

УДК 577.23

## ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ КАБЕЛИ КЛЕТОК. II. БАКТЕРИАЛЬНЫЕ ЭЛЕКТРОННЫЕ ПРОВОДНИКИ

### Обзор

© 2020 В.В. Птушенко<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> НИИ физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, 119992 Москва, Россия; электронная почта: ptush@belozersky.msu.ru

<sup>2</sup> Институт биохимической физики имени Н.М. Эмануэля РАН, 119334 Москва, Россия

Поступила в редакцию 17.05.2020

После доработки 12.07.2020

Принята к публикации 16.07.2020

Полвека назад была предложена концепция «электрических кабелей» клетки, участвующих в её биоэнергетических процессах [Skulachev, V. P. (1971) *Curr. Top. Bioenerg.*, Elsevier, p. 127-190]. В течение многих десятилетий считалось, что эту функцию выполняют исключительно мембранные структуры клетки, причём только для переноса электрохимического трансмембранного потенциала. Однако в последние десять–пятнадцать лет был обнаружен новый тип «электрических кабелей» живой клетки. В 2005 г. были открыты «нанопровода» (электропроводящие пилы) металл- и сульфатредуцирующих бактерий, обеспечивающие протекание электрического тока в масштабах десятков микрометров [Reguera, G. et al. (2005) *Nature*, **435**, 1098-1101]. Ещё через пять лет были открыты бактериальные электрические токи, циркулирующие в пространственных масштабах порядка сантиметров [Nielsen, L. P. et al. (2010) *Nature*, **463**, 1071-1074]. Новая группа бактерий, обеспечивающих протекание электрических токов на макроскопические расстояния, позже получила название «кабельных бактерий». Нанопровода и проводящие структуры кабельных бактерий служат решению специфической задачи мембранной биоэнергетики – задачи соединения двух полуреакций окислительно-восстановительной реакции. Иными словами, в отличие от мембранных «кабелей» функция электрических проводов этого типа – не передача готовой «энергетической валюты», а перенос электронов в ходе её генерации в процессах окислительного фосфорилирования. Наиболее удивительной представляется белковая природа некоторых из обнаруженных бактериальных проводов, на которую указывают последние данные, поскольку о белковых проводах для дальнего транспорта электронов в живых системах ранее не было известно.

**КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:** концепция «электрических кабелей» клетки, нанопровода, *Geobacter sulfurreducens*, кабельные бактерии.

DOI: 10.31857/S0320972520080114

### ВВЕДЕНИЕ

Основные биоэнергетические процессы клетки связаны с протеканием электрических токов. Как окислительное фосфорилирование, так и фотофосфорилирование включают перенос электронов от восстановителя к окислителю, которые пространственно разделены. С переносом электронов сопряжён перенос протонов через мембрану. В результате трансмембранного переноса протонов возникает трансмембранный протонный электрохимический потенциал ( $\Delta\mu_{H^+}$ ), который вызывает другие ионные токи через мембрану, а также распространяется далее вдоль мембраны. Распространение

$\Delta\mu_{H^+}$  также представляет собой электрический ток, только уже в направлении вдоль мембраны, а не поперёк.

Из перечисленных электрических токов только для последнего, как правило, характерны пространственные масштабы циркулирования порядка микрометров и более. Когда полвека назад В.П. Скулачевым была предложена концепция «электрических кабелей» живой клетки, ответственных за транспорт энергии между пространственно отдалёнными генератором и потребителем [1], она предполагала в качестве электрического тока именно перенос  $\Delta\mu_{H^+}$  вдоль мембран. Впоследствии были найдены примеры переноса  $\Delta\mu_{H^+}$  на макроскопические расстояния (порядка миллиметров) у бактерий, простейших и животных [2]. Подробное описание зарождения концепции «электрических кабелей» живой клетки, её эксперимен-

Принятые сокращения:  $\Delta\mu_{H^+}$  – трансмембранный протонный электрохимический потенциал, ЭТЦ – электрон-транспортная цепь.

тального обоснования и наиболее ярких примеров было приведено в первой части настоящего обзора [3].

Что же касается протонного и электронного токов в дыхательной или фотосинтетической электрон-транспортной цепи (ЭТЦ), то характерные для них пространственные масштабы гораздо меньше. Транспорт электронов с помощью растворимых переносчиков — например, белков пластоцианина или цитохрома *c* — происходит, как правило, в пределах от единиц нанометров в суперкомплексах [4] до единиц микрометров при пространственно разделённых комплексах в тилакоидной мембране [5]. Сопряжённый с ним транспорт протонов происходит на расстояниях порядка толщины мембраны, т.е. единиц нанометров; примерно такое же расстояние типично для переноса электрона на участке ЭТЦ внутри белка [6, 7]. Тем не менее среди всего разнообразия условий обитания живых организмов встречаются и такие, при которых доноры и акцепторы электрона находятся на достаточном удалении друг от друга в окружающей среде, и их использование организмом в энергодонорной окислительно-восстановительной реакции требует ЭТЦ значительно больших пространственных размеров. Такая ситуация возникает, например, при так называемом внеклеточном дыхании, когда конечный акцептор по каким-либо причинам не может быть поглощён клеткой, и его восстановление происходит внеклеточно [8]. Клетка часто решает эту проблему использованием «электронных челноков» — соединений, которые выделяются во внеклеточную среду и могут быть затем окислены конечными неорганическими акцепторами, содержащимися в окружающей среде [9].

Однако в течение последних полутора десятилетий были обнаружены белковые структуры, осуществляющие гораздо более эффективный перенос электронов из клетки во внешнюю среду или вдоль поверхности клеток на значительные расстояния. В 2005 г. были открыты электропроводящие пили у некоторых металл- и сульфатредуцирующих бактерий, передающие электрический ток на расстояния порядка единиц–десятков микрометров [10]. Здесь необходимо сказать о правомерности использования термина «пили», который традиционно использовался для обозначения разнообразных нитевидных придатков на поверхности бактерий и архей. Название клеточной структуры дало название одному из составляющих её белков — пилину. Однако в настоящее время в терминологии возникает обратное движение: термин «пили» предлагается использовать исключительно

для придатков, построенных из пилина. В то же время электропроводящие нитевидные придатки бактериальной клетки могут обладать различной химической природой. В данной статье для внеклеточных электрически проводящих филаментов мы используем термин «нанопровода», введенный Regula et al. [10], а также «пили-подобные придатки». Однако термин «пили» также широко используется в данной статье в своём традиционном значении — в качестве общего термина для нитевидных выростов на поверхности клетки.

Через пять лет, в 2010 г., были открыты бактериальные электрические токи, циркулирующие в пространственных масштабах порядка сантиметров [11]. Позже была открыта новая группа бактерий, обеспечивающих протекание этих электрических токов на макроскопических расстояниях [12], которая получила название «кабельные бактерии» [13]. Эти открытия необычайно расширили концепцию «электрических кабелей» клетки. В настоящей статье кратко описана история открытия нанопроводов и электропроводящих филаментов кабельных бактерий и приведены данные об их функционировании и строении у разных организмов.

## ОТКРЫТИЕ БАКТЕРИАЛЬНЫХ НАНОПРОВОДОВ

Представления о «живых проводах» в последние полтора десятилетия получили развитие с неожиданной стороны — не из биоэнергетики, а со стороны биогеохимии и микробиологии. Две проблемы явились катализаторами поисков, которые привели к открытию нового типа биологических «электрических кабелей»: участие в метаболизме микроорганизмов нерастворимых соединений, содержащихся в окружающей среде, и биогеохимия донных отложений.

Исследования метаболизма металл- и сульфатвосстанавливающих бактерий обнаружили их удивительную способность: восстанавливать ионы металлов (железа или марганца) независимо от того, присутствуют ли они в среде в виде растворимых или нерастворимых соединений (нерастворимые соединения, образующие агрегаты или микрокристаллы, не могут быть поглощены клеткой и непосредственно взаимодействовать с дыхательной цепью). Электронно-микроскопические исследования показали, что во втором случае (при наличии в среде лишь нерастворимых соединений металла) клетки образуют длинные тонкие выросты — пили, выходящие за пределы клетки и имеющие, как мини-

мум, сопоставимые с ней размеры, т.е. порядка микрометров [10] или даже десятков микрометров [14] (рис. 1). Идея о том, что эти нитевидные образования могут служить «проводами» (nanowires) для переноса электронов от дыхательной цепи клетки к внеклеточным окислителям — частицам оксида металла — довольно быстро получила первые подтверждения в экспериментах с мутантами, не образующими пили и одновременно потерявшими способность к восстановлению оксидов металла [10].

