vienlaikus meklēt gan jaunus enerģijas, gan oglekļa avotus.

CO_2 asimilācija fotosintezējošajās baktērijās. Arnona cikls. Virknei fotosintezējošo baktēriju (*Chlorobium* ģints zaļajām sērbaktērijām, dažām purpurbaktērijām) tika konstatēts ciklisks CO_2 fiksācijas mehānisms, kura pamatā ir organisko skābju reduktīva karboksilēšana. Šo ciklisko mehānismu nosauca par karbonskābju reduktīvo ciklu jeb Arnona ciklu (69. att.). Arnona ciklā CO_2 tiek fiksēta četrās fermentatīvās reakcijās; no tām divas notiek ar fotoķīmiski reducēta ferredoksīna piedalīšanos:

1) acetil-KoA+CO_2+$Fd_{red.}$⟶pirovīnogskābe+$Fd_{oks.}$ + +KoA-SH;

2) $FEP + CO_2 \longrightarrow OES + P_n$;

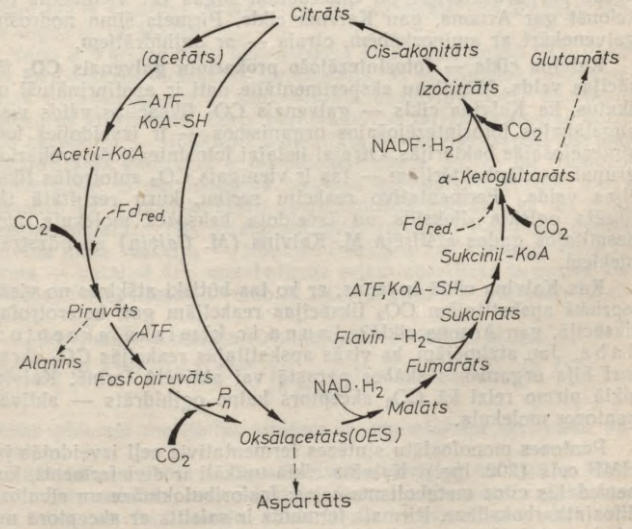
3) sukcinil-KoA $+ CO_2 + Fd_{red.} \longrightarrow$ α-ketoglutārskābe $+$
$+ Fd_{oks.} +$ KoA-SH;

4) α-ketoglutārskābe $+ CO_2 + NADF \cdot H_2 \longrightarrow$ izocitronskābe $+$
$+ NADF^+$

Izmantojot enerģiju (3ATF molekulas), vienā ciklā no 4 CO_2 molekulām un 10 [H] sintezējas viena oksāletiķskābes molekula — cikla galaprodukts.

Ir aprakstīts arī «īsāks» cikla variants, kas būtībā ir apgriezts TKS cikls. Šajā variantā tiek fiksētas divas CO_2 molekulas, izmantojot to reducēšanai 8 [H] un ATF enerģiju. Šajā gadījumā galaprodukts ir acetāts acetil-KoA, kuru izmanto šūnas vielu uzbūvei.

Vispirms uzmanību piesaista tas, ka visas Arnona cikla ar CO_2 fiksāciju saistītās reakcijas funkcionē kā hemoheterotrofās CO_2 fiksācijas vai tiem analogi mehānismi (8. tab.). Tātad CO_2 fiksācijas reakcijas principiāli nav jaunas, tās ir aizgūtas no heterotrofā



69. att. Arnona cikls. Paskaidrojumi tekstā (pēc E. H. Кондратьева, 1972)

metabolisma. Jauns solis evolūcijā ir tas, ka šajā posmā radās noteikta fermentatīvo reakciju secība, kas izveidoja ciklu (lai jebkurš metabolisms varētu funkcionēt, ir nepieciešams noturēt zināmā līmenī starpproduktu un akceptoru molekulu daudzumu; to labi nodrošina tieši ciklisks mehānisms).

Tomēr pēdējā laikā ir radušās šaubas par to, vai fotosintezējošās baktērijās iepriekš apskatītā reakciju secība tiešām ir cikla veidā. Ciklam ir nepieciešama reakcija: izocitrāts⟶OES+acetil-KoA. Šī reakcija saslēdz ciklu un, no vienas puses, reģenerē sākotnējo metabolītu, kas iedarbina kārtējā cikla norisi, no otras puses, — veido galaproduktu, kas nonāk šūnas metabolismā. Dažām zaļajām sērbaktērijām un purpurbaktērijām šī reakcija nav konstatēta. Tādēļ nav izslēgts, ka iepriekš apskatītajai reakciju secībai ir lineārs raksturs un tā kalpo noteiktu aminoskābju (alanīna, glutamīnskābes, asparagīnskābes) sintēzei.

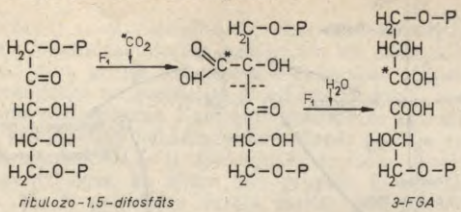
D. Arnona *(D. Arnon)* un viņa līdzstrādnieku konstatētais CO_2 fiksācijas mehānisms fotosintezējošajiem prokariotiem nav plaši izplatīts. Mūsdienās šis mehānisms ir konstatēts *Chlorobium* ģints zaļajās sērbaktērijās un dažās purpurbaktērijās. Fotosintezējošajās baktērijās konstatēts arī cits CO_2 fiksācijas mehānisms — tā saucamais reduktīvais pentozes fosfāta jeb Kalvina cikls. Uzskata, ka dažās purpurbaktērijās un *Chlorobium* sugās var vienlaikus funkcionēt gar Arnona, gan Kalvina cikls. Pirmais šūnu nodrošina galvenokārt ar aminoskābēm, otrais — ar ogļhidrātiem.

Kalvina cikls — fotosintezējošo prokariotu galvenais CO_2 fiksācijas veids. Mūsdienu eksperimentālie dati ir apstiprinājuši uzskatus, ka Kalvina cikls — galvenais CO_2 fiksācijas veids visos augstākajos fotosintezējošajos organismos — ir izveidojies fotosintezējošajās baktērijās. Otrajai lielajai fotosintezējošo prokariotu grupai — ciānbaktērijām — tas ir vienīgais CO_2 autotrofās fiksācijas veids. Fermentatīvo reakciju secību, kuru rezultātā tiek fiksēts oglekļa dioksīds un izveidota heksozes molekula, piecdesmitajos gados atšifrēja M. Kalvins *(M. Calvin)* ar līdzstrādniekiem.

Kas Kalvina ciklā ir jauns, ar ko tas būtiski atšķiras no visām iepriekš apskatītajām CO_2 fiksācijas reakcijām gan heterotrofajā fiksācijā, gan Arnona ciklā? Jauna ir ķīmiskā akceptora daba. Jau atzīmējām, ka visās apskatītajās reakcijās CO_2 akceptori bija organiskās skābes parastā vai aktivētā formā. Kalvina ciklā pirmo reizi kā CO_2 akceptors kalpo ogļhidrāts — aktivētā pentozes molekula.

Pentozes monofosfātu sintēzes fermentatīvie ceļi izveidojās jau HMF ceļā (202. lpp.). Kalvina ciklā unikāli ir divi fermenti, kuri nepiedalās citos metabolisma ceļos: fosforibulokināze un ribulozodifosfātkarboksilāze. Pirmais ferments ir saistīts ar akceptora molekulas aktivēšanu — otrreizēju fosforilēšanu —, bet otrais ferments katalizē CO_2 saistīšanas reakciju pie ribulozo-1,5-difosfāta

un sekojošo heksozes hidrolītisko šķelšanu divās 3-FGS, viena no tām karboksilgrupā ietver CO_2 oglekli:



Secīgu fermentatīvu reakciju virknē izveidojusies 3-FGS molekula tālāk pārveidojas, un rodas glikozes molekula. Šajā pārveidošanā dalību ņem glikolīzes reakcijas, tikai tās notiek pretējā virzienā (70. attēlā parādītās reakcijas, kuras katalizē F_2—F_5 un F_7), un reakcijas, kas heterotrofiem izveidojās, sintezējot glikozi no C_2 un C_3 savienojumiem, lai apietu neapgriezeniskās glikolīzes ceļa reakcijas (70. attēlā parādītās reakcijas, kuras katalizē F_6 un F_8). Jāatzīmē, ka 1,3-FGS reducēšanas reakcija līdz 3-FGA, ko katalizē gliceraldehīda-3-fosfāta dehidrogenāze, fotosintezējošajās baktērijās ir atkarīga no $NAD \cdot H_2$, bet ciānbaktērijās un augstākajos augos — no $NADF \cdot H_2$.

Tāda ir Kalvina cikla biosintētiskā daļa, kurā notiek CO_2 fiksācija un heksozes molekulas izveidošana. Šī mehānisma funkcionēšanas nodrošināšanai ir nepieciešama pastāvīga CO_2 akceptora molekulas atražošana. Cikla pārējās fermentatīvās reakcijas kalpo CO_2 akceptora — ribulozo-1,5-difosfāta — reģenerēšanai. Sākuma substrāti šajā gadījumā ir fosfodioksiacetons, 3-FGA un fruktozo-6-fosfāts, un to pārveidošanā piedalās galvenokārt HMF ceļa fermenti. Tā ir transketolāze, fosfopentozoizomerāze, kā arī aldolāze un fosfatāze (70. attēlā parādītie fermenti F_9—F_{13}). Pēdējo Kalvina cikla reakciju — ribulozo-5-fosfāta fosforilēšanu uz ATF rēķina — katalizē šim metabolisma ceļam specifisks ferments fosforibulokināze. Reakcijā veidojas CO_2 akceptors — ribulozo-1,5-difosfāts.

Kalvina cikla summāro vienādojumu var izteikt šādi:

$$6CO_2 + 18\ ATF + 12\ NADF \cdot H_2 \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 18\ P_n + 18\ ADF + 12\ NADF^+$$

Vienas glikozes molekulas sintēzei ir nepieciešami seši cikla apgriezieni.

Tādējādi autotrofās CO_2 asimilācijas mehānisma būtība bāzējās uz fermentatīvajām reakcijām, kuras prokariotos organismos tajā laikā jau funkcionēja. Ciklam bija nepieciešama tikai divu jaunu fermentatīvu reakciju izveidošana, kuras būtu saistītas ar akceptora sagatavošanu un CO_2 fiksēšanu.

70. att. Kalvina cikls:

f_1 — ribulozodifosfātkarboksilāze; f_2 — 3-fosfoglicerātkināze; f_3 — gliceraldehīda-3-fosfātdehidrogenāze; f_4 — triozofosfātizomerāze; f_5 — fruktozo-1,6-difosfātaldolāze; f_6 — 1,6-fosfofruktozofosfatāze; f_7 — glikozofosfātizomerāze; f_8 — glikozo-6-fosfatāze; f_9 — transketolāze; f_{10} — aldolāze; f_{11} — difosfatāze; f_{12} — fosfopentozoizomerāze; f_{13} — fosfopentozoepimerāze; f_{14} — fosforibulokināze. Aplī ieslēgtie cipari apzīmē reakcijā dalību ņemošo molekulu skaitu (pēc *Dagley, Nicholson*, 1973)

Mūsu dienās vienprātīgi atzīts, ka Kalvina cikls ir galvenais autotrofās CO_2 asimilācijas mehānisms. Fotosintezējošajos organismos CO_2 reducējas ar «asimilācijas spēka» palīdzību, kas radies fotoķīmiski (ATF un reducētājs). Tomēr gan ATF, gan reducētājs ($NADF \cdot H_2$ vai $NAD \cdot H_2$) ir centrabolīti, kas veidojas dažādos metabolisma ceļos. Tāpēc nevar uzskatīt, ka Kalvina cikla mehānisms ir cieši saistīts tikai ar fotosintēzi. Lielai hemoautotrofo mikroorganismu grupai šis fiksācijas ceļš ir saistīts ar enerģiju, kas iegūta oksidācijas procesos tumsā. Jāpasvītro, ka Kalvina cikls ir galvenais CO_2 asimilācijas veids visos tajos gadījumos, kad organismā oglekļa dioksīds ir vienīgais vai galvenais oglekļa avots.

Fotosintezējošo prokariotu grupas

Fotosintēze ir raksturīga divām prokarioto mikroorganismu pamatgrupām: fotosintezējošajām baktērijām un ciānbaktērijām jeb zilaļģēm. Šo divu grupu fizioloģiski bioķīmiskās atšķirības ir tik lielas, ka, raugoties no evolūcijas attīstības viedokļa, starp tām ir acīm redzams pārtraukums. Kaut gan fotosintēzes aparāta un autotrofās CO_2 asimilācijas mehānismu formēšanās procesa analīze ļauj uzskatīt, ka ciānbaktērijas ir izveidojušās no fotosintezējošām baktērijām, nav izslēgts, ka abām šīm grupām ir kopējs fototrofs priekštecis. No šī priekšteča varēja rasties gan fotosintezējošās baktērijas, gan ciānbaktērijas.

Fotosintezējošās baktērijas evolucionēja tikai prokariotu šūnas organizācijas ietvaros. Radās dažādas fizioloģiski-bioķīmiski atšķirīgas formas, no kurām daļa, saglabājot daudzas savas senās izcelsmes iezīmes, nonākušas līdz mūsdienām. Atšķirībā no fotosintezējošajām baktērijām ciānbaktērijas acīmredzot tālāk attīstījās fotosintezējošās eikariotu formās, un tas bija galvenais augu valsts evolūcijas attīstības ceļš.

Fotosintezējošās baktērijas. Mūsdienās ir zināmas vairāk nekā 50 fotosintezējošo baktēriju sugas. Šajā grupā apvienotas morfoloģiski dažādas formas: koki, nūjiņas, spirillas un vibrioni. Ir nekustīgas un kustīgas formas ar dažādu viciņu novietojumu. Dažām sugām ir tendence veidot ķēdītes vai raksturīgas formas kolonijas. Fotosintezējošo baktēriju garums svārstās robežās no 1 līdz 20—50 μm (pat līdz 100 μm), bet platums — no 0,3 līdz 6,0 μm. Visas fotosintezējošās baktērijas ir gramnegatīvas, sporas neveido. Vairojas galvenokārt, bināri daloties, dažas sugas — pumpurojoties.

«Berdžija noteicēja» (1974) astotajā izdevumā visas fotosintezējošās baktērijas ietvertas *Rhodospirillales* rindā un sadalītas trīs dzimtās: *Chromatiacea* (iepriekšējais nosaukums *Thiorhodaceae* vai sēra purpurbaktērijas), *Rhodospirillaceae* (iepriekšējais nosaukums *Athiorhodacea* vai nesēra purpurbaktērijas) un *Chlorobiaceae* (vecais nosaukums *Chlorobacteriaceae* vai zaļās sērbaktērijas). Baktērijas iedalītas dzimtās, pamatojoties uz sekojošām pazīmēm: noteiktu bakteriohlorofilu saturu šūnās, kā arī attiecībām pret organiskajām vielām un dažādiem reducētiem sēra savienojumiem.

Fotosintezējošo baktēriju fizioloģija diezgan krasi atšķiras no pārējo prokarioto mikroorganismu fizioloģijas. Raksturīgi, ka visa grupa satur dažāda tipa bakteriohlorofilus un karotinoīdu pigmentus (daudzi no tiem nekur citur nav sastopami), un tai ir īpatnējs fotosintēzes tips. Fotosintēzes īpatnības: tā notiek anaerobos apstākļos, tajā neizdalās skābeklis, un tā ir atkarīga no eksogēniem elektronu donoriem — organiskām vielām, reducētiem sēra savienojumiem vai molekulārā ūdeņraža.

Fotosintezējošo baktēriju metabolisms ilgu laiku šķita nesaprotams un mīklains, tāpēc daudzi ievērojami mikrobiologi, tajā skaitā arī S. Vinogradskis, pamatojoties uz novērotajām fizioloģiskajām īpatnībām, centās kaut kā izskaidrot un saistīt par šiem mikroorganismiem uzkrātās ziņas. Pirmajam tas izdevās holandiešu mikrobiologam K. van Nilam (*C. van Niel,* 1931). Izmantojot purpurbaktēriju un zaļo sērbaktēriju tīrkultūras, K. van Nils spēja pierādīt, ka fotosintezējošajās baktērijās ir īpatnējs fotosintēzes tips.

Dažādās fotosintezējošo baktēriju formas var eksistēt fotoautotrofi, fotoheterotrofi un hemoheterotrofi. Fotoautotrofija ir rakstuīga purpurbaktērijām un zaļajām sērbaktērijām. Nesēra purpurbaktēriju augšanai ir nepieciešami organiski savienojumi. Tagad ir pierādīts, ka visas fotosintezētājas baktērijas noteiktos apstākļos par oglekļa avotu lielākā vai mazākā mērā spēj izmantot organiskās vielas.

Visas fotosintezējošās baktērijas par slāpekļa avotu izmanto amonija slāpekli. Nitrātu slāpekli izmanto tikai atsevišķas sugas. Dažas purpurbaktērijas un zaļās sērbaktērijas spēj saistīt arī urīnvielas vai aminoskābju slāpekli. Šī baktēriju grupa (dažādas purpurbaktēriju un zaļo sērbaktēriju sugas) fiksē atmosfēras slāpekli.

Vairumam fotosintezējošo baktēriju enerģētiskais metabolisms ir atkarīgs no gaismas, bet daži nesēra un atsevišķi sēra purpurbaktēriju pārstāvji spēj augt tumsā, izmantojot organiskos substrātus. Tumsā augšana notiek tādā gadījumā, ja vidē ir skābeklis, t. i., šajos apstākļos baktērijas tām nepieciešamo enerģiju iegūst oksidācijas procesos. Dažām purpurbaktērijām funkcionē trikarbonskābju cikls un elektronu transporta ķēde. Pēdējā laikā ir iegūti dati, ka dažas nesēra un sēra purpurbaktērijas var augt tumsā arī anaerobos apstākļos. Tādā gadījumā šīs baktērijas enerģiju iegūst, fermentatīvi pārveidojot organiskos savienojumus.

Tātad, raugoties no enerģētisko un konstruktīvo iespēju viedokļa, fotosintezējošo baktēriju grupa ir diezgan dažāda. Vienā polā ir no ārējās vides organiskajiem savienojumiem neatkarīgas formas, otrā — organismi, kas ir obligāti saistīti ar organisko savienojumu izmantošanu. Enerģiju var iegūt gan gaismas (fotosintēzes), gan tumsas (oksidēšana, fermentatīva pārveidošana) procesos.

Fotosintezējošās baktērijas galvenokārt mīt saldūdens un jūras baseinos (jūras līčos, limānos, ezeros, dīķos, sēra avotos u. c.). Lai purpurbaktērijas un zaļās baktērijas varētu attīstīties, sērūdeņraža koncentrācijai vidē jābūt no 20 līdz 100 mg/*l* un pat augstākai. Tas nodrošina baktērijām nepieciešamos anaerobos apstākļus. Labvēlīgi apstākļi nesēra purpurbaktēriju attīstībai ir tādās vietās, kur daudz organisko savienojumu. Atšķirībā no pārējo divu grupu baktērijām nesēra baktērijas ir mazāk jutīgas pret skābekļa klātbūtni, bet toties ir jutīgākas pret sērūdeņraža daudzumu.

Gaisma ir fotosintezējošo baktēriju attīstībai nepieciešams faktors. Fotosintezējošo baktēriju pigmentu (galvenokārt bakterio-

hlorofilu) absorbcijas spektrs novērš šo baktēriju konkurenci ar augstākajiem fotosintezējošajiem organismiem. Tam ir būtiska nozīme fotosintezējošo baktēriju ekoloģijā. Fotosintezējošo baktēriju augšanu nosaka arī citi ārējās vides faktori: pH, temperatūra, sāļu koncentrācija.

Tātad tieši šo baktēriju specifiskie eksistences apstākļi radīja iespēju tām saglabāties līdz mūsdienām. Mums ir tiesības uzskatīt tās par «pēdām», kas palikušas gaismas enerģijas izmantošanas bioloģiskā aparāta un autotrofās CO_2 asimilācijas mehānismu veidošanās evolūcijā.

Ciānbaktērijas (zilaļģes). Ciānbaktēriju grupā ir vairāk nekā 1500 sugu, bet fizioloģiski vai bioķīmiski pētītas ir tikai apmēram 70 sugas. Vispirms tas izskaidrojams ar ciānbaktēriju tīrkultūru ieguves grūtībām, jo ciānbaktēriju šūnas un pavedieni vienmēr ir apklāti ar diezgan biezu gļotu slāni. Šis gļotu slānis paslēpj baktērijas — pavadoņus.

Tāpēc diezgan būtisks ir jautājums: vai uz visu *Cyanobacteria* grupu var attiecināt tos datus, kas iegūti, izpētot tikai 1/50 daļu pārstāvju. Ciānbaktēriju grupu kopumā var uzskatīt par *terra incognita* (neizpētīta zeme), kurā izpētīti tikai 2% teritorijas. Vai pēc zināmā var spriest par visu teritoriju? Kādi pārsteigumi vēl sagaidāmi?

Ciānbaktērijas ir prokariotu grupa ar unikālu morfoloģiju un fizioloģiju. Dati, kas dod vispārēju priekšstatu par visas grupas morfoloģiju un *Hormogoneae* klasi, sīkāk apskatīti 4. un 7. nodaļā.

Ciānbaktēriju morfoloģijā (ļoti skaidri tas izpaužas *Hormogoneae* klases pārstāvjiem) ir sastopami tādi struktūras organizācijas elementi, kuri morfoloģijas evolūcijā tālāk attīstījās augstākajām dzīvības formām. Šajā prokariotu grupā ir redzams organismu daudzšūnu organizācijas un atsevišķu šūnu diferenciācijas pirmsākums.

Bet sevišķi interesantas ir ciānbaktēriju ļoti dažādās fizioloģiskās iespējas. Šajā grupā izveidojās un visumā noformējās tas enerģijas tips, kurš vēlāk kļuva par vienu no diviem valdošajiem augstāko organismu enerģijas ieguves veidiem. Tā ir fotosintēze, kas pamatojas uz divu fotosistēmu funkcionēšanu un kurā izdalās molekulārais skābeklis. Dažiem šīs grupas pārstāvjiem eksperimentāli izdevās «izprovocēt» citus enerģijas ieguves veidus: bakteriālo fotosintēzi, kā arī organisko vai neorganisko vielu oksidēšanu.

Salīdzinot ar purpura un zaļajām sērbaktērijām, šo organismu konstruktīvajam metabolismam ir raksturīga lielāka neatkarība no ārējās vides organiskajiem savienojumiem. Arī šajā ziņā ciānbaktēriju grupā ir sasniegta prokarioto dzīvības formu evolūcijas virsotne. Visu šūnu vielu sintēzei tām ir nepieciešami tikai vienkārši neorganiskie savienojumi: vienīgais oglekļa avots ir ogļskābā gāze; visvienkāršākās slāpekļa formas — amonija, nitrātu sāļi, moleku-

lārais slāpeklis; minerālie sāļi — fosfora, sēra, magnija, dzelzs un mikroelementu avoti; ūdens.*

Šīs grupas mikroorganismi spēj piemēroties visdažādākajiem dzīves apstākļiem. Ciānbaktērijas sastopamas gan ledājos, gan 70—80 °C karstos avotos. Tā kā ciānbaktērijas ir pilnīgi neatkarīgas no ārējās vides organiskajām vielām, tās ir «dzīvības pionieres», t. i., pirmās parādās tur, kur dzīvību ir izpostījusi vai nu cilvēku darbība, vai dabas spēki. Piemēram, 1883. gadā pēc Karatau vulkāna izvirduma, kas atrodas uz tāda paša nosaukuma salas Indijas okeānā, dzīvība tika iznīcināta plašā teritorijā. Pirmie organismi, kuri varēja šajos apstākļos attīstīties, bija slāpekli fiksējošas ciānbaktērijas. Tāpēc daži zinātnieki izteikuši hipotēzi, ka ciānbaktērijas bija pirmie dzīvie organismi uz Zemes. Šis pieņēmums tomēr nav pamatots. Ciānbaktēriju neatkarība no ārējās vides sarežģītajām organiskajām vielām, to spēja visas organisma vielas sintezēt no CO_2, N_2 un minerālajiem sāļiem, prasa augstu biosintētisko spēju līmeni, kuru nodrošina labi attīstīta fermentatīvā aparāta darbība. Šāds līmenis nevar rasties bez iepriekšēja ilgstoša evolucionāru meklējumu un pārbaužu procesa. Tādēļ jēdziens «dzīvības pionieri» mūsu dienās nav adekvāts šim jēdzienam, ja runa ir par dzīvības pirmatnējo rašanos.

Pēdējā laikā interese par ciānbaktērijām strauji pieaug, un to nosaka virkne (tajā skaitā arī praktiskas dabas) cēloņu. Par ievērojamu ekonomisku problēmu kļuvusi daudzos ūdensbaseinos novērojamā masveidīgā ciānbaktēriju vairošanās, jo tur dominējošās ciānbaktēriju sugas ir toksiskas bezmugurkaulniekiem, zivīm un mājdzīvniekiem. Šāda parādība ir novērota daudzos mūsu zemes un citu pasaules zemju saldūdens baseinos (ASV, Kanādā, Argentīnā, DĀR, Izraēlā, Somijā un Austrijā).

Ciānbaktērijām ir arī pozitīva nozīme. Ciānbaktērijas ir ļoti pieticīgas attiecībā pret substrātiem, tāpēc tās ir «dzīvības pionieri» smagos bioloģiskos apstākļos. Ciānbaktēriju dzīvības norises šajā gadījumā izmaina apkārtējo vidi: tā bagātinās ar organiskajām vielām un slāpekli, mainās vides fizikālās īpašības. Ciānbaktērijas mēģina izmantot cilvēka labā, piemēram, slāpekli fiksējošas formas izmanto, lai celtu rīsa lauku auglību (Indijā, Japānā, Ķīnā).

No dzīvības izcelšanās un evolūcijas viedokļa ciānbaktērijas ir interesantas vispirms jau tāpēc, ka šajā grupā pirmo reizi izveidojās ar molekulārā skābekļa izdalīšanos atmosfērā saistītais fotosintēzes tips. No šī momenta sākās jauns etaps dzīvo sistēmu evolūcijā, kurā izšķirošā nozīme ir molekulārajam skābeklim.

---

* Slāpekļa saistīšanas spēja šajā prokariotu grupā ir diezgan plaši izplatīta. Mūsdienās ir zināmas apmēram 100 ciānbaktēriju sugas, kas fiksē molekulāro slāpekli.

11. NODAĻA

MOLEKULĀRAIS SKĀBEKLIS KĀ EVOLŪCIJAS FAKTORS. PROBLĒMA «MOLEKULĀRAIS SKĀBEKLIS — ŠŪNA»

Mūsdienās vispārpieņemts ir uzskats, ka molekulārais skābeklis radās biogēnā ceļā un ka tā parādīšanās ir saistīta ar jauna fotosintēzes tipa izveidošanos. Sajā fotosintēzē kā elektronu donoru izmanto ūdeni. Pirmatnējās Zemes apstākļos, pirms skābekli izdalošo fotosintezējošo mikroorganismu attīstības, vienīgais brīvā skābekļa avots bija atmosfēras ūdens tvaiku fotolīze, kura notika, iedarbojoties īsviļņu ultravioletajam starojumam. «Fotolītiskā» skābekļa daudzums bija niecīgs. Skābeklis oksidēja pirmatnējās atmosfēras gāzes (pirmām kārtām molekulāro ūdeņradi) un Zemes garozas reducētos minerālus.

No visiem organismiem, kas mūsu dienās veic fotosintēzes procesu, izdalot skābekli, visprimitīvāk organizētas ir ciānbaktērijas. Ciānbaktērijas (zilaļģes) ir vienīgā prokariotu grupa, kurai konstatēts šāds fotosintēzes tips. Tāpēc mēs varam uzskatīt, ka molekulārā skābekļa izdalīšanās sākums ir saistīts vai nu ar ciānbaktērijām, vai ar kādiem tām visai līdzīgiem priekštečiem.

