

## Экологические аспекты научного наследия С. Н. Виноградского (из истории экологии микроорганизмов)

© 2013. Н. Н. Колотилова, к.б.н., доцент,  
Московский государственный университет  
им. М. В. Ломоносова,  
e-mail: kolotilova@mail.ru

Обсуждаются экологические проблемы, затронутые в исследованиях великого русского микробиолога С. Н. Виноградского (1856–1953), начиная от влияния внешних факторов на *Mycoderma vini*, экофизиологии серо- и железобактерий, глобального значения хемосинтеза, экологии бактерий круговорота азота и кончая работами по микробиологии почвы французского периода жизни учёного. Подчёркивается концептуальный характер речи «О роли микробов в общем круговороте жизни» (1896) и доклада на I Международном съезде франкоязычных микробиологов, ознаменовавшего рождение нового научного направления – экологической микробиологии.

Some ecological problems in the works of the famous Russian microbiologist S. N. Winogradsky (1856–1953), from the action of external factors on *Mycoderma vini*, ecophysiology of sulfur and iron bacteria, discovery of chemosynthesis and ecology of bacteria of the cycle of nitrogen and up to the works on soil microbiology executed in France. The conceptual character of the famous speech «On the role of microbes in the cycle of life» (1896) and of the conference on the I International Congress of French – language microbiologists is signed.

Ключевые слова: экология микроорганизмов, микробиология почвы, хемосинтез, история биологии, С. Н. Виноградский

Keywords: microbial ecology, soil microbiology, chemosynthesis, history of biology, S. N. Winogradsky

С именем великого русского микробиолога и естествоиспытателя Сергея Николаевича Виноградского (1856–1953), оказавшего, по словам академика Г. А. Заварзина, наибольшее влияние на развитие мировой науки в XX веке [1], связаны эпохальные события в истории микробиологии: открытие хемосинтеза и создание экологии микроорганизмов. Эти события всё глубже уходят в историю. Более 125 лет прошло с тех пор, как С. Н. Виноградским была высказана идея окисления бактериями неорганических соединений [2]; 75 лет назад в программном докладе на I Конгрессе франкоязычных микробиологов в Париже (1938) им были сформулированы основные положения «экологической микробиологии» [3]. В этом году исполнилось 90 лет со дня открытия (23 мая 1923 г.) Сельскохозяйственного, или Почвенного филиала Пастеровского института, в котором С. Н. Виноградский работал последние 30 лет жизни, а также 60 лет со дня смерти учёного. Несмотря на стремительное развитие микробиологии, концепции С. Н. Виноградского не устаревают, а интерес к его трудам свидетельствует об их востребованности [4, 5]. Поэтому представляется уместным оглянуться на-

зад и ещё раз обсудить вклад С. Н. Виноградского в развитие экологии микроорганизмов. Поскольку о жизненном пути учёного написаны прекрасные книги [6, 7], биографические сведения в этой статье будут опущены.

Начиная с самых ранних исследований, работы С. Н. Виноградского отличаются большой «экологичностью». Уже первая научная работа «О влиянии внешних условий на развитие *Mycoderma vini*» (1883), выполненная в лаборатории А.С. Фаминцына в Петербургском университете, легко может быть отнесена к категории «Организм и среда». В ней были поставлены задачи: 1) найти точный метод для изучения влияния внешних условий на развитие низших грибов (дрожжей рода *Mycoderma*); 2) исследовать, в какой мере остаётся постоянной форма клеток этого организма при разнообразных условиях питания. Исследование было во многом инспирировано классическими работами Л. Пастера (напомним, впервые показавшего огромную роль «бесконечно малых» в природе) и в определённой мере стало их продолжением. Важно отметить методологические принципы (они тоже шли от Пастера), обусловившие успех экспериментов. Это обязательное сравнение с контролем

(причём в каждом опыте, как отмечал Виноградский, он всегда изменял лишь один параметр, что позволяло получать чёткий ответ на вопрос задачи). Большое значение также имела работа с потомством одной клетки (образ чистой культуры) и микроскопические наблюдения в течение всего периода роста организма, что позволяло вовремя уловить характерные изменения его морфологии и избежать запутанной картины, которую часто наблюдали учёные того времени. Наконец, важно отметить использование протока среды, который больше соответствовал природным условиям роста (в источнике или, скажем, в микробном сообществе, где продукты обмена одного организма служат субстратом для другого), чем периодическое культивирование, при котором нормальный рост организма осложняется исчерпанием субстратов, накоплением нередко токсичных продуктов обмена, изменением физико-химических условий и т. д.