Осуществлённые в последнее время прямые измерения электрической проводимости изолированных нанопроводов показали значения от 51 мСм/см при нейтральных pH [17] до 1,4–4,3 См/см для *Geobacter sulfurreducens* [18] (бактерия, у которой нанопровода были впервые открыты и наиболее изучены; приведённый диапазон значений соответствует сопротивлению 730 МОм вдоль нанопровода длиной 1 мкм и вызван неопределённостью его диаметра, использованного для расчётов: 2 нм или 3,5 нм по данным для иммобилизованного филамента или находящегося в растворе) и 277 См/см для нанопроводов *Geobacter metallireducens* [16].

Для иллюстрации этих данных можно сказать, что проводимость 1,4–4,3 См/см способна обеспечить скорость переноса электронов единичной пилей длиной 1 мкм  $\sim 9 \times 10^8$  электронов в секунду (150 нА) при разумной разности потенциалов в 100 мВ, что на два порядка превышает фактическую скорость восстановления нерастворимого оксида железа (III) клеткой ( $\sim 9 \times 10^6$  электронов в секунду на одну клетку) [18]. Примечательно, что этот механизм электронной проводимости обеспечивает величину силы тока, сравнимую с той, которая характерна для переноса энергии  $\Delta\mu_{H^+}$  вдоль цианобактериального трихома (50 пА или  $3 \times 10^8$  элементарных зарядов в секунду) [19].

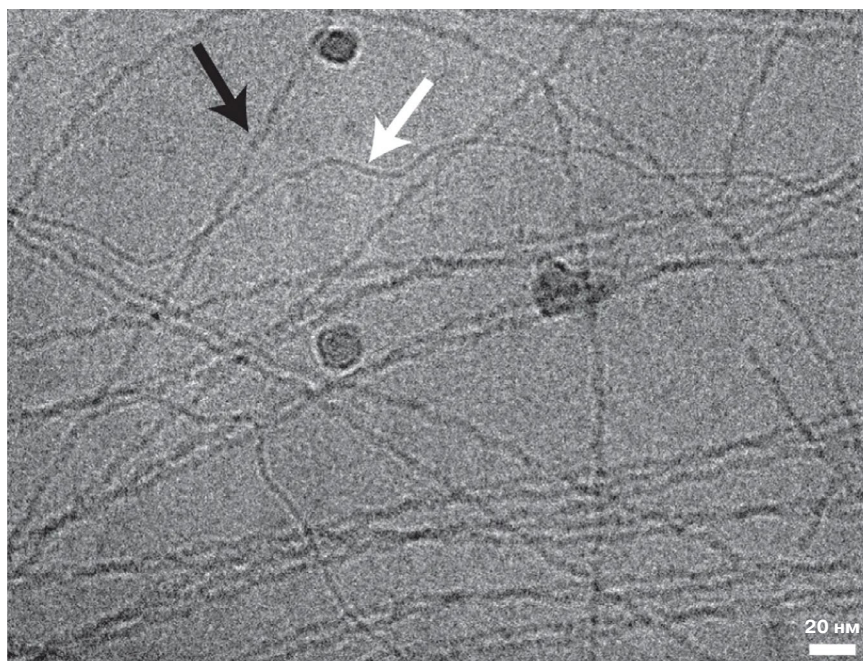
В целом, для результатов измерений проводимости бактериальных проводов характерна значительная вариабельность, что, вероятно, обусловлено их неоднородностью, которая может быть существенна для проводимости в наномасштабах [20]. У бактерии *Shewanella oneidensis* более крупные пили-подобные придатки имели проводимость в диапазоне от 60 мСм/см до 1 См/см ([21]; см. также анализ в статье Tan et al. [20]), однако они представляли комплекс белка с липидами, что дополнительно затрудняет стандартизацию исследуемого материала.

Однако ещё более впечатляющее открытие принесло изучение биогеохимических окислительно-восстановительных процессов в донных отложениях. Группа исследователей из Дании и Японии обнаружила необычное окисление со-

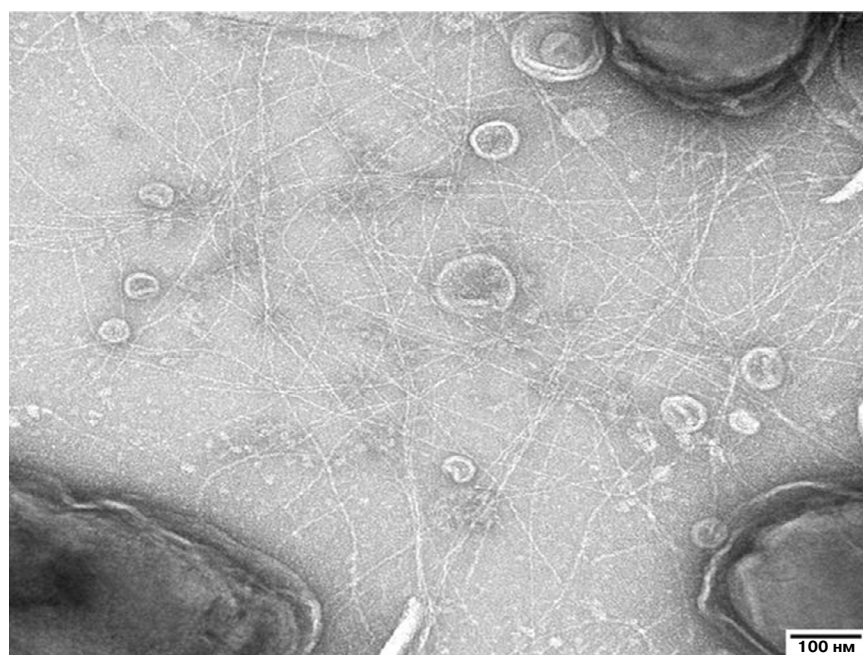
державшегося в донных осадках сероводорода. Удивительным было то, что окисление сероводорода наблюдалось в анаэробной области донных отложений, отделённой от доступа кислорода сантиметровым слоем осадка, исключавшим сколь-либо заметную диффузию кислорода к месту реакции [11]. Протекание окислительно-восстановительной реакции в этом случае можно было объяснить наличием электрического тока, пересекающего толщу осадка и связывающего две пространственно-разнесённые электродные полуреакции — окисление сероводорода в глубине и восстановление кислорода на поверхности осадка. Это открытие возрождало гипотезу о природных электрических токах в поверхностных слоях литосферы и о так называемых «геобатареях», существовавшую в геофизике с 1960-х гг. Эта гипотеза была высказана Sato и Mooney [22] для объяснения аномалий спонтанного потенциала поверхности Земли и предполагала роль в их образовании электрохимических процессов в земной коре, подобных процессам в гальванической ячейке. При этом пласты земной поверхности с относительно высокой электронной проводимостью могли бы соединять области с различным окислительно-восстановительным потенциалом [23].

Исходная модель геобатареи предполагала крупномасштабные (порядка сотен метров–километров) электрохимические системы, в которых высокая электрическая проводимость области, связывающей «анодную» и «катодную» зоны литосферы, была обусловлена соответствующей минерализацией [23]. Позже был предложен биогеохимический вариант этой модели — биогеобатарея, в которой различие в электрохимических потенциалах анодной и катодной областей создавалось за счёт жизнедеятельности бактерий, а проводимость разделяющего их слоя обеспечивали биоплёнки и осаждённые металлические частицы [24]. В случае же, обнаруженном группой Nielsen et al. [11], как оказалось, не только обе электродные реакции, но и электрический ток между областями их протекания обеспечивали бактерии. Как выяснилось, это были длинные нитчатые многоклеточные бактерии [12], содержащие тысячи клеток и имеющие длину порядка сантиметров [25]. Данные электронной микроскопии показали, что вдоль поверхности клеток тянутся длинные тяжи диаметром  $\sim 50$  нм [26], уложенные параллельно оси многоклеточной бактериальной нити, как натянутые струны вдоль грифа, и занимающие почти всю её поверхность [12]. Эти тяжи расположены в периплазматическом пространстве и «укутаны» внешней мембраной; причём они не прерываются и в межклеточной