Līdz fotosintezējošo eikariotu, galvenokārt augstāko augu rašanās laikam brīvā skābekļa daudzums Zemes atmosfērā bija niecīgs (salīdzinot ar mūsdienu atmosfēru, kurā skābeklis ir 21%). Aprēķini rāda: lai organisms varētu pārslēgties no rūgšanas uz elpošanu, skābekļa koncentrācijai jābūt tikai 0,2%. Molekulārā skābekļa parādīšanās un sekojošā uzkrāšanās Zemes atmosfērā bija notikums, kura nozīmi tālākajā dzīvības evolūcijā uz Zemes ir grūti pārvērtēt. Pirmām kārtām tas nozīmēja «pirmsskābekļa» ērā uz Zemes radītā, īpaši dzīvo organismu, būtisku pārkārtojumu.

Skābekļa veidošanās arvien pieaugošās koncentrācijas nodrošināja oksidēšanas reakciju norisi plašos mērogos. Izmainījās atmosfēras raksturs: no reducējošas tā pārvērtās oksidējošā. Tāpēc būtiski izmainījās donora—akceptora problēma, kas ir cieši saistīta ar visu dzīvo organismu evolucionāro attīstību. Bezskābekļa atmosfērā dominējošais bija elektronu akceptora problēmas risinājums (der atcerēties visus tos pirmējo anaerobo prokariotu meklējumus, kuru rezultātā izveidojās speciālas fermentatīvas reakcijas elektronu akceptoru radīšanai), turpretī skābekļa atmosfēras apstākļos

par galveno kļuva elektronu donoru problēma, jo līdz ar skābekļa parādīšanos atmosfērā izveidojās lielisks elektronu (ūdeņraža) akceptoru avots.

Prokarioto mikroorganismu un molekulārā skābekļa mijiedarbības mehānismi

Sākotnēji molekulārais skābeklis parādījās šūnas iekšienē. Līdz ar to radās šūnas un skābekļa mijiedarbības problēma. Acīmredzot pirmajām fotosintezējošajām šūnām, kas producēja skābekli, nebija ne tikai fermentu sistēmu šī akceptora izdevīgai izmantošanai, bet arī tā neitralizācijai šūnā. Šādu fermentu sistēmu nebija arī citām anaerobajām dzīvības formām. Līdz ar to varam uzskatīt, ka pirmais šūnas un molekulārā skābekļa mijiedarbības tips bija krasi negatīva šūnas attieksme pret skābekli. To labi ilustrē daudzie dati par molekulārā skābekļa kaitīgo iedarbību uz mūsdienu obligāti anaerobajiem mikroorganismiem.

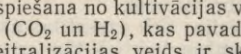
Uzkrājoties molekulārais skābeklis kļuva par pastāvīgu ārējās vides komponentu. Tikai lokāli varēja saglabāties apstākļi, kuros skābekļa nebija vai tas bija niecīgā daudzumā. Līdz ar to šūnas un molekulārā skābekļa savstarpējo attiecību risinājumā kļuva iespējami divi varianti. Dažas anaerobās formas norobežojās tādās vietās, kur O_2 praktiski nepiekļuva, tādējādi saglabājot sev «bezskābekļa ēras apstākļus». Citi bija spiesti piemēroties «skābekļa» apstākļiem. Tas nozīmē, ka tie formēja jaunas metabolisma reakcijas, kuru galvenais uzdevums — molekulārā skābekļa negatīvās iedarbības neitralizācija.

Tātad nākošais solis šūnas un skābekļa attiecībās bija iespēja eksistēt O_2 klātbūtnē, neitralizējot tā negatīvo iedarbību. Nav zināms, kā tas notika un kādi bija šūnas pirmie aizsargmehānismi. Atsevišķus šo aizsargmehānismu veidošanās posmus varam iedomāties, pētot uz evolūcijas kāpņu dažādiem pakāpieniem novietojušās mikroorganismu grupas.

Molekulārā skābekļa (O_2) iedarbība uz šūnu ir pietiekami agresīva un saistīta ar tā spēju oksidēt šūnas metabolītus, radot situāciju, kas šūnai ir nevēlama. Skābeklis var būt ne tikai O_2 formā. Dažādās bioloģiskās reakcijās un dažu fizikālu un ķīmisku faktoru, piemēram, ultravioletā starojuma, iedarbībā rodas arī citas — reakcijspējīgākas skābekļa formas, kuras šūnai ir ļoti toksiskas. Tādi pirmām kārtām ir skābekļa nepilnīgas reducēšanas produkti: ūdeņraža peroksīds (H_2O_2), kas veidojas dažādās bioloģiskās oksidācijas reakcijās, diviem elektroniem piesaistoties O_2 molekulai, un superoksīda radikāls (O_2^-). Tā avots var būt bioloģiskas un fotoķīmiskas reakcijas, kuru rezultātā notiek viena elektrona pārnešana uz molekulāro skābekli.

Mūsdienu aerobie un aerotolerantie (anaerobi ir izturīgi pret skābekli) prokarioti pret skābekļa toksiskajām formām ir izstrādā-

juši aizsargmehānismus. Tie pamatojas uz specifisku fermentu spēju katalizēt reakcijas, kas šķel skābekļa toksiskās formas:



$$O_2^- + O_2^- + 2H^+ \longrightarrow H_2O_2 + O_2,$$
$$H_2O_2 + H_2O_2 \longrightarrow 2H_2O + O_2$$

Reakcijas katalizē attiecīgi fermenti superoksiddismutāze un katalāze. Šo fermentu funkcionēšana nodrošina šūnai pietiekami drošu aizsardzību pret skābekļa toksiskajām formām. Minētie fermenti droši vien ir visu mūsdienu aerobo organismu šūnās. Obligāto anaerobu šūnās to nav. Aerotolerantajos anaerobajos prokariotos nav katalāzes (9. tab.).

Dažādu prokarioto grupu molekulārā skābekļa un tā toksisko formu neitralizācijas veidus apskatīsim mazliet sīkāk. Obligāti anaerobajās sviestskābes baktērijās nav konstatēta ne katalāze, ne superoksiddismutāze, tāpēc tās ir neaizsargātas pret skābekļa toksiskajiem efektiem. Viens no diviem iespējamajiem skābekļa neitralizācijas veidiem ir tā izspiešana no kultivācijas vides, aktīvi izdalot tos gāzveida produktus (CO_2 un H_2), kas pavada sviestskābo rūgšanu. Otrs skābekļa neitralizācijas veids ir skābekļa absorbcija šūnu suspensijā. Daļa šūnu iet bojā, bet pārējās var attīstīties apstākļos, kuros ir pazeminājies skābekļa daudzums.

Pienskābes baktērijām ir izstrādāta jau labāka aizsardzība pret molekulāro skābekli. Šīs baktērijas var attīstīties O_2 klātbūtnē, t. i., tām piemīt zināma izturība pret O_2. Pienskābes baktērijām ir konstatēta superoksiddismutāzes un katalāzes darbībai līdzīga aktivitāte. Tālākajos pētījumos noskaidrojās, ka pienskābes baktērijām nav hēma olbaltumvielu (hemoproteīdu), pie kuriem pieder citohromi un katalāze. Ūdeņraža peroksīda šķelšanu dažās šīs grupas baktērijās katalizē olbaltumviela, kas nesatur hēma grupu un ieguvusi «pseidokatalāzes» nosaukumu. Uzskata, ka pienskābes baktērijas var sintezēt fermenta olbaltumvielas daļu (apofermentu), bet nespēj sintezēt hēmu — katalāzes prostētisko grupu.

Atsevišķiem pienskābes baktēriju pārstāvjiem piemērošanās pakāpe ir izteikta spilgtāk, un tie pat mēģina molekulāro skābekli izmantot lietderīgi. Dažām pienskābes baktērijām aerobos apstākļos novērota paātrināta glikolītiskā glikozes šķelšana. Tas notiek tāpēc, ka aerobos apstākļos ūdeņradi no $NAD \cdot H_2$ var pārnest tieši

9. tabula

Katalāzes un superoksiddismutāzes izplatība dažādās prokarioto mikroorganismu grupās

Prokarioto mikroorganismu grupa	Katalāze	Superoksiddismutāze
Aerobi	+	+
Aerotolerantie (fakultatīvie) anaerobi	—	+
Obligātie anaerobi	—	—

uz O_2, atbrīvojot daļu pirovīnogskābes no tās akceptora funkcijas, kāda tai piemīt parastajā pienskābajā rūgšanā. Atbrīvota no šī «pienākuma», pirovīnogskābe var oksidēties acetil-KoA, kura tālākajā metabolismā sintezējas ATF. Kā redzams, skābekļa piedalīšanās šajā procesā ar enerģijas ieguvi nav saistīta t i e š i (pārnesot ūdeņradi no NAD·H_2 uz O_2, enerģija ATF veidā nerodas), t. i., visa enerģija tiek iegūta substrāta fosforilācijā, bet skābeklis, izpildot akceptora funkcijas, atbrīvo daļu piruvāta. Piruvātu šūna var izmantot enerģijas ieguvei, kas gala rezultātā palielina rūgšanas procesa enerģētisko iznākumu.

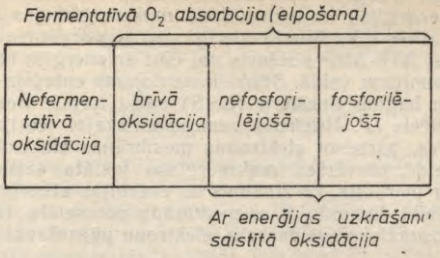
Propionskābes baktērijām ir hemoproteīdi. Vairumam sugu ir katalāze. Hemoproteīdi — citohromi, kas veic fotosintētisko elektronu transportu. Tie ir visām fotosintezējošajām baktērijām. Nesen tajās konstatēta superoksiddismutāze. Tātad gan propionskābes, gan fotosintezējošajām baktērijām — prokariotiem, kas radušies «pirmsskābekļa ērā», — ir fermentatīvi aizsargmehānismi pret skābekļa toksiskajām formām.

Tā kā ciānbaktērijas tiek uzskatītas par pirmajiem skābekli izdalošajiem organismiem, tad tieši tām arī p i r m a j ā m vajadzēja aizsargāties pret molekulārā skābekļa agresivitāti un dažu tā formu toksicitāti. Tāpēc varam uzskatīt, ka molekulārā skābekļa neitralizācijas mehānismi radās tieši šajā prokariotu grupā.

Tātad varam tikai pieņemt, ka molekulārā skābekļa neitralizācijas mehānismi dažādos evolūcijas etapos bija dažādi. Kādā no etapiem notika š ū n a i n e i t r ā l o a i z s a r g t i p a m i j i e d a r b ī b a s r e a k c i j u p ā r v ē r š a n ā s d e r ī g ā s r e a k c i j ā s, k u r a s n o r i s a, p i e d a l o t i e s m o l e k u l ā r a j a m s k ā b e k l i m. Fakts, ka skābekļa klātbūtnē visi uz Zemes eksistējošie prokariotie mikroorganismi (pat obligātie anaerobi) skābekli absorbē, liecina, ka starp tiem un molekulāro skābekli notiek kaut kādas mijiedarbības reakcijas.

Pēc attieksmes pret skābekli visus prokariotus var iedalīt četrās grupās: obligātie anaerobi un aerobi, fakultatīvie anaerobi un aerobi (68. lpp.). Šāds iedalījums parāda molekulārā skābekļa nepieciešamību vai kaitīgumu, bet neatklāj šūnas mijiedarbību ar to. Tagad ir zināms, ka molekulārais skābeklis šūnai var būt nepieciešams vai nu enerģijas ieguvei, vai arī tikai vienas vienīgas reakcijas veikšanai, kurai nav enerģētiskas nozīmes. Pamatojoties uz ilggadīgu dzīvnieku šūnu mitohondrijos notiekošo enerģētisko procesu izpēti, V. Skulačevs (1969) izstrādāja sekojošu šūnu un molekulārā skābekļa mijiedarbības reakciju klasifikāciju (71. att.).

Šūnas absorbēto molekulāro skābekli var iedalīt divās nevienādās daļās. Lielāko daļu skābekļa šūna absorbē ar fermentu sistēmām. Nelielas uzņemtā skābekļa daļas absorbcija ar fermentu sistēmām nav saistīta. To uzskatāmi ilustrē fakts, ka skābekli aktīvi absorbē arī karsējot nonāvētu šūnu suspensijas. Šajā gadījumā skābekļa absorbcija ir ķīmisks process, kas saistīts ar šūnas noteiktu ķīmisku vielu oksidāciju, piemēram, šūnu olbaltumvielu



71. att. Šūnas absorbētā molekulārā skābekļa izmantošanas ceļi. Paskaidrojumi tekstā (pēc В. П. Скулачев, 1969)

SH grupu oksidāciju. Nav izslēgts, ka analoģiski procesi notiek arī dzīvu šūnu suspensijās.

Skābekļa fermentatīva absorbcija (elpošana) savukārt dalās oksidācijā, kas ir saistīta ar enerģijas uzkrāšanu, un brīvā oksidācijā, t. i., oksidācijā, kas nav saistīta ar enerģijas uzkrāšanu šūnā.* Brīvās oksidēšanas kategorijai pieskaitāmās fermentatīvās reakcijas ar molekulārā skābekļa piedalīšanos pirmām kārtām ir reakcijas, kuru rezultātā enerģija izdalās siltuma veidā. (Organismam atdziestot, brīvās oksidēšanas reakcijām ir svarīga nozīme dzīvnieku termoregulācijā.) Pie šīs kategorijas pieskaitāmas arī reakcijas, kuras katalizē monooksigenāzes un dioksigenāzes, kas skābekli oksidējamā vielā ievada tieši, kā arī dažas oksidāžu katalizētas reakcijas.

Ar enerģijas uzkrāšanos saistītā fermentatīvā skābekļa absorbcija dalās procesos, kas ir saistīti ar fosforilāciju, un procesos, kas nav saistīti ar fosforilāciju. Kā jau to rāda nosaukums, nefos-

---

* Ar jēdzienu e l p o š a n a sākumā apzīmēja noteiktu procesu, kas saistīts ar augstāko organismu (augu un dzīvnieku) dzīvības norisēm. Šo procesu raksturoja divas galvenās pazīmes: pirmkārt, gāzu apmaiņa ar ārējo vidi, kur obligāta ir O_2 piedalīšanās, un, otrkārt, elpošanas nepieciešamība organisma dzīvības norisēm. Tā kā elpošanas process šūnu līmenī visiem augstākajiem organismiem principā ir līdzīgs, tad šī jēdziena lietošana ir ērta un ar to apzīmējamais termins ir pietiekami precīzs. Sarežģījumi radās, jēdzienu elpošana lietojot funkcionāli analoģiska procesa apzīmēšanai prokariotajos organismos tāpēc, ka šie organismi ir neparasti daudzveidīgi. Pēc mūsu uzskatiem jēdziens elpošana ir attiecināms uz visiem molekulārā skābekļa fermentatīvās absorbcijas procesiem šūnā. Otrā pazīme (nepieciešamība dzīvības uzturēšanai) šinī gadījumā netiek ņemta vērā, jo attiecībā uz pētāmajiem objektiem tā ir visai nenoteikta un var apzīmēt visdažādākās lietas.

forilējošā, ar enerģijas uzkrāšanos saistītā oksidācija nav saistīta ar brīvās enerģijas transformēšanu makroerģiskajās fosfātu saitēs. Ir labi zināms, ka šūnai noderīgā enerģija organismā var atrasties ne tikai ATF-ADF sistēmas vai citu ar enerģiju bagātu fosforilētu savienojumu veidā. Šūnai izmantojamā enerģija var būt arī ar enerģiju bagātu tioesteru (C~S) saišu formā. Bez tam atbilstoši P. Mitčela *(P. Mitchell)* hemoosmotiskajai teorijai enerģija, kas uzkrājas, pārnesot elektronus membrānas elektroķīmiskā potenciāla veidā, pārvēršas makroerģisko fosfāta saišu ķīmiskajā enerģijā. Ir pierādīts, ka zināmus no enerģijas atkarīgus procesus šūna var veikt, izmantojot ar membrānu potenciālu tieši saistīto enerģiju (osmotiskajam darbam, elektronu pārnešanai pretējā virzienā).

Visbeidzot fosforilējošajā oksidācijā ārējā enerģētiskā substrāta elektronus pa pārnesēju ķēdi pārnes uz molekulāro skābekli. Šis elektronu transports ir saistīts ar fosforilāciju. Atšķirībā no augstākajiem organismiem, kuros ir sasniegta cieša elektronu pārnešanas saistība ar fosforilāciju, t. i., elektronu pārnešana ir jau gatavā, pilnīgā formā, mūsdienu prokariotos varam novērot dažādus elektronu pārnešanas ceļus, kuros elektronu transports ar fosforilāciju var būt saistīts dažādās pakāpēs. Visi uzskaitītie oksidācijas veidi ar molekulārā skābekļa piedalīšanos, kas sastopami augsti organizētās šūnās, ir arī prokariotos organismos. Dažādos mikroorganismos attiecības starp dažādiem oksidēšanas veidiem var būt atšķirīgas. Bez tam dažādām sugām var nebūt visi, bet tikai daži no minētajiem mijiedarbības veidiem.

V. Skulačeva ieteiktā klasifikācija pamatojas uz visu šūnas un molekulārā skābekļa mijiedarbības reakciju novērtējumu pēc to «enerģētiskās nozīmības» viedokļa. Atkarībā no ķīmiskajiem pamatmehānismiem visas reakcijas var iedalīt trīs grupās.

Pirmās grupas reakcijas katalizē skābekļa transferāzes jeb oksigenāzes, skābekli tieši pievienojot metabolīta molekulai:

$$A + O_2 \longrightarrow AO_2$$

Šāda tipa reakcijas ir brīvās oksidēšanas reakcijas (pēc V. Skulačeva klasifikācijas), kas nedod šūnai enerģiju.

Otrās grupas reakcijas elektroni dodas pie skābekļa, kas veic galējā akceptora funkcijas. Šajā gadījumā atkarībā no pārnesēja dabas skābekļa molekula saista vienu, divus vai četrus elektronus un tiek vai nu nepilnīgi (O_2^-, H_2O_2), vai pilnīgi (H_2O) reducēta:

$$1)\ \bar{e} + O_2 \longrightarrow O_2^-;$$

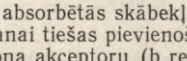
$$2)\ 2\bar{e} + 2H^+ + O_2 \longrightarrow H_2O_2;$$

$$3)\ 4\bar{e} + 4H^+ + O_2 \longrightarrow 2H_2O$$

(2. un 3. gadījumā protoni tiek saņemti no ūdens.) Šī tipa reakcijas katalizē fermenti, kurus sauc par elektronu transporta oksidāzēm. Šīs reakcijas var būt 1) brīvās oksidācijas, 2) ar enerģijas

uzkrāšanos saistītās nefosforilējošās oksidācijas un 3) fosforilējošās oksidācijas reakcijas.

Vēl izšķir reakcijas, kurās divu skābekļa molekulas atomu liktenis ir atšķirīgs, tādēļ tās pēc to ķīmiskā mehānisma var uzskatīt par iepriekš minēto reakciju starpposmu:



$$AH + 2\bar{e} + O_2 \longrightarrow AOH + O^{2-} \quad (a)$$
$$O^{2-} + 2H^{+} \longrightarrow H_2O \quad (b)$$

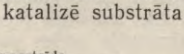
Šajā gadījumā viens absorbētās skābekļa molekulas atoms tiek izmantots vielas oksidēšanai tiešas pievienošanas ceļā (a reakcija), bet otrs kļūst par elektrona akceptoru (b reakcija). Abas reakcijas katalizē jauktu funkciju jeb jauktās oksidāzes. Tās neapšaubāmi katalizē brīvās oksidācijas reakcijas, bet, tā kā šo reakciju rezultātā rodas ūdens, t. i., elektroni sasniedz viszemāko enerģētisko līmeni, atbrīvojas enerģija. Tādējādi jaukto funkciju oksidāzes zināmā pakāpē piedalās procesos, kas ir saistīti ar enerģijas uzkrāšanos šūnā.

Tātad no reakciju ķīmiskā pamatmehānisma viedokļa visu molekulārā skābekļa un šūnas mijiedarbības kopumu var iedalīt divos reakciju tipos. Pirmajā no tiem O_2 ir galējais elektronu akceptors, bet otrajā notiek O_2 tieša iespiešanās vielas molekulā. Tikai pirmais reakcijas tips ar molekulārā skābekļa piedalīšanos var kļūt par šūnas enerģijas avotu. Tāpēc mums ir svarīgi izanalizēt to šūnas un O_2 mijiedarbības evolūciju, kuras rezultātā izveidojās sistēma ar molekulāro skābekli kā galējo elektronu akceptoru (šūnas un molekulārā skābekļa mijiedarbības «oksidāzes mehānisms»).

Šūnas un molekulārā skābekļa mijiedarbības «oksidāzes mehānisma» veidošanās

Līdz ar O_2 parādīšanos atmosfērā radās iespēja pārnest elektronus uz skābekli. Sākumā «attālums» no elektronu donora līdz molekulārajam skābeklim ne ar ko nebija aizpildīts. Var pieņemt, ka evolūcijas gaitā «oksidāzes mehānisms» šo «attālumu» starp elektronu donoru un molekulāro skābekli centās aizpildīt. Tas notika, pateicoties tam, ka radās vielas — pārnesēju ķēdes izveidotājas. Ticams, ka sākotnēji pārnesēju ķēde nebija saistīta ar enerģijas ieguvi.

No evolūcijas viedokļa visvienkāršākās ir flavīnu oksidāzes, kuras nav saistītas ar šūnu struktūrām.* Flavīnu oksidāzes (flavoproteīdu grupas pārnesēji) katalizē substrāta un molekulārā skābekļa mijiedarbību:



$$\text{substrāts} + O_2 \xrightarrow{\text{flavoproteīds}} \text{oksidētais substrāts} + H_2O_2$$

---

* Ja starp elektronu donoru un molekulāro skābekli ir tikai viens ferments, tad to sauc par oksidāzi, ja vairāki, tad par oksidāzi sauc tikai pēdējo fermentu. Ja par ķēdes starpposmu raksturu zināms maz, tad par oksidāzi nosauc visu fermentu kompleksu.

Šo procesu nosauca par «flavīnu elpošanu». Šūnas, kas šajā procesā piesaistījušas molekulāro skābekli, iet bojā tādā gadījumā, ja tām nav fermentatīvu mehānismu ūdeņraža peroksīda šķelšanai.

Zināma ķēdes pagarināšanās notiek, ja pirmais substrāta elektrona akceptors ir NAD^+ un ja elektroni no flavoproteīda pāriet tālāk uz molekulāro skābekli:

substrāts $\longrightarrow NAD^+ \longrightarrow$ flavoproteīds $\longrightarrow O_2$

Šāda tipa flavīnu oksidāzes ir daudzām mikroorganismu grupām. Visi mūsdienu dati apstiprina to, ka flavīnu oksidāzes katalizētā elektronu pārnešana no substrāta uz molekulāro skābekli nav saistīta ar šūnas enerģijas ieguvi, t. i, šeit neveidojas ATF.* Flavīna oksidāžu funkcijas būtība — elektronu akceptora trūkuma gadījumā šie fermenti pārnes elektronus uz molekulāro skābekli.

Šāds process notiek propionskābes baktērijās. Tām ir konstatēti arī citi elektronu pārnesēji — ubihinoni un citohromi, t. i., šiem mikroorganismiem ir jau sarežģītāks oksidāzes mehānisms. Tomēr elektronu pārnesēju skaita palielināšanās propionskābes baktērijās praktiski nav saistīta ar to enerģijas ieguvi, kas rodas, elektronus transportējot līdz molekulārajam skābeklim. Galvenais enerģijas ieguves veids ir substrātu fosforilācija. Tātad šai prokariotu grupai jau ir visi elektronu pārnesēju vielu pamattipi, bet elektronu transportam šo organismu enerģētikā nav dominējošā loma. Galvenais enerģētiskais process joprojām paliek propionskābā rūgšana.

Lai labāk izmantotu molekulāro skābekli, nākošais svarīgais solis bija tādu mehānismu izveidošana, kuri ļautu dažādām enerģētiskām iespējām bagāto elektronu pārnešanas procesu izmantot šūnas enerģijas ieguvei. Tiešām, pārnesot vienu elektronu pāri, atbrīvotās enerģijas daudzums ir atkarīgs gan no elektronu donora, gan akceptora. Piemēram, $NAD \cdot H_2$ redokspotenciāls ir -032 V, bet molekulārajam skābeklim tas ir $+0{,}81$ V, t. i., pārnesot elektronus no $NAD \cdot H_2$ uz molekulāro skābekli, potenciālu starpība ir 1,13 V. Lai izveidotos viena ATF molekula, ir nepieciešama viena elektronu pāra pārnešana pa elektroķīmisko gradientu, kura potenciālu starpība ir apmēram 0,2 V.

Lai elektronu transportu no substrāta uz molekulāro skābekli pārvērstu šūnai enerģētiski izdevīgā procesā, ir nepieciešami divi svarīgi momenti: 1) pārnesēju ķēdes pagarināšana ar citohromu grupu, tieša O_2 un citohromoksidāzes kontakta nodrošināšana, 2) ar elektronu transportu saistīta fosforilācijas mehānisma izveidošana.

---

* Ir dati, ka dažām anaerobajām baktērijām *(Clostridium kluyveri)* posmā starp NAD+ un flavoproteīdiem elektronu pārnešana ir saistīta ar fosforilāciju.

Fosforilēšana, kas ir saistīta ar elektronu (ūdeņraža) pārnešanu no substrāta tumsas oksidācijas reakcijās, ieguvusi oksidatīvās fosforilācijas nosaukumu. Oksidatīvās fosforilācijas mehānismi ļauj vispilnīgāk izmantot oksidējamo substrātu brīvo enerģiju.

Tātad molekulārā skābekļa ietekmē prokariotu pasaulē iesākās jaunu dzīvības tipu evolūcija, kuri enerģiju iegūst uz oksidatīvās fosforilācijas rēķina. Nākošā nodaļa ir veltīta šo dzīvības formu īsam apskatam.

12. NODAĻA

DZĪVĪBAS FORMAS, KURAS ENERĢIJU IEGŪST OKSIDATĪVĀS FOSFORILĀCIJAS PROCESĀ

Lai maksimāli varētu izmantot tās enerģētiskās iespējas, kas piemīt ūdeņraža (elektronu) pārnešanas procesam no substrāta uz molekulāro skābekli, bija nepieciešams atrisināt trīs uzdevumus: 1) izveidot mehānismu, kas nodrošinātu pilnīgu ūdeņraža (elektronu) atšķelšanu no substrāta; 2) radīt sistēmas, kurās viss atšķeltais ūdeņradis (elektroni) visracionālāk tiktu pārnests uz molekulāro skābekli; 3) radīt mehānismus, ar kuru palīdzību elektronu pārnešanas enerģija transformētos ķīmiskajā enerģijā, kuru varētu izmantot visiem šūnas energoatkarīgajiem procesiem.

Evolūcijas gaitā šie uzdevumi tika atrisināti sekojoši.

1. Pilnīga ūdeņraža atšķelšana no organiskā substrāta panākta trikarbonskābju cikla (TKŠ) vai oksidatīvā heksozomonofosfāta cikla funkcionēšanas rezultātā (9. nodaļa). Ja enerģētiskais substrāts ir neorganiskie savienojumi, to oksidācijai arī tika izveidotas fermentatīvas reakcijas, kuras katalizē attiecīgas dehidrogenāzes.

2. Ūdeņradi (elektronus) uz molekulāro skābekli pārnes strukturāli un funkcionāli savstarpēji saistīta pārnesēju sistēma. Šie elektronu pārnesēji kopīgi sastāda tā saucamo «elpošanas ķēdi».