Опыты Виноградского по физиологии питания *M. vini* показали, что организм нуждается в магнии, что калий не может быть заменен цезием, и т. д., позволив исправить некоторые ошибочные представления современников (К. Негели) о питательных потребностях гриба. Уместно напомнить, что роль многих элементов, в частности металлов, в метаболизме микробов была ещё практически неизвестна. Результаты работы Виноградского могли быть полезны для составления рецептов питательных сред; эта область микробиологии, связанная с именем сотрудника Л. Пастера Ж. Ролена, только начинала развиваться. С. Н. Виноградский также отметил различия роста дрожжей в аэробных и анаэробных условиях – тема, получившая впоследствии широкое развитие, например, в трудах М. Н. Мейселя (1950). Итак, можно сказать, что уже первое исследование С. Н. Виноградского, дошедшее до нас лишь в виде протокола заседания Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей и реферата в журнале, дало новые и важные данные в отношении экофизиологии дрожжей.

В качестве небольшого отступления хочется отметить, что, хотя С. Н. Виноградский отмечал своё увлечение в студенческие годы работами прежде всего Л. Пастера, круг учёных, повлиявших на становление его интересов, в том числе экологических, был шире. Виноградский был младшим современником В. В. Докучаева и П. А. Костычева, оценивших важную роль в почве микробных процессов, он знал работы французских агрохи-

миков, прежде всего Ж. Б. Буссенго, внесшего большой вклад в учение о круговоротах элементов. Наконец, непосредственный учитель С. Н. Виноградского А. С. Фаминцын, основоположник физиологии растений в России, внёс вклад в развитие многих научных направлений, от биоэнергетики растений до почвенной микробиологии.

Следующий этап научной деятельности Виноградского, по окончании Петербургского университета, проходил в Страсбурге, в лаборатории крупного миколога А. Де Бари. Выбор лаборатории был не случаен. Как писал Д. М. Новогрудский [8], после занятий у Фаминцына Виноградский был блестяще подготовлен по физиологии растений и вряд ли мог многому научиться за границей. Но что действительно как нельзя лучше могло дополнить его эрудицию – это солидная школа по морфологии и истории развития низших организмов; такой школой и была лаборатория А. Де Бари.

Первым вопросом, которым занялся Виноградский в лаборатории Де Бари, был вопрос о плеоморфизме ряда нитчатых бактерий, представление о котором отстаивал В. Цопф. В результате кропотливых исследований Виноградский описал морфологию нескольких родов бесцветных и пурпурных серных бактерий (причём охарактеризованные им таксоны выдержали испытание временем и до сих пор фигурируют в систематике бактерий), блестяще опровергнув взгляды плеоморфистов. Убеждённым защитником мономорфизма Виноградский выступал до конца жизни.

Успеху работы способствовала разработка методологического подхода: уже в первых исследованиях по серобактериям Виноградским был введён экологический принцип их культивирования. Бактерии культивировали на предметных стёклах (аналог микрокамеры) с часто сменявшейся средой, в качестве которой использовалась вода из серного источника, где они росли. Много лет спустя Виноградский отмечал: «Итак, поведение серобактерий прослеживалось визуально в течение месяцев в нормальных экологических условиях – в их естественной среде, а не в каких-либо бактериальных средах, способных вызвать физиологический артефакт» [9, с. 28]. «Экологический принцип, следовательно, является обязательным, когда требуется установить нормальную морфологию элементарного вида» [9, с. 80]

Заслуживает внимания и создание С. Н. Виноградским модели сероводородного источника (с помощью лотка и двух бутылей), а также знаменитой «колонки Виноградского» –

микрокосма, в котором развиваются микробиологические процессы, характерные для природного водоёма.