*a*



*б*



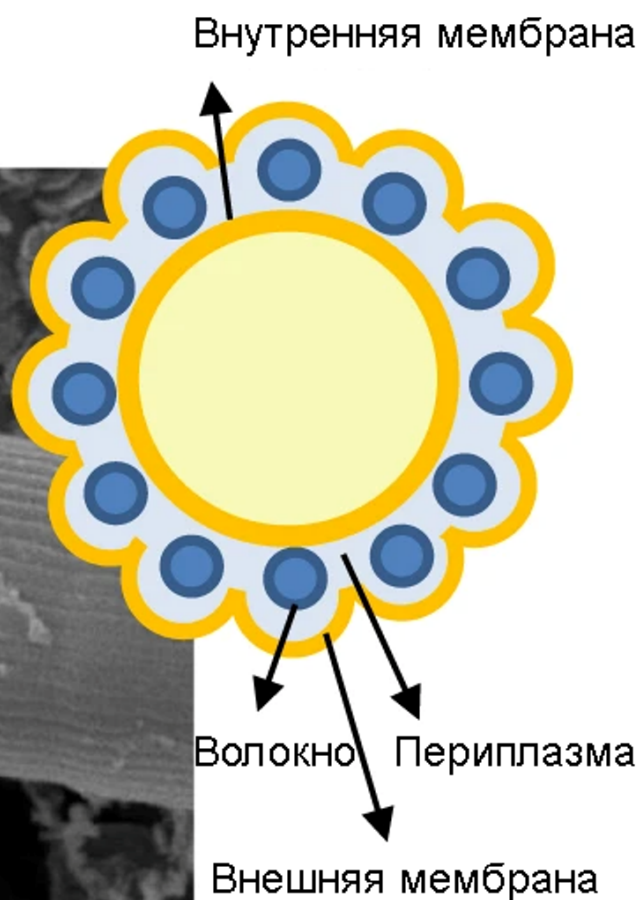
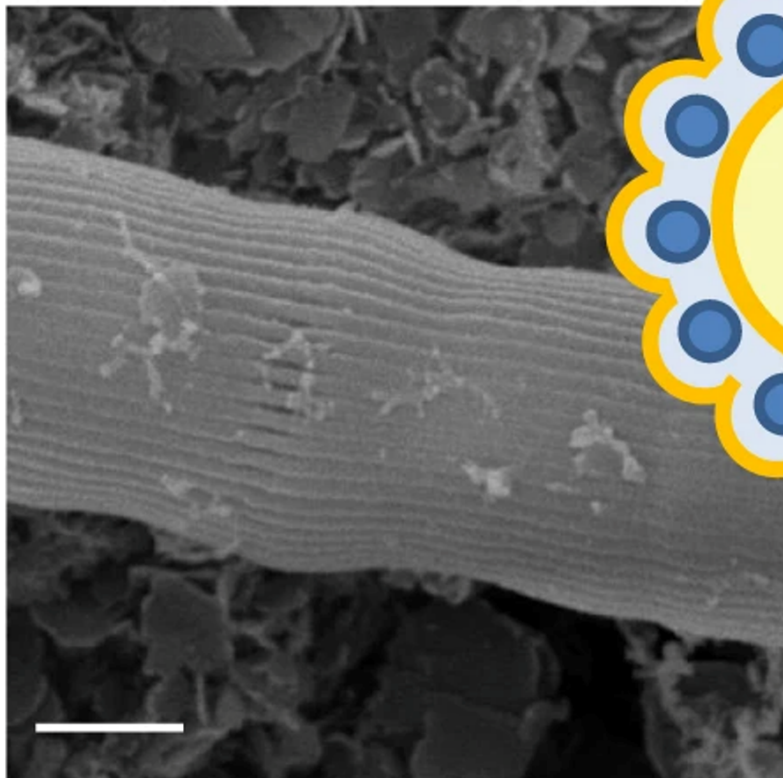
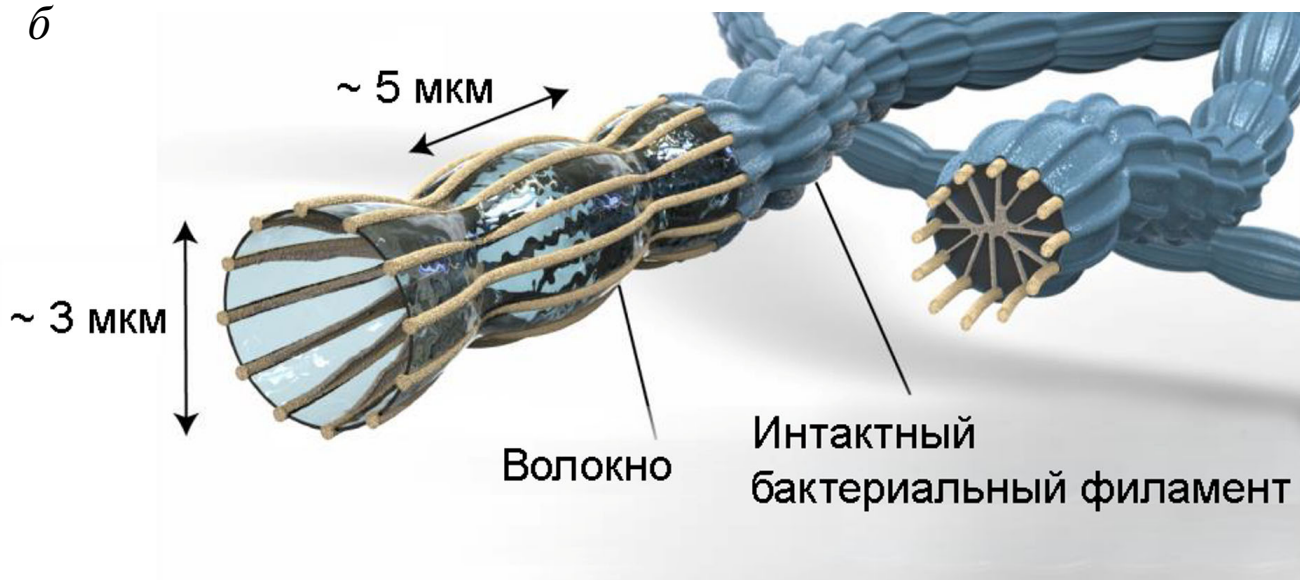
**Рис. 1.** *a* – Пили, изолированные из *G. sulfurreducens*, масштабный отрезок – 20 нм, криоэлектронная микроскопия, адаптировано по [15]. *б* – Клетки штамма *G. sulfurreducens*, продуцирующие пили *G. metallireducens*, масштабный отрезок – 100 нм, просвечивающая криоэлектронная микроскопия, адаптировано по [16]

области, связывая между собой таким образом все клетки (рис. 2). Уже с самого начала после их обнаружения было высказано предположение, что эти тяжи и служат теми электрическими

проводами клетки, по которым она передаёт электроны через толщу донного осадка. При этом плотно окружающая их внешняя мембрана играет роль изолятора [12].

*a*

Интактный  
бактериальный филамент

*б*

**Рис. 2.** Строение филамента кабельной бактерии (семейство *Desulfobulbaceae*). Интактный филамент (сканирующая электронная микроскопия, масштабный отрезок – 1 мкм), схематичное изображение поперечного сечения филамента (*a*) и филамента в целом (*б*). Адаптировано по: (*a*) – [27]; (*б*) – [28]. (С цветными вариантами рис. 2–4 можно ознакомиться в электронной версии статьи на сайте: <http://sciencejournals.ru/journal/biokhsm/>.)

### СТРУКТУРА ЭЛЕКТРОПРОВОДЯЩИХ БАКТЕРИАЛЬНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ

При всей значимости микробиологического, экологического и биогеохимического аспектов этих открытий наиболее интригующим выглядит механизм электрической проводимости нанопроводов. Можно предполагать, что у нанопроводов, образуемых разными бактериями, есть много общего. При кардинальном различии в длине (десятки микрометров для нанопроводов и десятки миллиметров для кабельных бактерий) поперечные размеры этих структур близки: периплазматические волокна кабельных бактерий имеют диаметр 50 нм [26], поперечный размер пили-подобных придатков *S. oneidensis* также был оценен в десятки нанометров (50–150 нм) [14]. Диаметр пилей *G. sulfurreducens* существенно меньше (3 нм), а для мутанта с модифицированным пилином – всего 1,5 нм [20]. Однако на электронно-микроскопических изображениях выростов *S. oneidensis* в местах их обрыва были видны слагающие их отдельные тонкие волокна диаметром 3–5 нм [14], т.е. близкие к размерам пилей *G. sulfurreducens*.