3. Enerģētiskās iespējas, kas slēpjas elektronu pārnešanā pa elektroķīmisko gradientu, realizējas, funkcionējot mehānismiem, kas saista elektronu transportu ar fosforilāciju.

Aplūkosim nedaudz sīkāk, kā šie uzdevumi tika atrisināti, pie tam, šķiet, ir ērtāk sākumā apskatīt evolūcijas procesā dabas sasniegto maksimālo variantu. Pēc tam izsekosim prokariotu pasaulē konstatētajiem analoģisku mehānismu veidošanas variantiem.

Trikarbonskābju cikls

TKŠ ciklu var uzskatīt par šūnas izveidotu mehānismu, kuram ir divējāda nozīme. TKŠ cikla pamatfunkcija: tajā kā ideāli izveidotā šūnas «katlā» notiek pilnīga organiskā substrāta oksidēšana

un ūdeņraža atšķelšana. Otra cikla funkcija — šūnas apgāde ar veselu virkni priekšteču, kas nepieciešami biosintēzes procesiem.

TKS cikls ir noteikts posms šūnas enerģijas ieguves ceļā, ja šūna kā enerģijas avotu izmanto ārējos organiskos substrātus. Tas ir šūnas anaerobo enerģētisko mehānismu turpinājums, kurš radās pēc tālākās enerģijas ieguves metabolisma sistēmu pilnveidošanās. (Tas nepavisam nerunā pretī tam, ka TKS ciklam sākotnēji visticamāk bija tikai biosintētiskā funkcija, t. i., tas apgādāja šūnas ar biosintētiskajās reakcijās nepieciešamajiem metabolītiem. Sevišķi labi tas redzams gadījumos, kad funkcionē cikla «fragmenti».)

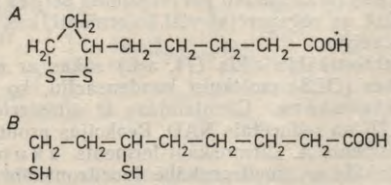
Anaerobos enerģētiskos mehānismus ar TKS ciklu saista reakcija, kurā pirovīnogskābe (anaerobo enerģētisko procesu centrālais metabolīts) oksidējas līdz acetil-KoA (aktivētai etiķskābei). Acetil-KoA ir TKS cikla sākuma substrāts:

$$CH_3—CO—COOH + KoA—SH + NAD^+ \longrightarrow CH_3—CO—KoA + NAD \cdot H_2 + CO_2$$

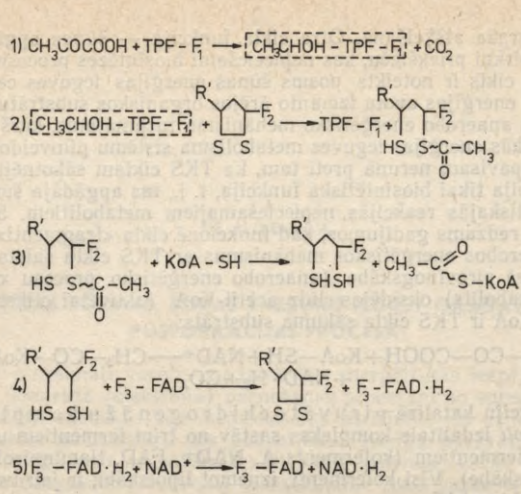
Reakciju katalizē piruvātdehidrogenāžu komplekss. No *E. coli* izdalītais komplekss sastāv no trim fermentiem un pieciem kofermentiem (koferments A, NAD^+, FAD, tiamīnpirofosfāts un lipolskābe). Visi kofermenti, izņemot lipolskābi, ir jau nedaudz apskatīti iepriekš.

Lipolskābe ir piesātināta taukskābe, kas sastāv no astoņiem oglekļa atomiem. Sestais oglekļa atoms ar disulfīdu grupu ir pievienots astotajam atomam, tāpēc izveidojas slēgts pieclocekļu gredzens. Sēra atoms viegli reducējas, un līdz ar to gredzens atveras (72. att.).

Piruvāta oksidatīvās dekarboksilācijas reakcija noris vairākās stadijās, kas shematiski attēlotas 73. attēlā. Sākumā izveidojas pirovīnogskābes komplekss ar tiamīnpirofosfātu (TPF), kas saistīts ar piruvātdehidrogenāzes fermentu. No pirovīnogskābes atšķeļas oglekļa dioksīda molekula. Otrajā stadijā kompleksa oksietilgrupa, kas izveidojās, no pirovīnogskābes atšķeļoties CO_2, reaģē ar lipolskābes disulfīda grupu. Lipolskābe ir kovalenti saistīta ar fermentu



72. att. Lipolskābes oksidētā (A) un reducētā (B) forma (pēc *Dagley, Nicholson,* 1973)



73. att. Shematiska pirovīnogskābes oksidatīvā dekarboksilācija līdz acetil-KoA:

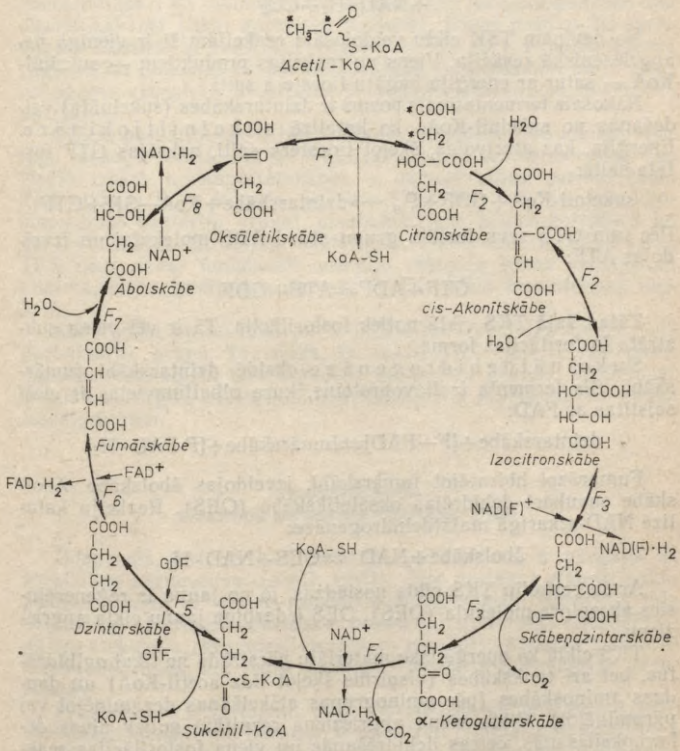
TPF — tiamīnpirofosfāts; f_1 — piruvātdehidrogenāze; f_2 — dihidrolipoiltransacetiláze; R' — lipolskābes piecoglekļa atlikums; f_3 — dihidrolipoildehidrogenāze; FAD — flavīnadenīnnukleotīds; NAD^+ — nikotīnamīdadenīndinukleotīds (oksidētā forma). Ar pārtrauktu līniju apzīmēti kompleksi. Paskaidrojumi tekstā (pēc *Schlegel*, 1972; *Lehninger*, 1974)

dihidrolipoiltransacetilāzi. Rezultātā izveidojas acetillipolskābe un reģenerējas ferments piruvātdehidrogenāze. Trešajā stadijā acetillipolskābes acetilgrupa tiek pārnesta uz kofermentu A, izveidojas acetil-KoA un lipolskābes reducētā forma. Pēc tam reducēto lipolskābes formu oksidē dihidrolipoildehidrogenāze, kas ir cieši saistīta ar flavīnadenīndinukleotīdu (FAD). Ūdeņradis pāriet uz FAD (ceturtā stadija), bet no $FAD \cdot H_2$ tiek pārnests uz NAD^+ (piektā stadija). Aprakstītās fermentatīvo pārveidojumu sērijas rezultātā veidojas acetil-KoA un reģenerējas visi kofermenti, kas piedalījās reakcijas starpstadijās.

Īstais trikarbonskābju cikls (74. att.) sākas ar acetil-KoA un oksaliletiķskābes (OES) molekulu kondensāciju, ko katalizē ferments c i t r ā t s i n t ā z e. Citrātsintāze ir allosterisks ferments, kuru inhibē ATF un reducētais NAD. Reakcijas produkts ir citronskābe un koferments A. Citronskābi ferments a k o n i t ā z e pārvērš cis-akonītskābē un izocitronskābē. Izocitronskābi ferments izocitrātdehidrogenāze pārvērš α-ketoglutārskābē. Pirmajā reakcijas posmā izocitronskābe dehidratējas un izveidojas oksāldzintarskābe un $NAD(F) \cdot H_2$. Otrajā posmā oksāldzintarskābe, kas acīmredzot

vēl ir saistīta ar fermentu, dekarboksilējas. Reakcijas produkti — no fermenta atbrīvotā α-ketoglutārskābe un CO_2.

Daudziem mikroorganismiem izocitrātdehidrogenāze ir divās formās. Viena no izocitrātdehidrogenāzes formām ir atkarīga no NAD, otra — no NADF. Izocitronskābes oksidēšanu TKS ciklā katalizē NAD-atkarīgs ferments, kas pieder allosteriskiem fermentiem — to aktivē ADF un inhibē ATF un NAD · H_2. Izocitrātdehid-



74. att. **Trikarbonskābju cikls. Acetilgrupas oglekļa atomu pievienošanās citronskābei ir apzīmēta ar zvaigznīti:**

f_1 — citrātsintetāze (kondensējošais ferments); f_2 — akonitāze; f_3 — izocitrātdehidrogenāze; f_4 — α-ketoglutarātdehidrogenāze; f_5 — sukciniltiokināze; f_6 — sukcinātdehidrogenāze; f_7 — fumarāze; f_8 — malātdehidrogenāze (pēc *Rose*, 1971)

rogenāzes aktivitāte tieši ietekmē procesa «produktivitāti», jo tieši šī reakcija limitē cikla apgriezienu ātrumu.

α-ketoglutārskābi oksidatīvi dekarboksilē α-ketoglutārdehidrogenāzes komplekss, un rezultātā izveidojas sukcinil-KoA. Gan pēc sava mehānisma, gan kofermentu kompleksa (TPF, KoA, NAD, FAD un lipolskābe) šī reakcija atgādina piruvātdehidrogenāzes multifermentatīvā kompleksa katalizēto reakciju:

$$\alpha\text{-ketoglutārskābe} + NAD^+ + KoA{-}SH \longrightarrow \text{sukcinil-}KoA + NAD \cdot H_2 + CO_2$$

No deviņām TSK ciklu veidojošām reakcijām šī ir vienīgā neapgriezeniskā reakcija. Viens no reakcijas produktiem — sukcinil-KoA — satur ar enerģiju bagātu tioestera saiti.

Nākošais fermentatīvais posms ir dzintarskābes (sukcināta) veidošanās no sukcinil-KoA, ko katalizē sukciniltiokināze. Enerģija, kas atbrīvojas, šķeļot tioestera saiti, uzkrājas GTF fosfāta saitē:

$$\text{sukcinil-}KoA + GDF + P_n \longrightarrow \text{dzintarskābe} + KoA{-}SH + GTF$$

Pēc tam GTF savu fosfāta grupu atdod ADF molekulai un izveidojas ATF:

$$GTF + ADF \rightleftharpoons ATF + GDF$$

Tātad šajā TKS ciklā notiek fosforilācija. Tā ir vēl viena substrāta fosforilācijas forma.

Sukcinātdehidrogenāze oksidē dzintarskābi fumārskābē. Šis ferments ir flavoproteīns, kura olbaltumvielas ir cieši saistītas ar FAD:

$$\text{dzintarskābe} + [F{-}FAD] \rightleftharpoons \text{fumārskābe} + [F\text{-}FAD \cdot H_2]$$

Fumarāzei hidratējot fumārskābi, izveidojas ābolskābe. Ābolskābe savukārt dehidrējas oksāletiķskābē (OES). Reakciju katalizē NAD-atkarīgā malātdehidrogenāze:

$$\text{ābolskābe} + NAD^+ \rightleftharpoons OES + NAD \cdot H_2$$

Ar šo reakciju TKS cikls noslēdzas, jo no jauna ir reģenerējusies akceptora molekula (OES). OES iedarbina jaunu cikla apgriezienu.

TKS ciklā kā enerģētisko materiālu pārstrādā ne tikai ogļhidrātus, bet arī taukskābes (vispirms šķeļot līdz acetil-KoA) un daudzas aminoskābes (pēc aminogrupas atšķelšanas dezaminējot vai pāraminējot). Cikla viena apgrieziena rezultātā notiek divas dekarboksilēšanās, četras dehidrēšanās un viena fosforilācijas reakcija. Divu dekarboksilāciju rezultātā no cikla izdalās divi oglekļa atomi (divas CO_2 molekulas), t. i., tieši tik, cik ciklā ienesa acetilgrupa. Četru dehidrēšanu rezultātā veidojas trīs $NAD \cdot H_2$ un viena $FAD \cdot H_2$ molekula. Kā redzams iepriekš aprakstītajā procesā, viss ūdeņradis atrodas uz noteiktiem pārnesējiem. Tālākais uzde-

vums — ūdeņradi cauri citiem pārnesējiem nodot molekulārajam skābeklim.

Kā šis cikls ir pārstāvēts prokariotos? Noteiktas, TKS ciklam analogas secīgas fermentatīvās reakcijas ir atrodamas dažādās prokariotu grupās, kurām ir dažāda evolucionārās attīstības pakāpe. Anaerobos apstākļos dažas cikla reakcijas funkcionē tiem prokariotiem, kas enerģiju iegūst rūgšanas procesā.

Propionskābes baktērijām propionskābās rūgšanas procesā ir «iemontētas» TKS ciklam analogas reakcijas no dzintarskābes līdz oksāletiķskābei (tikai apgrieztā virzienā). Divos posmos šīs reakcijas ir saistītas ar substrāta reducēšanu (51. att.). Propionskābajā rūgšanā šīs reakcijas funkcionē ūdeņraža piesaistīšanai un ir viens no donora-akceptora problēmas risinājuma variantiem anaerobos apstākļos.

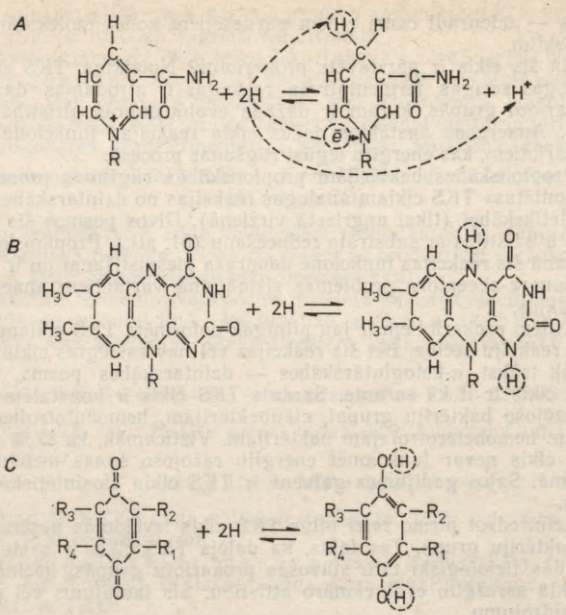
Citiem prokariotiem ir jau pilnīgāk noformēta TKS ciklam analogo reakciju secība. Bet šīs reakcijas vēl nav saslēgtas ciklā. Visbiežāk trūkst α-ketoglutārskābes — dzintarskābes posma, tādēļ TKS cikls ir it kā sarauts. Sarauts TKS cikls ir konstatēts fotosintezējošo baktēriju grupai, ciānbaktērijām, hemoautotrofiem un dažām hemoheterotrofajām baktērijām. Visticamāk, ka šādā veidā TKS cikls nevar funkcionēt enerģiju ražojošo šūnas mehānismu sistēmā. Šajos gadījumos galvenā ir TKS cikla biosintētiskā funkcija.

Acīmredzot pirmo reizi pilns TKS cikls izveidojās nesēra purpurbaktēriju grupā. Tas fakts, ka daļējs TKS cikls ir sastopams dažādās fizioloģiski tālu stāvošās prokariotu grupās, liecina par šī cikla sarežģīto evolucionāro attīstību. Šis jautājums vēl prasa izskaidrojumu.

Elpošanas ķēde
Elektronu pārnešana elpošanas ķēdē

Ūdeņradis, kas no TKS cikla starpproduktiem ir pārgājis uz speciāliem pārnesējiem (NAD, FAD), iziet vairākus etapus, pakāpeniski pārejot uz arvien zemākiem enerģētiskiem līmeņiem, līdz beidzot tas no citohromoksidāzes nonāk pie molekulārā skābekļa — galējā elektronu akceptora. Oksidāzes mehānisms vispilnīgāk funkcionē eikariotos, kur tas ir lokalizēts mitohondriju iekšējās membrānās.

Prokariotiem ir sastopami dažādi oksidāzes mehānisma varianti. Oksidāzes mehānisma fermenti ir lokalizēti citoplazmas membrānā un šūnas membrānu struktūrās. Ūdeņraža (elektronu) pārnešana no substrāta uz molekulāro skābekli notiek ar pārnesēju palīdzību, kuri veido sarežģītu strukturāli nosacītu multifermentatīvu sistēmu. Strukturālās organizācijas faktoram oksidēšanas-reducēšanas fermentu sistēmā ir galvenā nozīme. Izjaucot fermentu savstarpējo novietojumu, zūd visas sistēmas funkcionālā aktivitāte.



75. att. Dažu elpošanas ķēdes ūdeņraža pārnesēju apgriezeniskie oksidēšanas-reducēšanas mehānismi:

A — NAD (F) piridīna gredzens; U — FMN (FAD) riboflavīna izoalloksazīna gredzens; C — hinoīda gredzens. Pievienotie ūdeņraža atomi un piridīna gredzena elektrons ir apzīmēti ar pārtrauktu liniju (pēc *Dagley, Nicholson*, 1973)

Pārnesēji, kas piedalās ūdeņraža (elektronu) pārnešanā no substrāta uz molekulāro skābekli, pieder četrām oksidēšanas-reducēšanas fermentu klasēm: 1) dehidrogenāzēm, kuru kofermenti ir piridīnu atvasinājumi (NAD, NADF); 2) dehidrogenāzēm, kurām ir flavīnu nukleotīdu prostētiskās grupas (FMN, FAD); 3) hinoniem; 4) citohromiem.

Ir zināmas apmēram 150 NAD un NADF atkarīgās dehidrogenāzes, kas pārnes divus ūdeņraža atomus no substrāta uz kofermenta oksidatīvo formu. Pie tam viens no ūdeņraža atomiem pievienojas piridīna gredzenam, bet otrs paliek elektrona veidā; otra atoma protons (ūdeņraža jons) pāriet vidē (75. att. A).

Flavīnatkarīgo dehidrogenāžu prostētiskās grupas ir flavīnu nukleotīdi, kas ir cieši saistīti ar fermenta olbaltumvielas

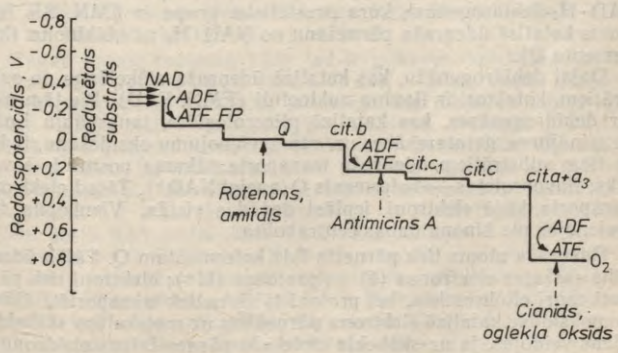
molekulu. FMN un FAD oksidētāja vai reducētāja īpašības ir atkarīgas no riboflavīna izoalloksazīna gredzena spējas pāriet no oksidēta stāvokļa reducētā, pievienojot divus ūdeņraža atomus (75. att. B).

Hinoni — taukos šķīstoši savienojumi ar garu terpenoīdu «asti». Šī «aste» ir saistīta ar hinoīdu kodolu, kas spēj apgriezeniski oksidēties-reducēties, pievienojot divus ūdeņraža atomus (75. att. C). No tiem visizplatītākais ir ubihinons (koferments Q), kas elpošanas ķēdē funkcionē starp flavoproteīdiem un citohromiem.

Citohromi ir olbaltumvielas ar dzelzi saturošu porfirīnu prostētiskajām grupām. Tie piedalās elektronu transporta noslēdzošajā posmā. Citohromi pārnes elektronus, mainoties citohromu sastāva dzelzs vērtībai: $Fe^{2+} \rightleftarrows Fe^{3+} + \bar{e}$.

Eikariotu šūnās minimālais citohromu skaits ir pieci (citohromi b, c, c_1, a un a_3). Šiem citohromiem ir atšķirīgi absorbcijas spektri un redokspotenciāli. Šīs atšķirības ir atkarīgas no citohromu olbaltumvielu komponenta. Galējie citohromi ($a+a_3$), kas pārnes elektronus uz molekulāro skābekli, ir citohromoksidāze.

Tātad ūdeņraža (elektronu) pārnesēju ķēde sastāv no liela skaita pārnesēju, kas nodrošina elektronu transportu no substrāta uz molekulāro skābekli. Daudzi pierādījumi ir apstiprinājuši 76. attēlā parādīto elektrontransporta ķēdes pārnesēju secību. Pirmkārt, šāda secība atbilst pārnesēju redokspotenciālu lielumiem: elektroni pārvietojas reduktīvo potenciālu samazināšanās virzienā. Otrkārt, 76. attēlā shēmas pareizību apstiprina arī elektronu pārnesēju reducēšanās secības spektrofotometriskā izpēte. Pārnesēji, kas atrodas tuvāk oksidējamam substrātam (NAD, FAD), ir vairāk reducēti, bet pārnesēji, kas novietoti tuvāk molekulārajam skā-



76. att. Elpošanas ķēdes elektronu pārnešanas shēma (pēc *Dagley, Nicholson,* 1973; *Schlegel,* 1972)

beklim (citohroms $a+a_3$), ir vairāk oksidēti. Starp diviem galējiem punktiem izvietoto pārnesēju reducēšanās pakāpe, tuvojoties molekulārajam skābeklim, pakāpeniski samazinās.

Lielu ieguldījumu elektrontransporta ķēdes pārnesēju funkcionēšanas secības izpētē deva inhibitoru izmantošana eksperimentos. Tika atrasti inhibitori, kas specifiski iedarbojas uz elpošanas ķēdes noteiktiem posmiem. Amitāls (barbiturskābes atvasinājums), iedarbojoties uz NAD · H_2 dehidrogenāzi, bloķē elektronu pārnešanu elpošanas ķēdē no NAD uz citohromu b; antimicīns A (*Streptomyces* producēta antibiotika) nomāc elektronu pārnešanu no citohroma b uz citohromu c_1; cianīds un oglekļa oksīds, inhibējot citohromoksidāzi, bloķē galējo elektronu pārnešanu no citohromiem $a+a_3$ uz molekulāro skābekli. Ar zināmiem inhibitoriem bloķējot elektronu pārnešanu elektrontransporta ķēdē, var novērot, ka posmā no substrāta līdz inhibitora darbības vietai novietotie pārnesēji vienmēr ir reducētākā, bet pārnesēji aiz inhibitora iedarbības vietas — oksidētākā formā.

Daudz datu apstiprina to, ka mitohondriju elpošanas ķēde sastāv no četriem noteiktā kārtībā samontētiem struktūras kompleksiem virsmolekulārā līmenī. Sos struktūras kompleksus sauc par elpošanas ansambļiem, un tie sastāv no noteikta skaita katra pārnesēju tipa molekulām. Pārnesēji atrodas iekšējā mitohondriju membrānā, kuras olbaltumvielu daļā ir 25—30% fermentu olbaltumvielu, pārējās ir struktūras olbaltumvielas.

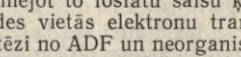
Vairumā gadījumu ūdeņradi no oksidējamā substrāta pārnes uz NAD^+ molekulu, kas ir daudzu dehidrogenāžu koferments. NAD^+ molekulas var būt brīvas vai arī strukturāli saistītas ar pirmo kompleksu. Brīvās NAD^+ molekulas sameklē ūdeņradi un pārnes to uz saistītajām NAD^+ molekulām, no kurām tas pāriet uz fermentu NAD · H_2-dehidrogenāzi, kura prostētiskā grupa ir FMN. Sis ferments katalizē ūdeņraža pārnešanu no NAD · H_2 uz ubihinonu (kofermentu Q).

Daļai dehidrogenāžu, kas katalizē ūdeņraža atšķelšanu no substrātiem, kofaktori ir flavīna nukleotīdi (FMN, FAD). Pie tām pieder dehidrogenāzes, kas katalizē glicerofosfāta, taukskābju KoA-atvasinājumu, dzintarskābes un citu savienojumu oksidēšanu, tādēļ no šiem substrātiem ūdeņraža transporta sākuma posms ir savādāks: flavoproteīds⟶koferments Q (apejot NAD^+). Tātad elektrontransporta ķēdē elektroni ieplūst dažādās vietās. Vienkopus tie apvienojas pie hinona dabas centrabolīta.

Ūdeņraža atoms tiek pārnests līdz kofermentam Q. Tālāk ūdeņradis sašķeļas elektronos (ē) un protonos (H^+); elektroni tiek pārnesti cauri citohromiem, bet protoni tālāk netiek transportēti. Citohromoksidāze katalizē elektronu pārnešanu uz molekulāro skābekli. Ūdens veidojas, ja uz skābekļa molekulu pārnes četrus elektronus:

$$4Fe^{2+}+O_2 \longrightarrow 4Fe^{3+}+2O^{2-},$$
$$2O^{2-}+4H \longrightarrow 2H_2O$$

Dažas citohromoksidāzes uz skābekļa molekulu pārnes tikai divus elektronus, un izveidojas ūdeņraža peroksīds:



$$2Fe^{2+} + O_2 \longrightarrow 2Fe^{3+} + 2O^-,$$
$$2O^- + 2H^+ \longrightarrow H_2O_2$$

Ūdeņraža peroksīdu tālāk sašķel katalāze vai peroksidāze.

Visa elektronu pārnešanas sistēma no substrāta uz molekulāro skābekli būtu neracionāli sarežģīta, ja tās vienīgais mērķis būtu tikai elektronu un molekulārā skābekļa savienošana. Otrs šī mehānisma uzdevums ir izmantot elektronu pārnešanas procesā atbrīvojušos enerģiju, transformējot to fosfātu saišu ķīmiskajā enerģijā. Vairākās elpošanas ķēdes vietās elektronu transports saistās ar fosforilāciju — ATF sintēzi no ADF un neorganiskā fosfāta. Vienas ATF molekulas izveidošanai ir nepieciešams, lai redokspotenciāla kritums, pārnesot elektronu pāri, nebūtu mazāks par 0,2 V. Tikai trijās elektrontransporta ķēdes vietās potenciālu kritums atbilst šīm prasībām: posmā starp NAD⟶FP, citohroms b⟶citohroms c_1 un citohromi $a + a_3 \longrightarrow O_2$ (76. att.).

Eksperimentos ar dzīvnieku mitohondrijiem ir konstatēts, ka, pārnesot vienu elektronu pāri no $NAD \cdot H_2$ uz molekulāro skābekli, notiek trīs fosforilācijas. Parasti to izsaka ar attiecību P/O, kura apzīmē neorganiskā fosfāta izmantoto molekulu skaitu uz vienu absorbēto skābekļa atomu. Izolētu mitohondriju preparātos tika pierādīts, ka, pārnesot ūdeņradi no izocitronskābes vai ābolskābes uz NAD^+, bet pēc tam uz skābekļa molekulu, attiecība P/O ir 3. Oksidējot dzintarskābi, kuras ūdeņradis pāriet uz sukcinātdehidrogenāzi (flavoproteīdu), elpošanas ķēdē notiek tikai divas fosforilācijas, jo ūdeņradis no flavoproteīda pāriet tieši uz kofermentu Q. Līdz ar to izkrīt viens elektrontransporta ķēdes posms, kurā notiek fosforilācija. Tātad elpošanas ķēdē notiekošais fosforilāciju skaits ir atkarīgs no ūdeņraža ieslēgšanās vietas ķēdē.