Наиболее важное открытие было сделано при наблюдении за появлением и исчезновением серы в клетках серобактерий. Аналогия с поведением запасных веществ в клетках водорослей, изучавшихся в лаборатории Фаминцына, натолкнула Виноградского на чрезвычайно смелую и новую идею о сере как запасном веществе и соединениях серы как источнике энергии для бактерий, об окислении неорганических соединений как особом типе дыхания.

С. Н. Виноградский не только разгадал загадку способа существования и причину накопления серы в клетках бактерий, но и правильно ответил на вопрос об их функции в природных процессах, показав, что серобактерии окисляют сероводород, а не образуют его, как считали современники (например, французский учёный Оливье). Известный французский биохимик Э. Дюкло высоко оценил работу Виноградского по серобактериям, посвятив ей большой аналитический обзор в Анналах института Пастера.

Стоит отметить, что Виноградским был обследован ряд серных источников в Германии и Швейцарии, и это было одно из первых в истории планомерное экологическое исследование микробиоты серных источников. «Я посетил четыре сероводородных источника: один в Базенском округе – Бад-Лангенбрюкен, другие три в Швейцарии, близ озера Тун, <...>, посещение последних дало мне особенно много», – писал С. Н. Виноградский [9, с. 40]. «Две описанные бактерии [*Thiothrix* и *Beggiatoa*. – Н. К.] избирают различные места обитания: в то время как белая плёнка (барежина), встречающаяся в сероводородных водах, имеющих илистое дно, состоит почти исключительно из нитей *Beggiatoa*, быстро текущие сероводородные источники с каменистым ложем (какие встречаются в Швейцарии) населены различными видами *Thiothrix*, прекрасно приспособленными к этим условиям. Все гальки покрыты как бы белым плюшем, сотканным из пучков и султанов этих бактерий» [9, с. 127].

Выводы об окислении неорганических веществ (аноргоксидации), сделанные Виноградским на серобактериях, были, в целом, подтверждены на железобактериях. Это позволило оценить не только их тип метаболизма, но и экологическую роль в природе.

На следующем этапе исследований С. Н. Виноградского, уже в Цюрихе, изучение бак-

терий нитрификаторов позволило выявить и доказать не только использование ими соединений азота как источников энергии, но и автотрофию; способность к автотрофии впервые была обнаружена у нефотосинтезирующих организмов. За этим последовал знаменательный экологический вывод: «Органическое вещество на земном шаре образуется при жизнедеятельности живых существ не только в процессе фотосинтеза, но и в процессе хемосинтеза» [9, с. 169]. Во времена Виноградского такая возможность представлялась малозначительной, минорной; это не удивительно, поскольку часто хемолитотрофы находятся в конце микробной трофической цепи деструкции и минерализации органического вещества. Однако столетие спустя предвидение Виноградского нашло совершенно неожиданное подтверждение: в 1980-х гг. на дне океана были открыты знаменитые подводные оазисы, населённые серобактериями, метанотрофами и другими бактериями, играющими роль первичных продуцентов не только в микробном сообществе, но и поддерживающими жизнь крупных беспозвоночных (вестиментифер, моллюсков, креветок). Продукция хемосинтетиков в океане оказалась сравнимой с таковой у фототрофов. Подводные луга из нитчатых серобактерий, заметные невооружённым глазом «жемчужины» *Thiomargarita*, гигантские нити *Thioploca*, пересекающие оксиклин и транспортирующие вещества из аэробной зоны в анаэробную и обратно, – всё это свидетельствует о колоссальном значении и масштабах хемосинтеза на Земле. Ещё более глобальной представляется сегодня роль хемолитотрофов в подземной биосфере.

Изучение нитрификации привело С. Н. Виноградского к очень сложной проблеме, которая была, в конечном итоге, решена блестящим открытием возбудителей I и II фазы этого процесса, кооперативные взаимоотношения между которыми очевидны. Ещё более интересные экологические выводы о тонком механизме регуляции процессов круговорота азота в почве были сделаны на основании изучения отношения этих организмов к органическим веществам и азотсодержащим соединениям.