На этом, однако, известные нам сведения о сходстве и различии этих проводящих систем практически заканчиваются. Кабельные бактерии пока не удаётся культивировать в чистой культуре, для них получены лишь черновые геномные последовательности (draft genomes) на основании метагеномных данных и геномики отдельных бактериальных филаментов [25]. На основании анализа последовательностей генов диссимиляционной сульфитредуктазы и 16S рРНК индивидуальных филаментов был выполнен филогенетический анализ и предложены два кандидатных рода, относящихся к семейству сульфатредуцирующих и серо-диспропорционирующих протеобактерий Desulfobulbaseae: *Candidatus Electrothrix*, содержащий четыре преимущественно морских кандидатных вида, и *Candidatus Electronema* с двумя преимущественно пресноводными кандидатными видами [29]. На основании электронно-микроскопических, неполногеномных и метапротеомных данных и по аналогии с бактериями, образующими электропроводящие пили, было высказано предположение, что нанопровода у кабельных бактерий образованы пилином (PilA), который является наиболее распространённым белком у изученных кабельных бактерий [25]. При этом предполагается, что пилин мог бы образовывать пили-подобные тонкие (3–5 нм) нити, которые, в свою очередь, сплетаются в электропроводящие волокна, расположенные в периплазме. В качестве альтернативной гипотезы предполагались

«бусы» из пилина или цитохрома, нанизанных на углеводную нить [25].

Однако существующие представления о структуре электропроводящих пилей металл- и сульфатредуцирующих бактерий, на которые опираются гипотезы о химической природе нанопроводов кабельных бактерий, в действительности не вполне надёжны. До сегодняшнего дня они являются предметом интенсивных исследований и постоянно сменяющихся друг друга теорий. Так, для бактерии *G. sulfurreducens*, у которой впервые обнаружили электропроводящие пили, предполагали, что их образует белок пилин – продукт гена *pilA* [10]. На это указывали результаты делеции гена *pilA* из генома *G. sulfurreducens* – клетки оказывались неспособными формировать пили и восстанавливать оксид железа. В то же время вставка функциональной копии гена *pilA* в геном *pilA*-дефицитного мутанта восстанавливала эту способность [10]. Представление о пилине (конкретно, пилине типа IV), как белке, формирующем пили, было естественно также в силу того, что оно было хорошо известным фактом для других бактерий [30, 31], хотя геопилины (пилины бактерий рода *Geobacter*) и отличались довольно существенно от соответствующих пилинов (пилинов типа IV). Для протеобактерии *S. oneidensis* MR-1, образующей пили-подобные электропроводящие придатки, также было показано участие в образовании пилей продуктов гена *pilA*, наряду с псевдопилинами (*gspG*) и манноза-чувствительными гемагглютинидами (*mshA*) [14]. Однако наряду с пилином в качестве обязательного компонента для переноса электрона по нанопроводам также с самого начала рассматривались цитохромы. Так, шести- и четырёхгемовый цитохром *c* внешней мембраны *G. sulfurreducens*, OmcS и OmcE, экспрессировались только при наличии в среде нерастворимого оксида железа (III) (но не растворимого цитрата!) и были необходимы для его восстановления [32] – т.е. проявляли те же особенности образования и функционирования в клетке, что и пили. Позже для OmcS также было показано, что этот белок связан с пилиями и располагается вдоль них кластерами [33], а другие мультигемовые цитохромы также оказались либо экскретируемыми во внешнее пространство и слабо связанными с наружными клеточными образованиями, как OmcZ [34], либо связанными с внешней мембраной и экспонированными наружу, как OmcB [35] или OmcE [36]. У *S. oneidensis* проводимость пили-подобных придатков существенно падала при делеции генов десятигемовых цитохромов MtrC и OmcA [14]. Наконец, были получены данные, свидетельствующие, вопреки представлениям предшествующих

восьми лет исследований, что эти придатки у *S. oneidensis*, по-видимому, никак не связаны с пилином, а являются выростами периплазматического пространства и внешней мембраны, содержащей целый ряд мультигемовых цитохромов (MtrC, ОмсА, MtrA, MtrB) [37].

### МЕХАНИЗМЫ ЭЛЕКТРОПРОВОДИМОСТИ НАНОПРОВОДОВ

В связи с приведёнными выше данными о строении нанопроводов возникли две альтернативные гипотезы механизма переноса по ним электрона: гипотеза металлоподобной проводимости [38] и гипотеза, основанная на суперобменном взаимодействии редокс-кофакторов [39]. В соответствии с первой из них перенос электрона происходит по системе остатков ароматических аминокислот белка пилина в предположении, что ароматические кольца уложены в белке параллельно друг другу, и  $\pi$ -системы соседних колец перекрываются. Проводимость пилей в этом случае аналогична проводимости полимеров полианилина или полипиррола. При этом молекулы цитохрома, ассоциированные с пилиями, осуществляют непосредственный перенос электронов от пилей к металлу [40] либо к пилиям от дыхательной цепи [36]. Суперобменная теория, наоборот, предполагает активное участие цитохромов в переносе электрона вдоль пили за счёт последовательных «перескоков» электрона между соседними гемами. Таким образом, две изначальные альтернативные гипотезы различались как по предполагаемому физическому механизму проводимости, так и по представлениям о роли разных белков в её обеспечении.

В поддержку «пилиновой/ароматической» гипотезы был получен ряд разнообразных данных: (1) мутации по ароматическим остаткам, т.е. снижающие их количество, приводили к снижению проводимости пилей [18, 41]; (2) мутации, заменяющие фенилаланин и тирозин на обеспечивающий более высокую проводимость триптофан, наоборот, увеличивали проводимость [20]; (3) сопоставление природных пилинов из разных видов рода *Geobacter* показывало сильную экспоненциальную зависимость между содержанием в них ароматических остатков и проводимостью пилей, образуемых бактериями (рост проводимости в  $10^5$  раз при удвоении содержания ароматических остатков в PilA [16]; рис. 3); (4) зависимость способности образовывать пили и восстанавливать нерастворимые соединения металла у бактерий от наличия активного гена пилина *pilA*, о чём уже упоминалось

выше [10]. Наконец, (5) были получены генно-инженерные пили, которые демонстрировали проводимость, сопоставимую с проводимостью природных пилей (сопротивление рекомбинантного белкового провода длиной 6 мкм составляло ~900 МОм, в то время как для природной пили в том же исследовании была получена величина 925 МОм [42]).

За «цитохромно/суперобменный» механизм говорили данные о том, что наличие наиболее массовых цитохромов клетки, для которых предполагалась связь с пилиями, критично для проводимости как пилей, так и биоплёнок, формируемых бактериями [14, 21, 43]. Правда, в части работ были получены противоположные результаты – сохранение или даже увеличение проводимости пилей и биоплёнок, образуемых бактериями с инактивированными цитохромами [38], а также отсутствие положительной корреляции (или отрицательная корреляция) между содержанием цитохромов и проводимостью у разных штаммов [44]. Ещё на один существенный недостаток суперобменной гипотезы указывали теоретические модели переноса электрона: слишком малое расстояние (не более 1 нм) между соседними гемами и предельно малые значения энергии реорганизации переноса электрона, необходимые для достижения экспериментально наблюдаемой силы тока [45]. При этом фактическое расстояние между соседними молекулами цитохрома ОмсS, которое было оценено по данным электронной микроскопии с окрашиванием антителами, конъюгированными с коллоидным золотом, составляло 30 нм в кластерах и 100–200 нм между кластерами ([33]; см. также анализ в статье Malvankar et al. [44]), т.е. намного больше требуемых величин. Тем не менее и здесь теоретические оценки, сделанные разными группами, существенно расходились между собой, и некоторые из них предсказывали значения силы тока, которые могут быть обеспечены суперобменным механизмом при вполне реалистичных параметрах редокс-реакций и плотностях расположения гемов вдоль длины пили, близкие к наблюдаемым [39].