Tagad varam rezumēt, kāds tad ir glikozes molekulas oksidēšanas e n e r ģ ē t i s k a i s i z n ā k u m s, ja tas notiek vispilnīgākajā enerģētiskajā sistēmā, kas funkcionē eikariotu šūnās: glikolīze⟶TKS cikls⟶mitohondriju oksidāze. Pirmajā glikolīzes posmā no 1 glikozes molekulas veidojas divas piruvāta, divas ATF un divas $NAD \cdot H_2$ molekulas. Divu piruvāta molekulu oksidatīvās dekarboksilācijas (ko katalizē piruvātdekarboksilāzes komplekss) galaprodukti ir 2 molekulas acetil-KoA un $NAD \cdot H_2$. Oksidējoties divām acetil-KoA molekulām, TKS ciklā veidojas 6 $NAD \cdot H_2$ molekulas un pa 2 molekulām $FAD \cdot H_2$ un ATF. Pieņemot, ka P/O ir 3, katra ūdeņraža atomu pāra pārnešanas rezultātā no $NAD \cdot H_2$ sintezējas 30 molekulas ATF (2 $NAD \cdot H_2$ molekulas dod glikolīze, 2 molekulas — piruvāta oksidatīvā fosforilācija, 6 molekulas — trikarbonskābju cikls). Katra ūdeņraža atomu pāra pārnešana no $FAD \cdot H_2$ ir saistīta ar divām fosforilācijām, t. i., divos cikla apgriezienos tā dod 4 ATF molekulas. Šeit vēl jāpieskaita 2 ATF molekulas, kas veidojas glikolīzes procesā, un 2 ATF molekulas, kas

sintezējas TKS ciklā, sukcinil-KoA pārvēršot dzintarskābē. Tātad, pilnīgi oksidējot 1 glikozes molekulu, maksimāli sintezējas 38 ATF molekulas.

Kādas elpošanas ķēdes organizācijas formas ir konstatētas prokariotu pasaulē? Sākotnējo anaerobo prokariotu grupās (pienskābes, sviestskābes baktērijās) nav elektrontransporta sistēmas.* Augsti organizēta elektrontransporta sistēma ir fotosintezējošajiem prokariotiem (fotosintezējošajām baktērijām un ciānbaktērijām). Taču noskaidrot šo baktēriju elpošanas ķēdes organizāciju un funkcionēšanu šajā gadījumā ir sarežģīti, jo elpošanas un fotosintētisko elektrontransportu vienu no otra ir grūti atdalīt.

Visām obligāti un fakultatīvi aerobajām baktērijām ir elektrontransporta ķēde. Dažādu aerobo prokariotu grupu elpošanas ķēdes sastāvs ievērojami atšķiras: 1) ļoti dažādas ir terminālās oksidāzes, jo dažādi ir galējie elektronu akceptori; 2) substrāti ieslēdzas dažādās ķēdes vietās; 3) dažāds ir arī pārnesēju sastāvs (piemēram, dažādu baktēriju elpošanas ķēdes atšķiras pēc tajās esošo hinonu un citohromu īpašībām).

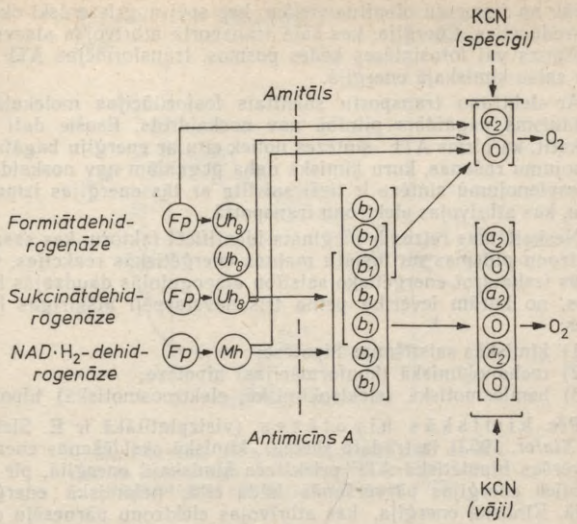
Raksturīga baktēriju elpošanas ķēdes īpašība — l i e l ā f i z i o l o ģ i s k ā m a i n ī b a, jo elpošanas ķēdes sastāvu var ietekmēt kultūras attīstības stadija, barotnes sastāvs (pirmkārt, oglekļa un slāpekļa avoti), galējā elektronu akceptora īpašības un citi faktori.

Viena no vislabāk izpētītajām elpošanas ķēdēm ir *E. coli* elpošanas ķēde. Tajā ir konstatēti daudzi elektronu pārnešanas ceļi, šo ceļu krustošanās un šunta mehānismi (77. att.). Oksidējoties dažiem substrātiem, *E. coli* elpošanas ķēdē ubihinons ūdeņraža pārnešanā var piedalīties divas reizes: pirms citohroma b_1 un arī pēc tā. Bez tam ir pierādīts, ka, neskatoties uz oksidāžu vienādo sastāvu (citohromi a_2+o), gala oksidāžu jutība pret inhibitoriem (cianīds, azīds) var būt dažāda.

Aerobajiem prokariotiem ir raksturīgi, ka samērā vāja ir elpošanas ķēdes elektrontransporta un fosforilācijas saistība. Tas atspoguļojas zemajā P/O koeficientā. Eksperimentos ar baktēriju membrānu preparātiem šī attiecība parasti nav lielāka par 1 (tādos pašos apstākļos augstāko organismu mitohondriju preparātos koeficients P/O ir 3). Zemo P/O attiecību prokariotos var izskaidrot divējādi. Pirmkārt, baktērijām ir mazāk elpošanas ķēdes un fosforilācijas saistīšanās vietu nekā eikariotu mitohondriju elpošanas ķēdē. Tomēr jāņem vērā arī tas apstāklis, ka baktēriju membrānu preparātu ieguves procesā tiek bojāta to struktūra, tāpēc var krasi samazināties membrānu funkcionālā aktivitāte.

---

* Ir dati, ka primitīva elektrontransporta ķēde iespējama jau pirmējiem anaerobajiem prokariotiem. Dažām pienskābes baktērijām ir konstatētas zināmas elektrontransporta ķēdes «zīmes». Uzskata, ka sviestskābes baktērijās *Clostridium kluyveri* notiek elektronu pārnešana no NAD+ uz FP. Šī pārnešana notiek š ķ ī d u m ā un ir saistīta ar fosforilāciju.



77. att. E. coli elpošanas ķēde:
Fp — flavoproteīds; Mh — menahinons; Uh — ubihinons (pēc Гельман и др., 1972)

Pēc mūsdienu datiem, dažādās baktēriju sugās ir atšķirīgs elpošanas ķēdes elektronu transporta un fosforilācijas saistīšanās vietu skaits: *E. coli* un *Azotobacter vinelandii* ir divas saistīšanās vietas (P/O=2), *Corynebacterium diphtheriae* — tikai viena, bet *Mycobacterium phlei* — trīs.

Varam secināt, ka baktēriju elpošanas ķēde būtiski atšķiras no analogās eikariotu elpošanas ķēdes. Baktēriju elpošanas ķēdei ir nestabilāks sastāvs, un tā ir ievērojami vājāk saistīta ar oksidatīvo fosforilāciju.

Oksidatīvā fosforilācija
Enerģētiskās sasaistes hipotēzes

Ilgu laiku nevarēja noskaidrot jautājumu, kāda ir saistība starp ūdeņraža (elektronu) transportu, no vienas puses, un fosfātu savienojumu pārvēršanos, no otras puses. Kāds ir šīs saistības raksturs? Mūsdienās ir noskaidrots, ka enerģētisko resursu izmantošana (piemēram, organisko vai neorganisko savienojumu elpošanā un gaismas fotosintēzē) ir saistīta ar elektronu pārnešanu pa ķēdi. Šī ķēde

sastāv no fermentu olbaltumvielām, kas spēj apgriezeniski oksidēties-reducēties. Enerģija, kas šajā transportā atbrīvojas atsevišķos elpošanas vai fotosintēzes ķēdes posmos, transformējas ATF fosfāta saišu ķīmiskajā enerģijā.

Ar elektronu transportu saistītais fosforilācijas molekulārais mehānisms pagaidām pilnībā nav noskaidrots. Esošie dati ļauj uzskatīt, ka pirms ATF sintēzes notiek citu ar enerģiju bagātu savienojumu rašanās, kuru ķīmiskā daba pagaidām nav noskaidrota. Šo savienojumu sintēze ir tieši saistīta ar tās enerģijas izmantošanu, kas atbrīvojas elektronu transportā.

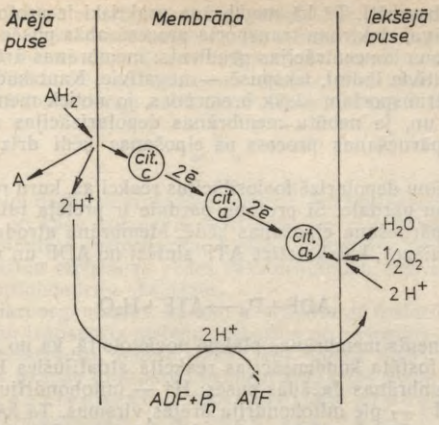
Neskaitāmas reizes ir mēģināts identificēt faktoru, kas sasaista elektronu plūsmas un fosfātu maiņas enerģētiskās reakcijas. Cenšanās izskaidrot enerģētisko saistību atspoguļojās daudzajās hipotēzēs, no kurām ievērību pelna trīs savstarpēji atšķirīgas hipotēzes:

1) ķīmiskās saistīšanas hipotēze;
2) mehanoķīmiskā (konformācijas) hipotēze;
3) hemiosmotiskā (elektroķīmiskā, elektroosmotiskā) hipotēze.

Pēc ķ ī m i s k ā s h i p o t ē z e s (visizplatītākā ir E. Sleitera (*E. Slater,* 1953) izstrādātā shēma), ķīmiskā oksidēšanas enerģija pārvēršas hipotētiskā ATF priekšteča ķīmiskajā enerģijā, pie tam nenotiek enerģijas pārvēršanās kādā citā, neķīmiskā enerģijas veidā. Ķīmiskā enerģija, kas atbrīvojas elektronu pārnesēju oksidēšanas-reducēšanas procesos, akumulējas X~Y tipa starpvielā, kas ir ATF priekštece. X~Y viela var būt viens no oksidēšanas-reducēšanas ķēdes locekļiem, kas savienojas ar neorganisko fosfātu, veidojot ar enerģiju bagātu saiti. Tomēr visas pūles mitohondriju elpošanas ķēdē atrast fosforilizētus elektronu pārnesējus (tiem vajadzētu būt trim — atbilstoši fosforilācijas vietām ķēdē) nedeva pozitīvus rezultātus.

M e h a n o ķ ī m i s k o (k o n f o r m ā c i j a s) h i p o t ē z i 1964. gadā izvirzīja P. Boijers *(P. Boyer)*. Pēc šīs hipotēzes, elektronu pārnešana elektronu ķēdē izraisa speciālu membrānas olbaltumvielu—fermentu konformāciju, kuras rezultātā rodas ar enerģiju bagātas saites. Šīs saites (iespējams, tioesteru) enerģija pēc tam pāriet uz ADF molekulu. Saskaņā ar šo hipotēzi oksidēšanas procesu ķīmiskā enerģija sākumā tiek izmantota mehāniska darba veikšanai, t. i., pārtop mehāniskajā enerģijā, un pēc tam atkal pārvēršas ATF fosfāta saišu ķīmiskajā enerģijā. Arī mehanoķīmiskajai hipotēzei nav pārliecinoša eksperimentāla pamata. Konformācijas izmaiņas ir raksturīgas daudzām fermentu olbaltumvielām, un tāpēc tās nevar uzskatīt par sasaistes fermentu specifiskām īpašībām.

Sešdesmito gadu sākumā angļu bioķīmiķis P. Mitčels *(P. Mitchell)* izvirzīja hipotēzi, kuru nosauca par h e m i o s m o t i s k o jeb e l e k t r o ķ ī m i s k o h i p o t ē z i. Saskaņā ar šo hipotēzi elektriskā enerģija ir nepieciešamā starpstadija oksidēšanas procesu enerģijas pārveidošanā makroerģiskajās fosfātu saitēs. P. Mitčela hipo-



78. att. Elektronu pārnešanas elpošanas ķēdē un oksidatīvās fosforilācijas hemiosmotiskās sasaistes shēma. Paskaidrojumi tekstā (pēc Скулачев, 1972)

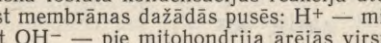
tēzes galvenais postulāts: «... elpošanu un fosforilāciju savstarpēji saista membrānas ūdeņraža jonu elektroķīmiskais potenciāls». Uzskata, ka ūdeņraža (elektronu) pārnešana elpošanas ķēdē notiek perpendikulāri membrānai pa telpiski noteikti orientētiem fermentiem (eikariotos — iekšējā mitohondriju membrānā, prokariotos — citoplazmas vai mezosomālajā membrānā). Pašas membrānas, kas satur elektronu transporta un ar to saistītās fosforilācijas fermentus, intaktā stāvoklī ir jonu un protonu necaurlaidīgas, bet elektroni cauri tām izkļūst viegli. 78. attēla shēmā parādīts, kā pēc P. Mitčela hemiosmotiskās hipotēzes elektronu pārnešana elpošanas ķēdē tiek saistīta ar ATF sintēzi.

Apskatīsim viena elektronu pāra pārnešanas posmu (piemēram, pēdējo), kas ir saistīts ar ATF molekulas veidošanos. Elektroni no starpsubstrāta (savienojums AH_2) pie membrānas ārējās sienas pāriet uz nākošo piemēroto pārnesēju (citohromu c), bet divi protoni ($2H^+$) paliek mitohondrija membrānas ārpusē. Elektroni pa elpošanas ķēdi tiek pārnesti cauri membrānai. Membrānas iekšējā pusē esošais pēdējais elektronu pārnesējs (dotajā gadījumā citohromoksidāze a_3) nodod elektronus skābeklim, kurš pēc tam pievieno protonus no mitohondrija iekšējās telpas. Tā izveidojas ūdens molekula.

Pārnesot caur membrānu vienu elektronu pāri, ārējā telpā pie mitohondrija izdalās divi protoni, bet no iekšējās telpas divi pro-

toni tiek absorbēti. Tā kā membrāna praktiski ir protonu un jonu necaurlaidīga, elektronu transporta procesā abās pusēs membrānai rodas protonu koncentrācijas gradients: membrānas ārējā pusē uzkrājas pozitīvie lādiņi, iekšpusē — negatīvie. Kaut kādā momentā elektronu transportam jāsāk bremzēties, jo notiek membrānas polarizācija, un, ja nebūtu membrānas depolarizācijas mehānismu, elektronu pārnešanas process pa elpošanas ķēdi drīz tiktu pārtraukts.

Membrānu depolarizē fosforilācijas reakcijas, kuru rezultātā notiek protonu pārdale. Šī protonu pārdale ir pretēja tai, kādu rada elektronu pārnešana elpošanas ķēdē. Membrānā atrodas ATF sintetāze (ATFāze), kas katalizē ATF sintēzi no ADF un neorganiskā fosfāta:



$$ADF + P_n \longrightarrow ATF + H_2O$$

Šis ferments membrānas plaknē novietots tā, ka no ADF un neorganiskā fosfāta kondensācijas reakcijā atdalījušies H^+ un OH^- nokļūst membrānas dažādās pusēs: H^+ — mitohondriju iekšējā telpā, bet OH^- — pie mitohondrija ārējās virsmas. Tā kā funkcionējot elpošanas ķēdei, mitohondrija iekšpusē rodas OH^- pārpalikums, bet ārpusē — H^+ pārpalikums, tad abās pusēs notiek H^+ saistīšanās ar OH^-, un līdz ar to neitralizējas elektronu transportā radušies lādiņi abās membrānas pusēs. Tātad fosforilācijai tiek izmantota elektriskā enerģija (membrānu potenciāls), kas rodas elpošanas ķēdes darbības rezultātā.

P. Mitčela elektroķīmiskā hipotēze pēdējos gados ir diezgan labi eksperimentāli pamatota.* Ar šo hipotēzi var izskaidrot daudzus faktus, kas tika konstatēti jau daudz agrāk. Tā labi izskaidro membrānas struktūras veseluma nepieciešamību. Būtībā membrāna šajā gadījumā ir pats svarīgākais oksidatīvās fosforilācijas komponents. Ar P. Mitčela hipotēzi saskan arī tas fakts, ka elpošanas ķēdes komponentiem jābūt sakārtotiem noteiktā secībā. Arī jau sen zināmo dažādo elpošanas un oksidatīvās fosforilācijas atdalītāju (piemēram, 2,4-dinitrofenola) darbību var labi izskaidrot ar šīs hipotēzes palīdzību. Ir pierādīts, ka atdalītāji darbojas kā protonu pārnesēji, izlīdzinot protonu koncentrāciju abās membrānas pusēs, un līdz ar to nevar rasties fosforilācijai nepieciešamais membrānas potenciāls.

Radās jautājums: vai P. Mitčela ieteiktais oksidatīvās fosforilācijas mehānisms var funkcionēt arī prokariotu šūnās? Prokariotu šūnai ir raksturīga daudz zemāka strukturālā organizācija. Oksidatīvā fosforilācija notiek citoplazmas vai mezosomālajās membrānās, kuras ir daudz mazāk aizsargātas no ārējo faktoru ietekmes nekā eikariotu mitohondriju iekšējā membrāna. Iegūtie

---

* 1978. gadā P. Mitčelam par šo teoriju tika piešķirta Nobela prēmija *(tulk. piez.)*.

dati liecina, ka fosforilācijas procesi prokariotos ir nepilnīgāki, mazāk saistīti ar elektronu transportu; šie procesi biežāk nekā eikariotos atdalās viens no otra. Tomēr virkne eksperimentālo datu apstiprina, ka arī baktērijās ar tumsas un fotosintētisko elektronu transportu saistītā fosforilācija noris pēc P. Mitčela ieteiktā mehānisma.

*
* *

Apskatīsim dažādas prokariotu grupas, kurām ir izveidota elpošanas ķēde un kuru galvenais (visbiežāk arī vienīgais) enerģijas avots ir oksidatīvā fosforilācija. Lielāko uzmanību pievērsīsim šo mikroorganismu elpošanas ķēdes raksturojumam, uzsverot tās atšķirību no mitohondriju oksidāzes.

Visus mikroorganismus, kuriem ir attīstīta ar fosforilāciju saistīta elektronu transporta sistēma, atkarībā no enerģijas avota, t. i., ūdeņraža (elektronu) donora dabas, var iedalīt divās lielās grupās. Pirmās grupas mikroorganismiem enerģijas avots ir neorganisko savienojumu oksidācijas process. Otrajā grupā ir mikroorganismi, kuru ūdeņraža donori ir dažādas organiskās vielas.

Prokariotu grupas, kuras kā enerģijas avotu izmanto neorganiskos ūdeņraža donorus (hemolitotrofie mikroorganismi)

Prokariotus, kuriem enerģijas avots ir neorganisko vielu oksidēšana, 19. gs. beigās atklāja krievu mikrobiologs S. Vinogradskis. Lai raksturotu šo mikroorganismu grupu, biežāk lieto terminu hemolitotrofija, kas tagad ir nomainījis agrāk lietoto tradicionālo jēdzienu hemosintēze. Termins hemolitotrofija raksturo tikai šo mikroorganismu eksistences veida enerģētisko pusi, t. i., spēju iegūt enerģiju neorganisko vielu oksidēšanā.* Jēdzienu hemosintēze izmanto, lai raksturotu dzīves veidu kopumā (gan enerģētisko, gan konstruktīvo metabolismu), pie tam šajā gadījumā tiek ņemta vērā spēja eksistēt autotrofi, t. i., kā oglekļa avotu izmantot oglekļa dioksīdu. Kā pierādījuši jaunākie pētījumi, minētā īpašība ne vienmēr ir noteikta pareizi, jo izrādās, ka daudzas dzelzs un sērbaktērijas nav spējīgas eksistēt autotrofi. Tādēļ, lai kopumā raksturotu prokariotu grupu, kuras pārstāvji ir spējīgi iegūt enerģiju tik unikālā veidā, ir mērķtiecīgi izmantot terminu hemolitotrofie mikroorganismi, bet, raksturojot to konkrēto eksistences veidu, kas apvieno enerģētikas tipu ar autotrofiju, izmantot terminu hemosintēze (68. lpp.).

---

* Neorganisko vielu oksidēšanu sauc arī par anorgoksidāciju.

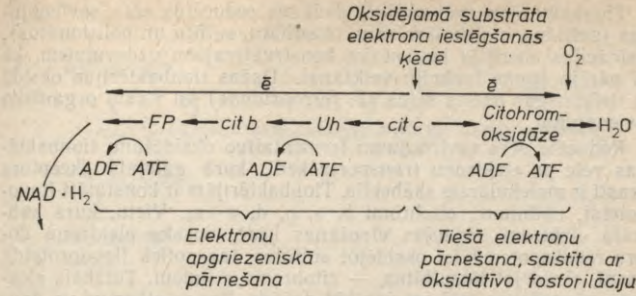
Hemolitotrofie mikroorganismi var oksidēt diezgan dažādus neorganiskos savienojumus. Tie ir piecu elementu (slāpekļa, sēra, dzelzs, antimona un ūdeņraža) reducētie minerālie savienojumi. Tajā pašā laikā katram organismam tie ir šauri specifiski. Uz šo īpašību pamatojas hemolitotrofo organismu iedalījums grupās: ūdeņraža baktērijas, dzelzsbaktērijas, nitrificējošās baktērijas un baktērijas, kas oksidē sēra savienojumus.

Neorganiskajiem savienojumiem, kurus izmanto kā ūdeņraža donorus, ir atšķirīgi redokspotenciāli. Tie nosaka oksidējamā substrāta elektronu ieslēgšanās vietu elpošanas ķēdē. Piemēram, ūdeņraža baktērijām oksidējot molekulāro ūdeņradi, elektroni no substrāta ieslēdzas elpošanas ķēdē NAD^+ līmenī, bet dzelzsbaktērijām oksidējot dzelzi, elektroni ieslēdzas elpošanas ķēdē tikai citohroma c līmenī (76. att.).

Mikroorganismos, kas izmanto neorganiskos savienojumus ar pozitīvu redokspotenciālu, notiek svarīgas izmaiņas (nitrifikatoriem, dzelzsbaktērijām). Pirmkārt, ja substrāta elektrona ieslēgšana notiek citohroma c līmenī, tad ir iespējama tikai viena fosforilācija (elektrona transporta posmā no citohroma c uz molekulāro skābekli). Tā kā šajā gadījumā, pārnesot no substrāta uz molekulāro skābekli divus elektronus, notiek tikai viena fosforilācija, tad, lai nodrošinātos ar enerģiju, organismam ir jāpārstrādā lieli enerģētiskā substrāta daudzumi. Otrkārt, ja elektroni elpošanas ķēdē ieslēdzas citohromu līmenī (apejot NAD^+), procesā neveidojas reducētājs $NAD \cdot H_2$, kas ir nepieciešams biosintēzes procesu veikšanai. Sevišķi augsta nepieciešamība pēc $NAD \cdot H_2$ ir tad, ja konstruktīvo procesu oglekļa avots ir CO_2.

Daba diezgan asprātīgi atrisināja šo problēmu uz papildu enerģijas izmantošanas rēķina: tajos gadījumos, kad elektronu ieslēgšanas vieta ir zemāk par $NAD \cdot H_2$ enerģētisko līmeni, darbojas elektronu apgrieztās pārnešanas sistēma, t. i., strādā «lifts», kas paceļ elektronus pa elpošanas ķēdi negatīvāka potenciāla virzienā. Šis negatīvākais potenciāls ir nepieciešams NAD^+ molekulas reducēšanai. Apgriezeniskam elektronu transportam ir nepieciešama enerģija. Daļa ATF molekulu, ko iegūst oksidatīvajā fosforilācijā, tiek iztērētas, lai radītu reducētāju $NAD \cdot H_2$. Tātad šādiem mikroorganismiem elpošanas ķēde darbojas divos virzienos: lai iegūtu enerģiju, elektronu transportu veic atbilstoši termodinamiskajam potenciālam, un, lai sintezētu reducētāju, elektronus pārnes pretēji termodinamiskajam potenciālam, patērējot enerģiju (79. att.).

Tas viss rada lielu slodzi elpošanas ķēdes pēdējam posmam, kurš vienīgais ir saistīts ar ATF sintēzi. Ir pierādīts, ka dzelzsbaktērijām un nitrifikatoriem elpošanas ķēdes pēdējais posms ir ļoti attīstīts: šīm baktērijām ir ļoti augsts citohroma c saturs, kurš vairākkārt pārsniedz tā saturu heterotrofajos organismos. Tagad sīkāk apskatīsim atsevišķās hemolitotrofo mikroorganismu grupas.



79. att. Elektronu pārnešana hemolitotrofajos mikroorganismos (pēc Заварзин, 1972)

Mikroorganismi, kas oksidē sēra savienojumus. Bezkrāsas mikroorganismus, kas oksidē sēra savienojumus, var iedalīt divās grupās: īstajās sērbaktērijās un tionbaktērijās. Pēc dažu zinātnieku domām, īstās sērbaktērijas tik ļoti atgādina ciānbaktērijas, ka ir it kā to bezkrāsainie analogi. Pēc morfoloģiskajām pazīmēm tā ir diezgan jaukta un no vairākiem viedokļiem «izplūdusi» grupa. Pie sērbaktērijām pieder kustīgas un nekustīgas pavedienu formas. Kustīgās formas pārvietojas, slīdot pa substrātu (*Beggiatoa*). Nekustīgās pavedienu formas ir piestiprinātas pie substrāta (*Thiothrix*); citā ģintī ir gigantiskas šūnas, kas var būt nekustīgas (*Achromatium*) vai kustīgas, ar daudzām viciņām (*Thiovulum*). Mazas, kustīgas spirālveida šūnas ir *Thiospira* ģintī, bet nekustīgas nūjiņveida šūnas ir *Thiobacterium* ģintī.

Vienīgā visas grupas kopējā īpašība — s ē r a u z k r ā š a n a š ū n ā. Kopš S. Vinogradska (1888. g.) laikiem ir pieņemts uzskatīt, ka «šīs baktērijas nevar dzīvot bez sēra», jo enerģētiskajos procesos tās izmanto enerģiju, ko iegūst, ar molekulāro skābekli oksidējot reducētos sēra savienojumus (H_2S, molekulāro sēru, tiosulfātu, sulfītu) līdz sulfātam. Šo baktēriju konstruktīvais metabolisms nav pietiekami noskaidrots. Ir pierādīta baktēriju spēja izmantot organiskos savienojumus, vienlaikus oksidējot sēra savienojumus, t. i., šīs baktērijas eksistē hemolitoheterotrofi. Jautājums, vai sērbaktērijas var eksistēt autotrofi, pagaidām vēl nav atrisināts. Galvenās grūtības ir saistītas ar to, ka lielāko šīs grupas daļu nav vēl izdevies iegūt tīrkultūrā.

Atšķirībā no sērbaktērijām tionbaktērijas ir morfoloģiski un bioķīmiski vienota grupa. Tionbaktērijas n e s p ē j š ū n ā s u z k r ā t s ē r u. Visas tionbaktērijas ir apvienotas *Thiobacillus* ģintī. Tās ir mazas nūjiņas ar polāru viciņu, gramnegatīvas, sporas neveido. (Atgādina *Pseudomonadaceae* dzimtas baktērijas.)

Tionbaktērijas spēj oksidēt dažādus reducētus sēra savienojumus (sulfīdus, molekulāro sēru, tiosulfātu, sulfītu un politionātus), oksidācijas enerģiju izmantojot konstruktīvajiem uzdevumiem, kā arī pārējo šūnas funkciju veikšanai. Dažas tionbaktērijas oksidē arī divvērtīgās dzelzs sāļus (*T. ferrooxidans*) un virkni organisko savienojumu.