Наконец, при изучении нитрификаторов С. Н. Виноградский выполнил первое в истории сравнительное исследование по распространению микроорганизмов нитрификации в почвах Цюриха, Казани, Токио, а также Явы, Африки, Австралии, Южной Америки. Этим были заложены основы географии почвенных бактерий.

Следующий этап научной деятельности Виноградского, связанный со службой в Императорском институте экспериментальной медицины (ИЭМ) в Петербурге, ознаменовался работами по усвоению бактериями атмосферного азота. Выделение первого свободноживущего азотфиксатора *Clostridium pasteurianum* (1893) позволило замкнуть схему круговорота азота в природе. С речью на эту тему Виноградский выступил в 1894 г. в Москве на IX Съезде русских естествоиспытателей и врачей, а три года спустя на годичном акте ИЭМ он произнёс обобщающую и действительно эпохальную речь «О роли микробов в общем круговороте жизни» [10]. В ней не только были прослежены циклы основных элементов, катализируемые микроорганизмами, но сделан знаменитый вывод об их взаимосвязи. В результате «вся живая материя возстаёт перед нами как одно целое, как один огромный организм, заимствующий свои элементы из резервуара неорганической природы, целесообразно управляющий всеми процессами своего прогрессивного и регрессивного метаморфоза, и наконец отдающий снова всё заимствованное назад мёртвой природе» [10, с. 27]. Эти слова предваряли «Биосферу» В. И. Вернадского.

Научную деятельность С. Н. Виноградского можно условно разделить на два больших периода. Первый из них охватывает исследования, проводившиеся им в Петербургском университете, Страсбурге, Цюрихе, снова в Петербурге в ИЭМ. Второй период начался полтора десятилетия спустя, когда, покинув после революции Россию, Виноградский оказался в конечном итоге в Пастеровском институте во Франции (1922). Директор института Э. Ру предложил ему возглавить Почвенный (Сельскохозяйственный) филиал института Пастера, для организации которого была выбрана принадлежавшая институту усадьба в г. Бри-Конт-Робер под Парижем. Решение Ру было смелым: с приходом Виноградского в институте наряду с традиционной, почти исключительно медицинской тематикой возникло новое – экологическое – направление.

С самого начала работы над созданием почвенной микробиологии как новой науки Виноградский поставил во главу угла проблему метода. В ряде выступлений и статей он констатировал недостаточность методов общей микробиологии, прежде всего метода чистых культур, применительно к микробиологии почвы, отсутствие у почвенной микробиологии своего метода и необходимость исследовать

функции микрофлоры в её естественном состоянии. Так, в докладе, сделанном в Обществе промышленной химии (1924), он отмечал: «Прямое применение к почвенной микробиологии выводов, полученных на чистых культурах, недопустимо. <...> Придерживаясь современного метода, мы никогда не дойдём до выявления роли почвенных микробов в их естественной среде, хотя бы даже опыты с чистыми культурами продолжались века!» [9, с. 405].

В качестве положительного решения Виноградский предложил метод прямого микроскопического анализа почвы, затем метод микробных культур на почве. Введение понятия контрольной, или нормальной, почвы, сравнение микрофлоры разных почв, а также до и после добавления в почву легкоразлагаемых субстратов уже в первые годы французского периода привело к созданию представления об автохтонной и зимогенной микрофлоре.

Особое значение приобрёл метод самопроизвольных культур на пластинках силикагеля, пропитанных тем или иным субстратом, позволивший получать «биологический ответ» почвы. Это позволило создать (и значительно изменить существующее) представление о роли отдельных групп микроорганизмов в почвенном ансамбле, вплотную подводя к понятию микробного сообщества. Наиболее подробно и образно этот метод изложен в докладе Виноградского «Микробиологический анализ почвы» на I Международном микробиологическом конгрессе (Париж, 1930). Идея подхода заключается в следующем: чтобы узнать естественные функции микроорганизма, вместо того чтобы изолировать его в культуру на сложной среде, предлагается внести изолированное химическое вещество в природную смесь микроорганизмов, существующую в данном образце почвы, и посмотреть (через несколько часов или дней, в зависимости от субстрата), какие микроорганизмы будут доминировать первыми. Они и являются возбудителями процесса. Виноградский описывает динамику роста микроорганизмов при добавлении в минеральную среду пептона, аспарагина, крахмала, целлюлозы, формиата, ацетата, этанола, бутирата и т. д. (т. е. полимеров и мономеров, сбраживаемых субстратов и типичных продуктов брожения), картина усложняется сменой доминирующих групп в присутствии и в отсутствии связанного азота. Неоднократно отмечается и сукцессия микроорганизмов. Представленная картина является осознанным прообразом системы трофических цепей микробного сообщ-