В свете этих дискуссий, в ходе которых был получен огромный массив результатов, совершенно неожиданными оказались недавно полученные структурные данные. Как показали данные криоэлектронной микроскопии, нанопровода *G. sulfurreducens* образованы не пилином, а шестигемовым цитохромом *c* – ОмсS [15, 46]. Иными словами, молекулы цитохрома не связываются с поверхностью пилей, образованных пилином, как предполагалось ранее, а сами образуют нанопровода (рис. 4). При этом гемы шестигемовых цитохромов образуют непрерыв-

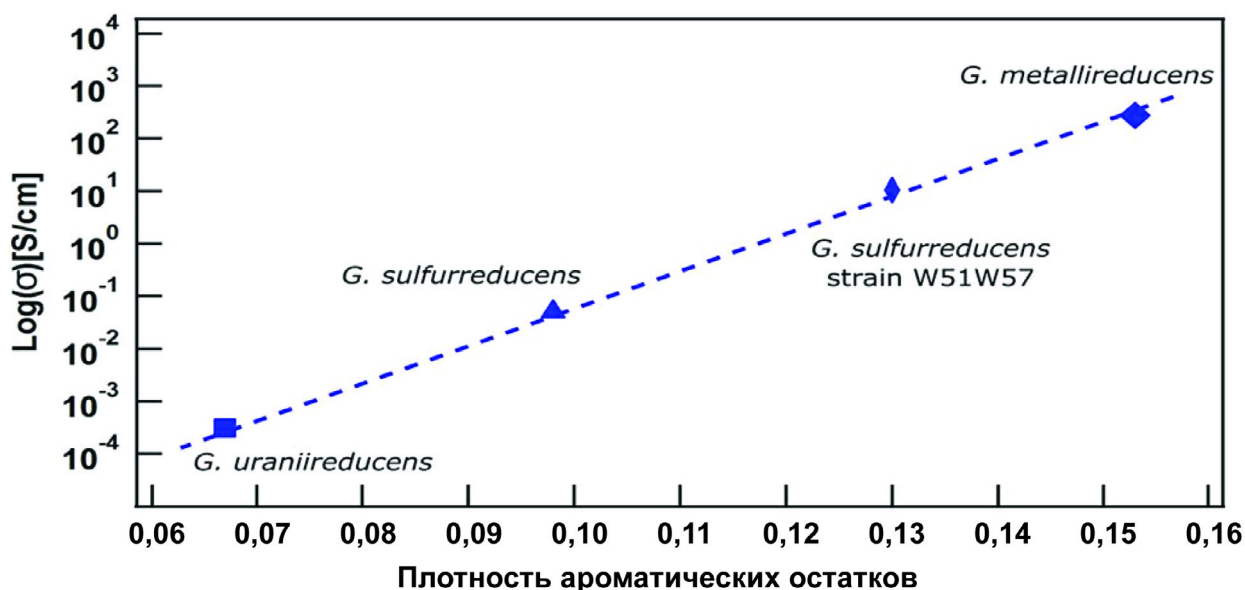


Рис. 3. Корреляция между содержанием ароматических аминокислотных остатков в PilA и проводимостью индивидуальной пилы при pH 7. Каждая точка соответствует мутантному (W51W57) или одному из природных пилинов, принадлежащих бактериям *G. metallireducens*, *G. sulfurreducens* или *Geobacter uraniireducens*, адаптировано по [16]

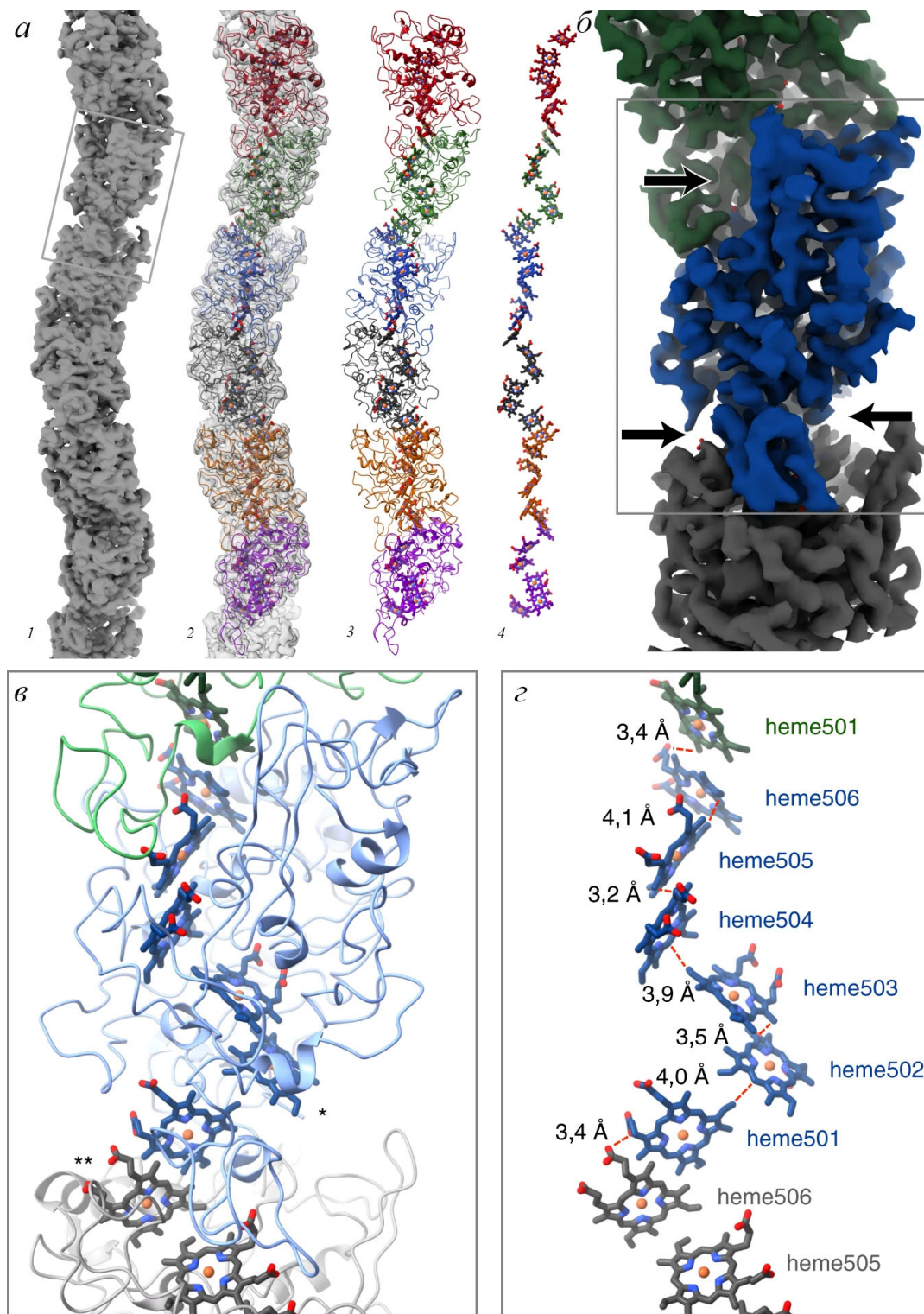
ную цепь с расстояниями между соседними геммами не более 0,41 нм. Тем самым внутри белка образуется проводящий канал, и в наблюдаемой картине фактически совмещаются основные представления двух разных исходных гипотез о механизме переноса электрона.

Эта изящная картина, однако, порождает много вопросов о том, как интерпретировать те разнообразные данные, которые ранее рассматривались в качестве несомненных свидетельств в пользу «пилиновой» и против «цитохромной» модели. В первую очередь это относится к данным, полученным на мутантах с инактивированными пилинами или цитохромами: почему первые из них теряли способность образовывать нанопровода, а вторые, наоборот, сохраняли её? Одно из возможных объяснений заключается в том, что инактивация гена цитохрома *OmcS* приводит к повышению уровня экспрессии другого мультигеммового цитохрома, *OmcZ*, гиперпродукция которого могла бы скомпенсировать отсутствие *OmcS*. Что же касается пилина PilA, то его в рамках новых представлений предполагают компонентом секреторной системы клетки, от которого зависит сборка электропроводящих цитохромных нанопроводов. При этом процесс сборки и конечная конформация нанопроводов каким-то образом меняются при точечных мутациях в пилине [46]. Можно также предположить, что электронная проводимость нанопровода не является лимитирующим фактором для скорости протекания окислительно-восстано-

вительной реакции в целом. При таком объяснении, однако, остаётся загадкой идеальная экспоненциальная зависимость проводимости пилей от содержания ароматических остатков в пилине, показанная на рис. 3 [16]. Наконец, нельзя исключить возможность сосуществования в клетке нанопроводов различного типа, в частности, образованных пилином или цитохромом. Однако в связи с этим возникает вопрос: почему клетке необходимо иметь несколько различных структур для обеспечения одной и той же функции? Возможно, нынешний поворот в наших представлениях о природе бактериальных нанопроводов не последний, и у пилина найдётся ещё какая-то функция, кроме секреторной, которая даст более логичное объяснение найденным ранее зависимостям проводимости пилей от присутствия в клетках пилина и его молекулярного строения (содержания ароматических групп в белке).