Reducēto sēra savienojumu fermentatīvo oksidēšanu tionbaktērijas veic pa elektronu transporta ķēdi, kurā galējais akceptors parasti ir molekulārais skābeklis. Tionbaktērijām ir konstatēti flavoproteīdi, ubihinoni, citohromi b, s, o, d, $a+a_3$. Vietu, kurā substrāta elektroni iekļaujas elpošanas ķēdē, nosaka elektronu donora redokspotenciāls: oksidējot sulfīdus, tas notiek flavoproteīda līmenī, oksidējot tiosulfātus, — citohroma c līmenī. Tālākais elektronu pārnešanas ceļš arī var būt dažāds. Tas ir atkarīgs no daudziem faktoriem, pirmām kārtām no kultivēšanas apstākļiem un oksidējamā substrāta īpašībām.

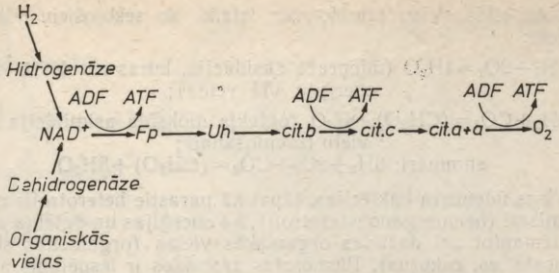
Vairums tionbaktēriju ir obligāti aerobas, t. i., to galējais elektronu akceptors ir molekulārais skābeklis. Bet *T. denitrificans* kā galējo akceptoru var izmantot nitrātus, reducējot tos līdz molekulārajam slāpeklim. Tātad šis organisms var eksistēt anaerobi, bet tā ir sekundāri iegūta spēja (atšķirībā no pirmējā anaerobā metabolisma tipa, ko apskatījām 9. nodaļā). Šim mikroorganismam ir izveidota un funkcionē ar fosforilāciju saistīta elektronu pārnešanas ķēde uz molekulāro skābekli. Nitrātu kā galējā elektronu akceptora izmantošana ir tikai nedaudz modificējusi šo ķēdi, pievienojot paralēlu galējo posmu (nitrātreduktāzi), kas pārnes elektronus uz nitrātu.

Vairums tionbaktēriju spēj eksistēt autotrofi. Dažām tionbaktērijām CO_2 ir vienīgais oglekļa avots (obligātie hemolitotrofi: *T. thiooxidans, T. thioparus, T. denitrificans*), citas var izmantot gan CO_2, gan arī organiskos savienojumus (fakultatīvie autotrofi: *T. novellus, T. intermedius*).

Galvenais CO_2 asimilācijas mehānisms tionbaktērijās ir Kalvina cikls, kurš konstatēts visām izpētītajām sugām. Palīgfunkcija ir trīsoglekļa savienojumu karboksilācija reakcijām, pirmām kārtām fosfoenolpirovīnogskābes karboksilācijai. Tā kā tionbaktērijām elektroni elpošanas ķēdē ieslēdzas flavoproteīda vai citohroma c līmenī, tad, lai nodrošinātu konstruktīvos procesus ar reducētāju $NAD \cdot H_2$, funkcionē apgrieztā elektronu transporta sistēma.

Tionbaktērijas pārsteidzoši labi spēj piemēroties dzīves apstākļiem. *T. thiooxidans* un *T. ferrooxidans* ir izteikti acidofīlas. *T. thiooxidans* spēj augt skābā vidē, kur pH ir apmēram 0,6; optimālais pH ir intervālā no 2 līdz 4, ja pH ir 7, šis organisms attīstīties nespēj. *T. denitrificans* un *T. thioparus* — gluži otrādi — attīstās tikai neitrālā un sārmainā vidē (intervālā no pH 7 līdz pH 10).

Ūdeņraža baktērijas. Šajā grupā apvienotas baktērijas, kas enerģijas ieguvei kā elektronu donoru spēj izmantot molekulāro



80. att. Elektronu pārnešanas ķēde ūdeņraža baktērijās (pēc Заварзин, 1972)

ūdeņradi. Spēja oksidēt molekulāro ūdeņradi ir plaši izplatīta dažādās taksonomiskajās grupās. Vairumam šo baktēriju augšanai ir nepieciešamas organiskās vielas, t. i., tās ir heterotrofas, un tikai neliela daļa baktēriju molekulārā ūdeņraža izmantošanu enerģijas ieguvei savieno ar CO_2 kā oglekļa avota izmantošanu. Šādas baktērijas pieņemts saukt par ūdeņraža baktērijām. Pirmo reizi ūdeņraža baktērijas 1906. gadā aprakstīja A. Ļebedevs un H. Kazerers *(H. Kaserer)*, bet 1909. gadā S. Orla-Jensens *(S.Orla-Jensen)* izdalīja tās atsevišķā *Hydrogenomonas* ģintī. «Berdžija noteicēja» pēdējā izdevumā (1974) šī ģints kā atsevišķa taksonomiska vienība ir likvidēta un sugas iedalītas citās taksonomiskajās grupās: lielākā daļa ir ieslēgta *Pseudomonas* (130. lpp.) un *Alcaligenes* ģintīs.

Spēja oksidēt molekulāro ūdeņradi ir saistīta ar fermentu — ūdeņraža hidrogenāzi, kas aktivē molekulāro ūdeņradi. Ūdeņraža baktērijām ir attīstīta, mitohondrijiem līdzīga elektronu transporta ķēde, kurā ir visi pārnesēji: NAD, flavoproteīds, ubihinons un citohromi b, s, a, o. Sākuma posmā ūdeņraža hidrogenāze aktivē molekulāro ūdeņradi un pārnes to uz pirmo elektronu transporta ķēdes komponentu — $NAD^+ : H_2 + NAD^+ \longrightarrow NAD \cdot H_2$. No visiem hemolitotrofajiem mikroorganismiem tikai ūdeņraža baktērijas var tieši reducēt NAD^+ ar oksidējamo substrātu. Tālāk ūdeņradis (elektroni) pa pārnesēju ķēdi nonāk līdz molekulārajam skābeklim (80. att.). Pēc vairāku autoru datiem, ūdeņraža pārnešana ir saistīta ar trim fosforilācijām. Tas liecina par visai pilnīgu elektronu transporta saistību ar fosforilāciju (sasaistes efektivitāte ir tāda pati kā eikariotu mitohondrijos).

Molekulāro ūdeņradi baktērijas izmanto divām vajadzībām: enerģijas ieguvei un CO_2 reducēšanai konstruktīvajos procesos, t. i., šīs baktērijas var eksistēt hemolitoautotrofi. CO_2 asimilācija notiek

Kalvina ciklā. Visu minēto var izteikt ar sekojošiem vienādojumiem:

1) $4H_2+2O_2=4H_2O$ (ūdeņraža oksidācija, kuras rezultātā iegūst enerģiju ATF veidā);

2) $2H_2+CO_2=(CH_2O)+H_2O$ (oglekļa dioksīda asimilācija šūnas vielu izveidošanai);

summāri: $6H_2+2O_2+CO_2=(CH_2O)+5H_2O$

Visas ūdeņraža baktērijas, tāpat kā parastie heterotrofie mikroorganismi (hemoorganoheterotrofi), kā enerģijas un oglekļa avotus var izmantot arī dažādas organiskās vielas (organiskās skābes, aminoskābes, cukurus). Piemērotos apstākļos ir iespējams arī dažādu enerģētisko un konstruktīvo metabolismu veidu savienojums: ūdeņraža baktērijas var iegūt enerģiju molekulārā ūdeņraža oksidēšanas procesā, bet organiskās vielas var izmantot šūnas uzbūvei, t. i., eksistēt hemolitoheterotrofi.

Ūdeņradi oksidējošo baktēriju grupai pieder *Paracoccus denitrificans**, kas kā oglekļa avotu spēj izmantot CO_2 un organiskos savienojumus (organiskās skābes, cukurus, spirtus). Tā CO_2 asimilē Kalvina ciklā, bet šī cikla aktivitāte nav pietiekama, lai nodrošinātu organisma augšanu, tādēļ eksogēno organisko savienojumu piedalīšanās konstruktīvajos procesos ir obligāta. Tātad *P. denitrificans* var eksistēt gan hemolitoheterotrofi, gan hemoorganoheterotrofi. Visinteresantākais ir tas, ka šis organisms kā galējo elektronu akceptoru var izmantot ne tikai molekulāro skābekli, bet arī nitrātus, nitrītus un slāpekļa oksīdu (N_2O). Tāpēc *P. denitrificans* enerģijas avots var būt visas iespējamās elektronu pārnešanas kombinācijas no dažādiem donoriem (H_2, organiskie savienojumi) uz dažādiem akceptoriem (O_2, NO_3^-, NO_2^-, N_2O). Sī organisma elektronu pārnešanas varianti ir parādīti 81. att. *P. denitrificans* elpošanas ķēde ļoti atgādina mitohondriju elpošanas ķēdi. Ja elektronu akceptors ir molekulārais skābeklis, elpošanas ķēdē notiek trīs fosforilācijas, ja nitrāts, — tad divas.

Nitrificējošās baktērijas oksidē reducētos slāpekļa savienojumus (amonjaku, slāpekļpaskābi), veidojot slāpekļskābi. Dabā šis process notiek divās fāzēs, un par katru no tām atbild savi mikroorganismi.

Pirmo fāzi — amonija sāļu oksidēšanu līdz slāpekļpaskābei (nitrītiem) — veic *Nitrosomonas, Nitrosolobus, Nitrosococcus, Nitrosospira* ģinšu pārstāvji.

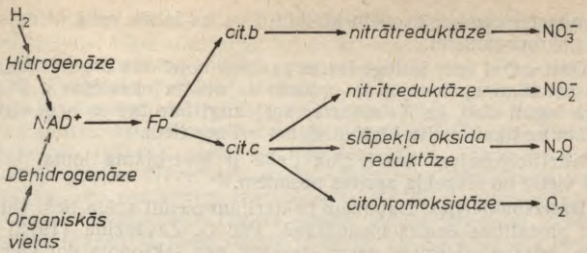
$$NH_4^+ + 2O_2 = NO_2^- + 2H_2O$$

Otru fāzi — nitrītu oksidāciju nitrātos — veic *Nitrobacter, Nitrospina, Nitrococcus* ģinšu baktērijas:

$$NO_2^- + {}^1/_2\, O_2 = NO_3^-$$

---

* Šīs baktērijas iepriekšējais nosaukums — *Micrococcus denitrificans*.



81. att. *Paracoccus denitrificans* elektronu pārnešanas ceļš (pēc Заварзин, 1972)

No mikroorganismiem, kas veic pirmo nitrifikācijas fāzi, vislabāk izpētīta ir *Nitrosomonas europaea*. Tās ir gramnegatīvas ovālas šūnas ar polāri novietotām viciņām, kurām kustīgo fāzi nomaina nekustīgā. Nitrosomonas neizmanto organiskās vielas, pie tam vairākas organiskās vielas tām ir toksiskas. Amonjaka oksidēšana līdz nitrītam notiek vairākos paņēmienos. Šajā oksidēšanā kā starpprodukti izveidojas hidroksilamīns (NH_2OH) un no tā, iespējams, hiponitrīts (NOH) un slāpekļa oksīds (NO). Veidojot nitrītu, galējais elektronu akceptors noteikti ir molekulārais skābeklis.

Nitrosomonas elektrotransporta ķēdē ir visi pārnesēju pamattipi. Sākumā amonjaku aktivē varu saturoši fermenti, un izveidojas hidroksilamīns, kurš būtībā ir enerģētiskais substrāts, kas oksidējas elektrontransporta ķēdē. Visticamāk, ka hidroksilamīna elektroni ķēdē ieslēdzas flavoproteīda līmenī:

$$NH_2OH \longrightarrow \text{flavoproteīds} \longrightarrow \text{citohroms b} \longrightarrow \text{citohroms c} \longrightarrow$$
$$\text{vai}$$
$$\text{ubihinons}$$
$$\longrightarrow \text{citohroms a} \longrightarrow O_2$$

Tādēļ, pārnesot elektronus no hidroksilamīna uz molekulāro skābekli, divās vietās ir iespējama elektronu transporta sasaiste ar fosforilāciju. NAD^+ reducēšana CO_2 asimilācijai notiek ar apgrieztā elektrontransporta palīdzību. CO_2 fiksējas Kalvina ciklā.

Galvenais otrās nifrifikācijas fāzes ierosinātājs ir *Nitrobacter*. Tām ir raksturīgs ļoti specializēts enerģētiskais metabolisms: enerģiju iegūst tikai nitrītu oksidēšanā. Vislabāk izpētīts ir *Nitrobacter winogradskyi*. Tās ir sīkas, kustīgas, gramnegatīvas ovālas formas šūnas. Vairojas pumpurojoties.

Nitrobacter šūnas ir bagātas ar c un a citohromiem. Elektroni no oksidējamā substrāta (nitrīta) ieslēdzas citohromu c vai a_3 līmenī, un notiek viena fosforilācija (P/O=1). Reducētāja iegūšanai darbojas apgrieztais elektrontransports. Pēc mūsdienu datiem,

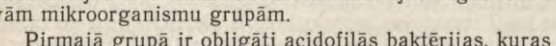
Nitrobacter organisko vielu klātbūtni panes labāk nekā pirmās fāzes mikroorganismi.

Daži celmi spēj ieslēgt šūnas sastāvā noteiktas organiskās vielas, bet tikai apvienojot šo procesu ar nitrītu oksidēšanu. Pēdējā laikā iegūti dati, ka *Nitrobacter* spēj augt barotnē ar organiskām vielām ne tikai nitrītu klātbūtnē, bet arī bez tiem.

Nitrificējošajām baktērijām dabā ir ievērojama loma, jo tās veic vienu no slāpekļa aprites posmiem.

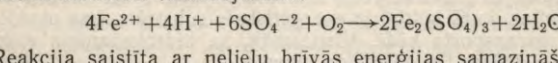
Dzelzsbaktērijas. Daudzām baktērijām piemīt spēja tieši vai netieši piedalīties dzelzs oksidēšanā. Pēc G. Zavarzina (1972) domām, «dzelzsbaktērijas nevar uzskatīt par taksonomisku vienību, kurā organismus apvieno kopēja izcelšanās. Dzelzsbaktērijas — fizioloģisks un ekoloģisks jēdziens, kas ir ērts no praktiskā redzes viedokļa. Tieši praktiskie apsvērumi liek saglabāt šo jēdzienu un pie dzelzsbaktērijām apskatīt organismus, kuri atšķiras ne tikai morfoloģiski, bet arī fizioloģiski.» Pie mikroorganismiem, kas spēj oksidēt reducētos dzelzs savienojumus un izgulsnēt dzelzs oksīdu šūnu virspusē, pieder dažādu taksonomisko grupu vienšūnu baktērijas, pavedienveida baktērijas, mikoplazmas, fleksibaktērijas, ciānbaktērijas u. c. Jēdzienu dzelzsbaktērijas tagad attiecina uz divām mikroorganismu grupām.

Pirmajā grupā ir obligāti acidofilās baktērijas, kuras var eksistēt hemolitoautotrofi. Enerģijas avots ir divvērtīgās dzelzs oksidēšana, bet vienīgais oglekļa avots — oglekļa dioksīds. Klasisks šīs grupas pārstāvis ir *Thiobacillus ferrooxidans*. Dzelzs oksidēšana notiek atbilstoši vienādojumam:



$$4Fe^{2+}+4H^{+}+6SO_4^{-2}+O_2 \longrightarrow 2Fe_2(SO_4)_3+2H_2O$$

Reakcija saistīta ar nelielu brīvās enerģijas samazināšanos. Tāpēc, lai iegūtu enerģiju pietiekamā daudzumā, šūnai «jāpārstrādā» lieli dzelzs daudzumi. Uzskata, ka sākumā *T. ferrooxidans* divvērtīgo dzelzi saista kompleksā ar fosfātu un pēc tam šī kompleksa elektroni ieslēdzas elektrontransporta ķēdē ubihinona vai citohroma līmenī:



$$Fe^{2+} \longrightarrow [Fe^{2+}\text{-fosfāts}] \longrightarrow \text{ubihinons} \longrightarrow \text{cit. c} \longrightarrow \text{cit. a} \longrightarrow O_2$$

Reducētājs ($NAD \cdot H_2$) veidojas apgrieztā elektrontransporta rezultātā. Šis process ir saistīts ar ATF izmantošanu, kas izveidojusies elektrontransporta procesā no [Fe^{2+}-fosfāta] uz molekulāro skābekli.

Ir pierādīts, ka tāda pati spēja — augt autotrofi uz oksidētā dzelzs rēķina — piemīt baktērijām *Leptospirillum ferrooxidans*.

Otrajā dzelzsbaktēriju grupā ir mikroorganismi, kas attīstās neitrālā vai vāji sārmainā vidē un spēj oksidēt dzelzs reducēto formu saturošus savienojumus. G. Dubiņina pierādīja, ka visas līdz šim izpētītās šīs grupas dzelzsbaktērijas «ir heterotrofas un

reducētā dzelzs oksidēšana ... nav enerģijas avots oglekļa dioksīda asimilācijai». Viņa konstatēja arī to, ka dzelzs oksidēšana šīm baktērijām ir saistīta ar ūdeņraža peroksīda toksiskā efekta neitralizāciju. Ūdeņraža peroksīds uzkrājas organisko vielu oksidācijas procesā, pārnesot elektronus pa elpošanas ķēdi, kura šiem mikroorganismiem, šķiet, funkcionē «saīsinātā» veidā, t. i., elektroni uz molekulāro skābekli pāriet no flavoproteīdiem. Tātad šīs dzelzsbaktēriju grupas divvērtīgās dzelzs oksidācijas fizioloģiskā jēga ir elpošanas procesa kaitīgā metabolisma produkta — ūdeņraža peroksīda — detoksikācija. Dzelzs oksīds izgulsnējas šūnu struktūru virspusē (kapsulās, makstīs) un veidojas, vai nu ūdeņraža peroksīdam tieši iedarbojoties uz divvērtīgā dzelzs joniem, vai arī piedaloties baktēriju katalīzei.

Tādējādi ir pierādīts, ka dzelzs oksidācija var būt zināmu baktēriju enerģijas avots, bet mūsu zināšanas par šiem mikroorganismiem ir vēl visai ierobežotas. Tādēļ viens no uzdevumiem šajā jomā ir «pārrevidēt» dzelzsbaktēriju grupā ietilpstošos mikroorganismus un atdalīt īstās dzelzsbaktērijas no tiem mikroorganismiem, kuriem dzelzs oksidēšana nav saistīta ar enerģētisko metabolismu.

Prokariotu grupas, kuras kā enerģijas avotu izmanto organiskos ūdeņraža donorus (hemoheterotrofie mikroorganismi)

Vairums aerobo mikroorganismu kā enerģijas avotu spēj izmantot organiskās vielas, tās pilnīgi oksidējot līdz CO_2 un H_2O. Lai varētu iegūt enerģiju no organiskajiem substrātiem, elpojošajiem mikroorganismiem funkcionē sistēma, kas sastāv no vairākiem savstarpēji saistītiem mehānismiem:

organisko substrātu anaeroba sadalīšana (glikolīze, HMF-ceļš, Entnera—Dudorova ceļš)	→	pilnīga substrāta oksidēšana (TKS cikls, oksidatīvais HMF-cikls)	→	elpošanas ķēde → O_2

Elpojošo prokariotu bioķīmiskā izpēte parādīja: kaut gan to funkcionālā sistēma ir tuva atbilstošajai sistēmai eikariotos, tai raksturīga atšķirība ir alternatīvu ceļu iespējamība jebkurā šīs sistēmas posmā. Rodas tāds iespaids, ka daba, veidojot vispilnīgāko sistēmu enerģijas ieguvei no organiskiem substrātiem, prokariotu līmenī pārbaudīja dažādu konkrētu mehānismu savstarpējo atbilstību.

Prokariotiem, kas organiskos savienojumus izmanto kā ūdeņraža donorus, ir tādi enerģijas ieguves veidi, kuri augstākās dzīvības formās nav sastopami. Īsi apskatīsim dažas prokariotu grupas, kurām ir specifiski enerģētiskie procesi.

Etiķskābes baktērijas var iegūt enerģiju, nepilnīgi oksidējot virkni organisko vielu. Tās oksidē vienvērtīgos spirtus ar diviem līdz pieciem oglekļa atomiem, kā arī daudzvērtīgos spirtus —

cukuru atvasinājumus. Pirmējie spirti oksidējas līdz atbilstošām skābēm, piemēram: $CH_3—CH_2OH \longrightarrow CH_3—COOH$. Otrējie spirti oksidējas līdz ketoniem: $CH_3CHOH—CH_3 \longrightarrow CH_3—CO—CH_3$. Daudzvērtīgos spirtus (cukuru atvasinājumus) šīs baktērijas oksidē aldozēs un ketozēs, piemēram: sorbīts⟶sorboze; glicerīns⟶ ⟶dioksiacetons. Aldozes un ketozes tālāk var oksidēties attiecīgās skābēs.

Dažādi šīs grupas pārstāvji oksidē dažādus savienojumus. Raksturojot etiķskābes baktēriju enerģētiskās iespējas, jāatzīmē, ka tām ir attīstīta īpaša spēja vienā vai divos paņēmienos oksidēt n o t e i k t a s ķ ī m i s k a s g r u p a s. Šo baktēriju visraksturīgākā īpašība — etilspirta oksidēšana etiķskābē, kas deva nosaukumu visai grupai. Oksidējot etilspirtu, vispirms izveidojas acetaldehīds, pēc tam — etiķskābe. Oksidējamā substrāta ūdeņradis (elektroni) elektronu transporta ķēdē iekļaujas NAD^+ līmenī un tālāk cauri pārnesēju sistēmai (flavoproteīdi, hinoni, citohromi) tiek pārnesti uz skābekli, kas ir o b l i g ā t s galējais elektronu akceptors. Elektronu transports ir saistīts ar fosforilāciju.

Nepilnīgas oksidēšanas rezultātā iegūto produktu tālākais liktenis ir dažāds. Dažas etiķskābes baktērijas šos savienojumus tālāk pārveidot nespēj, tātad to oksidēšanas spējas ir visai ierobežotas. Šīs baktērijas, kas ir apvienotas *Gluconobacter* ģintī (vienīgā suga — *Gluconobacter oxydans*), etanolu oksidē tikai līdz etiķskābei, glikozi — līdz glikonskābei.

Otrajā grupā ietilpst baktērijas, kuras spēj organiskos substrātus oksidēt pilnīgi (līdz CO_2 un H_2O). Šajā gadījumā etiķskābe ir tikai starpprodukts. Pēc tam kad vidē ir izmantots viss sākuma substrāts, baktērijas sāk oksidēt etiķskābi, to ieslēdzot pilnīgas oksidēšanas mehānismā — TKS ciklā. Šīs grupas baktērijas apvienotas *Acetobacter* ģintī. Šīs ģints tipiskākais pārstāvis ir *Acetobacter peroxydans*.

Etiķskābes baktēriju grupā ir nedaudz sugu, bet daudz pasugu, kurām ir atšķirīgas oksidētāju īpašības. Tās ir gramnegatīvas bezsporu nūjiņas, kas atgādina *Pseudomonas* ģints baktērijas. Šīm baktērijām ir peritrihi vai polāri novietotas viciņas, kas nodrošina vājas kustības. Tās var būt arī nekustīgas. Etiķskābes baktērijas ir ļoti izturīgas pret skābēm. Obligāti aerobas. Biosintētiskās spējas ir diezgan labi attīstītas. Oglekļa avots ir oksidējamās vielas. Vairums sugu kā slāpekļa avotu var izmantot amonija sāļus, dažām ir nepieciešamas 2—3 gatavas aminoskābes. Gandrīz visām sugām ir nepieciešami atsevišķi vitamīni, galvenokārt pantotēnskābe, bet ir formas, kas visus augšanas faktorus spēj sintezēt pašas.

Etiķskābes baktērijas izmanto mikrobioloģiskā rūpniecībā galda etiķa ieguvei un askorbīnskābes ražošanā (posmā, kur notiek sorbīta oksidēšana sorbozē).

Amonifikācijas baktērijas. Mikroorganismi kā enerģētiskos resursus spēj izmantot arī aminoskābes un olbaltumvielas. To izmantošana pirmām kārtām ir saistīta ar noteiktām sagatavošanas rak-

stura fermentatīvām pārveidnēm. Sākumā olbaltumvielas ārpus šūnām šķel proteolītiskie fermenti, kuri katalizē noteiktu peptīdu saišu šķelšanu un atsevišķu fragmentu — peptīdu — izveidošanos. Tos pēc tam uzņem šūna un tālāk šķel ar šūnas proteolītiskajiem fermentiem (peptidāzēm) līdz atsevišķām aminoskābēm.

Tālākā aminoskābju pārveidošana iespējama vairākos veidos: 1) aminoskābes tiek tieši izmantotas olbaltumvielu sintēzes konstruktīvajā metabolismā; 2) aminoskābes (precīzāk, to oglekļa skeleti) kalpo par enerģētisko procesu pamatmateriālu. Pēdējā gadījumā aminoskābju pārveidošana ir saistīta ar to dezamināciju, t. i., aminoskābes aminogrupas atšķelšanu. Šis process var notikt pa dažādiem ceļiem. Oksidatīvās dezaminācijas reakcijas notiek ar molekulārā skābekļa piedalīšanos:

a) $R-\underset{\underset{NH_2}{|}}{CH}-COOH + O_2 \longrightarrow R-COOH + CO_2 + NH_3$;

b) $R-\underset{\underset{NH_2}{|}}{CH}-COOH + {}^1/_2\, O_2 \longrightarrow R-CO-COOH + NH_3$

Hidrolītiskās dezaminācijas piemērs ir urīnvielas hidrolīze:

$$NH_3CONH_3 + H_2O \longrightarrow 2NH_3 + CO_2$$

Dezaminējot dažas aminoskābes (alanīnu, asparagīnskābi, glutamīnskābi), veidojas α-ketoskābes (pirovīnogskābe, α-ketoglutārskābe, oksāletiķskābe), kas ir šūnu katabolisma starpprodukti. Lielākā daļa aminoskābju dezamināciją radušos organisko skābju tiek pārveidotas savienojumos, kas tieši ieslēdzas šūnas galvenajos katabolisma ceļos. Piemēram, šķeļoties L-leicīnam, izveidojas acetil-KoA, kurš spēj tieši iekļauties TKS ciklā. Tāds ir amonificējošo baktēriju enerģētiskais metabolisms.

Lai mikroorganismi kā oglekļa un enerģijas avotu varētu izmantot aminoskābes, tiem ir nepieciešami attiecīgi fermenti, kas katalizē olbaltumvielu un peptīdu proteolīzi un visu aminoskābju dezamināciju. Raksturīga ir amonifikatoru spēja izmantot plašu organisko vielu spektru, arī cukurus un organiskās skābes, kurus izmanto labāk nekā olbaltumvielas. Tādu formu, kas izmanto tikai olbaltumvielas, ir maz.

Šo grupu galvenokārt pārstāv *Bacillus* ģints *(B. subtilis, B. megaterium)* — grampozitīvas sporu veidotājas nūjiņas. No bezsporu baktērijām amonifikatoriem pieskaitāmas *Pseudomonas, Proteus vulgaris* un dažas citas baktērijas.

Amonifikācijas process ikdienā ir pazīstams kā pūšana, jo tajā uzkrājas produkti ar nepatīkamu specifisku smaku: sērūdeņradis, metilmerkaptāns un pirmējie amīni, kas pazīstami ar nosaukumu līķu indes. Pūšanas baktēriju nozīme dabā ir milzīga. Mirušo dzīvnieku un augu atliekās ir daudz olbaltumvielu. Šie mikroor-

ganismi mineralizē olbaltumvielas, sadalot tās līdz CO_2, NH_3 un H_2S.

Celulozes baktērijas. Pie mikroorganismiem, kas enerģētiskā procesā izmanto elektrontransportu līdz molekulārajam skābeklim, pieder arī celulozes baktērijas.