щества. Знаменателен заключительный тезис доклада: «Микробное население почвы – это организованный коллектив, который отвечает на воздействие и энергию, приходящие извне, с максимальной отдачей, этот максимум обусловлен принципом разделения труда, который находит выражение в особенностях всех членов этого коллектива». И позднее, в другой работе: «Деятельность микрофлоры не следует представлять себе как сумму индивидуальных процессов, это коллективная, саморегулируемая работа» [9, с. 786]. Понимая своё значение как основоположника новой науки, Виноградский записал в своём дневнике: «В результате моих работ создалась новая ветвь наук, которую я назвал *Microbiologie oecologique*, и ей положено прочное основание» [7, с. 194].

Вместе с немногими учениками (стажёрами Л. Г. Ромеллем, Я. Земецкой, позднее дочерью Еленой) Виноградский исследовал микроорганизмы, выполняющие ключевые процессы в почве: нитрификацию, азотфиксацию, разложение целлюлозы; объектом внимания Е. С. Виноградской стали нитрификаторы активного ила в очистных сооружениях Парижа. Совместно с Я. Земецкой был усовершенствован метод тестирования почвы с использованием в качестве тест-организма азотобактера. Разнообразные модификации этого приёма получили широкое распространение, в частности, в СССР, в лаборатории Е. Е. Успенского. Многие подходы Виноградского получили признание, стали основой многих методов, используемых сегодня в почвенной микробиологии (инициации сукцессии, мультисубстратного тестирования почвенного микроб-

ного комплекса и т. д.), экологизации земледелия и др. Прямым продолжением и развитием экологических идей С. Н. Виноградского стало учение Г. А. Заварзина о «Природоведческой микробиологии» [4].

### Литература

1. Заварзин Г.А. Эволюция прокариотной биосферы. Микробы в круговороте жизни: 120 лет спустя. Чтение им. С.Н. Виноградского. М.: МАКС Пресс, 2011. 128 с.
2. Winogradsky S. Über Schwefelbakterien // Bot. Z. 1887. V. 45. P. 489–610.
3. Winogradsky S. La microbiologie écologique: ses principes, son procédé. Rapport présenté au I Congrès des Microbiologistes de la Langue Française, Paris, 27–29 Octobre 1938 // Ann. Inst. Pasteur. 1938. V. 61. P. 731.
4. Ackert L. The «Cycle of Life» in Ecology: Sergey Vinogradskii's Soil Microbiology: 1885–1940 // J. Hist. Biol. 2007. V. 40. P. 109–145.
5. Dworkin M. Sergei Winogradsky: a founder of modern microbiology and the first microbial ecologist // FEMS Microbiol. Rev. 2012. V. 36. P. 364–379.
6. Рассказы о великом бактериологе Сергее Николаевиче Виноградском. СПб: Росток, 2004. 318 с.
7. Заварзин Г.А. Три жизни великого микробиолога. Документальная повесть о Сергее Николаевиче Виноградском. М.: Либроком, 2009, 2010. 248 с.
8. Новогрудский Д.М. Материалы по истории почвенной микробиологии С.Н. Виноградский, первый период его деятельности // Микробиология. 1956. Т. 25. С. 742–753.
9. Виноградский С.Н. Микробиология почвы. М.: АН СССР, 1952. 792 с.
10. Виноградский С.Н. О роли микробов в общем круговороте жизни. СПб. 1897. 27 с.