Отметим ещё один вопрос, возникающий в связи со структурой нанопроводов – проводов без изоляции. Каким образом возможно функционирование проводов без электрической изоляции в высокопроводящей среде, каковой является морская вода? Как видно из структурных данных, цитохромный нанопровод представляет собой чисто белковую структуру, не имеющую мембранной «оплётки». При этом расстояние от гемов до границы белок–вода сравнимо с расстояниями между соседними геммами. Следовательно, можно ожидать, что токи «утечки» через





**Рис. 4.** Строение нанопровода металл- и сульфатредуцирующих бактерий *G. sulfurreducens* по данным криоэлектронной микроскопии. *a* – Визуализация поверхности пили (1), контуров поверхности с наложением атомной модели белка (2), атомной модели, включающей пептидную цепь белка и гемы (3), а также только гемы (4). *б* – Визуализация поверхности короткого участка пили, синим цветом выделена одна субъединица цитохрома OmcS, стрелки указывают её области контакта с соседними субъединицами. *в* – Атомная модель, показывающая укладку пептидной цепи вокруг гемов; звездочками указаны гемы, экспонированные в водную фазу: heme502 (\*) и heme506 (\*\*) соседних субъединиц. *г* – Атомная модель гемов, расположенных в соседних субъединицах цитохрома OmcS вдоль длины филамента; указаны кратчайшие расстояния (edge-to-edge) между соседними гемами. Адаптировано по [15]

боковую поверхность нанопровода будут значительны, и поддержание движения электронов вдоль нанопровода будет затруднено. Таким образом, функционирование подобной белковой структуры в качестве электрического провода на первый взгляд может показаться невозможным в электропроводящей среде. Однако, по-видимому, здесь мы сталкиваемся с тем случаем, когда недостаток конструкции оказывается её достоинством в силу её физиологических функций. Поскольку задача нанопровода – сбросить электрон на какой-либо экзогенный акцептор, то «утечка» электронов с него вполне отвечает его задаче. Более того, в условиях, при которых клетка образует электропроводящие пилы, можно говорить скорее о дефиците акцепторов электрона в среде. Напомним, что когда подходящие акцепторы (растворимые соединения ионов переходных металлов) присутствуют в среде, бактерии не образуют электропроводящие пилы [10].

В завершение этого раздела вернёмся к кабельным бактериям, которые пока остаются менее изученными, чем описанные выше пили-образующие бактерии. Как показывают последние данные [27], сопротивление одной клетки в составе всей нити составляет ~5 кОм. Если оценивать проводимость индивидуальных периплазматических волокон (которых, в зависимости от размеров клеток, может содержаться несколько десятков в одном филamente), то она составляет в физиологических условиях ~20 См/см, т.е. приближается к той, что наблюдается для наиболее высокопроводящих пилей *G. metallireducens*. При этом длина волокон на три порядка превосходит длину пилей. Величина тока, который течёт через филament при напряжениях, характерных для физиологических условий, может составлять до десятков наноампер, а для одного волокна она оценена в 1,3 нА (~8 × 10<sup>9</sup> электронов в секунду). При этом температурная зависимость проводимости соответствует закону Аррениуса, что характерно для полупроводников, но не для металлов, и исключает механизм металлоподобной проводимости [28].

Падение напряжения вдоль волокна в интактных клетках в условиях, близких к естественным, было оценено в 14 ± 4 мВ/мм. Даже для относительно короткого волокна длиной 20 мм это соответствует падению напряжения до 0,3 В, т.е. полные резистивные потери в нанопроводе достаточно велики (сравнимы с теоретическим пределом падения электрохимического потенциала при окислении сероводорода, ~1 В) [47], хотя при уменьшении силы электрического тока через бактериальный филament они также

должны снижаться. Интересно сравнить эти величины с аналогичными величинами, характерными для переноса энергии Δμ<sub>H+</sub> вдоль цианобактериальных трихомов. Для цианобактерий типичные значения электрического тока составляли ~50 пА (3 × 10<sup>8</sup> элементарных зарядов в секунду) [19], а характерное расстояние, на котором происходит потеря 50% энергии, было теоретически оценено на основе данных о геометрии трихома и электрической проводимости мембраны и цитоплазмы, как ~7 мм [48]. Таким образом, механизм электронной проводимости у кабельных бактерий, по-видимому, превосходит механизм переноса энергии Δμ<sub>H+</sub> вдоль цианобактериального трихома как по величине проводимого электрического тока (десятки наноампер для кабельных бактерий [27] и 50 пА – для цианобактерий [19]), так и по дальности переноса энергии, ограниченной электрическими потерями.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представление об «электрических кабелях», связывающих биоэнергетические процессы в разных частях живой клетки или надклеточной системы, появилось полвека назад и было связано с развитием мембранной биоэнергетики – научной дисциплины, формировавшейся в тот момент и вступавшей в период особенно интенсивного развития. Это представление было связано, прежде всего, с мембранами как структурами, обеспечивающими распространение электрического тока, и с ионами, создающими трансмембранный электрохимический потенциал, как его носителями. Электрический ток, в котором носителями являются электроны, а средой – белки, также всегда был одним из главных объектов исследований биоэнергетики, однако воспринимался в основном как «локальный», существующий в масштабах нанометров в пределах отдельных белковых комплексов. Открытие в последние полтора десятилетия бактериальных «нанопроводов» и проводящих волокон кабельных бактерий, имеющих, по-видимому, белковую природу и осуществляющих перенос электронов на расстояния в микрометровой и даже сантиметровой шкале, необычайно расширили концепцию «электрических кабелей» в живых системах. Мы пишем «по-видимому», так как исследования бактериальных электронных проводников происходят интенсивно и постоянно приносят новые данные, порой резко меняющие представления, которые успели о них сложиться за предшествующие десять–пятнадцать лет. Так, пили-подобные придатки

*S. oneidensis* оказались в итоге мембранными образованиями [37]. Какую роль играет в этом случае мембрана — только ли «чехла» для всей структуры, предохраняющего её от потери растворимых компонентов, или носителя мембранных белков, или же обладает также свойствами сопрягающей мембраны — вопрос пока открытый. Что же касается проводящих структур кабельных бактерий, то для них показана тесная связь с внешней мембраной бактериальных клеток, которая «укутывает» каждое из отдельных волокон по всей его длине [26]. Служит ли при этом мембрана лишь «оплёткой», изолирующей белковое волокно от растворённых в среде ионов, или же сама принимает какое-то участие в передаче электрического тока — также вопрос будущих исследований.

Однако что ясно уже сейчас и что является наиболее существенным элементом картины — широкая распространённость, практически универсальность «электрических кабелей» среди живых организмов. Мембранные кабели (или сети) оказались характерными как для многих тканей животных организмов, так и для цианобактерий, простейших и растений, хотя пространственные масштабы циркулирования электрических токов во всех этих случаях могут быть разные. Бактериальные электронные проводники также не ограничиваются лишь узкими группами металл-, сульфатредуцирующих и «кабельных» бактерий. Так пили-подобные образования, связывающие между собой несколько клеток, оказались характерными для разных групп бактерий. Они были обнаружены у цианобактерий *Synechocystis* PCC6803 [14] и у грамположительных пропионат-окисляющих бактерий *Pelotomaculum thermopropionicum* [49]. Более того, оказалось, что подобные структуры могут связывать клетки разных видов, даже предельно отдалённых друг от друга — например зубактерии

*P. thermopropionicum* и архебактерии *Methanothermobacter thermotrophicus* [49]. Связывать клетки бактерий разных видов могут и сугубо белковые пили, например в смешанной культуре *G. metallireducens* и *G. sulfurreducens*; явление, обеспечиваемое такими связями, получило название прямого межвидового переноса электронов (direct interspecies electron transfer) [50]. Даже эти немногие примеры дают основание ожидать в скором времени существенное расширение наших представлений о роли «электрических кабелей» не только в биоэнергетических процессах, но и в процессах функционирования и коэволюции биологических сообществ.

**Финансирование.** Исследование выполнено в рамках бюджетного финансирования Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, гостема АААА-А17-117120570011-4, и Института биохимической физики имени Н.М. Эмануэля РАН, гостема 01201253314.

**Благодарности.** Автор благодарен D. Lovley, M. Strauss, J.V. Manca, J. Oemig и Ф.О. Каспаринскому за любезное предоставление рисунков для публикации. Автор благодарен анонимным рецензентам, чьи конструктивные замечания позволили улучшить статью.