Celuloze — polisaharīds — ir viela, kas veido augu šūnapvalku karkasu. Vairāk nekā pusi no augu atliekām sastāda celuloze. Šo materiālu, kas ir inerts pret daudzu faktoru iedarbību, augsnē pārstrādā celulozes baktērijas. Sākumā, iedarbojoties celulāzes fermentu kompleksam, celuloze hidrolizējas līdz monosaharīdam glikozei. Pēc tam tā nonāk šūnā un metabolizējas šūnas katabolisma sistēmās (glikolīze⟶TKS cikls), bet ūdeņradis no attiecīgiem pārnesējiem pa elpošanas ķēdi nonāk līdz molekulārajam skābeklim. Celulozi spēj sadalīt dažādu grupu baktērijas — miksobaktērijas, citofāgi (124. lpp.), dažas aktinomicētu sugas un *Cellulomonas* ģints baktērijas. Vienīgā šo mikroorganismu kopīgā īpašība — to spēcīgie hidrolītiskie fermenti.

Celulozes baktērijām dabā ir ārkārtīgi svarīga loma, jo, tikai pateicoties šīm baktērijām, tiek noārdīta celuloze — dabas sintezēto savienojumu pamatmasa.

Denitrificējošās baktērijas. Jau minējām, ka dažas tiona un ūdeņraža baktērijas *(Thiobacillus denitrificans, Paracoccus denitrificans)* kā galējo elektronu akceptoru spēj izmantot ne tikai molekulāro skābekli, bet arī nitrātus. Šo parādību nosauca par denitrifikāciju, jo vairumā gadījumu nitrāts reducējas līdz molekulārajam slāpeklim vai dislāpekļa oksīdam (N_2O). Izanalizējot bioķīmiskās izmaiņas, kuru rezultātā baktērijām radās spēja izmantot nitrātus kā galējo elektronu akceptoru, var secināt, ka šī parādība radās kā aerobo baktēriju piemērošanās anaerobiem apstākļiem, t. i., kā sekundāra anaerobioze. Tiešām, sekundārajiem anaerobiem ir labi attīstīta elpošanas ķēde ar visu citohromu kompleksu, bet atšķirībā no obligāti aerobajām sugām tiem ir fermenti, kas pēdējā etapā elektronus atdod nevis molekulārajam skābeklim, bet gan citiem akceptoriem (81. att.). Visiem šiem fermentiem ir adaptīvs raksturs, un šūna tos sintezē tikai tad, ja nonāk anaerobos apstākļos.

Spēja reducēt nitrātus enerģētiskā metabolisma reakcijās ir plaši izplatīta *Escherichia, Corynebacterium, Staphylococcus, Bacillus, Proteus, Pseudomonas* un citu ģinšu pārstāvjiem. Šī īpašība nešķitīs tik neparasta, ja atcerēsimies, ka baktērijām, kas nitrātus izmanto kā slāpekļa avotu (un tādu ir daudz), ir jābūt fermentu sistēmai tā reducēšanai, jo konstruktīvajā metabolismā slāpeklis piedalās tikai reducētā formā. Tātad konstruktīvajā metabolismā nitrātu reducēšana ir acīm redzama. Nav izslēgts, ka tieši fermentatīvā nitrātu reducēšana konstruktīvajā metabolismā ir pamatā šīs spējas attīstībai enerģētiskajos procesos. Tomēr vienlīdzības zīmi starp šiem procesiem likt nevar. Tagad ir noskaidrots, ka abas nitrātu reducēšanas fermentu sistēmas diezgan krasi atšķiras.

1. Ir pierādīta dažāda šo procesu lokalizācija: fermenti, kas reducē nitrātus konstruktīvajā metabolismā, ir lokalizēti šūnas citoplazmā, bet fermenti, kas reducē nitrātus enerģētiskajā procesā, ir saistīti ar šūnas struktūrelementiem šūnas membrānās.
2. Fermentatīvā nitrātu reducēšana abās sistēmās ir atšķirīga: konstruktīvā metabolisma nitrātus reducējošie fermenti ir konstitutīvi, bet enerģētiskā — adaptīvi. Pēdējo sintēzi nomāc molekulārais skābeklis.
3. Atšķirīgi ir abu procesu mērogi, kas ietekmē to organizāciju un funkcionēšanu.

Denitrificējošās baktērijas, kā galējo elektronu akceptoru izmantojot nitrātus, organiskās vielas spēj oksidēt pilnīgi (līdz CO_2 un H_2O). Denitrifikācijas procesā molekulārā skābekļa aizvietošana ar nitrātu pēdējā elektronu transporta posmā enerģētisko iznākumu, salīdzinot ar elpošanu, samazina par 30%, jo elektronu transporta ķēdē triju fosforilāciju vietā notiek tikai divas.

Dabā denitrifikācija ir plaši izplatīta, jo šī spēja piemīt daudziem mikroorganismiem. Denitrifikācijas rezultātā nitrāti tiek reducēti līdz brīvam molekulāram slāpeklim, tāpēc šim procesam ir negatīva nozīme. Denitrifikācijas novēršanai augsnē tā ir jāirdina, tādā veidā radot aerobus apstākļus, kas piespiež denitrificējošos mikroorganismus pārslēgties uz citu enerģētisko procesu tipu un elektronus pārnest nevis uz nitrātiem, bet uz molekulāro skābekli.

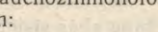
Sulfātreducētājas baktērijas. Otra sekundāro anaerobu grupa ir sulfātreducētājas baktērijas (desulfatējošās). Šīs baktērijas kā galējo elektronu akceptoru izmanto sulfātus. Vairumam baktēriju konstruktīvajā metabolismā notiek sulfātu reducēšana līdz sulfīdiem, kuri ietilpst sēru saturošu aminoskābju sastāvā. Tikai neliela grupa sulfātreducētāju baktēriju spēj reducēt sulfātus enerģētiskajā metabolismā. Šajā grupā ietilpst divas ģintis: *Desulfovibrio* un *Desulfotomaculum*.

Atšķirībā no denitrifikatoriem sulfātreducētājas baktērijas ir obligāti anaerobas. Tām ir konstatēta attīstīta elektronu pārnešanas ķēde ar flavoproteīdiem, dzelzi saturošām nehēma olbaltumvielām (ferredoksīnu, rubredoksīnu) un citohromiem, konkrēti citohromu c_3, kuram ir zems redokspotenciāls ($E_0' = -0{,}2$ V). Desulfovibrio šūnās citohroms c_3 ir lielos daudzumos, un tā loma šo baktēriju enerģētiskajos procesos ir acīm redzama. Visi iepriekš minētie savienojumi ņem dalību elektronu pārnešanā, bet to precīza secība vēl nav noteikta. Tomēr ir skaidrs, ka sulfātreducētājām baktērijām enerģijas avots ir oksidatīvā fosforilācija, kas saistīta ar elektronu transportu pārnesēju sistēmā līdz sulfātam.

Sulfāta reducēšana sulfīdā notiek vairākās stadijās un ir saistīta ar enerģijas izmantošanu. Pirmajā posmā notiek sulfāta aktivēšana ar ATF:

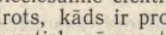
$$ATF + SO_4^{2-} \longrightarrow \text{adenozīn-5'-fosfosulfāts} + PP$$

Reakciju katalizē ATF atkarīga sulfurilāze. Adenozīn-5′-fosfosulfāts (AFS) pēc tam tiek reducēts ar ATS-reduktāzi:



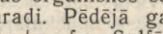
$$AFS + 2\bar{e} \longrightarrow AMF + SO_3^{2-}$$

Reakcijā izveidojas adenozīnmonofosfāts un sulfīts, kurš tālāk reducējas līdz sulfīdam:

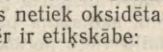


$$SO_3^{2-} + 6\bar{e} \longrightarrow S^{2-} + 3H_2O$$

Reducēšanai nepieciešamie elektroni nāk no elektrontransporta ķēdes. Nav noskaidrots, kāds ir procesa enerģētiskais iznākums, t. i., cik fosforilāciju notiek, pārnesot divus elektronus no substrāta līdz sulfātam. Kā ūdeņraža donorus sulfātreducētājas baktērijas var izmantot dažādus organiskos savienojumus (skābes, spirtus) un molekulāro ūdeņradi. Pēdējā gadījumā to enerģētiskā vielu maiņa ir h e m o l i t o t r o f a. Sulfātreducētāju baktēriju izmantotās organiskās vielas netiek oksidētas līdz galam. Šīs oksidēšanās galaprodukts vienmēr ir etiķskābe:

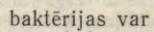


$$\underset{\text{pirovīnogskābe}}{4CH_3COCOOH} + 4H_2O \longrightarrow \underset{\text{etiķskābe}}{4CH_3COOH} + 4CO_2 + 8[H],$$

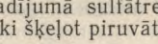


$$8[H] + H_2SO_4 \longrightarrow H_2S + 4H_2O$$

Sulfātreducētājas baktērijas var augt arī barotnē bez sulfāta. Tādā gadījumā pirovīnogskābe pārvēršas etiķskābē, CO_2 un H_2. Uzskata, ka šajā gadījumā sulfātreducētājas baktērijas enerģiju iegūst, fosforoklastiski šķeļot piruvātu:



$$CH_3COCOOH + P_n \longrightarrow CH_3COO \sim P + CO_2 + H_2,$$



$$CH_3COO \sim P + ADF \longrightarrow CH_3COOH + ATF$$

Tātad šīs baktērijas enerģiju var iegūt abos anaerobajos mehānismos: gan primārajos (rūgšanā), gan sekundārajos (ar elektrontransporta ķēdes piedalīšanos).

Visas sulfātreducētājas baktērijas ir apvienotas divās ģintīs: *Desulfovibrio* un *Desulfotomaculum*. Pirmajā ģintī ir gramnegatīvi, kustīgi, bezsporu vibrioni (monopolārie monotrihi). *Desulfotomaculum* ģints baktērijas ir gramnegatīvas, taisnas vai izliektas sporu veidotājas nūjiņas ar peritrihām viciņām. Sulfātreducētājām baktērijām ir labi attīstītas biosintētiskās spējas. Kā oglekļa avotu tās izmanto vienkāršas organiskās vielas. Ir konstatēta aktīva CO_2 fiksācija, un tās asimilācija notiek pa hemoheterotrofiem raksturīgiem ceļiem. (Sulfātreducētājas baktērijas nevar eksistēt autotrofi. Tām nav atrasts ne Kalvina, ne Arnona cikls.) Ir konstatēts nepilnīgs trikarbonskābju cikls. Gatavi vitamīni vai aminoskābes baktērijām nav vajadzīgi.

Sulfātreducētājas baktērijas dabā plaši izplatītas, un tām ir liela loma ģeoloģiskajos procesos. Šīs baktērijas ir galvenās sērūdeņraža veidotājas.

Metāna baktērijas. Molekulārā skābekļa vietā kā galējais elektronu akceptors var tikt izmantots arī oglekļa dioksīds. Šī spēja

piemīt metānveidotājām baktērijām. Atbilstoši pašreizējiem uzskatiem oglekļa dioksīds pakāpeniski tiek reducēts līdz metānam:

$$CO_2 \longrightarrow X-COOH \longrightarrow X-CHO \longrightarrow X-CH_2-OH \longrightarrow X-CH_3 \longrightarrow CH_4$$

Starpprodukti, kas veidojas šajā ceļā, šūnā nav brīvā veidā, bet paliek saistīti ar nezināmu (X) pārnesēju.

Visumā metāna baktēriju enerģētiskā vielu maiņa ir neskaidra. Analizējot iegūtos datus, var secināt, ka šīm baktērijām ir elektrontransporta ķēde un oksidatīvās fosforilācijas mehānisms. Par to liecina daži metāna baktērijām konstatētie pārnesēji (NAD, ferredoksīns) un arī tas, ka ATF sintēzi nomāc oksidatīvās fosforilācijas atdalītāji.

Metāna baktēriju grupā ietilpst *Methanobacterium, Methanococcus* un *Methanosarcina* ģintis. Atsevišķas šo ģinšu sugas spēj eksistēt h e m o l i t o t r o f i, izmantojot kā elektronu donoru molekulāro ūdeņradi, bet vairums ir hemoorganoheterotrofas. Dažas sugas var augt, izmantojot oglekļa dioksīdu kā vienīgo oglekļa avotu. Visas sugas ir obligāti anaerobas.

Metāna baktērijas ir plaši izplatītas dabā. Tās piedalās organisko vielu mineralizācijas procesā.

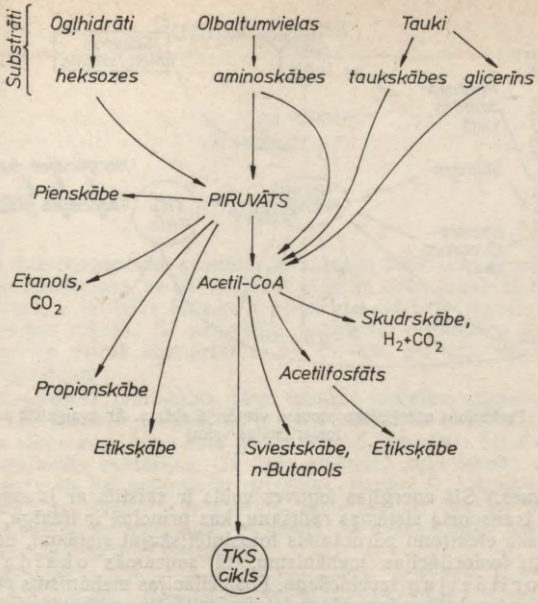
Slēdziens

Analizējot mūsdienu zinātnisko materiālu, varam secināt, ka prokariotu evolūcijas pamatā ir enerģijas ieguves ceļu pilnveidošanās. Esošos datus evolūcijas aspektā varam interpretēt tikai tad, ja pieņemam, ka eksistējošo dažādo prokariotu fizioloģiskās grupas līdz mūsu dienām ir saglabājušās tādas pašas, kādas tās bija formēšanās sākumā.

Uzskats, ka pirmās dzīvības formas bija anaerobi, kas enerģiju ieguva uz substrāta fosforilācijas rēķina, labi saskan ar padomju bioķīmiķa A. Oparina izvirzīto vispārējo dzīvības rašanās teoriju. Visvecākā no mūsu dienās eksistējošām prokariotu grupām ir baktērijas, kas enerģiju iegūst, glikolītiski saraudzējot ogļhidrātus. Varam pieņemt, ka glikolīze ir pirmais šūnas enerģijas ieguves mehānisms. (Protams, pirms glikolīzes, kas ir sarežģīta secīgu fermentatīvu reakciju sistēma, bija daudz vienkāršāki enerģijas ieguves ceļi. Tomēr nav precīzu pierādījumu, ka starp tagadējiem prokariotiem eksistētu formas ar pirmsglikolīzes tipa enerģētisko metabolismu.) Galvenā šī posma problēma ir radīt akceptoru, kas uztvertu oksidatīvajās substrāta pārvērtībās radušos ūdeņradi. Dažādie donora—akceptora problēmas risinājuma varianti radīja dažādos rūgšanas tipus (82. att.).

Sākumā enerģijas un visu šūnas vielu uzbūvei nepieciešamo savienojumu avots bija abiogēnas izcelsmes organiskie substrāti. Tā kā enerģijas ieguve no substrāta, to metabolizējot glikolīzē, bija niecīga (glikolīzes procesā no vienas glikozes molekulas var iegūt tikai apmēram 1/20 daļu pilnīgas oksidēšanas procesa enerģijas), tad visi pieejamie organiskie substrāti tika diezgan ātri pārstrādāti un apkārtējā vide kļuva nabadzīga.

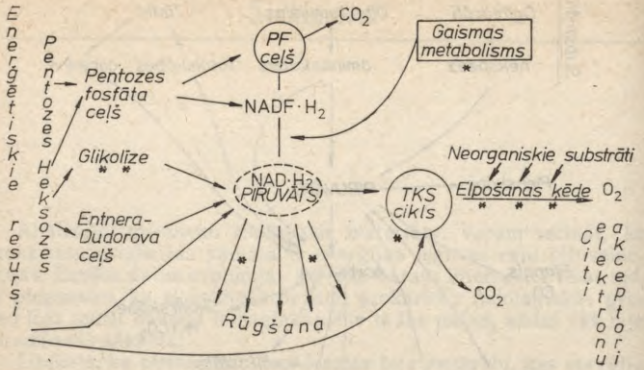
Jaunu enerģijas un oglekļa avotu meklējumi radīja jaunas metabolisma sistēmas, kas spēja izmantot gaismu un oglekļa dioksīdu. Galvenie momenti šūnu gaismas enerģijas izmantojošo mehānismu formēšanas laikā bija 1) fotoreceptoru izveidošana; 2) fotosintēzes elektronu pārnešanas ķēdes izveidošana; 3) jauna fosforilācijas mehānisma — fotosintētiskās fosforilācijas — izveidošana, kas bija saistīta ar elektronu pārnešanu. Oglekļa dioksīda kā galvenā vai vienīgā oglekļa avota izmantošana kļuva iespējama, tikai izveidojot efektīvu tā fiksācijas mehānismu — Kalvina ciklu —, kas paplašināja dzīvo organismu konstruktīvās iespējas.



82. att. Piruvāta «liktenis» pirmējo anaerobo prokariotu rūgšanas procesos

Tādējādi šā evolūcijas posma galvenā tendence ir tādu enerģētisko un konstruktīvo sistēmu veidošana, kas esošajām prokariotu formām nodrošinātu vislielāko neatkarību no ārējās vides. Šī evolūcijas virziena virsotne ir ciānbaktērijas (zilaļģes), kurās ir sasniegta maksimāla neatkarība, galvenokārt radot mehānismu ūdens kā elektronu donora izmantošanai. Ar ciānbaktērijām ir saistīti divi momenti, kas būtiski ietekmēja tālāko prokariotu evolūciju. Pirmais no tiem ir saistīts ar molekulārā skābekļa rašanos. Otrs — ciānbaktērijas bija pirmie Zemes mikroorganismi, kas ievērojamākos daudzumos veidoja organiskās vielas.

Līdz ar molekulārā skābekļa parādīšanos radās jaunas iespējas, izmantojot ķīmiskos savienojumus, pilnveidot dzīvās šūnas enerģijas ieguves sistēmu. Formējās enerģijas ieguves veids, kas pamatojās uz pilnīgu apkārtējās vides neorganisko un organisko vielu oksidēšanu. (Organiskie savienojumi šajā posmā jau ir biogēnas



83. att. Prokariotu enerģētisko procesu vispārējā shēma. Ar zvaigznīti atzīmētas fosforilācijas vietas

izcelsmes.) Šis enerģijas ieguves veids ir saistīts ar jaunas elektronu transporta sistēmas radīšanu, kas principā ir līdzīga, bet ne identiska elektronu pārnešanas fotosintētiskajai sistēmai, un ar to saistītu fosforilācijas mehānismu, tā saucamās oksidatīvās fosforilācijas izveidošanu. Fosforilācijas mehānisms pēc pašreizējiem uzskatiem ir analogs fotofosforilācijas mehānismiem. Prokariotu valstī ir konstatēta ārkārtīgi liela dzīvības tipu daudzveidība, kam oksidatīvā fosforilācija ir galvenais enerģijas avots. Atšķirības ir elektronu donoru un akceptoru dabā.

Tātad visi mūsdienu dzīvo organismu enerģijas ieguves veidi izveidojās prokariotu šūnas organizācijas līmenī. Visu iespējamo enerģijas procesu shēma prokariotos parādīta 83. attēlā. Evolūcijas procesā tālāk attīstījās tikai vispilnīgākie varianti.

Eikariotu pasaulē attīstījās divi polāri eksistences veidi: hemoorganoheterotrofija un fotolitoautotrofija. Pirmais ir *Animalia* un *Fungi* valstu, otrs — *Plantae* valsts pārstāvju metabolisma pamatā. Visi dzīvnieki un sēnes enerģiju iegūst, funkcionējot substrāta un oksidatīvās fosforilācijas mehānismiem. Augstākie augi apvieno sevī abus metabolisma tipus un iegūst enerģiju no visiem fosforilācijas veidiem: fotosintētiskās, substrāta un oksidatīvās fosforilācijas. Primārais un dominējošais tiem ir fotolitoautotrofais metabolisma tips un ar to saistītā fotosintētiskā fosforilācija.

13. NODAĻA

VĪRUSI

Pēc mikroorganismu pasaules atklāšanas zinātnieki nonāca pie vienotas pārliecības, ka baktērijas ir visprimitīvāk organizētās dzīvās būtnes, t. i., šajās formās ir sasniegta dzīvības organizācijas vienkāršības robeža. Šī pārliecība bakteriālo organismu izpētes gaitā arvien vairāk nostiprinājās un 19.—20. gs. mijā kļuva par savdabīgu dogmu.

1892. gadā D. Ivanovskis, pētot tabakas mozaīkas slimību, konstatēja, ka saslimšanas cēlonis ir kāds infekcijas izraisītājs, kurš atrodas slimo augu lapu sulā un iet cauri Šamberlēna filtram, kas aiztur parastās baktērijas. Ja šādu izfiltrētu sulu ievada veselu augu lapās, tie arī saslimst ar mozaīkas slimību. D. Ivanovskis izteica domu, ka infekcijas izraisītājs varētu būt ļoti sīkas baktērijas, kas atrodas slimo lapu sulā, un cerēja, ka tuvākā laikā tās izdosies izaudzēt mākslīgā barotnē.

1898. gadā neatkarīgi no D. Ivanovska analogus rezultātus ieguva holandiešu mikrobiologs M. Beijerinks. Viņš uzskatīja, ka tabakas mozaīkas slimību izraisa nevis baktērijas, bet kāds šķidrs infekciozs faktors vai filtrējošs vīruss. (Termins vīruss cēlies no latīņu vārda *virus* — inde; tajā laikā ar šo nosaukumu apzīmēja jebkuras slimības izraisītāju.) M. Beijerinks secināja, ka vīruss spēj vairoties tikai augu dzīvajos orgānos.

Tā 19. un 20. gadsimtu mijā D. Ivanovskis un M. Beijerinks atklāja pilnīgi jaunu daļiņu pasauli, par kuras bioloģisko dabu un vietu dzīvās pasaules sistēmā pat līdz šai dienai nav vēl vienotu uzskatu.

Drīz tika atklāti arī citi filtrējošie vīrusi, kas izraisa augu, dzīvnieku un cilvēka slimības. 1915. gadā angļu mikrobiologs F. Tuorts *(F. Twort)*, bet divus gadus vēlāk Kanādas mikrobiologs F. d'Erels (*F. d'Herelle*) atrada baktēriju vīrusus (bakteriofāgus jeb vienkārši fāgus). Mūsdienās vīrusi ir aprakstīti gandrīz visām dzīvo organismu grupām: gan prokariotiem — baktērijām (bakteriofāgiem), aktinomicētēm (aktinofāgiem), zilaļģēm (cianofāgiem) —, gan eikariotiem — dažādiem dzīvniekiem, augstākajiem augiem, sēnēm (mikofāgiem) un aļģēm (algofāgiem).

Kas ir vīrusi? Kāda ir to uzbūve? Kā tie sevi izpauž, t. i., kādas ir to funkcionālās iespējas, un kā tās tiek realizētas? Un, visbei-

dzot, kādas ir teorijas par vīrusu vietu bioloģisko sistēmu evolūcijā, t. i., kā vīrusi ir saistīti ar pārējiem dzīvajiem organismiem un pirmām kārtām ar visvienkāršāk organizētajām dzīvības šūnu formām — prokariotiem?

Dabā vīrusi eksistē divos dažādos stāvokļos: miera stāvoklī ārpus šūnas tā saucamo vīrusu daļiņu jeb virionu veidā, bet šūnā — veģetatīvajā formā. Tieši veģetatīvajā formā parādās vīrusu funkcijas, kuras var izprast, tikai apskatot sistēmu vīruss—šūna kā vienotu veselumu. Neviens no šiem stāvokļiem atsevišķi nevar atspoguļot vīrusa dabu, jo katrs no tiem raksturo tikai vienu, pie tam specifisku eksistences pusi.

Visi vīrusi ir obligāti šūnu parazīti, bet vīrusu parazītisms pašos pamatos atšķiras no visu zināmo šūnu formu, piemēram, baktēriju, parazītisma. Baktēriju obligāto šūnu parazītismu var apzīmēt par parazītismu metabolisma līmenī: parazītiska baktērija izmanto tos vai citus šūnas metabolisma produktus atkarībā no savu metabolisma ceļu degradēšanās pakāpes. Vīrusi šūnās parazitē ģenētiskā līmenī. Tā kā tiem nav sava metabolisma, jo nav olbaltumvielu sintezējoša aparāta un enerģijas ieguves mehānisma, vīrusi saimnieka šūnā ievada tikai savu ģenētisko materiālu. Ja ar šūnu notiek lītiska mijiedarbība, vīrusa genoms pakļauj sev šūnas metabolisma aparātu, un tas sāk strādāt pēc vīrusa kontroles. (Lūk, kādēļ vīrusi nespēj vairoties pat vissarežģītākajās barotnēs: barotnes gan var nodrošināt ar metabolītiem, bet vīrusiem ir nepieciešamas funkcionējošas metabolisma sistēmas.)

Unikāla vīrusu īpatnība ir to ģenētiskā materiāla dažādība. Visām šūnu formām ģenētiskais materiāls ir DNS dubultspirāles molekula, bet vīrusiem tas var būt gan DNS molekulas, gan RNS molekulas, pie tam katrs no nukleīnskābes tipiem var būt divu vai viena pavediena veidā.

Vīrusu ķīmiskā uzbūve

Vīrusiem ir ļoti atšķirīga forma, lielums un ķīmiskais sastāvs. Visvienkāršākais vīruss ir stabils nukleoproteīda komplekss, kas sastāv no daudzām identiskām olbaltumvielu subvienībām un vienas nukleīnskābes molekulas. Olbaltumvielu subvienības veido vīrusa apvalku, ko sauc par kapsīdu un kura galvenā funkcija — aizsargāt tā iekšpusē esošo nukleīnskābi. (Jaunākie dati liecina, ka dažām vīrusu struktūras olbaltumvielām piemīt arī fermentatīva aktivitāte.)

Olbaltumvielu izturība pret dažādu fizikālu un ķīmisku faktoru iedarbību, ieskaitot proteolītisko fermentu iedarbību, ir izskaidrojama ar to trešējo struktūru. Starp olbaltumvielu molekulām, kas veido vīrusa kapsīdu, rodas papildu saites. Šīs saites olbaltumvielu molekulā nodrošina lielāku izturību, nekā šīm molekulām piemīt natīvā stāvoklī.

Visvienkāršākās vīrusa formas piemērs ir tabakas mozaīkas vīruss, kura olbaltumvielu apvalks veidots no nelielām identiskām olbaltumvielu subvienībām (polipeptīdu ķēdēm), kas sastāv no 158 aminoskābju atlikumiem, bet ģenētiskais materiāls ir vienpavediena lineāra RNS molekula. Vairumam augu RNS vīrusu ir līdzīga uzbūve. Sarežģītākiem vīrusiem var būt no dažādām struktūras olbaltumvielām sastāvošs apvalks, vairākas nukleīnskābes molekulas, papildu struktūras un apvalki, kā arī vīrusa genoma kodēta fermenta aktivitāte. Dažu dzīvnieku vīrusu olbaltumvielu apvalks (pikornavīrusiem, rabdovīrusiem u. c.) sastāv no 4 vai 5 dažādām olbaltumvielām. Adenovīrusiem (dzīvnieku DNS vīrusiem) konstatētas apmēram 10 dažādas struktūras olbaltumvielas, kas piedalās viriona apvalka un serdeņa veidošanā. Vīrusiem, kuriem ir vēl sarežģītāka struktūra, ir ārējais kapsīdu aptverošais apvalks, kas sastāv no lipoproteīdiem un glikoproteīdiem. Šajā grupā ietilpst lielie DNS un RNS vīrusi: baku grupas vīrusi, audzēju RNS vīrusi, miksovīrusi, paramiksovīrusi, *herpes* grupas vīrusi un daži citi. Šo vīrusu ārējā apvalka glikoproteīdu un lipoproteīdu komponentu ķīmiskā sastāva izpēte liecina, ka daļēji šie komponenti ir iegūti no saimnieka šūnas, daļēji to sintēzi nosaka pašu vīrusu genoms. Viens no sarežģītākajiem dzīvnieku vīrusa virioniem — baku vakcīnas vīrusa virions sastāv no vismaz 30 polipeptīdiem, no kuriem 17 ir saistīti ar vīrusa serdeni, 5 ietilpst ārējā apvalka sastāvā un 8 ir novietoti starp serdeni un ārējo apvalku, bet ne uz ārējā apvalka virsmas. Šo 8 polipeptīdu sastāvā ir 2 glikoproteīdi un viens fosfoproteīds.