**Конфликт интересов.** Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо иной сфере.

**Соблюдение этических норм.** Настоящая статья не содержит описания выполненных автором исследований с участием людей или использованием животных в качестве объектов. Приведённые в настоящей статье рисунки адаптированы из статей, указанных в подписных подписях, оригинальные рисунки опубликованы по лицензии CC BY 4.0.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Skulachev, V. P. (1971) Energy transformations in the respiratory chain, *Curr. Top. Bioenerg.*, Elsevier, pp. 127-190.
- Skulachev, V. P. (1980) Integrating functions of biomembranes. Problems of lateral transport of energy, metabolites and electrons, *Biochim. Biophys. Acta*, **604**, 297-320.
- Ptushenko, V. V. (2020) Electric cables of living cells. I. Energy transfer along coupling membranes, *Biochemistry (Moscow)*, **85**, 820-832, doi: 10.1134/S000629792007010X.
- Minagawa, J. (2016) A supercomplex of cytochrome b<sub>6</sub> and photosystem I for cyclic electron flow, in *Cytochrome Complexes: Evolution, Structures, Energy Transduction, and Signaling*, (Cramer, W. A., and Kallas, T., eds) Springer, pp. 453-462.
- Dumas, L., Chazaux, M., Peltier, G., Johnson, X., and Alric, J. (2016) Cytochrome b<sub>6</sub> f function and localization, phosphorylation state of thylakoid membrane proteins and consequences on cyclic electron flow, *Photosynth. Res.*, **129**, 307-320.
- Ptushenko, V. V., Cherepanov, D. A., Krishtalik, L. I., and Semenov, A. Y. (2008) Semicontinuum electrostatic calculations of redox potentials in photosystem I, *Photosynth. Res.*, **97**, 55-74.
- Ptushenko, V. V., and Krishtalik, L. I. (2018) Reorganization energies of the electron transfer reactions involving quinones in the reaction center of *Rhodobacter sphaeroides*, *Photosynth. Res.*, **138**, 167-175.
- Gralnick, J. A., and Newman, D. K. (2007) Extracellular respiration, *Mol. Microbiol.*, **65**, 1-11.
- Turick, C. E., Tisa, L. S., and Caccavo, F., Jr. (2002) Melanin production and use as a soluble electron shuttle for Fe (III) oxide reduction and as a terminal electron acceptor by *Shewanella* algae BrY, *Appl. Environ. Microbiol.*, **68**, 2436-2444.

10. Reguera, G., McCarthy, K. D., Mehta, T., Nicoll, J. S., Tuominen, M. T., and Lovley, D. R. (2005) Extracellular electron transfer via microbial nanowires, *Nature*, **435**, 1098-1101.
11. Nielsen, L. P., Risgaard-Petersen, N., Fossing, H., Christensen, P. B., and Sayama, M. (2010) Electric currents couple spatially separated biogeochemical processes in marine sediment, *Nature*, **463**, 1071-1074.
12. Pfeffer, C., Larsen, S., Song, J., Dong, M., Besenbacher, F., Meyer, R. L., Kjeldsen, K. U., Schreiber, L., Gorby, Y. A., El-Naggar, M. Y., Leung, K. M., Schramm, A., Risgaard-Petersen, N., and Nielsen, L. P. (2012) Filamentous bacteria transport electrons over centimetre distances, *Nature*, **491**, 218.
13. Schauer, R., Risgaard-Petersen, N., Kjeldsen, K. U., Bjerg, J. J. T., Jørgensen, B. B., Schramm, A., and Nielsen, L. P. (2014) Succession of cable bacteria and electric currents in marine sediment, *ISME J.*, **8**, 1314-1322.
14. Gorby, Y. A., Yanina, S., McLean, J. S., Rosso, K. M., Moyles, D., Dohnalkova, A., Beveridge, T. J., Chang, I. S., Kim, B. H., Kim, K. S., Culley, D. E., Reed, S. B., Romine, M. F., Saffarini, D. A., Hill, E. A., Shi, L., Elias, D. A., Kennedy, D. W., Pinchuk, G., Watanabe, K., Ishii, S., Logan, B., Neelson, K. H., and Fredrickson, J. K. (2006) Electrically conductive bacterial nanowires produced by *Shewanella oneidensis* strain MR-1 and other microorganisms, *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, **103**, 11358-11363.
15. Filman, D. J., Marino, S. F., Ward, J. E., Yang, L., Mester, Z., Bullitt, E., Lovley, D. R., and Strauss, M. (2019) Cryo-EM reveals the structural basis of long-range electron transport in a cytochrome-based bacterial nanowire, *Commun. Biol.*, **2**, 219, doi: 10.1038/s42003-019-0448-9.
16. Tan, Y., Adhikari, R. Y., Malvankar, N. S., Ward, J. E., Woodard, T. L., Nevin, K. P., and Lovley, D. R. (2017) Expressing the *Geobacter metallireducens* PilA in *Geobacter sulfurreducens* yields pili with exceptional conductivity, *mBio*, **8**, e02203-6, doi: 10.1128/mBio.02203-16.
17. Adhikari, R. Y., Malvankar, N. S., Tuominen, M. T., and Lovley, D. R. (2016) Conductivity of individual *Geobacter* pili, *RSC Adv.*, **6**, 8354-8357.
18. Lampa-Pastirk, S., Veazey, J. P., Walsh, K. A., Feliciano, G. T., Steidl, R. J., Tessmer, S. H., and Reguera, G. (2016) Thermally activated charge transport in microbial protein nanowires, *Sci. Rep.*, **6**, 23517, doi: 10.1038/srep23517.
19. Потапова Т., Кокшарова О. (2020) Нитчатые цианобактерии как прототип многоклеточных организмов, *Физиология Растений*, **67**, 20-34.
20. Tan, Y., Adhikari, R. Y., Malvankar, N. S., Pi, S., Ward, J. E., Woodard, T. L., Nevin, K. P., Xia, Q., Tuominen, M. T., and Lovley, D. R. (2016) Synthetic biological protein nanowires with high conductivity, *Small*, **12**, 4481-4485.
21. El-Naggar, M. Y., Wanger, G., Leung, K. M., Yuzvinsky, T. D., Southam, G., Yang, J., Lau, W. M., Neelson, K. H., and Gorby, Y. A. (2010) Electrical transport along bacterial nanowires from *Shewanella oneidensis* MR-1, *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, **107**, 18127-18131.
22. Sato, M., and Mooney, H. M. (1960) The electrochemical mechanism of sulfide self-potentials, *Geophysics*, **25**, 226-249.
23. Bigalke, J., and Grabner, E. W. (1997) The geobattery model – a contribution to large scale electrochemistry, *Electrochimica Acta*, **42**, 3443-3452.
24. Naudet, V., and Revil, A. (2005) A sandbox experiment to investigate bacteria-mediated redox processes on self-potential signals, *Geophys. Res. Lett.*, **32**, doi: 10.1029/2005GL022735.
25. Dueholm, M. S., Larsen, S., Risgaard-Petersen, N., Nierychlo, M., Schmid, M., Bøggild, A., van de Vossenberg, J., Geelhoed, J. S., Meysman, F. J. R., Wagner, M., Nielsen, P. H., Nielsen, L. P., and Schramm, A. (2019) On the evolution and physiology of cable bacteria, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **116**, 19116-19125.
26. Cornelissen, R., Bøggild, A., Thiruvallur Eachambadi, R., Koning, R. I., Kremer, A., Hidalgo-Martinez, S., Zetsche, E.-M., Damgaard, L. R., Bonn , R., Drijkoningen, J., Geelhoed, J. S., Boesen, T., Boschker, H. T. S., Valcke, R., Nielsen, L. P., D'Haen, J., Manca, J. V., and Meysman, F. J. R. (2018) The cell envelope structure of cable bacteria, *Front. Microbiol.*, **9**, 3044.
27. Meysman, F. J. R., Cornelissen, R., Trashin, S., Bonn , R., Martinez, S. H., van der Veen, J., Blom, C. J., Karman, C., Hou, J.-L., Thiruvallur Eachambadi, R., Geelhoed, J. S., De Wael, K., Beaumont, H. J. E., Bart Cleuren, B., Valcke, R., van der Zant, H. S. J., Boschker, H. T. S., and Manca, J. V. (2019) A highly conductive fibre network enables centimetre-scale electron transport in multicellular cable bacteria, *Nat. Commun.*, **10**, 1-8.
28. Bonn , R., Hou, J.-L., Hustings, J., Meert, M., Hidalgo-Martinez, S., Cornelissen, R., D'Haen, J., Thijs, S., Vangronsveld, J., Valcke, R., Cleuren, B., Meysman, F. J. R., and Manca, J. V. (2019) Cable bacteria as long-range biological semiconductors, *arXiv Preprint arXiv:191206224*.
29. Trojan, D., Schreiber, L., Bjerg, J. T., Bøggild, A., Yang, T., Kjeldsen, K. U., and Schramm, A. (2016) A taxonomic framework for cable bacteria and proposal of the candidate genera *Electrothrix* and *Electronema*, *Syst. Appl. Microbiol.*, **39**, 297-306.
30. Parge, H. E., Forest, K. T., Hickey, M. J., Christensen, D. A., Getzoff, E. D., and Tainer, J. A. (1995) Structure of the fibre-forming protein pilin at 2.6 Å resolution, *Nature*, **378**, 32-38.
31. Craig, L., Taylor, R. K., Pique, M. E., Adair, B. D., Arvai, A. S., Singh, M., Lloyd, S. J., Shin, D. S., Getzoff, E. D., Yeager, M., Forest, K. T., and Tainer, J. A. (2003) Type IV pilin structure and assembly: X-ray and EM analyses of *Vibrio cholerae* toxin-coregulated pilus and *Pseudomonas aeruginosa* PAK pilin, *Mol. Cell*, **11**, 1139-1150.
32. Mehta, T., Coppi, M. V., Childers, S. E., and Lovley, D. R. (2005) Outer membrane c-type cytochromes required for Fe (III) and Mn (IV) oxide reduction in *Geobacter sulfurreducens*, *Appl. Environ. Microbiol.*, **71**, 8634-8641.
33. Leang, C., Qian, X., Mester, T., and Lovley, D. R. (2010) Alignment of the c-type cytochrome OmcS along pili of *Geobacter sulfurreducens*, *Appl. Environ. Microbiol.*, **76**, 4080-4084.
34. Inoue, K., Leang, C., Franks, A. E., Woodard, T. L., Nevin, K. P., and Lovley, D. R. (2011) Specific localization of the c-type cytochrome OmcZ at the anode surface in current-producing biofilms of *Geobacter sulfurreducens*, *Environ. Microbiol. Rep.*, **3**, 211-217.
35. Qian, X., Reguera, G., Mester, T., and Lovley, D. R. (2007) Evidence that OmcB and OmpB of *Geobacter sulfurreducens* are outer membrane surface proteins, *FEMS Microbiol. Lett.*, **277**, 21-27.
36. Shi, L., Richardson, D. J., Wang, Z., Kerisit, S. N., Rosso, K. M., Zachara, J. M., and Fredrickson, J. K. (2009) The roles of outer membrane cytochromes of *Shewanella* and *Geobacter* in extracellular electron transfer, *Environ. Microbiol. Rep.*, **1**, 220-227.
37. Pirbadian, S., Barchinger, S. E., Leung, K. M., Byun, H. S., Jangir, Y., Bouhenni, R. A., Reed, S. B., Romine, M. F., Saffarini, D. A., Shi, L., Gorby, Y. A., Golbeck, J. H., and El-Naggar, M. Y. (2014) *Shewanella oneidensis* MR-1 nanowires are outer membrane and periplasmic extensions of the extracellular electron transport components, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **111**, 12883-12888.
38. Malvankar, N. S., Vargas, M., Nevin, K. P., Franks, A. E., Leang, C., Kim, B.-C., Inoue, K., Mester, T., Covalla, S. F.,