Baktēriju vīrusu (bakteriofāgu) struktūras olbaltumvielas ir diezgan labi izpētītas, un dažām no tām ir noteikta aminoskābju secība. Konstatēts, ka f2 grupas RNS fāgu apvalks sastāv no viena veida olbaltumvielas molekulām, bet fāga sastāvā ir pa vienai specifiskās olbaltumvielas molekulai, kuru sauc par nobriešanas faktoru jeb A olbaltumvielu. Tās īpatnējā molekulmasa ir 38 000 daltonu. Fāga ØX174 olbaltumvielu apvalks sastāv no 4 dažādu olbaltumvielu molekulām, bet λ fāgs satur apmēram 20 dažādu olbaltumvielu komponentus. Sarežģīto T-pāru fāgu sastāvā ir vairāk nekā 30 dažādas olbaltumvielas, vairums no tām ir galviņas (13) un bazālās plātnītes (12) olbaltumvielas. Arī visi astītes komponenti (maksts, serdenis, fibrillas) ir veidoti no specifiskām struktūras olbaltumvielām. Zilaļģu vīrusiem (cianofāgiem) ir apvalks, kas sastāv no 10 līdz 19 dažādu olbaltumvielu molekulām.

Bez struktūras olbaltumvielām daudzos vīrusos atrastas arī fermentu olbaltumvielas. Pēdējos gados konstatēts, ka arī dažām vīrusu struktūras olbaltumvielām piemīt fermentatīvā aktivitāte. Pēc fermentu atklāšanas virionos radās būtisks jautājums — kurš genoms kodē šo fermentu sintēzi, t. i., vai tiem ir šūnas vai vīrusa izcelsme. Visnoteiktākie dati ir iegūti par RNS atkarīgo RNS-polimerāzi (transkriptāzi), kura konstatēta daudzos RNS vīrusos; RNS atkarīgo DNS-polimerāzi (apgriezto transkriptāzi), kura konsta-

tēta visos izpētītajos onkornavīrusos; DNS atkarīgo RNS-polimerāzi un DNS atkarīgo DNS-polimerāzi. Iegūtie dati liecina, ka šos fermentus kodē vīrusa genoms. Citu vīrusos bieži konstatējamo fermentu (ribonukleāžu un dezoksiribonukleāžu, proteināžu, proteīnkināžu, nukleotīdfosforilāžu, nukleozīdtrifosfātfosfotransferāžu u. c.) izcelsme nav noskaidrota. Vīsticamāk, ka šiem fermentiem ir šūnas izcelsme un virioni tos piesaista tikai montāžas procesā.

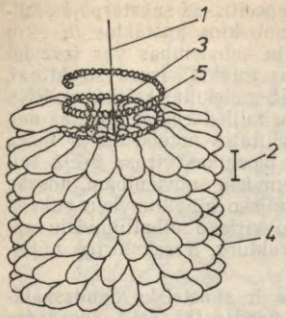
Vīrusiem ir haploīds hromosomu komplekts, kas var sastāvēt vai nu no vienas nukleīnskābes molekulas, vai arī no vairākām atsevišķām molekulām jeb to fragmentiem. Pirmajā gadījumā genoms ir monohromosoms, otrajā — polihromosoms. Baktēriju un dzīvnieku vīrusu ģenētiskais materiāls ir vai nu DNS, vai RNS molekulas. Vēl nesen uzskatīja, ka augu vīrusi satur vienīgi RNS. Bet 1968. gadā ziedkāpostu mozaīkas vīrusā konstatēja divpavedienu DNS molekulu. Virionu RNS parasti ir vienpavediena uzbūve, bet ir aprakstīti vairāki dzīvnieku un augu vīrusi, kuriem ir divpavedienu RNS (reovīrusi, brūču audzēju vīrusi, rīsa pundurības vīruss). DNS arī var būt gan dubultspirāles, gan vienpavediena molekulas veidā. Mūsu dienās ir zināmi baktēriju un dzīvnieku vīrusi, kas satur vienpavedienu DNS. No tiem vispazīstamākie ir sīkie DNS fāgi ØX174, M13, fd).

No citu vīrusu DNS T-pāru fāgu divpavedienu DNS atšķiras ar virkni neparastu īpašību: tās nesatur citozīnu (viss citozīns ir aizstāts ar tā analogu — 5-oksimetilcitozīnu), un to sastāvā ietilpst glikoze, kas piesaistīta dažām oksimetilcitozīna oksimetilgrupām. Oksimetilcitozīna glikolizācijas pakāpe dažādiem T-pāru fāgiem ir atšķirīga.

Pašas lielākās DNS molekulas (divpavedienu, lineāras, ar īpatnējo molekulmasu apmēram 2×10^8 daltoni) konstatētas vislielākajos un vissarežģītāk organizētajos baku vakcīnas grupas vīrusos. Pēc mūsdienu datiem, katrā virionā ir pa vienai DNS molekulai.

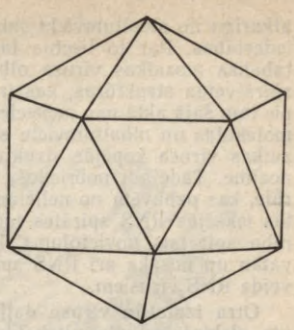
Vīrusu struktūras organizācija

Vīrusu strukturālās organizācijas teorētiskos pamatprincipus izstrādāja F. Krīks un Dž. Votsons *(F. Crick, J. Watson)*. Viņi uzskatīja, ka efektīvs olbaltumvielu apvalku struktūras princips ir to uzbūve no liela skaita nelielām identiskām olbaltumvielu subvienībām. Ja olbaltumvielu subvienības savstarpēji iedarbojas pēc viena tipa, tad vienmēr jāizveidojas pareizam telpiskajam izvietojumam. F. Krīka un Dž. Votsona teorētiskie principi tika izstrādāti laikā, kad zinātnieku rīcībā bija vēl maz eksperimentālā materiāla. Informācija, kuru vēlāk ieguva, pētot dažādus vīrusus, apstiprināja, ka, attiecinot uz vienkāršas uzbūves vīrusu strukturālo organizāciju, izvirzītie principi ir pareizi.



84. att. Tabakas mozaīkas vīrusa uzbūves shēma:

1 — spirāles ass; 2 — spirāles solis (23 Å); 3 — kanāla dobums (diametrs 40 Å); 4 — olbaltumvielas subvienība; 5 — nukleīnskābes molekula (pēc *Fraenkel—Conrat*, 1972)



85. att. Ikosaedra modelis (pēc *Lechevalier, Pramer*, 1971)

Vairums vīrusu ir uzbūvēti pēc viena no diviem ģeometriskajiem principiem — spirālās vai izometriskās struktūras principa, tādēļ to forma ir tuva nūjiņveida vai sfēriskai. Visvienkāršākie ir nūjiņveida virioni, kuru sastāvā ietilpst daudz vairāk olbaltumvielu nekā nukleīnskābju. Piemēram, tabakas mozaīkas vīrusa viriona sastāvā ir tikai 5% RNS, pārējie 95% ir olbaltumvielas. Nūjiņveida struktūra var būt rigida* (tabakas mozaīkas vīruss, kartupeļu raiblakstainības vīruss) vai samērā elastīga (kartupeļu X vīruss, fd fāgs). Nūjiņveida vīrusos viriona apvalka olbaltumvielu subvienības ir novietotas spirāles veidā.

Detalizēti izpētīta ir tabakas mozaīkas vīrusa uzbūve. Tā spirāle sastāv no 130 savijumiem, spirāles solis ir 23 Å (84. att.). Spirāli veido 2130 identiskas olbaltumvielu molekulas; katra molekula sastāv no 158 aminoskābju atlikumiem. Tabakas mozaīkas vīrusa ģenētiskais materiāls ir vienpavediena RNS. Rentgenstrukturālie pētījumi pierādīja, ka RNS ir dziļi iegremdēta olbaltumvielā un atkārto olbaltumvielu spirāles soli. RNS nukleotīdi kontaktējas ar olbaltumvielām, katrai olbaltumvielas subvienībai saistoties ar trim nukleotīdiem. Viriona centrā atrodas tukšs kanāls, kura diametrs ir 40 Å. Tabakas mozaīkas vīrusa struktūra ir

---

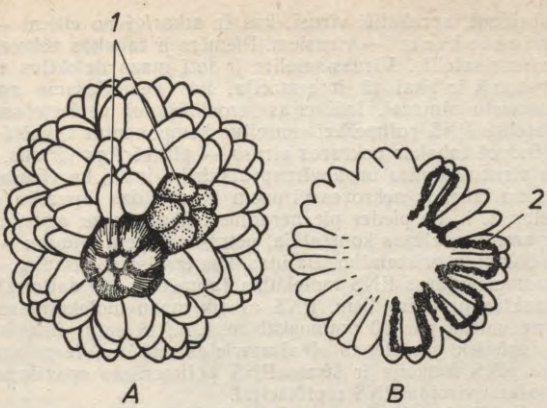
* R i g i d a — stingra, cieta, nelokana *(tulk. piez.)*.

atkarīga no olbaltumvielu subvienību specifiskās savstarpējās mijiedarbības. Par to liecina fakts, ka noteiktos apstākļos *in vitro* tabakas mozaīkas vīrusa olbaltumvielu subvienības var izveidot spirālveida struktūras, kas ir analogas intakta vīrusa struktūrai, pie tam šajā aktā nav nepieciešama RNS molekulas klātbūtne. RNS molekulas un olbaltumvielu subvienību mijiedarbībai tabakas mozaīkas vīrusa kopējās struktūras stabilitātes noteikšanā ir maza nozīme. Tādējādi nobrieduša tabakas mozaīkas vīrusa ārējā spirāle, kas uzbūvēta no nelielām olbaltumvielu subvienībām, nosaka tās iekšējās RNS spirāles formu. Identisko olbaltumvielu subvienību spirālais novietojums, kas veido viriona olbaltumvielu apvalku un nosaka arī RNS spirāles struktūru, ir raksturīgs nūjiņveida RNS vīrusiem.

Otra izplatīta vīrusu daļiņu forma ir simetrisks daudzskaldnis, visbiežāk divdesmitskaldnis — ikosaedrs (85. att.). Ikosaedra uzbūve ir gan lielajiem (adenovīrusiem, garkāju varavīksnes vīrusiem), gan mazajiem vīrusiem (poliomielīta vīrusiem, turnepšu dzeltenās mozaīkas vīrusiem, f2 fāgiem). Pētot elektronmikroskopā vīrusus, kuriem ir ikosaedra uzbūve, uz to virsmas konstatēja precīzi periodiski izvietotus struktūrelementus. Šos struktūrelementus, kas ir olbaltumvielu subvienību (identisku un neidentisku) kompleksi, nosauca par k a p s o m ē r i e m jeb morfoloģiskām subvienībām. Ikosaedra vīrusu lielums ir atkarīgs no kapsomēru daudzuma, kas piedalās vīrusa kapsīda veidošanā. Vismazākajam ikosaedra vīrusam minimālais kapsomēru skaits ir 12. Ir zināmi vīrusi, kuru olbaltumvielu apvalks sastāv no 812 kapsomēriem. Izrādījās, ka ikosaedra struktūra ir «izdevīga» dabas struktūra, jo ar to vīrusu kapsīda uzbūvē tiek panākta liela olbaltumvielu ekonomija (λ fāga ikosaedra galviņā ir apmēram 50% olbaltumvielu) un ikosaedra montāža prasa minimālu enerģijas patēriņu.

Viena mazo ikosaedru tipa augu vīrusa — turnepšu dzeltenās mozaīkas vīrusa — izpēte parādīja, ka tā kapsīds sastāv no 32 kapsomēriem, kas savukārt uzbūvēti no identiskām subvienībām (86. att.). Tāpat kā tabakas mozaīkas vīrusam, arī turnepšu dzeltenās mozaīkas vīrusa viriona struktūru nosaka kapsīda olbaltumvielu subvienību savstarpējā iedarbība. Vienpavediena RNS molekulas izvietojums viriona iekšienē vēl nav pilnīgi noskaidrots. Uzskata, ka lielākā RNS molekulas daļa ir dziļi iegremdēta olbaltumvielu apvalkā un lieli RNS posmi ir saistīti ar 32 kapsomēriem. Tas liecina, ka RNS struktūru lielā mērā nosaka olbaltumvielu komponenta organizācija un arī tai ir raksturīga ikosaedra simetrija (85. att.). No identiskām subvienībām ir būvēts ne tikai turnepša dzeltenās mozaīkas vīruss un citi sfēriskie RNS vīrusi, bet arī RNS fāgu kapsomēri. Vairumam dzīvnieku vīrusu kapsomēri sastāv no neidentiskām subvienībām.

Kā jau minēts, daudziem vīrusiem virionā ir viena nukleīnskābes molekula (DNS vai RNS). Virknei augu un dzīvnieku RNS vī-



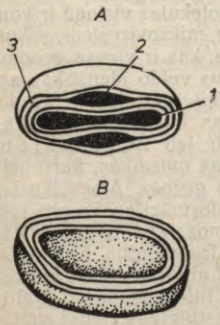
86. att. Turnepša dzeltenās mozaīkas vīruss:
A — vīrusa modelis; B — modeļa šķērsgriezums. 1 — kapsomēri; 2 — RNS (pēc *Fraenkel—Conrat*, 1972)

rusiem ģenētiskais materiāls sastāv no vairākām nukleīnskābes molekulām. Ir konstatēti divi vīrusu ģenētiskā materiāla fragmentācijas tipi. Vienā gadījumā visi genoma RNS fragmenti atrodas vienā virionā. Mūsu dienās vairākas RNS molekulas virionā ir konstatētas dažādu grupu vīrusiem (reovīrusiem, miksovīrusiem, onkornovīrusiem). Otrā gadījumā RNS molekulas, kas ir vīrusa genoma fragmenti, atrodas atsevišķos virionos, kurus veido identiskas apvalka olbaltumvielas. Vīrusi, kuru ģenētiskais materiāls ir «sadalīts» pa vairākiem virioniem, nosaukti par komplementāriem daudzkomponentu vīrusiem jeb kovīrusiem. Kovīrusi ir Ķīnas vignas mozaīkas, lucernas mozaīkas, kartupeļu raiblakstainības vīrusu un dažu citu vīrusu grupas. Atsevišķu kovīrusu daļiņu spēja inficēt ir atkarīga no informācijas, ko nes tajā ieslēgtais RNS fragments. Ķīnas vignas mozaīkas vīruss sastāv no divām daļiņām, kas satur dažādus RNS fragmentus. Katrai daļiņai atsevišķi informācijas spēja nepiemīt. Lai vīruss spētu inficēt, ir vajadzīgas abas daļiņas, jo nepieciešamā informācija ir sadalīta pa abām RNS molekulām. Kartupeļu raiblakstainības vīruss sastāv no divām daļiņām («garās» un «īsās») ar diviem dažādiem RNS fragmentiem. Lai šis vīruss spētu inficēt, pietiek ar vienu «garo» daļiņu. Bet, ja infekciju ir izraisījusi tikai «garā» daļiņa, veidojas nestabils vīruss. Pierādīts, ka olbaltumvielas sintēzei nepieciešamā informācija atrodas «īsās» daļiņas RNS. Lai lucernas mozaīkas vīruss spētu inficēt, tam ir nepieciešamas trīs no četrām RNS fragmentus saturošām daļiņām.

Visbeidzot, aprakstīti vīrusi, kas ir atkarīgi no citiem — neradnieciskiem — vīrusiem. Piemērs ir tabakas nekrozes vīrusa vīruss-satelīts. Vīruss-satelīts ir ļoti mazs defektīvs vīruss, kura genomā ir tikai tā informācija, kas nepieciešama apvalka olbaltumvielu sintēzei. Infekcijas ierosināšanai nepieciešamo vīrusa-satelīta RNS polimerāzi un citus komponentus inficētā auga šūnās inducē tabakas nekrozes vīruss — pilnvērtīgs virions. Principiāla vīrusu-satelītu un kovīrusu atšķirība ir tā, ka vīrusam-satelītam un tabakas nekrozes vīrusam ir dažādas apvalka olbaltumvielas, t. i., tie pieder pie neradnieciskām vīrusu grupām.

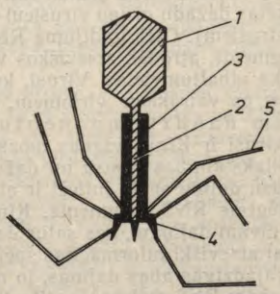
Neparastas daļiņas konstatēja, pētot kartupeļu slimību — kartupeļu bumbuļu grīstainību. Daļiņas, kas izraisa šo slimību, ir brīvas mazmolekulāras RNS molekulas (apmēram 10^5 daltonu). Tās ir nosauktas par viroīdiem. RNS ar tik mazu molekulmasu spēj kodēt ne vairāk par 90 aminoskābēm, t. i., tā satur informāciju, kuras nepietiek pat vienas olbaltumvielas sintēzei. Iespējams, ka viroīdās RNS funkcija ir šūnas RNS polimerāzes «pazīšana» un izmantošana viroīda RNS replikācijai.

Vissarežģītāk veidoto vīrusu pārstāvji ir baku vīrusu grupa (87. att.). Tie ir vislielākie vīrusi (220×220×300 nm) ar īpatnēju morfoloģisko uzbūvi (pēc formas tie atgādina ķieģeļus ar noapaļotiem stūriem). Viriona serdenis (nukleoīds) ir DNS komplekss ar olbaltumvielām, ko apņem olbaltumvielu apvalks. No abām pusēm olbaltumvielu apvalkam piekļauti tā saucamie sānu ķermeņi, kuru funkcija pagaidām nav noskaidrota. Sos komponentus apņem vairāki membrānas slāņi, kas veido viriona ārējo apvalku. Bez



87. att. Baku vakcīnas vīrusa uzbūves shēma:

A — skats no sāniem (šķērsgriezumā); B — skats no augšas (šķērsgriezumā). 1 — nukleoīds; 2 — sānu ķermeņi; 3 — viriona ārējais apvalks (pēc *Lechevalier, Pramer*, 1971)



88. att. Bakteriofāga T4 uzbūves shēma:

1 — galviņa; 2 — serdenis; 3 — maksts; 4 — bazālā plātnite; 5 — astītes fibrillas (pēc Гендон, Поглазов, Тихоненко, 1973)

10. tabula

Dažas raksturīgas dzīvnieku, augu un baktēriju vīrusu pazīmes
(pēc Гендон, Поглазов, Тихоненко, 1975; *Fraenkel—Conrat*, 1972)

	Vīrusa nosaukums	Forma	Lielums nm	Nukleīnskābes tips	Nukleīnskābes forma	Neidentisku polipeptīdu skaits
Dzīvnieku vīrusi	baku grupas vīrusi	sarežģīta	220×220×300	DNS	divpavedienu, lineāra	apmēram 30
	herpes grupas vīrusi	sfēriska	100×150	DNS	divpavedienu, lineāra	24
	adenovīrusi	sfēriska	60×90	DNS	divpavedienu, lineāra	10
	pikornavīrusi	sfēriska	20—30	RNS	vienpavediena, lineāra	4
	reovīrusi	sfēriska	60—90	RNS	divpavedienu, lineāra, fragmentēta	7—9
Augu vīrusi	tabakas mozaīkas vīruss	rigida nūjiņa	18×300	RNS	vienpavediena	viens polipeptīda veids
	turnepša dzeltenās mozaīkas vīruss	sfēriska	28	RNS	vienpavediena	viens polipeptīda veids
	ziedkāpostu mozaīkas vīruss	sfēriska	50	DNS	divpavedienu	—
Baktēriju vīrusi	φX174	sfēriska	25	DNS	vienpavediena, gredzena	4
	λfāgs	sarežģīta	50	DNS	divpavedienu, lineāra	20
	T pāru fāgi	sarežģīta	95	DNS	divpavedienu, lineāra	30
	fd	elastīga nūjiņa	5×800	DNS	vienpavediena, gredzena	2
	f2	sfēriska	25	RNS	vienpavediena, lineāra	2

DNS un olbaltumvielām baku vakcīnas viriona sastāvā konstatēti arī apmēram 2% lipīdu un 2% fosfolipīdu.

Sarežģīta struktūra ir arī T-pāru fāgiem (88. att.). T-pāru fāgiem ir galviņa un astīte. Astīte sastāv no sekojošiem struktūrelementiem: maksts, stiegras, bazālās plātnītes un fibrillām. Katrs struktūras elements var sastāvēt no dažādu olbaltumvielu tipu molekulām. T4 fāga sastāvā kopsummā ietilpst 30 dažādas olbaltumvielas. Patlaban ir identificēti 80 T4 fāga gēni, kurus iedala divās grupās. Pie vienas no tām (mazākās) pieskaita gēnus, kuru funkcija ir saistīta ar replikāciju un struktūras olbaltumvielu sintēzi. Otra (lielākā) gēnu grupa kontrolē struktūras olbaltumvielu subvienību montāžu un piedalās fāga formēšanas procesā no atsevišķajiem struktūrelementiem.

Visi iepriekš aprakstītie virionu struktūras un ķīmiskā sastāva piemēri ilustrē vīrusu lielo dažādību un nebūt ne vienādos organizācijas līmeņus (10. tab.).

Vīrusu vairošanās

Līdz šim apskatījām jautājumus, kas saistīti ar vienu vīrusu dabas pusi: vīrusa stāvokli ārpus šūnas, t. i., miera stadijā. Ārpus šūnas vīruss eksistē viriona veidā, un šajos apstākļos tā strukturāli ķīmiskās organizācijas uzdevums: nodrošināt vīrusam maksimālu stabilitāti.

Tagad centīsimies īsi raksturot otru vīrusa dabas pusi — vīrusu veģetatīvajā fāzē, kuras laikā parādās vīrusa īpašības, kas iekodētas tā ģenētiskajā materiālā. Vīrusa un šūnas mijiedarbība vienmēr nav vienāda. Vienā gadījumā šādas mijiedarbības rezultātā notiek vīrusu vairošanās saimnieka šūnā, otrā — starp vīrusu un šūnu izveidojas stabila saistība, kas saglabājas nenoteikti ilgu laiku. Pirmajā gadījumā notikumu secība ir šāda: vīruss iekļūst šūnā, tur savairojas, un izveidojušies nobriedušie virioni pamet šūnu. Vairumā gadījumu virionu iziešana no šūnas ir saistīta ar tās sagraušanu un bojāeju.

Lielākā daļa vīrusu eksistē viena noteikta saimniekorganisma šūnās un pat tikai noteiktu audu šūnās. Citi vīrusi ir piemērojušies eksistencei dažādu organismu šūnās, piemēram, augu un kukaiņu (daži augu vīrusi), mugurkaulnieku un posmkāju (encefalovīrusi). Ir konstatēti vīrusi, kas spēj replicēties gan prokariotu (baktēriju), gan eikariotu (sēņu) šūnās.

Vīrusu iekļūšana šūnās (šūnas inficēšana) sākas ar tā iedarbību uz šūnapvalku. Augu vīrusi paši nespēj iedarboties uz šūnapvalku, un tāpēc to iekļūšana saimnieka šūnā ir atkarīga no apvalka mehānisma bojājuma. Dažos gadījumos vīrusu šūnā ienes pārnesēji — dzīvnieki vai sēnes. Vairums dzīvnieku vīrusu un daži *Bacillus subtilis* fāgi spēj adsorbēties un iekļūt saimnieka šūnā, kaut arī tiem šim nolūkam nav speciālu struktūru. Šādu vīrusu adsorbciju uz

šūnapvalka acīmredzot nosaka noteiktu uz vīrusa un šūnas virsmas lokalizētu ķīmisku grupu mijiedarbība. Daži mazie DNS un RNS fāgi piestiprinās pie baktēriju dzimumbārkstiņām (F piliem vai fimbrijām), pēc tam fāga nukleīnskābe pa tukšo bārkstiņu kanālu nonāk šūnā. Sarežģītajiem baktēriju vīrusiem (T-pāru fāgiem) ir speciālas struktūras, kas piemērotas šūnapvalka pārdurošanai un savas DNS ievadīšanai šūnā. Analoģiska funkcija acīmredzot ir izaugumiem, kas raksturīgi T-nepāru fāgiem, λ fāgam un izpētītajiem zilaļģu vīrusiem (cianofāgiem).

Šūnā var iekļūt vai nu veseli virioni (augu vīrusi, daudzi dzīvnieku vīrusi), vai tikai to nukleīnskābes (vairums fāgu). Ja šūnā iekļūst veseli virioni, tad nākošajā etapā vīrusu nukleīnskābes atbrīvojas no olbaltumvielu apvalka. Šī procesa mehānisms līdz galam nav noskaidrots. Ir pierādīts, ka tajā piedalās šūnas proteāzes.

Infekcijas procesa tālākie posmi ir saistīti ar vīrusa nukleīnskābes replikācijas, transkripcijas un translācijas procesiem. Pierādīts, ka visiem šūnu organismiem divpavedienu DNS ir vienīgā ģenētiskās informācijas nesēja, kuras realizācija notiek pēc viena tipa virzienā: DNS⟶RNS⟶olbaltumviela. Šī tēze, kas ir universāla visiem šūnu organismiem, pārvērtās par dogmu. Kā jau konstatējām, vīrusu ģenētiskais materiāls ir visai dažāds. No tā ir atkarīga vīrusu ģenētiskās informācijas izpausmes ceļu un mehānismu dažādība. Atkarībā no ģenētiskā materiāla organizācijas visus vīrusus var iedalīt četrās pamatgrupās: vīrusi, kas satur divpavedienu (I grupa) vai vienpavediena (II grupa) DNS, un vīrusi, kuru ģenētiskais materiāls ir vienpavediena (III grupa) vai divpavedienu (IV grupa) RNS.

Dzīvnieku, baktēriju un ciānbaktēriju vīrusiem, kas satur divpavedienu DNS molekulas, ir raksturīgs tāds pats ģenētiskās informācijas realizācijas ceļš, kāds ir visiem šūnu organismiem: DNS transkripcija informācijas RNS un sekojošā informācijas RNS translācija olbaltumvielā. Pēc vīrusa DNS iekļūšanas šūnā tajā tiek nomākta šūnas DNS, RNS, kā arī olbaltumvielu sintēze un šūnas biosintēzes aparāts pakļaujas vīrusa ģenētiskā materiāla kontrolei. Visu notiekošo procesu var nosacīti iedalīt sākuma, vidējos un vēlajos procesos.

Pēc iekļūšanas šūnā vīrusa DNS vispirms realizē savas heterokatalītiskās funkcijas: no noteiktiem DNS posmiem (gēniem) transkribējas (sākumā ar šūnas fermentu piedalīšanos) informācijas RNS, kuras saistās ar šūnas ribosomām un, izmantojot šūnas olbaltumvielu sintēzes aparātu, translējas, veidojot tā saucamās «agrīnās» vīrusu olbaltumvielas. Pie tām pieder fermenti, kas piedalās vīrusa DNS replikācijā un transkripcijā (DNS-polimerāzes un RNS-polimerāzes, ligāze); olbaltumvielas, kas bloķē šūnas nukleīnskābju un olbaltumvielu sintēzi; nukleāzes, kas noārda šūnas nukleīnskābes. T-pāru fāgiem pie agrīno olbaltumvielu grupas pieskaita arī fermentus, kas piedalās specifiska fāga nukleotīda — dezoksimetilcitidīntrifosfāta — sintēzē, un glikoziltransferāžu

grupu — fermentus, kas katalizē glikozes pievienošanos dažām šī nukleotīda oksimetilgrupām. Pēc agrīno olbaltumvielu izveidošanās var sākties fāgu DNS replikācija, t. i., izpausties fāgu DNS autokatalītiskā funkcija.

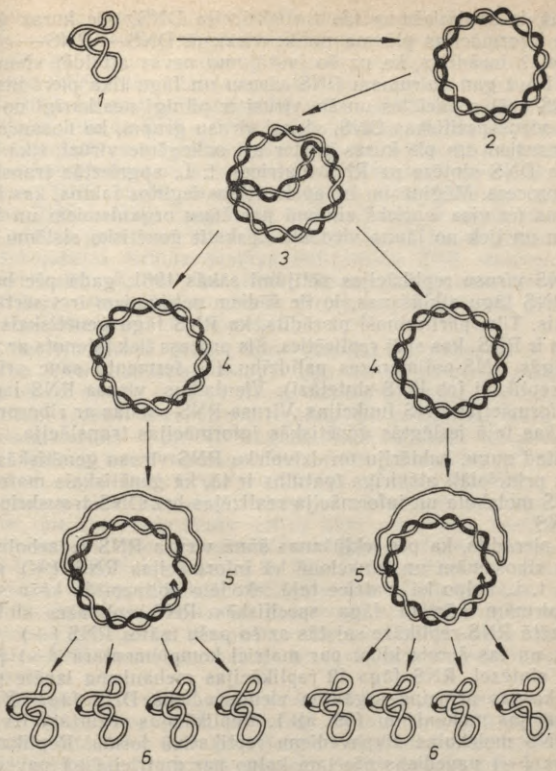
Tātad pirms vīrusu DNS replikācijas inficētajā šūnā noris vairāki vīrusam specifiski biosintētiski procesi, kuru mērķis ir, pirmkārt, nomākt šūnas olbaltumvielu un nukleīnskābju sintēzi un, otrkārt, radīt apstākļus vīrusu DNS replikācijai un vīrusu struktūras olbaltumvielu sintēzei. Šajā posmā, ko sauc par «slēpto» un kura ilgums dažādiem vīrusiem ir dažāds (stundas — dzīvnieku vīrusiem, kas vairojas lēni, un nedaudzas minūtes — dažiem fāgiem), šūnā nenotiek redzamas izmaiņas. Apmēram slēptā perioda vidū sākas vīrusa DNS sintēze. DNS replikācija notiek pēc puskonservatīvā mehānisma. (Puskonservatīvā mehānisma principu šūnu organismiem postulēja Dž. Votsons un F. Krīks.) Pēc tam kad tiek sasniegts zināms daudzums vīrusa DNS, agrīno olbaltumvielu sintēze tiek pārtraukta un sākas intensīva vēlīno olbaltumvielu sintēze. Galvenās vēlīnās olbaltumvielas ir vīrusa apvalka struktūras olbaltumvielas. Pie tām pieskaitāms arī fāgu lizocīms.

Tātad vīrusu sastāvdaļas (DNS un olbaltumvielas) inficētā šūnā sintezējas atsevišķi un gandrīz paralēli (mazliet vēlāk sākas struktūras olbaltumvielu sintēze). Vīrusu attīstības ciklu noslēdz atsevišķo vīrusa sastāvdaļu apvienošanās un nobriedušo vīrusu izziešana no šūnas.

Tālāk apskatīsim vīrusu vienpavediena DNS molekulu replikāciju. Pie šādiem vīrusiem pieskaitāmi mazie DNS dzīvnieku vīrusi (parvovīrusu grupa, adeno-asociētie vīrusi) un fāgi (ØX 174, fd, M13, S13). Vispilnīgāk šajā vīrusu grupā ir izpētīts fāgs ØX174.

Pētot fāga ØX174 vairošanos šūnā, konstatēja, ka pēc nokļūšanas baktērijā vienpavediena gredzenveida DNS molekula (ērtības labad apzīmēsim to par (+) pavedienu) kalpo par matrici komplementārā (−) pavediena sintēzei. Rezultātā izveidojas fāga ØX174 divpavedienu gredzenveida forma, tā saucamā replikatīvā forma (RF). DNS RF molekulas replikācija notiek pēc klasiskā puskonservatīvā Votsona—Krīka mehānisma, tāpēc slēptā perioda agrīnajā stadijā RF molekulu skaits strauji pieaug, t. i., notiek simetrisks DNS replikācijas process. Pēc tam kad sintezēto fāga galviņas olbaltumvielu subvienību skaits sasniedz zināmu līmeni, sākas DNS asimetriskā replikācija. Šajā gadījumā kā matrice kalpo tikai (−) pavediens, uz kura sintezējas komplementārais (+) pavediens, pie tam uz viena (−) pavediena var vienlaikus sintezēties vairāki (+) pavedieni. No (−) pavediena atdalījušies (+) pavedieni ieslēdzas olbaltumvielu apvalkā. Līdz ar to noslēdzas nobriedušā fāga ØX174 izveidošanās, kas satur vienpavediena ģenētisko materiālu. Fāga ØX174 vairošanās vispārējā shēma parādīta 89. attēlā*.

* Nesen konstatēts, ka parvovīrusos DNS var būt gan (+), gan (−) pavedienu veidā.



89. att. Fāga ∅ X174 vairošanās shēma:
1 — fāga ∅ X174 vienpavediena gredzenveida DNS molekula vai (+) pavediens; 2 — fāga ∅ X174 DNS molekulas replikatīvā forma (RF); 3 — simetriskā puskonservatīvā RF molekulas replikācija agrīnās infekcijas stadijā; 4 — jaunās RF molekulas; 5 — RF molekulas asimetriskā replikācija vēlīnajā infekcijas stadijā (kā matrice funkcionē tikai komplementāri sākuma pavedieni, kas apzīmēti kā (—) pavedieni); 6 — sintezētie (+) pavedieni (pēc *Stent*, 1974; *Fraenkel—Conrat*, 1972)

Tālāk apskatīsim, kā notiek to vīrusu vairošanās, kuru ģenētiskais materiāls ir vienpavediena RNS molekula (III grupa). Pie šīs grupas pieder vairums augu vīrusu, daudzi dzīvnieku vīrusi un grupa sīko bakteriofāgu. Tūlīt pēc RNS vīrusu atklāšanas radās jautājums par to replikāciju. Vai vīrusu RNS var replicēties jeb

sākumā ir nepieciešama tās transkripcija DNS, pēc kuras ģenētiskās informācijas plūsma notiks virzienā DNS⟶RNS⟶olbaltumviela? Izrādījās, ka uz šo jautājumu nevar atbildēt viennozīmīgi. Kaut gan vairumam RNS vīrusu un fāgu tika pierādīts, ka to RNS spēj replicēties un šie vīrusi ir pilnīgi neatkarīgi no jebkādas vīrusspecifiskas DNS, vienai vīrusu grupai, ko nosauca par retravīrusiem un pie kuras pieder arī onkogēnie vīrusi, tika konstatēta DNS sintēze uz RNS matrices, t. i., apgrieztās transkripcijas process. Mēģināsim īsi apskatīt šos iegūtos faktus, kas krasi atšķiras no visa iepriekš zināmā par šūnu organismiem un DNS fāgiem un liek no jauna viedokļa apskatīt ģenētisko sistēmu evolūciju.

RNS vīrusu replikācijas pētījumi sākās 1961. gadā pēc baktēriju RNS fāgu atklāšanas, jo tie šādiem pētījumiem ir visērtākais modelis. Tika pārliecinoši pierādīts, ka RNS fāgu ģenētiskais materiāls ir RNS, kas spēj replicēties. Šis process tiek īstenots ar RNS atkarīgās RNS-polimerāzes palīdzību (šo fermentu sauc arī par RNS-replikāzi jeb RNS-sintetāzi). Vienlaikus vīrusa RNS izpilda arī informācijas RNS funkcijas. Vīrusa RNS saistās ar ribosomām, un sākas tajā ieslēgtās ģenētiskās informācijas translācija.

Tātad augu, baktēriju un dzīvnieku RNS vīrusu ģenētiskās sistēmas principiāli atšķirīga īpatnība ir tā, ka ģenētiskais materiāls ir RNS molekula un informācija realizējas bez DNS transkripcijas uz RNS.

Ir pierādīts, ka pēc iekļūšanas šūnā vīrusa RNS iedarbojas uz šūnas ribosomām un funkcionē kā informācijas RNS (+) pavediens, t. i., kalpo kā matrice tajā iekodēto polipeptīdu ķēžu sintēzei, pirmām kārtām fāga specifiskās RNS-replikāzes sintēzei. Sintezētā RNS-replikāze saistās ar šo pašu mātes RNS (+) pavedienu, un tas šoreiz kļūst par matrici komplementārā (−) pavediena sintēzei. RNS fāga f2 replikācijas mehānisma izpēte parādīja, ka tas principā atgādina vienpavediena DNS fāga ∅X174 replikācijas mehānismu (89. att.). Replikācijas rezultātā izveidojās RNS molekulas divpavedienu replikatīvā forma. Replikatīvās formas (−) pavediens pēc tam kalpo par matrici (+) pavediena sintēzei, pie tam uz replikatīvās formas vienlaikus notiek vairāku (+) pavedienu sintēze.

Vēlāk pierādīja, ka arī dažiem vienkāršajiem RNS vīrusiem (dzīvnieku un augu pikornovīrusiem u. c.) virionu RNS ir informācijas (+) pavediena veidā, t. i., šūnas ribosomās tā var tieši translēties olbaltumvielās.

Sarežģītāku augu un dzīvnieku vīrusu (miksovīrusu, paramiksovīrusu, rabdovīrusu u. c.) RNS molekula visticamāk ir komplementāra (−) pavediena veidā, uz kura sākumā sintezējas informācijas (+) pavediens, bet pēc tam no tā notiek translācija.

Tātad RNS vīrusos viena un tā pati RNS molekula ir gan ģenētiskais materiāls (analoģiski šūnu organismu un DNS vīrusu DNS), gan arī informācijas RNS. Pirmajā gadījumā tā ir matrice

komplementāru polinukleotīdu ķēžu sintēzei (replikācijas process), otrajā — matrice polipeptīdu ķēžu sintēzei (translācijas process).

1970. gadā grupai onkornovīrusu konstatēja fermentu — RNS atkarīgu DNS-polimerāzi (apgriezto transkriptāzi) —, kas spēj sintezēt DNS, kā matrici izmantojot vīrusu RNS. Rezultātā sākumā izveidojas hibrīda RNS—DNS molekula. Pēc hibrīda RNS molekulas fermentatīvas sašķelšanas uz DNS molekulas kā matrices sintezējas komplementārs provīrusa DNS pavediens; izveidotā divpavedienu DNS molekula spēj ieslēgties saimniekšūnas genomā. Posms RNS⟶DNS (apgrieztā transkripcija) ir nepieciešams ne tikai vīrusa ģenētiskā materiāla integrēšanai šūnas genomā, bet arī sekojošajai viriona sastāvā ietilpstošās RNS sintēzei (tiešā transkripcija). Katrā ziņā RNS vīrusu grupā konstatētais apgrieztās transkripcijas process ir vēl viens jauns vīrusu ģenētiskā aparāta funkcionēšanas moments.

Ceturtajā vīrusu grupā, kurā ģenētiskais materiāls ir divpavedienu RNS molekulas, ietilpst gan dzīvnieku (reovīrusi), gan augu vīrusi (brūču audzēju vīruss, tomātu pundurības vīruss). Šamērā labi izpētīti ir reovīrusu replikācijas mehānismi, kuru ģenētiskais materiāls — no 10 fragmentiem sastāvoša divpavedienu RNS. Virionā ir arī vīrusspecifiskā RNS-polimerāze (RNS-transkriptāze), kura (pēc vīrusa iekļūšanas šūnā un tā daļējas atbrīvošanās no olbaltumvielām) aktivējas un veic informācijas RNS sintēzi, pie tam nolasīšana notiek tikai no vienas vecāku RNS molekulas, t. i., pēc konservatīvā mehānisma. Sintezētās informācijas RNS molekulas saistās ar šūnas ribosomām un translējas, izveidojot vīrusspecifiskas olbaltumvielas. Divpavedienu meitas RNS molekulu sintēze notiek asinhroni: sākumā uz mātes RNS matrices sintezējas tai komplementāri pavedieni, kas pēc tam kļūst par otra RNS pavediena matrici, un izveidojas divpavedienu RNS molekulas.

Vairumam dzīvnieku, augu un baktēriju vīrusu komponenti sintezējas šūnas citoplazmā; cianofāgi vairojas noteiktā šūnas citoplazmas vietā, kuru sauc par virogēno stromu. Dažu vīrusu nukleīnskābju sintēze un viriona montāža notiek kodolā, bet vīrusu olbaltumvielu sintēze — citoplazmā (adenovīrusiem).

Vīrusu šūnas eksistences posms noslēdzas ar viriona veidošanos no sintezētajiem vīrusa komponentiem (nukleīnskābes un olbaltumvielām), kas sakārtojas tiem raksturīgā noteiktā ģeometriskā struktūrā. Vienkāršajiem augu, baktēriju un mazo dzīvnieku vīrusiem tas ir spontāns process, kas notiek pēc pašmontāžas principa. Pašmontāža sākas brīdī, kad vīrusa komponenti šūnā sasniedz zināmu daudzumu. Sarežģīto vīrusu, piemēram, T-pāru fāgu, montāžas pētījumos noskaidrots, ka daudzas vīrusa formēšanās stadijas var notikt tikai ar noteiktu vīrusa fermentu piedalīšanos.

Pēc tam kad vīrusu montāža ir pabeigta, tie atstāj šūnu. Šis process dažādiem vīrusiem ir atšķirīgs. Nobriedušie DNS fāgi, šūnai lizējoties, atbrīvojas. Lizēšanās notiek ar fāga lizocīmu. RNS

fāgu, kuru skaits šūnā sasniedz 10 000, atbrīvošanās arī notiek, šūnai lizējoties, kaut gan lizējoši fermenti šeit nav konstatēti. *Herpes* vīrusa grupas virioni pēc nobriešanas iekļūst citoplazmas vakuolās un ar to palīdzību tiek izvadīti no šūnas. Sīkie DNS fāgi (f1, fd, M13) pēc nobriešanas izdalās no šūnas cauri šūnapvalkam, un tas neizraisa šūnas bojāeju. Visbeidzot, augu vīrusi pēc nobriešanas paliek šūnā tik ilgi, kamēr tās šūnapvalks kaut kādā veidā tiek ievainots.

Šis īsais vīrusu darbības apskats šūnā liecina par to, ka vīrusi ļoti aktīvi izmanto šūnas metabolisko aparātu, pirmām kārtām olbaltumvielas sintezējošo sistēmu. Liela vispārbioloģiska nozīme ir vīrusos konstatētajai ģenētiskā aparāta dažādajai organizācijai un funkcionēšanai: RNS kā ģenētiskā materiāla izmantošana un vai nu transformācijas posma no DNS uz RNS izslēgšana, vai arī ģenētiskās informācijas nodošana no RNS uz DNS, t. i., apgrieztā transkripcija; nukleīnskābju replikatīvo formu veidošana, realizējot vienpavediena nukleīnskābju informāciju; nukleīnskābes replikācija pēc konservatīvā tipa.

Visiem iepriekš aprakstītajiem vīrusiem ir raksturīga autonoma eksistence šūnā. Tomēr vīrusa un saimnieka šūnas mijiedarbības pamatā var būt ne tikai vīrusa ģenētiskā neatkarība no šūnas. Dažiem dzīvnieku, baktēriju un zilaļģu vīrusiem ir pierādīts cits mijiedarbības tips, kam raksturīga vīrusa funkciju nomākšana (replikācijas, transkripcijas un translācijas) un vīrusu ģenētiskā materiāla (pilnīga vai daļēja) ieslēgšana šūnas genomā. Šajā gadījumā vīruss šūnā ir neaktīvs, tā eksistence ir apslēpta un vīruss kļūst par šūnas ģenētiskā materiāla daļu.

Vīrusu izcelšanās hipotēzes

Jautājums par vīrusu izcelšanos vēl pilnībā nav noskaidrots. Vairums virusologu domā, ka vīrusi ir polifilētiska grupa, kurā apvienotajām daļiņām ir daudzas līdzīgas īpašības, bet dažāda izcelšanās. Ir iespējami trīs dažādi vīrusu izcelšanās ceļi.

1. Vīrusi — primitīvas pirmšūnu dzīvības formas.
2. Vīrusi — regresīvas mikroorganismu evolūcijas produkti, kuri ir pārgājuši uz parazitāru dzīves veidu.
3. Vīrusi — formas, kas radušās no šūnu ģenētiskā materiāla fragmentiem un kuru attīstība notikusi pa īpatnēju evolūcijas ceļu.

Uzskatīt vīrusus par primitīvām pirmšūnu dzīvības formām, tās sākumu, ir diezgan vilinoši, jo no tā izriet iespēja secīgi un ārēji loģiski izskaidrot dzīvības formu evolūcijas ceļu: pirmšūnu dzīvība⟶dzīvība uz prokariotās šūnas organizācijas bāzes⟶dzīvība uz eikariotās šūnu organizācijas bāzes. Tomēr vismaz divi iemesli neļauj uzskatīt vīrusus par pašām primitīvākajām pirmšūnu dzīvības formām. Vīrusu replikācija var notikt tikai dzīvās

šūnās, t. i., vīrusiem ir nepieciešama gatava funkcionējoša metabolisma sistēma, kuru tie iegūst no šūnām. Vīrusu vairošanās ārpus šūnas pirmatnējā, pat pašā sarežģītākajā organiskajā vidē ir diezgan neticama, jo jebkuras sarežģītības barotne tomēr nespēj funkcionēt kā vīrusiem nepieciešamā metabolisma sistēma. Bez tam vīrusu ķīmiskā sastāva un ģenētiskā aparāta organizācijas pētījumi liecina, ka ne ķīmiskā ziņā, ne arī ģenētiskā materiāla struktūras īpatnību ziņā vīrusi salīdzinājumā ar šūnu organismiem nav uz primitīvāka līmeņa: to nukleīnskābēm ir tas pats nukleotīdu sastāvs, vīrusi izmanto šūnu organismiem analoģisku ģenētisko kodu, vīrusu olbaltumvielu translācijas process neatšķiras no baktēriju translācijas, jo vīrusi izmanto šūnas translācijas aparātu.

Jau sen pastāv uzskats, ka vīrusi ir parazitāras formas, kas radušās ilgstošas un dziļas šūnu mikroorganismu degradācijas procesā, tiem pārejot uz obligātu šūnu parazītismu un tādēļ zaudējot visas šūnu uzbūves īpatnības. Par labu šādam uzskatam liecina tas, ka starp vissarežģītāko vīrusu (piemēram, baku vakcīnas vīrusu) organizācijas līmeni un primitīvākajiem šūnu parazītiem (*Chlamydia* un *Mycoplasma* ģints baktērijas) nav dziļas būtiskas atšķirības. DNS ģenētiskās informācijas apjoms baku vakcīnas vīrusam ir 1/6 daļa no tās informācijas, kas ir hlamīdiju DNS, un apmēram 1/20 daļa no *E. coli* DNS informācijas (salīdzināšanai — vīrusa-satelīta ģenētiskā materiāla informācija ir tikai 1/200 daļa baku vakcīnas vīrusa informācijas). Vienkāršāko RNS fāgu genoms sastāv no trim gēniem. Baku vakcīnas vīrusa DNS satur apmēram 200 gēnu, *E. coli* DNS — ap 3000 gēnu. Ir aprēķināts, ka baktēriju šūna satur apmēram 0,001 daļu no tā DNS daudzuma, kas ir zīdītāju šūnas kodolā.

Tātad, ja mēs par organizācijas līmeni spriežam pēc organisma ģenētiskās informācijas apjoma, tad starpība starp dažādu vīrusu (vīruss-satelīts — baku vakcīnas vīruss) un dažādu šūnu organismiem (baktēriju šūna — dzīvnieku šūna) ir daudz lielāka nekā starpība starp augsti organizētiem vīrusiem un baktērijām — obligātiem šūnu parazītiem (baku vakcīnas vīruss — parazītiska mikoplazma). Varam pieņemt, ka mikoplazmu tipa baktēriju organismu evolūcijas gaita līdz vīrusiem sastāvēja no sekojošiem etapiem.

1. Enerģijas ģenerācijas sistēmas zudums.
2. Sava translācijas aparāta zudums (ribosomu, transporta RNS un attiecīgo fermentu zudums). Šai formai tuvs ir lielais, vissarežģītāk uzbūvētais DNS baku vakcīnas vīruss.
3. Elementārās membrānas sintēzes spēju zudums.

Kaut gan šī shēma ir abstrakta un tāpēc viegli apstrīdama, tomēr iespēja, ka šādā ceļā varēja izveidoties sarežģītās uzbūves vīrusi (baku vakcīnas tipa), šķiet diezgan ticama.

Tālākā vīrusu evolūcija varēja notikt divos virzienos: DNS ieslēgtās ģenētiskās informācijas samazināšanas virzienā (mazie vīrusi, kas satur divpavedienu DNS) un sekojošā informācijas

uzglabāšanā nelielās vienpavedienu DNS molekulās; otrs virziens — vīrusu replikācijas procesu vienkāršošana, izslēdzot transkripcijas posmu no DNS uz RNS un kā ģenētisko materiālu izmantojot divpavedienu RNS. Tālāk tikai vienkāršo šīs formas materiāla saglabāšanu vīrusā (vienpavediena RNS molekulas veidā).

Vissvarīgākie posmi šajā vīrusu evolūcijas hipotētiskajā ceļā ir citoplazmas membrānas zaudēšana un RNS kā ģenētiskā materiāla izmantošana.

Trešā vīrusu rašanās iespēja — to izveidošanās no šūnu komponentiem. Uzskata, ka vīrusi ir saimnieka šūnas gēnu grupa, kas atdalījusies no šūnas genoma, zaudējusi šūnas kontroli un ieguvusi spēju eksistēt autonomi. Šim uzskatam par labu liecina tas, ka dažu vīrusu un saimnieka šūnu DNS tiešām ir radniecīgas. Arī dažu tā saucamo mēreno fāgu spēja integrēt it kā apstiprina vīrusu rašanās iespēju integrācijai pretējā procesā. Ievērojami vēlākā stadijā varēja izveidoties olbaltumvielu aizsargapvalks un pārējās vīrusu olbaltumvielas.

Tādā gadījumā RNS vīrusi varēja rasties no saimnieka informācijas RNS fragmentiem, kuri pēc tam kaut kādā veidā ir ieguvuši olbaltumvielu apvalku un spēju replicēties.

Kas ir vīrusi

Vīrusu krasā atšķirība no visām citām zināmajām dzīvības formām radīja jautājumu: vai tos var uzskatīt par dzīviem organismiem? Galvenās grūtības vīrusu iedalīšanai «dzīvajā» vai «nedzīvajā» rada tas, ka nav precīzi noformulēts, ko sevī ietver jēdziens «dzīvs», t. i., šim iedalījumam nav tā saucamā izejas punkta.

Mūsdienās pieņemtais dzīvības jēdziena apzīmējums, kas balstās uz pēdējiem zinātnes sasniegumiem, attiecināms uz šūnas organizāciju. Salīdzinot visu par vīrusiem zināmo ar šo dzīvības apzīmējumu, kļūst acīm redzams tas, ka vīrusiem trūkst vairāku dzīvībai raksturīgu īpašību. Bet vīrusi taču ir bezšūnas formas.

Vai tiešām dzīvība ir ieslēgta tikai šūnas šaurajos rāmjos, jeb tā ir ievērojami daudzveidīgāka, par ko liecina vīrusu eksistence? Kāda tad šajā gadījumā ir zemākā robeža, t. i., tas īpašību minimums, kas ir nepieciešams un pietiekams dzīvības īpašību izpausmei?

Vai mēs neesam kādas dogmas upuri, kura radās, pateicoties labajām sekmēm «šūnas dzīvības» izpētē, un vai vīrusi neliek apšaubīt šo radušos dogmu?

Ir izveidojusies situācija, kas atgādina ķēdes reakciju, kad katrs jautājums izraisa nevis atbildi, bet nākošo jautājumu. Jādomā, ka atbildes uz šiem jautājumiem dos tālākā bioloģijas zinātņu attīstība.

Авакян А. А., Кац Л. Н., Павлова И. Б. Атлас анатомии бактерий, патогенных для человека и животных. — М.: Медицина, 1972.
Атабеков И. Г. Реализация генетической информации и вирусных РНК. — М.: Наука, 1972.
Балашова В. В. Микоплазмы и железобактерии. — М.: Наука, 1974.
Воробьева Л. И. Пропионовокислые бактерии и образование витамина B_{12}. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976.
Гельман Н. С., Лукьянова М. А., Островский Д. И. Мембраны бактерий и дыхательная цепь. — М.: Наука, 1972.
Горленко В. М., Дубинина Г. А., Кузнецов С. И. Экология водных микроорганизмов. — М.: Наука, 1977.
Громов Б. В. Ультраструктура сине-зеленых водорослей. — Л.: Наука, 1976.
Гусев М. В. Биология сине-зеленых водорослей. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968.
Гутина В. Н. Биохимия анаэробного разложения углеводов. — М.: Наука, 1974.
Дэгли С., Никольсон Д. Метаболические пути. — М.: Мир, 1973.
Егоров Н. С. Основы учения об антибиотиках. — М.: Высшая школа, 1969.
Жизнь растений. — М.: Просвещение, 1974. — Т. I.
Заварзин Г. А. Литотрофные микроорганизмы. — М.: Наука, 1972.
Заварзин Г. А. Фенотипическая систематика бактерий. — М.: Наука, 1974.
Иерусалимский Н. Д. Основы физиологии микробов. — М.: Наука, 1963.
История биологии. — М.: Наука, 1972. — Т. 1.; 1975. — Т. 2.
Клюйвер А., ван Ниль К. Вклад микробов в биологию. — М.: ИЛ, 1959.
Кондратьева Э. Н. Фотосинтезирующие бактерии и бактериальный фотосинтез. — М., 1972.
Мейнелл Г. Бактериальные плазмиды. — М.: Мир, 1976.
Метаболизм бактерий / Под ред. И. Гунзалуса, Р. Станиера. — М.: ИЛ, 1963.
Молекулярная микробиология. — М.: Мир, 1977.
Опарин А. И. Проблема происхождения жизни. — М.: Знание, 1976.
Работнова И. Л. Общая микробиология. — М.: Высшая школа, 1966.
Роуз Э. Химическая микробиология. — М.: Мир, 1971.
Рубин Б. А., Гавриленко В. Ф. Биохимия и физиология фотосинтеза. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977.
Рэкер Э. Биоэнергетические механизмы. — М.: Мир, 1967.
Скулачев В. П. Аккумуляция энергии в клетке. — М.: Наука, 1969.
Финеан Дж., Колмен Р., Мигелл Р. Мембраны и их функции в клетке. — М.: Мир, 1977.

Френкель-Конрат Х. Химия и биология вирусов. — М.: Мир, 1974.
Фробишер М. Основы микробиологии. — М.: Мир, 1965.
Шапошников В. Н. Физиология обмена веществ микроорганизмов в связи с эволюцией функций. — М.: Изд-во АН СССР, 1960.
Шлегель Г. Общая микробиология. — М.: Мир, 1972.
Bergey's Manual of Determinative Bacteriology. — Baltimore: the Wiliams a. Wilkins company, 1974.
Broda E. The evolution of the bioenergetic processes. — Oxford: Pergamon Press, 1975.
Lechevalier H. A., Pramer D. The microbes. — Philadelphia; Toronto: J. B. Lippincott company, 1971.

SATURS