- Johnson, J. P., Rotello, V. M., Tuominen, M. T., and Lovley, D. R. (2011) Tunable metallic-like conductivity in microbial nanowire networks, *Nat. Nanotechnol.*, **6**, 573-579.
39. Strycharz-Glaven, S. M., Snider, R. M., Guiseppi-Elie, A., and Tender, L. M. (2011) On the electrical conductivity of microbial nanowires and biofilms, *Energy Environ. Sci.*, **4**, 4366-4379.
40. Boesen, T., and Nielsen, L. P. (2013) Molecular dissection of bacterial nanowires, *mBio*, **4**, e00270-13, doi: 10.1128/mBio.00270-13.
41. Vargas, M., Malvankar, N. S., Tremblay, P.-L., Leang, C., Smith, J. A., Patel, P., Synoeybos-West, O., Nevin, K. P., and Lovley, D. R. (2013) Aromatic amino acids required for pili conductivity and long-range extracellular electron transport in *Geobacter sulfurreducens*, *mBio*, **4**, e00105-13, doi: 10.1128/mBio.00105-13.
42. Cosert, K. M., Castro-Forero, A., Steidl, R. J., Worden, R. M., and Reguera, G. (2019) Bottom-up fabrication of protein nanowires via controlled self-assembly of recombinant *Geobacter* pilins, *mBio*, **10**, e02721-19, doi: 10.1128/mBio.02721-19.
43. Holmes, D. E., Chaudhuri, S. K., Nevin, K. P., Mehta, T., Methé, B. A., Liu, A., Ward, J. E., Woodard, T. L., Webster, J., and Lovley, D. R. (2006) Microarray and genetic analysis of electron transfer to electrodes in *Geobacter sulfurreducens*, *Environ. Microbiol.*, **8**, 1805-1815.
44. Malvankar, N. S., Tuominen, M. T., and Lovley, D. R. (2012) Lack of cytochrome involvement in long-range electron transport through conductive biofilms and nanowires of *Geobacter sulfurreducens*, *Energy Environ. Sci.*, **5**, 8651-8659.
45. Polizzi, N. F., Skourtis, S. S., and Beratan, D. N. (2012) Physical constraints on charge transport through bacterial nanowires, *Faraday Discuss.*, **155**, 43-61.
46. Wang, F., Gu, Y., O'Brien, J. P., Sophia, M. Y., Yalcin, S. E., Srikanth, V., Shen, C., Vu, D., Ing, N. L., Hochbaum, A. I., Egelman, E. H., and Malvankar, N. S. (2019) Structure of microbial nanowires reveals stacked hemes that transport electrons over micrometers, *Cell*, **177**, 361-369.
47. Bjerg, J. T., Boschker, H. T. S., Larsen, S., Berry, D., Schmid, M., Millo, D., Tataru, P., Meysman, F. J. R., Wagner, M., Nielsen, L. P., and Schramm, A. (2018) Long-distance electron transport in individual, living cable bacteria, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **115**, 5786-5791.
48. Chailakhyan, L. M., Glagolev, A. N., Glagoleva, T. N., Murvanidze, G. V., Potapova, T. V., and Skulachev, V. P. (1982) Intercellular power transmission along trichomes of cyanobacteria, *Biochim. Biophys. Acta*, **679**, 60-67.
49. Ishii, S., Kosaka, T., Hori, K., Hotta, Y., and Watanabe, K. (2005) Coaggregation facilitates interspecies hydrogen transfer between *Pelotomaculum thermopropionicum* and *Methanothermobacter thermautotrophicus*, *Appl. Environ. Microbiol.*, **71**, 7838-7845.
50. Summers, Z. M., Fogarty, H. E., Leang, C., Franks, A. E., Malvankar, N. S., and Lovley, D. R. (2010) Direct exchange of electrons within aggregates of an evolved syntrophic coculture of anaerobic bacteria, *Science*, **330**, 1413-1415.

## ELECTRIC CABLES OF LIVING CELLS. II. BACTERIAL ELECTRON CONDUCTORS

### Review

V. V. Ptushenko<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> *Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, Lomonosov Moscow State University, 119992 Moscow, Russia; E-mail: ptush@belozersky.msu.ru*

<sup>2</sup> *Emanuel Institute of Biochemical Physics of Russian Academy of Sciences, 119334 Moscow, Russia*

Received May 17, 2020

Revised July 12, 2020

Accepted July 16, 2020

The concept of “electric cables” involved in bioenergetic processes of a living cell was proposed half a century ago [Skulachev, V. P. (1971) *Curr. Top. Bioenerg.*, Elsevier, pp. 127-190]. For many decades, only cell membrane structures have been considered as probable pathways for the electric current, namely, for the transfer of transmembrane electrochemical potential. However, the last ten to fifteen years have brought the discovery of bacterial “electric cables” of a new type. In 2005, “nanowires” conducting electric current over distances of tens of micrometers were discovered in metal- and sulphate-reducing bacteria [Reguera, G. et al. (2005) *Nature*, **435**, pp. 1098-1101]. The next five years have witnessed the discovery of microbial electric currents over centimeter distances [Nielsen, L. P. et al. (2010) *Nature*, **463**, 1071-1074]. This new group of bacteria allowing electric currents to flow over macroscopic distances was later called cable bacteria. Nanowires and conductive structures of cable bacteria serve to solve a special problem of membrane bioenergetics: they connect two redox half-reactions. In other words, unlike membrane “cables”, their function is electron transfer in the course of oxidative phosphorylation for the generation of membrane energy rather than of the end-product. The most surprising is the protein nature of these cables (at least of some of them) indicated by recent data, since no protein wires for the long-distance electron transport had been previously known in living systems.

**Keywords:** The concept of “electric cables” of a cell, nanowires, *Geobacter sulfurreducens*, cable bacteria